УДК 581.1:582.475

ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩЕЙ АКТИВНОСТИ ХВОИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ PICEA A. DIETR. В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ

Титова М.С.

ФГБУН «Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова ДВО РАН», Горно-Таежное, e-mail: odrova@rambler.ru

Проведено исследование фотосинтезирующей активности хвои у интродуцированных в дендрарий Горнотаежной станции – ели колючей (*Picea pungens* Engelm.), ели Энгельмана (*Picea engelmanni* (Parry) Engelm.), ели шероховатой (*Picea asperata* Mast.), ели Мейера (*Picea meyeri* Rehd. ex Wils.), а также у местного вида – ели корейской (*Picea koraiensis* Nakai). Выявлены закономерности сезонного накопления пластидных пигментов – хлорофиллов и каротиноидов и их соотношение в хвое интродуцентов. Установлено, что близость количественных характеристик пигментного комплекса интродуцентов (*Picea pungens* и *Picea meyeri*) и дальневосточного вида (*Picea koraiensis*) свидетельствует об адаптационной сбалансированности фотосинтетического аппарата инорайонных видов к световому режиму, климатическим и природным условиям дендрария Горнотаёжной станции. Полученные данные расширяют представление о пигментном комплексе интродуцированных елей и могут быть использованы для диагностики состояния фотосинтетического аппарата.

Ключевые слова: фотосинтезирующая активность, пигменты, хлорофиллы, каротиноиды, интродуцент, хвоя

FEATURES PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY NEEDLES INTRODUCED SPECIES PICEA A. DIETR. IN THE ARBORETUM MOUNTAIN TAIGA STATION

Titova M.S.

FGBUN «Mountain-taiga station of V.L. Komarova ДВО the Russian Academy of Sciences», Mountain-taiga, e-mail: titovamarser@rambler.ru

A research of photosynthesizing activity of the needles have introduced in the arboretum Mountain-Taiga station of *Picea pungens* Engelm., *Picea engelmanni* (Parry) Engelm., *Picea asperata* Mast., *Picea meyeri* Rehd. ex Wils., as well as the local species – *Picea koraiensis* Nakai. The regularities of the seasonal accumulation of plastid pigments – chlorophylls and carotenoids and their ratio in the needles of introduced species. It is established that the proximity of the quantitative characteristics of the pigment complex of introduced species (*Picea pungens* and *Picea Meyeri*) and the Far Eastern species (*Picea koraiensis*) indicates the balance of adaptation of the photosynthetic apparatus the Far Eastern species to light regime, climatic and natural conditions of the arboretum Mountain-Taiga station. The data obtained expand understanding of the pigment complex introduced *Picea* and can be used to diagnose the state of the photosynthetic apparatus.

Keywords: photosynthesizing activity, pigments, chlorophylls, carotenoids, introduced tree, needles

При интродукции хвойных в новые для них экологические условия надежным диагностическим признаком состояния древесных растений служит качественный и количественный состав пигментной системы – хлорофиллов и каротиноидов – главных фоторецепторов фотосинтезирующей клетки. При успешной интродукции содержание хлорофилла интродуцента очень близко к содержанию его у местной породы.

Природные условия юга Приморского края определяются муссонным климатом. Это обусловливает весьма специфичные климатические условия, которые существенно влияют на успешность интродукции. Зимой массы холодного и сухого воздуха перемещаются с континента к морю, а летом наблюдается обратный процесс [1]. В таких условиях затяжная весна, пасмурное, с большим количеством туманов и осадков начало лета, суровая (сравнительно с европейской частью страны) с холодными северными ветрами зима оказывают лимитирующее действие на нормальное развитие растений-интродуцентов. Кроме того, гористый рельеф Приморья обусловливает формирование различных микроклиматических условий даже в пределах небольшой территории. Высота над уровнем моря, экспозиция склона, относительная высота над дном долины, форма склона и долины оказывают существенное влияние на перераспределение тепла и влаги.

В таких условиях выживание интродуцентов возможно только при их успешной адаптации к комплексу природно-климатических условий района интродукции [2].

Целью настоящего исследования явилась сезонная количественная оценка параметров накопления фотосинтетических пигментов в хвое четырех интродуцированных видов рода Ель и выявление на биохимическом уровне адаптивных механизмов интродуцента в условиях дендрария Горнотаежной станции ДВО РАН.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования явились хвойные породы в возрасте 45–50 лет дендрария Горнотаёжной станции ДВО РАН (Уссурийский район, Приморский край). Изучалась годовая динамика накопления фотосинтетических пигментов в хвое второго года у интродуцированных видов ели колючей (*Picea pungens* Engelm.), ели Энгельмана (*Picea engelmanni* (Parry) Engelm.), ели шероховатой (*Picea asperata* Mast.), ели Мейера (*Picea meyeri* Rehd. ex Wils.). Для сравнения в качестве эталона исследовали динамику накопления пигментов у дальневосточного вида – ели корейской (*Picea koraiensis* Nakai).

Ель корейская – дерево до 30 м высотой с пирамидальной кроной и поникающими ветвями. Естественно произрастает на Дальнем Востоке, распространена по всему Приморскому краю и в южных районах Хабаровского края, южнее 49°с.ш. Произрастает обычно на щебнистых увлажненных почвах по долинам рек, вместе с елью аянской и пихтой белокорой. Хвоинки 9–22 мм длиной и 1,5–1,8 (–2,2) мм шириной, четырехгранные, длинно заостренные (с острием 0,5–0,7 мм), зеленые, с 2–4 устьичными линиями на каждой из сторон. Обладает высокой устойчивостью к неблагоприятным факторам среды.

Ель колючая – дерево до 30–45 м высотой, со стволом 70–120 см в диаметре, с симметричной конусовидной кроной из горизонтально мутовчатых ветвей, доходящих при изолированном стоянии до земли. Хвоинки 20–30 мм, 1–1,5 мм шириной, четырехгранные, плотные и сильно колючие, от зеленых до серебристо-беловатых, с 3–5 белыми устьичными линиями на каждой стороне, с беловатым налетом или без него, отстоящие от побега; хвоя держится 4–6 (–9) лет. В природе встречается одиночно или небольшими группами вдоль рек, по северным склонам гор западных районов Северной Америки. Растет в горах на высоте 2000–3300 м над уровнем моря. Декоративна в любое время года. Среди многочисленных представителей рода выделяется стройностью и красотой, нетребовательностью к условиям произрастания, морозостойкостью и устойчивостью к воздушным загрязнениям, превосходя по этому показателю многих собратьев.

Ель Энгельмана – дерево до 30–50 м высотой, со стволом до 90 см в диаметре, с густой конусовидной кроной (может быть узкой и острой) и слегка поникающими ветвями. Хвоинки 15–25 (–30) мм, 1,5–2 мм шириной, четырехгранные, острые, достаточно жесткие (но мягче, чем у ели колючей), прямые или слегка изогнутые, сизо-зеленые, направленные к верхушке побега; хвоя держится 5–10 (–15) лет. Зимостойка и выносливa в отношении неблагоприятных климатических факторов. Неприхотлива к почве, считается медленно растущей. Родиной является Запад Северной Америки, в чистых и смешанных лесах, на высоте 1500–3500 м над уровнем моря.

Ель шероховатая – малоизвестный в нашей стране вид из западных районов Китая, где произрастает в зоне субальпийских лесов, на высотах 2700–3500 м. Дерево до 25–45 м высотой, с конической кроной. Хвоинки 10–15 (–20) мм длиной, 1–1,8 мм шириной, четырехгранные, с 4–8 устьичными линиями на каждой из сторон. Засухоустойчива, хорошо развивается в условиях города. По декоративности не уступает ели колючей и ее формам.

Ель Мейера – дерево до 30 м высотой с ширококолонновидной или конической негустой кроной, близкородственный вид ели шероховатой. От неё отличается несколько менее крупными, более симметричными шишками с закругленными по верхнему краю чешуями, а также туповатыми на верхушке хвоинками (у P. asperata – острые) и почками, которые имеют одну окраску с побегами. Распространена в Северном Китае [5].

Количество хлорофиллов *a*, *b* и сумму каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом с использованием методических разработок [6]. Образцы хвои второго года вегетации с постоянной навеской 0,2 г отбирали в трехкратной повторности в течение года. Далее в лабораторных условиях получали вытяжку пигментов в ацетоне. Экстракты пигментов фильтровались вакуумным способом. Оптические плотности пигментных вытяжек определяли с помощью однолучевого автоматизированного спектрофотометра СФ-56 (ЛОМО) по центрам поглощения: для хлорофиллов а и *b* – 644 и 662 нм, для каротиноидов – 440,5 нм.

Основой расчета концентрации пигментов хлоропластов служили формулы Веттштейна для 100%-го ацетона:

$$C_a = 9{,}78 \cdot D_{662} - 0{,}99 \cdot D_{644};$$

$$C_b = 21{,}42 \cdot D_{644} - 4{,}65 \cdot D_{662};$$

$$C_{a+b} = 5{,}13 \cdot D_{662} + 20{,}43 \cdot D_{644};$$

$$C_{\text{кар}} = 4{,}69 \cdot D_{440{,}5} - 0{,}268 \cdot (C_{a+-b}),$$

где *C* – концентрация хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов в мг/л; *D* – оптическая плотность в центрах поглощения пигментов 440,5; 644 и 662 нм.

Содержание пигментов в хвое вычислялось по формуле: $A = (C \cdot V)/(P \cdot 1000)$, где *A* – содержание пигмента в мг на 1 г сырой навески; *C* – концентрация пигмента в мг/л (после расчета по формулам (1), (2), (3), (4); *V* – объем вытяжки пигмента (мл); *P* – навеска хвои (г).

Результаты исследования и их обсуждение

Содержание пигментов в течение периода вегетации является довольно динамичным показателем, что отмечалось многими авторами [3].

Результаты проведенных исследований позволили установить, что содержание суммы зеленых и желтых пигментов в хвое интродуцентов подвержено значительным сезонным колебаниям: ель колючая – от 1,24 до 2,20 мг/г сырого веса, ель Энгельмана – от 1,02 до 1,69 мг/г, ель шероховатая – от 0,94 до 1,90 мг/г, ель Мейера – от 0,98 до 2,33 мг/г.

Установлено, что фонд пигментов у ели колючей активно пополнялся в летний период с мая по июнь с максимальными значениями 2,20 мг/г сырого веса и в сентябре – октябре (рис. 1, а). Сравнительный анализ уровня пигментов показал, что по суммарному содержанию ель колючая не только не уступала местной ели корейской, но и опережала накопление пигментов в 1,10 раз.

Близость количественных характеристик и сезонные закономерности накопления пигментов для трех интродуцированных елей хорошо прослеживаются на рис. 1, б,в,г.

Согласно полученным результатам, для ели Энгельмана, ели шероховатой и ели Мейера максимальные значения накопления хлорофиллов и каротиноидов приходятся на осенний период – октябрь – ноябрь, в то время как у дальневосточной ели корейской наибольшее содержание пластидных пигментов отмечено в январе – феврале.

Разница в суммарном количестве пигментов у интродуцента в сравнении с местным видом определяется защитными функциями пигментов. Как правило, максимальное их содержание наблюдается в наиболее критические погодно-климатические периоды, что подтверждает их защитные функции [4].

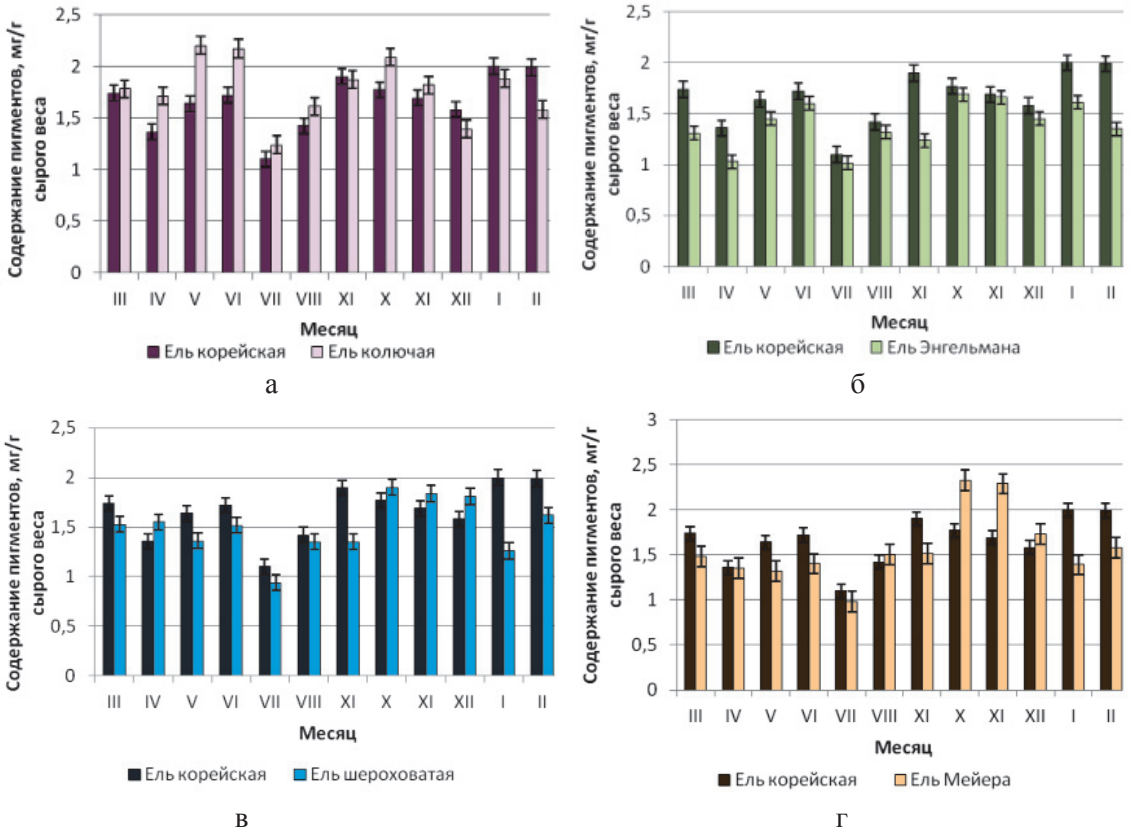

Рис. 1. Сезонная динамика суммарного содержания фотосинтетических пигментов (хлорофиллы a, b и каротиноидов) хвои в паре «местный вид – интродуцент»: а – ель корейская – ель колючая; б – ель корейская – ель Энгельмана; в – ель корейская – ель шероховатая; г – ель корейская – ель Мейера

Исследование процессов сезонного накопления желтых пигментов – каротиноидов – выявило следующие периоды накопления фонда: для дальневосточного вида они приходятся на осенне-зимний период времени года, с максимумом в феврале – 0,33 мг/г.

Проанализировав содержание каротиноидов у интродуцированных елей установили, что ель колючая активно синтезирует желтые пигменты весной (март – апрель) и в конце осени (октябрь – ноябрь); ель Энгельмана и ель Мейера имеют осенние максимальные значения (0,28 и 0,33 мг/г соответственно), а для ели шероховатой характерно равномерное накопление пигмента осенью (октябрь – 0,30 мг/г) и в начале зимы (декабрь – 0,29 мг/г). Концентрация каротиноидов в начале лета незначительная у всех видов, минимум ее наблюдается в период цветения обоих видов елей, в конце мая – начале июня (рис. 2).

В отличие от зеленых пигментов количество каротиноидов в осенне-зимний период имеет тенденцию к росту. Высокие показатели значений каротиноидов осенью и зимой обусловлены повышенным уровнем инсоляции, наиболее характерным для климатических условий Приморского края. В этот период желтые пигменты в большей степени выполняют защитную функцию –

сохраняют хлорофиллы от избытка солнечной радиации, в остальное же время они действуют как пигменты, дополнительно поглощающие свет для фотосинтетических процессов.

Среднегодовое количество пластидных пигментов в двухлетней хвое ели корейской, произрастающей в естественных для нее условиях и 4-х интродуцированных в дендрарий видов приведено в таблица.

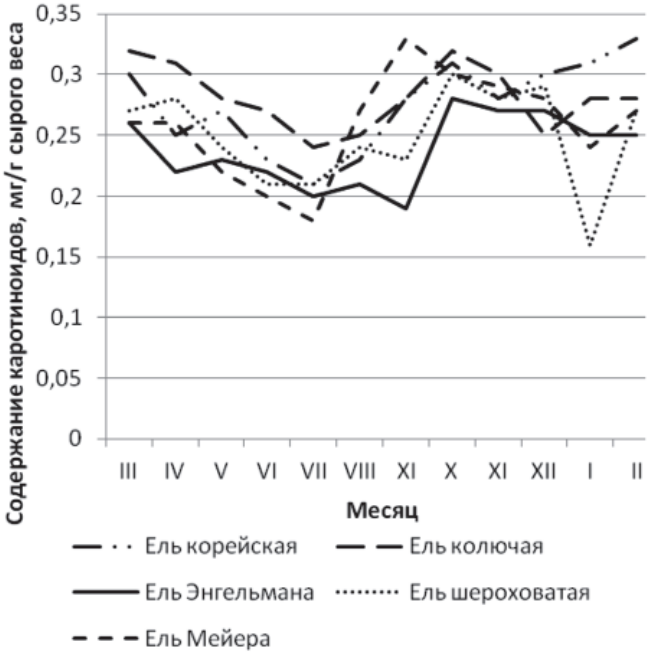

Рис. 2. Сезонная динамика содержания каротиноидов в хвое видов Picea

Среднегодовое количество хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов и их соотношение в хвое *Picea*

Название вида	Содержание пигментов, мг/г сырой навески				Отношение	
	A_a	A_b	$A_{кар}$	$A_{a+b+кар}$	a/b	$S_{a+b}/S_{кар}$
Ель корейская	0,92 ± 0,03	0,46 ± 0,02	0,27 ± 0,02	1,65 ± 0,04	2,00	5,11
Ель колючая	0,99 ± 0,03	0,51 ± 0,04	0,28 ± 0,01	1,78 ± 0,05	1,94	5,36
Ель Энгельмана	0,73 ± 0,02	0,41 ± 0,05	0,24 ± 0,02	1,41 ± 0,08	1,85	4,88
Ель шероховатая	0,83 ± 0,04	0,43 ± 0,03	0,25 ± 0,04	1,51 ± 0,11	1,93	5,04
Ель Мейера	0,86 ± 0,02	0,46 ± 0,04	0,26 ± 0,03	1,58 ± 0,07	1,87	5,08

Согласно полученным данным, инорайонные виды елей по основным показателям пигментного комплекса не только не уступают, но и превосходят местные виды. Так, содержание хлорофиллов и каротиноидов в хвое ели колючей (1,78 мг/г) выше, чем у дальневосточной ели корейской (1,65 мг/г). Общий фонд пигментов у ели Мейера (1,58 мг/г) приближен к сумме зеленых и желтых пигментов у местного вида (1,65 мг/г), что может свидетельствовать об успешной адаптации интродуцентов к условиям дендрария Горнотаежной станции.

Одним из информативных показателей, характеризующих работу фотосинтетического аппарата, является отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*. Это отношение связано с активностью «главного» хлорофилла *a*: чем оно больше, тем интенсивнее фотосинтез. В норме этот показатель должен соответствовать 2,0–3,0. Стабильность в работе фотосинтетического аппарата мы наблюдаем у местного вида (2,00), тенденцию к нормальному функционированию фотосинтетического комплекса отмечена у ели колючей и ели шероховатой.

Отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам ($a + b$/каротиноиды) играет не менее важную роль при характеристике работы фотосинтетического аппарата. Это соотношение в норме стабильно и очень чутко реагирует на изменения различных факторов среды. В целом приведенные данные (таблица) свидетельствуют

о сходстве в характере формирования хлорофиллов и каротиноидов в хвое дальневосточного и интродуцируемого вида.

Выводы

Содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов в хвое интродуцируемых видов подвержено сезонным изменениям, что объясняется их биологическими особенностями.

По уровню активности фотосинтетического аппарата интродуцированные виды располагаются в следующем порядке (по убыванию): ель колючая → ель Мейера → ель шероховатая → ель Энгельмана.

Близость количественных характеристик пигментного комплекса интродуцентов (ель колючая и ель Мейера) и дальневосточного вида (ель корейская) свидетельствует в пользу мнения об адаптационной сбалансированности фотосинтетического аппарата инорайонных видов к световому режиму, климатическим и природным условиям дендрария Горнотаёжной станции.

Полученные материалы могут быть использованы для прогнозирования успешности процесса интродукции различных видов *Picea*.

Список литературы

1. Агроклиматический справочник по Приморскому краю; под ред. В.В. Белевич. – Л.: ГИМИЗ, 1960. – 130 с.

2. Базилевская Н.А. Теории и методы интродукции растений – М.: Изд-во Московского ун-та, 1964. – 131 с.

3. Николаевский В.С. Экологическая оценка загрязнения среды и состояния наземных экосистем методами фитоиндикации. – М.: МГУЛ, 1998. – 130 с.

4. Петухова И.П. Эколого-физиологические основы интродукции древесных растений. – М.: Наука, 1981. – С. 76–78.

5. Фирсов Г.А., Орлова Л.В. Хвойные в Санкт-Петербурге. – СПб.: ООО Изд-во «Росток», 2008. – 336 с.

6. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1971. – С. 154–170.

References

1. *Agroklimaticheskij spravochnik po Primorskomu kraju* (Agroclimaticale directory of the Primorsky region. ed. V.V. Belevich. GIMIZ, 1960. 130 p.

2. Bazilevskaja N.A. *Teorii i metody introdukcii rastenij* (Theory and methods of plant introduction). Moscow University Press, 1964. 131 p.

3. Nikolaevskyi V.S. Jekologicheskaj ocenka zagrjaznenija sredy I sostojanija nazemnyh jekosistem metodomi fitoindikacii (Ecological estimation of water pollution and terrestrial ecosystems condition by phytoindication methods). Moscow, MGUL, 1998. 130 p.

4. Petukhova I.P. *Jekologofiziologicheskie osnovy introdukciid revesnyh rastenij* (Ecological and physiological basis of the introduction of woody plants). Moscow: Nauka, 1981, pp. 76–78.

5. Firsov G.A., Orlova L.V. *Hvojnye v Sankt-Peterburge* (Conifers in St. Petersburg) Publishing «Rostok». SPb., 2008. 336 p.

6. Shlyk A.A. *Opredelenie hlorofillov i karotinoidov v jekstraktah zelenyh listev* (Determination of chlorophylls and carotenoids in green leaves extracts). Biochemical methods in plant physiology. Moscow, Nauka, 1971, pp. 154–170.

Рецензенты:

Зориков П.С., д.б.н., профессор, директор Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова ДВО РАН, г. Уссурийск;

Гуков Г.В., д.с.-х.н., профессор, академик МААО, заслуженный работник высшей школы, Приморская государственная сельскохозяйственная академия, кафедра лесоводства, г. Уссурийск.

Работа поступила в редакцию 06.11.2013.