

УДК 581.5:581.1(1-924.82)

Сравнительное исследование роста, фотосинтеза и дыхания некоторых бореальных видов в условиях средней и крайне-северной тайги

© 2014. Е. В. Гармаш, к.б.н., с.н.с., С. П. Маслова, к.б.н., с.н.с.,
И. В. Далькэ, к.б.н., с.н.с., С. Н. Плюснина, к.б.н., н.с.,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
e-mail: garmash@ib.komisc.ru

Представлены результаты сравнительного исследования роста, CO₂-газообмена, метаболических свойств и ультраструктуры клеток листа шести широко распространённых видов растений с разным типом адаптивной стратегии (*Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Geranium silvaticum*, *Trientalis europaea*, *Trollius europaeus*, *Comarum palustris*), произрастающих в подзоне средней и крайне-северной тайги Республики Коми. В северных сообществах сформировались особи с более низкой биомассой и повышенной относительной долей подземных органов. Для листьев растений крайне-северной тайги свойственны снижение квантового выхода и более низкая скорость ассимиляции CO₂ при всём диапазоне освещённости, что свидетельствовало об уменьшении эффективности использования энергии на фотосинтез. При этом увеличение соотношения хлорофиллов *a/b* и доли каротиноидов по отношению к хлорофиллам связано с усилением светособирающей функции фотосинтетического аппарата. Растения северного экотипа превышали по дыхательной способности (при 20°C) растения средней тайги в среднем на 30%, что направлено на поддержание уровня метаболической активности, необходимого для обеспечения роста растений в условиях пониженных температур и короткого вегетационного периода. Таким образом, адаптация растений к северным климатическим условиям шла по пути снижения процессов ассимиляции углерода и усиления дыхательной активности, что привело к уменьшению габитуса растений с преимущественным распределением биомассы в подземную часть. Степень и уровень адаптивных изменений при продвижении на север зависели от эколого-ценотических условий местообитания растений. Выявлена тесная связь адаптивной стратегии вида с его функциональными свойствами.

Comparative investigation on growth, CO₂-exchange, metabolic properties, and ultrastructure of leaf cells of six widespread boreal plant species with different types of adaptive strategy (*Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Geranium silvaticum*, *Trientalis europaea*, *Trollius europaeus*, *Comarum palustris*), growing in the middle and extreme-north taiga subzones of the Komi Republic, was carried out. Plants from the extreme-north taiga subzone had lower biomass indices; biomass was mainly accumulated in underground plant part in contrast to middle taiga plants. Leaves of the northern plants were characterized by a low quantum yield of photosynthesis and net-CO₂ assimilation rate within a broad range of illumination. There was a reduction of energy use efficiency by photosynthesis. Higher *a/b* chlorophyll and carotenoids/chlorophylls ratios were connected with improving the light-harvesting function of photosynthetic machinery. Plant respiration rate (at 20 °C) under extreme-north conditions was by 30% higher than that in the middle taiga subzone. It provided for a maintenance of metabolic activity level that was beneficial for plant survival at low temperatures and short vegetative period. Thus, adaptation of plants to severe climatic conditions was directed towards lowering the carbon assimilation processes and increasing the respiratory activity. It caused a decrease of plant habitus with accumulation of biomass in underground part. In the North, level of adaptive changes depended on ecological physiological conditions of plant habitats. Close relationship between life strategy of species and their functional properties was revealed.

Ключевые слова: бореальные виды растений, средняя тайга, крайне-северная тайга, рост, фотосинтез, дыхание, анатомия листа, экологические стратегии

Keywords: boreal plant species, middle taiga, extremely northern taiga, growth, photosynthesis, respiration, leaf anatomy, ecological strategies

На европейском северо-востоке России растения адаптированы к действию неблагоприятных климатических и эдафических факторов, степень негативного влияния которых усугубляется при продвижении на север. Основными лимитирующими рост факторами являются сокращённый вегетационный период, сопровождающийся пониженной температурой и преобладанием рассеянной радиации, а также дефицит питательных элементов, особенно азота, в почвах [1].

Адаптация как способность организма к фенотипической пластичности реализуется путём перестройки комплекса морфофизиологических и биохимических признаков [2, 3]. По степени их изменчивости можно выявить адаптивный потенциал вида, определяющий его жизнедеятельность и эффективность в использовании ресурсов среды в разных географических популяциях. При этом реакция растений на изменение внешних факторов зависит от условий местообитания и жизненной

стратегии как способа выживания растений в сообществах и экосистемах [2].

Наиболее информативными для оценки состояния и степени соответствия метаболизма растений условиям среды являются показатели фотосинтеза, дыхания и роста. Регуляторное согласование этих основополагающих процессов на уровне целого растения обеспечивает успешное приспособление к условиям местообитания [4–6].

В данной работе проведено сравнительное эколого-физиологическое исследование шести бореальных видов, произрастающих в подзонах средней и крайне-северной тайги с целью выявления адаптивных реакций растений в зависимости от жизненной стратегии и эколого-ценотических условий обитания вида при продвижении на север.

Материал и методы

Исследования проведены в июне-июле 2001–2002 и 2010 гг. в подзоне средней тайги в окрестностях г. Сыктывкар (61° 40' с. ш., 50° 40' в.д.) и подзоне крайне-северной тайги на Приполярном Урале (бассейн р. Кожим Национального парка «Югыд Ва», 65° 19' с.ш., 60° 16'). В подзоне средней тайги вегетационный период составляет в среднем 100 дней, среднемесячная температура самого тёплого месяца (июль) около +17°C, самого холодного месяца (январь) – -20°C. Бассейн верхнего течения р. Кожим характеризуется суровым, резко континентальным климатом. Вегетационный период длится примерно 60 дней, средняя температура самого тёплого месяца июля около +10°C. В период активной вегетации возможны значительные суточные перепады температуры. В растительном покрове преобладают горные леса и редколесья, которые распространены до высоты 500 м над ур. моря [7].

Температурные условия вегетационных периодов в годы исследований отличались между собой незначительно (рис. 1). Исследования проводили в естественных условиях средней и крайне-северной тайги в фазу цветения растений: в подзоне средней тайги – в третью декаду июня, в подзоне крайне-северной тайги – первую декаду июля. Использовали растения из 2–3 ценопопуляций для каждого вида в елово-осиновом травяном и еловом чернично-зеленомошном лесу (*Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea*), на злаково-разнотравных лугах и опушках (*Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*), на окраине олиготрофного болота

смешанного заболоченного леса и прирусловой луговине (*Comarum palustre*).

По классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова [8], большинство видов принадлежит к группе травянистых двудольных многолетних трав, два полудревесных вида представляют собой кустарничек и стелющийся кустарник. Классификацию растений по типу адаптивной стратегии проводили на основе сведений [9, 10]. Исследовали виды луговой и лесной эколого-ценотических групп (ЭЦГ) с преобладанием конкурентно-стресс-толерантной адаптивной стратегии (CS-виды) и растения с выраженными стресс-толерантными свойствами (S-виды) (табл. 1).

Изучали накопление биомассы и её распределение по органам растений. Для этого 15–20 растений каждого вида выкапывали, разделяли на надземную и подземную части, взвешивали, фиксировали при 105°C и высушивали при 70°C до воздушно-сухого веса.

Определения CO₂-газообмена проводили непосредственно в природных условиях или после переноса растений из природных ценопопуляций в лабораторные условия. Поглощение CO₂ на свету (видимый фотосинтез, Ф_v) или выделение CO₂ интактными листьями в темноте определяли в открытой системе с помощью инфракрасных газоанализаторов (ИКГ) – Infracit-4 (Германия) и Li-7000 (Licor.Inc, США), подключённых по диффе-

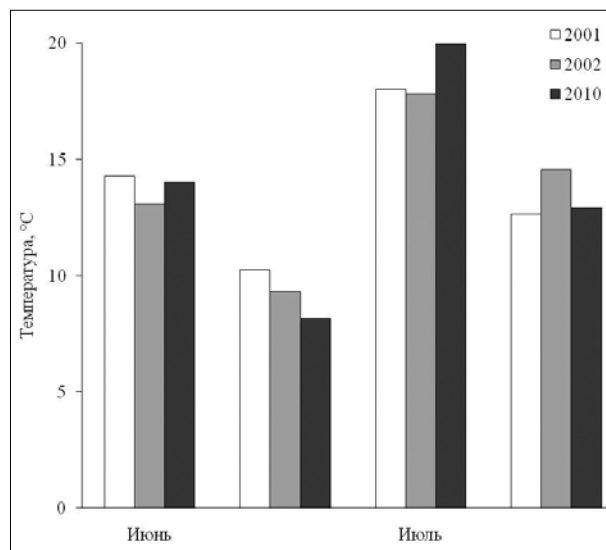


Рис. 1. Среднемесячная температура воздуха в подзоне средней (1) и крайне-северной тайги (2) в разные годы исследования.

По данным Гидрометеообсерватории г. Сыктывкара, метеорологических станций Кожим-Рудник (<http://meteo.parma.ru/mst/kojim.shtml>), Петрунь (<http://meteo.parma.ru/mst/petrun.shtml>) и Усть-Усы (http://meteo.parma.ru/mst/u_usa.shtml).

Таблица 1

Список и характеристика исследованных видов

Вид	Семейство	Жизненная форма	Тип адаптивной стратегии	Ценоотическая группа
<i>Trollius europaeus</i> L. (Купальница европейская)	Ranunculaceae	ТДМ	CS	луговой
<i>Geranium sylvaticum</i> L. (Герань лесная)	Geraniaceae	ТДМ	CS	лугово-лесной
<i>Trientalis europaea</i> L. (Седмичник европейский)	Primulaceae	ТДМ	S	лесной
<i>Pyrola rotundifolia</i> L. (Грушанка круглолистная)	Pyrolaceae	ТДМ	S	лесной
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. (Брусника)	Ericaceae	Кч	CS	лесной
<i>Comarum palustris</i> L. (Сабельник болотный)	Rosaceae	Кс	CS	лесо-болотный

Примечание: ТДМ – травянистый двудольный многолетник, Кч – кустарничек, Кс – кустарник стелющийся (стланик) [25]. S – стресс-толеранты, CS – стресс-толеранты со свойствами конкурентоспособности

рениальной схеме. Часть пластинки листа или несколько листовых пластинок площадью 10–20 см² помещали в термостатируемую листовую камеру объёмом 30 см³. Скорость потока воздуха (60 л/ч) контролировали по ротаметру. Температуру в камере (20±2°С) контролировали, используя микротермистор МТ-54 с неравновесным мостом НМ-31 (Россия). Камеру освещали лампой ДРЛФ (Россия) мощностью 1000 Вт. Максимальная интенсивность облучения листа в камере достигала 1650 мкмоль мкмоль/(м²с) фотосинтетически активной радиации (ФАР).

В природных условиях для измерения Ф_в использовали портативную фотосинтетическую систему LCPro+ (ADC BioScientific Ltd., Англия). Температура листа во время измерений СО₂-газообмена составляла 20±2°С.

Кардинальные точки световых кривых фотосинтеза определяли следующими способами. Видимый квантовый выход находили по величине коэффициента, определяющего начальный наклон световой кривой. Линейную функцию строили по точкам – величине отрицательного СО₂-газообмена и по измеренным значениям положительного СО₂-газообмена в диапазоне ФАР от 0 до 80–130 мкмоль/(м²с). Величину светового компенсационного пункта (СКП) находили как освещённость, при которой скорость видимого поглощения СО₂ равна нулю.

Для определения интенсивности радиации приспособления (ИРП), которая соответствует освещённости в месте обитания [11], и скорости Ф_в при ИРП световую кривую описывали непрямоугольной гиперболой [3]:

$$\Phi_B = \frac{\Phi \cdot I + \Phi_{\max} - \sqrt{(\Phi \cdot I + \Phi_{\max})^2 - 4\Phi \cdot \Phi \cdot I \cdot \Phi_{\max}}}{2\Phi} - Rd,$$

где Ф_{МАХ} – скорость Ф_в при максимальной ФАР (1640, 1750 мкмоль/(м²с)); I – интенсивность ФАР; ø – видимый квантовый выход фотосинтеза; Ø – фактор кривизны, изменяющийся в пределах от 0,9 до 1, Rd – темновое дыхание. Область значений Ф_в при ИРП и ИРП находили графически, проводя касательную из начала координат к кривой [11].

Скорость темнового дыхания органов растений измеряли при температуре 20 ± 1°С. Пробы органов каждого растения заключали в стеклянные термостатируемые камеры цилиндрической формы объёмом 150–200 см³ с водяной рубашкой. Все определения фотосинтеза и дыхания проводили в 6–10-кратной биологической повторности.

Для изучения морфо- и мезоструктуры брали сформированные листья средней формации пяти растений каждого вида, фиксировали в 70% этиловом спирте. Срезы для временных препаратов готовили на вибрационном микротоме для мягких тканей, окрашивали метиловым зелёным-пиронином и помещали в глицерин. Поперечные срезы из центральной трети листовой пластинки просматривали на микроскопах Amplival и Axiovert (Carl Zeiss, Германия) в 20-кратной повторности для каждого растения.

Концентрацию фотосинтетических пигментов в листовых пластинках определяли спектрофотометрически в ацетоновых вытяжках при длинах волн 662 и 644 (хлорофиллы а и б) и 470 нм (сумма каротиноидов) в пятикратной биологической повторности.

На рисунках и в таблицах представлены средние арифметические величины со стандартной ошибкой. Стандартные ошибки производных величин оценивали как относительные погрешности функций нескольких

переменных. Достоверность различий оценивали по t-критерию Стьюдента.

Результаты

В период цветения масса растений в подзоне крайне-северной тайги была достоверно ниже, чем в среднетаёжной подзоне (табл. 2). При этом распределение биомассы в подземную часть растений трёх видов (*Geranium sylvaticum*, *Trientalis europaea*, *Trollius europaeus*) в условиях крайне-северной тайги усиливалось, о чём свидетельствует увеличение соотношения подземная/надземная масса. У *Comarum palustre* и *Pyrola rotundifolia* относительная масса подземной части не менялась. Масса и площадь листьев в расчёте на особь у растений крайне-северной тайги были в несколько раз меньше, чем у среднетаёжных.

Определение морфологических показателей листа и анатомических параметров структуры мезофилла показало, что толщина листа изученных растений варьировала в пределах 0,1–0,3 мм (табл. 3). С продвижением на север изменение анатомической структуры листа выявлено у растений открытых местообитаний (*Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*) и лесного вида *Trientalis europaea*. Отмечено достоверное утолщение листовой пластинки, сопровождающееся увеличением толщины ассимилирующей ткани. При этом число рядов клеток столбчатого мезофилла и их ширина не изменялись, а высота увеличивалась. Напротив, число слоёв клеток губчатого мезофилла *Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus* повышалось, а толщина клеток не менялась. Число хлоропластов на срез клетки мезофилла данных видов в условиях крайне-северной тайги

было в 1,5 раза выше, чем у среднетаёжных особей.

Виды, произрастающие в пределах одной подзоны, различались по интенсивности и характеру световой кривой видимого фотосинтеза (Φ_B) в зависимости от их принадлежности к разным ЭЦГ (рис. 2, табл. 4). Растения открытых местообитаний (*Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*, *Comarum palustre*) по сравнению с лесными видами характеризовались более высокими значениями скорости Φ_B как в области низкой, так и высокой интенсивности ФАР.

С продвижением на север реакция видимого поглощения CO_2 на свет у изученных видов имела общие закономерности, в большей степени проявляющиеся у растений открытых местообитаний (табл. 4). Анализ световых кривых Φ_B показал, что у растений крайне-северной тайги величина светового компенсационного пункта (СКП) у большинства видов увеличивалась, а видимый квантовый выход, рассчитанный по величине наклона начального участка световой кривой, снижался (табл. 4). Область интенсивности радиации приспособления (ИРП) была выше, а скорость Φ_B при ИРП и максимальной ФАР – ниже, чем у среднетаёжных особей. У лесных видов данные параметры менялись незначительно.

Содержание и соотношение фотосинтетических пигментов варьировало в зависимости от принадлежности вида к ЭЦГ (табл. 5). Растения луговой и лугово-лесной ЭЦГ имели более высокие значения концентрации пигментов, чем лесные виды. Листовые пластинки среднетаёжных растений характеризовались более высоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов по сравнению с растениями

Таблица 2

Морфометрические параметры растений из разных подзон тайги

Вид	Сухая масса растения, г	Подземная/надземная масса	Площадь листьев, дм ² /раст.	Сухая масса листьев, г/раст.
Средняя тайга				
<i>Trollius europaeus</i>	8,29 ± 0,40	0,56 ± 0,10	4,44 ± 0,40	1,42 ± 0,12
<i>Geranium sylvaticum</i>	11,66 ± 0,40	1,38 ± 0,07	4,09 ± 0,67	1,35 ± 0,15
<i>Trientalis europaea</i>	4,15 ± 0,20	0,41 ± 0,19	0,53 ± 0,12	0,10 ± 0,01
<i>Pyrola rotundifolia</i>	10,97 ± 0,57	0,60 ± 0,09	4,11 ± 0,21	2,55 ± 0,10
<i>Comarum palustre</i>	15,2 ± 0,17	4,47 ± 0,78	–	–
Крайне-северная тайга				
<i>Trollius europaeus</i>	2,40 ± 0,34*	0,91 ± 0,09*	1,37 ± 0,58*	0,47 ± 0,20*
<i>Geranium sylvaticum</i>	2,23 ± 0,23*	2,43 ± 0,19*	0,98 ± 0,45*	0,26 ± 0,12*
<i>Trientalis europaea</i>	0,07 ± 0,007*	1,22 ± 0,18*	0,08 ± 0,02*	0,02 ± 0,002*
<i>Pyrola rotundifolia</i>	0,98 ± 0,13*	0,72 ± 0,32	0,46 ± 0,29*	0,22 ± 0,14*
<i>Comarum palustre</i>	7,51 ± 1,11*	3,15 ± 0,70	–	–

Примечание: «–» – нет данных; * – отличия от растений подзоны средней тайги достоверны при $P \leq 0,05$

Таблица 3

Структурные параметры листьев растений из разных подзон тайги

Показатель		<i>Trollius europaeus</i>	<i>Geranium sylvaticum</i>	<i>Trientalis europaea</i>	<i>Pyrola rotundifolia</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
Толщина листа, мкм		<u>230,5 ± 22,8</u> 286,4 ± 5,9*	<u>133,8 ± 7,1</u> 208,9 ± 2,0*	<u>103,9 ± 5,2</u> 136,1 ± 9,1*	<u>148,1 ± 3,2</u> 131,8 ± 6,5	<u>265,6 ± 26,3</u> 306,4 ± 40,6
Толщина клетки эпидермы, мкм	верхней	<u>26,4 ± 3,3</u> 30,8 ± 3,2	<u>18,6 ± 2,4</u> 23,2 ± 0,8	<u>20,3 ± 3,1</u> 24,7 ± 4,1	<u>22,4 ± 2,5</u> 21,1 ± 1,2	<u>18,7 ± 0,5</u> 18,3 ± 1,7
	нижней	<u>21,8 ± 2,5</u> 23,2 ± 2,1	<u>14,2 ± 1,2</u> 15,2 ± 0,5	<u>15,5 ± 2,0</u> 21,3 ± 3,4	<u>22,5 ± 1,8</u> 20,8 ± 0,8	<u>15,4 ± 0,4</u> 14,6 ± 1,8
Толщина мезофилла, мкм		<u>180,1 ± 29,8</u> 233,1 ± 7,1	<u>103,5 ± 10,6</u> 173,6 ± 2,9*	<u>69,5 ± 2,9</u> 98,3 ± 8,7*	<u>106,4 ± 1,7</u> 91,0 ± 3,8	<u>232,5 ± 25,9</u> 274,4 ± 39,8
Толщина мезофилла, мкм	столбчатого	<u>43,8 ± 3,5</u> 54,5 ± 4,9	<u>48,5 ± 4,8</u> 74,5 ± 7,5*	—	—	<u>91,0 ± 4,0</u> 108,6 ± 24,8
	губчатого	<u>136,3 ± 19,7</u> 178,6 ± 21,5	<u>55,0 ± 3,3</u> 99,1 ± 3,8*	—	—	<u>141,5 ± 10,1</u> 165,8 ± 16,3
Высота клетки 1-го ряда столбчатого или однородного (*) мезофилла, мкм		<u>43,8 ± 3,5</u> 54,5 ± 4,9*	<u>48,5 ± 1,8</u> 74,5 ± 7,5*	<u>25,5 ± 1,3*</u> 30,8 ± 2,1*	<u>24,2 ± 1,2*</u> 21,2 ± 1,9*	<u>29,7 ± 0,9</u> 30,9 ± 8,3
Ширина клетки 1-го ряда столбчатого или однородного (*) мезофилла, мкм		<u>28,4 ± 3,1</u> 29,0 ± 0,8	<u>21,1 ± 1,9</u> 20,5 ± 1,0	<u>31,6 ± 0,8*</u> 34,7 ± 1,0*	<u>42,3 ± 6,3*</u> 33,3 ± 6,0*	<u>20,9 ± 1,2</u> 19,7 ± 1,3
Толщина клетки губчатого мезофилла, мкм		<u>16,3 ± 1,5</u> 18,4 ± 1,2	<u>13,6 ± 0,1</u> 14,2 ± 1,3	—	—	<u>25,0 ± 0,6</u> 25,4 ± 2,6
Число рядов клеток столбчатого или однородного (*) мезофилла		<u>1</u> 1	<u>1</u> 1	<u>4*</u> 4*	<u>4-5*</u> 4-5*	<u>2-4</u> 2-4
Число рядов клеток губчатого мезофилла		<u>4-6</u> 7-9	<u>3-4</u> 4-6	—	—	<u>5-7</u> 7-9
Число хлоропластов на срез клетки мезофилла	столбчатого или однородного (*)	<u>11,6 ± 0,8</u> 16,0 ± 4,1	<u>8,7 ± 1,4</u> 13,5 ± 0,6*	<u>7,7 ± 1,1*</u> 12,0 ± 1,1**	<u>9,8 ± 0,6*</u> 9,7 ± 0,4*	<u>9,0 ± 0,2</u> 9,9 ± 2,5
	губчатого	<u>15,6 ± 2,1</u> 18,2 ± 2,3	<u>7,7 ± 0,8</u> 13,1 ± 1,3*	—	—	<u>10,9 ± 0,8</u> 10,3 ± 1,8

Обозначения. В числителе – средняя тайга, в знаменателе – крайне-северная тайга; «—» – нет данных;
* – отличия от растений подзоны средней тайги достоверны при $P \leq 0,05$

Таблица 4

Параметры световых кривых скорости видимого фотосинтеза листьев растений (Φ_B) разных подзон тайги

Показатель	<i>Trollius europaeus</i>	<i>Geranium sylvaticum</i>	<i>Comarum palustre</i>	<i>Trientalis europaea</i>	<i>Pyrola rotundifolia</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
Видимый квантовый выход, мкмоль CO_2 /мкмоль ФАР	<u>0,038 ± 0,008</u> 0,013 ± 0,003*	<u>0,029 ± 0,006</u> 0,011 ± 0,003*	<u>0,036 ± 0,006</u> 0,035 ± 0,009	<u>0,021 ± 0,002</u> 0,012 ± 0,002*	<u>0,032 ± 0,006</u> 0,012 ± 0,003*	<u>0,021 ± 0,004</u> 0,019 ± 0,004
Световой компенсационный пункт, СКП, мкмоль ФАР/(m^2c)	<u>11 ± 2</u> 15 ± 3	<u>27 ± 5</u> 37 ± 6	<u>42 ± 7</u> 56 ± 8	<u>19 ± 4</u> 44 ± 8*	<u>15 ± 3</u> 34 ± 7*	<u>15 ± 4</u> 66 ± 12*
Интенсивность радиации приспособления, ИРП, мкмоль ФАР/(m^2c)	<u>140-180</u> 260-310	<u>160-200</u> 290-350	<u>170-250</u> 120-150	<u>100-120</u> 120-150	<u>150-200</u> 80-110	<u>80-120</u> 170-210
Скорость Φ_B при ИРП, мкмоль CO_2 /(m^2c)	<u>4,1-5,3</u> 2,7-3,3	<u>2,8-3,6</u> 2,0-2,6	<u>4-5</u> 1,9-2,5	<u>0,9-1,2</u> 0,8-1,0	<u>1,7-2,3</u> 0,5-0,8	<u>0,9-1,5</u> 1,0-1,4
Скорость Φ_{MAX} (при 1640, 1750 мкмоль/(m^2c) ФАР), мкмоль CO_2 /(m^2c)	<u>12,1 ± 0,9</u> 7,1 ± 1,3*	<u>8,5 ± 0,8</u> 6,8 ± 1,0*	<u>9,9 ± 0,9</u> 5,1 ± 0,6*	<u>2,4 ± 0,3</u> 2,0 ± 0,4	<u>4,3 ± 0,6</u> 1,9 ± 0,3*	<u>3,2 ± 0,7</u> 2,7 ± 0,6

Обозначения как в табл. 3.

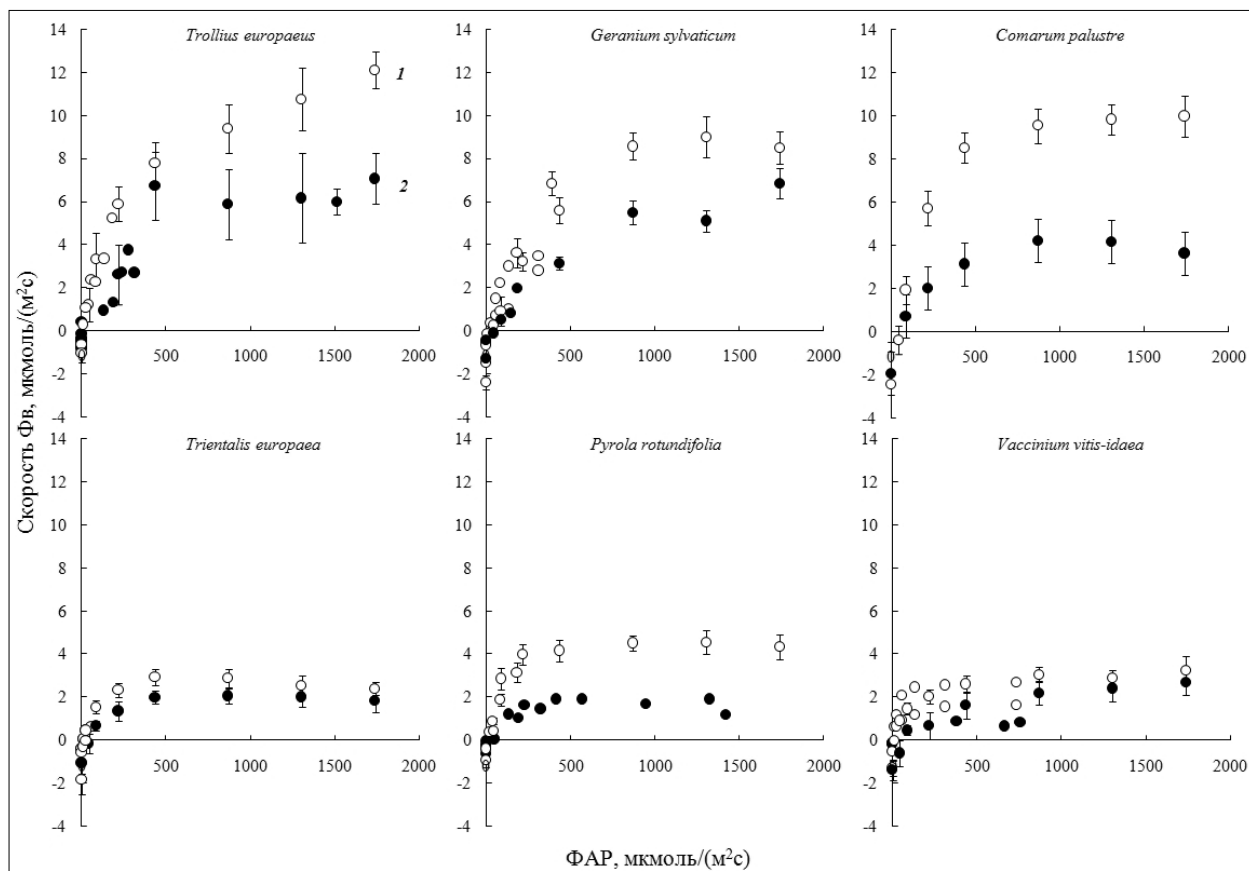


Рис. 2. Световые кривые видимого фотосинтеза (ФВ) листьев растений в подзоне средней (1) и крайне-северной (2) тайги.

Таблица 5

Содержание и соотношение пигментов в листьях растений из разных подзон тайги (мг/г сухой массы)

Вид	Хл <i>a</i> + <i>b</i>	Хл <i>a/b</i>	Каротиноиды	Хл/каротиноиды
Средняя тайга				
<i>Trollius europaeus</i>	9,39 ± 0,29	3,42 ± 0,05	3,46 ± 0,10	2,72 ± 0,04
<i>Geranium sylvaticum</i>	9,40 ± 0,35	3,08 ± 0,13	3,14 ± 0,04	3,16 ± 0,12
<i>Trientalis europaea</i>	10,28 ± 0,59	2,17 ± 0,08	3,39 ± 0,12	3,16 ± 0,12
<i>Pyrola rotundifolia</i>	3,09 ± 0,09	2,48 ± 0,11	0,94 ± 0,02	3,30 ± 0,04
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2,75 ± 0,13	3,56 ± 0,04	0,96 ± 0,01	2,93 ± 0,07
Крайне-северная тайга				
<i>Trollius europaeus</i>	5,76 ± 0,21*	3,58 ± 0,17*	2,19 ± 0,11*	2,49 ± 0,06*
<i>Geranium sylvaticum</i>	5,60 ± 0,32*	3,79 ± 0,08*	2,34 ± 0,29*	2,39 ± 0,14*
<i>Trientalis europaea</i>	6,89 ± 0,41*	3,45 ± 0,15*	2,09 ± 0,11*	2,64 ± 0,06*
<i>Pyrola rotundifolia</i>	3,77 ± 0,25	4,54 ± 0,37*	1,65 ± 0,35	2,28 ± 0,22*
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2,32 ± 0,07	4,16 ± 0,07*	0,86 ± 0,04*	2,70 ± 0,06*

Обозначения как в табл. 2.

крайне-северной тайги. Исключение составляли некоторые представители лесной ЭЦГ – *Pyrola rotundifolia* и *Vaccinium vitis-idaea*, у которых общее содержание хлорофиллов было стабильным при изменении условий среды.

При этом соотношение хл *a/b* у большинства видов в условиях крайне-северной тайги увеличивалось. С продвижением на север отмечали уменьшение величины соотношения хл/каротиноиды.

Таблица 6

Дыхательная способность органов растений из разных подзон тайги (при 20°C, мг СО₂/г сухой массы)

Вид	Листья (надземная часть*)	Подземная часть
Средняя тайга		
<i>Geranium sylvaticum</i>	1,08 ± 0,02	0,13 ± 0,02
<i>Trollius europaeus</i>	1,68 ± 0,19	0,36 ± 0,05
<i>Trientalis europaea</i>	0,75 ± 0,06	0,50 ± 0,08
<i>Pyrola rotundifolia</i>	0,23 ± 0,01	0,17 ± 0,01
<i>Comarum palustre</i>	2,00 ± 0,25*	0,23 ± 0,01
Крайне-северная тайга		
<i>Geranium sylvaticum</i>	2,25 ± 0,41*	0,32 ± 0,01*
<i>Trollius europaeus</i>	1,91 ± 0,11	0,60 ± 0,07*
<i>Trientalis europaea</i>	1,68 ± 0,34*	1,46 ± 0,25*
<i>Pyrola rotundifolia</i>	0,82 ± 0,16*	0,18 ± 0,02
<i>Comarum palustre</i>	1,58 ± 0,22*	–

Примечание: «–» – нет данных; * – отличия от растений подзоны средней тайги достоверны при P ≤ 0,05.

Органы растений заметно различались по величине дыхательной способности, измеренной при 20°C (табл. 6). Листовые пластинки превышали подземную часть по скорости выделения СО₂. Дыхание растений лесной ЭЦГ было ниже по сравнению с представителями луговой и лугово-лесной ЭЦГ. Изменение условий среды повлияло на дыхательную активность: растения крайне-северной тайги дышали в среднем вдвое интенсивнее, чем среднетаёжные особи.

Обсуждение

Подзона крайне-северной тайги по сравнению со средней тайгой отличается более суровым, резко континентальным климатом [4]. Нами проанализированы адаптивные реакции некоторых видов растений при их продвижении на север. Исследованные виды относятся к первичному типу стресс-толерантов (S-тип) и вторичному типу со свойствами конкурентоспособности (CS-тип) [9, 10]. Стресс-толерантам (S-виды) свойственны низкая скорость роста, небольшие размеры, высокая устойчивость к стрессу благодаря способности адаптироваться на уровне физиологических процессов [9, 12, 13]. Конкуренты (С-виды) имеют высокую скорость роста, отличаются крупными размерами и способны активно захватывать ресурсы. При этом есть основания полагать, что амплитуда изменений основных параметров растений в рамках определённой стратегии зависит от условий обитания растений.

Адаптацию растений в ответ на воздействие среды интегрирует рост как показатель всех функциональных и метаболических изменений в организме. В период цветения масса и параметры листовой поверхности рас-

тений лесной ЭЦГ в подзоне крайне-северной тайги были в несколько раз ниже, чем в среднетаёжной подзоне (табл. 2). Снижение биомассы растений открытых местообитаний (*Trollius europaeus*, *Geranium sylvaticum*, *Comarum palustre*) с продвижением на север было менее значительным. При этом поступление ассимилятов в подземную часть у *Geranium sylvaticum*, *Trientalis europaea* и *Trollius europaeus* в условиях крайне-северной тайги усиливалось. Подобная направленность накопления и распределения биомассы по органам может отражать общую тенденцию северных растений минимизировать затраты на рост, сохраняя баланс ресурсов углерода и азота [14]. Известно, что при дефиците азотного питания рост листьев ограничивается сильнее, так как азот, поглощаемый корнями, используется на синтез биомассы самих корней [15]. Для северных растений характерно формирование мощного подземного комплекса, являющегося резервуаром запасных веществ и почек возобновления [16].

У *Comarum palustre* и *Pyrola rotundifolia* стабильность соотношения подземная/надземная масса можно связать с их особенностями использовать ресурсы среды в зависимости от биоморфологии и жизненной стратегии. *Comarum palustre* адаптируется за счёт увеличения геофильности эпигеогенных корневищ, которые углубляются в подстилку, сформированную сфагновыми мхами [16]. *Pyrola rotundifolia*, являясь микотрофным видом, по-видимому, способна эффективно утилизировать органический азот лесной подстилки за счёт микоризы на придаточных корнях даже в неблагоприятных условиях.

Рост и продуктивность растений зависят от структурных и функциональных характеристик ассимилирующей ткани.

Сравнительное изучение анатомического строения листовой пластинки показало усиление с продвижением на север криоморфных черт фотосинтетического аппарата трёх видов – *Trientalis europaea*, *Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus* (табл. 3). Растения *Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus* обитают на относительно открытом пространстве и подвержены прямому воздействию внешних факторов. Вид, принадлежащий к лесной ЭЦГ, *Trientalis europaea*, может произрастать в разнообразных экологических условиях, в том числе еловых редколесьях Приполярного Урала [7]. Это объясняет сравнительно высокую амплитуду изменчивости анатомических параметров данного вида. На уровне мезоструктуры криоморфность выражалась в утолщении листовой пластинки, сопровождающейся увеличением толщины хлоренхимы за счёт повышения высоты клеток столбчатого мезофилла и увеличения числа слоев губчатого мезофилла. Такая структурная адаптация мезофилла листа характерна как для стресс-толерантов, которым свойственно увеличение размеров клеток в ответ на ухудшение условий среды, так и конкурентоспособных видов, у которых смена местообитания в большей степени влияет на процессы деления клеток [12]. Подобная широтная изменчивость анатомической структуры направлена на увеличение площади внутренней ассимилирующей поверхности мезофилла при сокращении площади листа [17].

В условиях Крайнего Севера в листьях *Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus* и *Trientalis europaea* обнаружено также увеличение числа хлоропластов в клетке на срезе мезофилла листа (табл. 3). Это согласуется с представлениями о «количественной стратегии» клеточных структур и является адаптивным признаком, компенсирующим действие пониженных температур для сохранения максимально возможной скорости фотосинтеза на единицу листовой площади [18].

У таких лесных видов, как *Pyrola rotundifolia* и *Vaccinium vitis-idaea*, мезоструктура листа не изменялась. Это, скорее всего, связано с ритмом сезонного развития растений, длительным сроком жизни их фотосинтезирующих органов. Листья этих вечнозелёных видов имеют высокую долю механических тканей и плотную кутикулу, защищающую фотосинтетический аппарат от постоянных неблагоприятных воздействий [17].

Световая кривая видимого фотосинтеза (Φ_B) – ценный информативный показатель функционального состояния фотосинтетиче-

ского аппарата растений, от работы которого зависит жизнедеятельность организма. Судя по параметрам световых кривых Φ_B , растения открытых местообитаний (*Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*, *Comarum palustre*) относятся к светолюбивым видам с признаками теневыносливости (табл. 4). Эта группа растений по отношению к световому фактору характеризуется одновременно высокими значениями угла наклона начального участка световой кривой, скорости Φ_B в области ИРП и максимальной скорости фотосинтеза. Эти признаки свидетельствуют об эффективном использовании световой энергии при фотосинтезе как в области низкой, так и высокой освещённости [19]. Виды лесной ЭЦГ (*Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea*) относятся к группе теневыносливых растений, способных эффективнее фотосинтезировать при низкой интенсивности ФАР. Об этом свидетельствуют сравнительно высокая величина квантового выхода и СКП и низкая скорость Φ_B при высоких интенсивностях освещения.

С продвижением на север изменения параметров световых кривых фотосинтеза зависели от условий местообитания растений, но носили однотипный характер (табл. 4). В целом для листьев растений крайне-северной тайги по сравнению со среднетаёжными свойственно снижение квантового выхода и более низкая скорость ассимиляции CO_2 при всём диапазоне освещённости, что свидетельствует об уменьшении эффективности использования энергии на фотосинтез [19]. Тенденция к более высоким значениям СКП у растений Крайнего Севера обусловлена повышением области ИРП и снижением Φ_B при ИРП. Это может указывать на растяжение области перегиба световой кривой и является признаком адаптации к более широкой вариабельности условий светового режима [11].

Анализ состояния пигментного комплекса показал, что листья трёх видов (*Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*, *Trientalis europaea*) из подзоны средней тайги содержали на 30–40% больше фотосинтетических пигментов, чем растения крайне-северной тайги (табл. 5). Представители лесной ЭЦГ – вечнозелёные виды *Pyrola rotundifolia* и *Vaccinium vitis-idaea* – адаптировались к существованию в суровых климатических условиях за счёт поддержания на низком, но постоянном уровне концентрации хлорофиллов. С продвижением растений на север увеличение соотношения хл *a/b* связано с уменьшением функциональной нагрузки на хл *b* как экранирующего хл *a* пигмента.

По полученным нами данным, величина соотношения хл/каротиноиды варьировала в диапазоне 2,2–3,3. У растений умеренной зоны величина данного показателя равняется 4–5 [20]. По величине соотношения хл/каротиноиды изученные виды ближе всего к арктическим растениям, горным видам Восточного Памира и Приполярного Урала [21, 22]. В условиях крайне-северной тайги обнаружено закономерное увеличение доли каротиноидов как светосборщиков и фото-/термопротекторов по отношению к хлорофиллам [22].

Другим важным процессом, отражающим уровень метаболической активности, является дыхание – источник энергии и интермедиатов, тесно связанное с ростом и устойчивостью растений к неблагоприятным факторам среды [23]. Растения характеризовались сравнительно высокой дыхательной активностью (табл. 6). Наименьшие показатели дыхательной способности (при 20°C) среди видов имели растения лесной ЭЦГ, что характерно для стресс-толерантов как растений с пониженной метаболической активностью [13].

Наши определения показали, что по дыхательной способности растения крайне-северной тайги превышали растения средней тайги в среднем вдвое (табл. 4). Это можно рассматривать как адаптивную реакцию, способствующую поддержанию высокого уровня метаболической активности в условиях пониженных температур и короткого вегетационного периода [6, 23, 24].

Таким образом, адаптация растений к произрастанию в более суровых условиях холодного климата шла по пути миниатюризации растений и сокращения площади ассимилирующей поверхности с преимущественным распределением биомассы в подземные органы. Повышение дыхательной способности направлено на поддержание уровня метаболической активности в условиях пониженных температур и короткого вегетационного периода.

С продвижением на север растения проявляли свойства стресс-толерантов, которые развивают устойчивость к неблагоприятным воздействиям за счёт изменения интенсивности физиолого-биохимических процессов. При этом степень и уровень адаптивных изменений при продвижении на север зависели от принадлежности растений к эколого-ценотической группе, а также ритма их сезонного развития. Для усиления ассимиляционной способности и сохранения положительного баланса CO₂ в условиях Крайнего Севера адаптация вечнозелёных видов лесной ЭЦГ (*Pyrola rotundifo-*

lia и *Vaccinium vitis-idaea*) была в основном направлена на стабилизацию концентрации хлорофиллов при уменьшении доли хлорофилла *b* в пуле зелёных пигментов и усиление способности эффективно фотосинтезировать в области низкой освещённости. Виды, способные произрастать в разнообразных экологических условиях, в том числе на открытых участках (*Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus*, *Trientalis europaea*), адаптировались за счёт усиления криоморфных свойств структуры листа (утолщения листовой пластинки и хлоренхимы, увеличения количества хлоропластов на срез клетки). В то же время луговые виды (*Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus*) отличались наиболее высокой способностью поддерживать вегетативный рост и накапливать биомассу при ухудшении условий среды, что свидетельствует о проявлении их конкурентных свойств. В целом полученные данные свидетельствуют о тесной связи экологической стратегии с функциональными свойствами растений.

Работа выполнена при частичной поддержке проекта «Видовое, ценотическое и экосистемное разнообразие ландшафтов территории объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми», № 12-П-4-1018, финансируемого в рамках приоритетного направления РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Список литературы

1. Биоразнообразие водных и наземных экосистем бассейна реки Кожым (северная часть национального парка «Югыд ва») / Отв. ред. Е.Н. Патова. Сыктывкар. 2010. 192 с.
2. Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений: Учебник. М.: Логос, 2001. 224 с.
3. Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. Plant Physiological Ecology. New York, Berlin, Heidelberg: Springer Verlag, 1998. 540 p.
4. Головки Т.К., Гармаш Е.В. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Пјin в условиях подзоны средней тайги европейского северо-востока. 2. Соотношение фотосинтеза и дыхания как показатель продуктивности и адаптивных реакций растений // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 864–872.
5. Головки Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С., Бабак Т.В., Захожий И.Г. Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология). СПб.: Наука, 2007. 205 с.
6. Семихатова О.А., Иванова Т.И., Кирпичникова О.В. Сравнительное исследование темного дыхания

растений Арктики и умеренной зоны // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 5. С. 659–665.

7. Мартыненко В.А., Дегтева С.В. Конспект флоры национального парка «Югыд-Ва» (Республика Коми). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 108 с.

8. Серебряков И.Г. Экологическая морфология высших растений. М.: Высш. школа, 1962. 378 с.

9. Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R. Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species. L.: Unwin Hyman, 1988. 742 p.

10. Дегтева С.В., Новаковский А.Б. Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 182 с.

11. Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеоздат, 1984. 246 с.

12. Иванова Л.А., Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структурные параметры мезофилла листа при затенении растений разных функциональных типов // Физиология растений. 2008. Т. 55. № 2. С. 230–239.

13. Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Головки Т.К. Дыхание и содержание азота и углеводов у корневищных многолетних растений в связи с реализацией разных адаптивных стратегий // Физиология растений. 2010. Т. 57. № 5. С. 676–686.

14. Chapin F.S. The mineral nutrition of wild plants // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1980. V. 11. P. 233–260.

15. Гармаш Е.В. Зависимость роста растений ячменя от уровня минерального питания контролируется температурным режимом // Физиология растений. 2005. Т. 52. № 3. С. 384–391.

16. Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Бабак Т.В. Морфофизиологические и биохимические характеристики *Comarum palustre* L. на Севере // Изв. Самарского НЦ РАН. 2010. Т. 12. №1(3). С. 760–764.

17. Меньшакова М.Ю., Жиров В.К., Хаитбаев А.Х., Гайнанова Р.И. Изменчивость фотосинтетического аппарата растений. М.: Наука, 2008. 117 с.

18. Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.

19. Гармаш Е.В., Головки Т.К. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Цзип в условиях подзоны средней тайги европейского северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 854–863.

20. Куренкова С.В. Пигментная система культурных растений в условиях подзоны средней тайги европейского северо-Востока. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 114 с.

21. Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. V. 29. P. 195–203.

22. Головки Т.К., Далькэ И.В., Дымова О.В., Захажий И.Г., Табаленкова Г.Н. Пигментный комплекс растений природной флоры европейского северо-Востока // Изв. Коми НЦ УрО РАН. 2010. № 1. С. 39–46.

23. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204.

24. Головки Т.К., Далькэ И.В., Табаленкова Г.Н., Гармаш Е.В. Дыхание растений Приполярного Урала // Бот. журнал. 2009. Т. 94. № 8. С. 1216–1226.

25. Вишницкая О.Н., Савиных Н.П. Побегообразование и структура соцветий *Comarum palustre* (Rosaceae) // Раст. ресурсы. 2008. Т. 44. Вып. 1. С. 3–12.