

*Voitsekhovskaja O.V.* On the role of sugar compartmentation and stachyose synthesis in symplastic phloem loading. Goettingen, 2002. 168 P.

*Voitsekhovskaja O.V., Koroleva O.A., Batashev D.R., Knop C., Tomos A.D., Gamalei Yu.V., Heldt H.W., Lohaus G.* Phloem loading in two Scrophulariaceae species. What can drive symplastic flow via plasmodesmata? // *Plant Physiology*. 2006. Vol. 140. P. 383–395

## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Галибина Н.А.<sup>1</sup>, Терехова Е.Н.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

<sup>2</sup>Петрозаводский государственный университет

На Европейском Севере сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) основная лесообразующая порода, для которой характерна большая индивидуальная изменчивость и чувствительность к аэротехногенному загрязнению. Любым морфологическим перестройкам предшествуют биохимические изменения, как на уровне клетки, так и всего организма, и первым барьером на пути проникновения воздушных поллютантов в клетку является клеточная стенка. Большое количество работ направлено на изучение влияния различных стрессовых факторов на свойства клеточных стенок травянистых растений. Полученные в этих работах данные дают основание предполагать, что устойчивость растений к высоким концентрациям металлов напрямую зависит от способности различных тканей растения аккумулировать металлы в клеточной стенке (Jarvis et. al., 2002; Macfie, Welbourn, 2000; Philip et. al., 2000; Vázquez et. al., 2000) депонирующие возможности которой ограничены. Для понимания процессов ослабления дерева в условиях загрязнения предпринято изучение реакции клеточных стенок хвои сосны обыкновенной и метаболизма хвои деревьев на условия загрязнения серой и тяжелыми металлами. Исследование проводили в районе действия комбината «Североникель» (Мончегорск). Функциональную активность клеточной стенки хвои оценивали по коэффициенту набухания, составу и количеству ионообменных групп (Мейчик и др., 1999).

Первая серия опытов посвящена изучению свойств клеточной стенки и связанного с ней метаболизма хвои в одинаковых условиях загрязнения. На территории Лапландского заповедника (30 км от комбината) исследовали деревья различных категорий жизненного состояния (I категория – здоровые, IV категория – усыхающие), для диагностики которого использовали методику В.Т. Ярмишко (1997). Анализ содержания тяжелых металлов и серы по категориям состояния дерева показал, что накопление поллютантов в ассимиляционном аппарате хвои сосны не зависело от физиологического состояния дерева (Терехова и др., 2003). Установлено, что в структуру клеточных стенок хвои сосны включены три типа катионообменных групп. Карбоксильные группы полигалактуроновой кислоты (группы ПГУК), карбоксильные группы, не относящиеся к полигалактуроновой кислоте (-COOH группы) и фенольные -ОН группы (Галибина, Терехова, 2008). Влияние поллютантов не приводит к изменению качественного состава функциональных групп, но отражается на их количестве. Клеточные стенки хвои сосны IV категории, по сравнению с I категорией, содержали в 3 раза меньше групп ПГУК, в 2 раза меньше -COOH групп и в 2 раза меньше -ОН групп (табл. 1).

Таблица 1

Значения констант ионизации ( $pK_a$ ) для функциональных групп и их количество (S, мкмоль/г сухой массы) в клеточных стенках хвои деревьев сосны разного жизненного состояния (I и IV категории)

Функциональные группы	I категория (здоровые)		IV категория (усыхающие)	
	$pK_a$	S	$pK_a$	S
- COOH группы ПГУК	4,9±1,23	260±89	3,7±0,81	75±15
- COOH группы	7,5±0,15	420±45	7,5±0,11	210±22
Фенольные-ОН группы	8,9±0,32	950±56	8,6±0,35	550±24

Уменьшение количества карбоксильных групп в структуре апопласта, обеспечивающих ионообменную функцию, приводит к тому, что меньшее количество тяжелых металлов связывается клеточной стенкой и выводится из обмена веществ. Снижение ОН-групп говорит о нарушении структуры вторичной клеточной стенки хвои.

Набухание клеточных стенок оценивали по коэффициенту набухания (Кнаб.), который зависит от степени сшивки полимеров, общего числа функциональных групп и константы их ионизации, концентрации внешнего раствора. Между деревьями двух жизненных форм были выявлены существенные отличия в диапазоне pH

9,1–12,0. Значение коэффициента набухания клеточных стенок хвои в этом диапазоне рН для деревьев сосны IV категории составило в среднем 2,2 гН<sub>2</sub>O/г сухой массы клеточных стенок, а I категории – 1,6 гН<sub>2</sub>O/г сухой массы клеточных стенок. Количество ионообменных групп в клеточной стенке хвои деревьев IV категории было ниже, по сравнению с I (табл. 1), что должно было приводить к меньшим значениям набухания у IV категории, но этого не происходило. Поскольку, главным фактором, определяющим набухание, является степень поперечной связанности полимерных цепей в клеточной стенке, то можно заключить, что жесткость трехмерной структуры клеточной стенки хвои деревьев IV категории ниже, по сравнению с I категорией. Рассмотренные свойства клеточной стенки хвои могут свидетельствовать о снижении барьерной функции клеточной стенки, препятствующей проникновению поллютантов внутрь клетки у растений сосны IV категории жизнеспособности. Тяжелые металлы и органогенные экзогенные вещества поступают через плазматическую мембрану в цитозоль, вызывают различные нарушения метаболических процессов внутри клетки. Вследствие чего происходят изменения на уровне основных обменов веществ.

Во второй серии опытов исследовали функциональную активность клеточной стенки и метаболизм хвои сосны по градиенту загрязнения. Изучение проводили на пробных площадях, расположенных на расстоянии 10 км (зона разрушения экосистем) и 100 км (контрольная зона) от комбината. На расстоянии 10 км от комбината произрастали единичные деревья сосны, продолжительность жизни хвои у которых 2–3 года (Ярмишко, 1997), внешне это усыхающие деревья сосны, категорию которых можно обозначить как 4 «минус». Содержания серы и тяжелых металлов в хвое сосны обыкновенной с приближением к источнику загрязнения увеличивалось. В структуру клеточных стенок хвои сосны также включены три типа катионообменных групп: группы ПГУК, –СООН группы и фенольные –ОН группы. Аэротехногенное загрязнение не изменяло их качественный состав, а отражалось только на количестве. По градиенту загрязнения у растений сосны 4 «минус» категории в клеточных стенках хвои сосны наблюдалось снижение в 2 раза фенольных –ОН групп (табл. 2).

Таблица 2

**Значения констант ионизации (рК<sub>а</sub>) для функциональных групп и их количество (S, мкмоль/г сухой массы) в клеточных стенках хвои деревьев сосны на разном расстоянии от комбината**

Функциональные группы	10 км (4 «минус» категория)		100 км (контроль)	
	рК <sub>а</sub>	S	рК <sub>а</sub>	S
- СООН группы ПГУК	5,5±0,23	250±69	5,1±0,81	200±15
- СООН группы	7,2±0,15	400±45	7,4±0,11	420±22
Фенольные-ОН группы	9,0±0,12	600±56	9,0±0,11	1000±24

Поскольку веществами фенольной природы (лигнин, фенольные спирты, кислоты) богаты в основном вторичные клеточные стенки, можно заключить, что меньшее количество ОН –групп у деревьев 4 «минус» категории, по сравнению с контрольными деревьями, связано с нарушением у них структуры вторичной клеточной стенки. При этом количество –СООН группы не зависело от градиента загрязнения. Возможно, структура и ионообменная способность первичной клеточной стенки сохраняются за счёт достаточного количества карбоксильных групп. Наличие ионообменных групп, входящих в состав полимерных соединений клеточной стенки обуславливает способность к набуханию (связывание коллоидно-связанной воды). По градиенту загрязнения, наблюдается тенденция увеличения коэффициента набухания клеточных стенок. Это хорошо согласуется с данными по постоянству карбоксильных групп в клеточной стенке хвои по градиенту загрязнения.

Таким образом, в условиях умеренного хронического загрязнения (30 км от комбината) наблюдается дифференцировка растений сосны на четыре категории жизнеспособности: здоровые, ослабленные, сильно ослабленные и усыхающие. При ухудшении жизненного состояния дерева происходит снижение ионообменной способности (снижение карбоксильных групп), нарушение структуры вторичной клеточной стенки (снижение ОН-групп), уменьшение жесткости стенки (увеличение набухания). У ослабленных растений из-за «структурной недостаточности» (т.е. меньшего количества ионообменных групп) часть общего потока тяжелых металлов не задерживается клеточной стенкой. В результате, металлы, поступающая через плазматическую мембрану в цитозоль, вызывают различные нарушения метаболических процессов внутри клетки (снижении ассимиляционной активности, процессов фосфорилирования, интенсивности дыхания). Вследствие чего происходит снижение интегральных параметров организма. Морфологически эти процессы диагностируются появлением ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих деревьев сосны (2–4 категории жизнеспособности). Это классическая реакция растений на умеренное промышленное загрязнение. В сильных условиях загрязнения (10 км от комбината) выживает только одна категория деревьев, выделенная на участке умеренного загрязнения, как первая. По мере нарастания промышленной нагрузки выжили самые генетически устойчивые особи сосны (2–4 категории погибли). Эти устойчивые сосны перешли в особое стрессовое состояние, которое мы выделили как 4 «минус» категория. Функциональная активность первичной клеточной стенки не нарушена (постоянство количества карбоксильных групп). На деревьях осталась хвоя 2-3 лет жизни, которая характеризуется высоким метаболическим статусом (Теребова и др., 2001). Это всё на фоне

снижения ассимиляционной активности, процессов фосфорилирования, интенсивности дыхания и как результат структуры вторичной клеточной стенки хвои. Возможно, устойчивые растения сосны осуществляют структурные перестройки (отмирание веток, сброс хвои, снижение ростовых процессов), для сохранения оставшейся хвои, под-держивая функциональную активность клеточной стенки и метаболизма хвои.

*Литература*

- Галибина Н.А. Клеточные оболочки *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb в условиях промышленного загрязнения среды // Сборник работ аспирантов и соискателей Института леса / Под ред. Волкова А.Д. Петрозаводск, 2002. С. 14–24.
- Галибина Н.А., Терехова Е.Н. Особенности свойств клеточных стенок хвои здоровых и ослабленных растений сосны обыкновенной // Физиология растений, 2008, том 55, № 3.
- Терехова 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. 73–76.
- Терехова Е.Н. и др. // Азотные соединения в хвое растений в условиях промышленного загрязнения. Лесной журнал, 2001. № 5-6. С. 47–52.
- Мейчик Н.Р., Ермаков И.П., Савватеева М.В. Ионогенные группы клеточной стенки корней пшеницы // Физиология растений. 1999. Т. 47. С. 42-47.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб: Изд-во НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.
- Jarvis M.D., Leung D.W.M. Chelated lead transport in *Pinus radiata*: an ultrastructural study // Environmental and Experimental Botany. 2002. V. 48. P. 21–32.
- Macfie S. M., Welbourn P. M. The Cell Wall as a Barrier to Uptake of Metal Ions in the Unicellular Green Alga *Chlamydomonas reinhardtii* (Chlorophyceae) // Arch. Environmental Contam. Toxicol. 2000. V. 39. P. 413-419.
- Philip L., Iyengar L., Venkobachar C. Site of Interaction of Copper on *Bacillus Polymyxa* // Water Air Soil Pollut. 2000. V. 119. P. 11–21.
- Vázquez M. D., Fernández J. A., López J., Carballeira A. Effects of Water Acidity and Metal Concentration on Accumulation and Within-Plant Distribution of Metals in the Aquatic Bryophyte *Fontinalis antipyretica* // Water Air Soil Pollut. 2000. V. 120. P. 1–20.

**ПЕРСПЕКТИВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ И ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**

**Гамалей Ю.В.**

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

Значительным событием в современной ботанике стало появление и интенсивное развитие баз данных, содержащих информацию о возрасте таксонов – времени их наиболее ранней фиксации в палеонтологической летописи. Наиболее полная и информативная из баз, представленных в Интернете, – The Paleobiology Database (PBDB) (<http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>). Возможность получить сведения о возрасте семейств, а в некоторых случаях, и родов покрытосеменных растений, при всей условности этой информации, – важная предпосылка для прогресса исследований в области сравнительной морфологии, анатомии, физиологии растений. Такой информации очень не хватало. Ее сбор, систематизация, критический анализ по разным источникам, плюс резко возросший уровень доступности позволяют проецировать таксономические и эволюционные ряды структур и функций растений на изменения параметров климата, геоморфологии и гидрологии континентов. При установлении корреляций между таксономическими признаками и экологическими их предпосылками перспективы сближения сфер интересов анатомов, морфологов, физиологов, систематиков и геоботаников получают новый, значительно более прочный фундамент, который может обеспечить путь к объединению эволюционного и экологического направлений анатомии и физиологии. Вехи этого пути уже просматриваются и могут быть проиллюстрированы на примере развития нескольких ботанических тематик.

С момента обнаружения коронарной анатомии тканей в листьях многих цветковых растений и ее корреляции с кооперативным C<sub>4</sub> фотосинтезом отечественными и зарубежными школами сравнительных анатомов и физиологов интенсивно разрабатывается тематика экологической эволюции фотосинтеза. К настоящему моменту коронарная анатомия и обеспечиваемый ею C<sub>4</sub> фотосинтез установлены для 7 тысяч видов трав, относящихся к 3 семействам однодольных и 15 семействам двудольных растений. Ни одно из этих семейств не является монотипным по этому комплексу признаков. Во многих из них отсутствует и полный эволюционный ряд: C<sub>3</sub>, C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> (промежуточные), аспартатные (NAD-ME) и малатные (NADP-ME) C<sub>4</sub> виды. Но оба эволюционно продвинутых C<sub>4</sub> синдрома – аспартатный и малатный, как показал возрастной анализ таксонов, во всех семействах имеют общее время становления (Гамалей и др., 1992; Ehleringer et al., 1997; Kellogg, 1999, Sage, 2004). Аспартатный синдром, распространенный среди представителей сем. Poaceae и 5 семейств двудольных, возник на фоне аридизации и дифференциации климата в миоцене, сопровождавшихся становлением пустынных и солончаковых биомов. Малатный синдром, встречающийся более широко – во всех 18 се-