

ОБРАЗОВАНИЕ ФИТОГОРМОНОВ ПОЧВЕННЫМИ И РИЗОСФЕРНЫМИ БАКТЕРИЯМИ КАК ФАКТОР СТИМУЛИЯЦИИ РОСТА РАСТЕНИЙ

© Г.Р. Кудоярова, И.К. Курдиш, А.И. Мелентьев

Рассмотрена способность некоторых почвенных и ризосферных бактерий стимулировать рост растений за счет продукции веществ фитогормональной природы. Обсуждаются возможные механизмы воздействия индивидуальных веществ ауксинов, цитокининов, абсцизовой кислоты, гибберелинов, этилена, жасмоновой и салициловой кислот, в т.ч. образуемых бактериями, на развитие растений, обеспечение их элементами питания и водой, формирование неспецифической устойчивости к действию фитопатогенов.

Ключевые слова: бактерии, фитогормоны, фитопатогены, ауксины, цитокинины, абсцизовая кислота, жасмоновая кислота, гибберелины

Способность ряда бактерий стимулировать рост растений привлекает к себе все большее внимание исследователей. Интерес к этим бактериям связан, в первую очередь, с возможностью повышения урожайности растений, что позволяет рекомендовать их для использования в качестве биоудобрений [1]. Благотворное влияние на рост растений показано для многих видов и штаммов бактерий, выделенных из ризосфера и с поверхности листьев растений [2–3]. Стимуляция роста растений обнаружена также под влиянием так называемых эндофитных бактерий, способных внедряться в ткани растений и существовать внутри них [4]. К бактериям, стимулирующим рост растений (Plant Growth Promoting Bacteria – PGPB), относят представителей многих видов, принадлежащих к родам *Azospirillum*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Gluconacetobacter*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas* и др. Применение PGPB представляется привлекательной альтернативой химическим удобрениям, позволяющей уменьшить загрязнение окружающей среды, поскольку их выделяют, в основном, из естественной среды обитания растений [5]. Вместе с тем эффективность действия ростстимулирующих бактерий зависит от вида растений, условий их выращивания и многих других факторов [6], что увеличивает объем работы

по их испытанию и разработке рекомендаций по применению. Трудоемкость работы возрастает в геометрической прогрессии из-за того, что часто применяют биопрепараты, представляющие собой смеси из нескольких видов или штаммов бактерий [7]. Более глубокое понимание механизма действия PGPB могло бы сократить затраты времени и сил на разработку эффективных технологий их применения и подбора бактериальных композиций из нескольких видов и штаммов PGPB.

Способность бактерий стимулировать рост растений связана с тремя их основными свойствами: (1) продукцией ими фитогормонов, регулирующих рост растений [8]; (2) повышением под их влиянием доступности для растений элементов питания [9] (сюда, на наш взгляд, можно добавить доступность воды); (3) защитой растений от болезней [10]. Эти свойства могут проявляться у разных видов PGPB или сочетаться у одного и того же вида, и каждое из этих свойств, за редким исключением, рассматривается изолированно друг от друга [11]. Вместе с тем изучение взаимодействия данных свойств PGPB может способствовать более полному пониманию механизма их действия на растения. В данном обзоре предпринята попытка выявить роль продуцируемых микроорганизмами фитогормонов в

КУДОЯРОВА Гюзель Радомесовна – д.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: guzel@anrb.ru
 КУРДИШ Иван Кириллович – д.б.н., Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины, e-mail: Kurdish@serv.imv.kiev.ua

МЕЛЕНТЬЕВ Александр Иванович – д.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: mlnt@anrb.ru

регуляции не только роста растений, но и доступности для них элементов питания и воды, а также в защите растений от болезней. В задачу данного обзора входит также более полное рассмотрение механизмов влияния производимых бактериями фитогормонов на рост растений. Поскольку очевидно, что благотворное действие PGPB не сводится к их способности продуцировать фитогормоны, в данном обзоре будут коротко упомянуты и другие, не зависящие от фитогормонов, механизмы ростстимулирующего действия PGPB на растения со ссылкой на обзоры, в которых эти механизмы разбираются подробно.

Продукция растительных гормонов PGP бактериями

Способность продуцировать фитогормоны обнаружена у многих PGP бактерий. В культуральной жидкости *Azospirillum*, *Pseudomonas* и других бактерий были обнаружены ауксины [12], у *Azotobacter vinelandii* [13] *Pantoea agglomerans* [14] и *Bacillus subtilis* [15–16] – цитокинины, у *Proteus mirabilis*, *P. vulgaris*, *Klebsiella pneumoniae* – гиббереллины [17], у *Azospirillum brasiliense* – абсцисовая кислота (АБК) [18], у эндофитных бактерий подсолнечника *Achromobacter xylosoxidans* и *Bacillus pumilus* – жасмоновая кислота [19], у *Pseudomonas aeruginosa* – салициловая кислота [20], т.е. соединения, которые относят к основным классам гормонов растений. Поскольку способность этих соединений влиять на рост и устойчивость растений широко известна [21–22], не удивительно, что ростстимулирующее действие бактерий связывают с их способностью синтезировать фитогормоны. Вместе с тем продукция фитогормонов *in vitro* еще не означает, что PGPB синтезируют их в естественных условиях и что их поглощение может существенно повлиять на уровень гормонов в растении. Поэтому так важны работы, в которых было показано изменение уровня гормонов в растениях под влиянием инокуляции PGPB [8]. Еще один подход, который может подтвердить важность продукции фитогормонов PGP бактериями, – это использование мутантных организмов (бактерий или растений), потерявших способность продуцировать фитогормоны или реагировать на них [23]. Ниже будут рассмотр-

ены результаты применения такого подхода. Наряду с продукцией гормонов, у некоторых PGPB была выявлена способность разрушать гормоны растений. Так, в литературе появляется все больше публикаций о PGP бактериях, производящих деаминазу, катализирующую распад 1-аминоциклогексан-1-карбоксилата (АЦК), являющегося предшественником газообразного фитогормона этилена [24]. Поскольку этому гормону приписывается ингибиторная функция, то снижение уровня его продукции в растениях, вызванное разрушением бактериями его предшественника, может оказывать стимулирующее действие.

Интересно, что способность продуцировать фитогормоны характерна не только для PGPB, но и для патогенных микроорганизмов [25]. Этот парадокс объясняют различиями в уровне продукции фитогормонов патогенными и ростстимулирующими микроорганизмами. Считают, что первые синтезируют много больше фитогормонов, чем вторые [26]. Очевидно, фитогормоны, производимые PGPB, оптимизируют гормональный статус растений, в то время как фитогормоны патогенных микроорганизмов вызывают его нарушения. К каким же последствиям для растений приводят те или иные изменения в гормональном статусе растений, будет рассмотрено ниже.

Влияние фитогормонов на рост растений

Объяснение стимуляции роста растений способностью PGP бактерий синтезировать фитогормоны исходит из упрощенного представления о том, что все гормоны стимулируют рост растений. Это представление в принципе неверно, поскольку гормоны могут оказывать прямо противоположное действие на рост растений в зависимости от их класса и концентрации. Рассмотрим их влияние на рост растений на примере каждого из классов гормонов растений отдельно.

Ауксины. У многих бактерий с помощью реакции Сальковского на индолевые соединения была обнаружена способность производить ауксины при добавлении в культуральную среду предшественника ауксинов триптофана [27]. Этот относительно простой подход позволил обнаружить способность к син-

тезу ауксинов у многих микроорганизмов [8, 26]. Необходимо отметить, что специфичность этой реакции невысока, и, судя по крайне завышенным результатам [28], ее не стоит применять для определения уровня ауксинов в самих растениях. Впрочем, другие методические подходы подтвердили, что интродукция ауксинпродуцирующих бактерий в ризосферу повышает содержание этих гормонов в растениях [29]. Роль ауксинов в ростстимулирующем действии PGPB подтвердили опыты с растениями, у которых был нарушен транспорт ауксинов. Оказалось, что ауксинпродуцирующие бактерии не стимулировали рост таких растений [30].

Способность PGPB синтезировать ауксины принято связывать с активацией роста корней у растений [12]. При этом важно помнить, что рост корней – сложный процесс, складывающийся из их удлинения и ветвления, которые по-разному регулируются гормонами [31–32]. Способность ауксинов стимулировать растяжение клеток – одно из наиболее известных их свойств [33]. Парадокс в том, что экзогенные синтетические ауксины чаще тормозят рост корней в длину [34]. Именно это свойство ауксинов известно молекулярным генетикам, поскольку его использовали для отбора мутантов с пониженной чувствительностью к ауксинам [35]. Тем не менее обнаруженная в некоторых опытах способность PGPбактерий, продуцирующих ауксины, стимулировать удлинение корней [27] не должна вызывать удивления. Для некоторых видов растений было показано, что низкие концентрации экзогенных ауксинов повышают скорость удлинения их корней [36]. Таким образом, опыты с ауксинпродуцирующими бактериями напоминают об этой закономерности. Очевидно, PGPB продуцируют ауксины в оптимальной для удлинения корней концентрации. Важно, что более высокий уровень продукции ауксинов характерен для бактерий, которые вызывают нарушения в росте корней [26]. Представляет интерес то, что бактерии, способные инактивировать ауксины, снижают ингибирующее действие на рост растений бактерий с чрезмерно высоким уровнем продукции ауксинов [37].

Способность ауксинов стимулировать ветвление корней общеизвестна и не вызыва-

ет разногласий [31], поэтому наблюдаемое явление при интродукции ауксинпродуцирующих PGPB легко объяснить. Этот эффект, правда, сложнее зарегистрировать, чем факт удлинения корней. Для объяснения ростстимулирующего действия бактерий, синтезирующих ауксины, важно еще одно свойство этих гормонов – стимуляция формирования корневых волосков, играющих важную роль в поглощении ионов [32].

Ауксины способны повлиять на рост не только корней, но и побега [33]. Этим можно объяснить тот факт, что под воздействием ауксинпродуцирующих микроорганизмов у растений активировался рост как корней, так и листьев [29]. Вместе с тем влияние инокуляции на рост побега могло осуществляться через активацию поглощения элементов питания в результате более быстрого роста корней. Об этом более подробно речь пойдет ниже. Здесь же стоит заметить, что прямое влияние микробных ауксинов на рост побега не часто обсуждается, что, вероятно, связано с тем, что транспорт этих гормонов из корней изучен слабее, чем АБК и цитокининов.

Цитокинины. Способность продуцировать цитокинины обнаружена у меньшего количества видов и штаммов PGPB по сравнению с продуцентами ауксинов [8]. Возможно, это связано с методической сложностью выявления цитокининов, а не с меньшей распространенностью таких бактерий. При инокуляции растений цитокинпродуцирующими бактериями была установлена активация накопления биомассы как побегов, так и корней [38–39]. Обнаружено также повышение концентрации цитокининов в растениях под влиянием цитокинпродуцирующих бактерий, что подтверждает влияние бактерий на гормональный статус растений. Стимуляция роста под влиянием цитокининпродуцирующих бактерий, казалось бы, не должна вызывать удивления, поскольку цитокинины были открыты как соединения, необходимые для поддержания деления клеток растений в культуре *in vitro* [40]. При обработке растений цитокининпродуцирующими бактериями биомасса побега возрастила в большей степени, чем биомасса корней, что приводило к снижению соотношения массы корня и побега у растений [38]. Такая реакция (пре-

имущественная активация роста побега) характерна для цитокининов и проявляется как при обработке растений экзогенными цитокининами, так и у трансгенных растений с повышенной способностью к синтезу этих гормонов [41]. В литературе доминирует представление о том, что цитокинины угнетают как рост корней в длину, так и степень их ветвления [42]. Впрочем, данные о том, что мутанты с нарушениями передачи цитокининовых сигналов, имеют слабо развитую корневую систему [43], свидетельствуют о важной роли цитокининов для нормального развития корней. Действительно, у растений, обработанных цитокинипродуцирующими бактериями, длина корней была достоверно короче, чем у контрольных растений [38]. Отсутствие же явного ингибирующего действия может быть следствием того, что цитокинины, продуцируемые данными бактериями, обнаруживаются в виде комплекса с полисахаридами [15], постепенная диффузия из которого, вероятно, предотвращает их резкое ингибирующее воздействие. Как и в случае ауксинов, изучение гормонпродуцирующих микроорганизмов позволяет лучше понять механизм действия цитокининов на рост корней.

Абсцизовая кислота. Способность продуцировать этот фитогормон обнаружена у ряда РГРВ [8]. Связать продукцию АБК РГР бактериями со стимуляцией роста растений не так просто, как в случае цитокининов и ауксинов. Большинство исследователей до сих пор слишком хорошо помнят странички учебника, где этот гормон называли ингибитором роста. Вместе с тем ситуация стремительно меняется. Оказалось, что мутантные растения с пониженной способностью к синтезу АБК отличаются более мелкими размерами [8], что свидетельствует о необходимости АБК для нормального роста и развития растений. Хотя механизм прямого действия АБК на рост еще не до конца понятен, не может вызывать сомнения способность этого гормона поддерживать рост клеток растяжением за счет нормализации водного обмена растений [18; 44]. АБК индуцирует закрытие устьиц, снижая скорость испарения воды с поверхности листьев и обеспечивая тем самым ее экономное использование в услови-

ях засухи [21]. Наряду с этим эффектом, относительно недавно выявлен еще один механизм влияния АБК на водный обмен растений. Он заключается в активации работы водных каналов, расположенных в клеточных мембранах [45]. Повышение активности водных каналов снижает сопротивление тканей движению воды, что облегчает ее приток из корней в побеги. К этому механизму действия АБК мы вернемся ниже.

Гиббереллины. Обнаружение соединений этого класса гормонов связано с исследованием патогенных грибов из рода *Gibberella fujikuroi*, вызывающих при инфицировании растений чрезмерное удлинение стебля [46]. Позднее было показано, что сами растения синтезируют гиббереллины, что позволило отнести их к фитогормонам. Механизм действия гиббереллинов на рост растений связывают с разрушением под их влиянием фактора транскрипции DELLA, репрессирующего экспрессию генов, необходимых для поддержания роста растений [47]. У некоторых РГРВ также обнаружена способность синтезировать гиббереллины [17], чем также можно объяснить их ростстимулирующее влияние на растения.

Этилен. Этот газообразный фитогормон играет важную роль в регуляции роста растений. Как и в случае АБК, большинство исследователей считают этилен ингибитором роста растений [47]. Это упрощенное представление, поскольку при некоторых условиях (затоплении или затенении) этилен способствует поддержанию роста побега [48]. Вместе с тем ростингирующее действие этилена проявляется чаще. Мутанты, потерявшие чувствительность к этилену, отличаются более длинными корнями по сравнению с исходными, не мутировавшими, растениями [49]. Показано, что ингибирование роста растений под влиянием этилена связано с его способностью стабилизировать Della-фактор. Вместе с тем в некоторых публикациях отмечают двойственность действия этилена на рост растений, сравнивая его с двуликим Янусом [48]. Показано, что низкие концентрации этилена, в отличие от высоких, могут активировать рост растений, прежде всего – их корней. Способность продуцировать этилен обнаружена у ряда бактерий [8], но несравненно чаще об-

суждаются бактерии, продуцирующие АЦК-деаминазу, катализирующую распад предшественника этилена [50]. Распад АЦК в почве под влиянием подобных бактерий увеличивает его диффузию из корней растений в ризосферную почву и тем самым способствует снижению продукции этилена растением, что обеспечивает активацию роста корней. На наш взгляд, важно то, что, в отличие от синтетических ингибиторов, полностью блокирующих действие этилена, бактерии, продуцирующие АЦК-деаминазу, не исключают полностью его действие на растения, а лишь снижают концентрацию этилена до того уровня, который может стимулировать рост корней. Этилен также играет важную, хотя и противоречивую, роль в устойчивости растений к инфекциям [51]. Поэтому мы еще раз вернемся к продуцирующим АЦК-деаминазу бактериям при обсуждении влияния РГПВ на устойчивость растений к болезням.

Жасмоновая и салициловая кислоты.

По современной классификации эти соединения также относят к фитогормонам [22]. Их основная роль в растении – запуск реакций, обеспечивающих устойчивость растений к болезням. Было показано, что ряд РГП бактерий способны синтезировать эти соединения [8]. Поскольку их рострегулирующая функция слабо изучена, эти соединения более подробно будут рассматриваться в разделе, посвященном влиянию РГПВ на защитные свойства растений.

Суммируя все сказанное выше о роли фитогормонов, синтезируемых РГПВ в регуляции роста растений, можно отметить следующее. В отличие от патогенных микроорганизмов и трансгенных растений, синтезирующих избыточное количество фитогормонов, нарушающих рост и развитие растений, для РГПВ характерна способность оптимизировать гормональную систему растений, приводя к стимуляции их роста. Информация о том, какие фитогормоны синтезируют те или иные РГП бактерии, может быть полезна для подбора композиций из нескольких штаммов. Так, теоретически можно рекомендовать сочетание цитокининпродуцирующих бактерий, преимущественно стимулирующих рост побегов, с ауксин продуцирующими или разрушающими предшественник этилена штаммами, активирующими рост корней.

Роль гормонов, продуцируемых РГП бактериями, в обеспечении растения водой и элементами минерального питания

Дефицит воды и ионов питательных элементов снижает содержание в растениях гормонов стимулирующего типа действия (прежде всего, цитокининов [52]). Поэтому можно ожидать, что отзывчивость растений на инокуляцию РГП бактерий в этих условиях должна возрастать. Показано, что микроорганизмы, приспособленные к существованию в условиях засухи и отобранные в соответствующих условиях, обеспечивают снабжение растений фитогормонами [6; 18]. Активация роста растений выгодна микроорганизмам, поскольку при этом возрастает выделение корневых экссудатов, обеспечивающих микроорганизмы питанием [53]. Вопрос в том, выгодна ли активация роста в стрессовых условиях самим растениям? Распространено мнение о том, что запуск защитных реакций, обеспечивающих устойчивость растений, предполагает торможение, а не активацию роста [47]. С этой точки зрения, снижение содержания гормонов стимулирующего типа действия и накопление ингибиторов роста в растениях можно рассматривать как адаптивную реакцию на стрессы условия. Вместе с тем анализ физиологических особенностей современных сортов, способных давать высокие урожаи в стрессовых условиях, показал, что у них устойчивость сочетается с относительно высокой скоростью роста в условиях засухи [54]. Важная роль роста и развития корней в условиях дефицита воды и элементов минерального питания очевидна и никогда не вызывала сомнений. Предметом спора является рост побега в этих условиях. Очевидно, что торможение роста, приводящее к формированию более мелких листьев, способствует снижению испарения воды с их поверхности и ее более экономному использованию [55]. Вместе с тем уменьшение площади листьев отрицательно оказывается на фотосинтезе и урожайности растений. Для того, чтобы снять это противоречие, важно договориться о терминах. Если понимать под устойчивостью выживание растений (экологическое понятие устойчивости), то торможение роста действительно может ей спо-

существовать. Однако в том случае, когда речь идет об урожайности растений в стрессовых условиях (агрономическое определение устойчивости), в ее основе должна лежать способность растений поддерживать рост [54]. Именно с этой агрономической точки зрения мы будем рассматривать действие PGPB на растения.

Поскольку функцию поглощения воды и ионов выполняют у растений корни, не вызывает сомнений, что активация их роста под влиянием PGPB должна способствовать увеличению доступности воды и элементов питания для растений, что особенно важно в условиях их дефицита. В этом плане представляет интерес способность синтезировать ауксины, обнаруженная у ряда бактерий.

Вряд ли можно считать случайным совпадением то, что способность синтезировать ауксины обнаружена у бактерий, которые активировали поглощение элементов минерального питания растениями [56]. Неверным будет считать, что в этом случае их действие сводится лишь к активации роста корней и корневых волосков под влиянием продуцируемых ими ауксинонами. Тот факт, что в почве фосфаты находятся в трудно усвояемой для растений форме, – серьезная агрохимическая проблема, решению которых должно способствовать применение PGPB. Несмотря на значительные запасы (около 1000 кг/га) неорганических соединений фосфора в пахотном слое почвы, содержание доступных для растений растворимых форм в почвенном растворе не превышает 1 кг/га [57]. Растворение фосфатов содержащих неорганических соединений микроорганизмами обусловлено выделением ими метаболитов, подкисляющих питательную среду. Важная роль в этом процессе [1; 58; 59] принадлежит хелатирующим соединениям: накоплению лимонной, глюконовой кислот и др. Кроме того, многие представители PGP микроорганизмов обладают щелочной фосфатазой, активность которой достигает максимальных значений при pH выше 9,0 и температурах, выше оптимальных для роста [60–61].

Но следует иметь в виду, что одно из известных свойств ауксинон (эндогенных или экзогенных) – это активация в растении [62] транспортных АТФ-аз, за счет активности которых происходит закисление почвенного ра-

створа, что также способствует повышению растворимости фосфатов [63]. Таким образом, роль ауксинон, продуцируемых PGPB, может заключаться не только в стимуляции роста корней, но и в усиления выброса ими ионов водорода в почвенный раствор.

Стимуляцию роста корней растений под влиянием PGPB удается также связать с продукцией ими АЦК-деаминаз, обеспечивающими снижение синтеза этилена из его предшественника, распад которого катализируют ферменты этого класса [50]. Поскольку, как отмечалось выше, именно рост корней обеспечивает адаптацию растений к дефициту воды, не удивительно, что инокуляция этих микроорганизмов повышала продуктивность растений в условиях засухи.

Хотя продукцию абсцисовой кислоты PGP бактериями не так часто удавалось обнаружить, роль этого гормона в регуляции стрессовых реакций должна привлечь внимание микробиологов к поиску продуцирующих АБК микроорганизмов. Для выявления таких организмов может быть полезно использование селективной среды с повышенной концентрацией осмотически активных веществ, стимулирующих синтез АБК [8]. Было показано, что инокуляция PGPB, продуцирующих АБК, оптимизирует водный обмен растений в условиях засухи [18], что должно способствовать сохранению их урожайности. Влияние АБК на водный обмен связано как со способностью этого гормона стимулировать закрытие устьиц [21], так и повышать поглотительную способность корней за счет активации водных каналов [45]. Кроме того, благоприятное действие АБК в условиях дефицита воды и ионов можно объяснить влиянием этого гормона на соотношение массы побега и корня [64]. Было показано, что под влиянием АБК оно изменяется в пользу корней, что позволяет связать относительную активацию роста корней в условиях дефицита воды и ионов с накоплением этого фитогормона.

Роль продуцируемых PGP бактериями цитокининов в регуляции поглотительной активности корней может показаться менее благоприятной для растений по сравнению с ауксинонами. Хотя накопление массы корней у растений возрастало при инокуляции этих бактерий, в некоторых случаях наблюдалось со-

кращение их длины [38]. Кроме того, повышенное содержание цитокининов в растениях может отрицательно сказаться на поглощении ионов питательных элементов, поскольку цитокинины могут подавлять активность переносчиков нитратов и других ионов [65]. Тем не менее ростстимулирующее действие цитокининпродуцирующих бактерий проявлялось в условиях не только благоприятных, но и дефицита воды и ионов [66–67]. Вероятно, отрицательные последствия продукции цитокининов могли компенсировать другие свойства PGPB. Во всяком случае в свете ревизии представлений об устойчивости растений [54], способность цитокининов стимулировать рост листьев [42] должна играть важную роль в формировании урожая растений, как в благоприятных, так и стрессовых условиях. Еще один аспект в действии цитокининов может способствовать обеспечению растений водой и элементами минерального питания за счет PGPB. Имеется в виду не только способность самих микроорганизмов фиксировать азот или формировать мицелий, но и их влияние на этот процесс. Так, известно, что цитокинины необходимы для симбиоза клубеньковых бактерий с растениями [68], а также образованию мицелия [69]. Это их свойство обусловлено способностью цитокининов стимулировать деление клеток растений. Обнаружена активация образования мицелия [70] и формирования азотфиксацирующих клубеньков под влиянием PGPB [71]. Поскольку очевидно, что образование мицелия активирует поглощение воды и элементов минерального питания, а формирование клубеньков – обеспечение растений соединениями азота, способность PGPB влиять на рост растений может быть связана с их благотворным влиянием на данные процессы, механизм которого может быть в какой-то мере обусловлен способностью PGPB синтезировать гормоны.

Суммируя все сказанное в этом разделе, можно отметить, что способность PGPB продуцировать фитогормоны влияет на поглотительную активность растений. Это влияние обусловлено как активацией роста корней, так и другими процессами, не связанными напрямую с ростом растений: закислением почвенного раствора корневыми выделениями, по-

вышением гидравлической проводимости корней, стимуляцией образования мицелия и формирования клубеньков.

Защита растений от болезней под влиянием PGPB

Последний по очередности, но не последний по значимости механизм ростстимулирующего действия PGP бактерий связан с их способностью защищать растения от фитопатогенов [21]. Этот эффект объясняют, в частности, способностью PGP бактерий конкурировать с фитопатогенными микроорганизмами путем секреции антибиотических веществ и гидролитических ферментов, повреждающих внешнюю и внутреннюю структуру клеток патогенов [72–73]. Кроме того, некоторые PGPB способны активировать защитные механизмы самого растения [10]. Растения отвечают на инфицирование рядом защитных реакций. Одни из них направлены на формирование барьеров на пути патогенов в растения. В качестве примера можно привести реакцию гиперчувствительности, когда в ответ на внедрение биотрофов (патогенов, паразитирующих на живых тканях растений) происходит запограммированная смерть клеток и на их месте формируется барьер из лигнифицированной отмершей ткани [10]. Другой пример – закрытие устьиц, через которые патогены способны проникать в листья [21]. К защитным механизмам растений относится также их способность продуцировать активные формы кислорода в месте проникновения патогена или синтезировать защитные белки [74] (протеазы и их ингибиторы, хитиназы и другие гидролазы, способные подавлять развитие инфекции). Показано, что PGPB могут активировать эти защитные механизмы растений [10; 74]. Выявить влияние PGPB на растение, а не на сам патоген, наиболее явно удалось в экспериментах, где инокуляция PGPB в ризосферу снижала степень повреждения растений при проникновении патогена через листья [10]. Однако до сих пор не удалось установить, каким образом PGPB активируют защитные механизмы растений. В принципе PGPB продуцируют регуляторы, которые потенциально способны воздействовать на процессы, обеспечивающие устойчивость расте-

ний к патогенам. Хорошо известна роль как салициловой, так и жасмоновой кислот в индукции связанных с патогенезом белков [21] (*pathogen-related – PR proteins*). Сложность состоит в том, что связь способности PGPB продуцировать салициловую и жасмоновую кислоты с защитой растений от патогенов не всегда удается установить. Так, PGPB повышали устойчивость к фитопатогенам у мутантных растений, потерявших чувствительность к этим регуляторам [8]. Следует учитывать, что существуют специфические механизмы защиты растений от биотрофных и некротрофных патогенных микроорганизмов, запуск которых осуществляют разные регуляторы [21]. Показано, что салициловая кислота индуцирует защитные реакции, направленные против биотрофных микроорганизмов, а жасмоновая и этилен – против некроторофов. Например, первая индуцирует экспрессию генов кислых PR-белков, а вторые – основных, локализованных в вакуолях [75]. Кроме того, выявлено антагонистическое взаимодействие между каскадами реакций, запускаемых салициловой и жасмоновой кислотами [21; 75]. Салициловая кислота подавляла развитие защитных реакций, индуцируемых жасмоновой кислотой и наоборот [76–77]. Эти сложные взаимодействия необходимо учитывать при попытке расшифровать защитную роль регуляторов, продуцируемых PGP бактериями. Не стоит ожидать, что бактерии, продуцирующие салициловую кислоту, могут обеспечить защиту от некротрофных патогенов, а продукты жасмоновой кислоты – от биотрофов.

На наш взгляд, важно также проследить возможную защитную роль других фитогормонов, продуцируемых PGP бактериями. Так, их способность продуцировать АБК может способствовать закрытию устьиц при проникновении листовых патогенов [77]. Вместе с тем, по некоторым данным, АБК может подавлять запускаемую салициловой кислотой активацию лигнификации. Впрочем, данные на этот счет противоречивы, и можно найти сведения об участии АБК в запуске реакций, индуцируемых салициловой кислотой [78].

Возможность защиты растений от инфекций с помощью бактерий, разрушающих предшественник этилена, кажется, на первый взгляд, менее вероятной. Ведь считается, что

этилен запускает реакции, способствующие формированию устойчивости [79]. Так, было показано участие этилена в индукции программированной смерти клеток при проникновении инфекции [80]. Тем не менее роль этого фитогормона в этом плане неоднозначна, и в некоторых случаях этилен понижал иммунитет растений к некоторым инфекциям. Поэтому не удивительны данные о способности АБК-дезаминирующих бактерий, разрушающих предшественник этилена, защищать растения от некоторых болезней [79].

Важно отметить, что высокая концентрация ауксинов может способствовать подавлению защитных реакций растений [12]. Именно этим объясняется высокий уровень продукции ауксинов некоторыми патогенными микроорганизмами. Как упоминалось выше, PGPB также способны синтезировать ауксины, но уровень продукции этого фитогормона ниже, чем у патогенных микроорганизмов, и, возможно, он не оказывает отрицательного воздействия на защитные механизмы растений.

Наконец, не исключено участие продуцируемых PGPB цитокининов в их защитном действии на растения. Так, показана способность этих гормонов индуцировать синтез салициловой и жасмоновой кислот растениями [81], а также активировать синтез лигнина [82].

Таким образом, фитогормоны, продуцируемые PGP бактериями, могут участвовать не только в их прямом действии на рост растений, но и в повышении под их влиянием доступности для растений воды и элементов минерального питания, а также в защите растений от фитопатогенов. Более полное понимание механизма действия продуцируемых бактериями фитогормонов будет способствовать повышению эффективности биотехнологии, основанной на их применении и направленной на увеличение урожайности и устойчивости возделываемых растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Vessey J.K. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers // Plant and Soil 2003. V. 255. P. 571–586.
- Kishore G.K., Pande S., Podile A.R. Phylloplane bacteria increase seedling emergence, growth and yield

- of field-grown groundnut (*Arachis hypogaea* L.) // Letters in Applied Microbiology 2005. V. 40. P. 260–268.
3. Avis T.J., Gravel V., Antoun H., Tweddell R.J. Multifaceted beneficial effects of rhizosphere microorganisms on plant health and productivity // Soil Biology and Biochemistry 2008. V. 40. P. 1733–1740.
4. Weyens N., van der Lelie D., Taghavi S., Newman L., Vangronsveld J. Exploiting plantmicrobe partnerships to improve biomass production and remediation // Trends in Biotechnology. 2009. V. 27, № 10. P. 591–996.
5. Cakmakci R., Erat M., Erdogan Ü., Dönmez M.F. The influence of plant growthpromoting rhizobacteria on growth and enzyme activities in wheat and spinach plants // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2007. V. 170. P. 288–295.
6. Marulanda A., Barea J.-M., Azcon R. Stimulation of Plant Growth and Drought Tolerance by Native Microorganisms (AM Fungi and Bacteria) from Dry Environments: Mechanisms Related to Bacterial Effectiveness // J Plant Growth Regul. 2009. V. 28. P. 115–124.
7. Zaidi A., Khan M.S. Interactive Effect of Rhizotrophic Microorganisms on Growth, Yield, and Nutrient Uptake of Wheat // Journal of Plant Nutrition 2005. V. 28. P. 2079–2092.
8. Dodd I.C., Zinovkina N.Y., Safronova V.I., Belimov A.A. Rhizobacterial mediation of plant hormone status // Ann. Appl. Biol. 2010. V. 157. P. 361–379.
9. Ohkama-Ohtsu N., Wasaki J. Recent Progress in Plant Nutrition Research: Cross-Talk Between Nutrients, Plant Physiology and Soil Microorganisms // Plant Cell Physiol. 2010. V.51, № 8. P. 1255–1264.
10. Van Loon L. C. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria // Eur. J. Plant Pathol. 2007. V. 119. P. 243–254.
11. Kannan V., Sureendar R. Synergistic effect of beneficial rhizosphere microflora in biocontrol and plant growth promotion // Journal of Basic Microbiology. 2009. V. 49. P. 158–164.
12. Spaepen S., Vanderleyden J., Remans R. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling // FEMS Microbiol. Rev. 2007. V. 31. P. 425–448.
13. Azcon R., Barea J. Synthesis of auxins, gibberelins and cytokinins by *Azotobacter vinelandii* and *Azotobacter bijernkii* related to effects produced on tomato plants // Plant Soil. 1975. V. 43. P. 609–619.
14. Omer Z.S., Bjorkman P.O., Nicander B., Tillberg E., Gerhardson B. 5-Deoxyisopentenyladenosine and other cytokinins in culture filtrates of the bacterium *Pantoea agglomerans* // Physiologia Plantarum. 2004. V. 121. P. 439–447.
15. Веселов С.Ю., Иванова Т.Н., Симонян М.В., Мелентьев А.И., Исследование цитокининов, продуцируемых ризосферными микроорганизмами // Прикладная биохимия и микробиология. 1998. Т. 34, № 2. С. 175–179.
16. Архипова Т.Н., Веселов С.Ю., Мелентьев А.И., Мартыненко Е.В., Кудоярова Г.Р. Влияние микроорганизмов, продуцирующих цитокинины, на рост растений // Биотехнология. 2006. № 4. С. 50–55.
17. Karadeniz A., Topcuoglu S.F., Inan S. Auxin, gibberellin, cytokinin and abscisic acid production in some bacteria // World Journal of Microbiology & Biotechnology. 2006. V. 22. P. 1061–1064.
18. Cohen A.C., Travaglia C.N., Bottini R., Piccoli P.N. Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize // Botany. 2009. V. 87. P. 455–462.
19. Forchetti G., Masciarelli O., Alemano S., Alvarez D., Abdala G. Endophytic bacteria in sunflower (*Helianthus annuus* L.): isolation, characterization, and production of jasmonates and abscisic acid in culture medium // Applied Microbiology and Biotechnology. 2007. V. 76. P. 1145–1152.
20. De Meyer G., Capieau K., Audenaert K., Buchala A., M'etraux J.-P., Höfte M. Nanogram amounts of salicylic acid produced by the rhizobacterium *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2 activate the systemic acquired resistance pathway in bean // Molecular Plant-Microbe Interactions. 1999. V. 12. P. 450–458.
21. Bari R., Jones J.D.G. Role of plant hormones in plant defence responses // Plant Mol. Biol. 2009. V. 69. P. 473–488.
22. Shakirova F.M., Avalbaev A.M., Bezrukova M.V., Kudoyarova G.R. Role of endogenous hormonal system in the realization of the antistress action of plant growth regulators on plants // Plant Stress. 2010. Global Science Books. DOI 10.1007/s00425-010-1286-7.
23. López-Bucio J., Campos-Cuevas J.C., Hernández-Calderon E., Velásquez-Becerra C., Farias-Rodriguez R., Machas-Rodriguez L.I., Valencia-Cantero E. *Bacillus megaterium* rhizobacteria promote growth and alter root-system architecture through an auxin- and ethylene-independent signaling mechanism in *Arabidopsis thaliana* // Molecular Plant-Microbe Interactions. 2007. V. 20, № 2. P. 207–217.

24. Shaharoona B., Arshad M., Zahir Z.A. Effect of plant growth promoting rhizobacteria containing ACC-deaminase on maize (*Zea mays* L.) growth under axenic conditions and on nodulation in mung bean (*Vigna radiata* L.) // Letters in Applied Microbiology. 2006. V. 42. P. 155–159.
25. Pertry I., Vaclavinkova K., Depuydt S., Galuszka P., Sprchal L., Temmerman W., Stes E., Schmulling T., Kakimoto T., Van Montagu M.C.E., Strnad M., Holsters M., Tarkowski P., Vereecke D. Identification of *Rhodococcus fascians* cytokinins and their modus operandi to reshape the plant // Molecular Plant-Microbe Interactions. 2006. V. 19, № 12. P. 1431–1443.
26. Persello-Carreaux F., Nussaume L., Ronaghi C. Tales from the underground: molecular planthorizobacteria interactions // Plant, Cell and Environment. 2003. V. 26. P. 189–199.
27. Khalid A., Arshad M., Zahir Z.A. Screening plant growth-promoting rhizobacteria for improving growth and yield of wheat // J. Appl. Microbiology. 2004. V. 96. P. 473–480.
28. Glickmann E., Dessaux Y. A critical examination of the specificity of the Salkowski reagent for indolic compounds produced by phytopathogenic bacteria // Applied and Environmental Microbiology. 1995. V. 61. P. 793–796.
29. Ali B., Sabri A.N., Ljung K., Hasnain S. Auxin production by plant associated bacteria: impact on endogenous IAA content and growth of *Triticum aestivum* L. // Letters in Applied Microbiology. 2009. V. 48. P. 542–547.
30. Choudhary D.K., Prakash A., Wray V., Johri B.N. Insights of the fluorescent pseudomonads in plant growth regulation // Current Science. 2009. V. 97, № 2. P. 170–179.
31. Casson S.A., Lindsey K. Genes and signaling in root development // New Phytol. 2003. V. 158. P. 11–38.
32. Wittenmayer L., Wolfgang Merbach W. Plant responses to drought and phosphorus deficiency: contribution of phytohormones in root-related processes // Plant Nutr. Soil Sci. 2005. V. 168. P. 531–540.
33. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Растворение клеток и функции ауксинов // Рост растений и природные регуляторы / под ред. В.И. Кефели. М.: Наука, 1977. С. 171–192.
34. Teale W.D., Paponov I.A., Ditengou F., Palme K. Auxin and the developing root of *Arabidopsis thaliana* // Physiologia Plantarum. 2005. V. 123. P. 130–138.
35. Stepanova A.N., Yun J., Likhacheva A.V., Alonso J.M. Multilevel interactions between ethylene and auxin in *Arabidopsis* roots // The Plant Cell. 2007. V. 19. P. 2169–2185.
36. Silva T., Davies P.J. Elongation rates and endogenous indoleacetic acid levels in roots of pea mutants differing in internode length // Physiologia Plantarum. 2007. V. 129. P. 804–812.
37. Leveau J.H.J., Lindow S.E. Utilization of the Plant Hormone Indole-3-Acetic Acid for Growth by *Pseudomonas putida* Strain 1290 // Applied and Environmental Microbiology. 2005. V. 71, № 5. P. 2365–2371.
38. Arkhipova T.N., Veselov S.U., Melentiev A.I., Martynenko E.V., Kudoyarova G.R. Ability of bacterium *Bacillus subtilis* to produce cytokinins and to influence the growth and endogenous hormone content of lettuce plants // Plant and Soil. 2005. V. 272. P. 201–209.
39. Архипова Т.Н., Веселов С.Ю., Мелентьев А.И., Мартыненко Е.В., Кудоярова Г.Р. Сравнение действия штаммов бактерий, различающихся по способности синтезировать цитокинины, на рост и содержание цитокининов в растениях пшеницы // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 4. С. 506–510.
40. Miller C.O., Skoog F., Okomura F.S., von Saltza M.H., Strong F.M. Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division // J. Amer. Chem. Soc. 1956. V. 78. P. 1345–1350.
41. Van Loven K., Beinsberer S., Valcke R., Van Onckelen H., Clijsters H. Morphometric analysis of the growth of Phsp70-ipt transgenic tobacco plants // Exp. Bot. 1993. V. 44. P. 1671–1678.
42. Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., Van Onckelen H., Schmülling T. Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity // Plant Cell. 2003. V. 15. P. 2532–2550.
43. Argyros R.D., Mathews D.E., Chiang Y.H., Palmer C.M., Thibault D.M., Etheridge N., Argyros D.A., Mason M.G., Kieber J.J., Schaller G.E. Type B response regulators of *Arabidopsis* play key roles in cytokinin signaling and plant development // Plant Cell. 2008. V. 20. P. 2102–2116.
44. Fricke W., Akhiyarova G., Veselov D., Kudoyarova G. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate in response to salinity in barley leaves // Journal of Experimental Botany. 2004. V. 55. P. 1115–1123.
45. Maurel C., Verdoucq L., Luu DT., Santoni V. Plant aquaporins: membrane channels with multiple

- integrated functions // Annual Review of Plant Biology 2008. V. 59. P. 595–624.
46. Robert-Seilantianz A., Navarro L., Bari R., Jones J.D.G. Pathological hormone imbalances // Curr. Opin. Plant Biol. 2007. V. 10. P. 372–379.
47. Achard P., Vriezen W.H., Straeten D.V.D., Harberd N.P. Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor function // Plant Cell. 2003. V. 15. P. 2816–2825.
48. Pierik R., Sasidharan R., Voesenek LACJ. Growth control by ethylene: adjusting phenotypes to the environment // Journal of Plant Growth Regulation. 2007. V. 26. P. 188–200.
49. Кудоярова Г.Р. Участие этилена в ростовой реакции растений на уровень минерального питания // Агрохимия. 2011. №2. С. 10–15.
50. Belimov A.A., Dodd I.C., Hontzeas N., Theobald J.C., Safronova V.I., Davies W.J. Rhizosphere bacteria containing ACC deaminase increase yield of plants grown in drying soil via both local and systemic hormone signalling // New Phytologist. 2009. V. 181. P. 413–423.
51. Wang KL.-C., Li H., Ecker J.R. Ethylene biosynthesis and signaling networks // The Plant Cell. 2002. Supplement. P. 131–151.
52. Hare P.D., Cress W.A., Van Staden J. The involvement of cytokinins in plant responses to environmental stresses // Journal of Plant Growth Regulation 1997. V. 23. P. 79–103.
53. Bais H.P., Weir T.L., Perry L.G., Gilroy S., Vivanco J.M. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms // Annual Review of Plant Biology. 2006. V. 57. P. 233–266.
54. Collins N.C., Tardieu F., Tuberrosa R. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: Where do we stand? // Plant Physiology. 2008. V. 147. P. 469–486.
55. Bacon M.A. The biochemical control of leaf expansion during drought // Plant Growth Regulation. 1999. V. 29. P. 101–112.
56. Cakmakci R., Erat M., Erdogan U. Donmez M.F. The influence of plant growth-promoting rhizobacteria on growth and enzyme activities in wheat and spinach plants // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2007. V. 170. P. 288–295.
57. Шевчук М.Й., Гаврилюк В.А., Шевчук А.М. Ефективність використання місцевих фосфоритів// Матеріали міжнар. науково-практич. конф. «Фосфор і калій у землеробстві. Проблеми мікробіологічної мобілізації». Чернігів–Харків, 2004. С.175–182.
58. Булавенко Л.В., Бега З.Т., Курдиш И.К. Мобілізація фосфора некоторыми микроорганизмами из труднорастворимых неорганофосфатов // Бюлєтень Інституту сільськогосподарської мікробіології. 2000. № 6. С. 55–56.
59. Whitelaw M.A., Harden T.J., and Helyar K.R. Phosphate solubilization in solution culture by the soil fungus *Penicillium radicum* // Soil Biol. Biochem. 1999. V. 31. P. 655–665.
60. Шарипова М.Р., Балабан Н.П., Морданова А.М. и др. Получение и характеристика секреции щелочной фосфатазы *Bacillus intermedium* // Биохимия. 1998. Т. 63, №10. С. 1385–1390.
61. Булавенко Л.В., Курдиш И.К. Фосфатазная активность *Bacillus subtilis* // Мікробіол. журнал. 2005. Т. 64, №4. С. 21–27.
62. Hager A. Role of the plasma membrane H⁺-ATPase in auxin-induced elongation growth: historical and new aspects // J. Plant Res. 2003. V. 116. P. 483–505.
63. Hinsinger P., Plassard C., Tang C., Jaillard B. Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints // Plant and Soil. 2003. V. 248. P. 43–59.
64. Chapin F.S. Effects of nutrient deficiency on plant growth: evidence for a centralised stress-response system // Importance of root to shoot communication in the responses to environmental stress. (Eds W.I. Davies, B. Jeffcoat, British Society for Plant Growth Regulation: Bristol). 1990. P. 135–148.
65. Liu T.-Y., Chang C.-Y., Chiou T.-J. The long-distance signaling of mineral macronutrients // Current Opinion in Plant Biology. 2009. V. 12. P. 312–319.
66. Архипова Т.Н., Анохина Н.Л. Влияние инокуляции растений пшеницы цитокининпродуцирующими микроорганизмами на рост растений при повышении уровня минерального питания // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 6. С. 899–906.
67. Arkhipova T.N., Prinsen E., Veselov S.U., Martynenko E.V., Melentiev A.I., Kudoyarova G.R. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil // Plant and Soil. 2007. V. 292, № 1–2. P. 305–315.
68. Frugier F., Kosuta S., Murray J.D., Crespi M., Szczyglowski K. Cytokinin: secret agent of symbiosis // Trends in Plant Science. 2008 V. 13, № 3. P. 115–120.
69. Lee A., Lum M.R., Hirsch A.M. ENOD40 gene expression and cytokinin responses in the nonnodulating, nonmycorrhizal (Nod-Myc-) mutant, Masym3, of *Melilotus alba* Desr // Plant Signaling and Behavior. 2007. V. 2. P. 33–42.

70. Barriuso J., Ramos Solano B., Santamaria C., Daza A., Manero F.J.G. Effect of inoculation with putative plant growth-promoting rhizobacteria isolated from *Pinus* spp. on *Pinus pinea* growth, mycorrhization and rhizosphere microbial communities // Journal of Applied Microbiology 2008. V. 105. P. 1298–1309.
71. Tilak K.V.B.R., Ranganayaki N., Manoharachari C. Synergistic effects of plant-growth promoting rhizobacteria and Rhizobium nodulation and nitrogen fixation by pigeonpea (*Cajanus cajan*) // European Journal of Soil Science. 2006. V. 57. P. 67–71.
72. Актуганов Г.Э., Галимзянова Н.Ф., Мелентьев А.И., Кузьмина Л.Ю. Внеклеточные гидролазы штамма *Bacillus* sp. 739 и их участие в лизисе клеточных стенок микромицетов // Микробиология. 2007. Т. 76, № 4. С. 471–479.
73. Мелентьев А.И., Галимзянова Н.Ф. Влияние метаболитов бацилл-антагонистов на прорастание спор и развитие грибов – возбудителей обыкновенной корневой гнили // Прикладная биохимия и микробиология. 1999. Т. 35, № 3. С. 353–357.
74. Bordiec S., Paquis S., Lacroix H., Dhondt S., Barka E.A., Kauffmann S., Jeandet P., Mazeyrat-Gourbeyre F., Clement C., Baillieul F., Dorey S. Comparative analysis of defence responses induced by the endophytic plant growth-promoting rhizobacterium *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN and the non-host bacterium *Pseudomonas syringae* pv. *pisi* in grapevine cell suspensions // Journal of Experimental Botany. 2011. V. 62, № 2. P. 595–603.
75. Riviere M.-P., Marais A., Ponchet M., Willets W., Galiana E. Silencing of acidic pathogenesis-related PR-1 genes increases extracellular b-(1/3)-glucanase activity at the onset of tobacco defence reactions // Journal of Experimental Botany. 2008. V. 59, № 6. P. 1225–1239.
76. Spoel S.H., Johnson J.S., Dong X. Regulation of tradeoffs between plant defenses against pathogens with different lifestyles // PNAS 2007. V. 104. P. 18842–18847.
77. Spoel S.H., Dong X. Making sense of hormone crosstalk during plant immune responses // Cell Host and Microbe. 2008. № 3. P. 348–351.
78. Colville L., Smirnoff N. Antioxidant status, peroxidase activity, and PR protein transcript levels in ascorbate-deficient *Arabidopsis thaliana* vtc mutants // Journal of Experimental Botany. 2008. V. 59, № 14. P. 3857–3868.
79. Wang C., Knill E., Glick B.R. and De'fago G. Effect of transferring 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) deaminase genes into *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0 and its *gacA* derivative CHA96 on their growth-promoting and disease-suppressive capacities // Can. J. Microbiol. 2000. V. 46. P. 898–907.
80. Lin Z., Zhong S., Grierson D. Recent advances in ethylene research // Journal of Experimental Botany, 2009. V. 60, № 12. P. 3311–3336.
81. Sano H., Seo S., Koizumi N., Niki T., Iwamura H., Ohashi Y. Regulation by cytokinins of endogenous levels of jasmonic and salicylic acids in mechanically wounded tobacco plants // Plant Cell Physiol. 1996. V. 37, № 6. P. 762–769.
82. Guo J., Hu X., Duan R. Interactive effects of cytokinins, light, and sucrose on the phenotypes and the syntheses of anthocyanins and lignins in cytokinin overproducing transgenic *Arabidopsis* // J. Plant Growth Regul. 2005. V. 24. P. 93–101.



PRODUCTION OF PHYTOHORMONES BY SOIL AND RHIZOSPHERE BACTERIA AS A FACTOR OF PLANT GROWTH STIMULATION

© G.R. Kudoyarova, I.K. Kurdish, A.I. Melentev

Ability of some soil and rhizosphere bacteria to stimulate the growth of plants by means of production of substances of phytohormonal nature is considered. The paper discusses possible mechanisms of including of individual substances – auxins, cytokinins, abscisic acid, gibberellins, ethylene, jasmonic and salicylic acids, those produced by bacteria on plant development; supply with mineral nutrients and water, induction of unspecific resistance to phytopathogens.

Key words: bacteria, phytohormones, phytopatogenes, auxins, cytokinins, abscisic acid, gibberellins, jasmonic acid

КАЛЛУС КАК МОДЕЛЬ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ВЫСШЕГО РАСТЕНИЯ

© Н.Н. Круглова

На примере каллуса, полученного в культуре *in vitro* пыльников яровой мягкой пшеницы, изучены этапы гемморизогенеза как пути морфогенеза *in vitro*. Показано, что процесс состоит в последовательном формировании почки и корня. Полученные экспериментальные данные дают возможность использовать каллус в качестве модельной системы для изучения формирования модульной структуры растений в строго контролируемых условиях *in vitro*.

Ключевые слова: морфогенез, культура *in vitro*, каллус, почка, корень, яровая мягкая пшеница

Начиная с исследований Е. Warming [1] разрабатывается модульный (метамерный) подход к анализу структуры живых организмов, при этом модули в отличие от унитарных единиц расцениваются как компартменты в составе сложной и специфической биологической системы [2]. Основополагающим критерием при выделении модульного типа организации является способность к многократному воспроизведению элементов, из которых состоит система. Концепция модульной организации позволила не только упорядочить дальнейшее изучение специфики типичных модульных организмов, но и разработать подход к систематизации организационного разнообразия живых объектов [3].

Высшие растения также расцениваются как модульные организмы. При этом признаки модульной организации – модульное строение, открытый рост и (или) циклический морфогенез – у разных групп высших растений могут проявляться по-особенному. Каждая из этих особенностей является сложным признаком и раскрывается через комплекс взаимообусловленных и взаимосвязанных свойств. Не всегда, например, рост связан с активным морфогенезом; процессы роста и морфогенеза могут быть разделены во времени и пространстве. Как правило, представления о модульном строении и открытом росте используют применительно к целому растительному организму, однако в литературе можно встретить вариант употребления этих понятий в более широком смысле. Различны ха-

рактер взаимосвязи рассматриваемых признаков и степень выраженности модульной организации. Модульное строение многоклеточных организмов на анатомическом уровне выражается в клеточной организации макроморфологических структур. Становится очевидным существование многоклеточных модулей в органах и тканях. Продолжается выявление и изучение структурно-функциональных единиц органов [4]. Все перечисленное свидетельствует как о сложной модульной организации высших растений, так и об отсутствии единого подхода к ее оценке.

Анализ экспериментальных данных и теоретических обобщений в области культуры *in vitro* растений [5] дает возможность предложить модельный подход к исследованию формирования сложной модульной организации растений. Удобной моделью в этом отношении может служить каллус, полученный из различных растительных эксплантов и развивающийся в строго контролируемых условиях *in vitro*.

По мнению Т.Б. Батыгиной [6], каллус – это гетерогенная интегрированная структура (система), образующаяся в результате пролиферации клеток на поверхности отдельных структур растительного организма; каллус формируется, как правило, из исходно разных клеток генеративных или вегетативных органов; состоит из групп неоднородных клеток, имеющих морфогенетические потенции, которые реализуются различными путями морфогенеза (эмбриоидогенез, органогенез, гистогенез).

Как полагает автор, морфогенетические потенции клеток каллуса видоспецифичны и могут меняться в процессе развития, что в определенной степени зависит как от различных факторов (температура, влажность, сроки культивирования), так и от характера связей между группами клеток в каллусе, что, в свою очередь, обусловлено их формой и размером (критической массой).

Особый интерес вызывает такой путь морфогенеза *in vitro* каллуса, как гемморизогенез – тип органогенеза, состоящий в формировании почки (gemma) и корня (rhizos) [7]. Почки и корень можно расценивать как модули организма-растения.

Цель данной работы – проанализировать этапы гемморизогенеза в динамике культивирования *in vitro* каллусов, полученных в культуре *in vitro* изолированных пыльников.

Материал и методы исследования.

Исследования проведены на гибридной линии яровой мягкой пшеницы Фотос, характеризующейся уникально высокой отзывчивостью пыльников на условия культивирования *in vitro*. Гибрид получен в лаборатории селекции и семеноводства Башкирского НИИСХ РАСХН; семена любезно предоставлены заведующим лабораторией к.с.-х.н. В.И. Никоновым согласно договору о сотрудничестве (2006–2010 гг.). Для экспериментов использовали донорные растения, выращенные в полевых условиях научного стационара Института биологии УНЦ РАН (Уфимский район).

В работе использовали авторский метод культуры *in vitro* изолированных пыльников яровой мягкой пшеницы с учетом эмбриологических нюансов [8]. Образование в пыльниках только каллусов индуцировали используя методический подход, основанный на оценке баланса эндогенных (в пыльниках) и экзогенных (в составе питательной среды) фитогормонов [9]. Гистологический анализ вели с применением методов световой микроскопии, модифицированных к культивируемым *in vitro* каллусам [10]. Постоянные микротомные препараты, окрашенные по [11], просматривали и фотографировали с применением микроскопа проходящего света Axio Imager A1 (Carl Zeiss, Jena).

Результаты и их обсуждение. Появившиеся на поверхности пыльников каллусы представляют собой структуры плотной компактной консистенции, матового желтоватобелого цвета и, как правило, узловатой формы.

Установлено, что гемморизогенез *in vitro* в развивающемся каллусе пшеницы складывается из двух этапов: сначала в каллусе экзогенно формируется почка, затем эндогенно – корень. Заметим, что первоочередное формирование почки по сравнению с корнем при гемморизогенезе *in vitro* отмечено многими авторами при анализе каллусов различного происхождения [12].

Гистологическими исследованиями нами выявлено, что начало гемморизогенеза *in vitro* у объекта исследований состоит в формировании в каллусе групп меристематических клеток – так называемого морфогенетического очага. Анализируя клеточные и тканевые особенности начального этапа морфогенеза *in vitro* в каллусах, большинство исследователей также склоняются к тому, что морфогенез начинается с формирования в каллусе морфогенетического очага. Однако единое мнение о том, где конкретно в каллусах (на поверхности [13] или в толще [14]) располагаются морфогенетические очаги, отсутствует. Согласно полученным нами данным, морфогенетический очаг в изучаемых каллусах располагается в толще каллуса, тогда как сам каллус представлен главным образом вакуолизированными паренхиматозными клетками (рис., 1).

Морфогенетический очаг постепенно разрастается, а клетки каллуса, окружающие очаг, постепенно дегенерируют. Оформляется эпидермальный слой морфогенетического очага. В итоге разросшийся морфогенетический очаг постепенно оказывается на поверхности каллуса (рис., 2). Интенсивные деления меристематических клеток ведут как к нарастанию массы каллуса, так и к формированию многочисленных инвагинаций его поверхности (рис., 3). Заложение примордия первых листьев происходит экзогенно на поверхности морфогенетических очагов. При этом к образованию примордия ведут активные периклинальные деления клеток субэпидермальных слоев (рис., 4). Примордии первых листьев постепенно развиваются в первые листья, и

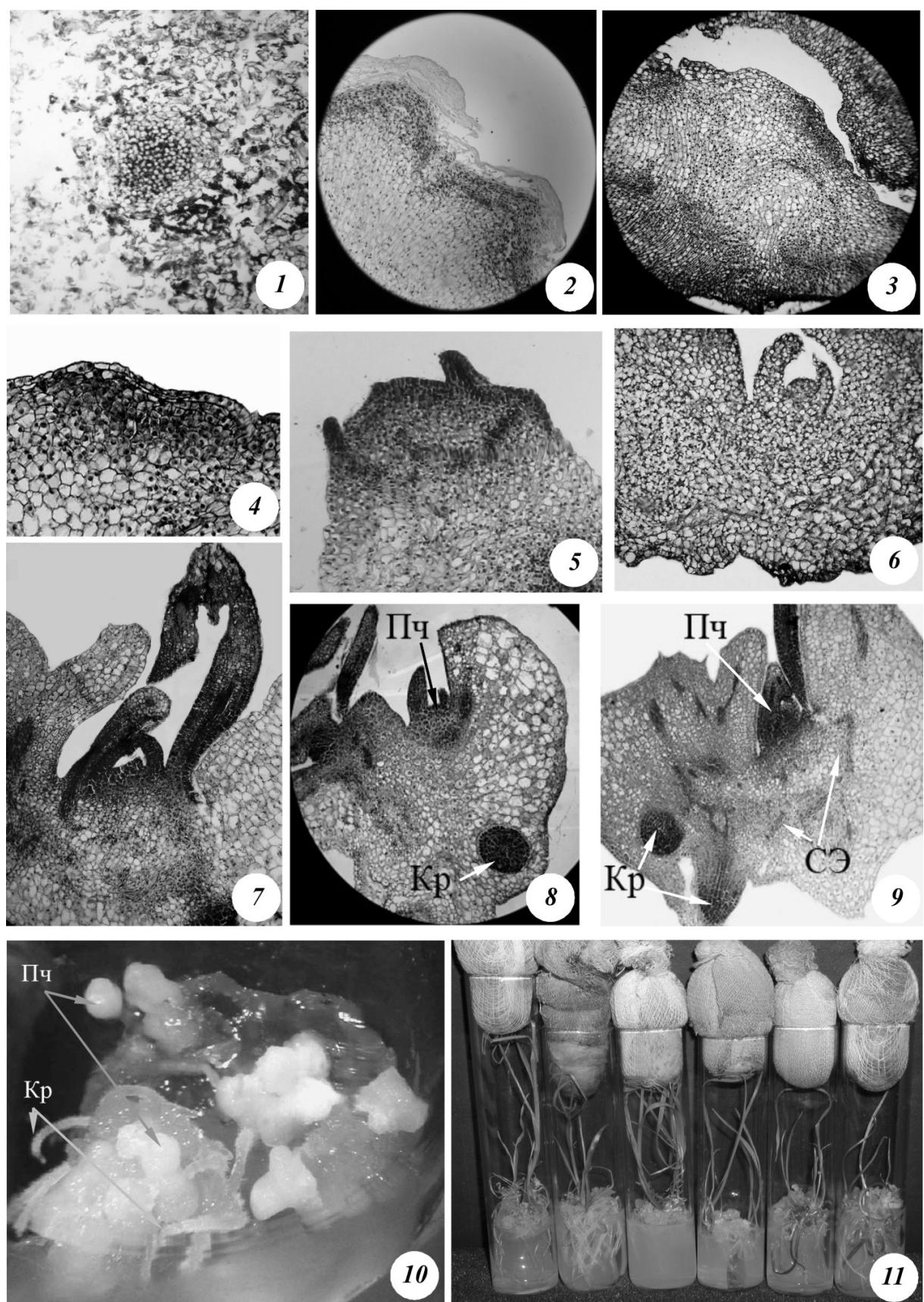


Рис. Этапы гемморизогенеза *in vitro* в каллусе:

1 – формирование морфогенетического очага, $\times 250$; 2–6 – формирование почки (2, $\times 150$; 3, $\times 150$; 4, $\times 400$; 5, $\times 150$; 6, $\times 100$); 7 – формирование в почке листьев 2-го порядка, $\times 90$; 8 – формирование корня, $\times 60$; 9 – формирование сосудистых элементов, $\times 60$; 10 – сформированные почки с корнями, $\times 10$; 11 – растения-регенеранты, $\times 0.3$; 1–9 – постоянные препараты, продольные срезы, 10–11 – макросъемка.
Условные обозначения: Кр – корень, Пч – почка, СЭ – сосудистые элементы

формируется почка (рис., 5–6), сходная с почкой в естественных условиях [15]. Постепенно формируются листья второго порядка (рис., 7). Далее при достаточной степени развитости почки в толще каллуса на различном расстоянии и в различной локализации относительно почки наблюдается эндогенное заложение корней (рис., 8–9), сходных с корнями в естественных условиях [16]. По мере развития почек и корней между ними постепенно устанавливается связь путем формирования в толще каллуса элементов сосудистой системы (рис., 9). Такие почки, объединенные с корнем в единую систему (рис., 10), переносили на питательную среду для регенерации и получали растения-регенеранты (рис., 11).

Таким образом, на основании детально-го гистологического мониторинга формирования почек и корней в каллусах в динамике их культивирования *in vitro* показано принципиальное сходство полученных органов с аналогичными органами в естественных условиях.

В целом каллусы, в которых экспериментально индуцируется гемморизогенез и развиваются почки и корни, могут быть рекомендованы в качестве модельных систем для изучения формирования в строго контролируемых условиях культуры *in vitro* органов растений (почек, корней) как модулей.

Экспериментальные данные, изложенные в данной статье, получены совместно с сотрудниками лаборатории экспериментальной эмбриологии растений Института биологии Уфимского НЦ РАН.

Исследование выполнено в рамках РФФИ-Поволжье (грант № 08-04-97045), а также программы «Ведущие научные школы РФ» (грант № НШ 7637.2010.4).

ЛИТЕРАТУРА

1. Warming E. Über perenne Gewachse // Botanischen Zentralblatt. 1884. Bd. 18, № 6. S. 43–50.
2. Bertalanffy L. General systems theory. Foundation, development, application. London: Allen Lane the Penguin Press, 1971. 311 p.; Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ, 1993. 239 с.; Его же. Концепция модульной организации в развитии // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 6–17; Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 60–80; Серавин Л.Н., Гудков А.В. Амебоидные свойства клеток в процессе раннего морфогенеза и природа возможного протозойного предка *Metazoa* // Журнал общей биологии. 2005. Т. 66, № 3. С. 212–237.
3. Нотов А.А. Указ. соч. С. 62–63.
4. Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930. 454 s.; Шафранова Л.М. О метамерности и метамерах у растений // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 3. С. 437–447; Барыкина Р.П., Гулenkova M.A. Элементарный метамер побега цветкового растения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1983. Т. 84, вып. 4. С. 114–124; Житков В.С. Величина основания листа как критерий для классификации форм филотаксиса и характера метамерности побега цветковых растений // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44, № 8. С. 802–821; Борисова И.В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Ботанический журнал. 1991. Т. 76, № 10. С. 1360–1367; Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 3. С. 409–421; Болгова В.Л. Некоторые аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1993. Т. 98, вып. 6. С. 55–70; Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Бластоид – элементарный блок побеговых растений // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 148–151; Шулькина Т.В. Параллелизм в строении архитектурных моделей травянистых и древесных растений // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 163–168; Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки: Межвузовский сб. науч. тр. М., 1994. С. 6–7; Гатцук Л.Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 6. С. 1–4; Цвелеев Н.Н. Фитомеры и профиллы как составные части побегов сосудистых растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1997. Т. 102, вып. 5. С. 54–57; Антонова И.С., Лагунова Н.Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 49–59; Нотов А.А. Указ. соч. С. 72–75; Материалы X школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений

логии растений». Киров, 2004. 252 с.; Байкова Е.В., Фершалова Т.Д. Архитектурные модели и жизненные формы представителей рода *Begonia* (Begoniaceae) // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 8. С. 1113–1128; Корона В.В., Васильев А.Г. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории / 2-е изд., испр. и доп. Екатеринбург, 2007. 280 с.; Савиных Н.П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. V. Йошкар-Ола, 2007. С. 15–34; Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of Botany. 2007. V. 99. P. 375–407.

5. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е., Маметьева Т.Б. Проблемы морфогенеза *in vivo* и *in vitro* (эмбрионидогенез у покрытосеменных) // Ботанический журнал. 1978. Т. 63, № 1. С. 87–111; Androgenesis and haploid plants (in memory of J.-P. Bourgin) / [Eds Y. Chupeau, M. Caboche, Y. Henry]. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1998. 297 p.; Батыгина Т.Б. Эмбриоид // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 624–628; Anther and pollen. From biology to biotechnology. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1999. 318 p.; Бутенко Р.Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе. М.: ФБК-ПРЕСС, 1999. 160 с.; Батыгина Т.Б. Эмбриогенез и морфогенез половых и соматических зародышей // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 6. С. 884–898; Носов А.М. Культура клеток высших растений – уникальная система, модель, инструмент // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 6. С. 837–844; Батыгина Т.Б. Воспроизведение, размножение и возобновление растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 35–39; Круглова Н.Н. Морфогенез в культуре пыльников пшеницы: эмбриологический подход. Уфа: Гилем, 2001. 175 с.; Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2002. 232 с.; Эмбриологические основы андроклиний пшеницы / Н.Н. Круглова [и др.]. М.: Наука, 2005. 99 с.; Бабикова А.В., Горпенченко Т.Ю., Журавлев Ю.Н. Растение как объект биотехнологии // Комаровские чтения. 2007. Вып. LV. С. 184–211; От микроспоры – к сорту / Т.Б. Батыгина [и др.]. М.: Наука, 2010. 174 с.

6. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Л.: Наука, 1987. 103 с.

7. Эмбриологические основы андроклиний пшеницы... С. 71–80.
8. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б. Методические рекомендации по использованию морфогенетического потенциала пыльника в биотехнологических исследованиях яровой мягкой пшеницы. Уфа, 2002. 22 с.
9. Горбунова В.Ю., Круглова Н.Н., Абрамов С.Н. Индуциция андрогенеза *in vitro* у яровой мягкой пшеницы. Баланс эндогенных и экзогенных фитогормонов // Известия РАН. Серия биологическая. 2001. № 1. С. 31–36.
10. Эмбриологические основы андроклиний пшеницы... С. 85–87; От микроспоры – к сорту... С. 141–163.
11. Камелина О.П., Проскурина О.Б., Жинкина Н.А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Ботанический журнал. 1992. Т. 77, № 4. С. 93–96.
12. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Морфогенез в андроклиниальных каллусах злаков: цито-гистологические особенности // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130, № 3. С. 247–257.
13. Ковалева О.Н. Цитологический анализ клонов, полученных от незрелых зародышей ячменя сорта Bruce // Научно-технический бюллетень Всесоюзного НИИ растениеводства. 1992. Вып. 218. С. 66–71; Bespalhok J.C., Hattori F.K. Friable embryogenic callus and somatic embryo formation from cotyledon explants of african marigold (*Tagetes erecta* L.) // Plant Cell Reports. 1998. Vol. 17, № 11. P. 870–875; Fernandez S., Michaux-Ferririe N., Coumans M. The embryogenic response of immature embryo cultures of durum wheat (*Triticum durum* Desf.): histology and improvement by AgNO₃ // Plant Growth Regulation. 1999. Vol. 28, № 3. P. 147–155; Konieczny R., Czaplicki A.Z., Golczyk H., Przywara L. Two pathways of plant regeneration in wheat anther culture // Plant Cell, Tissue, Organ Culture. 2003. Vol. 73, № 2. P. 177–187; Motoike S.Y., Saraiva E.S., Ventrella M.C., Silva C.V., Salomão L.C.C. Somatic embryogenesis of *Myrciaria aurea* (Brazilian grape tree) // Plant Cell, Tissue, Organ Culture. 2007. Vol. 89, № 1. P. 75–81; Sáenz L., Azpeitia A., Chuc-Armendariz B., Chan J.L., Verdeil J.-L., Hocher V., Oropesa C. Morphological and histological changes during somatic embryo formation from coconut plumule explants // In vitro Cell Development Biology. 2006. Vol. 42, № 1. P. 19–25; Segui-Simarro J.M., Nuez F. Embryogenesis induction, callogenesis, and plant regeneration by *in vitro* culture of tomato isolated microspores and whole anthers // Journal of Experimental Botany. 2007. Vol. 58, № 5. P. 1119–1132.

14. Косулина Л.Г. Особенности процесса регенерации в каллусной культуре зрелых зародышей пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Сельскохозяйственная биология. Серия биология растений. 1995. № 1. С. 78–84; Chaturvedi R., Razdan M.K., Bhojwani S.S. Production of haploids of neem (*Azadirachta indica* A. Juss.) by anther culture // Plant Cell Reports. 2003. Vol. 21, № 6. P. 531–537; Fakhrai H., Fakhrai F., Evans P.K. *In vitro* culture and plant regeneration in *Vicia faba* subsp. *Equina* (var. *Spring Blaze*) // Journal of Experimental Botany. 1989. Vol. 40, № 7. P. 813–817; Peixe A., Barroso J., Potes A., Pais M.S. Induction of haploid morphogenic calluses from *in vitro* cultured anthers of *Prunus armeniaca* cv. Harcot // Plant Cell, Tissue, Organ Culture. 2004. Vol. 77, № 1. P. 35–41; Steinmacher D.A., Krohn N.G., Dantas A.C.M. et al. Somatic embryogenesis in peach palm using the thin cell layer technique: induction, morpho-histological aspects and AFLP-analysis of somaclonal variation // Annals of Botany. 2007. Vol. 100, № 4. P. 699–709.
15. Шорина Н.И., Михалевская О.Б. Почка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 310–315.
16. Ботаника. Морфология и анатомия растений / А.Е. Васильев [и др.]. М.: Просвещение, 1988. С. 152–170.



CALLUS AS A MODEL SYSTEM FOR THE STUDY OF A HIGHER PLANT STRUCTURE FORMATION *IN VITRO* CONDITIONS

© N.N. Kruglova

Stages of the gemmorrhizogenesis as the pathway of morphogenesis *in vitro* was investigated on the example of callus obtained in *in vitro* culture of anthers of spring soft wheat. It was showed that the process consisted of the successive formation of bud and root. The experimental data give a chance to use the callus as a model system for the investigation of formation of plant modul structure in strongly controlled *in vitro* conditions.

Key words: morphogenesis, culture *in vitro*, bud, root, spring soft wheat

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЦИТОКИНИНОВ И РОСТ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ЛОКАЛЬНОМ ВВЕДЕНИИ РИБОЗИДА ЗЕАТИНА ЧЕРЕЗ КОРНИ

© Л.Н. Тимергалина

Изолированное введение экзогенных цитокининов (только через одну корневую прядь) позволило выявить их системное (через побег, т.е. на уровне целого организма) влияние на рост корней. В корнях, непосредственно не контактирующих с экзогенным рибозидом зеатина, повышения содержания цитокининов не было, а подавление накопления биомассы было обнаружено. Этот ростингибирующий эффект коррелировал с накоплением цитокининов в побегах и может объясняться снижением донорной функции листьев.

Ключевые слова: цитокинины, транспорт, метаболизм, рост, соотношение побег/корень, пшеница *Triticum durum*

Известно, что повышение концентрации цитокининов в растениях приводит к относительной активации роста побега, в то время как скорость роста корней снижается [1]. Поскольку при ряде стрессовых воздействий (например, дефицит воды и ионов) содержание цитокининов в растениях уменьшается [2], именно это и вызывает активацию роста корней [3]. Эта ростовая реакция играет решающую роль в процессе адаптации растений к дефициту воды и ионов [4]. Поэтому важно иметь четкое представление о ее механизме. Вместе с тем есть немало противоречий в постулате о рост-ингибирующем действии цитокининов на рост корней. Он появился в результате опытов, в которых растения или обрабатывали высокими концентрациями экзогенных цитокининов, или индуцировали их синтез в трансгенном растении [1; 5]. Противоречие заключается в том, что цитокинины были открыты как соединения, необходимые для деления клеток растений *in vitro* [6]. Кроме того, трансгенные растения с нарушениями в системе цитокининового сигналинга, отличались слабым развитием корневой системы [7], что указывает на необходимость этих гормонов для нормального развития корней. У трансгенных растений, у которых синтез цитокининов запускали промоторы генов, участвующие в регуляции клеточного цикла, наблюдали активацию роста как побегов, так и корней [8]. Все это указывает на то, что пря-

мое действие цитокининов на корни не обязательно должно подавлять их рост. Было высказано предположение о том, что снижение относительной скорости роста корней под влиянием цитокининов может быть следствием их действия на побеги растений [9]. Активация их роста под влиянием цитокининов повышает акцепторную силу зон роста побега, снижая тем самым конкурентоспособность корней. Вместе с тем дифференцировать прямое и опосредованное действие цитокининов на корни растений довольно сложно. В данной работе впервые был использован оригинальный подход, основанный на введении в растения цитокининов через часть корней. Сравнение уровня цитокининов в тех корнях, в которые вводили цитокинины, с их содержанием в остальных корнях и скоростью их роста могло позволить дифференцировать прямое и опосредованное влияние этих гормонов на рост растений.

Материалы и методы. Исследования проводили на растениях твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf., сорта Безенчукская 139) в лабораторных условиях. Растения прорщивали на водопроводной воде в темноте в течение двух суток. На третий сутки растения помещали на светоплощадку с освещенностью 90 Вт/м², с 14-часовым световым периодом и температурой 24–26°C днем и 19°C ночью. За сутки до эксперимента растения пшеницы по

ТИМЕРГАЛИНА Лейля Назировна – к.б.н., Институт биологии УНЦ РАН,
e-mail: l.n.timergalina@anrb.ru

10 штук помещали в сосуды из двух отсеков (split-root system), разделяя корневую систему каждого растения на 2 пряди по 2 и по 3 корня. В отсеки наливали по 50 мл 100%-го раствора Хогланда-Арнона. Для экзогенного введения рибозида зеатина (ZR) 7-ми суточным растениям пшеницы в отсек с 3-мя корнями наливали 100%-ю среду Хогланда-Арнона, содержащую ZR (4×10^{-7} М). Во второй отсек с корневыми прядями из двух корней заливали 100%-ю среду Хогланда-Арнона. Контролем служили необработанные ZR растения в аналогичных сосудах с разделенными корневыми прядями.

Определение содержания цитокининов (зеатина [Z], рибозида зеатина [ZR] и нуклеотида зеатина [N]) в побегах и корнях растений пшеницы проводили с помощью иммуноферментного анализа, используя тест-системы для определения ZR с соответствующими стандартами [10]. Растительный материал (10 растений на 1 биологический повтор) гомогенизировали, и гормоны экстрагировали 80%-м этанолом.

Статистическую обработку проводили по стандартным программам MS Excel. В таблице представлены средние значения и стандартная ошибка показателей из трех и более биологических повторов.

Приток цитокининов в корни рассчитывали как разницу между содержанием цитокининов во всей массе обработанных и контрольных корней, поделенную на время экспозиции в растворе экзогенного гормона. Доставку цитокининов из корней в побег – как разницу между содержанием цитокининов в побегах обработанных и контрольных растений, поделенную на время экспозиции. Показатель условен, т.к. не учитывает метаболизацию цитокининов.

Результаты. Уже через 5 часов после введения ZR в питательную среду трех из пяти корней концентрация цитокининов (суммы зеатина [Z], его рибозида [ZR] и нуклеотида [N]) в этих корнях было в 8 раз выше (рис. 1), чем в корнях необработанных экзогенным цитокинином растений (контроль). При этом не только в 5 раз увеличилась концентрация той формы цитокининов, которая вводилась извне (ZR), но и других форм: ZN – в 3 раза по

сравнению с контролем и Z – в 11 раз. Свободный Z был основной формой в корнях растений, обработанных экзогенным цитокинином (61% общего содержания цитокининов в корнях). Через сутки общее содержание цитокининов в обработанной экзогенным гормоном пряди было в 4 раза выше, чем в контроле, т.е. степень накопления была ниже, чем через 5 часов (см. рис. 1). К этому времени в обработанных корнях доминировала та форма цитокининов, которая вводилась извне (ZR): ее концентрация составила около 60% общего уровня всех изученных форм цитокининов.

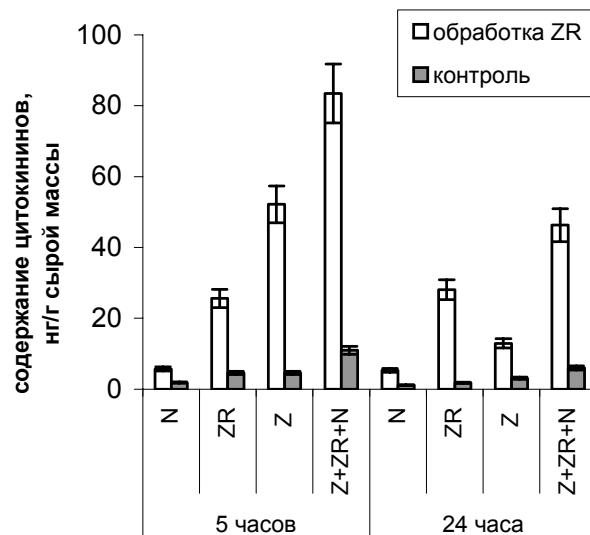


Рис. 1. Влияние экзогенной обработки рибозидом зеатина на содержание различных форм цитокининов в корнях растений пшеницы: N – нуклеотид, ZR – рибозид зеатина, Z – зеатин, N+ZR+Z – сумма всех форм

В побегах суммарное содержание цитокининов также возрастило уже через 5 часов после введения в корни ZR (рис. 2), хотя и не в такой степени, как в обработанных корнях (на 50% по сравнению с контрольными растениями, не обработанными экзогенным цитокинином). Концентрация N была выше, чем остальных форм цитокининов в побегах контрольных растений, но его содержание снижалось при введении цитокининов извне. При этом концентрация ZR в побегах обработанных растений увеличивалась в 3 раза по сравнению с контролем, а Z – в 2 раза. Но поскольку в побеге доля этих форм цитокининов была ниже, чем N (содержание свободного Z в побеге было самым низким из всех форм цитокининов), суммарное увеличение содержания цитокининов оказалось небольшим.

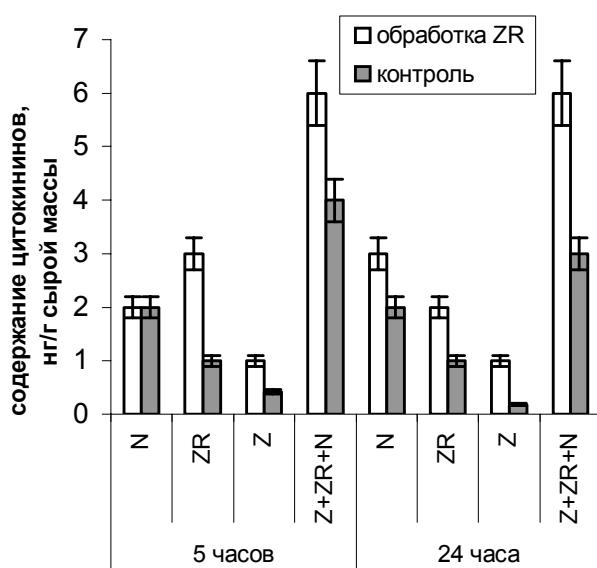


Рис. 2. Влияние экзогенной обработки рибозидом зеатина на содержание различных форм цитокининов в побегах растений пшеницы: N – нуклеотид, ZR – рибозид зеатина, Z – зеатин, N+ZR+Z – сумма всех форм

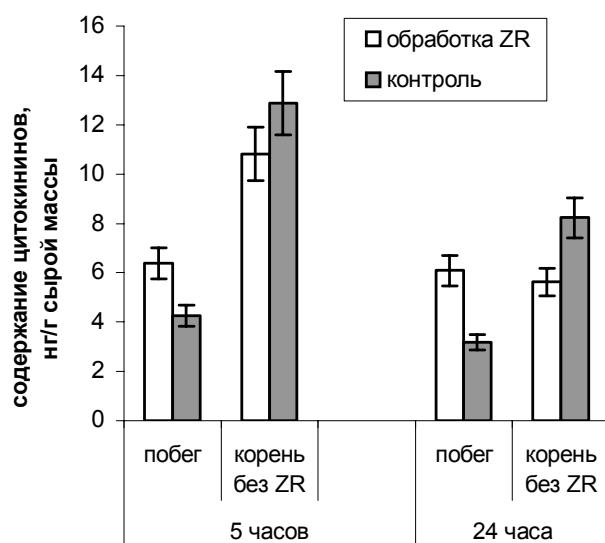


Рис. 3. Влияние экзогенной обработки рибозидом зеатина на динамику содержания суммы форм цитокининов (N+ZR+Z) в побегах и необработанной корневой пряди

Через сутки в побеге содержание N также возрастало в обработанных растениях, как и остальных форм цитокининов, что обеспечивало увеличение вдвое их суммарного содержания по сравнению с контролем. Соотношение форм цитокининов в побегах контрольных и обработанных растений через сутки было таким же, как в контроле через 5 часов: N > ZR > Z.

В корнях, которые находились в питательном растворе без экзогенных цитокининов, содержание всех форм цитокининов снижалось по сравнению с контрольными растениями (рис. 3). Через 5 ч после введения экзогенного гормона в питательную среду концентрация цитокининов была выше в корнях по сравнению с побегами как контрольных, так и обработанных растений (в 3 раза – в контроле и в 1,6 раза – опыте). Через сутки различия между побегом и корнями по концентрации цитокининов у контрольных растений несколько уменьшились, а у обработанных – полностью нивелировались за счет уменьшения их концентрации в корнях.

Приток цитокининов в корни был в 9 раз выше, чем их доставка в побег.

Обработка растений ZR достоверно не влияла на массу побега растений, но снижала массу корней по сравнению с контрольными растениями (табл.). В результате соотношение массы побега и корня под влиянием экзогенных цитокининов возрастало (через 48 ч у опытных растений – 2,66; у контрольных – 1,86). Показатели корней у обработанных растений сравнивали с корнями контрольных растений, которые были размещены в отсеке в том же количестве, что и корни обработанных растений. Через двое суток после начала эксперимента под влиянием добавления цитокининов в питательную среду масса корней снижалась по сравнению с массой корней контрольных растений как в корневой пряди, через которую вводился экзогенный цитокинин, так и во второй корневой пряди. Однако степень снижения была выше у обработанных, чем у необработанных корней (на 38 и 25% соответственно по сравнению с соответствующим контролем).

Таблица

*Влияние экзогенного рибозида зеатина
на массу корня и побега растений пшеницы
через 48 ч после обработки*

	Масса, г		
	корень		побег
	2 шт.	3 шт.	
Контроль	0,031	0,027	0,26
Опыт	0,022*	0,017**	0,26

Примечания: * – различия по сравнению с контролем достоверны при $p \leq 0,05$ (т-тест); ** – при $p \leq 0,01$.

Обсуждение. Для обсуждения влияния экзогенного цитокинина ZR на рост важно было проследить его поступление и накопление в растении. Как и любое растворенное в воде вещество, ZR поступает в корни с потоком воды, основной движущей силой которого является транспирация, т.е. испарение воды с поверхности листьев. Поскольку испарение воды должно приводить к концентрированию в листьях растворенных в ней соединений, теоретически можно было ожидать высокую концентрацию в побегах цитокининов при их введении извне. Однако этого не происходило, что указывает на существование барьеров на пути цитокининов из питательного раствора в побег. Один из путей воды с растворенными в ней веществами проходит по апопласту, т.е. между клетками – через кору в центральный цилиндр. По мере развития корневой системы на этом пути могут возникать барьеры в виде отложения лигнина и суберина в межклетниках эндодермы (слоя клеток, окружающих центральный цилиндр), т.е. образуются так называемые пояски Каспари [11]. Растворенные в воде соединения могут преодолевать барьер поясков Каспари по плазмодесмам, соединяющим клетки в единый симпласт [12]. Для этого они должны проникнуть в клетки через клеточную мембрану. Считается, что клеточная мембрана проницаема для Z и ZR [13]. В наших опытах обработка растений ZR сопровождалась накоплением в корнях не только этой формы цитокининов, но и его дериватированной свободной формы и нуклеотидов. Поскольку взаимопревращение различных форм цитокининов происходит в цитоплазме [14], эти результаты указывают на то, что экзогенный ZR действительно поступал в клетки симпласта, по которому он мог проникнуть в центральный цилиндр через барьер, состоящий из пояска Каспари. Можно было ожидать, что с той же легкостью, с которой цитокинины проникали через мембранны в клетки коры, они должны были выйти из клеток паренхимы центрального цилиндра и, загрузившись в ксилему, экспортirоваться в побег. Тем не менее приток цитокининов в побег был в 9 раз ниже, чем их поступление в корни. Это можно объяснить распадом цитокининов в апопласте центрального цилиндра под действием фермента цитокининоксидазы [3].

Альтернативное объяснение может заключаться в работе переносчиков цитокининов, которые обнаружены в паренхимных клетках центрального цилиндра [15]. Они могут захватывать цитокинины из апопласта обратно в клетки против градиента их концентрации, мешая их загрузке в ксилему. В какой-то мере полученные нами результаты соответствуют этой гипотезе. Так, было показано, что активное поглощение клетками ZR происходит в большей степени, чем ZR [16], а из полученных нами результатов видно, что цитокинины поступали в побег в виде ZR (уровень их накопления в побеге был выше, чем других форм гормона), в то время как основной формой цитокининов в корнях был Z. Создается впечатление, что Z в большей степени задерживался в корнях, в то время как ZR лучше транспортировался в побег, что можно объяснить различиями в сродстве переносчиков к этим цитокининам. Результаты этих экспериментов не позволяют однозначно выявить механизм, уменьшающий уровень накопления цитокининов в побеге по сравнению с корнями. Мы можем лишь констатировать, что он существует.

Известно, что цитокинины способны рециркулировать по растению, т.е. возвращаться по флоэме в корни [17]. Поэтому можно было ожидать, что экзогенные цитокинины, поступающие в растение через одну из корневых прядей, могли проникнуть и в другую прядь. Тем не менее накопления цитокининов во второй пряди в этих опытах не было обнаружено. Наоборот, содержание цитокининов в ней слегка снижалось по сравнению с их уровнем в корнях контрольных растений. В дальнейшем представляет интерес выявление причин этого эффекта. Тем не менее неясность механизма, предотвращающего накопление цитокининов во второй пряди, не мешает обсудить связь уровня цитокининов в разных частях растений с их ростом.

Прежде чем перейти к обсуждению роли цитокининов в регуляции роста растений, необходимо суммировать те изменения в их содержании, которые были обнаружены в опытах с экзогенным гормоном. Концентрация цитокининов резко возрастила в корнях, через которые ZR поступал в растения, в меньшей степени увеличивалась в побегах и до-

стоверно не изменялась в корнях, находившихся в питательном растворе без экзогенных цитокининов (наблюдалась даже тенденция к их снижению). Параллельно с этим происходило снижение накопления биомассы в обработанных корнях (на 38% по сравнению с контролем), масса побега достоверно не менялась, а масса необработанной корневой пряди – снижалась по сравнению с контролем на 25%.

Подавление роста корней под влиянием цитокининов объясняют их ингибирующим действием на деление и растяжение клеток корней и их ветвление [18]. Накопление биомассы той части корней, которые находились в растворе ZR и накапливали большую концентрацию цитокининов, снижалось по сравнению с контрольными растениями в большей степени, чем масса корней обработанных растений, которые не контактировали с экзогенным цитокинином непосредственно. Эти результаты указывают на прямое ингибирующее действие высокой концентрации цитокининов на рост корней. Вместе с тем необходимо было найти иное объяснение подавления роста корней, непосредственно не контактировавших с раствором экзогенного гормона. В этих корнях содержание цитокининов не увеличивалось, и в соответствии с представлением о ростингибирующем действии цитокининов на корни следовало ожидать стимуляции, а не подавления их роста. Тем не менее ингибирование накопления их массы, хотя и было меньше по сравнению со второй прядью, находившейся в растворе ZR, но было ниже по сравнению с контрольными растениями.

Высказывалось предположение о том, что цитокинины могут подавлять рост корней за счет активации роста побега [9]. Эту реакцию можно объяснить конкуренцией между зонами роста побега и корней растений: усиление роста побега под влиянием цитокининов может уменьшить доступность фотоассимилятов для роста корней. В наших опытах происходило накопление цитокининов в побегах растений, что, однако, не приводило к активации их роста. Отсутствие активации роста побега в этих опытах можно объяснить тем, что при относительно непродолжительной экспозиции растений на растворе цитокининов их большая часть поступала из корней в дифференцированную часть листьев, куда устремлял-

ся транспирационный поток. В зону роста листа экзогенные цитокинины могли попасть по флоэме. Однако судя по отсутствию накопления цитокининов в корневой пряди, не контактирующей непосредственно с раствором ZR, куда экзогенный цитокинин мог попасть только по флоэме, мало вероятно, что флоэмный транспорт мог обеспечить накопление цитокининов в зоне роста листа. Известно, что цитокинины могут снижать донарную функцию дифференцированных листьев, подавляя отток из них ассимилятов [19]. Эти данные позволяют объяснить торможение роста корней растений, обработанных цитокининами тем, что их накопление в дифференцированных листьях может подавлять загрузку фотоассимилятов во флоэму и их отток в корни.

Дальнейшие исследования должны подтвердить (или опровергнуть) это предположение. Тем не менее полученные в этих опытах результаты позволили выявить как прямое, так и опосредованное влияние цитокининов на рост корней. Прямое действие высоких концентраций цитокининов проявлялось в том, что в корнях, размещенных в растворе ZR, в которых был обнаружен высокий уровень накопления цитокининов, рост подавлялся наиболее заметно. Вместе с тем изолированное введение экзогенных цитокининов (только через отдельную прядь) позволило выявить их опосредованное (через побег) влияние на рост корней. В корнях, непосредственно не контактирующих с экзогенным ZR, накопления цитокининов не было, а подавление накопления биомассы было обнаружено. Этот рост-ингибирующий эффект коррелировал с накоплением цитокининов в побегах и может объясняться подавлением донарной функции листьев.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 09-04-00942_a.

ЛИТЕРАТУРА

1. Van Loven K., Beinsberer S., Valcke R., Van Onckelen H., Clijsters H. Morphometric analysis of the growth of Phsp70-ipt transgenic tobacco plants // J. Exp. Bot. 1993. V. 44. P.1671–1678.
2. Hare PD, Cress WA, Van Staden J. The involvement of cytokinins in plant responses to

- environmental stresses // J. Plant Growth Regul. 1997. V. 23. P. 79–103.
3. Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., Van Onckelen H., Schmülling T. Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity // Plant Cell. 2003. V. 15. P. 2532–2550.
 4. Chapin F.S. Effects of nutrient deficiency on plant growth: evidence for a centralized stressresponse system // Importance of Root to Shoot Communication in the Response to Environmental Stress/Eds. Davies W.J., Jeffevat B. Bristol: British Society for Plant Growth Regul. 1990. P. 135–148.
 5. Блохин В.Г. Концентрационная зависимость влияния 6-бензиламинопурина на рост корней растений разных видов // Физиол. раст. 1986. Т. 33, № 6. С. 1084–1089.
 6. Miller C.O., Skoog F., Okomura F.S., von Saltza M.H., Strong F.M. Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division // J. Amer. Chem. Soc. 1956. V. 78. P.1345–1350.
 7. Argyros R.D., Mathews D.E., Chiang Y.H., Palmer C.M., Thibault D.M., Etheridge N., Argyros D.A., Mason M.G., Kieber J.J., Schaller G.E. Type B response regulators of *Arabidopsis* play key roles in cytokinin signaling and plant development // Plant Cell 2008. V. 20. P. 2102–2116.
 8. He S.S., Hoelscher A., Liu J., O'Neill D., Layton J., McCarroll R., Dotson S. Cell cycle specific isopentenyl transferase expression led to coordinated enhancement of cell division, cell growth and plantdevelopment in transgenic *Arabidopsis* // Plant Biotechnology. 2005. V. 22. P. 261–270.
 9. Beck E.H. Regulation of shoot/root ratio by cytokinins from roots in *Urtica dioica*: opinion // Plant Soil. 1996. V. 185. P. 3–12.
 10. Тимергалина Л.Н., Высоцкая Л.Б., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Содержание гормонов, водный обмен и рост листьев растяжением у растений пшеницы при повышении освещенности // Физиология растений. 2007. № 5. С. 715–721.
 11. Schraut D., Ullrich C.I., Hartung W. Lateral ABA transport in maize roots (*Zea mays*): visualization by immunolocalization // Journal of Experimental Botany. 2004. V. 55. P.1635–1641.
 12. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2004. 422 с.
 13. Laloue M., Pethe-Terrine C., Guern J. Uptake and metabolism of CKs in tobacco cells: studies in relation to the expression of their biological activities // In J. Guern, C. Peaud-Lenoel, eds, Metabolism and Molecular Activities of CKs. Berlin: Springer, 1981. P. 80–96.
 14. Mok D.W., Mok M.C. Cytokinin metabolism and action // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 2001. V. 52. P. 89–118.
 15. Burkle L., Cedzich A., Doepke C., Stransky H., Okumoto S., Gillissen B., Kuhn K., Frommer W.B. Transport of cytokinins mediated by purine transporters of the PUP family expressed in phloem, hydathodes, and pollen of *Arabidopsis* // Plant J. 2003. V. 34. P. 13–26.
 16. Cedzich A., Stransky H., Schulz B., Frommer W.B. Characterization of Cytokinin and Adenine Transport in *Arabidopsis* Cell Cultures // Plant Physiology. 2008. V. 148. P. 1857–1867.
 17. Hirose N., Takei K., Kuroha T., Kamada-Nobusada T., Hayashi H., Sakakibara H. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation // Journal of Experimental Botany. 2008. V. 59. P. 75–83.
 18. Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., Van Onckelen H., Schmülling T. Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity // Plant Cell. 2003. V. 15. P. 2532–2550.
 19. Roitsch T., Rainer Ehneß R. Regulation of source/sink relations by cytokinins // Plant Growth Regulation. 2000. V. 32. P. 359–367.

DISTRIBUTION OF CYTOKININS AND GROWTH OF WHEAT UPON LOCAL APPLICATION OF ZEATIN RIBOSIDE THROUGH ROOTS

© L.N. Timergalina

Isolated application of exogenous cytokinins (only through part of roots) allowed us to reveal their systemic (through shoot, i.e. on the level of the whole organism) action on the root growth. There was no increase in cytokinin content in the roots which did not contact with exogenous cytokinins directly, but inhibition of root biomass accumulation was observed. This growth inhibiting effect correlated with accumulation of cytokinins and may be explained by inhibition of leaf source function.

Key words: cytokinins, transport, metabolism, growth, shoot/root ratio, wheat *Triticum durum*

УДК 577.16:633.3(470·67)

СОДЕРЖАНИЕ ВИТАМИНОВ В КОРМОВЫХ РАСТЕНИЯХ ДАГЕСТАНА

© С.Г. Луганова, Ш.К. Салихов, Г.И. Гиреев

Изучено содержание витаминов в кормовых растениях зимних (Кизлярский район) и летних (Тляратинский район) пастбищ Дагестана. Обнаружено их низкое накопление растениями зимних пастбищ по сравнению с растениями летних. Проявления заболеваний животных (овец) при перегоне их с летних (горных) на зимние (равнинные) пастбища, помимо других причин, объясняются уменьшением количества витаминов в растительности пастбищ и соответственно в рационе животных.

Ключевые слова: кормовые растения, витамины, содержание, пастбища, экологическая зона

Здоровье и продуктивность животных зависят не только от кормления по рационам с достаточным количеством протеина, жира, углеводов и минеральных веществ, но и от обеспеченности животных высококачественными витаминными кормами. Значение витаминов для животного организма огромно. Полноценное витаминное питание способствует росту молодняка, улучшению воспроизводительной функции и повышению молочности у лактирующих животных, снижению затрат кормов на производство молока и прирост массы, улучшению качества продукции, предупреждению заболеваний животных [1–4].

Витамины благоприятно влияют на обмен веществ, стимулируют рост, развитие, размножение, положительно воздействуют на общее состояние, повышают сопротивляемость болезням, укрепляют мышечную, костную, кровеносную и другие системы организма, так как участвуют во множестве биохимических реакций, выполняя катализическую функцию в составе активных центров большого количества ферментов либо выступая информационными регуляторами посредниками, выполняя сигнальные функции экзогенных прогормонов и гормонов [5–6].

Значительный дефицит тех или иных витаминов (авитаминоз) в настоящее время встречается редко. У животных чаще встречаются скрытые формы витаминной недостаточности – гиповитаминозы, которые протекают в слабо выраженной форме, без заметного проявления специфических признаков. В этом случае гиповитаминозное состояние проявляется главным образом в замедлении роста, нарушении функций размножения, снижении продуктивности. Кроме этого, при недостатке витаминов в корме снижается витаминная ценность молока, мяса, яиц и другой продукции животноводства, что ведет к неполнценому питанию населения. При недостатке в рационах животных витамины нарушаются, во-первых, образование ферментов, следовательно, протекание и регуляция биосинтеза; во-вторых, специфические функции клеток, что влечет за собой снижение продуктивности животных [7].

Большое значение в развитии животноводства имеют естественные (природные) кормовые угодья, продуктивность которых различна и зависит от ряда причин: почвенно-климатических условий, ботанического состава трав, организации и способов использования пастбищ и др. В хозяйствах, где правильно эксплуатируют эти угодья, проводят соот-

ЛУГАНОВА Саадат Гаджимагомедовна – к.б.н., Дагестанский государственный педагогический университет, г. Махачкала, e-mail: post@dspu.ru, dgpu@mail.ru

САЛИХОВ Шамиль Курамагомедович, Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН, г. Махачкала, e-mail: salichov72@mail.ru

ГИРЕЕВ Гаджимагомед Ибрагимович – д.б.н., Дагестанский государственный педагогический университет, г. Махачкала, e-mail: post@dspu.ru, dgpu@mail.ru

ветствующие агротехнические мероприятия, естественные пастбища имеют большое значение в кормовом балансе и обеспечении поголовья кормами. Стоимость одной кормовой единицы с природных кормовых угодий значительно ниже по сравнению с кормами, получаемыми с полей севооборота и культурных пастбищ.

Почти все витамины, необходимые для нормальной жизнедеятельности, животные и человек не могут синтезировать самостоятельно и получают из растений. Причем степень накопления витаминов растениями зависит не только от видовых особенностей, но и от условий их произрастания.

В Дагестане в зависимости от высоты над уровнем моря выделяются высокогорная, горная, предгорная и плоскостная экологические зоны, которые отличаются друг от друга рельефом, растительностью, климатом.

На указанной территории издавна развито отгонное животноводство, при котором летом скот перегоняется в горную зону на летние пастбища, а зимой – в плоскостную зону на зимние пастбища, и только небольшая часть поголовья остается в горных районах. Наиболее ценными среди кормовых угодий горного Дагестана являются альпийские пастбища, на которых летом пасутся более 4 млн овец и большое количество крупного рогатого скота.

Исследования по содержанию различных витаминов в растительности пастбищ Дагестана в доступной литературе нами не обнаружены.

В связи со слабой изученностью данного вопроса, а также гиповитаминозами животных на данной территории нами была изучена обеспеченность витаминами как отдельных видов растений, так и растительности зимних и летних пастбищ в целом.

Материал и методика. Для выполнения поставленных задач изучалось содержание витаминов (каротина, А, С, D, Е, В₁, В₂, РР) в растительности летних (Тляратинский район) и зимних (Кизлярский район) пастбищ Дагестана, была проанализирована биологическая повторность значений основных видов кормовых растений, используемых животными на исследуемых пастбищах: 36 видов в Тляратинском и 37 видов в Кизлярском районах.

В геоморфологическом отношении территория Дагестана делится на две резко различные части: низменную равнинную с высотными отметками от 26–28 до 100–150 м абсолютной высоты и горную часть с высотными отметками от 150–200 до 4 480 м над уровнем океана. В целом данная территория представляет собой местность, как бы ступенчато повышающуюся по направлению с северо-востока на юго-запад – от Каспийского моря до вершин Большого Кавказского хребта.

Значительное место в растительном покрове Дагестана занимает луговая растительность, особенно в его высокогорной части. Развиваясь в различных условиях температурного режима, освещения, увлажнения и прочих климатических и эдафических факторов, изменяющихся вместе с изменением высоты поверхности над уровнем моря, рельефа, экспозиции склонов по отношению к странам света, а также минералогического состава материнских горных пород, луговая растительность Дагестана в целом характеризуется богатством флористического состава и большим типологическим разнообразием. В этом разнообразии выделяются, прежде всего, группы луговых ассоциаций и формаций, связанные с высотными поясами, т.е. луга высокогорные (альпийские и субальпийские) и луга равнинные, или низинные. С хозяйственной точки зрения, значение луговой растительности в Дагестане велико. Луга являются наиболее производительными, большей частью, ценными в кормовом отношении угодьями, составляющими важнейший участок природной кормовой базы животноводства республики.

Пробные участки Тляратинских летних пастбищ расположены на высоте около 2 500 м. Микрорельеф – слабо бугристый. Почва – горно-луговая типичная маломощная. В момент описания большая часть растений находилась на стадии цветения. Высота травостоя – от 10–15 до 20–25 см. Проективное покрытие – 80–90%. Флористический состав был представлен в основном проанализированными видами. Остальные виды не представляли практического интереса или были в единичных экземплярах.

Пробные участки Кизлярских пастбищ находились на равнинной территории, распо-

ложенной на 18–20 м ниже уровня океана. Микрорельеф слабо волнистый. Почва – лугово-степная среднесуглинистая слабозадернованная. В момент описания большая часть его растений находилась в стадии цветения. Средняя высота основной массы растений составляла 15–25 см. Проективное покрытие – 60–70%. В растительном покрове также преобладали исследованные виды растений.

Сбор растений был произведен в июле 2005 г. по видам, обильно произрастающим на данных пастбищах и в основном поедаемых животными. На исследуемых участках проанализированные виды растений из-за большой пастбищной нагрузки на них практически полностью поедаются животными.

Определение витаминов проводилось по В.С. Асатиани [8] и Е.А. Нестеровой [9]. Результаты исследований были статистически обработаны в программе Microsoft Office Excel 2003.

Результаты исследований. Скот в Дагестане выпасают на разных пастбищах – летом на горных, зимой на плоскостных и поэтому животные получают разный рацион по содержанию и соотношению витаминов в кормах. В связи с этим обстоятельством большое значение имеет исследование, направленное на изучение уровня содержания витаминов в растительности пастбищ в целом и в отдельных видах растений в частности в зависимости от экологических условий.

Избирательная способность кормовых растений накапливать витамины в зависимости от вида и места их произрастания вариабельна (табл. 1–2).

Среднее содержание каротина по 36 видам растений, произрастающих на летних пастбищах горного Тляратинского района, составило $14,1 \pm 0,4$ мг/кг. Самое высокое содержание каротина было зарегистрировано в *Medicago falcata L.*; *Trifolium pratense L.*; *Portulaca oleracea*; *Polygonum carneum Koch.*; *Plantago saxatilis M.B.*; *Astragalus onobrychis L.*; *Carum caucasicum Bieb.* Низкое – в *Festuca varia*; *Carex tristis Bieb.*; *Elytrigia repens L.*

При анализе содержания каротина в растительности летних и зимних пастбищ зарегистрировано более низкое содержание его в

растительности зимних, которое составило по 37 видам растений $9,2 \pm 0,3$ мг/кг. Если сравнить виды растений, произрастающих как на летних, так и на зимних пастбищах, то замечено, что они отличаются по содержанию каротина. Так, на зимних пастбищах содержание каротина в *Trifolium pratense L.* меньше, чем на летних на 4 мг/кг, *Medicago falcata L.* – на 10,4 мг/кг свежего вещества. Однако необходимо отметить, что на зимних пастбищах среди растительности содержится большое количество *Artemisia sp.*, которые способны накопить больше каротина, чем другие растения. При сравнении содержания каротина в растительности летних и зимних пастбищ видно, что его больше в растительности летних пастбищ, накопление каротина зависит от вида растения и условий его произрастания. В связи с данной особенностью животноводам необходимо учитывать соотношение растений на пастбищах и определить дозы подкормки животных витамином А.

Содержание витамина С в растительности пастбищ также различное. Среднее содержание данного витамина в растительности летних пастбищ составило $68,5 \pm 1,7$ мг%, в то время как в растительности зимних равнялось $50,3 \pm 1,5$ мг%, т.е. было ниже на 18,2 мг%.

Среди разных видов растений на летних пастбищах самая высокая концентрация данного витамина наблюдалась в *Medicago falcata L.*; *Trifolium pratense L.*; *Portulaca oleracea*; *Plantago saxatilis M.B.*; *Polygonum carneum Koch.* Самое высокое накопление наблюдалось в *Medicago falcata L.* и пониженное содержание в *Elytrigia repens L.*; *Carex tristis Bieb.*; *Elytrigia repens L.*; *Lotus corniculatus L.*; *Festuca varia* (см. табл. 1). На зимних пастбищах Кизлярского района сравнительно высокие концентрации его зарегистрированы в *Medicago falcata L.*; *Trifolium pratense L.*; *Artemisia sp.* (см. табл. 2).

В тканях животных и растений имеются физиологически неактивные провитамины D. В растениях содержатся стеролы, из которых под влиянием облучения ультрафиолетовыми лучами с длиной волны 312–254 ммк образуются витамины группы D. Основным предшественником витамина D является

Таблица 1

Содержание витаминов в растениях летних пастбищ Дагестана (Тляратинский район), $n = 5$

Вид растения	Каротин, мг/кг	C, мг%	D, HE/100 г	E, мг%	B ₁ , мг/кг	B ₂ , мг/кг	PP, мг/кг
Astragalus onobrychis L.	24,1±0,5	80±2,4	960±10,4	4,3±0,3	3,2±0,1	0,4±0,01	6,2±0,3
Veronica multifida L.	18,4±0,3	64,4±2,0	700±18,6	8,2±0,3	2,8±0,2	0,2±0,01	4,8±0,2
Alyssum calycinum L.	19,2±0,5	76,2±1,8	720±20,4	6,8±0,2	2,6±0,2	0,3±0,02	5,8±0,3
PolYGONUM carneum Koch.	26,4±0,6	110,4±2,5	980±24,4	8,8±0,4	3,6±0,1	0,5±0,03	8,6±0,2
Cephalaria gigantea Bobr.	12,4±0,3	68,4±1,9	880±16,6	7,6±0,3	4,8±0,3	1,3±0,02	12,8±0,2
Trifolium pratense L.	32,4±0,8	160±3,7	1120±28,3	9,4±0,4	5,0±0,2	1,7±0,2	19,2±0,5
Antennaria aprisa Greene	10,4±0,2	56,8±2,0	810±14,2	8,2±0,3	4,8±0,1	0,9±0,04	16,4±0,2
Campanula tridentata Schreb.	14,6±0,4	74,4±2,2	900±16,8	7,0±0,2	3,2±0,1	0,4±0,03	6,8±0,1
Bromus variegatus Bieb.	8,2±0,4	46,4±1,8	610±12,1	5,4±0,3	3,8±0,3	0,6±0,04	10,4±0,5
Potentilla erecta L.	9,4±0,4	50,4±1,4	560±10,3	4,8±0,3	4,0±0,2	0,8±0,02	14,2±0,3
Medicago falcata L.	38,4±0,9	180±3,6	1160±12,3	10,2±0,4	5,6±0,2	1,2±0,04	20,4±0,8
Ranunculus polyanthemus L.	18,2±0,4	82±1,8	860±14,6	4,4±0,3	3,9±0,2	0,8±0,01	6,1±0,3
Lotus corniculatus L.	4,6±0,2	30±1,4	480±8,6	6,2±0,3	2,9±0,1	0,1±0,03	3,2±0,1
Alchemilla caucasica Bus.	14,2±0,3	76,4±1,9	820±12,1	7,1±0,2	3,6±0,2	0,4±0,01	8,0±0,2
Pedicularis crassirostris Bunge	10,8±0,3	68,3±1,4	810±10,4	7,1±0,3	4,1±0,3	0,2±0,02	5,4±0,2
Poa pratensis L.	6,4±0,2	44,2±1,5	540±6,8	4,6±0,2	1,8±0,1	0,3±0,01	5,6±0,1
Festuca ovina L.	4,6±0,3	38,1±1,2	500±4,8	5,2±0,3	1,4±0,1	0,6±0,04	2,8±0,2
Festuca supina Schur.	4,8±0,2	40,1±1,7	440±21,0	4,8±0,3	1,3±0,3	0,1±0,04	2,9±0,2
Festuca varia H.	3,1±0,2	32,0±1,2	380±16,4	3,6±0,3	0,9±0,03	0,8±0,04	2,2±0,3
Sedum oppositifolium Sims.	14±0,3	62,0±1,4	450±12,8	6,8±0,2	1,9±0,2	0,3±0,03	6,4±0,2
Taraxacum officinale Wigg.	4,8±0,2	41,0±1,1	440±18,2	4,1±0,2	1,3±0,1	1,1±0,05	2,6±0,2
Carex tristis Bieb.	4,0±0,3	28,0±0,7	226±10,4	3,2±0,2	1,1±0,02	0,8±0,06	1,8±0,2
Capsella bursa-pastoris L.	6,2±0,2	46,0±1,4	220±4,4	4,8±0,3	0,8±0,03	0,6±0,04	2,4±0,1
Portulaca oleracea L.	32,4±0,7	124±1,8	640±13,5	7,2±0,4	4,4±0,3	1,1±0,02	16,2±0,4
Elytrigia repens L.	4,2±0,2	26,4±1,1	515±14,6	4,2±0,2	2,6±0,1	0,9±0,04	10,4±0,2
Elytrigia gracillima Nevski.	5,4±0,2	28,6±1,3	457±12,4	4,6±0,2	3,0±0,3	1,1±0,05	11,2±0,2
Plantago saxatilis M.B.	26±0,4	110±2,1	820±20,6	7,4±0,2	3,6±0,1	0,9±0,01	14,2±0,2
Cynodon dactylon L.	20,4±0,3	96,4±1,3	710±14,4	6,2±0,2	2,8±0,1	0,8±0,02	12,1±0,3
Silene ruprechtii Schischk	11,1±0,3	34,2±0,8	540±18,6	3,8±0,4	1,2±0,2	0,9±0,03	3,1±0,1
Apium graveolens L.	20,0±0,4	90,2±1,5	680±18,1	5,8±0,3	2,6±0,2	0,7±0,03	11,8±0,4
Glycyrrhiza glabra L.	13,8±0,3	66,4±3,0	440±20,3	7,1±0,5	2,6±0,3	0,7±0,04	8,4±0,2
Phleum phleoides L.	16,0±0,5	72±1,4	580±12,4	8,1±0,4	1,6±0,1	0,4±0,01	8,2±0,7
Phleum pratense L.	18,0±0,4	80±1,6	610±16,8	7,1±0,3	1,8±0,1	0,6±0,03	10,6±0,8
Koeleria caucasica H.	5,1±0,4	42±1,5	400±24,0	5,1±0,2	1,7±0,3	0,2±0,04	3,0±0,3
Carum caucasicum Bieb.	20,6±0,5	92,4±0,6	740±20,1	5,6±0,4	2,8±0,2	0,8±0,02	12,0±0,4
Cichorium intybus L.	6,2±0,2	48,0±1,4	410±18,8	6,2±0,5	1,8±0,2	0,3±0,03	3,6±0,2
M±m	14,1±0,4	68,5±1,7	642±15,3	6,1±0,3	2,8±0,2	0,66±0,03	8,3±0,3

Таблица 2

Содержание витаминов в растениях зимних пастбищ Дагестана (Кизлярский район), $n = 7$

Виды растений	Каротин, мг/кг	C, мг%	D, IE/100 г	E, мг%	B ₁ , мг/кг	B ₂ , мг/кг	PP, мг/кг
Puccinellia gigantea G.	14,8±0,2	58,0±1,6	600±32,4	4,8±0,2	2,2±0,1	0,2±0,01	3,8±0,2
Coronilla varia L.	8,4±0,3	58±2,2	520±22,4	4,6±0,2	2,3±0,1	0,4±0,04	10,2±0,2
Polygonum aviculare L.	8,6±0,3	55,4±1,4	640±18,4	6,2±0,2	4,0±0,2	0,6±0,02	10,8±0,2
Vicia sylvatica L.	7,6±0,2	42,0±1,5	680±22,1	7,2±0,2	3,8±0,1	0,3±0,03	14,2±0,3
Sisymbrium altissimum L.	8,1±0,3	48,2±2,1	700±20,8	6,8±0,4	3,9±0,2	0,7±0,03	12,6±0,3
Descurainia sophia L.	3,2±0,2	28,4±1,3	360±12,4	5,2±0,3	1,8±0,1	0,4±0,01	2,8±0,1
Melilotus officinalis L.	12,4±0,3	64,6±0,9	540±18,2	6,2±0,2	2,3±0,2	0,3±0,01	6,4±0,3
Antoxantum odoratum L.	10,2±0,2	46,4±1,4	580±11,1	5,8±0,2	2,2±0,1	0,3±0,02	4,1±0,2
Rhamnus pallasii Fisch.	10,4±0,3	52,0±2,2	430±12,3	6,0±0,3	2,0±0,1	0,2±0,03	4,2±0,1
Stellaria media L.	8,2±0,2	44,8±1,8	380±10,4	5,1±0,2	1,8±0,2	0,4±0,01	3,8±0,1
Dentaria bulbifera L.	5,2±0,2	40,4±1,2	320±11,2	5,0±0,3	1,6±0,2	0,2±0,02	3,2±0,3
Trifolium pratense L.	28,4±0,6	140±1,9	730±8,6	7,2±0,5	4,1±0,1	0,9±0,04	16±0,3
Galega orientalis L.	5,2±0,4	30,2±1,5	360±6,4	3,8±0,1	2,4±0,1	0,5±0,01	7,4±0,2
Bromus variegatus Bieb.	6,2±0,2	34,6±1,3	440±8,2	4,1±0,1	2,6±0,3	0,4±0,01	8,2±0,3
Bromus tectorum L.	6,4±0,3	28,4±1,1	400±6,8	3,8±0,2	2,8±0,2	0,5±0,03	7,8±0,2
Camphorosma lessingii Litv.	5,6±0,3	32,4±1,4	340±9,1	2,6±0,2	2,2±0,2	0,3±0,02	2,8±0,2
Kochia prostrata (L.) Schrad.	4,2±0,2	42,0±1,2	364±32,4	5,2±0,2	1,1±0,1	0,6±0,03	2,2±0,2
Limonium meyeri (Boiss)	2,1±0,3	40,0±1,6	341±28,4	2,8±0,1	0,6±0,02	0,9±0,04	1,6±0,2
Potentilla erecta L.	3,8±0,2	30,0±1,5	312±18,4	3,1±0,3	2,4±0,1	0,4±0,02	12,3±0,2
Atriplex verrucifera Bieb.	3,0±0,2	28,0±1,7	210±16,2	3,8±0,3	0,6±0,03	0,6±0,03	2,0±0,2
Medicago falcata L.	28,0±0,5	150±2,8	980±30,1	8,2±0,4	4,0±0,1	1,0±0,04	16,4±0,2
Poa bulbosa L.	4,2±0,2	30,2±1,3	424±4,6	3,4±0,2	1,4±0,1	0,2±0,01	4,1±0,3
Festuca ovina L.	2,6±0,2	24,0±1,1	300±26,2	2,8±0,1	0,7±0,04	0,4±0,03	2,0±0,1
Trigonella procumbens Bess.	4,6±0,2	32,0±2,1	240±20,4	3,4±0,2	0,9±0,04	0,4±0,02	1,9±0,2
Capsella bursa pastoris L.	2,9±0,2	22,0±0,5	200±2,6	1,8±0,1	0,4±0,02	0,6±0,02	0,6±0,04
Elytrigia repens L.	3,2±0,3	18,0±0,6	430±16,2	3,6±0,1	1,2±0,2	0,5±0,02	9,3±0,2
Artemisia taurica Willd.	22,4±0,7	110±2,1	740±29,1	7,2±0,2	0,9±0,04	0,9±0,04	11,2±0,1
Artemisia salsoloides Willd.	24,0±0,5	110±2,6	620±30,0	6,8±0,3	4,2±0,2	0,8±0,02	13,7±0,1
Artemisia maritime L.	26,0±0,4	92±2,7	580±22,0	6,2±0,2	4,1±0,1	0,9±0,03	11,1±0,2
Cynodon dactylon L.	18,4±0,5	82,2±2,1	640±26,0	5,1±0,4	2,1±0,1	0,6±0,03	10,1±0,2
Glycyrrhiza glabra L.	9,2±0,2	30,4±1,4	270±16,0	4,2±0,3	1,3±0,2	0,5±0,03	7,0±0,3
Salsola dendroides Pall.	3,8±0,3	34,6±0,7	240±18,0	3,2±0,2	1,8±0,1	0,9±0,03	6,2±0,2
Salsola brachiata Pall.	4,8±0,2	40,1±1,4	300±19,0	4,0±0,3	2,6±0,1	0,9±0,01	9,1±0,5
Phleum pratense L.	15,0±0,3	68,2±1,1	480±26,2	5,2±0,2	1,3±0,1	0,5±0,02	6,8±0,4
Halostachys caspia Bieb.	3,4±0,2	26,4±1,0	210±16,2	5,2±0,1	1,4±0,1	0,7±0,02	10,8±0,2
Salicornia herbacea L.	3,0±0,2	24,4±1,3	280±22,4	4,6±0,2	1,2±0,2	0,5±0,02	2,4±0,2
Suaeda confusa Hjin	2,8±0,2	22,8±0,5	310±24,6	2,8±0,2	1,4±0,1	0,4±0,01	2,2±0,3
M±m	9,2±0,3	50,3±1,5	445,7±18,3	4,8±0,2	2,1±0,1	0,54±0,02	7,0±0,2

эргостерол, из которого он образуется под воздействием ультрафиолетового света. Содержание витамина находится в тесной зависимости от вида, стадии развития растений, от способа и продолжительности их сушки и состояния погоды во время уборки лугового сена. Чем дольше сено подвергается действию солнечной радиации, тем больше в нем витамина D. В связи с этим положением отбор проб для выявления содержания данного витамина был произведен в полдень при максимальной солнечной активности.

Как видно из наших исследований, содержание витамина D в растениях пастбищ различных зон отличается (см. табл. 1–2). Так, при сравнении одинаковых видов растений, произрастающих в горах и на равнине Дагестана, отмечается более высокое содержание витамина D в растениях летних пастбищ, где в среднем оно составило $642 \pm 15,3$ ИЕ/кг, т.е. на 24 ИЕ/кг больше, чем в растительности зимних пастбищ. Среднее содержание витамина в растительности, по С.И. Афонскому [10], составляет в сене луговом 600 ИЕ/кг. При сравнении содержания витамина D в растительности пастбищ Дагестана с этим показателем видно, что в растительности летних пастбищ содержание его в среднем соответствует этим данным, а растительность зимних содержит более низкое его количество. Различие в содержании витамина мы связываем с разной солнечной активностью и количеством осадков, присущих исследуемым пастбищам республики.

В среднем витамина Е, по данным С.И. Афонского [10], должно содержаться в траве люцерны 12,0–16,0 мг%. Наши данные (см. табл. 1–2) указывают, что в *Medicago falcata L.* летних пастбищ содержание витамина Е составило $10,2 \pm 0,4$ мг%, а в зимних – $8,2 \pm 0,4$ мг%, т.е. в *Medicago falcata L.*, произрастающей на зимних пастбищах, содержание витамина Е ниже как относительно летних пастбищ, так и по отношению к стандарту.

Витамин В₁ в сене люцерны и клевера в норме, по Е.А. Нестеровой [9], составляет 5 мг/кг. В *Medicago falcata L.*, произрастающей на летних пастбищах Дагестана, содержание витамина В₁ – $5,6 \pm 0,2$ мг/кг, а зимних – $4,4 \pm 0,01$ мг/кг. Таким образом, содержание

витамина В₁ в *Medicago falcata L.* на зимних пастбищах оказалось ниже, а на летних – в пределах нормы.

По Е.А. Нестеровой [9], среднее содержание витамина В₂ составляет 1,3 мг/кг. На летних пастбищах его содержание в среднем составило $0,66 \pm 0,03$ мг/кг, а на зимних – $0,54 \pm 0,02$ мг/кг, т.е. содержание витамина В₂ в растительности летних и зимних пастбищ по сравнению со стандартом ниже. Та же закономерность отмечена и по никотиновой кислоте (вит. PP).

Полученные значения критерия Стьюдента (табл. 3–4) для 10 видов растений, встречающихся как на Тляратинских, так и Кизлярских пастбищах, также указывают на то, что результаты исследования содержания витаминов как в отдельных видах растений, встречающихся на разных пастбищах, так и в совокупности их и в растительности пастбищ Дагестана в целом статистически верны.

Выходы. 1. В результате исследования было отмечено различное содержание витаминов (каротина, А, С, D, Е, В₁, В₂, PP) в растениях, произрастающих на зимних (Кизлярский район) и летних (Тляратинский район) пастбищах Дагестана.

2. Растения зимних пастбищ содержали меньшее количество витаминов по сравнению с растениями летних выпасов, из-за чего животные, выпасаемые на зимних пастбищах, были менее обеспечены витаминами.

3. В связи с тем, что в Дагестане развито отгонное животноводство (скот в летнее время выпасается на горных, а в весенне-осенне-зимний период – на зимних) и количество питательных веществ в растениях изменяется в зависимости от фаз их развития, которые они проходят в онтогенезе, и максимум их в основном приходится на летние месяцы, то при нахождении на зимних пастбищах Кизлярского района Дагестана животные оказываются в витаминдефицитном состоянии, усиливающемся в зависимости от длительности их нахождения на этих участках. Вероятно этим, наряду с другими обстоятельствами, объясняется проявление ряда заболеваний животных, наблюдавшихся при выпасе их на пастбищах данной территории.

Таблица 3

*Содержание витаминов в растениях пастбищ Дагестана
(в числителе – Тляратинский р-он, в знаменателе – Кизлярский район), n = 10*

Вид растения	Каротин, мг/кг	C, мг%	D, IE/100 г	E, мг%	B ₁ , мг/кг	B ₂ , мг/кг	PP, мг/кг
Trifolium pratense L.	<u>33,4±0,9</u> 27,6±0,6	<u>167±3,9</u> 142±2,5	<u>1154±30,4</u> 769±11,6	<u>9,8±0,5</u> 7,1±0,5	<u>5,3±0,2</u> 4,4±0,1	<u>1,9±0,2</u> 1,0±0,06	<u>20,4±0,5</u> 17,2±0,3
Bromus variegatus Bieb.	<u>8,8±0,4</u> 6,4±0,3	<u>47,5±1,7</u> 34,9±1,4	<u>604±12,7</u> 461±8,6	<u>5,7±0,3</u> 4,3±0,2	<u>4,1±0,3</u> 2,8±0,2	<u>0,9±0,05</u> 0,5±0,03	<u>10,9±0,5</u> 9,0±0,3
Potentilla erecta L.	<u>9,8±0,5</u> 4,3±0,3	<u>51,7±1,6</u> 34,1±1,5	<u>572±10,7</u> 332±18,0	<u>5,2±0,3</u> 3,0±0,3	<u>4,5±0,3</u> 2,2±0,2	<u>1,1±0,04</u> 0,5±0,03	<u>15,8±0,4</u> 12,8±0,2
Medicago falcata L.	<u>38,9±0,9</u> 29,4±0,5	<u>175±3,0</u> 156±2,6	<u>1187±12,3</u> 988±27,4	<u>10,8±0,5</u> 7,9±0,4	<u>5,7±0,3</u> 4,2±0,2	<u>1,4±0,06</u> 1,1±0,04	<u>21,3±0,6</u> 17,2±0,4
Festuca ovina L.	<u>4,9±0,4</u> 2,5±0,3	<u>36,5±1,4</u> 25,4±1,0	<u>525±4,6</u> 349±24,8	<u>5,4±0,3</u> 3,1±0,2	<u>1,8±0,2</u> 0,7±0,06	<u>0,7±0,04</u> 0,4±0,02	<u>3,1±0,3</u> 2,0±0,2
Capsella bursa-pastoris L.	<u>6,0±0,3</u> 3,3±0,2	<u>47,1±1,5</u> 26,8±0,7	<u>247±4,9</u> 218±2,5	<u>5,0±0,3</u> 2,4±0,2	<u>0,9±0,05</u> 0,6±0,03	<u>0,8±0,05</u> 0,6±0,03	<u>2,2±0,2</u> 0,8±0,05
Elytrigia repens L.	<u>4,4±0,3</u> 3,0±0,3	<u>27,1±1,3</u> 19,2±0,7	<u>528±14,3</u> 425±16,5	<u>4,5±0,2</u> 3,5±0,2	<u>2,9±0,2</u> 1,3±0,2	<u>1,0±0,05</u> 0,6±0,03	<u>10,8±0,3</u> 9,6±0,2
Cynodon dactylon L.	<u>20,3±0,3</u> 18,4±0,4	<u>94,4±1,7</u> 80,4±1,9	<u>738±14,2</u> 641±26,4	<u>6,5±0,2</u> 5,4±0,3	<u>3,1±0,2</u> 2,0±0,1	<u>1,0±0,03</u> 0,7±0,03	<u>12,3±0,4</u> 10,0±0,2
Glycyrrhiza glabra L.	<u>14,2±0,4</u> 9,6±0,3	<u>67,2±2,8</u> 34,9±1,7	<u>464±20,1</u> 282±16,7	<u>7,5±0,5</u> 4,1±0,4	<u>3,0±0,3</u> 1,4±0,3	<u>0,9±0,05</u> 0,5±0,04	<u>8,9±0,3</u> 7,1±0,3
Phleum pratense L.	<u>18,7±0,4</u> 16,3±0,3	<u>81,3±1,7</u> 69,9±1,3	<u>623±16,3</u> 474±26,5	<u>6,8±0,3</u> 5,3±0,2	<u>2,2±0,2</u> 1,4±0,1	<u>0,8±0,05</u> 0,6±0,03	<u>10,7±0,6</u> 7,0±0,5
M±m	<u>15,9±0,5</u> 12,1±0,4	<u>79,5±2,1</u> 62,4±1,5	<u>664±14,1</u> 494±17,9	<u>6,7±0,3</u> 4,6±0,3	<u>3,4±0,2</u> 2,1±0,1	<u>1,1±0,06</u> 0,7±0,03	<u>11,6±0,4</u> 9,3±0,3

Таблица 4

Показатели критерия достоверности различий Стьюдента для кормовых растений летних (Тляратинский район) и зимних (Кизлярский район) пастбищ Дагестана, n = 10

Вид растения	Витамины						
	Каротин	C	D	E	B ₁	B ₂	PP
Trifolium pratense L.	5,37***	5,4***	11,83***	3,8**	4,02***	4,29***	5,52***
Bromus variegatus Bieb.	4,8***	5,73***	9,32***	3,88**	3,6**	6,9***	3,28**
Potentilla erecta L.	9,48***	8,04***	11,46***	5,12***	6,37***	12***	6,71***
Medicago falcata L.	9,22***	4,79***	6,63***	4,53***	4,16***	4,17***	5,69***
Festuca ovina L.	4,8***	6,45***	6,98***	6,37***	5,24***	6,71***	3,05**
Capsella bursa-pastoris L.	7,48***	12,23***	5,27***	7,2***	5,17***	3,45**	6,67***
Elytrigia repens L.	3,26**	4,85***	4,72***	3,45**	5,52***	6,9***	3,32**
Cynodon dactylon L.	3,8**	5,49***	3,24**	3,05**	4,91***	6,98***	5,15***
Glycyrrhiza glabra L.	9,2***	9,85***	6,97***	5,31***	3,72**	6,25***	4,19***
Phleum pratense L.	4,8***	5,33***	4,79***	4,16***	3,57**	3,45**	4,74***
Среднее по сходным	5,94***	6,63***	7,46***	4,88***	5,8***	5,97***	4,6**
Среднее по всем (n = 5/7)	9,8***	8,03***	8,23***	3,6**	3,13**	3,32**	3,6**

Примечание. * – P₁ < 0,05; ** – P₂ < 0,01; *** – P₃ < 0,001.

4. С учетом результатов исследования рекомендуется дополнительная подкормка животных витаминными препаратами, как постоянно находящихся на участках зимних пастбищ Кизлярского района, так и животных, перегоняемых на данную территорию с горных выпасов Тляратинского района.

ЛИТЕРАТУРА

1. Хохрин С.Н. Корма и кормление животных. СПб.: Лань, 2002. 512 с.
2. Рядчиков В. Г. Питание высокопродуктивных коров. Краснодар: Изд-во КубГАУ, 2002. 82 с.
3. Вальдман А. Р. Витамины в питании животных. Харьков, 1993. 422 с.

4. Хохрин С.Н. Кормление сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 2004. 688 с.
5. Кристофер Хоббс, Элсон Хаас. Витамины для «чайников» = Vitamins for Dummies. М.: Диалектика, 2005. 352 с.
6. Ребров В.Г., Громова О.А. Витамины, макро- и микроэлементы. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2008. 960 с.
7. Щербаков Г.Г. Внутренние болезни животных. М.: ACADEMA, 2006. 512 с.
8. Асатиани В.С. Биохимический анализ. Тбилиси, 1953. 941 с.
9. Нестерова Е.А. Методы определения витаминов. М.: Колос, 1967. 223 с.
10. Афонский С.И. Биохимия животных. М.: Высшая школа, 1970. 611 с.



VITAMIN CONTENT IN FODDER PLANTS OF DAGESTAN

© S.G. Luganova, Sh.K. Salikhov, G.I. Gireev

The investigated content of vitamins in fodder plants of summer (Tlyaratinsky district) and winter (Kizlyar district) pastures of Dagestan. Revealed low accumulation of vitamins in plants of winter pastures compared with the plants of summer has been. Manifestations of diseases in animals (sheep) as a result of migration from summer pastures (mountain) to winter grazing (lowland) are probably among the reasons that explain the decrease in the amount of vitamins in the vegetation of pastures and consequently in animal diet.

Key words: forage plants, vitamins, content, pastures, ecological zone

УДК 576.5:57.085.2:577.175.152

К ПРОБЛЕМЕ УНИФИКАЦИИ ТЕРМИНОЛОГИИ ПРИ РАЗРАБОТКЕ ИННОВАЦИОННОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ АНДРОКЛИННОЙ ГАПЛОИДИИ

© Н.Н. Круглова

С позиции классической и экспериментальной эмбриологии растений проанализирована терминология, используемая при разработке инновационной биотехнологии андроклинной гаплоидии в культуре пыльников *in vitro* (на примере яровой мягкой пшеницы). Предложены некоторые новые термины.

Ключевые слова: биотехнология, культура пыльников *in vitro*, эмбриология растений, яровая мягкая пшеница

Интереснейший биологический феномен андроклиниии состоит в переключении программы развития гаплоидных клеток пыльника с обычного гаметофитного пути, связанного с образованием пыльцевого зерна (мужского гаметофита), на иной путь – спорофитный, состоящий в формировании гаплоидного растения-регенеранта [1]. Открытие явления андроклиниии у растений [2] можно охарактеризовать как одно из самых значительных в биологии растений за последние годы.

Андроклинная гаплоидия – эффективный биотехнологический подход, перспективный в современных генетико-селекционных исследованиях растений, имеющий несомненный инновационный характер. Основное преимущество использования гаплоидов состоит в возможности быстрого получения гомозиготных константных гаплоидных гибридов 1-го поколения, сохраняющих в генотипе хозяйствственно ценные признаки родительских форм. Использование полученных клонов облегчает отбор фенотипов по качественным и количественным признакам и дает возможность ускорить оценку перспективности полученных гибридов. Перевод гаплоидов в дигаплоидное состояние позволяет получать полноценные семена таких растений. В целом андроклиновые гаплоиды и дигаплоиды активно используются при селекционно-генетических исследованиях хозяйствственно ценных растений, например зерновых злаков [3].

В лаборатории экспериментальной эмбриологии растений Института биологии

Уфимского научного центра РАН в творческом сотрудничестве с лабораторией эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, зав. лабораторией – чл.-корр. РАН Т.Б. Батыгина) и лабораторией селекции яровой пшеницы Селекционного центра по растениеводству Башкирского НИИСХ РАСХН (г. Уфа, зав. лабораторией – к.с.-х.н. В.И. Никонов) разработана биотехнология андроклиновой гаплоидии, ведущая к стабильному получению в культуре *in vitro* дигаплоидных растений яровой мягкой пшеницы с хозяйственно ценными признаками, перспективными в климатических условиях Южного Урала [4]. Принципиальная особенность этой разработки заключается в комплексном использовании данных классической эмбриологии растений – науки о закономерностях зарождения и начальных этапах развития растительного организма [5] и данных экспериментальной эмбриологии, цель которой – разработка способов управления сложным процессом эмбрионального развития [6]. Такой подход тем более обоснован, что андроклинию следует рассматривать как особую гомофазную (по схеме: спорофит → спорофит при отсутствии чередования поколений) систему размножения растений, имеющую свои параллели и аналогии с другими системами размножения [7].

За основу данной биотехнологии был взят метод культуры *in vitro* пыльников яровой мягкой пшеницы, разработанный сотрудниками кафедры генетики Саратовского государствен-

ного университета (г. Саратов, зав. кафедрой – проф. В.С. Тырнов) [8]. Лабораторный образец биотехнологии проходит апробацию в полевых условиях Селекционного центра по растениеводству Башкирского НИИСХ РАСХН. Согласно предварительным данным, андроклиновые регенеранты яровой мягкой пшеницы характеризуются достаточно высокой конкурентной способностью в условиях Южного Урала.

Авторы разработанной биотехнологии далеко не случайно выбрали в качестве объекта исследования яровую мягкую пшеницу. Высокоэффективные биотехнологии массового получения андроклиновых (ди)гаплоидных растений пшеницы немногочисленны. Основная причина этого – методические и методологические трудности, связанные с исследованием и использованием андроклиний у представителей именно семейства злаковых. Так, с помощью метода культуры *in vitro* изолированных пыльников получены и официально зарегистрированы два сорта пшеницы – озимый сорт Florin (лаборатория улучшения растений при университете Париж-Зюйд, Орсай [9]) и яровой сорт McKenzie (Институт биотехнологии растений, Канада, Саскатчеван [10]).

Одна из важных проблем в этой области – унификация используемой терминологии с позиции эмбриологии растений. Дискуссия о терминах, применяемых в области исследования процессов морфогенеза растений в условиях *in vitro*, открыта более 30 лет назад (например [11]), хотя имеет длительную историю. Однако унифицированная терминология не разработана до настоящего времени. Это затрудняет анализ работ, осложняет сопоставление данных, полученных различными авторами, вносит разнотечение в понимании процессов и явлений, связанных с изучением андроклиний и ее прикладным внедрением.

Рассмотрим на основе эмбриологических данных вопросы унификации терминологии в биотехнологии андроклиновой гаплоидии (на примере яровой мягкой пшеницы).

Для обозначения самого феномена образования гаплоидного растения-регенеранта из инициальной клетки пыльника в культуре *in vitro* используются различные термины: «пыльцевой эмбриогенез», «пыльцевой андрогенез», «микроспориальный эмбриогенез», «андрогенный эмбриогенез», «эксперимен-

тальный андрогенез», «гаплоидный андрогенез», «экспериментальная гаплоидия», «экспериментальная андроклиния» и наиболее часто, особенно в западной литературе, – «андрогенез *in vitro*», «экспериментальный андрогенез *in vitro*» (*androgenesis in vitro*, «experimental androgenesis *in vitro*»). Мы предлагаем активно использовать предложенный С.С. Хохловым [12] термин «андроклиния» (от греч. ανδρος – мужской, κλινος – имеющий склонность) как наиболее верно отражающий суть явления. Применять же распространенный термин «андрогенез *in vitro*» некорректно. Нельзя не согласиться с мнением В.С. Тырнова [13] о том, что, согласно существующей терминологии, биолог (как ботаник, так и зоолог) подразумевает под «андрогенезом» («мужским партеногенезом») развитие нового организма из гаметы – спермия; кроме того, термин «андрогенез *in vitro*» многословен, зачастую слова «*in vitro*» опускаются, что приводит к путанице двух понятий – «андрогенез *in vitro*» и собственно «андрогенез». Немаловажно и то, что андрогенез в его классическом значении связан с аллоплазматическим состоянием организма (особь имеет материнскую цитоплазму и отцовское ядро), тогда как при так называемом андрогенезе *in vitro* новый организм имеет ядро и цитоплазму только одной особи.

Важнейшая проблема в изучаемой области связана с понятием «инициальная клетка андроклинии» – той гаплоидной клетки пыльника, которая в условиях культуры *in vitro* дает начало растению-регенеранту [14].

Хорошо известно, что пыльник представляет собой фертильную часть тычинки, в микроспорангиях которой осуществляется микроспорогенез, образуются и созревают пыльцевые зерна (мужские гаметофиты) [15]. Иначе говоря, в морфогенезе пыльника находит отражение чередование поколений в жизненном цикле растения: внутри пыльника как специализированного органа спорофита на определенном этапе морфогенеза формируется мужской гаметофит – пыльцевое зерно [16]. С эмбриологических позиций инициальная клетка андроклинии – это производная клетки спорогенной ткани пыльника, гаплоидной природы (после мейотического деления), находящаяся на той или иной фазе развития.

Уже на ранних этапах работы по изучению андроклиний возникло представление о существовании в пыльниках особой фракции морфогенетически компетентных клеток, способных развиваться по спорофитному пути с формированием растений. Вопрос о том, приобретается ли компетентность к спорофитному развитию только в условиях *in vitro* или морфологическим эквивалентом компетентных клеток являются различного рода аномальные клетки, уже присутствующие в пыльниках до инокуляции *in vitro*, пока не решен однозначно [17]. Многочисленными исследованиями показана принципиальная важность стадии развития спорогенной клетки в индукции андроклиний. Такие наблюдения указывают на наличие некой критической стадии в генезисе спорогенной клетки, во время которой она морфогенетически компетентна к смене программы развития. Иначе говоря, в качестве инициальной клетки андроклиний, скорее всего, следует рассматривать нормальную спорогенную клетку, находящуюся в критической стадии [18].

Хорошо установлено, что оптимальная для индукции андроклиний спорогенная клетка яровой мягкой пшеницы находится в фазе сильновакуолизированной микроспоры [19] (согласно периодизации [20]). О стадии сильновакуолизированной микроспоры как наиболее благоприятной для индукции андроклиний в культуре пыльников сообщается и в других работах, выполненных на примере многих представителей как семейства злаков, так и представителей других семейств, главным образом пасленовых и крестоцветных. В то же время в литературе приводятся данные и о других фазах развития микроспор злаков, а также клетках пыльцевых зерен злаков, проявивших свойства инициальных клеток андроклиний [14, с. 282–289]. Нельзя исключить и тот вариант, что морфогенетически компетентная фаза развития спорогенной клетки может зависеть и от соотношения морфометрических и архитектонических параметров цветка и соцветия.

Для обозначения такой сильновакуолизированной микроспоры, морфогенетически компетентной к смене программы развития и формированию растения, мы предлагаем пользоваться термином «морфогенная микроспора» [21, с. 43–57].

Характеристика морфогенной микроспоры как инициальной клетки андроклиний – важный момент в понимании путей морфогенеза и способов формирования растений. Выявлено, например, структурное сходство сильновакуолизированной микроспоры пшеницы с яйцеклеткой, дающей после слияния со спермием начало зародыша в случае амфимиксиса [22, с. 23]. Как полагает Т.Б. Батыгина [23], несмотря на специфичность систем размножения растений, строение инициальных клеток, дающих начало новым организмам, достаточно универсально.

Во многом реализация потенциала морфогенных микроспор определяется ихtotипотентностью (термин предложен G. Haberlandt [24]; понятие разработано Р.Г. Бутенко [25] и Т.Б. Батыгиной [6, с. 63].

Инициальные клетки андроклиний Т.Б. Батыгиной [26] предложено рассматривать в аспекте проблемы стволовых клеток, поскольку для них характерны свойства стволовости (определенная степень totипотентности, длительное пребывание в покое (интерфазе) перед переходом к пролиферации и способность к переключению программы развития с гаметофитной на спорофитную, т.е. переключению способа репродукции с полового на бесполый).

Процесс культивирования пыльников состоит в реализации двух путей реализации морфогенетического потенциала инициальной клетки андроклиний, ведущих к формированию растений – эмбриоидогенеза [27] и органогенеза [28], через этап образования эмбриоида и каллуса, соответственно. Следует отметить, что нет единого мнения и в отношении термина, общего для эмбриоидов и каллусов. Например, зачастую их объединяют термином «новообразования», по-видимому, неточным, так как этот термин уже «занят» в медицине для обозначения опухолей. Мы предлагаем использовать объединяющий термин «андроклинические структуры».

У пшеницы именно морфогенная микроспора на начальных этапах культуры *in vitro* [29], как правило, под действием стрессовых факторов [30] претерпевает равное митотическое деление, аномальное по отношению к неравному делению при формировании пыльцевого зерна. Аномальное равное деление как принципиальный начальный этап морфогене-

за микроспоры по спорофитному пути ведет к формированию двуклеточной структуры. В результате многократных митотических делений каждой из клеток образовавшейся двуклеточной структуры формируется многоклеточная структура – группа клеток, располагающихся в пределах одной неповрежденной оболочки инициальной клетки андроклинии. Для обозначения этой группы клеток предложено немало терминов: «эмбриоподобная микроскопическая структура», «индуцированная микроструктура», «многоклеточная пыльцевая единица», «многоклеточная масса», «микроструктура-синцитий», «потенциальная эмбриогенная клеточная масса», «многоклеточный агрегат», «эмбриогенная клеточная масса», «многоклеточная андрогенная масса» и, наконец, наиболее употребимый термин – «многоклеточное пыльцевое зерно». С точки зрения эмбриологии, пыльцевым зерном данная группа клеток, разумеется, не является. На наш взгляд, называть ее «многоклеточной структурой» корректнее.

Многоклеточная структура – обязательный этап формирования и эмбриоидов и каллусов при культивировании пыльников *in vitro*.

Эмбриоид (embryooid) – зародышеподобная bipolarная структура, образующаяся асексуально; зачаток нового растительного организма. Термин предложен I. Vasil, A.C. Hildebrandt [31] для обозначения зародышеподобных структур, возникающих как *in vivo* («нуцеллярные» и «фолиарные» зародыши), так и *in vitro*. Термин «эмбриоидогенез» соответствует термину «соматический эмбриогенез», предложенному рядом авторов (например, Б.П. Токиным [32]) для обозначения развития целых организмов из соматических клеток.

В разрабатываемой Т.Б. Батыгиной [33] концепции репродукции эмбриоид рассматривается как одна из структурных единиц бесполого размножения цветковых растений в условиях *in vivo* и *in vitro*. Исследователь выделяет эмбриоидогенный тип репродукции, рассматривает эмбриоидогенез как особый способ образования нового индивидуума, а эмбриоидогенез – как оригинальный способ образования спорофита при гомофазном (спорофит → спорофит) воспроизведении. Эмбриоид, аналогично зиготическому зародышу,

характеризуется сопряженным развитием апексов побега и корня, развиваясь как отдельная (от материнского организма или каллуса) единая система с закрытым радикулярным полюсом. Эмбриоиды могут возникать на разных органах растения и на разных стадиях онтогенеза.

При исследовании эмбриоидов, образовавшихся в процессе культивирования изолированных пыльников, употребляются термины «андrogenный зародыш» («androgenic embryo»), «глобулярный пыльцевой зародыш» («globular pollen embryo»). На наш взгляд, эти термины неприемлемы. Применяемый же термин «пыльцевой эмбриоид» («pollen embryooid») эмбриологически корректнее. Термин «эмбриоподобная структура» («embryo-like structure») удачен, но не отражает происхождения этой структуры. Мы предлагаем использовать термин «микроспориальный эмбриоид» («microsporial embryooid») по аналогии с понятием «зиготический зародыш».

При органогенезе инициальная клетка андроклинии сначала формирует недифференцированный каллус. После переноса на питательную среду, индуцирующую органогенез, в каллусе отмечаются процессы ризогенеза, геммогенеза, гемморизогенеза и эмбриоидогенеза. В культуре *in vitro* пыльников яровой мягкой пшеницы только два процесса ведут к желаемому результату – образованию растений-регенерантов – гемморизогенез и эмбриоидогенез [34]. Гемморизогения также оценивается как тип бесполого размножения растений [33, с. 37–39]. Важно, что контролируемые условия культуры *in vitro* (главным образом, фитогормональный состав среды) позволяют управлять процессом андроклинии по нужному экспериментатору пути и получать растения-регенеранты в массовом количестве.

Несмотря на достаточную длительную историю изучения каллусогенеза как в условиях *in vivo*, так и в условиях *in vitro*, однозначного определения каллуса не предложено. Так, Т.Б. Батыгина [6, с. 64] под каллусом понимает гетерогенную интегрированную структуру (систему), образующуюся в результате пролиферации клеток на поверхности отдельных структур растительного организма; как правило, каллус формируется из исходно разных клеток генеративных и вегетативных

органов; состоит из групп неоднородных клеток, имеющих различные морфогенетические потенции, которые реализуются различными путями (эмбриоидогенез, органогенез, гистогенез).

Для характеристики каллуса, возникшего в культуре изолированных пыльников, по-видимому, имеет смысл согласиться с терминами «микроспориальный каллус» («microsporial callus»), «пыльцевой каллус» («pollen callus») в редакции «андроклиний каллус» («androclinic callus»). На наш взгляд, термин «андрогенный каллус» («androgenic callus») не вполне допустим, поскольку, как указывалось выше, необходимо различать понятия «андрогенез *in vitro*» и собственно «андрогенез».

В целом важность унификации терминологии, используемой в любой отрасли науки, очевидна. Безусловно, прав L. van der Pijl [35], полагавший, что дифференциация терминов – это не просто игра словами, но совершенно необходимое условие, чтобы разобраться в природе вещей.

Перспективный подход, позволяющий решить ряд остродискуссионных терминологических вопросов при разработке инновационной биотехнологии андроклинией гаплоидии, – применение данных эмбриологии растений – как классической, так и экспериментальной.

Исследование выполнено в рамках РФФИ-Поволжье (грант № 08-04-97045), а также программы «Ведущие научные школы РФ» (грант № НШ 7637.2010.4).

ЛИТЕРАТУРА

1. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы / Н.Н. Круглова [и др.]. М.: Наука, 2005. 99 с.
2. Guha S., Maheshwari S. *In vitro* production of embryos from anther of *Datura* // Nature. 1964. V. 204, № 4957. P. 497.
3. Androgenesis and haploid plants (in memory of J.-P.Bourgin) / [Eds Y. Chupeau, M.Caboche, Y.Henry]. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1998. 297 p.; Anther and pollen. From biology to biotechnology. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1999. 318 p.; Сатарова Т.Н. Андрогенез и эмбриокультура у кукурузы *in vitro*: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 2002. 41 с.; Игнатова С.А. Биотехнологические основы получения гаплоидов, отдаленных гибридов и соматических регенерантов зерновых и бобовых культур в различных системах *in vitro*: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Одесса, 2004. 48 с.; Haploids in higher plants. Vienna, 2006. 65 p.; Белинская Е.В. Создание признаковой коллекции ячменя по способности к андрогенезу *in vitro* и ее использование в генетических и биотехнологических исследованиях // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. 2007. Т. 5, № 1–2. С. 11–20; Бишимбаева Н.К. Цитофизиологические основы биотехнологии длительной регенерации растений в культуре тканей зерновых злаков: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Алматы, 2007. 37 с.
4. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б. Методические рекомендации по использованию морфогенетического потенциала пыльника в биотехнологических исследованиях яровой мягкой пшеницы. Уфа: Гилем, 2002. 39 с.; От микроспоры – к сорту / Т.Б. Батыгина [и др.]. М.: Наука, 2010. 174 с.
5. Батыгина Т.Б. Предисловие // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы цветка: под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 19–23.
6. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Л.: Наука, 1987. 103 с.
7. Суханов В.М. Андроклиния и ее особенности у пшеницы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1983. 24 с.; Круглова Н.Н. Морфогенез в культуре пыльников пшеницы: эмбриологический подход. Уфа: Гилем, 2001. 175 с.; Эмбриологические основы андроклинии пшеницы... С. 9–23.
8. Суханов В.М., Тырнов В.С. Получение гаплоидов *in vitro* из гаметических клеток // Гаплоидия и селекция. М.: Наука, 1976. С. 99–110.
9. De Buyser J., Henry Y., Lonnet P. Florin: a doubled haploid wheat variety developed by the anther culture method // Plant Breed. 1987. V. 98, № 1. P. 53–56.
10. Kartha K., Graf R. McKenzie wheat // Bull. Plant Biotechnol. Inst. 1999. № 1. P. 9–12.
11. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е., Маметьева Т.Б. Проблемы морфогенеза *in vivo* и *in vitro* (эмбриоидогенез у покрытосеменных) // Ботанический журнал. 1978. Т. 63, № 1. С. 87–111.
12. Хохлов С.С. Общие вопросы гаплоидии // Гаплоидия и селекция. М.: Наука, 1976. С. 5–14.
13. Тырнов В.С. Гаплоидия у растений: Научное и прикладное значение. М.: Наука, 1998. 53 с.; Тырнов В.С. Гаплоидия у растений: терминология и классификация. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2005. 41 с.

14. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Инициальная клетка андроклинии // Физиология и биохимия культурных растений. 2006. Т. 38, № 4. С. 279–291.
15. Банникова В.П., Хведынич О.А. Основы эмбриологии растений. Киев: Наукова думка, 1982. С. 20–43; Батыгина Т.Б. Хлебное зерно... С. 14–21.
16. Батыгина Т.Б. Пыльник как модель изучения морфогенетических потенций и путей морфогенеза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. С. 120–121.
17. Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б., Сельдимирова О.А. Морфогенетический потенциал спорогенных клеток пыльника злаков // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120, № 5. С. 490–500.
18. Круглова Н.Н. Морфогенез в культуре пыльников пшеницы. С. 43–57; Круглова Н.Н., Батыгина Т.Б. Стресс как фактор индукции андроклинии у злаков. Компетентный объект стрессового воздействия // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121, № 1. С. 67–78; Batygina T.B. Critical periods used to embryonal structures // Abstracts of XVII Congress on Sexual Plant Reproduction. Lublin, 2002. P. 33; Эмбриологические основы андроклинии пшеницы... С. 39–44.
19. Круглова Н.Н. Микроспора злаков как модельная система для изучения путей морфогенеза: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002. 48 с.; От микроспоры – к сорту... С. 103–105.
20. Круглова Н.Н. Периодизация развития пыльника злаков как методологический аспект изучения андрогенеза *in vitro* // Известия РАН. Серия биологическая. 1999. № 3. С. 275–281.
21. Круглова Н.Н. Морфогенез в культуре пыльников пшеницы...
22. Круглова Н.Н. Микроспора злаков как модельная система для изучения путей морфогенеза...
23. От микроспоры – к сорту... С. 75–84.
24. Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig: Engelmann, 1909. 650 s.
25. Бутенко Р.Г. Клеточные и молекулярные аспекты морфогенеза растений *in vitro* // I Чайлахянские чтения. Пущино: Пущинский НЦ, 1994. С. 7–26; Бутенко Р.Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе. М.: ФБК-ПРЕСС, 1999. 160 с.
26. Батыгина Т.Б., Рудский И.В. Роль стволовых клеток в морфогенезе растений // Доклады Академии наук. 2006. Т. 410, № 5. С. 1–3.
27. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы... С. 52–70; От микроспоры – к сорту... С. 110–127.
28. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы. С. 71–80; От микроспоры – к сорту... С. 128–137.
29. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Начальный этап андроклинии // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126, № 5. С. 462–471.
30. Круглова Н.Н., Куксо П.А. Стressовая индукция андроклинии // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126, № 3. С. 275–285.
31. Vasil I., Hildebrandt A.C. Variations of morphogenetic behavior in plant tissue cultures. I. *Cichorium endivia* // American Journal of Botany. 1966. V. 53, № 9. P. 869–874.
32. Токин Б.П. Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация // Журнал общей биологии. 1969. Т. 30, № 1. С. 15–21.
33. Батыгина Т.Б. Воспроизведение, размножение и возобновление растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 35–39.
34. Эмбриологические основы андроклинии пшеницы... С. 85–86; От микроспоры – к сорту... С. 141–163.
35. Pijl L. van der. Principles of dispersal in higher plants. Berlin: Springer-Verlag, 1969. 169 p.



UNIFICATION OF TERMINOLOGY IN THE DEVELOPMENT OF INNOVATIVE BIOTECHNOLOGY OF ANDROCLINAL HAPLOIDY

© N.N. Kruglova

The terminology used in innovative biotechnology of androclinal haploidy in *in vitro* anther culture was analyzed the position of classical and experimental plant embryology (on the example of spring soft wheat). Some new terms are suggested.

Key words: biotechnology, anther culture *in vitro*, plant embryology, spring soft wheat

УДК 635:918:581:232/275+631.425582.232/275

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОЧВЕННОЙ МИКОБИОТЫ ОРАНЖЕРЕИ
БОТАНИЧЕСКОГО САДА-ИНСТИТУТА
УФИМСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН**

© З.Н. Сулейманова, В.А. Михайлова

Приведены результаты изучения видового состава почвенной микробиоты оранжереи Ботанического сада-института Уфимского научного центра Российской академии наук. Выявлено неравномерное распределение почвенных микромицетов разных систематических групп под различными видами тропических и субтропических растений, а также изменения количества видов почвенных микромицетов по временам года – лето, осень, зима и весна.

Ключевые слова: почвенная микробиота, микромицеты, тропические и субтропические растения

В почве встречаются грибы всех систематических групп. Грибы могут пребывать в почве как в активном состоянии в виде развивающегося мицелия с репродуктивными и вегетативными спорами, так и в покоящемся состоянии в виде различных покоящихся спор, микросклероций, способствующих их сохранению в почве. В почве, главным образом на растительных остатках, можно обнаружить различные фитопатогенные грибы, из которых большая часть не является истинными почвенными грибами [1].

При содержании и сохранении коллекций тропических и субтропических растений в условиях оранжереи одними из важных факторов являются почвенный состав, агрохимический и гидротермический режим почв, освещенность, влажность, а также, на наш взгляд, влияние сезонной динамики видового состава почвенных микромицетов.

При изучении микроскопических почвенных грибов необходимо уметь выявлять их в почве, распознавать и точно идентифицировать видовую принадлежность, устанавливать их типичную группировку видов для данного образца почвы. Также не менее важно отдифференцировать истинные почвенные грибы от фитопатогенных и других форм микроскопических грибов [2].

Изучение особенностей организации, умелое использование и регулирование развития почвенных микромицетов может способствовать повышению плодородия почв, сохранению биологического разнообразия видов и разновидностей высших растений.

Цель исследований. С целью выявить изменения видового состава почвенных микромицетов по сезонам года почв оранжереи Ботанического сада-института УНЦ РАН в 2006–2007 гг. проводились опыты.

Методы выделения микроскопических грибов из почвы. Почвенные микроскопические грибы можно исследовать непосредственно в почве или после выделения их из почвы (при росте на искусственных питательных средах). И в том, и другом случаях необходимо наиболее полно выявить и идентифицировать весь видовой состав грибов, обитающих в почве [3].

Существующие методы исследования почвенных микроскопических грибов можно подразделить на две основные группы [4]. К первой относятся методы, основанные на выделении грибов из почвы путем посева мелких частичек почвы или водно-почвенных суспензий (болтушек), приготовленных из

СУЛЕЙМАНОВА Зугура Нурияхметовна – к.б.н., Ботанический сад-институт УНЦ РАН,
e-mail: zugura-ufabotsad@mail.ru

МИХАЙЛОВА Валентина Александровна – к.б.н., Стерлитамакская государственная педагогическая
академия им. Зайна б. Биишевой, e-mail: botsad@anrb.ru

смеси почвы и воды, на питательные микробиологические среды для выращивания грибных культур из различных грибных зародышей, находящихся в почве. Ко второй группе относятся методы, основанные на исследовании грибов в условиях их естественного существования в почве. При ранних микологических работах для выделения микроскопических грибов из почвы пользовались главным образом следующими двумя способами:

1. Приготовлением почвенной суспензии в стерильной водопроводной воде с последующим высевом на агаризованную питательную среду в чашки Петри. Впервые этот метод применен Удемансом и Кенингом [5].

2. Непосредственным посевом небольших комочеков исследуемого образца почвы на агаризованные питательные среды в чашки Петри. Впервые этот метод применил Хагем [6]. Оба способа использовались и в последующих исследованиях по почвенным грибам в неизменном или несколько модифицированном виде.

Исследование почвенной микробиоты оранжереи Ботанического сада-института УНЦ РАН проводилось под различными 15-ю растениями, так называемыми ключевыми участками, которые отмечены номерами: бамбук настоящий (*Bambusa vulgaris*) – № 1, банан мудрецов (*Musa sapientum*) – 2, гinkго двулопастной (*Ginkgo biloba*) – 3, каузарина хвоощелистная (*Casuarina equisetifolia*) – 4, кипарис вечнозеленый (*Cupressus sempervirens*) – 5, кофе аравийский (*Coffea arabica*) – 6, лавр камфорный (*Cinnamomum camphora*) – 7, магнолия крупноцветковая (*Magnolia grandiflora*) – 8, мушмула германская (*Eriobotrya germanica*) – 9, монстера привлекательная (*Monstera deliciosa*) – 10, тетрастигма Вуанье (*Vitis Voinierianum*) – 11, финик канарский (*Phonix canariensis*) – 12, апельсин китайский (*Citrus sinensis*) – 13 и эвкалипт камальдульский (*Eucalyptus camaldulensis*) – 14. Именно под этими деревьями проводится исследование почвенной микробиоты. Нами также изучалась почва под экспозицией суккулентов – (№ 15). Для контроля была выбрана почва газонов территории ботанического сада (№ 16). Образцы почв взяты в мае 2006 г. на расстоянии 5 см от ствола дерева, на глубине 5 см.

Результаты и их обсуждение. В результате исследований в оранжерее Ботанического сада-института УНЦ РАН выявлено максимальное количество микромицетов под следующими видами растений: бамбук метаке – 28 видов (7%), финик канарский – 27 (7%), банан мудрецов – 23 (6%), кипарис вечнозеленый – 23 вида (6%).

Минимальное количество микромицетов обнаружено под следующими видами растений: монстера привлекательная, гингко двулопастной и эвкалипт камальдульский – по 19 видов (6%); на контролльном участке – 19 (5%), под экспозицией суккулентов – 16 видов (5%).

Космополитами являются следующие виды микромицетов: *Chaetomium rubrogenum v. Warmelo*. Они были обнаружены на 13 ключевых участках. Микромицеты *Achlya oviparvula Rogers* и *Achlya caroliniana Coker, Bot.* выявлены на 12 ключевых участках.

Но есть и микромицеты, имеющие узкий диапазон распространения.

Анализ полученных данных за четыре сезона исследования почвенной микробиоты оранжереи Ботанического сада привел к следующим результатам:

Для ключевых участков № 1, 5, 7, 11 и 16 (1 – бамбук настоящий, 5 – кипарис вечнозеленый, 7 – лавр камфорный, 11 – тетрастигма Вуанье и 16 – контроль) в июле месяце характерно максимальное количество видов почвенных микромицетов (32 – *Araiopora spinosa*, 22 – *Aphanomyces polyporidis*, 20 – *Fusarium scippi*, 25 – *Phoma betaiae* и 29 – *Fusarium culmorum*).

В ноябре на всех участках происходит незначительное снижение количества видов почвенных микромицетов (31 – *Apodachlya pyrifera*, 19 – *Lagendium papillosum*, 21 – *Chaetomium glabosum* и 12 – *Aphanomyces volvensis*).

В феврале наблюдается минимальное количество почвенных микромицетов (25 – *Phoma betaiae*, 16 – *Rhizophlyctis rosea*, 14 – *Chaetomium rubrogenum*). На ключевом участке № 16 (контроль), который находится за пределами Ботанического сада-института УНЦ РАН, отсутствуют какие-либо виды почвенных микромицетов. Даже использование специальных питательных сред для культивиро-

вания почвенных грибов не дало положительных результатов.

В мае наблюдается резкое увеличение количества видов почвенных грибов (28 – *Chaetomium spirale*, 23 – *Aphanomyces astaci*, 21 – *Chaetomi*, 22 – *Aphanomyces polysporis* и 19 – *Lagendium papillosum*), но по количеству видов не является максимальным и занимает второе место после июля.

Таким образом, для ключевых участков № 2 (банан мудрецов), 4 (казуарина хвошелистная) и 14 (эвкалипт) соответствует естественным природным явлениям, наблюдаемым в течение вегетационного периода.

Для ключевых участков № 2, 4 и 14 (2 – банан мудрецов, 4 – казуарина хвошелистная и 14 – эвкалипт камальдульский) характерно максимальное количество видов почвенных микромицетов в ноябре месяце (26 – *Synchitrum anemones*, 25 – *Phoma betae* и 22 – *Aphanomyces polysporis*).

В июле количество почвенных микромицетов незначительно меньше, чем в ноябре (25 – *Phoma betae*, 24 – *Aphanomyces laevis* и 21 – *Chaetomium glabosum*). Минимальное количество почвенных микромицетов наблюдается в феврале (21 – *Chaetomium glabosum*, 18 – *Gymnoascus vinaceus*, и 20 – *Fusarium scippi*). В мае наблюдается незначительное увеличение количества видов почвенных грибов (23 – *Aphanomyces astaci*, 22 – *Aphanomyces polysporis* и 19 – *Lagendium papillosum*).

В ноябре для ключевого участка № 10 (монстера привлекательная) характерно максимальное количество видов (23 – *Aphanomyces astaci*) почвенных микромицетов.

Минимальное количество видов [5] – *Fusarium scippi*) характерно для февраля месяца. В июле и мае по количеству видов почвенных грибов (22 – *Aphanomyces polysporis*) было равным.

В июле и мае для ключевого участка № 3 (гинго двулопастной) характерно равное максимальное количество видов (19 – *Lagendium papillosum*) почвенных микромицетов. В ноябре наблюдается незначительное уменьшение количества видов (15 – *Achlya debaryana*) и достигает минимума в феврале (10 – *Chaetomium seminudum*). Данная ситуация также соответствует естественным процессам, протекающим в биоценозе почвенных грибов. Происходят изменения количества видов почвенных

микромицетов на ключевых участках № 6, 8 и 13 (6 – кофе аравийский, 8 – магнолия крупноцветковая и 13 – апельсин китайский).

В июле, ноябре и мае наблюдается равное количество видов почвенных микромицетов (20 – *Fusarium scippi*, и 22 – *Aphanomyces polysporis*). В феврале – резкое понижение количества видов (14 – *Chaetomium rubrogenum*, 16 – *Rhizophlyctis rosea* и 15 – *Achlya debaryana*).

На ключевом участке № 12 (финик канарский) обнаруживается максимальное количество видов (28 – *Chaetomium spirale*) почвенных микромицетов в июле месяце. В ноябре и в мае наблюдается равное количество видов, но ниже, чем в июле (27 – *Gymnoascus roseus*). Минимальное количество видов – в феврале месяце (25 – *Phoma betae*).

В целом в почвах оранжереи Ботанического сада-института УНЦ РАН прослеживается неодинаковое содержание видов микромицетов, отмечается также разное количество микромицетов под разными культурами. Максимальное количество видов наблюдается в летние (июль) и весенние (май) месяцы, а минимальное количество – в зимний (февраль) месяц.

Несмотря на то, что в оранжерее Ботанического сада в течение всего года наблюдаются оптимальные условия: положительные температуры, нормальная влажность воздуха и другие абиотические факторы, все же прослеживаются изменения количества видов почвенной микробиоты по сезонам. Вероятной их причиной являются изменения определенных факторов среды, например, изменения длины светового дня и интенсивности солнечной радиации, сопровождающейся колебаниями температуры и влажности воздуха в течение суток.

В результате работы были сделаны следующие выводы:

1. В оранжерее Ботанического сада-института УНЦ РАН выявлен 41 вид грибов-микромицетов из 4 отделов, 4 классов, 7 порядков, 7 семейств и 15 родов.

2. Самым многочисленным по числу видов является отдел *Oomycota* – 15 видов (43%). На втором месте – отдел *Ascomycota* – 10 видов (29%) и по 5 видов (14%) приходится на отделы *Chytridiomycota* и *Basidiomycota*.

3. Наиболее часто встречающимися видами являются *Achlya oviparvula Rogers*, *Achlya*

debaryana Hymphrey и *Leptomitus lacteus* Adardh. Все они представители отдела *Oomycota*. Был выявлен вид, имеющий самый узкий диапазон распространения – *Chaetomium funicolum* Cooke (отдел *Ascomycota*).

5. Максимальное количество видов наблюдается в летний (июль) и весенний (май) месяцы, а минимальное – в зимний (февраль) месяц.

ЛИТЕРАТУРА

1. Красильников Н.А. Микроорганизмы почв и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 463 с.

2. Аристовская Т.В. Методы исследования микрофлоры почв: сб. ст. Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959.

3. Наумов Н.А. Методы микологических и фитопатологических исследований. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. литерат., 1937.

4. Холодный Н.Г. Методы непосредственного наблюдения почвенной микрофлоры // Микробиология. 1935. № 2, 4.

5. Oudemans C.A., Koning J.A.C.J. Prodrome dune flore micologique obtenue par la culture sur gelatine preperee de la teree humeuse du Spanderswoud, pres de Bussum // Arch. Neerland Sci. Nat., 2 ser. 1902. № 7.

6. Hagem O. Untersuchungen über norwegische Mucorineen, I. Vidensk. Selscab/Skrifter., 1907(1908). № 1, 7.

SEASONAL CHANGES IN SOIL MICROBIOTA IN GREENHOUSES OF THE BOTANICAL GARDEN-INSTITUTE USC RAN

© Z.N. Suleymanova, B.A Michailova

The paper shows the results of studying soil microbiota specific composition in greenhouses of botanical garden – institute USC RAN. Non-uniform distribution of soil micromycets of different regular groups under various species of tropical and subtropical plants and also changes of quantity of soil micromycet species with seasons – summer, autumn, spring is revealed.

Key words: soil microbiota, micromycets, tropical and subtropical plants

УДК 504.062.2

НОВЫЕ ШТАММЫ МИКРООРГАНИЗМОВ ДЛЯ ЭФФЕКТИВНОГО ВЫЩЕЛАЧИВАНИЯ ЦВЕТНЫХ МЕТАЛЛОВ ИЗ СУЛЬФИДНЫХ РУД

© О.Н. Логинов, М.Д. Бакаева, Н.Н. Силищев

Тестирование штаммов *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 и ИБ 12 показало возможность их применения для биовыщелачивания отработанных сульфидных медных руд разного происхождения (в частности, из отвалов Медногорского медно-серного комбината, Сибайского филиала Учалинского ГОК). Предлагаемые штаммы извлекали больше меди из отработанных руд по сравнению с типовым штаммом *Acidithiobacillus ferrooxidans* DSM 14882 (ВКПМ-9460).

Ключевые слова: *Acidithiobacillus ferrooxidans*, биологическое выщелачивание, медь

Одной из проблем горнодобывающей промышленности является истощение запасов богатых металлами руд. Так, многие сульфидные месторождения Урала почти полностью выработаны. Появляется необходимость в разработке более бедных цинком и медью месторождений, а также в поиске нетрадиционного сырья для металлургической промышленности. Таким нетрадиционным сырьем могут стать отходы флотационного обогащения руд, в огромных количествах в виде отвалов накопленные на территории горно-обогатительных предприятий. Вторичная их переработка желательна также потому, что данные отвалы представляют собой источник загрязнения прилежащих территорий тяжелыми металлами. Однако отходы флотации с трудом поддаются переработке общепринятыми в российской горной отрасли методами, например обогащению.

Одна из возможностей переработки отходов флотационного обогащения руд связана с их биологическим выщелачиванием: применением микроорганизмов и их метаболитов для избирательного извлечения металлов из рудных пород.

Видовой состав и окислительная активность биоценоза – одни из ключевых факторов, определяющих скорость и глубину биологического выщелачивания руд [1]. Универсальным микроорганизмом, окисляющим сульфиды, является бактерия *A. ferrooxidans*,

которая может использовать в качестве энергетического субстрата практически все сульфидные минералы, восстановленные соединения серы (S^0 , SO_3^{2-} и др.) и другие закисные элементы в растворе, в частности, железо. Клетки этого организма мало проницаемы для некоторых токсичных металлов, например, для меди и цинка.

Для ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов установлено штаммовое разнообразие по таким признакам как скорость роста, скорость окисления источника энергии, оптимальные для роста и энергетических процессов значения pH и температуры, устойчивость к ионам металлов [2]. Основой для штаммового разнообразия *A. ferrooxidans* служит их генетический полиморфизм: хромосомной и плазмидной ДНК [3–4]. В клетках разных штаммов *A. ferrooxidans* может варьировать количество плазмид от 1 до 7 [5–6]. По-видимому, наблюдаемые различия между штаммами *A. ferrooxidans* в активности окисления сульфидных минералов обусловлены разной предысторией существования штаммов. Так, по данным О.В. Тупикиной с соавторами, штамм *A. ferrooxidans*, выделенный из субстрата с более сложным минеральным составом, характеризовался более высокой скоростью роста и окисления разных типов пирита, чем штамм, выделенный из отвала относительно простой по составу бедной руды [7]. Отходы флотаци-

ЛОГИНОВ Олег Николаевич – д.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: bmch@inbox.ru

БАКАЕВА Маргарита Дмитриевна – к.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: margo22@yandex.ru
СИЛИЩЕВ Николай Николаевич – д.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: biolab316@yandex.ru

онного обогащения обладают специфическими свойствами, что делает актуальным поиск специальных активных адаптированных к ним штаммов бактерий.

Целью работы была сравнительная характеристика новых штаммов *Acidithiobacillus ferrooxidans*, выделенных из отходов флотационного обогащения, и типового штамма данного вида по способности к биологическому выщелачиванию меди из отходов флотационного обогащения руд Уральского региона.

Новые штаммы *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 и ИБ 12 поддерживаются в Коллекции микроорганизмов Института биологии Уфимского научного центра РАН и характеризуются следующими признаками. Грамотрицательные бактерии с бациллярной морфологией, клетки размером 0,2–0,4 мкм, подвижные. Штаммы являются облигатными аэробами, хемолитоавтотрофами, строго ацидофильными (рН 1–4). Оптимальная температура для роста 25–30°C. Культивируются на средах с железным (II), марганцевым (II) ионом, элементарной серой, растворимыми и нерастворимыми сульфидами в качестве единственного источника энергии, не способны использовать сахара и пептон. Токсины не образуют, не патогенны (согласно классификации микроорганизмов, приведенных в Санитарных правилах СП 1.2.731-99). На основе морфологических и культуральных признаков идентифицирован с помощью определителя Bergey's Manual of Determinative Bacteriology.

Штаммы хранятся в жидкой питательной среде в холодильнике с пересевом на свежую среду через 1–2 месяца. Для культивирования штаммов *Acidithiobacillus ferrooxidans* с целью накопления биомассы и выщелачивания ионов металлов из отработанных сульфидных руд применяют питательную среду следующего состава:

Раствор А

$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ – 132 мг
 $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ – 53 мг
 $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ – 147 мг
 KH_2PO_4 – 27 мг
 дистиллированная вода – 950 мл
 pH 1,8 (H_2SO_4)

Раствор Б

$\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 20 г
 H_2SO_4 (25N) – 50 мл

Раствор микроэлементов

$\text{MnCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ – 62 мг
 ZnCl_2 – 68 мг
 $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ – 64 мг
 H_3BO_3 – 31 мг
 Na_2MoO_4 – 10 мг
 $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ – 67 мг
 дистиллированная вода – 1000 мл

Стерилизуют растворы при 0,5 атм 30 мин. Стерильные растворы А и Б смешивают и добавляют 1 мл раствора микроэлементов, pH среды 1,8.

Эксперименты по выщелачиванию меди выделенными штаммами бактерий *Acidithiobacillus ferrooxidans* проведены на лабораторной модели кучного биовыщелачивания меди из отходов флотационного обогащения медно-цинковой руды Сибайского филиала Учалинского горно-обогатительного комбината (УГОК) и отходов Медногорского медно-серного комбината. Параллельно были поставлены варианты опыта с суспензиями бактерий *A. ferrooxidans* ИБ 1, *A. ferrooxidans* ИБ 12 и типовым штаммом *A. ferrooxidans* DSM 14882, полученным нами из Всероссийской коллекции промышленных микроорганизмов, с одинаковым исходным титром 10^6 кл/мл и контроль без внесения бактерий этого вида. Для этого 2 кг отхода руды смешивались с 50 мл водной суспензии бактерий с указанным титром, засыпались на стеклянный лоток с отверстиями и помещались в емкость с 4 л питательной среды без железа так, что нижняя поверхность лотка погружалась в питательную среду. Емкости инкубировались при температуре 25°C в течение 21 сут с принудительной аэрацией, периодическим перемешиванием руды и поддержанием pH, равным 1,8–2,5.

Использованный для экспериментов рудный образец отходов флотационного обогащения медно-цинковой руды Сибайского филиала Учалинского горно-обогатительного комбината имел следующие характеристики: содержание меди – $2,24 \pm 0,52$ г/кг, минералогический состав – 75% сростки пирротина и пирита, 20% кварц, 3% пирротин, 1% халькопирит, 1% пирит. Срок хранения отработанной руды в отвалах 1 год. Количество аборигенных ацидофильных железо- и серобактерий $(6,0 \pm 0,7) \cdot 10^3$ кл/мл и $(4,5 \pm 0,1) \cdot 10^2$ кл/мл. Образец из отвалов Медногорского медно-сер-

ного комбината имел следующие характеристики: содержание меди составляло $3,300 \pm 0,035$ г/кг, минералогический состав – 87% пирит, 3% доломит, 7% кварц, 1,5% уголь, 0,3% гематит, 1% халькопирит, 0,2% малахит. Срок хранения отработанной руды в отвалах – 6 лет. Количество аборигенных ацидофильных железо- и серобактерий $(2,8 \pm 0,5) \cdot 10^3$ кл/г и $(2,2 \pm 0,4) \cdot 10^2$ кл/г соответственно. Образцы отработанной руды были предварительно промыты в 1%-й серной кислоте для удаления растворимых солей и простерилизованы в автоклаве в течение 30 мин при 125°C .

Количество хемолитоавтотрофных микроорганизмов в рудных образцах и инокуляте оценивали методом предельных разведений в жидкой питательной среде с железом (II). Активность выщелачивания – по скорости выделения ионов меди в раствор в процессе ферментации с *Acidithiobacillus ferrooxidans*. Концентрация ионов меди в рудных образцах после их предварительного растворения измерялась на атомно-абсорбционном спектрофотометре ASS-3 (Carl Zeiss, Германия). Концентрацию Fe^{3+} определяли спектрофотометрическим методом с сульфосалициловой кислотой (рис. 1).

Результаты эксперимента по биовыщелачиванию меди из отходов Сибайского филиала Учалинского ГОК приведены на рисунках.

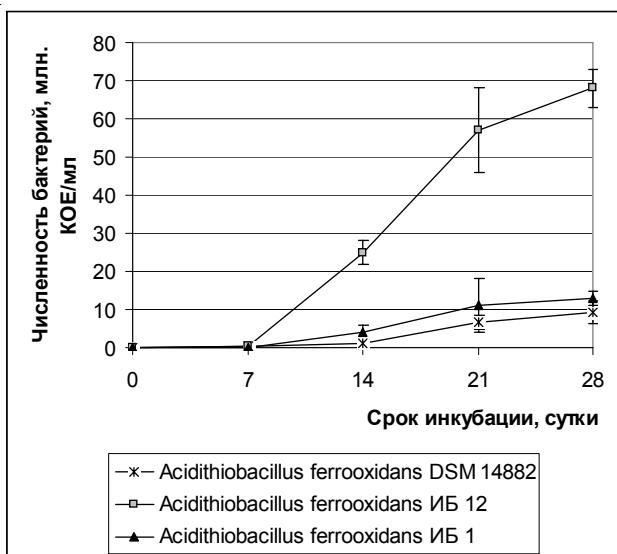


Рис. 1. Динамика численности железобактерий в пульпе с отходами обогащения Сибайского филиала Учалинского ГОК

По окончании процесса ферментации численность микробных клеток в рудных образцах Сибайского филиала Учалинского

ГОК, инокулированных новыми штаммами *Acidithiobacillus ferrooxidans*, оказалась выше на один – два порядка, чем после внесения типового штамма. Титр *Acidithiobacillus ferrooxidans* в рудных образцах, инокулированных микроорганизмами на 21 сут, составил $(6,7 \pm 0,4) \cdot 10^6$ кл/мл для штамма *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1, $(5,7 \pm 0,4) \cdot 10^7$ кл/мл для штамма *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 12 и $(1,1 \pm 0,3) \cdot 10^6$ кл/мл для типового штамма. Максимальная скорость размножения железобактерий отмечена между седьмыми и двадцать первыми сутками опыта.

Более высокая скорость накопления меди в растворе регистрировалась во вторую и третью недели эксперимента (рис. 2). Для вариантов опыта со штаммом *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 12 она была в среднем равна 0,030 г/(л сутки), со штаммом *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 – 0,028 г/(л сутки). Максимальная скорость извлечения металлов совпадала с экспоненциальной фазой роста железобактерий.

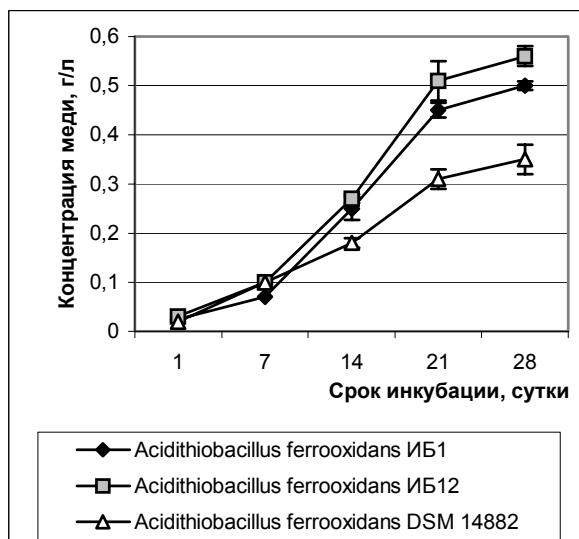


Рис. 2. Динамика выщелачивания ионов меди в раствор из отработанных руд

Степень извлечения меди в процессе выщелачивания для штаммов *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 и ИБ 12 существенно превышала показатели типового штамма – 36 и 41% против 25% на 14 сут для образца из Сибая.

После биологического выщелачивания руд в растворе присутствовали ионы трехвалентного железа в концентрации 8–11 г/л, что согласуется с данными Н.С. Варданяна отно-

сительно скорости окисления пирита активными штаммами сульфобацилл [8]. Причем накопление железа в растворе шло опережающими темпами по сравнению с накоплением меди (рис. 3).

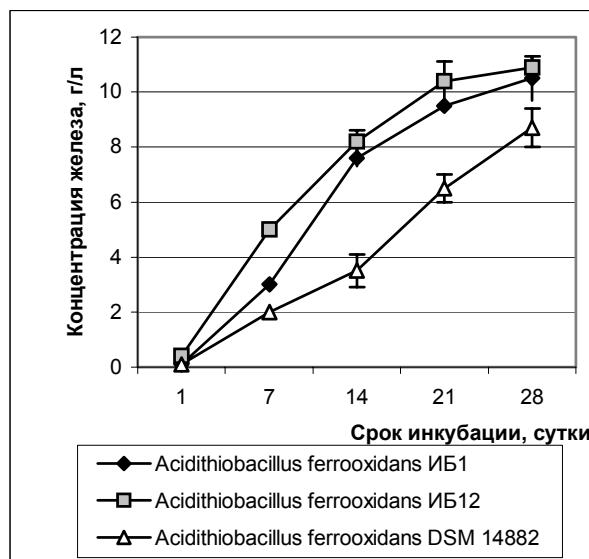


Рис. 3. Динамика выщелачивания ионов железа (III) в раствор из отработанных руд

Результаты биологического выщелачивания отходов Медногорского медно-серного комбината приведены в табл. 1. Сравнение скорости и глубины выщелачивания меди из отходов при участии разных микроорганизмов показало убывание этих показателей в следующем ряду. *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 12 (извлечено 34% меди за 14 сут), *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 (извлечено 30% меди), *Acidithiobacillus ferrooxidans* DSM 14882 (извлечено 19% меди).

Поскольку отработанная руда с Медногорского медно-серного комбината содержала медь в большей концентрации, чем описанные выше отходы, содержание меди в растворе выщелачивания медно-серного комбината также было выше. Однако содержание железа в жидкой фазе оставалось относительно не-

высоким. Более быстрое разрушение соединений меди на фоне слабого разрушения пирита может быть электрохимической особенностью руды, присущей ей с момента добычи или сформироваться под действием климатических и биологических факторов в процессе длительного хранения в отвалах.

Таким образом, штаммы *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 и *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 12 были более эффективны в отношении выщелачивания содержащих сульфиды меди отработанных руд из отвалов Медногорского медно-серного комбината по сравнению с штаммом *Acidithiobacillus ferrooxidans* DSM 14882 (ВКПМ-9460).

Микроорганизмы, предназначенные для биовыщелачивания металлов из отработанных руд, должны обладать устойчивостью к действию ионов этих металлов. Влияние ионов меди, цинка, марганца и кобальта на штаммы бактерий *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 и ИБ 12, а также *Acidithiobacillus ferrooxidans* DSM 14882 было оценено в процессе их культивирования на питательной среде с железом и дополнительным внесением сульфатов этих металлов в возрастающих концентрациях. Время культивирования – 96 ч, температура – 30°C. Результаты экспериментов представлены в табл. 2.

Таблица 1

*Параметры выщелачивания меди из отработанных сульфидных руд
Медногорского медно-серного комбината*

Микроорганизмы	Титр <i>Acidithiobacillus ferrooxidans</i> , кл/мл	Извлечено меди, %	Концентрация меди в растворе, г/л	Концентрация железа в растворе, г/л
<i>Acidithiobacillus ferrooxidans</i> ИБ 1	(1,5±0,7)·10 ⁷	34	0,40±0,05	2,7±0,3
<i>Acidithiobacillus ferrooxidans</i> ИБ 12	(5,7±0,4)·10 ⁷	30	0,35±0,04	2,4±0,2
<i>Acidithiobacillus ferrooxidans</i> DSM 14882 (ВКПМ-9460)	(8,1±0,6)·10 ⁵	19	0,22±0,03	1,60±0,07

Таблица 2

*Максимальные концентрации ионов тяжелых металлов, не подавляющие рост бактерий *Acidithiobacillus ferrooxidans**

Штамм	Концентрация, г/л			
	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Co ²⁺	Mn ²⁺
<i>A. ferrooxidans</i> ИБ 1	20	20	5	10
<i>A. ferrooxidans</i> ИБ 12	40	15	10	10
<i>A. ferrooxidans</i> DSM 14882	15	5	1	5

Добавленные в питательную среду в количестве до 10 г/л ионы Cu^{2+} не оказывали существенного влияния на скорость роста штамма *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 и ИБ 12, тогда как в концентрации 15–20 г/л тормозили, а в концентрации 20–25 г/л подавляли их рост. Токсичность Cu^{2+} по отношению к типовому штамму проявлялась при меньшем содержании металла в среде.

По отношению к ионам Zn^{2+} критическая концентрация, при которой еще возможен рост, для типового штамма *Acidithiobacillus ferrooxidans* DSM 14882 была равна 15 г/л, для *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 и ИБ 12 она составила 20 г/л и 40 г/л соответственно. К кобальту рассматриваемые штаммы были устойчивы вплоть до концентрации 1 г/л и 5–10 г/л соответственно.

Сравнение устойчивости штаммов *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 и ИБ 12 и *Acidithiobacillus ferrooxidans* DSM 14882 к воздействию ионов Mn^{2+} позволило также выявить преимущество новых штаммов, которые были способны расти при концентрации ионов этого металла до 10 г/л.

Таким образом, новые штаммы *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 и ИБ 12 лучше адаптированы к росту в присутствии солей тяжелых металлов по сравнению с типовым штаммом *Acidithiobacillus ferrooxidans* DSM 14882, что служит дополнительным преимуществом в процессе биовыщелачивания меди из отходов обогащения полиметаллических сульфидных руд.

ЛИТЕРАТУРА

1. Каравайко Г.И., Дубинина Г.А., Кондратьева Т.Ф. Литотрофные микроорганизмы окислитель-

ных циклов серы и железа // Микробиология. 2006. Т. 75, № 5. С. 593–629.

2. Каравайко Г.И., Кондратьева Т.Ф., Пивоварова Т.А., Мунтян Л.Н. Физиологические и генетические характеристики некоторых штаммов *Thiobacillus ferrooxidans*, используемых в биогидрометаллургии // Прикладная биохимия и микробиология. 1997. Т. 33, № 5. С. 532–538.

3. Кондратьева Т.Ф., Пивоварова Т.А., Каравайко Г.И. Структурные особенности хромосомной ДНК у штаммов *Thiobacillus ferrooxidans*, адаптированных к росту на средах с пиритом или элементарной серой // Микробиология. 1996. Т. 65, № 5. С. 675–681.

4. Кондратьева Т.Ф., Агеева С.Н., Мунтян Л.Н., Пивоварова Т.А., Каравайко Г.И. Штаммовый полиморфизм плазмидных профилей у *Acidithiobacillus ferrooxidans* // Микробиология. 2002. Т. 71, № 3. С. 373–380.

5. Rawlings D.E., Kusano T. Molecular genetics of *Thiobacillus ferrooxidans* // Microbiol. Rev. 1994. V. 58. P. 39–55.

6. Кондратьева Т.Ф., Агеева С.Н., Пивоварова Т.А., Каравайко Г.И. Характеристика рестрикционных профилей хромосомной ДНК у штаммов *Acidithiobacillus ferrooxidans*, адаптированных к разным субстратам окисления // Микробиология. 2002. Т. 71, № 4. С. 514–520.

7. Тупикина О.В., Кондратьева Т.Ф., Саморукова В.Д., Рассулов В.А., Каравайко Г.И. Зависимость фенотипических характеристик штаммов *Acidithiobacillus ferrooxidans* от физических, химических и электрофизических свойств пиритов // Микробиология. 2005. Т. 74, № 5. С. 596–603.

8. Варданян Н.С. Окисление пирита и халькопирита смешанными культурами сульфобацилл и железо- или сероокисляющих бактерий // Биотехнология. 2003. № 6. С. 79–83.

NEW STRAINS OF MICROORGANISMS FOR EFFECTIVE BIOLEACHING OF NONFERROUS METALS FROM SULPHIDIC ORES

© O.N. Loginov, M.D. Bakaeva, N.N. Silischev

Strains *Acidithiobacillus ferrooxidans* ИБ 1 and ИБ 12 showd their possibk application for bioleaching different used sulphidic copper ores (in particular from dumps of Mednogorsky copper-sulfuric industrial complex, Sibajsky branch of Uchalinsky ore-dressing and processing enterprise). Offered strains recoved more copper compared to typical strain *Acidithiobacillus ferrooxidans* DSM 14882 (ВКПМ-9460).

Key words: *Acidithiobacillus ferrooxidans*, biological leaching, copper

УДК 579.841.15:579.222.3

BACILLUS SUBTILIS B-1742Д – ДЕСТРУКТОР ФЕНОЛА И 2,4-ДИХЛОРФЕНОЛА

© В.В. Коробов, Н.В. Жарикова, Л.Г. Анисимова, Т.Р. Ясаков,
Е.Ю. Журенко, И.В. Кусова, Т.В. Маркушева

Выделен новый штамм *Bacillus subtilis* B-1742Д, способный утилизировать фенол и 2,4-дихлорфенол (2,4-ДХФ). В периодической культуре количество фенола в культуральной среде снижалось на 33%, а 2,4-ДХФ – на 70%. На примере ОАО «Уфахимпром» показано, что культура *Bacillus subtilis* B-1742Д способна утилизировать фенолы в реальных сточных водах нефтехимического производства.

Ключевые слова: деструкция, фенол, 2,4-дихлорфенол, *Bacillus subtilis*

Фенол и его производные широко используются практически во всех областях промышленности: в производстве лаков и красок, синтетических смол, пластификаторов, поверхностно-активных и дубильных веществ, ядохимикатов, стабилизаторов, антисептиков [1–2]. Вследствие интенсивного использования фенолов фенольные соединения постоянно присутствуют в сточных водах многих предприятий химического профиля, а также коксо- и нефтехимии, целлюлозной и деревообрабатывающей промышленности. Наличие заместителей в составе молекулы фенола приводит к усложнению процесса минерализации ароматического кольца, следовательно, и к ухудшению очистки стоков. Из-за высокой устойчивости к разложению синтетические ароматические соединения могут накапливаться в окружающей среде, а аккумуляция в организме животных и человека может привести к развитию ряда заболеваний, в т.ч. и онкологических.

Одним из наиболее безопасных и перспективных подходов к решению проблемы улучшения качества очистки сточных вод от фенола и его хлорированных производных являются технологии с применением микробиологических организмов. Способность к акцептированию

и расщеплению ксенобиотиков позволяет осуществить переработку значительных объемов загрязнений без образования продуктов вторичного поражения среды. Поэтому современный этап исследований микробиологической конверсии ксенобиотиков характеризуется выраженным практическим интересом к поиску новых штаммов для использования в технологиях ремедиации среды [3].

Цель настоящей работы – выявить возможность применения нового штамма-деструктора *Bacillus subtilis* B-1742Д для улучшения процесса очистки промышленных сточных вод от фенола и 2,4-дихлорфенола.

Условия эксперимента. Объектом исследования являлся штамм *Bacillus subtilis* B-1742Д, который был выделен из образца природного сообщества микроорганизмов, подвергавшегося воздействию факторов нефтехимического производства на территории Уфимского промузла, который объединяет предприятия, использующие в своих производственных циклах фенол и его хлорированные производные. Штамм был идентифицирован, согласно признакам культурально-морфологической, физиологико-биохимической

КОРОБОВ Владислав Викторович – к.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: vacikk@mail.ru
 ЖАРИКОВА Наталья Владимировна – к.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: puzzle111@yandex.ru
 АНИСИМОВА Лилия Георгиевна, Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: anisimovavalilya@gmail.com
 ЯСАКОВ Тимур Рамилевич – к.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: yasakovt@gmail.com
 ЖУРЕНКО Евгения Юрьевна – к.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: zhurenkoe@gmail.com
 КУСОВА Ирина Валерьевна – к.т.н., Уфимский государственный авиационный технический университет, e-mail: ib@anrb.ru
 МАРКУШЕВА Татьяна Вячеславовна – к.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: tvmark@anrb.ru

дифференциации и типирования по последовательности гена 16S рРНК, как *Bacillus subtilis* [4]. Для культуры характерен аэробный рост, при этом оптимальные условия наблюдались в диапазоне температур от +30°C до +40°C и значениях pH, близких к нейтральным: 6,8–7,2. Клетки по Граму положительные, имели форму коротких палочек. Штамм использовал в качестве источника углерода мальтозу, сахарозу, арабинозу, сорбит, маннозу, цитрат и малонат натрия, обладал каталазной и нитратредуктазной активностью, осуществлял гидролиз желатины, крахмала и казеина. Изолят не использовал в качестве источников питания рамнозу, галактозу и лактозу и не проявлял лецитиназную активность. Депонирование штамма *B. subtilis* B-1742Д произведено во Всероссийской коллекции микроорганизмов Государственного научно-исследовательского института (ВКПМ ГосНИИ) генетики и селекции промышленных микроорганизмов.

Посевной материал бактерий получали выращиванием в разбавленном мясопептонном бульоне (1МПБ:7H₂O) при температуре +30°C. Далее культуру засевали в количестве 0,01% объема в жидкую минеральную среду следующего состава в г/л: NH₄Cl – 1; K₂HPO₄ – 5; MgSO₄·7H₂O – 0,05; FeSO₄·7H₂O – 0,005; CuSO₄·5H₂O – 0,001; ZnSO₄ – 0,008; pH – 6,8–7,0. В данную минеральную среду объемом 100 мл вносили фенол или 2,4-ДХФ в концентрации 100 мг/л. Колбы инкубировали в терmostатированных орбитальных встряхивателях УВМТ-12-250 при 115–120 об/мин. Рост контролировали по значению оптической плотности клеточной суспензии при длине волны 590 нм на фотоколориметре КФК-2.

Определение количества фенолов в культуральной жидкости проводили согласно стандартного фотометрического метода [5]. Для анализов отбирали 5 мл культуральной жидкости, которую освобождали от клеток бактерий центрифугированием при 5 тыс. об. / мин в течение 30 мин. Далее к пробе последовательно добавляли 30 мкл 2%-го раствора 4-аминоантимирина, 100 мкл 2 н раствора амиака и 100 мкл 2%-го раствора калия железосинеродистого. Смесь перемешивали после добавления каждого компонента реакции и через 10 мин измеряли коэффициент пропускания на фотоколориметре КФК-2 при длине

волны 540 нм. Концентрацию фенолов определяли по градуировочному графику, построеному в стандартных условиях определения.

Количество фенолов в реальных сточных водах определяли согласно методическому руководству по анализу сточных вод нефтеперерабатывающих и нефтехимических заводов [6]. Отобранные пробы сточных вод консервировали для предотвращения окисления фенолов 50%-м едким натром из расчета 5 мл NaOH на 1л пробы. Затем помещали пробу в перегонную колбу, добавляли 10%-й раствор CuSO₄ (1 мл на 100 мл) и подкисляли разбавленной серной кислотой. После этого из проб отгоняли фенолы. Ход определения фенолов меняли в зависимости от их концентрации в полученном отгоне. При концентрации фенолов больше 0,4 мг/л определение проводили так же, как в культуральной жидкости. При содержании фенолов меньше 0,4 мг/л соединения извлекали экстрагирующей смесью хлороформ-изоамиловый спирт и водные растворы экстрактов фотоколориметрировали после реакции с 4-аминоантимирином в присутствии калия железосинеродистого. Содержание фенола в анализируемой пробе находили по калибровочной кривой, которую строили по значениям стандартных образцов.

Результаты и обсуждение. Бациллы обладают удивительной жизнеспособностью, они не только часто доминируют в природных экосистемах, но и способны выживать в постоянно меняющихся условиях трансформированных экосистем, включая загрязненные промышленные экотопы. Известна способность бактерии рода *Bacillus* деградировать самые разнообразные ксенобиотики: осуществлять минерализацию фенантренов [7], разнообразных бифенилов [8], нафталина [9], фталатов [10].

В настоящем исследовании изучена способность штамма *B. subtilis* B-1742Д минерализовать молекулы фенола и 2,4-дихлорфенола. Динамика роста культуры *B. subtilis* B-1742Д в модельных условиях использования фенола и 2,4-ДХФ в качестве единственного источника углерода и энергии приведена на рис. 1.

Существенное накопление массы клеток штамма *B. subtilis* B-1742Д при использовании фенола в периодической культуре происходило в течение суток. Значение оптической

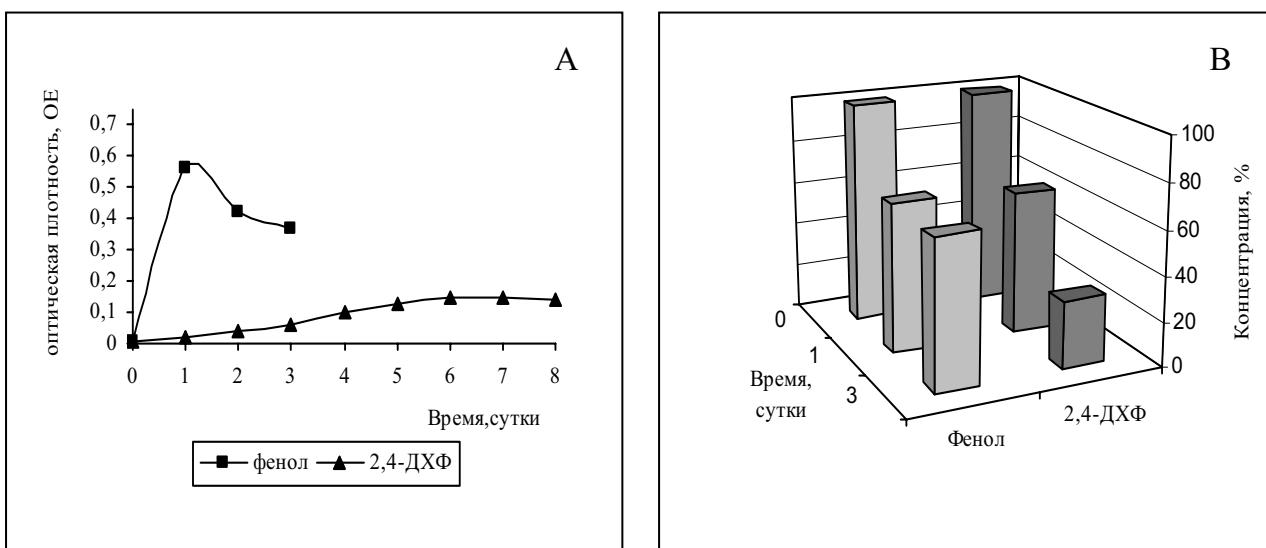


Рис. 1. Зависимость значений оптической плотности клеточной суспензии OD_{590} от времени инкубации *B. subtilis* B-1742Д в условиях использования фенола и 2,4-ДХФ в качестве источников углерода и энергии (A). Динамика содержания фенола и 2,4-ДХФ в среде культивирования (B)

плотности клеточной суспензии достигало за это время максимального значения (0,56 ОЕ), затем клетки штамма заканчивали свой рост. Уровень ассимиляции фенола достигал к первым суткам 33% контроля (см. рис. 1).

В среде с 2,4-ДХФ значение оптической плотности клеточной суспензии *B. subtilis* B-1742Д достигало 0,15 ОЕ, а концентрация 2,4-ДХФ снижалась за первые сутки на 36%, и далее к третьим суткам на 70 % начального уровня (см. рис. 1). Измерение оптической плотности клеточной суспензии штамма *B. subtilis* B-1742Д в условиях роста на 2,4-ДХФ было затруднено и показатель ОД оставался на низком уровне в связи с образованием видимых скоплений клеток и клеточных пленок.

Из приведенного видно, что уровень ассимиляции фенола и 2,4-ДХФ штамма *B. subtilis* B-1742Д на первые сутки культивирования был примерно одинаков. Далее, к третьим суткам культура на феноле заканчивала свой рост, при этом количество субстрата в среде не изменялось, а культура на 2,4-ДХФ к третьим суткам утилизировала галогензамещенный аналог фенола на 70%. Полученные данные показывают, что штамм *B. subtilis* B-1742Д способен утилизировать фенол и 2,4-ДХФ в водной среде.

С учетом того, что штамм *B. subtilis* B-1742Д обладает метаболической активностью в отношении фенолов, была исследована возможность практического применения культуры

B. subtilis B-1742Д для улучшения качества очистки сточных вод от фенола и его хлорированных производных. С этой целью были проведены испытания штамма на сточных водах ОАО «Уфахимпром».

Согласно характеристике стоков данного предприятия, усредненное содержание фенолов в пробе сточных вод составляло 30,4 мг/л. Применение культуры *B. subtilis* B-1742Д позволило увеличить степень доочистки вод от фенолов в течение двух суток на 66,4%. Далее к 5-м суткам инкубации суммарное содержание фенолов падало до 0,03% (0,01 мг/л).

Испытания штамма *B. subtilis* B-1742Д на ОАО «Уфахимпром» (рис. 2) показали, что культура активна в реальных условиях сточных вод. Приведенные характеристики по доочистке стоков показали, что применение культуры *B. subtilis* B-1742Д позволяет существенно снизить концентрацию фенолов в стоке химического предприятия.

Сравнительный анализ полученных результатов с данными ранее проведенных исследований на аэробных бактериях показал, что микроорганизмы, способные использовать молекулы фенола и 2,4-ДХФ в качестве единственного источника углерода и энергии, в большинстве относяны к родам *Arthrobacter*, *Pseudomonas*, *Rhodococcus*. Вместе с тем выделено несколько штаммов рода *Bacillus*, способных осуществлять конверсию фенола и 2,4-ДХФ.

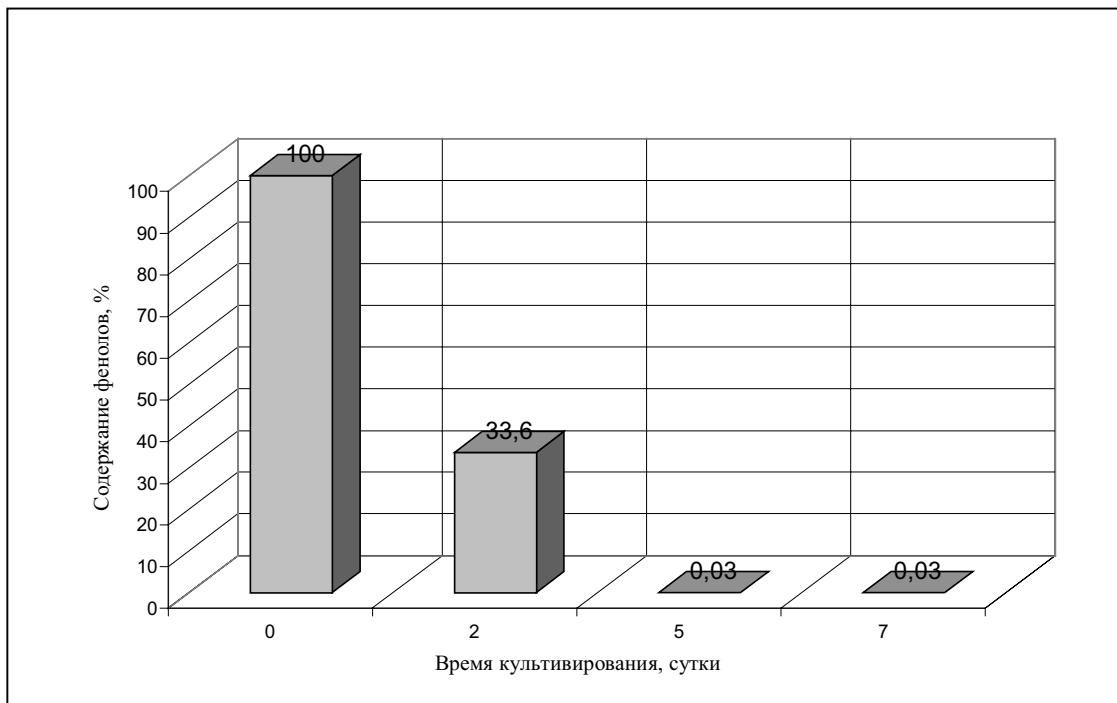


Рис. 2. Содержание фенолов в пробе сточных вод ОАО «Уфахимпром» до и после процесса доочистки с использованием штамма *B. subtilis* B-1742Д

Из вод, загрязненных фенольными соединениями, были выделены бактериальные штаммы, принадлежащие роду *Bacillus*, способные расти на феноле и алкилфенолах применяемых в качестве источника углерода и энергии. Авторами был определен наиболее активный в утилизации ксенобиотиков изолят – *Bacillus pumilis* [11].

Из активного ила стальной фабрики был выделен штамм *Bacillus cereus* Jp-A. В лабораторных условиях фенол при начальной концентрации 0,47, 0,94 и 1,41 г/л был полностью деградирован в пределах 16, 24 и 32 ч соответственно, но рост штамма ингибировался когда концентрация фенола была 2,82 г/л [12].

Таллуром с соавторами была выделена из почвы культура *Bacillus* sp. PHN 1, способная утилизировать фенол, р-крезол, о-крезол, м-крезол, 4-гидроксибензойную и гентизиновую кислоты в качестве единственного источника углерода и энергии [13].

Была выделена чистая культура *Bacillus cereus* GN1, деградирующая 2,4-ДХФ. Деградация 2,4-ДХФ была исследована в жидкой среде в аэробных условиях при начальной концентрации 1,9–52,6 мг/л 2,4-ДХФ. Уровень деградации 2,4-ДХФ мог быть вплоть до концентрации 37,6 мг/л, а более высокие концен-

трации 2,4-ДХФ (52,6 мг/л) оказывались ингибирующими для клеточного роста [14].

Из загрязненной почвы выделен бактериальный консорциум состоящий из четырех видов *Bacillus*, осуществляющих эффективную биодеградацию 2-хлорфенола, 3-хлорфенола, 2,4-дихлорфенола. Количества 2,4-ДХФ, метаболизированные за 21-й день, достигали пиковых значений 197–235 мг/л [15].

В результате данного исследования выделена новая культура рода *Bacillus* вида *subtilis*. Установлено, что штамм может утилизировать фенол и 2,4-ДХФ. Культура *B. subtilis* B-1742Д сохраняет свои свойства в условиях промышленного стока.

Работа выполнена в рамках гранта Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

ЛИТЕРАТУРА

- Грушко Я.М. Вредные органические соединения в промышленных сточных водах. Л.: Химия, 1982. 216 с.
- Харлампович Г.Д., Чуркин Ю.В. Фенолы. М.: Химия, 1974. 376 с.
- Methodologies for the characterization of microbes in industrial environments: a review / J. Mauko-

- nen [et al.] // J. Industrial Microbiology and Biotechnology. 2003. V. 52, №. 6. P. 327–356.
4. Определитель бактерий Берджи / под ред. Дж. Хоулта [и др]. 9-е изд. М.: Мир, 1997. 799 с.
5. Губен-Вейль И. Методы органической химии. М.: Госхимиздат, 1963. 1032 с.
6. Методическое руководство по анализу сточных вод нефтеперерабатывающих и нефтехимических заводов. М., 1977. С. 367–387.
7. Angus B. Carmichael, Luet-Lok Wong. Protein engineering of *Bacillus megaterium* CYP102. The oxidation of polycyclic aromatic hydrocarbons // Eur. J. Biochem. 2001. V. 268. P. 3117–3125.
8. Hanumanthaik P. Doddamani, Harichandra Z. Ninnekar. Biodegradation of Phenanthrene by a *Bacillus* Species // Current Microbiology. 2000. V. 41, №. 1. P. 11–14.
9. Budambula N.L.M., Mwachiro E.C. Isolation and characterization of naphthalene utilising bacteria from Nairobi River // Asian Journal of Microbiology, Biotechnology and Environmental Sciences. 2006. V. 8. P. 1–8.
10. Enhanced and potential degradation of o-phthalate by *Bacillus* sp. immobilized cells in alginate and polyurethane / K.P. Neelakanteshwar [et al.] // International Biodeterioration & Biodegradation. 2006. V. 57. P. 82–87.
11. Gunther K., Schlosser D., Fritsche W. Phenol and cresol metabolism in *Bacillus pumilis* isolated from contaminated groundwater // J. Basic. Microbiol. 1995. V. 35, № 2. P. 83–92.
12. Isolation and identification of *Bacillus cereus* strain Jp-A and its capability in phenol degradation / S Li [et al.] // Chinese Journal of Applied Ecology. 2006. V. 17, №. 5. P. 920–924.
13. Biodegradation of p-Cresol by *Bacillus* sp. Strain PHN 1 / P.N.Tallur [et al.] // Current Microbiology. 2006. V. 53, № 6. P. 529–533.
14. Degradation of 2,4-dichlorophenol by *Bacillus* sp. isolated from an aeration pond in the Baikalsk pulp and paper mill (Russia) / G. Matafonova [et al.] // International Biodeterioration & Biodegradation. 2006. V. 58, № 3–4. P. 209–212.
15. Biodegradation of 2,4-dichlorophenol by a *Bacillus* consortium / Y. Herrera [et al.] // World J Microbiol Biotechnol. 2008. V. 24. P. 55–60.

***BACILLUS SUBTILIS* B-1742D – PHENOL
AND 2,4-DICHLOROPHENOL DESTRUCTOR**

© V.V. Korobov, N.V. Zharikova, L.G. Anisimova, T.R. Yasakov,
E.Yu. Zhurenko, I.V. Kusova, T.V. Markusheva

A new bacterial strain *Bacillus subtilis* B-1742D degrades phenol and 2,4-dichlorophenol (2,4-DCP). Phenol and 2,4-DCP was reduced to 33% and 70% respectively under aerobic batch conditions. On the exampled «Ufahimprom» it is shown that culture *Bacillus subtilis* B-1742D capable to utilize phenols in real sewages of petrochemical production.

Key words: destruction, phenol, 2,4-dichlorophenol, *Bacillus subtilis*

УДК 576.5/.7.085.23:581.1

РАБОТА УСТЬИЦ РАСТЕНИЙ-РЕГЕНЕРАНТОВ ПШЕНИЦЫ ПРИ АДАПТАЦИИ К УСЛОВИЯМ *EX VITRO*

© Е.В. Мартыненко, Н.Н. Круглова, О.В. Дубровная

Проведено исследование устьичного аппарата листьев регенерантов пшеницы, полученных в условиях высокой влажности и низкой освещенности *in vitro*, в процессе постепенной (в течение 15 сут) их адаптации к условиям пониженной влажности воздуха и высокой освещенности *ex vitro*. Установлено, что к концу эксперимента регенеранты *ex vitro* и интактные растения имели сходные значения устьичной проводимости. Сравнительный цитологический анализ устьиц адаптированных *ex vitro* регенерантов и интактных растений *in vivo* продемонстрировал их морфологическое сходство при меньших размерах устьиц регенерантов. Предложенный способ постепенной адаптации к условиям *ex vitro* позволяет добиваться высокой выживаемости регенерантов.

Ключевые слова: выживаемость регенерантов, устьичная проводимость, яровая мягкая пшеница *Triticum aestivum* L., адаптация

Большинство биотехнологических методов культуры *in vitro* направлено на получение в конечном этапе полноценных фертильных растений-регенерантов. Основная проблема в этой области исследований – низкая выживаемость растений-регенерантов при переносе их из условий культуры *in vitro*, характеризующихся высокой влажностью воздуха и низкой освещенностью, в посткультуральные условия *ex vitro*, характеризующиеся пониженной влажностью воздуха и высокой освещенностью.

Разработка эффективной системы получения полноценных, с качественными семенами, растений-регенерантов остается актуальной и до настоящего времени. Несмотря на то, что накоплен значительный фактический материал, касающийся различных аспектов исследования выживаемости растений-регенерантов, многие вопросы остаются открытыми.

Так, слабо изучена работа устьичного аппарата в процессе развития регенерантов *in vitro* и *ex vitro* и особенно в критический момент переноса регенерантов из условий *in vitro* в условия *ex vitro*. Согласно литературным

данным, регенеранты, полученные *in vitro*, имеют низкую выживаемость при переносе в условия *ex vitro* из-за формирования у них аномального устьичного аппарата [1]. Однако в литературе отсутствуют данные детальных физиологических и цитологических исследований устьиц растений-регенерантов, адаптируемых к условиям *ex vitro*.

В связи с этим цель данной работы заключалась в физиологической и цитологической оценке устьиц растений-регенерантов пшеницы в процессе развития *in vitro*, в критический момент переноса из условий *in vitro* в условия *ex vitro* и в процессе адаптации к условиям *ex vitro*.

Материалы и методы исследования. Объектом исследования послужила яровая мягкая пшеница сорта Башкирская 26, перспективная для климатической зоны Южного Урала [2], семена которой были любезно предоставлены к.с.-х.н. В.И. Никоновым, заведующим лабораторией селекции и семеноводства Башкирского научно-исследовательского института сельского хозяйства Российской академии сельскохозяйственных наук (г. Уфа).

МАРТЫНЕНКО Елена Викторовна – к.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: evmart08@mail.ru
 КРУГЛОВА Наталья Николаевна – д.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: kruglova@anrb.ru
 ДУБРОВНАЯ Оксана Васильевна – д.б.н., Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, e-mail: dubrovny@ukr.net

Предварительно было выявлено, что незрелые зародыши этого сорта пшеницы с высокой отзывчивостью формируют морфогенные каллусы в условиях культуры *in vitro*. Для данного эксперимента использовали растения-регенеранты в фенофазе кущения, полученные *in vitro* из морфогенных каллусов зародышевого происхождения, и интактные растения в той же фенофазе. Растения-регенеранты до 7-х сут фенофазы кущения выращивали *in vitro* в пробирках в климатической камере MLR-351H (Sanyo, Japan) при 16-часовом фотопериоде, освещенность 25 000 лк. Затем их переносили в почвенную смесь и в течение 5-ти сут содержали в той же климатической камере при относительной влажности воздуха (ОВВ) 90 % и щадящем световом режиме (освещенность 16 000 лк). На следующем этапе эксперимента ОВВ в климатической камере снижали до 60 %. На 8-е сут эксперимента растения-регенеранты переносили на воздух на светоплощадку при освещенности 16 000 лк и 16-часовом фотопериоде. С 13-х сут и до конца эксперимента освещенность составляла 25 000 лк.

Интактные растения до 7-х сут фенофазы кущения и далее выращивали на светоплощадке при 16-часовом фотопериоде и освещенности 25 000 лк.

Для физиологической оценки реакции устьиц растений обеих групп использовали показатель устьичной проводимости, характеризующий степень открытости устьиц, что позволяет оценить интенсивность транспирации и сдвиги в водном обмене. Показатель устьичной проводимости измеряли с помощью автоматического порометра (MK Delta-T, UK). Временные цитологические препараты, полученные согласно общепринятой методике [3], просматривали на микроскопе проходящего света Axio Imager A1 (Carl Zeiss, Jena). Статистическую обработку полученных результатов проводили, используя программы Excel с учетом основных статистических параметров.

Результаты и их обсуждение. В качестве точки отсчета использовали показатель устьичной проводимости «пробирочных» растений-регенерантов на 7-е сут фенофазы кущения, находящихся в климатической камере (ос-

вещенность 25 000 лк), перед их высадкой в почвенную смесь. Устьичная проводимость таких растений-регенерантов составила 151 мМоль/м²с, что в 1,7 раза превышало устьичную проводимость интактных растений того же возраста (90 мМоль/м²с), растущих в почвенной смеси на светоплощадке при той же освещенности (рис. 1A). Возможно, это обусловлено более высокой относительной влажностью воздуха в пробирках.

В критический момент переноса регенерантов в условия *ex vitro* показатель устьичной проводимости резко снижался (до 42 мМоль/м²с) по сравнению с «пробирочными» растениями (рис. 1B). На 5-е сут эксперимента его значение составило 37 мМоль/м²с (рис. 1B). Уменьшение устьичной проводимости в данном случае можно расценивать как следствие фотоактивной реакции устьиц на понижение освещенности.

На следующем этапе эксперимента ОВВ в климатической камере уменьшали до 60%. Показатель устьичной проводимости продолжал падать и на 7-е сут эксперимента достиг 30 мМоль/м²с (рис. 1Г).

На 8-е сут опыта устьичная проводимость перенесенных на светоплощадку растений-регенерантов (освещенность 16 000 лк и 16-часовой фотопериод) начинала повышаться и на 10-е сут эксперимента достигла 35 мМоль/м²с (рис. 1Д), что свидетельствует о начале адаптации растений-регенерантов к изменившимся условиям.

Повышение освещенности светоплощадки до 25 000 лк на 13-е сут эксперимента привело к резкому повышению показателя устьичной проводимости адаптируемых растений-регенерантов, и на 15-е сут эксперимента этот показатель (85 мМоль/м²с) был сопоставим с аналогичными показателями интактных растений (92 мМоль/м²с) (рис. 1Е). Возможно, такое резкое повышение обусловлено увеличением степени открытости устьиц под действием света. С другой стороны, оно свидетельствует о нормализации функционирования устьиц у растений-регенерантов.

Степень выживаемости растений-регенерантов, по имеющимся в литературе сведениям [4], в среднем составляет 50–60 %. При предложенном нами варианте постепенной адаптации растений-регенерантов к услови-

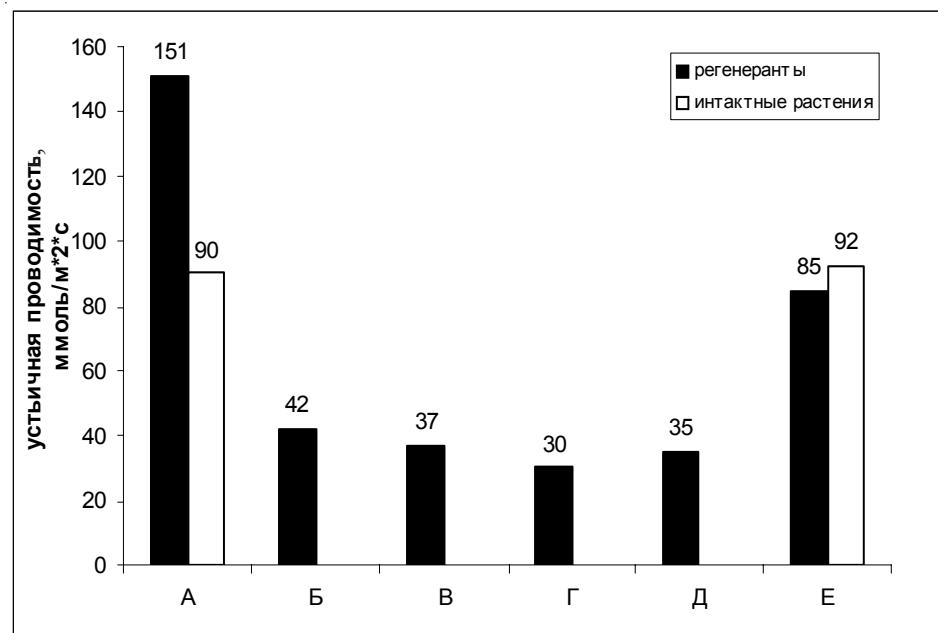


Рис. 1. Устьичная проводимость растений-регенерантов в процессе адаптации к условиям *ex vitro* в сравнении с аналогичными показателями интактных растений: А – растения-регенеранты в пробирках перед высадкой в почвенную смесь и интактные растения в почвенной смеси (освещенность 25 000 лк); Б – 1-е сут эксперимента, растения-регенеранты в почвенной смеси (ОВВ 90%, освещенность 16 000 лк); В – 5-е сут эксперимента, растения-регенеранты в почвенной смеси (ОВВ 90%, освещенность 16 000 лк); Г – 7-е сут эксперимента, растения-регенеранты в почвенной смеси (ОВВ 60%, освещенность 16 000 лк); Д – 10-е сут эксперимента, растения-регенеранты в почвенной смеси (воздух, освещенность 16 000 лк); Е – 15-е сут эксперимента, адаптированные растения-регенеранты и интактные растения в почвенной смеси (воздух, освещенность 25 000 лк)

ям *ex vitro* отмечена высокая выживаемость растений-регенерантов – 83 %.

Проведенный морфометрический анализ выявил, что устьица растений-регенерантов, адаптированных к условиям *ex vitro* (на 15-е сут эксперимента), морфологически не отличаются от устьиц интактных растений в той же фазе развития (рис. 2). В то же время устьица регенерантов имеют меньшие размеры. Так, длина устьиц растений-регенерантов составляла, в среднем, 55.04 ± 1.45 мкм, тогда как

у интактных растений она была равна 67.71 ± 1.49 мкм.

Согласно литературным данным, уменьшение размеров устьиц характерно для растений-регенерантов и других представителей цветковых растений, причем авторы также отмечают нормальное функционирование устьиц растений-регенерантов [5].

Таким образом, данные по устьичной проводимости растений-регенерантов яровой мягкой пшеницы, полученных *in vitro* и адап-

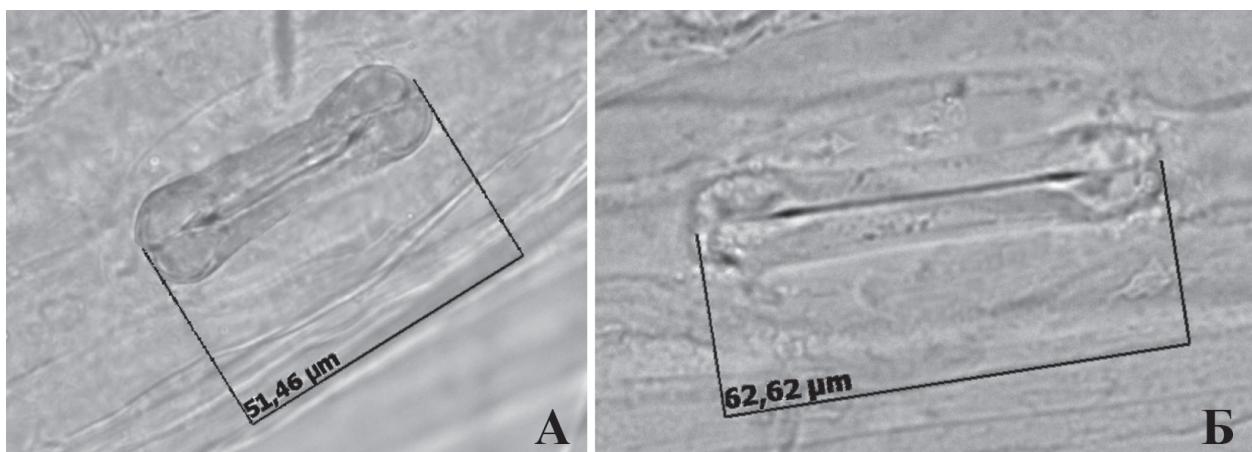


Рис. 2. Морфология устьиц адаптированных растений-регенерантов (А) и интактных растений (Б) в фенофазе кущения на 15-е сут эксперимента

тированных к условиям *ex vitro*, свидетельствуют о нормальном функционировании устьиц при их меньших размерах.

Предложенный нами вариант постепенной адаптации к условиям *ex vitro* позволит добиваться высокой выживаемости растений-регенерантов.

Авторы благодарны к.б.н. С.В. Веселовой и к.б.н. Д.Ю. Зайцеву за помощь в проведении части экспериментальной работы.

Работа выполнена в рамках РФФИ-Поволжье (грант № 08-04-97045), а также по программе «Ведущие научные школы РФ» (грант № НШ 7637.2010.4).

ЛИТЕРАТУРА

1. Sallanon H., Tort M., Coudret A. The ultrastructure of micropropagated and greenhouse rose plant stomata // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 1993. V. 32. P. 227–233; Pospisilova J. Effect of air humidity on the development of functional stomatal apparatus // Biologia Plantarum. 1996. V. 38, № 2. P. 197–204; Noe N., Bonini L. Leaf anatomy of highbush blueberry grown *in vitro* and during acclimatization to *ex vitro* conditions // Biologia Plantarum. 1996. V. 38, № 1. P. 19–25; Fordham M.C., Harrison-Murray R., Knight L. Effects of leaf wetting and high humidity on stomatal function in leafy cutting and intact plants of *Corylus maxima* // Physiologia Plantarum. 2001. V. 113. P. 233–240; Joshi P., Joshi N., Purohit S.D. Stomatal characteristics during micropropagation of *Wrightia tomentosa* // Biologia Plantarum. 2006. V. 50, № 2. P. 275–278.

2. Характеристика сортов сельскохозяйственных культур, включенных в Госреестр по Республике Башкортостан: пособие для агрономов / под ред. Д.Б. Гареева. Уфа, 1997. 96 с.

3. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1988. 170 с.

4. Plant biotechnology and molecular markers / [Eds Srivastava S., Narula A., Srivastava S.]. New Delhi: Anamaya Publishers, 2004. P. 325; Plant cell and tissue culture – a tool in biotechnology. Basics and application / [Eds Neumann K.-H., Kumar A., Imani J.]. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. P. 333.

5. Gribble K., Sarafis K., Nailon J., Holford P., Uwins P. Environmental scanning electron microscopy of the surface of normal and leaves of *Gypsophila paniculata* (Babies, Breath) cultured *in vitro* // Plant Cell Reports. 1996. V. 15. P. 771–776; Ali-Ahmad M., Hughes G.H., Safadi F. Studies on stomatal function, epicuticular wax and stem-root transition region of polyethylene glycol-treated and nontreated *in vitro* grape plantlets // In vitro Cellular and Developmental Biology Plant. 1998. V. 34. P. 1–7; Estrada-Luna A.A., Davies Jr F.T., Egilla J.N. Physiological changes and growth of micropropagated chille ancho pepper plantlets during acclimatization and post-acclimatization // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2001. V. 66. P. 17–24; Brutti C.B., Rubio E.J., Llorente B.E., Apostolo N.M. Artichoke leaf morphology and surface features in different micropropagation stages // Biologia Plantarum. 2002. V. 45, № 2. P. 197–204; Jo E.-A., Tewari R.K., Hahn E.-J., Paek K.-Y. *In vitro* sucrose concentration affects growth and acclimatization of *Alocasia amazonica* plantlets // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2009. V. 96. P. 307–315.

FUNCTIONING OF STOMATA OF WHEAT'S PLANTS – REGENERANTS IN ADAPTATION TO EX VITRO CONDITIONS

© E.V. Martynenko, N.N. Kruglova, O.V. Dubrovina

The investigation of leaves stomatal apparatus of wheat regenerants, obtained under conditions of high humidity and low illumination *in vitro* was carried out during their gradual (15 days period) adaptations to conditions of lowered air humidity and high illumination *ex vitro*. It was established that at the end of experiments regenerants *ex vitro* and intact plants had similar values of stomatal conductivity. The comparative cytological analysis of stomata of adapted *ex vitro* regenerants and intact plants *in vivo* showed their morphological similarity, although the regenerants had smaller sizes of stomata. The offered method of gradual adaptation to *ex vitro* conditions allows achieving high survival rate of regenerants.

Key words: survival rate of regenerants, stomatal conductivity, spring wheat, *Triticum aestivum L.*, adaptation

УДК 633.174:582.6(470.57)

ИНТРОДУКЦИЯ И СЕЛЕКЦИЯ ХРИЗАНТЕМЫ КОРЕЙСКОЙ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ-ИНСТИТУТЕ УФИМСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН

© Л.А. Тухватуллина

Приводятся сведения по интродукции и селекции хризантемы корейской. 32 гибридных сеянца хризантемы корейской (полученные из семян свободного опыления) приняты в государственное сортоиспытание для утверждения сорта. Отобранные гибридные сеянцы хризантемы корейской отвечают местным климатическим условиям, обладают ценными хозяйственными и декоративными качествами.

Ключевые слова: хризантема корейская, интродукция, селекция, размножение, агротехника, сортоиспытание

Dendranthema coreanum, или *Chrysanthemum coreanum* Hort. – многолетнее растение семейства астровых (Asteraceae Dumort.). Родина хризантем – Китай и Япония. Упоминания о них как о декоративных растениях встречаются в глубокой древности – за 550 лет до нашей эры. В Европу они попали в XVII в. и быстро распространились по всему континенту. Сегодня этот цветок становится все более популярным, чему способствует широкая интродукция японских и китайских сортов, вековая работа французских и английских селекционеров и полу涓ковая – американских.

Хризантема – это травянистое растение или полукустарник с утолщенным, более или менее разветвленным корневищем, дающим столонообразные подземные побеги. Стебель обычно сильно разветвленный, высотой от 20–30 до 100–120 см, одревесневающий к осени. Листья очередные, продолговато-яйцевидные, мелкие или крупные, слабо или сильно рассеченные, как правило, с сероватым опушением. Соцветие хризантемы – корзинка, образованная множеством цветков двух типов: язычковых и трубчатых, сидящих кругами. Язычковые цветки расположены в 1–2 или несколько рядов по краю корзинки и поэтому называются краевыми. Среднюю часть корзинки занимают мелкие трубчатые цветки, чаще всего желтые. Трубчатые цветки обоеполые, с пятью тычинками и одним пестиком; язычковые – женские, имеют только пестик, их венчик различной окраски, формы и раз-

мера, от чего и зависит многообразие строения соцветий хризантемы. У махровых соцветий развиваются главным образом язычковые цветки в числе от 10–20 до нескольких сотен, у полумахровых к концу цветения открывается центр (диск) с трубчатыми цветками, а у немахровых язычковые цветки занимают не более трех краевых кругов. Остальная часть корзинки состоит из трубчатых мелких цветков [1, с. 164].

Мелкоцветковые корейские хризантемы являются сложными гибридами нескольких природных видов и их культиваров. Эти растения с продолжительным красочным и обильным цветением, высоким коэффициентом размножения, устойчивостью к низким температурам, вредителям и болезням.

Интродукция хризантемы корейской в Ботаническом саду-институте УНЦ РАН началась в 2000 г. Растения были привезены из Главного ботанического сада РАН им. Н.В. Цицина (г. Москва) в виде зеленых черенков и взрослых растений (50 сортов). В течение 10 лет изучались их биологические особенности, велись наблюдения за ростом и развитием, оценивались декоративные качества, изучалась семенная продуктивность.

В результате многолетних исследований было установлено, что часть завезенных сортов сильно поражается грибковыми болезнями, имеет низкий коэффициент размножения и через 2–3 года полностью выпадает, так как погодные условия нашей климатической зоны

ТУХВАТУЛЛИНА Ленвера Ахнафовна, Ботанический сад-институт УНЦ РАН, e-mail: lenvera1@yandex.ru

не всегда оптимальны для хризантем и оказывают существенное влияние на выживаемость, продуктивность сорта.

В 2005 г. в Ботаническом саду г. Уфы начата селекционная работа по созданию новых сортов хризантемы корейской. Она проводилась методом свободного опыления и последующим отбором из полученных гибридных сеянцев наиболее перспективных форм. Исходным материалом в этой работе явились семена, собранные с 4-х сортов хризантем: Свемба Карс, Кореяночка, Аметист, Сайво.

Основными направлениями в селекции местных сортов стали создание устойчивых высокодекоративных сортов для своей климатической зоны с хорошим вегетативным размножением, высокой зимостойкостью, не восприимчивых к болезням и вредителям, с различными сроками цветения, укладывающимися в вегетационный период Башкортостана.

В течение 3-х лет проводились первичные полевые испытания по методике Государственной комиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений.

В результате из выращенных гибридных сеянцев было отобрано: в 2008 г. – 22, в 2009 г. – 10 сеянцев как кандидаты в новые сорта. В число выделенных сеянцев вошли наиболее оригинальные и интересные по форме куста и окраске соцветия, а также по времени цветения (ранние и поздние сроки цветения). Среди них 2 сеянца получены из семян сорта Свемба Карс, 11 сеянцев – сорта Кореяночка, 18 сеянцев – сорта Аметист, 1 сеянец – сорта Сайво.

По данным первичного изучения была составлена подробная характеристика каждого кандидата в сорта для государственной комиссии по сортоиспытанию (анкета сорта, описание сорта и хозяйствственно-биологическая характеристика).

Декоративная характеристика гибридных сеянцев некоторых основных параметров представлена в таблице.

Оценка декоративности проводилась по 100-балльной системе [2]. В характеристику входили такие декоративные показатели, как: высота в период массового цветения, диаметр куста, тип куста, облиственность, окраска листьев, стебля, окраска и устойчивость соцветий, прочность цветоносов, среднее число соцветий в 1, 2 и 3-й год цветения, расположение соцветий на кусте, форма и плотность соцветия, аромат, число соцветий на цветоносе, календарные даты цветения, длительность цветения, осыпаемость цветков, устойчивость к неблагоприятным условиям, вредителям и болезням, зимостойкость, засухоустойчивость, жаровыносливость. Также даны указания по агротехнике возделывания, способов выращивания, площадь питания, почвы, удобрение, полив и т.д.

В итоге пятилетней селекционной работы нами получены 32 гибридных сеянца корейских хризантем, отвечающих местным климатическим условиям, дающие ежегодно устойчивое и обильное цветение и обладающие ценными хозяйственными и декоративными качествами.

В настоящее время они приняты в государственное сортоиспытание (Москва, Государственная комиссия РФ по сортоиспытанию). В 2009–2010 г. отобранные сеянцы были размножены в количестве 25–30-ти штук каждого гибрида и отосланы в Воронежский сортоучасток для дальнейшего испытания и утверждения сорта.

Корейские хризантемы в культуре неприхотливы, но для получения сильных, хорошо сформированных, обильно цветущих, выносливых и зимостойких в условиях Башкортостана требуется выполнение определенных агротехнических условий.

Место для культуры хризантем должно быть открытым, с полным солнечным освещением, а почва хорошо дренирована. При наличии застойной весенней и осенней воды растения вымокают. Выращивание корейских хризантем в полузатененном месте изменяет окраску соцветий, она сильно тускнеет, а сроки начала цветения затягиваются. Для предупреждения заболеваний при повышенном увлажнении проводят профилактические опрыскивания фундазолом (20 г на 10 л воды) [3, с. 120].

Хризантемы корейские размножают семенами, делением кустов, зелеными черенками. Семенное размножение применяется только для получения новых сортов. Посев в этом случае производят в марте в теплице. Всходы появляются через 7–10 дней, при появлении 2-го листа сеянцы пикируют. При хорошем развитии через 2–3 недели производят пересадку в горшок. Сеянцы корейских хризантем зацветают через 5–6 месяцев после посева.

Таблица

Характеристика гибридных сортов хризантемы корейской, отобранных для сортоиспытания

Сорта	Окраска соцветия, устойчивость к расаки, аромат	Форма и плотность соцветия	Диаметр соцветия, см	Высота и ширина расгения, см	Тип куста и прочность цветоносов	Кол-во соцветий (включая бутоны)		Периоды цветения		Queska Mekop-a Цветение, дни	Intergrocte Гибридизация, 100- тнроции до 100-	
						на 1 цвето-	на 1 расте-	на 1 цвет-	на 1 цвет-			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Алтын Ай	Желтая, не выгорает, сильный	Полумахровая, плотное	8,0	57; 47	Сомкнутый, очень прочный	17	184	15,08	10,09	22,10	66	100
Альфира	Темно-красная, не выгорает, средний	Немахровая, плотное	4,5	60; 55	Прямостоячий, прочный	35	237	1,09	25,09	28,10	65	95
Байрам	Розово-лиловая, не выгорает, специфичный	Немахровая, среднее	6,0	60; 45	Полураскидистый, прочный	35	120	25,07	25,08	15,10	78	92
Белая река	Белая, не выгорает, средний	Немахровая, плотное	6,5	60; 50	Полураскидистый, прочный	25	140	20,08	25,09	28,10	74	95
Ватан	Желтая с красными штрихами, не выгорает, специфичный	Полумахровая, среднее	6,5	47; 45	Полураскидистый, прочный	15	103	1,08	5,09	15,10	75	95
Виват Боганику	Желтая, слабо выгорает, специфичный	Полумахровая, среднее	6,5	53; 35	Сомкнутый, прочный	24	337	15,08	10,09	20,10	62	95
Волны Агидели	Белая, не выгорает, специфичный	Полумахровая, среднее	6,5	40; 51	Полураскидистый, средний	19	170	1,08	20,08	1,10	82	95
Гульфия	Красно-оранжевая, слабо выгорает, средний	Полумахровая, плотное	8,0	60; 50	Прямостоячий, прочный	15	97	10,08	1,09	28,10	80	95
Дина	Белая, не выгорает, специфичный	Полумахровая, плотное	8,0	42; 40	Прямостоячий, прочный	14	64	10,08	15,09	15,10	67	100

Продолжение табл.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Директор З.Х. Шигапов	Пурпурная, слабо выгорает, средний	Полумахровая, среднее	7,0	82; 65	Средне-раскидистый, прочный	30	482	25.08	20.09	25.10	62	100
Доктор В.П. Путенихин	Желтая, не выгорает, средний	Полумахровая, плотное	8,0	47; 49	Полу-раскидистый, прочный	43	292	20.07	15.08	10.10	74	96
Дусылк-450	Темно-красная, не выгорает, специфичный	Полумахровая, плотное	6,0	62; 65	Прямостоячий, прочный	17	93	5.09	25.09	25.10	45	92
Журавлинная песьнь	Розово-лиловая, не выгорает, специфичный	Немахровая, среднее	6,5	70; 45	Прямостоячий, очень прочный	25	157	15.08	20.09	25.10	72	95
Загир Исмагилов	Белая с желтоватым оттенком, не выгорает, средний	Полумахровая, плотное	5,0	42; 50	Сомкнутый, прочный	22	359	10.07	12.08	15.10	87	100
Земфира	Бело-розовая, слабо выгорает, специфичный	Немахровая, среднее	4,5	50; 50	Полу-раскидистый, очень прочный	20	160	25.07	25.08	20.10	80	95
Золотая Юрга	Красно-оранжевая, слабо выгорает, специфичный	Полумахровая, среднее	5,5	35; 45	Средне-раскидистый, прочный	17	133	10.07	10.08	10.09	78	92
Зуухра	Пурпурная, не выгорает, специфичный	Полумахровая, плотное	6,5	75; 65	Сомкнутый, прочный	33	178	10.08	15.09	27.10	72	95
Кандры-Куль	Розово-сиреневая, слабо выгорает, специфичный	Полумахровая, среднее	6,0	45; 50	Полу-раскидистый, средний	30	210	5.08	10.09	25.10	83	95
Ленвера	Пурпурная с желто-розовым оттенком, не выгорает, сильный	Полумахровая, среднее	6,5	58; 49	Полу-раскидистый, прочный	29	233	1.08	27.08	20.10	81	100

Продолжение табл.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Насима	Темно-оранжевая, слабо выгорает, специфичный	Полумахровая, плотное	6,5	65; 55	Прямостоячий, очень прочный	25	128	15.08	15.09	25.10	77	95
Отии Уфы	Оранжево-красная, не выгорает, специфичный	Полумахровая, среднее	5,5	45; 40	Сомкнутый, прочный	25	138	25.07	30.08	15.10	80	95
Осенине грезы	Желтая с оранжево-красным оттенком, слабо выгорает, сильный	Полумахровая, среднее	7,5	50; 45	Полу-раскидистый, прочный	24	116	10.07	5.08	15.10	88	95
Памяти А.К. Мубарякова	Пурпурная, слабо выгорает, специфичный	Полумахровая, среднее	6,0	34; 40	Сомкнутый, очень прочный	44	164	10.08	20.09	19.10	66	100
Памяти Е.В. Кучерова	Оранжевая, слабо выгорает, средний	Полумахровая, среднее	7,0	51; 56	Полу-раскидистый, средний	36	225	15.07	10.08	10.10	75	100
Памяти Н.В. Старовой	Светло-сиреневая, слабо выгорает, специфичный	Полумахровая, плотное	7,5	53; 55	Полу-раскидистый, прочный	15	124	10.08	15.09	22.10	68	97
Памяти С.А. Мамаева	Кремово-розовая, не выгорает, средний	Полумахровая, плотное	8,5	65; 52	Полу-раскидистый, очень прочный	45	148	5.09	20.09	25.10	51	95
Профессор Л.М. Абрамова	Желто-оранжевая, слабо выгорает, специфичный	Немахровая, среднее	6,5	41; 47	Сомкнутый, очень прочный	30	352	26.07	30.08	21.10	77	100
Регина	Пурпурная, слабо выгорает, средний	Полумахровая, рыхлое	7,0	40; 37	Сомкнутый, прочный	27	98	5.08	10.09	25.10	82	100

Окончание табл.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Сакмары	Желто-розовая, не выгорает, специфичный	Полумахровая, рыхлое	8,0	40; 35	Прямостоячий, прочный	15	68	15.08	30.08	15.10	62	95
Страна Айгуль	Розово-лиловая, слабо выгорает, специфичный	Полумахровая, среднее	7,0	45; 43	Сомкнутый, прочный	21	76	10.09	25.09	27.10	48	95
Хадия Давлетшина	Пурпурная с красным оттенком, не выгорает, средний	Полумахровая, среднее	8,5	44; 40	Сомкнутый, средний	13	77	15.08	15.09	25.10	67	95
Шиханы Башкирии	Красно-оранжевая, слабо выгорает, средний	Немахровая, среднее	7,5	78; 64	Прямостоячий, прочный	29	288	20.07	15.08	1.10	63	95

Наиболее простым и удобным способом вегетативного размножения корейских хризантем является деление куста. Перезимовавшие растения после отрастания побегов можно весной делить, оставляя на каждом кусте 2–3 побега. Весенне отрастание побегов у перезимовавших растений происходит довольно поздно, с наступлением устойчивой теплой погоды со средней температурой 12–15°C, в наших условиях это 2–3-я декада мая.

Перспективным способом размножения является также зеленое (стеблевое) черенкование. Лучший срок весеннего черенкования – первая половина марта.

Маточные растения для размножения подготавливаются с осени, т.е. в конце сентября до начала заморозков высаживаются в грунт теплицы или в горшки.

Высадку укорененных черенков в грунт производят по окончании весенних заморозков. Расстояние между растениями выдерживается в пределах 50–60 см. При хорошем уходе к осени из черенков развиваются красиво цветущие крупные кусты.

Летний уход состоит в следующем: растения необходимо обеспечить систематическими подкормками и регулярным поливом, особенно в засушливую погоду. Подсушка растений вызывает огрубение побегов, задерживает развитие и в дальнейшем обычно ведет к ослаблению цветения.

Хризантема – растение короткого дня. Сокращение длины дня ускоряет их развитие, закладку бутонов и формирование соцветий.

В открытом грунте в условиях Башкортостана семена корейских хризантем созревают только у немногих сортов. Получение семян возможно у растений, зацветающих до середины августа. Семена созревают обычно в конце сентября или первой половине октября.

Хризантема корейская легко переносит пересадку в любом состоянии, даже в период полного цветения. Маточные растения сохраняются в светлой холодной теплице с температурой +4–6°C. Корейские хризантемы в бесснежную зиму частично вымерзают. Во избежание их выпада в неблагоприятные годы рекомендуется прикрывать почву слоем перегноя или слоем листьев толщиной 5–10 см.

Полученные нами результаты дают возможность рекомендовать культуру корейских хризантем в качестве позднецветущих декоративных растений для широкой культуры в Башкортостане. Разнообразная окраска соцветий корейских хризантем – от светло-желтой и белой до темно-красной – и приятный аромат позволяют создавать из них удачные группировки в сочетании с кустарниками и другими травянистыми декоративными растениями и использовать для позднего декорирования цветников. Ряд сортов дают также хорошую срезку. Цветут хризантемы обильно и продолжительно с конца июля до сильных заморозков, в зависимости от сорта. Кратковременные легкие заморозки (до -1–2°C) обычно не вредят бутонам и соцветиям. Многолетний опыт выращивания корейских хризантем в условиях Башкортостана показал, что эта культура весьма перспективна и пользуется большим спросом у населения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Былов В.Н. Основы сортоизучения и сортоподбора декоративных растений при интродукции // Бюл. ГБС АН СССР. 1971. Вып. 81. С. 69–77.
2. Дворянинова К.Ф. Хризантемы. Кишинев: Штиница, 1982.
3. Цветочно-декоративные травянистые растения (краткие итоги интродукции). М.: Наука, 1988.

INTRODUCTION AND SELECTION OF A CHRYSANTHEMUM COREANUM IN THE BOTANICAL GARDEN OF UFA

© L.A. Tukhvatullina

Data on the introduction and selection of *Chrysanthemum coreanum* is given. 32 hybrids of *Chrysanthemum coreanum* (received from seeds of free pollination) are accepted for state testing. The selected hybrids meet local environmental conditions, possess valuable economic and decorative qualities.

Key words: *Chrysanthemum coreanum*, introduction, selection, germination, agrotechnics, strain testing

УДК 577.118:612·3 (470.67)

СОДЕРЖАНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ (Cu, Co, Mn, Zn, Mo, Fe, I) В МЕСТНЫХ ПРОДУКТАХ ПИТАНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЗОН ДАГЕСТАНА

© Г.И. Гиреев, Ш.К. Салихов, С.Г. Луганова

В различных экологических зонах Республики Дагестан изучено содержание Cu, Co, Mn, Zn, Mo, Fe, I в продуктах растительного и животного происхождения. Отмечено, что концентрация микроэлементов в пищевых продуктах зависит как от вида продукта, так и от почвенно-климатических условий, в которых производился отбор проб.

Ключевые слова: микроэлементы, концентрация, различие, пищевые продукты, провинция

К условиям, определяющим рост и развитие растений, накопление ими витаминов и минералов, биохимические и физиологические процессы, происходящие в организме животных и человека относятся сумма активных температур, сроки наступления весенних и осенних заморозков, количество и распределение в течение года осадков и влагообеспеченность почв, содержание минеральных веществ в объектах экосистем [1–2]. Таким образом, содержание микроэлементов в продуктах растительного и животного происхождения во многом определяется не только видовыми особенностями сорта растения и породы животного, но и условиями геохимической среды [3].

Минеральные вещества в организме человека не синтезируются и потому относятся к незаменимым компонентам питания. В тканях и жидкостях человеческого организма метаболическую нагрузку выполняют около 60 элементов таблицы Менделеева. Их содержание в целом предопределяется химическим составом местных продуктов питания и питьевой воды. Избыток или дефицит макро- и микроэлементов может существенно влиять на формирование растущего организма и состояние здоровья взрослых людей, поскольку химический состав потребляемых пищевых продуктов влияет на элементный состав орга-

низма человека и его физиологическое состояние [4–7].

Питание является важнейшей физиологической потребностью человека, от которого зависит состояние здоровья и продолжительность жизни. С пищей в организм человека поступает более 600 различных пищевых веществ, которые по-разному влияют на функциональное состояние организма.

Среди микроэлементов пристальное внимание исследователей обращено к таким важным биофильным элементам, как Cu, Co, Mn, Zn, Mo, Fe, I, которые либо входят в состав многих ферментов, витаминов, гормонов, либо оказывают воздействие на их функционирование и при поступлении в организм человека из окружающей среды влияют на состояние его здоровья.

Работ, посвященных содержанию микроэлементов в продуктах растительного и животного происхождения различных экологических зон Дагестана в доступной нам литературе, мы не обнаружили, в связи с чем велика актуальность выявления их концентрации в этих продуктах.

Целью нашего исследования было определение уровня содержания Cu, Co, Mn, Zn, Mo, Fe, I в основных продуктах растительного и животного происхождения различных экологических зон Дагестана.

ГИРЕЕВ Гаджимагомед Ибрагимович – д.б.н., Дагестанский государственный педагогический университет, г. Махачкала, e-mail: post@dspu.ru, dgpu@mail.ru

САЛИХОВ Шамиль Курамагомедович, Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН, г. Махачкала, e-mail: salichov72@mail.ru

ЛУГАНОВА Саадат Гаджимагомедовна – к.б.н., Дагестанский государственный педагогический университет, г. Махачкала, e-mail: post@dspu.ru, dgpu@mail.ru

Материалы и методы. Объектом исследований выступили основные сельскохозяйственные культуры и продукты животного происхождения, с давних пор используемые в качестве пищевых продуктов населением Дагестана. Анализу были подвергнуты сельскохозяйственные культуры, выращиваемые на участках, расположенных в пределах населенных пунктов и преимущественно используемых местным населением в качестве продуктов питания. Продукты животного происхождения для анализа также отбирались с учетом их приуроченности к конкретной местности (животные выпасались на пастбищах конкретных населенных пунктов), где они входили в основной набор продуктов питания местных жителей.

В качестве пробных площадей были выбраны участки, не имевшие как природных аномалий в содержании химических элементов, так и антропогенных источников загрязнения окружающей среды, которые бы повлияли на состав изучаемых продуктов питания населения республики.

Отбор проб исследуемых продуктов питания, которые в основном употребляет в пищу местное население республики был произведен на участках (Присулакская зона – Крайновка, Старотеречное, Большая Орешовка; Кизлярская – Богатыревка, Сулак, Шамхал; Южного Дагестана – Рутул, Ахты, Касумкент; Горной зоны – Тлярата, Бежта, Хебда), расположенных в основных экологических зонах Дагестана (рис.).

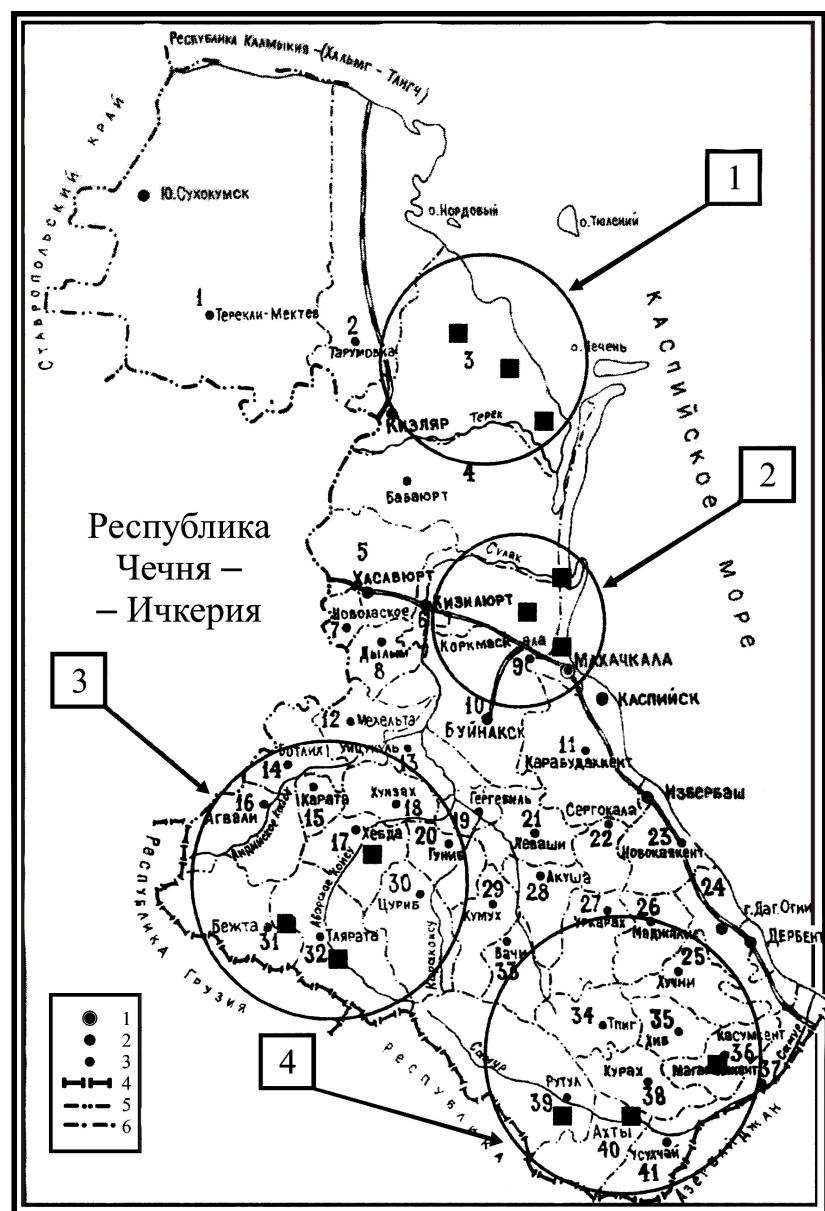


Рис. Экологические зоны Дагестана: 1 – Кизлярская; 2 – Присулакская; 3 – Горная; 4 – Южный Дагестан

Определение общего содержания микроэлементов в пробах (анализировались те части растений, которые употребляются в пищу человеком), проводилось химическими методами [8–9] с последующим количественным установлением их на фотоэлектрокалориметре КФК-2МП. Результаты исследований были статистически обработаны в программе Microsoft Office Excel 2003.

Результаты исследований. Содержание микроэлементов в основных видах сельскохо-

зяйственных культур и продуктах животного происхождения как одной зоны, так и различных экологических зон Республики Дагестан вариабельно (табл. 1–4).

Наибольшее содержание меди в продуктах питания отмечено в ячмене, пшенице, горохе, фасоли, а наименьшее – в огурцах, чесноке, яблоках, абрикосах. Продукты животного происхождения содержат больше меди в печени и почках, и значительно меньше в кровью молоке. Кобальта больше всего содержат продукты питания – пшеница, а меньше –

Таблица 1

Содержание микроэлементов в пищевых продуктах, выращенных в Присулакской экологической зоне Дагестана, в мг/кг сырого вещества (йод – мкг/%). M±m n = 5

Пищевой продукт	Cu	Co	Mn	Zn	Mo	Fe	I
Продукты растительного происхождения							
Пшеница	5,2±0,22	0,11±0,04	16,2±1,2	9,2±0,6	0,65±0,04	20,0±0,4	36,0±2,1
Рожь	2,1±0,27	0,032±0,002	15,4±1,0	8,4±0,8	0,82±0,02	21,0±0,6	44,0±1,8
Ячмень	8,2±0,35	0,03±0,006	32,0±2,1	9,1±0,5	0,80±0,06	18,0±1,2	38,2±1,6
Кукуруза	2,1±0,14	0,11±0,08	8,6±0,4	6,2±0,4	0,42±0,04	17,4±0,4	36,2±2,6
Горох	4,6±0,22	0,042±0,002	6,2±0,3	16,1±1,2	0,68±0,02	3,6±0,6	14,2±0,8
Фасоль	3,9±0,36	0,036±0,006	5,8±0,2	12,2±0,9	1,1±0,04	10,0±0,8	7,0±1,6
Картофель	1,8±0,28	0,007±0,0002	1,26±0,3	2,1±0,2	0,36±0,02	4,8±0,2	34,0±2,2
Лук зеленый	1,0±0,02	0,016±0,008	1,11±0,2	8,6±0,3	0,42±0,02	4,9±0,4	36,0±2,3
Морковь	0,9±0,04	0,009±0,0003	1,46±0,2	1,8±0,2	0,44±0,04	4,6±0,2	46,0±0,6
Огурцы	0,32±0,02	0,008±0,0004	0,21±0,04	1,42±0,3	0,032±0,05	5,2±0,3	–
Свекла	0,6±0,06	0,012±0,005	5,8±0,22	7,2±0,4	0,32±0,02	7,4±0,4	19,2±0,8
Томаты	0,84±0,08	0,024±0,007	2,1±0,3	2,1±0,2	0,26±0,04	7,8±0,2	22,1±0,9
Тыква	1,2±0,32	0,028±0,002	0,9±0,04	1,8±0,2	0,054±0,004	8,0±0,3	–
Укроп	1,8±0,43	0,009±0,0004	2,6±0,02	3,2±0,4	0,8±0,004	–	–
Чеснок	0,32±0,04	–	7,8±0,2	8,2±0,4	0,30±0,002	13,0±0,4	–
Абрикосы	0,38±0,06	–	0,16±0,02	0,26±0,04	–	–	23,2±0,9
Вишня	0,7±0,02	0,08±0,003	1,24±0,04	0,5±0,03	0,4±0,002	11,0±0,8	19,1±0,8
Слива	0,8±0,05	0,004±0,0001	0,32±0,02	0,82±0,02	0,62±0,004	–	18,2±0,2
Яблоки	0,4±0,04	0,006±0,0005	0,42±0,04	0,28±0,004	0,60±0,003	–	14,2±0,6
Груша	1,2±0,33	0,005±0,0002	0,62±0,03	1,62±0,3	0,60±0,002	12,4±0,9	12,4±0,7
Продукты животного происхождения							
Молоко коровье	0,003±0,0002	0,024±0,002	1,68±0,02	1,64±0,4	0,20±0,004	0,36±0,004	38,0±3,6
Творог	0,5±0,024	0,0058±0,0004	7,42±0,2	2,4±0,6	0,42±0,006	–	–
Баранина	1,0±0,44	0,005±0,0006	18,4±0,8	18,2±0,8	0,72±0,008	12,6±0,6	50,0±2,8
Говядина	1,8±0,62	0,009±0,0001	13,2±0,9	12,1±0,7	0,66±0,004	14,2±0,8	51,0±3,4
Печень	16,2±0,94	0,028±0,002	18,4±1,0	20,2±1,2	0,72±0,006	50,2±2,1	42,0±4,2
Легкие	1,6±0,23	0,005±0,0004	8,2±0,6	12,2±0,6	0,70±0,008	48,4±1,4	84,0±6,1
Почки	1,8±0,43	0,02±0,002	10,0±0,8	10,0±0,8	0,86±0,006	40,4±2,6	36,0±3,2
Яйцо куриное	0,8±0,02	0,01±0,004	9,8±0,9	11,4±0,9	1,2±0,64	15,2±0,7	70,2±4,1

картофель, огурцы, слива, яблоки, груши, творог. В содержании марганца также отмечены продукты питания, содержащие его в больших количествах – ячмень, пшеница, говяжья печень, баранина и в меньших – огурцы, абрикосы, слива, яблоки, груши. Наибольшая концентрация цинка наблюдается в говяжьей печени, баранине, горохе, фасоли и наименьшее – в огурцах, абрикосах, яблоках, коровьем молоке. Молибдена содержится больше всего в фасоли, укропе, почках, курином яйце и в меньшем количестве – в огурцах, тыкве. Железа накап-

ливают больше говяжья печень, легкие, почки, и меньше – коровье молоко, морковь, картофель, зеленый лук. Содержание йода максимально в куриных яйцах, легких, баранине, говядине и минимально – в горохе, яблоках.

Накопление микроэлементов в продуктах растительного и животного происхождения различно не только в зависимости от вида растения и типа продукта животного происхождения, но и обусловлено характером геохимической среды, климата и других составляющих территории.

Таблица 2

Содержание микроэлементов в пищевых продуктах, выращенных в Кизлярской экологической зоне Дагестана, в мг/кг сырого вещества (йод – мкг/%). M±m n = 5

Пищевой продукт	Cu	Co	Mn	Zn	Mo	Fe	I
Продукты растительного происхождения							
Пшеница	7,6±0,2	0,18±0,02	21,2±2,6	13,4±0,2	0,36±0,04	25,0±1,1	28,4±1,2
Рожь	2,8±0,06	0,038±0,006	18,6±0,4	12,2±0,1	0,66±0,02	24,0±1,2	38,0±2,1
Ячмень	10,1±0,2	0,054±0,005	40,4±2,8	13,1±0,3	0,52±0,026	23,1±0,9	30,0±2,0
Кукуруза	2,4±0,04	0,076±0,002	14,6±2,4	9,1±0,2	0,28±0,024	16,2±0,6	25,9±1,8
Горох	5,2±0,06	0,074±0,002	9,2±1,2	22,4±0,4	0,52±0,03	4,8±0,2	10,0±2,8
Фасоль	4,2±0,02	0,052±0,003	8,6±2,3	16,4±0,3	0,66±0,03	13,8±0,8	25,0±3,3
Картофель	2,2±0,03	0,010±0,001	1,9±0,09	3,8±0,02	0,14±0,04	6,8±1,6	36,0±4,4
Лук зеленый	1,2±0,04	0,016±0,002	1,6±0,04	11,8±0,3	0,20±0,01	6,2±0,8	32,1±6,5
Морковь	1,0±0,04	0,014±0,004	2,1±0,2	2,6±0,002	0,24±0,01	5,4±0,9	36,0±1,6
Огурцы	0,52±0,02	0,001±0,0001	0,62±0,03	1,86±0,04	0,018±0,002	7,2±2,2	12,4±2,8
Свекла	0,72±0,04	0,02±0,002	6,8±0,2	9,2±0,02	0,2±0,02	8,6±2,4	–
Томаты	1,1±0,02	0,06±0,002	2,46±0,3	2,82±0,002	0,1±0,001	8,8±2,5	16,2±2,9
Тыква	1,6±0,06	0,04±0,003	1,6±0,1	2,2±0,003	0,028±0,005	13,2±3,6	18,4±3,8
Укроп	2,1±0,04	0,014±0,0002	4,0±0,03	4,8±0,005	0,64±0,04	–	–
Чеснок	0,42±0,02	–	10,2±0,2	12,82±0,01	0,18±0,05	18,1±0,8	–
Абрикосы	0,43±0,04	–	0,26±0,04	0,5±0,002	–	–	18,2±0,9
Вишня	0,9±0,002	0,12±0,0002	1,46±0,2	1,36±0,003	0,16±0,02	17,2±0,9	16,4±0,4
Слива	1,0±0,002	0,008±0,0004	0,41±0,08	1,38±0,004	0,44±0,04	–	13,2±0,2
Яблоки	0,6±0,002	0,010±0,0003	0,62±0,04	0,46±0,002	0,46±0,03	–	10,2±0,6
Груша	1,6±0,003	0,010±0,0004	0,8±0,06	2,3±0,002	0,42±0,04	17,0±0,6	9,6±0,5
Продукты животного происхождения							
Молоко коровье	0,006±0,0001	0,05±0,0002	2,0±0,8	2,36±0,003	0,12±0,02	0,6±0,002	32,0±1,2
Творог	0,7±0,002	0,009±0,0001	8,0±0,2	3,26±0,004	0,28±0,0004	–	–
Баранина	1,4±0,001	0,014±0,0002	22,4±0,4	21,2±0,2	0,52±0,02	17,4±0,2	38,0±1,6
Говядина	2,1±0,01	0,017±0,0002	17,2±0,3	16,8±0,6	0,46±0,03	19,0±0,2	40,0±1,8
Печень	20,2±0,2	0,05±0,0004	26,1±0,6	29,2±0,8	0,56±0,03	76,2±1,3	40,0±1,4
Легкие	2,0±0,07	0,016±0,0002	11,2±0,4	18,4±0,7	0,52±0,05	68,4±2,4	80,0±2,1
Почки	2,1±0,09	0,052±0,0001	12,1±0,1	13,6±0,9	1,18±0,02	52,2±1,8	22,0±1,0
Яйцо куриное	1,1±0,06	0,016±0,0002	12,4±0,3	16,4±0,4	0,48±0,02	17,1±0,4	68,0±2,1

Содержание микроэлементов в пищевых продуктах, выращенных в Южном Дагестане, в мг/кг сырого вещества (йод – мкг %). M±m n = 6

Пищевой продукт	Cu	Co	Mn	Zn	Mo	Fe	I
Продукты растительного происхождения							
Пшеница	5,4±0,2	0,12±0,06	16,0±1,7	8,2±0,6	0,5±0,02	24,0±1,4	30,0±1,2
Рожь	2,0±0,3	0,034±0,002	15,2±1,0	8,0±0,8	0,7±0,02	25,8±1,5	40,0±2,1
Ячмень	8,1±0,4	0,032±0,001	30,4±2,1	8,8±0,9	0,62±0,02	23,4±1,4	36,0±2,4
Кукуруза	2,6±0,1	0,12±0,002	8,4±0,6	6,0±0,2	0,98±0,01	6,2±2,6	22,0±1,2
Горох	4,5±0,2	0,05±0,004	6,1±0,4	14,2±0,4	0,56±0,02	5,1±0,6	12,2±0,8
Фасоль	3,8±0,2	0,04±0,006	5,7±0,2	11,2±0,6	1,0±0,4	13,2±0,8	30,2±1,6
Картофель	1,7±0,04	0,008±0,0004	1,24±0,6	1,8±0,4	0,28±0,06	7,1±0,7	32,0±1,8
Лук зеленый	0,92±0,02	0,018±0,002	1,1±0,4	7,6±0,2	0,9±0,04	6,5±0,5	34,0±1,2
Морковь	0,86±0,02	0,01±0,004	1,38±0,6	1,6±0,4	0,32±0,02	5,4±0,4	14,8±0,8
Огурцы	0,30±0,02	0,001±0,0002	0,24±0,04	1,2±0,2	0,028±0,004	7,1±0,2	–
Свекла	0,52±0,04	0,014±0,002	5,7±0,2	6,8±0,2	0,24±0,06	9,1±0,7	18,8±0,6
Томаты	0,82±0,05	0,027±0,004	2,0±0,4	1,8±0,1	0,20±0,04	9,0±0,8	21,1±0,8
Тыква	1,14±0,2	0,036±0,0002	0,86±0,02	1,4±0,2	0,048±0,002	9,3±0,6	–
Укроп	1,72±0,1	0,01±0,004	2,5±0,4	3,0±0,1	0,7±0,03	–	–
Чеснок	0,3±0,02	–	7,6±0,6	8,3±0,2	0,3±0,02	17,1±0,8	–
Абрикосы	0,36±0,02	–	0,14±0,02	0,18±0,6	–	–	22,4±0,6
Вишня	0,68±0,04	0,09±0,002	1,16±0,2	0,7±0,06	0,2±0,04	17,2±0,2	18,2±0,4
Слива	0,78±0,05	0,005±0,0002	0,30±0,04	0,69±0,08	0,5±0,05	–	17,4±0,5
Яблоки	0,38±0,02	0,007±0,0004	4,4±0,6	0,14±0,02	0,5±0,04	–	13,6±0,8
Груша	1,18±0,04	0,006±0,0002	0,58±0,08	1,26±0,6	0,58±0,06	17,4±0,4	11,2±0,9
Продукты животного происхождения							
Молоко коровье	0,003±0,0002	0,028±0,001	1,56±0,2	1,26±0,2	0,18±0,04	0,58±0,2	56,2±2,4
Творог	0,48±0,02	0,006±0,0004	7,40±0,2	2,0±0,4	0,36±0,06	–	–
Баранина	0,96±0,08	0,01±0,0002	18,2±0,6	16,1±0,2	0,76±0,08	17,2±0,4	48,0±3,1
Говядина	1,74±0,02	0,01±0,0004	13,0±0,4	11,2±0,2	0,56±0,04	15,1±0,6	50,0±4,2
Печень	16,6±0,8	0,03±0,0006	18,0±0,5	18,6±0,4	0,62±0,08	68,7±2,1	40,6±3,8
Легкие	1,52±0,04	0,01±0,008	8,0±0,2	10,2±0,2	0,68±0,05	58,2±1,8	82,4±5,4
Почки	1,76±0,02	0,024±0,006	9,8±0,8	8,1±0,6	1,42±0,2	50,4±2,1	34,2±3,2
Яйцо куриное	0,8±0,02	0,011±0,004	9,6±0,9	10,4±0,7	0,66±0,08	18,1±0,8	68,4±4,6

Так, анализ содержания микроэлементов в пшенице различных экологических зон указывал на то, что в Присулакской экологической зоне микроэлементный состав пшеницы составил по элементам, в мг/кг: меди – 5,2±0,22; кобальта – 0,11±0,04; марганца – 16,2±1,2; цинка – 9,2±0,6; молибдена – 0,65±0,04; железа – 20,0±0,4 и йода – 36,0±2,1 мкг%. В Кизлярской экологической зоне соответственно меди – 7,6±0,02; кобальта – 0,18±0,02; марганца – 21,2±2,6; цинка – 13,4±0,2; молибдена – 0,36±0,04; железа –

25,1±1,4; йода – 28,4±1,2. В Южном Дагестане соответственно меди – 5,4±0,2; кобальта – 0,12±0,06; марганца – 16,0±1,7; цинка – 8,2±0,6; молибдена – 0,5±0,02; железа – 24,0±1,4; йода – 30,0±1,2. В пшенице, выращенной в Горной экологической зоне: меди – 8,0±0,2; кобальта – 0,19±0,02; марганца – 22,2±0,2; цинка – 12,4±0,4; молибдена – 0,24±0,002; железа – 26,0±0,02; йода – 21,4±2,2.

Результаты исследований по другим продуктам растительного и животного происхождения (см. табл. 1–4) также указывают на раз-

Содержание микроэлементов в пищевых продуктах, выращенных в Горной экологической зоне Дагестана, в мг/кг сырого вещества (йод – мкг/%). $M \pm m$ n = 5

Пищевой продукт	Cu	Co	Mn	Zn	Mo	Fe	I
Продукты растительного происхождения							
Пшеница	8,0±0,2	0,19±0,002	22,2±2,2	12,4±0,4	0,24±0,12	26,0±2,0	21,4±2,2
Рожь	3,7±0,3	0,046±0,0002	19,6±2,4	11,4±0,2	0,42±0,01	28,0±3,2	32,2±2,8
Ячмень	11,0±2,4	0,098±0,0004	45,6±4,2	12,2±0,7	0,44±0,02	25,0±6,9	26,4±2,4
Кукуруза	3,44±0,3	0,018±0,0004	16,2±2,8	8,4±0,2	0,21±0,9	12,2±2,0	20,1±3,6
Горох	6,72±0,6	0,076±0,0002	10,0±2,2	22,1±2,2	0,44±0,03	5,2±1,0	9,2±0,8
Фасоль	5,0±0,2	0,056±0,0008	10,8±2,1	15,8±1,4	0,52±0,02	14,1±2,9	23,4±3,2
Картофель	2,52±0,2	0,011±0,0002	2,1±0,6	3,4±0,2	0,10±0,02	7,2±1,8	34,1±6,5
Лук зеленый	1,72±0,05	0,018±0,0004	1,72±0,4	11,4±0,4	0,12±0,02	6,4±1,2	28,1±6,2
Морковь	1,0±0,3	0,015±0,0002	2,4±0,03	2,26±0,4	0,16±0,02	5,8±0,6	33,1±6,2
Огурцы	0,6±0,03	0,013±0,0008	0,76±0,04	1,74±0,6	0,09±0,02	8,0±1,4	11,8±2,6
Свекла	0,8±0,03	0,022±0,0004	7,0±0,9	8,4±0,6	0,16±0,02	9,1±1,2	–
Томаты	1,12±0,3	0,07±0,00004	2,56±0,2	2,84±0,9	0,08±0,004	10,4±2,0	15,1±4,8
Тыква	1,78±0,6	0,06±0,0002	1,72±0,3	2,1±0,9	0,012±0,002	11,4±2,2	16,2±2,2
Укроп	2,26±0,4	0,018±0,002	4,52±0,02	4,4±0,06	0,40±0,04	–	–
Чеснок	0,48±0,01	–	11,0±0,04	10,4±0,4	0,2±0,02	20,4±0,6	–
Абрикосы	0,5±0,02	–	0,36±0,02	0,42±0,02	–	–	16,4±0,2
Вишня	1,1±0,1	0,15±0,001	1,52±0,04	1,18±0,04	0,1±0,02	15,2±0,4	16,2±0,4
Слива	1,0±0,2	0,009±0,00004	0,52±0,002	1,22±0,2	0,36±0,04	–	12,1±0,2
Яблоки	0,76±0,01	0,017±0,002	0,76±0,002	0,41±0,04	0,32±0,02	–	9,1±0,3
Груша	1,72±0,02	0,012±0,001	1,0±0,03	2,2±0,03	0,33±0,04	18,4±0,3	8,0±0,2
Продукты животного происхождения							
Молоко коровье	0,007±0,0001	0,058±0,0004	2,52±0,04	2,26±0,04	0,03±0,004	0,7±0,02	29,0±1,2
Творог	0,76±0,02	0,01±0,002	10,4±0,2	3,1±0,002	0,24±0,002	–	–
Баранина	1,56±0,2	0,016±0,001	23,4±0,4	22,1±0,2	0,50±0,04	18,2±0,1	34,0±1,0
Говядина	2,26±0,4	0,018±0,001	18,2±0,2	16,2±0,1	0,36±0,06	20,0±0,2	35,0±1,2
Печень	22,0±0,8	0,06±0,002	28,1±0,6	28,4±0,2	0,48±0,03	80,2±4,2	36,6±1,2
Легкие	3,0±0,2	0,078±0,004	12,1±0,4	14,0±0,02	0,40±0,02	76,1±2,6	64,0±2,0
Почки	2,26±0,02	0,04±0,006	13,1±0,2	12,0±0,2	0,9±0,04	58,2±1,4	20,0±0,4
Яйцо куриное	1,12±0,04	0,018±0,004	14,0±0,4	15,8±0,6	0,32±0,002	19,2±0,2	60,0±1,2

личие накопления изученных химических элементов в зависимости от почвенно-климатических условий Дагестана.

Заключение. Результаты проведенного исследования указывают на следующую закономерность в накоплении изученных микроэлементов в продуктах экологических зон Дагестана: уровень содержания меди, кобальта, марганца, цинка, железа больше в Горной и Кизлярской экологических зонах, при меньшем содержании здесь молибдена. Обратная кар-

тина – большее содержание молибдена и меньшее накопление меди, кобальта, марганца, цинка, железа – наблюдалась в Южном Дагестане и Присулакской зоне. Наименьшее содержание йода в продуктах отмечено в Горной экологической зоне, а наибольшее – в Присулакской экологической зоне и на равнинной территории в целом, что обусловлено близостью Каспийского моря.

В ходе эволюции организмы адаптировались к определенному химическому составу окружающей среды и нарушение баланса хи-

мических элементов в среде при антропогенном воздействии или перемене привычного местообитания влияет на физиологические и биохимические процессы в организме человека, вызывая при значительных нарушениях баланса химических элементов различные патологии человека.

В связи с данным обстоятельством можно прогнозировать проявление определенных патологий при дисбалансе микроэлементов в организме человека как при проживании в определенной неблагополучной в микроэлементном отношении зоне, так и при переезде жителей республики из одной экологической зоны Дагестана в другую. В частности, недостаток йода в Горной экологической зоне Дагестана может повлиять на заболеваемость населения эндемическим зобом, в Южном Дагестане и Присулакской зоне малое содержание меди, кобальта, марганца, железа может проявляться в форме различных анемий и т.д.

Данные исследования представляют теоретический и практический интерес для работников сельского хозяйства и здравоохранения республики, так как позволяют осуществлять научно обоснованное применение микроудобрений в растениеводстве и подкормок животных, прогнозирование и профилактику природно-очаговых и эндемических заболеваний животных и человека, которые малоэффективны без знания закономерностей географического распространения, концентрации

и соотношения микроэлементов в компонентах окружающей среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лопатин В.Н., Судницын И.И., Абатуров Б.Д. Аналитическая модель роста растительности в различных условиях светового и водного режимов // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122, № 4. С. 307–315.
2. Розанов Б.Г. Морфология почв. М.: Академический проект, 2004. 432 с.
3. Абдурахманов Г.М., Зайцев И.В. Экологические особенности содержания микроэлементов в организме животных и человека. М.: Наука, 2004. 280 с.
4. Авцын А.П., Жаворонков А.А., Риш М.А., Строчкова Л.С. Микроэлементы человека. М.: Медицина, 1991. 496 с.
5. Агаджанян Н.А., Скальный А.В. Химические элементы в среде обитания и экологический портрет человека. М.: КМК, 2001. 83 с.
6. Скальный А.В. Микроэлементы для вашего здоровья. М.: Издательский дом «ОНИКС 21 век», 2003. 238 с.
7. Сусликов В.Л. Геохимическая экология болезней. Т. 2. Атомовиты. М.: Гелиос АРВ, 2000. 668 с.
8. Ковальский В.В. Методы определения микроэлементов в почвах, растительности, животных организмах. М.: Изд-во ВИЖ, 1962.
9. Ринкис Г.Я. Ускоренный метод определения микроэлементов в почвах и растительности // Биологическая наука сельскому и лесному хозяйству. Рига: Изд-во АН ЛАТВ. СССР, 1962. Т. 4. С. 13–14.

PRIORITY TRACE ELEMENTS (Cu, Co, Mn, Zn, Mo, Fe, I) IN LOCAL FOODS IN PROVINCES OF DAGESTAN

© G.I. Gireev, Sh.K. Salikhov, S.G. Luganova

In various ecological zones of the Republic of Dagestan there has been studied the content of Cu, Co, Mn, Zn, Mo, Fe, I in products of plant and animal origin. It is noted that the concentration of trace elements in food depends on the type of product, and on soil and climatic conditions, where samples were taken from.

Key words: trace elements, concentration, food, province

УДК 551.263.23:736 (470.57)

ПОДВОДНО-ОПОЛЗНЕВЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ В НИЖНЕПЕРМСКОМ ФЛИШЕ ИШИМБАЙСКОГО ПРИУРАЛЬЯ

© В.М. Горожанин, Е.Н. Горожанина

Рассмотрены два типа подводно-оползневых образований во флишевых толщах нижней перми Башкирского Предуралья – внутрислоевые складки оползания и оползневые отторженцы (олистоплаки), указывающие на интенсивные синседиментационные тектонические движения.

Ключевые слова: Предуральский прогиб, флиш, нижняя пермь, олистоплак, оползневые складки, Южный Урал, склоновые фации

Нижнепермский флиш западного Приуралья – одна из наиболее изученных формаций Уральской складчатой области, диагностирующая рост Уральского орогена в результате континентальной коллизии [1–3].

Одним из свидетельств, доказывающих активный тектонический режим во время накопления флиша, являются олистостромы и олистолиты – наиболее «грубые» элементы синтектонической седиментации. Длительное время генезис их считался недостаточно ясным, предполагался речной, прибрежно-морской и даже ледниковый и айсберговый разнос валунного материала. В настоящее время считается достоверно установленным, что во время тектонических землетрясений отложения мелководного шельфа в виде крупных фрагментов «сползали» по крутыму склону глубоководного флишевого трога. В нижнепермском флише западного склона Южного Урала горизонты олистостромов и крупные олистолиты описаны давно [4], размеры многих достигают нескольких десятков, а нередко и сотен метров, свидетельствуя о грандиозности палеотектонических процессов. Они описаны также в районе хр. Карагатай и Юрзано-Айской впадины Предуральского прогиба. Хорошо известен олистостром горы Доменной у г. Сим [5], а также крупные олистолиты на реках Юрзань и Ай, достигающие размеров до 1 км.

Для расположенной к югу от поднятия Карагатай Бельской впадины такие образования

не описаны. Представляется, что отсутствие сведений о крупных отторженцах в нижнепермском флише Бельской впадины связано не с их фактическим отсутствием, а с недостаточной обнаженностью.

Ниже рассмотрены примеры синтектонических оползневых образований в Ишимбайском Приуралье, расположенные в восточном борту Предуральского прогиба, где на широте г. Стерлитамака в результате дорожного строительства вскрыты новые разрезы нижнепермского флиша.

Макаровская подводно-оползневая складчатая структура. Этот район, расположенный в восточном борту Предуральского прогиба, хорошо известен в геологической литературе другим тектоническим феноменом – так называемым «макаровским складками» – складчато-надвиговыми структурами в карбонатных отложениях среднего-верхнего карбона, сформировавшимися во время пермской коллизии.

Объект находится в придорожной выемке строящейся новой автомобильной дороги Макарово-Кулгунино, которая в отличие от существующих дорог прокладывается не по долинам рек, а по водоразделам хребтов. Дорога пересекает узкую субмеридионально вытянутую антиклинальную складку с северо-запада на юго-восток, в ядре которой выходят карбонатные породы московского яруса среднего карбона (рис. 1). Дорожными выемками

ГОРОЖАНИН Валерий Михайлович – к.г.-м.н., Институт геологии УНЦ РАН, e-mail: gorozhanin@ufaras.ru
ГОРОЖАНИНА Елена Николаевна – к.г.-м.н., Институт геологии УНЦ РАН, e-mail: gorozhanin@ufaras.ru

вскрыты кремнисто-карбонатные отложения верхнего карбона и нижней перми. К отложениям асельского яруса нижней перми, вероятно, относится толща ритмичного переслаивания темно-серых аргиллитов и более светлых буроватых окремненных мергелей с многочисленными светло-зелеными глинистыми прослойками туфов. Отложения залегают на пачке кремнисто-карбонатных пород, возможно, относящихся к верхнему карбону.

Севернее, в выемках дороги, разрез представлен ритмично-слоистыми осадками флишевого типа и состоит из чередования буро-вато-серых алевролитов, аргиллитов и черных мергелистых известняков, предположительно, асельско-сакмарского возраста. На замыкании структуры толща нижнепермских флишевых осадков смята в пологие и крутые принадвиговые складки (рис. 2). В этой толще в одном из прослоев наблюдаются структуры, связанные

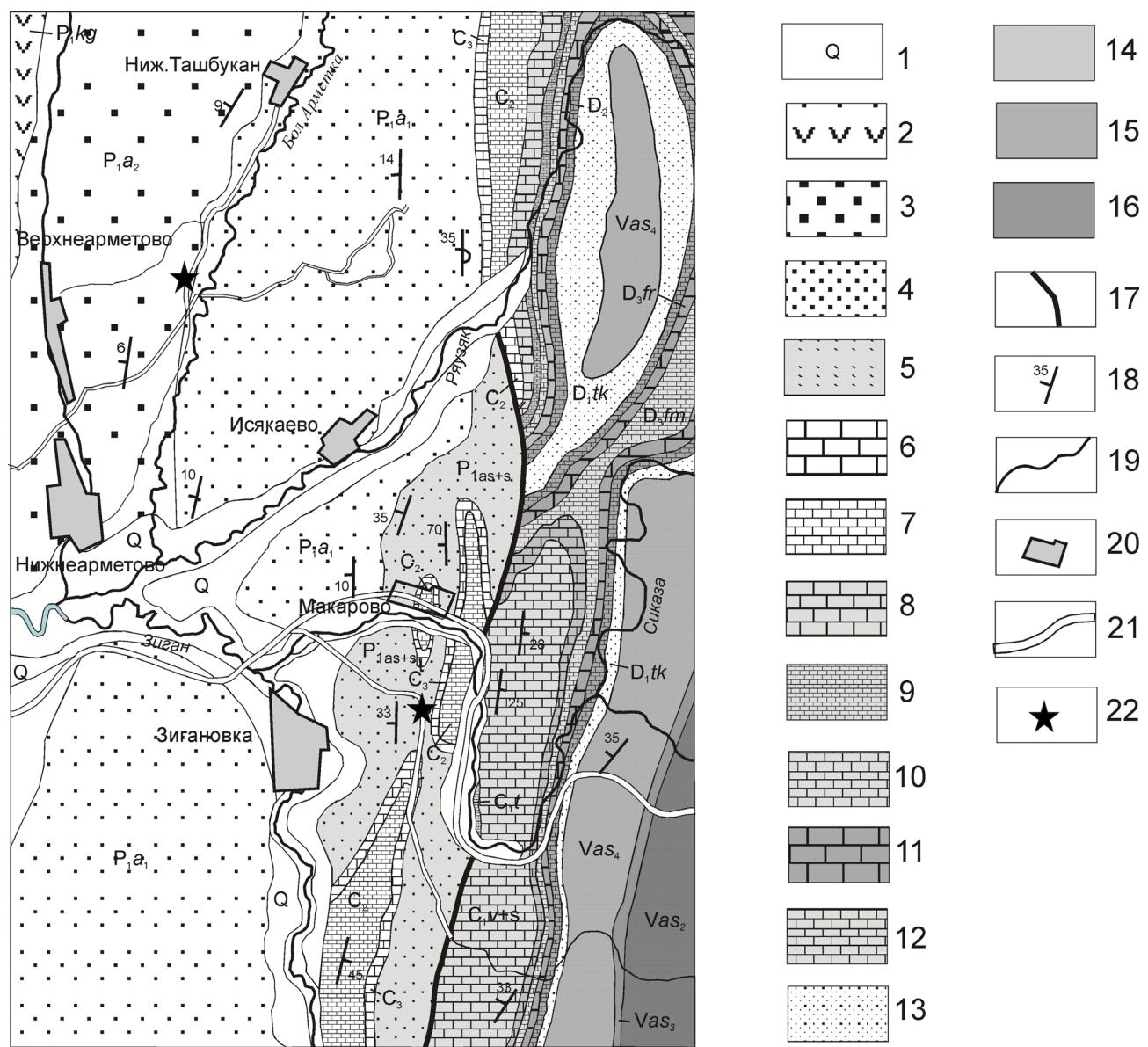


Рис. 1. Геологическое строение Ишимбайского Приуралья (фрагмент геологической карты N40-XXI масштаба 1:200 000, И.И. Синицын, 1962 г.).

Условные обозначения: 1 – четвертичные отложения; 2–4 – нижняя пермь; 2 – кунгурский ярус (P_1kg), гипсоносные осадки; 3–4 – артинский ярус (P_1a_1, P_1a_2), терригенные флишевые и молассовые осадки; 5 – асельский и сакмарский ярусы (P_1as+s) терригенно-карбонатные флишевые осадки; 6, 7, 8, 9 – известняки верхнего (C_3), среднего (C_2) и нижнего (C_1t, C_1v+s) карбона; 10, 11, 12 – известняки верхнего (D_3fm, D_3fr) и среднего (D_2) девона; 13 – песчаники такатинского горизонта нижнего девона (D_1tk); 14, 15, 16 – ашинская свита верхнего протерозоя (Vas); 17 – разломы; 18 – элементы залегания; 19 – реки; 20 – населенные пункты; 21 – дороги; 22 – точки наблюдений



Рис. 2. Складчатое строение ассельско-сакмарских флишевых осадков в выемке строящейся автодороги к югу от д. Макарово

ные с оползанием слоев. Обнажение располагается в 3 км к юго-востоку от с. Макарово, в северо-западном борту дорожной выемки (координаты N53°37'22.1", E056°36'47.5"). Оползневая структура, размером 5x25 м, представляет собой набор фрагментов слоя, сгруженных в виде лежачих складок, выпуклая сторона которых обращена на запад (Аз 270°), т.е.

в сторону, противоположную растущему в пермское время орогену (рис. 3).

Снизу и сверху деформированные слои ограничены ненарушенными плоскопараллельными тонкими пластами. В целом структура представляет собой типичную для флишевых отложений структуру подводного оползания, когда смятию подверглись уже литифи-



Рис. 3. Оползневая структура карбонатно-глинистого прослоя во флишевой толще нижней перми у д. Макарово (зона линейной складчатости западного Урала)

цированные карбонатно-глинистые отложения, не удержавшиеся на склоне в результате землетрясений.

Арметовский олистоплак. Другой тип оползневых образований наблюдается в толще артинских флишевых осадков, вскрытых новой автодорогой с. Ташбукан – с. Верхне-Арметово (см. рис. 1). Обнажение находится в 8 км к северу от с. Макарово, в дорожной выемке, у поворота дороги на д. Ташбукан, проходящей с юга на север вдоль р. Арметки (координаты N53°42'10.6" E56° 32'14.8").

В толще аргиллитов субсогласно залегает удлиненный блок слоистых кремнисто-карбонатных пород, размером 3x50 м, с тупыми боковыми концами, хорошо выделяющимися на фоне тонкослоистой флишевой песчано-глинистой толщи (рис. 4). Максимальная толщина кремнисто-карбонатного слоя в центральной части – 3 м, по концам уменьшается до 1,5 м. Слой в целом монолитен, слабо нарушен поздней субвертикальной трещиноватостью. Более выражена тонкоплитчатая трещиноватость в верхней части тела, вследствие чего соотношения с перекрывающим флишем недостаточно четкие. Нижняя поверхность слоя выражена резко, на ней наблюдаются следы течения в виде гиероглифов и полос сумеридионального «уральского» простирания.

Внутренняя структура блока неоднородна благодаря наличию характерных подводно-оползневых структур в основании. Снизу вверх выделяются:

1) известняк светлый, буровато-серый пелитоморфный, тонкослоистый, окремненный, мощность 0,2 м;

2) известняк окремненный и доломитизированный с алевроглинистой примесью, образует «ролловидные» структуры оползания (волочения), мощность 0,4 м;

3) известняк горизонтально слоистый, тонкоплитчатый, частично окремненный, мощность 2,4 м.

Контакт с нижележащими аргиллитами резкий субсогласный – с небольшим угловым несогласием (первые градусы), показывающим некоторое срезание слоистости (рис. 5). В нижележащих аргиллитах в области крупных субвертикальных трещин, секущих подстилающие и перекрывающие породы, отмечаются более поздние структуры выжимания (типа положительного цветка). Эти структуры связаны с поздними субвертикальными трещинами и обусловлены неравномерным давлением отдельных монолитных блоков на подстилающие рыхлые и трещиноватые аргиллиты.

Породы, слагающие блок, представлены карбонатно-кремнистыми осадками, содержащими многочисленные спикулы кремневых губок и примесь алевритовых зерен кварца, слабо доломитизированы (рис. 6). Отложения относятся к фации склона с карбонатно-кремнистой седиментацией.

На первый взгляд, в разрезе наблюдается фрагмент окремненного карбонатного профиля. На самом деле соотношения с вмещающими породами (резкий контакт, срезание слоистости аргиллитов, иной фациальный со-



Рис. 4. Общий вид блока кремнисто-карбонатных пород в артинских флишевых осадках у с. Верхне-Арметово (восточный борт Предуральского прогиба)



Рис. 5. Резкий контакт олистоплака светлых кремнисто-карбонатных пород и аргиллитовой толщи и оползневые структуры в основании блока

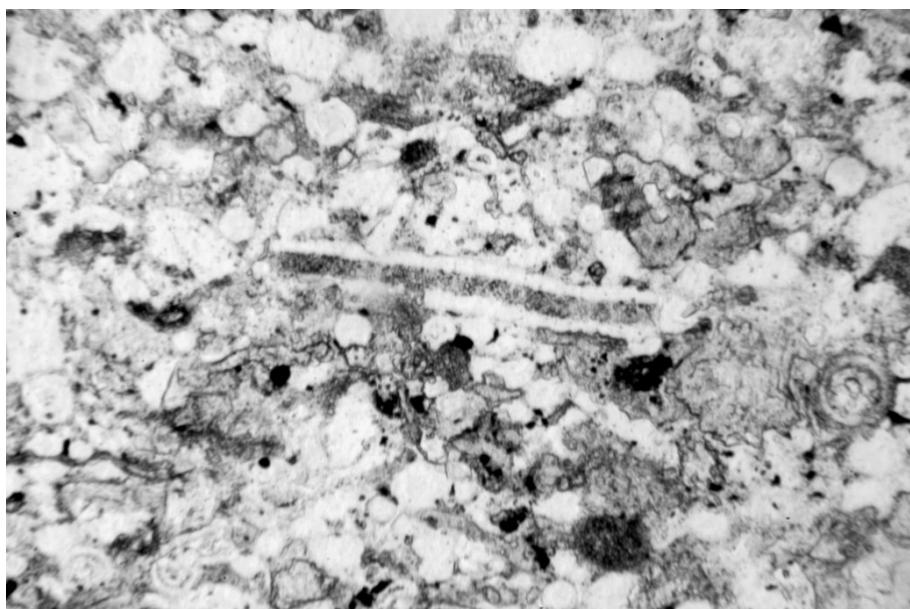


Рис. 6. Известняк алевритистый окремненный со спикулами губок (трубчатые фрагменты): светлые округлые формы – кремнезем; угловатые – алевритовый кварц; темно-серые неправильные образования – карбонат, черные частицы – глинистые; углистые и железистые включения; мелкие ромбические кристаллы – доломит (шлиф, без анализатора, ув. 120^х)

став) показывают, что блок кремнисто-карбонатных пород со структурами оползания в основании представляет собой олистоплак конседиментационный оползневой отторженец слоя пород, формировавшихся на склоне, в

области кремнисто-карбонатной седиментации, и под действием силы тяжести сползшего в более глубоководную зону в слабо литифицированном состоянии (рис. 7, а). Можно предположить образование внутрибассейно-

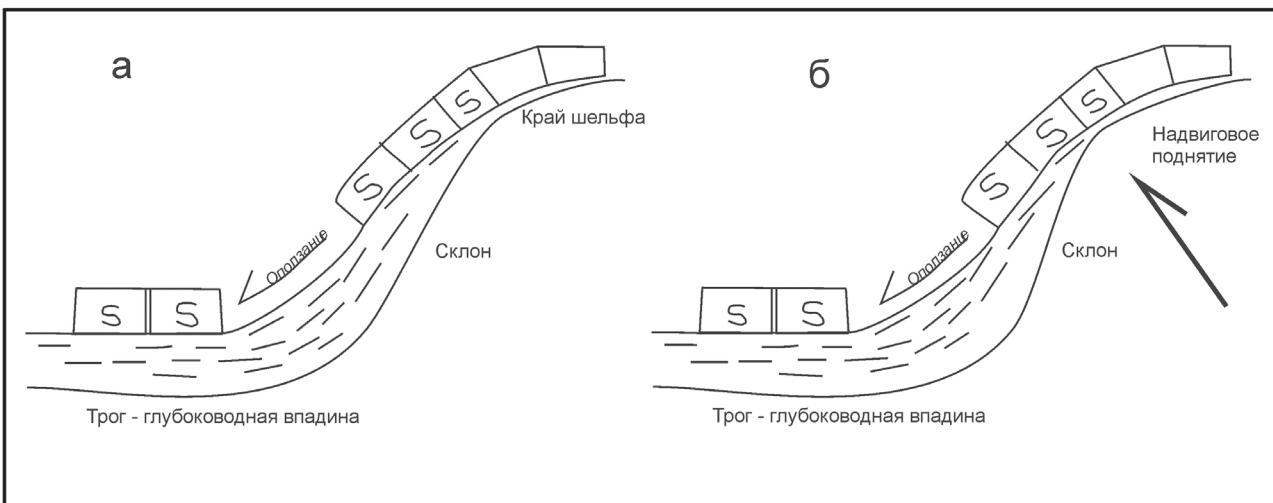


Рис. 7. Модель формирования крупного оползневого отторженца кремнисто-карбонатных пород: *а* – на краю шельфа; *б* – в обстановке синседиментационного принадвигового поднятия

вого поднятия в результате надвиговых синседиментационных движений (рис. 7, *б*).

Таким образом, впервые наблюдаемые в данном районе подводно-оползневые образования – внутрислоевые оползневые складки и крупный оползневой отторженец олистоплак – указывают на интенсивные тектонические движения во время накопления флишевых толщ нижней перми. Оползание происходило в результате роста внутрибассейновых поднятий, возникавших в процессе скучивания и надвигания пород. Конфигурация оползневых складок указывает на субмеридиональное (предположительно с севера на юг) направление оползней.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мизенс Г.А. Верхнепалеозойский флиш Западного Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. 229 с.
2. Пучков В.Н. Геология Урала и Приуралья (актуальные вопросы стратиграфии, тектоники, геодинамики и металлогении). Уфа: ДизайнПолиграфСервис, 2010. 280 с.
3. Чувашов Б.И. Динамика развития Предуральского краевого прогиба // Геотектоника, 1998. №3. С. 22–37.
4. Хворова И.В. Флишевая и нижнемолассовая формации Южного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 352 с.
5. Шакуров Р.К. Нижнепермская олистострома Симской мульды // Тектоника и нефтегазоносность: сб. ст. Уфа: БНЦ УрО РАН СССР, 1988. С. 16–21.

THE SUBMARINE SLUMP STRUCTURES IN THE LOWER PERMIAN FLYSH SEDIMENTS IN THE ISHIMBAY PRE-URALS

© V.M. Gorozhanin, Y.N. Gorozhanina

Two types of submarine slump structures are described in the Lower Permian flysh sediments in the Ishimbay Pre-Urals. The slumps and olistoplacks indicate intensive sin-sedimentary tectonic movements.

Key words: Preuralian foredeep, Lower Permian, olistoplack, slumps, Southern Urals, slope facies

УДК 39(=943):325.2

СОХРАНЕНИЕ ЭТНОКУЛЬТУРНОЙ ИДЕНТИЧНОСТИ «ТЮРКО-ТАТАРСКОЙ» ДИАСПОРЫ В США

© Л.Р. Садыкова

Проанализирована проблема сохранения этнокультурной идентичности в эмигрантской среде на примере «турко-татарской» диаспоры в США. Эмигрируя в США, «турко-татары» строили традиционные общины, где продолжали сохранять свой язык, религию, обряды, ритуалы и нормы. Зафиксированы традиционные ценности «турко-татарского» общества в указанных общинах.

Ключевые слова: «турко-татарская» диаспора, эмиграция, этнокультурная идентичность, ислам

Одним из инструментов претворения в жизнь государственных интересов на международной арене является диаспора – транснациональная сеть общин соотечественников, рассеянных по всему миру. Диаспоры, успешно адаптировавшиеся к условиям жизни в принимающих странах, накапливают значительные финансовые и промышленные ресурсы, приобретают политическое и культурное влияние в государствах пребывания. При сохранившихся конструктивных связях с исторической родиной данные возможности могут быть использованы для лоббирования интересов страны исхода и укрепления ее положения на международной арене. Положительный опыт других стран, формирующих и поддерживающих свои диаспорные общины, дает результаты позитивного воздействия на экономическую и социальную ситуацию в стране исхода, увеличивая ее возможности в международных вопросах.

По мнению некоторых ученых, например Э.Д. Лозанского, при анализе таких крупнейших диаспор, как еврейская, армянская, греческая, китайская, и их места в системе международных отношений можно выявить следующую особенность. Диаспоры, проживающие на территории США, оказывают более значительное влияние на ситуацию в международных отношениях, чем те же самые диаспоры, расположенные в других странах. Это становится возможным, потому что США являются одной из мировых сверхдержав и об-

ладают серьезными возможностями влияния на всю систему международных отношений как на глобальном, так и региональном уровнях. Внутренняя политика, проводимая правительством США по отношению к национальным меньшинствам, основана на принципах мультикультурализма, что позволяет различным диаспорам эффективно участвовать не только во внутривластической жизни государства, но и влиять на внешнюю политику, проводимую государством.

В связи с этим следует отметить, что целый ряд государств, таких как Израиль, Армения, Греция, Китай, Мексика, давно осуществляют сотрудничество со своими диаспорами в США и сумели использовать мощь этнического воздействия для достижения своих целей. Результаты такого сотрудничества оказываются позитивное воздействие не только на экономическую, социальную, культурную обстановку в стране исхода и развитие двусторонних взаимоотношений, но и на сами диаспоры, ощущившие поддержку со стороны исторической родины [1].

Усиление роли диаспор на международной арене, их влияние на проведение как внутренней, так и внешней политики государства актуализируют обращение к проблеме сохранения этнокультурной идентичности «турко-татарской» диаспоры в США.

Сейчас именно в США проживает одна из крупнейших «турко-татарских» диаспор. «Тюрко-татары» в дальнем зарубежье живут

САДЫКОВА Лиана Рифовна, Институт этнологических исследований им. Р.Г. Кузеева УНЦ РАН,
e-mail: 11ana@yandex.ru

достаточно компактно и объединены в различные ассоциации, общества и землячества. В процессе формирования «турко-татарской» эмиграции выделяют два этапа – две волны. «Первая волна» – эмиграция времен революции, Гражданской войны и первых послереволюционных лет. «Вторая волна» – эмиграция, возникшая в годы Второй мировой войны. В США основу «турко-татарской» диаспоры составили представители послереволюционной эмиграции. Некоторые из них переселились из Турции после Второй мировой войны, многие – из Китая, Японии, Финляндии. Другая часть – это бойцы Красной Армии, которые в годы Великой Отечественной войны 1941–1945 гг. оказались в немецком плену и не вернулись в СССР. Обращение к теме «турко-татарской» эмиграции из России актуально, потому что вопрос формирования и сохранения этнокультурной идентичности «турко-татар» США в силу разных причин до сих пор остается неисследованным пластом истории татарского, башкирского и других тюркских народов России.

«Тюрко-татарская» диаспора воспринимается принимающим обществом как культурно-одинаковые потомки эмигрантов из России. В самой же России этнические различия остаются более значимыми. Диаспора становится именно «турко-татарской», а не просто эмиграцией, потому что она осознает и воспроизводит свое единство во внешнем мире с тюркоязычными потомками из России на основе языка, религии и традиции. Бывшие жители Российской империи и СССР, выехавшие в страны Европы и США, составляют часть «турко-татарского» мира, и по своему этническому происхождению они не только татары, но и туркмены, казахи, башкиры, азербайджанцы, карачаевцы, черкесы. Доминирующими факторами, определяющими принадлежность к «турко-татарской» идентичности или диаспоре, остаются язык, религия и традиции.

«Тюрко-татарская» диаспора в США – это диаспора народов тюркского происхождения, переехавшая из России, преимущественно из Волго-Уральского региона, и название которых «турко-татары» принято ими в соответствии с резолюцией Всероссийского мусульманского съезда 1917 г.

«Тюрко-татары», т.е. общины российских мусульман тюркского происхождения и их диаспора в США, возникли на исторической сцене в этом регионе во второй половине 1920-х гг. Они сформировали собственную идентичность и смогли сохранить собственную культуру и структуру внутренней социальной жизни. Первое упоминание термина «турко-татарская» диаспора восходит к 1920-м гг. XX в. В настоящее время данный термин применяется при обозначении эмигрантов диаспоры тюркских и мусульманских народов – выходцев из России и республик бывшего Советского Союза.

Поскольку содержание термина «диаспора» остается дискуссионным, под «турко-татарской» диаспорой автор имеет в виду культурно-отличительную группу, объединенную представлениями о родине и возникающей на этой основе коллективной связью, групповой солидарностью и демонстрируемым отношением к стране исхода, а не демографическую или этническую реальность. Более того, поскольку этот феномен проявляет себя и в политической сфере, мы придерживаемся определения «диаспоры» как основанной на коллективной идентичности группы, являющейся частью мирового сообщества и способной влиять на международные отношения [2].

Собирательное название тюркоязычных эмигрантов пока не устоялось окончательно. В ряде исторических и архивных документов используется термин «турко-татарская» эмиграция. Башкирские исследователи [3] называют ее «татаро-башкирской» или «турко-мусульманской», полагая, что, если в Токио диаспора была преимущественно башкирской (ее лидером был башкир М.-Г. Курбангалиев), то в названии это должно быть отражено. Татарские исследователи [4–5] пишут о «турко-татарской эмиграции», подчеркивая единство татар и башкир.

Ощущение принадлежности к группе «турко-татары» башкир, азербайджанцев, казахов и киргизов; персональная идентификация с данным названием у членов эмигрантских сообществ, а также принятие этого «самоназвания» страной-реципиентом и страной исхода – главный критерий для обозначения диаспоральной общности в данный исторический период.

«Тюрко-татарская» диаспора обладает общей культурной традицией. Язык и религия являются двумя распространенными частными проявлениями этничности.

Эмиграция «тюрко-татар» вначале была результатом военных и политических перемещений в годы Гражданской войны. Группа татар, приехавшая в США из Китая, и их потомки составляют сегодня 20% татар в США. Другие 50% – те, кто приехали из Турции в 60-е гг. по экономическим причинам. Оставшиеся 30% составляют бывшие бойцы Красной Армии, оказавшиеся в годы войны в немецком плену и не пожелавшие возвращаться в Советский Союз.

В 1976 г. в США проживало около 250 семей татар (приблизительно 1000 человек). Большинство жило в Нью-Йорке, на северо-востоке штата Нью-Джерси, в Коннектикуте, Вашингтоне (округ Колумбия) и в районе залива Сан-Франциско. Кроме них, в Бруклине жило несколько башкирских семей. Башкиры, хотя и считаются в России отдельной нацией, в этническом и лингвистическом отношении родственны с татарами, и в США они, в сущности, ассимилированы татарами [4].

В Соединенных Штатах Америки основу диаспоры составили «тюрко-татары», эмигрировавшие из Европы и азиатских стран по окончании Второй мировой войны.

В настоящее время в США действуют уже продолжительное время две «тюрко-татарские» диаспоры – «Ассоциация американских татар» («American-Tatar Association») в Нью-Йорке и «Американская тюрко-татарская ассоциация» («American Turco-Tatar Association») в Сан-Франциско, местечке Бурлингейм (Калифорния). Если в Нью-Йорке 88 семей являются членами «Ассоциации американских татар» (в среднем в каждой семье – 4 человека), то можно утверждать, что общая численность татар – 352 человека. По приблизительным данным, в Сан-Франциско, местечке Бурлингейм, в «Американской тюрко-татарской ассоциации» состоят 150 семей (и также в среднем в семье – 4 человека), исходя из этого можно утверждать, что общая численность входящих в эту ассоциацию составляет 600 человек.

Город Нью-Йорк состоит из пяти больших частей. В Квинсе сосредоточено большинство

татар. Татары живут в микрорайоне, называемом Колледж Пойнт (College Point). Там и располагается здание «Ассоциации американских татар». Колледж Пойнт находится рядом с аэропортом Ла-Гуардия, названном так в честь бывшего мэра города. Многие татары, которые живут в этом микрорайоне, всю жизнь проработали в аэропорту и, выйдя на пенсию, получили льготы, которые позволяют им покупать авиабилеты со скидкой. Поэтому эти татары довольно часто путешествуют по США и по миру [6].

В Нью-Йорк татары прибыли в основном из Китая и позже – из Европы. Кроме 88 семей татарской диаспоры, здесь есть семьи татар, которые не являются членами татарской диаспоры и их количество неизвестно. Здание для ассоциации в Нью-Йорке приобрел в 1960-х гг. Айса Мажитов, выходец из Татарстана. Несколько лет лидером ассоциации был инженер Ильдар Агиш (член правления), с 2004 г. президентом «Ассоциации американских татар» является Сайде Хажи (Saide Haci).

«Ассоциация американских татар» в Нью-Йорке была создана на базе «Мусульманского единства», действовавшего с 15 марта 1927 г. Основателями ее являются Нияз Максудов из Уфы, Абдулла Атлас, Загидулла Агишев, еще один Загидулла Агишев (тезка) – татарин из Оренбурга, царский полковник Рашид Хусаинов, Ахтэм Сулейманов, Али Уилсон (Welsh) – пензенский татарин. Это было первое мусульманское общество в Нью-Йорке и в то время большую часть в руководстве составляли татары. Кроме татар, в «Мусульманское единство» входили другие тюркские и мусульманские народы – туркмены, азербайджанцы, казахи, киргизы, кабардинцы, чеченцы, адыгейцы, карачаевцы, крымские татары.

В 1963 г. «Мусульманское единство» меняет название на «Amerika Islam Gemqiète» (что можно перевести как Исламское общество Америки). Приверженцы разных направлений в исламе начинают вступать в это общество и создавать религиозную организацию. Через некоторое время входившие в «Мусульманское единство» близкие по вероисповеданию и культуре народы стали отделяться и строить свои национальные общества. Сегодня в США действуют много разных тюркских и му-

сульманских обществ – крымских татар, туркмен, азербайджанцев, карачаевцев, черкесов. Татары объединились в «Ассоциацию американских татар» [7].

Эта ассоциация занимается только культурной работой, проводит литературно-художественные тематические вечера, праздники и концерты. Татары на праздничные торжества приезжают из разных штатов и из Канады. Основные цели и задачи ассоциации: культурная, образовательная и благотворительная деятельность. Таким образом, «Ассоциация американских татар» обеспечивает сохранение языка и культуры в среде татар. Татары, где бы ни жили, уделяют особое внимание образованию будущего поколения, стремятся сохранить родной язык и культуру предков.

По приглашению Шамсия и Салиха Апакая из Бурлингейма (Сан-Франциско, штат Калифорния) осенью 1992 г. в США приезжал татарский певец Рафаэль Ильясов. В кругу своих соотечественников-иммигрантов он дал первые концерты: в «Американской тюрко-татарской ассоциации» в Бурлингейме и в «Ассоциации американских татар» в Нью-Йорке. Р. Ильясов исполнял народные татаро-башкирские песни и знакомил с новыми песнями современной татаро-башкирской эстрады. Из видеозаписи, сделанной 11 октября 1992 г. в Нью-Йорке, видно, что на концерт приехали около 60–70 татарских эмигрантов в возрасте от 50 до 80 лет из разных штатов и городов США: Флориды, Вашингтона, Детройта, а также из Канады, общались на татарском языке. Подобные встречи служат примером восхищения нашими соотечественниками, которые проживают в другой языковой и культурной среде, но продолжают помнить, чтить, а главное, сохранили родной язык, культуру и традиции своего народа.

Творческие коллективы Рафаэля Ильясова, Айдара Галимова, Салавата Фатхетдинаева и других артистов современной татарской эстрады были в США с концертами по приглашению «Ассоциации американских татар». Эти встречи являются прекрасной возможностью познакомиться со своими земляками, пообщаться и отдохнуть в атмосфере родной культуры. Сейчас деятельность ассоциации направлена на то, чтобы способствовать адап-

тации приезжающих в США татар на постоянное место жительства.

Довольно активную работу ведет «турко-татарская» диаспора, расположенная в пригороде Сан-Франциско, местечке Бурлингейм. Президент «Американской тюрко-татарской ассоциации» в Бурлингейме – Рукия Сафа (Rukiye Safa) [8]. В этой ассоциации насчитывается приблизительно 150–200 семей. Отдельные семьи проживают в Лос-Анджелесе, Флориде, Вашингтоне.

Данные по диаспорам дальнего зарубежья могут быть неполными из-за того, что не везде «турко-татарам» удается купить здание и зарегистрировать диаспору.

Тюркские народы в США объединяют крепкие религиозные и культурные связи. Татары используют в общении как современный татарский, так и турецкий языки. В 1950-х – начале 1960-х гг. в Нью-Йорке существовала школа по изучению волжско-татарского языка и литературы на основе арабской графики. С 1960 г. издается «Бюллетень Ассоциации американских татар» на латинском шрифте. Он выходит 3–4 раза в год и распространяется среди членов «Ассоциации американских татар». Кроме того, бывают специальные выпуски, посвященные юбилейным датам и праздничным торжествам. Прежде всего, бюллетень является информационным листом, который оповещает членов ассоциации о мероприятиях, запланированных ассоциацией. Также он дает полную картину культурно-просветительских мероприятий, проходящих на базе «Ассоциации американских татар» в Нью-Йорке для специалистов и всех интересующихся историей эмигрантов. Из бюллетеня можно узнать о формировании и закреплении современного названия ассоциации. У «Ассоциации американских татар» есть собственное здание в Колледж-Пойнте (штат Нью-Йорк), используемое как общественный центр и мечеть. Ежегодно в апреле здесь отмечается день рождения великого поэта XX в. и деятеля татарского культурного возрождения Габдуллы Тукая (выступают исполнители народных песен и танцев). Активная деятельность характерна также для «Американской тюрко-татарской ассоциации» в Бурлингейме (штат Калифорния). С 1968 г. у этой организации есть свои мечеть

и общественный центр. Она субсидирует женский вспомогательный центр и молодежную секцию, издает газеты на английском языке. Татары остались приверженцами своей национальной кухни, поддерживают контакты и ведут переписку с соотечественниками, живущими в Турции и Финляндии [4].

«Ассоциация американских татар» осуществляет культурно-просветительскую работу. После войны и в 1960–1970-е гг. здесь оказалось много известных татарских музыкантов, ученых, шахматистов и др. На западном побережье США «Американская тюрко-татарская ассоциация» также занимается культурно-просветительской деятельностью [4].

В годы советской власти связи между «тюрко-татарскими» общинами и исторической родиной были практически сведены на нет.

В конце 1980-х гг. с завершением холодной войны, изменением политической ситуации в бывшем Советском Союзе началась интенсивная консолидация «тюрко-татар» дальнего зарубежья, участились контакты с Родиной, откуда в свое время уехали их предки.

Создание общества «Ватан – Родина» по связям с соотечественниками за рубежом в 1990 г., установление первых официальных связей иммиграции с Татарстаном привели к новому уровню общения «тюрко-татар» дальнего зарубежья друг с другом и исторической родиной.

В 1993–1995 гг. наступил новый этап в деятельности общества «Ватан» и взаимодействия «тюрко-татар» дальнего зарубежья с исторической родиной. Меньше стало романтических планов и поездок по лирическим мотивам. К взаимодействию с Татарстаном все больше приобщаются деловые люди, предприниматели, специалисты. Контакты на уровне отдельных семей и отдельных граждан переросли в серьезное научно-культурное сотрудничество.

К сожалению, «тюрко-татары», живущие в разных странах, не могут письменно общаться между собой из-за отсутствия единого алфавита. Большинство из них не знает кириллицу. Поэтому и была организована газета «Донья», издающаяся на латинице специально для татар дальнего зарубежья. В последние годы ее выпуск временно прекращен из-за отсутствия средств.

После проведения Первого Всемирного конгресса татар и I Всемирного курултая башкир продолжился поиск родственников, волею судьбы оказавшихся в разных странах [9].

Говоря о знаменитых татах Нью-Йорка, необходимо упомянуть, в первую очередь, Рудольфа Нуриева – величайшего мастера балета всех времен и народов. Квартира Р. Нуриева в Дакоте напоминала музей изобразительного искусства, где были собраны скульптуры, картины известных мастеров живописи, гобелены, редчайшие образцы антикварной мебели и тому подобные реликвии. После его смерти все содержимое квартиры было распродано на аукционе.

Среди американских татар по своему богатству с Рудольфом Нуриевым может сравняться только Орхан Садык-хан, один из директоров компании Paine Webber. Его настоящая фамилия – Идриси. Он родственник доктора Идриси, который до Второй мировой войны издавал престижный медицинский журнал в Германии и носил передачи Мусе Джалилю, когда поэт содержался в Моабитской тюрьме (см.: Мустафин Рафаэль. По следам обгорванной песни. М., 1981).

Среди татар Нью-Йорка уважением пользуется профессор Вил Мирзаянов – знаменитый ученый, один из ведущих специалистов по химическому оружию, неустрешимый борец за демократию в России. Он преподает, пишет книги, статьи для татарских, российских и американских газет, дает интервью радио- и телекомпаниям, работает над своим сайтом, участвует в интернет-форумах и т.д. [6].

Наиболее известным представителем татарской эмиграции в Америке можно считать Роальда Зинуровича Сагдеева, который со своей супругой Сьюзен Эйзенхаэр проживает в Вашингтоне. Роальд Сагдеев – доктор физико-математических наук, академик, член Национальной академии США, Королевской шведской академии наук, профессор университета штата Мэриленд.

В последние годы часто и активно включается в бизнес-программы с участием Татарстана фирма Идел Трейдинг Корпорэйшн, где работают Ильдар Агиш, Ильхан Айдагель и др. Совершенно естественно, что зарубежные татары, занимающиеся серьезным бизнесом, стремятся использовать любую воз-

можность для установления торговых отношений с Татарстаном. После провозглашения суверенитета Ильдар Агиш, Ильхан Айдагель и их татарстанские партнеры совместно с республиканскими компаниями стремились придать сотрудничеству новое дыхание. Ильхан и его отец Ибрагим Айдагель приняли участие в Первом Всемирном конгрессе татар. В ноябре 1996 г. в Мамадышском районе Татарстана открыта мечеть, построенная на их средства.

Инженер-нефтяник из Сан-Франциско Джунейт Чапаноглу охотно делится знаниями о бизнесе в западном мире. Равиль Салихмет, несмотря на свои почтенные годы, взялся за создание татарского раздела компьютерной системы Интернет. В результате несколько десятков татар общаются между собой при помощи компьютерной связи. К нему присоединились молодые представители американской татарской диаспоры Искандер и Камиль Аги [9].

Успешное сотрудничество ведется в гуманитарной области. Ученый из США Юлай Шамильоглы специализируется на исследовании истории и культуры тюркских и, в частности татарского, народов. Он выходец из семьи татар-эмигрантов, тюрколог, профессор Висконсинского университета. Отец Юлай – выходец из с. Митро-Аюпово Чекмагушевского района Башкортостана, мама – из пензенских татар-мишарей.

Даже после естественной ассимиляции в США остались «турко-татарские» общины или семьи, сохранившие национальное самосознание, язык, религию и обычай.

Уже 52 года счастливо живут вместе Мажит и Саида Гали, выходцы из Башкортостана. Их сыновья – американские граждане с татарскими именами Ирек и Зуфар. Ирек ушел с последнего курса университета и работает в сети торговли компьютерами. Зуфар – офицер федерального суда, капитан резерва армии [10]. Мажит абый и Саида апа сохранили в чужой стране свой родной язык, обычай, традиции, веру и постарались привить своим детям национально-культурные традиции.

С 1989 г. в вечеринках, устраиваемых в «American Tatar Association», участвуют Рустам и Гата Камские. Татарская ассоциация встретила их довольно радушно и оказывала вся-

ческую помощь. В 1991 г. Гата Камский стал чемпионом США по шахматам.

Среди молодого поколения татар, прибывших в США из России, самый известный – молодой художник Рустам Нур. Газета «Нью-Йорк Таймс» назвала его «наиболее успешным коммерческим художником города» [6].

Не очень многочисленная татарская диаспора в США бережно относится к языку, культуре, национальным традициям. С 2001 г. стало добной традицией проводить Сабантуй среди «турко-татарской» иммиграции (в нью-йоркском Эйзенхауэр-парке).

Для «турко-татарских» народов, проживающих на территории США, важную культурно-образующую роль сыграли, прежде всего, национально-культурные традиции и ислам, а также наличие общих черт в происхождении, языке и культуре.

Таким образом, существование «турко-татарской» диаспоры в США и их культурно-просветительская работа способствовали быстрой адаптации «турко-татарских» переселенцев за пределами родины. Культура и язык сыграли важную роль в деле сохранения национального, культурного облика, образа жизни и качеств человека на чужбине, врастания в инокультурную среду.

Анализ исследуемого материала показал, что этнокультурная идентичность «турко-татарского» населения США не исчезла бесследно, она трансформировалась. «Турко-татарские» общины США нацелены на сохранение и развитие культуры, этнического самосознания и самоощущения. В результате проведенного исследования автор пришла к выводу, что ощущение причастности к «турко-татарской» этничности характеризует стремление сохранить этнокультурную идентичность.

«Турко-татарская» диаспора в США сумела не только сохранить самобытный культурный потенциал, базирующийся на традициях, но и создать свою культурную общность благодаря двум «турко-татарским» ассоциациям в Нью-Йорке и Сан-Франциско. Можно с уверенностью утверждать, что национально-культурные традиции «турко-татарской» эмиграции – это неотъемлемая часть национально-культурных традиций тюркоязычных народов России. Без нее представления о тюркских народах России и их истории были бы неполными.

Проведенное исследование «турко-татарской» диаспоры в США подтвердило высказанное в работе предположение, что в условиях эмиграции этнокультурная идентичность не изживает себя, приобретает новые конфигурации, сохраняя в своей структуре все предшествующие исторические формы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лозанский Э. Д. Этносы и лоббизм в США. О перспективах российского лобби в Америке. М.: Международные отношения, 2004. 272 с.

2. Усманова Л. В поисках национальной идентичности (турко-татарская диаспора в Северо-Восточной Азии) // Диаспоры. 2005. № 2. С. 6–39.

3. Юнусова А.Б. Татаро-башкирская эмиграция на Дальнем Востоке: мусульманский фактор социальной адаптации и сохранения этнокультурной идентичности // Modern history. Уфа, 2003. С. 73–83.

4. Гайнетдинов Р.Б. Тюрко-татарская политическая эмиграция: начало XX века – 30-е годы: исторический очерк. Набережные Челны, 1997. 159 с.

5. Усманова Л.Р. Тюрко-татарская эмиграция Дальнего Востока: «Тюркские народы не были готовы защищать себя от большевистского потока...» // Эхо веков. 2007. № 2. С. 182–193.

6. Бадретдин С. Татарский Нью-Йорк [Электронный ресурс]. URL: <http://www.tatar-usa.org/russian/articles/ny.htm> (дата обращения: 20.10.2007).

7. American Tatar Association. 1975. № 1. April 19.

8. Сайт Ассоциации американских татар [Электронный ресурс] / Официальный сайт. URL: <http://www.atany.com/> (дата обращения: 18.11.2011).

9. Валеев Р.С. Вдали от исторической родины // II Всемирный конгресс татар. 28–29 августа 1997 г. [Электронный ресурс]. URL: <http://kazadmin.narod.ru/congress/13.htm> (дата обращения: 05.03.2007).

10. Каримова Д.Ю. Во имя счастья и любви...: автобиографический роман. М., 2003. 312 с.

PRESERVATION OF ETHNO CULTURAL IDENTITY OF «TURK-TATAR» DIASPORA IN THE USA

© L.R. Sadykova

The article is devoted to the preservation of ethno cultura identity in emigrant community on the example of «Turk-Tatar» society in the USA. Immigrating to the USA the «Turk-Tatars» formed traditional communities and keep their language, religion, rites, rituals and norms with traditional values of the «Turk-Tatar».

Key words: «Turk-Tatar» Diaspora, emigration, ethno culture identity, Islam

УДК 332.1; 332.122(1-21)

МЕХАНИЗМЫ УПРАВЛЕНИЯ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫМИ НЕРАВЕНСТВАМИ И ПРОСТРАНСТВЕННЫМИ РАЗЛИЧИЯМИ В РЕГИОНАЛЬНЫХ СОЦИАЛЬНО-ЭКОНОМИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

© О.З. Загазежева, М.В. Сахтуева

Предметом исследования выступают региональные социально-экономические системы, их неравенства и недооценка территориального (регионального) фактора. Основной целью являются эффективное управление и снижение дифференциации территориальными неравенствами и пространственными различиями в региональных социально-экономических системах.

Ключевые слова: регион, социально-экономическая поляризация, стратегия территориального управления, инвестиции

Экономическое неравенство территорий является одной из важнейших социально-экономических и политических проблем современной России. Она досталась сегодняшнему дню не от прошлого и неверно винить в этом прошлую социально-экономическую систему и ее политическую надстройку. При ближайшем рассмотрении оказывается, что проблема территориальных различий и неравенств социально-экономического развития является объективным явлением, не зависящим ни от социально-экономического строя, ни от политического режима. Эту особенность подтверждает то, что такая проблема существует во всех странах мира и, несмотря на экономическое развитие, до конца еще ни одной страной мира не преодолена полностью. Другое дело, что в разных странах уровень пространственных различий и неравенств оказывается разным. Причем, что характерно, даже у одной и той же страны этот уровень на различных этапах ее развития оказывается разным. Это говорит о том, что, во-первых, он имеет объективный характер, во-вторых, невозможно ликвидировать пространственные различия, но, в-третьих, при этом их можно снижать.

В России, как показывают статистические данные, в настоящее время уровни соци-

ально-экономического развития ее регионов разнятся в десятки раз. Если брать во внимание такой показатель, как ВРП (душевой и объемный), а также размер душевых доходов, уровень занятости, уровень бедности, продолжительности жизни и т.п., то территориальные различия в России значительно превосходят существующие в западных странах.

Причем положение большинства макрорегионов РФ определяется не только их местом среди регионов всей России, но и внутренней весьма глубокой дифференциацией, вызванной во многом проводимой в последние годы политикой бюджетного выравнивания. Несмотря на то, что рост экономического неравенства регионов характерен для многих стран, особенностью РФ является высокая степень различия между максимальными и минимальными показателями их социально-экономического развития [1, с. 95]. В качестве примера можно исследовать индикаторы, характеризующие качество жизни в субъектах РФ. Разность между максимальными и минимальными значениями в них колеблется от двух до семи раз в зависимости от типа рассматриваемого региона и уровня его благосостояния (см. табл. 1).

В связи с этим современная отечественная экономическая и управлеченческая мысль

ЗАГАЗЕЖЕВА Оксана Зауровна – к.э.н., Институт информатики и проблем регионального управления Кабардино-Балкарского научного центра РАН, e-mail: oksmil.82@mail.ru
САХТУЕВА Марина Викторовна – к.э.н., Институт информатики и проблем регионального управления Кабардино-Балкарского научного центра РАН, e-mail: s.marisabel@mail.ru

Таблица 1

Референтные и полярные значения индикаторов, характеризующих качество жизни в регионах РФ в 2008 г.

Индикаторы	Референтные точки		Региональные различия		Кратность, раз
	max	min	max	min	
Отношение душевых денежных доходов к прожиточному минимуму, раз	7,0	0	5,6	0,8	7
Доля населения с доходами выше прожиточного минимума, %	100	0	92	13	7
Уровень занятости, %	100	0	98	56	1,7
Ожидаемая продолжительность жизни, лет	85	25	74	56	1,3
Младенческая смертность	50	5	35	7	5

находится в состоянии активного поиска инструментов, механизмов и методов снижения территориальных различий, смягчения региональных неравенств. Данная задача становится стратегически важной для существования российского общества и его модернизации.

Динамика экономического развития российских регионов зависит от внешних и внутренних факторов, значимость которых неоспорима в период системных, политических и экономических трансформаций в стране. Одним из наиболее значимых внешних инструментов воздействия на развитие субъектов страны является воздействие глобализации и включение регионов страны в мировой интеграционный процесс. Влияние глобальной экономики крайне неравномерно распространяется по территории страны, выбирая крупнейшие города, регионы с добычей востребованных на мировом рынке ресурсов или с благоприятным географическим положением для развития внешних связей и притока транснациональных средств. От степени включенности экономики регионов в глобальный рынок товаров и услуг зависит состояние их инвестиционной привлекательности и, следовательно, рынков труда, доходов населения, региональных и местных бюджетов.

Старая система расселения и пространственной организации РФ формировалась хаотично и закрепила, в первую очередь, сырьевую специализацию страны и транзитный характер развития многих ее регионов. Во многом этот процесс поддерживался иностранными игроками, которые были заинтересованы в такой сырьевой функционализации России. Наиболее конкурентоспособной на мировом

рынке частью страны оказались сырьевые зоны, которые «стянули» на себя процессы проектирования, интенсивно поглощали свободные капиталы, квалифицированную и мобильную рабочую силу, постепенно взяли на себя функцию «спонсоров» общенациональных политических процессов, придавая им выгодную для себя направленность. Остальные же регионы страны при наличии слабой инфраструктурной обеспеченности, устаревшей технологической базы, стали «аутсайдерами», способными лишь удовлетворять минимальный уровень жизни населения в них за счет финансовых дотаций из федерального бюджета РФ [2, с. 198].

Пространственная картина социально-экономического развития в переходный период сделалась крайне мозаичной: на унаследованные территориальные типы регионов были наложены новые характеристики, усилившие межрегиональные центр-периферийные различия, особенно между Москвой и остальной Россией. Отсутствие зон высокоорганизованной урбанистической среды жизни с концентрацией современных городских инфраструктур, информационных каналов, экологически благоприятных условий жизни в населенных пунктах, транспортной доступностью основных мировых центров становится препятствием для концентрации на территории РФ ресурсов будущего: высококвалифицированной мобильной рабочей силы, инновационных технологий, источников информации, «бррендов», культурных ценностей и т.п. В условиях глобализации оказывается чрезвычайно важно странам иметь не только конкурентоспособные технологии и

фирмы, но, главное, регионы, способные принять эти технологии и фирмы. Экономическая мощь государства теперь зависит не столько от валовых объемов производства и природных запасов, скрытых в его земле, сколько от обладания центрами, управляющими потоками на глобальном рынке [3, с. 56].

В связи с этим следует упомянуть еще о двух направлениях и двух методах – механизмах разрешения проблемы территориальных различий, обобщенно представленных в двух моделях: государственном регулировании и рынке. В современной России для решения проблем региональных различий социально-экономического развития было апробировано оба направления. Причем можно даже четко указать периоды, когда доминирующим выступало то или иное направление.

Рыночная модель решения проблем регионального развития состоит в предоставлении большей самостоятельности регионам и региональным социально-экономическим системам в деле формирования собственного инвестиционного климата, привлечения капитала, использования централизованных и индивидуальных средств. Конечно, оно не исключает участия государства, но при этом государство выступает в роли своеобразного «ночного сторожа» или арбитра, т.е. разрабатывает нормативно-правовые акты и отслеживает неукоснительное их использование. Государство выполняет свои фундаментальные обязательства перед обществом и гражданами, к каковым относятся: оборона, безопасность, экология, но не занимается коммерческой деятельностью и не является субъектом хозяйственных отношений.

В последнее время доминирующим направлением выступает именно государственное регулирование. Под этим понимают систему мер законодательного, исполнительного и контролирующего характера, осуществляющего правомочными государственными органами с целью приспособления социально-экономической системы к изменяющимся условиям хозяйствования. Одним из инструментов, позволяющих государству проводить экономическую и социальную политику, является финансовая система общества, сфокусированная с помощью политико-правовых мер в государственном бюджете, представляющем

собой ее концентрированное выражение. Именно в такой, наиболее приемлемой для государственного регулирования организационно-правовой форме осуществляется государственное управление финансами и производится направленное воздействие на образование и использование централизованных и децентрализованных фондов денежных средств. Кроме того, влияние государства на региональное развитие проявляется в этом случае через таможенную политику, установление дифференцированных процентных ставок, предоставление монопольных возможностей отдельным группам производителей, стимулирование импорта технологий и экспорта готовой продукции и проведение целого ряда протекционистских мер, направленных на защиту внутреннего рынка.

Таким образом, весьма распространенным внешним инструментом воздействия на развитие субъектов РФ является бюджетная политика федеральных властей, усиление значения которой в последние годы связано с возросшим перераспределением финансовых ресурсов от регионов-доноров к регионам-реципиентам [4, с. 113]. Предполагается, что нахождение оптимальной бюджетной политики позволит не только ликвидировать межрегиональное неравенство, но и даст стимул к достижению регионами уровня развитых стран.

Для сглаживания межрегиональной дивергенции федеральные власти России предпочтуют наиболее простой механизм межбюджетных отношений путем усиления централизации ресурсов и масштабного их перераспределения. Основным инструментом выравнивания является Фонд финансовой поддержки регионов (ФФПР), трансферты из которого получали и получают порядка 70 регионов страны. Финансовую помощь из ФФПР не получают примерно 20 регионов – «локомотивов роста», в т.ч.: нефтегазодобывающие Ханты-Мансийский автономный округ, Тюменская область, крупные агломерации (Москва, Санкт-Петербург) и др. На другом полюсе – более 20 беднейших субъектов РФ, в которых трансферты ФФПР и другие виды федеральной финансовой помощи составляют от половины до 90% доходов их консолидированных бюджетов.

Одним из ярких примеров, отражающих проводимую государством политику «выравнивания» межрегиональных различий в субъектах страны, является Юг РФ. Он представлен семью субъектами Северо-Кавказского федерального округа и пятью субъектами Южного федерального округа. Южный макрорегионочно занимает одно из последних мест в России, иными словами, экономическое пространство субъектов Юга страны является типичным для отсталого депрессивного региона.

Как показывают данные официальной статистики, практически все республики Северного Кавказа являются высокодотационными реципиентами. Подтверждением этому служит то, что в 2008 г. субъекты Юга страны собственные доходы консолидированных бюджетов покрывали менее 60% всех расходов. Причем основная доля в расходах консолидированных бюджетов приходилась на финансирование социальной сферы (см. рис.). Необходимость проведения социально-ориентированной бюджетной политики не давала возможности рассматриваемой группе регионов направлять средства в другие отрасли экономики страны. Исключением стала Республика Ингушетия, где в результате проведения неэффективной региональной политики властей более трети бюджетных средств использовалось на строительство, государственное управление и необозначенные «прочие» расходы, тем самым ухудшая и без того высокую степень дотационности в ней.

За ряд лет (2002–2008) в структуре доходов консолидированных бюджетов субъектов Юга страны наблюдалась тенденция не снижения, а увеличения доли безвозмездных перечислений нижестоящим бюджетам, достигающей в отдельных субъектах (республиках Ингушетия и Чечня) выше 90% всех бюджетных средств.

Дефицит консолидированного бюджета наименее развитых регионов Юга РФ в 2008 г. составил в республиках: Чечня – 94%, Ингушетия – 87,6, Северная Осетия-Алания – 71,3, Дагестан – 71,1, Карачаево-Черкесия – 70%.

Таким образом, в целом социально-экономическое положение субъектов Юга страны весьма неустойчивое, более всего оно неблагополучно в национальных республиках. В большинстве работ последнего времени,

содержащих сравнительные оценки уровня социально-экономического благополучия субъектов РФ, указанные регионы входят в замыкающую группу, характеризуемую низкими значениями комплекса показателей территориального развития. Серьезные бюджетные ограничения выступают тормозом для наращивания здесь производственного потенциала, развития инфраструктурного обеспечения территориального развития, привлечения инноваций, освоения имеющейся природно-ресурсной базы, развития рыночных институтов, в т.ч. учреждений кредитной системы, структурной переориентации региональной экономики. Невозможность реализации последней собственными силами блокирует эффективное решение социальных проблем, вопросов занятости трудовых ресурсов.

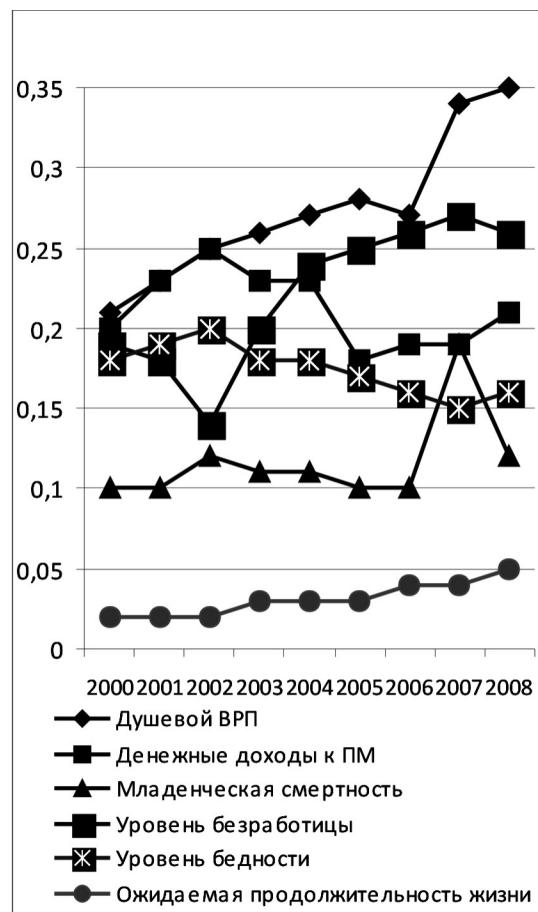


Рис. Динамика основных социально-демографических индикаторов РФ за 2000–2008 гг.

Попытка объективно оценить результаты проводимой политики поддержки менее развитых регионов показала неэффективность процесса «бюджетного выравнивания» для решения проблемы смягчения социального неравенства в них. Расчеты подтвердили нараста-

ние неравномерности развития по большинству показателей, характеризующих региональные рынки труда (см. рис.). Ситуация на рынке труда быстрее всего улучшалась там, где она и так была наиболее благоприятной – в федеральных городах, крупных агломерациях и прилегающих к ним регионах благодаря опережающему росту трудоемкого сектора услуг. В проблемных же регионах с растущим населением трудоспособного возраста уровень безработицы сократился, но незначительно из-за медленного роста инвестиций и рабочих мест.

До 2003 г., в период восстановительного роста, охватившего страну, неравенство уменьшилось, в т.ч. благодаря возросшим объемам федеральной помощи дотационным регионам. Но с 2003 г., когда роль нефтяного фактора стала доминирующей, выравнивающий эффект федеральной помощи оказался слабее экономической поляризации и вновь началось усиление диспропорций экономического развития, хотя и относительно медленное.

При сохранении экспортно-сырьевого типа экономического роста эффективность политики выравнивания доходов (отдачи на единицу перераспределемых средств) будет и далее снижаться, несмотря на огромные объемы межбюджетного перераспределения. При этом основным или доминирующим механизмом все еще остается или является государственный патернализм в форме этатизма. Это означает, что снижение территориальных различий идет в направлении не их сглаживания, а создания видимости отсутствия различий. Власти пытаются путем распределения доходов из федерального бюджета в виде прямых государственных инвестиций в отсталые регионы создать видимость снижения различий в социальном и экономическом развитии территорий.

Обобщение мирового и отечественного опыта позволяет утверждать, что «выравнивающая» бюджетная политика эффективна при наличии нескольких условий. Первое – определенные темпы роста экономики. В частности, опыт показывает, что темпы роста в течение ряда лет (не менее семи – десяти) должны составлять не ниже 9–10%. Это позволяет государству эффективно вести распределение бюджетных средств и получать за счет этого эффект роста национального хозяйства. Второе – уровень различий между регионами (тер-

риториями) не должен превышать определенное пороговое значение. Таким пороговым значением для душевого ВРП является 7 раз, душевых доходов – 5,7 раза, уровня занятости – 2,1, для уровня бедности – 1,8 раза и т.д.

В условиях, когда экономическая поляризация опережает динамику межбюджетного перераспределения, социально-экономическая политика государства не может ограничиваться механизмом выравнивания путем финансирования социальных расходов регионов во все более растущих объемах. По мнению ряда экспертов, альтернативой «старому» курсу на создание «зон инвестиционной активности» может стать политика так называемого «поляризованного» развития, предполагающая специальную фокусировку финансовых, административно-управленческих, человеческих и других ресурсов в «опорных регионах» («полюсах» роста), а также последующее распространение волны инвестиционной и инновационной активности в другие регионы – «аутсайдеры» страны.

С точки зрения экономики и инвестиционной привлекательности субъектов Юга страны, концепция «поляризованного» развития может быть благоприятной для Краснодарского, Ставропольского краев, Ростовской и Астраханской областей, т.к. даст толчок к их стремительному прорыву и интеграции в мировой хозяйственный процесс. Однако механистический диффузионный подход стратегии, заключающийся в автоматическом распространении инновационного роста от «лидеров» к остальным регионам Юга РФ, в реальности станет непосильной задачей из-за того, что потребует больших материальных затрат и длительного времени.

С одной стороны, стратегия выравнивания территориального развития приводит к снижению стимулов регионов для поиска способов повышения их конкурентоспособности и инвестиционной привлекательности: «лидеры» теряют мотивацию к развитию, а «реципиенты» проявляют иждивенческие настроения. Но, с другой, и принцип «поляризованного» развития приводит к росту «расслоения» социально-экономического положения населения страны и тем самым противоречит основным постулатам устойчивого и экономически безопасного существования государства. Существует весьма обоснованная позиция, что любая федерация не может быть признана успеш-

ной и состоявшейся, когда на ее территории одновременно имеются регионы, разрыв в уровнях развития которых больше, чем у развитых стран и стран «третьего мира». И при решении вопроса о том, кому оказывать финансовую помощь, руководствоваться только принципом максимума экономической эффективности – значит, игнорировать основы федерализма и демократии [5, с. 48].

Применительно ко всей России акцент на «центр-периферийные» отношения сталкивается с одной базовой проблемой: эта концепция хорошо работает при достаточно высокой плотности населения и равномерном распределении крупных городов по территории страны. В случае же огромных расстояний, наличия обширной периферии и дефицита инфраструктур (как в России) вовлечь эту периферию в сферу влияния «полюсов роста» или выделить будущие «полюса роста» в ней оказывается задачей крайне сложной. Опыт зарубежных стран показал, что применение «сфокусированной политики» эффективно лишь в том случае, когда «нижние» слои находятся на приемлемом уровне, но там, где они находятся «на грани» или «за гранью» выживания, она может быть опасна.

Новые подходы к территориальному управлению и формированию пространственно-го разреза системы общегосударственных стратегий должны стимулировать сбалансированное развитие региональных «локомотивов роста», но вместе с тем обеспечивать адресную поддержку уязвимых регионов, создавая в них условия для улучшения качества жизни населения как одного из критериев целостности страны [6, с. 89].

Смысл сбалансированной региональной стратегии состоит в поиске разумного сочетания государственной финансовой поддержки (причем, желательно имеющей целевой, а не просто выравнивающий характер) и создания институциональных условий, обеспечивающих приток инвестиций и модернизацию экономики – вплоть до встраивания 10–15-ти наиболее подготовленных центров в мировое пространство. Первый метод пока больше подойдет отсталым территориям и при условии возрастающего целевого характера финансовой помощи. Второй – видимо, ближе нынешним и потенциальным «полюсам роста», где есть

очевидные предпосылки для развития и необходимо преодолеть силу трения при старте, иными словами, синхронного перехода каждого уровня поляризованной системы на более высокую ступеньку. Такая стратегия, где у каждой территории будут свои чувство перспективы, видение вертикальной мобильности, позволит повысить инвестиционную привлекательность субъектов РФ и соблюсти принципы устойчивости развития страны.

При этом мы считаем, что доминирующей политикой должно быть не снижение различий между территориями, а выравнивание так называемых стартовых уровней. Речь идет о том, что государству необходимо инвестировать не те производства, которые уже в проекте оказываются неконкурентоспособными по ряду причин и поэтому в будущем окажутся мертвым грузом на балансе экономики республики, а те, которые при быстрой окупаемости могут создать мультипликативный эффект.

Активное стимулирование развития слаборазвитых территорий предполагает прежде всего развитие инфраструктуры, т.е. всего того, что непосредственно не участвует в деятельности, но без чего невозможны деятельность и сам процесс. Учитывая особенности постиндустриального общества, следует отметить, что под инфраструктурой мы понимаем не только мосты, дороги, хранилища и т.п., но и школы, библиотеки, больницы, поликлиники, колледжи, институты, лаборатории, а также языки, системы национальных ценностей, высокоскоростной многополосный Интернет и т.д. В условиях постиндустриального общества последние имеют даже более приоритетное значение, чем первые.

Как показывает мировой и отечественный опыт, решение проблем сглаживания или элиминирования территориальных различий возможно при следующих условиях: открытии на территории уникальных, обладающих большим объемом запасов и имеющих высокий спрос на мировом и отечественном рынке природных ресурсов и сырья, наличии высококвалифицированной рабочей силы, большого объема рабочей силы, специфических традиций и систем ценностей, развитой производственной и технологической инфраструктуры, эффективной системы институтов и т.п. Анализ состояния основных детерминантов конкурентного преимущества субъектов Юга РФ указывает на то, что

на территории рассматриваемых субъектов все перечисленные параметры имеются, но они, во-первых, разбросаны и разорваны, не объединены в своеобразные производственные и технологические цепочки; во-вторых, сконцентрированы в разных местах (например, если сырьевые ресурсы сконцентрированы в республиках Северного Кавказа и расположены в горных и труднодоступных, а теперь и вовсе приграничных районах, где нет достаточной инфраструктуры в виде авто- и железных дорог, то производственная инфраструктура – заводы, КБ, институты, а с ними и квалифицированная рабочая сила – сосредоточена в так называемых «русских» территориях, расположенных преимущественно в Южном федеральном округе и далеко отстающих от сырьевых баз); в-третьих, ограничения на создание целостных производственно-хозяйственных цепочек имеются не только производственные (отсутствие эффективных путей сообщения), а также различия в традициях и обычаях народов, но и институциональные (наличие региональных законодательных органов и администраций, а также законов и конституций, уложений и т.п.).

В частности, наибольшими ресурсами обладают три основных направления: топливно-энергетический, туристко-рекреационный и агропродовольственный. Концентрация ресурсного потенциала в указанных трех направлениях на Юге страны оказывается одной из наиболее высоких по РФ. Здесь имеет смысл, по нашему мнению, использовать кластерные технологии как механизм сглаживания территориальных различий. Многие страны активно используют данную технологию. С кластерами в международной практике связаны возможности очень быстро достигать и долго сохранять высокий уровень конкурентоспособно-

сти. Обращение к кластерной технологии и к кластерам, по мнению многих исследователей, связано с тем, что они повышают эффективность производства за счет таких факторов, как расширение и облегчение доступа к поставщикам, квалифицированной рабочей силе, информации, формируют кооперативный эффект в производстве одноименной и разноименной продукции. И речь идет не просто о механическом выравнивании или сглаживании имеющихся экономических и социальных различий между территориями, а об активизации предпринимательской деятельности, стимулирующей приток бизнеса в эти территории. Это основная форма разрешения проблемы территориальных различий, которая выявлена в европейских странах и при помощи которой были решены указанные противоречия и задачи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Колесников Ю.С. Конкурентоспособность регионов: взгляд из провинции // Научная мысль Кавказа. 2008. № 3. С. 90–97.
2. Зевин Л. Эволюция постсоветского экономического пространства // Общество и экономика. 2008. № 3–4. С. 197–205.
3. Влияние факторов региональной политики на привлечение инвестиций в регион // Вопросы статистики. 2008. № 5. С. 23–67.
4. Ярных С.М. Бюджет развития и формирование инвестиционной политики субъекта Федерации // Финансы. 2000. № 4. С. 78–123.
5. Лапыгин Д.Ю. Концепция планирования стратегического развития региона // Менеджмент в России и за рубежом. 2005. № 6. С. 40–52.
6. Осипов М.А., Дрозд В.И. Стимулирование роста источников финансирования инвестиций // Финансы и кредит. 2008. № 8. С. 47.

MECHANISMS OF MANAGING TERRITORIAL INEQUALITIES AND SPATIAL DISTINCTIONS IN REGIONAL SOCIAL AND ECONOMIC SYSTEMS

© O.Z. Zagazhevа, M.V. Sahtueva

The study of territorial differentiation in social and economic development on the basis of application of scientifically-proved methods is an actual problem in modern economy. As an object of research comes out regional social and economic systems, their inequalities and underestimation of the territorial (regional) factor. A main objective of research is efficient control and differentiation decrease of territorial inequalities and spatial distinctions in regional social and economic systems.

Key words: region, socially economic polarisation, strategy of a territorial administration, the investment

УДК 331:222

ПОВЫШЕНИЕ ЭФФЕКТИВНОСТИ ОПЛАТЫ ТРУДА

© Р.Ф. Гатауллин, А.А. Медведев, Л.В. Черепанова

Показаны закономерности формирования межрегиональных и отраслевых различий в оплате труда, сформированы предложения по повышению оплаты труда.

Ключевые слова: оплата труда, заработка плата, межрегиональные различия, отраслевые проблемы, факторы формирования

Важнейшей проблемой российской экономики была и остается низкая производительность труда [1, с. 30]. Наряду с достаточно низким уровнем технического развития, именно отсутствие эффективных норм и методов организации оплаты труда остается главным фактором формирования существующего показателя производительности труда.

В зависимости от понимания содержания термина «оплаты труда» может быть предложено множество критериев эффективности оплаты труда, экономической и социальной эффективности.

Начнем с анализа экономического содержания заработной платы.

Экономическое содержание заработной платы в рыночной экономике. Основные компоненты рынка труда: спрос и предложение на рабочую силу, конкуренция между работниками, работодателями, условия сделок между работниками и работодателями [2, с. 26–27]. Среди них особое место занимает стоимость рабочей силы. Она и определяет цену, или экономическую природу, заработной платы.

Формой стоимости или цены рабочей силы выступает заработка плата. Размер заработной платы может отклоняться от стоимости рабочей силы под влиянием соотношения спроса и предложения на данный специфический товар.

Реальная заработная плата устанавливается на уровне, заметно превышающем минимум. Чьим же действием, какими факторами это определяется? Чтобы ответить на данный вопрос, нужно раскрыть сущность заработной платы.

В экономической литературе существует множество определений заработной платы. Большинство из них не соответствует современным условиям. На наш взгляд, в условиях рыночных отношений заработка плата, прежде всего, должна определяться как часть жизненных средств, которые должен получить работник в обмен за свой труд.

Данный объем средств должен быть определен с учетом требований эффективного функционирования производства и обеспечения воспроизводства рабочей силы. Другими словами, не подрывать конкурентоспособность предприятия на рынках и в то же время обеспечить достойную жизнь работникам. На наш взгляд, выбор эффективных форм организации заработной платы должен быть осуществлен исходя из данного двойного критерия. При этом считают, что работодатель – prioritенным экономический подход, работник и профсоюз – социальный.

Заработка плата как категория сферы товарно-денежных отношений подчинена законам рынка и не зависит от воли отдельных людей.

Заработка плата, таким образом, не зависит от произвольных решений, определяется

ГАТАУЛЛИН Ринат Фазлдинович – д.э.н., Институт социально-экономических исследований УНЦ РАН, e-mail: Gataullin.r2011@yandex.ru

МЕДВЕДЕВ Андрей Анатольевич, Институт социально-экономических исследований УНЦ РАН, e-mail: A_MEDVEDEV_ISEI@mail.ru

ЧЕРЕПАНОВА Лариса Викторовна, Региональное отделение фонда социального страхования РФ по Республике Башкортостан, e-mail: cherepanova_lv@ro2.fss.ru

соотношением спроса и предложения труда. Искусственное повышение стоимости труда или заработной платы может негативно сказаться на издержках и прибыли. В конечном счете от заработной платы зависит судьба рабочего места и его предложение. В тоже время более высокий уровень заработной платы делает рабочие места не конкурентоспособными. Капитал вытесняет живой труд или перемещается в другие страны или регионы.

Существует распространенное мнение: заработка плата является результатом сделки. В этом случае получается, что заработка плата устанавливается в интервале между максимумом, который согласен платить работодатель, и минимумом, на который согласен работник. Сегодня чаще всего заработную плату объясняют исходя из «теории предельной производительности». В данном случае заработка плата определяется уровнем окупаемости труда работника, принятого на работу.

Все же на реальном рынке труда ситуация складывается несколько иначе. Здесь заработка плата определяется коллективными договорами, законодательством и т.д.

При установлении уровня заработной платы некоторые работодатели руководствуются представлениями о нормальном уровне жизни и учитывают индексы потребительских цен. Другие – ориентируются на оплату труда в других предприятиях. Существуют работодатели, которые считают, что главное в оплате труда – его дифференциация по профессиональным и квалификационным группам. При этом различаются оплата труда в регионах, городских и сельских районах. Заработка плата – это регулярно осуществляемая работнику денежная выплата за отработанное время или производимую продукцию.

Анализ сущности заработной платы предполагает также раскрытие присущих ей функций:

- воспроизводственной, (обеспечение возможности воспроизведения рабочей силы);
- стимулирующей (повышение заинтересованности в росте эффективности производства);
- социальной (соблюдение принципа социальной справедливости).

Указанные функции выступают как совокупность, что позволяет увидеть ее противоречия и проблемы, которые возникают в процессе совершенствования оплаты труда. Важ-

ность данного постулата вытекает из того, что противопоставление вышеуказанных функций, нарушение баланса в их реализации приводят к разрушению их единства и, в конечном счете, всей системы оплаты труда.

Под организацией заработной платы понимается ее построение, на основе обеспечения взаимосвязи количества и качества труда и размера его оплаты за счет использования таких элементов, как нормирование, тарифная система, премии, доплаты и надбавки.

Какими же принципами и требованиями к организации заработной платы обычно руководствуются?

Принципы организации заработной платы – это объективные положения, вытекающие из требований экономических законов и направленные на реализацию вышеназванных ее функций.

Среди принципов организации заработной платы следует отметить:

1. Рост номинальной и реальной заработной платы.
2. Соответствие меры труда и меры его оплаты.
3. Заинтересованность каждого работника в достижении высоких конечных результатов труда предприятия.
4. Опережающий рост показателя производительности труда по сравнению с темпами повышения заработной платы.

Принципы, выражая действие закономерностей, по своей природе неизменны. В свою очередь организация оплаты труда довольно динамична. Со временем формы оплаты труда меняются. Принципы и формы оплаты труда – явления не однопорядковые.

Формы оплаты труда представляют собой комплекс социальных, экономических, организационных и психологических мер, направленных на увязку меры труда с мерой его оплаты.

Работа по организации заработной платы разбивается на этапы: разработки и регулирования.

На I этапе (разработки) обычно производится оценка качества труда, устанавливается размер тарифной ставки первого разряда, утверждается тарифная система (разряды, коэффициенты), схемы должностных разрядов. На II этапе (регулирования) происходит коррек-

тировка размеров ставок и окладов в зависимости от изменения ряда экономических, социальных и производственных условий.

Можно выделить несколько типов организации оплаты труда.

Американский тип предполагает оценку самой работы и требований к исполнителю для ее выполнения. В данном случае повсеместно используются оценка работ в виде выявления места каждой работы в их структуре, разработки тарифных систем и схемы должностных окладов.

Японская система оплаты труда строится с учетом возраста, пола, образовательного уровня, стажа работы и формы найма. Разработка тарифной системы в Японии предопределяется известной системой пожизненного найма. При этом учитываются и год окончания вуза, и год поступления на работу. Определяющим фактором в оплате труда является ее зависимость от стажа работы. Получается, с возрастом и увеличением стажа у работника повышается эффективность труда, что обуславливает увеличение его заработной платы.

В странах Западной Европы в большинстве предприятий выделяют несколько категорий наемных работников по времени их профессиональной подготовки, при этом стаж учитывается повсеместно. Также учитываются специфика труда и необходимые компетенции.

В структуре доходов населения России доля заработной платы намного ниже, чем в других странах Европы и США [2, с. 242]. При среднедушевом объеме ВВП в России, уступающем американскому в семь раз, существует недооценка труда наемных работников в виде еще большего различия в оплате труда. Это означает, что в России уровень конечного потребления занижен, внутренний рынок сужен, поэтому экономическое благополучие страны во многом определяется импульсами из-за рубежа, что и выявилось при последнем экономическом кризисе.

В Российской Федерации сохраняются большие различия в оплате труда. Наши исследования показывают большие различия в оплате труда работников одной и той же профессии в разрезе регионов страны. Возникает вопрос, насколько это обоснованно?

Межрегиональные различия в оплате труда. Межрегиональные различия в заработ-

ной плате существуют во всех крупных странах. Поскольку региональные рынки труда характеризуются различным соотношением спроса и предложения на работников даже одной и той же квалификации и специальности, оплата труда не может не различаться в разрезе отдельных регионов. Исходным в определении размера оплаты труда является определение стоимости рабочей силы или товаров и услуг, необходимых для ее воспроизводства. В соответствии с теорией компенсирующих различий, работники должны получать компенсацию за труд в регионах с худшими природными условиями или при их более высокой стоимости.

Наша страна является наглядным примером при проверке гипотезы компенсирующих затрат в анализе межрегиональных различий заработной платы. В Российской Федерации природно-климатические условия и стоимость рабочей силы существенно различаются в разрезе регионов. Еще при социализме вышеназванные различия компенсировались путем применения системы специальных коэффициентов к заработной плате, нацеленных на привлечение работников в конкретные регионы. Эти коэффициенты при оплате труда бюджетников действуют и сегодня. Проблема региональной компенсации с учетом природных различий не является для страны новой. Можно ли говорить о надлежащем решении данной проблемы, когда в стране существует отток населения из восточной части страны в западную и из северных – в центральные и южные регионы? Причиной оттока из богатых ресурсами регионов является неэффективность государственной региональной политики. В регионах с преобладанием оттока населения высокие издержки проживания, видимо, недостаточно компенсируются более высокой оплатой труда.

Какова в заработной плате природа межрегиональной дифференциации? Рабочая гипотеза в данном случае вытекает из теории компенсирующих различий в доходах. Если попытаться определить степень влияния региональных факторов на заработную плату отдельных работников, то нужно выявить в ней ту часть, которую можно отнести к компенсирующим затратам.

Большинство работ, посвященных проблеме территориальных различий в заработной плате, ограничиваются констатацией факта вли-

ятия региональных факторов на заработную плату индивидов, что соответствует теории компенсирующих различий [3, с. 76]. При этом остается вопрос об обоснованности межрегиональных различий в оплате труда. Эти различия между регионами Российской Федерации остаются достаточно стабильными, превышая аналогичные показатели по другим странам: они достигают 7 раз против двух – в США и Канаде. О том, насколько велики межрегиональные различия в заработной плате, можно также судить по их вкладу в общее неравенство в оплате труда. Региональные различия в оплате труда как фактор ее дифференциации являются более значимыми, чем различия по полу, уровню образования, отрасли экономики.

Согласно теоретическим знаниям, в условиях мобильности товаров и услуг всегда возникает равновесное состояние, когда цены на одинаковые товары и услуги в различных регионах страны оказываются одинаковыми. Оно обеспечивается конкуренцией. Такой механизм распространяется и на предложение товара – рабочей силы. Региональные различия в спросе и предложении любого товара со временем имеют тенденцию к нивелированию. В результате таких процессов на региональных рынках труда при свободе миграции рабочей силы в состоянии равновесия на региональных рынках труда выполняется требование «равной оплаты за равный труд».

При миграции рабочей силы по территории страны фактором обычно служит не nominalная величина заработной платы как таковая, а ее реальная величина. При принятии решения отдельные работники, кроме того, учитывают не только уровень заработной платы, но и наличие других благ социального содержания. Регион с более низкой заработной платой может иметь предпочтение, если в нем более благоприятные условия для проживания. Выбор может быть осуществлен в пользу региона с худшими условиями, если работнику будет предложена такая компенсация, при которой полезность дополнительного дохода окажется не ниже, чем полезность лучших природных условий в другом регионе.

Ситуацию на рынке труда можно рассматривать не только со стороны его предложения, но и со стороны спроса. В данном случае акцент делается на следующее: чтобы работ-

ники смогли получить компенсацию за проживание в менее благоприятных условиях, предприятия должны иметь возможность нести соответствующие издержки. Существование северных надбавок к заработной плате возможно при присвоении предприятием части ренты из-за исключительно благоприятных условий для добычи полезных ископаемых, что происходит в нефтедобыче в северных районах. В иных условиях более высокая заработная плата при одинаковой производительности труда означает подрыв конкурентоспособности предприятия.

Поскольку люди имеют различные предпочтения, в т.ч. климатические, возникает вопрос о необходимости выбора самих различий, выделяя из их числа наиболее значимые. Есть проблема и в количественной оценке преимуществ отдельных регионов.

Межрегиональные различия в оплате труда работников одной и той же профессии зависит и от неэкономических факторов. Так, более высокий уровень рождаемости служит фактором для снижения оплаты труда. Если, например, в Башкирии в трудоспособный возраст ежегодно вступает более многочисленная когорта молодежи, чем в других регионах, то предложение труда при недостаточности миграционного оттока способствует снижению заработной платы.

Действие неэкономических факторов (например, демографических) несколько осложняет проявление принципов, вытекающих из теории компенсирующих различий.

Отсутствует также абсолютная мобильность рабочей силы. Низкие показатели мобильности населения, искусственные препоны на ее пути в виде необходимости регистрации ведут к смещению уровня оплаты труда от точки равновесия. В регионах с избыточным населением оплата труда складывается на более низком уровне, с дефицитом рабочей силы – на более высоком. Отток работников из региона, как правило, сокращает предложение в нем, что приводит к установлению там более высокой заработной платы. Как мы отмечали, на практике этого не происходит из-за действия ряда факторов, которые, кроме необходимости обязательной регистрации и трудности в приобретении жилья на новом месте, создают семейные проблемы.

Можно говорить и об издержках миграции, связанных как с прямыми затратами на миграцию, так и с учетом ухудшения климатических и иных условий. При низких издержках миграции люди более мобильны. Они быстрее реагируют на изменение заработной платы в регионе. Напротив, при более высоком уровне издержек люди отказываются от миграции.

Поэтому среди факторов миграции, кроме различий в заработной плате между регионами, нужно учесть уровень миграционных издержек.

Для различных групп работников существуют неодинаковые издержки миграции. Так, молодые работники, а также работники с более высоким запасом образования более склонны к миграции. Тогда получается, для их закрепления в других регионах потребуется более высокий уровень доплат, что в условиях России не соблюдается. Такая закономерность характерна только для узкой прослойки топ-менеджеров.

Издержки миграции из-за слабой развитости рынка жилья, дорог и иных видов транспортных артерий различаются в разных регионах страны. Значительная часть страны относится к труднодоступной местности. В таком случае люди не могут реагировать на изменения в оплате труда в различных регионах. В результате заработная плата в таких регионах устанавливается на более высоком уровне, чем она могла быть при наличии мобильности трудовых ресурсов.

Наши предложения в области межрегионального регулирования уровня заработной платы включают следующие меры:

1) необходимо организовать мониторинг занятости в регионе, нацеленный на сбалансированное функционирование рынка труда;

2) при подготовке коллективных договоров следует учитывать все особенности региона (природные, исторические, культурные и т.д.);

3) следует исходить из необходимости эффективной миграционной политики;

4) является обоснованным существование разного уровня различий в оплате труда для работников отдельных профессий и возрастных групп.

Внутри региона оплата труда отдельных категорий работников взаимосвязана. В условиях Башкирии наличие огромной армии селян, которые живут в большей мере за счет

случайных заработков, самым негативным образом отражается на оплате труда в других отраслях экономики.

Исследования на базе национального обследования благосостояния домохозяйств и участия в социальных программах показывают, что заработная плата повышается с ростом уровня образования. Кроме того, в городах уровень оплаты труда выше, чем в сельской местности. Существуют большие различия в оплате труда между отраслями экономики, среди них лидерами по уровню заработной платы являются финансы и страховая деятельность, горнодобывающая промышленность (прежде всего, нефте- и газодобыча), энергетический сектор, транспорт и связь. Наблюдается иерархия в оплате различных профессионально-квалификационных групп работников.

Отраслевые проблемы в организации оплаты труда. В немалой степени уровень оплаты труда в различных отраслях экономики зависит от активности профсоюзов, от их умения обосновать требуемый уровень оплаты труда.

По итогам 2009 г. номинальная заработная плата в Республике Башкортостан в среднемесячном исчислении на 1-го работника составила 14 951 руб. По данному показателю республика среди регионов России занимала 36-е место, тогда как по валовому региональному продукту на душу населения – 28–30 места. По Приволжскому федеральному округу Башкирия по среднемесячной заработной плате уступала Республике Татарстан и Пермскому краю [4, с. 17].

Разницу между показателями валового регионального продукта и заработной платы в Башкортостане можно объяснить высоким уровнем рождаемости, безработицы и повышенной долей аграрного сектора экономики. Между тем, Башкортостан не одно десятилетие уступает по уровню оплаты труда соседнему Татарстану, имеющему схожую структуру производства.

В данном случае может быть несколько версий, направленных на объяснение ситуации. Одно из них – традиционная направленность менеджмента Республики Башкортостан на «экономию» в оплате труда.

«Экономия» в заработной плате привела к ситуации, что Башкирия в обмене рабочей си-

лой между регионами страны устойчиво имеет отрицательный баланс. При этом положительный баланс наблюдается в обмене с Узбекистаном, Таджикистаном, Арменией, Азербайджаном, Киргизией, Туркменией и рядом других стран. Поэтому можно говорить не только о тенденции постепенного вытеснения местного населения мигрантами из южных республик, но и об отрицательных компенсирующих затратах на предприятиях Республики Башкортостан.

Внутри республики по видам экономической деятельности различия в оплате труда составили от 27 593,9 руб. в месяц в учреждениях финансовой деятельности до 8 094,2 руб. – в сельском хозяйстве. На предприятиях обрабатывающих производств среднемесячная заработная плата составила 15 569,1 руб., т.е. оказалась на среднем по республике уровне.

Текучесть кадров в обрабатывающих производствах республики оказывается на таком же уровне, как и по экономике в целом (29–30%). Среди обрабатывающих производств меньшая текучесть кадров (10–11%) характерна для производства нефтепродуктов. В 2 раза этот показатель выше в химическом производстве. При этом 66,4% работников в производстве нефтепродуктов работали в условиях, не отвечающих гигиеническим нормативам по условиям труда. Таких работников в химическом производстве было 32,9% [4, с. 67–72]. Это означает, что в производстве нефтепродуктов более неблагоприятные условия труда лучше компенсируются, даже по сравнению с химическим производством.

Представляют интерес также особенности механизма формирования заработной платы в российской промышленности. Чем отличается оплата труда в России от аналогичных процессов в других странах? Чем это объясняется?

В условиях плановой экономики порядок формирования фонда заработной платы, условия выплат контролировались государством. Предприятия получали контрольные цифры, нормативы, в рамках которых формировали фонд оплаты труда, выплачивали премии и иные поощрительные выплаты.

В настоящее время предприятия самостоятельно организуют оплату труда. Бессспорно, формы оплаты труда, влияя на коммерческие результаты, относятся к «ноу-хау» предприятия. Если в дореформенный период описание передового опыта в организации было широ-

ко представлено в печати, таких работ сегодня очень мало.

Среди факторов организации оплаты труда в зарубежной экономической литературе прежде всего говорят о действии таких моментов, как охват работников коллективными договорами, сроках действия тарифных соглашений, количестве стачек и численности участвующих в них работников.

В условиях России наблюдается достаточно высокий уровень охвата работников коллективными договорами. Другое дело – насколько полноценны эти договора с позиции защиты интересов наемного труда. Проведенное группой исследователей обследование 300 промышленных предприятий из различных отраслей и регионов страны показало, что пункты, предусматривающие порядок повышения заработной платы, содержались в 75% договоров. Требования, предусматривающие ограничения на сокращение занятости, содержались только в 23% договоров. В договорах мало затрагиваются проблемы дифференциации оплаты труда внутри предприятий. Чаще всего в них говорится о предоставлении различного рода социальных льгот, материальной помощи (в 90% случаев) [5].

Кто же принимает решение о повышении заработной платы? В данном случае возможны несколько вариантов ответа. В качестве субъекта принятия решений могут быть госорганы, акционеры и руководители предприятий. В России вопрос о повышении заработной платы обычно решают руководители промышленных предприятий. Поэтому применительно к России говорят о «менеджерской» модели образования заработной платы.

Принятие решения о повышении заработной платы руководителями предприятий еще не означает, что его инициаторами являются именно они. Первоначальный толчок к этому процессу может быть дан и профсоюзами, трудовыми коллективами или отдельными группами работников и т.д. Исследования показывают, что величина заработной платы колеблется вместе с изменениями полученной предприятиями прибыли. Импульсы к ее повышению, как правило, инициируются группами работников.

Такая модель не совсем соответствует требованиям рынка труда. Обычно мы говорим, что цена труда или заработная плата в конечном счете зависит от спроса и предло-

жения на услуги рынка труда. При этом уровень заработной платы работников, выполняющих одинаковую работу не должен различаться в зависимости от того, кто и где занят.

Особенности образования заработной платы в России, ее зависимость от финансово-экономического положения предприятий имеют социальные и экономические последствия.

1. Большие различия в финансово-экономическом положении предприятий обуславливают такую же ситуацию в дифференциации уровня оплаты труда между ними даже внутри одной отрасли.

2. Колебания в экономической конъюнктуре жестко отражаются в уровне оплаты труда на предприятиях, что в условиях последнего кризиса привело к редчайшему случаю – уменьшению номинальной заработной платы в большинстве предприятий промышленности России.

3. Резкие снижения уровня оплаты труда в условиях кризиса обусловили увеличение добровольных увольнений работников, что подстегнуло рост безработицы.

4. Преобладание добровольных увольнений привело к тому, что в кризисный период сокращение занятости по своей динамике уступало изменениям в оплате труда.

Экономическая стратегия предприятия, нацеленная на снижение затрат, в т.ч. на оплату труда при одновременном росте его уровня относительно отдельных работников, должна быть подчинена следующим принципам:

1. Достижению высокого уровня адаптивности к изменяющимся условиям экономической конъюнктуры.

2. Учету ситуации на региональном рынке труда при установлении тарифных ставок и окладов.

3. Диверсификации заработной платы внутри отрасли, способной обеспечить приток высококвалифицированной рабочей силы.

4. Созданию механизма оперативного взаимодействия работодателей и профсоюзов, нацеленного на гибкое реагирование на изменения условий рынка.

5. В структуре оплаты труда повышение доли поощрительной составляющей. Размер фонда поощрения должен быть в четкой зависимости от финансово-экономических показателей деятельности предприятия.

6. Расширению коллективных форм организации оплаты труда.

7. Сочетанию материального стимулирования с другими его формами.

8. Опора в разработке новых форм оплаты труда на инициативы со стороны членов трудового коллектива.

Обобщая сказанное, следует еще раз отметить, что заработная плата является результатом согласования интересов работодателей и наемных работников. Защита интересов последних от возможной попытки ущемления является главной целью профсоюзов. Естественно, при этом должно быть учтено формирование эффективных форм оплаты труда.

ЛИТЕРАТУРА

1. Эмерсон Г. Двенадцать признаков производительности. М.: Экономика, 1992.
2. Назарова У.А. Работодатель и наемный работник: особенности социально-трудовых отношений. Уфа: Гилем, 2007.
3. Зимин Л.Ф. Стимулирование высокоэффективного труда на предприятиях. Уфа: Уфим. филиал РГТУ, 2003.
4. Республика Башкортостан в цифрах. Ч.1. Уфа, 2010.
5. Организация оплаты труда в регионе. URL: www.Uraltradeunion.ru.>gborniki/meto-dichki/zarplata (дата обращения 20.09.2011).

INCREASE OF PAYMENT EFFICIENCY

© R.F. Gataullin, A.A. Medvedev, L.V. Cherepanova

Labor productivity growth assumes increase of efficiency of payment. Working out of effective forms of payment demands observance of its principles and maintenance of completeness of realized functions. In work laws of formation of inter-regional and branch distinctions in payment are shown, specific proposals on payment increase are generated.

Key words: pay, wages, interregional differences, trade problems, factors of formation

УДК 801.462.3

**ЗВУКОСИМВОЛИЗМ В БАШКИРСКОМ ЯЗЫКЕ НА ФОНЕ
АЛТАЙСКИХ И ДРУГИХ СООТВЕТСТВИЙ**
(этюд сопоставительной фоносемантики)

© Ш.В. Нафиков

Исследуется явление звукосимволизма в башкирском языке в свете соответствий в урало-алтайских и других языковых семьях. История вопроса насчитывает десятки работ как отечественных, так и зарубежных ученых. Значимые альтернации, изменения звуков типа башк. *һөт/һүт*, др. греч. *mikros/makros* представляют из себя весьма древние явления. Представлен сравнительный материал по языкам Евразии и других континентов.

Ключевые слова: звукосимволизм, фонологически значимые чередования, тюркские языки, урало-алтайские языки

Явление звукосимволизма привлекало внимание ученых издавна, начиная с работ XIX в., см. обзор [1–2]. Известны как приверженцы этого направления, так и скептики, почитавшие подобные исследования едва ли не лженаучными. «В настоящее время, — пишет А.Н. Трегубов, — можно констатировать, что фоносемантика (сионим к термину звукосимволизм. — Ш.Н.) ... вполне может претендовать на статус научной теории» [3, с. 81].

К истории вопроса. В тюркском языкоznании, шире – в алтаистике, также имеется ряд исследований, касающихся различных сторон звукосимволизма, обзор представлен в [4–5], см. также [6].

Пионерскими в области изучения разных аспектов звукосимволизма в башкироведении были работы Н.К. Дмитриева [7] и его ученика Дж.Г. Киеけばева [8] с его термином «вариантные слова» типа *һүт* – «сок», но *һөт* – «молоко». Этот известный ученый к фоносемантике твердых и мягких сингармонических вариантов ряда башкирских слов предложил различительный подход, а именно: «Дж.Г. Киеけばев по семантике их делит на три группы: 1) варианты слова, употребляющиеся в одном и том же значении (*аз-әз* – «немного»); 2) слова или формы с разветвленным значением (*кайны* – «свекор», *кәйнә* – «теща»); 3) слова, образованные в результате звукопод-

ражания (зыңлау или сыңлау «звенеть» – о металле, зеңләү или сеңләү – «звенеть» – при ударе камертоном)» [цит. по: 9, с. 107].

В башкирском языке, как показал на многочисленных примерах Дж.Г. Киеけばев, словам, обозначающим предмет, явление, свойство, действие с незначительными проявлениями признака или действия, соответствует переднеязычный вокализм, а лексемам, называющим значительные явления действительности, соответствует заднеязычный вокалический ряд.

Рассмотрим лексемы второй группы, както: *быс* – «пилить», *бес* – «кроить; оскоплять», *сүкү* – «клевать» vs *сүке* – «отбивать (косу)», *һүк* – «бить, ударять» vs *һүк* – «ругать»; *сүрәт* – «образ» vs *һүрәт* – «рисунок» [10, с. 48–49] и соответствия к таковым в урало-алтайских и в ряде других языковых семей.

По верному наблюдению выдающегося урало-алтаиста XX в. М. Рясянена, «почти во всех тюркских языках уже в древнейших языковых памятниках наблюдается резкое различие между словами с гласными переднего и заднего ряда, так что это явление можно рассматривать как пратюркское. Оно представлено также и в других алтайских языках, что позволяет считать его общеалтайским, в той мере, в какой теорию родства урало-алтайских языков можно считать обоснованной» [6, с. 86].

НАФИКОВ Шамиль Валиевич – к.филол.н., Институт истории, языка и литературы УНЦ РАН,
e-mail: nafiqoff@mail.ru

Примеры фонетически значимых чередований фонем в алтайских языках: башк. *асы* «горький» – *әсө* «кислый», *һалмак* «медлительный, размеренный», но *һәлмәк* – «увесистый»; семантическую дифференциацию основ дает перебой а/ә в *тараи* «шершень» – *тәрәши* – «чесаный лен», лит. *сагыр* «белесый» – диал. *сәгер* «серый», диал. *шайла* – «готовь» – *шәйлә* – «замечай», лит. *сәсрә* – «брызгай» – диал. *сасра* – «горячись», диал. *маржай* – «свернись», но *мәржәй* – «радуйся» [11, с. 55]. Далее, тув. *арын* – «лицо» // *әрин* «губа», мюон – «шея», но *мөөн* – «двенадцатиперстная кишка» [12, с. 24], тур. *kaç* – «убегать», но *göç* – «уезжать с квартиры»; др.-турк. *qolda* – «в руке», но *köldä* – «на озере»; монг. *гадар* – «внешний покров» // *газар* – «внешний покров земли, почва, земля» [13, с. 87–99], монг. *бамбаганах* – «трястись, колыхаться (о трясине)» // *бэмбэгэнэх* – «трястись, трепетать (от страха)»; калм. *давих* – «подниматься вверх (о ком-либо) // *девих* – «прорастать; прогрессировать»…

«Функционально чередования звуков в монгольских языках, – пишет далее Т.А. Бертагаев, – являясь по своему характеру фонематизированными, могут использоваться для выражения таких грамматических значений, как переходность-непереходность. Примеры: монг. *цоолох* «продырявливать...» / *цоорох* «продырявливаться...»; *хатах* «сохнуть...» / *хатаах* «сушить»... [13].

Факты подобного рода обнаруживаются в той или иной мере почти во всех подразделениях урало-алтайских языков: финно-угорских, самодийских, тунгусо-маньчжурских, тюркских и монгольских [14, с. 51–52; 15, с. 44; 4, с. 42–70; 16, с. 26; 17, с. 90 и т.п.].

Ср. также монг. *халюун* – «выдра» в палатализованном варианте, *халуун* – «горячий» [18, с. 521].

Проявления звукосимволизма в языках уральской семьи. В трудах по уралистике среди фонетических характеристик ряда языков упоминаются различные функционально значимые чередования звуков. Терминологически они обозначаются по-разному: ср. «сингармонические варианты» у Й. Балашша, vs «метафония» и пр. Как пишет известный венгерский уралист П. Хайду, «примечательно..., что явления метафонии (точнее, альтер-

нации типа абрауза и умбрауза) обнаруживаются в обско-угорских, саамском, ливском, ненецком языках (ее следы есть и в венгерском) [19, с. 10].

В венгерском языке наблюдается смысловое различие между *áll* – «подбородок» и *ál* – «ложный», *késsel* – «ножом» vs *késel* – «опаздываешь», *fedd* – «порицает» и *fed* – «накрывает» [20, с. 23]. В мансийском отмечены *tēn* – «мы» (двоое), vs *tān* – «мы» (многие) [20, с. 26]; в эрзя, мокшанском *мельга-н* «за мной» – *мельга-т* – «за тобой» (*мельга* – «за»), венг. *tiattat* – «из-за меня» – *tiatt-ad* – «из-за тебя» и т.д. (*tiatt* – «из-за»). Мокш. *монь* – «я сам», *тонь* – «ты сам», финн. *tämä* – «этот», *nämä* – «эти», *sano-t* – «ты говоришь», *sano-n* – «я говорю» и т.д. [20, с. 26–27].

Число подобных примеров можно легко увеличить. Сравните с этим тезис о варьировании конечного коренного звука как древнем способе словообразования в тюркских языках [21, с. 144, 176].

Фонологически значимые чередования (изменения) звуков в евразийских языках (по Дж. Гринбергу):

Индоевропейские языки. Примерами могут служить слав.: русск. *мел* vs *мель*, *мол* – *моль* (насекомое) = моль (в химии) как образцы фонеморазличительного значения смягчения одной и той же конечной согласной в современном русском языке. Абраутные формы слов в др.-греч. *géno-s* – «народ», *góno-s* – «потомство», лат. *tegō* – «покрываю», но *toga* – «покрыл» (из классических европейских языков) [22, р. 288], ср. др.-греч. *μικρός* – «малый», *μάχρος* – «большой» [23, с. 288].

Сравните апофонию в индоевропейских реконструкциях, где имелось «первоначальное этимологическое единство»: **sed-/sod* – «сидеть» и **sod* – «ходить», где последнее есть «семантическая инновация» [24, с. 12].

К разряду фonoсемантических лексем можно было бы отнести и некоторые термины родства, как-то: русск. *пана* – мама, *тятя* (диал. «отец»), *дядя* – *тетя* (*дядька* – *тётка*), итал. *zia* – «тетя», но *zio* – «дядя», *ragazza* – «девушка», vs *ragazzo* – «юноша», *ragazzino* – «мальчуган», *ragazzone* – «парень».

В специальной обширной статье, переведенной на русский язык, Дж. Гринберг дал не-

малое число примеров, подпадающих под рубрику «звукосимволизм», хотя ученый и не пользовался последним термином. Так, в нивхском языке (палеоазиатский – по старой классификации, окраинный евразийский, по Дж. Гринбергу) имеется смысловое различие в *lух* «грозовая туча» vs *lax* «дождь», *vi-(d')* «идти», *ve(d')* «бегать» [25, с. 25–26].

Дравидские (дравидийские) языки. Концепция Дж. Гринберга оставляет эти древние агглютинативные языки за рамками евразиатской макросемьи, но В.М. Иллич-Свитыч и ряд других ученых к числу ностратических относят и дравидские, где отмечены **puli* «тигр»: **pilli* «кошка» и под. [26, р. 242].

Макросемья америндских языков (по Дж. Гринбергу). Многочисленные примеры из области фоносемантики были отмечены многими американистами (Ф. Боас, его ученик Э. Сепир, ученик последнего М. Сводеш и др.), а также такими специалистами в области общего языковедения, как О. Есперсен, А. Тромбетти и другими учеными. Приведем ряд примеров, в т.ч. из трудов названных исследователей.

М. Рулен и Дж. Гринберг [27, с. 54] реконструировали америнд. **T'ANA* «ребенок, родной брат или сестра» в противоположность **T'INA* «сын, брат, мальчик» и **T'UNA* «дочь, сестра, девочка», ср.protoалгонк. **tana* «дочь»; в статье отмечается, что «протоамериндский язык ... имел три формы, или градации, указанного корня, в которых первая гласная была связана с полом...» [там же] указывается, что гласный *i* соответствовал женскому роду, *u* – роду мужскому [27, с. 55].

О распределении вокалических обозначений рода в масштабе языков земного шара см. [26, р. 667–670]. В языке индейцев дакота (диал. лакота) Ф. Боас отмечал глаголы *naxta'ka* «пинать», *vaxta'ka* «кусать», *ic'a'xtaka* «быть близко к», *baxta'ka* «колотить» – дериваты от общего *xtaka* «схватить», цит. по: [28, р. 215].

А. Тромбетти [26, р. 257] остатком древних стадий языка считал такие примеры фоносемантических различий в языках индейцев Южной Америки, как мосетана *vogi-t* – «брать», *vogi-s* – «сестра», в аравакских *elontu* – «девочка», *elonti* – «мальчик». По словам одного из первых американистов Д. Бrintона [29,

р. 88], в североамериканском языке кри (Канада) узкий гласный *i* приводит к особому изменению слов (вроде умляута), посредством которого глагол из определенной формы переходит в неопределенную.

Сино-кавказская (гипотетическая) макросемья (по С.А. Старостину и др.). Значимое изменение (чередование) звуков имеет распространение в ряде языков этой весьма древней общности в Евразии и Северной Америке. Примеры: аварск. *do-u* «он»: *do-i* «она» [30, р. 11]; дарг. *as* (совершенный вид): *is* (несовершенный вид) «покупать». Автор данного примера Н.С. Трубецкой [31, с. 341] писал: «В основе этой системы лежит принцип корневой флексии» и далее «различие между совершенным и несовершенным видами в даргинском (Сев. Кавказ. – Ш.Н.) заключается либо в изменении гласного, либо во вставке или же выпадении плавного...; в правосточнокавказском большую роль играло изменение гласного корня или основы. В этом отношении правосточнокавказский напоминает индоевропейский и семитский...» [31, с. 343]. Другие примеры: др.-кит. *tjaŋ* «натянуть» (совр. чжан) и *d^hjaŋ* «длинный» (совр. чан), см. [32, с. 121]. В кетском языке ряд грамматических форм (ср. выше) образуется путем изменения гласной основы слова: *tip* «собака», но *tan* «собаки», *cес* «река» – *вяс* «реки», *at* «я», *et* «мы» и т.п. (по А.П. Дульзону).

Примеры из: А) аустрических и Б) африканских языков.

А) сантали *ot*, неодушевл. *ona*, уменьшит. форма *hon* «местоимение 3-го лица» [33, р. 5]; микронез. (Маршалловы острова) *la-drik* «парень»: *le-drik* «девушка», *la-lap* «старик»: *li-lap* «старуха»;

Б) проявления гармонии гласных в банту: конго *jiuka* «открыто»: *jiika* «закрыто» [34, р. 118], в масаи (Вост. Африка) противопоставление согласных (polarità – термин А. Тромбетти. – Ш.Н.) *en-gerai* «парень»: *en-gelai* «мальчик», *ol-avus* «бык белый или черный»: *en-ayus* «корова белая или черная» [26, р. 237] и т.д.

О весьма большой древности фоносемантических явлений для выражения смысловых различий в грамматическом плане свидель-

ствует наличие подобных фактов в языке кусунда (Непал). Последний значится во всех справочниках как язык-реликт; по новейшим данным, это член гипотетической макросемьи ареала *индо-тихоокеанского* с возрастом в несколько десятков тысяч лет. Пример: гласный *и* встречается в этом языке в субъектных формах местоимений 1-го и 2-го лица, а гласный *i* – в посессивных или косвенных формах таких местоимений. Эти местоимения составляют наиболее устойчивые элементы в большинстве языков народов земного шара. Аналогичное чередование есть в языке бунак с острова Тимор в Индийском океане, где *ne* – означает «я», а форма *n-ie* передает значение «мой», ср. также *gi* «он/она», но *g-ie* «его/ее». Бунак также причислен к реликтовым языкам некогда очень обширной (от субконтинента Индия до острова Тасмания) индо-тихоокеанской сверхсемьи.

Несколько соображений обобщающего характера. По вопросу происхождения вариантов слов, рассмотренных в настоящем сообщении, имеется ряд специальных работ. В качестве примера в отечественном языкоznании упомянем [4, с. 59–61], в зарубежном [36, S. 126 сл.], обширные выкладки по этимологии подобных форм/лексем находим в книге М. Сводеша [37]. В целом автор сообщения присоединяется к мнению видного современного башкирского языковеда Т.М. Гарипова [11, с. 56]: «материал наших наблюдений ... демонстрирует генезис ... фоноппозиций из первоначально несемеологических, но сингармонических дублетов (курсив наш. – Ш.Н.)..., которые в последующем утилизировались для целей смысловых, стилистических ... противопоставлений» (polarità в языках мира, à la А. Тромбетти. – Ш.Н.), причем «сингармонические и прочие параллелизмы могли существовать еще изначально в праклических выражениях, а уже позже из них субституировались фонологические инварианты» (см. там же).

Краткие выводы. В башкирском (resp. в тюркских, алтайских и т.п.) языке имеется ныне реликтовое, фонологически значимое чередование (мена) звуков в большей частью родственных корнях и основах.

Среди типичных звукотипов следует называть «аугмент», «диминутив», близкий/дальний дейксис и др.

Фонологически значимые (функционально значимые) чередования звуков, аналогичные тюркским (шире – урало-алтайским), отмечены в большинстве (гипотетических) сверхсемей планеты. Этот момент дает повод отнести такие фонетические явления к разряду фреквенталий в языках народов Земли.

Очень широкие ареалы, наличие в архаичных идиомах позволяет говорить об очень большой (доисторической) древности явлений звукосимволизма в современных языках – это остаток былых эпох, когда оно было распространено несравненно шире; стадии языков до эпохи возникновения внешней флексии и подобного рода фономорфологических процессов.

Литература

1. Воронин С.В. Основы фоносемантики. Л., 1982.
2. Espersen O. Sound symbolism // Language, its Nature, Development and Origin. Chapter XX, London, 1922. P. 396–411.
3. Трегубов А.Н. Методология диахронического фоносемантического анализа // Вестник ВЭГУ. 2007. № 29/30. С. 20–34.
4. Черкасский М.А. К вопросу о генезисе сингармонических вариантов и параллелизмов в тюркских языках // Вопросы языкоznания. 1965. № 4. С. 50–61.
5. Воронин С.В. Фоносемантические идеи в современном языкоznании. Л., 1990.
6. Рясиен М. Материалы по исторической фонетике тюркских языков. М., 1955.
7. Дмитриев Н.К. Грамматика башкирского языка. Л., 1948.
8. Киекбаев Дж.Г. Вариантные слова, или сингармонические параллелизмы в башкирском языке // Уч. зап. Башгосуниверситета. Серия филол. Вып. 5, № 1. Уфа, 1955. С. 143–150.
9. Дильмухаметов М.И. Изоглоссы гласных *a*, *ə* в башкирских говорах // Проблемы диалектологии и лингвогеографии тюркских языков. Уфа, 1985. С. 107–110.
10. Ишбердин Э.Ф. Историческое развитие лексики башкирского языка. М., 1986.
11. Гарипов Т.М. Учение о сингармонических параллелизмах в свете теории фонологических оппозиций // Вестник ВЭГУ. 2007. № 29/30. С. 53–57.

12. Орузбаева Б.О. Лексические параллели в киргизском и южно-сибирских тюркских языках // Советская тюркология. 1983. № 3.
13. Бертагаев Т.А. Чередование фонем и сингармонизм в агглютинативных языках // Морфологическая типология и проблема классификации языков. М.; Л., 1965.
14. Балашша Й. Венгерский язык. М., 1951.
15. Цинциус В.И. Сравнительная фонетика тунгусо-маньчжурских языков. Л., 1949.
16. Санжеев Г.Д. Грамматические приемы в монгольских языках // Труды Московского ин-та востоковедения. Вып. 2. 1940.
17. Пюрбеев Г.И. Функциональное чередование звуков в монгольских языках // Вопросы языкоznания. 1971. № 3. С. 89–93.
18. Санжеев Г.Д. Монгольский (халха) язык // Большая советская энциклопедия. 3-е изд. Т. 16.
19. Хайду П. Уральские языки // Языки мира. Т. 1. Уральские языки. М., 1993. С. 7–19.
20. Майтанская К.Е. Финно-угорские языки // Языки мира. Т. 1. Уральские языки. С. 20–31.
21. Баскаков Н.А. Историко-типологическая морфология тюркских языков. М., 1979.
22. Gray L.H. Foundations of Language. N.Y., 1939.
23. Сводеш М. Лингвистические связи Америки и Евразии // Этимология 1964. М., 1965. С. 271–322.
24. Трубачев О.Н. Реконструкция слов и их значений // Вопросы языкоznания. 1980. № 3. С. 3–14.
25. Гринберг Дж.Г. Предистория индоевропейской системы гласных в сравнительной и типологической перспективе // Вопросы языкоznания. 1989. № 4–5.
26. Trombetti A. Elementi di glottologia. Bologna, 1922–1923.
27. Гринберг Дж.Х., Рулен М. Лингвистические корни американских индейцев // В мире науки. 1993. № 1.
28. Dineen F.P. An introduction to general linguistics. N.Y., 1967.
29. Brinton D.G. The American race. A linguistic classification and ethnographic description. Philadelphia, 1891.
30. Trombetti A. La lingua etrusca. Firenze, 1928.
31. Трубецкой Н.С. Избранные труды по филологии. М., 1987.
32. Шайкевич А.Я. Введение в лингвистику. М., 1995.
33. Trombetti A. Origine della lingua basca. Firenze, 1925.
34. Homburger L. Le langage et les langues. Introduction aux études linguistique. Paris, 1951.
35. Whitehouse P., Usher T., Ruhlen M., Wang W.S.-Y. Kusunda: an Indo-Pacific language in Nepal // Proceedings of the National Academy of sciences (U.S.A.). 2004. V. 101, № 15. P. 5693–5694.
36. Kramsky J. Über den Ursprung und die Funktion der Vokalharmonie in den ural-altaischen Sprachen // ZDMG. 1956. S 106.
37. Swadesh M. Origin and diversification of language. London: Routledge, 1971.

**SOUND SYMBOLISM IN BASHKIR AT THE BACKGROUND OF
ALTAIC AND OTHER CORRESPONDENCIES**

© Sh. Nafiqoff

The article is a brief study of sound symbolism in Bashkir across some correspondencies in the Uralo-Altaic and other language phyla. This issue has been approached in scores of articles done both in this country and abroad. The symbolic alteration of sounds as in Bashkir *нөм* «milk», *нүм* «juice» and the like has its root in hoary antiquity. This essay of a cross-linguistic study encompasses comparisons from large linguistic families of Eurasia and elsewhere.

Key words: sound symbolism, phonologically relevant alternations, Turkic languages, Uralo-Altaic language family