



PARUS

ВЕСТНИК

Института биологии
Коми НЦ УрО РАН

Издается
с 1996 г.

№ 8 (118)

2007 - ГОД 45-ЛЕТИЯ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

В н о м е р е

СТАТЬИ

- 2 Сезонная динамика функциональной активности корневищ *Phalaroides arundinacea*.
С. Маслова
- 7 Пигментный комплекс растений Приполярного Урала. Т. Головки, О. Дымова, Г. Табаленкова
- 11 Азотный статус растений *Phodiola rosea* L. в природе и культуре. И. Захожий
- 13 Физиолого-биохимические факторы продуктивности сельскохозяйственных растений в условиях Севера. Г. Табаленкова
- 16 Разнообразие цианобионтных лишайников и биологическая фиксация азота на территории Республики Коми. Г. Романов, Т. Пыстина

СООБЩЕНИЯ

- 24 Тепловыделение, дыхание и скорость роста растений сем. Crassulaceae в период весеннего отрастания. Д. Бачаров, И. Далькэ, Р. Малышев

МЕЖДУНАРОДНОЕ СОТРУДНИЧЕСТВО

- 26 О пребывании международной группы ученых и специалистов из Норвегии и России в Республике Коми. О. Лоскутова

КОНФЕРЕНЦИИ

- 28 Пятый международный симпозиум по биологии и таксономии зеленых водорослей. Е. Патова, И. Стерлягова
- 30 Итоги работы VI съезда Общества физиологов растений России. Е. Гармаш, О. Дымова, Т. Головки

Главный редактор: к.б.н. А.И. Таскаев

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

Ответственный секретарь: И.В. Рапота

Редакционная коллегия: д.б.н. М.М. Долгин, д.б.н. Т.И. Евсеева, к.б.н. В.В. Елсаков, д.б.н. С.В. Загирова, к.б.н. К.С. Зайнуллина, к.х.н. Б.М. Кондратенко, к.б.н. Е.Г. Кузнецова, к.б.н. С.П. Маслова, к.б.н. С.Н. Плюсин, к.б.н. Е.А. Порошин, к.э.н. Е.Ю. Сундуков, к.б.н. И.Ф. Чадин, к.б.н. Т.П. Шубина



СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ КОРНЕВИЩ *PHALAROIDES ARUNDINACEA*

к.б.н. С. Маслова

н.с. лаборатории экологической физиологии растений

E-mail: maslova@ib.komisc.ru, тел. (8212) 24 96 87

Научные интересы: морфофизиология растений

Отличительной особенностью корневищных и клубнеобразующих многолетних травянистых растений является наличие подземного метамерного комплекса, характеризующегося собственными механизмами регуляции роста, вегетативного развития и ростовых ориентаций [7, 8]. Подземный метамерный комплекс определяет жизненную форму «травянистый многолетник», существует непрерывно, обеспечивая вегетативное размножение и перезимовку. У длиннокорневищных злаковых растений он сопоставим с надземным метамерным комплексом по численности, биомассе и метаболической активности побегов, составляет 30-50 % биомассы целого растения и формирует большое количество подземных меристем [9, 11]. Показано, что корневища многолетних злаков проявляют определенную автономность и реализуют морфогенетическую программу генома в конкретных условиях вегетационного периода независимо от воздействий на надземные побеги [11]. Это обеспечивает высокую конкурентоспособность и устойчивость, способность сообществ корневищных травянистых многолетников к самоподдержанию в фитоценозах. Однако данные о морфофизиологии и сезонных изменениях функциональных показателей корневищ в литературе весьма ограничены [6, 16, 18, 19]. Особенно это касается осеннего периода, когда происходит заложение на корневищах почек, формирующих побеги будущего года. Целью нашей работы было изучение сезонных изменений анатомо-морфологической структуры и физиологического состояния корневищ двукисточника тростниковидного (*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert).

Исследования проводили на растениях второго и третьего года жизни, выращенных из семян в полевых условиях при площади питания 0.4×0.7 (м²). Для изучения анатомической структуры корневища фиксировали в 70 %-ном этиловом спирте. Срезы для приготовления временных препаратов выполняли на вибрационном микротоме для мягких тканей [13], окрашивали метиловым зеленым-пиронином [10] и заключали в глицерин. В микроскопе Amplival (Carl Zeiss, Германия) просматривали поперечные и продольные срезы корневища (четвертое междоузлие от начала апикальной части). Электронно-микроскопические исследования клеточных оболочек эндодермы проводили на сканирующем электронном микроскопе Tesla BS 300 (Tesla, Че-

хия). Изучали морфологическую структуру (количество корневищ, их длина, ветвление, количество узлов), рост и накопление биомассы растениями *P. arundinacea* в фазах трубкования (31 мая), колошения (22 июня), созревания семян (20 июля) и в конце вегетационного сезона (20 сентября). Содержание и качественный состав растворимой фракции низкомолекулярных сахаров, включающей моно-, ди- и олигосахариды, определяли методом ВЭЖХ [17] с модификациями [3]. Концентрацию фитогормонов в корневищах изучали в летний период (22 июля) и поздно осенью после первых заморозков (1 ноября). Определения ауксинов (ИУК), абсцизовой кислоты (АБК) и цитокининов (Цит) выполняли методом ВЭЖХ [4]. Содержание гиббереллинов (ГК) определяли методом биологической пробы. Скорость роста корневищ определяли на многоканальном микрокалориметре Биотест-2 (Россия) в изотермическом режиме по запасанию энергии в биомассе. Для этого у апикальной части корневищ измеряли тепловыделение (q) и выделение CO_2 (R_{CO_2}) при 2, 5, 15, 25 и 35 °С в фазу их активного роста (июль) и в позднесенний период (ноябрь). Относительную скорость роста ($\Delta H_{\text{B}} R_{\text{SG}}$) рассчитывали как разность между общей скоростью снабжения энергией из дыхания ($455R_{\text{CO}_2}$) и общей скоростью потери энергии дыхания в среду (скорость тепловыделения, q) по формуле [12]: $\Delta H_{\text{B}} R_{\text{SG}} = 455R_{\text{CO}_2} + q$.

Изучение анатомической структуры подземных побегов растений *P. arundinacea* показало (см. таблицу), что площадь сечения корневища на уровне четвертого междоузлия в летний период составляла 6-11 мм². Более 50 % общего объема подземного побега занимает паренхима первичной коры. Первичная кора и центральный цилиндр разграничены эндодермой. В клетках эндодермы отмечены хорошо развитые U-образные утолщения оболочек. Утолщения имеют четко выраженные слои: темные полоски суберина чередуются со светлыми прослойками полисахаридов [1]. В летний период обнаружено в среднем 17 слоев. Средняя толщина клеточной оболочки в области U-образного утолщения – 9 мкм, что составляет 26 % радиального диаметра клетки эндодермы. Парциальный объем центрального цилиндра в среднем равен 42 %. На поперечном срезе корневища насчитывается более 70 проводящих пучков коллатерального типа, каждый из них содержит в среднем три трахеальных элемента

ксилемы и 11 ситовидных элементов флоэмы с клетками-спутниками. Парциальный объем проводящих пучков в корневище составляет 11 %. С наступлением осени наблюдаются существенные изменения в анатомической структуре: сокращение площади сечения поперечного среза корневища на 38 %, уменьшение доли центрального цилиндра и увеличение парциального объема коровой паренхимы. Обнаружено уменьшение в 1.5 раза количества слоев во вторичном утолщении клеток эндодермы и снижение в два раза толщины слоистых клеточных оболочек эндодермы.

Длиннокорневищные злаковые многолетники характеризуются интенсивным ветвлением корневищ и формируют большое количество подземных узлов. Так, трехлетние растения *P. arundinacea* к фазе созревания семян (20 июля) имели более 470 корневищ/м², которые сильно ветвились, образуя до 1770 боковых корневищ/м². В сумме основные и боковые корневища образовали около 6500 метамеров и, следовательно, узлов с меристематической активностью. Основной фонд узлов корневищ формируется во второй половине вегетации (август, сентябрь). В этот период отмечали увеличение в 10 раз количества подземных вегетативных меристем. В итоге, клоны третьего года жизни сформировали более 50 тыс. узлов/м². Интенсивное ветвление корневищ, их высокий меристематический потенциал обуславливает мощное развитие клонов злаковых многолетников, накапливающих биомассу в течение всей вегетации. Сухая масса корневищ растений *P. arundinacea* достигала 700 г/м² к фазе созревания семян (конец июля), что составляет 40 % общей биомассы (рис. 1). К концу вегетационного периода кривая накопления сухой надземной массы выходит на плато, тогда как масса корневищ продолжает интенсивно увеличиваться до конца сентября. Следует отметить, что активное формирование корневищ начинается в период, когда в надземной части происходит снижение роста.

Важное значение для роста, развития и жизнедеятельности корневищ травянистых многолетников, особенно в связи с функцией запаса и зимовки, имеют углеводы. Выявлено, что сумма растворимых углеводов в корневищах *P. arundinacea* второго года жизни в активный период их роста и поздно осенью была одинаковой и составляла 110 мг/г сухой массы (рис. 2). Осенью отмечали снижение содержания моносахаридов в два раза и увеличение более чем в шесть раз доли олигосахаридов. Весной, с началом отрастания надземных побегов, выявлено снижение в корневищах концентрации олиго- и мо-

Сезонные изменения анатомической структуры корневища растений *P. arundinacea* (n = 20) третьего года жизни

Показатель	Июль	Ноябрь
Площадь сечения поперечного среза, мм ²	7.7 ± 1.4	4.8 ± 0.6
Парциальный объем, %		
коровой паренхимы	58	66
центрального цилиндра	42	34
проводящих пучков	11	10
Диаметр клетки, мкм		
эпидермы	19.3 ± 2.4	20.2 ± 1.4
коровой паренхимы	35.7 ± 5.5	32.2 ± 1.4
эндодермы	29.1 ± 2.0	23.7 ± 0.7
U-образного утолщения в клетках эндодермы	8.6 ± 1.2	4.8 ± 0.6
Количество		
слоев U-образного утолщения в клетках эндодермы	16.8 ± 1.3	11.3 ± 1.1
проводящих пучков	72.0 ± 8.0	59.0 ± 7.0

носахаридов и значительное увеличение дисахаридов, содержание которых составляло 75 % суммы углеводов. Интенсивность и направленность метаболизма, ритмы роста и развития подземных побегов, а также их взаимосвязи с другими органами в системе целого растения во многом определяются содержанием и соотношением фитогормонов. Изучение динамики фитогормонов в тканях апикальной части корневищ *P. arundinacea* показало наибольшую цитокининовую активность в осенний период (рис. 3). Содержание Цит на этом этапе в 34 раза превышало таковое в активную фазу роста корневищ (вторая половина июля). Базальная часть корневища также характеризовалась высоким содержанием Цит. Уровень АБК в корневищах в фазу колошения (25 июня) и созревания семян (22 июля) составил 2000-3000 нг/г сухой массы, а поздно осенью АБК обнаружена лишь в следовых количествах. В осенний период активность ИУК не проявилась, ГК была сравнительно низкой. Температура является одним из важнейших факторов, определяющих рост и развитие подземных органов на всех этапах морфогенеза. Результаты микрокалореспиromетрических исследований свидетельствуют о том, что

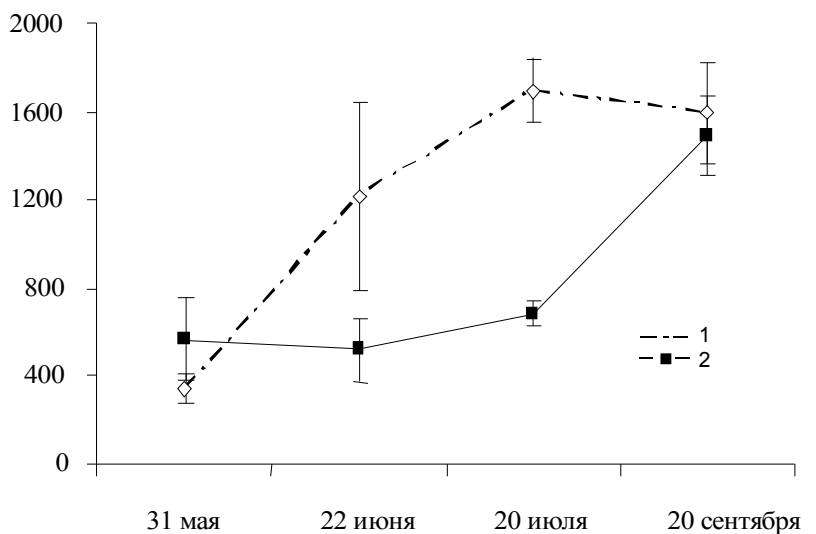


Рис. 1. Динамика накопления сухой массы (г/м²) надземной (1) и подземной (2) частями растений *P. arundinacea* третьего года жизни.

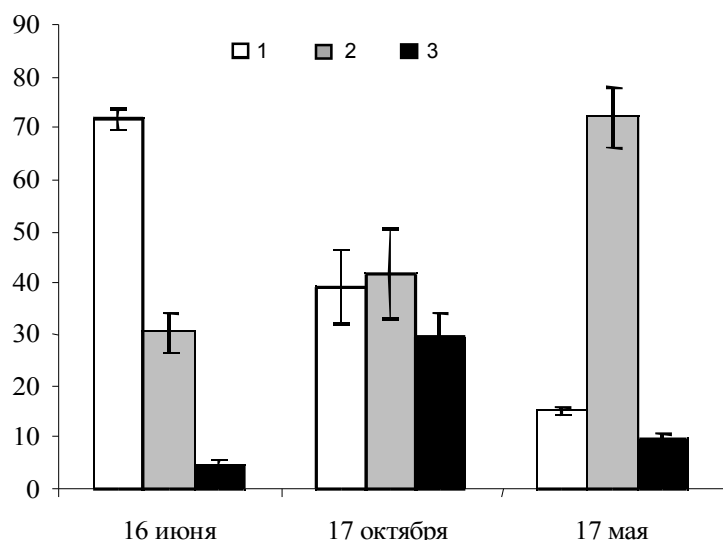


Рис. 2. Динамика содержания углеводов (мг/г сухой массы): моно- (1), ди- (2) и олигосахаридов (3) в корневищах растений *P. arundinacea* на втором (16 июня и 17 октября) и третьем (17 мая) году жизни.

корневища *P. arundinacea* сохраняют способность к росту при низких положительных температурах поздней осенью. Кривая скорости роста корневищ, рассчитанная по показателям выделения тепла и CO_2 , отражает снижение эффективности использования углерода с увеличением температуры, особенно в осенний период (рис. 4). Положительный рост осенью наблюдали в диапазоне температур от 2 до 15 °C. При более высокой температуре величина относительной скорости роста, характеризующая активность запасаения энергии в биомассе, уменьшалась до отрицательных значений. В фазу актив-

ного роста корневищ (июль) скорость роста при 2-15 °C была в четыре раза выше по сравнению с осенним периодом. В целом, анализ температурных кривых летнего и осеннего периодов свидетельствует о том, что низкие положительные температуры (2-5 °C) более благоприятны для роста корневищ, чем высокие (30-35 °C).

Анатомическая структура подземного побега – корневища определяется его функциональным назначением, способностью транспортировать и запасать питательные вещества, формировать банк подземных меристем. Анализируя данные литературы [14] и собственные результаты, нужно отметить, что анатомическое строение корневищ одно- и двудольных растений обусловлено многолетним развитием, запасающей функцией и снижением опорной нагрузки. По сравнению со столонами, у которых запасающая ткань выражена слабо, и клубнями, где эта ткань составляет

почти всю их массу, для корневищ (см. таблицу) характерно примерно одинаковое развитие запасающей паренхимы и проводящих тканей. Сравнительное анатомическое изучение структуры корневища *P. arundinacea* на разных этапах морфогенеза подземного побега показало, что с наступлением осени происходит сокращение площади сечения поперечного среза корневища, уменьшение доли тканей центрального цилиндра и увеличение парциального объема коровой паренхимы. Это свидетельствует об усилении запасающей функции и снижении проводящей роли корневища в связи с подготовкой

растений к зимовке. В клетках эндодермы, отделяющей первичную кору от центрального цилиндра, были отмечены хорошо развитые U-образные утолщения оболочек, которые имеют четко выраженные прослойки суберина и полисахаридов. Осенью обнаружено уменьшение толщины клеточных оболочек эндодермы корневища. Возможно, что содержимое клеточных оболочек эндодермы вовлекается в процессы накопления клетками низкомолекулярных сахаров, что предотвращает вымерзание корневищ при зимовке и/или используется как источник энергии для обеспечения морфогенетических процессов. С наступлением заморозков наблюдали увеличение в тканях корневища уровня олигосахаридов

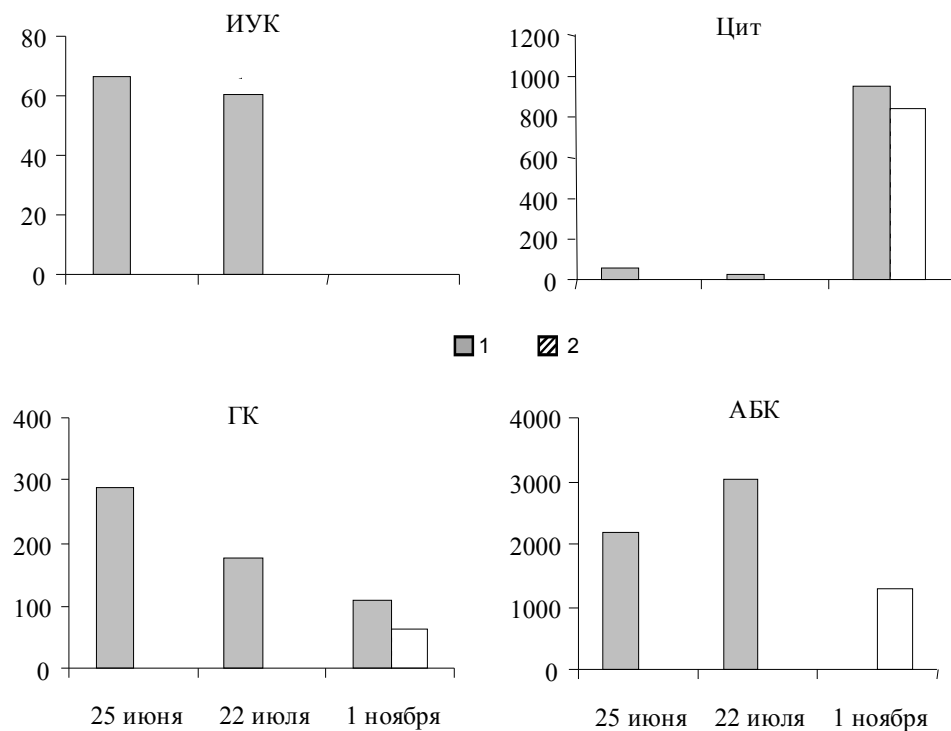


Рис. 3. Динамика содержания свободных фитогормонов (нг/г сухой массы): ауксинов (ИУК), гиббереллинов (ГК), цитокининов (Цит; мкг/г сухой массы) и абсцизовой кислоты (АБК) в апикальной (1) и базальной (2) частях корневищ *P. arundinacea*. Объяснения в тексте.

(рис. 2), которые считаются криопротекторами и повышают устойчивость растений к низким температурам [15]. Показано, что олигосахариды, повышающие морозостойкость озимой пшеницы, образуются в результате частичной деградации гемицеллюлоз клеточной стенки [5].

Весной, с началом отрастания надземных побегов, выявлено снижение концентрации олиго- и моносахаридов и значительное увеличение дисахаридов в корневищах *P. arundinacea* (рис. 4). В этот период происходит быстрое включение сахаров в метаболические процессы и активный транспорт димерных углеводов. Основным дисахаридом была сахароза – главная транспортная форма у большинства травянистых растений. Весной корневища являются основным донором питательных веществ и гормонов для активно отрастающих надземных побегов. Повышенная концентрация дисахаридов может быть связана также с увеличением энергетических потребностей корневищ, формирующих латеральные побеги. В целом, следует отметить, что в годичном цикле развития корневища меняется соотношение простых и сложных углеводов, а их сумма остается практически постоянной. Растворимые сахара, возможно, участвуют в регуляции процессов роста, развития и адаптации корневища, контролируют его морфогенетический цикл. Показано, что сахара флоэмного экссудата, функционируя как транспортная и метаболическая форма углеводов, источник энергии при дыхании и основной компонент осмотического механизма регуляции флоэмного транспорта, могут служить также пусковым сигналом для каскадной экспрессии или репрессии генов в геномах ядра и органелл [2].

Установлено, что активный рост и накопление биомассы корневищами *P. arundinacea* происходили во второй половине сезона вегетации (после цветения и плодоношения растений) (рис. 1). В это время отмечено значительное увеличение количества подземных узлов корневищ и их сухой биомассы и снижение интенсивности ростовых процессов в надземной части. Обратный характер ростовых корреляций при формировании надземных и подземных побегов длиннокорневищного злака отражает временное разделение реализации генеративной и вегетативной репродукции, оптимальное использование ассимилятов на созревание семян и рост корневищ.

Результаты исследований свидетельствуют о выраженной гормональной регуляции роста и устойчивости подземных побегов корневищного злака. Низкая в первую половину вегетационного периода величина соотношения Цит/АБК резко увеличивается к завершению сезона вегетации (рис. 3). Аналогичные результаты были получены для корневищ мяты, содержание цитокининов у которых достигает максимума в конце сентября–начале октября

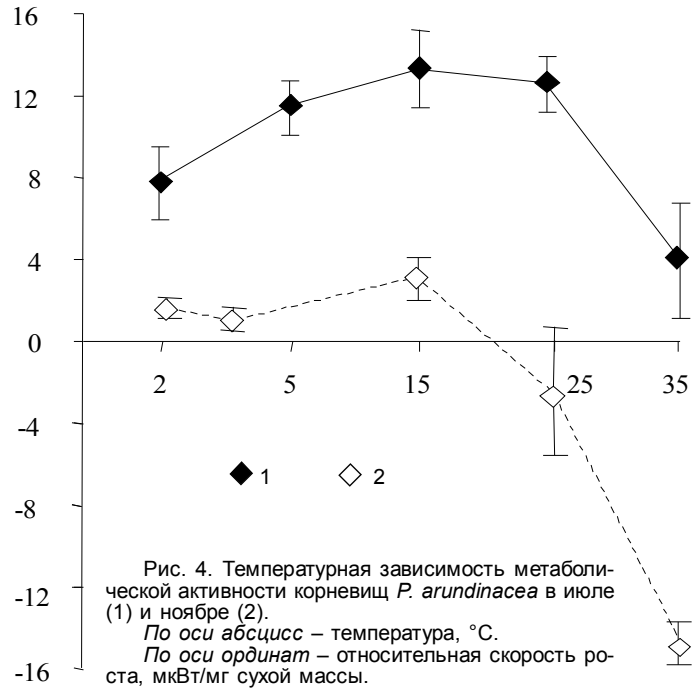


Рис. 4. Температурная зависимость метаболической активности корневищ *P. arundinacea* в июле (1) и ноябре (2).
По оси абсцисс – температура, °С.
По оси ординат – относительная скорость роста, мкВт/мг сухой массы.

[16]. Концентрация Цит в тканях корневищ мяты составляла 25 мкг/г сухого вещества. Это в 40 раз меньше, чем уровень данного гормона в корневищах многолетнего злака *P. arundinacea*. Значительное содержание Цит обнаружено не только в апикальной, но и базальной части корневища, которая обеспечивает подземное ветвление и отложение в запас ассимилятов. Высокая концентрация Цит в позднесенний период обусловлена, по-видимому, их защитной ролью при заложении на корневищах почек будущего года. Цит активизируют синтез стрессовых белков, что приводит к перестройке метаболизма и повышению устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды [16]. Они также способствуют стабилизации структуры фосфолипидного слоя клеточных мембран в стрессовых условиях и сохранению избирательной проницаемости плазмалеммы для некоторых ионов. Известно, что у травянистых многолетников с запасующим корневищем, в отличие от однолетних растений, в процессе вегетации содержание Цит снижается в листьях и увеличивается в корневищах. Возможно, что депонирование данного фитогормона в корневищах обеспечивает быстрое отрастание весной и начальный рост надземных побегов корневищного злака.

Отрастание корневищ многолетних злаковых трав начинается еще под снегом ранней весной и продолжается до поздней осени, когда закладываются почки будущего года. Изучение температурной зависимости скорости роста свидетельствует о том, что корневища сохраняют способность к росту вплоть до начала зимы (рис. 4). В позднесенний период сдвигается зона оптимальных для роста температур в сторону более низких положительных (2–15 °С), что отражает адаптацию корневищ к низким температурам. По-видимому, в осенний пери-

од в корневищах происходят активные морфогенетические преобразования, связанные с закладкой почек (начальные этапы органогенеза побега, дифференциация клеток и тканей). Наши данные показывают, что состояние покоя корневищ злакового многолетника *P. arundinacea* вынужденное, и они не переходят в глубокий покой.

Таким образом, изучены сезонные изменения анатомо-морфологической структуры и физиологической активности корневищ злакового многолетника *P. arundinacea*. Показано активное формирование подземного банка вегетативных меристем и накопление массы корневищами во второй половине вегетации после снижения интенсивного роста надземных побегов. К концу вегетационного сезона выявлены изменения в анатомической структуре корневища, связанные с усилением запасующей функции и снижением проводящей роли корневища в связи с подготовкой растений к зимовке. В осенний период корневища характеризуются значительным содержанием Цит и олигосахаридов, запас которых повышает устойчивость подземных побегов к низким температурам, предотвращает вымерзание подземных меристем. К осени зона оптимальных температур для роста корневищ сдвигается в сторону низких положительных, что способствует низкотемпературной адаптации морфогенетических процессов (закладка почек на корневищах). В целом, результаты исследований динамики гормонального статуса и температурной зависимости роста корневищ свидетельствуют об активных морфогенетических преобразованиях, процессах «скрытого роста» в осенний период. Показано, что основным фактором вынужденного покоя корневищ являются пониженные температуры, а не накопление ингибиторов роста.

Автор благодарен проф. Т.К. Головки, к.б.н. С.Н. Плюсниной, к.б.н. Г.Н. Табаленковой, с.н.с. С.В. Куренковой за активное участие в исследованиях и обсуждение полученных результатов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас ультраструктуры растительных тканей / Под ред. М.Ф. Даниловой, Г.М. Козубова. Петрозаводск, 1980. 456 с.
2. Гамалей Ю.В. Роль пластид и транспортной системы ассимилятов в регуляции развития высших растений // Онтогенез, 2005. Т. 36, № 3. С. 165-181.
3. Гляд В.М. Определение моно-, ди- и олигосахаридов в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Физиология растений, 2002. Т. 49, № 2. С. 311-316.
4. Изменение содержания фитогормонов в проростках ячменя в онтогенезе и при внесении регуляторов, стимулирующих рост / И.И. Скоробогатова, Е.В. Захарова, Н.П. Карсункина и др. // Агробиохимия, 1999. № 8. С. 49-53.

5. Исследование олигосахаридов, вовлеченных в формирование морозостойкого состояния / Д.А. Аюпова, О.А. Заботина, Т.Е. Торощина и др. // Вестн. Башкирского ун-та, 2001. № 2 (II). С. 50-51.

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

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

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

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

10. Пирс Э. Гистохимия. М.: ИЛ, 1962. 962 с.

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

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

13. Скупченко В.Б. Вибрационная микротомия мягких тканей. Сыктывкар, 1979. 56 с. – (Сер. Новые науч. методики / Коми фил. АН СССР; Вып. 2).

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

15. Физиологически активные олигосахариды, накапливающиеся в корнях озимой пшеницы в ходе низкотемпературной адаптации / О.А. Заботина, Д.А. Аюпова, И.А. Ларская и др. // Физиология растений, 1998. Т. 45, № 2. С. 262-267.

16. Фитогормоны корневищ мяты различного географического происхождения в годичном цикле ее развития / В.В. Кондратьева, Е.Б. Кириченко, Л.М. Сафронова и др. // Изв. АН, 2000. Сер. биол. № 5. С. 563-568.

17. Хроматография: практическое приложение метода / Под ред. Х. Хертмана. М.: Мир, 1986. Ч. 2. С. 11-16.

18. Apical dominance in rhizomes of guackgrass, *Elytrigia repens*: the effect of auxin, cytokinins, and abscisic acid / J.S. Taylor, J.M. Robertson, K.N. Harker et al. // Can. J. Bot., 1995. Vol. 73. P. 307-314.

19. Changes in abscisic acid and indole-3-acetic acid in axillary buds of *Elytrigia repens* released from apical dominance / D.W. Pearce, J.S. Taylor, J.M. Robertson et al. // Physiol. Plant, 1995. Vol. 94. P. 110-116. ❖

ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС РАСТЕНИЙ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА



д.б.н. **Т. Головки**
зав. лабораторией
экологической физиологии растений
E-mail: t_golovko@ib.komisc.ru
тел. (8212) 24 96 87

Научные интересы: *физиология и экология растений, продукционный процесс, CO₂-газообмен*



к.б.н. **О. Дымова**
с.н.с. этой же лаборатории
E-mail: dymovao@ib.komisc.ru
тел. (8212) 24 96 87

Научные интересы: *физиология и экология растений, адаптация, фотосинтетический аппарат*



к.б.н. **Г. Табаленкова**
с.н.с. этой же лаборатории
E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru
тел. (8212) 24 96 87

Научные интересы: *физиология и биохимия растений, донорно-акцепторные системы*

Исследования флористического разнообразия на функциональном уровне необходимы для понимания приспособления растений к условиям существования, распространения видов, прогнозирования динамики растительности при глобальном изменении климата и обострении проблем региональной экологии [19, 22, 25]. Наиболее информативными для характеристики функционального состояния и продуктивности растений считаются показатели фотосинтетического аппарата [1, 3, 13]. Еще В.Н. Любименко [6] на основе изучения фотосинтетических пигментов разработал представления об эволюционно сформировавшихся типах световых и теневых растений, отметил закономерное снижение содержания хлорофилла у растений умеренной зоны по сравнению с тропическими. В литературе современные сведения о пигментной системе растений разных ботанико-географических зон немногочисленны [4, 5, 8, 11]. Показано, что большинство растений крайне высокогорных местобитаний (арктические, высокогорные, пустынные) отличаются сравнительно низким содержанием фотосинтетических пигментов. Для горных видов характерно повышенное накопление каротиноидов, а у арктических – больше доля хлорофиллов, принадлежащих светособирающему комплексу. На Севере рост и развитие растений ограничиваются бедностью и кислотностью почв, температурными перепадами, недостатком тепла, коротким периодом вегетации. Общий положительный радиационный баланс складывается за счет длинного дня в первой половине вегетации. В этих условиях фотосинтетическая система растений испытывает дополнительное напряжение, что не может не сказываться

и на пигментном аппарате. Целью работы было определение содержания и соотношения хлорофиллов и каротиноидов у растений Приполярного Урала в связи с их адаптацией к условиям Севера.

Район исследований – бассейн верхнего течения р. Кожим – расположен в подзоне крайнесеверной тайги [18]. Климат региона суровый, с длительной, холодной зимой и коротким прохладным летом; вегетационный период длится примерно 60 дней. Среднегодовая температура воздуха составляет –5 °С, средняя температура самого теплого месяца – июня – около +10 °С. В период активной вегетации, даже в самое теплое время, возможны значительные суточные перепады температуры: от 20-25 °С в дневные часы до заморозков ночью. Растительный покров территории довольно пестрый. До высоты 500 м над уровнем моря распространены леса, выше они сменяются ерниковыми и мохово-лишайниковыми горными тундрами. По данным [2], локальная флора бассейна р. Кожим насчитывает 371 вид. Локальная флора бассейна р. Балбанью (приток р. Кожим), где проводились наши исследования, включает 344 вида [16]. Более половины видового состава представлено десятком ведущих семейств, подчеркивающих бореальный характер флоры. Основной жизненной формой являются многолетние травы (87 %), распространены кустарники и кустарнички (10 %); древесных пород всего 2 %, но они составляют основной тип растительности, представленный горными лесами [7].

В первой половине июля 2002-2004 гг. нами были получены данные о пигментном комплексе 35 видов растений (см. таблицу), что составляет около 10 % видового разнообразия.

Согласно классификации [15], среди исследованных видов преобладают представители аркто-альпийской и гипоарктической флор (более 20 видов). Арктический элемент представлен всего двумя видами. Остальные виды относятся к бореальной группе. Для определения содержания пигментов образцы листьев отбирали в пятикратной биологической повторности с 20-30 хорошо развитых растений. Большинство травянистых видов растений в период отбора проб находились в фазе цветения. Фотосинтетические пигменты фиксировали кипящим 100 %-ным ацетоном [10]. До транспортировки в лабораторию образцы хранили в темноте при температуре 5-7 °С. Содержание зеленых и желтых пигментов определяли спектрофотометрически на приборе UV-1700 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке по оптической плотности при длинах волн 662, 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды) [9]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле $(xл a + 1.2xл b) / (xл a + xл b)$, приняв, что практически весь хлорофилл *b* находится в ССК, а соотношение хлорофиллов *a* и *b* в этом комплексе равно 1.2:1.0 [24].

Анализ полученных данных выявил существенную дифференциацию видов по содержанию фотосинтетических пигментов (см. рисунок), что отчетливо проявляется по диапазону варьирования концентрации хлорофиллов (1.5-14.0 мг/г сухой массы) и каротиноидов (0.5-5.0 мг/г сухой массы). При этом в годы проведения исследований содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов) в листьях одних и тех же видов растений варьировало в разной степени: у травянистых слабее, чем у кустарничков. Среди изученных видов повышен-

Краткая характеристика изученных видов

Семейство, вид	Описание*
Woodsiaceae	
1. <i>Woodsia glabella</i> R.Br. Вудсия гладкая	Папоротник. Скалы. Аркто-альпийский циркумполярный вид.
Athyriaceae	
2. <i>Cystopteris dickiana</i> R.Sim. Пузырник Дайка	Папоротник. Горные леса, скалы. Аркто-альпийский циркумполярный вид.
Lycopodiaceae	
3. <i>Lycopodium clavatum</i> L. Плаун булавовидный	Плаун. Предгорные и горные леса, горные тундры. Гипоарктический циркумполярный вид.
4. <i>Lycopodium annotinum</i> L. Плаун годичный	Плаун. Предгорные и горные леса, горные тундры. Бореальный циркумполярный вид.
Pinaceae	
5. <i>Larix sibirica</i> Ledeb. Лиственница сибирская	Дерево. Горные и предгорные леса. Бореальный сибирский вид.
Poaceae	
6. <i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin. Вейник пурпурный	Многолетнее травянистое растение. Долинные луга, травянистые леса. Бореальный азиатский вид.
Cyperaceae	
7. <i>Carex aquatilis</i> Wahlenb. Осока водяная	Многолетнее травянистое растение. Берега водоемов. Бореальный циркумполярный вид.
Salicaceae	
8. <i>Salix dasyclados</i> Wimm. Ива шерстистопоголовая	Кустарник. Долины рек, берега ручьев, кустарники. Бореальный евразийский вид.
9. <i>Salix nummularia</i> Anderss. Ива монетолистная	Кустарник. Горные тундры. Аркто-альпийский евразийский вид.
10. <i>Salix reticulata</i> L. Ива сетчатая	Кустарничек. Горные тундры, каменистые осыпи, скалы. Аркто-альпийский циркумполярный вид.
Betulaceae	
11. <i>Betula nana</i> L. Береза карликовая	Кустарник. Заболоченные леса, горные тундры. Гипоарктический, почти циркумполярный вид.
Ranunculaceae	
12. <i>Atragene sibirica</i> L. Княжик сибирский	Лиана. Хвойные и смешанные леса, кустарники, склоны. Бореальный сибирский вид.
Crassulaceae	
13. <i>Rhodiola rosea</i> L. Родиола розовая	Многолетнее травянистое растение. Песчано-галечниковые бечевники, горные тундры, скалы. Гипоарктический, почти циркумполярный вид.
Rosaceae	
14. <i>Alchemilla murbeckiana</i> Bus. Манжетка Мурбека	Многолетнее травянистое растение. Долинные луга, горные луговины. Аркто-альпийский евразийский вид.
15. <i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O.Schw. arz. Курильский чай	Кустарник. Песчано-галечные бечевники, скалы, кустарники. Горно-степной азиатско-американский вид.
16. <i>Rosa acicularis</i> Lindl. Роза иглистая	Кустарник. Долинные леса, кустарники. Бореальный циркумполярный вид.
17. <i>Rubus chamaemorus</i> L. Морошка	Многолетнее травянистое растение. Болота, заболоченные леса. Гипоарктический, циркумполярный вид.
Fabaceae	
18. <i>Amoria repens</i> (L.) C.Presl. Клевер ползучий	Многолетнее травянистое растение. Произрастает в нарушенных экотопах. Бореальный евразийский вид.
19. <i>Astragalus frigidus</i> (L.) A.Gray. Астрагал холодный	Многолетнее травянистое растение. Облесенные склоны, бечевники, скалы, горные луговины. Гипоарктический циркумполярный вид.
20. <i>Astragalus norvegicus</i> Grauer. Астрагал норвежский	Многолетнее травянистое растение. Горные луговины, бечевники, горные тундры, скалы. Аркто-альпийский евразийский вид.
21. <i>Hedysarum arcticum</i> B. Fedtsch. Копеечник арктический	Многолетнее травянистое растение. Облесенные склоны, бечевники. Прирусловые пески и луга, горные тундры. Аркто-альпийский евразийский вид.
Empetraceae	
22. <i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup. Вороника гермафродитная	Кустарничек. Хвойные редколесья, горные леса, горные тундры, болота, скалы. Гипоарктический евразийский вид.

ным содержанием зеленых пигментов характеризовались бобовые (*Hedysarum arcticum*, *Astragalus norvegicus* и *A. frigidus*). Очень низким накоплением хлорофиллов (<2.5 мг/г) отличались *Larix sibirica*, кустарнички (*Empetrum hermaphroditum*, *Phyllodoce caerulea*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*) и некоторые травянистые растения (*Lycopodium clavatum* и *L. annotinum*, *Diapensia lapponica*). У более чем 60 % исследованных видов содержание зеленых пигментов в листьях составляло 3-6 мг/г сухой массы. Такие величины можно рассматривать как сравнительно низкие. Величина соотношения хлорофиллов *a/b* варьировала в пределах 2.0-3.5 и лишь у отдельных видов (*Bartsia alpina*, *Salix dasyclados*, *Astragalus frigidus* и *Hedysarum arcticum*) была несколько выше (3.8-4.0). Доля хлорофиллов, принадлежащих ССК, у большинства видов растений составляла 50-65 %. Наибольшим пулом пигментов ССК (43-45 %) отличались *Bartsia alpina*, *Astragalus frigidus* и *Hedysarum arcticum*, а из полудревесных – *Salix dasyclados*. Только у двух видов – *Arctous alpina* и *Pyrola rotundifolia* значительная часть пигментного фонда (около 80 %) была представлена антенными хлорофиллами.

Концентрация желтых пигментов была выше у растений, содержащих больше зеленых пигментов, о чем свидетельствует тесная прямая связь этих показателей. У большинства видов содержание каротиноидов составляло 1.5-2.5 мг/г сухой массы. Низкий уровень накопления желтых пигментов (0.6-0.8 мг/г сухой массы) был отмечен у *Diapensia lapponica*, *Arctous alpina*, *Phyllodoce caerulea*, *Achillea nigrescens*, *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum* и *Vaccinium uliginosum*. В то же время у некоторых бобовых (*Hedysarum arcticum*, *Astragalus frigidus*) и *Pedicularis verticillata* их содержание достигало 4-5 мг/г сухой массы.

Как нами было отмечено выше, концентрация хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений с высоким и низким уровнем накопления фотосинтетических пигментов отличалась почти на порядок. Однако различия в соотношении зеленых и желтых пигментов были выражены меньше: величины соотношения хлорофилл/каротиноиды варьировали в диапазоне 2.1-5.3. При этом у 85 % видов содержание желтых пигментов было в 2.5-3.0 раза меньше, чем зеленых. Исключение составили *Calamagrostis purpurea*, *Vaccinium myrtillus*, *Phyllodoce caerulea* и *Carex aquatilis*, у них вели-

чина данного показателя достигала 4.3-5.3.

Сравнение растений разных жизненных форм выявило среди выделенных групп виды как с низким, так и высоким уровнем накопления хлорофиллов и каротиноидов. Особенно это характерно для травянистых многолетников, среди которых найдены виды с очень низким (*Diapensia lapponica*) и высоким (*Astragalus frigidus*) содержанием фотосинтетических пигментов. В целом, многолетние травянистые растения и, прежде всего, бобовые травы, превышали полудревесные растения (кустарники и кустарнички) по содержанию хлорофиллов и каротиноидов. Среди кустарников сравнительно высоким накоплением зеленых пигментов (4-5 мг/г сухой массы) характеризуются виды рода *Salix*, *Betula nana* и *Pentaphylloides fruticosa*. Им не уступают папоротники. У плаунов концентрация пигментов низкая. Сопоставление растений по типам широтных ареалов показывает, что аркто-альпийские и гипоарктические виды не уступают бореальным по уровню накопления хлорофиллов и каротиноидов. Судя по величине соотношения хлорофиллы/каротиноиды, у аркто-альпийских и гипоарктических видов (2.9) относительное содержание желтых пигментов несколько выше, чем у бореальных (3.2).

Итак, изучение пигментного комплекса растений Приполярного Урала показало, что содержание и соотношение фотосинтетических пигментов варьирует значительно в зависимости от вида и жизненной формы и в меньшей степени – от географической группы. Следует отметить, что в целом растения данного района характеризуются сравнительно невысокими концентрациями хлорофиллов. Согласно современным данным, содержание зеленых пигментов на единице площади растительного покрова тесно коррелирует с первичной продуктивностью: за год с помощью энергии, поглощенной 1 кг хлорофилла, растительные ассоциации разных биомов связывают в среднем 120-300 кг углерода [12, 17].

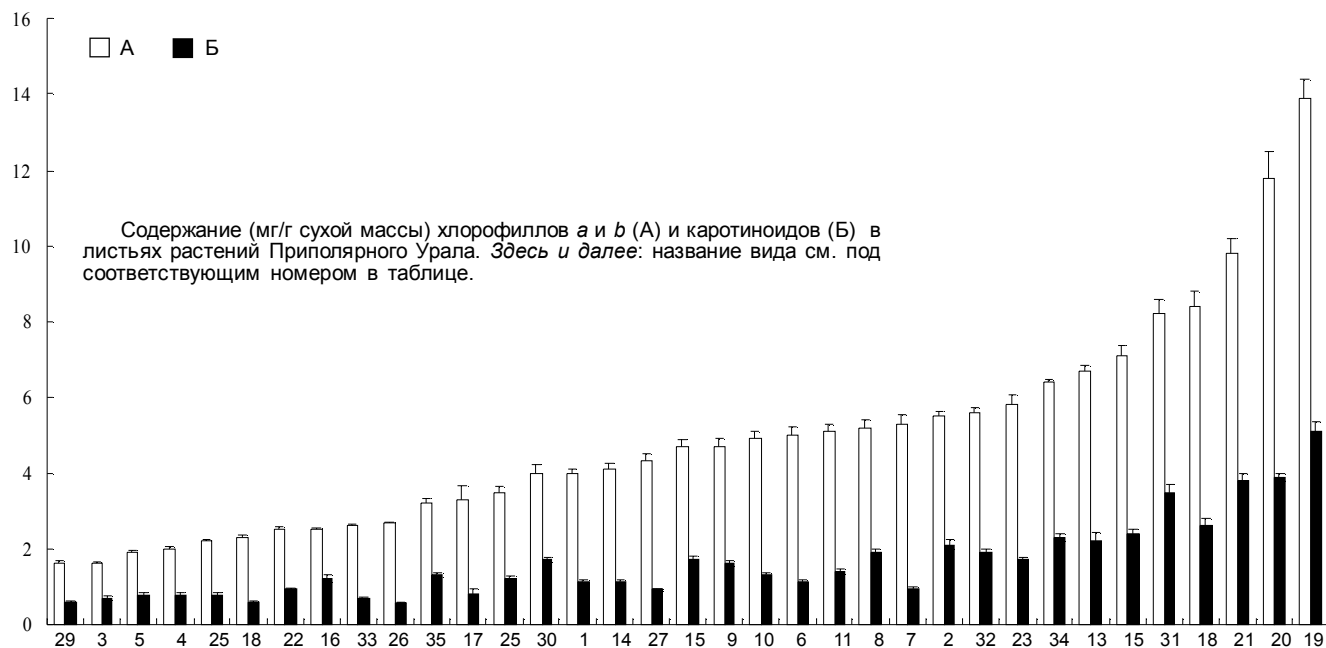
Растения Приполярного Урала отличаются пониженным соотношением хлорофиллов *a* и *b* (1.8-3.9). Это означает, что значительная часть хлорофиллов принадлежит ССК фотосистем. Как показали наши данные, доля хлорофиллов, локализованных в ССК, у большинства растений превышала 50 % общего фонда зеленых пигментов. По мнению некоторых авторов [8], повышенное содержание антенного хлорофилла у арктических растений

Семейство, вид	Описание*
Pyrolaceae	
23. <i>Pyrola rotundifolia</i> L. Грушанка круглолистная	Многолетнее травянистое растение. Предгорные и горные темнохвойные леса, редколесья, горные тундры, береговые склоны. Бореальный циркумполярный вид.
Ericaceae	
24. <i>Arctos alpina</i> (L.) Niedenzu. Толокнянка альпийская	Кустарничек. Горные тундры, редколесья, береговые скалы. Аркто-альпийский циркумполярный вид.
25. <i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud. Багульник стелющийся	Кустарничек. Горные тундры, каменистые осыпи. Гипоарктический циркумполярный вид.
26. <i>Phylodoce caerulea</i> (L.) Bab. Филодоце голубая	Кустарничек. Горные тундры, скальные обнажения. Аркто-альпийский циркумполярный вид.
27. <i>Vaccinium myrtillus</i> L. Черника	Кустарничек. Долинные и горные леса, редколесья и кустарниковые горные тундры. Бореальный циркумполярный вид.
28. <i>Vaccinium uliginosum</i> L. Голубика	Кустарничек. Долинные и горные леса, болота, редколесья и горные тундры. Гипоарктический циркумполярный вид.
Diapensiaceae	
29. <i>Diapensia lapponica</i> L. Диапенсия лапландская	Многолетнее травянистое растение. Горные скалы и скальные обнажения. Арктический европейско-американский вид.
Scrophulariaceae	
30. <i>Bartsia alpina</i> L. Бартсия альпийская	Многолетнее травянистое растение. Долины рек, горные тундры и редколесья, каменистые склоны, бечевники. Аркто-альпийский европейско-американский вид.
31. <i>Pedicularis verticillata</i> L. Мытник мутовчатый	Многолетнее травянистое растение. Горные тундры, берега ручьев, скалы, луговины, редколесья, каменистые россыпи. Аркто-альпийский циркумполярный вид.
Valerianaceae	
32. <i>Valeriana wolgensis</i> Kazak. Валериана волжская	Многолетнее травянистое растение. Долинные луга, кустарники, берега водоемов, бечевники в горно-лесном поясе. Бореальный европейский вид.
Asteraceae	
33. <i>Achillea nigrescens</i> (E. May.) Rydb. Тысячелистник темнеющий	Многолетнее травянистое растение. Берега рек и ручьев, горные луговины. Бореальный евроазиатский вид.
34. <i>Artemisia tilesii</i> Ledeb. Полынь Тилезиуса	Многолетнее травянистое растение. Слабо задернованные склоны, долинные луга, бечевники, скалы. Арктический азиатско-американский вид.
35. <i>Tanacetum bipinnatum</i> (L.) Sch. Bip. Пижма дваждыперистая	Многолетнее травянистое растение. Долинные луга, кустаники, бечевники, горные тундры, луговины. Гипоарктический циркумполярный вид.

* При описании использованы данные В.А. Мартыненко и С.В. Дегтевой [7], В.М. Тарбаевой и А.В. Напалковой [16].

компенсирует низкий уровень накопления зеленых пигментов. Мы связываем это с адаптацией фотосинтетического аппарата к световым условиям обитания. По-видимому, за счет увеличения доли пигментов-светосборщиков растения высоких широт более эффективно используют свет в период «белых» ночей и обеспечивают большую суточную продолжительность положительного газообмена. Нами установлено, что у растений Приполярного Урала уровень накопления каротиноидов коррелировал с содержанием хлорофиллов. Это согла-

суется с данными [11], показывающими соответствие между количеством зеленых и желтых пигментов в пигментном аппарате растений различных ботанико-географических зон. По полученным нами данным, величина соотношения хлорофилл/каротиноиды составляла в среднем 2.5-3.0. По этому показателю растения Приполярного Урала ближе всего к растениям Восточного Памира [8, 11]. Каротиноиды играют важную роль в фотосинтезе, выполняя функции светосборщиков и фотопротекторов [20, 21, 23]. Поэтому относительно высокий уровень



желтых пигментов в листьях исследованных растений можно рассматривать как адаптивную реакцию, направленную на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата, предотвращение его фотодинамической деградации в суровых северных условиях. Нельзя также исключить значение каротиноидов как компонентов антенного комплекса, способствующих более эффективному использованию света в течение короткого северного лета.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 04-04-48255 и гранта УрО РАН № 49.

ЛИТЕРАТУРА

1. Головки Т.К. Актуальные вопросы экофизиологии растений // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): Матер. конф. Петрозаводск, 2005. Ч. I (А-Л). С. 88-91.
 2. Дегтева С.В., Мартыненко В.А. Растительность и флора природного парка «Югыд ва» (Республика Коми) // Бот. журн., 2000. Т. 85, № 11. С. 76-86.
 3. Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Л.: Наука, 1977. 56 с. – (Тимирязевские чтения; XXXVII).
 4. Корнюшенко Г.А., Соловьева Л.В. Экологический анализ содержания пигментов в листьях горно-тундровых кустарничков // Бот. журн., 1992. Т. 77, № 8. С. 55-77.
 5. Лукьянова Л.М., Марковская Е.Ф., Булычева Т.М. Газообмен и пигментная система растений кольской Субарктики (Хибинский горный массив). Апатиты, 1986. 127 с.
 6. Любименко В.Н. Работы по фотосинтезу и приспособлению расте-

ний к свету. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. Т. I. 598 с.

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

8. (Маслова Т.Г., Попова И.А.) Maslova T.G., Porova I.A. Adaptive properties of the pigment systems // Photosynthetica, 1993. Vol. 29. P. 195-203.

9. Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений, 1986. Т. 33, № 3. С. 615-619.

10. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид / Д.И. Сапожников, Т.Г. Маслова, О.Ф. Попова и др. // Бот. журн., 1978. Т. 63, № 3. С. 1586-1592.

11. Попова И.А., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. Особенности пигментного аппарата растений разных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 115-130.

12. Проективное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России / П.Ю. Воронин, Е.И. Ефимцев, А.А. Васильев и др. // Физиология растений, 1995. Т. 42, № 3. С. 295-302.

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

14. Развитие представлений о функционировании виолаксантинового цикла в фотосинтезе / Т.Г. Маслова, И.А. Попова, Г.А. Корнюшенко и др. // Физиология растений, 1996. Т. 43, № 3. С. 437-449.

15. Секретарева Н.А. Сосудистые растения российской Арктики и сопредельных территорий / Под ред. Н.В. Матвеевой. М., 2004. 131 с.

16. Тарбаева В.М., Напалкова А.В. Конспект флоры бассейна р. Кожим (национальный парк «Югыд ва»). СПб., 2003. 32 с.

17. Хлорофилльный индекс и фотосинтетический сток углерода в лесах северной Евразии / П.Ю. Воронин, П.В. Коновалов, В.К. Болондинский и др. // Физиология растений, 2004. Т. 51, № 3. С. 390-395.

18. Юдин Ю.П. Растительность // Производительные силы Коми АССР. Т. III. Ч. I. Растительный мир / Под ред. Н.Е. Кабанова. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 16-42.

19. Bazzaz F. Plants in changing environments: linking physiological, population and community ecology. Cambridge: Univ. Press, 1996. 312 p.

20. Cuttriss A., Pogson B. Carotenoids // Plants pigments and their manipulation // Ann. Plant Rev., 2004. Vol. 14. P. 57-91.

21. Demmig-Adams B., Adams III W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1992. Vol. 43. P. 599-626.

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

23. Latowski D., Grzyb J., Strzalka K. The xanthophyll cycle – molecular mechanism and physiological significance // Acta Physiol. Plant., 2004. Vol. 26, № 2. P. 197-212.

24. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods Enzymol., 1987. Vol. 148. P. 350-382.

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



АЗОТНЫЙ СТАТУС РАСТЕНИЙ *RHODIOLA ROSEA* L. В ПРИРОДЕ И КУЛЬТУРЕ

к.б.н. **И. Захожий**
 н.с. лаборатории экологической физиологии растений
 E-mail: zakhogiy@ib.komisc.ru, тел. (8212) 24 96 87

Научные интересы: *вторичные метаболиты растений*

Родиола розовая *Rhodiola rosea* L. – ценное лекарственное растение. Препараты из подземных органов *R. rosea* нашли широкое применение в медицине и функциональном питании. В настоящее время природные запасы лекарственного сырья данного вида сильно истощены, в связи с чем активно ведутся работы по введению *R. rosea* в культуру. Одной из наиболее актуальных проблем остается разработка способов увеличения содержания биологически активных веществ в культивируемых растениях. Основными носителями биологической активности препаратов из экстрактивных веществ подземных органов *R. rosea* являются гликозиды коричневого спирта и фенольный гликозид салидрозид [1, 6]. Данные вещества являются продуктами специализированного обмена веществ по шикиматному пути. Известно, что на интенсивность биосинтеза и накопление фенольных соединений и производных коричневого спирта огромное влияние оказывает азотное питание [3]. Большинство проведенных на культурах клеток, каллусных тканях и интактных растениях исследований свидетельствует об усилении накопления продуктов шикиматного пути биосинтеза при дефиците азота. Напротив, повышение концентрации нитрата в питательной среде сопровождается значительными изменениями накопления фенольных соединений. К настоящему времени в литературе имеется большой объем фактического материала о компонентном составе фитомассы растений [5]. Вместе в этом малоисследованным остается вопрос азотного статуса *R. rosea*. Цель нашей работы – изучить закономерности накопления и распределения фонда азота в органах растений *R. rosea*, оценить размер отдельных составляющих общего пула азота, выявить влияние минерального питания на ассимиляцию и метаболизм данного элемента.

Для биохимического изучения нами были отобраны образцы *R. rosea* в различных частях ареала: на Приполярном Урале в бассейне р. Кожим на высоте 200-900 м н.у.м., в северной части Горного Алтая (Курайский хребет) на высоте 2500-2800 м н.у.м., северо-восточной части Малоземельской тундры (о-в Чаячий, оз. Кузнецкое), на побережье Кольского п-ова (о-ва Жилой и Немецкий, вблизи пос. Дальние Зеленцы) и в Норвегии (морское побережье залива Varanger Fjorden). Культивируемые растения

(возраст около 10 лет), выращенные из семян, собранных на Приполярном Урале в бассейне р. Кожим, произрастали на делянках вблизи г. Сыктывкар (подзона средней тайги). Все растения находились в фазе цветения–начала плодоношения.

Анализ элементного состава биомассы органов растений показал, что содержание углерода варьировало в узких пределах – от 40 до 47 % (табл. 1). При этом на его долю в биомассе корней приходилось 45-47, стеблей – в среднем 40, листьев и каудекса – 42-44 %. Концентрация азота варьировала в широком диапазоне в зависимости от части растения и местообитания. По содержанию азота органы растений располагались в следующем порядке: листья > стебли > корни > каудекс. Листья по содержанию азота превышали каудекс в пять-семь раз. Концентрация азота в стеблях была примерно в 2.0-2.5 раза меньше, чем в листьях. Корни мало отличались от каудекса по содержанию азота в единице сухой биомассы. Соответственно величина соотношения C/N была наименьшей у листьев. Каудекс превосходил листья по этому показателю в 8-10 раз. Высокий азотный статус листьев, как основного фотосинтезирующего органа *R. rosea*, отражает их функциональную и метаболическую активность. Имеется положительная связь между содержанием обще-

Таблица 1

Содержание (M ± m) общего азота (N_{общ}), углерода (C), белковых аминокислот (сумма АК) и азота белковых аминокислот (N_{ак}) в растениях *Rhodiola rosea* в период цветения-плодоношения, мг/г сухой массы

Часть растения	N _{общ}	C	C/N	Сумма АК	N _{ак} (% N _{общ})
Приполярный Урал					
Лист	38.9 ± 2.2	455.0 ± 6.0	11.7	201 ± 35	27.7 ± 1.4 (73)
Стебель	14.3 ± 1.2	402.0 ± 2.0	28.1	68 ± 11	9.2 ± 0.7 (62)
Каудекс	5.1 ± 0.4	458.0 ± 7.0	89.9	20 ± 3	3.1 ± 0.3 (59)
Корень	6.0 ± 0.7	471.0 ± 5.0	78.3	23 ± 3	3.7 ± 0.4 (62)
Кольский п-ов					
Лист	17.8 ± 2.9	413.0 ± 6.0	23.2	80 ± 12	11.0 ± 1.0 (62)
Стебель	7.4 ± 1.6	409.0 ± 1.0	55.3	18 ± 3	2.4 ± 0.2 (53)
Каудекс	3.9 ± 0.3	451.0 ± 1.2	115.6	15 ± 2	2.1 ± 0.3 (55)
Корень	4.6 ± 0.9	466.0 ± 2.7	101.3	19 ± 3	2.7 ± 0.2 (53)
Алтай					
Лист	43.2 ± 1.7	414.0 ± 2.0	9.6	217 ± 37	29.5 ± 1.5 (69)
Стебель	25.5 ± 0.8	393.0 ± 4.0	15.4	100 ± 13	13.2 ± 0.8 (52)
Каудекс	8.1 ± 0.4	434.0 ± 2.0	53.6	34 ± 6	5.6 ± 0.5 (62)
Корень	8.4 ± 0.6	445.0 ± 5.0	53.0	33 ± 7	4.9 ± 0.5 (58)
Норвегия					
Каудекс	4.6 ± 0.1	436.0 ± 3.0	94.7	15 ± 2	2.0 ± 0.3 (43)
Сыктывкар					
Лист	26.0 ± 1.1	440.0 ± 7.0	16.9	140 ± 22	19.1 ± 1.1 (71)
Стебель	11.0 ± 1.0	409.0 ± 1.0	37.2	55 ± 10	7.4 ± 0.4 (59)
Каудекс	4.7 ± 0.4	442.0 ± 14.0	94.0	18 ± 3	2.6 ± 0.3 (57)
Корень	4.7 ± 0.5	467.0 ± 5.0	99.4	19 ± 3	2.6 ± 0.2 (56)

го азота в надземных и подземных органах: чем больше азота содержится в листьях, тем выше его концентрация в каудексе. Подобная корреляция выявлена и для других органов. Сравнение растений из различных частей ареала по содержанию азота показывает, что наибольшие концентрации этого элемента были в органах растений, произрастающих на Алтае, наименьшие – на Кольском п-ове (табл. 1). Культивируемые растения занимали промежуточное положение. Столь значительное варьирование концентрации азота, по-видимому, обусловлено несколькими причинами, среди них наиболее значимыми являются условия обитания и генотипические особенности особей.

Большая часть общего азота представлена азотом аминокислот белковой фракции (табл. 1). Особенно это характерно для листьев. Доля азота белковых аминокислот в каудексе не ниже, а в ряде случаев выше, чем в стеблях, и варьирует в пределах 43-62%. Для сравнения в листьях этот показатель составляет 62-73%. По общему содержанию белковых аминокислот листья существенно (в 6-10 раз) превосходят каудекс. Суммарная концентрация белковых аминокислот в каудексе и корнях примерно одинаковая. Более 50% от суммарного содержания аминокислот в составе белка надземных и подземных органов *R. rosea* приходится на моноаминомонокарбоновые и дикарбоновые аминокислоты (табл. 2). Доля основных аминокислот в надземных и подземных органах составляет 16 и 22% соответственно. Около 10% приходится на ароматические аминокислоты, примерно столько же на алифатические оксиаминокислоты. Доля иминокислоты пролина составляет 5-6%. Серосодержащие аминокислоты – цистин и метионин обнаруживаются в незначительных количествах, их доля в составе белка не превышает 1%.

Согласно имеющимся в литературе данным [7], *R. rosea* относится к нитрофилам. Наиболее хорошо растения растут и развиваются на почвенных субстратах, богатых нитратным и аммонийным азотом, например, таких, как места гнездования птиц [2]. Результаты наших опытов по подкормке культивируемых растений минеральными удобрениями в дозе $N_{90}P_{45}K_{45}$ кг д.в./га указывают на способность *R. rosea* поглощать значительные количества азота (табл. 3). Установлено, что в надземных органах многократно возросло содержание нитратного азота. Содержание нитрат-иона в листьях повышалось более чем в пять раз, тогда как в корнях и каудексе его содержание увеличивалось всего на 15-20%. Во всех органах содержание белковых аминокислот повышалось, но в неодинаковой степени: больше всего в каудексе (на 80%), меньше в листьях (на 10%). Следовательно, поглощенный растениями азот не полностью включается в процессы метаболизма, а частично депонируется в виде нитрат-иона, причем в листьях этот процесс наиболее выражен.

Как уже было отмечено ранее, обеспеченность растений азотом может существенным образом влиять на накопление фенольных соединений [3]. Проведенные нами исследования выявили, что внесение в почву минеральных удобрений, по крайней мере, в дозе $N_{90}P_{45}K_{45}$, не повлияло на накопление гликозидов коричневого спирта и тирозола в каудексе растений [4]. Проведенный анализ связи содержания азота и гликозидов в подземных органах *R. rosea* не выявил значимой корреляции между этими показателями. По всей видимости, количество доступного для растений азота, фосфора и калия не является ключевым фактором, регулирующим накопление салидрозида и розавина. Вместе с тем, внесение в почву минеральных удобрений может быть использовано для увеличения биологической про-

Таблица 2

Содержание аминокислот белковой фракции в органах *Rhodiola rosea* в период цветения-плодоношения, мг/г сухой массы

Аминокислота	Лист				Стебель				Каудекс					Корень			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	4
Аспарагиновая	20.5	8.1	20.3	14.1	7.0	3.8	9.3	5.6	2.0	1.7	2.8	2.0	1.5	2.1	2.1	3.2	2.0
Треонин	10.3	4.1	9.9	6.9	3.3	1.8	4.0	2.5	0.9	0.8	1.3	0.9	0.8	1.0	1.1	1.6	1.0
Серин	9.4	3.9	8.9	6.6	3.5	2.0	4.2	2.7	1.0	0.8	1.4	1.0	0.7	1.1	1.0	1.6	1.0
Глутаминовая	24.1	9.0	31.8	16.0	8.9	4.3	16.8	6.7	2.5	1.8	4.9	2.7	1.7	2.7	2.2	5.3	2.1
Пролин	9.3	4.2	10.0	6.4	3.2	2.0	4.2	2.6	0.9	0.7	1.5	0.9	0.8	1.1	0.8	1.5	1.0
Глицин	11.2	4.6	11.7	8.3	3.6	1.9	4.7	3.0	1.3	0.9	2.1	1.5	0.8	1.3	1.2	2.3	1.4
Аланин	14.2	5.8	14.0	9.9	4.7	2.4	6.0	3.7	1.2	0.9	1.8	1.3	0.8	1.3	1.2	1.9	1.2
Валин	16.4	5.2	13.1	8.9	4.2	2.2	5.6	3.7	1.3	1.0	1.7	1.4	0.9	1.3	1.3	1.9	1.3
Изолейцин	6.0	4.2	10.0	7.0	3.4	2.0	5.7	2.4	1.0	0.9	1.3	0.9	0.7	0.9	0.9	1.5	1.1
Лейцин	19.8	8.2	20.1	13.6	7.4	3.4	6.7	5.1	1.5	1.2	2.1	1.8	1.1	1.6	1.8	2.2	1.5
Тирозин	15.1	5.1	17.4	9.3	4.3	2.6	12.0	4.9	1.1	1.1	1.9	1.2	0.9	1.0	1.3	2.0	1.2
Фенилаланин	11.2	4.9	12.6	8.6	3.6	1.8	4.7	2.5	0.8	0.6	1.1	0.8	0.5	0.8	0.7	1.3	0.8
Гистидин	4.9	1.9	6.0	3.1	1.5	0.7	1.9	1.1	0.6	0.4	0.9	0.6	0.3	0.6	0.5	0.9	0.5
Лизин	16.5	6.7	17.9	11.5	5.5	3.1	8.1	4.3	1.9	1.3	2.5	1.8	0.7	2.0	1.5	2.7	1.6
Аргинин	12.4	4.5	13.4	8.1	3.9	1.9	5.9	3.2	2.2	0.9	6.4	2.0	0.9	4.0	1.3	5.3	1.1
Сумма	201.3	80.1	216.7	138.2	67.9	35.9	99.9	54.1	20.1	15.2	33.6	20.8	13.1	22.7	18.9	30.9	18.9

Примечание: представлены среднеарифметические значения, стандартная ошибка средней не более 15%. В растениях на Приполярном Урале (1), Кольском п-ове (2), Алтае (3), опытных делянках в Сыктывкаре (4) и Норвегии (5) отмечены следовые количества цистина и метионина.

дуктивности и выхода биологически активных веществ при выращивании *R. rosea* в условиях культуры.

Таким образом, в результате проведенных исследований выявлено, что растения *R. rosea* из различных местообитаний существенно варьируют по содержанию общего азота и их органы располагаются в следующем порядке: листья > стебли > корни > каудекс. Листья существенно превышали стебли и подземные органы по содержанию этого элемента. Корни мало отличались от каудекса по содержанию азота в единице сухой биомассы. Выявлена тесная положительная корреляция между содержанием азота в надземных и подземных органах. Установлено, что большая часть общего азота во всех органах растений представлена азотом белка. Полученные данные свидетельствуют о высокой способности *R. rosea* поглощать почвенный азот. При внесении в почву минеральных удобрений ($N_{90}P_{45}K_{45}$) в надземных органах (листья и стебли) происходит депонирование элемента в виде нитрат-иона. В подземных органах (корни и каудекс) отмечено интенсивное восстановление нитратного азота, о чем свидетельствует увеличение содержания белковых аминокислот. Несмотря на значительные изменения биохимического состава опытных растений, внесение минеральных удобрений не оказало существенного влияния на накопление биологически активных веществ (салидрозид и розавина).

ЛИТЕРАТУРА

1. Барнаулов О.Д., Лимаренко Ю.А., Куркин В.А. Сравнительная оценка биологической активности соединений, выделенных из видов *Rhodiola L.* // Хим.-фарм. журн., 1986. Т. 20, № 9. С. 1107-1112.

Таблица 3

Влияние подкормки минеральными удобрениями ($N_{90}P_{45}K_{45}$) на содержание ($M \pm m$) общего азота ($N_{общ}$), углерода (С), белковых аминокислот (сумма АК) и нитрат-иона (NO_3^-) в растениях *Rhodiola rosea* в период цветения – начала плодоношения в контроле (верхняя строка) и опыте (нижняя строка), мг/г сухой массы

Часть растения	$N_{общ}$	С	С/Н	Сумма АК ($N_{ак}$, % $N_{общ}$)	NO_3^-
Лист	31.4 ± 6.3	393 ± 12	12.5	133 ± 24 (64)	1.5 ± 0.1
	45.8 ± 3.8	353 ± 12	7.7	142 ± 30 (44)	8.5 ± 1.1*
Стебель	13.3 ± 2.9	414 ± 7	31.2	54 ± 11 (55)	1.8 ± 0.5
	26.2 ± 2.5*	413 ± 8	15.7	96 ± 18 (48)	5.1 ± 0.7*
Каудекс	8.6 ± 1.1	430 ± 6	50.0	34 ± 6 (63)	0.8 ± 0.1
	15.8 ± 1.1*	438 ± 3	27.7	62 ± 14 (72)	1.1 ± 0.2
Корень	9.6 ± 1.9	451 ± 6	46.9	35 ± 6 (44)	0.8 ± 0.1
	14.7 ± 1.1	452 ± 9	30.7	53 ± 11 (56)	1.1 ± 0.2

* Различия между контролем и опытом достоверны на уровне $p \leq 0.05$.

2. Бреслина И.П. Орнитофильная флора островов Кандалакшского залива Белого моря // Экология, 1979. № 2. С. 45-52.

3. Запрометов М.Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М.: Наука, 1993. 272 с.

4. Захожий И.Г. Влияние светового режима и минерального питания на накопление БАВ в культивируемых растениях *Rodiola rosea L.* // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. IV междунар. конф. СПб., 2007. С. 131-132.

5. Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая (золотой корень). Томск, 2004. 292 с.

6. Соколов С.Я., Ивашин В.М., Запесочная Г.Г. Исследование нейротропной активности новых веществ, выделенных из родиолы розовой // Хим.-фарм. журн., 1985. Т. 19, № 11. С. 1367-1371.

7. Porsild A.E. Illustrated flora of Canadian Arctic Archipelago. Ottawa, 1957. 209 p. – (Bull. Nat. Museum Canada. Ser. 50; № 146). ❖



ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

к.б.н. Г. Табаленкова

с.н.с. лаборатории экологической физиологии растений
E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru, тел. (8212) 24 96 87

Научные интересы: физиология и биохимия растений, донорно-акцепторные системы

Формирование продуктивности сельскохозяйственных культур и ее результат зависит от генотипических и физиолого-биохимических особенностей видов и сортов и их взаимодействия со средой. В подзоне средней тайги европейского Северо-Востока проходит граница возделывания культурных растений и северная граница ареала многих природных видов растений. Специализация сельскохозяйственного производства и спектр возделываемых культур на Севере ограничиваются низкой тепло-

обеспеченностью, коротким вегетационным периодом, бедностью и повышенной кислотностью почв. Продукционный процесс является сложной и интегрированной функцией растений, основу которого составляют генетически детерминированные процессы роста и развития. Их субстратное и энергетическое обеспечение определяется метаболической активностью клетки, ткани, органа, организма, т.е. в продукционном процессе участвуют механизмы всех уровней организации. В условиях холодного климата особое

значение приобретают скорость прохождения этапов развития, адаптивность и стабильность метаболизма у разных видов и сортов растений, что связано со временем созревания культуры. Поэтому функционирование растений и формирование продуктивности северных агроценозов имеют специфические особенности.

Характерным признаком северных агроценозов является ускоренное развитие ассимилирующей поверхности. Агроценозы способны формировать достаточно большую ассимиляционную поверхность, что обусловлено длинным световым днем и достаточным увлажнением. Так, площадь листовой поверхности картофеля достигает $5 \text{ м}^2/\text{м}^2$, у многолетних трав – кле-

вера лугового и рапontiкума сафлоровидного – более 3 м²/м². Культуры, существенно различающиеся по морфологическим и физиолого-биохимическим показателям, образуют приблизительно одинаковое количество сухой биомассы на единицу площади фитоценоза (табл. 1). Однако разрастание и продолжительный рост листовой поверхности приводят к ухудшению радиационного режима в посевах и требуют значительных энергопластических затрат для роста и поддержания, что отрицательно сказывается на формировании урожая картофеля и зерновых культур. Физиологическая причина усиленного вегетативного роста заключается в повышенной активности гиббереллинов – ростовых гормонов, что свойственно многим растениям в условиях длинного дня. Повышенная активность гиббереллинов, проявляющаяся даже у нейтральных сортов картофеля на длинном дне, тормозит процессы клубнеобразования, созревания и готовность клубня к переходу в состояние покоя [2]. Недостаток тепла приводит к удлинению фаз развития, что, с одной стороны, положительно сказывается на сохранении ассимиляционной поверхности, но задерживает налив клубней картофеля и созревание зерна ячменя и овса. Так, высокие приросты урожая клубней до 0.9 г/м² наблюдались при оптимальных температурах во второй половине вегетации, при недостатке тепла темпы прироста снижались до 0.1 г/м². В наиболее благоприятных условиях оказываются многолетние растения, активная вегетация которых начинается уже в мае. Отличительной особенностью многолетних трав являются максимальные суточные приросты (до 0.9-1.4 см/сут.), отмечаемые в начале вегетации, что отражает их общую стратегию – развитие ассимилирующей поверхности в наиболее ранние сроки. В условиях Севера этот период совпадает с длинным световым днем, что является одним из факторов, способствующих быстрому росту и накоплению биомассы.

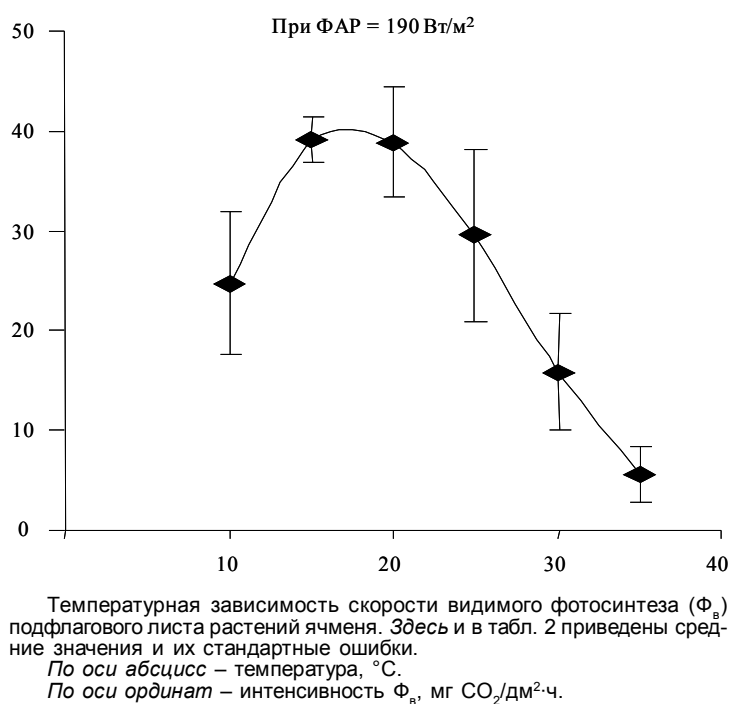
Показатели листовой поверхности и накопление урожая сельскохозяйственными культурами

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

Примечание: ЛИ – листовой индекс, УППЛ – удельная поверхностная плотность листа.

Экспериментальные определения фотосинтетического газообмена сельскохозяйственных культур показали, что его суточная продолжительность в условиях длинного светового дня достигает 18-20 ч, что почти в 1.5 раза дольше, чем в средней полосе России. Сравнение показало, что скорость фотосинтеза растений на Севере ниже, чем у близкородственных видов и культур южных районов. Однако в период максимальных приростов северные растения сопоставимы с растениями умеренной зоны по суточной продуктивности фотосинтеза. Благодаря большей продолжительности дня величина этого показателя у исследованных видов варьировала в пределах 180-240 мг СО₂/дм², средние величины примерно вдвое ниже максимальных [4]. Фотосинтез является одним из наиболее чувствительных к температуре процессов. Растения умеренной зоны ассимилируют с наибольшей скоростью

в диапазоне температур 18-28 °С. Большинство же видов на Севере достигали 60-80 % максимальной возможной скорости фотосинтеза при температуре 7-12 °С. Так, у адаптированных к условиям Севера сортов картофеля средняя интенсивность фотосинтеза при температуре 10-20 °С составляет 10-15 мг СО₂/г·ч, что обеспечивает за день ассимиляцию до 150-260 мг СО₂/дм² листьев. Для ячменя зона температурного оптимума находится в пределах 12-23 °С. При 8-10 °С растения были способны синтезировать с интенсивностью 20 мг СО₂/дм²·ч (см. рисунок). Температурный оптимум фотосинтеза в пределах 10-20 °С указывает на хорошую адаптацию растений к условиям Севера. Необходимым условием эффективной работы фотосинтетического аппарата является организация пигментного комплекса и поддержание высокой фотосинтетической активности растений. Общей закономерностью формирования пигментного фонда является увеличение содержания фотосинтетических пигментов к периоду цветения и уменьшение к концу вегетации. Различия между минимумом и максимумом в содержании пигментов в листьях культурных растений составляют 1.5-2.5 раза [3]. Большинство культурных растений относится к группе светлюбивых. Однако при выращивании на Севере многие из них, особенно кормовые травы, проявляют выраженные признаки теневыносливости, что позволяет поглощать СО₂ при пони-



закономерностью формирования пигментного фонда является увеличение содержания фотосинтетических пигментов к периоду цветения и уменьшение к концу вегетации. Различия между минимумом и максимумом в содержании пигментов в листьях культурных растений составляют 1.5-2.5 раза [3]. Большинство культурных растений относится к группе светлюбивых. Однако при выращивании на Севере многие из них, особенно кормовые травы, проявляют выраженные признаки теневыносливости, что позволяет поглощать СО₂ при пони-

женной (вдвое-втрое от полной) освещенности.

Важным аспектом продукционного процесса является взаимоотношение между потребляющими и производящими ассимиляты органами. В условиях Севера мощным фактором, регулирующим донорно-акцепторные отношения растений и вызывающим перераспределение потоков ассимилятов, является фотопериод. Усиление вегетативного роста в условиях длинного светового дня приводит к распределению значительной части ассимилятов в вегетативные органы, стимулируя их рост и замедляя переход к репродуктивному развитию. В результате нет четкой грани между разными по скороспелости сортами. Интенсивность поглощения ¹⁴CO₂ листьями картофеля не зависит от скороспелости сорта, хотя их ассимиляционная способность выше у селекционного картофеля, чем у их диких сородичей (табл. 2). Кроме того, сорта меньше, чем дикорастущие виды, зависят от длины дня, отличаются более высокой акцептирующей способностью клубней и характеризуются интенсивным оттоком ассимилятов из листьев в клубни. При сокращении светового дня происходит усиление оттока меченых ассимилятов из надземных органов в клубни. При этом не только увеличивается биомасса, но и содержание в них крахмала.

Способность ценоза формировать биомассу во многом определяется балансом углерода. Переход растений на новый уровень донорно-акцепторных отношений, связанный с образованием репродуктивных и запасающих органов, приводит к изменению соотношения фотоассимилятов, используемых для образования вегетативной массы или отлагаемых в запас. Анализ данных показал, что к концу вегетации в биомассе однолетних и многолетних злаковых трав сохраняется 25-30 % первоначально ассимилированного углерода. Это позволяет полагать, что быстрое использование углерода этими культурами определяется метаболическими процессами, связанными с ростовой функцией, а именно образованием побегов кущения у райграса однолетнего и ростом надземных побегов и корневищ у кост-

реца безостого и канареечника тростниковидного. Именно эта способность определяет интенсивность их отрастания после скашивания. Приоритетным направлением транспорта ассимилятов у растений ячменя, картофеля и рапontiкума сафлоровидного является отток в запасающие органы. Углерод, депонированный в зерне, обеспечивал семенное размножение ячменя, в клубнях картофеля – вегетативное, а создание в подземных органах рапontiкума сафлоровидного резервного фонда ассимилятов определяло степень перезимовки и быстрое образование ассимиляционного аппарата при отрастании.

Урожай, являясь лишь частью общей биомассы, часто коррелирует с общей продуктивностью и определяется присущим конкретному генотипу характером распределения биомассы в системе целого растения. В условиях средней полосы России максимальное накопление урожая клубней и зерна наблюдается при температурах воздуха 17-19 °С. В условиях Севера формирование хозяйственного урожая, как и температурный оптимум фотосинтеза, сдвинуто в сторону пониженных температур воздуха, что можно рассматривать как элемент онтогенетической адаптации растений. Медленное развитие и низкая интенсивность роста биомассы репродуктивных органов тормозят реутилизацию фондов временно депонированных ассимилятов, поскольку транспорт ассимилятов у большинства культур более восприимчив к температуре, чем фотосинтез [1].

В условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока картофель и зерновые культуры реализуют продуктивный потенциал на 60-

Таблица 2
Удельная активность вегетативных органов (n = 8) картофеля через 1 ч после экспозиции в атмосфере с ¹⁴CO₂, фаза цветения – начало клубнеобразования, тыс. имп./100 мг сухой массы/мин.

Часть растения	<i>S. tuberosum</i>		<i>S. kesselbrennerii</i>
	А	Б	
Лист	7.5 ± 0.7	8.9 ± 0.9	1.2 ± 0.2
Черешок	7.0 ± 0.8	8.1 ± 0.7	1.1 ± 0.1
Стебель	6.0 ± 0.7	5.3 ± 0.6	1.5 ± 0.2
Соцветие	10.7 ± 1.3	9.5 ± 1.0	0.4 ± 0.1
Корень	2.9 ± 0.2	1.9 ± 0.1	1.3 ± 0.1
Клубень	12.0 ± 1.4	12.5 ± 1.0	0.4 ± 0.02

Примечание: А – среднеранний сорт Детскосельский, Б – среднепоздний сорт Идеал.

70 %, что связано с коротким вегетационным периодом, а также низкой температурой и высокой влажностью воздуха в период созревания семян ячменя и налива клубней картофеля. Более того, несмотря на достаточно высокую устойчивость этих культур к климатическим условиям региона, клубни и зерно, как правило, содержат большое количество растворимых сахаров, низкое – крахмала и физиологически не зрелые. В целом биомасса северных растений содержит меньше высокомолекулярных и больше низкомолекулярных соединений, следовательно, отличается низкой интенсивностью процессов синтеза. Так, в период уборки величина соотношения крахмал/сахара в два-три раза ниже уровня, характерного для зрелого клубня (табл. 3). Причиной незавершенности процесса крахмалонакопления является короткий период клубнеобразования (40 дней), а также невысокие температуры (13.9 °С) и повышенная влажность почвы, которые тормозят синтез и накопление крахмала в клубнях. Наиболее полно реализуют продуктивный потенциал однолетние и многолетние травы. Длинный световой день, умеренные температуры и достаточное количество влаги способствуют быстрому нарастанию вегетативной массы. Однако при неблагоприятном сочетании и взаимодействии факторов и напряженного протекания физиологических процессов даже эти агроценозы имеют низкую продуктивность.

Таким образом, рассматривая продукционный процесс как интегральную функцию растений, нам удалось дополнить представления о

Таблица 3
Содержание растворимых углеводов и крахмала в клубнях картофеля, % на сухую массу

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

формировании продуктивности и резистентности современных сортов картофеля, ячменя, однолетних и многолетних кормовых трав, ориентированных на использование в условиях холодного климата. Основными физиолого-биохимическими факторами формирования продуктивности сельскохозяйственных культур на Севере являются широкий диапазон и варьирование скорости CO_2 -газообмена при изменении температурных и световых условий; сравнительно низкий температурный оптимум фотосинтеза; пластичность пигментного комплекса и его способность поддерживать функ-

циональную активность при пониженной освещенности; продолжительный рост листовой поверхности; распределение значительной части ассимилятов в вегетативные органы; повышенное накопление низкомолекулярных соединений. Познание общих закономерностей функционирования растений создает основы для оптимизации продукционного процесса, позволяет оценить степень соответствия метаболизма тех или иных видов и сортов климату, прогнозировать их продуктивность и устойчивость при глобальных изменениях климата.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гамалей Ю.В. Отток фотоассимилятов в природных и экспериментальных условиях // Физиология растений, 1996. Т. 43, № 3. С. 328-343.
2. Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Морфофизиология клубнеобразующих растений. СПб.: Наука, 2000. 208 с.
3. Куренкова С.В. Пигментная система культурных растений в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 1998. 114 с.
4. Швецова В.М. Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных растений на Севере. Л.: Наука, 1987. 94 с. ❖

РАЗНООБРАЗИЕ ЦИАНОБИОНТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ФИКСАЦИЯ АЗОТА НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ



к.с.-х.н., с.н.с. **Г. Романов**
 декан сельскохозяйственного факультета
 Сыктывкарского лесного института
 E-mail: gennadyr@sfi.komi.ru
 тел. (8212) 20 29 15

Научные интересы: *биологическая фиксация азота воздуха свободноживущими, ассоциативными и симбиотическими микроорганизмами в почвах и водоемах*

к.б.н. **Т. Пыстина**
 н.с. отдела флоры
 и растительности Севера
 E-mail: pystina@ib.komisc.ru
 тел. (8212) 24 50 12

Научные интересы: *таксономическое разнообразие лишайников Республики Коми, редкие виды, экология и охрана лишайников*



Известно, что растительный покров на большей части территории Республики Коми начал формироваться в среднем плейстоцене после окончания днепровского и московского оледенений, а на востоке Большеземельской тундры – после осташковского (поздневалдайского) оледенения [2]. При этом в бореальный период голоцена происходит дифференциация тайги на северную и среднюю подзоны, а в атлантический период голоценового климатического оптимума – на подзону южной тайги [23]. О путях формирования флоры высших растений можно судить по данным палеоботаники. Однако, в отличие от сосудистых растений, лишайники практически не сохраняются в ископаемом состоянии. Тем не менее, несомненно, что лишайники в различные геологические эпохи на европейском северо-востоке России, в том числе и на территории Республики Коми, являлись неизменными компонентами формирующихся тундровых и таежных растительных сообществ. Достоверным подтверждением этапов исторического развития лишайников служит анализ географических элементов, слагающих современную флору лишайников. Так, в южных и центральных частях Республики Коми на известняках всегда многочисленно и разнообразно представлены виды арктоальпийского элемента. Предположительно, сохраниться здесь они могли со времени валдайского оледенения, когда большая часть территории принадлежала так называемой перигляциальной зоне.

Лишайники являются одними из древнейших обитателей планеты. Мнения об их возрасте в лите-

ратуре различны. К примеру, возникновение цианобионтных лишайников некоторыми авторами датируется периодом между миоценом и плиоценом [54]. Позднее сложилось представление о них как о более древних организмах, возникших в конце второго – начале третьего периодов палеозойской эры (более 400 млн. лет назад) одновременно с первыми наземными растениями [14, 34, 43]. Лишайники представляют собой своеобразный, так называемый симбиотический организм, где успешно сожительство друг с другом представители двух или даже трех царств органического мира – грибы, водоросли и/или цианобактерии (сине-зеленые водоросли). Грибной компонент лишайника (микобионт) принадлежит в основном к сумчатым грибам (пиреномицетам и дискомицетам) и реже – к базидиомицетам. Из всех известных науке в настоящее время грибов 20 % формируют лишайники. Водорослевый и бактериальный компоненты называют фотобионтом. У 90 % всех лишайников основной фотобионт представлен зелеными, у 10 % – синезелеными водорослями [24].

Характеризуя взаимоотношения между микобионтом и фотобионтом, можно отметить, что популярная точка зрения, заключающаяся в том, что лишайники являются классическим примером симбиоза гриба, водоросли и/или цианобактерии, в настоящее время пересмотрена в сторону представлений о паразитических отношениях, складывающихся между ними, в которых грибной компонент является паразитом, а фотобионты – хозяевами [53]. При этом любопытно, что основу лишайникового

слоевища составляет преимущественно микобионт (98 % массы тела лишайника). Поэтому лишайники являются, пожалуй, единственным примером такого паразитизма, при котором микроскопический хозяин (водоросль или цианобактерия) поддерживает жизнь огромного, по сравнению с ним, паразита. Иными словами, по размерам и расположению компонентов лишайника по отношению друг к другу, а также характеру взаимоотношений, складывающихся между ними, лишайники являют собой пример паразитизма, вывернутого наизнанку.

Тело лишайника называют слоевищем (талломом). По внешней форме слоевища делят на четыре морфологических типа: накипные или корковые, чешуйчатые, листоватые и кустистые. Причем деление это весьма условное, так как среди указанных форм имеются виды с промежуточным типом строения [25]. По внутреннему строению различают два типа слоевищ: гетеромерный, когда водоросли в теле лишайника образуют упорядоченный слой, и гомеомерный, когда они располагаются диффузно между гифами гриба. Причем только лишайники с цианобактериями в качестве основного фотобионта могут формировать гомеомерные, так называемые слизистые талломы (фото 1). У лишайников с зелеными водорослями цианобактерии могут находиться в специальных выростах – цефалодиях. Цефалодии представляют собой особые образования (выросты) булабовидной, шаровидной или коралловидной формы и развиваются на верхней или нижней стороне слоевища (фото 2). У некоторых видов (фото 3) образуются внутренние цефалодии [9].

Количество видов лишайников, по данным разных авторов, приведенным в монографии Л.Г. Бязрова [6], оценивается от 13500 до 17000, а А.Н. Окснером [25] – в 26000. В природе роль лишайников велика. Они являются основными строителями растительных сообществ, таких как боры-беломошники, тундры, гольцы. В горах лишайники, поселяясь на голых скалах и валунах, постепенно разрушают их, тем самым подготавливая почву для других растений. Их талломы дают приют многочисленным представителям беспозвоночных животных. Некоторые лесные птицы и мелкие млекопитающие используют их для строительства гнезд. Кроме северных оленей, на лишайниковой диете периодически сидят некоторые виды мышевидных грызунов, белки и лоси. В природных экосистемах лишайники с цианобактериальным фотобионтом являются важными, а иногда единственными поставщиками биологически фиксированного азота воздуха. Богатый видовой состав цианобионтных лишайников указывает на высокое биологическое разнообразие в лесах, что нашло широкое применение для выявления особо ценных участков лесов, перспективных для охраны. Распространение большинства из них, включая такие заметные роды, как *Eriodernia*, *Leptogium*, *Lobaria*, *Nephroma*, *Pannaria*, *Parmeliella*, *Peltigera*, *Pseudocyphellaria* и *Sticta* часто ограничено девственными или старовозрастными лесами [48]. В некоторых регионах (например, в Новой Шотландии) азотфиксирующие лишайники являются существенными компонентами влажных прибрежных лесов [36, 50], а в кедрово-тсуговых лесах Британской Колумбии их обилие превышает таковое лишайников с зелеными водорослями [35]. Цианобактериальный компонент лишайника представлен многими известными фиксаторами азота воздуха. При этом цианобактерии, в отличие от ризобий у бобовых растений, могут быть выделены из лишайника и функционировать без потери их нормального метаболизма и фиксации азота воздуха [51]. Микобионт же без фотобионта нежизнеспособен. В двухкомпонентных лишайниках (гриб+цианобактерия) цианобактерии обеспечивают микобионт углеводами и азотистыми веществами, в трехком-



Фото 1. Род *Collema* относится к так называемым слизистым лишайникам, талломы которых при увлажнении сильно набухают (на фото – *C. flaccidum*).

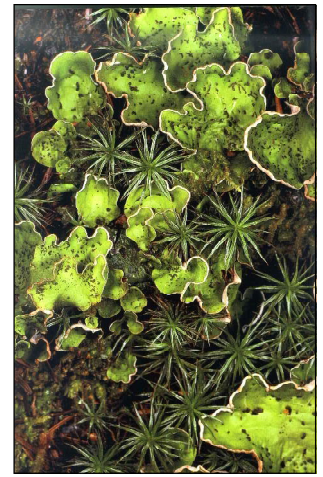


Фото 2. Свое название пельтигера пупырчатая (*Peltigera apthosa*) получила из-за многочисленных черных точек, которые являются наружными цефалодиями и содержат клетки *Nostoc*.



Фото 3. Во влажном состоянии у нефромы арктической (*Nephroma arcticum*) отчетливо видны внутренние цефалодии.



Фото 4. Редкий цианобионтный лишайник солорина губчатая (*Solorina spongiosa*).

понентных (гриб+зеленая водоросль+цианобактерия) – только азотом.

Азотфиксирующая способность лишайников определяется исключительно наличием в них цианобактерий, которые могут удовлетворять потребности лишайника в азоте на 90 %, что было показано на примере лишайника *Peltigera aphthosa* еще в прошлом веке [44]. Грибной компонент лишайника к биологической фиксации азота воздуха не способен [18]. Зеленые водоросли, в отличие от цианобактерий, удовлетворяют свои потребности в азоте за счет поглощения различных его форм из почвы или субстратов, на которых они расселяются, но, главным образом, из атмосферных осадков [52]. Способность фиксировать молекулярный азот была установлена у 10 % известных видов лишайников, при этом цианобактерии являются единственными симбионтами у около 50 родов и 1000 видов лишайников; совместно с зелеными водорослями цианобактерии встречаются еще у примерно 20 родов и 500 видов (Olafsen, 1989, *цит. по:* [48]). Среди цианобактерий в лишайниках наиболее обычны образующие гетероцисты виды родов *Nostoc*, *Scytonema*, *Calothrix* и *Fischerella*, реже *Nephromorpha*, *Stigonema* и *Mastigocladus*. Широко представлены одноклеточные формы: *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Gloeothece*, *Synechocystis* и *Aphanocapsa*. В ходе изучения таксономической принадлежности фотосинтезирующего компонента выявлены интересные факты. К примеру, было установлено, что разные виды лишайников из географически удаленных мест могут иметь в качестве фотобионта один и тот же вид цианобактерии, и наоборот – один и тот же таллом лишайника в своих цефалодиях может содержать совершенно разные виды и даже роды цианобактерий [49]. В Республике Коми в настоящее время известно 983 вида лишайников, из них 112 являются азотфиксирующими (т.е. 11% всех известных видов). У 69 % (77 видов) цианобактерии являются основным фотобионтом, у оставшегося 31 % (35 видов) – локализованы в цефалодиях (табл. 1). В качестве фотосинтезирующего компонента у 70 % видов присутствует *Nostoc*, отмечены также *Scytonema*, *Stigonema*, *Gloeocapsa*, *Nyella*. Наиболее крупными родами являются *Peltigera* (24 вида), *Stereocaulon* (18), *Collema* (15), *Leptogium* (11), *Nephroma* (7), *Lobaria* и *Placynthium* (по пять видов каждый).

Лишайники имеют космополитное распространение – от южных пустынь до Антарктиды и Арктики [28, 39], но в большей степени тяготеют к высоким широтам, где иногда доминируют в растительном покрове. В Республике Коми лишайники, в том числе азотфиксирующие, представлены во всех природно-климатических зонах. В таежной зоне цианобионтные лишайники приурочены в основном к старовозрастным долинным и пойменным лесам (р. *Collema*, *Leptogium*, *Nephroma*, *Lobaria*, *Fuscopannaria*, *Peltigera*). Основными факторами, обуславливающими их произрастание в данных экотопах, являются постоянно влажный микроклимат и наличие подходящих субстратов – крупных стволов

лиственных деревьев. Кроме того, представители р. *Peltigera* могут играть заметную роль в напочвенном покрове сосняков-беломошников и суходольных лугов [27]. В горных и равнинных тундрах наряду с таким широко распространенным родом, как *Peltigera*, довольно обычны представители р. *Solorina* (фото 4), *Stereocaulon*, *Amygdalaria*, *Placynthium*, реже отмечаются *Pilophorus*, *Euopsis*, *Lempholemma* и некоторые другие [20, 21, 30]. Встречаются они чаще на почве в различных типах тундр, в горных районах нередко на каменистых субстратах (скалы, валуны, останцы, щебень и т.д.). За последние годы накоплен большой фактический материал о разнообразии Республики Коми. Наиболее изученной в лихенологическом аспекте является таежная зона. Северо-восток Большеземельской тундры обследован в меньшей степени. В настоящее время для тундровой зоны Республики Коми на основе обобщения полевых исследований, литературных данных и гербарных материалов известно порядка 130 видов лишайников [7, 13, 17, 26, 30, 32].

Восточная часть Большеземельской тундры, занимающая площадь 38 тыс. км², расположена в пределах тундровой зоны в подзонах северных и южных гипоарктических тундр и лесотундры. Согласно флористическому районированию восточно-европейской Арктики, восточная часть Большеземельской тундры входит в состав Арктической флористической области Европейско-Западносибирской провинции и является частью Урало-Новоземельской подпровинции. Подразделяется на Югорский, Предуральский и Большеземельский флористические округа [28]. Сведения, представленные ниже, приведены для территории Предуральского флористического округа. Округ охватывает бассейн р. Кара, кроме ее нижнего течения, водораздел рек Кара и Коротайха, бассейн р. Воркута и верховьев р. Уса и вплотную подходит к Полярному Уралу [28]. Расположен в подзоне южных гипоарктических тундр в обеих его полосах – мелкоерниковой (Хальмеръюский район) и крупноерниковой (Воркутинский район) [11]. Хальмеръюский район характеризуется развитием ивняково- и разнотравно-кустарниковых моховых и лишайниковых тундр, большим участием пятнистых кустарничковых и разнотравно-дриадовых тундр на щебнистых склонах. Заболоченность территории невелика, встречаются валико-полигональные и плоскобугристые болота, в озерных котловинах нередко осоковые болота. В долинах рек, по широким лощинам развиты ивняковые заросли. На возвышенностях верхние части склонов заняты осоково-моховыми тундрами. В растительном покрове Воркутинского района преобладают ерниково-ивняковые и ивняково-ерниковые моховые и лишайниковые тундры. В ложбинах стока развиты разнотравные ивняки, которые занимают и нижние части склонов в лоцины. Плоские вершины водоразделов заболочены. Здесь распространены грядово-мочажинные и плоскобугристые болота. Осоковые болота встречаются редко вдоль ручьев по дну лоцин или окаймляют тундровые

Список видов цианобионтных лишайников, встречающихся в Республике Коми

Название лишайника	Цианобионт	Название лишайника	Цианобионт
<i>Amygdalaria panaeola</i> (Ach.) Hertel & Brodo in Brodo & Hertel	Глоеосапса (цефалодии)	<i>P. membranacea</i> (Ach.) Nyl.	» »
<i>Arctomia delicatula</i> Th. Fr.	Nostoc	<i>P. monticola</i> Vitik.	» »
<i>Collema ceranicum</i> Nyl.	То же	<i>P. neckeri</i> Hepp ex Müll. Arg.	» »
<i>C. cristatum</i> (L.) Weber ex F.H.Wigg.	» »	<i>P. neopolydactyla</i> (Gyeln.) Gyeln.	» »
<i>C. flaccidum</i> (Ach.) Ach.	» »	<i>P. rufescens</i> (Weiss) Humb.	» »
<i>C. fragrans</i> (Sm.) Ach.	» »	<i>P. scabrosa</i> Th. Fr.	» »
<i>C. furfuraceum</i> (Arnold) Du Rietz	» »	<i>P. scabrosella</i> Holt.-Hartw.	» »
<i>C. fuscovirens</i> (With.) J. R. Laundon	» »	<i>P. venosa</i> (L.) Hoffm.	» » (цефалодии)
<i>C. glebulentum</i> (Nyl. Ex Cromb.) Degel.	» »	<i>Pilophorus cereolus</i> (Ach.) Th.Fr.	Stigonema (цефалодии)
<i>C. limosum</i> (Ach.) Ach.	» »	<i>Pilophorus robustus</i> Th. Fr.	Nostoc (цефалодии)
<i>C. nigrescens</i> (Huds.) DC.	» »	<i>Placynthium asperellum</i> (Ach.) Trevis.	Rivulariaceae или Scytonemataceae
<i>C. occultatum</i> Bagl.	» »	<i>P. flabellusum</i> (Tuck.) Zahlbr.	То же
<i>C. polycarpon</i> Hoffm.	» »	<i>P. nigrum</i> (Huds.) Gray	» »
<i>C. subflaccidum</i> Degel.	» »	<i>P. rosulans</i> (Th.Fr.) Zahlbr.	» »
<i>C. tenax</i> (Sw.) Ach. em. Degel.	» »	<i>P. stenophyllum</i> (Tuck.) Fink	» »
<i>C. undulatum</i> Laurer ex Flot.	» »	<i>P. tantaleum</i> (Hepp) Hue	» »
<i>Dendriscoaulon umhausense</i> (Auersw.) Degel.	» » (цефалодии)	<i>Polychidium muscicola</i> (Sw.) Gray	Nostoc
(<i>Lobaria amplissima</i> (Scop.) Forssell)		<i>Protopannaria pezizoides</i> (Weber) P.M. Jørg. & S. Ekman	» »
<i>Euopsis granatina</i> (Sommerf.) Nyl.	Глоеосапса	<i>Psoroma hypnorum</i> (Vahl) Gray	» » (цефалодии)
<i>E. pulvinata</i> (Schaer.) Vain.	То же	<i>Pyrenocollema caesium</i> R. C. Harris	Hyella
<i>Fuscopannaria confusa</i> (P.M.Jørg) P.M.Jørg	Nostoc	<i>P. haemalella</i> (Nyl.) Blomb. & Forssell	Gloeoscapa
<i>F. leucophaea</i> (Vahl) P. M. Jørg.-	» »	<i>P. haematina</i> P.M.Jørg. & Henssen	То же
<i>F. praetermissa</i> (Nyl.) P.M.Jørg.	» »	<i>Solorina crocea</i> (L.) Ach.	Nostoc (цефалодии)
<i>Lempholemma cladodes</i> (Tuck.) Zahlbr.	» »	<i>S. saccata</i> (L.) Ach.	То же
<i>L. polyanthes</i> (Bernh.) Malme	» »	<i>S. spongiosa</i> (Ach.) Anzi	» »
<i>Leptogium burnetiae</i> Dodge	» »	<i>Spilonema revertens</i> Nyl.	Stigonema
<i>L. cyanescens</i> (Rabh.) Körb.	» »	<i>Stereocaulon alpinum</i> Laurer	Nostoc (цефалодии)
<i>L. gelatinosum</i> (With.) J.R.Laundon	» »	<i>S. arenarium</i> (Savicz) I. M. Lamb	Nostoc и Stigonema (цефалодии)
<i>L. imbricatum</i> P. M. Jørg.	» »	<i>S. botryosum</i> Ach.	Nostoc или Stigonema (цефалодии)
<i>L. intermedium</i> (Arnold) Arnold	» »	<i>S. condensatum</i> Hoffm.	Stigonema (цефалодии)
<i>L. lichenoides</i> (L.) Zahlbr.	» »	<i>S. cumulatum</i> (Sommerf.) Timdal	То же
<i>L. rivulare</i> (Ach.) Mont.	» »	<i>S. dactylophyllum</i> Flörke	» »
<i>L. saturninum</i> (Dicks.) Nyl.	» »	<i>S. glareosum</i> (L.I.Savicz) H.Magn.	Nostoc (цефалодии)
<i>L. subtile</i> (Schrad.) Torss.	» »	<i>S. grande</i> (H.Magn.) H.Magn.	Nostoc и Stigonema (цефалодии)
<i>L. tenuissimum</i> (Dicks.) Körb.	» »	<i>S. intermedium</i> (Savicz) H.Magn.	То же
<i>L. teretiusculum</i> (Wallr.) Arnold	» »	<i>S. paschale</i> (L.) Hoffm.	Stigonema (цефалодии)
<i>Lichinodium sirosiphoideum</i> Nyl.	Scytonema	<i>S. rivulorum</i> H.Magn.	Nostoc (цефалодии)
<i>Lobaria hallii</i> (Tuck.) Zahlbr.	Nostoc	<i>S. saxatile</i> H.Magn.	Nostoc или Stigonema (цефалодии)
<i>L. linita</i> (Ach.) Rabenh.	То же (цефалодии)	<i>S. sibiricum</i> I.M.Lamb	Stigonema (цефалодии)
<i>L. pulmonaria</i> (L.) Hoffm.	» » (цефалодии)	<i>S. spathuliferum</i> Vain.	Nostoc или Stigonema (цефалодии)
<i>L. scrobiculata</i> (Scop.) DC.	» »	<i>S. subcoralloides</i> (Nyl.) Nyl.	Stigonema (цефалодии)
<i>Massalongia carnosa</i> (Dicks.) Körb.	» »	<i>S. symphycheilum</i> I.M.Lamb	Stigonema (цефалодии)
<i>Micarea assimilata</i> (Nyl.) Coppins	» » (цефалодии)	<i>S. tomentosum</i> Fr.	Nostoc (цефалодии)
<i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss.	» » (цефалодии)	<i>S. vesuvianum</i> Pers.	Stigonema (цефалодии)
<i>N. bellum</i> (Spreng.) Tuck.	» »	<i>Synalissa symphorea</i> (Ach.) Nyl.	Gloeoscapa
<i>N. expallidum</i> (Nyl.) Nyl.	» »		
<i>N. helveticum</i> Ach.	» »		
<i>N. isidiosum</i> (Nyl.) Gyeln.	» »		
<i>N. parile</i> (Ach.) Ach.	» »		
<i>N. resupinatum</i> (L.) Ach.	» »		
<i>Pannaria conoplea</i> (Ach.) Bory	» »		
<i>Parmeliella triptophylla</i> (Ach.) Müll. Arg.	» »		
<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	» » (цефалодии)		
<i>P. britannica</i> (Gyeln.) Holt.-Hartw. & Tønsberg	» » (цефалодии)		
<i>P. canina</i> (L.) Willd.	» »		
<i>P. collina</i> (Ach.) Schrad.	» »		
<i>P. degenii</i> (With.) Gyeln.	» »		
<i>P. didactyla</i> (With.) J. R. Laundon	» »		
<i>P. elisabethea</i> Gyeln.	» »		
<i>P. frippii</i> Holt.-Hartw.	» »		
<i>P. horizontalis</i> (Huds.) Baumg.	» »		
<i>P. kristinssonii</i> Vitik.	» »		
<i>P. lepidophora</i> (Nyl. ex Vain.) Bitter	» »		
<i>P. leucophebia</i> (Nyl.) Gyeln.	» » (цефалодии)		
<i>P. malacea</i> (Ach.) Funck	» »		

озерки. На обдуваемых гривках и береговых ярах развиты пятнистые кустарничковые тундры. Дриадовые и осоково-моховые тундры встречаются редко и на небольших участках. Приснежные лужайки распространены незначительно, зато широко развиты богаторазнотравные луговые группировки в долинах рек. Рассмотрим распространение и встречаемость в растительном покрове территории северо-востока Большеземельской тундры¹ цианобионтных лишайников и их видовой состав [17, 26, 28, 32].

Кустарничковые тундры представлены ерниковыми и ивняковыми тундрами. Из них ерниковые тундры распространены наиболее широко, занимая не заболоченные вершины и пологие склоны увалов. Являясь очень разнообразными по строению и видовому составу, они подразделяются на ерниковые, ивняково-ерниково-моховые и лишайниково-моховые тундры. В ерниковых лишайниково-моховых тундрах наиболее часто в растительном покрове из лишайников наряду с *Cladonia arbuscula*, *C. gracilis*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, *C. amaurocraea*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnolia vermicularis* встречаются цианобионтные *Stereocaulon paschale*, *S. alpinum*, *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, *P. rufescens*, *P. canina*, *P. scabrosa*, *P. malacea* и некоторые другие, где их совместное проективное покрытие может достигать 40 %. В северной части подзоны лишайниково-моховые тундры встречаются реже и занимают меньшие площади. Для них характерно уменьшение высоты и проективного покрытия кустарничкового яруса, увеличение числа видов разнотравья. Видовое разнообразие лишайников значительно уменьшается, тем не менее, из цианобионтных лишайников высокая ценотическая роль отмечена для *Peltigera aphthosa* и *Stereocaulon paschale*. На небольших площадях в бассейне Воркуты, на пониженных участках склонов холмов южной и западной экспозиции встречаются ерниково-моховые тундры с черникой, представляющие нивальный вариант ерниковых тундр с хорошо развитым моховым покровом толщиной 4-5 см. Из цианобионтных лишайников здесь постоянен и ценотически значим *Stereocaulon paschale* в сообществе с *Cladonia arbuscula* и *Cetraria islandica*. Единично встречаются *Peltigera aphthosa*, *P. neckeri*, *P. polydactylon*, *P. scabrosa*, *Protopannaria pezizoides*, *Nephroma expallidum*, *Lobaria linita*.

Ивняковые тундры имеют меньшее распространение, чем ерниковые, и представлены тремя вариантами: ерниково-ивняковыми моховыми, ивняково-моховыми и редкоивняковыми моховыми тундрами. Из азотфиксирующих лишайников в ивняково-моховых тундрах, встречающихся на вершинах увалов, в долинах крупных рек и на пологих склонах в виде небольших участков, в подзоне южных гипоарктических тундр обычны *Stereocaulon paschale*, *Peltigera aphthosa*, *P. membranacea*, *P. scabrosa*, *Nephroma arcticum*. Они встречается небольшими

пятнами или отдельными слоевищами совместно с не способными к фиксации азота воздуха лишайниками *Cladonia uncialis*, *C. arbuscula*, *Sphaerophorus globosus*, *Cetraria islandica* и др. К северу ивняково-моховые тундры переходят в редкоивняковые тундры, являющиеся зональным типом в подзоне северных гипоарктических тундр. Они представлены тремя вариантами: разнотравно-редкоивняковыми моховыми, осоково-редкоивняковыми моховыми и осоково-редкоивняковыми заболоченными тундрами. Первые два варианта тундр занимают дренированные участки – верхние части склонов и плоские вершины холмов. Лишайников мало – в основном *Peltigera aphthosa*, *P. canina* и не азотфиксирующие виды р. *Cetraria*. Осоково-редкоивняковые заболоченные тундры занимают нижние части склонов, сильно обводнены и лишайники здесь не отмечены.

Кустарничковые тундры представлены двумя группами ассоциаций – дриадовыми тундрами и мелкокустарничковыми тундрами с доминированием ерикоидных кустарничков. Дриадовые тундры широко распространены в подзоне северных гипоарктических тундр, где, наряду с редкоивняковыми тундрами, являются зональным типом тундр. В подзоне южных гипоарктических тундр дриадовые тундры распространены незначительно, предпочитая щебнистые склоны мусюров (сопок) с близким залеганием карбонатных пород. Из различных вариантов дриадовых тундр лишайники отмечены только в разнотравно-дриадовых моховых тундрах, где их очень мало, а цианобионтные лишайники представлены одним видом – *Stereocaulon paschale*, встречающимся единично на моховом покрове [28].

Мелкокустарничковые тундры в подзоне южных гипоарктических тундр – наиболее бедные по видовому составу сообщества, занимающие все вершины и обдуваемые склоны мусюров с щебнистыми и песчаными субстратами. Растительность не образует сплошного покрова, представлена пятнами – синузиями кустарничков, чередующихся с оголенным субстратом. Моховый покров угнетен, а лишайники образуют отдельные пятна и полосы с преобладанием цетрарий и кладоний, из цианобионтных лишайников отмечены представители р. *Stereocaulon*, *Peltigera*, *Solorina*.

В кустарниках, представленных ивняками, встречающимися по днищам лощин и в нижних частях пологих увалов, несмотря на разнообразие их состава и структуры напочвенные лишайники не отмечены. Не выявлены они на сильно обводненных болотах и пойменных лугах, зато в составе растительности каменистых обрывов и осыпей лишайники часто доминируют. Набор цианобионтных видов очень богат: многочисленные представители родов *Stereocaulon* и *Peltigera*, *Solorina saccata*, *S. crocea*, *Leptogium saturninum*, *L. lichenoides*, *L. imbricatum*, *Lobaria linita*, *Nephroma expallidum*, *N. arcticum*, *N. bellum*, *Massalongia carnosa*, *Polychidium muscicola* и др. Тем не менее, по данным О.В. Ребристой

¹ Данные, полученные в ходе обследования (1999 г.) оленьих пастбищ в Воркутинском районе, любезно предоставлены Т.В. Евдокимовой и А.А. Кустышевой.

[28], в различных вариантах тундр на востоке Большеземельской тундры чаще других отмечаются три вида цианобионтных лишайников – *Stereocaulon paschale*, *Peltigera aphthosa* и *P. canina*. В наибольшей степени их ценотическое влияние может быть выражено в ерниковых и лишайниково-моховых тундрах в южной крупноерниковой полосе.

Несомненно, что приведенные виды не исчерпывают всего многообразия цианобионтных видов. По данным М.Н. Иванова [13], в окрестностях Воркуты произрастает более 60 видов лишайников. С учетом данной работы и сведений, приводимых В.Я. Костяевым [15], цианобионтных видов лишайников 14, или 23 % их общего количество. В список входят *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, *P. malaceae*, *P. scabrosa*, *P. didactyla*, *P. canina*, *P. rufescens*, *Nephroma arcticum*, *N. expallidum*, *Stereocaulon paschale*, *S. grande*, *Solorina crocea*, *Leptogium saturninum*, *Collema* sp.² При этом надо отметить, что в растительных сообществах подзоны южных кустарниковых тундр они имеют весьма низкую ценотическую значимость, хотя в отдельных случаях их участие может быть и заметным [11]. К примеру, *Leptogium saturninum* встречен в единичных экземплярах только однажды в окрестностях г. Воркута, близ цементного завода, в сообществе дриады восьмилепестной с участием бобовых [32]. То же можно сказать и о распространении и встречаемости *Stereocaulon grande* и *Collema* sp. При изучении видового состава лишайников на площадках, заложенных на различном расстоянии от ТЭЦ, цементного завода и шахт Воркуты по пяти трансектам, М.А. Иванов [13] обнаружил 23 вида. В их числе отмечено восемь видов цианобионтных лишайников с проективным покрытием всего 1-5 %, из чего им сделан вывод, что данная группа лишайников не играет заметной роли в растительном покрове Воркутинского района. Это мнение подтверждается и другими данными. Так, здесь же, при изучении распределения семи видов азотфиксирующих лишайников были обследованы 75 площадок (размером 0.5-1.0 м²). Только в четырех из них проективное покрытие достигало 15 % (*Peltigera aphthosa*), в одном случае – превышало эту величину (41 %, *Stereocaulon paschale*), в некоторых случаях составляло около 1 %, а в более чем половине обследованных площадок лишайники встречались единично [17]. Подобная же картина для цианобионтных лишайников отмечена на Ямале [22]. При изучении местообитаний данной группы лишайников обращает на себя внимание тот факт, что почти все они представлены субэпигеноидами, т.е. видами, имеющими опосредованную связь с почвой, поскольку поселяются в основном на живых мхах и нижних частях стволов кустарников и ивы [6]. Это обусловлено широким развитием мохового покрова и небольшим площадным развитием оголенных пятен, которые в Воркутинской тундре не превышают 10 % [12], хотя в отдельных случаях их площадь может достигать 15 % и более [3, 29].

Впервые на способность цианобионтных лишайников фиксировать азот воздуха в тундровой зоне России обратила внимание Л.К. Грунина [10]. Изучая накопление азота различными споровыми и цветковыми растениями в условиях ничтожного содержания доступных форм азота в почве, она отметила, что растения значительно отличались друг от друга в накоплении его в фитомассе. Это позволило выдвинуть гипотезу о дополнительном поступлении его за счет биологической фиксации азота воздуха. Данное предположение в отношении лишайников подтвердилось: из изученных ею видов лишайников наиболее высокими концентрациями азота выделялись представители тех групп, у которых к тому времени была установлена способность использовать молекулярный азот [24]. Здесь необходимо отметить, что у 11 из 14 видов цианобионтных лишайников, отмеченных в окрестностях г. Воркута, способность к фиксации молекулярного азота ацетиленовым методом была установлена, а детальное изучение сезонной активности проведено у трех представителей р. *Peltigera* (*P. aphthosa*, *P. rufescens* и *P. canina*) [1] и одного вида из р. *Leptogium* [15].

При изучении азотфиксирующей активности лишайников было установлено, что она зависит от вида лишайника. Из четырех исследуемых видов наибольшие показатели отмечены для *Peltigera rufescens*. Активность данного вида в пересчете на сухой вес и на площадь была в три с лишним раза выше, чем у *N. arcticum* и *S. paschale*, и более чем в два раза превышала ее у *P. aphthosa* (табл. 2). Столь высокие различия в активности фиксации азота воздуха могли быть связаны с биологическими особенностями сравниваемых споровых организмов и, главным образом, с количеством гетероцист. Так, С.Ж. Hitch и J.W. Millbank [40] установили, что у *P. canina* и *P. aphthosa* содержится соответственно 3.5 и 22.0 % гетероцист от общего количества клеток цианобактерий, вследствие чего у первого вида лишайника активность фиксации азота была значительно ниже, чем у второго. Зависимость активности фиксации азота воздуха у цианобионтных лишайников от абиотических факторов (свет, температура и влажность) приведена в упомянутой выше работе [15], поэтому здесь она не рассматривается.

По нашим данным [1], а также сведениям, приведенным ранее [8], цианобионтные лишайники в тундровых фитоценозах окрестностей Воркуты фиксируют 220 мг азота/м² за сезон, или 2.2 кг/га в год, что сопоставимо с их активностью для некоторых регионов Скандинавии [42] и о-ва Девон (Канада) [55]. Исходя из этого, можно дать количественную оценку поступления биологического азота за счет азотфиксирующих лишайников в тундровой зоне в границах территории Республики Коми. При расчетах мы исходили из того, что в Воркутинском районе (подзона южных кустарниковых тундр) площадь тундровых глеевых почв составляет 581 тыс. га, а площадь оголенных пятен не превышает 10 % [12], или 58 тыс. га. Площадь освоенных под мно-

² В публикациях приводится 15 видов, в настоящее время *Peltigera spuria* и *P. eripmens* объединены в один вид *P. didactyla* [33].

Таблица 2

Биологическая фиксация азота воздуха лишайниками в Большеземельской тундре [1]

Вид	мг N/г сухого веса в сут.	мг N ₂ / м ² в сут.	мг N ₂ м ² в год
<i>Peltigera rufescens</i>	120.0	24.0	–
<i>P. aphthosa</i>	56.0	11.3	220.0
<i>Stereocaulon paschale</i>	35.0	7.0	–
<i>Nephroma arcticum</i>	29.0	6.8	–

голетние травы и пашню земель, где лишайники отсутствуют, составляет 5 тыс. га [33]. В конечном счете, после соответствующих вычетов остается 519 тыс. га. Среднюю площадь проективного покрытия лишайников по имеющимся в литературе сведениям и собственным данным принимаем за 1 %, что составит 5.2 тыс. га. Отсюда, общее количество фиксированного лишайниками молекулярного азота на исследуемой территории составит 11.44 т/год. В сравнительном плане отметим, что в период с 1995 по 1998 г. с атмосферными осадками, в результате выбросов оксидов азота промышленными предприятиями⁴ в Воркутинском районе в год поступало 0.7 т/км², или 7 кг/га азота в аммонийной форме [5, 31]. В пересчете на площадь тундровых глеевых почв, общее количество поступающего в почвы аммонийного азота составит 4067 т, которое, судя по розе ветров Воркуты, выпадает на рассматриваемую территорию большую часть года, в меньшей мере – в летние месяцы [4]. Попутно заметим, что список фиксаторов азота воздуха в Воркутинском районе не ограничивается только цианобионтными лишайниками. На данной территории широко распространены способные к фиксации азота воздуха цианобактерии, почвенные гетеротрофные азотфиксирующие бактерии и бобовые. По имеющимся оценкам, их общий вклад в почвенный азотный пул на рассматриваемой территории, оценивается в 6.5 кг/га азота в год [15], где 30 % этого количества – вклад цианобионтных лишайников.

Сопоставление величин поступления азота в фитоценозы за счет цианобионтных лишайников и атмосферных осадков на рассматриваемой территории показывает, что последние на два порядка превышают поступление биологического азота за счет активности азотфиксирующих лишайников. Поэтому вывод о том, что в условиях тундры биологическая фиксация является основным источником поступления в пул азота почвы [15], сделанный без учета антропогенного поступления азота, для Воркутинского района не соответствует действительности. В целом, общее количество азота, поступающее в почвы Воркутинской тундры, составляет 4078.4 т/год, где доля цианобионтных лишайников составляет всего 0.03 %. Учитывая значимость соединений азота в продуктивности растений, воздействие соединений азота атмосферных осадков на экосистемы тундры, особенно вокруг промышленных центров, должно рассматриваться как отдельный и весьма существенный абиотический фактор антропогенного происхождения.

ЛИТЕРАТУРА

1. (Азот в арктических экосистемах) Nitrogen in the Arctic ecosystem / L.K. Grunina, M.V. Getzen, V.Ya. Kostyaev et al. // Arctic Research: Adv. and prosp. Moscow: Nauka, 1990. Pt. 2. P. 135-140.
2. Андреева Л.Н. Плейстоцен европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 2002. 322 с.
3. Арчегова И.Б. Особенности гумусообразования в почвах Воркутинской тундры. Сыктывкар, 1972. 60 с.
4. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М., 1997. 116 с.
5. Атмосферные нагрузки загрязняющих веществ на территории СССР. М., 1991. 188 с.
6. Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.
7. Воркута – город на угле, город в Арктике / М. Гецен, ..., А. Естафьев, А. Петров и др. Сыктывкар, 2004. 352 с.
8. Гецен М.В., Костяев В.Я. Экология азотфиксации в тундре. Сыктывкар, 1989. 24 с. – (Науч. докл. / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 218).
9. Голубкова Н.С. Определитель лишайников средней полосы европейской части России. М.-Л., 1966. 256 с.
10. Грунина Л.К., Гецен М.В. Биогенная аккумуляция азота растениями тундровой зоны. Сыктывкар, 1984. 32 с. – (Науч. докл. / Коми фил. АН СССР; Вып. 97).
11. Дорогостайская Е.В., Новичкова-Иванова Л.Н. Об изменении альгофлоры тундровых почв в результате их освоения // Бот. журн., 1967. Т. 52. № 4. С. 461-468.
12. Забова И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 344 с.
13. Иванов М.Н. Эпигейные лишайники в проблеме индикации окружающей среды Воркутинского промышленного комплекса // Споры растений Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. С. 52-59.
14. Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 118 с.
15. Костяев В.Я. Азотфиксирующие организмы и значение биологической азотфиксации в северных экосистемах России. Рыбинск, 2004. 90 с.
16. Костяев В.Я. Биология и экология азотфиксирующих синезеленых водорослей пресных вод. Л.: Наука, 1986. 136 с.
17. Костяев В.А., Маковкина Е.Н. Азотфиксирующие лишайники на территории Воркутинского промышленного комплекса // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. Сыктывкар, 1990. С. 81-89.
18. Костяев В.Я., Милько А.А., Извекова Г.И. О способности грибов фиксировать молекулярный азот // Микробиология, 1983. Т. 52, № 4. С. 667-668.
19. Легенда к «Карте растительности европейской части СССР» (М 1:2500000) в пределах Восточноевропейской равнины / С.А. Грибова, Т.И. Исаченко, А.С. Карпенко и др. // Бот. журн., 1970. Т. 55, № 11. С. 1643-1662.
20. Лишайники горно-тундрового пояса Печоро-Илычского заповедника / О.В. Лавриненко, С.Н. Плюснин, Г.П. Урбанавичюс и др. // Новости сис-

⁴ Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 1998 году. Сыктывкар, 1998. С. 12-13.

тематики низших растений, 2005. Т. 38. С. 213-225.

21. Лишайники и лихенофильные грибы Печоро-Ильчского заповедника / Я. Херманссон, Т.Н. Пыстина, Б. Ове-Ларссон и др.; под ред. Г.П. Урбановича. М., 2006. 79 с. – (Флора и фауна заповедников; Вып. 109).

22. Магомедова М.А. Лишайники как компонент северных экосистем и объект мониторинга // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1996. Т. 16. С. 105-121.

23. Мартыненко В.А. Флористический состав кормовых угодий европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1989. 136 с.

24. Овсова Т.А., Грунина Л.К. Азотный обмен у лишайников // Споры растений Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. С. 84-88. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН; Вып. 135).

25. Окснер А.Н. Морфология, систематика и географическое распространение // Определитель лишайников СССР. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. С. 1-283.

26. Первые итоги комплексных исследований на площадке закрытой шахты «Юнь-Яга» и прилегающей территории ненарушенной тундры в целях организации биологического мониторинга / М.В. Гецен, А.С. Стенина, Е.Н. Патова и др. // Эколого-экономические и социальные проблемы Воркутинского промышленного района (поиск путей решения и обеспечение стабильности). Воркута-Сыктывкар, 2000. С. 80-110.

27. Пыстина Т.Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги). Екатеринбург, 2003. 239 с.

28. Ребристая О.В. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с.

29. Русанова Г.В. Влияние растительного покрова на почвенные микрокомплексы тундры // Споры растений Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. С. 38-39. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 135).

30. Херманссон Я., Пыстина Т.Н., Кудрявцева Д.И. Предварительный список лишайников Республики Коми. Сыктывкар, 1998. 136 с.

31. Химический состав атмосферных осадков на европейской территории СССР. Л., 1964. 209 с.

32. Чугаева Л.В., Патова Е.Н. Особенности наземного растительного покрова на территории Воркутинского промышленного района // Индикаторная роль спорных растений Воркутинской тундры в условиях антропогенного воздействия. Сыктывкар, 1991. С. 118-135. – (Деп. ВИНТИ; № 4169-В91).

33. Экологические основы управления продуктивностью агроценозов восточноевропейской тундры. Л., 1991. С. 62-71.

34. Berbee M., Taylor J.W. Dating the evolutionary radiation of the true fungi // Can. J. Bot., 1993. № 71. P. 1114-1127.

35. Campbell J., Fredeen A.L. Lobaria pulmonaria abundance as an indicator of macrolichen diversity in Interior Cedar-Hemlock forests of east-central British Columbia / Can. J. Bot., 2004. Vol. 82. P. 970-982.

36. Casselman, K.L., Hill J.M. Lichens as a monitoring tool: a Pictou County (Nova Scotia) perspective / Eds. T.B. Herman, S. Bondrup-Nielsen, J.H.M. Willison and N.W.P. Munro // Ecosystem monitoring and protected areas: Proc. II Intern. Conf. (Halifax, Nova Scotia, Canada, 16-20 May 1994). Wolfville, 1995. P. 237-244

37. Crittenden P.D. Nitrogen fixation by lichens on glacial drift in Iceland // New Phytol. V. 74. 1975. Eds. by J. A. Lee, S. McNeill and I. H. Rorisson. P. 43-68.

38. Friedl T., Büdel B. Photobionts // Lichen biology / Ed. T.H. Nash III. Cambridge: Univ. Press, 1996. P. 8-23.

39. Galloway D.J. Lichen biogeography // Lichen biology / Ed. T.H. Nash III. Cambridge: Univ. Press, 1996. P. 199-216.

40. Hitch C. J., Millbank J.W. Nitrogen metabolism in lichens. VI: The blue-green phycobiont content, heterocyst frequency and nitrogenase activity in *Peltigera* species // New Phytol., 1975. Vol. 74, № 3. P. 473-476.

41. Hitch C.J., Stewart W.D.P. Nitrogen fixation by lichens in Scotland // New Phytol., 1973. Vol. 72. № 3. P. 509-524.

42. Kallio P., Kallio S. Nitrogen fixation in lichens at Kevo, North-Finland // Fennoscandian tundra ecosystems / Ed. By F. E. Wielgolaski. N.-Y., 1975. P. 292-304. (Ecol. stud. Vol. 16).

43. Kärnefelt I. Evidence of a slow evolutionary change in the speciation of lichens // Biblioth. Lichenol., 1990. Vol. 38. P. 291-306.

44. Kershaw K.A., Millbank J.W. Nitrogen metabolism in lichens II. The partition of cephalodial-fixed nitrogen between the mycobiont and phycobionts of *Peltigera aphthosa* // New Phytol., 1970. Vol. 69, № 1. P. 75-79.

45. Lange O.L., Kilian E., Ziegler H. Photosynthese von Blattflechten mit hydroscopischen Thallusbewegungen bei Befeuchtung durch Wasserdampf oder mit flüssigem Wasser // Contribution to Lichenology. In honour of A. Henssen. H.M. Jans / Ed. J. Cramer. Berlin-Stuttgart, 1990. S. 311-323.

46. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia / R. Santesson, R. Moberg, A. Nordinet et al. Uppsala, 2004. 359 p.

47. Millbank J. W. Associations with blue-green algae // The Biology of Nitrogen Fixation. Amsterdam, 1974. P. 238-264.

48. Nash T.H. III. Nitrogen, its metabolism and potential contribution to ecosystems // Lichen biology / Ed. T.H. Nash III. Cambridge: Univ. Press, 1996. P. 136-153.

49. Rai A.N., Bergman B. Cyanolichens // Biology and environment, 2002. P. 19-22. – (Proc. Roy. Irish Acad.; Vol. 102B, № 1).

50. Seaward, M.R.D., Lynds A., Richardson D.H.S. Lichens of Beaverbrook, Nova Scotia // Proceedings of the Nova Scotia Institute of Science, 1997. Vol. 41. P. 93-103.

51. Smith D.C. Comparison between the lichen symbioses and other symbioses // Lichenology: progress and problems. London: Acad. Press, 1976. P. 497-513.

52. Smith D.C. Studies in physiology of lichens. I. The effects of starvation and of ammonia absorption upon the nitrogen content of *Peltigera polydactyla* // Ann. Bot. (Gr. Brit.), 1960. Vol. 24, № 93. P. 52-62.

53. Smith D.C. Symbiosis research at and of the millennium // Hydrobiologia, 2001. Vol. 461. P. 49-54.

54. Sprent J.I., Raven J.A. Evolution of nitrogen-fixing symbioses // Proceeding of the Royal Society of Edinburgh. Edinburgh, 1985. 85 B. P. 215-237.

55. Stutz R.C., Bliss L.C. Nitrogen fixation in soils of Truelove Lowland, Northwest Territories // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. № 14. P. 1387-1399. ❖

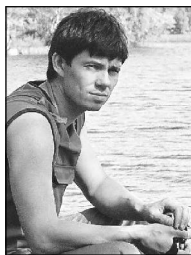
ТЕПЛО ВЫДЕЛЕНИЕ, ДЫХАНИЕ И СКОРОСТЬ РОСТА РАСТЕНИЙ СЕМ. CRASSULACEAE В ПЕРИОД ВЕСЕННЕГО ОТРАСТАНИЯ

Учение о росте – одно из наиболее активно развивающихся направлений в современной биологии растений. В большинстве работ для оценки скорости роста используют методы морфометрического анализа растений или определение динамики накопления биомассы. Однако эти методы являются несовершенными. Так, например, использование морфологических показателей является трудоемким процессом и требует больших затрат времени. Определение динамики накопления биомассы растений требует большого количества растительного материала, что не применимо при оценке скорости роста редких и исчезающих видов. В качестве альтернативных можно использовать методы, регистрирующие скорость физиологических процессов. Первым прибором для наблюдения за скоростью роста был ауксометр. Он может быть применен для определения прироста дерева по диаметру за короткие интервалы времени (5-10 дней) с точностью в 10 микрон. Особенно чувствительные приборы способны фиксировать изменения в росте растений за несколько минут. Однако и этот метод не лишен недостатков, поскольку прибор измеряет линейные параметры роста растения, не учитывая при этом их вторичный рост или рост подземной части растения.

В последние годы был разработан метод определения скорости роста, основанный на учете тепловой энергии, высвобождающейся в химических реакциях клетки – микрокалореспиromетрия. Л.Д. Хансеном с соавт. [6] разработана модель определения скорости роста по параметрам тепловыделения и интенсивности дыхания. Согласно этой модели скорость роста пропорциональна разнице между величинами двух параметров, характеризующих дыхание – скоростью выделения тепла и скоростью выделения CO_2 [2]. Метод микрокалореспиromетрии позволяет точно оценивать скорость роста растущих частей растений, что необходимо при определении адаптивных возможностей вида в новых условиях среды или при изучении влияния стресс-фактора на ростовые процессы. При изучении механизмов адаптации видов сем. Crassulaceae к произрастанию в ус-



к.б.н. **Д. Бачаров**
 н.с. лаборатории
 экологической физиологии
 растений
 тел. (8212) 24 96 87
 E-mail: bacharov@ib.komisc.ru
 Научные интересы:
 анатомия листа, CO_2 -газообмен, индукция САМ метаболизма, суккуленты



к.б.н. **И. Далькэ**
 н.с. этой же лаборатории
 E-mail: dalke@ib.komisc.ru
 Научные интересы:
 CO_2 -газообмен, функциональные адаптации растений в условиях Севера



Р. Малышев
 асп. этой же лаборатории
 E-mail: malrus@ib.komisc.ru
 Научные интересы:
 дыхание и энергетический обмен растений, калориметрия

ловиях Севера одной из задач наших исследований было определение относительной скорости роста растений при низких положительных температурах.

Виды сем. Crassulaceae распространены в аридных зонах. Большинство представителей данного семейства приспособлены к высоким температурам и условиям водного дефицита. На европейском северо-востоке России семейство представлено тремя родами – *Hylotelephium*, *Sedum* и *Rhodiola* [3]. Граница ареала представителя р. *Rhodiola* – родиолы розовой – расположена значительно севернее, чем у очитков, что привело к смещению температурного оптимума фотосинтеза и дыхания родиолы в область низких положительных температур [5]. Возникает вопрос о границах температурного оптимума роста исследуемых видов и уровне их метаболической активности при низких положительных температурах. Целью нашей работы было сравнение интенсивности метаболического тепловыделения, дыхания и относительной скорости роста трех видов сем. Crassulaceae, произрастающих в условиях европейского Северо-Востока.

В исследованиях использовали растения сем. Crassulaceae: очиток пурпурный – *Hylotelephium triphyllum* Holib. (Haw.), очиток едкий – *Sedum acre* L. и родиолу розовую – *Rhodiola rosea* L. Растения выращивали в коллекционном питомнике в окрестностях г. Сыктывкар. Растения *R. rosea* произрастали на делянках в течение 7-10 лет [1], *H. triphyllum* и *S. acre* – два-три года. Для измерения скорости роста побегов *H. triphyllum* и *R. rosea* использовали молодые верхушечные листочки, у *S. acre* – апикальную часть побегов. Масса каждого образца составляла 80-150 мг. Материал отбирали в середине мая, через 7-10 дней после таяния снега, когда среднесуточная температура воздуха составляла 5-6 °С. Измерения проводили в диапазоне температур от 5 до 20 °С с интервалом 5 °С. При каждой температуре исследовали образцы в восьми биологических повторностях. Объекты помещали в ячейку объемом 1 см³ и устанавливали в блок микрокалориметра

Биотест-2 (ИБП, г. Пущино, Россия). Стационарное состояние выделения тепла образцом регистрировали через 30-50 мин. Измерения вели на изотермическом калориметре в три этапа. На первом этапе определяли скорость выделения тепла растительными образцами – q_1 . Затем в ячейку с растительным образцом вводили стеклянный сосудик с 0.4 М NaOH и повторно определяли выделение тепла – q_2 . На третьем этапе проводили измерения скорости выделения тепла (q_3) аналогично первому этапу. Величину теплопродукции (q) вычисляли как среднюю между q_1 и q_3 . Количество выделенного образцом CO_2 рассчитывали по разнице между q и q_2 (Δq) и выражали в мкВт. Скорости роста ($\Delta H_B R_{sg}$) рассчитывали по уравнению:

$$\Delta H_B R_{sg} = (455 R_{co_2} - q),$$

где q – величина теплопродукции образца, $R_{co_2} = \Delta q / 108.5$ кДж/моль, 455 – усредненная энергетическая константа, характеризующая теплоту при окислении органических соединений (углеводов) в расчете на 1 моль поглощенного O_2 .

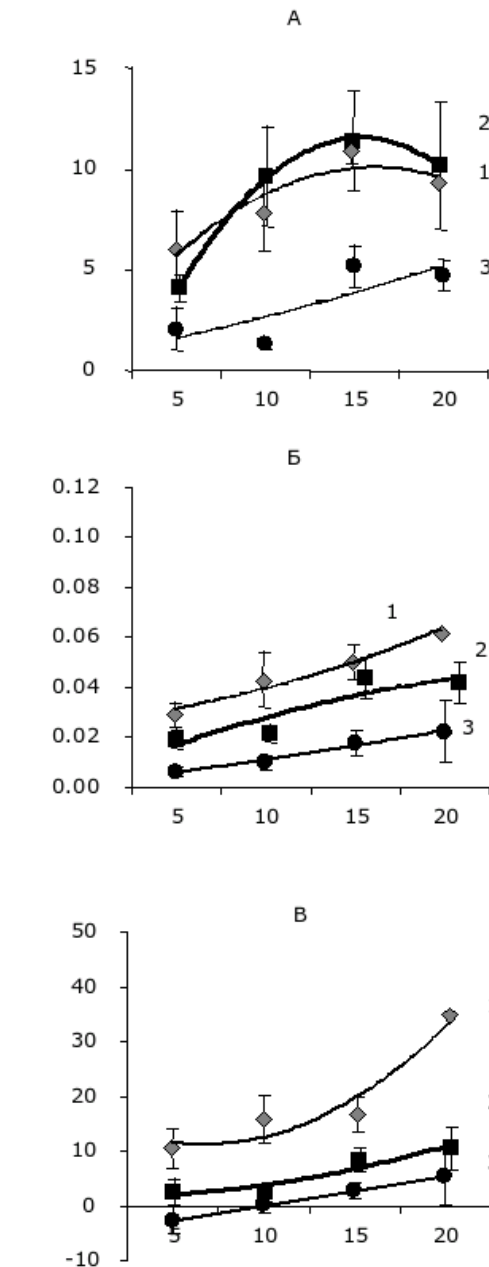
Согласно уравнению, чем больше величина $455R_{co_2}$ по сравнению с q , тем выше скорость роста. Когда q превышает $455R_{co_2}$, тогда скорость роста становится величиной отрицательной. Это означает, что рост прекращается.

Наши измерения показали, что у всех трех видов максимальные интенсивности тепловыделения были при температуре 15-20 °С (см. рисунок). С повышением температуры от 5 до 20 °С скорость тепловыделения возрастала в два-три раза. Наибольшие величины (q) были отмечены у растений *R. rosea*, наименьшие – у *S. acre*. Максимальная скорость дыхания всех видов была измерена при 20 °С, но у *R. rosea* интенсивность выделения CO_2 в три раза превышала этот показатель для *S. acre* и *H. triphyllum*. Следует отметить, что при низких положительных температурах (5 °С) растения *R. rosea* сохраняли более высокую скорость выделения тепла и CO_2 по сравнению с очитками. Расчет скорости роста по данным теплопродукции и выделения CO_2 показал, что растения от-

личались по этому параметру. Ростовые процессы у *R. rosea* протекали в четыре-шесть и 10 раз активнее, чем у *H. triphyllum* и *S. acre* соответственно. Скорость роста побегов *R. rosea* при 5 °С достигала 10 мкВт/мг сухой массы (в эквивалентах запасания энергии) и повышалась с увеличением температуры до 20 °С в 3.5 раза. Скорость роста меристем верхушечной части формирующихся побегов *H. triphyllum* при 5 °С была очень низкой, а у *S. acre* рост отсутствовал. Положительные величины скорости роста у *S. acre* отмечали при температурах свыше 10 °С.

Полученные данные согласуются с фенологическими наблюдениями. Период весеннего покоя растений *R. rosea* непродолжительный или отсутствует, и отрастание начинается в теплую погоду даже под снегом [4]. Таким образом, после схода снега наиболее активно начинают отрастать молодые побеги *R. rosea*. Рост побегов *H. triphyllum* и особенно *S. acre* начинается на 10-15 дней позднее, когда температура воздуха повышается. Высокая скорость роста *R. rosea* по сравнению с *H. triphyllum* и *S. acre* коррелирует с интенсивным уровнем ассимиляции CO_2 и дыханием [5], которые обеспечивают растение строительным материалом и энергией. Низкая скорость роста *S. acre* отражает низкий уровень метаболической активности данного вида. Вероятно поэтому у *S. acre* зимой сохраняется зеленый побег, что позволяет растению снизить затраты на формирование новых ассимиляционных побегов в весенний период.

Одним из приспособлений растений *R. rosea* к произрастанию в условиях Севера является их способность к росту при низких положительных температурах. Ранее нами было показано, что оптимум фотосинтеза листьев растений данного вида находится в диапазоне 8-18 °С, а у очитков смещен в сторону более высоких температур. По-видимому, эти функциональные особенности являются одним из факторов, ограничивающих продвижение очитков на Север.



Тепловыделение (А), интенсивность дыхания (Б) и скорость роста (В) вегетативных побегов *Rhodiola rosea* (1) *Hylotelephium triphyllum* (2) и *Sedum acre* (3), измеренные в ранневесенний период.

По оси абсцисс: температура, °С.

По оси ординат: А – q , мкВт/мг сухой массы; Б – R_{CO_2} , пмоль/мг сухой массы; В – $H_B R_{sg}$, мкВт/мг сухой массы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Далькэ И.В., Головки Т.К. Морфофизиологическая характеристика уральских и арктических растений *Rhodiola rosea* (Crassulaceae) при выращивании в подзоне средней тайги // Растительные ресурсы, 2005. Т. 41, вып. 4. С. 1-11.
 2. Реакция дыхания растений на климат определяет их географическое распространение / Р.С. Кридл, Р.В. Брайденбах, А.Дж. Фонтана и др. // Физиология растений, 1996. Т. 43, № 6. С. 813-821.
 3. Флора северо-востока европейской части СССР. В 4-х томах / Под ред. А.И. Толмачева. Л.: Наука, 1976. Т. 3. 293 с.

4. Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Родиола розовая на европейском Северо-Востоке. Екатеринбург, 1998. 189 с.
 5. Экофизиология представительства сем. Толстянковые (Crassulaceae DC.) на Севере / Т.К. Головки, И.В. Далькэ, Д.С. Бачаров и др. Сыктывкар, 2005. 40 с. – (Сер. Науч. докл. / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 474)
 6. The relation between plant growth and respiration: a thermodynamic model / L.D. Hansen, M.S. Hopkin, D.R. Rank et al. // Planta, 1994. Vol. 194. P. 77-85.



МЕЖДУНАРОДНОЕ СОТРУДНИЧЕСТВО



О ПРЕБЫВАНИИ МЕЖДУНАРОДНОЙ ГРУППЫ УЧЕНЫХ И СПЕЦИАЛИСТОВ ИЗ НОРВЕГИИ И РОССИИ В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

к.б.н. О. Лоскутова

После длительных переговоров, которые велись между Институтом биологии и рядом норвежских и российских организаций около четырех лет, состоялся визит представителей компании КонокоФиллипс и Акваплан-нива в нашу республику. Визиту предшествовала рабочая встреча в Институте биологии с представителями Акваплан-нива (Норвегия) и Акваплан-нива Баренц (Россия) в феврале этого года.

Компания КонокоФиллипс (Норвегия) – одна из крупнейших компаний по добыче углеводородов в Арктике – имеет большой объем производств на Аляске, в Канаде и на шельфе. Компания в 2006 г. инициировала трехлетнюю Арктическую Экологическую Программу, которая является частью стратегии КонокоФиллипс в Арктике. В настоящий момент Программа включает в себя 12 проектов, направленных на изучение арктических экосистем и совершенствование методов охраны окружающей среды от нефтяного загрязнения. Два из этих 12 проектов осуществляются на территории России и нацелены на сотрудничество с российскими региональными органами власти, научными институтами и Лукойлом – российским стратегическим партнером КонокоФиллипс. Проекты «Ненецкая экологическая база данных – Северные территории» и «Разлив нефти на Печоре – 12 лет спустя» были разработаны для Арктической экологической программы КонокоФиллипс российско-норвежскими научными коллективами, представленными экспертами Института био-

логии Коми научного центра УрО РАН (Сыктывкар), Ненецкого информационно-аналитического центра (Нарьян-Мар) и Северного отделения ПИНРО (Архангельск), а также Акваплан-нива (Тромсё, Норвегия).

Основная идея проекта «Разлив нефти на Печоре – 12 лет спустя» – изучение уникальных экосистем р. Печора и реакции их элементов на воздействие нефтяного загрязнения, а также ознакомление с исключительным опытом, приобретенным Лукойлом и институтами экологического профиля Республики Коми в ходе долговременных мероприятий по очистке и реабилитации территорий, загрязненных вследствие разлива нефти в районе Усинска в 1994 г. В ходе предварительных обсуждений проекта российские научно-исследовательские институты, работавшие в районе Усинской аварии, подчеркивали плодотворное сотрудничество с республиканскими и местными органами власти и компанией Лукойл при ведении экологических исследований и осуществлении мероприятий по реабилитации нарушенных территорий. Эти исследования и работы касались, прежде всего, наземных экосистем. Проект «Разлив нефти на Печоре – 12 лет спустя» был предложен с целью проведения подобных комплексных исследований водных экосистем р. Печора. Задачами проекта также являются: содействие совершенствованию планов по предотвращению и ликвидации последствий аварийных разливов нефти в Арктике; поддержка обмена информацией по воздействию

нефтяного загрязнения на арктические экосистемы в Пан-Арктической перспективе. Акваплан-нива был назначен КонокоФиллипс ответственным исполнителем проекта с норвежской стороны. Партнерами по проекту с российской стороны выступают Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, Северное отделение ПИНРО и Ненецкий информационно-аналитический центр. Проект обсуждался и получил поддержку от руководств государственных органов управления природопользованием, охраны окружающей среды и международного сотрудничества Республики Коми и Ненецкого автономного округа.

В 2006 г. КонокоФиллипс представлял вышеназванные проекты «Ненецкая экологическая база данных – Северные территории» и «Разлив нефти на Печоре – 12 лет спустя» в ходе встречи с Лукойлом в Москве, и инициатива по их реализации была поддержана. В соответствии с ранее достигнутыми договоренностями, делегация представителей КонокоФиллипс и Акваплан-нива посетила Республику Коми с 7 по 10 июня. В состав делегации, прибывшей в Усинск 7 июня, входили руководители и участники проектов с норвежской и российской сторон: О. Линдефельд, Э. Гарпестад и Х. Стоерксен из КонокоФиллипс (Норвегия), Е. Земскова из КонокоФиллипс (Россия), С. Дале и А. Бамбуляк из Акваплан-нива (Норвегия), Ю. Шарова из Акваплан-нива Баренц (Россия) и И. Студенов из СевПИНРО. До приезда в Усинск состоялись встречи делегации в Москве с представителями

Лукойла и КонокоФиллипс Россия, а также администрации НАО, Нарьян-марнефтегаза, Ненецкого информационно-аналитического центра, Ненецкого заповедника и ассоциации «Ясавэй» в Нарьян-Маре.

7 июня в Усинске состоялась встреча делегации с В.Г. Ивановым, В.Н. Лукашевым и другими представителями экологических служб компании Лукойл-Коми, а затем в городской администрации – с В.С. Абмаевым, главой МО городского округа «Усинск». В ходе встреч норвежские участники ознакомились с присутствующими экологическими программами, которые они собираются осуществить в Арктике. Было отмечено, что норвежскими нефтедобывающими компаниями накоплен большой опыт по изучению воздействия добычи нефти на окружающую среду в море и на шельфе, но отсутствуют данные о воздействии нефтяного загрязнения на пресноводные экосистемы. Сотрудничая с Лукойл-Коми и исследовательскими институтами, компания намерена изу-

чить долговременный эффект загрязнения внутренних вод, опыт ликвидации последствий нефтяных аварий. Члены делегации рассказали о конференции «Арктические рубежи (Arctic Frontiers)», которая пройдет в Тромсё (Норвегия) в 2008 г. в рамках программы АМАР, и пригласили присутствующих принять в ней активное участие. Конференция будет состоять из двух частей – политической и научной. На предстоящей конференции основное внимание будет уделено вопросам добычи нефти и газа и социально-экономическому развитию общества. На ней предполагается присутствие как представителей нефтяных компаний, так и ученых, планируется представление отчета о состоянии окружающей среды в Арктике, который затем будет передан в Министерства иностранных дел восьми стран. В ходе встречи с российской стороны было высказано пожелание продолжить сотрудничество и обмен опытом, а также предложена необходимая помощь в ходе реализации проекта. На следующий

день после состоявшихся встреч делегация под руководством В.Г. Иванова, начальника экологической службы Лукойл-Коми, совершила экскурсию в район работ по ликвидации аварии 1994 г. Были осмотрены гидрозатворы на руч. Безымянном, а также ранее сильно загрязненные нефтью территории, на которых уже полностью восстановлен растительный покров. Увиденное произвело большое впечатление на участников экскурсии, которые смогли оценить огромный объем проделанных работ, о чем они после неоднократно упоминали.

9 июня утром делегация из Усинска прилетела в Сыктывкар, где в тот же день состоялась встреча с А.П. Боровинских, министром природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми, Т.И. Тюпенко, начальником отдела реализации международных программ данного министерства, А.Н. Поповым, руководителем Росприроднадзора, и А.И. Таскаевым, директором Института биологии Коми НЦ УрО РАН, и сотрудниками

ЮБИЛЕЙ

Надежда Александровна Моторина, научный сотрудник отдела Ботанический сад отмечает прекрасную юбилейную дату – 55 лет со дня рождения.

После окончания естественно-географического факультета Коми педагогического института в 1978 г. первые пять лет трудовой биографии – это отдел математики Коми научного центра и затем, с 1984 г. – лаборатория интродукции растений, ныне отдел Ботанический сад Института биологии, где она и реализует свои профессиональные навыки. Научные интересы Надежды Александровны связаны с интродукцией декоративных растений на Севере. Ей свойственны художественное мышление и одновременно некоторый прагматизм, которые на многие годы ее работы помогают и овладеть знанием большого разнообразия декоративных растений открытого грунта и оранжерейных видов, и быть предельно собранной, чтобы возможно внимательно вести большие коллекции.

За годы ботанического поиска, введения новых видов в культуру, она выделила для себя из нескольких перспективных направлений оранжерейные срезочные культуры и корневищные и луковичные декоративные многолетники. Одновременно много работает и с однолетними, не зимующими на Севере видами, участвуя в развитии цветочно-декоративной тематики. Внимательный взгляд, ум и какие-то ее по-особому чувствующие пальцы органичны в работе с живым, с растениями. Много внимания Надежда Александровна уделяет внедренческой работе: лучшие виды и сорта цветочно-декоративных растений реализуются озеленительным организациям города, школам, садоводам-любителям. У Н.А. Моториной более тридцати научных публикаций. Своим большим опытом и секретами «ремесла» она охотно делится с посетителями ботанического сада, увлеченно рассказывая взрослым и детям об удивительном мире растений.

Честный, трудолюбивый и доброжелательный человек, она уважаема в коллективе сотрудников, любима семьей и друзьями.

*Дорогая Надежда Александровна, сердечно поздравляем Вас со славной датой!
Желаем любви, здоровья, творчества на многие годы вперед!*

Коллектив отдела Ботанический сад,
коллеги и друзья Института биологии



института В.И. Пономаревым, О.А. Лоскутовой, А.Б. Захаровым. После представления организаций-участников проекта, иностранные участники делегации рассказали о цели своего визита, доложили об экологической программе, ее финансировании, подробно остановились на проекте, который будет осуществляться на территории республики, поделились впечатлениями о поездке. Всех присутствующих на заседании пригласили принять участие в конференции в Норвегии. Далее была обсуждена возможность создания Регионального наблюдательного совета для достижения эффективной координации действий и управления проектом, с предложением о создании которого выступила Акваплан-нива. Совет будет сформирован из представителей региональных органов власти, нефтяных компаний и научно-исследовательских организаций. В феврале текущего года

данное предложение обсуждалось с министерством природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми, департаментом природных ресурсов и экологии администрации НАО, Росприроднадзором по Республике Коми, Институтом биологии Коми НЦ УрО РАН, Ненецким информационно-аналитическим центром, Северным отделением ПИПРО и Акваплан-нива Баренц. Все вышеперечисленные организации поддержали предложение и подтвердили свое желание принять участие в работе регионального наблюдательного Совета. Во время встречи в Усинске представители Лукойл-Коми также поддержали данную инициативу и намерение войти в состав Совета. Наблюдательный комитет будет чисто российским, без иностранного участия. Для создания Совета Акваплан-Нива должен обратиться к Главе Республики Коми В.А. Торлопову с просьбой дать соответствующее распоряжение.

Во второй половине дня состоялись две презентации: о международных проектах Института биологии доложил В.И. Пономарев, ученый секретарь по международному сотрудничеству, о некоторых результатах работ по влиянию нефтяного загрязнения на водные экосистемы региона презентацию сделал А.Б. Захаров, заведующий лабораторией ихтиологии и гидробиологии. День завершился официальным ужином, который дали представители Норвегии.

10 июня утром делегация посетила экоаналитическую лабораторию Института биологии. После экскурсии состоялось обсуждение работ по проекту и утверждение планов на предстоящий год непосредственными исполнителями проекта. Для иностранных участников была проведена обзорная экскурсия по центру города, завершившаяся покупкой сувениров. Вечером члены делегации вылетели в Москву.



КОНФЕРЕНЦИИ



ПЯТЫЙ МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ ПО БИОЛОГИИ И ТАКСОНОМИИ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

к.б.н. **Е. Патова**, асп. **И. Стерлягова**

Зеленые водоросли являются важным автотрофным компонентом биоценозов всех природно-климатических зон. Они участвуют в круговороте веществ и энергии, являются основными продуцентами органического вещества, формируя первое звено трофических цепей водных и наземных экосистем. Зеленые водоросли являются источниками многих биологически активных веществ, витаминов, антибиотиков. Их широко используют в физиологических, биохимических и генетических исследованиях. Одна из современных научных проблем – определение их роли в эволюции зеленых растений. Также они могут быть использованы для биоиндикации и оценки изменения экологических условий водной и почвенной среды и для решения вопросов ремедиации нарушенных экосистем. В связи с вышесказанным, изучение биологии и таксономии зеленых водорослей имеет большое теоретическое и практическое значение.

25-29 июня 2007 г. в городе Смоленица (Словакия)

состоялся V Международный симпозиум по биологии и таксономии зеленых водорослей, который был организован совместно альгологическим отделением Словацкого ботанического общества и Институтом ботаники Словацкой академии наук. Симпозиум проводится с 1978 г. и является самым представительным и престижным форумом для специалистов, занимающихся изучением зеленых водорослей. Бессменный председатель конференции – проф. Ф. Хиндак, председатель альгологической секции Словацкого ботанического общества. В оргкомитет конференции входили ведущие исследователи: О. Lhotský (Чехия), Т. Pröschold (Шотландия), А. Schmidt (Венгрия), А. Sládeckova (Чехия), Н. Sluiman (Шотландия), А.А. Гончаров (Россия/Германия), И.Ю. Костиков (Украина).

В симпозиуме приняли участие 60 как известных в этой области исследований ученых, так и молодых исследователей из Австрии, Бразилии, Венгрии, Германии, Литвы, Нидерландов,



Замок в Смоленице (конгресс-центр Словацкой академии наук).

Польши, России, Сербии, Словакии, Таиланда, Украины, Финляндии, Франции, Чехии, Шотландии, Эстонии и Японии. Нашу страну представляли к.б.н. О.Н. Волдина (Ботанический институт им. Комарова РАН, Санкт-Петербург), д.б.н. С.Ф. Комулайнен (Институт биологии Карельского НЦ РАН), к.б.н. Л.А. Гайсина (Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы, Уфа), к.б.н. Е.Н. Патова и аспирант И.Н. Стерлягова (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН).

Международный симпозиум проходил в конгресс-центре Словацкой академии наук в Смоленице. Открыл конференцию проф. Ф. Хиндак, ведущий специалист в области изучения зеленых водорослей. В рамках симпозиума обсуждались вопросы таксономии, генетики, молекулярной биологии, а также экологии зеленых водорослей водных и наземных местообитаний. На пленарных заседаниях были заслушаны доклады о генетике вольвоксовых водорослей (проф. Н. Nozaki, Университет Токио), современном состоянии систематики хлорелловых и систематике зеленых водорослей на основе классических и современных методов исследования (проф. Т. Pröschold, Шотландская ассоциация морских исследований), молекулярных методах при изучении полового размножения харофитов на примере кластериума (Н. Sekimoto, японский женский университет, Токио).

Работа конференции была организована по четырем секциям: почвенные водоросли (председатель проф. И.Ю. Костиков, Киевский национальный университет им. Т. Шевченко), десмидиевые водоросли (председатель проф. А.А. Гончаров, Институт биологии ДВО РАН, Владивосток / Ботанический институт, Кёльн), таксономия и флористика (председатель проф. L. Kováčik, Коменский университет, Братислава), физиология и экология (председатель J. Makovinská, Институт водных исследований, Братислава). Секции проходили последовательно, поэтому была возможность услышать все заявленные доклады. Нами были представлены следующие доклады: «Зеленые водоросли в тундровых почвах под влиянием угледыбчи» (Е.Н. Патова, М.Ф. Дорохова), «Зеленые водоросли еловых лесов (северо-восток ев-



Русскоговорящие участники симпозиума (слева направо: Т. Дариенко, Т. Михайлюк, А. Гончаров, Е. Патова, Р. Брискайте, И. Стерлягова).

ропейской России)» (И.В. Новаковская, Е.Н. Патова), «Десмидиевые водоросли горных озер Приполярного Урала» (И.Н. Стерлягова), которые были приняты участниками конференции с интересом и вызвали значительное количество вопросов.

Симпозиум дал возможность специалистам из разных стран обменяться результатами исследований, ознакомиться с новыми методами изучения зеленых водорослей, обменяться опытом по идентификации сложных таксонов, обсудить но-

менклатурные изменения в классификации этой группы водорослей. Как показали выступления ведущих специалистов по таксономии и систематике, современные исследования зеленых водорослей невозможно проводить без привлечения молекулярных и ультраструктурных методов. На протяжении всей конференции проходила выставка оптического оборудования фирмы Nikon, книг и журналов по альгологии. Для участников конференции была организована превосходная культурная программа с интересной экскурсией в г. Скалица. Все предусмотренные программой конференции и прекрасно подготовленные организаторами мероприятия и экскурсии проходили в активных дискуссиях, обсуждении проблем изучения водорослей. Результаты конференции будут изданы в специальном выпуске журнала «Biologia». Следующий симпозиум планируется провести в Смоленице осенью 2012 г.

Финансирование участия в работе симпозиума было обеспечено из трэвел-грантов РФФИ (07-04-08211-з и 07-04-08213-з) и бюджетных средств Института биологии Коми НЦ УрО РАН.



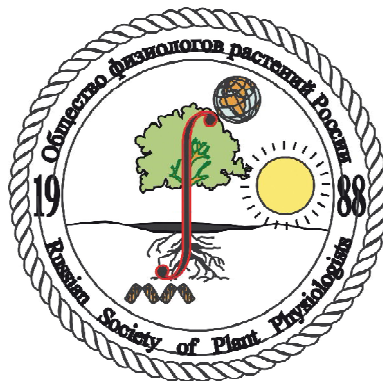
Участники симпозиума.

ИТОГИ РАБОТЫ VI СЪЕЗДА ОБЩЕСТВА ФИЗИОЛОГОВ РАСТЕНИЙ РОССИИ

к.б.н. Е. Гармаш, к.б.н. О. Дымова, д.б.н. Т. Головко

В Сыктывкаре состоялся (18-24 июня 2007 г.) очередной VI съезд Общества физиологов растений России (ОФР) и международная конференция «Современная физиология растений: от молекул до экосистем». Ранее съезды проводились в Минске (1990), Санкт-Петербурге (1994), Москве (1999), Пензе (2003). Учредителем съездов является Общество физиологов растений (создано в 1988 г.). ОФР консолидирует деятельность физиологов растений России для развития актуальных направлений фитофизиологии и интеграции в мировую науку, сотрудничает с международными обществами и федерациями обществ физиологов растений разных стран. Основная цель VI съезда ОФР – обобщить и обсудить новые научные результаты, полученные в различных областях физиологии и экспериментальной биологии растений.

Темы съезда и конференции отражают новые задачи физиологии растений – мультидисциплинарной науки, интегрирующей знания о разнообразных проявлениях жизнедеятельности растений, их способности адаптироваться к условиям среды и развивать устойчивость к различным стресс-факторам. В последние десятилетия отечественная и мировая физиология растений, сочетая исследования на разных уровнях организации – от субклеточного до биоценологического, эффективно и всесторонне изучает метаболические процессы растительного организма как ключевого фототрофного компонента биосферы. Современная фитофизиология является связующим звеном между классической биологией и экологией растений, с одной стороны, и с физико-химической биологией – с другой. По признанию ведущих биологов мира востребованность физиологии растений особенно возрастает в постгеномную эру, когда актуальными становятся вопросы реализации экспрессии генома на макромолекулярном, биохимическом и физиологическом уровнях.



Локальный организатор VI съезда – Коми отделение ОФР (председатель проф. Т.К. Головко), созданное в 1988 г., объединяет 36 человек, работающих в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкарском государственном университете и Коми государственном педагогическом институте. На съезд прибыло 275 иногородних участников, представляющих более чем 70 научных и учебных учреждений, 35 городов (от Владивостока до Калининграда, от Кировска до Ростова-на-Дону) и 10 стран (Беларусь, Италия, Литва, Молдова, Польша, Сербия, Россия, Таджикистан, Узбекистан, Украина).

В числе 315 участников – семь академиков и член-корреспондентов РАН, 29 профессоров, 196 докторов и кандидатов наук, 82 аспиранта и студента. Заседания проходили в здании Коми республиканской академии государственной службы и управления при Главе Республики Коми (ректор В.В. Грибанов). Это позволило не только принять большое число участников, но и обеспечить продуктивную работу одновременно нескольких научных симпозиумов.

На торжественной церемонии открытия со словами приветствия к участникам и гостям обратились проф. Вл.В. Кузнецов, президент ОФР и сопредседатель оргкомитета, А.И. Таскаев, директор Института биологии, Т.К. Головко, председатель Коми отделения ОФР, О.В. Савастьянова, депутат Госсовета Республики Коми. В адрес съезда поступило приветственное письмо от президиума УрО РАН и Объединенного совета по биологическим наукам УрО РАН. В нем отмечено значение данного международного форума для развития физиологии растений, ее дальнейшей интеграции с молекулярной биологией и экологией.

Выбор Сыктывкара для проведения такого крупного мероприятия неслучаен: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН является крупнейшим центром

ОРГАНИЗАЦИОННЫЙ КОМИТЕТ

Сопредседатели:

проф. Т.К. Головко, проф. Вл.В. Кузнецов, А.И. Таскаев (директор ИБ Коми НЦ УрО РАН)

д.б.н. Н.Г. Бухов
чл.-корр. РАН Б.Ф. Ванюшин
проф. А.П. Веселов
проф. В.В. Володин
чл.-корр. РАН Ю.В. Гамалей
акад. РАСХН В.А. Драгавцев
проф. И.П. Ермаков
чл.-корр. РАН В.К. Жиров
акад. РАН Ю.Н. Журавлев

проф. В.В. Игнатов
проф. В.В. Климов
д.б.н. В.В. Кузнецов
проф. О.Н. Кулаева
проф. С.С. Медведев
проф. А.М. Носов
акад. РАН Ю.С. Оводов
проф. Г.А. Романов
чл.-корр. РАН Р.К. Салаяев

акад. РАН И.А. Тарчевский
проф. А.А. Тихомиров
чл.-корр. РАН А.Ф. Титов
чл.-корр. РАСХН Н.Н. Третьяков
проф. Т.И. Трунова
к.б.н. В.П. Холодова
проф. В.Н. Хрянин
к.б.н. В.Д. Цыдендамбаев
к.б.н. С.Н. Чмора (ученый секретарь)

эколого-биологических исследований на европейском северо-востоке России. В Сыктывкаре в годы войны (1941-1943) работал выдающийся отечественный биохимик и физиолог акад. А.Л. Курсанов.

Научная программа VI съезда и проходившей в его рамках международной конференции включала девять симпозиумов, посвященных ключевым вопросам физиологии растений: энергетика и метаболизм растительной клетки, геном растений и регуляция его экспрессии, гормоны и онтогенез, стресс, адаптация и выживание растений, физиология фитосистем и глобальная экология, клеточная биология и биотехнология, биология трансгенного растения, продукционный процесс, преподавание биологии и биохимии растений. Прогресс в изучении проблем современной физиологии растений был отражен в пленарных лекциях, устных докладах и стендовых сообщениях. Большое внимание было уделено инновационным аспектам, связанным с применением физиологических знаний в развитии биотехнологий, создании трансгенных растений, оптимизации продукционного процесса, повышении качества урожая. Всего участниками было сделано 11 пленарных, 151 устных и 83 стендовых доклада. Материалы около 800 докладов опубликованы¹ и размещены на веб-сайте http://www.ib.komisc.ru/plant_phys2007.

Пленарные лекции по приоритетным направлениям физиологии растений прочитали ведущие ученые. Первый пленарный доклад, сделанный акад. Ю.Н. Журавлевым (БПИ ДВО РАН, Владивосток), был посвящен рассмотрению процессов морфогенеза растений *in vitro* в терминах теории множеств на базе концепции биологических референтов. Такая формализация выявляет принципиальные различия в начальных стадиях индивидуального развития растения с позиции представлений о молекулярных

механизмах регуляции морфогенеза. Тема морфогенеза, но уже на уровне изучения его алгоритмов, нашла продолжение в лекции чл.-корр. РАН Т.Б. Батыгиной (БИН РАН, С.-Петербург). Предложена концепция о гаметофитном апомиксисе, в основе которой лежат свойства тотипатентности растительной клетки, часто сопровождающейся поливариантностью способов репродукции. Знание механизмов генетической гетерогенности семян позволяет прогнозировать генетику клонов, получаемых при разных типах гаметофитного апомиксиса. Это несомненный прорыв в знаниях по репродуктивной биологии, представляющих интерес для генетиков и селекционеров. В лекции проф., д.б.н. Г.А. Романова (ИФР РАН, Москва) были обобщены представления о каскадной регуляции активности генов цитокининами (гормоны корневого апекса). Показано, как гормональный сигнал преобразуется в разнообразные физиологические ответы в растении и какие регуляторные компоненты играют роль в его передаче. Цитокинины содержатся и в хлоропластах – фотосинтетических органеллах, где они участвуют в регуляции транскрипции пластидных генов. Об этом и перспективах изучения световой и гормональной регуляции биогенеза хлоропластов рассказывал проф., д.б.н. В.В. Кузнецов (ИФР РАН, Москва). Новейшую информацию о поглощении света хлоропластами на уровне молекулярных механизмов регуляции функции фотосинтетических антенн доложил проф. W.I. Grzeszcki из университета им. Марии Кюри-Складовской (Люблин, Польша).

О транспорте Na^+ и изменении способа выведения этого токсичного катиона из клеток в эволюции растений доложил д.б.н. Ю.В. Балнокин (соавт. Л.Г. Попова, ИФР РАН, Москва). Лекция чл.-корр. РАН Ю.В. Гамалея (БИН РАН, С.-Петербург) была посвящена обобщению многолетних данных анализа филогенетических и зональных рядов адаптивных типов двудольных с точки зрения загрузки

¹ Современная физиология растений: от молекул до экосистем: Матер. докл. междунар. конф. В 3-х частях. – Сыктывкар, 2007.

НАУЧНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ КУРАТОРЫ

1. **Энергетика и метаболизм растительной клетки** – чл.-корр. РАН Ю.В. Гамалей (БИН РАН, С.-Петербург), д.б.н. П.Ю. Воронин (ИФР РАН, Москва).
2. **Геном растений и регуляция его экспрессии** – чл.-корр. РАН Б.Ф. Ванюшин (Ин-т физико-химической биологии МГУ, Москва), д.б.н. В.В. Кузнецов (ИФР РАН, Москва).
3. **Гормоны и онтогенез** – проф. Г.А. Романов (ИФР РАН, Москва), проф. С.С. Медведев (СПбГУ, С.-Петербург).
4. **Стресс, адаптация и выживание растений** – проф. Вл.В. Кузнецов (ИФР РАН, Москва), проф. А.Н. Ершова (Воронежский государственный педагогический университет, Воронеж).
5. **Физиология фитосистем и глобальная экология** – проф. Т.К. Головки (ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар), чл.-корр. РАН А.Ф. Титов (КарНЦ РАН, Петрозаводск).
6. **Клеточная биология и биотехнология** – акад. Ю.Н. Журавлев (БПИ ДВО РАН, Владивосток), проф. А.М. Носов (ИФР РАН, Москва).
7. **Биология трансгенного растения** – чл.-корр. РАН Р.К. Салаяев (СИФИБР СО РАН, Иркутск), к.б.н. В.Д. Цыдендамбаев (ИФР РАН, Москва).
8. **Продукционный процесс** – д.б.н. Е.Б. Кириченко (ГБС РАН, Москва), проф. А.А. Тихомиров (ИБФ СО РАН, Красноярск).
9. **Преподавание биологии и биохимии растений** – проф. В.Н. Хрянин (Пензенский государственный педагогический университет, Пенза), д.б.н. Е.Ю. Бахтенко (Вологодский государственный педагогический университет, Вологда).

флоэмы ассимилятами. Сделано заключение, что история симпластных двудольных завершена, а в неогене возможно лишь расширение апопластных двудольных. Физиологические механизмы устойчивости и продуктивности растений в условиях холодного климата рассмотрены в докладе проф., д.б.н. Т.К. Головки (ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар). Показаны особенности адаптации северных растений к световому режиму, температуре и условиям минерального питания на разных уровнях организации. Особое внимание было уделено адаптивным реакциям фотосинтетического аппарата растений.

Большой интерес вызвала лекция чл.-корр. РАН Б.Ф. Ванюшина (НИИ ФХБ МГУ, Москва) о метилировании ДНК растений – процессе, вовлеченном в замалчивание генов с помощью ДНК-метилтрансфераз. Этот процесс в геноме расценивается как эпигенетический контроль всех генетических функций, включая транскрипцию и репликацию, и является новым эффективным средством биотехнологического контроля за продуктивностью растений. В настоящее время на основе достижений молекулярной биологии и генетики активно разрабатываются инновационные технологии. Итоги и перспективы этой работы продемонстрировал в своем пленарном докладе о возможностях молекулярного биофарминга и нанотехнологий чл.-корр. РАН Р.К. Салаяев (СИФиБР СО РАН, Иркутск). Речь шла о создании вакцин как продукции растительной «биофабрики» против опасных инфекций, в том числе СПИДа и гепатита В. Наносоединения (надмолекулярные комплексы) позволяют усилить эффект вакцины за счет снижения ее дозы и достижения адресности фармацевтика. Об использовании знаний по физиологии растений для создания замкнутых биорегенеративных систем жизнеобеспечения рассказал проф. А.А. Тихомиров (соавт. С.А. Ушакова и Г.М. Лисовский) из Института биофизики СО РАН, Красноярск. В этом институте создана уникальная система БИОС-3 космического и земного назначения, где вышние растения, используемые в качестве фотосинтезирующего звена, обеспечивают высокий уровень замыкания массообменных процессов. Безусловно, такие сложные уникальные исследования высоко поднимают статус отечественной науки.

Много устных и стендовых докладов, имеющих важное научное и практическое значение, было представлено и на симпозиумах, работа которых проходила ежедневно параллельно в трех залах заседаний.

Симпозиум 1 «Энергетика и метаболизм растительной клетки» включал исследования функционирования органелл клетки, метаболических путей и их продуктов. Блок докладов был посвящен работе хлоропластов. В докладе К. Strzalka с соавт. (Jagiellonian University, Краков, Польша) выявлено, что в мембранах тилакоидов для проявления оптимальной активности де-эпоксидазы ксантофиллового цикла необходимы липиды, формирующие

подобно главному тилакоидному липиду – монолактозилдиацилглицеролу – обращенные гексагональные структуры. В листьях растений природной флоры Южного Тимана в условиях высокой радиации активация де-эпоксидации обеспечивает уменьшение поглощения световой энергии антенными хлорофиллами и защиту фотосинтетического аппарата от фотодеструкции (О.В. Дымова с соавт., ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар). Б.Н. Иванов с соавт. (ИФПБ, Пущино) показал участие пула пластохинона (PQ) в защите тилакоидных мембран от активных форм кислорода. Пластогидроксикинон функционирует как ловушка супероксидов и производит H_2O_2 , которая возможно является сигнальной молекулой для включения реакции адаптации клетки от окислительно-восстановительного состояния пула PQ. Изучено взаимодействие светособирающих антенн с фотосистемами I и II у красных, синезеленых и криптофитовых водорослей, объединяемых присутствием фикобилипротеинов (И.Н. Стадничук, В.А. Бойченко, ИБХ, Москва, ИФПБ, Пущино). Представлены доказательства присутствия в люмене тилакоидов гороха, наряду с тремя мембраносвязанными, одной растворимой карбоангидразы (Л.К. Игнатова с соавт., ИФПБ, Пущино). Сравнительно меньше было представлено докладов о дыхательных органеллах – митохондриях. Показана более высокая устойчивость к осмотическому стрессу митохондрий растений в отличие от животных, что имеет важное значение для поддержания процесса образования энергии в экстремальных условиях (А.Г. Шугаев, ИФР, Москва). Выявлен широкий спектр конформационных изменений митохондрий при нарушении работы электрон-транспортной цепи на разных ее участках, что позволяет судить как о приспособительных, так и необратимых деструктивных процессах в клетке (А.А. Пономарева с соавт., КИБиБ КазНЦ РАН, Казань). Механизмы транспорта и роль сигнальных систем в регуляции метаболизма частично были отражены в докладах О.В. Войцеховской с соавт. (БИН РАН, С.-Петербург), О.А. Тимофеевой (КГУ, Казань), Т.А. Сибгатуллиной с соавт. (КИБиБ КазНЦ РАН, Казань, Wageningen University, Голландия). В последнем докладе авторы продемонстрировали преимущества диффузионно-взвешенной магниторезонансной томографии при изучении анизотропии водопроницаемости клеток как метода, оказывающего минимальное воздействие на целостность и функционирование растения.

Симпозиум 2 был посвящен регуляции экспрессии генома и гормональной регуляции на генетическом уровне. Повышенное содержание Mg^{2+} в РНК созревающего зерна кукурузы мутанта *opaque-2* вызывало нарушение полиаденилирования и деаденилирования мРНК, но повышало ее стабильность (В.К. Плотников с соавт., НИИСХ, Краснодар). Приведены доказательства участия ядерных комплексов пластид в обмене веществ между хлоропластами и ядром, что приводит к ингибированию формирования геронтопластид при старении клетки

(T. Selga et al., Faculty of Biology, Рига, Латвия). Показано, что регуляция экспрессии генов экспансинов и аквапоринов обеспечивает поддержание осмотической клетки и их роста растяжением при осмотическом стрессе (Д.С. Веселов, Л.Б. Высоцкая, ИБ УНЦ РАН, Уфа). Достигнут прогресс в изучении молекулярных механизмов рецепции этилена и трансдукции его сигнала (И.Е. Мошков, Г.В. Новикова, ИФР, Москва). На основании генетических исследований мутантов *Arabidopsis* авторы выделили два пути передачи этиленового сигнала – «линейный путь» с рецепторами этилена и белком STR1 в качестве негативных регуляторов и путь, включающий модулируемые этиленом mG-белки и МАП-киназу. Получены новые данные о гормоне стресса – АБК; идентифицированы гены, кодирующие ABF факторы транскрипции, участвующие в АБК-зависимом пути передачи сигнала при солевом стрессе. Исследования оригинальны также и тем, что выполнены на новом близкородственном *Arabidopsis* модельном объекте – *Thellungiella salsuginea* (Д.А. Высоцкий с соавт., ВНИИСХ РАСХН, Москва и Vrije Universiteit, Амстердам, Голландия). Впервые показана дифференциальная регуляция транскрипции индивидуальных генов цитокинином (Я.О. Зубо с соавт., ИФР РАН, Москва и ИБ университета Гумбольта, Берлин, Германия).

В докладах симпозиума 3 были отражены исследования фитогормонов и их участие в морфогенетических процессах. Необходимо отметить, что этот симпозиум, организованный Г.А. Романовым (ИФР, Москва) и С.С. Медведевым (СПбГУ, С.-Петербург) и разделенный тематически на несколько заседаний, детально и с разных позиций рассмотрел вопросы гормональной регуляции и онтогенетических особенностей морфогенеза. Тон работе симпозиума задала М.Ф. Шишова (СПбГУ, С.-Петербург), прочитавшая лекцию о многообразии рецепторных систем растительной клетки и рецепции гормона апекса побега – ауксина. Теперь уже ясно, что расти-

тельные клетки имеют два типа рецепторов для ауксина – цитоплазматический и низкомолекулярный рецептор на плазмалемме. До конца не выяснена структура второго рецептора. Предложена концепция о полярных потоках Ca^{2+} (первичного элемента поляризации и осевой симметрии), сопряженных с полярным транспортом ауксина (С.С. Медведев с соавт., СПбГУ, С.-Петербург). Вместе с другими гормонами и цитоскелетом они контролируют процессы морфогенетического паттернирования органов и тканей в ходе онтогенеза. Тема ауксина была продолжена в других докладах. Показано, что образующиеся под действием ауксина активные производные кислорода (NO и O_2^-) могут участвовать во внутриклеточной трансдукции ауксинового сигнала (Д.А. Вершинкин, Г.А. Романов, ИФР РАН, Москва). Повышение концентрации ауксинов в корнях при дефиците нитрата в среде предшествует ветвлению корней, что важно для увеличения эффективности поглощения (И.И. Иванов с соавт., ИБ УНЦ РАН, Уфа). Е.С. Роньжиной и Е.А. Калининой (КГТУ, Калининград) установлено, что рост клеток растяжением может контролироваться не только ауксином, но и цитокинином, традиционно считавшимся ингибитором ауксин-зависимого роста. По химической природе цитокинины являются производными соединений двух разных классов – аденина и фенилмочевины. Однако, как выяснилось, эти вещества связываются с одним и тем же сайтом рецепторного белка, что указывает на сходное пространственное расположение их активных групп (С.Н. Ломин, ИФР, Москва). Методом трансформации бинарного вектора, несущего ген биосинтеза цитокининов, обнаружен цитокининовый эффект и у пурпурных бактерий при отсутствии в них классических цитокининов (О.П. Сердюк с соавт., ИФР РАН, Пушино). Обсуждены вопросы участия разных фитогормонов и сигналинга в регуляции проявления пола (В.Н. Хрянин, ПГПУ, Пенза), механизме гаметофитной самонесовместимости (Л.В.

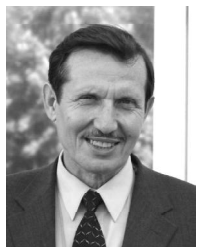


Ковалева с соавт., ИФР, Москва), регуляции роста побега и корня при дефиците ионов в среде (Л.Б. Высоцкая, ИБ УНЦ РАН, Уфа).

Регуляция роста и развития осуществляется на разных уровнях организации. В докладе В.Б. Иванова с соавт. (ИФР, Москва) обсуждались механизмы формирования и поддержания покоящегося центра в корне, клетки которого считаются ствольными. Показана способность меристемы образовывать ствольные клетки, что важно для сохранения открытого морфогенеза и вегетативного размножения растений. О принципе опережающего отражения действительности у растений как аналога афферентного синтеза у животных доложил И.Г. Тараканов (РГАУ МСХА, Москва). Классическим примером этого свойства у растений является фотопериодическая реакция и реакция, участвующая в синдроме избегания затенения. Физиологические механизмы регуляции морфогенеза корневищ многолетних злаков обсуждены в докладе С.П. Масловой (ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар). Низкотемпературная адаптация корневищ как органов, обеспечивающих вегетативное размножение и перезимовку растений, обусловлена сдвигом температурного оптимума роста в сторону низких положительных температур, изменением анатомической структуры, гормонального статуса и соотношения углеводов. В докладе А.М. Маркарова (КГПИ, Сыктывкар) и Т.К. Головки (ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар) с эволюционных позиций обсуждено явление диаетропизма как векторного свойства роста клетки и органов. Тщательный анализ «прошлого» позволил ав-

торам обосновать положение о том, что в процессе эволюции травянистого многолетника, как жизненной формы, возникли две качественно различные по тропизмам апикальные зоны – ортотропного надземного побега с отрицательным гравитропизмом и положительным фототропизмом, и диагравитропно-го подземного побега с отрицательным фототропизмом и диагравитропизмом.

На симпозиуме 4 была реализована обширная научная программа, посвященная рассмотрению проблем стресс-физиологии (организаторы Вл.В. Кузнецов, В.П. Холодова, ИФР, Москва и А.Н. Ершова, ВГПУ, Воронеж). Тематические заседания были посвящены разным аспектам реакции растений к физическим воздействиям, анаэробнозису, температурному, окислительному, осмотическому и техногенному стрессам. Отдельное заседание было посвящено вопросам адаптации злаковых к неблагоприятным воздействиям и возможности фармакологической коррекции их устойчивости. На основе изучения функциональных параметров окислительного стресса выявлена высокая чувствительность мембранных систем растительной клетки к действию малых доз ионизирующей радиации, что позволяет характеризовать их в качестве сенсоров (А.П. Веселов, НГУ, Нижний Новгород). Показана реакция фотосистемы 2 разных сортов пшеницы на действие УФ-Б (Е.В. Канаш с соавт., АФИ, С.-Петербург) и биосинтеза фенольных соединений, в частности, синапоил-производных, выполняющих функцию защитного экрана от ультрафиолета (Е.Н. Музафаров, ТГУ, Тула). Стрессорное действие УФ-



Директору Института биологии Коми НЦ УрО РАН
А.И. Таскаеву

Глубокоуважаемый Анатолий Иванович!

Очередной VI съезд Общества физиологов растений России и Международная конференция «Современная физиология растений: от молекул до экосистем», организованные на базе Вашего Института, завершили свою работу. Этот съезд, по общему признанию участников, представлявших десятки регионов России, был одним из наиболее продуктивных в ряду подобных научных форумов. Мы прекрасно понимаем, сколь высока цена организации крупных научных мероприятий и как много усилий пришлось приложить Вам лично и Вашему коллективу, чтобы съезд отечественных физиологов растений прошел на самом высоком уровне. Это касается как реализации научной программы, так и решения огромного числа организационных вопросов. Мы восхищены Вашим гостеприимством, четкостью проведения всех запланированных мероприятий, интересной культурной программой, добротой и внимательностью Ваших коллег. За все это мы бесконечно Вам признательны. Неделя, проведенная в Вашем родном городе в период белых ночей, сделала его для нас близким и своим. У Вас появились сотни новых друзей, которые передадут тысячам своих коллег свое теплое отношение к Вам и к Вашему Институту.

Мы прекрасно понимаем, что столь четкая организация Съезда была бы невозможна без огромной нагрузки, которая выпала на долю профессора Тамары Константиновны Головки, а также коллектива возглавляемой ею лаборатории. Мы крайне признательны Вам лично, Вашим помощникам, всем сотрудникам Института, кто своим участием содействовал организации и успешному проведению Съезда. Было бы справедливо, если бы коллектив Коми НЦ УрО РАН узнал бы о роли ключевых фигур в организации этого престижного научного мероприятия.

Одновременно я прошу Вас передать нашу искреннюю признательность руководству Вашей Республики и города, всем, кто в той или иной форме способствовал проведению Съезда физиологов растений России на Вашей северной земле.

Желаю Вам и Вашему коллективу дальнейших успехов, процветания и благополучия.

Директор Института физиологии растений РАН, президент Общества физиологов растений России, председатель научного совета РАН профессор **Вл.В. Кузнецов**

радиации вызывает изменение в содержание целого ряда растворимых метаболитов – пролина, путресцина, спермидина, кадаверина (S. Mapelli et al., Institute of Agricultural Biology and Biotechnology, Милан, Италия; ИФР РАН, Москва). У хрустальной травки УФ-радиация в сочетании с солевым стрессом индуцировала механизмы защиты, дивергентные таковым, вызванным солевым стрессом и засухой.

Устойчивость растений к засолению имеет комплексную природу, которую отражают разные показатели. Одним из них является высокое соотношение K^+/Na^+ в цитозоле клеток. Выявлены сортовые различия изоформ вакуолярного Na^+/K^+ антипортера в ячмене. Показано, что их количество при солевом стрессе регулируется на уровне транскрипции и посттранскрипции (А.В. Бабаков с соавт., ВНИИ сельскохозяйственной биологии РАСХН, Москва). При засолении происходит увеличение ионообменной способности клеточных стенок (Н.Р. Мейчик с соавт., МГУ, Москва), усиление транскрипционной активности *TADHN* гена дегидрина (стрессового белка), синтез которого, как выяснилось, не зависит от регуляции АБК (Ф.М. Шакирова, ИБиГ УНЦ РАН, Уфа).

Заседание по анаэробизму началось с лекции Б.В. Вартапетяна (ИФР РАН, Москва), в которой обсуждались основные положения учения об анаэробном стрессе и перспективы его изучения. Показано, что первичная трансдукция анаэробного сигнала связана с накоплением уровня цитоплазматического кальция. В проростках устойчивого к анаэробизму риса интенсивность трансдукции выше по сравнению с неустойчивой пшеницей (В.В. Емельянов с соавт., БИН РАН, С.-Петербург; Stockholm University, Стокгольм, Швеция). Растения реагируют на гипоксию транспортом стрессовых кислот ГАМК и аланина в вакуоль, что позволяет стабилизировать их содержание и скорость метаболизации (А.Н. Ершова с соавт., ВГПУ, Воронеж). Впервые показано, что при сильной гипоксии и аноксии в ядрах паренхимных клеток колеоптиля этиолированных

проростков пшеницы возникает популяция электронно-плотных с расширенными кристами митохондрий. Сделано предположение, что ядро – последнее прибежище и жертва митохондрий в погибающей под действием гип(ано)ксии растительной клетке. Описанное явление может приблизить нас к пониманию процесса происхождения и становления первичных эукариотических клеток в ходе эволюции (Е.В. Печникова с соавт., НИИ физико-химической биологии, Москва).

Исследования карельских физиологов растений об устойчивости активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам обобщил А.Ф. Титов (ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск). Согласно «зональной» гипотезе, устойчивость стабильна в пределах температур фоновой зоны, увеличивается в зоне температур холодогового и теплового закаливания и снижается в зоне повреждения. Открыт феномен локального воздействия закалывающей температуры, когда некий сигнал передается в другие органы, что приводит к увеличению устойчивости целого растения. В докладе Е.В. Гармаш (ИБ Коми НЦ УрО РАН) показано, что пониженная температура вызывала уменьшение скорости роста растений ячменя только при высокой добавке минеральных элементов вследствие повышения содержания неиспользуемого на рост азота. В растениях картофеля при гипотермии обнаружен синергизм в действии селенита (антиоксидант) и ауксина на содержание фитогормонов, активность антиоксидантной системы и продуктивность (Т.И. Пузина, П.С. Прудников, ОГУ, Орел). Повысить устойчивость и продуктивность культурных растений к низким температурам позволяет препарат Микроком, представляющий смесь семи важных микроэлементов (С.Г. Великсар с соавт., ИФиГР АНМ, Кишинев, Молдова).

Одним из актуальных направлений стресс-физиологии является изучение устойчивости растений к высоким концентрациям тяжелых металлов и техногенному загрязнению. Сформулирован главный принцип обеспечения устойчивости растений к тя-



Зам. председателя Коми научного центра УрО РАН, директору Института биологии
к.б.н. А.И. Таскаеву

Зав. лабораторией Института биологии
д.б.н. Т.К. Головки

Глубокоуважаемый Анатолий Иванович!
Глубокоуважаемая Тамара Константиновна!

От себя лично и от имени сотрудников Института биологии и Института леса Карельского научного центра РАН – участников VI съезда Общества физиологов растений России – сердечно благодарю Вас и все руководство Института биологии Коми научного центра УрО РАН за гостеприимство, возможность принять участие в прекрасно организованной работе съезда и познакомиться с работой Института биологии. Уверен, что подобные встречи не только интересны и полезны сами по себе, но и являются хорошей основой для укрепления и развития сотрудничества между нашими организациями. Надеюсь также на дальнейшие творческие контакты с Вами лично и Вашими коллегами.

Председатель КарНЦ РАН, член-корр. РАН **А.Ф. Титов**

желым металлам – способность к освобождению зон активного метаболизма клетки от их избытка, которая зависит от активности систем мембранных транспортеров, металло-шаперонов и хелаторов (Вл.В. Кузнецов, В.П. Холодова с соавт., ИФР РАН, Москва). Так, адаптация растений хрустальной травки к высоким концентрациям меди и цинка сопровождалась снижением экспрессии генов плазмалеммных и тонопластных аквапоринов, что привело к сокращению водообмена (А.Р. Абдеева с соавт., ИФР РАН, Москва). Роль тканей в транспорте и накоплении тяжелых металлов, в частности Ni, различна у растений-исключателей и гипераккумуляторов с отсутствием барьерной функции корневой системы (И.В. Серегин с соавт., ИФР РАН, Москва). При гипердозах никеля в клетках *Elodea canadensis* наиболее устойчивыми оказались каротиноиды и SH-защитные системы (М.Г. Малева, Г.Ф. Некрасова, УГУ, Екатеринбург). Одним из ответов на действие различных металлов является усиление ПОЛ (Е.А. Ерофеева с соавт., НГУ, Нижний Новгород) и увеличение насыщенности жирных кислот (О.А. Розенцвет, ИЭВБ РАН, Тольятти). Загрязнение почв тяжелыми металлами – одна из проблем защиты окружающей среды. Показано, как применение сульфатов на загрязненных почвах усиливает извлечение металлов за счет «эффекта разбавления роста растений» (С.С. Лисник с соавт., ИФиГР АНМ, Кишинев, Молдова).

В ходе эволюции растения выработали комплекс защитных механизмов к факторам биотической природы. В растениях *Stellaria media* выявлены пептиды, обладающие высокой антигрибной активностью (Ц.А. Егоров с соавт., ИБОХ, Москва). В ядрах и хлоропластах клеток картофеля обнаружены разные формы аденилатциклазы – фермента устойчивости к возбудителю кольцевой гнили (Л.А. Ломо-

ватская с соавт., СИФИБР, Иркутск). В каллусах устойчивой и восприимчивой к твердой головне пшеницы активация изопероксидаз зависела от степени ацетилирования хитоолигомеров (Е.А. Черепанова с соавт., ИБиГ УНЦ РАН, Уфа). Во флоэме ствола сосны обыкновенной показано развитие раневой реакции на поранение и грибные элиситоры (В.В. Стасова с соавт., ИЛ СО РАН, Иркутск). Универсальным звеном действия неблагоприятных факторов среды на растительный организм является окислительный стресс, вызывающий поэтапную и разноуровневую активацию антиоксидантных систем защиты (А.С. Лукаткин, Мордовский университет, Саранск; Л.А. Стеценко, ИФР, Москва, Е.В. Прадедова с соавт., СИФИБР, Иркутск). При этом сигналом начала программы стресс-устойчивого состояния растений может быть увеличение концентрации цитозольного Ca^{2+} за счет деструкции активного цитоскелета в меристематических и растягивающихся клетках под влиянием АБК (Л.П. Хохлова, КГУ, Казань).

На симпозиуме 5 «Физиология фитосистем и глобальная экология» обсуждены CO_2 -газообмен, сток углерода и методические подходы к изучению и моделированию функционирования фитосистем. Фотосинтез и дыхание являются основными процессами жизнедеятельности растений. Зависимость CO_2 -газообмена от внешних факторов позволяет оценить пластичность или консервативность обмена. Показано, что адаптация трех видов сем. Crassulaceae (Толстянковые) к условиям Севера связана защитно-приспособительными реакциями фотосинтетического аппарата (И.В. Далькэ с соавт., ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар). Выявлена специфика фотосинтетических и дыхательных процессов хвой кедрового сибирского, кедрового стланика и гибридов между ними. Данные по дыханию косвенно свидетель-



Участники VI съезда Общества физиологов растений России.

ствуют о наследовании гибридами митохондрий от стланика (Г.В. Васильева, А.П. Зотикова, ИМКиЭС СО РАН, Томск). В докладе С.В. Загировой с соавт. (ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар) обсуждены особенности фотосинтеза, дыхания и водного обмена хвойных растений на Севере. Показано, что короткий период вегетации компенсирован длинным световым днем с суточной продолжительностью фотосинтеза до 20 ч. Компоненты углеродного бюджета в различных экосистемах и сообществах представлены в докладах К.С. Бобковой с соавт. (ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар), В.А. Мухина и П.Ю. Воронина (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, ИФР, Москва), Н.Ю. Шамаковой (ПАБСИ КарНЦ РАН, Кировск-6). В бореальной зоне отмечено превышение эмиссии углерода над его стоком, чему способствуют антропогенные и природные катастрофические явления. Показана возможность применения современных методов дистанционного зондирования (спутниковый мониторинг) для оценки влияния мезо- и микрорельефа в формировании температурного режима скального флористического комплекса на известняковых обнажениях Тимана в Республике Коми (Л.В. Тетерюк, В.В. Елсаков, ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар). Описана феноменология реакций растений на ежесуточное кратковременное действие и последствие температуры из зоны холодного закалывания (Е.Ф. Марковская с соавт., ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск). У растений разных функциональных типов выявлены различные механизмы структурной перестройки фотосинтетических тканей, влияющих на диффузионное сопротивление мезофилла и, следовательно, степень ограничения интенсивности газообмена при смене экологических условий (Л.А. Иванова с соавт., БС УрО РАН, Екатеринбург).

На симпозиуме 6 обсуждались проблемы клеточной биологии и биотехнологии. В докладе В.В. Володина (ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар) предложена и обоснована гипотеза о двойственной функции экидистероидов – структурных аналогов гормона линьки насекомых в растениях: экологическая (защита от насекомых-фитофагов в умеренных и высоких концентрациях) и физиологическая (участие в ростовых процессах у растений в концентрациях ниже порога их обнаружения рецепторами насекомых). Показана экорегуляторная роль фитоэкидистероидов видов рода *Potamogeton* во взаимоотношениях между организмами в водных экосистемах (И.Ф. Чадин с соавт., ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар). Культура клеток высших растений является экспериментально созданной популяцией соматических клеток для научных и практических целей. Получены толерантные к анаэробнозису клеточные линии сахарного тростника и пшеницы, которые были использованы для сравнительного исследования метаболизма и индукции синтеза ферментов апоптоза (А.Ю. Степанова с соавт., ИФР РАН, МГУ, Москва). Выявлено более высокое содержание полиеновых жирных кислот – показателя устойчивости к гипотермии – в каллусе холодоустойчивого пырейника сибирского по сравнению с

пшеницей (А.В. Назарова с соавт., СИФиБР СО РАН, Иркутск). Выделено три структуры актинового цитоматрикса протопластов клеток каллусной ткани растений, что имеет важное значение для изучения функциональной активности и морфологии растительной клетки (В.В. Ильчуков с соавт., СИФиБР СО РАН, Иркутск). Получены и исследованы культуры клеток двух видов полисициаса, экстракты которых обладают антигератогенными и кардиотропными свойствами (Е.С. Астафьева с соавт., МГУ, ИФР, Москва). Подтверждена результативность криоконсервации гермплазмы черной смородины в среде жидкого азота без снижения ее жизнеспособности (В.Г. Вержук с соавт., ГНУ ГНЦ РФ ВНИИР, С.-Петербург). Приведены доказательства связи механизма возникновения соматической изменчивости, приводящей к утрате регенерационного потенциала культивируемых клеток со спонтанными мутациями, вызываемыми АФК (Г.В. Камалова с соавт., КазИБиБ, Казань). Показано, что АФК могут участвовать в процессах роста – регуляции растяжимости клеточной стенки корневого волоска (Т.Н. Бибикина с соавт., ИФР, Москва, Penn State University, США), прорастании пыльцевого зерна как модификатора полимерного матрикса интины (А.В. Чайкова с соавт., МГУ, Москва).

Свойства тотипотентности клеток используются в биотехнологии в целях микрклонального размножения. На основе микроспорального эмбриогенеза (андроклинии) отработана биотехнология получения *in vitro* гибридов пшеницы с закрепленным гетерозисным эффектом (Н.Н. Круглова, ИБ УНЦ РАН, Уфа, Т.Б. Батыгина, БИН РАН, С.-Петербург), на основе соматического эмбриогенеза и андроклинии – сибирских видов хвойных (И.Н. Третьякова с соавт., ИЛ СО РАН, Красноярск).

Симпозиум 7 был посвящен биологии трансгенного растения, основой получения которого являются методы клонального микроразмножения и колонизации растений и микроорганизмов *in vitro*. Новые возможности генной инженерии в области использования векторов для генетической трансформации пластид продемонстрировали Н.И. Рекославская и Р.К. Салаяев (СИФиБР СО РАН, Иркутск). В докладе Я.И. Бурьянова с соавт. (ФИБХ РАН, Пущино) обсуждались вопросы получения трансгенных растений нового поколения и разработки альтернативных экологически безопасных биотехнологий защиты растений, направленных на исключение в геноме нежелательных селективных маркерных генов устойчивости к антибиотикам и гербицидам, а также риска передачи целевых генов другим организмам. На основе полученных данных по влиянию трансформации растений табака геном $\Delta 9$ -ацил-липидной десатуразы на формирование у них устойчивости к гипотермии сделано заключение, что трансформация может приводить как к улучшению, так и ухудшению желаемого признака у трансгенного растения (В.Н. Попов с соавт., ИФР РАН, Москва). Впервые получены трансгенные растения табака, проявляющие антивирусную активность за счет экспрессии трансформированного гена панкре-

атической рибонуклеазы ДНК быка (Е.А. Трифонова с соавт., ИЦГ СО РАН, Новосибирск, ВПИ ДВО РАН, Владивосток). В целях безопасности окружающей среды предложена новая система экспрессии *сгу* генов, кодирующих токсичные для некоторых насекомых *Сгу* белки, в растениях (И.В. Голденкова-Павлова, ИГЦ НАН, Минск, Беларусь, ИОГЕН РАН, ИФР РАН, Москва). Методом выделения ДНК с помощью олигонуклеотидного микрочипа определены трансгенные компоненты в продуктах питания растительного происхождения. Этот метод может использоваться в контроле за потоками транс-

генов на продуктовых рынках и оценке возможных экологических и биологических рисков (Е.М. Намкина с соавт., ИФР РАН, Москва)

На заседаниях *симпозиума* 8 рассматривались проблемы продукционного процесса растений. Большой интерес вызвали доклады, посвященные роли донорно-акцепторных отношений в продукционном процессе. Механизмы, повышающие надежность донорно-акцепторных систем (ДАС) при стрессовых ситуациях, рассмотрены И.С. Киселевой, И.В. Парасочка (УрГУ, Екатеринбург). Показана зависимость вторичной мобилизации веществ от условий



ЮБИЛЕЙ

22 августа **Галина Владимировна Русанова** отметила юбилейную дату — 75-летие со дня рождения. И хотя говорить о прожитых годах женщине не принято, мы искренне считаем, 75 лет для прекрасной женщины и замечательного ученого — это не возраст, а лишь только этап жизненного пути.

8 августа 1955 г. порог Коми филиала АН СССР переступила выпускница биолого-почвенного факультета Казанского государственного университета, старший лаборант Г.В. Русанова. В 1968 г. она успешно защитила кандидатскую диссертацию «Некоторые особенности поведения и миграции Ra в почвах района повышенной естественной радиации», а в 1995 г. — и докторскую «Морфогенетические особенности почв северо-востока Русской равнины». Нет в нашей республике такого места, о почвах которых не могла бы рассказать Г.В. Русанова, один из опытнейших научных сотрудников нашего Института.

Результаты ее научной деятельности представлены более чем в 100 публикациях, среди которых девять монографий. Среди наиболее значительных научных достижений — разработка представлений о полигенетическом развитии почв таежной и тундровой зон европейского Северо-Востока. Замечательный и сильный специалист, Г.В. Русанова сумела выявить закономерности микростроения таежных и тундровых почв в зависимости от педогенеза, топо-литогенной и климатогенной гумидности. Она является одним из разработчиков системы микроморфологических диагностических признаков для классификации почв. Значительное место в достижениях юбиляра занимают прикладные исследования: оценка агрогенной и техногенной трансформации таежных и тундровых почв, прогноз антропогенной эволюции, степень деградации и потенциальная способность к самовосстановлению почв в районах разведки нефтегазоконденсатных месторождений (север и запад Большеземельской тундры), развития угледобывающей промышленности (Воркутинский район) и транспортировки газа (Северный Урал и увалистая полоса Предуралья).

За крупный вклад в исследования почв Коми края Галина Владимировна была многократно отмечена почетными грамотами, благодарностями, награждена бронзовой медалью ВДНХ.

Многое можно написать о достижениях Галины Владимировны как ученого, но еще больше хочется сказать о ней как о Человеке с большой буквы. Галина Владимировна — интеллигентный, очень выдержанный и бесконечно добрый и отзывчивый человек. К ней всегда можно обратиться за советом, у нее всегда можно найти поддержку. Потрясает ее собранность, организованность и ясность ума. Галина Владимировна не только бесконечно предана своему делу — в обычной жизни она любящая жена, мать и бабушка.

*Дорогая Галина Владимировна!
Горячо желаем Вам и Вашей славной семье здоровья, счастья и добра!*

*Пусть юбилей несет лишь счастье,
Ни капли грусти, ни одной слезы.
Душевного богатства и здоровья
Желаем мы от всей души.*

Искренне уважающие Вас почвоведы

периода вегетации и функционирования фотосинтетического аппарата растений. Механизмы торможения оттока ассимилятов при поступлении нитратов в апопласт обсуждены С.Н. Баташевой с соавт. (КИБиБ КазНЦ РАН, Казань). Сделан вывод, что подавление экспортной функции листа при повышенном азотном питании связано с поступлением нитрат-иона в апопласт. В докладе Г.Н. Табаленковой (ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар) дан сравнительный анализ особенностей распределения и использования ¹⁴C у растений, различных по типу аттрагирующих структур и организации ДАС. Показана тесная связь между поглощением и использованием ассимилированного углерода и ростовой функцией. Доклад Э.А. Гончаровой (ВИР, С.-Петербург) был посвящен проблеме изучения функционирования системы аттракции как основополагающего критерия продуктивности растений в разных экологических средах.

Моделирование и прогнозирование продуктивности растений в посеве важно для селекционной работы. О.В. Аверчевой с соавт. (МГУ, Москва) при разных уровнях освещенности выявлены особенности организации и функционирования фотосинтетического аппарата китайской капусты (*Brassica chinensis* L.), связанные с продуктивностью. В докладе А.П. Антонюк (ИБФРМ РАН, Саратов) рассмотрены вопросы формирования растительно-бактериальных симбиозов, обсуждена роль растительных лектинов в их образовании. Повышению продуктивности сельскохозяйственных культур при использовании минеральных удобрений и ризосферных препаратов были посвящены доклады Г.Я. Елькиной и Е.И. Баймиева (ИБ Коми НЦ УрО РАН,

Сыктывкар). Н.П. Чернобровкина с соавт. (ИЛ КНЦ РАН, Петрозаводск) в качестве диагностического показателя обеспеченности микроэлементами древесных хвойных растений рассматривает жирнокислотный состав суммарных липидов. Результаты изучения плодовой и семенной продуктивности новых видов рода *Berberis* для дальнейшего использования в озеленении северных городов представлены в докладе Л.А. Скупченко (ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар). Неподдельный интерес вызвал доклад Н.А. Тихомировой (Институт биофизики СО РАН, Красноярск), касающийся использования овощных растений-галофитов (на примере *Salicornia europaea*) для выведения хлористого натрия в искусственных биорегенеративных системах жизнеобеспеченности человека.

Традиционно в рамках съезда была организована работа симпозиума 9 по проблемам преподавания биологии и биохимии растений (кураторы проф. В.Н. Хрянин, Пенза; проф. Е.Ю. Бахтенко, Вологда). В этой сфере предстоит решать качественно новые задачи, связанные с переходом высшей школы на двухуровневую систему образования и с реальной интеграцией науки и высшего образования. Реформирование образования предполагает усиление индивидуального подхода и развитие творческих способностей будущих специалистов. Этому способствует модульно-рейтинговая система обучения. Принципы разработки и проблемы внедрения такого метода при изучении курса «Физиология растений» в педуниверситете были рассмотрены в докладе Е.Ю. Бахтенко и А.В. Платонова (ВГПУ, Вологда). Об эффективности модульного подхода при проведении практических занятий по физиологии рас-

ЮБИЛЕЙ

19 августа 2007 г. заместителю директора по общим вопросам Анатолию Евгеньевичу Сивкову исполнилось 50 лет.

Он родился в с. Шошка Сыктывдинского района Республики Коми. После службы в армии поступил в Сыктывкарский государственный университет на филологический факультет и в 1983 г. успешно его окончил. С 1983 по 2002 г. работал в органах Министерства внутренних дел на разных ответственных руководящих постах. После ухода в отставку с 2003 г. работает в Институте биологии.

В период работы в Министерстве внутренних дел Анатолий Евгеньевич награжден Почетной грамотой г. Сыктывкар (1989 г.). За участие в наведении конституционного порядка в Чеченской Республике награжден медалью «За заслуги перед Отечеством II степени» (1996 г.) и медалью Жукова (1995 г.). В 2001 г. награжден медалью «За отличие по охране общественного порядка». В период работы в Институте биологии награжден Почетной грамотой УрО РАН.

А.Е. Сивков требователен к себе и подчиненным, квалифицированно и оперативно решает возникающие текущие вопросы по работе, пользуется уважением сотрудников, хороший хозяйственник и семьянин.

Уважаемый Анатолий Евгеньевич!

Поздравляем Вас с юбилейным днем рождения и желаем дальнейших успехов в работе, крепкого здоровья, счастья, мира!

Коллеги



тений свидетельствуют данные Л.А. Гриценко и И.П. Готовцевой (РГАУ-МСХА, Москва). Вопросам формирования компетенций у студентов при освоении курса физиологии и биохимии растений был посвящен доклад И.С. Киселевой (УрГУ, Екатеринбург). Переход к бакалавриату в педвузах ставит задачу перестройки курсов ботанического цикла. С опытом разработки учебного плана бакалавра по специальности «Биология» в соответствии со стандартами поделилась А.Н. Ершова (ВГПУ, Воронеж). Особенности программы подготовки бакалавров-биологов в филиале МГУ осветила Л.А. Кузнецова (ИФПБ РАН, Пущино). Большое внимание уделялось вопросам формирования экологических знаний у студентов при изучении различных разделов физиологии растений. Проф. Т.К. Головка (СыктГУ, Сыктывкар) обосновала и предложила оригинальную программу курса «Экологическая физиология растений». По мнению Л.В. Назаренко и Н.В. Загоскиной (МГПУ, ИФР РАН, Москва), существующий в настоящее время разрыв между сферой образования, современными знаниями и инновационными технологиями может быть сокращен путем интеграции высшей школы и академической науки. В рамках данного симпозиума состоялся круглый стол, на котором были продолжены дискуссии по вопросам преподавания и заслушан доклад зав. кафедрой физиологии и биохимии растений СПбГУ проф. С.С. Медведева о перспективах развития биологических знаний и ожидаемых прорывах в биологии растений в XXI в.

На церемонии закрытия были подведены итоги работы съезда. С анализом научных достижений и словами благодарности в адрес Института биологии Коми НЦ УрО РАН выступили проф. Вл.В. Кузнецов, президент ОФР, акад. Ю.Н. Журавлев, чл.-корреспонденты РАН Б.Ф. Ванюшин, Р.К. Саляев и Т.Б. Батыгина, сопредседатель оргкомитета Т.К. Головка, кураторы симпозиумов и участники конференции. Знаменательным событием VI съезда ОФР было открытие мемориальной доски акад. А.Л. Курсанову. На этом мероприятии выступили проф. Вл.В. Кузнецов, директор Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева (Москва), проф. Б.Б. Вартапетян, заслуженный деятель науки Российской Федерации, акад. М.П. Рощевский (Коми НЦ УрО РАН), Р.В. Зенищев, мэр Сыктывкара.

Богатой и насыщенной была культурная программа. Для участников съезда были организованы (23 июня) экскурсии по трем направлениям: с. Усть-Вымь (историческое поселение), с. Ыб (святые места) и рыбалка-пикник на территории Чернамского заказника. В с. Усть-Вымь, возникновение которого связано с именем Стефана Пермского, сохранилась Михайло-Архангельская церковь постройки конца XVIII в. В настоящее время в здании церкви расположена экспозиция Усть-Вымского музея-заповедника. Многочисленные экспонаты рассказывают об истории села с древнейших времен до наших дней. В старом здании земской больницы создан краеведческий музей. В Усть-Вымском районе

находится много старых церквей и часовен, хорошо сохранилась жилая застройка старой части села – около церковных холмов. Недалеко от Михайло-Архангельской церкви стоит отреставрированный в 1988 г. крестьянский дом, построенный в 80-е годы XIX в. Он принадлежит к одному из распространенных типов коми крестьянского жилища. В полусотне километров от Сыктывкара находится с. Ыб (с коми языка «Ыб» переводится как «возвышенность»). Село раскинулось на семи возвышенностях, образуя живописную картину. Просто красивые виды, белокаменный Вознесенский храм, Ыбский Серафимовский женский монастырь и местный Историко-этнографический музей. В с. Ыб больше двенадцати святых источников, каждый имеет свою историю и свои целительные свойства (источники Феодосия Тотемского, Архистратига Михаила, Двенадцати апостолов и др.). Эта экскурсия была самой популярной у наших гостей по двум причинам: многих заинтересовало посещение женского монастыря, а остальные были заинтригованы необычным названием села. Монастырь расположен на холме, откуда открывается живописная картина бескрайних просторов. Больше всего порадовало то, что на территории монастыря пробурена скважина глубиной 130 м (меценатская помощь ООО «Лукойл»), и послушницам теперь не нужно таскать тяжелые фляги на крутой холм. Кроме посещения с. Ыб, участники этой экскурсии познакомились с уникальным учебно-опытным хозяйством «Межадорское», принадлежащим сыктывкарской агрошколе-интернату им. А.А. Католикова. В этом заповедном месте на берегу р. Малая Визинга, где уникальная природа гармонично сочетается с кедровым садом и лесопарком, создана фундаментальная база для трудового, экологического, экономического, физического и нравственного воспитания детей, оставшихся без попечения родителей.

Участники, желающие отдохнуть на лоне северной природы и порыбачить, отправились на водоем охотхозяйства «Чернам», которое расположено в Сыктывдинском районе. Шашлыки, запеченная на костре свежепойманная рыба – лучшего отдыха после напряженной работы не придумать... В целом, наши гости смогли увидеть колорит республики и коми народа, полюбоваться прелестнейшими видами природы Коми края, услышать много полезной и интересной информации об истории, быте зырян и современной жизни региона.

В дни работы съезда было проведено организационное заседание ОФР, на котором обсуждались текущие вопросы (положения Устава, взносы, участие в работе Федерации европейских обществ биологов растений, принятие новых членов общества, организация новых региональных отделений). Единственным было принято решение о проведении в 2011 г. VII съезда ОФР в г. Нижний Новгород (Нижегородский госуниверситет).

Проведение международной конференции и VI съезда ОФР поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 07-04-06041).