

УДК 630.181+630.161.32

СОДЕРЖАНИЕ ОСНОВНЫХ ПИГМЕНТОВ В ХВОЕ ИНТРОДУЦЕНТОВ РОДА ЕЛЬ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ (НА ПРИМЕРЕ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ)

© 2013 г. Р. А. Воробьев, Д. Н. Тебенькова

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

117997 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

E-mail: vorobyev88@mail.ru

Поступила в редакцию 10.04.2012 г.

Приведены результаты исследования содержания основных пигментов в однолетней и двухлетней хвое интродуцентов рода Ель (*Picea* L.), произрастающих в Ботаническом саду Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, расположенного в черте г. Нижний Новгород. Для изучаемых видов установлена значительная вариабельность по содержанию хлорофилла и каротиноидов в хвое, свидетельствующая о различной скорости формирования их пигментного фонда. Оценена успешность адаптации интродуцентов с точки зрения пигментных показателей. Выявлен наследственный характер устойчиво проявляющихся различий между видами – интродуцентами по содержанию основных пигментов хвои, обуславливающих принципиальную возможность привлечения показателей пигментного состава для включения в комплекс признаков при оценке перспективности интродукции исследуемых видов.

Хвоя, интродуценты, фотосинтез, фотосинтетическая активность, пигменты, спектрофотометрический анализ, хлорофилл a , хлорофилл b , сумма хлорофилла a и b ($a + b$), отношение хлорофилла a к хлорофиллу b (ab^{-1}), каротиноиды.

Негативное воздействие на лесную растительность со стороны человека, приводящее к снижению продуктивности насаждений, ослабляет биосферные функции лесов, в том числе их роль в углеродном цикле территорий различного масштаба. Задача повышения продуктивности естественных и искусственных фитоценозов по мнению ряда исследователей [5, 18] решается через интродукцию древесных растений. При этом важным вопросом остается изучение перспективности интродукции видов, которая может быть учтена только на основе всестороннего изучения их состояния и адаптационных процессов, происходящих у растений в новых условиях произрастания [2, 8]. Особое внимание при этом уделяется выбору максимально информативных параметров оценки перспективности, характеризующих функциональное состояние растений. Одними из таких критериев могут выступать эколого-физиологические особенности древесных растений, оценку которых целесообразно проводить

по характеру сезонно-ритмических изменений в развитии вегетативных и генеративных органов [6, 12], анализу пигментного фонда фотосинтетического аппарата, динамики запасных питательных веществ, процессов лигнификации клеток ксилемы, параметрам водоудерживающей способности хвои как интегрального признака для оценки устойчивости и роста растений в неблагоприятных условиях [13], морфометрических параметров побегов и хвои.

Продукционный потенциал растительного организма оценивают с учетом степени активности фотосинтетического аппарата, тесно взаимосвязанного с пигментным составом и накоплением биомассы листьев или хвои. В работах Ю.Е. Андрияновой и И.А. Тарчевского [1] показано, что по данным о пигментном составе фотосинтезирующих органов можно определять потенциальную продуктивность насаждений. Вместе с тем, состояние пигментной системы, динамика и соотношение ее компонентов, по мнению ряда авторов

[22, 23, 27], служат надежным показателем степени адаптации растений к факторам среды.

К негативным природным факторам, лимитирующим рост и продуктивность интродуцированных видов хвойных пород в условиях Нижегородской области, следует отнести водный и низкотемпературный стрессы [7]. Условия существования, несвойственные акклиматизированным видам, вызывают существенные изменения в метаболизме интродуцированных растений, определяя их дальнейшее развитие. Один из показателей реакции растений на изменение факторов внешней среды и степени их адаптации к новым экологическим условиям является содержание фотосинтетических пигментов: компонентов фотосинтетических структур (фотосистем I и II и светособирающих комплексов) – хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов [21]. В связи с этим, при оценке перспективности интродуцентов большое значение имеет определение количественных и качественных показателей фотосинтетического аппарата, характеризующих его способность приспосабливаться к несвойственным внешним условиям. Исследования по накоплению хлорофилла и каротиноидов позволяют выявить особенности метаболизма фотосинтетических пигментов, а также охарактеризовать механизмы адаптации интродуцентов на уровне пигментного комплекса.

Цель исследования заключалась в определении содержания основных пигментов (хлорофилл *a*, хлорофилл *b*, сумма каротиноидов) в однолетней и двухлетней хвое видов-интродуцентов с последующим выявлением их адаптивных механизмов на пигментном уровне.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в Ботаническом саду Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Объекты исследования – различные виды и формы древесных растений рода Ель (*Picea* L.) в возрасте 72–78 лет. Ассортимент исследуемых видов был представлен 1 аборигенным видом – елью обыкновенной (*P. abies* (L.) Н. Karst.) и 11 интродуцированными – елью корейской (*P. koraiensis* Nakai), елью аянской (*P. ajanensis* (Siebold, Zucc.) Carriere), елью Энгельмана (*P. Engelmannii* Parryx Engelm.), елью канадской (*P. canadensis* Britton), елью канадской «Коники» (*P. canadensis* “Conica”), елью колючей формой голубой (*P. pungens* Engelm f. *glauca* Regel.), елью черной (*P. mariana* (Mill.) Britton, Sterns, Poggenburg), елью сербской (*P. omorica* (Pancic) Purk.), елью шероховатой

(*P. asperata* Mast.), елью Глена (*P. glehnii* Fr. Schmidt. Mast.), елью сибирской (*P. obovata* Ledeb.).

Ботанический сад расположен в черте г. Нижний Новгород. Климат района умеренно-континентальный. Средняя годовая температура воздуха 3,5 °С, минимальная зарегистрированная температура –47 °С, максимальная +42 °С. Среднегодовое количество осадков 550–600 мм, в вегетационный период 388 мм. Безморозный период 115–130 дней, вегетационный период 165–170 дней. Гидротермический коэффициент в пределах 1.2–1.6. Почвы светло-серые лесные, по гранулометрическому составу – средние суглинки, подстилаемые лессовидными суглинками, залегающими, в свою очередь, на пестроцветных мергелях, глинах и песчаниках [29].

Исследования проводили согласно общепринятым методикам [10, 20, 26]. В январе 2011 г. были отобраны побеги растений интродуцированных и аборигенного видов. Однолетняя и двухлетняя хвоя для анализа отбиралась в дневные часы, одновременно и равномерно с побегов однотипных участков кроны в хорошо освещенных, периферийных частях среднего яруса кроны. С каждого учетного дерева срезано по 9 побегов. Лабораторный анализ выполнен в межкафедральной аналитической лаборатории ФГБОУ ВПО «Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия». Работы проводились в соответствии с методиками определения содержания основных пигментов [11, 15, 16]. Количество хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и сумму каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом – наиболее точным количественным методом определения содержания пигментов хвои [9, 24, 30, 31]. Содержание пигментов определялось по оптической плотности.

Первичная единица выборки в опыте была представлена экстракционной навеской, состоящей из объединенной хвои, собранной со всех участков кроны одного модельного растения. Каждый интродуцент был представлен навеской хвои, в трехкратной повторности. Приготовлению пигментной вытяжки предшествовал ряд операций: определение массы нарезанной хвои, растирание ее с крошкой силикатного стекла и центрифугирование раствора. Для определения оптической плотности вытяжки пигментов в 96%-м этаноле использовали спектрофотометр “Спекол”. Оценку давали при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения хлорофилла *a* (663 нМ), хлорофилла *b* (645 нМ), каротиноидов (440 нМ) [11, 15, 16, 25]. Концентрации пигментов вычисляли с применением уравнений Ветштейна и

Хольма для 96%-го раствора этанола [15, 25]. Статистическая обработка данных проводилась по общепринятым методикам [10, 14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по количественному содержанию пигментов в однолетней и двухлетней хвое изучаемых видов статистически обработаны и представлены в табл. 1. Анализ выявил основные характеристики изучаемых признаков, их варьирование и позволил оценить достоверность полученных результатов, которые свидетельствуют о заметной дифференциации изучаемых видов по содержанию хлорофилла и каротиноидов в хвое. Достоверность значений подтверждена во всех случаях.

Общее суммарное содержание хлорофилла в однолетней хвое в среднем составляет $3.1725 \pm 0.07 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, хлорофилла *a* – $2.23 \pm 0.05 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, хлорофилла *b* – $0.94 \pm 0.02 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. При этом величина соотношения ab^{-1} в среднем составила 2.52. На рис. 1 хорошо заметно значительное расхождение видов по содержанию хлорофилла *a* и хлорофилла *b*.

Отчетливо наблюдаются виды (*P. asperata*, *P. obovata*, *P. canadensis*, *P. Engelmannii*) с максимальным содержанием этих пигментов, и минимальным (*P. mariana*, *P. omorica*, *P. pungens f. glauca*). Большинство видов занимают промежуточные положения, приближаясь в той или иной степени к среднему показателю. По суммарному содержанию хлорофилла *a* и *b* прослеживается такая же ситуация (рис. 2).

В сравнении с однолетней хвоей, в двухлетней хвое зафиксировано увеличение содержания хлорофилла *a* на 8.6%, хлорофилла *b* на 9.4%, что составляет в среднем $2.44 \pm 0.06 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ и $0.99 \pm 0.02 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ соответственно (рис. 3). Двухлетняя хвоя во многом сохраняет признаки однолетней хвои, фотосинтетическая активность в ней находится на достаточно высоком уровне.

Изменчивость содержания хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, а также их суммы оказались неодинаковыми и в большинстве случаев относились к среднему уровню по шкале С.А. Мамаева [17]. Коэффициент вариации изменяется от 19.42 до 21.70 по суммарному содержанию хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, от 19.35 до 22.07 по хлорофиллу *a*, от 21.14 до 21.70 по хлорофиллу *b* в однолетней и двухлетней хвое соответственно (табл. 2). Полученная разница в коэффициентах вариации отражает функциональные особенности хлорофилла *a* и хлорофилла *b*. Хлорофилл *b* как допол-

Таблица 1. Содержание пигментов в однолетней и двухлетней хвое

Показатель	Однолетняя хвоя					Двухлетняя хвоя				
	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Хл <i>a</i> + Хл <i>b</i>	Хл <i>a</i> Хл <i>b</i> ⁻¹	Каротиноиды	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Хл <i>a</i> + Хл <i>b</i>	Хл <i>a</i> Хл <i>b</i> ⁻¹	Каротиноиды
<i>P. canadensis</i>	2.52±0.12	1.01±0.06	3.53±0.18	2.52±0.05	0.47±0.03	2.72±0.15	1.11±0.05	3.83±0.20	2.44±0.05	0.52±0.04
<i>P. canadensis "Conica"</i>	2.17±0.25	0.91±0.07	3.09±0.32	2.37±0.11	0.54±0.06	1.93±0.37	0.91±0.18	2.83±0.55	2.12±0.04	0.51±0.08
<i>P. pungens f. glauca</i>	2.09±0.04	0.86±0.04	2.95±0.07	2.47±0.07	0.35±0.01	2.34±0.07	0.96±0.02	3.30±0.10	2.44±0.03	0.41±0.02
<i>P. mariana</i>	1.70±0.22	0.73±0.07	2.43±0.29	2.33±0.11	0.45±0.05	1.87±0.29	0.78±0.11	2.65±0.40	2.39±0.04	0.48±0.06
<i>P. omorica</i>	1.78±0.11	0.72±0.10	2.55±0.21	2.62±0.24	0.50±0.004	2.13±0.06	0.81±0.09	2.94±0.15	2.69±0.25	0.57±0.05
<i>P. glehnii</i>	2.28±0.13	0.95±0.07	3.11±0.18	2.27±0.08	0.50±0.01	2.39±0.11	1.02±0.06	3.41±0.05	2.36±0.23	0.57±0.05
<i>P. engelmannii</i>	2.54±0.26	0.98±0.14	3.52±0.38	2.62±0.19	0.53±0.03	2.70±0.34	1.15±0.15	3.84±0.49	2.36±0.05	0.57±0.05
<i>P. koratensis</i>	2.40±0.36	0.95±0.20	3.35±0.56	2.59±0.15	0.52±0.08	2.12±0.07	0.89±0.02	3.01±0.07	2.39±0.09	0.40±0.005
<i>P. asperata</i>	2.65±0.52	1.07±0.21	3.72±0.73	2.50±0.15	0.67±0.20	2.39±0.12	1.17±0.17	3.55±0.25	2.13±0.23	0.56±0.07
<i>P. ajanensis</i>	2.25±0.12	0.88±0.04	3.14±0.16	2.55±0.06	0.52±0.03	2.05±0.08	0.86±0.02	2.91±0.09	2.39±0.07	0.45±0.02
<i>P. obovata</i>	2.54±0.16	0.93±0.07	3.48±0.23	2.74±0.08	0.59±0.03	2.97±0.15	1.09±0.05	4.06±0.19	2.74±0.03	0.74±0.05
<i>P. abies</i>	2.17±0.11	0.84±0.05	3.01±0.15	2.59±0.05	0.51±0.02	2.43±0.10	0.99±0.04	3.42±0.13	2.47±0.07	0.55±0.03

Примечание: Хл – хлорофилл.

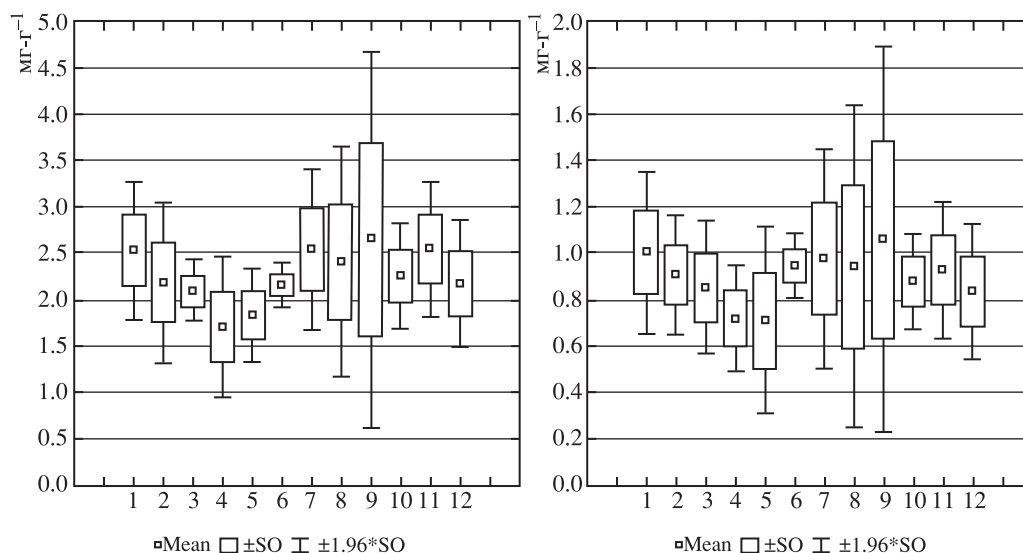


Рис. 1. Содержание хлорофилла *a* и хлорофилла *b* в однолетней хвое изучаемых видов

а) хлорофилл *a* б) хлорофилл *b*

1 – *P. canadensis*, 2 – *P. canadensis* “*Conica*”, 3 – *P. pungens f. glauca*, 4 – *P. mariana*, 5 – *P. omorica*, 6 – *P. glehnii*, 7 – *P. Engelmannii*, 8 – *P. koraiensis*, 9 – *P. asperata*, 10 – *P. ajanensis*, 11 – *P. obovata*, 12 – *P. abies*, Mean – среднее значение, $mg \cdot g^{-1}$, SD – стандартное отклонение

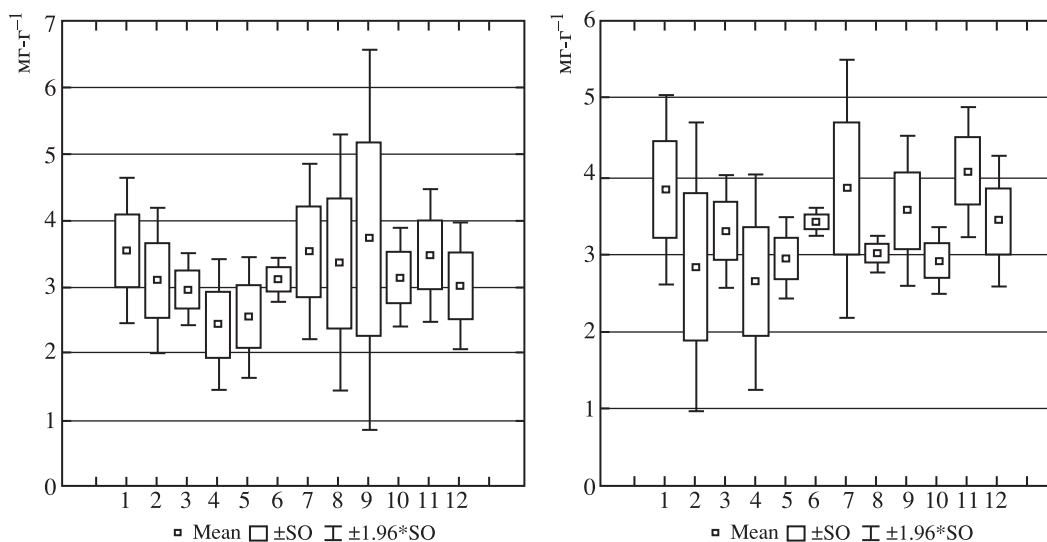


Рис. 2. Суммарное содержание хлорофилла *a* и *b* в однолетней и двухлетней хвое изучаемых видов (условные обозначения см. рис.1).

а) однолетняя хвоя, б) двухлетняя хвоя

нительный пигмент сильнее реагирует на изменения условий окружающей среды и стрессовые воздействия.

О степени сформированности фотосинтетического аппарата можно судить по отношению хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* (ab^{-1}). Это отношение связано с активностью хлорофилла *a*: чем это соотношение больше, тем интенсивнее процесс фотосинтеза. В норме этот показатель должен соответствовать 2.2–3.0. Наибольшая величина

отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* обнаружена в хвое *P. obovata* (2.74 ± 0.08), *P. mariana* (2.62 ± 0.24) и *P. Engelmannii* (2.62 ± 0.19). В хвое местного вида (*P. abies*) эта величина составила 2.59 ± 0.05 . Минимальное соотношение отмечено у следующих видов: *P. glehnii* (2.27 ± 0.08), *P. omorica* (2.33 ± 0.11), *P. canadensis* “*Conica*” (2.37 ± 0.11), *P. pungens f. glauca* (2.47 ± 0.07) (рис. 4).

По отношению хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в двухлетней хвое прослеживается аналогичная

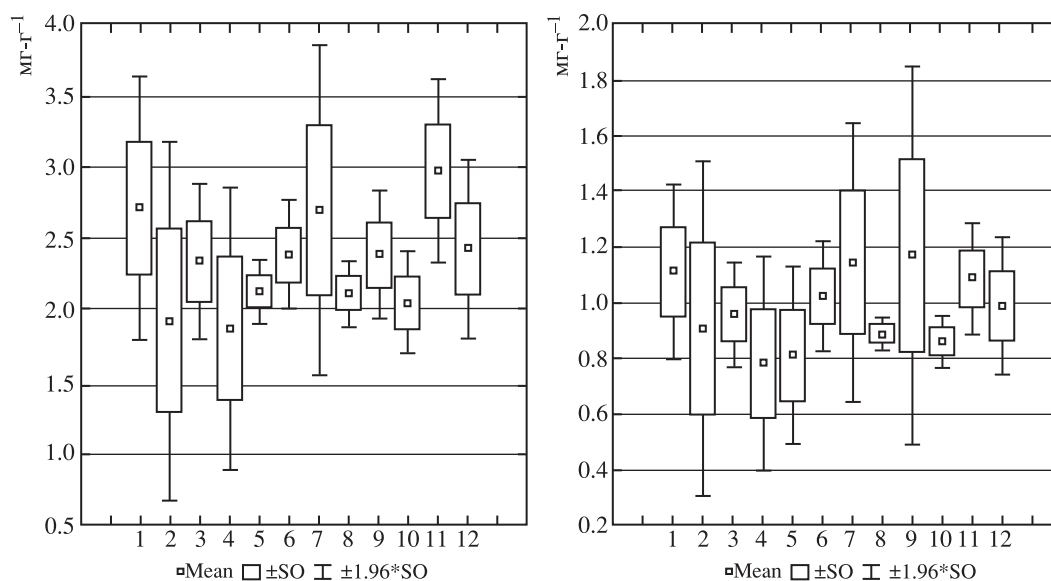


Рис. 3. Содержание хлорофилла *a* и хлорофилла *b* в двухлетней хвое изучаемых видов (условные обозначения см. рис.1)

а) хлорофилл *a*, б) хлорофилл *b*

Таблица 2. Среднее содержание пигментов в однолетней и двухлетней хвое

Показатель	Среднее, мг · г ⁻¹	СКО	max	min	±m	Cv, %	<i>t</i>	P, %
Однолетняя хвоя								
Содержание хл. <i>a</i>	2.23	0.438	4.19	1.29	0.05	19.35	43.22	2.31
Содержание хл. <i>b</i>	0.94	0.190	1.68	0.54	0.02	21.14	39.56	2.52
Сумма хл. <i>a</i> и хл. <i>b</i> (<i>a+b</i>)	3.17	0.615	5.88	1.91	0.07	19.42	43.07	2.32
Отношение хл. <i>a</i> к хл. <i>b</i> (<i>ab</i> ⁻¹)	2.52	0.228	3.06	1.71	0.02	9.003	92.92	1.076
Сумма каротиноидов	0.48	0.136	1.26	0.27	0.01	28.16	29.70	3.37
Двухлетняя хвоя								
Содержание хл. <i>a</i>	2.45	0.538	5.11	1.28	0.06	22.07	37.9	2.63
Содержание хл. <i>b</i>	0.99	0.219	2.26	0.62	0.02	22.01	38.0	2.63
Сумма хл. <i>a</i> и хл. <i>b</i> (<i>a+b</i>)	3.43	0.745	7.37	1.90	5.48	21.70	38.5	2.59
Отношение хл. <i>a</i> к хл. <i>b</i> (<i>ab</i> ⁻¹)	2.44	0.24	3.12	1.48	0.03	9.75	85.8	1.17
Сумма каротиноидов	0.52	0.131	0.91	0.32	0.01	25.46	32.8	3.04

Примечание: среднее – среднее значение показателя, СКО – среднеквадратическое отклонение, max – максимальное значение, min – минимальное значение, ±m – стандартная ошибка, Cv – коэффициент вариации, *t* – критерий Стьюдента, P – относительная ошибка или точность опыта.

тенденция. Исходя из этого, можно предположить, что виды с максимальным значением отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* наиболее успешно адаптировались к природным условиям Нижегородской области.

Обязательный компонент пигментной системы растений – каротиноиды. Роль каротиноидов в процессах, имеющих прямые и косвенные связи с фотосинтезом, а также устойчивостью фотосинтетического аппарата в широком диапазоне све-

товых и температурных условий многосторонняя [19, 32, 33]. Как показало исследование, содержание каротиноидов в хвое изучаемых видов – важный информативный показатель. Установлено, что содержание каротиноидов в однолетней и двухлетней хвое составляет у местного вида 0.51 ± 0.02 и 0.55 ± 0.03 мг · г⁻¹ соответственно. У интродуцентов данный показатель варьирует в пределах от 0.35 ± 0.01 мг · г⁻¹ (*P. pungens f. glauca*) до 0.67 ± 0.20 мг · г⁻¹ (*P. asperata*) в од-

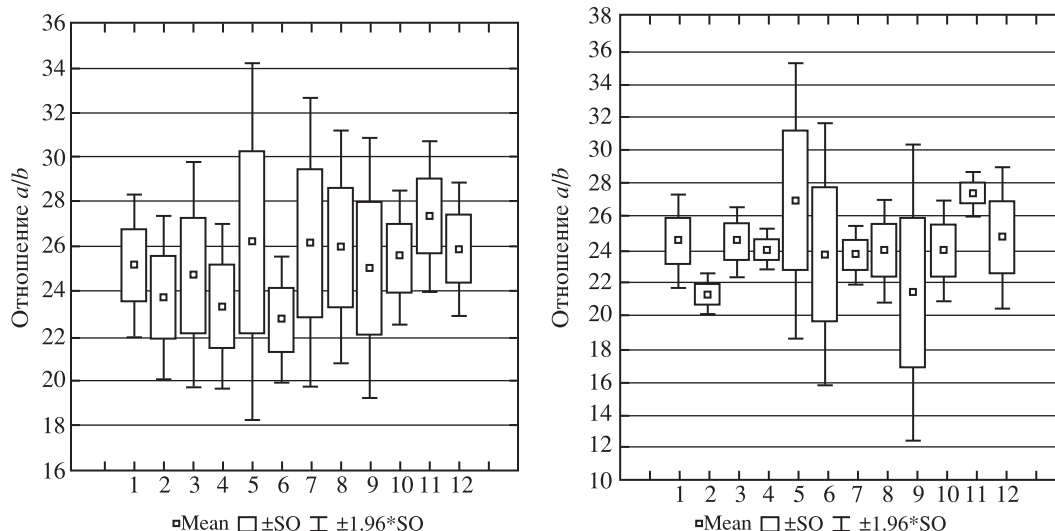


Рис. 4. Отношение содержания хлорофилла *a* к содержанию хлорофилла *b* в однолетней и двухлетней хвое изучаемых видов (условные обозначения см. рис.1)
а) однолетняя хвоя, б) двухлетняя хвоя

нолетней хвое и от 0.40 ± 0.005 (*P. koraiensis*) до 0.74 ± 0.05 мг · г⁻¹ (*P. obovata*) в двухлетней хвое. Наибольшим содержанием каротиноидов как в однолетней, так и двухлетней хвое отличались *P. obovata*, *P. asperata*, *P. omorica*, *P. Engelmannii*; *P. canadensis* “*Conica*”, *P. glehnii*. Наименьшее содержание удалось зафиксировать в хвое *P. pungens f. glauca*, *P. koraiensis*, *P. canadensis* (табл. 1, рис. 5).

Как и в случае с хлорофиллом, удалось установить тенденцию заметного количественного увеличения средних значений содержания каротиноидов в двухлетней хвое у большинства видов по отно-

шению к однолетней хвое. Схожие закономерности в соотношениях каротиноидов, хлорофилла *a* и хлорофилла *b* свидетельствует в пользу мнения об адаптационной сбалансированности фотосинтетического аппарата к определенному режиму световой энергии разной длины волн [28].

Статистический анализ позволил сгруппировать изучаемые виды интродуцентов в зависимости от содержания пигментов. К первой группе относятся виды с максимальным содержанием хлорофилла и каротиноидов – *P. obovata*, *P. asperata*, *P. canadensis*, *P. Engelmannii*, ко второй группе виды – с минимальными значениями –

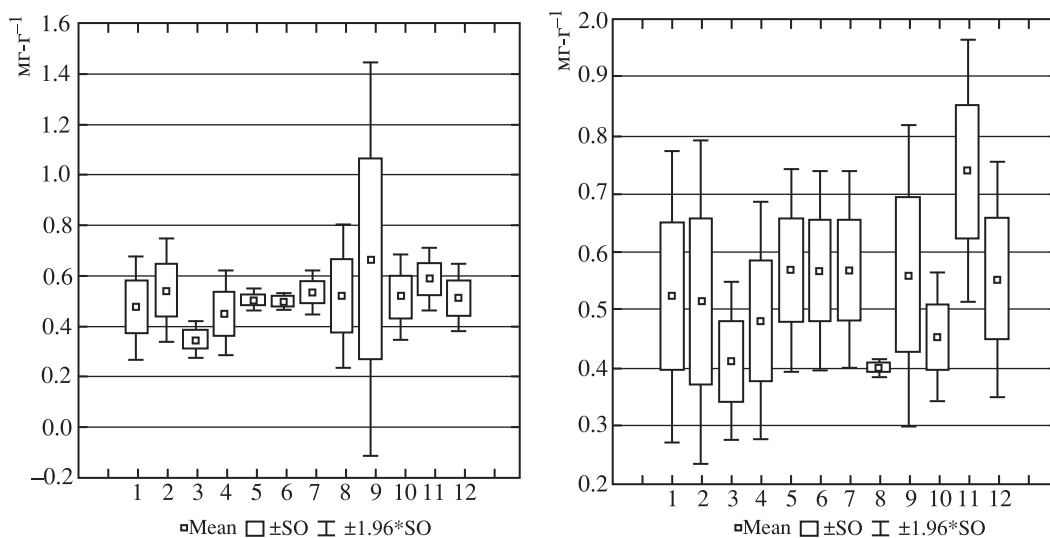


Рис. 5. Суммарное содержание каротиноидов в однолетней и двухлетней хвое изучаемых видов (условные обозначения см. рис.1)
а) однолетняя хвоя, б) двухлетняя хвоя

Таблица 3. Оценка существенности различий между исследуемыми видами по содержанию пигментов

Показатели	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ($h^2 \pm m_{h2}$)				НСР	D
			по Плохинскому		по Снедекору			
	$F_{оп}$	F_{05}	h^2	$\pm m_{h2}$	h^2	$\pm m_{h2}$		
Однолетняя хвоя								
Содержание хл. <i>a</i>	2.11	1.92	0.297	0.141	0.171	0.166	0.493	0.906
Содержание хл. <i>b</i>	1.25	1.92	0.209	0.067	0.147	0.201	0.233	0.428
Сумма хлор. <i>a</i> и хл. <i>b</i> ($a+b$)	2.22	1.92	0.282	0.151	0.143	0.180	0.715	1.131
Отношение хл. <i>a</i> к хл. <i>b</i> (ab^{-1})	1.39	1.92	0.226	0.163	0.070	0.195	0.274	0.504
Сумма каротиноидов	3.17	1.92	0.400	0.126	0.296	0.148	0.145	0.267
Двухлетняя хвоя								
Содержание хл. <i>a</i>	3.57	1.92	0.429	0.120	0.332	0.111	0.443	0.815
Содержание хл. <i>b</i>	2.73	1.92	0.364	0.134	0.250	0.159	0.194	0.357
Сумма хл. <i>a</i> и хл. <i>b</i> ($a+b$)	3.63	1.92	0.433	0.119	0.337	0.140	0.597	1.098
Отношение хл. <i>a</i> к хл. <i>b</i> (ab^{-1})	2.96	1.92	0.384	0.130	0.275	0.153	0.470	0.256
Сумма каротиноидов	4.57	1.92	0.491	0.107	0.409	0.125	0.122	0.226

Примечание: $F_{оп}$ – расчетное значение критерия Фишера, $F_{0,5}$ – табличное (стандартное) значение критерия Фишера на 5%-го уровня значимости, h^2 – показатель доли влияния организованного фактора, $\pm m_{h2}$ – ошибка доли влияния организованного фактора, НСР – наименьшая существенная разность, D – критерий Тьюки.

Таблица 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по содержанию пигментов в хвое разно-возрастных побегов

Фактор	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ($h^2 \pm m_h$)			
			по Плохинскому		по Снедекору	
	$F_{оп}$	F_{05}	h^2	$\pm m_{h2}$	h^2	$\pm m_{h2}$
Содержание хлорофилла <i>a</i> в однолетней и двухлетней хвое						
Возраст хвои	46.05	3.991	0.1718	0.0129	0.4044	0.0093
Вид интродуцента	8.367	1.826	0.4681	0.1247	0.5290	0.1104
Взаимодействие	2.170	1.826	0.1214	0.2059	0.0187	0.2300
Остаток			0.2387	0.7613	0.0479	0.9521
Содержание хлорофилла <i>b</i> в однолетней и двухлетней хвое						
Возраст хвои	32.32	3.882	0.0881	0.0040	0.5510	0.0020
Вид интродуцента	2.836	1.589	0.1701	0.0794	0.3714	0.0601
Взаимодействие	1.907	1.589	0.1144	0.0847	0.0102	0.0947
Остаток			0.6273	0.3727	0.0674	0.9326
Сумма хлорофилла <i>a</i> и хлорофилла <i>b</i> однолетней и двухлетней хвое						
Возраст хвои	37.35	3.991	0.1364	0.0135	0.3266	0.0105
Вид интродуцента	9.479	1.826	0.5191	0.1127	0.6092	0.0916
Взаимодействие	2.023	1.826	0.1108	0.2084	0.0163	0.2305
Остаток			0.2337	0.7663	0.0479	0.9521
Отношение хлорофилла <i>a</i> к хлорофиллу <i>b</i> (ab^{-1}) в однолетней и двухлетней хвое						
Возраст хвои	39.39	3.991	0.1520	0.0132	0.3750	0.0098
Вид интродуцента	8.032	1.826	0.4649	0.1254	0.5495	0.1056
Взаимодействие	2.351	1.826	0.1361	0.2025	0.0235	0.2289
Остаток			0.2470	0.7530	0.0521	0.9479
Сумма каротиноидов в однолетней и двухлетней хвое						
Возраст хвои	39.39	3.991	0.1520	0.0132	0.3750	0.0098
Вид интродуцента	8.032	1.826	0.4649	0.1254	0.5495	0.1056
Взаимодействие	2.351	1.826	0.1361	0.2025	0.0235	0.2289
Остаток			0.2470	0.7530	0.052	0.9479

P. mariana, *P. pungens f. glauca*, *P. koraiensis*. В отношении остальных видов сказанное справедливо в той или иной степени. Однако полного совпадения значений зафиксировать не удалось. Выявленные закономерности характерны как для однолетней, так и для двухлетней хвои. При этом максимальные различия в содержании хлорофилла и каротиноидов наиболее заметны для однолетней хвои.

Проведенный однофакторный дисперсионный анализ подтвердил существенность различий, обнаруженных между видами по содержанию пигментов (табл. 3).

Влияние организованного фактора по всем анализируемым показателям достоверно, что подтвердили расчеты как по методу Плохинского, так и по методу Снедекора. Вероятно, специфика содержания пигментов, участвующих в процессе фотосинтеза, обусловлена наследственностью. Это подтверждается и тем, что на исследуемом участке условия произрастания интродуцентов одинаковые и не могут влиять на содержание пигментов. Отмеченный факт и установленный уровень генотипической детерминированности изучаемых признаков устойчиво проявляется в хвое разного возраста.

Дублирование опыта с однолетней и двухлетней хвоей предопределило необходимость оценки эффективности влияния каждого из факторов на формирование дисперсии значений анализируемых признаков [3, 4] (табл. 4).

Дисперсионный анализ, в котором независимыми действующими факторами выступали с одной стороны, возраст хвои, с другой, исследуемые виды, выявил наличие существенных различий. Во всех случаях опытные критерии Фишера превышают соответствующие критические значения. Доля влияния фактора, действие которого обусловлено различиями в генотипах изучаемых интродуцентов, оказалась доминирующей практически во всех вариантах исследования и составила от 17.0% (содержание хлорофилла *b*) до 51.9% (сумма хлорофилла *a* и хлорофилла *b*) при вычислении по методу Плохинского, и от 37.1% (содержание хлорофилла *b*) до 60.9% (сумма хлорофилла *a* и хлорофилла *b*) при вычислении по методу Снедекора. Достаточно высока доля влияния фактора, действие которого обусловлено различиями видов по разновозрастной хвое от 8.8% (содержание хлорофилла *b*) до 17.2% (содержание хлорофилла *a*) при вычислении по методу Плохинского, и от 32.6% до 55.1% при вычислении по методу Снедекора. Эффект взаимодействия указанных факторов в большинстве случаев приводит к возникновению существенных разли-

чий, а доля его влияния оценивается в интервале от 1.6% до 20.8%. Отмеченные результаты в значительной степени имеют общую закономерность и сохраняются при выполнении аналогичных анализов по всем показателям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучаемые интродуценты существенно различаются содержанием хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, их балансом, а также содержанием каротиноидов. Среднее содержание хлорофилла *a* и хлорофилла *b* в двухлетней хвое в среднем на 8–10% выше, чем в однолетней хвое. Установленные различия в характеристиках изучаемых видов по содержанию основных пигментов и их соотношениям указывают на выраженную физиологическую неоднородность имеющегося ассортимента. Поскольку выявленные различия сравниваемых объектов относятся к характеристикам фотосинтезирующего аппарата, вполне логичным выглядит утверждение о различиях интродуцентов в эффективности фотосинтеза.

Установлена близость количественного соотношения каротиноидов и хлорофилла. Выявлены общие тенденции по соотношению изучаемых видов по средним значениям содержания пигментов. Так, соотношения между видами *P. obovata*, *P. asperata*, *P. canadensis*, *P. Engelmannii* устойчивы и имеют сходную графическую картину. В сравнении с местным видом они занимают лидирующие значения по содержанию пигментов. Такая же тенденция прослеживается и в отношении *P. mariana*, *P. pungens f. glauca*, *P. koraiensis* – по ним значения минимальны. Значения оставшихся видов в той или иной степени близки к показателям аборигенного вида, что свидетельствует о сходной скорости формирования их пигментного фонда.

Таким образом интродуцированные в Нижегородскую область виды *Picea* L. адаптируются к перенесению низких температур зимы теми же путями, что и местный вид, аналогичными физиологическими перестройками к которым относятся количественное содержание пигментов в хвое и их соотношение. С точки зрения пигментных показателей подавляющее большинство видов интродуцентов рода *Picea* L. прошли успешную адаптацию в условиях Нижегородской области.

Установленный наследственный характер различий между видами по содержанию основных пигментов хвои обуславливает принципиальную возможность привлечения данного показателя для включения в состав комплекса признаков при оценке перспективности интродукции в условиях Нижегородской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андриянова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. М.: Наука, 2004. 135 с.
2. Базилевская Н.А. Теория и методы интродукции растений М., Изд-во МГУ, 1964. 130 с.
3. Бессчетнова Н.Н. Специфика клонов плюсовых деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по содержанию основных пигментов в хвое // Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири. Матер. III междунар. Интернет-семинара. Томск: Томский государственный университет, 2007. С. 19–24.
4. Бессчетнова Н.Н. Содержание основных пигментов в хвое плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2010. № 6. С. 4–10.
5. Буданцев В.А. Биологическое разнообразие растительного мира, разные аспекты – одна задача // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Матер. 2 Междунар. конф., 20–23 апреля 1999 г. СПб., 1999. С. 12–14.
6. Булыгин Н.Е. Фенологические наблюдения над древесными растениями: Пособие по проведению учебно-научных исследований по курсу дендрологии. Л.: Санкт-Петербургская лесотехническая академия им. С.М. Кирова, 1979. 96 с.
7. Воробьев Р.А. Определение содержания крахмала в побегах интродуцированных представителей рода ель (*Picea* L.) в Нижегородской области // Актуальные проблемы лесного комплекса. Брянск: Изд-во Брянского государственного технологического университета, 2011. С. 90–95.
8. Ворошилов В.Н. Ритм развития у растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 312 с.
9. Годнев Т.Н. Строение хлорофилла и методы его количественного определения. Минск: Изд-во АН БССР, 1952. 215 с.
10. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1985. 416 с.
11. Ермаков И.А. Методы биохимических исследований растений. М.: Сельхозгиз, 1952. 520 с.
12. Зайцев Г.Н. Фенология древесных растений. М.: Наука, 1981. 120 с.
13. Котов М.М., Лебедева Э.П., Прохорова Е.В. Водоудерживающая способность хвои как диагностический признак для оценки объектов единого генетико-селекционного комплекса // Лесн. журн. 2002. № 4. С. 58–64.
14. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
15. Максимов Г.Б. Краткий курс физиологии растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 559 с.
16. Максимов Г.Л. Методы биохимического анализа растений. Л.: Изд-во Ленинградского государственного университета, 1978. 192 с.
17. Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск: Изд-во УФАН СССР, 1969. С. 3–38.
18. Мамаев С.А., Махиев А.И. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // Лесоведение. 1996. № 3. С. 3–10.
19. Маслова Т.Г., Попова И.Л., Корнюшенко Г.А., Королева О.Я. Развитие представлений о функциях виолаксантинового цикла в фотосинтезе // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 437–449.
20. Никитин К.Е. Методы и техника обработки лесоводственной информации. М.: Изд-во Лесная промышленность, 1978. 272 с.
21. Ничипорович А.А. Физиология фотосинтеза. М.: Изд-во АН СССР, 1982. 320 с.
22. Осицкая И.А., Мочалкин А.И. Роль пигментов в защитно-приспособительных реакциях растений // Изд-во АН СССР, 1972. С. 96–102.
23. Петренко С.Г., Бернштейн Б.И., Волкова Н.В., Оканенко А.С., Островская Л.К., Рендгард Т.А., Семенюк И.И., Ясников А.А. О механизмах участия каротиноидов в образовании АТФ в хлоропластах // Физиология и биохимия культурных растений. 1970. Т. 2. Вып. 2. С. 137–141.
24. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. Киев: Изд-во Наукова Думка, 1976. С. 213–216.
25. Третьяков Н.Н., Карнаухова Т.В., Паничкин Л.А. Практикум по физиологии растений. М.: Изд-во: Агропромиздат, 1990. 271 с.
26. Трифонова М.Ф. Основы научных исследований. М.: Колос, 1993. 239 с.
27. Ходасевич Э.В. Фотосинтетический аппарат хвойных. Минск: Наука и техника, 1982. 199 с.
28. Чернышев В.Д. Динамика показателей пигментов хлоропластов дальневосточных и интродуцируемых хвойных дендрария Горнотаежной станции // Биологические исследования на Горнотаежной станции. Владивосток: Дальнаука, 2004. Вып. 9. С. 106–114.
29. Широков А.И. Растения земного шара в Нижнем Новгороде. Н. Новгород: Изд-во Нижегородский государственный университет, 2010. 239 с.
30. Шлык А.А. О спектрофотометрическом определении хлорофиллов *a* и *b* // Биохимия. 1968. Т. 33. Вып. 2. С. 275–285.
31. Шлык А.А. Определение хлорофилла и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
32. Demmig-Adams B., Gilmore A.M., Adams W.W. In vivo functions of carotenoids in plants // FASEB J. 1996. V. 10. P. 404–412.
33. Goodwin T.W. Plant Carotenoid Research 1945–1985 // J. Plant Physiol. 1994. V. 143. № 4–5. P. 440–443.

The Main Pigment Content in Needles of Introduced Spruce in the Southern Taiga (Nizhnii Novgorod Region)

R. A. Vorob'ev, D. N. Teben'kova

The data on the content of the main pigments in the 1- and 2-year-old needles of introduced spruce (*Picea L.*) trees growing at the Botanical Garden of the Lobachevsky Nizhnii Novgorod State University are presented. The significant variability of the chlorophyll and carotinoid contents in the needles testifying to different rates of forming their pigment pool was found. Success of introducers' adaptation was assessed according to pigment characters. The hereditary pattern of steadily displaying differences between the introduced species by the content of the main pigments in needles was revealed. The data obtained provide the possibility to include indices of the pigment composition into a complex of characteristics for assessing prospects of the study species introduction.

Needles, introducers, photosynthesis, photosynthetic activity, pigments, spectrophotometry, chlorophyll a, chlorophyll b, (a + b) chlorophyll, chlorophyll a/chlorophyll b (ab^{-1}), carotinoids.