

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. междуна. 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 одноразово 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°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 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 фаз 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 ² ·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 ² ·с	Устьичная проводимость, ммоль/м ² ·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 CO₂ diffusion conductances and net photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. // Photosynth. Res. 1990. Vol. 1. P. 171–180.

15. Zhao F.J., Lombi E., McGrath 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 – С₂; схема посадки – 1,0x1,5 м; площадь питания 1,5 м²; количество посадочных мест – 6660 шт/га; возраст культур на момент исследования – 16 лет; биологический возраст растений – 18 лет; Н_{ср}=8,6±0,20 м; d_{ср}= 6,3±0,17 см.

Участок № 2: расположен в Кузоватовском лесхозе Ульяновской области; почвы темно-серые лесные; тип лесорастительных условий – С₂; схема посадки по 3 шт. в площадке, размещение площадок 6,0x3,0 м; площадь питания 6,0 м²; количество посадочных мест – 1666 шт/га; возраст культур на момент исследования – 16 лет; Н_{ср}=7,0±0,27 м; d_{ср}= 10,9±1,04 см.

Участок № 3: расположен в Ботаническом саду МарГТУ; почвы тяжелосуглинистые; тип лесорастительных условий – С₂; схема посадки – 2,5x4,0 м; площадь питания – 10,0 м²; количество посадочных мест – 1000 шт/га; возраст культур на момент исследования – 24 года; Н_{ср}=13,7±0,90 м; d_{ср}=12,2±1,20 см.

Участок № 4: расположен в Мушмаринском питомнике Национального парка «Марий Чодра» Республики Марий Эл; почвы песчаные; тип лесорастительных условий – А₂; схема посадки – 1,0x1,0 м; площадь питания 1,0 м²; количество посадочных мест – 10000 шт/га; возраст культур на момент исследования – 24 года; Н_{ср}=6,8±0,38 м; d_{ср}= 5,9±0,75 см.

Участок № 5: расположен в Яльчинском лесничестве Национального парка «Марий Чодра» Республики Марий Эл; почвы супесчаные; тип лесорастительных условий – В₂; схема посадки – 1,0 x 1,5 м; площадь питания 1,5 м²; количество посадочных мест – 6660 шт/га; возраст культур на момент исследования – 24 года; Н_{ср}=7,4±0,20 м; d_{ср}= 8,0±0,38 см.