

На правах рукописи

Галибина

ГАЛИБИНА Наталья Алексеевна

**КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА ХВОИ ДЕРЕВЬЕВ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЕЛИ СИБИРСКОЙ
В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

03.00.12 – физиология и биохимия растений

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Петрозаводск - 2003

Работа выполняется в лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса Карельского научного центра Российской академии наук

НАУЧНЫЙ РУКОВОДИТЕЛЬ: кандидат биологических наук,
Сазонова Т.А.

НАУЧНЫЙ КОНСУЛЬТАНТ: доктор биологических наук,
профессор Марковская Е.Ф.

ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ: доктор биологических наук,
профессор Дроздов С.Н.

доктор биологических наук,
профессор Головки Т.К.

ВЕДУЩАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ: Биологический факультет
Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова

Защита состоится 27 мая 2003 года в 14 часов 15 минут на заседании Диссертационного совета К 002.035.01 по присуждению ученой степени кандидата биологических наук при Институте биологии КарНЦ РАН по адресу: Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, тел. (8142) 769810, факс (8142) 768160.

153576K

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке КарНЦ РАН

Автореферат разослан « » апреля 2003 г.



Учёный секретарь Диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Топчиева Л.В.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В настоящее время достаточно хорошо изучены различные аспекты строения, формирования, химического состава и функциональной активности отдельных структур на клеточном и организменном уровне у растений в широком диапазоне естественных условий среды (Можейко, Сергеева, 1957; Одинцов и др., 1967; Салаев, 1969; Гамалей, 1972; Степаненко, Морозова, 1970; Закис и др., 1972; Каткевич, Милютин, 1972; Васильев, 1984; Лозовая, 1987; Заботин и др., 1995; Горшкова, 1999; Тарчевский, 2001; Fry, 1995; Bolwell, 1988; Iraki et al., 1989; Carpita et al., 1990; Delmer, Amor, 1995; Amor et al., 1995; Kutschera, 2001). Слабо изученным остается реакция, как структур, так и функционального состояния растения на антропогенное загрязнение. Клеточная стенка является той структурой клетки через которую осуществляется взаимосвязь растительного организма со средой. Хорошо известно, что от состояния клеточной оболочки может зависеть реакция целого организма (Салаев, 1969; Полевой, 1989; Заботин и др., 1995; Горшкова, 1999; Wierzbicka, 1998; Vasquez, Leonardi, 1999; Macfie, Welbourn, 2000). Основу клеточной стенки составляют соединения углеводной природы. В литературе имеется достаточно противоречивая информация о направлении их изменений и взаимопревращений в условиях загрязнения. Антропогенное воздействие складывается из типа, силы и длительности действия промышленного загрязнения, зональных и локальных климатических условий, типа фитоценоза и ландшафтных условий произрастания растения, что в целом может иметь существенное влияние на реакцию растения и должно учитываться при интерпретации данных. Это означает, что простое перенесение закономерностей, выявленных в различных экспериментальных условиях, не совсем корректно. Особого внимания заслуживают длительно функционирующие промышленные комбинаты, с высоким уровнем загрязнения среды, в условиях повышенной напряженности климатических факторов. Именно такими условиями характеризуются промышленные объекты Кольского полуострова, в частности, Мончегорский ГОК. Цель исследования: выявить закономерности изменения свойств клеточных стенок хвойной сосны и ели и фракционного состава углеводных соединений, представляющих собой субстратную основу для формирования компонентов клеточных оболочек, в условиях азротехногенного загрязнения Мончегорского комбината "Серероникель".

Задачи исследования:

1. Определить структурное и функциональное состояния клеточных стенок хвой сосны обыкновенной и ели сибирской в условиях таежной зоны.

2. Исследовать изменения химического состава клеточных стенок хвой сосны обыкновенной и ели сибирской в зависимости от уровня аэротехногенного загрязнения.

3. Исследовать изменения содержания углеводных соединений в хвое сосны обыкновенной и ели сибирской в зависимости от уровня аэротехногенного загрязнения.

4. Сравнить реакцию сосны обыкновенной и ели сибирской на действие сильного промышленного загрязнения.

Научная новизна. Впервые для хвойных растений получены данные о типах катионообменных групп в структуре клеточных стенок хвой сосны и ели. Определены физико-химические параметры, характеризующие ионообменные свойства клеточных стенок. Показано, что в норме клеточные стенки хвой сосны и ели содержат три типа катионообменных групп.

Впервые в условиях таежной зоны исследованы структура и функциональное состояние клеточных стенок хвой сосны обыкновенной и ели сибирской в зоне действия Мончегорского комбината "Североникель". Показано, что влияние антропогенного загрязнения не приводит к изменению качественного состава функциональных групп, но отражается на их количестве. Набухание клеточных стенок не является постоянной величиной, а зависит от условий внутри апопласта, которые определяются условиями окружающей среды.

Практическая значимость работы. Полученные в работе данные по структурному и функциональному состоянию клеточной стенки хвой сосны обыкновенной и ели сибирской можно использовать для диагностики состояния деревьев в различных экологических условиях. Результаты по составу ионообменных групп клеточной стенки могут быть использованы для оценки физиологического состояния при проведении системы мониторинга в зоне действия Мончегорского комбината "Североникель". Количественная оценка способности клеточной стенки к набуханию позволит получить дополнительную информацию о вкладе апопласта в процессы передвижения воды и ионов в растении.

Апробация работы. Результаты исследования докладывались на международной конференции "Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии" (Петрозаводск, 1999), международной конференции "Физиология растений - наука III тысячелетия" в рамках IV съезда Общества физиологов растений России (Москва, 1999), международной конференции молодых ученых " (Санкт - Петербург, 1999), международ-

ной конференции "Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке" (Сыктывкар, 2001), конференции "Биологические ресурсы и устойчивое развитие" (Пушино, 2001), международном симпозиуме "Plant under environmental stress" (Москва, 2001), научном семинаре кафедры физиологии растений биологического факультета МГУ им. Ломоносова (Москва, 2001).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 14 работ, включая 3 статьи.

Положения, выносимые на защиту:

- показано участие клеточных стенок хвой сосны обыкновенной и ели сибирской в ответной реакции растений на антропогенное загрязнение;
- в норме в структуре клеточных стенок хвой сосны и ели содержатся три типа катионообменных групп; влияние антропогенного загрязнения не приводит к изменению качественного состава функциональных групп; а отражается только на их количестве.

Организация исследований. Диссертационная работа выполнялась в 1999-2002 гг. в рамках госбюджетных тем лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса Кар НЦ РАН № 119 «Эколого-физиологические характеристики сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели европейской (*Picea abies* L.) на северо-западе таежной зоны и № 123 «Биологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России», а также за счет средств федеральной целевой программы «Государственная поддержка интеграции высшего образования и фундаментальной науки», направление 1.5-277 (стажировка на кафедре физиологии растений биологического факультета МГУ).

Личный вклад автора. Автором выполнены основные работы по сбору образцов растений, химическому анализу углеводных соединений, определению физико-химических свойств клеточных стенок хвой, проведен математический анализ, систематизация и интерпретация экспериментальных данных. Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса, предоставившим возможность использования ранее собранного полевого материала (1991, 1992 и 1997 гг.); Л.А. Чиненовой за помощь в проведении химического анализа углеводных соединений; а также сотрудникам аналитической лаборатории Института леса - М.А. Коржовой, С.Л. Ерофеевской, Т.Н. Макаровой и Н.И. Раковой за проведение химического анализа по определению серы и тяжелых металлов в растительных образцах. Автор выражает глубокую признательность сотрудникам кафедры физиологии растений МГУ, особенно Н.Р. Мейчик, оказавшим большую помощь в освоении методики определения физико-химических свойств клеточной стенки.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 137 страницах машинописного текста, содержит 7 таблиц и 21 рисунок. Список цитируемой литературы включает 184 наименования, в том числе 68 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Состояние вопроса

Непосредственное воздействие воздушных загрязнителей на ассимиляционный аппарат хвойных в первую очередь должно отразиться на количестве и составе ассимилятов углеводной природы. Много работ посвящено изучению влияния промышленных эмиссий на углеводный обмен, и они свидетельствуют о количественных и качественных изменениях отдельных фракций углеводных соединений и их превращениях (Илькун, 1971; Негруцкая и др., 1981; Рожков, Михайлова, 1989; Безсонова, Дубова, 1995; Михайлова, 1997; Судачкова, 1997; Balsberg-Paohlsson, 1989; Hampp et al., 1990; Mengel et al., 1990; Amundson et al., 1992; Lorenc-Plucinska, 1993; Wellburn A.M., Wellburn A.R., 1994; Shepard, 1994; Peace et al., 1995; Nowotny et al., 1998; Svobodová, et al., 2000). Усиление антропогенной нагрузки приводит к изменениям в углеводном обмене, одной из функциональных составляющих которого является клеточная оболочка. В условиях загрязнения клеточная оболочка играет большую роль как первичный барьер, контролирующий поступление поллютантов и участвующий в поглощении, мобилизации, иммобилизации и транспорте загрязняющих веществ (Илькун, 1971; Данилова и др., 1987; Baucker et al., 1996; Singh et al., 1997; Wierzbicka, 1998; Brumelis et al., 1999; Gabbrielli, 1999; Vasquez, Leonardi, 1999; Maefie, Welbourn, 2000; Philip et al., 2000; Jan, et al., 2001; Cohen-Shoel et al., 2002; Jarvis, Leung, 2002; Hauck et al., 2002).

Формирование, развитие клеточной оболочки и ее реакция на факторы внешней среды являются следствием биохимических изменений, происходящих в клетках, поэтому, как указывает Г.Ф. Антонова (1999), важно исследовать метаболизм клеток, приводящий к формированию их стенок. Субстратной основой для синтеза целлюлозных и нецеллюлозных компонентов матрикса служат углеводные соединения. В функциональном отношении большой интерес представляют компоненты матрикса - пектиновые вещества, гемилцеллюлозы, обеспечивающие значительную катионообменную способность клеточной стенки. Функциональная способность клеточной оболочки может быть оценена по таким физико-

химическим параметрам, как коэффициент набухания клеточных стенок, природа и общее число ионогенных групп и степень их диссоциации. В литературе неоднократно отмечалась возможность использовать эти показатели для количественной функциональной характеристики клеточной стенки (Мейчик и др., 1999; Мейчик, Ермаков, 2001), поскольку они чутко реагируют на изменение условий окружающей среды.

Глава 2. Объекты и методы исследования

Исследования проводили в Мурманской области в зоне загрязнения Мончегорского (медно-никелевого) комбината «Североникель». Основные компоненты выбросов — сера и тяжелые металлы (Ni, Cu, Pb, Zn, Fe, Co, Cd).

Объектами исследования являлись главные лесообразующие породы северной таежной зоны: ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.).

Изучение воздействия загрязнения на состояние сосны и ели проводили на четырех пробных площадях — на участках 10, 30, 60 и 100 км от комбината. Работа на деревьях различных категорий жизненного состояния была выполнена на пробной площади — 30 км от комбината. Для диагностики жизненного состояния древесных растений использовали методики (Ярмишко, 1997; «Категории состояния основных лесообразующих пород Московской области», 2000).

Образцы хвои разных лет жизни собирали с деревьев сосны и ели в верхней части кроны, в одно и тоже время суток. Биологическая повторность (количество деревьев, с которых брали хвою на каждой пробной площади) равнялась 5.

Содержание углеводных соединений определяли по методике, предложенной Г.И. Софроновой с соавторами (1978). Выделение клеточной стенки проводили согласно методике (Мейчик, Ермаков, 1999). Весовой коэффициент набухания клеточных стенок определяли методом, предложенным Н.Р. Мейчик и И.П. Ермаковым (2001). Для определения ионообменных свойств клеточных стенок был использован метод оценки сорбционной емкости клеточных стенок в растворах с разными концентрациями H^+ (Мейчик и др., 1999). Общее содержание серы определяли колориметрическим методом (Козлов и др., 2001). Содержание тяжелых металлов определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии (Козлов и др., 2001).

Для обработки экспериментальных данных использовали корреляционный, регрессионный, дисперсионный и дискриминантный анализы. Достоверность полученного результата оценивалась с помощью кри-

терия Т, критерия Фишера с учетом объема сравниваемых совокупностей и порога доверительной вероятности 0,95 (программа Statgraphics 2.1 для Windows, Румшинский, 1971; Факторный..., 1989; Ивантер, Коросов, 1992; Тюрин, Макаров, 1995).

Глава 3. Содержание основных загрязняющих веществ в хвое *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях действия Мончегорского комбината "Североникель"

С приближением к источнику загрязнения в хвое всех лет жизни *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. отмечалось увеличение содержания серы. На участке 10 км от комбината, в зоне техногенной пустоши, содержание серы в хвое сосны в среднем составило $0,113 \pm 0,009$ %, что соответствует среднему значению ($0,06 - 0,14$ % (Рожков, Михайлова, 1989; Барахтенова, 1995)), а в хвое ели $0,185 \pm 0,001$ %, что значительно превышает средний уровень. Возрастное накопления серы, как у ели, так и у сосны, происходило в период интенсивного роста, а в период окончания ростовых процессов это увеличение отмечалось только в зоне разрушения экосистем. Полученный результат может свидетельствовать об активном использовании серы в метаболических процессах в определенном диапазоне загрязнения, а избыточное содержание серы накапливалось в хвое.

Содержание тяжелых металлов в хвое изменялось при удалении от источника загрязнения. Так, при приближении к источнику загрязнения у ели происходило увеличение содержания никеля, меди, железа, а у сосны – никеля, меди, железа и свинца и у обоих видов – уменьшение марганца и цинка. Остальные элементы либо не изменялись, как, например, кадмий, либо эти изменения были разнонаправлены. И в условиях максимального загрязнения (варианты близкие к комбинату) в хвое всех лет жизни ели сибирской и сосны обыкновенной происходило максимальное накопление никеля, меди, железа, кадмия, свинца и наибольшее снижение цинка и марганца.

Следует отметить, что с приближением к источнику загрязнения у сосны отмечалось большее накопление в хвое тяжелых металлов, а у ели большее накопление в хвое серы. Это дает нам основание предполагать, что изучаемые нами виды (*Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb.) по-разному реагируют на загрязнение.

Глава 4. Клеточные стенки хвои *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. в зоне действия Мончегорского комбината "Североникель"

Физико-химические свойства клеточной стенки определяют поступление воды и минеральных элементов, как в условиях нормы, так и при антропогенном загрязнении. Способность связывания воды компонентами клеточной оболочки оценивалась по коэффициенту набухания клеточных стенок. Из рисунка 1 видно, что набухание клеточных стенок не является постоянной величиной, а изменяется при варьировании pH раствора. Кислотность среды внутри апопласта зависит от условий окружающей среды, которые особенно значимо могут изменяться при антропогенном влиянии.

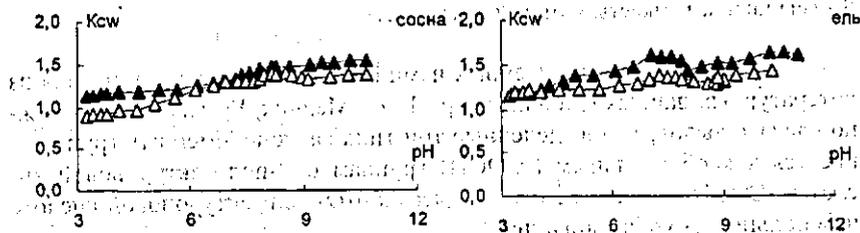


Рис. 1. Зависимость коэффициента набухания (K_{cw} , г H_2O / г сухой массы клеточной стенки) клеточных стенок хвои деревьев сосны и ели от pH. 7 км от комбината (черный цвет), 100 км от комбината (белый цвет).

У деревьев сосны и ели, расположенных вблизи комбината, коэффициент набухания в клеточных стенках хвои был выше, чем в контроле (рис.1). Хвоя ели, по сравнению с хвоей сосны, характеризовалась более высокими значениями коэффициента набухания клеточных стенок, как в условиях загрязнения, так и в фоновой зоне. Известно, что набухание клеточных стенок тесно связано с их ионообменными свойствами, которые определяются составом и общим числом ионогенных групп клеточной стенки, а также степенью их диссоциации. В результате потенциметрического титрования было получено, что экспериментальные кривые зависимости сорбционной емкости от pH окружающей раствора для клеточных стенок хвои сосны и ели имели несколько точек перегиба (рис. 2), что свидетельствует о наличии в структуре клеточной стенки хвои нескольких типов функциональных групп (Мейчик и др., 1999). Далее потенциметрическое титрование показало, что в составе клеточных стенок хвои деревьев сосны и ели присутствовало три типа катионообменных групп, для которых были рассчитаны значения констант ионизации (значения pH, где ионообменные группы ионизированы и способны участвовать в обменных реакциях с ионами внешней среды) (табл. 1).

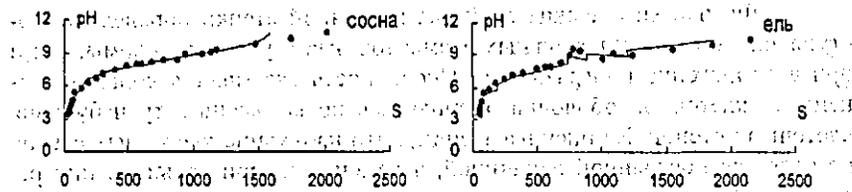


Рис. 2. Кривые потенциометрического титрования клеточной стенки хвои сосны и ели, произрастающих на участке 100 км от комбината. S – сорбционная емкость, мкмоль/г сухой массы

На основании полученных нами констант ионизации и исходя из литературных данных (Мейчик и др., 1999; Мейчик, Ермаков, 2001) можно сделать вывод, что выделенные три типа катионообменных групп относятся к карбоксильным (-COOH) группам α-D-полигалактуроновой кислоты, -COOH группам не относящиеся к α-D-полигалактуроновой кислоте и фенольным группам лигнина.

Таблица 1.

Значения констант ионизации для функциональных групп клеточных стенок хвои сосны и ели

Вид	км	Константа ионизации		
		-COOH группы полигалактуроновой кислоты	-COOH группы	Фенольные группы лигнина
Сосна	7	5,5	7,2	9
	100	5,1	7,4	9
Ель	7	4,8	7,6	9,5
	100	5	7,3	9,2

Значения констант ионизации показали, что в клеточных стенках хвои деревьев сосны и ели, расположенных на разном удалении от источника загрязнения, состав катионообменных групп одинаковый. Аэротехногенное загрязнение не изменяло качественный состав функциональных групп, а отражалось только на их количестве. Так, в условиях сильного промышленного загрязнения происходило уменьшение количества фенольных групп лигнина, как в хвое сосны, так и ели. Кроме того, в хвое ели отмечалось увеличение количества карбоксильных групп уронеовых кислот. В хвое сосны эти изменения не наблюдались (табл. 2).

Таблица 2.
Содержание ионообменных групп (мкмоль/г сухой массы) в клеточных стенках хвои сосны и ели

Вид	км	Среднее количество ионообменных групп		
		-COOH группы полигалактуроновой кислоты	-COOH группы	Фенольные группы лигнина
Сосна	7	250	400	600
	100	200	420	1000
Ель	7	350	500	300
	100	220	400	1300

Таким образом, полученные данные свидетельствуют об изменении на уровне состава компонентов клеточной стенки хвои сосны и ели в условиях сильного загрязнения и о разной функциональной активности двух видов хвойных растений.

Глава 5. Углеводные соединения в хвое *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. в зоне действия Мончегорского комбината "Североникель"

Рассмотрение динамики содержания углеводов показало, что в условиях максимального загрязнения, в зоне разрушения экосистем (10 км от комбината), отмечается значительное уменьшение суммарного содержания углеводов, по сравнению с деревьями фоновой зоны. Это уменьшение углеводов происходило, как у сосны, так и у ели за счет фракций крахмала и лабильных гемицеллюлоз (рис. 3).

В зоне деградации экосистем, (30 км от комбината) визуально выделяли деревья четырех категорий состояния (Ярмишко, 1997). Как оказалось, накопление серы и тяжелых металлов было у них одинаково и не зависело от категории состояния, то есть деревья разного физиологического состояния произрастали в сходных по уровню загрязнения экологических условиях. Ухудшение жизненного состояния сопровождалось, либо достоверные значения, либо в виде тенденции, увеличением количества крахмала и суммы растворимых сахаров, как у сосны, так и у ели (рис. 4).

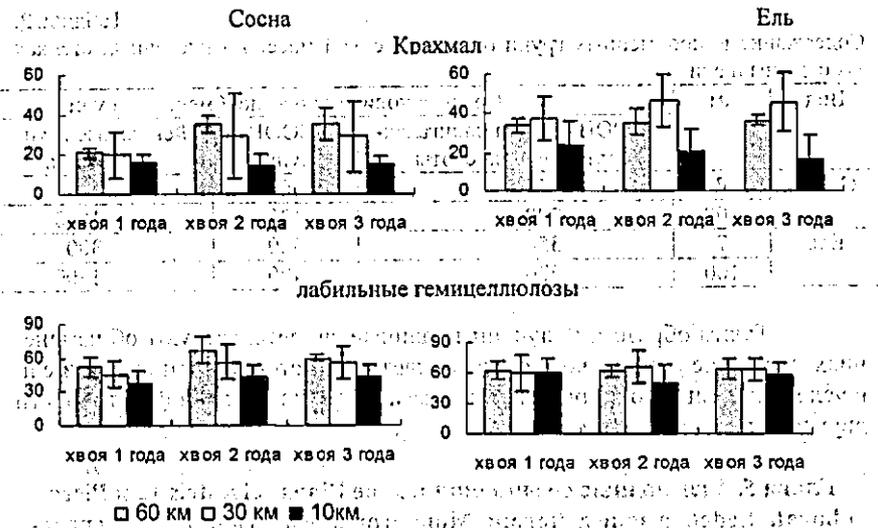


Рис. 3. Содержание углеводов соединений (мг %) в хвое сосны и ели, на разном расстоянии от комбината

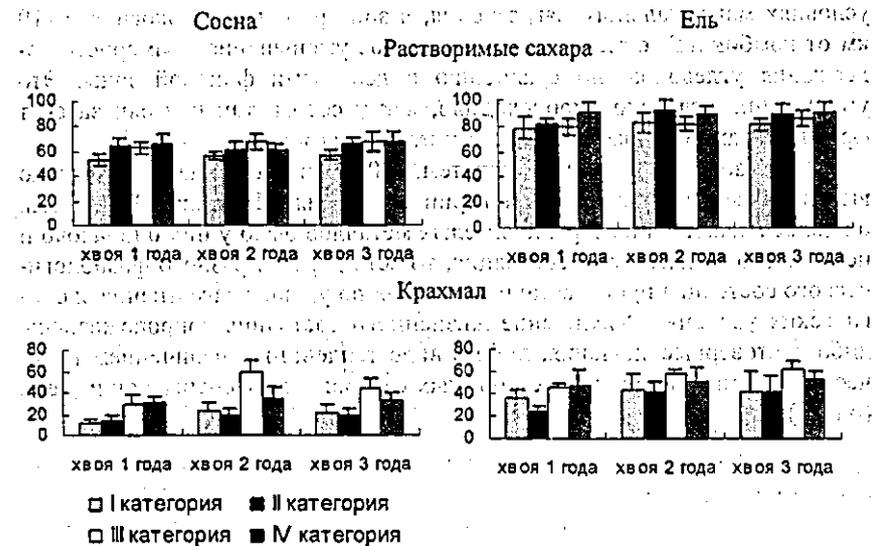


Рис. 4. Содержание углеводов соединений (мг %) в хвое сосны и ели, разного физиологического состояния.

Использование дискриминантного метода, при анализе этой базы данных, показало, что на основании биохимических признаков дерева разного жизненного состояния разделились в четыре новые группы (рис 5). У ели соответствие визуально определенных категорий состояния с вновь выделенными по биохимическим признакам группами деревьев было высоким, а для четвертой категории состояния составило 100 %. Для деревьев сосны всех категорий жизненного состояния точность диагностики по биохимическим признакам была значительно ниже и составила примерно 50 %. Эти факты согласуются и с более высокими значениями у сосны коэффициентов вариации содержания углеводных соединений. Можно заключить, что метаболическая разнокачественность деревьев сосны выше чем у ели.

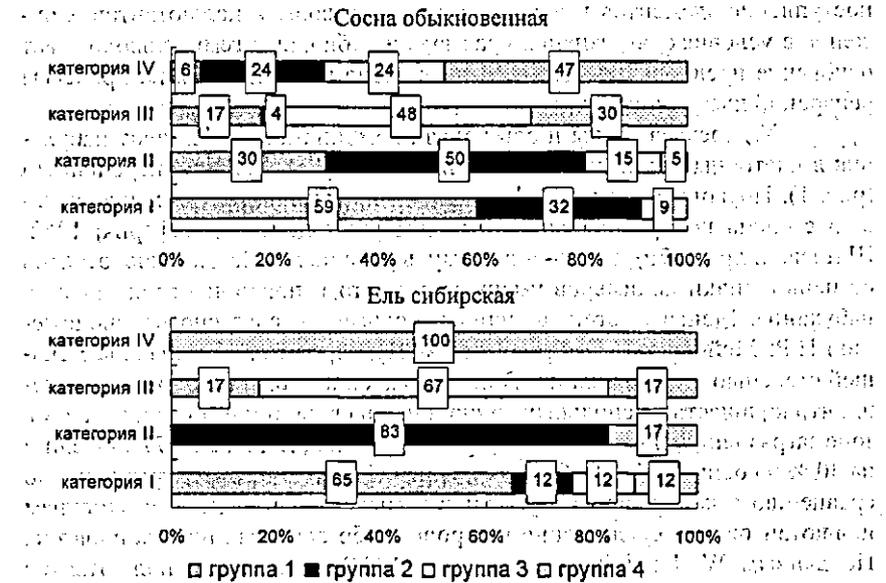


Рис. 5. Результаты дискриминантного анализа. Таким образом, у сосны, по сравнению с елью, отмечается более высокая вариабельность фракционного состава углеводных соединений. Установленные отличия могут свидетельствовать о разной реакции сосны и ели на аэротехногенное загрязнение.

В настоящем исследовании показано, что в условиях сильного действия поллютантов было отмечено снижение содержания крахмала и лабильных гемицеллюлоз. Причиной снижения крахмала и лабильных гемицеллюлоз может быть как ухудшение энергообеспеченности, так и их быстрая трата на жизненно важные в этих условиях процессы. Так, в литературе отмечается значительное снижение уровня фотосинтеза (до 70%) при воздействии токсических поллютантов в районе Мончегорского комбината "Североникель" (Кайбияйнен и др. 1994). Проведенное исследование показало, что увеличение загрязнения приводит к изменениям углеводного обмена, одной из функциональных составляющих которого является клеточная оболочка. В условиях загрязнения клеточная оболочка хвои играет большую роль, как первичный барьер, контролирующий поступление элементов воздушного питания, воды и поллютантов. Снижение в условиях загрязнения крахмала и лабильных гемицеллюлоз дает основание предполагать, что они интенсивно используются на процессы репарации клеточной оболочки.

У деревьев сосны и ели вблизи комбината коэффициент набухания в клеточных стенках хвои был выше по сравнению с контрольными (рис. 1). Поскольку, главным фактором, определяющим набухание, является степень поперечной сшивки полимерных цепей (Гельферих, 1962; Шатаева и др., 1979), то, по-видимому, в условиях действия поллютантов степень сшивки полимеров уменьшается, что и приводит к увеличению набухания. Меньшая степень сшивки полимеров, согласно предположению Н.Р. Мейчик и И.П. Ермакова (2001), вероятно, обусловлена меньшей степенью лигнификации. В подтверждение этого нами было отмечено, что количество фенольных групп лигнина в клеточных стенках хвои в зоне загрязнения, по сравнению с фоновой зоной, меньше на 77% у ели и на 40% у сосны (табл. 2). Снижение лигнификации в зоне загрязнения по сравнению с контрольными условиями может быть связано с влиянием поллютантов непосредственно на процесс образования лигнина в клетке. По данным W. Landolt с соавторами (1994) воздействие поллютантов значительно снижает количество хинной и шикимовой кислот, которые могут быть предшественниками фенольных соединений. Таким образом, в условиях сильного промышленного загрязнения нами отмечены изменения в количестве ионообменных групп в клеточной стенке хвои, как у сосны, так и у ели, что может привести к нарушению, связанной с ними, функции депонирования поллютантов. Все это сопровождается усилением расстройства метаболизма, а затем и необратимым ослаблением дерева. С ухудшением категории жизненного состояния деревьев было отме-

чено увеличение количества крахмала и суммы растворимых сахаров, как у сосны, так и у ели (рис. 4). Повышенное содержание сахаров в хвое сосны обыкновенной и ели сибирской у деревьев 4 категории может быть связано с ингибированием оттока ассимилятов при действии диоксида серы и тяжелых металлов. Е.А. Житковой и Л.Л. Новичковой (2001) в модельном эксперименте было показано, что при обработке хвои кислыми растворами происходит закрытие плазмодесм, приводящее к торможению оттока веществ по симпласту. Повышенное содержание крахмала, наблюдаемое в хвое деревьев под действием сернистого ангидрида и тяжелых металлов, может быть результатом уменьшения его гидролиза. Е.Н. Тереховой (2002) отмечается снижение количества лабильного фосфора, как компонента АТФ, с ухудшением категории жизненного состояния. Возможно, что у деревьев четвертой категории состояния в условиях дефицита АТФ весь запас фосфатов сахаров переходит в крахмал, синтез которого не сопряжен с энергетическими затратами. В работе В.В. Лозовой (1987) было показано увеличение содержания крахмала при регенерации клеточной стенки в культуре ткани, если тормозилось образование структурных полисахаридов. И поэтому, отмечаемое увеличение содержания крахмала может свидетельствовать об уменьшении полисахаридов в клеточной стенке, ответственных за связывание тяжелых металлов, у деревьев четвертой категории состояния. Таким образом, можно предположить, что гетерогенность деревьев по физиологическому состоянию отчасти может быть связана и с разным составом и разной способностью к детоксикации клеточных стенок в условиях загрязнения.

Исследование физико-химических свойств клеточной оболочки показало, что при загрязнении изменяется соотношение функциональных групп. В условиях сильного промышленного загрязнения происходило уменьшение количества фенольных групп лигнина, как в хвое сосны, так и в хвое ели (табл. 2). Однако если в этих условиях в хвое ели увеличивалось количество карбоксильных групп уроновых кислот, то у сосны такого увеличения не наблюдалось. Факт отсутствия увеличения количества уроновых кислот и значительное снижение лабильных гемицеллюлоз, отмеченный у сосны, может быть связан с использованием этих пектиновых веществ на метаболические нужды клетки в качестве дополнительного субстрата. Известно, что гидролиз полисахаридов матрикса может быть существенным дополнением в обеспечение углеводными субстратами биосинтетических процессов, особенно в условиях стресса (Горшкова, 1999; Заботин и др., 1995). Установленное увеличение количества уроновых кислот в клеточной стенке ели можно рассматривать как один из защитных механизмов направленных против токсического действия металлов. В литературе отмечается возможность связывания тяжелых

металлов полисахаридами клеточной стенки, в частности уроновыми кислотами, (Wierzbicka, 1998; Macfie, Welbourn, 2000; Philip et al., 2000). Результаты анализа показали, что содержание тяжелых металлов в хвое сосны на участке вблизи комбината было выше, по сравнению с елью. Однако это не сопровождалось увеличением числа групп полигалактуроновой кислоты у сосны по сравнению с елью. Возможно, установленные различия в реакции сосны и ели связаны с различными механизмами детоксикации металлов не на уровне клеточной стенки, а со связыванием компонентами плазматической мембраны, хелатирование внутри клетки и т. д.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами исследование позволило показать участие клеточной стенки хвои сосны обыкновенной и ели сибирской в ответной реакции растения на аэротехногенное загрязнение.

Выявлены значительные отличия между сосной обыкновенной и елью сибирской в реакции на условия загрязнения. Для сосны изменения структурной основы клеточной стенки проявлялись только в незначительном снижении количества фенольных групп лигнина. У ели увеличивалось содержание карбоксильных групп и более существенно, чем у сосны, уменьшалось содержание фенольных групп. На фоне этого деревья сосны характеризовались более выраженными изменениями во фракционном составе и большей вариабельностью содержания углеводных соединений.

Основываясь на наличие у сосны более стабильной структуры клеточной стенки и большей вариабельности углеводных соединений, можно предположить, что у нее, по сравнению с елью, в большей степени выражен метаболический путь адаптации, что и определяет ее большую «эврибионтность». У ели отмечаемые изменения в составе клеточной стенки на фоне большей устойчивости метаболических компонентов, вероятно, могут свидетельствовать о преобладании структурной адаптации, что и определяет ее большую «стенобионтность».

Механизмы, объясняющие наличие разной устойчивости к действию поллютантов, как между деревьями разных видов, так и внутри одной популяции остаются до сих пор изученными слабо. Требуется дальнейшего изучения вопрос о связи устойчивости клеточной стенки и варьирования метаболизма. С одной стороны, возможно, именно лабильность метаболических составляющих способствует поддержанию структуры клеточной стенки, с другой стороны, именно устойчивая к действию за-

грязнителей клеточная стенка препятствует включению поллютантов в метаболизм. Дальнейшее исследование структурного и функционального состояния клеточных стенок и их субстратной обеспеченности в условиях действия промышленных поллютантов возможно позволит дать дополнительную информацию о природе устойчивости древесных растений при произрастании в условиях антропогенного загрязнения.

ВЫВОДЫ

1. Показано участие клеточной стенки хвои сосны обыкновенной и ели сибирской в ответной реакции растения на антропогенное загрязнение.

2. В структуру клеточных стенок хвои сосны и ели включены три типа катионообменных групп: Карбоксильные группы полигалактуроновой кислоты, карбоксильные группы, не относящиеся к полигалактуроновой кислоте и фенольные группы лигнина. Показано, что набухание клеточных стенок не является постоянной величиной, а зависит от условий внутри апопласта, которые определяются условиями окружающей среды.

3. В условиях действия сильного промышленного загрязнения в хвое сосны и ели происходит увеличение коэффициента набухания клеточных стенок и уменьшение количества фенольных групп лигнина. В хвое ели происходит увеличение числа карбоксильных групп уроновых кислот.

4. В условиях действия сильного промышленного загрязнения выявлены изменения в содержании углеводных соединений в хвое сосны и ели. С приближением к источнику загрязнения происходит уменьшение количества крахмала, стабильных и лабильных гемицеллюлоз.

5. Деревья сосны обыкновенной и ели сибирской разной категории жизненного состояния произрастают в одинаковых экологических условиях, содержание серы и тяжелых металлов в хвое не различается. С ухудшением категории жизненного состояния обнаружено увеличение содержания крахмала и растворимых сахаров.

6. Отмечены значительные отличия между деревьями сосны и ели в реакции на действие промышленного загрязнения. У сосны в условиях загрязнения снижалось количество фенольных групп лигнина. У ели увеличивалось содержание карбоксильных групп и более существенно, чем у сосны, уменьшалось содержание фенольных групп. Деревья сосны характеризовались более выраженными изменениями во фракционном составе и большей вариабельностью содержания углеводных соединений.

153576к

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ
ДИССЕРТАЦИИ

1. Галибина Н.А., Сазонова Т.А., Чиненова Л.А. Содержание углеводов в хвое сосны обыкновенной в условиях стресса // Экологический мониторинг лесных экосистем. Тезисы докладов Всероссийского совещания. Петрозаводск, 1999. С. 74.
2. Сазонова Т. А., Теребова Е.Н., Придача В.Б., Галибина Н.А. Физиологическое состояние сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финноскандии. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1999. С. 200.
3. Сазонова Т.А., Галибина Н.А., Чиненова Л.А. Влияние техногенного загрязнения на содержание углеводных соединений сосны обыкновенной // IV Съезд Общества физиологов растений России. Тезисы докладов. Т. 1. М., 1999. С. 173.
4. Сазонова Т.А., Галибина Н.А., Придача В.Б. Показатели физиологических процессов – индикаторы состояния древесного растения в условиях слабого загрязнения // Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды. Тезисы докладов. Иркутск, 2000. С. 84.
5. Галибина Н.А., Сазонова Т.А., Чиненова Л.А. Фракционный состав углеводов в хвое деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. при антропогенном воздействии // VII Молодежная конференция ботаников в Санкт-Петербурге. Тезисы докладов. С.-Пб., 2000. С. 105.
6. Галибина Н.А., Теребова Е.Н., Сазонова Т.А., Чиненова Л.А., Шредерс С.М. Функциональные перестройки азотного, фосфорного и углеводного обменов сосны обыкновенной в условиях загрязнения // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке. Тезисы докладов. Сыктывкар, 2001. С. 197 – 198.
7. Galibina N.A., Terebova E.N. Indices of physiological process in *Pinus sylvestris* under stress condition // Plant under environmental stress. International Symposium. Moscow, K.A. Timiryazev Institute of Plant physiology (October 23 – 28, 2001). Moscow. 2001. P.74 – 75.
8. Terebova E., Galibina N., Sazonova T., Shreders S. Acceleration of the annual development cycle in conifers – an adaptation to industrial pollution // Plant under environmental stress. International Symposium. Moscow, K.A. Timiryazev Institute of Plant physiology, (October 23 – 28, 2001). Moscow. 2001. P.293 – 294.
9. Галибина Н.А., Теребова Е.Н. Исследование физиологического состояния сосны обыкновенной в условиях слабого загрязнения // Био-

логические ресурсы и устойчивое развитие. Тезисы докладов Межд. конф. Пушино, 2001. С. 43.

10. Галибина Н.А., Теребова Е.Н. Изучение индивидуальной изменчивости сосны обыкновенной по метаболическим признакам ассимиляционного аппарата в условиях промышленного загрязнения // Биологические ресурсы и устойчивое развитие. Тезисы докладов Межд. конф. Пушино, 2001. С. 44.
11. Теребова Е.Н., Галибина Н.А., Сазонова Т.А. Биохимические и структурные изменения метаболических показателей хвойных растений в условиях загрязнения // Биологические ресурсы и устойчивое развитие. Тезисы докладов Межд. конф. Пушино, 2001. С. 216 – 217.
12. Сазонова Т.А., Теребова Е.Н., Галибина Н.А., Таланова Т.Ю., Шредерс С.М., Чиненова Л.А., Камочкова Г.К. Оценка функционального состояния *Pinus sylvestris* L. в условиях слабого загрязнения // Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. с. 157 – 175.
13. Галибина Н.А. Клеточные оболочки *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb в условиях промышленного загрязнения среды // Сборник работ аспирантов и соискателей Института леса. Петрозаводск, 2002. с.14 – 24.
14. Теребова Е.Н., Галибина Н.А., Сазонова Т.А., Таланова Т.Ю. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2003. №1. С. 73 – 76.