

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ЛЕНИНА СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЛЕСА И ДРЕВЕСИНЫ ИМ.В.Н.СУКАЧЕВА

На правах рукописи

ГАБУКОВА Валентина Васильевна

УДК 582.475:630*182+630*161.3/4

**ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ
НА ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ СОСНЫ
В СВЯЗИ С ПРОХОЖДЕНИЕМ ФАЗ РОСТА И РАЗВИТИЯ**

03.00.16 - экология

03.00.12 - физиология растений

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

КРАСНОЯРСК 1987

Работа выполнена в Институте леса Карельского филиала АН СССР

Научный руководитель: ст. научный сотрудник, кандидат биологических наук, заслуженный деятель науки КАССР
Ю.Е.НОВИЦКАЯ

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор А.В.ВЕРЕТЕННИКОВ
кандидат биологических наук, с.н.с. С.Г.ПРОКУШКИН

Ведущее учреждение: Институт биологии Коми филиала АН СССР

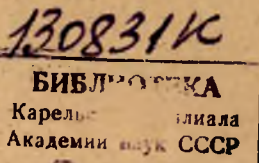
Защита состоится 22 января 1987 года на заседании специализированного совета К 002.70.01 по присуждению учёной степени кандидата наук в Институте леса и древесины им.В.Н.Сукачева СО АН СССР.

Адрес института: 660036, г.Красноярск, Академгородок

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института леса и древесины СО АН СССР.

Автореферат разослан 17 декабря 1987 года.

Ученый секретарь
специализированного совета,
кандидат сельскохозяйственных наук



Р.М.Бабинцева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность тем. Ростовые возможности хвойных растений предопределены генетически, но на их реализацию в конкретных условиях местообитания большое влияние оказывают абиотические и биотические экологические факторы. При резком дефиците лесосырьевых ресурсов актуальным является углубленное изучение биологии и экологии основных лесообразующих и хозяйственно ценных пород Карелии, в частности сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), с целью поиска путей ускорения их роста и повышения продуктивности. Это предусматривает выявление роли ключевых звеньев метаболизма, в том числе и фосфорного обмена, в ростовых и адаптационных процессах. Анализ динамики фосфорсодержащих веществ, выполняющих энергетические, каталитические, структурные функции, принимающих участие в сохранении и передаче наследственных признаков, а также изучение активности ферментов фосфорного обмена могут дать представление об общей направленности метаболизма в организме дерева в разных условиях обитания и способствовать раскрытию механизмов роста и устойчивости хвойных растений.

Цель исследований - изучить содержание фосфорных соединений и активность ферментов фосфорного обмена в органах сосны в годичном цикле развития в разных условиях обитания; выявить роль основных показателей фосфорного обмена в приспособительных реакциях древесного организма при смене фаз роста и развития и под влиянием внешних факторов; проанализировать возможность использования этих показателей для оценки функционального состояния дерева и выбора соответствующих лесохозяйственных мероприятий, повышающих продуктивность насаждений.

Научная новизна и практическая ценность работы. Впервые для сосны в разных условиях обитания изучен фракционный состав фосфатов отдельных органов и тканей в годичном цикле развития. Получен ряд новых данных о роли фосфорных соединений в процессах роста и адаптации. Показано максимальное накопление липидного фосфора в зимующих тканях, связанное с созданием и поддержанием устойчивости, и на первых этапах видимого роста, обусловленное новообразованием клеточных структур развивающихся тканей. Выявлена связь между интенсивностью ростовых процессов и динамикой фосфорных соединений, а также зависимость суточной динамики фосфатов от фазы развития органа. Новыми в целом являются данные об изменении активности фер-

методами вариационной статистики, корреляционного и дисперсионного анализа на ЭВМ "Менск-32".

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние сезонной смены климатических условий на фосфорный обмен сосны

В районах с резко выраженной сезонностью климата вследствие периодичности освещения, длины дня, температуры и осадков происходит регулярное чередование благоприятных и неблагоприятных для жизнедеятельности растений периодов. Взаимодействие внутренних и внешних факторов приводит к расчленению жизненного цикла растений на фазы развития, которые плавно переходят друг в друга или сменяются скачкообразно (Генкаль, Окинина, 1964; Сергеева, 1971; Тюрина, 1979 и др.). У хвойных растений фазы роста и развития сильно растянуты во времени, от заложения почечных чешуй до окончательного вызревания тканей побега проходит почти три года. Процессы заложения, формирования и роста зачатков, несомненно, протекают по генетически заданной программе, но модифицируются под влиянием экологических условий и в большой степени зависят от функциональной деятельности всех органов и тканей дерева в течение годовичного цикла развития.

У сосны зачатки органов будущих побегов — верхушечные почки — закладываются летом, после прекращения видимого роста. В киле эмбриональные ткани почек, характеризующиеся высокой мобилизационной способностью и активными процессами органогенеза, содержат сравнительно много сахарофосфатов, нуклеинового, липидного и макроэнергетического фосфора (рис. I). К сентябрю концентрация этих соединений снижается, что свидетельствует об ослаблении их роли в общем метаболизме и завершении, по всей видимости, формообразовательных процессов при наступлении периода глубокого покоя. Переход в глубокий покой в условиях Карелии происходит в сентябре при сравнительно благоприятных для метаболизма температурах воздуха. В тканях почек постепенно нарастает и в середине октября достигает максимума концентрация нуклеинового фосфора, что вызывается необходимостью репликации новых информационных РНК для синтеза ферментных, структурных и запасных белков, липидов, полисахаридов, количество которых в это время заметно возрастает (Новицкая, Чикина, 1980). Однако уже в ноябре концентрация нуклеинового фосфора па-



Рис. 1. Динамика фосфорных соединений в почках сосны. 1 - общий, 2 - липидный, 3 - неорганический, 4 - нуклеиновый фосфор, 5 - сахарофосфаты, 6 - макроэргический фосфор.

даст, зато повышается количество липидного фосфора. Зимой более половины общего пула фосфатов представлено полимерными кислотонерастворимыми соединениями, в первую очередь фосфолипидами. На довольно высоком уровне поддерживается концентрация органических кислоторастворимых веществ, особенно сахарофосфатов. Все это значительно повышает устойчивость сосны к низким отрицательным температурам, а также к резким колебаниям температуры воздуха (от 0° до -34°), характерным для Карелии. Существенно, что при перепадах температуры изменения фосфорного обмена в разных органах сосны носят сходный характер. Так, при -5° – -10°C наблюдается снижение неорганического и макроэргического фосфора и накопление фосфорилированных сахаров и фосфолипидов, а при падении температуры до -30°C , напротив, уменьшается содержание фосфорилированных соединений и возрастает – свободных фосфат-ионов, что, очевидно, является активной частью механизма криозащиты при резких колебаниях температуры в зимний период.

Выход почек из состояния глубокого покоя и переход в вынужденный покой в декабре–январе характеризуется снижением концентрации липидного и увеличением нуклеинового и макроэргического фосфора, а также сахарофосфатов при относительно постоянном содержании неорганического фосфора. В это время почка структурно и морфологически готова к росту, наступление которого сдерживается низкими температурами.

турами. В апреле концентрация высокоэнергетических соединений уменьшается, зато количество неорганического фосфора и сахарофосфатов возрастает. Все эти изменения, очевидно, имеют немаловажное значение для последующих ростовых процессов: во-первых, обеспечивается необходимый резерв важнейших метаболитов и энергии для интенсивного роста; во-вторых, фонд свободных фосфат-ионов, определяющий гидрофильность коллоидов цитоплазмы, служит своеобразным буфером, подкисляющим внутриклеточную среду.

Выяснилось, что большие изменения в фосфорном обмене сосны в периоды покоя затрагивают не только почки, но и зрелые органы дерева. При этом динамика фосфорных соединений в хвое и лубе разновозрастных побегов, трубе ствола и проводящих корней, тонких корнях диаметром до 3 мм в осенне-зимне-весеннее время имеет много общего. В частности, процессы перестройки метаболизма к зиме во всех органах происходит в октябре на фоне повышенной активности ферментов фосфорного обмена и сопровождаются увеличением содержания органических форм фосфора — липидного, нуклеинового, сахарофосфатов, и снижением макроэргического фосфора. Важно, что метаболические превращения фосфорных соединений продолжают в периоды глубокого и вынужденного покоя и выражаются в спадах и подъемах их концентрации. Очень показателен зимний максимум липидного фосфора, наблюдаемый во всех органах дерева в декабре, независимо от погодных условий года. Изменения в фосфорном обмене, связанные с переходом к периоду вегетации, становятся заметны уже в конце марта и выражаются в накоплении макроэргических соединений, нуклеинового и неорганического фосфора, повышении уровня фосфатаз. По времени они совпадают с фазой пробуждения почек и индуцируются, по-видимому, действием сигнала, поступившего из них. Ведущим экологическим фактором, обуславливающим начало перестройки, является количество и качество света. Низкие температуры воздуха, отмечаемые в марте, не сдерживают вступление органов и тканей сосны в эту фазу развития, зато начало видимого роста побегов полностью зависит от количества тепла.

Известно, что общий рост древесных растений складывается из нескольких процессов, наиболее наглядным и энергоемким из которых является увеличение размеров органов в высоту (длину). Мы попытались выявить связь между локализацией и интенсивностью видимого роста побегов и хвой и динамикой фосфорных соединений. Оказалось, что для каждой из фаз видимого роста (медленного, быстрого и затухающего) характерно вполне определенное содержание различных фрак-

ций фосфора и разный уровень активности ферментов (табл. I).

Таблица I

Фосфорные соединения в побегах сосны в разные периоды видимого роста (среднее за период), мг%

Показатели сухой массы	Период роста		
	медленный (15.05-22.05)	быстрый (23.05-22.06)	затухающий (23.06-05.07)
Общий фосфор	234,8 $\pm$ 4,01	326,9 $\pm$ 4,88	156,3 $\pm$ 2,87
Неорганический	65,6 $\pm$ 1,27	43,1 $\pm$ 0,19	43,7 $\pm$ 0,75
Органический	169,2 $\pm$ 1,11	283,8 $\pm$ 4,10	112,6 $\pm$ 3,53
Липидный	72,8 $\pm$ 0,75	94,5 $\pm$ 1,48	42,6 $\pm$ 1,82
Нуклеиновый	63,6 $\pm$ 1,59	122,4 $\pm$ 1,31	12,3 $\pm$ 0,17
Сахарофосфаты	27,0 $\pm$ 0,82	54,0 $\pm$ 0,36	44,6 $\pm$ 0,30
Макроэргический	3,5 $\pm$ 0,10	13,1 $\pm$ 0,86	10,3 $\pm$ 0,58
Кислая фосфатаза, мкгРн·г ⁻¹ ·час ⁻¹	60,3 $\pm$ 0,63	74,1 $\pm$ 0,14	35,6 $\pm$ 0,8
Щелочная фосфатаза, мкг ⁻¹ ·г ⁻¹ ·час ⁻¹	27,3 $\pm$ 0,48	34,2 $\pm$ 0,29	18,9 $\pm$ 1,31
АТФ-аза, мгРн·г ⁻¹ ·час ⁻¹	21,8 $\pm$ 1,2	44,9 $\pm$ 0,27	33,3 $\pm$ 0,7
Среднесуточные приросты, мм	1,5 $\pm$ 0,11	10,1 $\pm$ 0,41	2,2 $\pm$ 0,17

Весьма существенно, что на первых этапах роста среди органических соединений возрастает количество нуклеиновых кислот. Органы способны интенсивно расти до тех пор, пока в тканях поддерживается высокий уровень нуклеинового фосфора. Благодаря этому в условиях Севера, где рост в любое время может подавляться экстремальными факторами среды, вплоть до полной его остановки, с наступлением благоприятных погодных условий активность процесса сразу же восстанавливается. Накопление липидного фосфора, наблюдаемое в быстрорастущих органах, безусловно, связано с образованием мембранных структур развивающихся тканей: увеличением числа и массы митохондрий и хлоропластов, усложнением их структуры (Forger, Bogorad, 1973).

Растущие ткани сосны отличаются повышенным содержанием макроэргов и фосфорилированных углеводов, что указывает на активно идущую

щие в них процессы дыхания. Важное значение имеет также обеспечение свободными фосфат-ионами, которые необходимы как для образования фосфорилированных соединений, так и для создания буферной системы клеток. Однако концентрация неорганического фосфора весьма непостоянна. На наш взгляд, это в равной мере обусловлено неравномерностью транспорта фосфора к аттрагирующим центрам и путсирующим характером самих ростовых процессов. Затухание активности процесса сопровождается заметным снижением общего, органического, липидного и нуклеинового фосфора. Уменьшение содержания полимерных фосфатов, несомненно, связано с особенностями метаболических процессов, обеспечивающих вызревание тканей: дифференциацию, развитие и утолщение клеточных оболочек, увеличение доли механических и покровных тканей и т.д. Так, для метаболического обеспечения процессов морфологического и функционального вызревания проводящих тканей (кору и древесины) большое значение имеют низкомолекулярные кислоторастворимые фосфаты, в частности неорганические и макроэргические соединения.

Следует особо подчеркнуть, что закономерные изменения фосфорных соединений, связанные с ритмами роста, проявляются независимо от происхождения растущих тканей и локализации ростовых процессов. Они идентичны в побегах, хвое и не только во времени, но и в пространстве — по оси растущих органов. Разные зоны побега характеризуются различным содержанием фосфорных соединений. Ткани верхней зоны побега и верхней части хвои, дольше сохранявшие способность к интенсивному росту, отличаются повышенным содержанием общего, липидного, нуклеинового и макроэргического фосфора. Различия сглаживаются или совсем исчезают в органах, закончивших рост. В хвое по сравнению с побегом полярность фосфорного обмена выражена гораздо слабее, но, так же, как и в побегах, обусловлена внутренними соотношениями процессов и структур в развивающихся тканях, что, в свою очередь, определяется различной степенью дифференциации, продолжительностью и характером роста. Немаловажное значение при этом имеет и градиент фитогормонов, четко проявляющийся у высших растений (Полевой, 1981). Выяснилось, что и суточная динамика фосфорсодержащих веществ в хвое во многом определяется фазой развития органа. Дисперсионный анализ показал, что сила влияния исследуемого фактора (фазы развития хвои) на суточную динамику кислоторастворимых фосфатов составляет 40–62% от общей дисперсии.

Одновременное изучение растущих и зрелых дифференцированных органов разного возраста позволило выявить особенности доминиру-

акцепторных отношений у сосны, обеспечивающих рациональное использование поглощенного фосфора на процессы роста и развития. Наличие функциональных связей между органами подтверждается тесными корреляционными зависимостями в распределении фосфора по тканям дерева (величина коэффициента корреляции колеблется от 0,71 до 0,97). В годичном цикле значительное повышение фосфора в молодых органах, как правило, сопровождается закономерным снижением его в органах старшего возраста. Особенно ярко перераспределение фосфорных соединений проявляется в весенний период, когда концентрация элемента резко повышается в почках, несколько увеличивается в однолетней хвое и снижается в хвое старшего возраста, лубе, корневой системе.

В вовлечении фосфорных соединений в метаболизм, а также во всех их взаимопревращениях большую роль играют ферменты фосфорного обмена, в частности АТФ-аза, кислая и щелочная фосфатазы. Высокий уровень кислой фосфатазы присущ активно функционирующим почкам, хвое и лубу однолетних побегов, в корнях и пасоке он заметно ниже. Общим для всех органов сосны, за исключением почек, является снижение гидролазной активности в процессе вегетации, более четко выраженное в молодых органах. Падение активности кислой фосфатазы осенью, возможно, обусловлено ухудшением внешних условий, так как известно, что фосфатазы чувствительны к температуре и освещению (Исхаков, 1978). Щелочная фосфатаза у сосны обнаруживается не только в зеленых частях дерева, но и в лубе зрелых побегов, корнях, при этом уровень фермента в последних составляет 31-67% от ее уровня в хвое. У сосны роль щелочной фосфатазы, по-видимому, не ограничивается участием в фотосинтезе (Виске, 1970), не менее важна способность фермента расщеплять полифосфаты - наиболее древние формы запасаания энергии. Именно благодаря этой способности, щелочная фосфатаза участвует в энергетическом обмене клеток и тканей. Сравнительно высокий уровень энзима в эмбриональных тканях сосны и на первых этапах видимого роста, возможно, каким-то образом связан с функциональными актами фитогормонов. Для растений такие данные не известны, но эта связь доказана для гормонов животных клеток (Берстон, 1965). Изменения АТФ-азы во всех органах и тканях дерева тесно связаны с их функциональным и физиологическим состоянием и отражают, по всей видимости, деятельность механизмов, обеспечивающих переход растения от одного этапа развития к другому. Наивысшей АТФ-азной активностью обладают ткани почек в марте и двухлетней хвое в мае. Прорастание почек сопровождается

некоторым снижением каталитической способности их тканей, а интенсивный рост побегов и хвои, напротив, увеличением. Активность АТФ-азы падает по мере затухания роста и после его окончания. Уровень фермента в лубе однолетних побегов колеблется от 43,77 до 62,51 мг Рн г⁻¹, тогда как в однолетней хвое — лишь от 28,26 до 49,14, а в двухлетней — от 14,91 до 36,66 (за исключением мая). АТФ-азная активность обнаруживается даже в кислом соке, где фермент функционирует как участник транспортного пути и как катализатор выделения энергии для процессов перемещения и перераспределения фосфорных соединений в радиальном и вертикальном направлениях, локализован он предположительно на внешних мембранах живых клеток ксилемы.

Таким образом, в годичном цикле развития сосны выявлены закономерные ритмические колебания неорганического, макроэнергического, липидного и нуклеинового фосфора, сахарофосфатов, а также активности ферментов фосфорного обмена. Именно они во многом определяют физиологическое состояние дерева и изменение направленности его метаболизма при смене сезонов года. Ритмичность динамики фосфорных соединений можно считать внутренним свойством сосны, обусловленным прежде всего изменениями, происходящими в мистемах.

Влияние условий местообитания на фосфорный обмен органов и тканей сосны

Среди абиотических и биотических факторов среды, воздействующих в естественных условиях на организм сосны, немаловажное значение для роста и развития дерева имеют внутривидовые и межвидовые конкурентные отношения, а также условия почвенного питания.

Фосфорный обмен органов и тканей сосны в зависимости от положения дерева в пологе древостоя

Различия в фосфорном обмене между господствующими и угнетенными деревьями наиболее четко проявляется во время активного роста и в предшествующий ему период (рис.2). Для хорошо развитых особей характерно более раннее уменьшение полимерных фосфатов, в первую очередь нуклеопротеидов, и увеличение неорганического и макроэнергического фосфора. Угнетенные сосны, напротив, перед началом роста (в апреле) отличаются повышенным содержанием кислотонерастворимых форм фосфора — фосфолипидов и нуклеопротеидов, возможно,

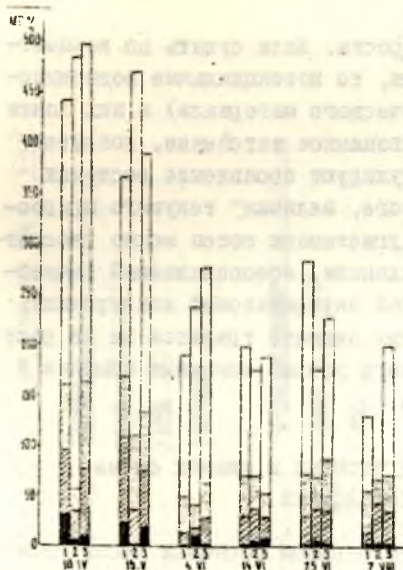


Рис.2. Динамика фосфорных соединений в почках и растущих побегах сосны.

1 - господствующие, 2 - угнетенные, 3 - свободнорастущие деревья.

■ - макроэргический фосфор, ▨ - сахарофосфаты, ▩ - неорганический, □ - - - кислото-нерастворимый (липидный + нуклеиновый) фосфор.

из-за недостаточной активности гидролизующих эти соединения ферментов. Снижение их концентрации, свидетельствующее о готовности к росту, отмечается лишь в мае, почти на месяц позднее, чем у господствующих и свободнорастущих деревьев. У последних в период быстрого роста ткани побегов содержат много фосфорилированных углеводов, проявляют повышенную АТФ-азную и фосфатазную активность на фоне сравнительно низкой концентрации неорганического и макроэргического фосфора, тогда как угнетенные сосны отличаются довольно высокой концентрацией общего, кислото-нерастворимого и макроэргического фосфора. Можно считать, что использование этих соединений на ростовые процессы у слаборазвитых деревьев задерживается и поэтому не происходит полной реализации заложенных возможностей. Одной из причин может явиться низкая каталитическая активность кислот и щелочной фосфатаз - ферментов, принимающих участие в энергообеспечении клеток на промежуточных этапах их метаболизма и катализующих гидролиз и перефосфорилирование органических соединений. Выявленные различия в каталитической активности ферментов имеют отношение именно к росту. Это подтверждается фактом, что к моменту затухания и прекращения ростовых процессов, а также в зрелых органах разница между двумя группами деревьев сглаживается.

Таким образом, можно считать, что различия в содержании фосфорных соединений в органах сосен из разных мест обитания наиболее

четко проявляются в период видимого роста. Если судить по концентрации фосфатов в почках этих деревьев, то потенциальные возможности (резервы пластического и энергетического материала) в них почти одинаковы. Однако внешние условия — взаимное затенение, конкуренция за элементы питания и т.д. — регулируют проявление ростовых потенций и определяют, в конечном итоге, величину текущего прироста. Торможение ростовых процессов у угнетенных сосен можно рассматривать как основной адаптационный механизм, обеспечивающий выживание организма сосны в условиях жесткой внутривидовой конкуренции, когда преобладающая часть пластических веществ тратится не на рост побегов, а на поддержание определенного уровня основных обменов и ультраструктурной организации клеток.

Динамика фосфорных соединений в органах и тканях сосны в смешанном сосново-березовом насаждении

Наиболее часто встречающимся компонентом сосновых лесов является береза. Литературные данные свидетельствуют о том, что процессы метаболизма у хвойных растений в смешанных насаждениях протекают иначе, чем у деревьев в чистых насаждениях (Кабанникова, 1972; Рахтеев и др., 1976; Колесниченко и др., 1976). По нашим данным, примесь березы в смешанном древостое до 20% особенно заметно влияет на фосфорный обмен органов и тканей сосны в периоды максимальной физиологической активности — весной (в начале роста) и летом (в период интенсивного роста) (рис.3). Почка деревьев из смешанных насаждений обладает повышенной аттрагирующей способностью и накапливает больше фосфатов, чем почка сосен чистого насаждения, очевидно, за счет перераспределения их внутри древесного организма, так как концентрация элемента в органах старшего возраста в это время заметно ниже. В растущих побегах высокая мобилизационная способность сохраняется только у господствующих деревьев, а у угнетенных особей наблюдается снижение общего и органического фосфора на фоне повышенного содержания неорганических фосфат-ионов. Однако к концу вегетации различия между вариантами сглаживаются, проявляется лишь слабая тенденция к увеличению концентрации общего фосфора в зрелых органах сосен из смешанных биогрупп и более активному накоплению неорганического фосфора в корневой системе господствующих деревьев.

При расчете абсолютного количества общего фосфора в 100 парах одно- и двухлетних хвоек сосны выяснилось, что в большинстве

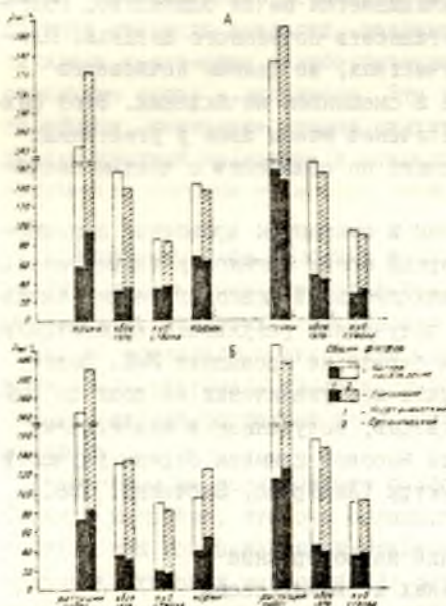


Рис.3. Влияние примеси березы на содержание фосфора в органах и тканях сосны.

А – перед началом роста (май),
Б – в период интенсивного роста побегов (июль), В – в конце вегетации (сентябрь).

случаев масса хвои у деревьев II класса роста выше в чистом насаждении, у сосен IV-V класса – в смешанном. Увеличение массы хвои обусловлено прибавкой сухого вещества, оводненность ее тканей в чистом и смешанном насаждениях мало различается. Соответственно содержание фосфорных соединений оказалось выше в хвое сосен II класса роста в чистом древостое и в хвое деревьев IV-V классов роста – в смешанном. Различия в реакции господствующих и угнетенных сосен на присутствие березы можно объяснить, по-видимому, особенностями межвидовых и внутривидовых взаимоотношений, по-разному складывавшихся в верхнем и нижнем пологе. Корневая конкуренция за элементы питания в сосново-березовых древостоях не столь напряжена, так как эти виды предъявляют разные требования к почвенному питанию, ритмы максимумов и минимумов в поглощении и выделении минеральных веществ у них не совпадают. Примесь лиственных пород в какой-то степени улучшает корневое питание хвойных растений, но кроме берез, находясь на одном уровне с кронами сосен, затевают и оказывают на них механическое воздействие. В результате в хвое сосны снижается интенсивность многих физиологических процессов – фотосинтеза, дыхания, транспирации (Суворов, 1973), что, в

конечном итоге, и приводит к снижению массы хвои по сравнению с чистым насаждением. Для угнетенных сосен и в чистом, и в смешанном насаждении световой режим складывается почти одинаково, поэтому на первое место выходит эффективность почвенного питания. Плодородие почвы на наших опытных участках, по данным почвоведов (Лазарева, Зябченко, 1981), выше в смешанном насаждении. Этот фактор, очевидно, способствовал увеличению массы хвои у угнетенных сосен в сосново-березовом насаждении по сравнению с чистым сосняком.

Таким образом, примесь березы в смешанном древостое оказывает определенное влияние на фосфорный обмен органов и тканей сосны, особенно заметное в периоды их максимальной физиологической активности. Следует подчеркнуть, что полученные результаты характеризуют насаждение, в котором примесь березы не превышает 20%. Более определенного влияния можно ожидать при увеличении ее доли до 50%. Так, по данным лесоводов и почвоведов, полученным в аналогичных условиях южной Карелии, при более высокой примеси березы улучшается рост сосны в высоту и по диаметру (Лазарева, Зябченко, 1981).

Влияние минеральных удобрений на содержание фосфорных соединений в органах и тканях сосны

Роль минерального питания в повышении продуктивности сосновых насаждений изучена довольно обстоятельно и освещена во многих работах (Слухай, 1965; Суворов, 1977; Прокушкин, 1977; Валк, Райд, 1985, и др.). Однако механизм влияния удобрений на процессы обмена далеко не ясен, и изучение как положительного, так и отрицательного их воздействия на древесные организмы остается по-прежнему актуальным. Наибольший практический интерес представляют данные о состоянии метаболизма растений в зависимости от обеспеченности азотом. Установлено, что большинство лесных почв Карелии бедны азотом и сосновые насаждения очень отзывчивы на внесение азотных удобрений (Чаккина, 1972; Новицкая и др., 1977).

Дисперсионный анализ экспериментальных данных подтвердил достоверное влияние мочевины (N_{60} -кг/га) на фосфорный обмен почек, однолетних побегов и проводящих тканей (с вероятностью $F > 0,975$, сила влияния фактора составляет 79% от общей дисперсии). В органах сосны опытного варианта, появившихся после удобрения, в 1,7 раза увеличивается содержание органических соединений фосфора. Особенно много нуклеинового фосфора накапливается в почках (например,

в марте — 168% к контролю), что свидетельствует о возрастании их синтезирующей способности и имеет существенное значение для повышения потенциальных ростовых возможностей дерева. Важно, что и в органах старшего возраста, развившихся до внесения удобрений, увеличилось количество макроэнергического и нуклеинового фосфора, а в отдельные сроки — липидного. Это указывает на активизацию фосфорного обмена, повышение уровня синтетических процессов в органах сосны при азотной подкормке и позволяет заключить, что физиологическая активность органов во многом зависит от условий минерального питания.

Дополнительное внесение фосфора в составе полного минерального удобрения не оказало положительного влияния на фосфорный обмен сосны, а в некоторых случаях даже снизило содержание фосфора в органах по сравнению с внесением одного азота. Очевидно, при данной дозе азота растениям хватает почвенных запасов фосфора. Положительного влияния фосфорных удобрений можно ожидать при повышении дозы азота.

В целом же исследование фосфорного обмена сосны в условиях Карелии показало, что она обладает большими потенциальными возможностями для повышения продуктивности. Необходим комплекс поэтапных лесохозяйственных мероприятий: создание благоприятных условий почвенного питания, поддержание оптимальной структуры и состава насаждений, способствующих преодолению неблагоприятных климатических условий.

Таким образом, выявлены закономерные ритмические колебания фосфорного обмена в годичном цикле развития сосны, которые во многом определяют физиологическое состояние дерева при смене сезонов года. Сезонная ритмичность фосфорного обмена в органах сосны носит одинаковый характер независимо от условий произрастания дерева, метеорологических особенностей года, структуры и состава насаждений, условий почвенного питания. Донорно-акцепторные отношения между органами и тканями сосны также имеют ритмы и сохраняются у сосен в разных экологических условиях.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. Смена фаз роста и развития у сосны, обусловленная наличием резко выраженной сезонности климата, вызывает закономерные изменения в содержании фосфорных соединений в органах и тканях дерева. Активные процессы органогенеза в почках, а также переход всех ср-

ганов дерева к глубокому покою, обеспечиваются высокими концентрациями сахарофосфатов, макроэргического и нуклеинового фосфора. В покоящихся тканях увеличивается количество липидного фосфора, что определяет высокую их устойчивость в зимний период. Весной в почках уменьшается содержание макроэргического фосфора и повышается уровень сахарофосфатов, нуклеинового и липидного фосфора; в остальных органах падает концентрация фосфолипидов и нуклеопротеидов, что является необходимой предпосылкой для обеспечения активных ростовых процессов.

2. Установлена тесная связь между интенсивностью ростовых процессов и динамикой фосфорных соединений. В растущих тканях повышается концентрация нуклеиновых кислот, что определяет и поддерживает потенциальную способность к росту; формирование мембранных структур в развивающихся органах является причиной значительного накопления липидного фосфора. Затухание видимого роста, дифференциация клеток и вторичный рост клеточных стенок сопровождаются заметным снижением полимерных фосфатов — нуклеопротеидов и фосфолипидов, и увеличением количества низкомолекулярных кислоторастворимых соединений.

3. Выявлены особенности динамики фосфорных соединений в разных зонах растущих побегов и хвой. Части органов, где активно протекают первые фазы роста — деление и растяжение, отличаются повышенным содержанием общего, липидного, нуклеинового и макроэргического фосфора. По исчезновению различий между зонами можно судить о функциональной зрелости всех частей органа.

4. В процессе роста и развития молодой хвой меняется характер суточной динамики фосфорных соединений в ее тканях, как по уровню содержания фосфорных соединений, так и по положению максимумов, что обусловлено различной степенью дифференциации клеток и функциональной активности тканей хвой на разных этапах ее развития.

5. Отмечена тканевая гетерогенность проявления каталитической активности ферментов: наибольшая активность АТФ-ази и кислой фосфатазы присуща почкам, растущим побегам, активно функционирующим хвое и лубу побегов; щелочной фосфатазы — тканям почек в осенне-зимний период и на начальных этапах их роста.

6. Ритмичность фосфорного обмена является внутренним свойством организма сосны и детерминирована генетически. Экологические факторы: метеорологические особенности года, состав и структура насаждения, условия почвенного питания, влияют лишь на абсолютное содержание фосфорных соединений и уровень активности гидролитических фер-

ментов, сдвигая их максимумы и минимумы в суточной и годичной динамике.

7. Почки свободнорастущих и господствующих в насаждении сосен по сравнению с угнетенными деревьями перед началом роста содержат значительно больше фосфорилированных углеводов и неорганического фосфора, во время роста их ткани характеризуются интенсивной тратой нуклеотепидов и фосфолипидов, повышенной активностью ферментов, что способствует более полной реализации ростовых возможностей.

8. В сосново-березовых насаждениях по сравнению с чистыми сосняками почки и растущие побеги сосны отличаются повышенным содержанием органических соединений фосфора. Сосны господствующего и угнетенного полога по-разному реагируют на примесь березы: в угнетенном пологе влияние межвидовой конкуренции на фосфорный обмен сосен проявляется слабее, чем среди господствующих деревьев.

9. Азотные удобрения усиливают поступление фосфора не только в молодые, но и в органы старшего возраста. В их тканях увеличивается содержание органических форм фосфора — макроэргического, нуклеинового, липидного, что указывает на активизацию метаболизма сосны и положительно влияет на ее рост и продуктивность.

10. Таким образом, ткани сосны в благоприятных условиях произрастания отличаются более высоким отношением $P_{орг}:P_n$ внутри кислоторастворимой фракции, повышенной концентрацией нуклеинового, макроэргического и липидного фосфора, более высоким уровнем активности АТФ-азы, кислой и щелочной фосфатазы. Различия между соснами из разных мест обитания наиболее четко выражены во время видимого роста и в период, предшествующий ему. Эти показатели фосфорного обмена могут служить диагностическими признаками при оценке физиологического состояния сосны.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ДИССЕРТАЦИИ ПУБЛИКОВАНЫ В СЛЕДУЮЩИХ РАБОТАХ:

1. Новицкая Ю.Е., Царегородцева С.О., Чикина П.Ф., Софронова Г.И., Габукова В.В., Манцирева Л.В. Обмен веществ и ультраструктура хвои ели и сосны в зависимости от сезона года // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений // Тез. докл. Всесоюз. конференции, ч. I. Красноярск, 1974. С. 48-50.

2. Новицкая Ю.Е., Царегородцева С.О., Чикина П.Ф., Габукова В.В. Механизмы устойчивости хвойных растений к крайним условиям

среды // Тез. докл. XII Международного ботанического конгресса. Л., 1975. С. 484.

3. Габукова В.В. Годичная динамика кислоторастворимых фосфорных соединений в хвое сосны // Молодые ученые Карелии - IX пятилетке. Петрозаводск, 1975. С. 41-42.

4. Габукова В.В. Содержание общего фосфора в органах сосны // Молодые ученые Карелии - IX пятилетке. Петрозаводск, 1975. С. 42-44.

5. Габукова В.В., Успенская Л.Н. Влияние удобрений на содержание разных форм фосфора в хвое сосны обыкновенной // Тез. докл. III симпозиума "Биологические проблемы Севера". Петрозаводск, 1976. С. 49-50.

6. Габукова В.В., Новицкая Ю.Е. Сезонная динамика фосфорных соединений в почках хвойных // Там же. С. 47-49.

7. Новицкая Ю.Е., Чикина П.Ф., Габукова В.В. О взаимосвязи физиологических подсистем организма // Биофизические и системные исследования в лесной биогеоценологии. Петрозаводск, 1976. С. 52-53.

8. Новицкая Ю.Е., Чикина П.Ф., Габукова В.В. Влияние мочевины на азотный и фосфорный обмен у сосны обыкновенной // Повышение эффективности лесовосстановительных работ на Севере. Петрозаводск, 1977. С. 52-66.

9. Габукова В.В. Фосфорные соединения органов и тканей сосны // Физиолого-биохимические исследования сосны на Севере. Петрозаводск, 1978. С. 57-73.

10. Габукова В.В. Сезонные и суточные изменения фосфорных соединений в хвое сосны // Там же. С. 73-96.

11. Софронова Г.И., Чикина П.Ф., Габукова В.В. Основные метаболиты разных зон растущего побега // Тез. докл. IX симпозиума "Биологические проблемы Севера". Сыктывкар, 1981. С. 255.

12. Габукова В.В., Софронова Г.И., Чикина П.Ф. Содержание основных метаболитов в древесине сосны в зависимости от условий произрастания // Современные проблемы древесиноведения. Тез. докл. Всесоюз. конф. Воронеж, 1981. С. 26-27.

13. Новицкая Ю.Е., Чикина П.Ф., Софронова Г.И., Габукова В.В. Влияние березы на физиологическое состояние сосны // Сосново-лиственные насаждения Карелии и Мурманской области. Петрозаводск, 1981. С. 82-102.

14. Габукова В.В. Фосфорный обмен сосны в периоды вегетации и покоя // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Тез. докл. Всесоюз. конф., ч. I. Красноярск, 1982. С. 17.

15. Новицкая Ю.В., Чикина П.Ф., Софронова Г.И., Габукова В.В., Макаревский М.Ф. Физиологическая характеристика периодов роста сосны обыкновенной // Там же. С.47.

16. Габукова В.В., Софронова Г.И. Влияние низких температур на фосфорный и углеводный обмен хвойных растений // Тез. докл. II Всесоюз. конф. "Механизмы криоповреждений и криозащиты биологических объектов", т. II, Харьков, 1984. С.37.

17. Габукова В.В. Фосфорный обмен // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л., Наука, 1985. С.83-112.

18. Габукова В.В., Макарова Т.Н. К методике определения ферментативной активности тканей сосны в полевых условиях // Стабильность и продуктивность лесных экосистем. Тарту, 1985. С.21-23.

В. Габукова