

## СПЕЦИФИКА МЕТАБОЛИЗМА ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ И ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

© Н.Е.Судачкова, И.Л. Милютина, Г.П. Семенова  
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск (Россия)

УДК 581.13: 630\* 181.2

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 01-04-48172) и Красноярского краевого фонда науки (грант № 11F127C)

Определяли содержание крахмала, низкомолекулярных углеводов, общего азота и свободных аминокислот в образцах побегов, хвои, древесины и луба ствола и скелетных корней 30-50-летних деревьев лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) из естественных насаждений в подзоне северной и южной тайги Средней и Восточной Сибири в интервале 52-65° с.ш. Влияние низкотемпературного стресса на криогенных почвах проявляется не только в снижении продуктивности, но и в изменении метаболизма. В подзоне северной тайги у обоих видов лиственницы отмечается повышенное содержание низкомолекулярных углеводов в ассимилирующих органах и лубе, повышенная концентрация азота в древесине ствола и корней и изменение в соотношении доминирующих свободных аминокислот. Обнаружены межвидовые различия по содержанию, локализации и соотношению метаболитов и резервных веществ.

The content of starch, low molecular carbohydrates, total nitrogen in the samples of shoots, needles, xylem and inner bark tissues of stems and rough roots of 30-50 year *Larix sibirica* and *Larix gmelinii* trees in natural habitats of the northern and southern taiga subzones of the Central and East Siberia (52-65° N) have been determined. Low temperature stress impact manifests itself on cryogenic soils in decreasing productivity and altering metabolism. In the southern taiga subzone, both the larch species show growth of low molecular carbohydrate content in assimilative organs and inner bark, as well as growth of nitrogen concentration in stem and root wood tissues and some changes of dominant amino acids ratio. Interspecific differences in content, localization and ratio of metabolites and reserve compounds were found.

### Введение

Основные лесообразующие виды хвойных на территории Средней Сибири - лиственница сибирская и лиственница Гмелина имеют протяженные в меридиональном направлении ареалы и характеризуются снижением продуктивности и низкой интенсивностью формирования древесины по мере приближения к северным широтам. При круглосуточном освещении в период вегетации в подзоне северной тайги создаются благоприятные условия для фотосинтеза и дефицит фотоассимилатов углеводной природы не может выступать в качестве фактора, лимитирующего продуктивность, тем не менее в этой зоне доминируют низкобонитетные насаждения как лиственницы сибирской, так и лиственницы Гмелина. Один из наиболее существенных лимитирующих рост факторов на севере - низкая температура почвы, часто сопровождаемая

корневой гипоксией. По отношению к температуре почвы эти два вида существенно различаются: древостой лиственницы сибирской приурочены в подзоне северной тайги к прогреваемым, дренированным участкам, тогда как ареал лиственницы Гмелина почти полностью совпадает с зоной сплошного распространения вечной мерзлоты [1-3].

Биологическое разнообразие предполагает существование не только морфологических, но и биохимических различий между организмами. Растения реагируют на стресс развитием устойчивости, которая выражается в биохимических, физиологических и морфологических изменениях, необходимых для нейтрализации или ослабления стрессового воздействия [4].

Во многих исследованиях показаны изменения метаболизма древесных растений в стрессовых условиях [5,6]. Эти изменения

предшествуют морфологическим изменениям, проявляющимся в снижении интенсивности роста в высоту и по диаметру. Представление о характере приспособления этих видов хвойных к стрессовым условиям Севера может дать сравнительная оценка интенсивности углеводного и азотного обмена.

В связи со сказанным задача предлагаемого исследования - сравнение изменений метаболизма с целью выявления его видоспецифических особенностей у двух видов лиственницы, различающихся толерантностью к гипотермии.

#### Объекты и методы

Объектами исследования были лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) и лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в возрасте 30-50 лет из разных частей ареала в Средней и Восточной Сибири, в интервале 52-65° с.ш., в пределах таежной зоны. Подзона северной тайги представлена насаждениями лиственницы сибирской в районе пос. Туруханск (65° с.ш.), лиственницы Гмелина в районе пос. Тура (64° с.ш.), в зоне южной тайги объектами исследования были молодняки лиственницы сибирской вблизи г. Красноярска (56° с.ш.) и лиственницы Гмелина в Читинской обл. (52° с.ш.). В течение вегетационного периода весной, летом и осенью с 10-15 деревьев отбирали образцы хвои ауксипластов (хвоя I) и брахибластов (хвоя II), наружного (луб I) и внутреннего слоя вторичного луба (луб II) стволов и скелетных корней, комплекса живых тканей побегов текущего года (одревесневшую

вторичную ксилему удаляли), камбиальной зоны и древесины ствола и корней. Наружный слой вторичного луба сосны и лиственницы представляет собой дилатационную зону насыщенную паренхимными элементами и смолеместиллищами, внутренний - проводящую часть. Камбиальная зона - это слой клеток, включающий как камбиальные инициалы, так и растягивающиеся клетки вторичной ксилемы до начала лигнификации (отсутствие реакции с флороглюцином). Растительный материал фиксировали 80 % этанолом. В образцах проводили определение общего азота колориметрически с реактивом Несслера, содержание свободных аминокислот определяли на аминокислотном анализаторе ААА-339. Крахмал экстрагировали хлорной кислотой и определяли иодометрически [7], концентрация низкомолекулярных углеводов определялась с использованием модифицированного метода Бертрана [8].

#### Результаты и обсуждение

Действие комплекса неблагоприятных воздействий в условиях севера прежде всего проявляется в снижении интенсивности роста и продуцирования биомассы. Интенсивность этого процесса усиливается по мере продвижения на восток с увеличением континентальности климата, что наглядно демонстрирует таблица 1, в которой приведены морфометрические характеристики модельных деревьев лиственницы сибирской из Туруханска и лиственницы Гмелина из Эвенкии.

Таблица 1 - Морфометрические характеристики модельных деревьев лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина

Параметры	Лиственница сибирская		Лиственница Гмелина	
	Северная тайга	Южная тайга	Северная тайга	Южная тайга
Возраст, лет	42	27	46	42
Высота, м	8,6±1,7	12,1±1,4	2,3±0,1	9,7+ 0,2
Диаметр, см	13,9±0,7	15,5 ±1,8	2,7+0,1	10,1±0,3
Прирост в высоту, см	20,5	44,9	5,0	23,1
Прирост по диаметру, мм	2,7	5,1	0,5	2,1

Необходимо отметить, что район местопроизрастания исследованных нами насаждений лиственницы Гмелина отличается от туруханских меньшим количеством осадков (300 и 480 мм соответственно) и меньшей продолжительностью вегетационного периода (75 и 105 дней) [9]

Низкие температуры вызывают существенные изменения в составе растворимых углеводов, крахмала, общего и белкового азота и свободных аминокислот у обоих видов

лиственницы. Так по сравнению с южной тайгой содержание низкомолекулярных углеводов в течение всего вегетационного периода выше в ассимилирующих органах и лубе обоих видов лиственницы. По-видимому повышение концентрации низкомолекулярных углеводов в надземной части растений обусловлено затруднениями транспорта ассимилятов в корневую систему или невостробованностью в процессе синтеза структурных элементов ткани (Рис 1).

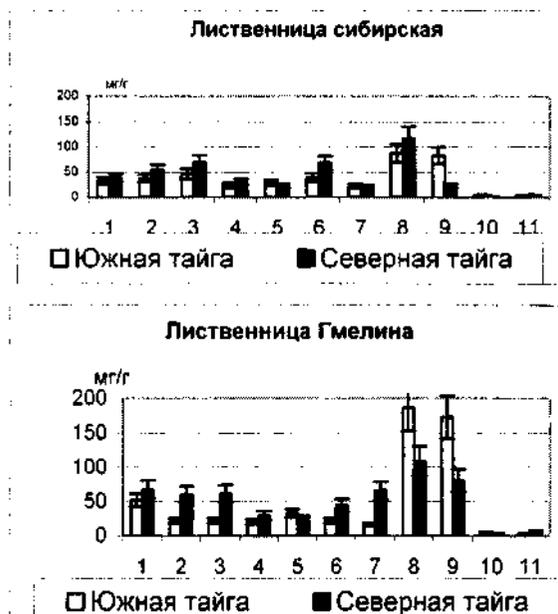


Рисунок 1 - Среднее за вегетационный период содержание низкомолекулярных углеводов в тканях и органах деревьев лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина в различных лесорастительных зонах. 1 - побеги текущего года, 2 - хвоя I, 3 - хвоя II, 4 - луб ствола I, 5 - луб корней I, 6 - луб ствола II, 7 - луб корней II, 8 - камбиальная зона ствола, 9 - камбиальная зона корней, 10 - древесина ствола, 11 - древесина корней.

Отмеченные эффекты наиболее четко проявляются весной, когда обнаруживаются существенные различия между двумя видами по содержанию крахмала. В более жестких условиях Эвенкии с замедленным оттаиванием верхнего горизонта почвы низкомолекулярные углеводы не включаются структурные элементы клеточных стенок, а депонируются в форме крахмала (Рис. 2).

Содержание общего азота в северных и южных популяциях лиственниц варьируется в течение вегетационного периода в широких пределах. Только при одновременном действии низкой температуры и гипоксии, связанной с заболачиванием, в тканях лиственницы Гмелина обнаружено резкое снижение концентрации азота [10].

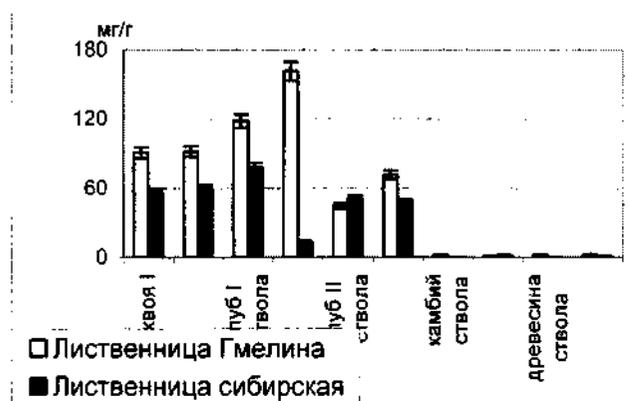


Рисунок 2 - Содержание крахмала в тканях и органах деревьев лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина в северной тайге в начале вегетации. Обозначения как на Рис. 1.

Необходимо отметить, что в древесине обоих видов из северных популяций содержание азота повышено по сравнению с южными и содержание азота в древесине корней выше, чем в

стволе. Лиственница Гмелина отличается от лиственницы сибирской повышенной способностью аккумулировать азот в древесине (Рис.3).

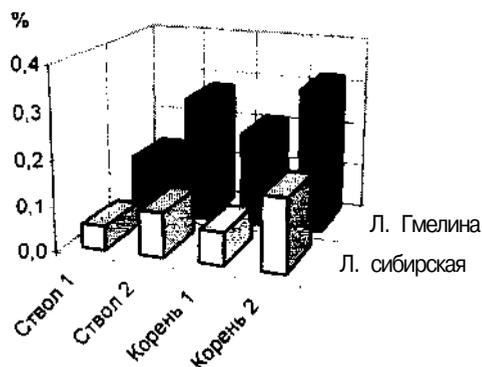


Рисунок 3 - Содержание общего азота в древесине ствола и корней деревьев лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина в южной (1) и северной (2) тайге.

Важная роль в метаболизме азота принадлежит аминокислотам. Общее содержание аминокислот в различных тканях получали путем суммирования концентраций индивидуальных

соединений. Средние данные за вегетационный сезон из северных и южных местообитаний представлены на рисунке 4.

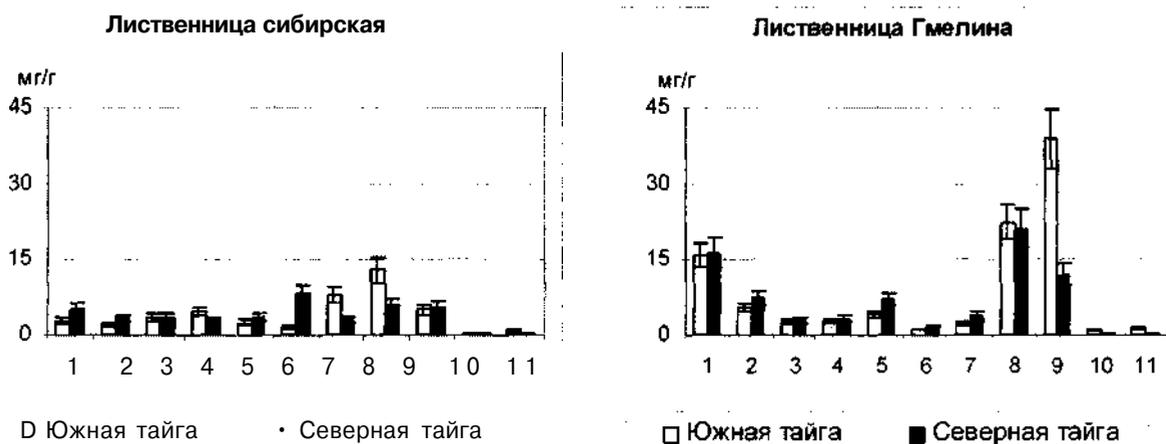


Рисунок 4 - Среднее за вегетационный период содержание свободных аминокислот в тканях и органах деревьев лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина в различных лесорастительных зонах. Обозначения как на рисунке 1.

Характерной особенностью северных популяций лиственницы сибирской является увеличение содержания свободных аминокислот в проводящем слое луба ствола и уменьшение в проводящем слое луба корней и камбии ствола. Лиственница Гмелина отличается от лиственницы сибирской по способности концентрировать большое количество аминокислот в побегах текущего года и камбиальной зоне (Рис.4). Распределение индивидуальных аминокислот в различных органах дерева имеет свои особенности. Так, в тканях побега и хвое более 40% всех аминокислот составляют глутаминовая кислота и соединения, связанные с ней своим происхождением (глутамин, пролин, оксипролин, у-аминомасляная кислота (ГАМК), аргинин,

орнитин, цитруллин), в древесине обоих видов содержание этой группы около 25% (таблица 2). В побегах в составе свободных аминокислот лидирует пролин, в хвое - ГАМК, а в древесине ствола - серии.

Видоспецифические особенности лиственниц проявляются в способности лиственницы сибирской транспортировать органический азот в основном в форме аргинина, а лиственницы Гмелина - в форме ГАМК. Обе эти аминокислоты могут выполнять как транспортные, так и резервные функции [11,12] и изменение их соотношения может означать перераспределение этих функций под влиянием низкотемпературного стресса.

Таблица 2 - Содержание свободных аминокислот в различных морфологических структурах деревьев лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина из подзоны северной тайги в конце вегетационного периода, % от суммы

Аминокислота	Лиственница сибирская			Лиственница Гмелина		
	Побег	Хвоя	Древесина	Побег	Хвоя	Древесина
Asp	7,3	7,7	9,8	3,2	8,1	7,3
Thr	1,2	2,1	3,0	1,0	4,0	4,7
Ser	3,7	2,2	25,2	3,5	4,2	20,8
Aspn	1,4	0,8	0,2	0,9	0,0	0,5
Glu	8,7	10,0	1,0	5,8	15,2	2,1
Glun	1,8	1,4	0,3	1,0	2,5	<b>0,3</b>
a-Adip			0,5			1,0
Pro	27,5	4,9	9,8	24,8	6,2	8,3
Gly	1,6	1,0	8,2	3,2	1,7	10,2
Ala	9,0	19,9	8,2	7,7	14,0	11,4
Cit	4,3	6,4	3,5	2,5	0,0	1,8
oc-But	1,4	1,2	0,4	1,9	2,4	0,4
Val	1,4	1,9	3,6	2,2	6,0	3,8
Cys	0,5	0,4	0,8	1,7	1,1	1,8
Cysn	0,4	0,4	0,7	0,0	0,0	1,6
Met	0,2	0,2	0,2	0,3	0,4	0,3
Isoleu	1,0	1,1	2,6	1,0	2,9	1,4
Leu	1,2	1,0	1,1	1,1	2,4	1,4
Tyr	0,8	1,0	3,9	1,3	2,0	1,4
Phen	0,8	1,7	0,4	1,2	2,9	1,0
P-Ala	1,3	1,8	0,7	1,2	1,7	2,3
(3-But	0,7	0,6	1,6	0,0	0,0	1,7
y-But	15,8	29,4	1,6	25,7	19,0	1,4
Orn	0,6	<b>0,3</b>	2,9	0,9	1,4	2,8
Lys	0,7	0,8	1,3	0,8	1,3	1,4
His	0,4	0,5	1,7	0,1	0,6	1,8
Arg	6,3	1,2	6,9	2,2	0,0	7,3
Hpro	0,0	0,0	0,0	5,1	0,0	0,0
Сумма	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Glu+Glun+Pro+y- But+Hpro+ Arg+Orn+Cit	65,1	53,6	25,9	67,8	44,3	24,0

Используя полученные биохимические данные мы попытались найти относительные показатели для оценки межвидовых различий. Наиболее показательной оказалась величина отношения суммы неструктурных углеводов к содержанию общего азота. Массовое отношение этих величин для двух видов лиственниц, усредненное для всего вегетационного периода.

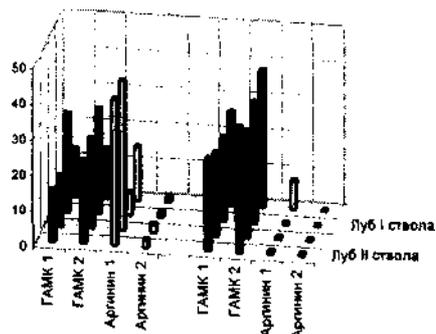
В целом длительное существование древесных растений на криогенных почвах возможно благодаря аккумуляции метаболических ресурсов и способности

восстанавливать нарушенные функции в благоприятные годы.

#### Выводы

Влияние природных стрессов в северных местообитаниях двух видов лиственниц проявляется не только в снижении ростовых показателей и продукции биомассы, но и в изменении метаболизма.

По сравнению с южной тайгой содержание низкомолекулярных углеводов в течение всего вегетационного периода выше в ассимилирующих органах и лубе обоих видов лиственницы.



Лиственница сибирская      Лиственница Гмелина

Рисунок 5 - Содержание у-аминомасляной кислоты (ГАМК) и аргинина во внешнем (луб I) и внутреннем (луб II) слоях луба ствола и корней деревьев лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина в южной (1) и северной (2) тайге, % от суммы свободных аминокислот.

Лиственница Гмелина отличается от лиственницы сибирской способностью концентрировать большое количество аминокислот в побеге текущего года и камбиальной зоне, запасать азот в древесине, а также более экономно использовать этот элемент для процесса резервирования углеводов. Межвидовые различия проявляются также в том, что основной транспортной формой органического азота у лиственницы Гмелина является ГАМК, а у лиственницы сибирской -

аргинин.

В древесине обоих видов из северных популяций содержание азота повышено по сравнению с южными, и содержание азота в древесине корней выше, чем в стволе. Низкотемпературный стресс является причиной смены лидера в группе свободных аминокислот, метаболическим предшественником которых является глутаминовая кислота.

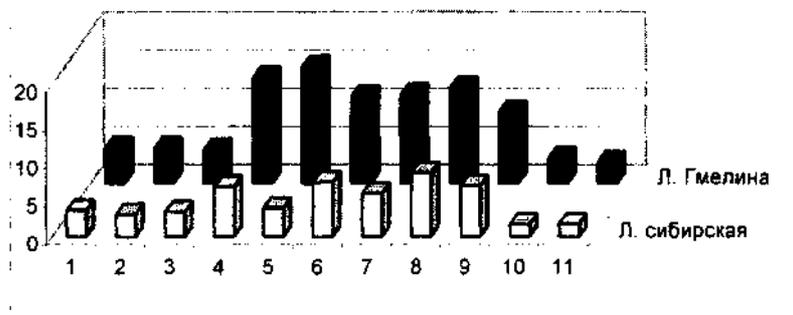


Рисунок 6 - Отношение общего содержания неструктурных углеводов к содержанию общего азота в тканях и органах деревьев лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина. Обозначения как на рисунке 1.

**Библиографический список**

1. Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А. Леса Красноярского Заполярья. - Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН, 1997. - 208с.
2. Поздняков Л.К. Лес на вечной мерзлоте. - Новосибирск:Наука. Сиб. отд-ние, 1983.-96 с.
3. Милотин Л.И., Кутафьев В.П. О границах между ареалами лиственниц сибирской и даурской // Изв. СО АН СССР. - 1967. - Сер. биол.-мед. наук. - № 10, вып.2 - С. 91-97.
4. Mohr H., Shopfer P. Plant Physiology.- Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1995.- 629 p.

5. Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. Vol. I. Chilling, freezing, and high temperature stresses.- N.Y., L.: Acad. Press, 1980.-497 p.
- 6.Туманов И.И. Физиология закаливания и морозоустойчивости растений. - М., Наука, 1979.-352с.
7. Humphreys F R., Kelly J. A method for determination of starch in wood //Anal. Chem. Acta.- 1961.-V. 24.-№ 1 - P. 66-70.
8. Вознесенский В.Л., Горбачева Г.И., Штанько Т.П., Филиппова Л.А. Определение Сахаров по обесцвечиванию жидкости Фелинга // Физиол. растений.- 1962.- Т.9.- Вып.2.- С. 255-266.

9. Буторина Т.Н. Биоклиматическое районирование Красноярского края. Новосибирск, Наука, Сиб. Отд. 1979. - 231 с.

10. Милютина И.Л., Судачкова Н.Е., Семенова Г.П., Стасова В.В., Кожевникова Н.Н. Влияние эдафических условий на рост и обеспеченность метаболитами лиственницы

Гмелина на мерзлотных почвах Центральной Сибири // Лесоведение.- 1998,- N 5- с. 3-9.

11. Измайлов С.Ф. Азотный обмен в растениях. - М., Наука, 1986. - 320с.

12. Satya Narayan V., Nair P. M. Metabolism, enzymology and possible roles of 4-aminobutyrate in higher plants // Phytochemistry.- 1990.-V. 29.-P. 367-375.

Поступило в редакцию 6 июня 2003 г.