

EFFECT OF THE INTENSITY OF INTRASPECIFIC COMPETITION ON GROWTH AND RESISTANCE OF PHOTOPHILOUS AND SEMI-SHADE PINE SPECIES

Milyutina I.L., Sudachkova N.E., Romanova L.I.

V.N.Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia, E-mail: biochem@ksc.krasn.ru

Abstract. The dynamics of change in chlorophyll, hydrogen peroxide, glutathione, ascorbic and dehydroascorbic acid contents, as well as superoxide dismutase, catalase, peroxidase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase activities in the annual needles of the 26-year-old trees of *Pinus silvestris* L. and *Pinus sibirica* Du Tour. with an initial planting density of 0.5 and 128 thousand trees per hectare were investigated. It is shown that in densified stands of photophilous *Pinus silvestris* an oxidative stress effect is more pronounced compared to semi-shade *Pinus sibirica* and is accompanied by increasing of chlorophyll concentrations and a decrease (especially in the second half of vegetation period) of chlorophyll a:b ratio. The most essential feature of oxidative stress in the needles of *Pinus silvestris* from the high-density stands was the high activity of guaiacol peroxidase and glutathione reductase.

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ НА РОСТ И УСТОЙЧИВОСТЬ СВЕТОЛЮБИВОГО И ТЕНЕВЫНОСЛИВОГО ВИДОВ СОСНЫ

Милютинa И.Л., Судачкова Н.Е., Романова Л.И.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 660036 Красноярск, Академгородок
Тел. (391)2494614, E-mail: biochem@ksc.krasn.ru

Продуктивность лесных насаждений в большой степени зависит от действия неблагоприятных факторов среды. На формирование древостоев помимо абиотических и антропогенных стрессов всегда оказывают значительное влияние конкурентные взаимоотношения между отдельными особями в древостое, приводящие к естественному изреживанию насаждений. Начальная густота посадки определяет интенсивность конкурентных взаимоотношений между растениями, в густых насаждениях наблюдается более раннее развитие конкурентных отношений, негативно влияющих на скорость роста и накопление биомассы. Замедление роста и снижение интенсивности ксилогенеза в густых посадках позволяет оценивать это состояние как стрессовое. Совокупность негативных воздействий на растения в густых посадках вследствие конкуренции за основные жизненные ресурсы вызывает состояние, обозначаемое как фитоценотический стресс [2]. Одним из основных стрессовых факторов выступает конкуренция за свет. Очевидно, что влияние этого фактора должно различаться для светолюбивых и теневыносливых видов, что прежде всего может отразиться на состоянии пигментного аппарата. Поскольку стрессовое состояние растений обычно сопровождается образованием активных форм кислорода (АФК), включающих свободные радикалы и перекиси, повреждающие клетки и ткани, растения выработали систему антиоксидантной защиты, включающую ряд ферментов и их субстратов.

В задачу исследования входило изучение содержания пигментов, ферментных систем, участвующих в антиоксидантной защите, а также ряда метаболитов, участвующих в контроле уровня свободных радикалов в хвое светолюбивого и теневыносливого видов сосны, произрастающих в насаждениях различной густоты, отличающихся интенсивностью фитоценотического стресса.

Объектами исследования служили 26-летние посадки сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), в тексте называемой кедром сибирским, в подзоне южной тайги Средней Сибири в Большемуртинском лесхозе Красноярского края, заложенные лабораторией лесоведения на серых лесных почвах в однородных лесорастительных условиях с начальной густотой 0,5 и 128 тыс. экз. га⁻¹ [1].

В течение вегетационного сезона четыре раза с интервалом в 1 месяц в образцах однолетней хвои определяли концентрацию хлорофиллов *a* и *b*, уровень активности ферментов супероксиддисмутазы (СОД) (1.15.1.1), каталазы (1.11.1.6.), пероксидазы (1.11.1.7), аскорбатпероксидазы (1.11.1.11), глутатионредуктазы (1.8.1.7), концентрацию пероксида водорода, восстановленного глутатиона, аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот.

Деревья в посадках повышенной густоты, растущие в условиях жесткой конкуренции, имеют сниженные морфометрические параметры, причем у светолюбивой сосны обыкновенной различия более выражены по сравнению с теневыносливым кедром сибирским (табл. 1).

Таблица 1. Морфометрические характеристики деревьев сосны обыкновенной и кедра сибирского из насаждений различной густоты

Параметр	Сосна обыкновенная		Сосна сибирская	
	0,5 тыс.	128 тыс.	0,5 тыс.	128 тыс.
Густота, экз. га ⁻¹	0,5 тыс.	128 тыс.	0,5 тыс.	128 тыс.
Диаметр корневой шейки, см	28,8±1,3	6,3±0,8	17,9±0,9	5,9±0,7
Длина однолетней хвои, см	7,5±0,2	5,9±0,1	11,5±0,1	9,5±0,1
Масса 100 шт. хвоинок, г	6,55±0,02	2,93±0,01	5,80±0,01	3,01±0,01

Содержание хлорофилла наибольшим изменениям подвержено в хвое сосны из высокогустотного насаждения: его общая концентрация выше в течение сезона в 1,4–1,7 раза по сравнению с хвоей свободно растущей сосны. Различия в содержании хлорофилла в хвое деревьев кедра в посадках разной густоты невелики и не превышают в течение вегетационного периода 15 % (рис. 1). При этом в хвое светолюбивого вида даже в насаждениях низкой густоты средняя за сезон концентрация общего хлорофилла в 1,5 раза выше, чем у теневыносливого. Кроме изменения общего содержания хлорофилла происходит изменение концентраций и соотношения хлорофиллов *a* и *b*. Отношение *a:b* в течение вегетационного периода снижается у обоих видов сосен, но у деревьев в условиях сниженной конкуренции оно выше по сравнению с деревьями из загущенных насаждений. Уровень этих различий намного выше у сосны обыкновенной, особенно в первую половину вегетации (табл. 2).

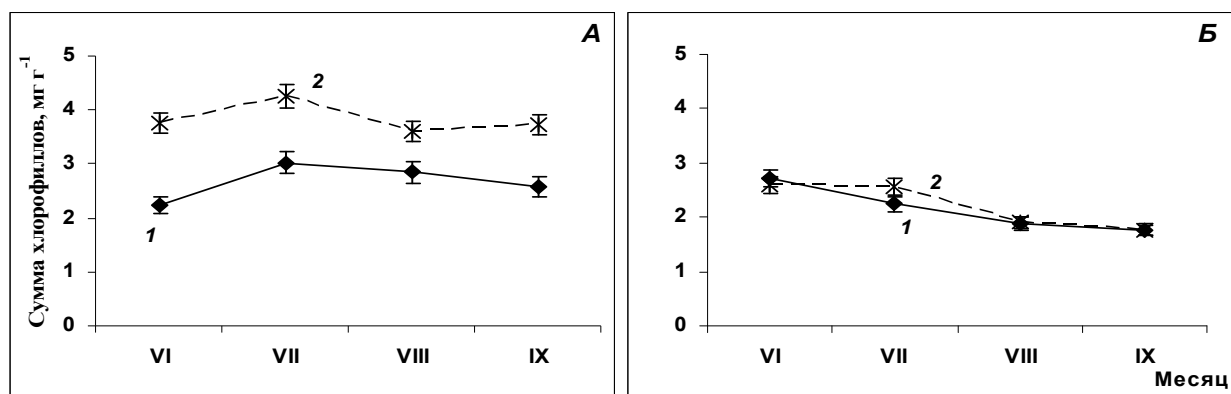


Рисунок 1. Общее содержание хлорофилла в хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках различной густоты.

А – сосна, Б – кедр, 1 – густота 0,5 тыс. экз. га⁻¹, 2 – густота 128 тыс. экз. га⁻¹

Таблица 2. Отношение хлорофиллов *a:b* в хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках разной густоты

	Густота, экз. га ⁻¹	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Среднее за сезон
Сосна	0,5 тыс.	4,78±0,19	3,23±0,10	3,13±0,23	3,00±0,25	3,56±0,36
	128 тыс.	3,88±0,37	2,44±0,10	2,65±0,25	2,58±0,30	2,89±0,55
Кедр	0,5 тыс.	3,49±0,14	2,28±0,15	1,88±0,16	1,61±0,19	2,32±0,23
	128 тыс.	3,28±0,19	2,16±0,21	1,61±0,25	1,35±0,16	2,10±0,41

Определение концентрации соединений, участвующих в контроле уровня свободных радикалов, показало существование флуктуаций, связанных с густотой насаждения, при этом динамика изменения в течение вегетационного сезона подвержена существенным вариациям (рис. 2). Наибольшие различия в содержании восстановленного глутатиона в зависимости от густоты от-

мечены в течение вегетации в хвое сосны. Если в начале и конце вегетации различия в концентрации глутатиона невелики, то в июле разница в содержании глутатиона в хвое деревьев обоих вариантов достигает 4,5 раз, и сохраняется в августе на уровне 1,7 раза. В хвое кедр из редкого и загущенного насаждений различия в содержании восстановленного глутатиона незначительны (рис. 2А).

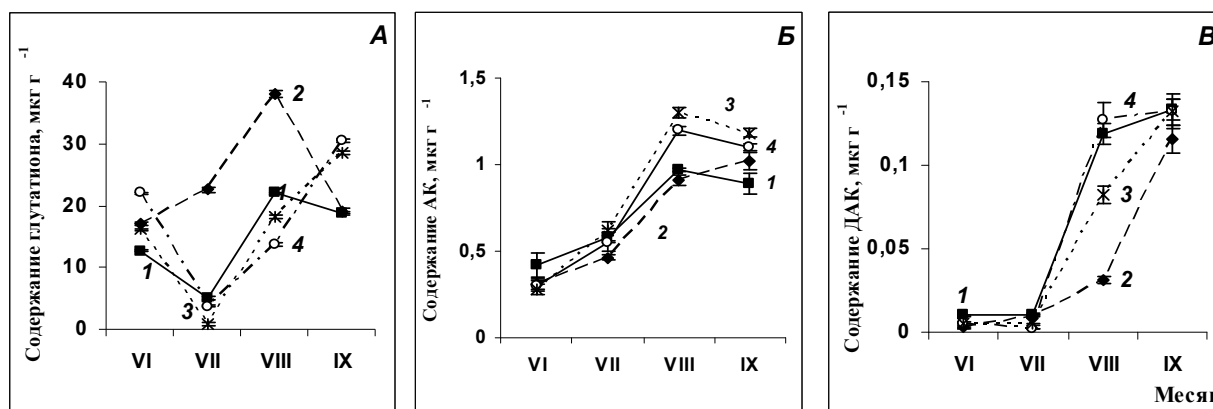


Рисунок 2. Содержание восстановленного глутатиона (А), аскорбиновой (Б) и дегидроаскорбиновой (В) кислот в хвое сосны обыкновенной и кедр сибирского в посадках различной густоты.

1, 2 – сосна, 3, 4 – кедр, 1, 3 – густота 128 тыс. экз. га⁻¹, 2, 4 – густота 0,5 тыс. экз. га⁻¹

В редокс-системе аскорбат-дегидроаскорбат доминирующее положение во всех исследованных вариантах занимает восстановленная форма – аскорбиновая кислота, ее доля в хвое составляет от 87 до 99 %, причем в первую половину вегетации она выше как у сосны, так и у кедр. Анализ динамики изменения аскорбиновой кислоты показывает повышенное ее содержание в хвое сосны из густого насаждения по сравнению с разреженным, за исключением осеннего срока (рис. 2Б). Динамика содержания аскорбиновой кислоты в хвое кедр обоих вариантов густоты насаждения практически одинакова.

Существенные различия в концентрации дегидроаскорбиновой кислоты отмечены только в августе, когда ее уровень в хвое угнетенных деревьев у сосны выше, а у кедр ниже по сравнению со свободно растущими деревьями. В целом заметного влияния степени густоты посадки на содержание аскорбиновой кислоты и соотношение ее восстановленной и окисленной форм в хвое сосны и кедр не обнаружено (рис. 2В).

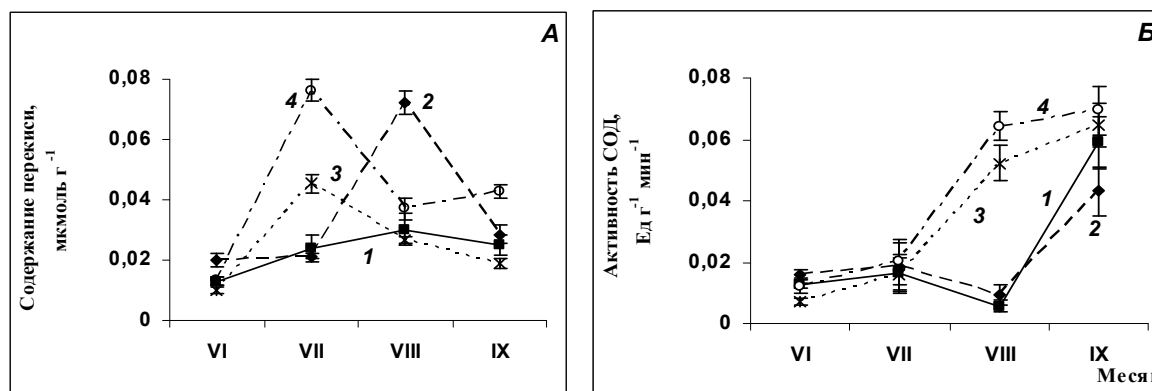


Рисунок 3. Содержание пероксида водорода (А) и активность супероксиддисмутазы (Б) в хвое сосны обыкновенной и кедр сибирского в посадках различной густоты.

Обозначения как на рис. 2.

Деревья из загущенного насаждения, в целом, отличаются низким содержанием пероксида водорода в хвое. Содержание этого соединения в тканях характеризует потенциальный уровень опасности окислительного стресса для клеток, но вопреки ожиданиям в условиях жесткой конкуренции накопления H_2O_2 не отмечено. Более того, в хвое кедра в условиях слабой внутривидовой конкуренции концентрация перекиси стабильно выше в течение всего сезона вегетации. В хвое сосны также отмечено значительное превышение концентрации пероксида водорода в августе при низкой густоте, что не может быть следствием работы СОД, обнаруживающей в этот период минимальную активность (рис. 3А).

Динамика активности СОД имеет явно видоспецифичный характер, слабо варьируя у сосны и кедра в зависимости от густоты посадки (рис. 3Б).

Активность пероксидазы выше в хвое деревьев из насаждений повышенной густоты, но если у кедра это превышение составляет примерно 1,5 раза (только в июне около 3), то у сосны в августе достигает 7,2 (рис. 4А).

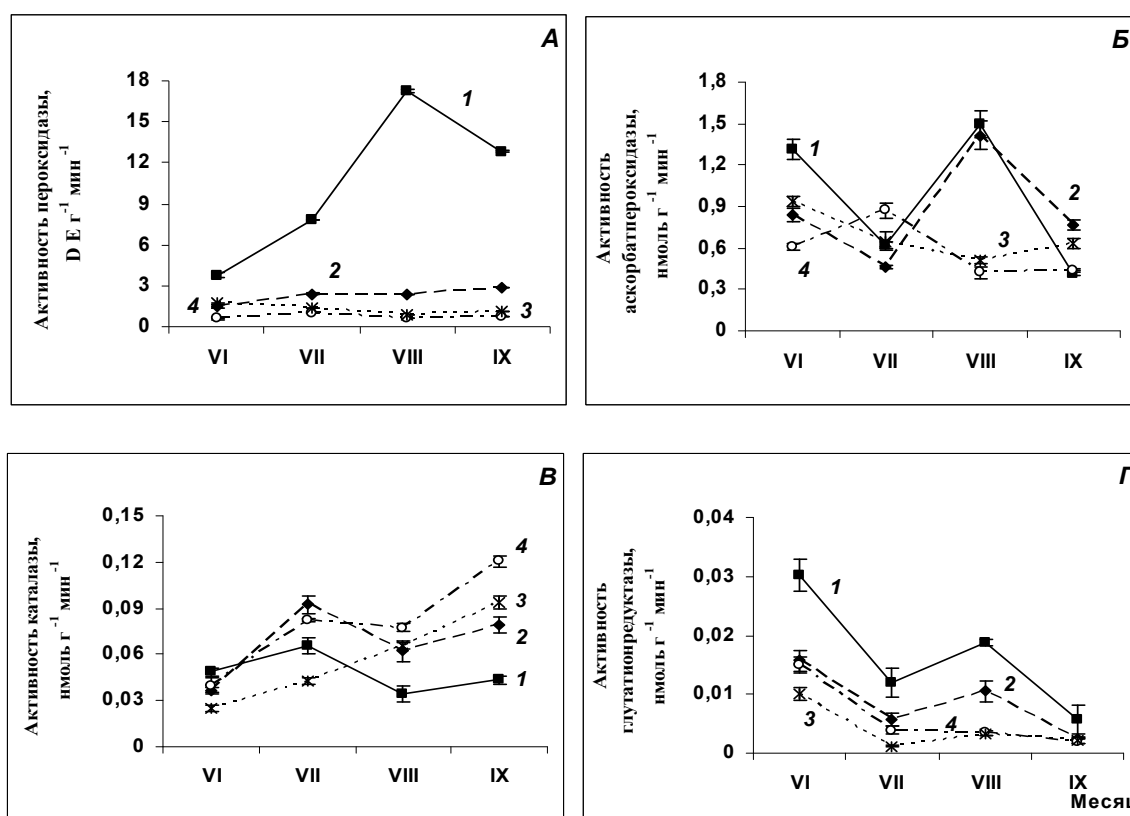


Рисунок 4. Активность пероксидазы (А), аскорбатпероксидазы (Б), каталазы (В) и глутатионредуктазы (Г) в хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках различной густоты.

Обозначения как на рис. 2.

Уровни активности аскорбатпероксидазы, окисляющей аскорбиновую кислоту, сходны у загущенного и низкогустотного насаждений в течение вегетационного периода, как у сосны, так и у кедра (рис. 4Б).

Уровень активности каталазы ниже в хвое деревьев сосны и кедра, растущих в густых посадках. Исключением является лишь первый срок отбора образцов, когда у сосны из загущенного насаждения активность фермента в хвое была выше по сравнению со свободно растущими деревьями (рис. 4В).

Характер изменения динамики активности глутатионредуктазы в хвое в течение вегетационного периода сходен для всех изученных вариантов, но для кедра все изменения выражены значительно слабее, и различия между деревьями из насаждений разной густоты невелики. Достоверное превышение

уровня активности фермента в течение всего периода наблюдений в хвое из загущенного насаждения сосны может рассматриваться как индикатор стрессового состояния. Но даже высокая активность глутатионредуктазы не гарантирует достаточного уровня восстановленного глутатиона в ткани (рис. 4Г).

В ряде работ отмечена вариабельность проявления окислительного стресса у древесных растений, развивающегося как следствие действия другого стресса биотического или абиотического происхождения: различные стрессоры или различная интенсивность стресса могут активировать разные элементы антиоксидантной защиты [3–5, 7–8]. В нашем исследовании достаточно жесткое влияние конкуренции из-за повышенной густоты насаждения сильнее отразилось на светолюбивой сосне обыкновенной по сравнению с теневыносливым кедром сибирским.

Большая густота насаждения светолюбивой сосны значительно сильнее изменяет содержание и соотношение хлорофиллов в хвое по сравнению с теневыносливым кедром, повышая как общую концентрацию зеленых пигментов, так и долю хлорофилла *b*. Повышение содержания хлорофиллов, и в большей степени хлорофилла *b*, может являться общей адаптивной реакцией на изменение интенсивности светового потока, поскольку сходный эффект наблюдался и при прореживании насаждений ели, причем, чем большей густоты было исходное насаждение, тем отчетливее была ответная реакция [6].

Более существенные изменения в содержании и соотношении хлорофиллов, повышение активности пероксидазы и глутатионредуктазы в хвое светолюбивой сосны обыкновенной в сравнении с теневыносливой сосной сибирской в ответ на жесткую внутривидовую конкуренцию свидетельствуют о большей чувствительности этого вида к действию фитоценотического стресса.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бузыкин А.И., Пиеничникова Л.С. Влияние густоты на морфоструктуру и продуктивность культур сосны // Лесоведение. 1999. № 3. С. 38–43.
2. Плаксина И.В., Судацкова Н.Е., Бузыкин А.И. Влияние густоты посадки на ксилогенез и метаболизм сосны обыкновенной и лиственницы сибирской // Лесоведение. 2003. № 4. С. 47–53
3. Miszalski Z., Libik M., Surówka E., Niewiadomska E. Cu/Zn superoxide dismutase and catalase activities in *Pinus mugo* needles growing at elevated stands in the mountains, and their photochemical efficiency of PSII // J. Plant. Physiol. 2005, Vol. 162. № 8. P. 895–902.
4. Munné-Bosch S., Peñuelas J. Drought-induced oxidative stress in strawberry tree (*Arbutus unedo* L.) growing in Mediterranean field conditions // Plant Sci. 2004. Vol. 166. P. 1105–1111.
5. Richardson C.J., Di Giulio R.T., Tandy N. E. Free-radical mediated processes as markers of air pollution stress in trees. In: Biologic markers of air-pollution stress and damage in forests. National Academy Press, Washington, D.C., 1989. P. 251–260.
6. Skuodienė L. Quantitative changes in amino acid proline and chlorophyll in the needles of *Picea abies* Karst. (L.) during stress and adaptation // Biologija. 2001. № 2. P. 54–56.
7. Wingsle G., Karpinski S. Differential redox regulation by glutathione of glutathione reductase and Cu/Zn-superoxide dismutase gene expression in *Pinus sylvestris* L. needles. // Planta. 1996. Vol. 198. P. 151–157.
8. Yang Y., Han Ch., Liu Q., Lin B., Wang J. Effect of drought and low light on growth and enzymatic antioxidant system of *Picea asperata* seedlings // Acta Physiol Plant. 2008. Vol. 30. P.433–440.

POSITIVE EFFECT OF THE LOWERED AUTUMNAL-WINTER TEMPERATURES ON MICROSPOROGENESIS IN PLANTS

Miroslavov E.A., Mirgorodskaya O.E., Koteeva N.K., Barmicheva E.M.

Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia, E-mail: mirgolga@yandex.ru

Abstract. For many years we studied adaptive structural mechanisms of plants grown in cold climate in electron-microscopic level. It was shown that the lowered temperatures are essential for complete cycle of the anther development. Our study was based mainly on evaluating of dual role of low temperatures in seasonal climate as a stress-factor or as a trigger of normal development depending on growth conditions. Ultrastructural comparative investigation of anthers of early-spring ephemeroïd *Scilla sibirica*, alien *Rhododendron luteum* and local species *Ribes nigrum* plants grown in the park and those that were transferred to the greenhouse to avoid the cold time was conducted. Temporal pattern of microsporogenesis