

НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПСЕВДОТСУГИ ТИССОЛИСТНОЙ

Л. М. СЕРОГЛАЗОВА

(Белорусский технологический институт им. С. М. Кирова)

При исследовании роста и развития интродуцированной из Северной Америки псевдотсуги тиссолистной в условиях Белоруссии для физиологической характеристики данной хвойной породы большое значение имеет изучение сезонной динамики хлорофилла и каротиноидов и некоторых окислительно-восстановительных ферментов. Кроме того, изучение содержания в разновозрастной хвое пигментов и отдельных звеньев дыхательных ферментных систем позволяет сделать некоторые выводы об их участии в развитии древесного растения.

Физиологические особенности развития псевдотсуги изучались в сравнении с местной хвойной породой—елью обыкновенной. Исследования проводились на стационарах, заложенных в хвойных культурах Минского лесхоза.

Исследуемые культуры псевдотсуги и ели произрастают в аналогичных почвенно-грунтовых условиях: почва дерново-подзолистая, средне-оподзоленная, развивающаяся на суглинках средних пылеватых, подстилаемых суглинками средними. По влажности свежая.

Таксационная характеристика культур псевдотсуги следующая: культуры смешанные, состав древостоя—8 Пс 2 Лц, возраст—35 лет, средняя высота псевдотсуги—21,2 м, средний диаметр—19,1 см, общий запас насаждения — 419 м³/га, полнота — 1,2, бонитет — 1а, тип условий произрастания—свежая сложная суборь, С₂.

Состав чистых 35-летних культур ели—10 Е, средняя высота—20,2 м, диаметр—15,9 см, запас—426 м³/га, полнота—1,1, бонитет—1а, тип условий произрастания—свежая сложная суборь, С₂.

Исследовалась одно-и двулетняя световая хвоя, взятая с веток, расположенных в середине кроны. Пигменты из свежей хвои извлекались ацетоном по методике Т. Н. Годнева (1952), а их концентрация определялась на спектрофотометре (СФ—5). Содержание хлорофилла а и б и каротиноидов с определялось по формулам Веттштейна (1957).

Анализ результатов исследований показал, что на протяжении года содержание хлорофилла в хвое обеих пород изменяется в зависимости от сезона. Аналогичные данные по изменению содержания зеленых пигментов в хвое сосны получены С. А. Мамаевым (1965), А. М. Олыкайненом и Г. М. Козубовым (1967), в хвое ели—И. Э. Рихтером (1969).

У псевдотсуги самое низкое содержание хлорофилла и каротиноидов в хвое, как однолетней, так и двулетней, наблюдалось в июне. С началом активизации физиологической деятельности хвои началось интенсивное накопление общего хлорофилла (хвоя приобрела темно-зеленую окраску). Это увеличение шло с колебаниями по октябрь, достигнув максимального значения превысившего количество хлорофилла в июне (минимальное) в одно — и двулетней хвое соответственно на 125,6 и 132,7%.

С ноября наблюдалось медленное снижение количества хлорофилла до начала следующего периода вегетации.

По данным В. Н. Любименко (1908) и Т. Н. Годнева (1963), количественное соотношение хлорофиллов (а:б) зависит от условий освещенности и иных факторов и колеблется в пределах от 1 до 5. В хвое псевдотсуги одно- и двулетнего возраста соотношение между хлорофиллами (а:б) изменяется в пределах соответственно от 1,5 до 3,1 и от 1,1 до 2,8.

Содержание каротиноидов в одно-и двулетней хвое псевдотсуги изменялось в течение года более плавно и отличалось большим постоянством. Относительно низкое содержание их наблюдалось в период июнь—сентябрь. А затем, наряду с уменьшением содержания хлорофилла в хвое в осенне-зимний период, количество каротиноидов возрастает. Превышение максимальной величины суммы каротиноидов (с) над минимальной в однолетней хвое составляет 58,0%, в двулетней—116,3% (табл. 1).

Таблица 1

Динамика содержания пигментов в хвое псевдотсуги тиссолистной, мг/1г абс. сухой хвои

Хвоя	Сроки взятия образцов	Хлорофилл			Каротиноиды с	Отношение	
		а	б	а+б		а/б	а+б/с
Однолетняя	2/1	1,57	0,79	2,36	0,65	1,99	3,64
Двулетняя		2,04	1,03	3,07	0,70	1,98	4,33
Однолетняя	7/II	1,72	1,10	2,82	0,66	1,56	4,29
Двулетняя		2,18	1,17	3,35	0,74	1,85	4,52
Однолетняя	4/III	1,96	0,83	2,80	0,68	2,35	4,12
Двулетняя		2,85	1,35	4,21	0,93	2,10	4,52
Однолетняя	7/IV	1,64	0,53	2,17	0,68	3,06	3,17
Двулетняя		2,17	0,75	2,93	0,92	2,88	3,19
Однолетняя	10/V	—	—	—	—	—	—
Двулетняя		1,70	1,29	2,99	0,46	1,32	4,56
Однолетняя	1/VI	1,07	0,60	1,67	0,50	1,77	3,33
Двулетняя		1,10	0,61	1,71	0,43	1,80	3,95
Однолетняя	1/VII	1,83	0,99	2,82	0,56	1,83	5,02
Двулетняя		2,08	1,11	3,19	0,69	1,87	4,63
Однолетняя	1/VIII	1,56	0,86	2,42	0,52	1,81	5,68
Двулетняя		2,08	1,08	3,17	0,62	1,91	5,07
Однолетняя	2/IX	1,82	0,79	2,61	0,51	2,29	5,13
Двулетняя		2,13	1,07	3,20	0,66	1,98	4,85
Однолетняя	1/X	2,32	1,45	3,77	0,59	1,60	5,41
Двулетняя		2,62	1,36	3,98	0,73	1,93	5,48
Однолетняя	3/XI	1,80	1,13	2,93	0,67	1,59	4,38
Двулетняя		1,84	1,68	3,52	0,79	1,09	4,41
Однолетняя	2/XII	1,80	1,16	2,96	0,79	1,54	3,77
Двулетняя		1,62	1,11	2,73	0,75	1,45	3,64

У ели накопление хлорофилла и каротиноидов в течение вегетационного сезона в хвое исследуемых возрастов протекает аналогично псевдотсуге. Минимальное количество хлорофилла в однолетней хвое наблюдалось в июне, максимальное— в октябре (превышение составляет 125,7%). В хвое двулетнего возраста общее содержание хлорофилла наименьшее в мае—июне (2,47—2,49 мг/1 г абс. сух. хв.). С июля наблюдалось увеличение, а в осенне-зимний период (сентябрь—декабрь) постепенное снижение количества общего хлорофилла. В январе—феврале наблюдались колебания в сторону увеличения содержания хлорофилла, но в целом колебания эти не велики.

Соотношение а:б у ели в хвое исследуемых возрастов изменяется от 1,4 до 3,2 в однолетней хвое и от 1,4 до 3,5 в двулетней.

Сумма каротиноидов в течение года изменялась относительно слабо. Максимальное увеличение суммы каротиноидов в одно-и двулетней хвое составило всего 37,7 и 59,6% (табл. 2).

Таблица 2

Динамика содержания пигментов в хвое ели обыкновенной, мг/1 г абс. сухой хвои

Хвоя	Сроки взятия образцов	Хлорофилл			Кароти- ноиды с	Отношение	
		а	б	а+б		$\frac{а}{б}$	$\frac{а+б}{с}$
Однолетняя	2/I	2,24	1,13	3,37	0,73	1,98	4,64
Двулетняя		2,51	1,23	3,74	0,76	2,03	4,95
Однолетняя	7/II	1,94	1,10	3,04	0,57	1,76	5,38
Двулетняя		2,26	1,60	3,85	0,63	1,41	6,07
Однолетняя	4/III	1,53	0,67	2,20	0,53	2,30	4,18
Двулетняя		2,00	0,84	2,84	0,68	2,38	4,16
Однолетняя	7/IV	1,65	0,51	2,16	0,66	3,23	3,25
Двулетняя		2,10	0,59	2,69	0,83	3,54	3,25
Однолетняя	10/V	—	—	—	—	—	—
Двулетняя		1,60	0,87	2,47	0,52	1,84	4,78
Однолетняя	1/VI	1,28	0,88	2,16	0,60	1,46	3,61
Двулетняя		1,51	0,98	2,49	0,54	1,55	4,55
Однолетняя	2/VII	2,14	1,01	3,15	0,68	2,11	4,60
Двулетняя		2,00	1,03	3,03	0,65	1,94	4,65
Однолетняя	1/VIII	1,94	0,94	2,88	0,71	2,04	4,06
Двулетняя		1,92	0,99	2,91	0,62	1,92	4,71
Однолетняя	2/IX	2,13	0,90	3,03	0,63	2,35	4,83
Двулетняя		1,90	0,85	2,75	0,64	2,22	4,31
Однолетняя	1/X	2,06	1,20	3,26	0,63	1,71	5,18
Двулетняя		1,66	1,00	2,66	0,66	1,65	4,04
Однолетняя	3/XI	1,45	0,77	2,22	0,54	1,88	4,06
Двулетняя		1,62	0,91	2,53	0,65	1,77	3,92
Однолетняя	2/XII	1,13	0,73	1,86	0,54	1,55	3,39
Двулетняя		1,54	0,78	2,32	0,56	1,99	4,14

Следует отметить высокое содержание хлорофилла в хвое ели.

Об интенсивности окислительно-восстановительных процессов мы судили по активности ферментов каталазы и пероксидазы в хвое одно-и двулетнего возраста.

Активность пероксидазы определялась по методу А. Н. Бояркина (1951), основанному на определении скорости реакции окисления бензидина, при помощи фотоэлектрического колориметра; активность каталазы — газометрическим способом.

Пероксидаза представляет собой фермент, который катализирует окисление продуктов распада белков, жиров, углеводов (Д. М. Михлин, 1960), принимает участие во многих окислительных процессах и является одним из решающих катализаторов в сложном дыхательном процессе у растений.

Как показали наши исследования, наибольшая активность пероксидазы наблюдалась в хвое одно- и двулетнего возраста у обеих исследуемых пород в осенне-зимний период (табл. 3).

При сравнении пероксидазной активности в различные сроки наблюдений с протеканием ростовых процессов хвои нами была найдена обратная зависимость между активностью фермента и ростом.

Таблица 3

**Активность окислительно-восстановительных ферментов
в хвое псевдотсуги тиссолистной и ели обыкновенной (по данным 1968 г.)**

Хвоя	Сроки взятия образцов	Пероксидаза, усл. ед. по Бояркину		Каталаза, мл O ₂ /мин	
		псевдотсуга	ель	псевдотсуга	ель
Однолетняя	Май	—	—	—	—
Двулетняя		1,6	1,9	27,6	31,0
Однолетняя	Июнь	—	—	6,5	4,8
Двулетняя		52,1	56,8	16,5	16,4
Однолетняя	Июль	2,1	2,1	4,1	5,7
Двулетняя		57,9	612,7	17,7	16,5
Однолетняя	Август	16,7	21,1	5,5	19,2
Двулетняя		119,8	444,2	18,4	17,2
Однолетняя	Сентябрь	63,4	58,6	8,4	34,5
Двулетняя		211,4	661,6	33,1	25,6
Однолетняя	Октябрь	88,8	82,9	23,3	29,9
Двулетняя		254,9	675,9	51,9	50,1
Однолетняя	Ноябрь	55,5	114,5	22,1	24,8
Двулетняя		189,6	586,7	42,0	38,3
Однолетняя	Декабрь	80,8	160,1	9,9	8,5
Двулетняя		126,4	706,9	25,9	29,6

В появившейся молодой хвое псевдотсуги (II—III декады мая) действия пероксидазы не обнаружено, а в период интенсивного роста хвои (III декада мая — I декада июня) активность фермента была незначительна. Только в июле, когда обмен веществ в тканях начинает стабилизироваться, активность пероксидазы резко возросла. Своего максимума в однолетней хвое активность пероксидазы достигла в октябре (88,8 усл. ед. по Бояркину). В ноябре—декабре активность фермента была довольно высока и находилась в пределах 55,5—80,7 усл. ед.

В двулетней хвое псевдотсуги показатели активности пероксидазы во все сроки наблюдений были значительно выше, но зависимость между активностью фермента и периодом интенсивности ростовых процессов сохранялась та же, что и в однолетней хвое.

Необходимо отметить, что аналогичные выводы сделаны Л. И. Сергеевым и К. А. Сергеевой (1964), Г. М. Козубовым, Л. Г. Ганюшкиной, А. М. Евдокимовым (1967), которые установили, что в зимний период активность пероксидазы выше, чем в период вегетации, К. Т. Сухоруков и Т. Е. Барковская (1953), также наблюдавшие резкое возрастание активности пероксидазы у растений в осенний период, считают что оно связано с переходом пероксидазы из связанного состояния в свободное при пониженных температурах.

В одно- и двулетней хвое ели обыкновенной активность пероксидазы в течение вегетации также не оставалась постоянной и находилась в обратной зависимости с ростовыми процессами.

В период октябрь—декабрь в однолетней хвое величина ее достигала 82,9—160,1 усл. ед. по Бояркину, тогда как в весенне-летний период (май—июнь) действие фермента не обнаруживалось вообще.

В хвое двулетнего возраста обеих исследуемых пород действие фермента пероксидазы имело место в более ранний период вегетационного сезона (в мае) и нарастание ее активности происходило быстрее, нежели в однолетней хвое.

Каталаза относится к ферментам, принимающим активное участие в окислительно-восстановительном обмене веществ клеток. Роль ее в растительном организме заключается в разрушении ядовитой для клеток перекиси водорода, образующейся в процессе дыхания.

В однолетней хвое псевдотсуги в летний период величина активности каталазы была относительно невысока и находилась в пределах 6,5 — 5,5 мл O_2 г/мин, в сентябре повышалась до 8,4 мл O_2 г/мин и в октябре — ноябре достигала максимальной величины (23,3—22,1 мл O_2 г/мин). В декабре был отмечен спад активности фермента.

В однолетней хвое ели обыкновенной резкое увеличение активности каталазы было отмечено во 2-й декаде июля, а наибольшая активность — в сентябре (34,5 мл O_2 г/мин) и октябре (29,9 мл O_2 г/мин). С ноября активность каталазы стала снижаться.

В хвое двулетнего возраста обеих исследуемых пород весной (май), в период, когда процессы дыхания особенно сильны, была отмечена также довольно высокая активность каталазы (27,6—31,0 мкл O_2 г/мин). Летом же (июнь—июль) величина активности фермента находилась в пределах 13,7—17,6 мл O_2 г/мин. Максимальное значение активности каталазы отмечено в октябре (51,9—50,1 мл O_2 г/мин).

Проведенные исследования позволили сделать следующие выводы.

1. Содержание общего хлорофилла и суммы каротиноидов в хвое псевдотсуги тиссолистной и ели обыкновенной изменяется в зависимости от времени года и возраста хвои.

2. Наибольшее содержание общего хлорофилла и суммы каротиноидов в хвое псевдотсуги и ели наблюдается в конце вегетационного периода. Затем происходит медленное снижение содержания пигментов до начала следующего периода вегетации.

3. Активность окислительно-восстановительных ферментов пероксидазы и каталазы в хвое исследуемых пород на протяжении периода вегетации непостоянна.

4. Наибольшая активность пероксидазы отмечена в осенне-зимний период. Каталаза наиболее активна осенью.

5. Процессы накопления хлорофилла и каротиноидов в течение всего года, а также динамика изменений активности пероксидазы и каталазы в хвое интродуцированной породы псевдотсуги тиссолистной аналогичны таковым в хвое местной породы ели обыкновенной.

ЛИТЕРАТУРА

- Бояркин А. Н. 1951. Быстрый метод определения активности пероксидазы. Биохимия, т. 16, вып. 4. Годнев Т. Н. 1952. Строение хлорофилла и методы его количественного определения. Минск; 1963. Хлорофилл, его строение и образование в растении. Минск. Козубов Г. М., Ганюшкин Л. Г., Евдокимов А. М. 1967. Цитозембриологические и физиолого-биохимические исследования репродуктивных органов сосны обыкновенной. В сб.: Вопросы селекции, семеноводства и физиологии древесных пород Севера. Петрозаводск. Любименко В. Н. 1908. Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и теневыносливых растений. Тр. по лесному делу в России, вып. 13. Мамаев С. А. 1965. Сезонная и возрастная динамика содержания хлорофилла в хвое сосны. В сб.: Физиология и экология древесных растений, вып. 43. Свердловск. Михлин Д. М. 1960. Биохимия клеточного дыхания. М. Оллькайнен А. М., Козубов Г. М. 1967. Сезонная динамика пигментов пластид в хвое сосны в связи с сексуализацией побегов. В сб.: Вопросы селекции, семен. и физиол. др. пород Севера. Петрозаводск. Сергеев Л. И., Сергеева К. А. 1964. Окислительные ферменты в годичном цикле зимостойких и незимостойких древесных растений. В сб.: Физиология древесных растений. М. Сухорукова К. Т., Барковская Т. Е. 1953. О последствиях пониженных температур на состояние ферментов в растении. ГБС АН СССР, вып. 16. Рихтер И. Э. 1969. Динамика содержания хлорофилла в хвое ели обыкновенной. В сб.: Лесоведение и лесное хозяйство, вып. 1. Минск.