

9. Погиба С.П., Казанцева Е.В. Онтогенез карельской берёзы в культурах Московской области // Лесной вестник. 2006. № 5 (47). С. 75–81.
10. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
11. Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
12. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.–Л.: Наука. 1964. 236 с.

DYNAMICS OF MINERAL NUTRIENT AND WATER METABOLISM OF BETULA PENDULA TREES WITH NORMAL AND ABNORMAL STEM WOOD IN SOUTHERN KARELIA

Pridacha V.B., Sazonova T.A.

Forest Research Institute, Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, Russia, E-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Abstract. Data on seasonal dynamics of the elemental composition (C, N, P, K, S, Ca, Mg) and diurnal dynamics of water regime variables of common silver birch (*Betula pendula* var. *pendula*) and Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica*) in plants with normal and abnormal development of the trunk conducting tissues in natural habitats (southern Karelia) are presented. Seasonal dynamics of the elemental composition of leaf and branch tissues and diurnal dynamics of water regime variables were identical in all investigated forms of *Betula pendula*. At the same time, differences in absolute values of mineral nutrient content in tissues of the two forms, and a greater range of variation of nutrient content in Karelian birch were detected, depending on external environmental conditions. Possible reasons for such differences are discussed. «Exchange process index /environmental factor» correlations and interrelations between exchange processes' variables also were investigated. The ranges of air temperature and relative humidity at which maximal driving force of the water flux (WP_{min}) in birch trees are observed were quite substantial, i.e. the process may reach a high level in a wide range of variation of hydrometeorological variables, suggesting the species is adapted to a wide range of growth conditions.

ДИНАМИКА МИНЕРАЛЬНОГО И ВОДНОГО ОБМЕНА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ BETULA PENDULA С НОРМАЛЬНОЙ И АНОМАЛЬНОЙ ДРЕВЕСИНОЙ СТВОЛА В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

Придача В.Б., Сазонова Т.А.

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

Древесные виды рода *Betula* имеют широкий ареал распространения и являются основными лесообразующими породами на Северо-Западе России наряду с видами родов *Pinus* и *Picea*. Благодаря большой транспирационной способности береза играет важную роль в регулировании водного режима влажных местообитаний [1]. Отмечают также почвоулучшающую роль березы, которая благодаря мощной корневой системе воздействует на почву, интенсивно вовлекая в биологический круговорот органические элементы из более глубоких горизонтов почвы [7, 4]. Особый интерес для исследователей представляет карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merckl.) Hämet-Ahfi), которую считают экологической формой березы повислой (*Betula pendula* Roth). Для карельской березы отмечают аномальное строение проводящих тканей осевых органов [3, 6], что, вероятно, оказывает влияние на ее водный режим, а также на поглощение и транспорт элементов минерального питания в целом растении и их распределение в отдельных тканях и органах. В этой связи было проведено сравнительное исследование элементного состава разных органов и показателей водного обмена обычной березы повислой и карельской березы во временной динамике (сезонной и суточной).

Исследование проводили на экспериментальных участках Института леса Карельского НЦ РАН на территории Агробиологической станции КарНЦ РАН в окрестностях г. Петрозаводска (южная Карелия, 61°45'N, 34°20'E). Объектами исследования служили саженцы и взрослые деревья обычной березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) с прямослойной древесиной и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) с узорчатой древесиной. Отбор образцов проводили в фазы разветвления листьев (май), роста листьев и побегов (июнь) и осеннего расцветивания листьев (сен-

тябрь). В каждый срок отбор образцов проводили в 3-х биологических повторностях. Систематизацию данных проводили для отдельной ткани и органа (лист, кора и древесина ветвей).

Химический анализ растительных образцов проводили в аналитической лаборатории ИЛ КарНЦ РАН. Определение содержания *C*, *N* и *S* выполняли с помощью элементного анализатора PE-2410 (Perkin Elmer, США), *K*, *Ca* и *Mg* – на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-6800 (Shimadzu, Япония), фосфора (*P*) – спектрофотометрическим методом с молибденовой синью. Для измерения водных потенциалов облиственных побегов использовали метод камеры давления, для определения водного дефицита, оводненности и водоемкости листа – весовой метод, для определения скорости водного потока по стволу – тепловой импульсный метод.

Анализ содержания макроэлементов в листе, коре и древесине ветвей деревьев обычной березы повислой с прямослойной древесиной и карельской березы с узорчатой древесиной выявил количественные различия по содержанию *K*, *Ca* и *N* в отдельные фазы вегетации между исследуемыми формами берез (табл.). Так, например в фазу разворачивания листьев, у карельской березы по сравнению с березой повислой содержание *K* в листе было выше на 25 %, а содержание *Ca* в коре ветвей – выше на 32 %. Более высокое содержание *K* в листе карельской березы, может быть причиной более высокой оводненности листа карельской березы, что ранее было показано другими исследователями [2, 5]. Высокое содержание *Ca* в коре ветвей карельской березы в конце мая, для которой в этот период вегетации также отмечают и более высокое суммарное содержание сахаров в коре ветвей и ствола, по сравнению с березой повислой, вероятно, может быть обусловлено его ролью во флоэмном транспорте [12, 13]. Кроме того, в период осеннего расцветивания листьев содержание *N* в древесине ветвей карельской березы было также выше на 22 %. Это может быть обусловлено ретранслокацией большого количества азотсодержащих соединений из опадающей листвы и их накоплением в осевых органах, что хорошо согласуется с известными данными о более высоких значениях массы листьев и их поверхности на единицу массы ствола карельской березы по сравнению с березой повислой [5].

Таблица. Содержание макроэлементов (% от сухого веса) в разных органах деревьев *Betula pendula* var. *pendula* (над чертой) и *Betula pendula* var. *carelica* (под чертой)

Элемент	Орган	t	p
	Лист (26 мая)		
<i>K</i>	<u>1,99±0,08</u>	5,85	0,00
	2,48±0,04		
	Кора ветвей (26 мая)		
<i>Ca</i>	<u>2,26±0,21</u>	5,06	0,01
	2,99±0,15		
	Древесина ветвей (20 сентября)		
<i>N</i>	<u>0,51±0,05</u>	3,24	0,03
	0,65±0,01		

Примечание: t – критерий Стьюдента эмпирический, p – уровень значимости.

При этом сравнительный анализ сезонной динамики содержания макроэлементов в разных органах деревьев берез показал одинаковый характер изменений для всех исследуемых форм *Betula pendula* (рис.). Так, например, содержание *C* в листе в ходе вегетационного периода остается неизменным, тогда как в тканях ветвей было отмечено некоторое уменьшение содержания элемента в течение сезона. Содержания *N*, *P*, *K*, *S* и *Mg* в листе во всех случаях были максимальными в мае и в течение сезона уменьшались. Напротив, в древесине ветвей наименьшие значения содержания *N*, *P*, *K* и *Mg* были в мае, и в течение сезона увеличивались; в коре ветвей подобная динамика сохранялась для *N*, *P* и *S*, содержание *K*, напротив, было максимальным в мае по сравнению с летне-осенним периодом. Следует отметить большую стабильность в течение вегетации содержания *Ca* в листе и коре ветвей деревьев обычной березы повислой, тогда как для карельской березы показана более выраженная динамика этого показателя – увеличение содержания элемента в листе и его уменьшение в коре ветвей в сентябре по сравнению с весенне-летним периодом. При этом в древесине ветвей деревьев как березы повислой, так и карельской березы содержание *Ca* в течение сезона увеличивается и достигает максимальных значений в сентябре.

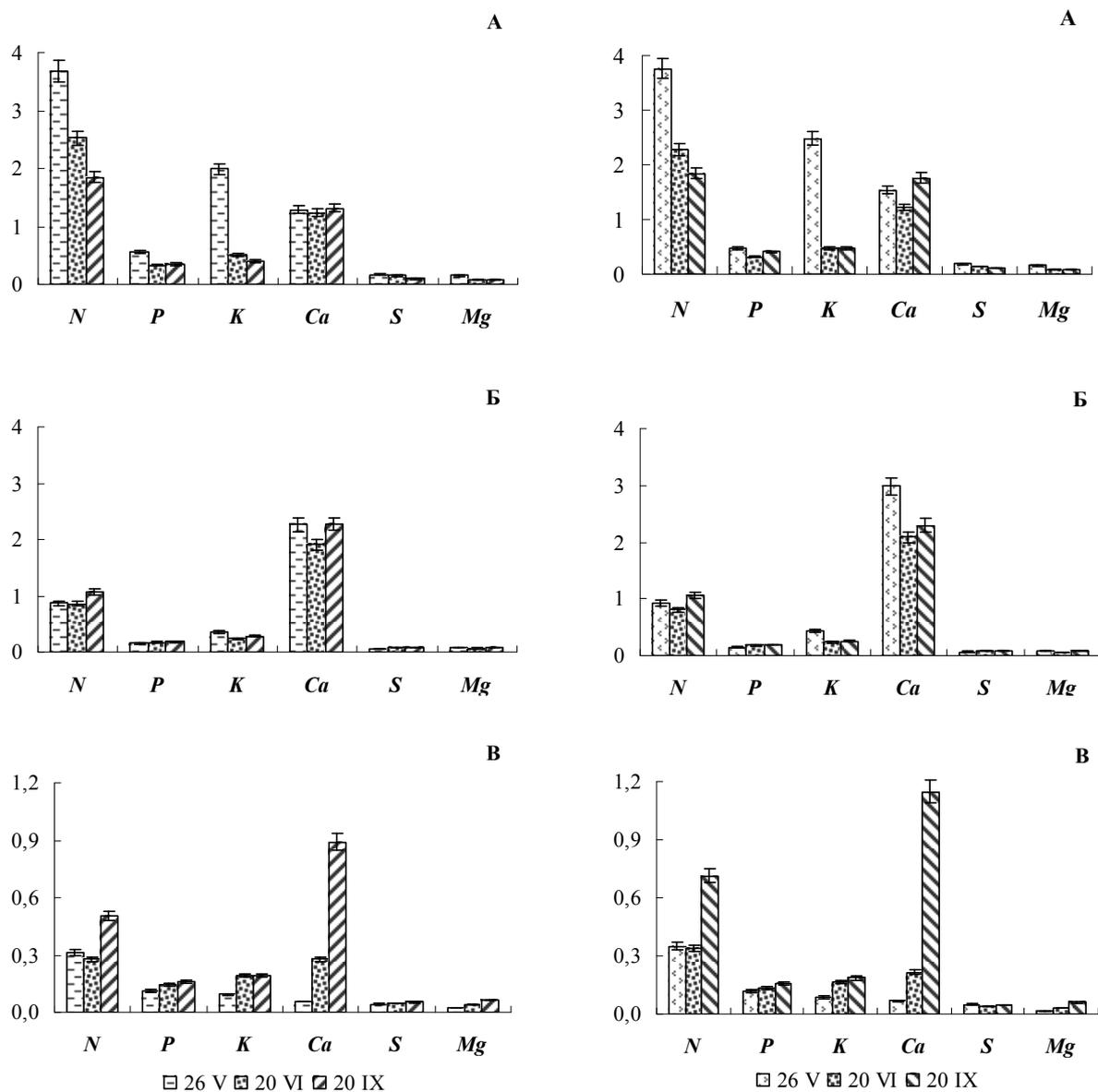
Betula pendula var. *pendula**Betula pendula* var. *carelica*

Рисунок. Сезонная динамика содержания макроэлементов (% от сухого веса) в листе (А), коре (Б) и древесине ветвей (В) деревьев исследуемых форм *Betula pendula*.

Некоторое снижение содержания *S* в тканях ветвей в летне-осенний период по сравнению с весенним максимумом может быть обусловлено использованием углеводов на рост побегов, камбия и корней в течение вегетации. Максимальные количества макроэлементов в листе в мае вполне закономерны, поскольку формирующийся лист проявляет себя как акцептор, что связано с активным ростом новых структурных элементов, затратой энергии и повышенной активностью ферментативных комплексов. Снижение содержания макроэлементов в листе в июне также обусловлено активными ростовыми процессами и накоплением сухого вещества – эффектом разбавления, при котором нарастание массы листа происходит быстрее, чем накопление в нем элемента. Увеличение содержания макроэлементов в древесине в сентябре связано с оттоком подвижных элементов из стареющих листьев перед листопадом в осевые надземные органы, в частности в древесину ветвей. Кроме того, известно, что в процессе старения листа происходит снижение содержания подвижных

элементов, в частности N , P , K , S и Mg , и одновременная аккумуляция малоподвижных элементов Ca , Mn , Al , Fe , которые обычно не реутилизируются [8–11].

Следовательно, характер сезонной динамики исследуемых показателей в разных органах сохраняется для деревьев всех исследуемых форм *Betula pendula*. Различия отмечаются по диапазону варьирования в зависимости от формы березы. При этом следует отметить больший диапазон варьирования содержания C , N , K и Ca в ветвях и листе деревьев карельской березы по сравнению с березой повислой. Так, например, у березы повислой в течение вегетации содержания K в листе, C , N и Ca в коре ветвей изменялись, соответственно, в диапазонах 0,40–1,99; 36,44–39,16; 0,85–1,06 и 1,92–2,27 % от сухого веса, тогда как у карельской березы эти показатели изменялись в диапазонах 0,48–2,48; 35,98–39,42; 0,81–1,06 и 2,08–2,99 % от сухого веса, соответственно. Диапазоны варьирования содержания других макроэлементов в листе и ветвях деревьев исследуемых берез различались незначительно.

Сравнительное исследование суточной динамики показателей водного режима на фоне изменений температуры и относительной влажности воздуха также выявило её сходный характер у саженцев березы повислой и карельской березы. Наиболее высокие значения водного потенциала облиственных побегов (Ψ), содержания воды в листьях (CB) и низкий водный дефицит ($ВД$) листьев наблюдаются в утренние часы, когда отмечается высокая относительная влажность (H) и низкая температура (T) воздуха. Днем с понижением H и повышением T увеличивается интенсивность транспирации и скорость водного потока (V), уменьшается Ψ побегов, в листьях нарастает $ВД$ и уменьшается CB . Изменения водного дефицита и содержания воды в листьях связаны, прежде всего, с расходом влаги на транспирацию. Транспирационный расход влаги у древесного растения в дневное время обычно превышает ее поступление из почвы, происходит дальнейшее натяжение водных нитей, о чем свидетельствует уменьшение водного потенциала побегов. Наибольшая V отмечалась обычно в ~13 час, минимальный Ψ – в ~15–17 час, четко выраженных минимума CB и максимума $ВД$ обнаружить не удалось. За вечерним повышением H и уменьшением T следовало уменьшение V и $ВД$, увеличение CB и Ψ .

На водный обмен растений, наряду с внутренней регуляцией, существенное влияние оказывают гидрометеорологические переменные. Нами установлена тесная связь между величиной Ψ облиственных побегов и факторами внешней среды для исследуемых форм берез. При этом отмечено большее влияние на Ψ относительной влажности воздуха, чем температуры воздуха. Наибольшую величину движущей водный поток силы (минимальный Ψ) наблюдали в широком диапазоне температуры и относительной влажности воздуха – 15–25°C и 35–60 %, соответственно. Большой размах этих величин свидетельствует о высоком адаптивном потенциале *Betula pendula*, что обеспечивает произрастание вида в широком ареале.

Таким образом, сравнительный анализ показателей минерального и водного обменов двух форм *Betula pendula* во временной динамике (сезонной и суточной) выявил однонаправленность изменений исследуемых показателей при разной их вариабельности. Для березы повислой установлен меньший диапазон изменчивости исследуемых показателей по сравнению с карельской березой. Причиной этого может быть большая стабильность физиологической реакции березы повислой к изменению условий внешней среды. Большой диапазон изменчивости физиологических показателей карельской березы, напротив, свидетельствует о большей лабильности этой формы *Betula pendula* при действии внешних факторов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 09-04-00299-а и 10-04-10122-к).

ЛИТЕРАТУРА

1. Веретенников А.В. Физиология растений. М., 2006. 480 с.
2. Ганюшкина Л.Г. Характеристика некоторых физиологических показателей березы карельской // Пути адаптации организмов в условиях Севера. Петрозаводск, 1978. С. 28–29.
3. Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 226 с.
4. Морозова Р.М. Минеральный состав растений лесов Карелии. Петрозаводск, 1991. 99 с.
5. Николаева Н.Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth.) с разной текстурой древесины // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 25 с.
6. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008. 144 с.
7. Шумаков В.С. Типы лесных культур и плодородие почв. М., 1963. 184 с.

8. Chapin F.S., Kedrowski R.A. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees // Ecology. 1983. Vol. 64. P. 376–391.
9. Ferm A., Markkola A. Nutritional variation of leaves, twigs and buds on *Betula pubescens* stands during the growing season // Folia For. 1985. Vol. 61. P. 1–28.
10. Hill J. The remobilization of nutrients from leaves // J. Plant. Nutr. 1980. Vol. 2. P. 407–444.
11. Oleksyn J., Zytowski R., Reich P.B., Tjorlker M.G., Karolewski P. Ontogenetic patterns of leaf CO₂ exchange, morphology and chemistry in *Betula pendula* trees // Trees. 2000. Vol. 14. P. 271–281.
12. Roberts D.M., Harmon A.C. Calcium-modulated proteins: targets of intracellular calcium signals in higher plants // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. Vol. 43. P. 375–414.
13. Roos W. Ion mapping in plant cells – methods and applications in signal transduction research // Planta. 2000. Vol. 210. P. 347–370.

LIPID MEMBRANES AND THEIR CONSTITUENTS: STRUCTURE, PROPERTIES, FUNCTIONS (COMPUTER SIMULATIONS)

Rabinovich A.L.

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

Abstract. Membranes play an active part in the life of the cell, they exist as dynamic structures. Lipid molecules form the basis of biological membranes and differ with respect to the type of hydrophilic head-group and occur with a wide variety of hydrophobic hydrocarbon chains of fatty acids. Knowledge of physical-chemical properties of lipid bilayers is a key element of our general understanding of biomembrane functioning, which is one of the greatest challenging problems in biochemical, biophysical and other sciences. This information is also relevant and essential in new biotechnological applications. The main properties of natural lipids and lipid membrane systems revealed by computer simulations are described in this work.

ЛИПИДНЫЕ МЕМБРАНЫ И ИХ КОМПОНЕНТЫ: ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СТРУКТУРОЙ, СВОЙСТВАМИ И ФУНКЦИЯМИ (КОМПЬЮТЕРНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ)

Рабинович А.Л.

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

Введение. Мембранные системы являются сложными комплексами, традиционно привлекающими к себе повышенное внимание исследователей. Один из источников такого интереса – это способность отдельных компонентов мембранных систем к самопроизвольной организации. Центральным вопросом исследований обычно является поиск взаимосвязи между химическим строением исходных молекулярных компонентов и физическими свойствами итоговых структур в разных условиях. Большую важность представляют также вопросы о функциональной роли того или иного компонента мембранной системы.

В биологической мембране обычно сосуществуют десятки, сотни типов липидных молекул, имеются также белки, углеводы, стеринны и другие молекулы, вовлеченные в разнообразные клеточные процессы. Липидные молекулы образуют основу мембраны, они различаются по химическому строению головных групп и/или углеводородных цепей (цепей остатков жирных кислот).

Оценить относительный вклад отдельных молекул (липидов или цепей ацилов) в свойства мембранной системы можно, если изучить различия в собственных свойствах этих молекул в разных условиях. На этом пути, однако, имеется ряд трудностей. Экспериментальные данные по различным свойствам молекул фосфолипидов, цепи которых могут содержать, в частности, двойные связи, или по свойствам этих цепей в отдельности, весьма немногочисленны. Ситуация остается таковой несмотря на осознание научным сообществом того факта, что информация о таких свойствах крайне важна для понимания основ структурной организации и функциониро-