

УДК 581.331.2 : 58.036 : 582.475.2 (470.22)

DOI: 10.17072/1994-9952-2020-1-4-12.

И. Т. Кищенко

Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ АЗОТИСТЫХ ВЕЩЕСТВ И ЛИПИДОВ В ХВОЕ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ *PICEA* A. DIETR. В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ (КАРЕЛИЯ)

Исследования проводились в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета. Объектами служили аборигенный (*Picea fennica* (Regel) Kom.) и 5 интродуцированных (*P. pungens* Engelm., *P. obovata* Ledeb., *P. glauca* (Mill.) Britt., *P. omorica* (Pane) Purk., *P. mariana* Britt.) видов рода ель. Установлено, что в процессе адаптации интродуцированных видов к низким температурам зимы наибольшее участие принимают белковые вещества. Их количество значительно увеличивается при переходе от периода активного роста побегов к периоду глубокого покоя у всех изученных видов. Накопление белков вызывает снижение уровня суммарных свободных аминокислот большинства видов интродуцентов, в то время как у местного вида содержание аминокислот сохраняется на достаточно высоком уровне. В хвое большинства изученных видов к периоду глубокого покоя уменьшается доля глутаминовой кислоты и аланина и увеличивается доля аргинина и этаноламина в общей сумме аминокислот. Увеличение содержания суммарных липидов и фосфолипидов в хвое при переходе к периоду глубокого покоя менее существенное, чем белков. В хвое аборигенного вида, в сравнении с хвоей интродуцентов, суммарные липиды активнее используются в фазу интенсивного роста побегов. Несмотря на некоторые различия, интродуцированные виды рода *Picea* адаптируются к низким температурам с помощью тех же биохимических механизмов, что и местный вид. Это свидетельствует об успешной адаптации изученных интродуцированных видов к новым условиям существования.

Ключевые слова: *Picea*; азотистые вещества; липиды; хвоя; тайга; интродукция.

I. T. Kishchenko

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russian Federation

DYNAMICS OF THE CONTENT OF NITROGENOUS SUBSTANCES AND LIPIDS IN THE NEEDLES OF INTRODUCED SPECIES *PICEA* A. DIETR. IN THE TAIGA ZONE (KARELIA)

Studies were conducted in the Botanical Garden of Petrozavodsk State University, located in the taiga zone. The objects were 1 aboriginal (*Picea fennica* (Regel) Kom.) and 5 introduced (*P. pungens* Engelm. f. *glauca* Regel and f. *viridis* Regel, *P. obovata* Ledeb., *P. glauca* (Mill.) Britt., *P. omorica* (Pane) Purk., *P. mariana* Britt.). It is established that in the process of adaptation of introduced species *Picea* to low winter temperatures most of the involved proteins. Their number increases significantly during the transition from the period of active shoot growth to a period of deep rest have all studied species of *Picea*. The accumulation of proteins causes a decrease in the level of total free amino acids of most types of exotic species, while the local form of the amino acid content is maintained at a high level. In the needles of most of the studied species of *Picea* to the period of deep rest, the fraction of glutamic acid and albanina and increases the proportion of arginine and ethanolamine in the total amount of amino acids. The increase in the content of total lipids and phospholipids in the needles during the transition to a period of deep rest less significant than proteins. In the needles of native species in comparison with the needles of exotic species total lipids actively used in the phase of intensive growth of shoots. Despite some differences, the introduced species *Picea* adapted to endure low temperatures using the same biochemical mechanisms as a local view. This indicates successful adaptation of the studied introduced species *Picea* to new conditions of existence.

Key words: *Picea*; nitrogenous substances; lipids; needles; taiga; introduction.

Введение

Известно, что большинство аборигенных видов древесных растений таежной зоны России плохо переносят прогрессирующее загрязнение окружа-

ющей среды. Между тем виды хвойных растений других географических районов, в том числе и рода *Picea*, устойчивы к загазованности и задымленности, долговечны и весьма декоративны в течение всего года [Встовская, 1983; Плотникова, 1988]. Кроме того, многие из них отличаются значитель-

но большей продуктивностью, чем местные виды, и нередко способны к натурализации [Калуцкий, Болотов, 1983; Мамаев, Махиев, 1996]. Повышение биологического разнообразия естественных и искусственных фитоценозов, по мнению ряда исследователей [Мамаев, Махиев, 1996; Буданцев, 1999], возможно только через интродукцию древесных растений. Все это свидетельствует о необходимости интродукции хвойных и оценки их перспективности. Последняя может быть установлена лишь на основе всестороннего изучения адаптаций, происходящих у испытуемых растений в новых условиях произрастания [Ворошилов, 1960; Базилевская, 1964].

В Карелии основным экологическим фактором, лимитирующим рост и развитие растений, является низкая температура воздуха в зимний период. Исследованиями многих авторов [Новицкая, 1971; Сергеева, 1971; Туманов, 1979; Петухова, 1981; Трунова, 1990; Kontunen-Soppela, Laine, 2001; Welling, Palva, 2006; Kargiotidou, Deli, Galanopoulou, 2008; Семенова и др., 2017; Нохсоров, Дударева, Петров, 2019] показано, что устойчивость растений к низким температурам обеспечивается их подготовкой к периоду глубокого покоя, которая состоит в специальных физиологических и цитологических перестройках. Известно, что у многолетних растений, в том числе и древесных, при подготовке к периоду глубокого покоя идет дополнительный синтез белков и других высокомолекулярных веществ. Это способствует созданию структуры протоплазмы клеток, повышающей устойчивость растительных организмов к неблагоприятным факторам среды, и в частности, к отрицательным зимним температурам [Сергеев, Сергеева, 1977; Трунова, 1984, 1990; Drossopoulos, Nivavis, 1988; Kontunen-Soppela, Laine, 2001; Welling, Palva, 2006; Kargiotidou, Deli, Galanopoulou, 2008]. Аминокислоты представляют собой физиологически наиболее важную группу азотистых соединений, участвующих в синтезе различных веществ:

структурных белков, ферментов, нуклеиновых и органических кислот, сложных углеводов, жиров и др. [Кретович, 1980; Kontunen-Soppela, Laine, 2001; Welling, Palva, 2006; Kargiotidou, Deli, Galanopoulou, 2008; Fowden, 2015]. Поэтому аминокислоты прямо или косвенно связаны с биохимизмом ростовых процессов. Кроме того, их содержание является динамичным показателем, изменяющимся под действием различных факторов среды, в том числе и низких температур [Савицкая, 1965; Спиринов, Гаврилова, 1967; Durzan, 1968; Брянцева, 1973; Pietiläinen, Lähdesmäki, 1986]. Важная роль в процессах адаптации древесных растений к отрицательным температурам принадлежит мембранной фракции липидов – фосфолипидам. Показано, что накопление фосфолипидов в хвое *Picea fennica* в осенний период связано с новообразованием фосфолипидных мембран эндоплазматического ретикулума, диктиосом, и увеличением крист митохондрий [Родионов и др., 1983; Kontunen-Soppela, Laine, 2001; Welling, Palva, 2006; Kargiotidou, Deli, Galanopoulou, 2008]. Перестройка ультраструктуры клеток хвои осенью и связанное с ней накопление фосфолипидов являются важным условием высокой морозоустойчивости хвои. Состав азотистых веществ и липидов в хвое интродуцированных в Карелии видов до сих пор не изучался.

Цель исследований – определить устойчивость интродуцированных видов рода *Picea* к низкой температуре воздуха по динамике азотистых веществ и липидов в хвое.

Материалы и методы исследований

Исследования проводились в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета, расположенного в таежной зоне. Объектами служили аборигенный и 5 интродуцированных видов рода *Picea* (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика объектов исследований

Таксон	Место происхождения саженцев (ботсад–город)	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Наличие семенности
<i>Picea fennica</i> (Regel) Kom.	Петрозаводск	19	5.8	Нет
<i>P. fennica</i> (Regel) Kom.	Петрозаводск	50	16.0	Есть
<i>P. pungens</i> Engelm. f. <i>glauca</i> Regel	С.–Петербург	36	12.7	Есть
<i>P. pungens</i> Engelm. f. <i>viridis</i> Regel	С.–Петербург	36	10.7	Есть
<i>P. glauca</i> (Mill.) Britt.	С.–Петербург	33	11.2	Есть
<i>P. omorica</i> (Panc) Purk.	Бухарест	27	5.7	Нет
<i>P. mariana</i> Britt.	Бухарест	19	4.7	Нет
<i>P. obovata</i> Ledeb.	Минск	23	6.4	Нет

Для проведения биохимического анализа отбирали однолетнюю хвою с нескольких деревьев

каждого вида из средней части кроны с разных сторон 4 раза в год (2002–2003 гг.) в периоды

набухания вегетативных почек (май), интенсивного роста побегов (конец июня), перехода к глубокому покою (середина сентября), глубокого покоя (конец октября). Результаты проведенных ранее исследований [Кищенко, 2000] показали, что различия в сроках прохождения указанных фаз у изучаемых видов не превышают 1 недели, в связи с чем одновременное взятие образцов представлялось вполне корректным.

Содержание белков в свежем материале устанавливали по методу Г.А. Бузуна, К.М. Джемухадзе, Л.Ф. Милешко [1982] с применением красителя амидочерный 10. Извлечение аминокислот из растительного материала проводили по методике Б.П. Плешкова [1976], состав и содержание аминокислот определяли на автоматических аминокислотных анализаторах ААА-339 и ААА-881, отсчет аминокислот – на персональном компьютере. Липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола [Родионов, 1979]. Для выделения фракций фосфолипидов с целью изучения их жирнокислотного состава использовали метод тонкослойной хроматографии. Состав жирных кислот определяли газохроматографическим методом [Родионов, Захарова, 1979]. Хроматограммы регистрировали на измерительно-вычислительном комплексе ВК-1 и обсчитывали на ЭВМ. Образцы хвои для определения изоферментного состава пероксидазы замораживали жидким азотом и измельчали на электрической мельнице. Экстракцию ферментов из растительного материала проводили в трисглициновом буфере (рН 8.3), содержащем 0.1 ЭДТ 1% тритона X-100 [Ларионова, 1979]. Для очистки белков от фенолов применяли ионообменную смолу Дауэкс 1×8 (200–400 меш). Экстракцию вели в течение 1 ч. в холодильнике. Разделение изоферментов осуществляли методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле [Сафонов, Сафонова, 1969]. Окраску на геле зон с ферментативной активностью производили по В.И. Сафонову и М.П. Сафоновой [1979]. В качестве субстрата для пероксидазы использовали бензидин. Подвижность отдельных изоформ в электрическом поле, измеряемой величиной ОЭП (относительная электрофоретическая подвижность), рассчитывали путем деления расстояния, пройденного данной фракцией, на расстояние от старта до финиша, пройденное красителем-метчиком (бромфенол синий) [Садвакасова, Кунаева, 1987].

Результаты и их обсуждение

Азотистые вещества. Результаты биохимических исследований показали, что заметное повышение содержания азотистых веществ в хвое изученных видов рода *Picea* происходит при переходе растений из фазы активного роста побегов к пери-

оду глубокого покоя (табл. 2). У аборигенного вида (*P. fennica*) количество азотистых веществ в хвое увеличивается при этом в 3–4 раза, а у интродуцированных видов – в 3.5–5 раз. Наиболее высокий уровень белков в хвое отмечается у *P. mariana*, а наиболее низкий – у *P. glauca*.

У *P. fennica*, *P. omorica* и *P. obovata* усиление синтеза азотистых веществ к периоду глубокого покоя сопровождается вначале некоторым снижением уровня свободных аминокислот, а затем их возрастанием. У изучаемых интродуцированных видов (кроме *P. omorica*) в этот период наблюдается снижение концентрации свободных аминокислот. У *P. mariana* высокий уровень аминокислот отмечается в период набухания почек; к фазе интенсивного роста побегов он резко снижается (почти в 5 раз), а затем вновь возрастает к наступлению периода глубокого покоя (табл. 2). По нашим данным, только у двух изученных видов (*P. fennica*, *P. omorica*) свободные аминокислоты, обеспечив синтез значительного количества белков, сами накапливаются к периоду глубокого покоя. При качественном анализе аминокислот выяснили, что большую их часть составляют глутаминовая, γ -аминомасляная, аспарагиновая кислоты, пролин, аргинин, аланин, этаноламин (всего 19 аминокислот).

В период набухания почек у 50-летней *P. fennica* и у *P. mariana* – более половины, а у других видов – около трети общего количества свободных аминокислот составляет глутаминовая кислота. Во время вегетации ее процент несколько снижается, а при переходе к покою он падает. Исключение составляет *P. omorica*, у которой процентное содержание глутаминовой кислоты возрастает в период подготовки к глубокому покою (табл. 2). Глутаминовая кислота занимает ключевое положение в обмене аминокислот как универсальный донор и акцептор аминокислот. Она обеспечивает взаимодействие белкового и углеводного обменов, осуществляет ассимиляцию азота, его транспорт и запасание [Измайлов, Смирнов, 1977]. В процессе подготовки к росту глутаминовая кислота накапливается в хвое в свободном состоянии в больших количествах. Образование ее происходит в хлоропластах и митохондриях. В процессе роста новых побегов расход глутаминовой кислоты идет активнее ее синтеза, а при переходе древесного растения к зимнему покою новообразование кислоты параллельно со снижением активности фотосинтеза еще больше тормозится, зато увеличивается ее участие в образовании белковых структур, играющих защитную функцию в неблагоприятных условиях зимы; γ -аминомасляная кислота является продуктом декарбоксилирования глутаминовой кислоты [Измайлов, Смирнов, 1977] и может рассматриваться как запасной фонд по-

следней ввиду легкости их взаимных превращений [Судачкова, 1977].

Таблица 2

Содержание отдельных свободных аминокислот в хвое видов рода *Picea* в разные фенофазы, мкг/г сухого вещества (в скобках – процент от суммы аминокислот)

Таксон	Фенофаза			
	набухание почек	рост побегов	подготовка к покою	глубокий покой
Глутаминовая кислота				
<i>P. fennica</i> (19 лет)	603 (35)	203 (22)	118 (14)	153 (13)
<i>P. fennica</i> (50 лет)	1352 (52)	776 (36)	311 (27)	252 (12)
<i>P. pungens</i> f. <i>glauca</i>	348 (31)	219 (17)	68 (8)	109 (15)
<i>P. pungens</i> f. <i>viridis</i>	333 (35)	376 (24)	100 (9)	147 (10)
<i>P. glauca</i>	275 (26)	201 (20)	73 (12)	122 (16)
<i>P. mariana</i>	1034 (58)	80 (21)	258 (26)	177 (19)
<i>P. omarica</i>	366 (20)	271 (17)	187 (29)	197 (20)
<i>P. obovata</i>	696 (33)	403 (28)	299 (27)	125 (17)
γ-аминомасляная кислота				
<i>P. fennica</i> (19 лет)	261 (15)	166 (18)	80 (9)	165 (14)
<i>P. fennica</i> (50 лет)	220 (8)	221 (10)	62 (5)	265 (12)
<i>P. pungens</i> f. <i>glauca</i>	149 (14)	238 (19)	276 (33)	122 (16)
<i>P. pungens</i> f. <i>viridis</i>	103 (11)	331 (21)	160 (15)	399 (28)
<i>P. glauca</i>	265 (25)	251 (25)	48 (8)	99 (13)
<i>P. mariana</i>	145 (8)	99 (26)	76 (8)	171 (18)
<i>P. omarica</i>	139 (8)	319 (20)	44 (7)	171 (18)
Аргинин				
<i>P. fennica</i> (19 лет)	91 (50)	50 (5)	127 (15)	83 (7)
<i>P. fennica</i> (50 лет)	112 (4)	201 (9)	82 (7)	268 (13)
<i>P. pungens</i> f. <i>glauca</i>	50 (4)	36 (3)	60 (7)	110 (15)
<i>P. pungens</i> f. <i>viridis</i>	30 (3)	28 (2)	173 (16)	191 (13)
<i>P. glauca</i>	50 (5)	37 (4)	86 (14)	85 (11)
<i>P. mariana</i>	50 (3)	42 (4)	52 (5)	127 (13)
<i>P. omarica</i>	25 (1)	114 (7)	43 (7)	45 (5)
<i>P. obovata</i>	294 (14)	235 (16)	166 (15)	114 (16)
Этаноламин				
<i>P. fennica</i> (19 лет)	72 (4)	38 (4)	56 (7)	83 (7)
<i>P. fennica</i> (50 лет)	74 (3)	32 (2)	61 (5)	130 (6)
<i>P. pungens</i> f. <i>glauca</i>	61 (6)	41 (3)	51 (6)	69 (9)
<i>P. pungens</i> f. <i>viridis</i>	54 (6)	47 (3)	64 (6)	76 (5)
<i>P. glauca</i>	59 (6)	60 (6)	53 (9)	46 (6)
<i>P. mariana</i>	45 (2)	21 (6)	76 (8)	99 (10)
<i>P. omarica</i>	54 (3)	75 (5)	44 (7)	57 (6)
<i>P. obovata</i>	53 (2)	26 (2)	53 (5)	69 (10)

В состав белков она не входит, но является донором аминных групп и углеродного скелета при синтезе белка [Савицкая, 1965]. У *P. mariana*, *P. omarica* и *P. pungens* f. *glauca* динамика процентного содержания γ-аминомасляной кислоты противоположна изменению процента глутаминовой кислоты в хвое: увеличение доли одной кислоты в сумме аминокислот при переходе из одной фенофазы в другую сопровождается снижением доли другой (табл. 2). У всех изучаемых видов, кроме *P. omarica* и *P. obovata*, повышается процентное содержание аргинина в хвое к периоду глубокого покоя. По данным С.М. Брея [1986], аргинин является запасной формой азота при перезимовке. Значит, большинство видов рода *Picea*

запасает некоторую часть азота на зиму в виде аминокислоты аргинина. Вместе с аминокислотами на аминокислотном анализаторе обнаружен и аминспирт этаноламин. Известно, что он входит в состав группы фосфолипидов, называемых кефалинами, которые преобладают в мембранах митохондрий [Кретович, 1980]. Доля этаноламина в сумме аминокислот растет к периоду глубокого покоя в хвое всех изучаемых видов, за исключением *P. glauca*.

Липиды. Содержание суммарных липидов в хвое в фазу набухания почек более низко у интродуцентов по сравнению с местным видом, за исключением *P. omarica*, которая во все сроки ис-

следования отличается высоким уровнем этих соединений (табл. 3). Во время интенсивного роста побегов у интродуцированных видов отмечается незначительное накопление липидных веществ, в то время как у *P. fennica* происходит их снижение. Вероятно, характер использования этих высокоэнергетических соединений у разных видов различен, о чем свидетельствует и существенная разница в процессах роста и развития [Кищенко, 1995]. Это прежде всего касается нейтральных липидов, которые составляют основную часть суммарных липидов и содержат ди- и триглицериды, являющиеся предшественниками в синтезе ряда соединений, необходимых для новообразования структур [Jamieson, Reid, 1972]. К периоду глубокого покоя хвоя всех видов рода *Picea* накапливает липиды.

Результаты наших исследований показали, что в динамике фосфолипидов у исследуемых видов ели прослеживается одна и та же тенденция: к периоду глубокого покоя содержание их повышается. Уровень такого накопления неодинаков у разных видов ели. Минимальный запас фосфолипидов отмечен у *P. fennica* и *P. obovata*.

Анализируя в целом данные по динамике некоторых показателей азотного и липидного обменов елей при переходе растений от активного роста к

глубокому покою (табл. 3), можно отметить, что у *P. fennica* значительно повышается содержание белков (в 3–4 раза) и незначительно – суммарных свободных аминокислот у молодой *P. fennica* (у средневозрастной *P. fennica* сумма аминокислот не изменяется); несколько возрастает концентрация суммарных липидов и фосфолипидов (соответственно на 25 и 40%). У *P. pungens* f. *viridis*, *P. omorica* и *P. obovata* заметно повышается содержание белков в хвое (в 2 с лишним раза) при уменьшении суммы свободных аминокислот (почти вдвое); количество суммарных липидов и фосфолипидов увеличивается, причем наиболее заметно (соответственно на 80 и 56%) – у *P. pungens* f. *glauca* и f. *viridis* и *P. glauca* больше других видов накапливают в хвое белки (в 4.7–5.2 раза) при незначительном снижении концентрации аминокислот, а также суммарные липиды (и фосфолипиды у *P. pungens* f. *viridis*). *P. mariana* отличается от других видов тем, что при переходе к периоду глубокого покоя в ее хвое примерно, в равной степени, повышается количество белков и свободных аминокислот (соответственно в 2.9 и 2.5 раза). Кроме того, происходит незначительное увеличение содержания суммарных липидов при почти неизменном уровне фосфолипидов.

Таблица 3

Отношение содержания вещества в хвое в период глубокого покоя к его содержанию в период интенсивного роста побегов у видов рода *Picea*

Таксон	Белки	Сумма свободных аминокислот	Суммарные липиды	Фосфолипиды
<i>P. fennica</i> (19 лет)	3.3	1.3	1.4	1.2
<i>P. fennica</i> (50 лет)	4.0	1.0	1.2	1.2
<i>P. pungens</i> f. <i>glauca</i>	2.2	0.6	1.8	1.6
<i>P. pungens</i> f. <i>viridis</i>	4.7	0.9	1.3	1.4
<i>P. glauca</i>	5.2	0.8	1.2	0.9
<i>P. mariana</i>	2.9	2.5	1.1	1.0
<i>P. omorica</i>	2.6	0.6	1.0	1.2
<i>P. obovata</i>	2.8	0.5	1.4	1.4

Таким образом, выявлены некоторые тенденции в изменении процентного содержания отдельных аминокислот в хвое разных видов рода *Picea* при переходе от роста побегов к глубокому покою: наблюдается уменьшение доли глутаминовой кислоты и увеличение доли аргинина и этаноламина в общей сумме аминокислот. Среди изучаемых видов выделяется *P. omorica*, у которой иначе, чем у других объектов исследования, изменяется процент глутаминовой кислоты и аргинина, и *P. glauca*, с отличающейся динамикой этаноламина.

Все изученные виды можно условно разделить на следующие три группы по характеру изменения исследуемых показателей метаболизма при переходе дерева от роста к глубокому покою (табл. 2):

1 группа – *P. fennica* и *P. obovata* (местные ви-

ды) – в процессе адаптации к зиме важная роль принадлежит белкам, но участвуют и суммарные липиды, фосфолипиды. Количество свободных аминокислот не уменьшается.

2 группа – интродуцированные виды *P. pungens* f. *glauca* и f. *viridis*, *P. omorica* и *P. glauca* – в процессе адаптации к зиме велико значение белков, усиленный синтез которых приводит к уменьшению уровня свободных аминокислот. У них в разной степени накапливаются суммарные липиды и фосфолипиды.

3 группа – интродуцент *P. mariana* – усиление синтеза белков не приводит к снижению содержания аминокислот, уровень которых растет почти в той же степени, что и белков. Суммарные липиды и фосфолипиды в процессе адаптации к условиям

зимы, вероятно, играют незначительную роль.

Таким образом, при переходе ели от роста к глубокому покою наибольшее участие в процессах приспособления к перенесению низких температур зимы принимают белковые вещества, в меньшей степени – фосфолипиды. Накопление суммарных липидов может иметь не только защитное значение, но и играть запасающую роль в растении. Липиды – наиболее энергоемкие запасные органические вещества. Сумма свободных аминокислот оказалась показателем, наиболее изменчивым у разных видов *Picea*: у одних его величина растет при переходе к покою, у других – падает. У большинства видов этого рода к наступлению глубокого покоя увеличивается доля этаноламина и аргинина и уменьшается доля глутаминовой кислоты в общей сумме аминокислот.

Заключение

Проведенные исследования позволили установить, что в процессе адаптации интродуцированных видов рода *Picea* к низким температурам зимы наибольшее участие принимают белковые вещества. Их количество значительно увеличивается при переходе от периода активного роста побегов к периоду глубокого покоя у всех изученных видов рода *Picea*. Накопление белков вызывает снижение уровня суммарных свободных аминокислот большинства видов интродуцентов, в то время как у местного вида содержание аминокислот сохраняется на достаточно высоком уровне. Исключением из интродуцентов является *P. mariana*, в хвое которой уровень свободных аминокислот повышается к периоду глубокого покоя почти в той же степени, что и белков. В хвое большинства изученных видов рода *Picea* к периоду глубокого покоя уменьшается доля глутаминовой кислоты и аланина и увеличивается доля аргинина и этаноламина в общей сумме аминокислот. Увеличение содержания суммарных липидов и фосфолипидов в хвое при переходе к периоду глубокого покоя менее существенное, чем белков. В хвое аборигенного вида в сравнении с хвоей интродуцентов, суммарные липиды активнее используются в фазу интенсивного роста побегов.

Несмотря на некоторые различия, интродуцированные виды рода *Picea* приспособляются к перенесению низких температур с помощью тех же биохимических механизмов, что и местный вид. Это свидетельствует об успешной адаптации изученных интродуцированных видов к новым условиям существования.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект 18-44-100002 p_a).

Библиографический список

- Базилевская Н.А. Теория и методы интродукции растений. М.: Наука, 1964. 130 с.
- Брей С.М. Азотный обмен в растениях. М.: Агропромиздат, 1986. 199 с.
- Брянцева З.Н. Азотный и фосфорный обмен кукурузы в связи с измененной интенсивностью ее роста // Физиологические механизмы адаптации и устойчивости у растений. Новосибирск: Наука, 1973. Ч. 2. С. 67–76.
- Буданцев Л.Ю. Биологическое разнообразие растительного мира, разные аспекты – одна задача // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: материалы 2-й Междунар. науч. конф. СПб., 1999. С. 12–14.
- Бузун Г.А., Джемухадзе К.М., Милешко Л.Ф. Определение белка в растениях с помощью амидочерного // Физиология растений. 1982. Т. 29, вып. 1. С. 198–204.
- Встовская Т.Н. Интродукция древесных растений Дальнего Востока и Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. С. 196 с.
- Ворошилов В.Н. Ритм развития у растений. М.: Наука, 1960. 312 с.
- Измайлов С.М., Смирнов А.М. Функциональная компартиментация дикарбоновых аминокислот в растительной клетке // Известия АН СССР. Сер. Биол. 1977. Т. 5. С. 733–746.
- Калуцкий К.К., Болотов Н.А. Биоэкологические особенности лесной интродукции // Лесная интродукция. Воронеж, 1983. С. 4–14.
- Кищенко И.Т. Влияние экологических факторов на развитие представителей рода *Picea* (*Pinaceae*) в условиях интродукции // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 8. С. 11–18.
- Кищенко И.Т. Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства *Pinaceae* Lindl. в условиях Карелии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2000. 212 с.
- Кретович В. Биохимия растений. М.: Наука, 1980. 445 с.
- Ларионова А.Я. Динамика электрофоретических спектров хвои лиственницы // Известия Сибирского отделения АН СССР. Сер. биол. наук. 1979. № 10/2. С. 97–100.
- Мамаев С.А., Махиев А.К. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // Лесоведение. 1996. № 6. С. 3–10.
- Новицкая Ю.Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. Л.: Наука, 1971. 117 с.
- Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Петров К.А. Состав и содержание липидов и их жирных кислот в хвое *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. при закаливании к низкой температуре в усло-

- виях криолитозоны Якутии // Физиология растений. 2019. Т. 66, № 4. С. 286–294.
- Петухова И.П. Эколого-физиологические основы интродукции древесных растений. М.: Наука, 1981. 124 с.
- Плешков Б.П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1976. 255 с.
- Плотникова Л.С. Научные основы интродукции и охраны древесных растений флоры СССР. М.: Наука, 1988. 263 с.
- Родионов В.С. Методы хроматографии и количественного анализа галакто- и фосфолипидов листьев растений // Известия АН СССР. Сер. Биол. 1979. № 2. С. 238–250.
- Родионов В.С., Захарова Л.С. Исследование состава жирных кислот глицеролипидов в листьях картофеля // Биохимия. 1979. Т. 44, вып. 9. С. 1706–1714.
- Родионов В.С., Ильинова М.К., Степанова А.А. Динамика содержания жирных кислот нейтральных липидов, глико- и фосфолипидов в однолетней хвое сосны обыкновенной в годичном цикле // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск: Карелия, 1983. С. 8–96.
- Савицкая Н.Н. О содержании свободных аминокислот в растениях ячменя при недостатке воды в почве // Физиология растений. 1965. Т. 12, № 2. С. 349–30.
- Садвакасова Г.Г., Кунаева Р.М. Некоторые физико-химические и биологические свойства пероксидазы растений // Физиология и биохимия культурных растений. 1987. Т. 19, № 2. С. 107–119.
- Сафонов В.И., Сафонова М.П. Анализ белков растений методом вертикального микроэлектрофореза в полиакриламидном геле // Физиология растений. 1969. Т. 16, № 2. С. 350–356.
- Сафонов В.И., Сафонова М.П. Исследование белков и ферментов растений методом микроэлектрофореза в полиакриламидном геле // Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 113–136.
- Семенова Н.В. и др. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои и каллусов некоторых хвойных: *Pinus sylvestris* L., *Picea pungens* Engelm., *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc. и *Larix sibirica* Ledeb. // Биологические мембраны. 2017. № 34. С. 298–306.
- Сергеев Л.И., Сергеева К.А. Структурно-метаболические механизмы адаптации древесных растений к неблагоприятным факторам среды // Сезонные структурно-метаболические ритмы и адаптация древесных растений. Уфа, 1977. С. 11–36.
- Сергеева К.А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. М.: Наука, 1971. 174 с.
- Стирин А.С., Гаврилова Л.П. Рибосома. М.: Наука, 1967. 125 с.
- Судачкова Н.В. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977. 220 с.
- Трунова Т.И. Физиологические и биохимические основы адаптации растений к морозу // Сельскохозяйственная биология. 1984. № 6. С. 3–10.
- Трунова Т.И. Физиолого-биохимические основы адаптации и морозостойкости растений // Второй съезд ВОФР. Тез. докл. М., 1990. С. 91.
- Туманов И.И. Физиология закалывания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 352 с.
- Drossopoulos J.B., Niavis C.A. Seasonal changes of the metabolites in the leaves, bark and xylem tissues of olive tree (*Olea europea* L.) 1. Nitrogenous compounds // Ann. Bot. 1988. Vol. 2, № 3. P. 313–320.
- Durzan D.J. Nitrogen metabolism of *Picea glauca*. Seasonal changes of free amino acids in buds, shoot apices and leaves and the metabolism of uniformly labelled ¹⁴C-1- arginine by buds during the onset of dormancy // Canad J. Botany. 1968. Vol. 46, № 7. P. 909–912.
- Fowden Z. Aspects of amino acid metabolism in plants // Ann. Rev. Plant. Physiol. 2015. № 18. P. 85–106.
- Jamieson G. R., Reid E. H. The leaf lipids of some conifer species // Phytochemistry. 1972. Vol. 11, № 1. P. 269–275.
- Kargiotidou A., Deli D., Galanopoulou D. Temperature and light regulate delta-12 fatty acid desaturases (FAD2) at a transcriptional level in cotton (*Gossypium hirsutum*) // J. Exp. Bot. 2008. № 59. P. 2043–2056.
- Kontunen-Soppela S., Laine K. Seasonal Fluctuation of Dehydrins Is Related to Osmotic Status in Scots Pine Needles // Trees. 2001. № 15. P. 425–430.
- Pietilainen P., Lahdesmaki P. Tree amino acid and protein levels and glutamyltransferase activity in *Pinus sylvestris* apical buds and shoots during the growing season // Scand. J. Forest. Res. 1986. Vol. 1, № 4. P. 387–395.
- Welling A., Palva E.T. Molecular Control of Cold Acclimation in Trees // Physiol. Plant. 2006. № 127. P. 167–181.

References

- Bazilevskaya N.A. *Teorija i metody introdukcii rastenij* [Theory and methods of plant introduction]. Moscow, Nauka Publ., 1964. 130 p. (In Russ.).

- Brey S.M. *Azotnyj obmen v rastenijach* [Nitrogen metabolism in plants]. Moscow, Agropromizdat Publ, 1986. 199 p. (In Russ.).
- Bryantseva Z. N. [Nitrogen and phosphorus metabolism of corn in connection with the changed intensity of its growth]. *Fiziologičeskie mehanizmy adaptacii i ustojčivosti u rastenij* [Physiological mechanisms of adaptation and stability of plants. Part 2]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1973, pp. 67-76. (In Russ.).
- Budantsev L.Yu. [Biological diversity of the plant world, different aspects – one task]. *Biologičeskoe raznoobrazie. Introdukcija rastenij* [Biological diversity. Plant introduction. Mater. 2nd Intern. scientific. Conf. (20–23 April 1999)]. St-Peterburg, 1999, pp. 12-14. (In Russ.).
- Buzun G.A., Dzhemuhadze K.M., Milesško L.F. [Determination of protein in plants using amido black]. *Fiziologija rastenij*. V. 29, Iss. 1 (1982): pp. 198-204. (In Russ.).
- Vstovskaja T.N. *Introdukcija drevesnyh rastenij Dal'nego Vostoka i Zapadnoj Sibiri* [Introduction of woody plants in the Far East and Western Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1983. 196 p. (In Russ.).
- Voroshilov V.N. *Ritm razvitija u rastenij* [The rhythm of development of plants]. Moscow, Nauka Publ., 1960. 312 p. (In Russ.).
- Izmailov C.M., Smirnov A.M. [Functional compartmental dicarboxylic amino acids in a plant cell]. *Izvestija AN SSSR. Ser. Biol.* V. 5 (1977): pp. 733-746. (In Russ.).
- Kalutsky K.K., Bolotov N.A. [Bioecological aspects of forest introduction]. *Lesnaja introdukcija* [Introduction the Forest]. Voronezh, 1983, pp. 4-14. (In Russ.).
- Kishchenko I.T. [The Influence of environmental factors on the development of the genus *Picea* (*Pinaceae*) in the conditions of introduction]. *Botaničeskij žurnal*. V. 80, N 8 (1995): pp. 11-18. (In Russ.).
- Kishchenko I.T. *Rost i razvitie aborigennyh i introducirovannyh vidov semejstva Pinaceae Lindl. v uslovijach Karelii* [The Growth and development of indigenous and introduced species of the family Pinaceae Lindl. in the conditions of Karelia]. Petrozavodsk, Izdatel'stvo PetrGU Publ., 2000. 212 p. (In Russ.).
- Kretovich V. *Biochimija rastenij* [Biochemistry of plants]. Moscow, Nauka Publ., 1980. 445 p. (In Russ.).
- Larionova A.Ya. [Dynamics of electrophoretic spectra of larch needles]. *Izvestija Sibirskogo otdelenija AN SSSR. Ser. biol. nauk.* N 10/2 (1979): pp. 97-100. (In Russ.).
- Mamaev S.A., Mahiev A.K. [Problems of biological diversity and its maintenance in forest ecosystems] *Lesovedenie*. N 6 (1996): pp. 3-10. (In Russ.).
- Novitskaya Yu.E. *Osobennosti fiziologo-biohimičeskich processov v chvoe i pobegach eli v uslovijach Severa* [Peculiarities of physiological and biochemical processes in the needles and shoots of spruce in the North]. Leningrad, Nauka Publ., 1971. 117 p. (In Russ.).
- Nochsovov V.V., Dudareva L.V., Petrov K.A. [Composition and content of lipids and their fatty acids in the needles of *Pinus sylvestris* L. and *Picea obovata* Ledeb. when quenched to low temperature in the permafrost of Yakutia] *Fiziologija rastenij*. V. 66, N 4 (2019): pp. 286-294. (In Russ.).
- Petukhova I.P. *Ėkologo-fiziologičeskie osnovy introdukcii drevesnyh rastenij* [Ecological-fiziologičeskie basis of introduction of woody plants]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 124 p. (In Russ.).
- Pleshkov B.P. *Praktikum po biochimii rastenij* [Workshop on plant biochemistry]. Moscow, Kolos Publ., 1976. 255 p.
- Plotnikova L.S. *Naučnye osnovy introdukcii i ochrany drevesnyh rastenij flory SSSR* [The Scientific basis of the introduction and protection of woody plants of the USSR flora]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 263 p. (In Russ.).
- Rodionov V.S., Zaharova L.S. [Study of the composition of fatty acids of glycerolipids in potato leaves]. *Biochimija*. V. 44, Iss. 9 (1979): pp. 1706-1714. (In Russ.).
- Rodionov, V.S., Ilyinova M.K., Stepanova A.A. [The Dynamics of the content of fatty acids of the neutral lipids, Glyco – and phospholipids in the first year needles of Scots pine to the annual cycle]. *Lipidnyj obmen drevesnyh rastenij v uslovijach Severa* [Lipid metabolism in woody plants in the North]. Petrozavodsk, Karelia Publ., 1983, pp. 8-96. (In Russ.).
- Sadvakasova G.G., Kunaeva R.M. [Some physicochemical and biological properties of plant]. *Fiziologija i biochimija kul'turnych rastenij*. V. 19, N 2 (1987): pp. 107-119. (In Russ.).
- Safonov V.I., Safonova M.P. [Analysis of plant proteins by the method of vertical microelectrophoresis in polyacrylamide gel]. *Fiziologija rastenij*. V. 16, N 2 (1969): pp. 350-356. (In Russ.).
- Safonov V.I., Safonova M.P. [The study of plant proteins and enzymes by microelectrophoresis in polyacrylamide gel]. *Biohimičeskie metody v fiziologii rastenij* [Biochemical methods in plant physiology]. Moscow, 1971, pp. 113-136. (In Russ.).
- Savitskaya N.N. [On the content of free amino acids in barley plants with a lack of water in soil]. *Fiziologija rastenij*. V. 12, N 2 (1965): pp. 349-350. (In Russ.).
- Semenova N.V., Makarenko, S.P., Shmakov V.N.,

- Konstantinov Y.M., Dudareva, L.V. [Fatty acid composition of total lipids of the needles and calli of some conifers: *Pinus sylvestris* L., *Picea pungens* Engelm., *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc. and *Larix sibirica* Ledeb.]. *Biologičeskie membrany*. N 34 (2017): pp. 298-306. (In Russ.).
- Sergeev L.I., Sergeeva K.A. [Structural-metabolic mechanisms of adaptation of woody plants to adverse factors of environment]. *Sezonnye strukturno-metaboličeskie ritmy i adaptacija drevesnykh rastenij* [Seasonal structural-metabolic rhythms and adaptation of woody plants]. Ufa, 1977, pp. 11-36. (In Russ.).
- Sergeeva K.A. *Fiziologičeskie i biohimičeskie osnovy zimostojkosti drevesnykh rastenij* [Physiological and biochemical basis of winter hardiness of woody plants]. Moscow, Nauka Publ., 1971. 174 p. (In Russ.).
- Spirin A.S., Gavrilova L.P. *Ribosoma* [The Ribosome]. Moscow, Nauka Publ., 1967. 125 p. (In Russ.).
- Sudachkova N.V. *Metabolizm chvojnykh i formirovanie drevesiny* [Metabolism of conifers and the formation of wood]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1977. 220 p. (In Russ.).
- Trunova T.I. [Physiological and biochemical bases of adaptation of plants to frost] *Sel'skochozjajstvennaja biologija*. N 6 (1984): pp. 3-10. (In Russ.).
- Trunova T.I. [Physiological and biochemical basis of adaptation and hardiness of plants] *Vtoroj s"ezd VOFR. Tez. dokl.* [The Second Congress WOR. Proc. Dokl.]. Moscow, 1990, p. 91. (In Russ.).
- Tumanov I.I. *Fiziologija zakalivaniya i morozostojkosti rastenij* [Physiology of hardening and frost resistance of plants]. Moscow, Nauka Publ., 1979. 352 p. (In Russ.).
- Drossopoulos J.B., Niasis C.A. Seasonal changes of the metabolites in the leaves, bark and xylem tissues of olive tree (*Olea europea* L.) 1. Nitrogenous compounds. *Ann. Bot.* V. 2, N 3 (1988): pp. 313-320.
- Durzan D.J. Nitrogen metabolism of *Picea glauca*. Seasonal changes of free amino acids in buds, shoot apices and leaves and the metabolism of uniformly labelled ^{14}C -1 – arginine by buds during the onset of dormancy. *Canad. J. Botany*. V. 46, N 7 (1968): pp. 909-912.
- Fowden Z. Aspects of amino acid metabolism in plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* N 18 (2015): pp. 85-106.
- Jamieson G.R., Reid E.H. The leaf lipids of some conifer species. *Phytochemistry*. V. 11, N 1 (1972): pp. 269-275.
- Kargiotidou A., Deli D., Galanopoulou D. Temperature and light regulate delta-12 fatty acid desaturases (FAD2) at a transcriptional level in cotton (*Gossypium hirsutum*). *J. Exp. Bot.* N 59 (2008): pp. 2043-2056.
- Kontunen-Soppela S., Laine K. Seasonal Fluctuation of Dehydrins Is Related to Osmotic Status in Scots Pine Needles. *Trees*. N 15 (2001): pp. 425-430.
- Pietilainen P., Lahdesmaki P. Tree amino acid and protein levels and glutamyltransferase activity in *Pinus sylvestris* apical buds and shoots during the growing season. *Scand. J. Forest. Res.* V. 1, N 4 (1986): pp. 387-395.
- Welling A., Palva E.T. Molecular Control of Cold Acclimation in Trees. *Physiol. Plant.* N 127 (2006): pp. 167-181.

Поступила в редакцию 11.12.2019

Об авторе

Кищенко Иван Тарасович, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и физиологии растений, член-корр. РАН
ФГБОУВО «Петрозаводский государственный университет»
ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-1039-1020>
185910, Петрозаводск, пр. Ленина, 33;
ivanki@karelia.ru; +79535275529

About the author

Kishchenko Ivan Tarasovich, doctor of biology, professor of the Department of Botany and Plant Physiology, corresponding member RAE
Petrozavodsk State University.
ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-1039-1020>
185910, Petrozavodsk, pr. Lenin, 33;
ivanki@karelia.ru; +79535275529

Информация для цитирования:

Кищенко И.Т. Динамика содержания азотистых веществ и липидов в хвое интродуцированных видов *Picea A. Dietr.* в таежной зоне (Карелия) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2020. Вып. 1. С. 4–12. DOI: 10.17072/1994-9952-2020-1-4-12.

Kishchenko I.T. [Dynamics of the content of nitrogenous substances and lipids in the needles of introduced species *Picea A. Dietr.* in the taiga zone (Karelia)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 1 (2020): pp. 4-12. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2020-1-4-12.

