

Сезонная динамика водного режима растений рода *Picea* на Среднем Урале*

А.Ю. Овсянников, соискатель, **С.А. Шавнин**, д.б.н., профессор, Ботанический сад УрО РАН

Исследования по интродукции и акклиматизации растений характеризуются стремлением выявить эколого-физиологические особенности интродуцированных растений по отношению к местным близкородственным видам. Проведение подобных сравнительных экспериментов позволяет выявить степень адаптации к новым климатическим условиям интродуцируемых растений, где критерием оптимального режима функционирования будет являться местный вид растений. Некоторые исследователи [1] указывают на связь интродукции и водного режима растений, отмечая, что снижение содержания общей воды в побегах листопадных растений в период вегетации у местных пород в сравнении с интродуцированными наблюдается значительно раньше. В течение всего годичного цикла развития растений существует вероятность возникновения водного дефицита, поэтому одним из наиболее существенных факторов, определяющих успех интродукции, может являться адаптивность водного режима растений.

Одним из широко распространённых на территории Российской Федерации интродуцированных видов хвойных растений является *Picea pungens* «Glauca» Engelm. (ель колючая). Нужно отметить, что ель колючая в своём естественном ареале, районе Скалистых гор Северной Америки, произрастает в значительно более экстремальной климатической среде, чем на Среднем Урале. Это повышенная сухость воздуха и почвы, резко континентальный режим, а также условия высокогорной солнечной радиации. Таким образом, в условиях более мягкого климата период активной вегетации и водный режим у ели колючей может быть смещён по отношению к местным видам елей.

В связи с этим целью нашей работы стало изучение общей обводнённости и связанной с ней водоудерживающей способности (ВС) различных растительных тканей в сезонной динамике у аборигенного и интродуцированного видов растений рода *Picea* на Среднем Урале.

Объекты и методы исследования. Работа проведена в период с января по декабрь 2007 г. на растениях, произрастающих в Ботаническом саду УрО РАН в г. Екатеринбурге. Объектами исследования являлись интродуцированный на Среднем Урале вид ель колючая и аборигенный вид *P. obovata* Ledeb. (ель сибирская). Возраст отобранных для изучения деревьев 30–40 лет. Во второй декаде

каждого месяца в фиксированное время дня производили отбор боковых побегов четырёхлетнего возраста и двухлетней хвои.

Для определения ВС побеги аккуратно очищались от хвоинок с целью сохранения целостности коры. Очищенные от хвои побеги нарезали кусочками по 60 мм, что соответствует среднему весу образца около 1 г. Отобранные пробы взвешивали, после чего формировали две серии экспериментов: в первой серии расплавленным парафином покрывали всю площадь корового покрытия, за исключением торцов побегов; во второй серии опытов парафином покрывали только торцы побегов. Все пробы вновь взвешивали для определения массы нанесённого парафина. Методика позволяет дифференцировать потерю воды через защитные ткани побега, находящиеся снаружи от камбия (коры) и через торцы нарезанных побегов — ксилемной ткани (древесины). В результате на значения ВС оказывает влияние не только изменение соотношения свободная — связанная вода в клетке, но и проницаемость тканей для воды в целом.

Весь процесс — от момента срезки побега до последнего взвешивания — длился 10–30 мин. После этого образцы в открытых стеклянных бюксах размещались в комнате с постоянной температурой и влажностью ($20^{\circ}\text{C} \pm 1,5$). Последующее взвешивание проводили через 24 ч. Для определения общей обводнённости тканей навески побега и хвои с массой 1 г и 0,5 г соответственно высушивали при 105°C (до постоянного веса). Расчёт обводнённости производился в процентах от сырого веса растительных тканей. На рисунках приведены усреднённые данные, обработанные с помощью пакета прикладных программ Statistica 6.0. Даны усреднённые данные и стандартные ошибки.

Результаты исследований. Минимальная общая обводнённость хвои в сезонной динамике отмечена в период с мая по июнь, она составила у ели колючей $48 \pm 1,5\%$, а у местного вида ели сибирской $45 \pm 1,5\%$. С августа у обоих видов отмечалось постепенное увеличение содержания воды с достижением максимальных значений в зимний период в пределах $59 \pm 2\%$ у ели колючей и $56 \pm 2\%$ у ели сибирской. Начало постепенного снижения общей обводнённости при наступлении вегетационного периода зафиксировано у обоих видов с марта (рис. 1).

В отличие от хвои, сезонная динамика обводнённости побегов имела антибатную направленность и характеризовалась уровнем минимальных значений $46 \pm 2\%$ в зимний период. Максимальное

* Работа выполнена при финансовой поддержке конкурсной программы научных исследований УрО РАН (проект № 12-И-4-2057)

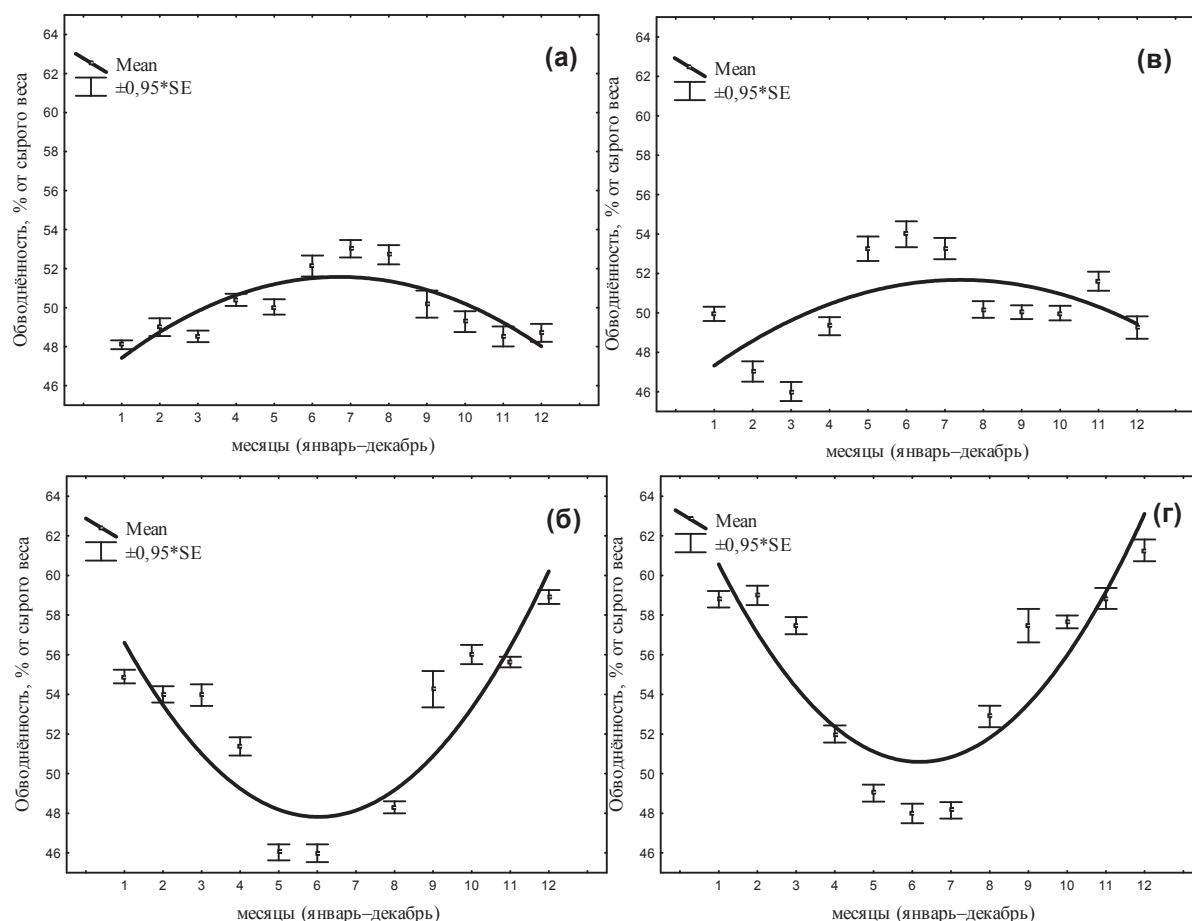


Рис. 1 – Аппроксимация полиномиальной зависимостью сезонной динамики общей обводнённости *Picea pungens*: побег (а), хвоя (б); и *P. obovata*: побег (в), хвоя (г)

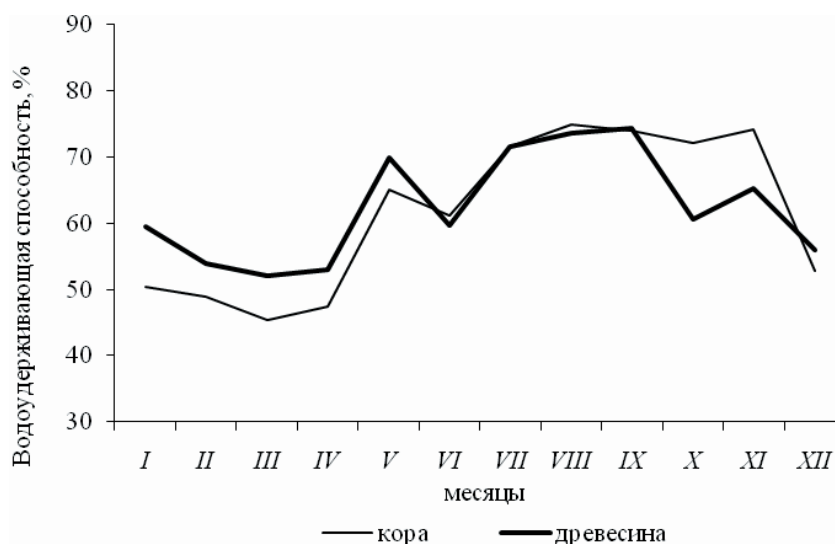


Рис. 2 – Сезонная динамика водоудерживающей способности коры и древесины *P. pungens*

содержание воды наблюдалось летом $57 \pm 1,5\%$ у обоих видов.

Результаты экспериментов по определению ВС у ели колючей в зимний период свидетельствуют о снижении этого показателя у древесины (в среднем $48 \pm 1,5\%$) по сравнению с ВС корового покрытия ($55 \pm 2\%$) (рис. 2). У ели сибирской ВС и в первой,

и во второй серии экспериментов, проведённых в зимний период, достоверно не различалась и составила в среднем $56 \pm 1,5\%$ (рис. 3). Весеннее увеличение ВС коры и древесины у ели колючей отмечено в конце апреля, причём у ели колючей происходит резкое, за один месяц, достижение летних значений ВС. В отличие от ели колючей,

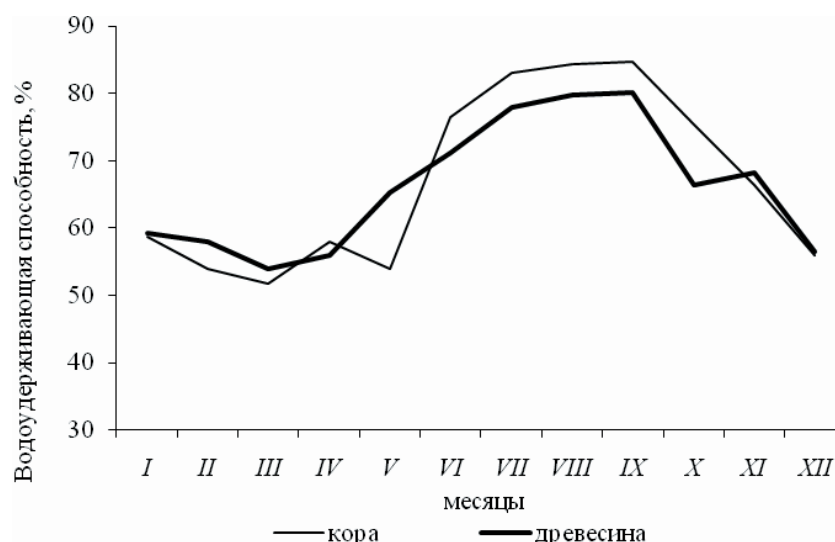


Рис. 3 – Сезонная динамика водоудерживающей способности коры и древесины *P. obovata*

у ели сибирской в апреле началось постепенное увеличение ВС древесины, и через месяц, в конце мая, произошло резкое увеличение ВС коры. ВС коры у ели сибирской достигала $85 \pm 2\%$, а ВС древесины составляла $80 \pm 1,5\%$. В летний период ель колючая обладает меньшей ВС и коры, и древесины (в среднем $75 \pm 2\%$). Осенью у ели сибирской в первую очередь произошло резкое уменьшение ВС древесины, а затем постепенно, с небольшим запаздыванием, этот показатель начал уменьшаться и у коры, с достижением зимних минимальных значений в декабре. Летний уровень ВС коры ели колючей сохранялся до ноября и затем резко переходил на уровень зимних значений. При этом ВС древесины начала уменьшаться ещё в сентябре.

Известно, что ель колючая обладает большей обводнённостью и водоудерживающей способностью по сравнению с елью сибирской и обыкновенной [2]. Пониженная ВС хвои ели сибирской, по-видимому, связана с её мезоморфным строением (меньшая толщина эпидермиса и гиподермы). Ель колючая по сравнению с сибирской характеризуется более крупной ксероморфной хвоей с большой площадью проводящей системы [3].

Одним из основных факторов, обеспечивающих значительный уровень обводнённости растительных тканей, является высокое содержание осмотических активных веществ, способных связывать значительное количество воды: моно- и олигосахаридов в вакуоли и гидрофильных коллоидов белковой природы в цитоплазме клетки. При этом их накопление влечёт за собой снижение осмотического потенциала и в дальнейшем пассивное поступление воды в клетку. В связи с этим увеличение общей обводнённости хвои в зимний период может быть связано с изменением количества углеводов в клетках.

Известно, что содержание водорастворимых углеводов в хвое ели варьирует в течение года. При этом в хвое второго года в летний период

отмечалось снижение количественных значений содержания моно- и полисахаров, с постепенным повышением их содержания осенью, достижением максимальных значений зимой, а затем вновь снижением в весенний период [4]. Сходные сезонные изменения проявляются и в количественном содержании водорастворимых белков [5]. Накопление сахаров в зимний период снижает осмотический потенциал клетки и увеличивает объём связанной воды, что предотвращает начало процессов образования внутриклеточного льда, способного привести к механическому повреждению мембран и гибели клетки [6].

Во многом подобная динамика объясняется накоплением и оттоком углеводов из клеток хвои второго года в момент начала интеркалярного роста хвои первого года [5]. В весенний период, по-видимому, при этом происходит повышение осмотического потенциала клеток-доноров, изменяется соотношение свободная — связанная вода и как возможное следствие наблюдается снижение обводнённости тканей хвои. В связи с появлением аттрактантов происходит загрузка углеводами транспортной системы растения, что в свою очередь приводит к снижению осмотического потенциала тканей побега и увеличению его обводнённости.

Таким образом, антибатные сезонные изменения обводнённости тканей побега и хвои ели могут свидетельствовать о перераспределении ассимилятов в результате изменения активности донорно-акцепторных участков различных органов растения.

ВС характеризует сопротивляемость клеток к обезвоживанию. В литературе неоднократно указывалось на тесную связь ВС с морозостойкостью растений. Она проявлялась в увеличении ВС в зимний период, при этом её повышенное значение показано у более морозостойких сортов [7]. Необходимо отметить, что в большинстве работ измерение ВС проводилось весовым методом у

целых органов растения. В этом случае испарение воды происходит через покровные ткани побегов разного возраста, почек и листьев. В результате отмеченное исследователями повышение ВС в зимний период может отражать состояние целого органа и является характеристикой приспособления растения к зиме на тканевом уровне организации (опробкование некоторых тканей, лигнификация, кутинизация).

Уменьшение же ВС в зимний период у нарезанных побегов можно связать с процессом перехода в состояние покоя. Результатом которого является защита клеток от образования в них льда путём своевременного оттока воды в межклетники, где образование льда наименее опасно. В случае внеклеточного льдообразования переохлаждённая внутри клеток вода вследствие более высокого давления её паров будет выходить из клеток к растущим кристаллам льда, где давление водяного пара меньше. Это приводит к повышению концентрации растворённых веществ внутри клетки и снижению в ней точки замерзания [6].

Отток воды в межклетники усиливается при повышении проницаемости плазмалеммы для воды. При понижении температуры воздуха в осенне-зимний период в составе мембран увеличивается количество ненасыщенных жирных кислот, в результате чего происходит снижение температуры фазового перехода липидов из жидкокристаллического состояния в гель. Фазовые переходы мембран снижают проницаемость липидных мембран, поэтому у морозостойчивых видов растений сохраняется высокая проницаемость мембран при замораживании [6].

Повышение ВС коры в летний период обеспечивает уменьшение потерь воды при транспортировке через побег. Уменьшение ВС в зимний период с увеличением проницаемости для водяных паров, которые в условиях высокой сухости зимнего воздуха быстрее испаряются из побега, избавляясь тем самым от избытка несвязанной воды.

В осенний период, при переходе растений к состоянию покоя, первым изменением ВС у ели

колючей является увеличение проницаемости для воды древесины и только через два месяца коры. Уменьшение в первую очередь водоудерживающей способности древесины свидетельствует об адаптации её тканей к низким температурам среды в условиях больших суточных перепадов температур. Это способствует уменьшению повреждающего эффекта заморозков на фоне сохранения летнего уровня потери воды через кору.

Результаты работы позволяют заключить, что сезонные изменения содержания воды в тканях хвои и побегов имеют антибатный характер, при этом существенных отличий в динамике этого показателя как хвои, так и побега у исследованных видов не наблюдается. В весенний период, при переходе к активной вегетации, изменение водоудерживающей способности коры и древесины у аборигенного вида *P. obovata* наблюдается позже, а осенью, при переходе к зимнему покою, раньше относительно интродуцированного вида *P. pungens*. В целом ель колючая имеет отличимые от ели сибирской адаптационные показатели сезонных изменений водного режима к климатическим условиям Среднего Урала, что может быть генетически детерминировано.

Литература

1. Альтерготт В.Ф., Хитрово Е.В., Климаченко А.Ф. и др. Особенности физиологии покоя древесных в Западной Сибири // Симпозиум по физиологии глубокого покоя. Уфа, 1969. С. 35–41.
2. Граница Ю.В. Полиморфизм ели колючей, интродуцированной в условиях Республики Марий-Эл: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Марийск. гос. техн. ун-т. Йошкар-Ола, 2000.
3. Котова Л.И., Котов М.М. Изменчивость обводнённости хвои древесных пород в дендрарии Марийского политехнического института // Интродукция и акклиматизация растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев, 1984. С. 66–68.
4. Робакидзе Е.А., Патова А.И. Качественный и количественный состав углеводов в формирующейся хвое ели сибирской // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 2. С. 248–254.
5. Новицкая Ю.Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. Ленинград: Наука, 1971.
6. Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001.
7. Сергеев Л.И. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961. С. 58–75.