

На правах рукописи



Малышев Руслан Владимирович

**ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС
МОЛОДЫХ ТКАНЕЙ И ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ**

03.00.12 – «Физиология и биохимия растений»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Головко Тамара Константиновна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Медведев Сергей Семенович

доктор биологических наук, профессор
Рахманкулова Зульфира Фаузиевна

Ведущая организация: ГОУ ВПО Нижегородский государствен-
ный университет им. Н.И. Лобачевского

Защита состоится 23 декабря 2009 г. в 15.30 на заседании диссер-
тационного совета Д 002.211.02 при Учреждении Российской академии
наук Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН по адресу: 197376,
Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2.

Тел.: (812) 346-37-42, факс (812) 346-36-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического
института им. В.Л. Комарова.

Автореферат разослан « ____ » ноября 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



О.С. Юдина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Функционирование живых организмов неразрывно связано с потреблением и трансформацией энергии, источником которой служат питательные вещества. Растения производят энергетически богатые органические соединения (сахара) из энергетически бедных CO_2 и H_2O при фотосинтезе. В клеточном дыхании сахара окисляются до CO_2 и H_2O , а свободная энергия запасается в химических связях других молекул. Ежесуточно растения потребляют в дыхании от 30 до 70% ассимилированного при фотосинтезе углерода (Головко, 1999).

Согласно современным представлениям дыхание растений разделяют на функциональные составляющие (дыхание роста и поддержания), которые связывают с дыхательными затратами на новообразование и поддержание функциональной целостности биомассы (Thornley, 1970; McCree, 1974; Penning de Vries, 1972, 1975; Головко, 1985, 1999; Семихатова, 1990; Lambers, 1995; Amthor, 1989; Carnell, 2000). Однако двухкомпонентная модель дыхания не учитывает того факта, что существенная часть извлекаемой при окислении дыхательного субстрата энергии неизбежно рассеивается в окружающую среду в виде тепла. Это количество может быть оценено на основе калориметрических данных (Lamprecht, Schmolz, 2004).

Несмотря на определенный прогресс в развитии представлений об энергетической эффективности дыхания и общего метаболизма (Жолкевич, 1968; Семихатова, 1990; Hansen et al., 1994, 2002), остаются слабо разработанными вопросы энергетического баланса, регуляции соотношения дыхания и теплопродукции в различных органах и тканях растений, запасаения энергии в норме и при стрессе. Особое значение эти вопросы приобретают в решении проблем экологической физиологии растений, для оценки соответствия метаболизма генотипов климату, более глубокого понимания роста, механизмов устойчивости и адаптации.

Цель и задачи исследования. Целью работы было выявление связи дыхания, тепловыделения и запасаения энергии в молодых тканях и органах, оценка энергетического баланса растений в норме и при стрессе.

Для достижения поставленной цели было необходимо решить следующие задачи:

1. Провести определения скорости дыхания и теплопродукции проростков, развернувшихся почек, молодых листьев и верхушек корневищ;

2. Выявить закономерности изменения дыхания и тепловыделения в зависимости от внутренних и внешних факторов, изучить температурную зависимость дыхания и теплопродукции побегов на начальном этапе внепочечного роста;

3. Проанализировать соотношение дыхания и тепловыделения, рассмотреть энергетический баланс исследуемых объектов.

Научная новизна работы. В результате проведенных исследований получены новые оригинальные данные, углубляющие представления об энергетическом балансе молодых органов и тканей растений. Установлено, что в норме интенсивному дыханию соответствует высокая скорость теплопродукции. Зависимость тепловыделения от дыхания аппроксимируется уравнением линейной регрессии, в процессе тепловыделения диссипирует в среднем 40% продуцируемой при дыхании энергии. Впервые выявлены закономерности влияния температуры на энергетический баланс побегов на начальном этапе внепочечного роста у представителей рода *Vaccinium* и *Syringa*. Обнаружено, что с увеличением температуры от 5 до 35 °С тепловыделение повышается, а дыхание подавляется высокой температурой. Максимальное количество и эффективность запасаения энергии в развернувшихся почках брусники и черники наблюдаются при температуре 5-10 °С, что отражает высокую степень соответствия их метаболизма термическим условиям среды в ранневесенний период. Впервые выявлены различия в скорости дыхания, тепловыделения и запасаения энергии у видов с разным типом жизненной стратегии. Показано, что усиление дыхания и теплопродукции растений при стрессовом воздействии ксенобиотика – метилфосфоновой кислоты (действующее вещество гербицидов и пестицидов), на проростки ячменя не приводило к снижению эффективности запасаения энергии и роста, а обусловлено увеличением затрат энергии на поддержание гомеостаза.

Научно-практическая значимость работы. Выявленные закономерности представляют интерес для скрининга и создания новых, устойчивых форм и сортов растений, приспособленных к нестабильным условиям среды. Могут использоваться в области интродукции, лесного хозяйства и в растениеводстве для реализации программ по отбору перспективных видов и культур, а также в целях мониторинга для ранней диагностики стрессовых воздействий на растительные организмы. Помимо этого, полученные данные нашли применение в курсах лекций по физиологии и экологической физиологии растений, читаемых на соответствующих факультетах Сыктывкарского университета, Коми государственного пединститута, Сыктывкарского лесного института и Коми филиала Вятской сельскохозяйственной академии.

Апробация работы. Результаты и основные положения диссертации доложены на ежегодной молодежной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2003-2009); VI съезде общества физиологов растений России и Международной конференции «Современная физиология растений: от молекул до экосистем» (Сыктывкар, 2007); Школке-семинаре «Биомика – наука XXI века» (Уфа, 2007); III Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Пушино, 2008); X Международном симпозиуме «Эколого-популяционный анализ полезных растений: интродукция, воспроизводство, использование» (Сыктывкар, 2008); заседании секции экологической физиологии растений Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 2008); Годичном собрании общества физиологов растений России и Международной научной конференции «Физико-химические меха-

низмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера» (Апатиты, 2009).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 12 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, методической части, изложения экспериментального материала и его обсуждения, выводов. Список литературы включает 184 наименования, из них 106 – на русском языке. Работа изложена на 125 страницах машинописного текста, содержит 53 рисунка и восемь таблиц.

Личное участие автора в получении научных результатов. Работа выполнена в период прохождения аспирантуры. Личный вклад автора состоит в постановке и проведении экспериментов, статистической обработке полученных данных, их интерпретации и обобщении.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

В главе 1 рассмотрены данные литературы по дыханию и механизмам его регуляции. Обсуждены источники теплопродукции и проблема энергетической эффективности. Показано, что тепловыделение растительной клетки является неотъемлемой составляющей ее метаболизма. Большая часть метаболического тепла образуется в процессе окисления дыхательного субстрата.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Для изучения энергетического баланса молодых интенсивно растущих растений проводили определения дыхания и тепловыделения проростков, молодых листьев, верхушек корневищ и развернувшихся почек. В опытах использовали проростки двух сортов ячменя ярового (*Hordeum distichum* L.); молодые и завершившие рост листья яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Иргина; молодые части (листья и верхушки корневищ) растений *Ajuga reptans* (живучка ползучая), *Pyrola rotundifolia* (грушанка круглолистная) и *Achillea millefolium* (тысячелистник обыкновенный); развернувшиеся почки *Vaccinium vitis-idaea* (брусника), *V. myrtillus* (черника), *Populus nigra* (тополь черный), *Syringa josikaea* (сирень венгерская) и *S. vulgaris* (с. обыкновенная). Проростки получали в лабораторных условиях, пшеницу выращивали в полевых условиях с соблюдением агротехнологии. Дикорастущие растения и раскрывшиеся почки брусники и черники отбирали в окрестностях г. Сыктывкара, почки сиреней – с растений, произрастающих в Ботаническом саду, тополя – в парковой зоне г. Сыктывкара.

Для измерения теплопродукции и дыхания использовали изотермический микрокалориметр Биотест-2 (ИБП, г. Пуцзино, Россия); диапазон рабочих температур от 0 до 50 °С, порог чувствительности – 2 мкВт. Тепловыделение (q) измеряли как поток тепла от объекта, помещенного в измерительную ячейку, и выражали в мкВт/мг сух.м. Дыхание (Rco₂) измеряли как тепловой поток от исследуемого объекта и от реак-

ции выделяемого объектом CO_2 с 0.4 М раствором NaOH (Hansen et al., 1994; Хансен и др., 1996), выражали в нмоль/мг_{сух.м.} с (0.1 нмоль/мг сух.м. с = 15.8 мг/г сух.м. ч). Количество запасенной энергии (ΔH) рассчитывали как разность между общим количеством энергии, образовавшейся при окислении дыхательного субстрата, и потерями энергии в форме тепла. Образующуюся в дыхании энергию оценивали по выделившейся углекислоте. Для этого вслед за Л.Д. Хансенем (Hansen et al., 1994; Хансен и др., 1996; Criddle et al., 1997), использовали коэффициент, равный 455 мкВт/нмоль, характеризующий изменение энтальпии на нмоль потребленного для окисления субстрата O_2 . При окислении углеводов, как это имеет место в молодых растущих органах и тканях, дыхательный коэффициент (CO_2/O_2) будет равен единице, следовательно изменение энтальпии на моль выделенного CO_2 будет иметь такую же величину (455 мкВт/нмоль).

Определения проводили в 4-15 биологических повторностях при температуре 20 °С (проростки, листья, верхушки корневищ). Температурную зависимость дыхания и тепловыделения развернувшихся почек кустарников и кустарничков изучали в диапазоне 5-35 °С с шагом в 5 °С. При каждой температуре использовали свежесобранный материал.

Данные обрабатывали с использованием стандартных статистических методов. На рисунках и в таблицах приведены средние арифметические величины (\bar{x}) с ошибкой среднего значения ($S_{\bar{x}}$). Достоверность различий между сравниваемыми величинами определяли по t-критерию Стьюдента.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Дыхание и тепловыделение органов и тканей культурных и дикорастущих растений

Проростки и листья зерновых злаков. Сравнительное микрокалореспирометрическое изучение трехсуточных проростков не выявило достоверных различий в скорости дыхания и выделения тепла между сортами ячменя (рис. 1). С возрастом отмечали закономерное снижение величины исследуемых параметров. У шестисуточных проростков с. Новичок величина R_{CO_2} и q была в 3-4 раза меньше, чем у трехсуточных.

Листья злаков являются удобной моделью для изучения градиента дыхания и тепловыделения вдоль листовой пластинки. У молодого (30%

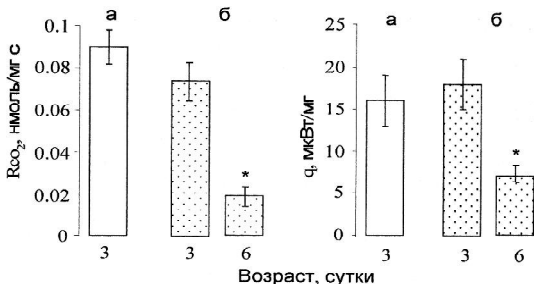


Рис. 1. Дыхание (R_{CO_2}) и тепловыделение (q) проростков ячменя сорта Дина (а) и сорта Новичок (б) при 20 °С.

* – здесь и далее различия достоверны при $P \leq 0.05$.

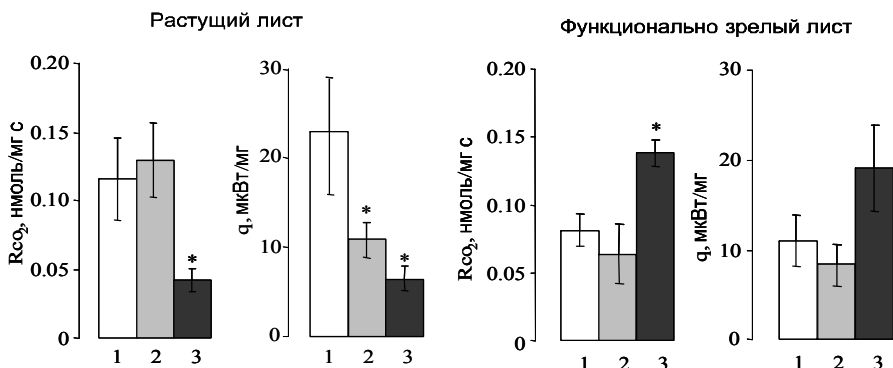


Рис. 2. Градиент дыхания (R_{CO_2}) и тепловыделения (q) у растущего и завершившего рост листа яровой пшеницы.

1, 2 и 3 – базипетальная, средняя и акропетальная части листа соответственно.

от конечной площади) листа пшеницы (четвертый от основания побега) базипетальная и срединная части достоверно не различались по скорости выделения CO_2 , у верхушечной части она была в 2,5-3,0 раза ниже (рис. 2). У завершившего рост листа выявили обратный градиент дыхания. Сходные закономерности отмечены при сравнительном изучении q , что указывает на тесную связь между дыханием и тепловыделением.

Листья и корневища травянистых многолетников. Для исследования выбрали виды, принадлежащие разным эколого-ценотическим группам. Выявили существенные различия между ними по скорости R_{CO_2} и q (рис. 3). Молодые листья и верхушки корневищ лугового растения тысячелистника дышали и выделяли тепло в 1,5 и 5 раз интенсивней по сравнению с лесным видом грушанкой. При этом высокой дыхательной активности соответствовало более интенсивное тепловыделение.

Побеги на начальном этапе внепочечного роста. Скорость R_{CO_2} развернувшихся почек варьировала в зависимости от вида растений в пре-

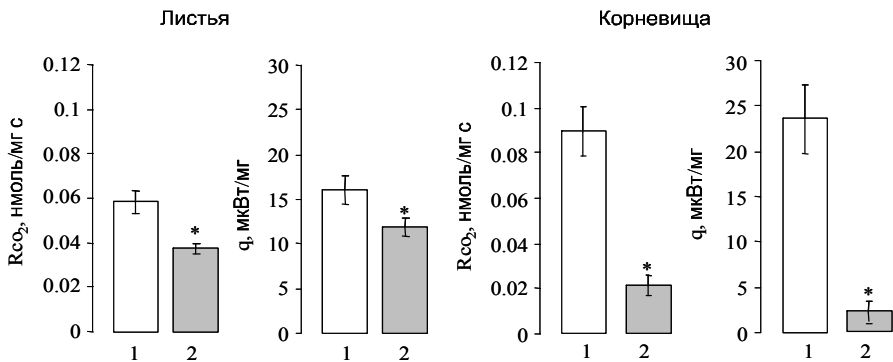


Рис. 3. Дыхание (R_{CO_2}) и тепловыделение (q) молодых листьев и верхушек корневищ *Achillea millefolium* (1) и *Pyrola rotundifolia* (2) при 20 °С.

делах от 0.03 (тополь) до 0.06 нмоль/мг с (брусника). Самую низкую способность к теплопродукции проявляли побеги тополя, 2 мкВт/мг. Скорость q у побегов брусники и сирени венгерской достигала 8 мкВт/мг, черники и с. обыкновенной составляла 5-6 мкВт/мг. Выявлены различия в дыхательной активности между типами почек: по скорости R_{CO_2} вегетативно-генеративные побеги сирени и генеративные побеги тополя превышали вегетативные побеги на 25-30%.

3.2. Влияние температуры на дыхание и тепловыделение побегов древесных растений в ранневесенний период

Виды рода Syringa. Скорость R_{CO_2} развернувшихся почек сиреней возрастала с увеличением температуры от 5 до 30 °С примерно в 4 раза (рис. 4). Наибольший подъем отмечали в диапазоне 10-20 °С. Выделение CO_2 почек с. обыкновенной было заметно интенсивней, чем у с. венгерской. Прогревание почек с. венгерской до 35 °С приводило к частичной депрессии дыхания. Скорость q почек сиреней усиливалась с повышением температуры от 5 до 30 °С в 10 раз. При этом q более устойчиво к высокой температуре, чем R_{CO_2} . Существенной разницы в активности q между видами сиреней выявлено не было.

Виды рода Vaccinium. Дыхание развернувшихся почек брусники усиливалось в 1.5 раза с увеличением температуры от 5 до 25 °С. Резкий подъем R_{CO_2} наблюдали при прогревании почек до 30 °С. Повышение температуры до 35 °С приводило к полной депрессии дыхания. Изменения R_{CO_2} почек черники были аналогичными, за тем исключением, что подъем при 30 °С был менее выражен, а депрессия отмечалась при температуре меньше 35 °С. Во всем диапазоне температур величина R_{CO_2} почек брусники была заметно выше, чем у почек черники. Отметим, что раскрывшиеся почки обоих видов дышали довольно активно

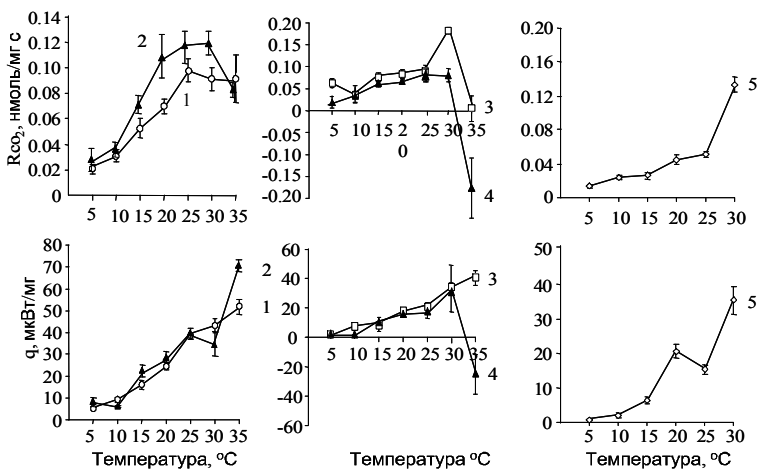


Рис. 4. Температурная зависимость дыхания (R_{CO_2}) и тепловыделения (q) побегов *S. josikaea* (1) и *S. vulgaris* (2), *V. vitis-idaea* (3) и *V. myrtillus* (4), *P. nigra* (5).

при низких положительных температурах, 5-10 °С. Скорость q побегов брусники при повышении температуры от 5 до 35 °С увеличивалась в 20 раз. Подъем скорости q почек черники отмечали в диапазоне 5-30 °С, при 35 °С была зарегистрирована депрессия q . Таким образом, выявлены различия в реакции тепловыделения и дыхания развернувшихся почек брусники и черники на повышение температуры. По сравнению с черникой побеги брусники отличались более высокой метаболической активностью на всем диапазоне исследуемых температур.

Populus nigra. На начальном этапе внепочечного роста R_{CO_2} побегов возрастала в 7-8 раз с повышением температуры от 5 до 30 °С. Величина Q_{10} дыхания была неодинаковой на разных участках температурной шкалы: Q_{5-15} равнялось 2, $Q_{20-30} > 3$. Наибольшие значения R_{CO_2} , 0.14 нмоль/мг с, зафиксированы при 30 °С, при 5-15 °С величина R_{CO_2} была в 4 раза ниже. Теплопродукция почек тополя увеличивалась с повышением температуры от 5 до 30 °С в 30 раз, достигая 35 мкВт/мг. При температуре 10-13 °С, близкой к среднесуточной во время раскрытия почек, скорость q была в 10 раз ниже и составляла менее 5 мкВт/мг. Таким образом, R_{CO_2} и q вегетативных побегов тополя на начальном этапе внепочечного роста усиливались при повышении температуры от 5 до 30 °С более или менее синхронно.

3.3. Влияние природных и антропогенных факторов на дыхание и тепловыделение растений

Растения Ajuga reptans под пологом леса и на открытом участке. Определения R_{CO_2} и q показали, что молодые листья теневых и световых растений живучки не отличались существенно по скорости дыхания, 0.044 и 0.032 нмоль/мг с соответственно. Скорость q у обоих фенотипов живучки составляла около 7 мкВт/мг. Следовательно, режим освещения не оказал заметного влияния на параметры метаболической активности молодых листьев теневыносливого растения.

Влияние фосфорорганического ксенобиотика на метаболическую активность проростков ячменя. В последнее время неоднократно указывалось на опасность загрязнения окружающей среды чуждыми для живых организмов веществами – ксенобиотиками. Распространенными и довольно опасными загрязнителями являются пестициды и гербициды, содержащие производные метилфосфоновой кислоты (МФК). Присутствие МФК в среде в концентрации 5×10^{-5} и 0.01 моль/л приводило к активации дыхания шестисуточных проростков ячменя. Скорость R_{CO_2} у опытных проростков в 1.7-2 раза выше, чем у контрольных (0.02 нмоль/мг с). В присутствии МФК скорость q проростков возрастала на 30-45% по сравнению с контролем. Эффект высокой концентрации МФК был заметно сильнее. Таким образом, повышение дыхания под действием МФК сопровождалось усилением теплопродукции проростков ячменя.

3.4. Соотношение тепловыделения и дыхания растений

Одной из основных задач нашего исследования было оценить соотношение теплопродукции и дыхания как меру эффективности метаболизма растений. Чтобы оба показателя были выражены в одинаковых

единицах, переводили скорость дыхания в энергетические единицы, мкВт/мг (см. методику).

Проростки, листья, верхушки корневищ. У трехсуточных проростков ячменя величина $q/455R_{CO_2}$ составляла 0.4-0.5, т.е. 40-50% образуемой в процессе дыхания энергии рассеивалось в виде тепла (см. таблицу). Сравнение проростков сорта Новичок двух возрастов не выявило достоверных различий в величине данного показателя. Добавление в среду выращивания проростков МФК также не повлияло существенно на соотношение $q/455R_{CO_2}$, так как скорость дыхания и тепловыделение повышались почти в равной степени.

В различных частях функционально зрелого листа пшеницы доля q составляла около 30% от дыхания. В базипетальной части растущего листа, где больше пролиферирующих клеток, доля q была заметно выше, чем в срединной части. Не выявили достоверных различий между базипетальной и верхушкой листа по доле рассеиваемой энергии.

У молодых листьев растений тысячелистника и грушанки на тепловыделение приходилось в среднем 60% энергии дыхания. По величине данного показателя верхушки корневищ тысячелистника не отличались от листьев. Корневища грушанки характеризовались довольно низкой величиной $q/455R_{CO_2}$.

Световой режим местообитания существенно не повлиял на эффективность использования образуемой при дыхании энергии у растений живучки. Величина соотношения $q/455R_{CO_2}$ молодых листьев теневых и световых растений находилась в пределах 0.4-0.5.

Побеги древесных в ранневесенний период. Изучение изменения скорости q и R_{CO_2} у побегов на начальных этапах внепочечного роста в диапазоне 5-35 °С позволило оценить влияние термического фактора на

Тепловыделение (q мкВт/ мг), дыхание ($455R_{CO_2}$ мкВт/мг) и их соотношение у органов культурных и дикорастущих растений

Растения	Орган	q	$455 R_{CO_2}$	$q/455 R_{CO_2}$
Ячмень с. Дина	Проростки	16.0 ± 6.0	40.9 ± 4.5	0.39 ± 0.10
Ячмень с. Новичок	Проростки	18.0 ± 4.0	33.6 ± 4.5	0.53 ± 0.18
Пшеница	Растущий лист			
	1	22.8 ± 6.7	50.0 ± 13.6	0.45 ± 0.17
	2	10.8 ± 1.9	54.6 ± 9.1	0.20 ± 0.05
	3	6.4 ± 1.3	18.6 ± 3.6	0.34 ± 0.08
	Завершивший рост лист			
	1	10.9 ± 2.8	36.8 ± 4.5	0.30 ± 0.08
	2	8.2 ± 2.28	28.6 ± 9.1	0.29 ± 0.12
	3	19.1 ± 5.8	59.1 ± 4.5	0.32 ± 0.09
Тысячелистник обыкновенный	Лист	16.0 ± 1.6	27.3 ± 2.2	0.59 ± 0.04
	Корневище	23.5 ± 3.8	40.9 ± 4.5	0.57 ± 0.11
Грушанка круглолистная	Лист	11.0 ± 0.9	16.8 ± 0.9	0.65 ± 0.07
	Корневище	2.3 ± 1.0	9.5 ± 1.8	0.24 ± 0.04
Живучка ползучая	Лист	7.1 ± 1.2	18.2 ± 2.7	0.39 ± 0.08

Примечание: 1 – базипетальная, 2 – средняя, 3 – акропетальные части листа.

соотношение $q/455R_{CO_2}$ развернувшихся почек. Побеги с обыкновенной демонстрировали разную зависимость q и R_{CO_2} от температуры (см. рис. 4). В результате доля q от $455R_{CO_2}$ закономерно изменялась (рис. 5). На кривой выделяется диапазон 5-30 °С, где доля тепловой диссипации энергии меньше 1. При повышении температуры от 30 до 35 °С тепловая диссипация резко возрастает и почти вдвое превышает количество образуемой в дыхании энергии. Следует отметить, что при 5-10 °С соотношение $q/455R_{CO_2}$ было наименьшим (0.34-0.46), тогда как в диапазоне 15-30 °С варьировало в пределах 0.57-0.78.

Сходную картину наблюдали и у с. венгерской. Но теплопродукция почек с. венгерской повышалась более равномерно, а дыхание стабилизировалось в диапазоне 25-35 °С. Доля q от $455R_{CO_2}$ была наименьшей, 0.57-0.66, в диапазоне 5-10 °С. Величина $q/455R_{CO_2}$ возрастала до 1.0 с повышением температуры до 30 °С. При 35 °С тепловая диссипация в 1.3 раза превышала количество энергии, образуемой в дыхании.

У почек брусники продукция энергии в дыхании возрастала в 1.5 раза с повышением температуры от 5 до 25 °С. Резкие изменения, выразившиеся в подъеме и последующем снижении этого показателя, отмечали в диапазоне от 25 до 35 °С. Теплопродукция усиливалась с повышением температуры от 5 до 35 °С более или менее равномерно. Доля q от $455R_{CO_2}$ была наименьшей, 0.15, при 5 °С. В диапазоне 5-15 °С величина $q/455R_{CO_2}$ повышалась почти вдвое, а при температуре 20-30 °С достигала 50%. Резкий подъем соотношения $q/455R_{CO_2}$ имел место при прогревании развернувшихся почек от 30 до 35 °С. При самой высокой температуре теплопродукция в 20 раз превышала количество образуемой в дыхании энергии.

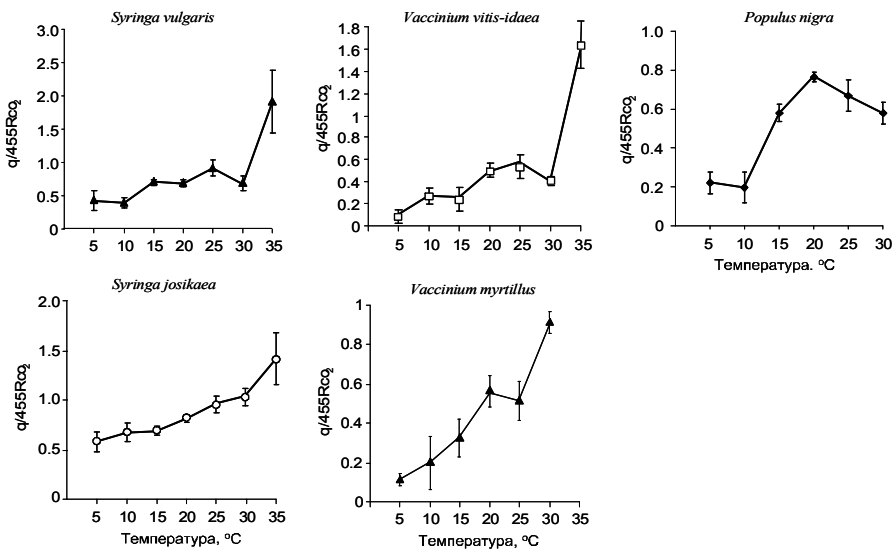


Рис. 5. Температурная зависимость соотношения дыхания и тепловыделения у побегов на раннем этапе внепочечного роста.

Метаболизм развернувшихся почек черники подавлялся высокой температурой. Летальным для них оказалось прогревание до 35 °С, о чем свидетельствуют отрицательные значения теплопродукции и дыхания. При 30 °С доля q от $455R_{CO_2}$ составляла около 0.84. Доля тепловой диссипация энергии снижалась с уменьшением температуры и при 5-10 °С не превышала 20%.

Доля q от $455R_{CO_2}$ у развернувшихся вегетативных почек тополя на всем диапазоне от 5 до 30 °С была ниже 1. Величина $q/455R_{CO_2}$ составляла при 5-10 °С около 0.2. Доля q повышалась до 80% с увеличением температуры до 20 °С. В диапазоне температуры 20-30 °С у почек тополя выявлено небольшое снижение соотношения $q/455R_{CO_2}$.

Итак, нами установлено, что в физиологически оптимальных условиях доля тепловой диссипации энергии в молодых интенсивно растущих органах и тканях не превышает 60-70%, а у большинства объектов составляет менее 50%. Температура оказывает разное влияние на компоненты энергетического баланса и их соотношение. На начальном этапе внепочечного роста побегов повышение температуры приводило к усилению термогенеза и возрастанию доли q от $455R_{CO_2}$.

3.5. Дыхание, тепловыделение и запасание энергии

С позиций термодинамики диссипированная в виде тепла энергия считается потерянной для биологической системы безвозвратно. Дыхание непрерывно компенсирует потери и поддерживает определенный энергетический уровень клеток. Полученные нами количественные данные о скорости дыхания и тепловыделения позволяют судить о запасах энергии в процессе жизнедеятельности растений.

Проростки, листья, верхушки корневищ. Трехсуточные проростки ячменя запасали в среднем около 20 мкВт/мг энергии (рис. 6). Проростки с. Дина несколько превышали с. Новичок по абсолютной и относительной скорости запасаания энергии. Способность проростков запасать энергию падала с возрастом. Присутствие в среде МФК приводило к стимуляции теплопродукции, но благодаря усилению дыхания запасаание энергии в присутствии ксенобиотика не снижалось, а повышалось.

Наши результаты дополняют сведения о наличии физиологических градиентов вдоль молодого растущего листа злаков. Установлено, что у пшеницы наименьшим запасаанием энергии характеризовалась верхушка листа. К запасаанию энергии был способен и функционально зрелый, завершивший рост лист пшеницы: скорость запасаания энергии составляла 20-30 мкВт/мг или 70% от произведенной в дыхании.

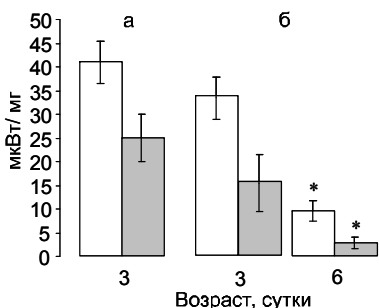


Рис. 6. Количество произведенной в дыхании (белые столбики) и количество запасаемой энергии (затитые столбики) у проростков ячменя с. Дина (а) и Новичок (б).

Среди растений природной флоры наиболее активно производили и запасали энергию листья тысячелистника. По сравнению с грушанкой они запасали в 1,5 раз больше энергии. Листья живучки занимали промежуточное положение. Различия между видами сохранялись и при выражении величины запасаемой энергии в относительных единицах. По относительным величинам запасаения энергии молодые листья дикорастущих растений были сопоставимы с листьями культурных растений (пшеница).

Как было показано выше, верхушки корневищ грушанки и тысячелистника сильно отличались по скорости дыхания и теплопродукции. Однако различия между видами по абсолютной скорости запасаения энергии выражены слабее, а по доле запасенной энергии подземные побеги грушанки даже превосходили таковые тысячелистника (рис. 7). Важно также отметить, что верхушки подземных побегов (корневищ) исследованных видов растений не уступали по интенсивности запасаения энергии надземным органам (молодой лист).

Запасание энергии побегами в ранневесенний период. Начало распускания почек деревьев, кустарников и кустарничков приходится на период со среднесуточной температурой не выше 10 °С. По нашим данным, побеги на начальном этапе внепочечного роста характеризовались сравнительно высокой дыхательной активностью при пониженных температурах. При температуре 5-10 °С развернувшиеся почки брусники запасали энергию со скоростью 20-25 мкВт/мг (рис. 8) и были сопоставимы по этому показателю с проростками ячменя, культивируемыми при 20 °С.

Следует отметить, что абсолютное количество запасаемой энергии оставалось примерно на одном и том же уровне в диапазоне 5-25 °С. С увеличением температуры до 30 °С оно возрастало, в основном, благодаря усилению продуцирования энергии в дыхании. Дальнейшее прогревание приводило к прекращению энергозапасания, что свидетельствует о резком нарушении энергетического баланса в почках брусники. Влияние температуры проявлялось в снижении доли запасаемой энергии.

Так, при 5-15 °С запасалось примерно 80% энергии, при 20-25 °С около 50%, а при 35 °С баланс был отрицательным, поскольку дыхание

не покрывало потребности энергии в процессе теплопродукции. Сходные закономер-

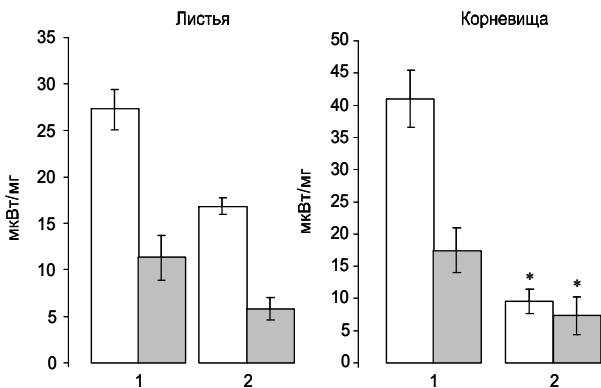


Рис. 7. Количество произведенной в дыхании (белые столбики) и запасаемой энергии (затлтые столбики) в листьях и верхушках корневищ *Achillea millefolium* (1) и *Pyrola rotundifolia* (2).

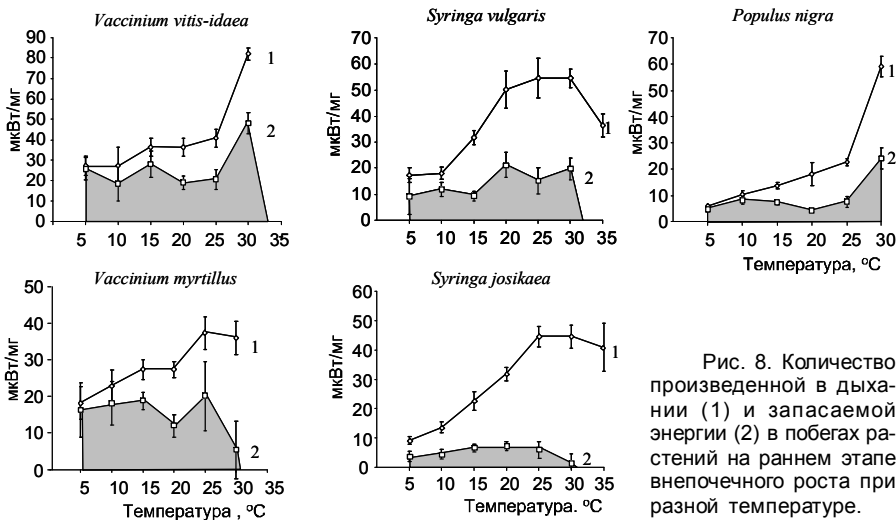


Рис. 8. Количество произведенной в дыхании (1) и запасаемой энергии (2) в побегах растений на раннем этапе внепочечного роста при разной температуре.

ности были установлены и для развернувшихся почек близкородственного вида – черники. Черника была более чувствительна к высокой температуре, энергетический баланс развернувшихся почек был отрицательным при температуре немногим выше 30 °С.

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

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

У почек тополя скорость запасания энергии в диапазоне 5-25 °С была сравнительно небольшой (4-8 мкВт/мг). Существенное повышение (в три раза) запасания энергии, преимущественно за счет усиления ее образования в дыхании, отмечали при 30 °С. При высокой температуре доля запасаемой энергии составляла около 50%, тогда как при 5-10 °С достигала 90% от произведенной.

Таким образом, абсолютное количество запасаемой энергии колеблется в широких пределах в зависимости от типа и возраста ткани, видо- и сортоспецифично. Выявлены закономерности изменения скорости запасаения энергии в развернувшихся почках от температуры.

Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

4.1. Дыхание и запасаение энергии

Дыхание – центральное звено массо- и энергообмена растений, обеспечивает их функционирование как открытой системы. Изучение дыхания позволяет оценить функциональную активность и направленность метаболизма растений (Жолкевич 1968; Семихатова, 1974, 1990). В литературе накоплен большой массив данных о том, что высокая интенсивность дыхания свойственна наиболее молодым, активно растущим органам и тканям (см. Головки, 1999). Это обусловлено их ростовыми потребностями, затратами энергии на синтез структурной биомассы, значительную долю которой составляют белки. Влияние внутренних и внешних факторов на дыхание молодых растений зависит от того, в какой мере они способны активировать или тормозить ростовые процессы.

Разработано немало методов оценки дыхательной активности. В настоящее время чаще всего скорость дыхания измеряют с помощью ИК-газоанализаторов по выделению растением CO_2 . Для достижения целей нашего исследования было необходимо обеспечить получение данных о дыхательной активности и теплопродукции одних и тех же растительных образцов с небольшой массой в достаточно короткие сроки. Поэтому мы использовали микрокалореспирометрический метод, который еще не нашел широкого применения в физиологии растений. Анализ результатов других авторов (см. Lamprecht, Schmolz, 2004) показывает, что величины скорости дыхания растительных объектов варьируют в пределах от 0.002 до 0.1 нмоль CO_2 /мг с. С одной стороны, это отражает видовые различия, с другой – обусловлено широким диапазоном температур, при которых проводились определения. При средней температуре 20-25 °С скорость дыхания большинства видов составляла 0.02-0.04 нмоль CO_2 /мг с, что эквивалентно 3-6 мг CO_2 /г ч. Среди наших объектов сравнительно высокой скоростью дыхания, 0.07-0.09 нмоль CO_2 /мг с (11-14 мг CO_2 /г ч), характеризовались трехсуточные проростки ячменя. Максимальные величины, 0.11-0.13 нмоль CO_2 /мг с, были зарегистрированы у листьев пшеницы. Скорость дыхания листьев дикорастущих растений была ниже и составляла 0.03-0.06 нмоль CO_2 /мг с. Нами впервые представлены данные по дыханию и тепловыделению развернувшихся почек кустарничков – брусники и черники. При 10-15 °С скорость дыхания у этих видов равнялась 0.06-0.08 нмоль CO_2 /мг с (10-12 мг CO_2 /г ч). Другими словами, на ранних этапах внепочечного роста побеги брусники и черники были сравнимы по дыхательной активности с трехсуточными проростками ячменя при 20 °С. Дыхание развернувшихся почек сиреней было заметно ниже (0.04-0.06 нмоль CO_2 /мг с). Самой низкой дыхательной активностью, 0.02-0.03 нмоль

CO₂/мг с (3-5 мг CO₂/г ч), отличались почки тополя. Полученные нами данные по дыханию растительных объектов сопоставимы с величинами, приводимыми другими авторами.

Исследуемые образцы были представлены наиболее молодыми, интенсивно растущими органами растений. Поэтому их дыхание можно рассматривать как процесс, характеризующий катаболизм и анаболизм. В процессе катаболизма углерод дыхательного субстрата окисляется до CO₂, а заключенная в нем энергия запасается в форме ΔμН⁺, АТФ и НАДН. В процессе анаболизма углерод субстрата включается в биомассу. Часть извлекаемой при окислении дыхательного субстрата энергии рассеивается в окружающую среду в виде тепла. Микрокалориметрия позволяет оценить количественно тепловую диссипацию энергии в живых системах. Наши данные показывают, что величина q варьируется в широких пределах, 1-70 мкВт/мг, в зависимости объекта и температуры. Самая низкая скорость q была зарегистрирована у почек тополя при температуре 5 °С, наибольшая величина – у почек с. обыкновенной при 35 °С. В диапазоне 15-20 °С большинство данных по теплопродукции укладывалось в пределах 7-25 мкВт/мг.

Считается, что 90% генерируемого молодыми тканями метаболического тепла образуется при восстановлении O₂ в митохондриях (Норкин, 1991). Анализ наших данных выявил прямую связь между дыханием и теплопродукцией при умеренной температуре 15-20 °С (рис. 9). Кривая отсекает на оси ординат отрезок, равный 3 мкВт/мг, указывая на то, что образование какой-части тепла, возможно, не связано с дыханием. Это согласуется с мнением В.Н. Жолкевича (1963, 1968) о том, что выделяемую теплоту следует рассматривать как суммарное выражение обусловленной всем ходом жизнедеятельности убыли внутренней энергии живой системы. По нашей оценке у объектов с интенсивным дыханием эта доля не превышает 10%, у объектов с низкой дыхательной активностью может достигать 30% от количества образуемой в дыхании энергии.

Коэффициент 0.39 в уравнении регрессии отражает наклон кривой к оси абсцисс и измеряет индивидуальный вклад дыхания в тепловыделение.

Таким образом, анализ полученных данных на основе регрессии показывает, что у молодых органов и тканей в физиологически оптимальных условиях в среднем только 40% энергии продуцируемой дыханием диссипирует в виде тепла.

Зависимость тепловыделения от дыхания модулируется температурой. В опытах с развернувшимися почками разных видов растений

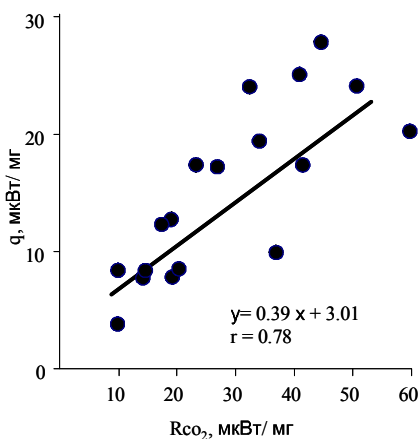


Рис. 9. Связь метаболического тепловыделения с дыханием.

нами показано, что прямая связь нарушается при высокой температуре (свыше 25 °С), в основном за счет подавления дыхания. В литературе отмечены различия в температурной зависимости дыхания интенсивно растущих и завершивших рост растений (Куперман, 1976, 1984). Это обусловлено присутствием в дыхании растущих тканей составляющей, чувствительной, как и ростовые процессы, к низким и высоким температурам. По нашим данным, Q_{10-20} дыхания (2.3-2.7) развернувшихся почек двух видов сирени было в 1.5-2 раза выше по сравнению с Q_{20-30} (1.1-1.4). Почки брусники и черники характеризовались сравнительно активным дыханием при температуре 5-15 °С и слабее реагировали на ее повышение от 15 до 25 °С. За резким подъемом дыхания почек брусники при 30 °С следовало его полное подавление при 35 °С. Такую же депрессию дыхания отмечали у почек черники в диапазоне температуры 30-35 °С. По нашему мнению, это отражает физиологическую адаптацию роста вновь формируемых побегов к пониженным температурам ранневесеннего периода. Можно полагать, что подавление дыхания высокой температурой обусловлено нарушением метаболизма развернувшихся почек.

Установлено, что q развернувшихся почек более устойчиво к супeroптимальной для дыхания температуре. По-видимому, с увеличением температуры происходит усиление экзотермических процессов (распад деградирующих структур, рекомбинация свободных радикалов и др.). Показано, что повышение температуры приводит к нарушению общего метаболизма вследствие изменения свойств мембран, белков, активирует перекисное окисление липидов, усиливает диссипацию протонного градиента, нарушает сопряженность процессов окисления и фосфорилирования, индуцирует образование защитных белков теплового стресса (Альтергот, 1937; Александров, 1975; Levitt, 1972; Генкель, 1982; Семихатова, 1990; Курганова, 2001; Веселов, 2001; Косаковская, 2008).

По мнению ряда авторов (Жолкевич, 1968; Кридл и др., 1996; Criddle et al., 1997; Ranke et al., 1991; McCarlie et al., 2003; Лосева и др., 2003) усиление тепловыделения и/или резкое изменение соотношения тепловыделения и дыхания в пользу тепловыделения может служить признаком изменений в метаболизме или нарушения клеточных структур.

В опытах с проростками ячменя сорта Новичок мы выявили усиление дыхания и тепловыделения при действии МФК. При этом скорость роста побегов практически не изменялась, а корней снижалась только при высокой концентрации МФК. Однако расчеты указывают на повышение количества запасаемой энергии. Мы связываем потребление дополнительной энергии с активацией процессов, направленных на поддержание целостности и функциональной активности клеток в условиях стресса. По полученным ранее в нашей лаборатории данным (Огородникова и др., 2004, 2007), инкубация растений на растворах МФК 0.001 и 0.01 моль/л приводила к усилению липопероксидации, что указывает на окислительный стресс. Таким образом, изменение дыхания, тепловыделения и их соотношения при неблагоприятных воздействиях отражают нарушение энергетического баланса растений и свидетельствуют об изменении их функционального состояния.

4.2. Дыхание, тепловыделение и рост растений

Анализ данных показал, что в норме растения запасают в растущих органах и тканях в среднем от 40 до 70% образованной в дыхании энергии. Запасание энергии в проростках, молодых листьях, верхушках побегов и развернувшихся почках можно связать с ростом. Связь роста с накопления потенциальной энергии отмечали давно. В свое время И.И. Шмальгаузен определил рост как увеличение биомассы, обусловленное возрастанием свободной энергии, которую клетка может использовать для выполнения химической, осмотической и механической работы. Л.Д. Хансен с соавт. (Hansen et al., 1994) разработали и успешно применили термодинамическую модель, связывающую рост с дыханием и тепловыделением. По модели скорость роста равна скорости запасаания энергии или разности между количеством образованной в дыхании энергии и теплопродукцией. Скорость роста тем выше, чем дыхание больше тепловыделения. Когда тепловыделение превышает дыхание, скорость роста становится отрицательной. Это означает, что рост прекращается.

Мы применили данную модель и выявили, что проростки более скороспелого и урожайного сорта ячменя Дина запасали несколько больше энергии и, следовательно, отличались большей скоростью роста. Проростки с. Новичок проявляли устойчивость к действию МФК и сохраняли способность к росту в ее присутствии. Микрокалориметрические данные показали увеличение скорости роста в единицах запасаания энергии, что не согласуется с результатами прямых измерений биомассы. Мы связываем увеличение продуцирования энергии (дыхания) и запасаания энергии с затратами на адаптацию и репарацию.

Известно, что скорость роста сильно меняется в онтогенезе и снижается с возрастом. Наши данные показывают, что шестисуточные проростки в 5 раз уступали трехсуточным по скорости роста. Это было больше связано с уменьшением дыхания, чем с изменением теплопродукции. У растущего листа пшеницы скорость роста базальной части была существенно (в 4 раза) выше, чем в апикальной. Это обусловлено деятельностью интеркалярных меристем и отражает градиент по степени дифференцированности клеток от основания к верхушке.

Конкурентоспособность видов в растительных сообществах во многом зависит от способности к интенсивному росту. Одним из ключевых признаков, отличающих виды растений с разным типом экологической стратегии, является относительная скорость роста (Grime et al., 1988). Мы использовали данные по дыханию и тепловыделению для характеристики роста тысячелистника (вида с преобладанием конкурентно-рудеральных свойств) и грушанки (стресс-толерант). Тысячелистник отличался от грушанки более интенсивным запасанием энергии и ростом листьев и корневищ. В эквивалентах запасенной энергии скорость роста молодых листьев и корневищ тысячелистника составляла 10 и 17 мкВт/мг соответственно, что в два раза больше, чем у грушанки. Таким образом, с помощью микрокалореспиromетрии нам удалось выявить физиологические основы проявления видами разных типов жизненной стратегии.

4.3. Температурная зависимость дыхания, тепловыделения и роста побегов в ранневесенний период

Брусника и черника – кустарнички рода *Vaccinium* являются типичным компонентом почвенного покрова таежных лесов, для них характерна широкая экологическая амплитуда. Наши результаты показали, что рост побегов обоих видов в диапазоне 5-25 °С изменяется мало, при этом брусника несколько превышала чернику. Существенные различия проявлялись при 30 °С: у брусники рост усиливался, а у черники подавлялся. Увеличение расчетной скорости роста побегов брусники при прогревании до 30 °С обусловлено возрастанием интенсивности дыхания, что, по нашему мнению, отражает не усиление роста, а нарушение метаболизма под действием высокой температуры. Наши данные показывают, что в ранневесенний период рост побегов брусники и черники поддерживается на сравнительно высоком уровне в широком диапазоне температуры (5-25 °С). Наибольшая эффективность запасаения энергии наблюдается в диапазоне 5-15 °С, включающем среднемесячную температура мая, которая составляет около 10 °С. Это позволяет заключить, что метаболизм и рост побегов видов рода *Vaccinium* хорошо приспособлен к низким положительным температурам ранневесеннего периода.

Фенологические наблюдения (Скупченко, 1998, 2003) свидетельствуют об определенных различиях между видами рода *Syringa*, прошедшими длительный период адаптации на Севере в условиях культуры. В литературе нам не удалось обнаружить данных о температурной зависимости роста побегов сиреней в весенний период после распускания почек. Метод калориметрии позволил оценить температурную зависимость роста и сопоставить виды сирени. Побеги обоих видов способны расти в широком диапазоне температуры, от 5 до 30 °С. Рост побегов с венгерской начинает тормозиться при 25 °С, а полное прекращение роста происходит при 30 °С. Сирень обыкновенная характеризовалась более быстрым ростом, особенно в области 20-30 °С, что позволяет считать ее более требовательным к теплу видом. В благоприятные годы это приводит к раннему цветению. В мае в период быстрого роста вегетативных побегов, скорость роста при низких положительных температурах (5-10 °С) достигает у с. венгерской 50%, а у с. обыкновенной не превышает 30% от величины, зарегистрированной в зоне оптимальных температур.

В заключение следует отметить, что полученные данные о дыхании и тепловыделении существенно расширяют и углубляют наши представления об энергетике растений. Показана связь между дыханием и тепловыделением, выявлено изменение соотношения дыхания и тепловыделения в зависимости от внутренних и внешних факторов. Установлено, что термодинамическая модель, связывающая рост с дыханием и тепловыделением, в целом, адекватно отражает особенности роста молодых органов и тканей исследованных видов растений. Вместе с тем, модель ограниченно применима, когда растения испытывают стрессорные воздействия.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что в норме интенсивному дыханию молодых органов и тканей растений соответствует высокая скорость теплопродукции. Зависимость тепловыделения от дыхания аппроксимируется уравнением линейной регрессии. В процессе теплопродукции диссипирует в среднем 40% продуцируемой при дыхании энергии.

2. Впервые выявлены закономерности влияния температуры на дыхание и теплопродукцию развернувшихся почек представителей рода *Vaccinium* и *Syringa*. Показано, что с увеличением температуры от 5 до 35 °С тепловыделение повышается, а дыхание подавляется высокой температурой. Прямая связь между дыханием и тепловыделением почек сохраняется в диапазоне 5-25 °С.

3. В ранневесенний период формирующиеся побеги *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* способны к росту в диапазоне температуры от 5 до 30 °С. Максимальное количество и эффективность запасаения энергии в побегах на ранних этапах внепочечного роста наблюдаются при температуре 5-10 °С. По уровню метаболической активности при низких положительных температурах побеги брусники и черники не уступали проросткам ячменя в оптимальных условиях роста (20 °С). Это отражает высокую степень соответствия метаболизма представителей рода *Vaccinium* климатическим условиям ранневесеннего периода.

4. Формирующиеся побеги *Syringa vulgaris* характеризовались более интенсивным ростом и эффективностью запасаения энергии по сравнению с побегами *Syringa josikaea*, особенно при температуре 15-25 °С. В благоприятные по температурному режиму годы это способствует более раннему цветению сирени обыкновенной.

5. Впервые выявлены различия в скорости дыхания, тепловыделения и запасаения энергии у видов с разным типом жизненной стратегии. Молодые листья и верхушка подземных побегов (корневищ) *Achillea millefolium*, вида с конкурентно-рудеральным типом стратегии и высокой скоростью роста, характеризовались более интенсивным дыханием и тепловыделением по сравнению с *Pyrola rotundifolia*, вида со стресс-толерантным типом стратегии и низкой скоростью роста.

6. Установлено, что усиление дыхания и теплопродукции проростков ячменя в присутствии ксенобиотика – метилфосфоновой кислоты не приводило к снижению эффективности запасаения энергии и роста. Это позволяет связать усиление энергетического обмена с затратами на адаптацию и поддержание функциональной целостности клеток в условиях окислительного стресса.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК:

Мальшев Р.В., Скупченко Л.А., Головки Т.К. Рост и устойчивость *Syringa vulgaris* L. и *Syringa josikaea* Jacq. в условиях таежной зоны Республики Коми // Растительные ресурсы, 2009. Вып. 3. С. 44-50.

Бойко Б.Н., Мальшев Р.В., Огородникова С.Ю., Соломина З.Ф. Дифференциальный микрокалориметр для исследования процессов метаболизма в живых структурах и его применение в физиологии растений // Научное приборостроение, 2009. Т. 19. № 1. С. 36-44.

В прочих изданиях:

Далькэ И.В., Мальшев Р.В., Огородникова С.Ю. Использование микрокалориметрии для характеристики активности метаболизма растений ячменя (сорт Новичок) в норме и при стрессе // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. X молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2003. С. 69-70.

Мальшев Р.В., Огородникова С.Ю. Влияние метилфосфоновой кислоты на дыхательный метаболизм и рост проростков ячменя сорт Новичок // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: научный и образовательный аспекты. Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2005. С. 89-90.

Мальшев Р.В. Применение калориметрии для характеристики метаболизма растений // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XIII молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2007. С. 159-161.

Мальшев Р.В., Далькэ И.В., Бачаров Д.С. Температурная зависимость скорости роста побегов у трех видов древесно-кустарниковых растений // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. I (XIV) Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2007. С. 143-145.

Мальшев Р.В., Скугорева С.Г., Огородникова С.Ю. Стрессорные эффекты ртути (II) и метилфосфоновой кислоты на функциональный статус растений *Hordeum distichum* L. сорта Новичок в условиях водной культуры // Современная физиология растений: от молекул до экосистем. Матер. докл. междунар. конф. (в трех частях). Часть 2. Сыктывкар, 2007. С. 261-263.

Козлова Я.Э., Мальшев Р.В., Гармаш Е.В. Дыхание и тепловыделение проростков яровой пшеницы в присутствии специфического ингибитора цитохромной оксидазы // Матер. школы-семинара «Биомика – наука XXI века. Уфа, 2007. С. 63-66.

Мальшев Р.В. Температурная зависимость роста побегов двух видов рода *Vaccinium* на этапе перехода к внепочечному росту // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола–Пушино, 2008. С. 431-433.

Маслова С.П., Мальшев Р.В. Сравнительное изучение метаболической активности *Achillea millefolium* и *Pyrola rotundifolia* // Матер. докл. I Всерос. молод. науч. конф. «Молодежь и наука на Севере» Т. III: XV Всерос. молод. науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2008. С. 180-182.

Мальшев Р.В., Головки Т.К., Скупченко Л.А. Температурная зависимость роста почек растений *Syringa vulgaris* L. и *Syringa josikaea* Jacq. (OLEACEAE) в условиях подзоны средней тайги Республики Коми // Эколого-популяционный анализ полезных растений: интродукция, воспроизводство, использование. Матер. X междунар. симп. Сыктывкар, 2008. С. 115-117.

Маслова С.П., **Мальшев Р.В.** Физиологические механизмы регуляции роста корневищ (на примере *Mentha arvensis* L.) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XVI Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2009. С. 127.



Лицензия № 19-32 от 26.11.96 г. КР 0033 от 03.03.97 г.

Тираж 100

Заказ 45(09)

Информационно-издательский отдел
Учреждения Российской академии наук
Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28