

На правах рукописи

ФУКСМАН Ирма Людвиговна

**ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА
МЕТАБОЛИЗМ ВЕЩЕСТВ ВТОРИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ
У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

03.00.16 экология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Санкт-Петербург, 1999

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы

Исследованию биологической роли веществ вторичного метаболизма (эфирных масел, фенолов, смол) до последнего времени уделялось мало внимания. Более того, их биологическая роль совсем недавно отрицалась. В настоящее время вещества вторичного метаболизма обнаружены в тканях очень многих растений, и не только в наружных и внутренних секреторных структурах, но и в неспециализированных тканях стебля, листа и корня (Рошина, Рошина, 1989).

Для корректного определения изменений, происходящих в составе и содержании вторичных метаболитов под влиянием различных неблагоприятных факторов внешней среды, необходимо исследовать их у растений в норме. Исследования эти необходимы еще и потому, что многие вторичные метаболиты биологически активны и могут быть использованы в различных областях народного хозяйства. Так, из хвойных древесных растений углеводородными растворителями извлечены полипенолы, стерины, лабдановые спирты, сесквитерпеновые соединения и другие. Специфические свойства этих веществ позволяют найти применение им в медицине, сельском хозяйстве и парфюмерно-косметической промышленности (Рошин и др., 1986; Рошин и др., 1993 а, б; Васильев и др., 1996). Систематических исследований вторичных метаболитов древесных растений на северо-западе Европейской части России не проводилось.

Наиболее распространенной ценной лесообразующей породой на Северо-Западе является сосна обыкновенная. Хвойные растения отличаются особой морозостойкостью, поэтому вопросы, связанные с адаптацией древесных растений к холоду, рациональнее изучать на примере хвойных деревьев. Их высокой морозоустойчивости способствует, вероятно, наличие в их тканях смоляных кислот, которые в лиственных породах не обнаружены. Биосинтез смоляных кислот до сих пор практически не исследован.

Изучение вторичных метаболитов сосны имеет не только научное, но и практическое значение, так как жирные и смоляные кислоты древесины сосны при сульфатной варке превращаются в талловое масло и канфоль, а эфирные масла - в скипидар; при промышленной переработке древесной зелени выделяются эфирные масла. Качество этих продуктов во многом определяется составом исходного сырья. Таким образом, эти исследования способствуют решению еще одной экологической проблемы - комплексного и рационального использования древесного сырья.

Есть предпосылки к тому, что вещества вторичного метаболизма, называемые еще стрессовыми метаболитами (Рошина, Рошина, 1989), рационально использовать как индикаторы физиологического состояния древесных растений, находящихся под влиянием поллютантов. Для оценки состояния лесных экосистем лучших индикаторов, чем сами лесные породы, не существует. Одной из таких пород является сосна обыкновенная. Она обладает высокой чувствительностью как к острым, так и хроническим действиям сернистого ангидрида. Обращает на себя внимание наибольшая чувствительность сосны обыкновенной по сравнению с другими видами древесных растений практически во всех регионах (Ярмишко, 1997). Исходя из вышесказанного, основное внимание уделено в работе именно этой породе.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

Буданцев А.Л.

доктор химических наук, профессор

Рошин В.И.

доктор биологических наук, профессор

Ярмишко В.Т.

Ведущая организация: Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства

Защита состоится "15 XII" 1999 г. в 14⁰⁰ час. на заседании диссертационного совета Д 063.50.06 в Санкт-Петербургской государственной Лесотехнической академии им.С.М.Кирова по адресу: 194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5, зал заседаний, главное здание ЛТА.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Санкт-Петербургской государственной Лесотехнической академии им.С.М.Кирова

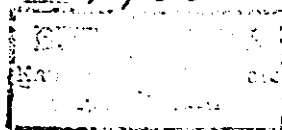
Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим присылать ученому секретарю диссертационного совета Д 063.50.06 по адресу: 194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5.

Автореферат разослан "2" XI 1999 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Ф.А.Чепик

1499281с



Цель и задачи исследований

Целью настоящей работы являлось определение роли вторичных метаболитов в адаптации древесных растений лесных биогеоценозов к действию неблагоприятных природных и антропогенных факторов внешней среды.

Для достижения ее необходимо было решить следующие задачи:

- 1). Изучить состав вторичных метаболитов основных лесообразующих пород северо-запада таежной зоны России.
- 2). Исследовать воздействие низких температур на состав и содержание веществ вторичного происхождения в сосне обыкновенной.
- 3). Изучить сезонную динамику состава и содержания вторичных метаболитов сосны обыкновенной.
- 4). Определить зависимость состава и содержания вторичных метаболитов от климатических условий произрастания древостоя.
- 5). Изучить реакцию веществ вторичного происхождения на воздействие поллютантов и оценить возможность использования их в качестве показателя для ранней диагностики физиологического состояния деревьев в условиях техногенного загрязнения.

Научная новизна

Проведены систематические исследования вторичных метаболитов основных лесообразующих пород на северо-западе таежной зоны России. Подробно изучены состав и содержание веществ вторичного происхождения *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L.

Исследована сезонная динамика вторичных метаболитов сосны и влияние на них климатических условий произрастания древостоя. Установлено, что при пониженных температурах внешней среды в тканях сосны обыкновенной происходит увеличение содержания вторичных метаболитов, возрастает степень ненасыщенности жирных кислот, усиливается биосинтез наиболее летучих компонентов эфирных масел. Показано, что при понижении температуры внешней среды происходят изменения в составе и содержании не только жирных, но и смоляных кислот в древесине сосны обыкновенной, возрастает содержание дегидроабетиновой кислоты, то есть, смоляные кислоты, наряду с липидами, участвуют в процессах, способствующих повышению морозоустойчивости сосны.

Выявлена активная реакция вторичных метаболитов сосны обыкновенной на воздействие антропогенных факторов, в частности, техногенных загрязнений. Биохимическими и цитологическими методами показано, что под влиянием поллютантов в хвое сосны увеличивается содержание фенолов, ростовых веществ, происходят изменения в составе эфирных масел, значительно повышается относительное количество наиболее летучих компонентов, особенно, α -пинена. Все это свидетельствует о защитной роли веществ вторичного происхождения.

Полученные результаты вносят определенный вклад в развитие теории адаптации древесных растений к суровым условиям существования Севера и техногенному загрязнению.

Практическая ценность

Оптимальным физиологическим показателем состояния сосновых древостоев в условиях техногенного загрязнения является содержание α -пинена в хвое. Предложено использовать α -пинен в качестве маркера, определяя его содержание методом газ-жидкостной хроматографии. Этот метод удовлетворяет всем требованиям, предъявляемым к выбору индикатора диагностики состояния древостоя (он несложен, не требует много времени и хорошо воспроизводим) (Ярмишко, 1997).

Полученные результаты рационально использовать при разработке шкалы для оценки физиологического состояния сосны по содержанию α -пинена в хвое сосновых древостоев с разной степенью техногенного загрязнения. С применением переносного портативного хроматографа и методики прямого хроматографирования растительного материала, без предварительного выделения эфирных масел (Степанов, Дубовенко, 1970), можно производить индикацию состояния древостоев непосредственно на пробных площадях. Этот показатель сможет дополнить существующий перечень характеристик различных компонентов сообществ сосны обыкновенной, используемых для индикации атмосферного загрязнения на Европейском Севере (продолжительность жизни хвои, изменение ее цвета, интенсивность охвоения боковых побегов и т.д.) (Ярмишко, 1997).

В исследуемых элементах фитомассы основных лесообразующих пород (сосны, ели, березы и осины) выявлено множество ценных компонентов, представляющих собой биологически активные вещества, применяющиеся в медицине, сельском хозяйстве и парфюмерно-косметической промышленности. Результаты проведенных исследований могут быть применены для решения задач комплексного использования древесного сырья.

Во внешней части коры (корке) ели европейской обнаружено довольно значительное содержание эфирных масел (0,38% от абс. сух. в-ва). Рекомендуется их промышленное выделение наряду с выделением эфирных масел из древесной зелени ели, содержание эфирных масел в которой составляет 0,1-0,2% от абс. сух. в-ва. Технологам сульфатно-целлюлозной промышленности рекомендуется производить расчет выхода и качества таллового масла, учитывая место и сроки заготовки древесного сырья. Из древесины, заготовленной в более северных районах и в зимний период, можно получать повышенный выход таллового масла (при увеличении содержания в древесине липидов и смоляных кислот выход таллового масла увеличивается) и при ректификации выделять из него фракцию, богатую высоконасыщенными жирными кислотами, которая по своим физико-химическим свойствам близка к высыхающим маслам. Это позволит высвободить для народного хозяйства большое количество растительных масел, идущих на получение олифы.

При промышленном выделении эфирных масел из древесной зелени сосны также рекомендуется учитывать эти факторы, так как из хвои сосны, произрастающей в неблагоприятных условиях (при техногенном загрязнении и в зимний период) можно получать эфирные масла, состоящие почти исключительно из α -пинена. Последний является сырьем для синтеза разнообразных ценных продуктов.

Защищаемые положения

1. Вещества вторичного метаболизма, или так называемые стрессовые метаболиты, рационально использовать в качестве показателя для ранней диагностики физиологического состояния сосновых древостоев в условиях техногенного загрязнения. Оптимальным показателем являются эфирные масла, в частности, содержание в них легколетучего компонента - α -пинена.

2. При пониженных температурах в тканях сосны обыкновенной происходят изменения в составе вторичных метаболитов: наблюдается увеличение их содержания, возрастает степень ненасыщенности жирных кислот, усиливается синтез низкомолекулярных жирных кислот, увеличивается содержание эфирных масел, а в их составе растет количество наиболее летучих компонентов, происходят изменения и в составе смоляных кислот, возрастает содержание дегидроабетиновой кислоты. Все это способствует процессам адаптации сосны к низким температурам.

3. В исследуемых элементах фитомассы основных лесобразующих пород (сосна, ель, береза и осина) выявлено множество вторичных метаболитов, которые являются биологически активными и применяются в медицине, сельском хозяйстве и парфюмерно-косметической промышленности. Результаты проведенных исследований рекомендуется применять для решения задач комплексного использования древесного сырья.

Апробация работы

Основные положения диссертации представлялись на конференциях и симпозиумах - Всесоюзной научно-технической конференции "Рациональное и комплексное использование лесных ресурсов" (Москва, 1980); Всесоюзной конференции "Химия и использование экстрактивных веществ древесины" (Горький, 1982); Всесоюзной конференции "Проблемы физиологии и биохимии древесных растений" (Красноярск, 1982); V Всесоюзном симпозиуме по ультраструктуре растений (Кишинев, 1983); Всесоюзной научно-практической конференции "Исследование и комплексное использование побочных продуктов сульфатно-целлюлозного производства" (Архангельск, 1983); Второй Всесоюзной конференции "Механизмы криповреждений и криозащиты биологических объектов" (Харьков, 1984); Всесоюзной конференции "Экстрактивные вещества древесных растений" (Красноярск, 1986); XI Всесоюзного симпозиума "Биологические проблемы Севера" (Петрозаводск, 1986); Всесоюзном совещании "Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях" (Москва, 1986); III Всесоюзной конференции "Проблемы физиологии и биохимии древесных растений" (Петрозаводск, 1989); III Всесоюзной конференции "Химия и использование экстрактивных веществ дерева" (Горький, 1990); рабочем семинаре по программе "Состояние лесов Карелии, Ленинградской области и Финляндии" (Хельсинки, 1994); 2-й международной конференции "Экология и охрана окружающей среды" (Пермь, 1995); Международной конференции по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 1997); 3-м ежегодном симпозиуме "Физико-химические основы физиологии растений и биотехнологии" (Москва, 1997); Всероссийской конференции "Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков" (Санкт-Петербург, 1998); Всероссийском совещании и выездной научной сессии "Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия" (Апатиты, 1998); Международной конференции "Экология таежных лесов" (Сыктывкар, 1998), Международном семинаре "Роль деструктивной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды. Биотическая регуляция." (Петрозаводск, 1998).

Публикации

По теме диссертации опубликовано более 60 работ.

Структура диссертации

Диссертация изложена на 323 страницах машинописного текста, состоит из введения, семи глав, заключения, выводов и списка используемой литературы (505 наименований).

Работа выполнена в Институте леса Карельского НЦ РАН в 1975-1998 гг. в соответствии с планом научно-исследовательских работ, включающим государственные задания и программы (№ гос. регистр. 01870098409, 01.90.0037734, 01.91.00371007). Автор являлся руководителем и ответственным исполнителем разделов. Проект Фуксман И.Л. "Вещества вторичного метаболизма - оптимальный индикатор состояния сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения" поддержан РФФИ на период с 1998 - 2000 гг.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ РАСТЕНИЙ

Вторичные метаболиты представлены в растениях огромным количеством индивидуальных соединений. Они возникают в результате несбалансированного роста, приводящего к появлению избыточного количества интермедиа, на накопление которых организм отвечает превращением их до вторичных соединений (Haslam, 1985). К веществам вторичного происхождения относятся фенолы, эфирные масла, смоляные кислоты, ростовые вещества, стеринны, альдегиды, эфиры (Hagtmann, 1985).

Продуктами внутриклеточной секреции в большинстве случаев являются соединения, образованные в процессе фотосинтеза, и основное место их синтеза - мембраны хлоропластов, хотя некоторые из вторичных метаболитов образуются и в других органеллах: эндоплазматическом ретикулуме, аппарате Гольджи и его везикулах, микросомах, лейкопластах.

Химический состав секретов, особенно нерастворимых в воде, является предметом интенсивного изучения, что особенно необходимо, поскольку многие продукты внутренней секреции имеют важное значение для производства (Иванов, 1961; Комшилов, 1965; Тюкавкина и др., 1975; Черняева и др., 1986; Пенегова и др., 1987; Репях и др., 1996; Рубчевская, 1997). Кроме того, вторичные метаболиты - это биологически активные соединения, что дает возможность использовать их в различных областях народного хозяйства (Рошин и др., 1986; Шевцов, Ралдугин, 1990; Рошин и др., 1993; Васильев и др., 1996). Исследуется участие вторичных метаболитов в онтогенезе древесных растений (Туманов, Красавцев, 1955; Генкель, Окнина, 1964, 1969; Верещагин, 1972; Судачкова, 1973; Новицкая, 1978; Родионов и др., 1978; Чернодубов, Дерюжкин, 1990; Бабушкина и др., 1991), изучается значение веществ вторичного происхождения в процессах адаптации растений к различным географическим условиям произрастания (Иванов, 1961; Комшилов, 1970; Чудный, Проказин, 1973; Степень, Климова, 1985; Чернодубов, Дерюжкин, 1990).

Проводятся исследования биологической роли вторичных метаболитов в механизмах взаимодействия растений и насекомых-фитофагов (Исаев, 1967; Рожков, 1981). Еще в 1920-1940 годах Б.П.Токин и Н.Г.Холодный пришли к выводу о том, что выделяемые в атмосферу органические вещества являются исключительно важным фактором межвидового взаимодействия организмов в экосистемах. С другой стороны, большой интерес представляет проблема влияния вторичных продуктов окисления фитогенных терпенов в атмосфере на отдельные растения и на экосистемы в целом: установлено, что совместное окисление терпенов и антропогенных загрязнителей приводит к образованию фитотоксикантов (Исидоров, 1992, 1994).

В большинстве работ, посвященных методам биохимической диагностики состояния лесных биогеоценозов, исследуются продукты основного обмена (Николаевский, Белокрылова, 1980; Артамонов, 1986; Барахтенкова, 1987; Израэль и др., 1987; Юкинс, 1988). Они являются метаболитически активными и имеют сложную суточную динамику, что делает проблематичным использование их как индикаторов состояния растений (Шумейко, Осипов, 1994). Вторичные метаболиты, большее время, чем продукты основного обмена, сохраняют информацию о воздействии стрессов на растительный организм. Кроме того, известно, что любые нарушения в основном обмене влияют на характер и интенсивность вторичного метаболизма растений (Гетко, 1989). В последнее время в литературе появляется все больше сообщений о возможности использования вторичных, или так называемых,

стрессовых метаболитов (Рощина, Рощина, 1989), для характеристики физиологического состояния растений. В основном речь идет о фенольных соединениях. Так, цитологические исследования, выполненные на хвое сосны и ели, произрастающих в загазованной среде городов и в окрестностях промышленных предприятий (Soikkeli, 1981; Tugulen, Hultunen, 1990; Giertych, Werner, 1996), показали накопление фенолов в хвое в этих условиях. Эфирные масла в этом плане практически не исследуются. Имеются лишь немногочисленные противоречивые сведения о реакции эфирных масел на воздействие загрязнителей на растения (Buscher, 1982; Рожков, Массель, 1982; Акимов, 1989; Маслаков и др., 1994; Судачкова и др., 1997). В качестве наиболее информативных метаболитов предлагается использовать монотерпены и водорастворимые производные фенольной группы - флавоноиды (Протасов, 1997). В обзорной статье, посвященной состоянию и перспективам изучения влияния стрессов на древесные растения, Н.Е.Судачкова (1998) тоже предлагает обратить внимание на уникальную способность хвойных усиливать производство терпенов в ответ на стрессовые воздействия. Современные методы газовой хроматографии, с помощью которых анализируются эфирные масла, должны являться главными инструментами физиологического диагноза (Рощина, Рощина, 1989). Они позволяют оперативно зафиксировать изменения, происходящие в составе компонентов, находящихся в растении в очень небольших количествах. В.Т.Ярмишко (1997) тоже предлагает для индикации состояния древостоев сочетать использование чувствительных растительных биомониторов с тонкими инструментальными методами измерений.

Таким образом, в литературе накоплена значительная информация о веществах вторичного происхождения, из которой следует, что их физиологическая роль еще только изучается. Имеются предпосылки для использования вторичных метаболитов в качестве индикатора состояния древостоев в условиях техногенного загрязнения, но нет четкого понимания метаболизма этих соединений при воздействии на растения загрязнителей и других видов стресса.

2. ОБЪЕКТЫ, УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе приведены результаты исследований с 1975 по 1998 гг. Объектами изучения являются наиболее ценные древесные породы, произрастающие на северо-западе таежной зоны России: *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Betula pubescens* Ehrh. и *Populus tremula* L. Наиболее распространенной породой является сосна обыкновенная, поэтому основное внимание в работе уделяется ей.

Качественный состав вторичных метаболитов и их сезонная динамика исследовались в лесных насаждениях в районе г.Петрозаводска. Изучение влияния климатических условий произрастания на состав и содержание веществ вторичного происхождения в сосне обыкновенной проводилось на территории Ленинградской обл. (г.Лодейное Поле - 59° с.ш.), Карелии (г.Петрозаводск - 62° с.ш., г.Медвежьегорск - 63° с.ш. и пос.Сосновец - 65° с.ш.) и Мурманской обл. (пос. Полярные Зори - 68° с.ш.). Дано таксационное описание пробных площадей.

Сравнительное изучение средневозрастных сосновых древостоев, произрастающих в районах с различным уровнем загрязнения, проводили в насаждениях фонового (заповедник "Кивач" в 60 км от г.Петрозаводска) и локального мониторинга с относительно несущественным загрязнением, в основном, сернистым ангидридом (зона влияния Костомукшского горно-обогатительного комбината на территории Карелии и Финляндии), а также с сильным хроническим загрязнением

сернистым ангидридом и тяжелыми металлами (окрестности комбината "Североникель" в районе г.Мончегорска).

Исследования влияния различных температур на состав и содержание вторичных метаболитов в древесине трехлетних саженцев сосны проведены в регулируемых условиях в фитотроне. Эксперименты по фумигации сосны двуокисью серы проводились в герметичной камере. Влияние "кислотного дождя" на саженцы сосны исследовалось в закрытом помещении при температуре +10° С и естественном освещении. В опытах по влиянию тяжелых металлов на физиологические процессы в саженцах сосны были использованы следующие соли: $MnSO_4$, $CuSO_4$ и $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$.

Для исследования состава и содержания вторичных метаболитов в тканях древесных растений применяли методы экстракции, гидроdistилляции и спектрофотометрии. Для разделения и идентификации отдельных групп соединений использовали различные физико-химические методы, преимущественно, элюентную, тонкослойную (ТСХ), газожидкостную (ГЖХ) и препаративную хроматографию, а также ИК-спектроскопию.

Определение содержания летучих органических соединений в воздушной среде проводили методом мокрого сжигания (Ляхно, Козлова, 1964), качественный состав соединений анализировали улавливанием на сорбент (силикагель), последующим элюированием диэтиловым эфиром в аппаратах Сокслета (Степень, Чуркин, 1982) и газо-жидкостным разделением. Экстракцию, очистку и хроматографирование на бумаге природных регуляторов роста выполняли по методике Ивоинса и Хохлиной, (1987). Биологическую активность ростовых веществ определяли по росту гипокотилей салата. Содержание гиббереллинов высчитывали по эквиваленту гиббереллина A_3 в $\mu\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1}$ воздушно-сухой массы согласно калибровочной кривой. Количество ингибиторов роста приведено в условных единицах. Одна условная единица соответствует 10% ингибирования роста биотеста. Спектрофотометрически определяли свободный пролин с использованием ингибидринового реактива (Bates, Walderen, 1973), пластинчатые пигменты (Лямарь, Сахарова, 1974), липиды - после их сжигания в серной кислоте (Marsh, Weinstein, 1966), концентрацию SO_2 в воздушной среде по методике (Руководство по контролю..., 1979) и содержание серы в хвое по реакции с хлористым барием (Ринькис и др., 1987), фенолов - по реакции с п-нитроанилином (Александрова, Осипов, 1985), тяжелых металлов методом атомно-адсорбционного поглощения (Методика подготовки..., 1992; Методика количественного..., 1992).

Полученные данные обработаны статистически (Леонтьев, 1966).

3. КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ ОСНОВНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ РОССИИ

Сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L.

Фракционный анализ экстракта из заболонной части древесины сосны свидетельствует о преобладающем содержании в нем нейтральных веществ - до 95% от экстракта, галактолипидов обнаружено немного - 3-4%, и в еще меньшем количестве содержатся фосфолипиды - до 2%. В процессе группового анализа экстракта было установлено, что в нем содержится около 24% свободных и 11% связанных жирных кислот, около 55% смоляных кислот и 10% неомыляемых веществ; следовательно, исследование качественного состава эфирного экстракта древесины

сосны показывает, что в нем высоко содержание жирных и смоляных кислот, поэтому много внимания было уделено изучению их состава.

Кислотный состав исследовался методом газо-жидкостной хроматографии. В эфирном экстракте древесной части саженцев было обнаружено 52 кислоты, из них 8 - смоляных и 44 - жирных.

В липидах древесины сосны установлен высокий уровень содержания ненасыщенных жирных кислот с углеродной цепочкой из 18 атомов, таких как олеиновая, линолевая, линоленовая. Содержание их в сумме составляет свыше 30% от общего количества жирных и смоляных кислот, или 69,0% от суммы жирных кислот. В меньшем количестве представлены насыщенные жирные кислоты: пальмитиновая - около 2,0% от суммы всех кислот, или 4,6% от суммы жирных кислот и миристиновая - около 0,3% или 0,69% соответственно.

Из смоляных кислот в наибольшем количестве представлены кислоты типа абиегана. Они составляют в сумме около 50,0% от общего количества жирных и смоляных кислот, или 89,1% от суммы смоляных кислот. Меньше содержится кислот типа пимарапа - около 6,0% от суммы всех кислот, или 10,9% от суммы смоляных кислот.

При исследовании содержания экстрактивных веществ в элементах фитомассы сосны выявлено, что больше количество их извлекается из коры, максимальное содержание выявлено в коре ветвей (7,5% от абс.сух.в-ва) (табл. 1), нейтральных веществ в экстрактах из коры также больше, чем в древесной части, содержание их достигает в корке (внешней части коры) и лубе ствола 41,70 и 52,09% от экстракта соответственно.

Нейтральная часть экстрактов из исследуемых элементов фитомассы сосны включает в себя, в основном, воска, стеринны и высокоокисленные производные (табл. 2), в то время, как в хвое и побегах сосны преобладают малополярные компоненты - углеводороды, сложные эфиры и спирты (Рощин и др., 1984). Особенно много стериннов содержится в коре ветвей - 23,88% от суммы нейтральных веществ. Высокое содержание стериннов и алифатических соединений в коре указывает на перспективность использования экстрактивных веществ коры сосны в косметике (Шевцов, Ралдугин, 1990).

Таблица 1

Содержание экстрактивных веществ в элементах фитомассы сосны

Фракция	Содержание экстракта, %				
	Ствол			Ветви	
	Корка	Луб	Древесина	Кора	Древесина
Вещества, растворимые в диэтиловом эфире	4,99	6,53	1,29	7,47	3,25
из них:					
Нейтральные вещества, % от экстракта	41,72	52,09	16,83	34,27	18,39
Вещества, растворимые в этаноле (со стенок колб после экстракции эфиром)	-	-	-	0,18	-

Методом ГЖХ показано, что качественный состав эфирных масел исследуемых элементов фитомассы сосны одинаков, но количественное содержание отдельных компонентов различно. Так, в корке и лубе ствола, а также в древесине ветвей на долю монотерпенов приходится 70,7; 60,0 и 56,5% соответственно. Сесквитерпенов больше всего содержится в древесине ствола и коре ветвей (21,9 и 28,3% соответственно), меньше всего - в лубе ствола (7,1%). Количество кислородсодержащих соединений в эфирном масле невелико (0,9-8,5%).

Наблюдаются различия в содержании индивидуальных компонентов в эфирных маслах отдельных элементов сосны. Так, α -пинен и β -пинен в значительных количествах (38,1 и 25,6% соответственно) обнаружены в корке ствола, а в других исследуемых элементах содержание этих компонентов намного ниже. В масле корки ствола сосны найдено также много гумулена (8,9%). Луб сосны отличается от всех других элементов весьма высоким содержанием в эфирном масле трициклена (20,5%). Количество α -пинена и β -пинена (13,0 и 7,1%) в эфирном масле из луба значительно ниже, чем из корки. В масле из древесины ствола, также как и из луба, намного меньше, чем в масле из корки ствола, α -пинена и β -пинена (17,5 и 5,3% соответственно), в нем содержится довольно много сесквитерпенов, таких как гумулен (9,7%), α -кадинен и β -кадинен (в сумме 3,3%), β -бизаболен (6,9%), а также неидентифицированных соединений, принадлежащих, по-видимому, к классу сесквитерпенов и кислородсодержащих соединений.

Таблица 2

Результаты разделения нейтральных веществ элементов фитомассы сосны на колонке

№ фракции	Элюент ПЭ/ДЭ	Содержание фракций, % от массы нейтральных веществ					Класс соединений
		Ствол			Ветви		
		корка	луб	древесина	кора	древесина	
1	2	3	4	5	6	7	8
1	100:0	3,87	4,17	8,02	6,21	1,72	Углеводороды
2	98:2	1,59	2,31	3,21	3,77	6,24	Углеводороды
3	95:5	7,51	8,52	4,39	3,25	5,90	Сложные эфиры, альдегиды
4	92:8	6,64	2,73	5,57	14,42	2,13	Сложные эфиры, спирты
5	от 85:15 до 75:30	8,98	33,96	3,55	14,08	1,01	Спирты
6	от 70:30 до 1:1	15,45	6,02	18,41	5,07	9,19	Спирты
7	от 1:1 до 30:70	13,32	18,05	8,70	23,88	5,98	Стерины
8	от 30:70 до 15:85	14,38	6,02	6,08	7,75	11,84	Полигидроксисоед инения
9	0:100	7,57	9,16	5,66	14,18	19,65	Пигменты и воскообразные вещества

1	2	3	4	5	6	7	8
10	Этанол	18,92	5,86	35,90	6,61	33,81	Пигменты и воскообразные вещества
	Итого	98,24	96,80	99,49	99,22	97,47	
	Потери	1,76	3,20	0,51	0,78	2,53	

В эфирных маслах коры и древесины ветвей сосны распределение компонентов иное, чем в маслах этих элементов ствола. Здесь наибольшее количество α -пинена отмечено в древесной части (28,6%), а в масле из коры его содержание значительно меньше (7,4%). В масле древесины ветвей обнаружено также много камфена (15,1%), довольно высоко содержание гмулуена (5,0%). Однако, в эфирном масле коры ветвей гмулуена содержится больше, чем во всех других исследуемых элементах дерева (13,5%). Сравнительно много обнаружено в масле из коры ветвей неидентифицированного компонента X_{18} (5,6%).

Промышленное выделение эфирных масел из исследуемых элементов фитомассы сосны нецелесообразно вследствие невысокого содержания в них масла (до 0,07%). Для получения соснового эфирного масла рационально использовать только древесную зелень, в которой обнаружено 0,3-1,0% эфирных масел (Ягодин, 1981).

Ель европейская *Picea abies* (L.) Karst

Наиболее богаты экстрактивными веществами кора ветвей и корка стволовой части ели - 6,03 и 5,85% от массы сухого вещества соответственно. Это несколько превышает их содержание в хвое (5,2%) (Рошин и др., 1986). При разделении эфирного экстракта на нейтральную и кислотную часть обнаружено, что соотношение этих частей в различных образцах неодинаково. Больше всего нейтральных веществ в лубе ствола и древесной части ветвей (54,14 и 57,35% от массы экстракта соответственно). Основными фракциями нейтральных веществ исследуемых элементов фитомассы ели являются стеринны и полиненасыщенные соединения. Высока доля веществ, элюируемых из колонки диэтиловым эфиром и этанолом. Они содержат значительное количество зеленых пигментов и воскообразных веществ. Полученные данные о составе нейтральных соединений в экстрактивных веществах исследуемых элементов согласуются с результатами исследования нейтральных веществ хвой ели европейской (Рошин и др., 1986). Содержание нейтральных веществ в элементах фитомассы различно: в лубе и древесине ствола, а также древесной части ветвей их количество невелико, а в корке ствола и коре ветвей нейтральных соединений много.

Наибольшее количество эфирных масел у ели (табл. 3) сосредоточено в корке ствола (0,38% от абс.сух.в-ва), это значительно больше, чем в древесной зелени ели (0,1 - 0,2%), из которой в настоящее время получается словое эфирное масло. В лубе ели эфирных масел меньше, их содержание составляет 0,14%. Как у сосны, так и у ели меньше всего эфирных масел найдено в древесной части ствола и ветвей (0,04%). Таким образом, наиболее интересным объектом исследования оказалась корка ели.

Таблица 3

Содержание эфирного масла в элементах фитомассы ели европейской

Элемент фитомассы	Содержание эфирных масел, % от абс.сух.в-ва
Стволовая часть:	
корка	0,38
луб	0,14
древесина	0,04
Ветви:	
кора	0,07
древесина	0,04

Методом ГЖХ показано, что качественный состав эфирных масел элементов фитомассы дерева ели одинаков, а количественный различается. Это, видимо, объясняется тем, что во всех частях растения протекают одни и те же процессы биосинтеза веществ, а затем происходит перераспределение синтезированных веществ в организме растения. Во всех исследуемых образцах обнаружено 49 компонентов, из них идентифицировано 24.

Таким образом, наиболее богата эфирными маслами корка ствола приспевающих деревьев ели европейской, минимальное их количество находится в древесной части ствола и ветвей. В изменении качественного состава эфирных масел фитоэлементов ели обнаруживается определенная закономерность: в коре преобладают наиболее летучие компоненты эфирных масел - монотерпены, а в древесной части высоко содержание кислородсодержащих соединений и сесквитерпенов.

В составе эфирных экстрактов коры ствола и ветвей ели, являющихся отходами лесопереработки, обнаружено множество ценных компонентов, которые можно использовать в различных областях народного хозяйства.

Особенно в этом плане перспективна кора, в ней обнаружено довольно значительное содержание эфирных масел, это свидетельствует о перспективности использования коры ели в качестве сырья, наряду с древесной зеленью, для промышленного выделения эфирных масел.

Береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh.

При исследовании березы больше всего экстрактивных веществ извлекалось диэтиловым эфиром из корки ствола - 11,67% от массы абс.сух.в-ва, из коры ветвей их извлечено меньше - 4,67%. В лубе и древесной части ствола и ветвей содержание экстрактивных веществ на порядок ниже (1,09; 1,40 и 2,37% соответственно). Нейтральных веществ больше всего содержится в экстракте коры ветвей - 43,86% от экстракта. В древесной части ветвей и ствола оно равно 37,21 и 29,78%, в лубе и корке 38,90 и 27,36% от экстракта.

В нейтральной части эфирорастворимых веществ корки ствола и коры ветвей содержится много стериннов и воскообразных веществ. В процессе экстракции из корки ствола и коры ветвей выделяется много бетулина, что согласуется с литературными данными (Черняева и др., 1986).

Установлено, что в исследуемых элементах фитомассы березы эфирные масла содержатся в незначительном количестве - 0,02-0,08% от веса абс.сух. в-ва.

Методом ГЖХ в эфирных маслах элементов фитомассы березы обнаружено 48 компонентов, из которых идентифицировано 6 наиболее представительных (бетуленолацетат, α -бетуленол, β -бетуленол, γ -бетуленол, β -кадинен и γ -кадинен).

На основании полученных данных можно сделать вывод, что процесс образования соединений кариофилленового ряда, к которому относятся бетуленолы, является доминирующим в биосинтезе эфирных масел в березе.

Осина *Populus tremula* L.

Диэтиловым эфиром извлекаются значительные количества экстрактивных веществ из корки и луба ствола (6,04 и 8,92% от массы абс.сух.в-ва, соответственно). Еще больше экстрактивных веществ выявлено в коре ветвей осины (13,4%); это почти в 2 раза больше, чем их присутствует в корке ствола.

Содержание нейтральных веществ (от суммы всех экстрактивных веществ) - 27,93% (древесина ветвей) и 63,86% (древесина ствола), что примерно соответствует их количеству в листьях и побегах осины (Рощин и др., 1986). При разделении эфирных экстрактов из корки и луба ствола, а также из коры ветвей на нейтральную и кислую части выпадает много воска; больше всего его содержится в коре ветвей (54,15% от экстракта), немного меньше в корке (49,71%) и лубе (38,22%) ствола. Это значительно превышает его содержание в листьях (10%) и побегах (20%) осины (Рощин и др., 1986).

Воск осины используется в косметической промышленности в качестве биоактивных добавок и экстрактов при производстве декоративной косметики, кремов, лосьонов, туалетного мыла (Нехрасова, Ланд, 1989). Методом ИК-спектроскопии в составе нейтральных веществ корки и луба ствола идентифицирована фракция стернинов, в корке она содержится в количестве 40,89% и в лубе - 48,93% от суммы нейтральных веществ. В корке выявлено много углеводов - 23,14% от суммы нейтральных веществ.

Во всех элементах фитомассы осины обнаружено незначительное количество эфирных масел (до 0,02% от массы сухого материала).

Методом ГЖХ в эфирных маслах осины выявлен 41 компонент. Удалось идентифицировать пока только 6 компонентов: α -пинен, Δ^3 -карен, α -терпинен, дипентен, α -копаен и камфору.

Таким образом, показано, что в состав экстрактивных веществ элементов фитомассы наиболее ценных лесообразующих древесных пород (сосны, ели, березы и осины) входит много компонентов, обладающих биологически активными свойствами. Это такие вещества, как стеринны, воска, алифатические соединения, эфирные масла. Они могут использоваться в медицине, сельском хозяйстве и парфюмерно-косметической промышленности.

4. РОЛЬ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ В ПРОЦЕССАХ АДАПТАЦИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ К ПОНИЖЕННЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Опыты, проведенные в камерах показали, что общее содержание липидов и смоляных кислот в древесине трехлетних саженцев сосны увеличивается с понижением температуры внешней среды. Так, при +18°C оно составляет 3,97% от абсолютно сухой древесины, а при -2°C повышается до 4,45% (рис.1). Состав отдельных компонентов экстракта также меняется в зависимости от изменения температуры. Содержание жирных кислот повышается с понижением температуры. Например, при 18°C содержание жирных кислот было равно 34,78% от массы физиологической смолы, смоляных кислот - 48,87%, неомыляемых веществ - 16,27%, а при -2°C жирные кислоты составляли 37,09%, смоляные кислоты - 47,23%, неомыляемые вещества - 15,59% от общего количества эфирорастворимых веществ. Относительное содержание смоляных кислот с понижением температуры уменьшается, но абсолютное количество их растет, так как увеличивается общее содержание липидов и смоляных кислот. Как видно из рис.2, количество эфирорастворимых веществ при снижении

температуры до -2°C увеличилось на 12,1% и происходит это увеличение за счет жирных кислот на 7,7% и за счет смоляных кислот на 4,4%.

Качественный состав кислот при двух различных температурах оказался одинаковым, а относительное количество менялось. При понижении температуры среды от 18°C до -2°C увеличилось относительное содержание жирных кислот на 3,52%. На столько же уменьшилось относительное содержание смоляных кислот (табл. 4).

Увеличение количества жирных кислот липидов при понижении температуры среды до -2°C происходит, в основном, за счет ненасыщенных кислот с двумя двойными связями, так как при 18°C содержание их составляло 15,0% от суммы кислот, а при -2°C относительное количество их возросло до 20,0%.

При рассмотрении индивидуальных смоляных кислот обнаружено при -2°C увеличение содержания дегидроабетиновой кислоты.

Таблица 4

Суммарные данные по составу смесей жирных и смоляных кислот физиологической смолы, извлеченной из древесины сосны

Сумма кислот	Содержание кислот, %		Разность, %
	при -2°C	при +18°C	
Насыщенные жирные к-ты	3,97	5,29	-1,32
Ненасыщенные жирные к-ты с одной двойной связью	16,93	14,83	2,10
с двумя двойными связями	19,94	14,98	4,96
с тремя двойными связями	6,14	8,39	-2,25
Общая сумма жирных к-т	47,0	43,48	3,52
Смоляные кислоты типа пимарана	7,00	6,04	0,96
типа абнотана	46,00	50,48	-4,48
Общая сумма смоляных к-т	53,00	56,52	-3,52
Итого	100	100	0

В проведенном эксперименте выявилась четкая зависимость между понижением температуры окружающей среды и увеличением количества жирных, главным образом, ненасыщенных кислот, а в составе смоляных кислот - дегидроабетиновой кислоты. Степень ненасыщенности определяет физическое состояние жирных кислот, а следовательно, и липидов. Чем больше степень ненасыщенности, тем выше молекулярная подвижность кислоты и ниже точка плавления. Это, в свою очередь, способствует созданию жидкой консистенции липидов в условиях холода и тем самым оказывает защитное действие на живые клетки, предотвращая образование льда. Смоляные кислоты, по-видимому, также принимают участие в этом процессе.

Таким образом, в сосне с понижением температуры внешней среды от +18°C до -2°C изменяется направленность обменных процессов в сторону накопления пластических веществ, выполняющих в организме запасную и защитную роль.

Кроме того, при более низких температурах обнаружено большее количество ненасыщенных жирных кислот, главным образом, олеиновой и линолевой. Происходят изменения и в составе смоляных кислот, при низких температурах усиливается синтез дегидроабетиновой кислоты. Все это, очевидно, повышает степень адаптации сосны к пониженным температурам.

В настоящее время большое теоретическое и практическое значение приобретает исследование влияния на жизнь растений различных абиотических факторов и экстремальных климатических условий среды. Нередко оба эти аспекта необходимо учитывать при проведении научного эксперимента с растениями, произрастающими на Севере. Температурный фактор в этих условиях является ведущим, а следовательно, и определяющим жизнеспособность растений.

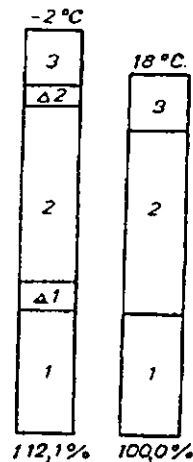


Рис. 1. Содержание (%) и состав физиологической смолы древесины трехлетних саженцев, произрастающих в течение месяца при -2°C и при 18°C : 1 - жирные кислоты, 2 - смоляные кислоты, 3 - неомыляемые вещества. $\Delta 1$ - прирост содержания жирных кислот (7,7%); $\Delta 2$ - прирост содержания смоляных кислот (4,4%).

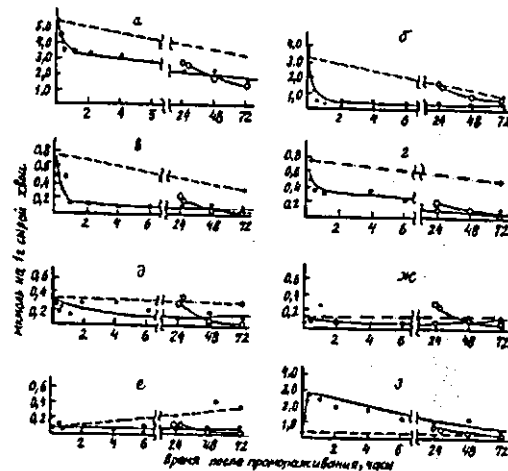


Рис. 2. Изменение концентрации: а - суммарного липидного фосфора (СЛФ), б - фосфатидилхолина (ФХ), в - фосфатидилэтаноламина + фосфатидилиглицерина (ФЭ + ФГ), г - дифосфатидилиглицерина (ДФГ), д - фосфатидилинозита (ФН), е, ж - неидентифицированных фосфолипидов (X_1 , X_2), з - фосфатидной кислоты (ФК) однолетней хвои сосны в результате промораживания ее при температуре -196° и последующего оттаивания. Пробы хвои выдержаны после промораживания: 1 - при температуре 21° , 2 - сначала в течение 24 ч при $0-2^{\circ}$, затем от 24 до 72 ч при 21° . Контроль (3) - хвоя перенесенная из леса с температурного режима $-19,5^{\circ}$ в условия температуры 21° .

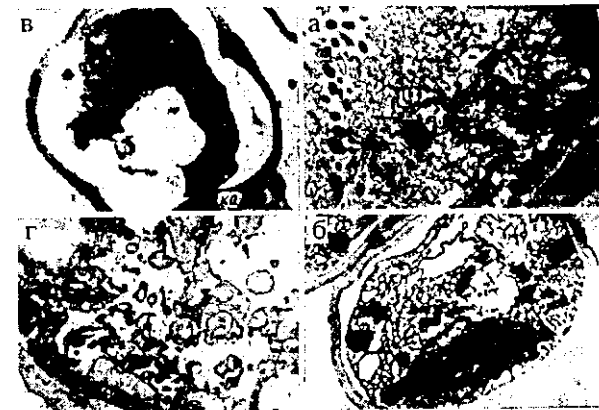


Рис. 3. Изменение ультраструктурной организации клеток мезофилла однолетней хвои после искусственного промораживания при -196° , а, б - контроль (хвоя зафиксирована без предварительного искусственного промораживания и выдержания при температуре -21°), в - клетка хвои после промораживания и немедленной фиксации при температуре 21° , г - фрагмент клетки хвои после промораживания и выдержания в течение 24 ч при температуре 21° , а - $\times 210000$; б - $\times 950000$; в - $\times 10000$; г - $\times 250000$. ЛК - Липидные капли (сфросомы), ХП - хлоропласты, М - митохондрии, ЭР - эндоплазматический ретикулум, В - вакуоли, КО - клеточная оболочка.

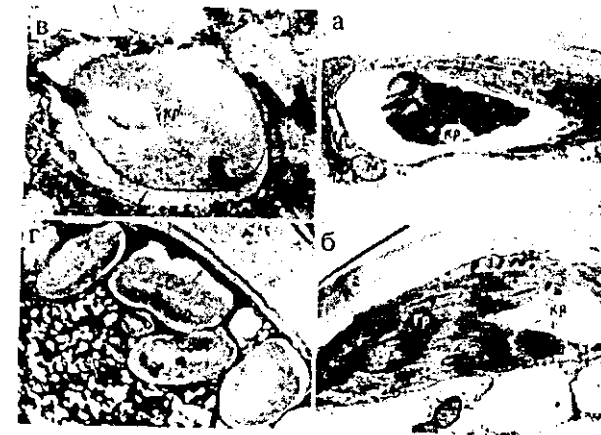


Рис. 4. Пластиды в клетках мезофилла листьев хвои сосны до (а, б) и после (в, г) искусственного промораживания: а - типичная морфология зерна крахмала в активно фотосинтезирующем хлоропласте; б - типичная организация ламеллярной системы активно фотосинтезирующего хлоропласта; в - разбухшее зерно крахмала в хлоропласте мезофилла хвои после промораживания без оттаивания; г - группа хлоропластов в клетке мезофилла после промораживания (стрелками указана тилакоидная система хлоропласта). Увел. а - 15000; б - 19000; в - 15500; г - 7500.

149928K

**Расщепление фосфолипидов и изменение ультраструктуры
клеток хвой сосны после ее промораживания
Зимняя хвоя.**

При исследовании динамики расщепления фосфолипидов и изменения ультраструктурной организации клеток одноплетней хвой сосны обыкновенной при воздействии промораживания установлено, что несмотря на высокую морозоустойчивость хвой сосны в январе, она не способна перенести быстрое и резкое промораживание (-196°C) или оттаивание, так как фосфолипиды мембран при этом расщепляются (рис. 2), а ультраструктурные изменения необратимы (рис. 3). Предполагается, что расщепление фосфолипидов в хвое сосны происходит с участием фосфолипазы Д, но без липоксигеназы, поскольку жирнокислотный состав суммарных липидов существенно не изменяется.

Летняя хвоя.

Замораживание летней хвой до -10°C в течение 16 часов и последующее выдерживание хвой при температуре $0-2^{\circ}\text{C}$ (мягкое оттаивание) или 24°C (жесткое оттаивание) приводит к частичному расщеплению фосфолипидов мембран. Сам же процесс замораживания без оттаивания оказывает закалывающий эффект, что установлено методом электронной микроскопии (рис. 4).

**5. ВЕЩЕСТВА ВТОРИЧНОГО МЕТАБОЛИЗМА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В
СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ**

На физиологические процессы, происходящие в растении в течение года, значительное влияние оказывают условия внешней среды.

При исследовании сезонной динамики содержания и состава липидов и смоляных кислот в заболонной части древесины сосны установлено, что их общее количество возрастает от 3,17% (июль) до 5,39% (январь) от веса абсолютно сухой древесины (рис. 5). Меньше всего липидов и смоляных кислот обнаружено летом (июль). Это может быть объяснено использованием этих веществ в процессах метаболизма и задержкой их синтеза. Осенью, в период покоя, в клетках идут структурно-метаболические процессы, способствующие увеличению зимостойкости сосны за счет интенсивного биосинтеза защитных веществ. Содержание липидов и смоляных кислот в этот период нарастает, достигая максимума в январе, наиболее холодном месяце года. В этот период интенсивность метаболизма у хвойных растений находится на сравнительно низком уровне. Существует прямая корреляция между зимостойкостью хвойных растений и высоким содержанием липидов и смоляных кислот. К весне их количество в древесине сосны снижается и в период роста побегов (май) становится несколько выше летнего минимума. Характер сезонных изменений количества липидов и смоляных кислот в древесине сосны за первый и второй годичные циклы исследований оказался примерно одинаковым.

В осенне-зимний период в физиологической смоле происходит значительное увеличение количества свободных и связанных жирных кислот. Минимум их наблюдается летом, в июле. Наблюдается и рост количества смоляных кислот.

Факт накопления в осенне-зимний период больших количеств липидов и смоляных кислот объясняется тем, что зимой в период покоя у многих холодоустойчивых пород, в частности, у хвойных растений преобладает анаэробный

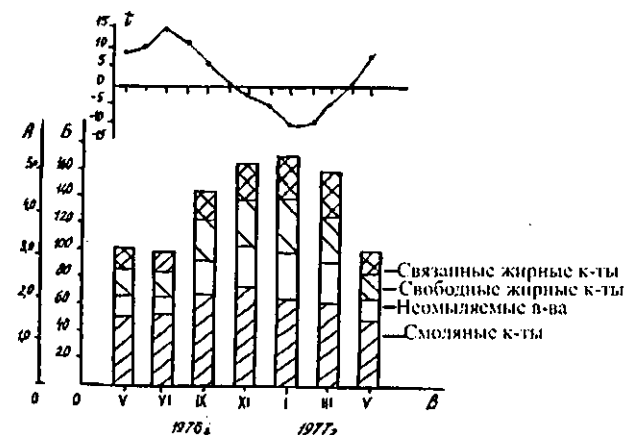


Рис.5. Сезонная динамика состава физиологической смолы древесины сосны (А - % от абс. сух. древесины; Б - % от общего содержания смол и липидов; минимальное содержание их (VII) принято за 100%).

Вверху график среднемесячных температур.

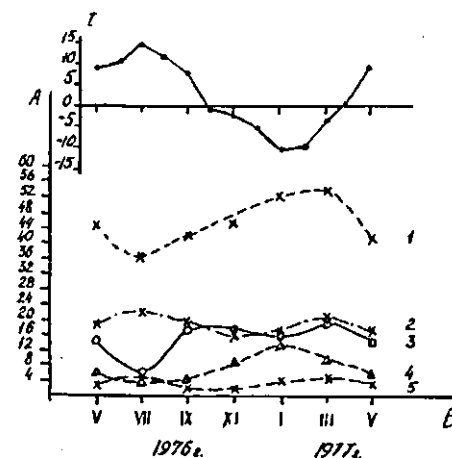


Рис.6. Сезонная динамика содержания жирных кислот физиологической смолы древесины сосны (% от общего содержания смоляных и жирных кислот): 1 - общее содержание жирных кислот; 2 - жирные кислоты с одной двойной связью; 3 - жирные кислоты с двумя двойными связями; 4 - жирные кислоты с тремя двойными связями; 5 - предельные жирные кислоты.

Вверху график среднемесячных температур.

тип дыхания. В анаэробных условиях в клетках покоящихся органов синтезируются жирные кислоты, липиды и смоляные кислоты, повышающие зимостойкость растений.

Сезонная динамика содержания отдельных групп жирных кислот показана на рис. 6. Все жирные кислоты были распределены нами на несколько групп в зависимости от степени их ненасыщенности. Качественный состав кислот оставался неизменным, во всех исследуемых образцах обнаружено 52 компонента. Предельных жирных кислот найдено сравнительно немного, содержание их изменяется от 1,33% (сентябрь) до 4,32% (март). Содержание непредельных жирных кислот с одной двойной связью также изменяется. В летние месяцы наблюдается повышение уровня их количества (максимум в июле - 23,46%), а в осенне-зимний период содержание их уменьшается (минимум в ноябре - 16,32%). Содержание непредельных жирных кислот с двумя двойными связями летом было минимально (7,44%). Осенью происходит их быстрое накопление (18,62%), а зимой количество их снижается. Наиболее резкие изменения в годичном цикле происходят в содержании непредельных жирных кислот с тремя двойными связями. Минимум их приходится на лето (2,96%), а максимум отмечается в январе (16,35% от суммы кислот), когда наблюдаются самые низкие температуры.

Таким образом, летом основную долю ненасыщенных кислот составляют кислоты с одной двойной связью, осенью происходит быстрый синтез кислот с двумя двойными связями, а зимой - с тремя двойными связями.

В зависимости от сезона года изменяется и количество низкомолекулярных жирных кислот. Так, например, содержание миристиновой кислоты в сентябре - минимальное (0,02%), а в январе отмечается его максимум (0,20%). Видимо, низкие температуры способствуют увеличению содержания не только высокомолекулярных, но и низкомолекулярных жирных кислот.

Сезонные изменения, происходящие в содержании жирных кислот в течение первого и второго года исследований, были аналогичными.

В составе смоляных кислот также происходят сезонные изменения. Необходимо отметить тот факт, что в осенне-зимний период происходит возрастание содержания дегидроабетиновой кислоты от 2,00% (июль) до 11,93% (ноябрь), то есть идет процесс дегидрирования, аналогичный дегидрированию жирных кислот. Это еще раз подтверждает большую роль смоляных кислот в процессах повышения устойчивости сосны к холоду.

Таким образом, изменение содержания и состава липидов и смоляных кислот в древесине сосны происходит в течение всего года. Наиболее интенсивно увеличивается их количество в осенне-зимний период. Кроме того, при понижении температуры внешней среды в липидах древесины сосны происходит увеличение содержания высокомолекулярных жирных кислот. Наиболее резкие изменения в годичном цикле наблюдаются в количестве непредельных жирных кислот с тремя двойными связями. Происходят также изменения и в составе смоляных кислот. Особенно нужно отметить факт увеличения дегидроабетиновой кислоты, что указывает на общность процессов дегидрирования, происходящих при низких температурах как в жирных, так и в смоляных кислотах.

Изменения, происходящие в составе и содержании липидов и смоляных кислот в течение года, носят ритмичный характер, так как ежегодно повторяются на определенных стадиях физиологического состояния дерева.

Видимо, все вышеуказанные явления повышают устойчивость сосны к неблагоприятным зимним условиям.

Как показали исследования, состав и содержание жирных кислот в хвое сосны еще более непостоянен, чем в древесине, и зависит от многих факторов - места произрастания, сезонных и погодных условий. Степень ненасыщенности жирных кислот нейтральных липидов хвои имеет два максимума, в начальный период роста (июнь - в этот период резко повышается температура воздуха, увеличивается продолжительность солнечного сияния) и осенью, когда в клетках растений протекают структурно-метаболические процессы, способствующие повышению их зимостойкости. Усиленный синтез высокомолекулярных жирных кислот, видимо, является одним из этих процессов.

Наиболее резкие изменения в содержании жирных кислот гликолипидов происходят в период роста побегов и формирования молодой хвои - в мае-июле, но в содержании линоленовой кислоты основные изменения наблюдаются позже - в августе-декабре. Важно отметить, что гликолипиды являются основным местом связывания линоленовой кислоты: количество ее в этой фракции липидов в хвое первого года жизни составляет 45,0-90,4% от суммы кислот. На протяжении всего осенне-зимнего периода количество линоленовой кислоты в гликолипидах остается очень высоким.

В фосфолипидах довольно высоко содержание насыщенных и диеновых кислот (19,0-40,0 и 36,7-55,4% соответственно). Индекс двойной связи (ИДС) фосфолипидов удерживается на высоком уровне в течение всего осенне-зимне-весеннего периода.

Таким образом, установлено, что во всех трех фракциях липидов в августе-сентябре, в период начала адаптации сосны к морозу, уровень ненасыщенности кислот резко повышается. В нейтральных липидах, начиная с октября, происходит плавное снижение ИДС, в гликолипидах ИДС падает очень резко, а в фосфолипидах значение ИДС удерживается на высоком уровне в течение всего осенне-зимне-весеннего периода. Видимо, именно фосфолипиды имеют наибольшее значение в адаптации сосны к зимним условиям.

Содержание в липидах большого количества ненасыщенных жирных кислот способствует поддержанию жидкокристаллического состояния мембран и максимальной активности мембранных ферментов. Весной это состояние необходимо для роста растений, а в осенне-зимний период для повышения их устойчивости к низким температурам.

Относительно низкомолекулярных кислот следует отметить, что подавляющее количество их связано нейтральными липидами, в глико- и фосфолипидах содержание их очень мало. В течение года в нейтральных, глико- и фосфолипидах количество их колеблется (14,2-39,9%; 0-5,1%; 0-0,5% от суммы всех кислот в этих фракциях). В изменении содержания жирных кислот с короткой цепью также отмечены два максимума: летом в период формирования молодой хвои (39,9% в июле) и зимой, когда температуры воздуха минимальны (26,8% в декабре), т.е. в период роста количество их намного выше, чем в период покоя. Видимо, эти кислоты играют в физиологии растений такую же роль, как и высокомолекулярные жирные кислоты. Известно, что длина углеводородной цепи жирной кислоты также влияет на температуру ее плавления: чем короче цепь, тем ниже температура плавления кислоты. Вероятно, низкомолекулярные жирные кислоты, как и высокомолекулярные, способствуют смещению точки затвердевания липидных смесей в сторону отрицательных температур, что приводит к созданию жидкой консистенции липидов. Как уже отмечалось, это состояние липидов необходимо как в период роста, так и в период действия на растения низких температур. В период роста больший вклад в достижение такого состояния липидов вносят низкомолекулярные жирные кислоты, а в осенне-зимний период - высокомолекулярные.

Проведено изучение сезонной и возрастной динамики количественного содержания и качественного состава эфирных масел из однолетней хвои сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. из разновозрастных сосняков-брусничников южной Карелии (заповедник "Кивач").

При исследовании состава эфирных масел хвои сосны методом газо-жидкостной хроматографии обнаружено 26 компонентов. Основную долю их составляют монотерпены (около 60% от общего количества эфирных масел), количество сесквитерпенов и кислородсодержащих компонентов невелико. Максимум приходится на α -пинен, значительно содержание Δ^3 -карена, меньше карнофиллена, лонгифолена, камфена и β -пинена.

Характер сезонной динамики (весна, лето, осень) содержания эфирных масел в хвое был одинаков у деревьев почти всех (четырёх из пяти) изученных возрастных групп. Он имел два максимума - в начале лета и в конце осени.

Увеличение содержания эфирных масел в хвое деревьев большинства возрастных групп в период относительного покоя позволяет подтвердить мнение о защитной роли этих веществ в наиболее трудный сезонный период в жизни деревьев сосны обыкновенной, а также об участии эфирных масел в ее метаболизме.

Качественный состав эфирных масел из однолетней хвои оставался постоянным у деревьев исследованных возрастных групп в разные сезоны (за исключением наличия или отсутствия отдельных минорных компонентов). Качественное содержание индивидуальных компонентов отличалось как возрастной, так и сезонной изменчивостью, причем у отдельных компонентов нередко весьма значительной. Содержание α -пинена в эфирных маслах хвои изменялось как у деревьев одной и той же возрастной группы в течение разных сезонов, так и у деревьев разных возрастных групп в один и тот же срок конкретного сезона, причем в отдельные сезоны у деревьев некоторых возрастных групп (70-80 и 160 лет) эти изменения были весьма значительными. Характер возрастных и сезонных изменений содержания в составе эфирных масел других монотерпенов, равно и других компонентов, был достаточно разнообразен, и потому трудно выделить какие-либо определенные тенденции в этом процессе.

Полученные данные позволяют нам подтвердить предположение о том, что эфирные масла принимают участие в метаболизме сосны обыкновенной и выполняют защитную роль.

6. УЧАСТИЕ ВЕЩЕСТВ ВТОРИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В ПРОЦЕССАХ АДАПТАЦИИ СОСНЫ К РАЗЛИЧНЫМ КЛИМАТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Сравнительный анализ наших данных по содержанию липидов и смоляных кислот в древесине сосны в различных географических точках показывает, что с продвижением на север происходит значительное увеличение их общего содержания от 2,74% (59° с.ш.) до 5,36% (68° с.ш.) от веса абсолютно сухой древесины (рис. 7). Увеличивается и количество свободных и связанных жирных кислот. Так, например, содержание свободных жирных кислот в образцах, взятых в Лодейном Поле (59° с.ш.) - 20,92%, а в образцах из Полярных Зорь (68° с.ш.) - 26,60% от веса экстракта. Количество связанных жирных кислот тоже растет, в образцах из Лодейного Поля (59° с.ш.) оно составляет 10,63%, а из Полярных Зорь (68° с.ш.) - 14,87% от веса экстракта. Наблюдается и увеличение абсолютного содержания смоляных кислот, но относительно липидов количество их возрастает в меньшей степени. Содержание

несомысляемых веществ также увеличивается к северу с 7,03% (59° с.ш.) до 10,52% (68° с.ш.) от веса экстракта. Таким образом, с продвижением на север и уменьшением годовой суммы тепла, получаемой растениями, в древесине сосны происходит увеличение содержания липидов и смоляных кислот, но возрастание последних происходит в меньшей степени.

Газо-жидкостной хроматографией кислотной части эфирного экстракта древесной сосны показано, что качественный состав ее не меняется в зависимости от климатических условий произрастания древостоя. Во всех анализируемых образцах также обнаружено 52 кислоты.

На рис. 8 показана зависимость изменения количества отдельных групп жирных кислот от климатических условий произрастания древостоя. Количество предельных кислот сравнительно невелико, изменяется от 3,32% (63° с.ш.) до 6,90% (68° с.ш.) от суммы всех кислот. С продвижением на север происходит увеличение их содержания. Количество непредельных жирных кислот с одной двойной связью увеличивается от 9,19% (59° с.ш.) до 26,55% (63° с.ш.) от суммы жирных и смоляных кислот. Количество непредельных жирных кислот с двумя двойными связями увеличивается от 7,44% (62° с.ш.) до 16,24% (68° с.ш.). Содержание ненасыщенных жирных кислот с тремя двойными связями возрастает с продвижением на север от 2,96% (62° с.ш.) до 15,21% (68° с.ш.).

Показано, что с продвижением на север увеличивается содержание всех групп жирных кислот. В относительно южных районах основную долю среди ненасыщенных кислот составляют кислоты с одной двойной связью, с продвижением на север в большем количестве накапливаются кислоты с двумя двойными связями, и в еще большей степени, с тремя двойными связями.

В изменении состава смоляных кислот никакой определенной зависимости выявить не удалось. Видно, географическая широта произрастания древостоя и количество тепла, поглощаемое растением за год, оказывает на их состав меньшее влияние, чем сезонные изменения.

Таким образом, при адаптации сосны обыкновенной к неблагоприятным условиям Севера большое значение имеет накопление в ее древесине больших количеств липидов и смоляных кислот, а также рост ненасыщенности жирных кислот, входящих в состав липидов.

Полученные данные показывают, что из заболонной части древесного сырья, заготовленного в более северных районах и в зимний период, можно получать повышенные выходы таллового масла, так как при увеличении содержания липидов и смоляных кислот в древесине сосны на 1%, количество таллового масла, извлекаемого из древесины, увеличивается на 19,6 кг/т целлюлозы.

Результаты проведенных нами исследований рекомендовано использовать технологам сульфатно-целлюлозной промышленности для прогнозирования выхода таллового масла и его рациональной технологической обработки, для этого необходимо учитывать в производстве место и сроки заготовки древесного сырья.

На некоторых сульфатно-целлюлозных заводах производится ректификация таллового масла с целью отделения жирных кислот от смоляных. Учитывая наши данные, можно рекомендовать при ректификации таллового масла, полученного из сырья северных районов нашей страны и заготовленного в зимних условиях, выделение фракции, богатой высоконенасыщенными жирными кислотами, которая по своим физико-химическим свойствам близка к высохшим маслам. Это позволит высвободить для народного хозяйства большое количество растительных масел, идущих на получение олифы. Таким образом, проведенные исследования можно использовать при решении задач комплексного использования древесины.

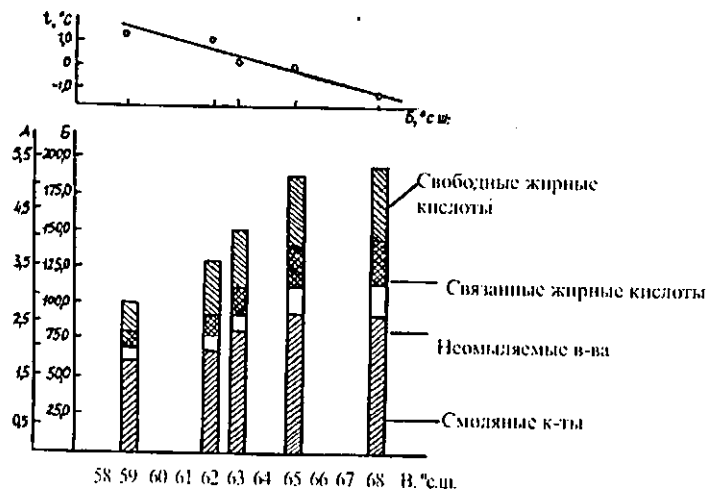


Рис.7. Зависимость содержания и состава смол и липидов в древесине сосны *Pinus sylvestris* L. от географической широты произрастания древостоев.

A - количество экстракта, % от абс. сух. древесины; B - географическая широта; t - среднегодовая температура

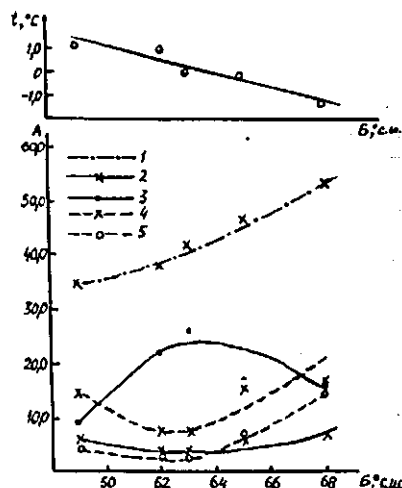


Рис.8. Зависимость содержания и состава жирных кислот в липидах древесины сосны *Pinus sylvestris* L. от географической широты произрастания: 1 - общее содержание жирных кислот; 2 - предельные жирные кислоты; 3 - непредельные жирные кислоты с одной двойной связью; 4 - непредельные жирные кислоты с двумя двойными связями; 5 - непредельные жирные кислоты с тремя двойными связями.

A - количество кислот, % от суммы жирных и смоляных кислот; B - географическая широта; t - среднегодовая температура.

7. ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ - ОПТИМАЛЬНЫЙ ИНДИКАТОР РАННЕЙ ДИАГНОСТИКИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

7.1. Исследование физиологических показателей хвоя саженцев сосны обыкновенной, находящихся под влиянием загрязнителей в регулируемых условиях

Проведение экспериментов по влиянию различных загрязнителей на растительные объекты в контролируемых условиях позволяет решить многие задачи: установить причины разной устойчивости растений и тенденций приспособления к токсикантам, выявить влияние конкретного загрязнителя, исключая действия других факторов внешней среды (погодных условий, места произрастания), выяснить летальную дозу загрязнителей и т.д. (Mitterhuber et al., 1989; Schneider, 1989; Leith et al., 1989). Кроме того, появляется возможность произвести сравнительную оценку физиолого-биохимических показателей для диагностики поражения деревьев загрязнителями.

Фумигация саженцев сосны двуокисью серы

В табл. 5 представлены данные по качественному составу эфирных масел в хвое саженцев сосны до и после фумигации их двуокисью серы. Отмечено резкое увеличение содержания α -пинена уже через 15 минут после воздействия загрязнителя (с 14,30 до 50,62% от суммы эфирных масел). Увеличилось также количество камфена. Таким образом, в качестве защитной реакции на действие SO_2 в хвое сосны усиливается процесс образования в составе эфирных масел легколетучих компонентов.

Влияние сернистого ангидрида на физиолого-биохимические показатели хвоя сосны обыкновенной зависело от фазы развития в годичном цикле, в которой растение находилось в момент воздействия. Так, в фазе глубокого покоя (табл. 6) уже через 15 минут после начала окулировки максимального содержания в хвое достигли ингибиторы роста, хлорофилл "в", свободный пролин, увеличилось количество каротиноидов. Через час с начала опыта до максимума выросла активность гиббереллинов, но до минимума упало содержание ингибиторов роста, фосфолипидов, свободного пролина и серы. В конце фазы глубокого покоя реакция растения на обработку SO_2 несколько изменилась. Так, после часового воздействия активность гиббереллинов, содержание эфирных масел, хлорофилла "в", фосфолипидов снизилось до минимума, количество же каротиноидов достигло максимума. Следовательно, при определении ответа на воздействие загрязнителей, особенно в природной обстановке, следует учитывать фазу развития растений в момент выброса.

Представляется интересным сочетание физиолого-биохимических методов с микроскопическими исследованиями, наглядно демонстрирующими картину состояния клеток и локализации повреждающего воздействия. Под воздействием сернистого ангидрида в клетках мезофилла хвоя происходили значительные структурные преобразования, которые заключались в видоизменении вакуолярного аппарата клеток, превращениях танина, накоплении липидных включений, изменении размеров и формы пластид. Показательным с точки зрения диагностики повреждения клеток является изменение типа их вакуолизации, а также количества и степени конденсации в вакуоли фенольных соединений.

Таблица 5

Состав эфирных масел в хвое саженцев сосны в опыте по воздействию SO_2 в закрытой камере (06.12.1991 г.)

№ пика	Компонент	Содержание компонента, % от суммы	
		до воздействия	после воздействия
1	Трициклен	0.47	0.51
2	α -Пинен	14.30	50.62
3	Камфен	2.64	8.29
4	β -Пинен	1.72	3.52
5	Δ^1 -Карен	7.18	7.22
6	Лимонен+ β -фелландрен	0.42	0.90
7	γ -Терпинен	0.85	1.02
8	Терпинолен	0.70	0.85
9	Цитраль	0.01	чл.
10	X_1	0.01	сл.
11	X_2	0.01	сл.
12	Камфора	10.08	8.88
13	Борнилацетат	0.27	0.28
14	Лонгифолен	0.55	0.11
15	Карнофилен	2.72	0.59
16	X_3	7.92	1.97
17	X_4	12.07	8.57
18	X_5	8.97	0.97
19	Гумулен	0.39	сл.
20	Терпинеол	0.39	0.03
21	α -Кадипен+ β -Кадипен	6.01	0.33
22	β -Бизаболен	2.37	0.03
23	α -Куркумен	10.73	1.69
24	Элемазулен	2.46	0.85
25	α -Муrolен	6.00	2.37
26	X_6	0.12	0.03

Таким образом, вещества терпеноидной природы (эфирные масла, гиббереллины) и фенолы быстро реагируют на стрессовые воздействия загрязнений и могут служить индикаторами состояния сосны. Рационально в этом качестве использовать эфирные масла.

Обработка саженцев сосны "кислотным дождем"

Реакция саженцев сосны на воздействие "кислотного дождя" иная, чем в опыте с фумигацией газообразным SO_2 . Обработка дождем вызвала более резкие качественные и количественные изменения физиологических процессов, протекающих в тканях хвои, причем характер этих изменений по многим показателям отличается от того, что наблюдается при фумигации саженцев сернистым ангидридом. Эти различия, вероятно, связаны с особенностями проникновения поллютантов внутрь хвои. Так, поглощение сернистого ангидрида листьями растений в значительной степени ограничивается сопротивлением потоку SO_2 , суммирующим аэродинамическое, кутикулярное, устьичное и мезофильное диффузные сопротивления. Раствор кислоты в отличие от SO_2 оказывает быстрое разрушительное воздействие на эпикуткулярные воски хвои, вызывая их эрозию и

Таблица 6

Физиолого-биохимические показатели хвой саженцев сосны в опыте по их фумигации SO_2 в фазе глубокого покоя

(27.10.1992 г.).

Параметр	Содержание в хвое										Воздушная среда в камере	
	г/кг сухой массы	г/кг сухой массы	г/кг сухой массы	г/кг сухой массы	г/кг сухой массы	г/кг сухой массы	г/кг сухой массы	г/кг сухой массы	г/кг сухой массы	г/кг сухой массы	ЛОС	
											г/кг сухой массы	г/кг сухой массы
1. До помещения саженцев в камеру	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2. Нахождение саженцев в течение 4 ч без воздействия SO_2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3. Нахождение саженцев в камере воздействия SO_2 в течение 15 мин	28,5	2,9	0,508	0,192	0,316	0,312	0,312	0,312	0,312	0,312	0,312	4,42
4. "	22,4	3,4	0,504	0,191	0,312	0,312	0,312	0,312	0,312	0,312	0,312	0,23
5. "	21,5	0,8	0,612	0,219	0,348	0,348	0,348	0,348	0,348	0,348	0,348	2,72
6. "	21,4	0,8	0,612	0,219	0,348	0,348	0,348	0,348	0,348	0,348	0,348	2,72

Содержание веществ не определено.

Таблица 7
Изменение физиологических показателей в хвое в процессе проведения экспериментов по влиянию на саженцы сосны «кислотного дождя» (H_2SO_4)

Вариант	Эфирные масла, % от сух. в-ва	Нитрофенолы, мкг/кг	Ингибиторы роста, усл.ед.	Хлорофилл "а", мкг	Хлорофилл "б", мкг	Каротиноиды, мкг	Свободный каротин, мкг/кг	Суммарные липиды, мкг/кг сух. в-ва	Фосфолипиды, мкг/кг	Среднее на абс. сух. хвою
До обработки дождем (контроль)	1.59	12.4	6.5	0.976*	0.346	0.354	510	170.37	267.6	672
Через 5 ч после обработки	2.00	57.6	0.0	0.376	0.133	0.136	420	125.97	103.0	754
Через 24 ч после обработки	1.91	24.9	3.3	0.982	0.334	0.401	470	120.82	206.1	726
				0.389	0.130	0.156			80.3	
				1.008	0.336	0.399			234.4	
				0.390	0.130	0.155			90.8	

* Над чертой — сухое вещество, под чертой — сырое.

переход в аморфное состояние (Tupunen, Huttunen, 1990). Последнее в свою очередь повышает водоудерживающую способность поверхности хвои, т.е. увеличивает время контакта с ней капель или пленки кислоты, а также изменяет водопроницаемость хвои в целом. Более того, по мнению некоторых авторов (Sutinen, 1987; Fowler, 1988), поллютант может проникать внутрь хвои не только через устьица, но и через претерпевший изменения слой кутикулы.

После воздействия "кислотного дождя" в хвое сосны происходит увеличение содержания эфирного масла (табл. 7), что подтверждает защитную роль эфирных масел в стрессовых ситуациях (Рощина, Рощина, 1989). Оказалось, что у саженцев, начавших рост, воздействие кислотного дождя наиболее значительно отразилось на содержании фосфолипидов, количество которых снизилось до 80% от их уровня до обработки. Это свидетельствует о значительных изменениях в мембранах клеток. Количество пигментов изменилось незначительно: хлорофиллов - на 3%, каротиноидов - на 13%, в то время как при фумигации саженцев сосны сернистым ангидридом содержание хлорофилла "в" уже через 15 минут увеличилось почти в два раза. Реакция ростовых веществ на воздействие "кислотного дождя" также отличается от той, что наблюдалась при фумигации сернистым ангидридом.

В качественном составе эфирных масел также происходят значительные изменения. Содержание α -пинена уменьшается в 2 раза по сравнению с контролем, через 24 часа после воздействия его количество достигает прежнего уровня. Заметно увеличилось и содержание Δ^3 -карена, причем оно продолжало возрастать в течение 24 ч после обработки. Значительные изменения наблюдались в содержании карнофиллена, терпинеола, β -бизаболена и α -куркумена.

Как показано выше, при фумигации сосны сернистым ангидридом усиливался биосинтез наиболее летучих компонентов (α -пинена и камфена), причем количество α -пинена увеличилось в 3 раза уже через 15 минут. Известно, что реакция растений в условиях загрязнения носит двухфазный характер. В первой фазе наблюдается усиление активности функциональных приспособительных реакций, для второй - типично угнетение метаболических процессов, что и наблюдается после воздействия "кислотного дождя".

Светооптические исследования показали, что реакция клеток на воздействие кислоты наблюдалась с первого срока фиксации (через 30 минут), что указывает на быстрое проникновение реагента внутрь хвои (рис. 9, 10). Цитоплазма большинства сохранивших целостность клеток имеет вид темной ленты, обрамляющей крупную вакуоль с большим количеством фенольных соединений разной степени окисления и конденсации.

На основании изучения светооптических препаратов можно сделать вывод о важной роли фенольных соединений в реакции клеток на воздействие поллютантов. Неповрежденные клетки мезофилла хвои сосны содержат равномерно рассеянные по объему вакуоли мелкие темноокрашенные частицы, представляющие собой включения танинна. Танинины - полигидроксильные соединения фенольной природы, которые, по мнению некоторых авторов (Soikkeli, 1978), могут оказывать значительное влияние на водный потенциал вакуоли, изменяя осмотический потенциал клеточного сока. Это происходит в результате взаимодействия с молекулами воды и переходом ее в связанное состояние. Подобные процессы сопровождаются изменением внешнего вида таниновых агрегатов. В результате нарушения проницаемости тонопласта или даже его разрушения происходило бесконтрольное и необратимое окисление фенолов полифенолоксидазами, они образовывали прочные связи с белками цитоплазмы и биополимерами клеточных

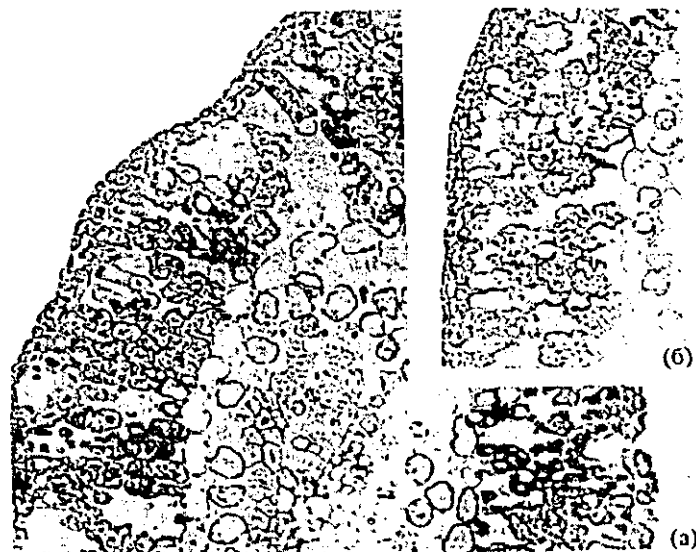


Рис. 9. Поперечный срез хвои через 1,5 ч. после опрыскивания кислотой: а - зона относительно слабого повреждения и б - контроль. Ув. 10х10.



Рис. 10. Поперечный срез хвои через 1,5 ч. после опрыскивания кислотой - зона сильного повреждения. Ув. 10х10.

стенок. Клетки отмирали, приобретая темную окраску, характерную для многих окислительных полимерных фенолов (Запромстов, 1993).

Таким образом, обработка саженцев сосны кислотным дождем (рН 2,8) вызвала еще более четкие качественные и количественные изменения в составе эфирных масел, соотношении ингибиторов и стимуляторов роста, фенолов, хлорофиллов и каротиноидов, чем проведенная фумигация сосны SO_2 . Вероятно, это может служить доказательством более активного протекания в тканях сосны метаболических процессов адаптационного характера, повышающих устойчивость сосны к эмиссиям. С другой стороны, это свидетельствует о более сильном повреждающем воздействии кислоты в выбранных условиях эксперимента по сравнению с газом. Данный эффект, очевидно, связан с проникновением поллютанта как через устьица, так и через разрушенные участки кутикулы. Последнее вызывает появление обширных некротических зон, приуроченных обычно к углам хвоинки. Особенно глубокие изменения происходят в метаболизме веществ вторичного происхождения (летучих терпеноидов, ростовых веществ и фенолов). Они могут служить физиолого-биохимическими показателями для ранней диагностики состояния сосны в условиях техногенного загрязнения.

Влияние тяжелых металлов на физиологические процессы в сосне обыкновенной

Результаты модельного эксперимента по влиянию солей тяжелых металлов на саженцы сосны обыкновенной представлены в табл. 8. Снижение концентрации цинка в хвое при ее возрастании в почве вызвано, вероятно, проявлением антагонизма между элементами (Лукина, 1996). В основе объяснения явления антагонизма лежит гипотеза о транспорте ионов через плазмалемму с помощью одного и того же переносчика и конкуренции за одни и те же участки переносчика. При поступлении в корни растений конкуренция ионов происходит как в процессе передвижения, так и в процессе поглощения. Возможно, в этих условиях преимущественное поглощение меди приводит к снижению концентрации цинка в хвое. Известно, что медь может препятствовать поглощению марганца и цинка (Барбер, 1988).

Переход в состояние глубокого покоя сопровождался значительным повышением концентрации пролина в хвое саженцев, обработанных солями тяжелых металлов, причем наибольшее влияние оказал цинк. Пролин считают хорошим биомаркером, который можно использовать в качестве биохимического маркера состояния растений, говорящего о степени отклонения условий существования от оптимума (Бирюкова, 1986).

Таблица 8

Содержание тяжелых металлов в хвое саженцев сосны, мг/кг абс.сух.в-ва

Дата отбора проб	Cu	Zn
9.06.95 г. (контроль)	3.43	73.92
17.07.95г.	5.50	38.79
6.09.96г.	4.18	71.41
18.09.95г.	4.27	90.50

Известно, что тяжелые металлы способствуют деформации мембраны, ее фрагментации. В наших условиях именно мембранные липиды (фосфолипиды) прореагировали на действие металлов. Их количество под влиянием цинка

Таблица 11.

Состав эфирных масел хвой сосны в районе заповедника «Кивач»

№	Компонент	Содержание, % от суммы										
		29.07.91	06.08.91	15.08.91	27.08.91	17.06.92	03.07.92	07.07.92	10.07.92	12.08.92	19.08.92	
1	Трициклен	0.1	0.45	0.04	0.14	1.2	0.78	1.15	0.87	0.53	2.39	
2	α -Пинен	24.25	32.73	21.33	20.15	35.2	30.50	34.40	21.42	31.20	36.14	
3	Камфен	3.17	3.63	2.62	2.77	3.4	4.2	2.77	3.28	1.6	3.75	
4	β -Пинен	4.19	3.58	3.20	2.27	6.0	4.80	2.10	3.80	1.33	3.96	
5	Δ^1 -Карен	16.43	13.76	18.62	14.67	17.9	13.8	19.2	24.50	13.90	25.39	
6	Лимонен											
7	Фелландрен	7.52	7.93	6.30	5.10	6.2	8.20	3.00	7.60	9.00	6.22	
8	γ -Терпинен	1.61	1.47	1.12	0.85	0.4	1.35	0.96	1.32	1.60	1.11	
9	Терпинолен	2.05	1.51	1.77	1.73	1.2	2.34	1.73	1.97	1.40	1.32	
10	Цитраль	0.11	0.17	0.23	0.19	с.п.	0.72	0.58	0.22	с.п.	с.п.	
11	X_1	5.94	4.91	5.91	6.04	5.7	0.75	6.10	7.28	6.90	1.99	
12	X_2	0.89	0.25	0.44	0.47	0.33	0.45	0.13	0.29	0.53	с.п.	
13	Камфора	0.51	0.21	0.38	0.57	с.п.	0.60	0.38	0.29	0.53	с.п.	
14	Борнилацетат											
15	Лонгифолен	2.04	1.18	1.48	1.70	0.98	1.44	1.00	1.16	2.40	1.70	
16	Карифиллен	5.43	5.37	5.25	5.03	4.90	5.80	4.40	4.90	6.70	3.34	
17	X_3	9.67	10.38	9.97	11.40	5.60	12.00	9.20	10.70	19.90	8.99	
18	X_4	0.51	0.78	0.84	0.38	0.16	0.36	0.40	0.25	1.20	с.п.	
19	X_5	0.17	0.39	0.31	0.47	0.18	0.27	0.20	0.14	0.40	с.п.	
20	Гуайулен	0.11	0.06	0.04	0.06	0.08	с.п.	с.п.	с.п.	с.п.	с.п.	
21	Терпинол	0.91	0.84	0.79	2.45	с.п.	с.п.	с.п.	с.п.	с.п.	с.п.	
22	α -Кашинен	0.57	0.42	0.23	2.77	с.п.	0.06	с.п.	с.п.	с.п.	с.п.	
23	β -Кашинен	3.90	3.36	4.55	4.63	1.2	0.96	0.77	0.87	0.80	1.13	
24	β -Бизаболен	0.71	0.63	0.69	0.63	с.п.	с.п.	с.п.	с.п.	с.п.	с.п.	
25	α -Курумен	1.29	0.17	0.17	0.24	с.п.	0.48	4.1	3.5	2.80	1.00	
26	Элеаулен	6.22	5.37	8.42	6.50	3.5	3.84	0.8	0.22	0.40	0.25	
27	α -Мурулен	1.40	0.39	0.44	3.63	0.16	0.50	6.7	5.24	2.91	0.75	
28	X_6	0.34	0.06	4.86	5.29	5.71	5.80					

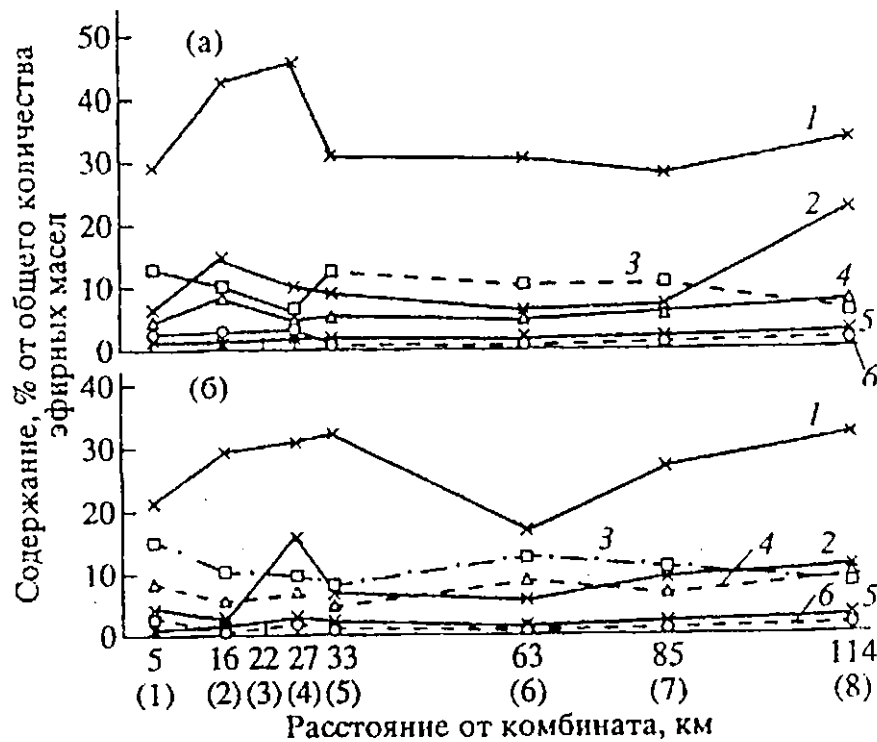


Рис. 11. Содержание основных компонентов эфирных масел в однолетней (а) и двухлетней (б) хвое сосны.
1 - α -пинен; 2 - Δ^1 -карен; 3-карнофиллен; 4-лонгифолен; 5-камфен; 6- β -пинен.

ноза территории заповедника не может оказать существенного влияния на состояние лесных сообществ (Дьяконов, 1996).

Анализ результатов наблюдений за содержанием диоксида серы вокруг Костомукшского ГОКа позволил выявить, что в зоне, расположенной в 0,5-8 км от комбината, содержится максимальное количество диоксида серы ($0,038 \text{ мг/м}^3$). Область от 24 до 50 км характеризуется относительно низким содержанием диоксида серы (в среднем $0,011 \text{ мг/м}^3$) (Лазарева и др., 1992).

При исследовании эфирных масел хвой сосны в районе Костомукши (рис.11) установлено, что содержание α -пинена в них значительно выше чем в районе заповедника "Кивач". Так, на протяжении двух вегетационных периодов количество α -пинена в хвое сосны заповедника "Кивач" (табл.11) составляло 20,15-36,14% от суммы компонентов эфирного масла. В районе Костомукши, на наиболее загрязненных пробных площадях оно достигает 46,0% от суммы эфирных масел.

Реакция растений в условиях загрязнения носит двухфазный характер. В первой фазе усиливается активность функциональных приспособительных реакций, в данном случае - усиленный синтез α -пинена в хвое на загрязненных территориях. Для второй - типично угнетение метаболических процессов. Видимо, длительное воздействие больших доз поллютанта на сосну, произрастающую вблизи от комбината (пробная площадь I), привело к снижению синтеза α -пинена.

Эффект вредного воздействия промышленных выбросов на сосну обыкновенную особенно сильно проявляется в районах с одновременным загрязнением тяжелыми металлами и серой (Алексеев, 1990; Норин, Ярмишко, 1990; Бабушкина и др., 1991; Пастернак, Ворон, 1991). В этих случаях ядовитые вещества в воздушной среде образуют сложные соединения, поражающие одновременно разные органы растений, ослабляющие интенсивность роста и ухудшающие общее состояние как отдельных растений, так и сообщества. При одновременном действии различных поллютантов наблюдается синергический эффект. Механизмы толерантности растений к действию металлов и одновременному влиянию металлов и газообразных поллютантов еще не изучены.

В составе эфирных масел хвой сосны в окрестностях комбината "Североникель", как и в Костомукше, наблюдаются изменения в количестве летучих компонентов, особенно α -пинена, в зависимости от удаленности от источника загрязнения (табл. 12). Так, на контрольном участке, в 60 км от комбината, содержание α -пинена составило 27,45% от суммы эфирных масел, в зоне деградации экосистем (в 10 км от источника - деревья IV категории) количество его оказалось более чем в 2 раза выше и составило 70,34%. При исследовании древостоев, произрастающих в зоне сильного воздействия (30 км от источника), обнаружена зависимость содержания α -пинена в хвое от категории деревьев, с которых отбирались пробы. Так, в хвое деревьев I категории содержание α -пинена составляет 26,30%, II - 34,90%, III - 44,37% и IV категории - 53,88%. Таким образом, в сильно ослабленных деревьях наблюдается значительное повышение уровня содержания α -пинена. Деревья с таким высоким содержанием α -пинена находятся на грани перехода в состояние необратимого ослабления.

Установлено, что компоненты эфирных масел, в частности α -пинен, быстро реагируют на стрессовые воздействия загрязнений и являются оптимальным индикатором ранней диагностики состояния древостоев. Метод определения их газожидкостной хроматографией несложен, не требует много времени и хорошо воспроиз-

Таблица 12.

Содержание основных компонентов эфирных масел хвой сосны в районе г.Мончегорска

Компонент	Расстояние от комбината, категория дерева							
	60 км		30 км		10 км			
	контроль							
α -Пинен	27,45±0,09	26,30±0,08	34,9±0,10	44,37±0,06	53,88±0,10	70,34±0,12		
Каифен	2,34±0,04	1,87±0,03	2,42±0,05	2,82±0,03	2,80±0,05	3,71±0,04		
β -Пинен	2,06±0,02	0,85±0,04	3,05±0,04	1,71±0,05	2,30±0,04	2,72±0,03		
Δ^1 -карин	7,21±0,04	9,30±0,04	1,27±0,06	0,50±0,04	0,85±0,02	1,43±0,03		
Лингифолен	9,56±0,03	10,35±0,04	11,80±0,04	5,90±0,05	7,28±0,04	4,46±0,02		
Кариофиллен	14,26±0,05	13,33±0,06	14,58±0,07	4,8±0,02	8,62±0,04	2,96±0,03		

водим, что является необходимым условием для показателя физиологического состояния растений (Ярмишко, 1997). При использовании переносного портативного хроматографа и методики прямого хроматографирования растительного материала, без предварительного выделения эфирных масел (Степанов, Дубовенко, 1970), можно производить оценку состояния древостоев непосредственно на пробных площадях.

Дальнейшее исследование позволит разработать шкалу для оценки физиологического состояния соснового древостоя в зависимости от количества α -пинена в хвое. Этот показатель сможет дополнить существующий перечень характеристик различных компонентов сообществ сосны обыкновенной, используемых для индикации атмосферного загрязнения на Европейском Севере (продолжительность жизни хвои, изменение ее цвета, интенсивность охвоения боковых побегов и т.д.) (Ярмишко, 1997).

ВЫВОДЫ

1. Проведено систематическое исследование вторичных метаболитов основных лесобразующих пород на северо-западе таежной зоны России (*Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L.). В исследуемых элементах фитомассы этих пород обнаружено много соединений, специфические свойства которых позволяют найти применение им в медицине, сельском хозяйстве и парфюмерно-косметической промышленности.

2. Установлено высокое содержание эфирного масла во внешней части коры (корке) ели европейской (0,38% от абс.сух.в-ва), рекомендовано его промышленное выделение наряду с выделением эфирного масла из древесной зелени ели, содержание эфирного масла в которой составляет 0,1-0,2% от абс.сух.в-ва.

3. Выявлена активная реакция вторичных метаболитов (эфирных масел, фенолов, ростовых веществ) сосны обыкновенной на воздействие техногенных загрязнений. Наибольшие изменения происходят в составе эфирных масел; в них значительно повышается содержание легколетучего компонента – α -пинена.

4. Рекомендовано использовать вещества вторичного метаболизма, или так называемые стрессовые метаболиты, в качестве индикатора для ранней диагностики физиологического состояния сосновых древостоев. Оптимальным индикатором является содержание в хвое α -пинена.

5. Предложено при промышленном выделении эфирных масел из древесной зелени сосны учитывать место и сроки заготовки сырья. Из сосны, произрастающей в условиях техногенного загрязнения, и в зимний период можно получать эфирные масла, состоящие почти исключительно из α -пинена, необходимого для синтеза многих ценных продуктов.

6. Определено, что при пониженных температурах в тканях сосны обыкновенной происходит увеличение содержания вторичных метаболитов, возрастание степени ненасыщенности жирных кислот липидов, усиливается синтез низкомолекулярных жирных кислот, увеличивается содержание эфирных масел, а в их составе растет количество наиболее летучих компонентов. Все это способствует созданию жидкой консистенции липидов в условиях холода и тем самым оказывает защитное действие на живые клетки, предотвращая образование в них льда.

7. Показано, что при понижении температуры внешней среды в древесине сосны обыкновенной происходят изменения в составе не только жирных, но и смоляных кислот, возрастает содержание дегидрабиетиновой кислоты. Это указывает на общность процессов дегидрирования, происходящих при низких температурах как в жирных, так и в смоляных кислотах, а также на то, что смоляные кислоты, наряду с липидами, участвуют в процессах, способствующих адаптации сосны к низким температурам.

8. Установлено, что содержание и состав вторичных метаболитов в тканях сосны подвержены сезонным вариациям. Наименьшее их количество обнаружено летом в период скрытого роста. Осенью происходит интенсивный биосинтез липидов, эфирных масел и смоляных кислот. Содержание их постепенно нарастает, достигая максимума в январе, наиболее холодном месяце года.

Увеличение степени ненасыщенности жирнокислотного состава липидов древесины сосны происходит следующим образом: летом основную долю ненасыщенных кислот составляют кислоты с одной двойной связью, осенью накапливаются кислоты с двумя двойными связями, а зимой - с тремя, происходит также увеличение содержания низкомолекулярных жирных кислот. В составе

смоляных кислот в зимних условиях происходит интенсивное накопление дегидроабнетиновой кислоты.

9. Выявлено, что адаптация сосны обыкновенной к неблагоприятным климатическим условиям Севера также связана с накоплением в ее древесине больших количеств липидов и смоляных кислот. Среди смоляных кислот в большей степени накапливается пимаровая кислота. В изменении содержания дегидроабнетиновой кислоты четкой зависимости не обнаружено. Видимо, сезонные изменения условий оказывают большее влияние на процесс дегидрирования смоляных кислот, чем изменения климатических условий произрастания древостоя.

10. Показано, что из древесины, заготовленной в более северных районах и в зимний период, можно получать повышенный выход таллового масла (при увеличении содержания в древесине липидов и смоляных кислот выход таллового масла увеличивается) и при ректификации выделять из него фракцию, богатую высоконасыщенными жирными кислотами, пригодную для получения олифы.

Основное содержание диссертации изложено в следующих публикациях:

1. Фуксман И.Л., Комшилов Н.Ф. Изменение кислотного состава смол и липидов древесины сосны обыкновенной при действии различных температур // *Химия древесины*. - 1979. - N 4. С.86-92.
2. Фуксман И.Л., Летоняки М.Н., Комшилов Н.Ф., Щербаков Н.М. Изменение содержания смол и липидов в древесине некоторых лесобразующих пород в зависимости от климатических условий // *Растительные ресурсы*. - 1979. - Т.15. - вып.3. С.446-451.
3. Фуксман И.Л., Комшилов Н.Ф. Состав и содержание смол и липидов в древесине сосны // *Тезисы докладов Всесоюзной научно-технической конференции "Рациональное и комплексное использование лесных ресурсов"*. - Москва, - 1980. - С.196-197.
4. Фуксман И.Л., Комшилов Н.Ф. Сезонная динамика липидов и смол древесины сосны // *Химия древесины*. - 1980. - N 6. - С.94-101.
5. Фуксман И.Л., Комшилов Н.Ф. Влияние географической широты произрастания древостоя на состав и содержание смол и липидов в древесине сосны // *Химия древесины*. - 1981. - N 2. - С.96-102.
6. Фуксман И.Л. Липиды и смоляные кислоты древесины сосны как сырье для получения таллового масла // *Тезисы докладов Республиканской научно-практической конференции молодых ученых "Проблемы комплексного использования древесины и охраны природы"*. Петрозаводск. - 1981. - С.24-25.
7. Фуксман И.Л., Понькина Н.А., Степанов А.А., Таланов Ю.В., Риппати П.О. Качественный состав жирных и смоляных кислот древесины сосны обыкновенной // *Тезисы докладов Всесоюзной конференции "Химия и использование экстрактивных веществ древесины"*. Горький, - 1982. - С.4-5.
8. Фуксман И.Л., Комшилов Н.Ф. Исследование сезонной динамики состава и содержания липидов и смол древесины сосны обыкновенной // *Лесохимия и подсочка*. - 1981. - вып.7. - С.16.
9. Фуксман И.Л., Тихова М.А., Родионов В.С. Изменение ультраструктуры клеток и расщепление фосфолипидов хвои сосны обыкновенной после ее промораживания // *Тезисы докладов V Всесоюзного симпозиума по ультраструктуре растений*. - Кишинев. - 1983. - С.156-157.
10. Фуксман И.Л., Родионов В.С., Тихова М.А. Динамика расщепления фосфолипидов и изменение ультраструктуры клеток зимней хвои сосны обыкновенной после воздействия промораживания // *Тезисы докладов Всесоюзной*

конференции "Проблемы физиологии и биохимии древесных растений". - Красноярск. - 1982. - С.120.

11. Фуксман И.Л., Родионов В.С. Расщепление фосфолипидов и изменение ультраструктуры клеток хвои сосны обыкновенной при воздействии температуры -196°C // *Тезисы докладов Второй Всесоюзной конференции "Механизмы криовреждений и криозащиты биологических объектов"*. - Харьков. - 1984. - С.111.

12. Фуксман И.Л., Понькина Н.А. Качественный состав липидов древесины сосны обыкновенной // *Химия древесины*. - 1984. - N 5. С.85-88.

13. Фуксман И.Л., Ильинова М.К., Родионов В.С. Годичная динамика нейтральных липидов, глико- и фосфолипидов и их жирнокислотного состава у хвои сосны, произрастающей в Карелии // *Тезисы докладов на Всесоюзной конференции "Экстрактивные вещества древесных растений"*. - Красноярск. - 1986. - С.130-131.

14. Родионов В.С., Фуксман И.Л., Новицкая Ю.Е., Тихова М.А., Сулимова Г.М. Расщепление фосфолипидов и изменение ультраструктуры клеток зимней хвои сосны после ее промораживания // *Известия Академии наук, сер.биол.* - 1985. - N 6. - С.934-939.

15. Фуксман И.Л., Ильинова М.К., Саукконен Л.А., Степанов А.А. Изменение жирнокислотного состава липидов хвои сосны обыкновенной в течение годичного цикла // *Химия древесины*. - 1986. - N 3. - С.104-108.

16. Фуксман И.Л., Родионов В.С., Ильинова М.К., Шуляковская Т.А. Закономерности липидного обмена сосны при адаптации к условиям Севера // *Тезисы докладов XI Всесоюзного симпозиума "Биологические проблемы Севера"*. - Петрозаводск. - 1986. - С.109-110.

17. Фуксман И.Л., Ильинова М.К., Родионов В.С. Сосна и береза в условиях зимнего стресса на Севере // *Тезисы докладов Всесоюзного совещания "Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях"*. - Москва. 1986. - С.58-59.

18. Фуксман И.Л., Саукконен Л.А., Степанов А.А. Динамика жирнокислотного состава липидов почек сосны обыкновенной в связи с ее ростом // *Химия древесины*. - 1987. N 6. - С.89-93.

19. Фуксман И.Л., Гелес И.С. Терпеноиды коры ели европейской // *Тезисы докладов III Всесоюзной конференции "Проблемы физиологии и биохимии древесных растений"*. - Петрозаводск. - 1989. - С.137-138.

20. Родионов В.С., Тихова М.А., Фуксман И.Л. Изменение ультраструктуры и концентрации фосфолипидов клеток летней хвои сосны при ее промораживании // *Известия Академии наук, сер.биол.* - 1989. - N 2. - С.238-244.

21. Фуксман И.Л., Понькина Н.А. Изучение нейтральных веществ коры ели европейской // *Химия древесины*. - 1990. - N 4. - С.104-107.

22. Фуксман И.Л., Гелес И.С. Качественный состав эфирных масел элементов фитомассы ели европейской // *Тезисы докладов III Всесоюзной научно-технической конференции "Химия и использование экстрактивных веществ дерева"* // Горький. - 1990. - С.95-97.

23. Фуксман И.Л. Состав и содержание эфирных масел в различных элементах фитомассы ели европейской // *Химия древесины*. - 1990. - N 5. - С.83-86.

24. Фуксман И.Л., Понькина Н.А. Нейтральные вещества элементов фитомассы ели европейской // *Химия древесины*. - 1991. - N 2. - С.107-110.

25. Фуксман И.Л., Понькина Н.А. Нейтральные вещества элементов фитомассы березы пушистой // *Химия древесины*. - 1991. - N 4. - С.80-84.

26. Фуксман И.Л., Понькина Н.А. Эфирные масла элементов фитомассы *Pinus sylvestris* L. // *Растительные ресурсы*. - 1991. - Т.27. - вып.2. - С.73-76.

27. Фуксман И.Л., Понькина Н.А. Нейтральные вещества элементов фитомассы *Populus tremula* L. // Растительные ресурсы. - 1992. - вып.3. - С.94-99.
28. Фуксман И.Л. Сезонная и возрастная динамика содержания и состава эфирных масел в хвое *Pinus sylvestris* L. (Южная Карелия) // Растительные ресурсы. - 1995. - вып.1. - С.81-88.
29. Фуксман И.Л. Летучие компоненты в лесных насаждениях Карелии // Экология. - 1995. - N 5. - С.351-355.
30. Фуксман И.Л., Шредерс С.М., Чиненова Л.А., Канючкова Г.К. Физиолого-биохимическая характеристика сосны в зоне влияния Костомукшского ГОКа (Карелия и Финляндия) // Тезисы докладов 2-й Международной конференции "Экология и охрана окружающей среды". Пермь. - 1995. - часть II, С.131-132.
31. Фуксман И.Л., Габукова В.В., Ивонис И.Ю., Новицкая Л.Л., Шуляковская Т.А. Оценка физиолого-биохимических показателей для диагностики поражения поллютантами сосны обыкновенной // Лесоведение. - 1997. - N 1. С.57-63.
32. Фуксман И.Л., Новицкая Л.Л., Ивонис И.Ю., Канючкова Г.К., Чиненова Л.А. Влияние "кислотного дождя" на сеянцы сосны обыкновенной. // Экология - 1997. - N 1. - С.3-8.
33. Новицкая Л.Л., Фуксман И.Л., Житкова Е.А. Состояние вакуолярного аппарата клеток мезофилла хвой сосны, как индикатор степени повреждающего воздействия сернистого ангидрида // Тезисы докладов Международной конференции по анатомии и морфологии растений. Санкт-Петербург. - 1997. - С.297-298.
34. Фуксман И.Л., Новицкая Л.Л., Ивонис И.Ю., Шуляковская Т.А. Вторичные метаболиты как индикатор ранней диагностики состояния сосны при действии поллютантов // Тезисы докладов третьего ежегодного симпозиума "Физико-химические основы физиологии растений и биотехнология". - Москва. - 1997. - С.71.
35. Фуксман И.Л., Пойколайнен Я., Шредерс С.М., Канючкова Г.К., Чиненова Л.А. Физиологическая и биохимическая индикация состояния сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Экология. - 1997. - N 3. - С.184-187.
36. Фуксман И.Л., Чиненова Л.А. Влияние тяжелых металлов на физиологические процессы в сосне обыкновенной // Тезисы докладов всероссийской конференции "Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков", - Санкт-Петербург. - 1998. - С.205-206.
37. Фуксман И.Л. Содержание α -пинена в хвое сосны как оптимальный индикатор состояния хвойных насаждений в условиях техногенного загрязнения // Тезисы доклада Всероссийского совещания "Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия", - Апатиты, - 1998. - С.199-200.
38. Фуксман И.Л. Вторичные метаболиты сосны обыкновенной в условиях стресса при техногенном загрязнении // Тезисы докладов Международной конференции "Экология таежных лесов". - Сыктывкар, - 1998. - С.220-221.
39. Фуксман И.Л. Индикация состояния хвойных древостоев в условиях промышленного загрязнения хроматографическим определением α -пинена в хвое сосны // Тезисы докладов международного семинара "Роль девственной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей Среды. Биотическая регуляция." - Петрозаводск, - 1998. - С. 291-292.
40. Фуксман И.Л., Шуляковская Т.А., Канючкова Г.К. Влияние тяжелых металлов на сеянцы сосны обыкновенной // Экология - 1998. - N4. - С. 241-244
41. Фуксман И.Л. Содержание α -пинена в хвое сосны как оптимальный индикатор состояния древостоев в условиях техногенного загрязнения // Экология - 1999. - N4, с.224-229.

Сдано в производство
Печать офсетная.
Изд. № 39. За

Карельский
Редакционный
185003, Петро

149928K