

суха, наблюдаемая в 2010 г., привела к подавлению дыхания стволов живых деревьев как в сложном ельнике, так и в определенной мере и сфагново-черничном.

Исследования проведены при поддержке программы РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

ЛИТЕРАТУРА

1. Goulden M.L., Munger J.W., Fan S.-M., Daube B.C., Wofsy S.C. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy // *Global Change Biol.* 1996. Vol. 2. P. 169–182.
2. Kurbatova J., C. Li, A. Varlagin, X. Xiao and N. Vygodskaya. Modeling Carbon Dynamics in Two Adjacent Spruce Forests with Different Soil Conditions in Russia. // *Biogeosciences.* 2008. № 5. P. 969–980.
3. Vygodskaya, N. N., Schultze, E.-D., Tchebakova, N. M., Karpachevskii L.O., Kozlov, D. N., Sidorov, K. N. Parfenov, M. I., Abrazko, M. I., Shaposhnikov E.S., Solnzeva, O. N., Minaeva, T. Y., Jeltuchin, A. S., Wirth, C., Pugachevskii, A. V. Climatic control of stand thinning in unmanaged forests of the southern taiga in European Russia // *Tellus - Series B,* 2002. Vol. 54. № 5. P. 443–461.

SCOTS PINE'S DEVELOPMENTAL STABILITY ESTIMATION: CORRELATION OF MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL INDICATORS UNDER SULFUR AND HEAVY METALS POLLUTION

Terebova E.N., Evdokimova E.V.

Petrozavodsk State University, Chair of botany and physiology of plants, Petrozavodsk, Russia. E-mail: eterebova@snw.ru

Abstract. We approved a technique of plant developmental stability estimation through the analysis of fluctuating asymmetry levels of Scots pine needles, which are growing in contaminated areas of the sulfur and heavy metals plant. There is observed the variability of FA levels of morphological trait that can be influenced by various reasons among which the most probable represents the influence of pollution on tree's photosynthetic functions.

СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ: СВЯЗЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Теребова Е.Н., Евдокимова Е.В.

Петрозаводский Государственный университет, кафедра ботаники и физиологии растений, г. Петрозаводск, Россия, E-mail: eterebova@snw.ru

На Европейском Севере России лесные экосистемы – важнейшие ресурсные сообщества, которые интенсивно подвергаются воздействию промышленного загрязнения. Основным источником загрязнения на северо-западе Карелии с 1982 г. является Костомукшский горно-обогатительный комбинат (ГОК), уровень загрязнения (полиметаллическая пыль, сернистый ангидрид) которого оценивается как слабый [1]. Техногенное влияние на популяции лесообразующих видов может быть оценено на уровне онтогенеза – по состоянию особей, характеризующему стабильностью развития. Под стабильностью или гомеостазом развития понимают способность генотипа создавать определенный фенотип в широком диапазоне условий. Высокий гомеостаз наблюдается при оптимальных условиях среды. Снижение гомеостаза происходит при отклонении от этих условий [5]. Оценка стабильности развития организмов возможна с различных позиций. В последнее время, наряду с физиолого-биохимическим подходом, активно применяется морфологический подход. При этом величина **флуктуирующей асимметрии (ФА)** различных признаков дает характеристику стабильности развития. ФА отражает результат неспособности организма развиваться в направлении его генетической траектории. Под ФА также понимают мелкие ненаправленные отклонения от симметричного состояния. Флуктуирующая асимметрия признаков позволяет выявить изменения состояния организма до появления явных признаков угнетения растения [3]. Это особенно актуально в условиях слабого промышленного загрязне-

ния, когда вариации метаболизма деревьев еще не приводят к интегральным изменениям морфологических параметров (снижение приростов, биомассы, продуктивности).

Цель работы: оценить стабильность развития сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по морфологическим и физиологическим показателям в условиях слабого промышленного загрязнения. Для этого отбирали хвою второго года жизни сосны обыкновенной, произрастающей в зоне влияния комбината (0,5 км на СВ) и контрольных условиях (13 км на СВ) в начале октября 2009 г. в фазу перехода в состояние покоя. Характеристика пробных площадей представлена в таблице 1. Определяли индекс ФА, согласно методике [3], содержание фотосинтетических пигментов – [2], азотных – [4] и фосфорных соединений – [1].

Таблица 1. Характеристика пробных площадей

Пробная площадь	Тип леса	Породный состав	Полнота древостоя м ² *га ⁻¹	Высота дерева, м	Диаметр дерева, см	Возраст, лет
Зона загрязнения 0,5 км	Сосняк чернично-бруснично-зеленомошный	24С+10,5Б+13,5Е	12–16	11,2±1,7	34,1±10,3	35,9±4,5
Контроль, 13 км	Сосняк бруснично-зеленомошный	44,5С+10,5Б+6,5Е+2С	18–24,5	10,7±1,5	34,4±5,2	32,6±2,2

Индекс флуктуирующей асимметрии. Была выявлена достоверная зависимость между индексом флуктуирующей асимметрии, вычисленным по длине хвои второго года и расстояния до источника загрязнения. В зоне загрязнения индекс ФА равен $0,018+0,001$, а в контроле – $0,010+0,001$. Полученные данные свидетельствуют о снижении стабильности развития сосны обыкновенной в зоне влияния комбината. Нарушение стабильности развития имеет место при ухудшении состояния организма, но не является причиной его гибели. Более того, говоря об асимметрии как отклонении от строгой симметрии, предполагают, что величина этого отклонения отражает баланс между двумя противоположными процессами. Первый процесс – это случайные факторы, «шумы развития» или так называемый «онтогенетический шум». Второй процесс – реализация механизмов стабильности развития, которые ослабляют указанные шумы и снижают асимметрию. Причин наблюдаемой нестабильности несколько: фенотипическая изменчивость, генотипические различия и влияние средового, например антропогенного фактора [6, 10, 11]. Известно, что значительная доля общей фенотипической изменчивости (до 50 % и более) в природных популяциях может происходить именно от онтогенетического шума [5]. Таким образом, флуктуирующая асимметрия определяется как следствие несовершенства онтогенетических процессов и служит выражением особой формы изменчивости – внутрииндивидуального разнообразия (индивидуальная изменчивость) как проявления случайной изменчивости развития.

Для понимания механизмов нарушения стабильности развития, мы оценили количественные метаболические признаки ассимиляционного аппарата сосны по средним значениям, дисперсии и коэффициенту вариации в зависимости от фактора загрязнения.

Содержание метаболитов. Количество пигментов – хлорофилла «а», суммы хлорофилла «а» и «б», общего и лабильного фосфора, общего и белкового азота достоверно зависит от расстояния до источника загрязнения. При приближении к комбинату содержание этих метаболитов падает (табл. 2.). Зависимости между содержанием остальных метаболитов – неорганического, стабильного, кислотонерастворимого фосфора, небелкового азота, хлорофилла «а», каротиноидов и расстоянием до источника загрязнения выявлено не было.

Полученная метаболическая картина свидетельствует о начальных нарушениях физиологических процессов у сосны обыкновенной в зоне загрязнения. А именно, снижении почти в два раза дополнительного пигмента фотосинтеза – хлорофилла «б», на фоне постоянства хлорофилла «а» и каротиноидов, и, как следствие, снижение суммы хлорофиллов и увеличения отношения а/б. Последнее заключение указывает на преимущественное выцветание светособирающего комплекса по сравнению с хлорофилл-белковым комплексом фотосистем. Результатом нарушения фотоассимилирующей функции сосен явилось снижение процессов фотофосфорилирования (снижение количества лабильного фосфора). Как следствие, вариации фотосинтетических пигментов приводят к изменению активности фотосинтетического аппарата, скорости накопления ассимилятов и продуктов пластического обмена. Так, количе-

ство основных макроэлементов – азота и фосфора в хвое сосен со сниженной ассимиляционной функцией снижается на 10 %. (табл. 2). О начальных нарушениях метаболизма деревьев свидетельствует и то, что остальные фракции азотных и фосфорных соединений (стабильный фосфор – фосфорилированные сахара, кислотонерастворимый фосфор – фосфолипиды, нуклеиновые кислоты), по уменьшению которых можно говорить о необратимых деструктивных процессах, не изменялись в хвое сосен в условиях загрязнения. Коэффициент вариации и дисперсия таких метаболических признаков загрязненной хвои как содержание хлорофилла «а» и «b», «a+b» и каротиноидов имеют более высокие значения, чем в контроле (табл. 3). Обычно в условиях отсутствия загрязнения коэффициент вариации количественных признаков хвойных растений относительно невысокий и составляет 10–15 % [8]. Представленные факты свидетельствуют о высокой индивидуальной изменчивости содержания фотосинтетических пигментов хвои сосны в условиях загрязнения. Следовательно, учитывая, что выявленное нами увеличение ФА выражает внутрииндивидуальное разнообразие и тот факт, что индивидуальная изменчивость пигментов высокая, можно сделать вывод, что нарушение стабильности развития, в первую очередь, связано с нарушениями фотосинтетической функции сосен. В результате вероятно ухудшение такого процесса развития деревьев сосны обыкновенной, как рост.

Таблица 2. Содержание метаболитов в хвое сосны обыкновенной

Метаболиты		Расстояние до ГОКа	
		0,5 км (зона загрязнения)	13 км (контроль)
пигменты, мг/г	хлорофилл «b»	0,57±0,09	1,10±0,21
	хлорофилл «a+b»	1,43±0,17	2,09±0,27
фосфор, мг %	общий	131,95±2,91	142,42±5,76
	лабильный	2,22±0,43	6,14±1,45
азот, %	общий	1,18±0,03	1,27±0,02
	белковый	1,01±0,03	1,13±0,05

Таблица 3. Дисперсия и коэффициент вариации метаболических признаков хвои сосны обыкновенной

Показатель	Дисперсия		Показатель	Коэффициент вариации, %	
	0,5 км	13 км		0,5 км	13 км
хлорофилл «a»	0,066	0,021	хлорофилл «a»	29,60	14,09
хлорофилл «b»	0,035	0,030	хлорофилл «b»	54,25	23,45
хлорофилл «a+b»	0,108	0,045	хлорофилл «a+b»	30,73	15,32
каротиноиды	0,0005	0,0003	каротиноиды	31,46	24,85
общий азот	0,010	0,003	общий азот	8,70	4,60
небелковый азот	0,011	0,012	небелковый азот	10,35	9,90
общий фосфор	84,47	166,12	общий фосфор	6,95	9,05
лабильный фосфор	1,90	10,48	лабильный фосфор	62,04	52,73

Таблица 4. Биометрических показателей хвои сосны обыкновенной

Биометрические показатели		Расстояние до ГОКа	
		0,5 км (зона загрязнения)	13 км (контроль)
длина хвои, мм	2 год	37,08±1,92	40,01±2,29
	3 год	37,45±1,88	40,53±3,56
ширина хвои, мм	2 год	1,48±0,04	1,69±0,02
	3 год	1,47±0,04	1,66±0,06
высота хвои, мм	2 год	0,71±0,02	0,78±0,02
	3 год	0,71±0,01	0,78±0,02
масса 100 хвоинок, г	2 год	1,78±0,21	2,51±0,27
	3 год	1,75±0,217	2,47±0,271

Биометрические показатели. Выявлена достоверная зависимость между биометрическими показателями (ширина, высота хвои, масса хвои) деревьев сосны и расстоянием до ГОКа. (табл. 4). Все изученные биометрические показатели хвои были значительно ниже у сосен, произрастающих в условиях загрязнения (табл. 4). Так, ширина хвои второго года жизни уменьшается на 13 %, третьего года – на 27 %, длина хвои и масса 100 хвоинок второго и третьего годов жизни уменьша-

ется на 9 и 29 %, соответственно. Следовательно, нарушение стабильности развития проявляется в снижении ростовых процессов хвои. В то же время достоверной зависимости между высотой и диаметром деревьев и расстоянием до комбината выявлено не было.

Индекс ФА и содержание метаболитов. Итак, нами было показано, что в условиях загрязнения происходит увеличение флуктуирующей асимметрии. Этот факт свидетельствует о нарушении стабильности развития сосны обыкновенной. Известно, что показатель ФА является комплексной величиной, которая отражает влияние совокупного влияния факторов (генотипических, средовых). Поэтому логично наличие связи метаболических признаков от величины ФА хвои сосен. Установлено, что существует отрицательная связь между содержанием пигментов и индексом ФА; положительная связь между содержанием общего азота, общего фосфора и основными фракциями фосфорных соединений (неорганический, стабильный, лабильный) и индексом ФА. Коэффициенты корреляции высокие: 0,6–0,7 (табл. 5). Таким образом, нарушение стабильности развития сосны может быть связано со снижением фотосинтетических пигментов и увеличением основных метаболитов в хвое. Напротив, ранее в наших исследованиях (после 15 лет работы комбината), обсуждался стимулирующий эффект выбросов ГОКа на физиологические процессы сосны и как следствие – увеличение содержания основных метаболитов [9], фотосинтетических пигментов [7] и продуктивности деревьев сосны обыкновенной на участках, ближайших к комбинату.

Таблица 5. Корреляционный анализ зависимости между содержанием метаболитов и величиной флуктуирующей асимметрии хвои сосны обыкновенной

Метаболиты		Коэффициент корреляции (r)	p-Value
пигменты, мг/г	хлорофилл «а»	-0,63	0,1186
	хлорофилл «а+в»	-0,62	0,1265
	каротиноиды	-0,64	0,0475
фосфор, мг %	общий	0,75	0,0133
	неорганический	0,56	0,0913
	органический	0,73	0,0172
	лабильный	0,73	0,0174
	стабильный	0,63	0,0513
азот, %	общий	0,55	0,0984

Заключение. Нами была сделана попытка оценить стабильность развития сосны обыкновенной в зоне слабого промышленного загрязнения по величине случайной изменчивости развития – флуктуирующей асимметрии хвои. Полученные данные свидетельствуют о снижении стабильности развития сосны обыкновенной в зоне влияния комбината. При этом оказалось, что ФА является чувствительным показателем изменения функционального состояния растений, так как выявлены корреляции индекса ФА от содержания фотосинтетических пигментов и метаболитов в хвое загрязненных сосен (от расстояния до комбината аналогичные зависимости не выявлены). Оценка уровня внутрииндивидуальной изменчивости дала основание предположить, что нарушение стабильности развития первоначально связано с реакцией фотосинтетических пигментов на загрязнение. Вариации пигментного аппарата приводят к нарушению процессов фотофосфорилирования (снижение лабильного фосфора) в хвое и, возможно, к снижению синтеза фотоассимилятов. Дальнейшие процессы нарушения развития загрязненных сосен связаны с накоплением основных метаболитов в хвое (общий азот, фосфор, неорганический, лабильный, стабильный фосфор). Эта функциональная реакция метаболизма может иметь несколько причин: из-за нарушения функции фотосинтеза затрудняется отток ассимилятов в зоны потребления, поддержание гомеостаза основных химических элементов на фоне снижения пигментов за счёт увеличения основных метаболитов, накопление высокоэнергетических соединений для репарации повреждений, и, наконец, накопление высокомолекулярных соединений при подготовке сосен к периоду покоя. Однозначно можно сказать, что высокий метаболический статус хвои при изменении развития не связан с отмеченной нами ранее активацией анаболических процессов хвои серой и тяжелыми металлами, так как не происходит увеличение продуктивности растений. Напротив, нами было доказано снижение длины и массы хвои загрязненных сосен. Таким образом, оценка флуктуирующей асимметрии позволила выявить связи между морфологическими и физиологическими показателями хвои сосны обыкновенной и оценить возможные изменения стабильности развития сосны обыкновенной в условиях слабого промышленного загрязнения серой и тяжелыми металлами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Габукова В.В. Фосфорный обмен у сосны на Севере. Петрозаводск, 1989. 195 с.
2. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу / Под ре. Проф. И.П.Ермакова. М.: Издательский центр «Академия», 2003. 256 с.
3. Гавриков Д.Е., Баранов С.Г. Методика развития стабильности развития на примере берёзы (*Betula pendula*) // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН, 2006. № 2 948. С.13–17.
4. Гирс Г.И. К методике определения общего и белкового азота в растительных тканях // Исследование обмена веществ в древесных растениях. Новосибирск: Наука, 1985. С.40–45.
5. Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 404–421.
6. Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.
7. Сазонова Т.А., Теребова Е.Н., Галибина Н.А., Таланова Т.Ю. Оценка функционального состояния *Pinus sylvestris* L. в условиях слабого загрязнения // Биологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск, 2001. С.157–175.
8. Теребова Е.Н., Галибина Н.А., Сазонова Т.А., Таланова Т.Ю. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2003. № 1. С.73–77.
9. Теребова Е.Н., Сазонова Т.А., Галибина Н.А. Состояние хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях промышленного загрязнения (Костомукшского ГОК, респ. Карелия) // Растительные ресурсы. 2008. Т. 44. № 2. С. 56–68.
10. Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses revisited / A.R. Palmer, C. Strobeck // In Developmental Instability (DI): Causes and Consequences / Ed. M. Polak. – Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 279–319.
11. Palmer A.R. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns / A.R. Palmer, C. Strobeck // Ann. rev. ecol. syst. 1986. Vol. 17. P. 391–421.

EFFECT OF LOW TEMPERATURE ON GROWTH AND PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WINTER AND SPRING WHEAT PLANTS

Titov A. F., Venzhik Yu. V., Talanova V.V., Nazarkina E.A.

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science, E-mail: titov@krc.karelia.ru

Abstract. The dynamics of some parameters of leaf growth and photosynthetic apparatus activity of winter and spring wheat plants at temperature of 4°C were studied. At first day of cooling we demonstrated the leaf growth retardation and decrease of chlorophyll content and electron transport as well as increase in nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence in winter wheat plants. Then cold resistance of leaf cells of winter wheat increased, the rate of electron transport stabilized, chlorophyll content and nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence increased, and plant growth was resumed. The spring wheat characterized the lower tolerance level, changes in photosynthetic apparatus and leaf growth at temperature of 4°C.

ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РОСТ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ ОЗИМОЙ И ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Титов А.Ф., Венжик Ю.В., Таланова В.В., Назаркина Е.А.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии Карельского научного центра РАН, 185910, Петрозаводск, Пушкинская ул., 11, E-mail: titov@krc.karelia.ru

В условиях Севера дефицит тепла, обусловленный низкими температурами воздуха и почвы, во многих случаях выступает главным фактором, лимитирующим продуктивность культурных растений [8]. Поэтому способность поддерживать активный рост, фотосинтез и другие процессы, участвующие в формировании продуктивности, является важной характеристикой культивируемых видов и сортов. Учитывая это, нами проведено изучение влияния пониженной температуры на рост листьев и ряд показателей активности фотосинтетического аппарата проростков озимой и яровой пшеницы, различающихся по холодоустойчивости.