

Морфоструктура и изменчивость биохимических признаков популяции сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях устья Северной Двины

С. Н. ТАРХАНОВ, С. Ю. БИРЮКОВ

Институт экологических проблем Севера УрО РАН
163000, Архангельск, наб. Северной Двины, 23
E-mail: tarkse@yandex.ru, syubir65@yandex.ru

Статья поступила 12.11.2012

АННОТАЦИЯ

Исследованы морфоструктура и изменчивость биохимических признаков северотаежной популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в устье р. Северной Двины в условиях постоянного избыточного увлажнения почвы. Построены вариационные кривые распределения численностей и проведена оценка уровней эндогенной и индивидуальной изменчивости признаков.

Ключевые слова: морфоструктура, признак, эндогенная и индивидуальная изменчивость, популяция, сосна, стрессовые условия.

Соотношение и динамика компонент изменчивости в общей структуре служат основой для определения направлений и особенностей процесса приспособления популяций к меняющимся факторам среды [Драгавцев, 1974]. У одних видов в стрессовых условиях сохраняется постоянство ряда основных параметров особей и популяций, у других – наблюдается компенсаторная интенсификация метаболизма, роста и формообразования, у третьих – осуществляются регрессивные трансформации как на уровне особей, так и на уровне популяций [Морозова, 2009]. В популяциях сосны обыкновенной выделяются деревья с различными биохимическими признаками, например, с повышенным и пониженным содержанием хлорофилла [Мамаев, 1972]. В стрессовых условиях сведения об индивидуальной изменчивости биохимических признаков у сосны весьма фрагментарны [Те-

ребова и др., 2003], что вызывает необходимость проведения дальнейших исследований в этом направлении.

На Севере растения произрастают при недостатке тепла, резких суточных и сезонных перепадах температуры, своеобразном световом режиме. В этих условиях фотосинтетическая система растений испытывает дополнительное напряжение, что не может не сказаться и на пигментном аппарате [Головки и др., 2010]. В фазе активного роста молодые пластиды и молекулы пигментов особенно чувствительны к воздействию неблагоприятных факторов [Тарханов и др., 2004]. Во влажных местообитаниях, где корневые системы периодически затоплены поверхностными водами с низким содержанием кислорода, древесные растения содержат в листьях значительно меньше пластидных пигментов и имеют более низкую физиологиче-

скую активность, чем в лесорастительных условиях с более дренированными почвами [Веретенников, 1964].

Цель работы – изучить морфоструктуру и изменчивость биохимических признаков северотаежной популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в устье р. Северной Двины в условиях постоянного избыточного увлажнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований являлись северотаежные сосняки кустарничково-сфагновые на болотных верховых торфяных почвах. Они формируются при увлажнении мягкими застойными водами атмосферных осадков и приурочены к замкнутым понижениям слабодренированных водоразделов. Исследуемая территория относится к Печорско-Онежской провинции олиготрофных грядово-мочажинных торфяников. Торф, как правило, сфагновый или пушице-сфагновый, имеет низкую степень разложения. Торф имеет сильноокислую реакцию среды (рН солевой суспензии 2,6–3,2), высокую обменную и гидролитическую кислотность, очень низкую степень насыщенности основаниями (11–14 %). Содержание золы в верхнем торфе 2–4 %. Торф верхних горизонтов характеризуется низкой объемной массой, высокой полевой влажностью, близкой к полной влагоемкости (90–94 %).

Лесоводственно-геоботаническую характеристику давали общепринятыми методами [Полевая геоботаника, 1964]. На четырех постоянных пробных площадях (ПП) у 20 (2001 г.) и 50 (2010 г.) деревьев сосны 60–70-летнего возраста, отобранных (на каждой ПП) методом случайной выборки, определяли высоту и диаметр ствола на высоте 1,3 м, абсолютную протяженность и диаметр кроны. На 20 ветвях этих деревьев измеряли длину и диаметр (в средней части) однолетних боковых побегов предыдущего года, длину однолетней хвои, предельный возраст хвои, возраст побегов с потерей хвои менее 50 %, число однолетних побегов в “мутовке”. Для выявления динамики признаков в разные годы ограничились определением длины и числа побегов за последние пять лет, длины хвои.

У деревьев, на которых определяли морфометрические показатели, в период активного роста (в июне – июле 2010 г.) отбирали образцы однолетней хвои для определения биохимических параметров. В лабораторных условиях измеряли уровень рН гомогената хвои на рН-метре лабораторном Delta 320 (Mettler) после растирания навески с дистиллированной водой. Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) определяли после экстракции пигментов в 96%-м этаноле [Шлык, 1971]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле [Lichtenthaler, 1987, 1996]. Активность окислительного фермента – пероксидазы определяли методом А. Н. Бояркина [1951] по скорости реакции (в условных единицах) окисления бензидина до образования синего продукта и достижения оптической плотности раствора 0,250.

Все материалы исследований обработаны статистически с определением характеристик численностей признаков. Коэффициенты корреляции оценивали согласно Н. Н. Свалову [1977]. Уровни изменчивости определяли по эмпирической шкале С. А. Мамаева [1972].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характер морфоструктуры популяций сосны в стрессовых условиях, в частности, в условиях избыточного увлажнения, проявляется в потере апикального доминирования, сокращении объема вегетативной и генеративной сфер, годичного прироста (размеров побегов), усилении поврежденности ассимиляционного аппарата, снижении продолжительности жизни и морфометрических параметров хвои [Тарханов, 2010]. Вариационные кривые распределения основных количественных морфологических признаков, характеризующие морфоструктуру популяции сосны в устье Северной Двины приведены на рис. 1. Кривые распределения выборок по диаметру кроны и бокового побега, числу побегов и длине хвои положительно асимметричны и эксцессивны (см. рис. 1), что свидетельствует о большей частоте встречаемости в данных условиях деревьев с более узкой кроной, тонкими боковыми побегами и корот-

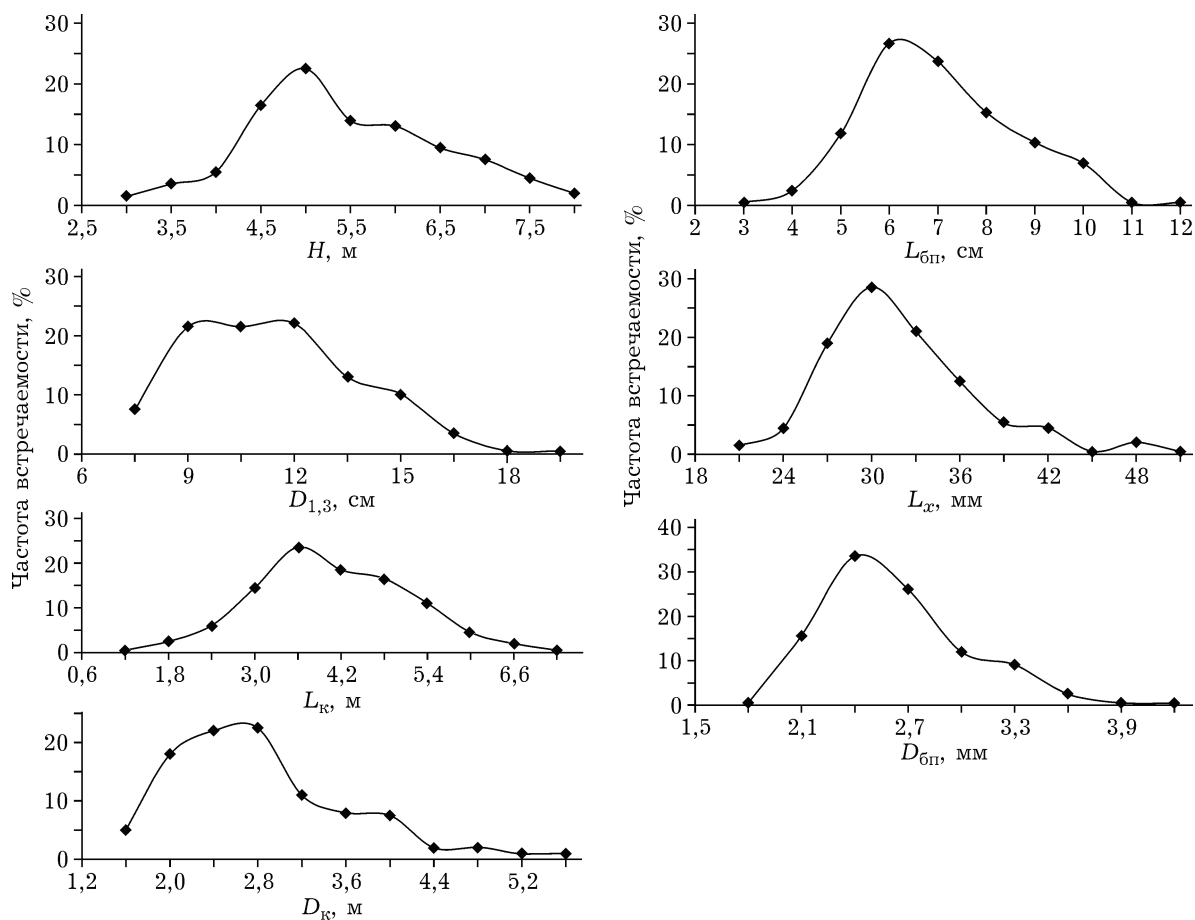


Рис. 1. Вариационные кривые распределения структурных признаков сосны в возрасте 60–70 лет (H – высота дерева; $D_{1,3}$ – диаметр ствола на высоте 1,3 м; $L_{к}$ – протяженность кроны; $D_{к}$ – диаметр кроны; $L_{бп}$ – длина бокового побега; $L_{х}$ – длина хвои; $D_{бп}$ – диаметр бокового побега)

Т а б л и ц а 1

Результаты ОДА индивидуальной изменчивости морфологических признаков сосны на различных пробных площадях ($F_{0,05} = 1,37$; $df = 49$; 950)

Детерминируемый признак	№ ПП	$L_{бп}$	$L_{х}$	$A_{п}$	$A_{с}$	$D_{бп}$	$N_{м}$
F		13,38	12,46	7,64	7,06	9,69	2,31
η^2	34	0,408	0,391	0,283	0,267	0,333	0,106
s_{η^2}		0,043	0,044	0,047	0,048	0,046	0,051
F		8,29	22,29	9,78	6,74	7,28	2,37
η^2	45	0,299	0,535	0,335	0,258	0,273	0,109
s_{η^2}		0,047	0,037	0,046	0,048	0,048	0,051
F		14,27	36,39	7,971	5,32	9,26	5,94
η^2	45Д	0,424	0,652	0,291	0,215	0,323	0,235
s_{η^2}		0,042	0,030	0,047	0,049	0,046	0,049
F		14,43	31,55	11,36	7,59	10,07	3,58
η^2	46	0,427	0,619	0,369	0,281	0,342	0,156
s_{η^2}		0,042	0,032	0,045	0,047	0,046	0,050

П р и м е ч а н и е. F – критерий Фишера, η^2 – показатель силы влияния фактора индивидуальной изменчивости, s_{η^2} – ошибка η^2 , $F_{0,05}$ – значение F на 5 %-ном уровне значимости, df – число степеней свободы. $L_{бп}$ – длина бокового побега; $L_{х}$ – длина хвои; $A_{п}$ – предельный возраст хвои; $A_{с}$ – возраст побегов с потерей хвои менее 50 %; $D_{бп}$ – диаметр бокового побега; $N_{м}$ – число побегов в “мутовках”.

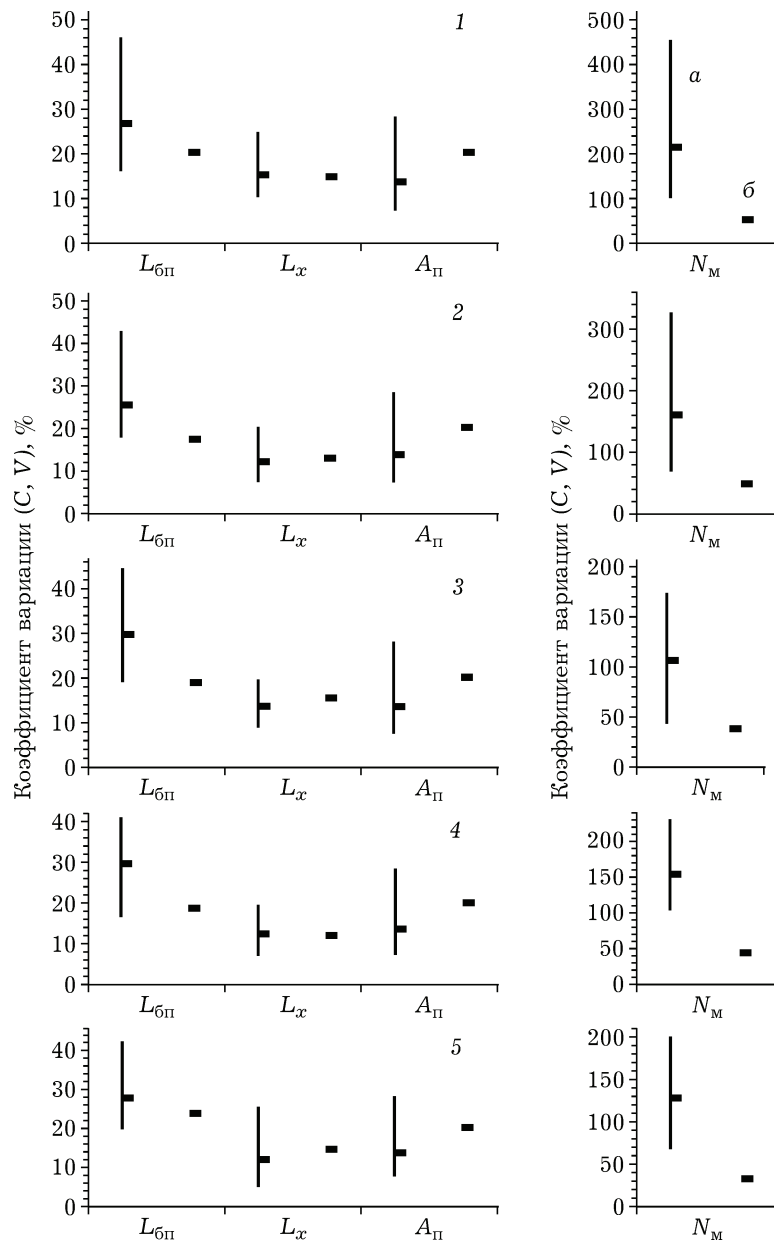


Рис. 2. Внутрипопуляционная: а – эндогенная (min, max, среднее значение коэффициента вариации), б – индивидуальная изменчивость (C.V.) структурных признаков сосны (1...5 – 2000 г...1996 г.) ($L_{бп}$ – длина бокового побега; L_x – длина хвои; $A_{п}$ – предельный возраст хвои; N_m – число побегов в “мутовках”)

кой хвоей по сравнению с их средними величинами в этой популяции.

Однофакторный дисперсионный анализ (ОДА) показал значительное влияние “индивидуального” фактора деревьев сосны в стрессовых условиях на длину хвои, слабое – на число сформированных боковых побегов, которое в большей мере подвержено влиянию микросреды (освещенности, температуры, влажности и других факторов в преде-

лах кроны) (табл. 1). Хотя в разных выборках (на разных пробных площадях) индивидуальная обусловленность анализируемых признаков может быть слабее или сильнее, тем не менее такая тенденция наблюдается. Таким образом, есть определенное основание полагать, что у сосны в стрессовых условиях размеры хвои более генетически детерминированы по сравнению с числом побегов. Известно [Мамаев, 1972; Путенихин, Фарукшина,

2004], что индивидуальная изменчивость является, с одной стороны, результатом наследственных различий деревьев, с другой – расхождением в условиях их жизни, причем первый фактор имеет наибольшее значение.

Уровни эндогенной изменчивости количественных признаков сосны (на организменном уровне) в пределах одного и того же года подвержены значительным колебаниям (рис. 2). Так, коэффициенты вариации признаков в пределах кроны следующие: длины побега – $C.V. = 16-46\%$, длины хвои – $C.V. = 5-25\%$, предельной продолжительности жизни хвои – $C.V. = 8-28\%$, числа боковых побегов (“мутовки”) – $C.V. > 45\%$. Следовательно, в один и тот же год уровни эндогенной вариабельности структурных признаков сосны различны, они зависят от индивидуальных особенностей деревьев и связаны с нормой реакции генотипа на изменения внешних условий. Количественные признаки, имеющие более низкую эндогенную изменчивость, сохраняют свою относительную стабильность на разных возрастных стадиях как, например, длина хвои (рис. 3). По мнению А. В. Яблокова [1987], это свидетельствует о функциональной важности признака в процессах метаболизма дерева и указывает на довольно жесткую наследственную программу его индивидуального развития. Структурные признаки, отличающиеся более высоким уровнем эндогенной вариабельности, также сохраняют его в разные годы. Различия деревьев в эндогенной изменчивости структурных признаков в ретроспективе по годам менее значительны (см. рис. 2, 3).

Если сравнивать вариабельность структурных признаков в пределах кроны у отдельных деревьев и между ними (см. рис. 2), то можно отметить несколько более высокую эндогенную вариацию длины боковых побегов (в среднем $C.V. = 25-30\%$) по сравнению с индивидуальной ($C.V. = 18-24\%$). Особенно большие различия наблюдаются в эндогенной ($C.V. = 107-213\%$) и индивидуальной ($C.V. = 30-55\%$) изменчивости численности побегов. У продолжительности жизни хвои, напротив, индивидуальная вариабельность деревьев ($C.V. = 20\%$) несколько больше по сравнению с эндогенной ($C.V. = 14\%$). У длины хвои коэффициенты вариации в пределах кроны отдельных деревьев и между ними довольно

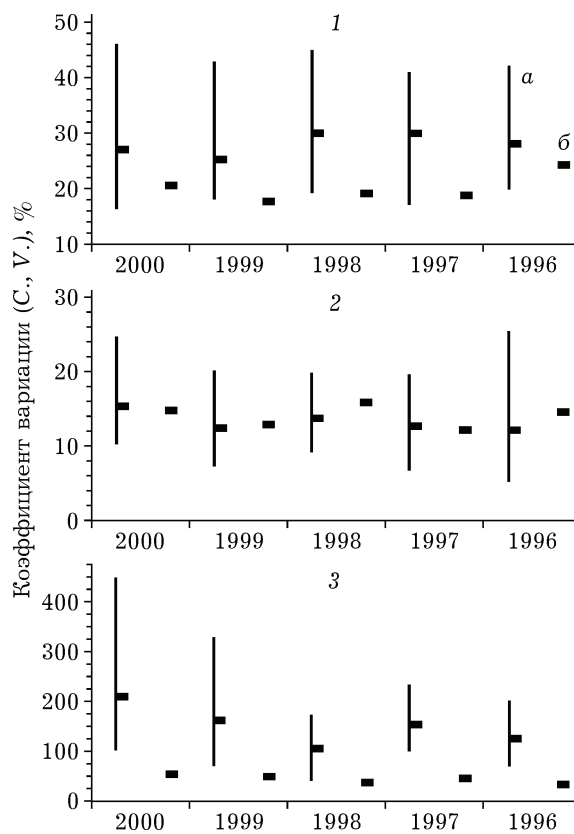


Рис. 3. Внутрипопуляционная: а – эндогенная (min, max, среднее значение коэффициента вариации), б – индивидуальная изменчивость ($C.V.$) структурных признаков сосны по годам

1 – длина бокового побега, 2 – длина хвои, 3 – число побегов в “мутовках”

близки ($C.V. = 12-16\%$). Если руководствоваться эмпирической шкалой С. А. Мамаева [1972], то можно сделать вывод, что уровни эндогенной и индивидуальной изменчивости анализируемых структурных признаков довольно сходны: средний и повышенный ($C.V. = 13-30\%$) – у длины боковых побегов, очень высокий ($C.V.$ более 40%) – у их числа, средний – у длины и продолжительности жизни хвои ($C.V. = 12-20\%$). Это подтверждает общее положение о сходстве уровней эндогенной и индивидуальной изменчивости видов семейства Pinaceae на Урале [Мамаев, 1972].

Изменчивость содержания фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов), рН и активности ферментов, в частности, пероксидазы, в хвое не отражает все особенности метаболизма деревьев сосны, но позволяет в определенной мере судить об их различиях в ассимиляционной активности.

Биохимические параметры однолетней хвои сосны (III декада июня – II декада июля 2010 г.)

Параметр	pH	Per, усл. ед.	X_{a+b} мг · г ⁻¹ сырой массы	К	$\frac{X_a}{X_b}$	$\frac{X_{a+b}}{К}$	ССК
<i>n</i>	200	185	152	152	152	152	152
min	3,71	9,4	0,421	0,127	2,2	2,6	0,302
max	5,08	53,6	1,009	0,300	6,3	5,1	0,686
<i>x</i>	4,52	28,7	0,643	0,193	4,4	3,3	0,423
<i>s</i>	0,20	9,37	0,110	0,030	0,92	0,41	0,078
<i>C.V.</i> , %	4,4	32,7	17,2	15,1	21,1	12,1	18,3
<i>s_x</i>	0,01	0,7	0,009	0,002	0,1	0,0	0,006
<i>P</i> , %	0,3	2,4	1,4	1,2	1,7	1,0	1,5
<i>M_e</i>	4,5	26,3	0,631	0,192	4,4	3,3	0,411
<i>M_o</i>	4,5	21,7	0,827	0,217	3,7	3,8	0,468
<i>A</i>	-0,8	0,6	0,7	0,5	0	0,8	0,8
<i>E</i>	2,4	-0,2	0,8	0,9	-0,6	1,7	0,7

П р и м е ч а н и е. Per – активность пероксидазы, X_{a+b} – сумма хлорофиллов *a* и *b*, К – содержание каротиноидов, X_a/X_b – отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*, $X_{a+b}/К$ – отношение суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам; ССК – доля хлорофиллов светособирающего комплекса.

Величина pH гомогената однолетней хвои у деревьев сосны колеблется от 3,71 до 5,08, активности пероксидазы – от 9,4 до 53,6 усл. ед., суммы хлорофиллов – от 0,421 до 1,009 и каротиноидов – от 0,127 до 0,300 мг · г⁻¹ сырой массы, соотношения хлорофиллов *a* и *b* – 2,2–6,3 и хлорофиллов и каротиноидов – 2,6–5,1 (см. табл. 2). Для распределения анализируемых биохимических признаков характерны одновершинные кривые, т. е. четко выраженной дифференциации деревьев на группы с различной реакцией на стрессовые условия не наблюдается (рис. 4). Характер распределения содержания в хвое хлорофиллов (X_{a+b}), в отличие от концентрации каротиноидов, положительно асимметричен, что свидетельствует о большей частоте встречаемости деревьев с пониженным по сравнению со среднепопуляционным содержанием хлорофиллов (см. табл. 2). С одной стороны, уровень индивидуальной вариабельности содержания в хвое деревьев сосны фотосинтетических пигментов низкий и средний ($C.V. \leq 20\%$), что соответствует уровню их эндогенной изменчивости (рис. 5). С другой стороны, они могут сильно отличаться по этим признакам из-за различного диапазона нормы их реакции на условия внешней среды. Увеличение величины соотношения хло-

рофиллов *a* и *b* свидетельствует о негативном влиянии внешней среды на ССК хлоропластов [Тарханов и др., 2004]. Большинство деревьев в усть-двинской популяции сосны характеризуется соотношением X_a/X_b , близким к среднему популяционному. Кривая распределения этой величины близка к нормальной (см. рис. 4). Соответственно, частота встречаемости деревьев в популяции, испытывающих более отрицательное или менее отрицательное воздействие внешней среды, примерно одинаково. Доля хлорофиллов по нашим данным, локализованных в ССК, варьирует в пределах 0,302...0,686 (30–69 %) от общего фонда зеленых пигментов ($C.V. = 18\%$). Эта амплитуда связана с адаптацией фотосинтетического аппарата сосны в сосняках кустарничково-сфагновых к световым условиям в высоких широтах. Известно [Тарханов и др., 2004], что чем больше величина соотношения ССК/ХБК (хлорофилл-белковый комплекс), тем менее продуктивно дерево и тем меньше число всех мембранных компонентов энергопреобразующей системы в его хлоропластах. Относительный показатель $X_{a+b}/К$, характеризующий соотношение количества зеленых и желтых пигментов, между деревьями варьирует в меньшей степени ($C.V. = 12\%$) по сравнению с показателем X_a/X_b

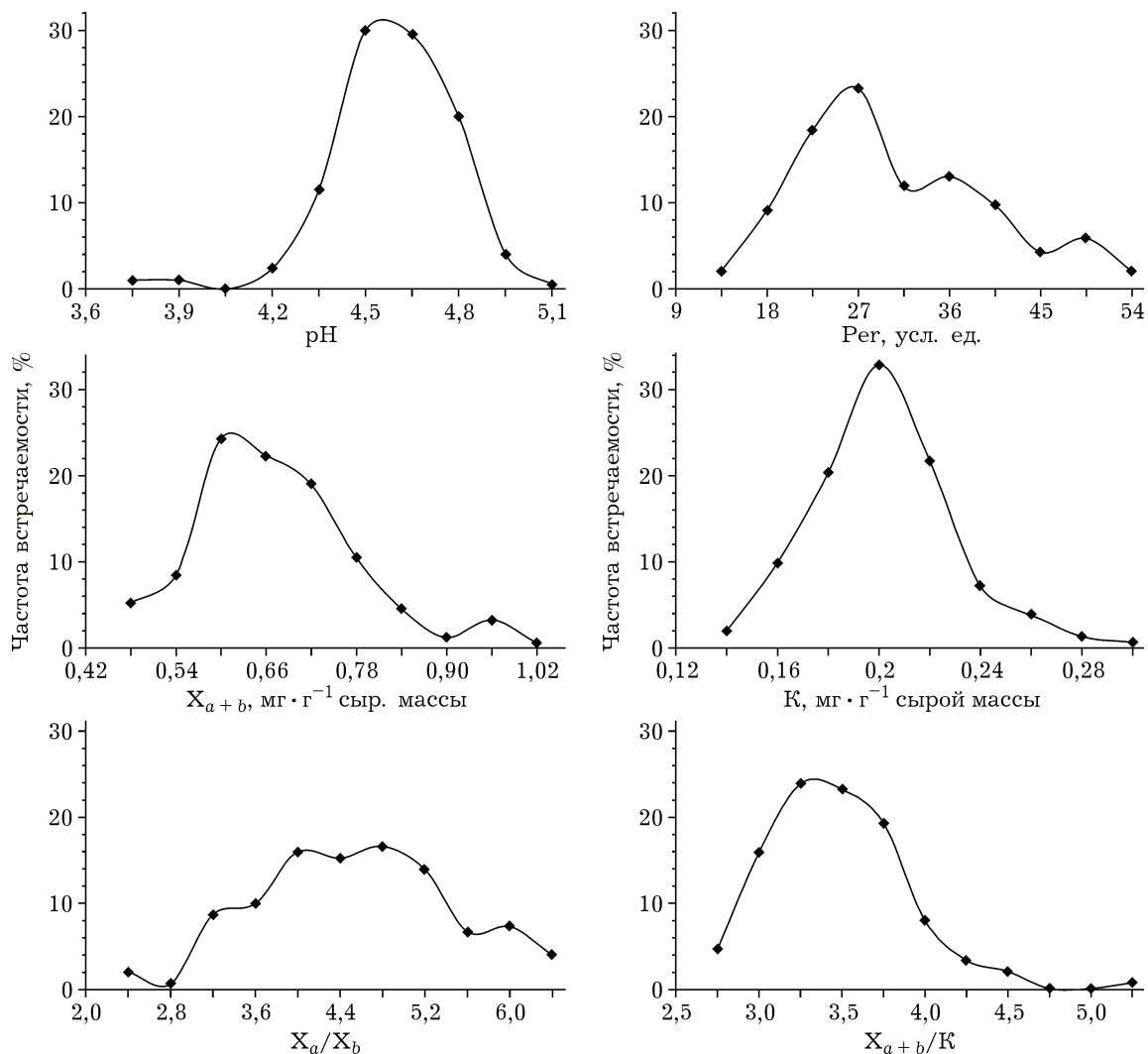


Рис. 4. Вариационные кривые распределения биохимических признаков однолетней хвои сосны (III декада июня – II декада июля 2010 г.) (Per – активность пероксидазы, X_{a+b} – сумма хлорофиллов *a* и *b*, *K* – содержание каротиноидов, X_a/X_b – отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*, X_{a+b}/K – отношение суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам)

(*C.V.* = 21 %). Так, величина соотношения X_{a+b}/K у деревьев сосны колеблется в пределах от 2,6 до 5,1. Изменение этой величины можно рассматривать как приспособи-

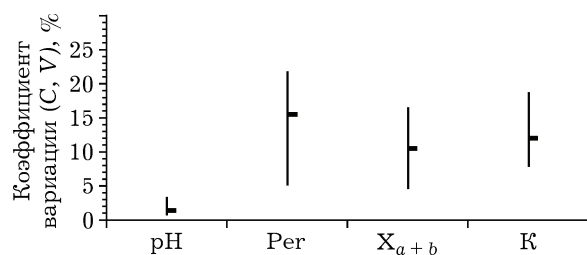


Рис. 5. Эндогенная изменчивость (min, max, среднее значение коэффициента вариации) биохимических показателей однолетней хвои сосны

тельную реакцию ССК фотосинтетических пигментов деревьев на условия внешней среды. Если сравнить по этому показателю сосну на избыточно-увлажненных почвах устья Северной Двины с относительными количествами фотосинтетических пигментов других бореальных видов умеренной зоны [Головко и др., 2010], то они в среднем сходны.

Показатель pH хвои имеет очень низкий уровень индивидуальной изменчивости, что соответствует уровню эндогенной вариативности этого показателя (*C.V.* < 4 %) (см. рис. 5). Слабая вариация признака в пределах организма может свидетельствовать о его функциональной важности [Яблоков, 1987]. При этом необходимо согласиться с авторами

[Фрейберг и др., 2004], что резкие колебания рН в пределах организма противоречили бы биологическому значению этого интегрального показателя, отражающего особенности процессов в цитоплазме и от которого зависят функции многих ферментов. Наиболее изменчива среди анализируемых биохимических признаков активность пероксидазы (высокий уровень, $C.V. > 30\%$), однако уровень ее эндогенной вариабельности ниже (низкий и средний) по сравнению с индивидуальной (см. рис. 5). Кривая распределения частот в популяции сосны по активности пероксидазы положительно асимметрична (левоимодальна), что свидетельствует о большей частоте встречаемости деревьев с пониженными (по сравнению со среднепопуляционной величиной) показателями этого фермента (см. рис. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В структуре популяции сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях постоянного избыточного увлажнения почв численно преобладают деревья с более узкой кроной, тонкими побегами и короткой хвоей по сравнению со средними популяционными показателями. Уровень индивидуальной вариабельности параметров, характеризующий габитус деревьев сосны в основном повышенный, а уровень охвоения побегов – средний. Наибольшей изменчивостью (очень высокий уровень) характеризуется показатель ветвистости кроны (число побегов). Хотя в пределах одного и того же года уровни эндогенной изменчивости структурных признаков (на организменном уровне) подвержены значительным колебаниям и зависят от индивидуальных особенностей деревьев и связаны с нормой реакции генотипа на изменение внешних условий, в целом они сходны с уровнями индивидуальной вариабельности деревьев. В общей иерархии уровень эндогенной изменчивости того или иного структурного признака в онтогенезе сохраняется. Уровни эндогенной и индивидуальной изменчивости содержания фотосинтетических пигментов, а также рН однолетней хвои сходны. Вариабельность окислительного фермента – пероксидазы между деревьями (индивидуальная из-

менчивость) больше, чем в пределах кроны одного дерева (эндогенная изменчивость). Это свидетельствует о значительной степени стабилизации этого показателя на организменном уровне. Индивидуальные различия деревьев сосны обусловлены, с одной стороны, наследственными особенностями, а с другой – пространственными различиями в экологических условиях.

Исследования выполнены при финансовой поддержке УрО РАН в рамках проекта фундаментальных исследований № 12-V-5-1005.

ЛИТЕРАТУРА

- Бояркин А. Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы // Биохимия. 1951. Вып. 1. № 4. С. 352–357.
- Веретенников А. В. Влияние временного избыточного увлажнения на физиологические процессы древесных растений. М.: Наука, 1964. 87 с.
- Головкин Т. К., Далькэ И. В., Дымова О. В., Захожий И. Г., Табаленкова Г. Н. Пигментный комплекс растений природной флоры Европейского Северо-Востока // Изв. Коми НЦ УрО РАН. 2010. Т. 1. С. 39–46.
- Драгавцев В. А. Методы популяционного эксперимента с растениями // Успехи современной генетики. М., 1974. Вып. 5. С. 221–228.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
- Морозова Г. Ю. Мониторинг урбанизированной среды: структура популяций растений // Изв. Самарского НЦ РАН, 2009. Т. 11, № 6. С. 1170–1173.
- Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. 531 с.
- Путенихин В. П., Фарукшина Г. Г. Внутривидовая фенотипическая изменчивость лиственницы Сукачевы на Урале // Лесоведение. 2004. № 1. С. 38–47.
- Свалов В. В. Вариационная статистика. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 178 с.
- Тарханов С. Н., Прожерина Н. А., Коновалов В. Н. Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения: диагностика состояния. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2004. 333 с.
- Тарханов С. Н. Формы внутривидовой изменчивости хвойных в условиях атмосферного загрязнения. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2010. 230 с.
- Теребова Е. М., Галибина Н. А., Сазонова Т. А., Таланова Т. Ю. Индивидуальная изменчивость метаболитических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2003. № 1. С. 73–77.
- Фрейберг И. А., Ермакова М. В., Стеценко С. К. Влияние пестицидов на морфологию и физиолого-биохимические показатели семян сосны обыкновенной // Там же. 2004. № 2. С. 55–60.
- Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биологические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 154–170.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and Carotenoids Pigments of Photosynthetic Biomembranes // Methods in En-

zymology / ed. S. P. Colowick, N. O. Kaplan, San-Diego e. a., 1987. Vol. 148. P. 350–382.

Lichtenthaler H. K. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants // J. Plant Physiol. 1996. Vol. 148. P. 4–14.

Morphostructure and Biochemical Parameters of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Stressing Environment of North Dvina Estuary Region

S. N. TARKHANOV, S. Yu. BIRYUKOV

Institute of Ecological Problems of the North, UB RAS

163000, Arkhangelsk, nab. Severnoy Dviny, 23

E-mails: tarkse@yandex.ru, syubir65@yandex.ru

Morphostructure and biochemical parameters of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) Northern taiga population under permanent excess soil moisture conditions were studied in estuary region of Northern Dvina River. Variational distribution curves were built. Levels of endogenous and individual variability were assessed.

Key words: morphostructure, sign, endogenous and individual variability, population, pine, stressful conditions.