

Группа насаждений — это совокупность фитоценозов в пределах класса лесов с древесным ярусом одинаковой продуктивности. Группа насаждений определяется на основании средней высоты древесного яруса и его возраста. Группа насаждений является основной синтаксономической единицей лесных растительных сообществ и по объему равна примерно типу леса существующей лесотипологической классификации.

Ассоциация объединяет насаждения с относительно однородным напочвенным покровом.

Таким образом, согласно предложенной нами классификации, сосновые леса подразделяются на два класса по влагообеспеченности, на двенадцать групп по продуктивности и среди них выделено 22 ассоциации. Классификация основана на использовании условий местопрорастания и видовой структуры растительных сообществ. При данном эколого-флористическом подходе ведущая синтаксономическая роль принадлежит экологическим показателям, а фитоценотические имеют второстепенное значение. Преимущественное внимание при классификации уделено основному компоненту лесных растительных сообществ, т. е. преобладающей (главной) древесной породе.

Summary

Classification is based on utilization of growth conditions and the specific structure of plant communities. According to this classification coniferous forests are divided into two classes by water provision and into 12 groups of plantations by productivity, and out of them 22 associations were selected by the specific structure of surface soil cover. The basic syntaxonomic unit is a group of plantations uniting phytocenoses within a class of forests with woody tiers of equal productivity (estimated productivity).

Литература

1. Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978.
2. Юркевич И. Д. Выделение типов лесов при лесостроительных работах. Мн., 1980.
3. Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Ловчий Н. Ф. Типы и ассоциации черноольховых лесов (по исследованиям в БССР). Мн., 1968.
4. Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф. Сосновые леса Белоруссии: Типы, ассоциации, продуктивность. Мн., 1984.

*Институт экспериментальной ботаники
им. В. Ф. Купревича АН Беларуси*

*Поступила в редакцию
19.06.95*

УДК 634.738.581.19

*Ж. А. РУПАСОВА, О. В. МОРОЗОВ, В. А. ИГНАТЕНКО,
В. Г. РУСАЛЕНКО, Р. Н. РУДАКОВСКАЯ, Н. П. ПРИЛИЩ,
Е. Н. МАТЮШЕВСКАЯ*

ВЛИЯНИЕ ПОЛИПЛОИДИИ БРУСНИКИ ОБЫКНОВЕННОЙ НА НАКОПЛЕНИЕ В ЛИСТЬЯХ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

Одним из важных элементов интродукционной работы, направленной на обогащение местной флоры растениями из других регионов, является их селекционное улучшение с целью повышения биологической продуктивности и выхода биологически активных соединений. Особую актуальность это обретает при работе с лекарственными растениями, в частности с брусникой обыкновенной, лист которой является ценным фармакопейным сырьем.

Направленное изменение морфологических характеристик и биопродукционных параметров гибридов в результате скрещивания неизбежно должно повлечь за собой определенные изменения в их химическом составе и прежде всего — в химизме ассимилирующих органов как наиболее активно метаболизирующих частей растений.

Для выявления последних у растений брусники обыкновенной было проведено сравнительное изучение 27 показателей химического состава разновозрастных листьев у диплоидной ($2n=24$), триплоидной ($2n=36$) и тетраплоидной ($2n=48$) ее форм, интродуцированных из Магаданской области, и произ-

растающих в настоящее время в составе коллекции ЦБС АН Беларуси на торфяной почве в Ганцевичском районе Брестской обл. В конце вегетационного периода 1994 г., в оптимальный для местных условий срок заготовки брусничного листа, были отобраны у трех перечисленных выше объектов старые листья, сформированные в предыдущие годы, и молодые листья прироста текущего года.

В усредненных пробах разновозрастных листьев были определены следующие показатели: содержание сухого вещества; аскорбиновой кислоты (витамина С); титруемых кислот (общей кислотности); фотосинтезирующих пигментов — хлорофиллов *a* и *b*, β -каротина и суммы каротиноидов; минеральных элементов — азота, фосфора, калия, кальция, магния, железа, марганца, цинка и бора; углеводов — водорастворимых сахаров (глюкозы, фруктозы и сахарозы), пектиновых веществ (гидропектина и протопектина), крахмала; хлорогеновых и бензойной кислот; полифенолов (антоциановых пигментов, катехинов, флавонолов), а также активность окислительно-восстановительных ферментов — пероксидазы и полифенолоксидазы.

Все определения произведены с использованием общепринятых методов получения аналитической информации [1] в 3—5-кратной биологической повторности. Данные обрабатывали на ЭВМ ЕС 1020 и БЭСМ-6, используя указания Г. Ф. Лакина [2] и В. М. Шмидта [3]. При этом средняя квадратичная ошибка среднего не превышала 4—5 % и в большинстве случаев составляла 1,5—2 %.

При изучении характера накопления пластидных пигментов в ассимилирующих органах брусники обыкновенной разной плоидности было установлено, что суммарная концентрация хлорофиллов и в перезимовавших, прошлогодних листьях, и в листьях прироста текущего года варьировала в близком, но достаточно широком диапазоне значений — от 137—139 до 248—256 мг% сухого вещества (табл. 1). При этом было отмечено существенное (в 1,8 раза) увеличение суммы хлорофиллов при заметном усилении роли хлорофилла *b* как в старых, так и в молодых листьях триплоидной формы относительно таковых диплоидной. В то же время различия в комплексе желтых пигментов пластид оказались менее выраженными. Так, общее содержание каротиноидов в старых и молодых листьях триплоидной формы возросло по сравнению с диплоидной лишь в 1,1 и 1,2 раза соответственно. При этом только в старых листьях наблюдалось усиление роли восстановленной формы желтых пигментов. Значительное отставание темпов активизации биосинтеза каротиноидов относительно хлорофиллов при увеличении числа хромосом в данном случае привело к заметному расширению соотношения этих двух групп пигментов в обеих категориях листьев.

Параметры фотосинтетического аппарата старых листьев тетраплоидной формы брусники оказались идентичными установленным для старых листьев триплоидной формы. В молодых же листьях прироста текущего года они были сопоставимы с наблюдаемыми у диплоидной формы.

Изучение роли генетического фактора в формировании макроэлементного состава листьев брусники показало, что общее накопление элементов этой группы у триплоидов и тетраплоидов оказалось вполне сопоставимым с наблюдаемым у диплоидов (табл. 2). Однако увеличение числа хромосом сопровождалось заметными сдвигами соотношения данных элементов. В частности, наблюдалось усиление аккумуляции N в старых листьях при ее ослаблении в молодых, более выраженное у тетраплоидной формы. Для P также было отмечено увеличение концентраций в старых листьях при сопоставимом с диплоидной формой уровне его накопления в молодых листьях. Триплоиды и тетраплоиды характеризовались также более активным по сравнению с диплоидами усвоением K, что проявилось уже в обеих категориях листьев. Для Ca и Mg в большинстве случаев отмечалось снижение концентраций, более значительное у тетраплоидной формы, у которой лишь в старых листьях было зафиксировано двукратное превышение уровня Mg относительно диплоидной формы.

Изменения в характере усвоения отдельных макроэлементов, обусловленные генетическими особенностями растений с разным числом хромосом, при-

Т а б л и ц а 1. Содержание пластидных пигментов в ассимилирующих органах брусники обыкновенной разной плоидности, мг % сухого вещества

Форма брусники	Категория листьев	Содержание сухого вещества, %	Хлорофиллы				Каротиноиды			β-каротин		Хлорофиллы Каротиноиды
			a	b	a+b	a/b	Σ - каротиноидов	β - каротин	ксантофиллы	β-каротин		
										Ксантофиллы	β-каротин	
Диплоидная	старые	50,93	86,02	50,68	136,70	1,70	29,08	6,05	23,03	0,26	4,70	
	молодые	49,69	93,22	45,40	138,62	2,05	32,20	8,13	24,07	0,34	4,30	
Триплоидная	старые	44,00	141,48	104,54	246,02	1,35	32,09	9,50	22,59	0,42	7,67	
	молодые	39,29	151,28	104,99	256,27	1,44	38,81	10,21	28,60	0,36	6,60	
Тетраплоидная	старые	46,64	142,58	106,00	248,58	1,34	30,02	8,19	21,83	0,38	8,28	
	молодые	39,76	92,25	49,04	141,29	1,88	31,59	5,23	26,36	0,20	4,47	

Т а б л и ц а 2. Содержание минеральных элементов в ассимилирующих органах брусники обыкновенной разной плоидности

Форма брусники	Категория листьев	Макроэлементы, % сухого вещества										Микроэлементы, мг/кг сухого вещества					
		N	P	K	Ca	Mg	Σ	Fe	Mn	Zn	B	Σ	Fe	Mn	Zn	B	Σ
Диплоидная	старые	0,64	0,12	0,34	1,05	0,08	2,23	574,5	843,5	25,0	10,0	1453,0					
	молодые	0,80	0,19	0,47	0,62	0,15	2,23	289,5	472,0	29,5	10,0	801,0					
Триплоидная	старые	0,69	0,18	0,40	1,13	0,06	2,46	192,0	1212,0	41,0	1,0	1446,0					
	молодые	0,69	0,19	0,74	не опр.	не опр.	не опр.	162,0	340,0	24,0	1,0	527,0					
Тетраплоидная	старые	0,78	0,18	0,44	0,78	0,16	2,34	298,0	1125,0	37,0	1,0	1461,0					
	молодые	0,58	0,21	0,87	0,45	0,11	2,22	215,0	275,0	29,0	сл.	519,0					

вели к определенным сдвигам в их соотношении, характеризующим качественную сторону минерального питания [4].

Если сумму макроэлементов принять за 100%, то нетрудно рассчитать долевое участие каждого элемента этой группы, по которому можно составить представление о характере вышеуказанных сдвигов.

Соотношение N:P:K:Ca:Mg в разновозрастных листьях у рассматриваемых форм брусники в этом случае примет следующий вид:

— у диплоидной формы: в старых листьях — 29:5:15:47:4, в молодых листьях — 36:8:21:28:7;

— у триплоидной формы: в старых листьях — 28:7:16:46:3;

— у тетраплоидной формы: в старых листьях — 33:8:19:33:7, в молодых листьях — 26:10:39:20:5.

Из-за отсутствия исходной информации о содержании Ca и Mg в молодых листьях триплоидной формы брусники не представлялось возможным рассчитать для них указанное соотношение. Однако даже при этом условии можно уловить основные тенденции в изменении макроэлементного состава листьев под влиянием генетического фактора. При увеличении пloidности форм брусники происходило снижение доли N в молодых листьях при ее увеличении в старых. Параллельно с этим, независимо от возраста листьев, отмечалось усиление роли P и K на фоне ее ослабления у Ca. Более сложным представляется поведение Mg, для которого отмечено снижение долевого участия в старых листьях у триплоидной формы, но увеличение его у тетраплоидной. Для молодых же листьев тетраплоидов было установлено ослабление позиций данного элемента.

Влияние генетического фактора на минеральный состав листьев брусники, на первый взгляд, оказалось недостаточно сильным, о чем свидетельствовал не только сходный уровень общего накопления макроэлементов у ее форм разной пloidности, но и соизмеримость показателей суммарного содержания микроэлементов у листьев разного возраста. Заметим, однако, что у триплоидной и тетраплоидной форм брусники разрыв в их накоплении у старых и молодых листьев был примерно одинаков (2,7 и 2,8 раза соответственно) и значительно превышал таковой у диплоидной формы, равный 1,8 раза.

Между тем с увеличением числа хромосом происходило выраженное изменение соотношения элементов этой группы. Так, у форм более высокой пloidности наблюдалось снижение содержания Fe и в старых, и в молодых листьях, в наибольшей степени проявившееся у триплоидной формы. Однако это снижение сопровождалось заметным усилением аккумуляции доминирующего микроэлемента — Mn, но только в старых листьях, тогда как в молодых подобно Fe наблюдалось падение его концентраций, более выраженное у тетраплоидной формы. В результате этого происходило существенное изменение соотношения этой пары элементов относительно диплоидной формы. Так, если у последней в старых листьях отношение Fe:Mn составляло 1:1,47, в молодых — 1:1,63, то у триплоидной оно было соответственно 1:6,31 и 1:2,10, а у тетраплоидной — 1:3,78 и 1:1,28. При этом в старых листьях триплоидов и тетраплоидов снижение концентраций Fe практически полностью уравновешивалось увеличением концентраций Mn, что в конечном итоге не нарушало общую сумму микроэлементов в данной категории листьев по сравнению с диплоидами. В молодых же листьях синхронное ослабление аккумуляции обоих этих элементов, являющихся профилирующими в группе микроэлементов, влекло за собой и снижение показателя суммарного их содержания, что обусловило показанное выше усиление разрыва в общем их накоплении между старыми и молодыми листьями у этих форм брусники относительно диплоидной формы. Для Zn, как и для Mn, было установлено усиление аккумуляции с увеличением числа хромосом, но только в старых листьях, и некоторое ее ослабление — в молодых. Что касается B, то у триплоидной и у тетраплоидной форм происходило значительное снижение его концентраций в обеих категориях листьев.

При сопоставлении пула растворимых сахаров в листьях интродуцированных объектов разной пloidности оказалось, что увеличение в них числа хромосом сопровождалось выраженным снижением суммы сахаров в старых

листьях при относительной стабильности данного показателя в молодых (табл. 3). Поведение отдельных фракций растворимых сахаров при этом оказалось неоднозначным.

Заметим, что в отличие от фруктозы преимущественное накопление глюкозы протекало в наиболее молодых листьях текущего года. При увеличении плоидности объектов наблюдалось снижение ее уровня в старых листьях, в то время как в молодых листьях — заметное повышение у триплоидной и отсутствии изменений у тетраплоидной форм. Для фруктозы же, напротив, ослабление биосинтеза отмечено в молодых листьях при относительной стабильности ее накопления в старых, прошлогодних листьях. Что же касается дисахарида (сахарозы), то увеличение набора хромосом в бруснике сопровождалось обеднением им старых листьев и обогащением — молодых, наиболее выраженным у тетраплоидной формы.

Общее содержание пектиновых веществ в листьях брусники не уступало таковому растворимых сахаров. Доминирующее положение в комплексе этих соединений принадлежало протопектину, на долю которого приходилось около 90 % их суммарного количества (табл. 3). Влияние генетического фактора на их накопление в наибольшей степени проявилось в молодых листьях прироста текущего года, в которых при возрастании плоидности объектов отмечалась активизация биосинтеза протопектина, особенно у триплоидной формы. При увеличении числа хромосом наблюдалось также повышение уровня накопления крахмала, более выраженное в молодых листьях, что свидетельствовало о лучшей подготовленности полиплоидных форм брусники к зиме по сравнению с диплоидной [5].

Среди продуктов вторичного синтеза наибольший интерес представляют флавоноиды — соединения, обладающие Р-витаминным действием [6]. Изучение влияния генетического фактора на биосинтез фенольных соединений в листьях брусники выявило ряд интересных, на наш взгляд, особенностей.

Например, у триплоидной формы при адекватном с диплоидной общем содержании флавоноидов в молодых листьях наблюдалось его снижение в старых, прошлогодних листьях. У тетраплоидной же формы, напротив, было отмечено более высокое, чем у диплоидной, суммарное содержание флавоноидов (табл. 4). Для антоциановых пигментов было характерно увеличение их количества в старых листьях триплоидов и в молодых — тетраплоидов при его снижении в молодых листьях триплоидов и старых — тетраплоидов. Увеличение набора хромосом в большинстве случаев сопровождалось активизацией биосинтеза в ассимилирующих органах брусники и катехинов, и флавонолов. Лишь в старых листьях триплоидной формы было установлено падение уровня катехинов относительно диплоидной формы, а в молодых — флавонолов. Наблюдаемые изменения в флавоноидном комплексе изучаемых растений происходили на фоне резкого ослабления по сравнению с диплоидной формой пероксидазной активности в старых листьях обоих полиплоидов при отсутствии выраженных ее изменений в молодых. Для полифенолоксидазы в большинстве случаев также было отмечено снижение активности. Лишь в старых листьях тетраплоидов наблюдалось усиление последней.

Что касается дубильных веществ, то для них было установлено повышение уровня в обеих категориях листьев тетраплоидной и в молодых листьях триплоидной формы относительно диплоидной. Лишь в старых листьях триплоидов, для которых выше было отмечено снижение суммарного содержания флавоноидов, наблюдалось и заметное ослабление накопления дубильных веществ по сравнению с диплоидной формой.

При увеличении числа хромосом у полиплоидов наблюдалось некоторое увеличение общего уровня кислотности, наиболее выраженное в старых листьях триплоидов (табл. 5). Для отдельных же изучавшихся кислот (аскорбиновой, хлорогеновых и бензойной), напротив, в большинстве случаев было характерно снижение показателей их накопления, особенно в молодых листьях. Лишь у тетраплоидной формы наблюдалась значительная активизация относительно диплоидной биосинтеза хлорогеновых кислот в обеих категориях листьев и у триплоидной — аскорбината в старых листьях.

Резюмируя вышеизложенное, следует отметить, что генетический фактор оказывает весьма выраженное влияние на химический состав ассимилирую-

Таблица 3. Содержание углеводов в ассимилирующих органах брусники обыкновенной разной плодности, % сухого вещества

Форма брусники	Категория листьев	Глюкоза	Фруктоза	Сахароза	Σ сахаров	Глюкоза-фруктоза	Монозы		Пектин (раств.)	Протопектин	Σ пект. веществ	Краймал
							Сахароза	Сахара				
Диплоидная	старые	0,98	1,90	3,48	6,36	0,52	0,83	0,52	4,34	4,86	8,35	6,68
	молодые	1,15	1,63	1,33	4,11	0,71	2,09	0,34	4,77	5,11	14,03	6,88
	старые	0,52	2,03	3,38	5,93	0,26	0,75	0,50	4,29	4,79	8,58	7,32
Тетраплоидная	молодые	1,88	0,93	1,60	4,41	2,02	1,76	0,54	6,08	6,62	11,26	8,27
	старые	0,78	1,80	1,48	4,06	0,43	1,74	0,57	4,34	4,91	7,61	7,29
	молодые	1,12	1,03	2,13	4,28	1,09	1,01	0,50	5,32	5,82	10,64	10,40

Таблица 4. Содержание флавоноидов, дубильных веществ и уровень окислительной активности в ассимилирующих органах брусники обыкновенной разной плодности

Форма брусники	Категория листьев	Антоцианы	Лейкоантоцианы	Σ антоцианов-пигментов		Катехины	Флавонолы	Катех. флавонон.	Дубильные вещества		Активность ПГО, усл. ед/г сыр. в-ва	Активность ПФО, мкг О ₂ /(ч·г)
				мг % сухого вещества	%							
Диплоидная	старые	3,06	190,75	193,81	12870	3790	3,40	16,85	13,06	0,100	0,141	
	молодые	1,53	114,83	116,36	13533	3959	3,42	17,61	13,65	0,045	0,123	
	старые	следы	228,76	228,76	8892	4414	2,01	13,53	9,12	0,052	0,100	
Триплоидная	молодые	1,53	104,91	106,44	14508	3336	4,35	17,95	14,61	0,057	0,100	
	старые	1,53	167,66	169,19	14430	4447	3,24	19,05	14,60	0,046	0,169	
Тетраплоидная	молодые	6,72	182,32	189,04	14859	4127	3,60	19,18	15,04	0,053	0,091	

Таблица 5. Содержание органических кислот в ассимилирующих органах брусники обыкновенной разной ploидности

Форма брусники	Категория листьев	Титруемая кислотность, %	Аскорбиновая кислота	Хлорогеновые кислоты	Бензойная кислота
			мг % сухого вещества		
Диплоидная	старые	2,45	254,05	1043,8	251,3
	молодые	2,64	420,12	1475,0	268,4
Триплоидная	старые	3,23	277,18	1056,2	151,3
	молодые	2,93	239,78	1175,0	175,7
Тетраплоидная	старые	2,66	171,57	1312,5	244,0
	молодые	2,87	285,66	2275,0	248,9

щих органов брусники обыкновенной, о чем свидетельствуют показанные выше его флуктуации у растений разной ploидности.

Так, увеличение числа хромосом в растениях брусники обыкновенной сопровождалось снижением: содержания N (в молодых листьях), Fe, Mn (в молодых листьях), Zn (в молодых листьях), В, суммы растворимых сахаров (в старых листьях), глюкозы (в старых листьях), фруктозы (в молодых листьях), сахарозы (в старых листьях), суммы флавоноидов (в старых листьях триплоидов), активности ПО (в старых листьях), аскорбиновой кислоты, бензойной кислоты, хлорогеновых кислот (у триплоидов).

При этом было установлено увеличение: суммарного количества зеленых пластидных пигментов, содержания N (в старых листьях), P, K, Mn (в старых листьях), Zn (в старых листьях), глюкозы (в молодых листьях триплоидов), сахарозы (в молодых листьях), суммарного количества флавоноидов (у тетраплоидов), уровня флавонолов, катехинов, дубильных веществ (особенно у тетраплоидов), органических кислот, хлорогеновых кислот (у тетраплоидов).

Отсутствие изменений в накоплении было установлено для хлорофиллов и каротиноидов в молодых листьях тетраплоидной формы, общего количества сахаров (в молодых листьях), глюкозы (в молодых листьях тетраплоидов), фруктозы (в старых листьях), уровня ПО (в молодых листьях).

Summary

Main tendencies in the level accumulation change of some components of the chemical composition of *Vaccinium Vitis-idaea* L. different age leaves with different number of chromosomes are shown.

Литература

1. Ермаков А. И., Арасимович В. В., Ярош Н. П. и др. Методы биохимического исследования растений. Л., 1987.
2. Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980.
3. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984.
4. Журбицкий З. И. Физиологические и агрохимические основы применения удобрений. М., 1963.
5. Самыгин Г. А. Причины вымерзания растений. М., 1974.
6. Барабой В. А. Биологическое действие растительных фенольных соединений. Киев, 1976.

Центральный ботанический сад
АН Беларуси

Поступила в редакцию
09.10.95

УДК 634.738+631.5:581.522.4

М. Б. ПАЎЛОЎСКИ

УКАРАНЯЛЬНАСЦЬ ЧАРАНКОЎ БРУСНІЦ KORALLE І ІХ РАЗВІЦЦЁ НА РОЗНЫХ СУБСТРАТАХ

Брусніцы (*Vaccinium vitis-idaea* L.) размнажаюць як генератыўным, так і вегетатыўным спосабамі. Насеннае размнажэнне часцей выкарыстоўваецца