

Полученные данные свидетельствуют о том, что почти вся поступившая в ткани осины и ольхи серой сахароза метаболизировалась. Таким образом, результаты хроматографического определения содержания сахаров находятся в соответствии с высказанным нами предположением об относительно низком, изначальном (до эксперимента и оттока сахаров) уровне сахарозы и большом резерве ее метаболизации в тканях ствола этих древесных пород [2]. Поэтому даже в условиях дополнительного введения сахарозы ее накопления в тканях не происходило.

Накопление сахарозы в тканях ствола березы в условиях эксперимента указывает на то, что резерв метаболизации дисахарида у этой породы исчерпан, поэтому растение вынужденно утилизировать ее избыток через подключение помимо биохимических, также и структурных механизмов, включая увеличение объема запасующей ткани. Это выражается в дифференциации материнских клеток ксилемы и флоэмы в клетки запасующей паренхимы, что ведет к нарушению типичного для вида строения проводящих тканей.

*Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта № 09-04-01643.*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гляд В.М. Определение моно- и олигосахаров в растениях методом нормально-фазовой высокоэффективной хроматографии. Сыктывкар: Коми НЦ РАН, 1999. 16 с.
2. Карелина Т.В., Новицкая Л.Л. Влияние различных концентраций сахарозы и продуктов ее расщепления на морфогенез проводящих тканей осины, ольхи и березы // Мат. междунар. конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды». Петрозаводск, 2011.
3. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
4. Новицкая Л.Л., Кушнир Ф.В. Узорчатая древесина карельской березы // Природа. 2005. № 3. С. 23–29.
5. Novitskaya L.L., Kushnir F.V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth // Journal of Plant Growth Regulation. 2006. Vol. 25. P. 18–29.

### EFFECT OF ZINC ON SOME PHYSIOLOGICAL PROCESSES AND PARAMETERS OF WILD-GROWING GRASSES

*Kaznina N.M., Titov A.F., Laidinen G.F., Batova J.V.*

Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences,  
Russian Federation, Petrozavodsk 185910, Pushkinskaya St., 11; E-mail: kaznina@krc.karelia.ru

**Abstract.** The effect of high zinc concentrations on the physiological processes of wild-growing species of Poaceae was investigated under laboratory and vegetative conditions. The experiments showed that zinc in concentration  $10^{-5}$  M did not influence on seed germination, whereas the further increase of its concentration ( $10^{-4}$ ,  $10^{-3}$  and  $10^{-2}$  M) led to reduction of number sprouted seeds, with the exception of a couch-grass. Vegetative experiences have shown that zinc in concentration 40 and 80 mg/kg of substrat had no significant effect on growth and development of cereals. High concentration of metal (160 and 320 mg/kg substrat) inhibited of biomass accumulation of plants, led to reduction of root length and shoot height, caused of development delay. Zinc in concentration 80 mg/kg and above decreased of intensity of photosynthesis and transpiration, at the same time the maintenance of a chlorophyll, parameters of activity of photosystem II, and also water content in leaf tissues remained at the control level.

### ВЛИЯНИЕ ЦИНКА НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И ПОКАЗАТЕЛИ У ДИКОРАСТУЩИХ ЗЛАКОВ

*Казнина Н.М., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Батова Ю.В.*

Учреждение Российской академии наук Институт биологии КарНЦ РАН,  
Петрозаводск 185910, ул. Пушкинская, 11; E-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Цинк является необходимым для нормального роста и развития растений химическим элементом [8, 12]. Он входит в состав ряда ферментов, играет важную роль в биосинтезе белка и кле-

точном делении, участвует в синтезе хлорофилла и предохраняет его от распада [7]. Однако высокие концентрации цинка в почве, подобно другим тяжелым металлам, токсичны для растений [15]. Они тормозят их рост и развитие, ингибируют накопление биомассы подземными и надземными органами, снижают интенсивность фотосинтеза, дыхания, транспирации [6, 11, 14 и др.].

В последние годы содержание цинка в почве, а также площадь загрязненных им территорий постоянно увеличиваются за счет отходов предприятий цветной металлургии и химической промышленности, а также внесения высоких доз фосфорных удобрений [5, 10]. Это приводит к снижению плодородия почвы, уменьшению продуктивности отдельных видов дикорастущих растений и целых фитоценозов, а иногда и к полному разрушению растительных сообществ [3]. Поэтому изучению влияния повышенных концентраций цинка на растения в настоящее время уделяется большое внимание. Однако, в основном, подобного рода исследования проводятся на сельскохозяйственных культурах, в частности зерновых злаках [9, 13 и др.], тогда как дикорастущие виды в этом отношении почти не изучены. Исходя из вышеизложенного, целью нашей работы явилось изучение влияния повышенных концентраций цинка на ряд физиологических процессов и показателей у дикорастущих злаков.

Объектами исследования служили дикорастущие многолетние виды из семейства *Poaceae*: *Agrostis alba* L. (полевица белая) *Bromopsis inermis* Leyss. (кострец безостый), *Elytrigia repens* L. (пырей ползучий) и *Phleum pratense* L. (тимофеевка луговая), а также однолетний вид *Setaria viridis* (L.) Beauv. (щетинник зеленый). В лабораторных условиях анализировали влияние цинка (в концентрациях  $10^{-6}$ ,  $10^{-5}$ ,  $10^{-4}$ ,  $10^{-3}$  и  $10^{-2}$  М) на всхожесть семян этих злаков, а в вегетационном опыте с использованием песчаной культуры изучали его воздействие на физиологические процессы.

Сернистый цинк в концентрациях 40, 80, 160 и 320 мг/кг субстрата вносили однократно при закладке вегетационного опыта. Полив растений осуществляли половинным раствором Кнопа с добавлением микроэлементов. Влияние металла на ростовые показатели (длина наиболее развитого корня, высота побега, накопление сухой биомассы подземными и надземными органами) и развития растений (фенологические фазы) оценивали на 60-е сутки после посева семян. Биомассу надземных и подземных органов определяли весовым методом, высушивая образцы при температуре  $105^{\circ}\text{C}$  до абсолютно сухого веса. Фенологические фазы устанавливали визуально по методике И.Н. Бейдемана [1].

Анализ влияния цинка на фотосинтетический аппарат и водный режим проводили на примере щетинника зеленого. Общее содержание хлорофиллов *a* и *b* в его листьях определяли спектрофотометрически, экстрагируя 80 %-ным ацетоном. Измерение параметров флуоресценции хлорофилла проводили с использованием флуориметра MINI-PAM (Walz). Фоновый и максимальный уровень флуоресценции, квантовую эффективность фотосистемы II (ФС II) и относительную скорость транспорта электронов изучали на объектах, адаптированных к темноте. Интенсивность фотосинтеза и транспирации, а также устьичную проводимость оценивали с помощью установки для исследования  $\text{CO}_2$ -газообмена и водяных паров (НСМ-1000, Walz). Оводненность тканей листа рассчитывали по общепринятой формуле.

Повторность в пределах одного варианта в лабораторном опыте составляла 50 семян, в вегетационном – 20 растений. Каждый опыт повторяли трижды. В таблицах представлены средние значения по трем независимым опытам и их стандартные ошибки. Достоверность различий оценивали с помощью критерия Стьюдента.

Таблица 1. Влияние цинка на всхожесть семян дикорастущих злаков

Вид	Контроль	Концентрация ионов цинка, М			
		$10^{-5}$	$10^{-4}$	$10^{-3}$	$10^{-2}$
<i>Agrostis gigantea</i>	78±0,1	79±0,6	87±2,9	68±1,2*	36±2,3*
<i>Bromopsis inermis</i>	83±0,6	96±1,2	91±0,6	79±4,0	13±4,0*
<i>Elytrigia repens</i>	54±0,1	69±0,6	77±0,6	73±0,5	70±2,3
<i>Phleum pratense</i>	96±2,3	97±2,5	98±1,0	98±0	65±0,5*
<i>Setaria viridis</i>	95±0,6	90±5,2	80±3,5*	84±1,2*	78±1,2*

\* Различия с контролем достоверны при  $P < 0,05$ .

Проведенные исследования показали, что цинк в концентрации  $10^{-5}$  М не оказывает отрицательного влияния на всхожесть семян изученных видов или даже вызывает у некоторых из них небольшой стимулирующий эффект (табл. 1). Концентрация металла  $10^{-4}$  М вызывала снижение всхо-

жести семян только у щетинника, в присутствии цинка в концентрации  $10^{-3}$ М ингибирующий эффект был также отмечен у полевицы, а при использовании концентрации  $10^{-2}$ М – у костреца и тимфеевки. Наиболее устойчивым к действию цинка оказался пырей, всхожесть семян которого во всех вариантах опыта была выше, чем в контроле.

Анализ морфометрических показателей выявил, что цинк в концентрациях 40 и 80 мг/кг субстрата не оказывает заметного влияния на рост дикорастущих злаков, однако более высокие концентрации приводили к заметному снижению (по отношению к контролю) изученных ростовых показателей. При этом в ответной реакции растений на действие повышенных концентраций металла отмечены определенные видовые различия. Так, в присутствии цинка в концентрации 160 мг/кг субстрата все изученные ростовые показатели в наибольшей степени снижались у щетинника, а в наименьшей – у костреца (табл. 2).

Таблица 2. Влияние цинка (160 мг/кг субстрата) на некоторые ростовые показатели дикорастущих злаков

Вид	Показатели, % от контроля			
	длина корня	высота побега	сухая биомасса побега	сухая биомасса корня
<i>Agrostis gigantea</i>	36*	84*	52*	65*
<i>Bromopsis inermis</i>	40*	96	84*	98
<i>Elytrigia repens</i>	51*	93	53*	70*
<i>Phleum pratense</i>	28*	78*	58*	65*
<i>Setaria viridis</i>	33*	49*	21*	15*

\* Различия с контролем достоверны при  $P < 0,05$ .

Наряду с ингибированием ростовых процессов, цинк задерживал и развитие злаков, что, в частности, выражалось в отставании сроков наступления фенофаз у опытных растений по сравнению с контрольными. Например, на 60-е сутки после посева семян и в контроле, и в вариантах с использованием цинка в концентрациях 40 и 80 мг/кг субстрата у всех видов злаков наблюдалась фаза выхода в трубку. В присутствии же более высоких концентраций металла (160 и 320 мг/кг субстрата) растения костреца и пырея находились в это время в фазе кушения, а полевицы, тимфеевки и щетинника – в фазе 3-х листьев.

Среди физиологических процессов, определяющих рост и развитие растений, наиболее важным является фотосинтез [2]. При изучении влияния цинка на показатели, характеризующие активность фотосинтетического аппарата растений щетинника, было обнаружено, что увеличение концентрации металла до 80 мг/кг субстрата и выше приводит к уменьшению (по сравнению с контролем) интенсивности фотосинтеза (табл. 3). Однако снижение общего содержания хлорофиллов не происходило даже при действии наибольшей из изученных концентраций металла. Более того, под влиянием концентраций 40 и 80 мг/кг субстрата количество зеленых пигментов, наоборот, увеличилось. Одной из возможных причин снижения интенсивности фотосинтеза является, на наш взгляд, замедление скорости электронного транспорта в мембранах тилакоидов, которое также было отмечено при действии цинка в концентрациях 80 мг/кг субстрата и выше. Достоверных изменений других изученных нами параметров флуоресценции хлорофилла не выявлено, что говорит об относительной устойчивости ФС II к повышенным концентрациям цинка.

Таблица 3. Влияние цинка на фотосинтетический аппарат растений щетинника зеленого

Показатель	Концентрация цинка, мг/кг субстрата				
	0 (контроль)	40	80	160	320
Интенсивность фото-синтеза, мкмоль/м <sup>2</sup> ·с	16,19±0,41	17,62±0,28	10,13±1,23*	9,62±0,55*	8,05±0,63*
Сумма хлорофиллов, мг/г сырого веса	0,879±0,005	1,261±0,002*	1,208±0,003*	0,873±0,004	0,870±0,004
F0, условные ед.	574,0±18,4	581,6±38,0	537,0±17,8	491,2±52,1	490,2±18,9
Fm', условные ед.	907,0±65,8	859,4±97,1	822,6±92,0	792,5±50,2	790,2±63,8
Fv/Fm	0,76±0,01	0,76±0,01	0,78±0,001	0,74±0,01	0,73±0,02
ETR, условные ед.	69,1±2,9	58,6±4,9	49,7±6,7*	35,9±1,2*	33,2±1,0*

Примечание. F0 – фоновый уровень флуоресценции хлорофилла; Fm' – максимальный уровень флуоресценции; Fv/Fm – квантовая эффективность фотосистемы II; ETR – относительная скорость транспорта электронов. \* Различия с контролем достоверны при  $P < 0,05$ .

Поскольку необходимым условием для успешного роста и развития растений в неблагоприятных условиях среды является поддержание в клетках и тканях определенного уровня водообмена [4], нами проведено исследование ряда его параметров у щетинника. Опыты показали, что в присутствии металла в концентрациях 80 мг/кг субстрата и выше у растений происходит снижение интенсивности транспирации (табл. 4), что, очевидно, связано с уменьшением устьичной проводимости и размеров корневой системы (табл. 1). Вместе с тем отметим, что оводненность тканей листа практически не изменялась даже при действии наибольшей концентрации металла.

Таблица 4. Влияние цинка на водный режим растений щетинника зеленого

Концентрация цинка, мг/кг субстрата	Интенсивность транспирации, ммоль/м <sup>2</sup> ·с	Устьичная проводимость, ммоль/м <sup>2</sup> ·с	Оводненность тканей листа, %
0	1,55±0,04	73,33±1,37	90,4±0,2
40	1,77±0,06	83,10±1,61	89,7±0,4
80	1,33±0,03*	62,50±1,51*	91,8±0,4
160	1,33±0,02*	61,92±1,75*	89,6±0,5
320	1,29±0,04*	58,52±1,84*	89,5±0,2

\* Различия с контролем достоверны при  $P < 0,05$ .

Таким образом, повышенные концентрации цинка в корневой зоне оказывают негативное влияние на рост, развитие, фотосинтез и водный режим дикорастущих злаков. При этом их реакция на действие металла зависит не только от его концентрации, но и от вида растения. На основании полученных данных нами составлен следующий ряд видов семейства *Poaceae* по устойчивости к цинку (в порядке убывания): кострец > пырей > тимopheевка > полевица > щетинник.

Проведенное исследование также показало, что цинк в концентрациях 80 мг/кг субстрата и выше замедляет у растений щетинника зеленого интенсивность процессов фотосинтеза и транспирации. Однако высокое содержание в листьях хлорофиллов и отсутствие изменений в активности ФС II, наряду с сохранением оводненности тканей листа на уровне контрольных растений даже в присутствии наибольшей концентрации металла (320 мг/кг субстрата), очевидно, способствуют поддержанию жизнедеятельности растений в этих условиях.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 155 с.
2. Гуляев Б.И., Ильяшук Е.М., Митрофанов Б.А., Рожко И.И., Голик К.Н., Гойса Н.И., Антоненко В.С. Фотосинтез и продукционный процесс. П/ред. Гуляева Б.И. Киев: Наук. думка. 1983, 144 с.
3. Добровольский В.В. Основные черты биохимии цинка и кадмия // Цинк и кадмий в окружающей среде. М.: Наука, 1992. С. 7–18.
4. Водный обмен растений / В.Н. Жолкевич, Н.А. Гусев, А.В. Капля и др. М.: Наука, 1989. 256 с.
5. Закруткин В.Е., Шишкина Д.Ю. Распределение меди и цинка в почвах и растениях агроэкосистем Ростовской области // Тяжелые металлы в окружающей среде. Пушино: ОНТИ ПНЦ, 1997. С. 101–117.
6. Холодова В.П., Волков К.С., Кузнецов Вл.В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // Физиология растений. 2005. Т. 52. № 6. С. 848–858.
7. Чернавская Н.М. Физиология растительных организмов и роль металлов. М: Изд-во МГУ. 1989, 155 с.
8. Bonnet M., Camares O., Veisseire P. Effect of zinc and influence of *Acremonium lolii* on growth parameters, chlorophyll *a* fluorescence and antioxidant enzyme activities of ryegrass (*Lolium perenne* L. cv. Apollo) // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. P. 945–953.
9. Brune A., Urbach W., Dietz K.-J. Differential toxicity of heavy metals is partly related to a loss of preferential extraplasmatic compartmentation: A comparison of Cd-, Mo-, Ni- and Zn-stress // New Phytol. 1995. Vol. 129. P. 403–409.
10. Ernst W., Vekleij J., Schat H. Metal tolerance in plants // Acta Bot. Neerl. 1992. Vol. 41. P. 229–248.
11. Khudsar T., Mahmooduzzafar, Iqbal M., Sairam R.K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua* // Biol. Plant. 2004. Vol. 48. P. 255–260.
12. Misra A., Srivastava A.K., Srivastava N.K., Khan A. Zn-acquisition and its role in growth, photosynthesis, photosynthetic pigments, and biochemical changes in essential monoterpene oil(s) of *Pelargonium graveolens* // Photosynthetica. 2005. Vol. 43. P. 153–155.

13. Panda S.K., Chaudhury I., Khan M.N. Heavy metals induce lipid and affect antioxidants in wheat leaves // Biol. Plant. 2003. Vol. 46. P. 289–294.

14. Van Assche F., Ceulemans R., Clijsters H. Zinc mediated effects on leaf CO<sub>2</sub> diffusion conductances and net photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. // Photosynth. Res. 1990. Vol. 1. P. 171–180.

15. Zhao F.J., Lombi E., McGraht S.P. Assessing the potential for zinc and cadmium phytoremediation with the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* // Plant Soil. 2003. Vol. 249. P. 37–43.

## PHENOTYPIC VARIABILITY OF KARELIAN BIRCH IN MARIJ-EL REPUBLIC AND THE ULYANOVSK REGION

*Khakimova Z.G.*

Kazan State Agrarian University, E-mail: Zylfiyahakimova@mail.ru

Abstract. The growth in height of 16- and 24-year old cultures of Karelian birch is studied in conditions of fresh pine forests, subors and mixed spruce forests. The recommendations on improved felling in cultures are provided.

## ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕРЕЗЫ КАРЕЛЬСКОЙ В КУЛЬТУРАХ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ И УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

*Хакимова З.Г.*

Казанский государственный аграрный университет, г. Казань, Россия, E-mail: Zylfiyahakimova@mail.ru

Карельская береза известна широкому кругу специалистов в качестве источника узорчатой декоративной древесины. Образование узорчатой древесины одни исследователи считают биологически полезным свойством, сформировавшимся в процессе эволюции [1, 4, 5, 6, 7, 8, 12, 16, 19], другие утверждают, что декоративная древесина – это явление патологическое [2, 3, 9, 10, 11, 17].

Практиков, независимо от причины образования узорчатости, интересует рисунок на разных срезах древесины.

Нами было проведено изучение распределения деревьев карельской березы по категориям узорчатости на пяти участках с культурами в лесхозах Республики Марий Эл и Ульяновской области [13, 14, 15].

Участок № 1: расположен в Учебно-опытном лесхозе МарГТУ; почвы супесчаные; тип лесорастительных условий – С<sub>2</sub>; схема посадки – 1,0x1,5 м; площадь питания 1,5 м<sup>2</sup>; количество посадочных мест – 6660 шт/га; возраст культур на момент исследования – 16 лет; биологический возраст растений – 18 лет; Н<sub>ср</sub>=8,6±0,20 м; d<sub>ср</sub>= 6,3±0,17 см.

Участок № 2: расположен в Кузоватовском лесхозе Ульяновской области; почвы темно-серые лесные; тип лесорастительных условий – С<sub>2</sub>; схема посадки по 3 шт. в площадке, размещение площадок 6,0x3,0 м; площадь питания 6,0 м<sup>2</sup>; количество посадочных мест – 1666 шт/га; возраст культур на момент исследования – 16 лет; Н<sub>ср</sub>=7,0±0,27 м; d<sub>ср</sub>= 10,9±1,04 см.

Участок № 3: расположен в Ботаническом саду МарГТУ; почвы тяжелосуглинистые; тип лесорастительных условий – С<sub>2</sub>; схема посадки – 2,5x4,0 м; площадь питания – 10,0 м<sup>2</sup>; количество посадочных мест – 1000 шт/га; возраст культур на момент исследования – 24 года; Н<sub>ср</sub>=13,7±0,90 м; d<sub>ср</sub>=12,2±1,20 см.

Участок № 4: расположен в Мушмаринском питомнике Национального парка «Марий Чодра» Республики Марий Эл; почвы песчаные; тип лесорастительных условий – А<sub>2</sub>; схема посадки – 1,0x1,0 м; площадь питания 1,0 м<sup>2</sup>; количество посадочных мест – 10000 шт/га; возраст культур на момент исследования – 24 года; Н<sub>ср</sub>=6,8±0,38 м; d<sub>ср</sub>= 5,9±0,75 см.

Участок № 5: расположен в Яльчинском лесничестве Национального парка «Марий Чодра» Республики Марий Эл; почвы супесчаные; тип лесорастительных условий – В<sub>2</sub>; схема посадки – 1,0x1,5 м; площадь питания 1,5 м<sup>2</sup>; количество посадочных мест – 6660 шт/га; возраст культур на момент исследования – 24 года; Н<sub>ср</sub>=7,4±0,20 м; d<sub>ср</sub>= 8,0±0,38 см.