

Fisher D.G., Eschrich W. Import and unloading of ^{14}C assimilate into nonphotosynthetic portions of variegated *Coleus blumei* leaves // Can. J. Bot. 1985. Vol.63. № 10. P. 1708–1712.

ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ ХВОИ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СВЯЗИ С ОБЕСПЕЧЕННОСТЬЮ БОРОМ

Чернобровкина Н. П.

Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

В условиях Северо-Запада России и скандинавских стран отмечается дефицит микроэлемента бора для роста растений, в том числе древесных и в частности – хвойных (Wikner, 1983; Чернобровкина, 2001). У древесных растений дефицит бора снижает интенсивность поглощения элементов питания, процессов фотосинтеза, роста, семеношения, снижает устойчивость к засухе и уменьшает число микоризных окончаний (Wikner, 1983; Mitchell et al., 1987; Lehto, 1994; Brown, Shelp, 1997; Lehto et al., 2000; Mottonen et al., 2001; Ивонис, Чернобровкина, 2002). Представленные в литературе сведения о функциональной активности бора в растениях не являются однозначными и не дают четкого представления о механизмах участия этого микроэлемента в широком спектре проявления жизненных функций древесных растений. В истории исследований функциональной активности бора у растений выдвигались гипотезы, касающиеся роли бора в различных обменах. Согласно одной из гипотез, отмирание точек роста растений при борном голодании происходит в результате истощения энергетических запасов клеток тканей, которое наступает в результате снижения синтеза АТФ и повышения скорости ее дефосфорилирования, вызванного нарушением структуры митохондрий (Тимашев, 1968). При высокой борной недостаточности в органах древесных растений происходит увеличение количества липидных соединений (Dugger, 1983). Исследование жирнокислотного состава суммарных липидов (ЖКС СЛ) в связи с обеспеченностью бором хвойных растений не проводилось, в то время как этот показатель очень важен для характеристики метаболизма древесных растений (Родионов, 1983). Целью данной работы было исследование ЖКС СЛ хвои сеянцев сосны обыкновенной второго года жизни в связи с их обеспеченностью бором.

Объектом исследования были двухлетние сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (450 шт. м²), которые выращивали в лесном питомнике в южной части Карелии. Супесчаные почвы питомника характеризовались оптимальной для роста сеянцев хвойных растений кислотностью (рН 5,2), но недостаточностью бора. В мае было заложено семь вариантов опыта. Для каждого варианта выбран изолированный участок площадью 1,5 м² в 3-х повторностях. Варианты опыта отличались дозой вносимого в почву бора. В первой половине вегетационного периода (5,06, 24,06, 15,07) вносили бор в виде водного раствора борной кислоты в семи дозах – 1) 0,01, 2) 0,03, 3) 0,1, 4) 0,3, 5) 1, 6) 3 и 7) 10 г м⁻². Первые две дозы борной кислоты принимали за низкие, последние две – за высокие, промежуточные – за средние. Контролем для семи вариантов опыта служили соответствующие по уровню питания участки, в почву которых бор не вносили. В течение вегетационного периода поддерживали оптимальный уровень кислотности почвы (до рН 5,0) внесением доломитовой муки (до 200 г м⁻²), проводили рыхление и полив почвы до относительной влажности 70 %. Спустя неделю после проведения последней подкормки (22,07) сеянцы отбирали для анализа содержания бора и ЖКС СЛ хвои.

Содержание бора в растениях определяли спектрофотометрически с применением реактива – азометина производства Германии (Чернобровкина и др., 2007). СЛ экстрагировали по методу Folch с соавторами (Folch et al., 1957). ЖК разделяли на газо-жидкостном хроматографе « Chrom -5». Идентификацию ЖК осуществляли путем сравнения с заведомыми образцами их метиловых эфиров, а также, сопоставлением эквивалентной длины цепи эфиров с табличными данными (Jamieson, 1975). В таблицах приведены средние значения из трех биологических повторностей.

Результаты исследования зависимости интенсивности роста сеянцев сосны обыкновенной второго года жизни от обеспеченности их бором в условиях данного лесного питомника были представлены ранее (Чернобровкина и др., 2007). Судя по величине сухой массы сеянцев, 4-я доза борной кислоты максимально стимулировала рост растений. При использовании этой дозы сухая масса сеянцев к осеннему периоду повышалась на 29 % по сравнению с контролем. Дозы в 3 и 10 г м⁻² оказались токсичными для сеянцев сосны – хвоя сеянцев приобретала желто-бурое окрашивание. Внесение в почву возрастающих доз борной кислоты повышало содержание бора в хвое в соответствии с величинами этих доз (табл. 1). В зависимости от условий минерального питания содержание бора в органах сеянцев могло варьировать в широком диапазоне (6 – 461 мг кг сухого вещества⁻¹) (Чернобровкина и др., 2007). Большая часть бора локализовалась в хвое, где его содержание изменялось под воздействием обеспеченности бором растений в наибольшей степени по сравнению с другими органами. Внесение в почву макро- и микроэлементов способствовало снижению поступления бора в

хвою. В литературе отмечается, что в обеспечении бором древесных растений большое значение имеют почвенные условия – повышенное содержание в почве ионов NH_4^+ , Fe^{3+} , Al^{3+} и повышение pH почвы при известковании способствуют закреплению бора почвенными частицами (Wikner, 1983).

Общее содержание липидных соединений в хвое зависело от обеспеченности бором семянцев. Дополнительное обеспечение бором растений способствовало снижению содержания липидных соединений в хвое (Чернобровкина и др., 2008). Одной из причин последнего могло быть стимулирование использования липидов в хвое семянцев при оптимизации их борного обеспечения. В литературе также было показано, что при высокой недостаточности бора в растениях происходило увеличение содержания липидных соединений (Dugger, 1983).

В составе СЛ хвои было обнаружено 20 видов ЖК, которые в зависимости от степени ненасыщенности представляли собой моно-, ди-, три- и тетраеновые ЖК (табл.2). В наибольшем количестве была представлена линоленовая кислота ($\text{C}_{18:3}$), которая составляла 48,5% от суммы ЖК хвои. Уровни линолевой ($\text{C}_{18:2}$) и пальмитиновой ($\text{C}_{16:0}$) кислот имели близкие значения и составляли соответственно 16,9 и 16,7 % от суммы ЖК хвои. Остальные ЖК содержались в значительно меньшем количестве. В СЛ присутствовали восемь ЖК с короткой углеродной цепью (C_{10} – C_{14}) – деценовая ($\text{C}_{10:1}$), декадиеновая ($\text{C}_{10:2}$), додеценовая ($\text{C}_{12:1}$), додекадиеновая ($\text{C}_{12:2}$), додекатриеновая ($\text{C}_{12:3}$), миристиновая ($\text{C}_{14:0}$), тетрадекадиеновая ($\text{C}_{14:2}$) и тетрадекатриеновая ($\text{C}_{14:3}$). В составе ненасыщенных ЖК преобладали триеновые, содержание которых составляло 51,8 % от суммы ЖК. Содержание диеновых и моноеновых ЖК в СЛ хвои было ниже – 21,4 и 7,6 % от суммы ЖК, соответственно.

Оптимизация борного питания растений, которая приводила к интенсификации их роста, способствовала повышению уровня насыщенных ЖК. Повышение уровня насыщенных ЖК происходило преимущественно за счет содержания пальмитиновой кислоты. При этом уровень ненасыщенных ЖК и индекса ненасыщенности (ИН) ЖК снижался за счет триеновых, преимущественно линоленовой и гексадекатриеновой. Следует отметить, что в контроле и во всех вариантах эксперимента уровень ненасыщенных ЖК был выше уровня насыщенных и составлял 75 – 80% от суммы ЖК.

При выращивании семянцев с использованием стимулирующих рост доз бора содержание короткоцепочечных ЖК в хвое снижалось, что, возможно, было связано с включением их в синтез других ЖК. По предположению В. С. Родионова и соавторов (1983), короткоцепочечные ЖК в хвое деревьев сосны обыкновенной могли использоваться для синтеза других ЖК с более длинной углеродной цепью, так как убыль их содержания в нейтральных липидах сопровождалась ростом концентрации ЖК с более длинной углеродной цепью. Не исключается участие короткоцепочечных ЖК нейтральных липидов хвои в росте побегов сосны, так как перед началом роста концентрация этих кислот резко снижалась, предположительно за счет оттока продуктов их распада в растущий побег. У деревьев сосны накопление короткоцепочечных ЖК в нейтральных липидах хвои происходило в период адаптации сосны к морозу.

При низком или высоком обеспечении бором семянцев сосны отмечался повышенный уровень короткоцепочечных ЖК в хвое. При этом наблюдалось увеличение суммы ненасыщенных ЖК липидов и ИН ЖК хвои в основном за счет содержания линоленовой и гексадекатриеновой кислот. Этот факт можно объяснить с точки зрения адаптации растений к неблагоприятным условиям борного питания. В работе (Макаренко и др., 2005) при исследовании липидов каллусов лиственницы Гмелина было установлено, что для фракции липидов деревьев, растущих на почвах с естественным повышенным содержанием фтора, было характерно более высокое содержание ненасыщенных ЖК по сравнению с контрольными деревьями. Наиболее значительные колебания в содержании ЖК в липидах почек лиственницы в годичном цикле происходили также в группе триеновых ЖК – от 6,5% от суммы в мае до 27,5 % от суммы в ноябре (Алаудинова и др., 2000). Преобладающей кислотой этой группы была линоленовая. В хвое 15-летних деревьев сосны и в почках лиственницы были отмечены увеличение ИН и суммы ненасыщенных ЖК в фосфолипиде к осеннее – зимнему периоду, стабилизация этих показателей в хвое сосны в зимний период и снижение – в весенний (Родионов и др., 1983; Алаудинова и др., 2000). Предположили, что фазовое состояние липидов для защиты почечных меристем у *Betula pendula* регулировалось с помощью синтеза полиненасыщенных ЖК (Ветчинникова и др., 2000).

Таким образом, при дополнительном обеспечении бором семянцев сосны обыкновенной содержание липидов в хвое снижалось. Оптимизация борного питания семянцев, приводившая к интенсификации их роста, способствовала повышению уровня насыщенных ЖК преимущественно за счет пальмитиновой при соответствующем понижении уровня ненасыщенных ЖК и ИН ЖК за счет триеновых, преимущественно линоленовой и гексадекатриеновой. При этом содержание моноеновых и в меньшей степени – диеновых ЖК увеличивалось. Предполагается, что оптимизация борного обеспечения семянцев, приводившая к интенсификации их роста, сопровождалась усилением дефицита азота для роста растений и приводила к повышению насыщенности ЖК липидов хвои, что было характерным и для других растений (Жила и др., 2005). При неблагоприятных условиях борного питания семянцев происходило повышение содержания ненасыщенных и короткоцепочечных ЖК. Повышенный уровень ненасыщенных и низкомолекулярных ЖК СЛ хвои при неблагоприятных условиях почвенного, в частности борного питания, по-видимому, способствовал адаптации хвойного растения к таким условиям.

Содержание ЖК СЛ в хвое семян сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором, % от суммы ЖК

ЖК	Содержание бора в хвое, мг/кг							
	8,9	12,2	14,3	24,6	46,7	115,5	189,9	664,1
10:1+10:2	0,007	0,011	0,043	0,025	0,032	0,022	0,060	0,011
12:1	0,230	0,577	0,346	0,053	0,097	0,247	0,666	0,251
12:2	0,315	0,356	0,458	0,116	0,199	0,367	0,574	0,466
12:3	0,334	0,455	0,476	0,114	0,220	0,513	0,551	0,460
14:0	0,900	1,317	1,394	0,742	0,851	1,205	1,653	1,098
14:2	0,019	0,022	0,022	0,039	0,027	0,052	0,037	0,015
14:3	0,277	0,345	0,574	0,314	0,401	0,407	0,149	0,473
16:0	16,715	20,686	20,221	22,133	18,330	20,529	16,313	16,973
16:1	2,026	1,901	1,748	2,482	2,107	2,142	1,727	1,536
16:2	0,368	0,438	0,472	0,461	0,426	0,467	0,402	0,402
16:3	1,390	0,949	1,009	0,719	0,721	0,957	1,033	1,368
18:0	1,408	2,046	1,754	2,599	1,898	2,138	1,768	1,389
18:1	4,902	7,054	6,338	8,508	8,514	7,376	7,774	5,721
18:2	16,852	17,449	17,724	17,577	19,912	18,279	17,992	15,881
18:3	48,471	40,648	41,344	38,754	38,985	38,220	42,156	47,770
18:4	0,163	0,076	0,203	0,082	0,217	0,762	0,667	0,079
20:1	0,450	0,540	0,837	0,465	1,085	0,794	0,569	0,614
20:2	3,858	3,882	3,757	3,519	4,535	3,658	4,179	4,234
20:3	1,323	1,259	1,324	1,324	1,475	1,888	1,788	1,269
Сумма моноеновых	7,615	10,082	9,311	11,532	11,835	10,581	10,797	8,132
Сумма диеновых	21,412	22,147	22,433	21,711	25,099	22,823	23,185	20,998
Сумма триеновых	51,794	43,657	44,727	41,225	41,801	41,984	45,677	51,341
Сумма насыщенных	19,023	24,049	23,369	25,474	21,079	23,872	19,735	19,460
Сумма ненасыщенных	80,984	75,962	76,674	74,551	78,952	76,150	80,326	80,551
ИН	2,065	1,857	1,892	1,790	1,883	1,852	1,969	2,045

Литература

- Алаудинова Е.В., Миронов П.В., Репях С.М. Жирные кислоты мембранных липидов живых тканей почек лиственницы сибирской // Химия растит. сырья. 2000. №2. С. 41–45.
- Ветчинникова Л.В., Шуляковская Т.А., Канючкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов различных органов *Betula pendula* Roth и *B.Pubeszens ehrh.*, произрастающих в Карелии // Растит. ресурсы. 2000. Вып. 2. С. 85–92.
- Жила Н.О., Калачева Г.С., Волова Т.Г. Влияние дефицита азота на рост и состав липидов зеленой водоросли *Botryococcus braunii* Kiitz IPPAS H-252 // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 357–365.
- Ивонис И.Ю., Чернобровкина Н.П. Влияние микроэлементов и гибберсина на рост и семеношение сосны обыкновенной // Лесоведение. 2002. № 3. С. 79–84.
- Макаренко С.П., Константинов Ю.М., Шмаков В.Н., Коненкина Т.А., Хотимченко С.В. Особенности жирнокислотного состава липидов каллусов лиственницы Гмелина двух географических популяций // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 343–348.
- Родионов В.С. Изменения в мембранных липидах растений при пониженных температурах // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 4–68.
- Родионов В.С., Ильинова М.К., Степанов А.А. Динамика содержания жирных кислот нейтральных липидов, глико- и фосфолипидов однолетней хвои сосны обыкновенной в годичном цикле // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 78–96.
- Тимашев Н.Д. Влияние бора на окислительное фосфорилирование и некоторые другие биохимические свойства митохондрий подсолнечника и ячменя // Физиология растений. 1968. Т. 15. С. 597–603.
- Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: Наука, 2001. 175 с.
- Чернобровкина Н.П., Дорофеева О.С., Ильинова М.К., Робонен Е.В., Верещагин А.Г. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои семян сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором // Физиология растений. 2008. Т. 55. № 3. С. 1–8.
- Чернобровкина Н.П., Робонен Е.В., Изотти С.А., Дорофеева О.С., Шенгелия И.Д. Влияние обеспеченности бором семян сосны обыкновенной на рост в различных условиях минерального питания // Лесоведение. 2007. № 5. С. 69–76.
- Brown P.H., Shelp B.J. Boron Mobility in Plants // Plant. Soil. 1997. V. 193. P. 85–101.
- Dugger W.M. Boron in Plant Metabolism // Encyclopedia of Plant Physiology. New Ser. B / Eds B., Lauchli A. et al. Heidelberg: Springer-Verlag. 1983. V. 15. P. 626–650.
- Folch J., Lees M., Stanley G. H. A Simple Method for the Isolation and Purification of Total Lipids from Animal Tissues // J. Biol. Chem. 1957. V. 226. P. 497–509.
- Jamieson G. R. GLC Identification Techniques for Long-chain Unsaturated Fatty Acids // J. Chromat. Sci. 1975. V. 13. P. 491–497.
- Lehto T. Effects of Liming and Boron Fertilization on Mycorrhizas of *Picea abies* // Plant Soil. 1994. V. 163. P. 65–68.
- Lehto T., Kallio E., Aphalo P.J. Boron Mobility in Two Coniferous Species // Ann. Bot. 2000. V. 86. P. 547–550.

Mitchell R.J., Garrett H.E., Cox G.S., Atalay A., Dixon R.K. Boron Fertilization, Ectomycorrhizal Colonization and Growth of *Pinus echinata* Seedlings // Can. J. For. Res. 1987. V. 17. P. 1153–1156.

Mottonen M., Aphalo P.J., Lehto T. Role of Boron in Drought Resistance in Norway Spruce (*Picea abies*) Seedlings // Tree Physiol. 2001. V. 9. P. 673–681.

Wikner B. Distribution and Mobility of Boron in Forest Ecosystems // Communications Institution Forestalis Fenniae. 1983. № 116. P. 131–141.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ В ЛИСТЬЯХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Шереметьев С.Н.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Исследование межвидовых структурных и структурно-функциональных корреляций на градиентах факторов среды представляет несомненный интерес для выяснения ряда вопросов экологической анатомии и физиологии растений. Межвидовые структурные корреляции могут указать на характер компартментации потоков и объем пулов запасаения в листьях растений, согласованность их изменений при изменении условий произрастания. Существенный вклад в этом направлении был сделан в работе Б. Р. Васильева (1988). Ряд показателей водообмена, судя по всему, имеет определенную структурную основу. Это можно выявить, исследуя структурно-функциональные корреляции. Широко известно, например, что плотность сложения мезофилла является признаком ксероморфной организации растений, она увеличивается в направлении от гумидных к аридным местообитаниям (Гамалей, 1988). Очевидно, что в этом же направлении уменьшаются интенсивность транспирации и оводненность листьев. Судя по всему, должны существовать экологические ряды видов, на материале которых проявляются межвидовые корреляции структурных и функциональных признаков у растений как в пределах экотопа, так и на градиенте факторов среды. Эти корреляции могут помочь выявить иерархию и характер влияния тех или иных структурных признаков на функциональные. Само наличие таких корреляций наводит на мысль о существовании параллельной структурно-функциональной изменчивости у неродственных таксонов. Имеется большой пласт работ, в которых рассматриваются структурные и функциональные характеристики и их взаимосвязи в листьях травянистых или древесных растений в разных экологических условиях (Körner et al., 1989; Garnier, Laurent, 1994; Smith, McClean, 1989; Abrams et al., 1994; Smith et al., 1998; Ackerly, Reich, 1999; Garnier et al., 1999; Pyankov et al., 1999; Gratani, Bombelli, 2000 и др.). Мы попытались выявить такие корреляции в листьях травянистых растений, произрастающих в разных частях широкого градиента влажности почвы.

Скорость испарения воды с поверхности листьев однодольных и двудольных растений связана с плотностью сложения мезофилла. Во всех случаях интенсивность транспирации выше у тех видов, у которых наблюдалось относительно большее количество межклеточных пространств в листьях. Так, для однодольных растений выявляются корреляции интенсивности транспирации с парциальными объемами межклеточников, а также суммарного объема воздушных полостей и межклеточников. Для двудольных также характерна тесная зависимость интенсивности транспирации от суммарного объема межклеточников в листьях растений. Поскольку межклеточные пространства коррелятивно связаны с различными тканями листьев обеих групп растений, то выявляются отрицательные корреляции скорости транспирации с проводящей тканью и склеренхимой у однодольных, а также с проводящей тканью и губчатой паренхимой – у двудольных. Однако эти связи вряд ли имеют существенное и непосредственное влияние на скорость испарения воды.

Для оценки водного дефицита в листьях растений мы использовали показатель, который назвали насыщающее содержание воды (отношение количества воды, попавшего в листья в процессе насыщения, к их сухой массе). Для видов однодольных растений выявлена достаточно тесная корреляция между парциальным объемом эпидермиса и насыщающим содержанием воды. Эта связь показывает, что у видов со сравнительно небольшим парциальным объемом эпидермиса наблюдаются наиболее высокие значения насыщающего содержания воды. У видов двудольных растений парциальный объем эпидермиса не связан с насыщающим содержанием воды. Отсутствие такой зависимости, возможно, свидетельствует о том, что эпидермис не является единственной тканью, накапливающей воду, она достаточно свободно проникает и в ткани мезофилла. Для однодольных растений обнаружена связь между парциальным объемом паренхимной обкладки пучков и этим показателем водного режима. Чем больше (в относительном выражении) развита паренхимная обкладка, тем больше насыщающее содержание воды. Можно предположить, что вода, поступающая в листья в процессе насыщения, концентрируется преимущественно в клетках паренхимных обкладок пучков. Это тем более вероятно, что ни с какими другими тканями мезофилла корреляции насыщающего содержания воды обнаружено не было. Для двудольных растений характерно наличие коррелятивной