

Thompson K., Parkinson J.A., Band S.R., Spencer R.E. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora // *New Phytologist*. 1997. V. 136. P. 679–689.

Van Arendonk J.J.C.M., Poorter H. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate // *Plant, Cell and Environment*. 1994. V. 17. P. 963–970.

Van Arendonk J.J.C.M., Niemann G.J., Boon J.J., Lambers H. Effect nitrogen supply on the anatomy and chemical composition of leaf of four grass species belonging to the genus *Poa*, as determined by image-processing analysis and pyrolysis-mass spectrometry // *Plant, Cell and Environment*. 1997. V. 20. P. 881–897.

## ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Сазонова Т.А., Придача В.Б.

Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

Хвойные растения широко представлены в условиях Северо-Запада России. Основными лесообразующими породами являются *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst., которые различаются по своим биологическим характеристикам. В литературе имеется большое число исследований, касающихся лесоводческих проблем (Казимиров и др., 1977; Волков, 2003 и др.), биологии развития (Кищенко, 2000), физиолого-биохимических перестроек в сезонной и онтогенетической динамике (Новицкая, 1984; Габукова, 1989; Чернобровкина, 2001 и др.) хвойных растений данного региона.

Цель нашей работы – исследование эколого-физиологических аспектов жизнедеятельности *Pinus sylvestris* и *Picea abies*. Для оценки жизнедеятельности растительного организма мы использовали параметры водного и минерального обменов. По этим показателям мы изучали реакцию *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. на закономерно изменяющиеся в течение суток и года гидрометеорологические и эдафические условия.

Известно, что исследуемые нами виды хвойных растений хорошо адаптированы к климатическим условиям северных регионов. Результаты нашего исследования в среднетаежной подзоне в сосняке черничном (Республика Карелия, полевая лаборатория «Габозеро») показали высокую интенсивность процесса водного обмена в широких пределах варьирования гидрометеорологических факторов. Это свидетельствовало о приспособленности исследуемых видов к широкому диапазону условий вегетации. Так, максимальная движущая водный поток сила у *Pinus sylvestris* и *Picea abies* наблюдалась при температуре ( $T$ ) и относительной влажности ( $H$ ) воздуха, равных  $\sim 15\text{--}25^{\circ}\text{C}$  и  $\sim 35\text{--}60\%$ . Диапазоны  $T$  и  $H$  одинаковы в разные вегетационные периоды. Их сходство для двух видов древесных растений является правомерным, поскольку они произрастают в регионах с одинаковой вариабельностью климатических условий.

Наши многолетние данные, полученные в условиях достаточного почвенного увлажнения, показали, что водный режим *Pinus sylvestris* и *Picea abies* закономерно изменяется в течение суток и вегетационного периода. Максимальные скорости водного потока по стволам *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. составили 9,96 и 8,60 г см<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Наибольшие среднесуточные величины  $V$ , наблюдаемые в летние месяцы, составили, например, в 1992 г. у *Pinus sylvestris* и *Picea abies*  $3,6 \pm 0,25$  и  $2,9 \pm 0,3$  г см<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Как среднесуточные, так и максимальные величины  $V$  у *Pinus sylvestris* были выше, чем у *Picea abies*, что связано с большим ксилемным сопротивлением у *Picea abies* по сравнению с *Pinus sylvestris* (Hellkvist et al., 1974). Дневные величины водных потенциалов побегов *Pinus sylvestris* и *Picea abies* варьировали в пасмурную и холодную погоду в пределах  $-0,65 \dots -0,95$  МПа, в солнечную – *Pinus sylvestris*  $-1,0 \dots -1,6$  МПа и *Picea abies*  $-1,1 \dots -2,5$ , ночные  $\Psi_{max}$  для обоих видов колебались от  $-0,3$  до  $-0,7$  МПа.

Диапазоны изменчивости показателей водного обмена сохранялись в разные вегетационные периоды. Это явилось основанием для расчета средних за вегетационный период, который является целостным этапом в развитии древесного растения, величин скорости водного потока и водных потенциалов. Мы установили, что усредненные за эти интервалы времени показатели водного режима являются инвариантными, т. е. их величины слабо варьируют в разные вегетационные периоды. Эти данные свидетельствуют об адаптации процесса водного обмена не только к изменяющимся суточным и годичным ритмам, но и к среднегодовым значениям климатических показателей, что согласуется с гипотезой Л.К. Кайбияйна (2003) о существовании параметрической адаптации.

Аналогичные закономерности поддержания устойчивого диапазона варьирования при изменяющихся условиях среды мы установили по показателям минерального обмена *Pinus sylvestris* и *Picea abies*, которые были исследованы в среднетаежной подзоне в сосняке черничном и ельнике черничном (Республика Карелия, Ботанический сад ПетрГУ). Также как и показатели водного обмена, усредненные за период вегетации данные по минеральному обмену – содержание и соотношение  $N : P : K$  в ксилемном соке *Pinus sylvestris* не различались по годам исследования, т.е. являлись инвариантными характеристиками. В то же время отклонения от средних за вегетацию значений мы наблюдали при исследовании годичной динамики содержания и соотношения  $N : P : K$  в ксилемном соке, почках, одно- и двухлетней хвое, поскольку потребности в минеральных элементах в разные фазы развития растения различны. При этом если содержание  $N$ ,  $P$  и  $K$  в разных органах и тканях в течение вегетации колебалось в значительных пределах (в

2–3 раза), то их соотношение варьировало в меньшей степени. Наряду с этим оно значимо изменялось в процессе развития хвои от почки до двухлетней хвои.

Таким образом, исследование переменных водного и минерального обменов во времени выявило их инвариантность в погодичной динамике.

Известно, что ареалы хвойных растений достаточно широки, и они произрастают в различных почвенно-климатических условиях. Поэтому представляло интерес посмотреть, изменяются ли значения инвариантных показателей в пространстве, в частности в зависимости от эдафических условий.

Наши исследования предрасветных и дневных водных потенциалов охвоенных побегов *Pinus sylvestris*, произрастающих в разных эдафических условиях и входящих в экологический ряд сосновых древостоев, показали отсутствие значимых различий в этих величинах как по отдельным дням, так и в целом за период вегетации. Одинаковыми были и диапазоны их изменчивости. Вариабельность этих величин была связана с колебаниями погодных условий и водного статуса растений, но не зависела от почвенных условий.

Изучение показателей минерального обмена *Pinus sylvestris* и *Picea abies*, входящих в экологические ряды сосновых и еловых древостоев, показало стабильность  $N : P : K$  в различных органах, тканях и целом растении. Это свидетельствовало о сбалансированности в растениях основных обменных процессов, несмотря на различия в почвенных условиях. При этом больший уровень стабильности соотношения  $N : P : K$  был отмечен для *Picea abies* по сравнению с *Pinus sylvestris*, для которой выявлены две контрастные группы фитоценозов.

Анализ содержания минеральных элементов по органам растений (хвоя, кора, корни и ствол) показал их зависимость от почвенных условий. В то же время, при расчете на целое растение (единицу массы древостоя) были получены стабильные значения содержания зольных элементов и азота. Для соснового древостоя эта величина составила  $4,51 \pm 0,06$  кг  $t^{-1}$ , коэффициент вариации 3,5%; для елового древостоя –  $1,09 \pm 0,03$  %, коэффициент вариации 7,2%. Этот результат представляет особый интерес, поскольку выявленные различия при расчете на орган и целое растение свидетельствуют о существовании механизма поддержания гомеостаза на уровне организма за счет перераспределения минеральных элементов между органами. Это предположение подтверждается исследованиями структуры фитомассы при изменении почвенно-климатических условий и, в частности, для анализируемых экологических рядов сосновых и еловых древостоев (Казимиров и др., 1977). Сопоставление данных по содержанию минеральных элементов в органах растений и по их структурным характеристикам показало, что при ухудшении почвенных условий увеличивается доля органов более богатых элементами минерального питания (хвоя, корни) и уменьшается доля более бедных (ствол). Такие изменения приводят к тому, что в единице органической массы содержание зольных элементов и  $N$  оказывается постоянным, не зависящим от почвенных условий.

Следовательно, формирование в худших условиях произрастания относительно высоких запасов хвои и корней, т.е. органов, выполняющих ассимиляционную и поглощающую функции, является адаптивным механизмом, направленным на обеспечение необходимого для нормальной жизнедеятельности растения уровня содержания и соотношения элементов минерального питания. В литературе этот механизм называют «структурная адаптация» (Кайбияйнен, 2003).

Результаты нашего исследования показали, что инвариантные показатели по водному и минеральному обмену поддерживаются растительным организмом на определенном уровне и, таким образом, стратегия адаптации древесных хвойных растений к изменяющимся условиям среды направлена на поддержание гомеостаза за счет изменения масс органов растения.

Такую стратегию адаптации обеспечивают ряд структурных особенностей, присущих древесному растению как жизненной форме. Прежде всего, это – значительная масса растения, большая площадь ассимилирующей поверхности, причем разновозрастной; огромные пулы запасных веществ, в том числе субстратов для дыхания; длительная временная продолжительность жизненного цикла и возможность остановки процессов развития; большой объем неживых (одревесневших) тканей в проводящей системе. В отношении хвойных растений большое значение имеет и их эволюционная древность, связанная с типом проводящей системы (трахеиды, а не сосуды). Все это создает большой резерв структурных компонентов, соотношения между которыми могут варьировать, не нарушая целостности растительного организма.

#### Литература

- Волков А.Д. Биоэкологические основы эксплуатации ельников северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск, 2003. 246 с.
- Габужова В.В. Фосфорный обмен у сосны на Севере. Петрозаводск, 1989. 152 с.
- Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: 1977. 304 с.
- Кайбияйнен Л.К. Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск. 2003. Вып. 5. С. 65–73.
- Кищенко И.Т. Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях Карелии. Петрозаводск, 2000. 211 с.

Новицкая Ю.Е., Чикина П.Ф., Софронова Г.И., Габукова В.В., Макаревский М.Ф. Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: 1985. 156 с.

Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: 2001. 175 с.

Hellkvist J., Richards G.P., Jarvis P.G. Vertical gradients of water potential and tissue relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber // J. Appl. Ecol. 1974. V. 11. P. 637–667.

## РАЗВИТИЕ МИКРОРАСТЕНИЙ ЕЖЕВИКИ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ХРАНЕНИИ *IN VITRO*

Саматова И.С., Шарова Е.И., Щипарев С.М., Гавриленко Т.А., Медведев С.С.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский Государственный Университет

Длительное поддержание коллекций генбанков в естественных условиях среды способствует накоплению в растениях заболеваний и вредителей, в результате чего происходит потеря образцов. Практическое решение проблемы состоит в сохранении коллекций в контролируемых условиях среды на основе использования современных технологий. Для поддержания больших коллекций микрорастений необходимо разрабатывать эффективные и низкочастотные методы длительного хранения *in vitro*. Одним из подходов к решению данной проблемы является увеличение сроков беспересадочного хранения через замедление роста микрорастений при понижении температуры до +5°C. Однако при хранении микрорастений в этих условиях низкая температура может действовать, как стрессовый фактор для растения.

Ответы растения на стресс очень сложны, и в них вовлечено много метаболических путей (Steponkus et al., 1993). Особый интерес представляет выяснение роли ферментных систем в приспособлении к неблагоприятным условиям среды. Активное участие во многих адаптивных реакциях растительного организма в ответ на стрессовые факторы принимают различные пероксидазы (Prasad et al., 1995) и активные формы кислорода (АФК), в первую очередь – H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Levine et al., 1994).

Целью настоящей работы является изучение физиологических и биохимических процессов при длительном хранении *in vitro* для разработки методов мониторинга и торможения старения микрорастений.

Объектом исследования служили микрорастения ежевики (*Rubus eubatus*) из *in vitro* коллекции ВНИИР им. Н.Н.Вавилова.

Перед постановкой на длительное хранение было проведено размножение коллекционных микрорастений ежевики путем их черенкования в стерильных условиях. Черенки высаживали на среду Мурасиге-Скуга (МС) (Reed, 1996) с добавлением цитокинина (бензиламинопурина, 1 мг/л). Через 10–14 дней пересаживали на питательную среду МС, дополненную ауксином ИУК (0,4 мг/л), для их дальнейшего роста и укоренения. Через 3–4 недели полученные микрорастения, высотой 30–40 мм, пересаживали в пробирки с питательной средой МС с половинным составом макро- и микроэлементов. На всех этапах работы с микрорастениями использовали фотопериод длинного дня (16 ч освещения и 8 ч темноты) и температуру 20–23°C на свету и 16–18°C в темноте. Отобранные микрорастения высотой 35–60 мм, с 8–15-ю листьями с хорошо сформированной корневой системой переносили в условия длительного беспересадочного хранения (+5°C, интенсивность освещения 500–700 лк и фотопериод короткого дня – 8 часов свет /16 часов темнота). Исследовали динамику изменения биохимических показателей хранящихся при температуре +5°C. У контрольных микрорастений и в вариантах 4, 8 и 12 месяцев хранения анализировали следующие биохимические показатели: содержание свободного пролина, пероксида водорода, а также активность легкорастворимых и ионсвязанных пероксидаз. Получаемые результаты рассчитывали на единицу сырой массы растений.

Для определения содержания свободного пролина использовали модифицированную методику Бутса (Butes et al., 1973). Метод основан на взаимодействии свободного пролина с нингидриновым реактивом, образующим розово-красную окраску. Содержание свободного пролина определяли по калибровочной кривой, построенной с использованием растворов пролина в диапазоне концентраций от 50 до 150 мкг/мл, и выражали в микрограммах на г сырой массы.

Содержание H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> определяли по методу FOX (Gay et al., 2000). Этот метод основан на изменении окраски ксиленового оранжевого при окислении пероксидом водорода Fe<sup>2+</sup> в Fe<sup>3+</sup> в растворе разбавленной серной кислоты. С Fe<sup>3+</sup> связывается краситель ксиленовый оранжевый, образуя комплекс с максимумом поглощения при 560 нм. Концентрацию H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> в пробе рассчитывали по калибровочной кривой, построенной с использованием растворов H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (10–40 мкМ) в хлорной кислоте, подверженных такой же, как проба, процедуре очистки на анионообменной колонке.

Активность растворимых и связанных с клеточными стенками пероксидаз определяли по скорости окисления гваякола, по стандартной методике (Lin et al., 1999). Пероксидазную активность оценивали по ско-