

УДК 630*181.28:582.475

Н.А. Прожерина¹, Е.Н. Наквасина²

¹Институт экологических проблем Севера УрО РАН

²Архангельский государственный технический университет

Прожерина Надежда Александровна родилась в 1973 г., окончила в 1995 г. Поморский международный педагогический университет, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института экологических проблем Севера УрО РАН. Имеет более 45 печатных работ в области экологической физиологии древесных растений.

E-mail: dirnauka@iepn.ru



Наквасина Елена Николаевна родилась в 1952 г., окончила в 1975 г. Архангельский лесотехнический институт, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий кафедрой лесоводства и почвоведения Архангельского государственного технического университета. Имеет более 100 печатных работ в области лесовосстановления и экологии экосистем.

E-mail: nakvasina@agtu.ru



ВНУТРИ- И МЕЖВИДОВЫЕ МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ У ЛИСТВЕННИЦЫ ПРИ АДАПТАЦИИ НА СЕВЕРЕ*

Изучены особенности метаболических процессов у лиственниц различных видов и географических рас в Архангельской области. Показано, что при относительно равных условиях произрастания различия физиологических показателей определяются в основном наследственно закрепленными признаками.

Ключевые слова: лиственница, метаболизм, внутри- и межвидовая изменчивость, адаптация.

Лиственница – основная лесообразующая порода России, имеющая на территории Евразии непрерывный ареал, представленный разными видами. Несмотря на довольно большое таксономическое разнообразие этой породы (по мнению разных авторов, насчитывается 16 ... 20 видов лиственницы), все они имеют одного предка – древние доплейстоценовые лиственницы, которые произрастали еще в неогене. В процессе эволюции совершенствовалась организация породы и шло становление ее таксономического состава: отдельные виды адаптировались, другие поглощались и вытеснялись более приспособленными гибридами, прежде всего лиственницы сибирской и даурской [2, 3, 5].

В результате все современные лиственницы имеют типичный внешний облик, отличаются рядом морфологических признаков в таксономическом отношении и обладают высокой адаптационной пластичностью,

* Исследования поддержаны грантом РФФИ-север № 05-04-97509 и Фондом содействия отечественной науке.

выработанной в процессе филогенеза. Однако и у видов, и у рас, сформировавшихся в определенных условиях среды, часть признаков закрепляется наследственно, а часть имеет метаморфический характер, изменяясь под воздействием внешних факторов. Характер наследуемости и модификации признаков проявляется при интродукции.

В коллекциях лиственницы в ботанических садах и географо-интродукционных культурах чаще изучали ростовые признаки, реже – особенности метаболизма [1, 6, 7, 9]. В то же время характер физиологических процессов в однотипных условиях произрастания может быть информативным не только для изучения процесса адаптации и отбора наиболее устойчивых образцов, но и для выявления таксономического сходства и различия. Это относится, в частности, к лиственнице Сукачева, вопрос о таксономической принадлежности которой до сих пор не решен.

При изучении физиолого-биохимических особенностей адаптации видов и рас породы к новым условиям среды важно выявить амплитуду колебаний признаков между видами и в их пределах. Различия в приспособительно-адаптационных реакциях, в том числе сезонных, или, наоборот, проявления их стабильности, закрепленной наследственно, наиболее резко будут сказываться при выращивании потомства. В этом случае есть также возможность выявить признаки-маркеры для разработки методов диагностики устойчивости растений к климатическому стрессу.

Целью нашего исследования было изучить особенности изменчивости метаболических процессов у лиственниц различных видов и географических рас в Архангельской области.

В качестве объектов исследования выбраны потомства пяти популяций лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.), в том числе три из локальных популяций Архангельской области (ст. Обозерская, Пинежский, Каргопольский районы) и популяции из Челябинской и Свердловской областей, а также различные виды лиственницы: сибирская (*L. sibirica* Ldb.), Каяндера (*L. cajanderi* Mayr.), Гмелина (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.), польская (*L. × polonica* Racib.), принца Рупрехта (*L. principis rupprechtii* Mayr.), произрастающие в дендрологическом саду Северного НИИ лесного хозяйства, возраст культур 23-24 года. Образцы хвои любезно предоставлены научным сотрудником СевНИИЛХ П.Р. Тихоновым при проведении совместных исследований [8].

Сумму пластидных пигментов определяли спектрофотометрически экстракцией в этаноле [10], активность пероксидазы по А.Н. Бояркину [4], содержание свободного пролина по реакции с нингидрином [11]. Исследования проводили в течение сезона вегетации (июнь – сентябрь). Достоверность сходства и различия популяций и видов устанавливали по уровню значимости $P < 0,05$ с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ОДА), критерия Тьюки, функции повторяющихся измерений (Repeated Measures) в программе SPSS 11.0.

Содержание хлорофилла в хвое лиственницы рассматривается как надежный физиологический признак вида и климатипа в пределах вида,

сохраняющийся при интродукции [7]. В наших исследованиях были также выявлены достоверные различия в сумме пластидных пигментов в хвое лиственниц разных видов и происхождений.

Изменения в компонентном составе фотосинтетических пигментов зависели главным образом от концентрации хлорофилла *a* (ОДА, $P = 0,001 \dots 0,006$), в то время как фонд пигментов светособирающего комплекса (каротиноиды и хлорофилл *b*) оказался более стабильным (ОДА, $P = 0,06 \dots 0,24$). В третьей декаде июня, ко времени завершения формирования хвои в брахибластах и активного роста побегов текущего года, сумма пигментов была наименьшей в хвое лиственницы Сукачева, семена которой получены из Челябинской области. Максимальная концентрация пластидных пигментов отмечена у лиственницы польской (см. таблицу). Подобная тенденция сохранилась в июле, а также к концу сезона вегетации в сентябре.

Сравнение содержания пигментов хвои в целом за сезон вегетации у разных видов лиственницы показало, что филогенетически близкие виды сходны по этому показателю. Так, не было различий в накоплении фотосинтетических пигментов между лиственницей Сукачева и сибирской ($P = 0,999$), а также лиственницей Гмелина, Каяндера и принца Рупрехта ($P = 0,998 \dots 1,000$). В то же время содержание пластидных пигментов группы лиственниц польской и принца Рупрехта было достоверно выше, чем у группы лиственниц Сукачева и сибирской ($P = 0,001 \dots 0,045$).

На формирование фотосинтетических пигментов в хвое большое влияние оказывают факторы внешней среды. По изменчивости этого показателя у потомств разных популяций одного вида, произрастающих в однородных условиях, можно судить о степени наследуемости признака и его способности сохраняться в следующих поколениях. Важность для формирования хлорофиллов не специфических особенностей вида, а условий среды подчеркивают в своих исследованиях В.В. Надеждин [7] и Л.И. Милютин [6], которые показали, что различия в содержании хлорофилла у лиственниц Подмосковья и Сибири проявляются больше у климатипов одного вида, чем у разных. Наши данные подтверждают этот вывод. Сумма пигментов в хвое лиственницы Сукачева каргопольской популяции практически в течение всего сезона вегетации была выше, чем у лиственниц двух других популяций Архангельской области – пинежской и обозерской ($P < 0,001$), различия между которыми не были достоверны ($P = 0,975$). Неодинакова сумма пигментов и у лиственницы из двух уральских популяций: челябинской и свердловской ($P < 0,001$).

Содержание фотосинтетических пигментов изменялось в течение сезона вегетации и зависело от фенологической фазы развития побегов. Оно оставалось высоким у всех видов и географических рас в период активного роста побегов и до начала видимого пожелтения хвои. В конце июня и июля, времени интенсивной фотосинтетической активности хвои, достоверных различий не выявлено. В осенний период содержание пигментов связано с фенологическим состоянием, в частности осенним расцветиванием хвои. В первой декаде сентября у потомств всех популяций лиственницы Сукачева,

а также сибирской и Каяндера оно достоверно снизилось на 17 ... 25 % по сравнению с данными июля. Тогда же началось видимое пожелтение хвои. У лиственниц Гмелина, польской и принца Рупрехта сумма пигментов в начале сентября уменьшилась незначительно (5 ... 8 %) и недостоверно, у этих видов пожелтение хвои отмечалось только со второй декады сентября.

Растения, подвергаясь негативному воздействию факторов среды, включая климатические, отвечают защитно-приспособительными реакциями, в том числе повышением уровня окислительных процессов в клетках. Одним из показателей окислительного стресса у растений является активирование пероксидазы, фермента, имеющего большое число молекулярных форм, изоферментный состав которого является генетически закрепленным признаком и может служить диагностическим критерием при анализе популяций. В то же время уровень активности этого фермента определяется как внешними факторами среды, так и генетически определенными возможностями популяций и видов. Исследования активности пероксидазы выявили различия как между видами, так и популяциями в пределах вида лиственницы Сукачева.

На протяжении всего сезона вегетации наибольшими они были между видами (см. таблицу). Минимальная активность пероксидазы отмечена у лиственницы польской, максимальная у лиственницы Каяндера, различие оказалось 14-15-кратным в июне – июле и 10-кратным в сентябре. Между географическими расами лиственницы Сукачева оно гораздо меньше. В течение всего сезона вегетации активность пероксидазы была выше у потомства уральских популяций, чем у архангельских. Среди локальных популяций лиственницы Сукачева повышенная активность фермента наблюдалась у хвои обозерской популяции, у потомств каргопольской и пинежской популяций она достоверно не различалась.

Все климатипы лиственницы Сукачева в течение сезона вегетации проявляли однотипный характер изменения активности пероксидазы: наблюдался резкий скачок (в 1,5–2,0 раза) к концу июля, затем она оставалась высокой до начала сентября, что может быть вызвано недостатком влаги в почве и, как следствие, увеличением окислительных процессов в клетках.

Однако разные виды лиственницы имели присущие им особенности ферментативной активности в течение сезона вегетации. Как и у лиственницы Сукачева, в хвое других видов, за исключением сибирской, она повышалась в июле. Однако в сентябре у трех видов лиственниц – Гмелина, польской и принца Рупрехта – рост активности пероксидазы или продолжался, или оставался на прежнем высоком уровне, что может быть связано с активно протекающими метаболическими процессами и более поздним началом старения хвои. У лиственницы Каяндера, раньше заканчивающей вегетацию, активность пероксидазы в сентябре снизилась, но была выше, чем в июне. В хвое у сибирской лиственницы активность пероксидазы оставалась высокой в течение всего наблюдаемого нами периода, уменьшаясь на 14 % к сентябрю. Подобная динамика также может быть связана с особенностями водного обмена и начавшимися процессами старения хвои в сентябре.

В качестве другого показателя, позволяющего оценить адаптационные процессы у различных видов и популяций одного вида лиственниц при интродукции на Севере, нами использована концентрация свободного пролина в хвое. Аккумуляция пролина считается типичным стрессовым ответом растений на воздействие повреждающих факторов. Этот показатель определяли один раз за сезон, в конце июля, исследования позволили также выявить внутри- и межвидовые различия. Содержание свободного пролина в хвое всех популяций лиственницы Сукачева не отличалось от концентрации у лиственницы Гмелина и было достоверно выше, чем у остальных изученных видов, между которыми практически не наблюдалось различий (см. таблицу).

Содержание свободного пролина в хвое потомств локальных популяций изменялось аналогично концентрации пластидных пигментов: не различалось между обозерской и пинежской популяциями лиственницы Сукачева, но у каргопольской популяции было достоверно ниже. Различия в содержании пролина в хвое уральских популяций также достоверны, максимальное содержание отмечено у челябинской популяции, у свердловской не отличалось от всех трех архангельских популяций. Таким образом, и по концентрации свободного пролина внутривидовые различия были более выражены, чем межвидовые.

Исследования позволяют сделать вывод, что разные виды лиственниц и потомства популяций одного вида имеют различные физиологические показатели, которые при относительной выравненности условий произрастания в посадках определяются в большей степени наследственно закрепленными признаками, сформировавшимися в конкретной среде обитания и сохраняющимися при произрастании в других условиях. Факторы внешней среды, влияющие на формирование популяций и наследственно закрепленных особенностей приспособления к существованию, имеют большее значение для хода физиолого-биохимических процессов в новых условиях, чем межвидовые различия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бедрицкая, Т.В.* Состояние и рост лиственницы различного географического происхождения в культурах средней подзоны тайги [Текст] / Т.В. Бедрицкая, Е.Н. Наквасина // Лиственничные леса Архангельской области, их использование и воспроизводство: материалы регион. раб. совещ. – Архангельск, 2002. – С. 53–56.
2. *Бобров, Е.Г.* История и систематика лиственниц // XXV Комаровские чтения [Текст] / Е.Г. Бобров. – Л.: Наука, 1972. – 95 с.
3. *Бобров, Е.Г.* Лесообразующие хвойные СССР [Текст] / Е.Г. Бобров. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
4. *Бояркин, А.Н.* Быстрый метод определения активности пероксидазы [Текст] / А.Н. Бояркин // Биохимия. – 1951. – Т. 16, вып. 4. – С. 352–357.
5. *Дылис, Н.В.* Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока [Текст] / Н.В. Дылис. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 210 с.
6. *Милютин, Л.И.* О некоторых физиологических признаках лиственниц сибирской и даурской [Текст] / Л.И. Милютин // Изменчивость древесных растений Сибири. – Красноярск, 1974. – С. 35–45.

7. Надеждин, В.В. Влияние географического происхождения семян лиственницы на ее рост в подзоне хвойно-широколиственных лесов [Текст] / В.В. Надеждин. – М.: Наука, 1971. – 129 с.

8. Прожерина, Н.А. Эколого-физиологические аспекты интродукции лиственницы в условиях Архангельской области [Текст] / Н.А. Прожерина, П.Р. Тихонов // Леса Евразии – Восточные Карпаты: материалы IV Междунар. конф. – М., 2004. – С. 333.

9. Селекционная оценка климатипов лиственницы в географических культурах Архангельской и Мурманской областей [Текст] / В.Я. Попов, Г.В. Шумилова, Т.В. Бедрицкая, О.А. Гвоздухина // Экологические проблемы Севера: межвуз. сб. науч. тр. – Архангельск, 2001. – С. 100–120.

10. Шлык, А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев [Текст] / А.А. Шлык // Биологические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1971. – С. 154–170.

11. Bates, L.S. Rapid determination of free proline for water-stress studies [Text] / L.S. Bates, R.P. Waldren, J.D. Tear // Plant and Soil. – 1973. – Vol. 39, N 1. – P. 205–206.

Поступила 03.05.06

N.A. Prozherina¹, E.N. Nakvasina²

¹Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of RAS

²Arkhangelsk State Technical University

Intra- and Interspecies Metabolic Peculiarities of Larch under Adaptation to North

Peculiarities of metabolic processes of different larch species and geographic races in the Arkhangelsk region are studied. It is shown that differences of physiologic factors under relatively similar growth conditions are determined mainly by hereditary characteristics.

Keywords: larch, metabolism, intra and interspecies variation, adaptation.
