

УДК 630* 174.754

Т.А. Шуляковская, Т.Ю. Ветчинникова

Шуляковская Тамара Алексеевна родилась в 1951 г., окончила в 1973 г. Петрозаводский государственный университет, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса Карельского НЦ РАН. Имеет 77 печатных работ по изучению роста и развития древесных растений.



Ветчинникова Татьяна Юрьевна родилась в 1980 г., окончила эколого-биологический факультет Петрозаводского государственного университета. Имеет 8 печатных работ по изучению роста и развития древесных растений.

2*



**ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ
В ОНТОГЕНЕЗЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ
(*PINUS SYLVESTRIS* L.)**

Проанализированы некоторые показатели основного метаболизма сосны обыкновенной на разных этапах онтогенеза в периоды роста и глубокого покоя. Выявлен ряд показателей с низкой вариабельностью на протяжении длительного индивидуального развития растений.

Ключевые слова: онтогенез, метаболизм, пигменты, углеводы, липиды, жирные кислоты, аминокислоты, сосна.

Индивидуальное развитие растения рассматривается как реализация наследственной программы под контролем внешних факторов [4]. В жизни древесных растений период прорастания семян и образования проростков (герминальный этап онтогенеза) является наиболее критическим [2]. В это время формируется первичный фотосинтетический аппарат. Специфика хвойных, в частности сосны обыкновенной, состоит в том, что семядоли проростков являются специализированным фотосинтезирующим органом, не выполняющим резервных функций [1, 12]. Уже через 2 сут после начала прорастания в зародышах семян сосны наблюдается синтез хлорофилла [3], и фотосинтез зеленящего гипокотилия и семядолей начинается сразу после выхода этих частей растения на поверхность почвы [1]. На ювенильном этапе онтогенеза происходит формирование сеянца [5, 6]. У сосны обыкновенной данный этап начинается с момента появления эпикотилия и боковых корней первого порядка и завершается интенсивным укоренением, прижи-

ванием и «свободным» ростом сеянца [9]. В течение первых 20 лет сосны интенсивно растут в высоту, но не плодоносят. Затем начинается плодоношение, и в возрасте 40 ... 50 лет наступает период физиологического расцвета дерева, его прогрессирующего семеношения. Далее наблюдается активирование генеративной сферы, а к 160 годам наступает полная генеративная зрелость с максимальным семеношением и снижением интенсивности роста.

Изучение функционального состояния растений в процессе их индивидуального развития открывает возможности для целенаправленного управления морфогенезом, прогнозирования продуктивности, диагностики состояния насаждений и т. д. [2]. Возрастные физиологические особенности сосны изучены недостаточно. Целью данной работы являлось исследование физиологического состояния сосны обыкновенной на различных этапах онтогенеза, выявление показателей основного метаболизма с различной вариабельностью. Изучали важнейшие характеристики углеводного и липидного обменов, содержание пигментов, состав аминокислот в органах сосны, начиная с сухого семени (эмбриональный этап онтогенеза), 3-недельного проростка, 2-месячного всхода (герминальный этап) и кончая 1- и 2-летним сеянцем (ювенильный этап). Семена, использованные для выращивания проростков и сеянцев, были собраны на юге Карелии. Исследования проводили также в естественных сосновых насаждениях на территории заповедника «Кивач», где были выбраны участки с древостоями разного возраста: 5–7-летний подрост (имматурный этап), 15–20-летние деревья (виргинильный), 40–50- и 70–80-летние (вегетативно-репродуктивный), 160-летние и старше (репродуктивный этап онтогенеза). Первая пробная площадь с подростом находилась в сосняке-черничнике, где основному древостою около 50 лет, состав насаждения 9С1Б. Вторая–пятая пробные площади представлены сосняками-брусничниками. На второй – деревья сосны 15 ... 20 лет, без признаков цветения, состав 8С2Б; на третьей – деревья 40 ... 50 лет с единичными шишками и озимью на побегах, состав 10С; на четвертой – деревья 70 ... 80 лет, преобладает мужское цветение, состав насаждения 10С+Б; на пятой – обильно цветущие деревья сосны старше 160 лет (женское и мужское цветение), состав 10С. Таким образом, исследованиями были охвачены все этапы онтогенеза, кроме сенильного, т. е. этапа старения. По методикам определения содержания фракций углеводов, суммарных липидов, пигментов даны ссылки в нашей работе [10]. Состав и содержание аминокислот изучали с помощью аминокислотного анализатора ААА-339, жирнокислотный состав липидов – методом газожидкостной хроматографии на хроматографе «Chrom-5» с ионизационно-пламенным детектором. Анализы проводили в трех биологических повторностях и двух-трех аналитических. Результаты обработаны статистически [8].

По полученным нами данным (табл. 1), в семядолях 3-недельных проростков сосны отмечено высокое содержание пигментов. В хвое 1- и 2-летних сеянцев их уже вдвое меньше. У 5–20-летних деревьев в хвое суммарное количество пигментов около 3, у половозрелых 40–160-летних де-

ревьев – примерно 2 мг на 1 г сухого вещества. По мере развития сосны от проростков, в которых появились хлоропласты и начался фотосинтез, до взрослых семеносящих деревьев наблюдается снижение содержания суммарных пигментов, а также отдельно хлорофиллов и каротиноидов на единицу сухой массы хвои. При этом отношение хлорофилла «а» к хлорофиллу «б» на протяжении всего онтогенеза сохраняется около 3. Отношение суммы хлорофиллов к сумме каротиноидов у проростков и семян сосны немного меньше 3, у деревьев от 5 до 160 лет примерно одинаково и составляет от 3,2 до 3,6 (табл. 1). Следовательно, необходимое для нормальной фотосинтетической деятельности соотношение хлорофиллов «а» и «б», хлорофиллов и каротиноидов возникает в хвое сосны обыкновенной на раннем этапе онтогенеза (проростки), когда еще нет настоящей хвои, а фотосинтез проходит в семядолях, и сохраняется на протяжении всего жизненного цик-

Таблица 1
Содержание пигментов в хвое сосны на разных этапах онтогенеза в период интенсивного роста (июнь)

Этап онтогенеза	Сумма пигментов	Сумма хлорофиллов «а»+ «б»	Каротиноиды	«а» / «б»	Хлорофиллы / каротиноиды
	мг/г сухого вещества				
Семядоли 3-недельных проростков	10,72±0,03	7,85±0,03	2,87±0,02	3,05±0,02	2,74±0,02
Хвоя двухлетних сеянцев:					
1-летняя	4,83±0,05	3,48±0,02	1,35±0,03	3,14±0,03	2,58±0,03
2-летняя	5,01±0,06	3,71±0,05	1,30±0,08	3,08±0,07	2,85±0,06
Деревья возраста, лет:					
5 ... 7	3,15±0,15	2,41±0,11	0,74±0,07	2,69±0,04	3,31±0,26
15 ... 20	2,72±0,13	2,06±0,08	0,66±0,06	3,05±0,13	3,15±0,20
40 ... 50	2,18±0,16	1,69±0,15	0,48±0,03	2,80±0,12	3,53±0,31
70 ... 80	1,98±0,14	1,49±0,09	0,49±0,05	3,01±0,20	3,59±0,35
> 160	2,06±0,10	1,58±0,05	0,48±0,05	3,10±0,07	3,38±0,26

Таблица 2
Соотношение сумм углеводов на единицу сухой массы хвои и корней деревьев сосны разного возраста в различные фенофазы

Этап онтогенеза	Начальный период роста	Интенсивный рост	Период глубокого покоя
Сеянцы:			
1-летние	1,41	1,50	1,07
2-летние	1,12	1,40	1,23
Деревья возраста, лет:			
5 ... 7	1,29	1,35	1,16
15 ... 20	1,47	1,16	0,97
40 ... 50	1,40	1,53	1,01
70 ... 80	1,67	1,41	0,96

> 160		1,47		1,60		1,02
-------	--	------	--	------	--	------

ла дерева (по крайней мере до 160 лет) на таком уровне. Отношение около 3 в обоих случаях, вероятно, является оптимальным.

От фотосинтеза в тканях, в первую очередь в хвое, зависит содержание углеводов. Наши экспериментальные данные показали, что отношение суммы углеводов в единице массы хвои к сумме углеводов в единице массы корней не претерпевает существенных изменений в процессе развития сосны от 1-летних сеянцев до 160-летних деревьев (табл. 2). Даже в 3-недельных проростках соотношение содержания суммарных углеводов в надземной части и корешках близко к данному показателю в сеянцах и деревьях сосны (1,08). Смена фазового годового цикла развития деревьев, а также этапов их онтогенеза влияет на фракционный состав углеводов. Так, на ранних этапах онтогенеза (вплоть до молодых неполовозрелых деревьев) в надземных органах сосны отмечается преимущество фракций растворимых углеводов, а с наступлением половой зрелости происходит сдвиг в сторону накопления нерастворимых углеводов, что означает удаление из обмена большего количества растворимых (низкомолекулярных) соединений углеводной природы и отложение их в составе структурных или запасных образований клетки. На всех этапах онтогенеза действуют одни и те же механизмы защиты растения от неблагоприятных условий зимы. Особенности метаболизма углеводов в связи с защитной функцией заключаются в распаде полисахаридов (крахмал и лабильные гемицеллюлозы) и увеличении доли растворимых углеводов во всех органах сосен разного возраста к периоду глубокого покоя.

Накопление суммарных липидов происходит наиболее интенсивно в хвое взрослых половозрелых деревьев сосны (40 ... 160 лет). У молодых плодоносящих деревьев (5 ... 20 лет) этот процесс проходит активней, чем у сеянцев. Получается, что по мере взросления сосны растет интенсивность накопления в хвое липидных веществ, которые являются наиболее энергоемкими запасными соединениями. Концентрация фосфолипидов увеличивается к периоду глубокого покоя во всех органах сосны любого возраста. Мы установили, что состав запасных липидов семян и почек сосны имеет определенные особенности: высокое содержание ненасыщенных жирных и диеновых кислот. При прорастании семян, а также при распускании почек в образовавшихся проростках (надземной части) и хвое молодых побегов меняется соотношение групп жирных кислот по степени ненасыщенности: снижается доля диеновых кислот, растет содержание насыщенных (рис. 1 и 2). Изменяется и состав кислот по длине углеродной цепочки: уменьшается доля C_{18} -кислот, зато увеличивается процент C_{16} -кислот и короткоцепочковых ($C < 16$).

Рис. 1. Изменение жирнокислотного состава суммарных липидов при прорастании семян сосны обыкновенной: 1 – семена; 2 – 3-недельные проростки (надземная часть); 3 – 2-месячные всходы (надземная часть)

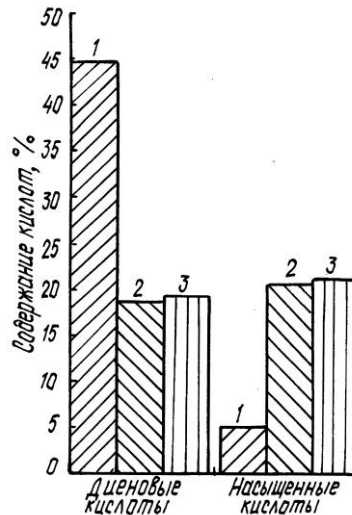
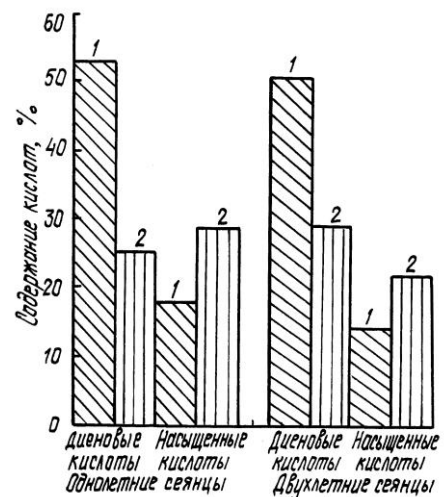
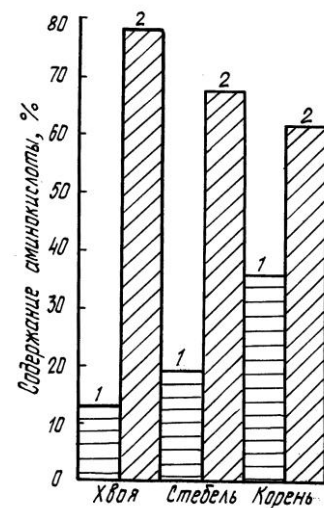


Рис. 2. Изменение жирнокислотного состава суммарных липидов при росте – распускании почек сосны обыкновенной: 1 – почки; 2 – хвоя



Отдельные аминокислоты в свободном состоянии имеют большое преимущество над остальными на том или ином этапе развития сосны. Так, в семенах, корнях сеянцев, а также в период покоя во всех органах сеянцев среди свободных аминокислот доминирует аргинин (рис. 3). Он представляет собой удобную форму запасания азота, в том числе и на период покоя, ввиду высокого процента азота в молекуле. В семенах он, вероятно, тормозит распад запасных белков до наступления благоприятных для прорастания условий. Глутаминовая кислота выходит на первое место по содержанию в сумме аминокислот в проросших семенах, а также в надземных органах сеянцев. Она свойственна растущим тканям, занимает центральное место в обмене аминокислот. В период покоя в орга-



нах семян глутаминовая кислота частично переходит путем декарбоксилирования в гамма-аминомасляную, являющуюся резервом глутамата. В органах деревьев сосны от 5 до 160 лет доминирующими являются глутаминовая и гамма-аминомасляная кислоты. Высоко в них также содержание аргинина, который вообще является аминокислотой, характерной для тканей хвойных, и в частности сосны [7, 11].

Таким образом, независимо от этапа онтогенеза сосны действует один и тот же механизм подготовки растения к периоду глубокого покоя, помогающий перенести без повреждений низкие температуры зимы: распад полисахаридов с образованием растворимых (низкомолекулярных) углеводов, синтез фосфолипидов и определенные изменения жирнокислотного состава липидов (поддержание необходимой степени ненасыщенности кислот), изменение соотношения свободных аминокислот (рост уровня аргинина, увеличение доли гамма-аминомасляной кислоты за счет глутаминовой) и т. д.

Рис. 3. Содержание свободного аргинина в органах однолетних семян сосны: 1 – период роста; 2 – период покоя

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Веретенников А.В. К вопросу об интенсивности фотосинтеза различных частей всходов древесных растений / А.В. Веретенников // Лесн. журн. – 1986. – № 6. – С. 5–7. – (Изв. высш. учеб. заведений).
2. Веретенников А.В. Основные физиологические процессы и условия внешней среды в онтогенезе древесных растений / А.В. Веретенников // Лесн. журн. – 1992. – № 5. – С. 9–14. – (Изв. высш. учеб. заведений).
3. Возилова Л.Д. Формирование фотохимических систем хлоропластов у проростков сосны / Л.Д. Возилова, А.П. Стволова, К.А. Луговцева // Физиол. раст. – 1978. – Т. 25, вып. 1. – С. 118–122.
4. Горелов А.М. Некоторые аспекты информационной концепции онтогенеза растительного организма / А.М. Горелов // Матер. 11 Междунар. конф. «Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях и дендропарках Евразии». – Белая Церковь, 1999. – С. 63–66.
5. Кирсанов В.А. Формирование и развитие кедровника зеленомошно-ягодникового на Северном Урале / В.А. Кирсанов // Тр. Ин-та экол. раст. и жив. УрНЦ АН СССР. – Свердловск, 1976. – Вып. 101. – С. 104–113.
6. Кулагин Ю.З. Адаптации по защите онтогенеза древесных растений / Ю.З. Кулагин // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. – Петрозаводск, 1984. – С. 4–20.
7. Момот Т.С. Синтез и выделение свободных аминокислот изолированными корнями ели европейской / Т.С. Момот // Лесоведение. – 1977. – № 3. – С. 42–46.
8. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Высш. шк., 1973. – 320 с.
9. Санников С.Н. Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье / С.Н. Санников // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье: тр. Ин-та экол. раст. и жив. УрНЦ АН СССР. – Свердловск, 1976. – Вып. 101. – С. 124–165.
10. Шуляковская Т.А. Метаболизм сосны обыкновенной на разных этапах онтогенеза / Т.А. Шуляковская, Г.К. Канючкова, С.М. Шредерс // Лесоведение. – 1999. – № 5. – С. 63–69.
11. Durzan D.I. Nitrogen metabolism of *Picea glauca*. 1. Seasonal changes of free amino acids in buds, shoots, apices and leaves and the metabolism of uniformly labelled C-1-arginine by buds during the onset of dormancy / D.I. Durzan // Canad. J. Bot. – 1968. – Vol. 46, № 7. – P. 909–919.
12. Sasaki S. Effects of cotyledon and hypocotyl photosynthesis on growth of young pine seedlings / S. Sasaki, T.T. Kozlowsky // New Phytol. – 1970. – Vol. 69. – P. 493–500.

Институт леса КарНЦ РАН

Поступила 16.02.04

T.A. Shulyakovskaya, T.Yu. Vetchinnikova

Variability of Physiological Factors in Ontogenesis of Scots Pine
(*Pinus silvestris* L.)

Some factors of the main metabolism of the Scots pine at various stages of ontogenesis in the growth period and deep dormancy have been analyzed. A number of factors with low variability during lengthy individual plant development has been revealed.
