

УДК 630*18:582.475

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЕЛИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ КЛАССОВ ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ

Прожерина Н.А.

*ФГБУН Институт экологических проблем Севера УрО РАН,
Архангельск, e-mail: pronad1@yandex.ru*

Показано, что у ели жизненное состояние определяется ходом течения обменных процессов (на примере 30-летних географических культур ели в Архангельской области). Выявлено увеличение содержания пластидных пигментов и, как следствие, более высокий уровень фотосинтетической активности и накопления биомассы у деревьев I класса Крафта. У деревьев-лидеров была снижена потребность в инактивации перекисных процессов в хвое по сравнению с деревьями-аутсайдерами, это происходило на фоне стабильности уровня pH гомогената хвои и концентрации свободного пролина у всех классов роста, и подверженных только сезонной изменчивости.

Ключевые слова: ель, классы Крафта, физиолого-биохимические показатели

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PARAMETERS VARIABILITY OF SPRUCE IN DEPENDING ON VITALITY CLASSES

Prozherina N.A.

Institute of Ecological Problems in the North UB RAS, Arkhangelsk, e-mail: pronad1@yandex.ru

Spruce vital state was determined by the metabolic processes (by example of 30-year Spruce in the provenance test in Arkhangelsk region). Increasing of plastid pigments was revealed and, as a consequence, a higher level of photosynthetic activity and biomass accumulation in trees I Kraft class was shown. Trees-leaders demand in inactivation of peroxidation processes in the needles was reduced to compare with trees-outsiders. This occurred altogether with stability of pH needles homogenate and free proline concentration in the all growth classes with seasonal variations.

Keywords: Spruce, Kraft classes, physiological and biochemical parameters

Деревья разных классов роста и развития характеризуются и разным уровнем метаболических процессов. Рассмотрение изменчивости хода физиолого-биохимических процессов может способствовать выяснению механизмов адаптации растений к стрессовым условиям изменяющейся окружающей среды. Целью данного исследования было установить зависимости изменения уровня метаболизма на примере ряда индикационных показателей с жизненным состоянием ели, произрастающей в географических культурах Архангельской области.

Одним из доступных тест-объектов является фотосинтетический аппарат древесных растений, который проявляет высокую чувствительность к воздействию факторов внешней среды. Показатель содержания пластидных пигментов широко используется в качестве диагностического критерия состояния растений. Активирование пероксидазы, одного из ключевых окислительных ферментов, под влиянием неблагоприятных факторов является характерной ответной реакцией растений, обеспечивающей нормальный ход окислительных процессов, однако сильные повреждающие воздействия приводят к снижению ее активности. Уменьшению стрессовой нагрузки на растения способствуют и свободные аминокислоты. Аккумуляция свободного пролина считается типичной реакцией растений при

воздействии различных повреждающих факторов, способствующим снижению величины этого воздействия. Проллин относится к осмотически активным веществам, он выполняет защитные функции, способствуя стабилизации макромолекул, поддержанию ионного равновесия и внутриклеточного pH.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования служил климатип ели местного происхождения, произрастающий в географических культурах Архангельской области (Плесецкий район), достигших 30-летнего возраста. Образцы хвои прошлого года формирования отбирались дважды за сезон в июне и октябре с 20 деревьев каждого класса Крафта. В хвое спектрофотометрически определяли содержание фотосинтетических пигментов [7], активность пероксидазы по скорости окисления бензидина [2], содержание свободного пролина с использованием нингидринового реактива [8] и уровень pH гомогената хвои.

Использовалась классификация деревьев по Крафту, оценивающей деревья по показателям густоты стояния деревьев и положению крон в древостое, а также по показателям светового режима: I класс – деревья относительно свободно стоящие, обычно самые крупные; II – деревья, слагающие основу главного полога, по высоте близкие к деревьям первого класса, по диаметру, уступающие им; III класс – отставшие в росте и развитии деревья главного полога, открытые сверху, но сжатые, затемненные с боковых сторон; IV класс – жизнеспособные деревья подчиненного полога; V класс – сильно угнетенные, обычно наиболее мелкие.

Результаты исследования и их обсуждение

По мере перехода от I класса к V уменьшается относительная длина кроны, процент массы кроны в общей массе дерева, размеры и масса крон, стволов, отношение массы корневой системы к массе надземной части, средняя глубина залегания горизонтальных и максимальная глубина проникновения вертикальных скелетных корней [5]. Доминирующими классами в культурах

являлись II и III класс жизненного состояния деревьев (табл. 1).

По данным В.П. Тимофеева [6], деревья разных классов роста существенно отличаются по ходу роста в течение вегетационного сезона. Деревья I и II класса по Крафту растут в течение вегетационного периода дольше и быстрее, чем деревья III и тем более IV и V классов. Средняя за 7 лет разница в продолжительности роста между деревьями I и III классов у сосны составляет 7 суток.

Таблица 1

Распределение деревьев по классам Крафта и диаметру у ели местного происхождения

Показатели	Классы Крафта				
	I	II	III	IV	V
Процент представленности класса	12	28	30	21	9
Диаметр ствола, см	9,8 ± 0,5	7,1 ± 0,2	5,1 ± 0,2	3,3 ± 0,3	1,4 ± 0,3

У быстрорастущих деревьев средние показатели интенсивности фотосинтеза выше, чем у деревьев отстающих. Интенсивно растущие экземпляры отличаются более гибким ферментным аппаратом и более широким температурным оптимумом процессов обмена, чем деревья, отстающие в росте. Интенсивность дыхания листьев и хвои выше у быстрорастущих деревьев, чем у деревьев с замедленным ростом [4].

Длина хвои уменьшается по мере ухудшения положения дерева в древостое от I к V классу, разница в хвое наиболее развитых и отстающих в росте деревьев составляет 22-40% [3].

Установлено, что содержание растворимых углеводов (моно-, дисахаров и суммы редуцирующих сахаров) в хвое зависит от физиологического состояния деревьев сосны разных классов роста [1]. По мере перехода деревьев I класса роста к деревьям IV класса, уменьшается содержание сахаров. В среднем за световой день у деревьев I класса роста в расчете на единицу веса хвои общее содержание редуцирующих сахаров в 1,6 раза больше, чем у деревьев IV класса. Высокое содержание растворимых углеводов связано с фотосинтетической деятельностью. Это покрывает даже интенсивный расход углеводов на ростовые процессы у деревьев сильного роста, и имеется еще повышенный остаток сахаров, но успевший мигрировать к точкам роста и местам отложения в запас.

В наших исследованиях суммарное содержание пластидных пигментов варьировало в пределах 0,580–0,637 мг/г сыр. массы в третьей декаде июня и 0,481–0,625 мг/г

сыр. массы в начале октября (табл. 2). Максимальное накопление суммарного содержания пигментов отмечалось у I класса роста, различия с другими классами было выражено сильнее в октябре, чем в июне. Для каждого класса роста произошло снижение концентрации пигментов ко времени окончания сезона вегетации и перехода к периоду покоя на 2–23%. Наиболее существенное снижение концентрации пигментов к осеннему периоду произошло у II и III классов роста.

Повышенная концентрация пигментов в хвое у деревьев первого класса роста в разные периоды вегетационного сезона обеспечивалась разным вкладом компонентного состава пигментов. Так, в июне содержание хлорофиллов во всех классах роста достоверно не изменялось, и наблюдалась тенденция к снижению хлорофиллов, главным образом хлорофилла а, в хвое более жизнеспособных деревьев, деревьев-лидеров I и II класса роста. Все это происходило на фоне достоверного повышения содержания фонда каротиноидов у деревьев-лидеров по сравнению с аутсайдерами – IV и V классов роста, что и обеспечивало некоторое увеличение суммарного содержания пигментов. В октябре увеличилась концентрация всех исследованных компонентов пигментного комплекса в хвое деревьев первого класса роста.

В целом наши данные по концентрации пластидных пигментов согласуются с исследованиями ряда авторов [1, 4], свидетельствующих о более активных фотосинтетических и обменных процессах у наиболее быстрорастущих и жизнеспособных деревьев.

Таблица 2

Физиолого-биохимические показатели: пластидные пигменты (хлорофилл а, хлорофилл б, каротиноиды, сумма пигментов), мг/г сыр массы; активность пероксидазы (АПО), усл. ед.; содержание свободного пролина мкмоль/г абс. сух. массы, рН гомогената хвои, среднее арифметическое значение и его ошибка, в хвое ели разного жизненного состояния в начале и по окончании сезона вегетации

	Класс Крафта				
	I	II	III	IV	V
	Июнь				
Хлорофилл а	0,273 ± 0,009	0,252 ± 0,008	0,295 ± 0,007	0,272 ± 0,004	0,278 ± 0,005
Хлорофилл б	0,133 ± 0,004	0,122 ± 0,008	0,143 ± 0,006	0,140 ± 0,010	0,143 ± 0,005
Каротиноиды	0,231 ± 0,007	0,207 ± 0,006	0,167 ± 0,004	0,157 ± 0,006	0,166 ± 0,004
Сумма пигментов	0,637 ± 0,020	0,580 ± 0,021	0,604 ± 0,014	0,569 ± 0,012	0,587 ± 0,010
АПО	6,18 ± 0,08	6,25 ± 0,07	6,82 ± 0,08	6,11 ± 0,03	8,08 ± 0,08
Пролин	1,095 ± 0,058	1,048 ± 0,019	0,878 ± 0,033	1,045 ± 0,029	1,223 ± 0,041
рН	4,28 ± 0,01	4,24 ± 0,01	4,19 ± 0,01	4,18 ± 0,00	4,21 ± 0,02
	Октябрь				
Хлорофилл а	0,274 ± 0,008	0,211 ± 0,015	0,213 ± 0,006	0,224 ± 0,006	0,237 ± 0,006
Хлорофилл б	0,157 ± 0,004	0,124 ± 0,012	0,118 ± 0,007	0,143 ± 0,017	0,152 ± 0,004
Каротиноиды	0,194 ± 0,006	0,146 ± 0,007	0,158 ± 0,004	0,150 ± 0,008	0,170 ± 0,005
Сумма пигментов	0,625 ± 0,013	0,482 ± 0,032	0,489 ± 0,009	0,516 ± 0,016	0,559 ± 0,013
АПО	10,05 ± 0,20	15,63 ± 0,12	15,11 ± 0,12	26,10 ± 0,16	25,88 ± 0,22
Пролин	1,592 ± 0,028	1,512 ± 0,042	1,647 ± 0,036	1,693 ± 0,018	1,483 ± 0,048
рН	4,27 ± 0,01	4,25 ± 0,01	4,20 ± 0,02	4,19 ± 0,01	4,20 ± 0,01

Уровень рН гомогената хвои ели разных классов роста колебался в пределах значений 4,19–4,28, статистически достоверно не изменялся, однако наблюдалась тенденция, к защелачиванию клеточного содержимого у деревьев-лидеров по сравнению с аутсайдерами (табл. 2).

Исследования активности пероксидазы в хвое ели разных классов жизнеспособности позволили выявить различия между классами и сезонную динамику данного показателя. Так, в июне уровень активности пероксидазы у разных классов Крафта был в 1,6–4,2 раза ниже, чем в октябре (табл. 2). В июне активность пероксидазы составила 6,10–8,08 усл. ед. и была достоверно выше у ели V класса Крафта по сравнению с другими классами, которые по этому показателю были близки и достоверно не различались. В октябре на фоне общего роста активности данного фермента произошло четкое разделение на группы по активности пероксидазы в зависимости от жизненного состояния. Так, максимальное значение этого показателя наблюдалось у деревьев-аутсайдеров – IV и V класса роста, достоверно ниже по сравнению с другими классами была активность пероксидазы в хвое ели I класса Крафта, II и III класс между собой не различались и заняли промежуточное положение по активности данного фермента. Таким образом, четко прослеживается

тренд к увеличению активности пероксидазы с ухудшением жизненного состояния деревьев.

Известно, что пероксидаза это фермент, участвующий в инактивации перекисей, образующихся в ходе окислительных процессов в клетке, формирование которых в свою очередь может быть спровоцировано тем или иным стрессовым воздействием. Деревья-аутсайдеры находятся в угнетенном жизненном состоянии и постоянно испытывают воздействие стрессов, находясь под пологом более активно растущих деревьев. Поэтому вполне закономерно, что у деревьев IV и V класса роста активность пероксидазы была максимальной. Различия в активности этого фермента были выше в октябре, чем в июне, что можно объяснить тем, что вероятно в период подготовки к зиме на отстающие в росте деревья комплекс стрессовых факторов действует сильнее, что вызывает усиление окислительных процессов и активирование пероксидазы.

Еще одним из рассмотренных нами стрессовых маркеров было содержание свободного пролина в хвое ели разного жизненного состояния. Концентрация свободного пролина в хвое изменялась в пределах 0,87–1,22 мкмоль/г в июне и 1,48–1,69 мкмоль/г в октябре (табл. 2). Как и активность пероксидазы, содержание свободного пролина было выше осенью

по сравнению с данными июня (в зависимости от класса на 21–87%), что также может быть связано с увеличением стрессовой нагрузки в целом в октябре, в период подготовки к зиме. Достоверных зависимостей содержания свободного пролина и классом жизненного состояния ели нами выявлено не было как в начале вегетационного сезона, так и в конце.

Выводы

Проведенные исследования показывают, что жизненное состояние древостоя определяет ход течения обменных процессов. Что в наших исследованиях отразилось в увеличении содержания пластидных пигментов, и как следствие более высоком уровне фотосинтетической активности и накопления биомассы у деревьев I класса Крафта. У деревьев-лидеров активность была снижена потребность в инактивации перекисных процессов, являющихся следствием стрессового воздействия, что было выражено в снижении активности пероксидазы в хвое по сравнению с деревьями-аутсайдерами. В тоже время, рассмотренные

нами показатели обменных процессов уровень pH гомогената хвои и концентрация свободного пролина не зависели от жизненного состояния деревьев и были подвержены только сезонной изменчивости.

Список литературы

1. Боровикова А.М. Содержание растворимых углеводов в хвое деревьев сосны разных классов роста // Лесоведение. – 1978. – № 2. – С. 33–37.
2. Бояркин А.Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы // Биохимия. – 1951. – Т. 16. – Вып. 4. – С. 352–357.
3. Габеев В.И. Состояние культур на вырубках в Западной Сибири // Лесное хозяйство. – 1978. – № 10. – С. 31–33.
4. Гулидова И.В. К вопросу о физиологических причинах дифференциации деревьев по классам роста // Физиологические основы роста древесных растений. – М.: АН СССР, 1960. – С. 9–13.
5. Маслаков Е.Л. Формирование сосновых молодняков. – М.: Лесная пром-ть, 1984. – 168 с.
6. Тимофеев В.П. Роль деревьев разных классов роста в формировании продуктивных лесных насаждений // Изв. ТСХА, №2 (51). – М.: Сельхозгиз, 1963. – С. 101–130.
7. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биологические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1971. – С. 154–170.
8. Bates L.S., Waldren R.P., Tear J.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies // Plant and Soil. – 1973. – Vol. 39. – № 1. – P. 205–206.