

2. Буш Н.А. Ботанико-географический очерк Кавказа. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – 108 с.
3. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. – Ростов н/Д: Изд-во РГУ, 1978–1980: Т. 1. – 1978. – 317 с.; 1980. – Т. 2. – 350 с.; 1980. – Т. 3. – 327 с.



УДК 582.47; 58.056

Н.Е. Судаchkova, И.Л. Милyтина, Л.И. Романова

### ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ НА СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ ГРУППЫ ГЛУТАМИНОВОЙ КИСЛОТЫ В ТКАНЯХ КОРНЕЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ\*

*Изучено содержание свободных аминокислот группы глутаминовой кислоты в тканях корней сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в северной и южной подзонах тайги. Показана пониженная доля этих соединений в тканях северных деревьев при высокой вариабельности как отдельных аминокислот, так и всех непротеиногенных аминокислот группы, в зависимости от вида, типа ткани, срока вегетации.*

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная, лиственница сибирская, свободные аминокислоты, северная тайга.

N.E. Sudachkova, I.L. Milyutina, L.I. Romanova

### NORTHERN TAIGA CONDITION INFLUENCE ON AVAILABILITY OF FREE AMINO ACIDS OF THE GLUTAMINIC ACID GROUP IN THE SCOTCH PINE AND SIBERIAN LARCH ROOT TISSUES

*Availability of free amino acids of the glutaminic acid group in the Scotch pine and Siberian larch root tissues in the northern and southern taiga subzones is studied. The lowered share of these compounds in the northern tree tissues in case of high variability of both separate amino acids, and all nonproteogenic amino acids of the group depending on species, tissue type and vegetation term is shown.*

**Key words:** Scotch pine, Siberian larch, free amino acids, northern taiga.

Основные лесообразующие виды хвойных на территории Средней Сибири – лиственница сибирская и сосна обыкновенная – 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 фотоассимилятов углеродной природы не может выступать в качестве фактора, лимитирующего продуктивность, тем не менее в этой зоне доминируют низкобонитетные насаждения обоих этих видов. Один из наиболее существенных лимитирующих рост факторов на севере – низкая температура почвы, часто сопровождаемая корневой гипоксией.

Как было нами показано ранее, стрессовые воздействия существенно влияют на морфологические характеристики деревьев, изменяя размеры побегов, хвои, ширину годичного кольца древесины и размеры составляющих его элементов [1]. Морфологические изменения сопровождаются формированием стрессового метаболизма, обнаруживаемого по изменению концентраций обычных или появлению новых метаболитов. К стрессовым метаболитам наряду с низкомолекулярными углеводами и полиаминами относятся свободные аминокислоты, активно участвующие в метаболизме азота [2]. Важную роль играют производные глутаминовой кислоты, включающие протеиногенные (использующиеся в синтезе белка) и непротеиногенные (выполняющие резервные, сигнальные и др. функции). К протеиногенным относятся глутаминовая кислота, глутамин, пролин, оксипролин, аргинин, к непротеиногенным –  $\gamma$ -аминомасляная кислота, орнитин и цитруллин. Накопление отдельных аминокислот в тканях растений в ответ на неблагоприятные условия среды поставило вопрос о возможности использования этих соединений для биохимической индикации состояния растений [3].

**Цель работы.** Выявление адаптивных изменений состава свободных аминокислот, входящих в группу глутаминовой кислоты в тканях корней сосны обыкновенной (вечнозеленого вида) и лиственницы сибирской (листопадного вида) в условиях холодных почв северной тайги.

\* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 10-04-00542).

**Объекты и методы исследования.** Объектом исследования были деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в возрасте 27-40 лет из разных частей ареала вдоль р. Енисей. Подзона северной тайги представлена насаждениями в районе пос. Туруханск (65° с.ш.), на южной границе таежной зоны объектами исследования были молодняки вблизи г. Красноярск (56° с.ш.). В начале вегетации в период интенсивной камбиальной деятельности и в конце вегетационного периода после окончания сезона активного роста с 10 деревьев отбирали образцы наружного (луб I) и внутреннего слоя вторичного луба (луб II) и камбиальную зону скелетных корней. Наружный слой вторичного луба сосны представляет собой зону, насыщенную паренхимными элементами и смолеместиллищами, внутренний – проводящую часть. Камбиальная зона – это слой клеток, включающий как камбиальные инициалы, так и растягивающиеся клетки вторичной ксилемы. Растительный материал фиксировали 80 %-м этанолом. В образцах проводили определение содержания свободных аминокислот на аминокислотном анализаторе ААА-339.

**Результаты и обсуждение.** В северных насаждениях по сравнению с южными отмечены сниженные ростовые параметры деревьев обоих видов – прирост в высоту и по диаметру меньше примерно вдвое как у сосны, так и у лиственницы (табл. 1).

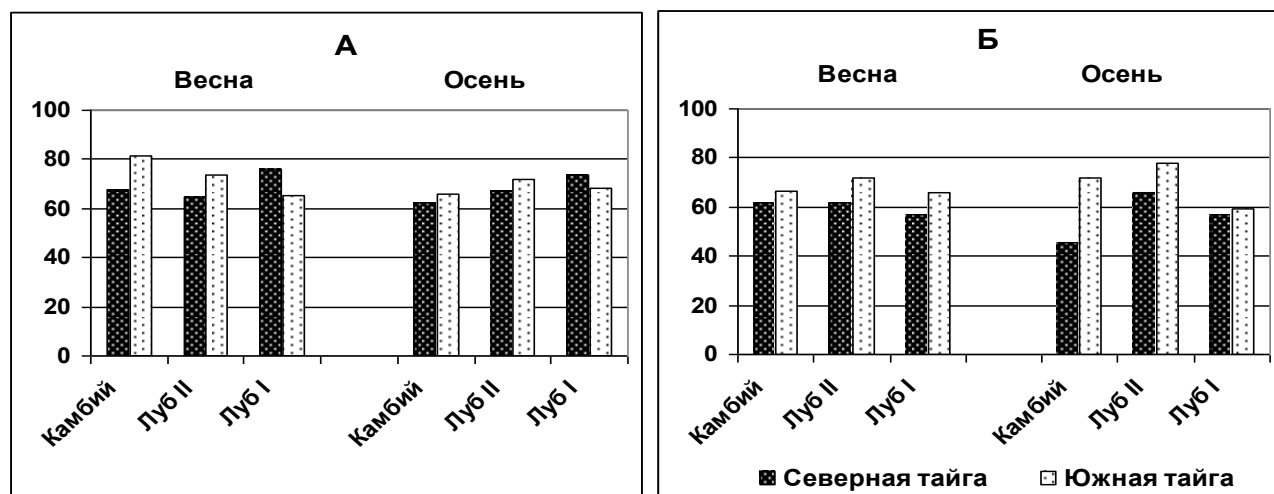
Таблица 1

**Морфометрические характеристики деревьев сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в разных таёжных подзонах**

Параметр	Сосна обыкновенная		Лиственница сибирская	
	Южная тайга	Северная тайга	Северная тайга	Южная тайга
Возраст, лет	27	40	42	27
Высота, м	12,1±0,5	9,1±0,2	8,6±1,7	12,1±1,4
Диаметр корневой шейки, см	15,7±0,7	13,0±0,2	13,9±0,7	15,5±1,8
Прирост в высоту, см	44,8±1,9	22,8±0,5	20,5±4,0	44,9±5,2
Прирост по диаметру, мм	5,2±0,3	2,9±0,5	2,7±0,2	5,1±0,7

Холодные почвы северных местообитаний, отодвигая начало периода активного роста, неминуемо оказывают влияние и на метаболические процессы, особенно в подземной части растений. Содержание и состав одной из основных групп азотсодержащих соединений – свободных аминокислот группы глутаминовой кислоты в тканях корней – являются важной характеристикой уровня и направленности метаболизма в целом.

Доля глутаминового семейства (глутаминовая кислота, глутамин, ГАМК, пролин, оксипролин, аргинин, орнитин, цитруллин) в общем пуле свободных аминокислот составляет у сосны 62–81%, у лиственницы 45–78%, при этом в северных местообитаниях этот показатель, как правило, ниже как весной, так и осенью во всех тканях корней обоих исследованных видов (рис.). Исключением являются ткани запасящего луба у сосны, где в оба срока отмечено его превышение. В корнях сосны из северной и южной тайги различия в доле аминокислот глутаминовой группы не превышают 13%, а у лиственницы доходят до 33%.



Доля аминокислот группы глутаминовой кислоты в общем пуле свободных аминокислот в тканях корней сосны обыкновенной (А) и лиственницы сибирской (Б) из разных таёжных зон, %

Состав свободных аминокислот в тканях корней внутри глутаминовой группы довольно существенно зависит от вида, типа ткани, периода вегетации.

У сосны ГАМК является основной аминокислотой в группе в камбии, где ее доля составляет 76–92%, в лубе она сильно варьирует от 6 до 79%, причем наименьшие значения наблюдаются в северотаежной подзоне осенью, наибольшие – в южной весной (табл. 2).

Доля пролина – низкая в камбии (1,4–3,3%), более заметная в запасающем лубе (21–36%), в проводящем четкое различие по сезону – низкое содержание весной (2–5%) и гораздо более существенное к осени (27–54%). Оксипролин обнаруживается только в лубе осенью у сосны обоих местообитаний, при этом совместная доля пролина и оксипролина в группе глутаминовой кислоты достигает внушительных значений в тканях луба – почти 70% в запасающем и 63% в проводящем.

Глутаминовая кислота имеет в тканях луба северной сосны повышенную долю по сравнению с деревьями из южной тайги, в прикамбиальной зоне различия носят скорее сезонный характер – наблюдается снижение доли с весны до осени. Содержание глутамина во всех вариантах не превышает 3%, цитруллина – 3.6%, доля орнитина еще ниже – максимум 2.1%.

Таблица 2

**Состав свободных аминокислот в глутаминовой группе в тканях корней сосны обыкновенной из разных таежных зон, %**

Местообитание, ткань	Северная тайга			Южная тайга		
	Камбий	Луб II	Луб I	Камбий	Луб II	Луб I
Аминокислота	Начало вегетации					
Глутаминовая кислота	2,4	46,6	44,4	3,7	8,3	22,7
Глутамин	1,1	2,7	2,1	0,2	0,5	2,3
Пролин	1,4	1,8	35,8	1,7	5,1	20,9
Цитруллин	1,1	0,6	1,4	0,2	0,7	1,6
γ-аминомасляная кислота	91,6	47,4	15,8	92,4	79,3	50,3
Орнитин	0,5	0,3	0,2	0,9	0,8	0,7
Аргинин	1,9	0,5	0,4	1,0	5,4	1,6
Оксипролин	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Конец вегетации					
Глутаминовая кислота	17,3	49,3	47,4	8,1	22,6	9,2
Глутамин	1,9	1,7	1,0	1,6	1,4	1,6
Пролин	2,6	27,8	28,0	3,3	54,6	35,1
Цитруллин	0,0	3,6	2,5	0,0	1,4	0,0
γ-аминомасляная кислота	75,9	6,8	6,4	83,2	10,7	17,6
Орнитин	0,7	0,5	0,5	1,5	1,0	2,1
Аргинин	1,7	0,2	0,0	2,4	0,0	0,0
Оксипролин	0,0	10,1	14,1	0,0	8,3	34,4

Доля аргинина осенью во всех тканях корня не более 2,4%, причем в лубе обнаруживаются лишь следовые количества, весной только в проводящем лубе содержание этой аминокислоты достигает 5,4%, в остальных вариантах не превышая 2%.

Доля протеиногенных в камбии корней меньше четверти от всей глутаминовой группы, весной – меньше 7%, т.е. подавляющее большинство представлено непротеиногенными аминокислотами. В тканях луба корней доля непротеиногенных аминокислот колеблется от 9 до 19% в весенний период и от 17 до 80% осенью, причем наблюдается тенденция к пониженному их содержанию у деревьев из северных насаждений.

У лиственницы сибирской свои особенности – не наблюдается тотального преобладания какой-либо аминокислоты в составе аминокислот глутаминовой группы. Если у сосны содержание ГАМК может превышать 90%-й уровень, то у лиственницы максимальная доля – 65% (табл. 3).

Состав свободных аминокислот в глутаминовой группе в тканях корней лиственницы сибирской из разных таёжных зон, %

Местообитание, ткань	Северная тайга			Южная тайга		
	Камбий	Луб II	Луб I	Камбий	Луб II	Луб I
Аминокислота	Начало вегетации					
Глутаминовая кислота	8,7	13,7	32,3	23,6	30,9	18,9
Глутамин	3,2	2,1	4,6	1,0	0,0	2,6
Пролин	11,9	14,2	17,9	4,0	1,9	4,6
Цитруллин	16,3	9,3	6,6	7,6	3,3	12,1
γ-аминомасляная кислота	13,3	32,0	28,9	48,2	35,4	46,0
Орнитин	3,0	0,5	2,4	1,1	0,5	1,8
Аргинин	21,9	24,1	7,3	7,5	28,0	13,9
Оксипролин	22,0	4,2	0,0	7,2	0,0	0,0
	Конец вегетации					
Глутаминовая кислота	14,4	37,9	59,9	9,7	50,0	42,3
Глутамин	1,2	2,0	2,6	0,5	1,6	2,3
Пролин	4,2	5,1	4,8	4,2	1,6	3,9
Цитруллин	5,1	9,4	5,6	2,4	4,2	11,8
γ-аминомасляная кислота	65,7	41,1	24,6	59,8	23,7	26,2
Орнитин	0,4	0,8	0,3	0,5	0,3	0,5
Аргинин	4,6	3,6	2,1	22,7	18,5	13,0
Оксипролин	4,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

У ГАМК отмечена наибольшая доля весной в камбии – 60–66%, в тканях луба она варьирует от 23 до 46%.

Пролин составляет максимальную часть в составе глутаминовой группы в тканях корней северной сосны в начале вегетации (12–18%), в остальных вариантах его доля значительно ниже – не более 5,1%. Оксипролин обнаруживается только в прикамбиальной зоне и в проводящем лубе в весеннее время у северной лиственницы. Совместная доля пролина и оксипролина в этот период у деревьев северного местообитания достигает 33% в тканях камбия и 18% в тканях луба.

Глутаминовая кислота осенью слабо представлена в составе своей группы в тканях камбия (9–14%) и более значимо в тканях луба (38–60%), весной ее доля в тканях корней лиственницы из южной тайги близка по значениям (19–31%), у северных деревьев разброс значений больше – от 8,7 до 32%. Наибольшая доля глутамин обнаруживается в тканях корней лиственницы северного местообитания (2,1–4,6%), у остальных вариантов 2,6% – максимальное значение.

Доля орнитина осенью минимальна – 0,3–0,8%, весной достигая 3% у северной и 1,8% у южной лиственницы. Доля цитруллина значительно выше по сравнению с сосной, максимум 16,3% (при диапазоне варьирования 2,4–16,3%) против 3,6% (в диапазоне 0–3,6%), отмеченных у сосны.

Содержание аргинина в глутаминовой группе минимально осенью (2,1–4,6%), в остальных вариантах его доля варьирует от 7 до 28%, у сосны при этом только в одном варианте зафиксирована доля в 5,4%, в остальных ее значения не превышают 2,4%.

В отличие от сосны, доля непротеиногенных аминокислот в группе глутаминовой кислоты ниже и достигает максимального значения также в камбиальной зоне корней, но варьирует в этой ткани лишь от 32 до 71%. При этом в тканях луба корней колебания этого показателя значительно меньше по сравнению с сосной (28–60%) и не достигают минимальных значений, отмеченных для сосны.

В целом для обоих видов – и вечнозеленой сосны, и листопадной лиственницы – отмечено в большинстве случаев пониженное содержание свободных аминокислот глутаминовой группы в тканях корней у деревьев северных местообитаний, это может свидетельствовать о включении других метаболических путей переноса и депонирования аминокислот в условиях пониженных температур. Содержание непротеиногенных аминокислот в пуле свободных аминокислот глутаминовой группы носит ярко выраженный видо- и тканеспецифичный характер и сильно зависит от периода вегетации, что не противоречит предполагаемой функции непротеиногенных аминокислот как стрессовых метаболитов и депонентов освобождающихся в процессе метаболизма аминокислот [4].

## Литература

1. Влияние низкой температуры почвы на морфогенез вегетативных органов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) / Н.Е. Судаchkова, И.Л. Милютина, Л.И. Романова [и др.] // Бот. журн. – 2005. – Т.90, № 9. – С.1436–1444.
2. Судаchkова Н.Е., Милютина И.Л., Романова Л.И. Влияние стрессовых воздействий в ризосфере на состав свободных аминокислот в тканях сосны обыкновенной // J. Stress Physiol. – 2007. – V.3, No 2. – P. 4–14
3. Шевякова Н.И. Метаболизм и физиологическая роль пролина в растениях при водном и солевом стрессе // Физиология растений. – 1983. – Т. 30, Вып. 4. – С. 768–783.
4. Непротеиногенные аминокислоты в тканях основных лесобразующих видов хвойных Сибири / Н.Е. Судаchkова, И.Л. Милютина, Л.И. Романова [и др.] // Хвойные бореальной зоны. – 2008. – Т. 25. – № 3–4. – С. 221.



УДК 630\* 232. 322.4

В.П. Бобринев, Л.Н. Пак

### ВЛИЯНИЕ УДОБРЕНИЙ НА РОСТ СЕЯНЦЕВ И ПРИЖИВАЕМОСТЬ ЛЕСНЫХ КУЛЬТУР СОСНЫ

*В статье приведены результаты исследований по влиянию удобрений на рост сеянцев в питомнике и их приживаемость на лесокультурной площади. По мнению авторов, при целенаправленном применении минеральных удобрений в лесных питомниках можно выращивать биологически устойчивые сеянцы сосны обыкновенной, обладающие хорошей приживаемостью и энергией роста*

**Ключевые слова:** лесные культуры, сосна, биологически устойчивые сеянцы, приживаемость, условия произрастания.

V.P. Bobrinev, L.N. Pak

### FERTILIZER INFLUENCE ON THE SEEDLING GROWTH AND PINE FOREST CULTURE SURVIVAL RATE

*The research results on fertilizer influence on the seedling growth in a nursery and their survival rate on the forest culture area are given in the article. According to the authors's point of view, it is possible to grow Scotch pine biologically sustainable seedlings, which have good survival rate and growth energy, in the forest nurseries in the process of mineral fertilizer purposeful application.*

**Key words:** forest cultures, pine, biologically sustainable seedlings, survival rate, growth conditions.

**Введение.** В лесном хозяйстве мало уделяют внимания выращиванию сеянцев в питомниках высокой приживаемости, стремясь лишь к увеличению выхода стандартного посадочного материала с единицы площади. Однако ограничиваться только количественными и метрическими показателями при выращивании сеянцев недостаточно. Сеянцы, выращенные на разных по плодородию почвах или на одной и той же почве с применением различных минеральных удобрений, имеют различия в размерах надземной части, корней и в соотношении биомассы между ними. А это влияет на приживаемость сеянцев на лесокультурной площади и их дальнейший рост в лесных культурах. При изучении влияния минеральных удобрений на рост сеянцев сосны обыкновенной нами получено несколько вариантов с хорошими показателями по росту, развитию и выходу стандартных сеянцев с 1 га. Но не известно было, как будут расти сеянцы на лесокультурной площади, тем более в литературе имеются противоречивые сведения о влиянии условий выращивания сеянцев в питомнике на приживаемость и рост их в культурах.