

УДК 630*232.12:582.475.2

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57

СОДЕРЖАНИЕ КРАХМАЛА В ТКАНЯХ ПОБЕГОВ РАЗНЫХ ВИДОВ ЕЛИ (*PICEA A. DIETR.*) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

Н.Н. Бессчетнова¹, д-р с.-х. наук, доц.

В.П. Бессчетнов¹, д-р биол. наук, проф.

А.В. Кулькова¹, асп.

И.В. Мишукова², вед. биолог

¹Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия, 603107; e-mail: lesfak@bk.ru

²Ботанический сад Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, ул. Ботанический Сад, д. 1, г. Нижний Новгород, Россия, 603062; e-mail: mishukowa.ir@yandex.ru

Интродукция является одним из наиболее эффективных методов пополнения местной дендрофлоры ценными видами растений. Для диагностики успешности интродукции растений необходимо выяснить природу их адаптации в новых условиях произрастания. Весьма значимыми для оценки акклиматизации растений являются состав и соотношение запасных веществ и метаболитов в клетках тканей. Из запасных питательных веществ наиболее важен для развития древесных растений крахмал. Повышение температуры значительно влияет на содержание этого питательного вещества. Увеличение содержания крахмала в клетках тканей связано с выходом растений из состояния покоя и подготовкой к вегетационному периоду. Исследована биологическая специфичность 13 видов ели, интродуцированных в Нижегородскую область. Установлена их неоднородность по содержанию крахмала в клетках тканей годичных побегов, что может иметь адаптационное значение. Содержание крахмала в клетках тканей годичных побегов выявляли цветной реакцией с раствором Люголя. Срезы после окрашивания соответствующими реактивами и фиксации анализировали с помощью микроскопа «Микмед-2». Оценку содержания запасных веществ на поперечном срезе побега давали по каждой учетной зоне отдельно и в сумме баллов по всем учетным зонам. Статистический и дисперсионный анализы выполняли по общепринятым методикам. По каждому ботаническому виду, включенному в схему анализа, вычисляли средние значения. Соотношение между видами рода ель по содержанию крахмала в разных тканях было неодинаковым. Различия между интродуцентами проявились на выровненном фоне экологических условий. Дисперсионный анализ подтвердил существование различий, обнаруженных между исследованными видами ели, в содержании крахмала.

Ключевые слова: ель, интродукция, адаптация, резистентность, крахмал, ткани побегов.

Для цитирования: Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Кулькова А.В., Мишукова И.В. Содержание крахмала в тканях побегов разных видов ели (*Picea A. Dietr.*) в условиях интродукции // Лесн. журн. 2017. № 4. С. 57–68. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57

Введение

Интродукция как одна из традиционных в лесном хозяйстве сфер практической деятельности сохраняет свою актуальность и на современном этапе. Большой опыт в направлении активного привлечения многочисленных видов ели в состав различных по целевому назначению и конструкции искусственных насаждений накоплен в Среднем Поволжье, в частности в Нижегородской области [8, 9]. Здесь проходит граница естественных ареалов елей европейской и сибирской, сосредоточены значительные площади естественных еловых насаждений, создано большое количество лесных культур, защитных насаждений и озеленительных посадок этой породы. Широкие возможности применения результатов интродукции в лесокультурном производстве Нижегородской области во многом обусловлены тем, что на ее территории представлена значительная часть лесотипологического разнообразия России, поскольку здесь можно встретить основные природные зоны. В такой ситуации ресурсы адаптации видов неодинаковы, что при организации их изучения выдвигает в число задач оценку соответствия их биологии существующим природным условиям. Привлечение для этих целей методов гистохимических исследований принято достаточно широко [1, 10]. Признаки физиологического состояния растений (морозостойкость, сроки выхода из состояния покоя, скорость роста, сроки макро- и микроспорогенеза и др.) определяют приспособленность организма к среде и его выживаемость [4, 5, 7, 19, 21]. Наличие крахмала в тканях побегов связывают с устойчивостью растений к неблагоприятным зимним условиям. Исследования в территориальном плане по этому направлению проводятся широко и достаточно активно [13–20, 22–25].

С учетом вышеизложенных фактов была определена цель исследований – выявление факта наличия и оценка масштаба межвидовой изменчивости содержания крахмала в тканях побегов различных видов, входящих в таксономическую систему рода ель, для установления видов и форм, наиболее приспособленных к существующему экологическому фону.

Объекты и методы исследования

Объектом исследования служили посадки 13 видов и форм ели, представленных в интродукционной коллекции ботанического сада Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Предметом исследования являлась изменчивость содержания крахмала в тканях побегов интродуцированных и аборигенных видов рода ель. Методологической основой работы выступал принцип единственного логического различия, согласно которому в сравнениях участвовали одновозрастные растения, в пределах опытного участка обеспечивалась элиминация дифференцирующего влияния факторов среды, способных вызвать возникновения флуктуаций в проявлениях анализируемых показателей.

Первичная лесоводственная информация была получена в ходе реализации полевых стационарных и лабораторных методов исследования с привлечением

общеизвестных методических схем организации работ и построения выборок. В составе обследованного пицетума представлены 13 видов и форм рода ель, различающиеся своими ареалами. Их размещение в границах участка рендомизировано. В рамках проводимого исследования им были присвоены следующие условные обозначения: вид 1 – ель Глена (*Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast.); вид 2 – ель канадская (*Picea glauca* (Moench) Voss); вид 3 – ель шероховатая (*Picea asperata* Masters); вид 4 – ель черная (*Picea mariana* Mill., Britton, Sterns & Poggenburg); вид 5 – ель колючая, форма серебристая (*Picea pungens* Engelm., f. *argentea*); вид 6 – ель колючая, форма голубая (*Picea pungens* Engelm., f. *glauca*); вид 7 – ель сербская (*Picea omorika* (Pančić) Purk.); вид 8 – ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) H. Karst.); вид 9 – ель Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.); вид 10 – ель колючая (*Picea pungens* Engelm.); вид 11 – ель аянская (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière); вид 12 – ель корейская (*Picea koraiensis* Nakai); вид 13 – ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.).

В рабочую группу включены только одновозрастные деревья, имеющие одинаковую площадь питания и прочие равные условия произрастания. Количество учетных растений в пределах вида составляло от 1 до 4 в соответствии с их онтогенетической однотипностью и сохранностью на коллекционном участке. С каждого учетного растения заготовлено по 5 нормально развитых однолетних побегов, равномерно размещенных на периферии среднего яруса хорошо освещенного участка кроны. Всего протестировано 145 образцов, заготовленных в марте 2016 г.

Первичной единицей выборки в гистохимическом опыте была принята разовая фиксация количества крахмала в учетной ткани побега на временных препаратах поперечных срезов из средней части годовичного прироста. Срезы после окрашивания и фиксации анализировали с помощью микроскопа «Микмед-2». Для анализа и количественной оценки были выделены следующие учетные зоны [3, 7]: сердцевина, перимедуллярная зона ксилемы, сердцевинные лучи, ранняя ксилема, поздняя ксилема, смоляные ходы ранней ксилемы, смоляные ходы поздней ксилемы, смоляные ходы флоэмы, прикамбиальная зона флоэмы, прифеллогенная зона флоэмы, средняя зона флоэмы, корковая зона (зона паренхимных клеток, лежащая на периферии побега между феллогеном и внешней границей побега). Крахмал выявляли цветной реакцией на раствор Люголя [10, 12] и оценивали его содержание в условных баллах по предложенной нами [3, 7] шкале:

0 – крахмал отсутствует полностью, т. е. не удастся обнаружить ни одного крахмального зерна ни в одной клетке учетной зоны ткани;

1 – крахмал в ограниченном количестве присутствует в единичных (до 10 %) клетках учитываемой ткани;

2 – крахмал присутствует в меньшем, чем половина, числе клеток, окрашенные крахмальные зерна удастся зафиксировать примерно у 20...30 % клеток;

3 – крахмал фиксируется примерно в половине (40...60 %) всех учитываемых клеток ткани;

4 – крахмал отмечается в большей части (70...90 %) клеток;

5 – крахмал в большом количестве присутствует во всех клетках (100 %) учитываемой ткани.

Оценку давали по каждой учетной ткани отдельно и в сумме баллов по всем учетным зонам. По каждому ботаническому виду, включенному в схему анализа, вычисляли средние значения. В качестве контроля визирования использовали неокрашенные срезы, не подвергавшиеся воздействию тестирующих реагентов [2, 3, 7]. С ними сравнивали срезы, обработанные соответствующими реактивами. Окраска их клеток указывает на отсутствие запасных веществ. Гистохимический анализ выполняли в лаборатории кафедры лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, статистический и дисперсионный анализы – по общепринятым схемам, а также с применением алгоритмов, разработанных авторами [6, 7]. Для оценки уровней изменчивости анализируемых показателей использовали шкалу С.А. Мамаева [11].

Результаты исследования и их обсуждение

В ходе проведения опытов установлены хорошо заметные различия между анализируемыми видами ели по содержанию крахмала в клетках тканей 1-летних побегов (табл. 1–3).

Таблица 1

Статистики суммарного содержания крахмала в 1-летних побегах

Вариант	Счет	Среднее	СКО	max	min	Δ_{lim}	$\pm m$	Cv, %	t_{05}	P, %
1	10	7,55	0,69	8,50	6,50	2,00	0,22	9,07	34,85	2,87
2	15	9,53	0,79	10,50	7,50	3,00	0,20	8,28	46,75	2,14
3	10	9,00	0,53	10,00	8,50	1,50	0,17	5,86	54,00	1,85
4	5	7,00	0,35	7,50	6,50	1,00	0,16	5,05	44,27	2,26
5	5	7,90	0,55	8,50	7,00	1,50	0,24	6,93	32,25	3,10
6	5	9,20	0,76	10,00	8,00	2,00	0,34	8,24	27,13	3,69
7	5	8,60	0,74	9,50	7,50	2,00	0,33	8,62	25,93	3,86
8	20	8,40	0,62	9,50	7,50	2,00	0,14	7,38	60,61	1,65
9	15	8,47	0,97	10,00	7,00	3,00	0,25	11,48	33,73	2,96
10	20	9,28	0,75	11,00	8,00	3,00	0,17	8,11	55,18	1,81
11	20	9,10	0,68	10,50	8,00	2,50	0,15	7,48	59,80	1,67
12	10	7,80	1,64	10,50	5,50	5,00	0,52	20,98	15,07	6,63
13	5	9,20	0,91	10,50	8,00	2,50	0,41	9,87	22,65	4,42
Total	145	8,68	1,04	11,00	5,50	5,50	0,09	11,93	100,95	0,99

Примечание. Здесь и далее, в табл. 2, 3, использованы сокращенные обозначения статистик: СКО – среднееквадратическое отклонение; max – максимальное значение анализируемого показателя; min – минимальное значение анализируемого показателя; Δ_{lim} – размах изменчивости, или диапазон значений анализируемого показателя; $\pm m$ – ошибка репрезентативности выборочного среднего (абсолютная ошибка); Cv, % – коэффициент изменчивости значений анализируемого показателя; t_{05} – критерий Стьюдента при 5 %-м уровне значимости; P – точность опыта, или относительная ошибка (номер варианта совпадает с порядковым номером вида).

Таблица 2

Статистики содержания крахмала в сердцевине 1-летних побегов

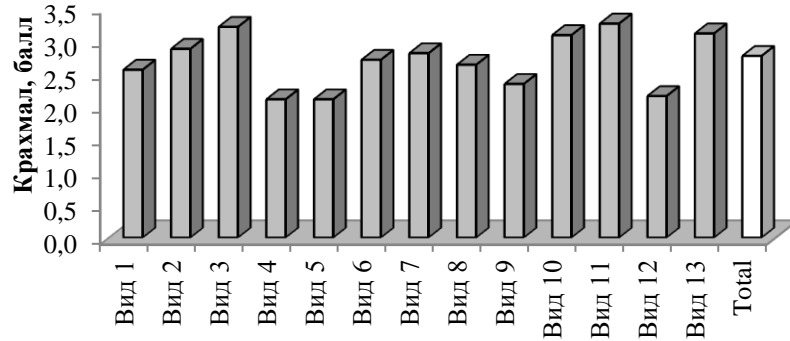
Вариант	Счет	Среднее	СКО	max	min	Δ_{lim}	$\pm m$	Cv, %	t_{05}	P, %
1	10	1,75	0,26	2,00	1,50	0,50	0,08	15,06	21,00	4,76
2	15	2,57	0,37	3,00	2,00	1,00	0,10	14,48	26,75	3,74
3	10	2,15	0,47	3,00	1,50	1,50	0,15	22,06	14,33	6,98
4	5	1,60	0,42	2,00	1,00	1,00	0,19	26,15	8,55	11,69
5	5	2,20	0,27	2,50	2,00	0,50	0,12	12,45	17,96	5,57
6	5	2,60	0,65	3,00	1,50	1,50	0,29	25,07	8,92	11,21
7	5	2,20	0,27	2,50	2,00	0,50	0,12	12,45	17,96	5,57
8	20	2,00	0,32	2,50	1,50	1,00	0,07	16,22	27,57	3,63
9	15	2,37	0,58	3,00	1,50	1,50	0,15	24,57	15,76	6,34
10	20	2,53	0,41	3,00	2,00	1,00	0,09	16,35	27,36	3,66
11	20	1,95	0,48	3,00	1,50	1,50	0,11	24,82	18,02	5,55
12	10	1,90	0,52	2,50	1,00	1,50	0,16	27,18	11,64	8,59
13	5	2,20	0,45	2,50	1,50	1,00	0,20	20,33	11,00	9,09
Total	145	2,18	0,51	3,00	1,00	2,00	0,04	23,38	51,50	1,94

Таблица 3

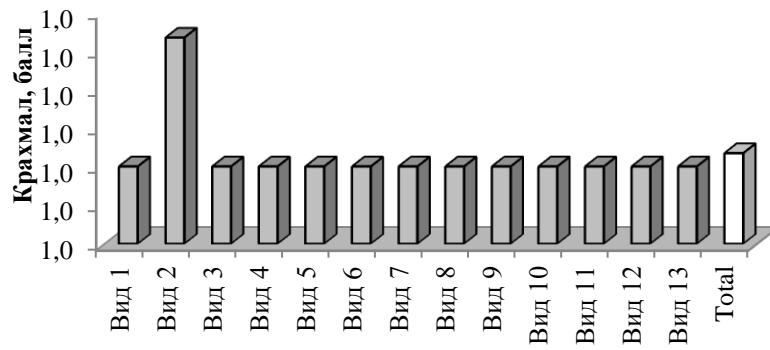
Статистики содержания крахмала в сердцевинных лучах

Вариант	Счет	Среднее	СКО	max	min	Δ_{lim}	$\pm m$	Cv, %	t_{05}	P, %
1	10	1,20	0,26	1,50	1,00	0,50	0,08	21,52	14,70	6,80
2	15	1,77	0,32	2,50	1,50	1,00	0,08	18,11	21,38	4,68
3	10	1,60	0,21	2,00	1,50	0,50	0,07	13,18	24,00	4,17
4	5	1,30	0,27	1,50	1,00	0,50	0,12	21,07	10,61	9,42
5	5	1,50	0,00	1,50	1,50	0,00	0,00	0,00	99(9)	0,00
6	5	1,70	0,27	2,00	1,50	0,50	0,12	16,11	13,88	7,20
7	5	1,40	0,22	1,50	1,00	0,50	0,10	15,97	14,00	7,14
8	20	1,70	0,25	2,00	1,50	0,50	0,06	14,78	30,25	3,31
9	15	1,67	0,36	2,00	1,00	1,00	0,09	21,71	17,84	5,61
10	20	1,60	0,26	2,00	1,00	1,00	0,06	16,35	27,36	3,66
11	20	1,83	0,24	2,00	1,50	0,50	0,05	13,41	33,36	3,00
12	10	1,70	0,35	2,00	1,00	1,00	0,11	20,56	15,38	6,50
13	5	1,70	0,27	2,00	1,50	0,50	0,12	16,11	13,88	7,20
Total	145	1,63	0,31	2,50	1,00	1,50	0,03	19,16	62,84	1,59

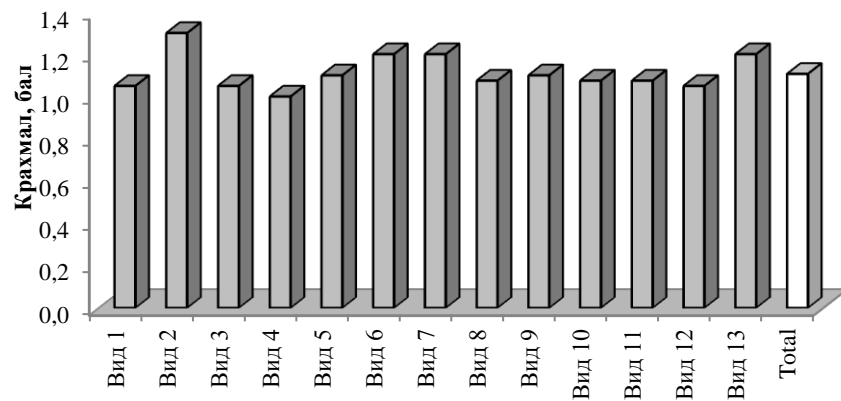
Полученный в ходе статистической обработки материал достоверен и вполне надежен. Опытные t-критерии Стьюдента намного превышают критическое значение, равное 1,96 при 5 %-м уровне значимости. Показатели точности опыта (относительная ошибка Р) в анализе суммарного количества крахмала не преодолевают допустимый уровень в 5 %. Вместе с тем в анализе содержания крахмала по отдельным тканям в ряде случаев они оказываются выше указанного предела, что связано с ограниченным числом определений при существующем уровне дисперсии признаков.



a



б



в

Соотношение между видами ели по содержанию крахмала в тканях годичных побегов: *a* – флоэма; *б* – феллоген; *в* – корка

Оценки изменчивости анализируемых показателей по шкале С.А. Мамаева в обобщенном массиве данных соответствуют низкому и среднему уровню: суммарное содержание крахмала $C_v = 11,93\%$ (низкий); содержание крахмала в сердцевине $C_v = 23,38\%$ (средний); содержание крахмала в сердцевинных лучах $C_v = 19,16\%$ (средний).

В анализируемом составе видов ели средние значения изучаемых характеристик были достаточно стабильны. В частности, по суммарному содержанию крахмала наибольшее среднее превосходило наименьшее в 1,36 раза; по содержанию крахмала в сердцевине – в 1,62 раза; по содержанию крахмала в сердцевинных лучах – в 1,52 раза. Соотношение абсолютных значений указанных показателей было несколько выше и соответственно составляло: в 2,0; 3,0 и 2,5 раза.

Наглядное представление о соотношении между рассматриваемыми видами ели по показателю наличия крахмала в разных тканях 1-летних побегов дают диаграммы (см. рисунок). Зафиксированные между исследуемыми видами различия в содержании крахмала в тканях побегов проявились на фоне выровненных условий произрастания, что позволяет признать причиной их возникновения межвидовую изменчивость.

Достоверность указанных различий была подтверждена результатами однофакторного дисперсионного анализа (табл. 4).

Таблица 4

Существенность различий между видами ели по содержанию крахмала

Учетные ткани побегов	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_{h^2}$)				Критерий существенности различий	
			по Плохинскому		по Снедекору			
	F_{01}	F_{05}	h^2	$\pm s_{h^2}$	h^2	$\pm s_{h^2}$	HCP_{05}	D_{05}
Суммарное содержание	8,05	1,83	0,4225	0,0525	0,3929	0,0552	0,697	1,195
Сердцевина	5,26	1,83	0,3237	0,0615	0,2814	0,0653	0,371	0,636
Сердцевинные лучи	4,38	1,83	0,2848	0,0650	0,2369	0,0694	0,235	0,402
Флоэма	8,78	1,83	0,4439	0,0506	0,4168	0,0530	0,380	0,651
Феллоген	0,70	1,83	0,0602	0,0854	–	–	0,036	0,061
Корка	1,75	1,83	0,1374	0,0784	–	–	0,176	0,302

Сравниваемые образцы существенно различались между собой по содержанию крахмала в большинстве изученных тканей побегов. В случаях с подтвержденной существенностью различий опытные F-критерии Фишера заметно больше соответствующих табличных значений при 5 %-м уровне значимости.

Не установлено наличие существенных различий по содержанию крахмала в феллогене и корковой зоне. Здесь значения критерия Фишера оказались меньше критических значений. Влияние собственно различий между видами в вариантах опыта с подтвержденной существенностью различий достоверно и значительно. Суммарное содержание крахмала в тканях побегов в расчетах

по алгоритму Плохинского составило $(42,25 \pm 5,25)$ %. А эффект по ряду тканей был несколько ниже: $(32,37 \pm 6,15)$ % (сердцевина) и $(28,48 \pm 6,50)$ % (сердцевинные лучи). При этом оценки по флоэме оказались выше: $(44,39 \pm 5,06)$ %. Во всех вариантах опыта замечено преобладающее влияние факторов среды, которое формирует остаточную дисперсию. На его долю приходится от 55,61 % (флоэма) до 93,98 % (феллоген) общего эффекта.

Оценки, полученные с помощью алгоритма Снедекора, оказались близкими по значениям. Критерии существенности различий (HCP_{05} и D_{05}) позволяют установить, между какими именно видами различия по анализируемым показателям (см. табл. 1–3) могут быть причислены к категории существенных. В частности, по суммарному содержанию крахмала ель черная существенно отличалась от остальных 9 видов, участвующих в испытании. Ели Глена и корейская имели по 6 существенных различий с другими видами. Оставшиеся виды более сходны между собой по данному показателю. Так, ели сербская, европейская и Энгельмана проявили существенные различия только в одном случае их парных сравнений с другими.

Заключение

Полученный материал позволил выделить группы наиболее сходных ранней весной по физиологическому состоянию видов елей. Данный показатель является индикатором завершения сроков заготовки черенков елей для размножения. Известно, что одревесневшие черенки демонстрируют более высокие темпы укоренения при их заготовке в состоянии покоя. Очевидно, что виды, обладающие в середине марта достаточно высоким запасом крахмала, характеризуются более ранними сроками начала вегетации и, следовательно, более ранними сроками завершения заготовки черенков. К таким отнесены следующие виды ели: канадская (*Picea glauca* (Moench) Voss); шероховатая (*Picea asperata* Masters); колючая, форма голубая (*Picea pungens* Engelm., f. *glauca*); колючая (*Picea pungens* Engelm.); аянская (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière); сибирская (*Picea obovata* Ledeb.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барская Е.И. Изменения хлоропластов и вызревание побегов в связи с морозостойкостью древесных растений. М.: Наука, 1967. 223 с.
2. Бессчетнова Н.Н. Сравнительная оценка плюсовых деревьев сосны обыкновенной по содержанию крахмала в побегах // Вестн. МарГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2010. № 2(9). С. 49–56.
3. Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Селекционный потенциал плюсовых деревьев. Саарбрюккен: Lap Lambert Academic Publishing, 2011. 402 с.
4. Бессчетнова Н.Н. Содержание жиров в клетках побегов плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Лесн. журн. 2012. № 4. С. 48–55. (Изв. высш. учеб. заведений).

5. Бессчетнов В.П., Бессчетнова Н.Н. Образование и лигнификация ксилемы плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Лесн. журн. 2013. № 2. С. 45–52. (Изв. высш. учеб. заведений).
6. Бессчетнов В.П., Бессчетнова Н.Н., Храмова О.Ю., Орнатский А.Н., Горелов Н.И. Дисперсионный анализ многоуровневых иерархических комплексов: метод. указания для студ. и асп. Н. Новгород: НГСХА, 2012. 33 с.
7. Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Эффективность отбора плюсовых деревьев: моногр. Н. Новгород: Нижегород. ГСХА, 2016. 464 с.
8. Воробьев Р.А., Тебенькова Д.Н. Развитие вегетативных и генеративных органов представителей рода ель (*Picea* L.), интродуцированных в Нижегородской области // Вестн. МГУЛ–Лесн. вестн. 2013. № 7. С. 97–105.
9. Воробьев Р.А., Тебенькова Д.Н. Содержание основных пигментов в однолетней и двухлетней хвое интродуцентов рода ель (*Picea* L.) в условиях подзоны южной тайги (на примере Нижегородской области) // Лесоведение. 2013. № 3. С. 8–15.
10. Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1964. 288 с.
11. Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики растений. II. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений: тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 64. С. 3–38.
12. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника: учеб. пособие. М.: Высш. шк., 1960. 205 с.
13. Andersone U., Ievinsh G. Changes of Morphogenic Competence in Mature *Pinus sylvestris* L. Buds *in vitro*. Ann. Bot., 2002. Vol. 90, no. 2, pp. 293–298. DOI: 10.1093/aob/mcf176
14. Bergström B. Chemical and Structural Changes during Heartwood Formation in *Pinus sylvestris* // Forestry. 2003. Vol. 76, no. 1. Pp. 45–53. DOI: 10.1093/forestry/76.1.45.
15. Brahim B.M., Loustau D., Gaudillère J.P., Saur E. Effects of Phosphate Deficiency on Photosynthesis and Accumulation of Starch and Soluble Sugars in 1-Year-Old Seedlings of Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait) // Ann. Sci. For. 1996. Vol. 53, no. 4. Pp. 801–810. DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/forest:19960401>
16. Ericsson A., Lindgren A., Mattsson A. Effects of Cold-Storage and Planting Date on Subsequent Growth, Starch and Nitrogen Content in Scots Pine (*Pinus sylvestris*) and Norway Spruce (*Picea abies*) Seedlings // Studia Forestalia Suecica. 1983. No. 165. Pp. 1–17.
17. Jiménez M.D., Pardos M., Puértolas J., Kleczkowski L.A., Pardos J.A. Deep Shade Alters the Acclimation Response to Moderate Water Stress in *Quercus suber* L. // Forestry. 2009. Vol. 82, no. 3. Pp. 285–298. DOI: 10.1093/forestry/cpp008
18. Kakei M., Clifford P.E. Effects of Lime Application and Test Branch Position on ¹⁴C-Photosynthate Partitioning in 3-Year-Old Sitka Spruce (*Picea sitchensis*) Plants Growing in Pots Containing Peat Soils // Forestry. 1999. Vol. 72, no. 3. Pp. 223–235. DOI: 10.1093/forestry/72.3.223
19. Ludlow A.R. Some Factors Influencing the Increment of Forests // Forestry. 1997. Vol. 70, no. 4. Pp. 381–388. DOI: 10.1093/forestry/70.4.381
20. Mencuccini M., Hölttä T. The Significance of Phloem Transport for the Speed with which Canopy Photosynthesis and Belowground Respiration are Linked // New Phytol. 2010. Vol. 185, no. 1. Pp. 189–203. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03050.x
21. Mencuccini M., Hölttä T., Sevanto S., Nikinmaa E. Concurrent Measurements of Change in the Bark and Xylem Diameters of Trees Reveal a Phloem-Generated Turgor Signal // New Phytol. 2013. Vol. 198, no. 4. Pp. 1143–1154. DOI: 10.1111/nph.12224

22. Pardos M., Royo A., Gil L., Pardos J.A. Effect of Nursery Location and Outplanting Date on Field Performance of *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* Seedlings // Forestry. 2003. Vol. 76, no. 1. Pp. 67–81. DOI: 10.1093/forestry/76.1.67

23. Rodríguez-Calcerrada J., Pardos J.A., Aranda I. Contrasting Responses Facing Peak Drought in Seedlings of Two Co-Occurring Oak Species // Forestry. 2010. Vol. 83, no. 4. Pp. 369–378. DOI:10.1093/forestry/cpq019

24. Schaberg P.G., Snyder M.C., Shane J.B., Donnelly J.R. Seasonal Patterns of Carbohydrate Reserves in Red Spruce Seedlings // Tree Physiology. 2000. Vol. 20, no. 8. Pp. 549–555.

25. Woodruff D.R., Meinzer F.C. Water Stress, Shoot Growth and Storage of Non-structural Carbohydrates Along a Tree Height Gradient in a Tall Conifer // Plant, Cell & Environment. 2011. Vol. 34, no. 11. Pp. 1920–1930. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02388.x

Поступила 19.03.17

UDC 630*232.12:582.475.2

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57

Starch Content in Shoot Tissues of Different Spruce Species (*Picea* A. Dietr.) in Introduction

*N.N. Besschetnova*¹, Doctor of Agricultural Sciences, Associate Professor

*V.P. Besschetnov*¹, Doctor of Biological Sciences, Professor

*A.V. Kul'kova*¹, Postgraduate Student

*I.V. Mishukova*², Leading Biologist

¹State agricultural academy of Nizhny Novgorod, pr. Gagarina, 97, Nizhny Novgorod, 603107, Russian Federation; e-mail: lesfak@bk.ru

²Botanical Garden of the N.I. Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, ul. Botanicheskiy Sad, 1, Nizhny Novgorod, 603062, Russian Federation; e-mail: mishukova.ir@yandex.ru

Introduction is one of the most effective methods of afterculture of local dendroflora with valuable plant species. To diagnose the success of plants introduction we should clarify the nature of their adaptation to the new growth conditions. The composition and the ratio of reserve constituents and metabolites in tissue cells are highly important for assessing the plant establishment. Starch is the most important reserve constituent in the development of woody plants. The increase of temperature significantly affects the content of this nutrient. The increase of the starch content of tissue cells is associated with the release of plants from quiescence and preparation for the growing season. We have investigated the biological specificity of 13 spruce species, introduced in the Nizhny Novgorod region, and have established their heterogeneity in the starch content in tissue cells of the annual shoots, which could have the adaptation significance. Determination of starch in tissue cells of the annual shoots was detected by the Lugol staining reaction. Sections after staining with appropriate reagents and fixation were analyzed using a micrometer "Mikmed-2". The estimation of the content of reserve

For citation: Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Kul'kova A.V., Mishukova I.V. Starch Content in Shoot Tissues of Different Spruce Species (*Picea* A. Dietr.) in Introduction. *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal], 2017, no. 4, pp. 57–68. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57

constituents on the transverse section of the shoot was given for each accounting area separately and in the score in all accounting areas. Statistical and dispersion analyses were performed according to the common methods. We calculated the mean values for each botanical species included in the analysis scheme. The ratio between the species of the genus Spruce by the starch content in different tissues was not the same. The differences between the exotic species appeared under the same environmental conditions. The variance analysis confirmed the significance of differences between the studied spruce species in the starch content.

Keywords: spruce, introduction, adaptation, resistance, starch, shoot tissue.

REFERENCES

1. Barskaya E.I. *Izmeneniya khloroplastov i vyzrevanie pobegov v svyazi s morozoustoychivost'yu drevesnykh rasteniy* [Chloroplast Changes and Shoots Ripening Due to the Frost Resistance of Woody Plants]. Moscow, 1967. 223 p.
2. Besschetnova N.N. Sravnitel'naya otsenka plyusovykh derev'ev sosny obyknovennoy po sodержaniyu krakhmala v pobegakh [Comparative Estimation of Starch Content in the Sprouts of Scotch Pine Plus-Trees]. *Vestnik Mariyskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie* [Vestnik of Mari State Technical University. Series "Forest. Ecology. Nature management"], 2010, no. 2(9), pp. 49–56.
3. Besschetnova N.N. *Sosna obyknovennaya (Pinus sylvestris L.). Selektionnyy potentsial plyusovykh derev'ev* [Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). Breeding Potential of Plus-Trees]. Saarbrücken, Germany, 2011. 402 p.
4. Besschetnova N.N. Soderzhanie zhиров v kletkakh pobegov plyusovykh derev'ev sosny obyknovennoy [Fat Content in Shoot Cells of Scotch Pine Elite Trees]. *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal], 2012, no. 4, pp. 48–55.
5. Besschetnov V.P., Besschetnova N.N. Obrazovanie i lignifikatsiya ksilemy plyusovykh derev'ev sosny obyknovennoy [Formation and Lignification of Xylem of Scotch Pine Elite Trees]. *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal], 2013, no. 2, pp. 45–52.
6. Besschetnov V.P., Besschetnova N.N., Khramova O.Yu., Ornatskiy A.N., Gorelov N.I. *Dispersionnyy analiz mnogourovnevnykh ierarkhicheskikh kompleksov: metod. ukazaniya dlya stud. i asp.* [Dispersion Analysis of Multilevel Hierarchical Complexes]. Nizhny Novgorod, 2012. 33 p.
7. Besschetnova N.N. *Sosna obyknovennaya (Pinus sylvestris L.). Effektivnost' otbora plyusovykh derev'ev: monogr.* [Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). The Efficiency of Selection of Plus-Trees]. Nizhny Novgorod, 2016. 464 p.
8. Vorob'ev R.A., Teben'kova D.N. Razvitie vegetativnykh i generativnykh organov predstaviteley roda el' (*Picea* L.), introdutsirovannykh v Nizhegorodskoy oblasti [Results for the Development Phenological Observations of Vegetative and Generative Organs of Representatives of Spruce (*Picea* L.) Introduced in Nizhny Novgorod Region]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik* [Moscow State Forest University Bulletin – Lesnoy Vestnik], 2013, no. 7, pp. 97–105.
9. Vorob'ev R.A., Teben'kova D.N. Soderzhanie osnovnykh pigmentov v odnoletney i dvukhletney khvoe introdutsentov roda el' (*Picea* L.) v usloviyakh podzony yuzhnoy taygi (na primere Nizhegorodskoy oblasti) [The Main Pigment Content in Needles of Introduced Spruce in the Southern Taiga (Nizhny Novgorod Region)]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2013, no. 4, pp. 22–31.
10. Grodzinskiy A.M., Grodzinskiy D.M. *Kratkiy spravochnik po fiziologii rasteniy* [A Quick Reference Guide on Plant Physiology]. Kiev, 1964. 288 p.
11. Mamaev S.A. O problemakh i metodakh vnutrividovoy sistematiki drevesnykh rasteniy. II. Amplituda izmenchivosti [On the Problems and Methods of Intraspecific

Systematics of Plants. II. Amplitude of Variability]. *Zakonomernosti formoobrazovaniya i differentsiatsii vida u drevesnykh rasteniy: Trudy instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh Ural'skogo filiala AN SSSR* [Patterns of Species Formation and Species Differentiation in Woody Plants: Proc. Institute of Ecology of Plants and Animals of the Ural Branch of the Academy of Sciences of the USSR]. Sverdlovsk, 1969, iss. 64, pp. 3–38.

12. Prozina M.N. *Botanicheskaya mikrotehnika: ucheb. posobie* [Botanical Micro-engineering]. Moscow, 1960. 205 p.

13. Andersone U., Ievinsh G. Changes of Morphogenic Competence in Mature *Pinus sylvestris* L. Buds *in vitro*. *Ann. Bot.*, 2002, vol. 90, no. 2, pp. 293–298. DOI: 10.1093/aob/mcf176.

14. Bergström B. Chemical and Structural Changes during Heartwood Formation in *Pinus sylvestris*. *Forestry*, 2003, vol. 76, no. 1, pp. 45–53. DOI: 10.1093/forestry/76.1.45.

15. Brahim B.M., Loustau D., Gaudillère J.P., Saur E. Effects of Phosphate Deficiency on Photosynthesis and Accumulation of Starch and Soluble Sugars in 1-Year-Old Seedlings of Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait). *Ann. Sci. For.*, 1996, vol. 53, no. 4, pp. 801–810. DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/forest:19960401>.

16. Ericsson A., Lindgren A., Mattsson A. Effects of Cold-Storage and Planting Date on Subsequent Growth, Starch and Nitrogen Content in Scots Pine (*Pinus sylvestris*) and Norway Spruce (*Picea abies*) Seedlings. *Studia Forestalia Suecia*, 1983, no. 165, pp. 1–17.

17. Jiménez M.D., Pardos M., Puértolas J., Kleczkowski L.A., Pardos J.A. Deep Shade Alters the Acclimation Response to Moderate Water Stress in *Quercus suber* L. *Forestry*, 2009, vol. 82, no. 3, pp. 285–298. DOI: 10.1093/forestry/cpp008.

18. Kakei M., Clifford P.E. Effects of Lime Application and Test Branch Position on ¹⁴C-Photosynthate Partitioning in 3-Year-Old Sitka Spruce (*Picea sitchensis*) Plants Growing in Pots Containing Peat Soils. *Forestry*, 1999, vol. 72, no. 3, pp. 223–235. DOI: 10.1093/forestry/72.3.223.

19. Ludlow A.R. Some Factors Influencing the Increment of Forests. *Forestry*, 1997, vol. 70, no. 4, pp. 381–388. DOI: 10.1093/forestry/70.4.381.

20. Mencuccini M., Hölttä T. The Significance of Phloem Transport for the Speed with which Canopy Photosynthesis and Belowground Respiration are Linked. *New Phytol.*, 2010, vol. 185, no. 1, pp. 189–203. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03050.x.

21. Mencuccini M., Hölttä T., Sevanto S., Nikinmaa E. Concurrent Measurements of Change in the Bark and Xylem Diameters of Trees Reveal a Phloem-Generated Turgor Signal. *New Phytol.*, 2013, vol. 198, no. 4, pp. 1143–1154. DOI: 10.1111/nph.12224.

22. Pardos M., Royo A., Gil L., Pardos J.A. Effect of Nursery Location and Outplanting Date on Field Performance of *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* Seedlings. *Forestry*, 2003, vol. 76, no. 1, pp. 67–81. DOI: 10.1093/forestry/76.1.67.

23. Rodríguez-Calcerrada J., Pardos J.A., Aranda I. Contrasting Responses Facing Peak Drought in Seedlings of Two Co-Occurring Oak Species. *Forestry*, 2010, vol. 83, no. 4, pp. 369–378. DOI: 10.1093/forestry/cpq019.

24. Schaberg P.G., Snyder M.C., Shane J.B., Donnelly J.R. Seasonal Patterns of Carbohydrate Reserves in Red Spruce Seedlings. *Tree Physiology*, 2000, vol. 20, no. 8, pp. 549–555.

25. Woodruff D.R., Meinzer F.C. Water Stress, Shoot Growth and Storage of Non-structural Carbohydrates Along a Tree Height Gradient in a Tall Conifer. *Plant, Cell & Environment*, 2011, vol. 34, no. 11, pp. 1920–1930. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02388.x.

Received on March 19, 2017