

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТЕНИЙ РЕСУРСНОГО ВИДА *ACONITUM SEPTENTRIONALE* KOELLE В СООБЩЕСТВАХ ЮЖНОГО ТИМАНА И ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

© 2010 И.В. Далькэ, И.Г. Захожий, Р.В. Малышев, Г.Н. Табаленкова, Т.К. Головки

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Поступила в редакцию 10.05.2010

Дана эколого-физиологическая характеристика растений аконита высокого (*Aconitum septentrionale*) в ценопопуляциях на Приполярном Урале (бассейн верхнего течения р. Кожим) и Южном Тимане (р. Сойва). Охарактеризованы микроклиматические условия в местах обитания растений. Выявлена зависимость процессов фотосинтеза и дыхания растений от освещенности и температуры. Показаны различия в мощности и активности фотосинтетического аппарата растений произрастающих в разных эколого-ценотических условиях. Аконит высокий можно отнести к теневыносливым растениям с выраженными признаками светолюбия, что проявляется в адаптации к обитанию в лесных и луговых сообществах. Комплексное воздействие северных условий снижает эффективности использования света на фотохимические процессы.

Ключевые слова: *Aconitum septentrionale*, фотосинтез, дыхание, азот, распределение биомассы, свет, температура

В настоящее время вопросы выявления, оценки и рационального использования растительных ресурсов приобретают особое значение. Флора европейского северо-востока России насчитывает около 1200 видов сосудистых растений, среди которых более 100 видов входят в Государственную фармакопею РФ как лекарственные растения [3]. Следует отметить, что видовой состав лекарственных растений данного региона изучен более полно, чем их биохимические и ресурсные характеристики. Среди полезных растений природной флоры таежной зоны Республики Коми большой интерес представляет аконит высокий (*Aconitum septentrionale* Koelle) из сем. Ranunculaceae. Он является продуцентом дитерпенового алкалоида – лаппаконитина, необходимого для производства сердечных препаратов. Исследования фитоценотической приуроченности и некоторых ресурсных характеристик аконита высокого в подзоне средней тайги показали перспективность использования его надземной биомассы для получения целевого вещества [4]. Создание сырьевой базы и разработка способов рационального управления ресурсами данного вида предполагают более полное знание об эколого-биологических свойствах и адаптационном потенциале растений аконита высокого. Изучение влияния внешних факторов на основные процессы жизнедеятельности растений

необходимо также для прогнозирования их поведения при изменении климата или введении в культуру.

Цель работы: оценить уровень метаболизма и его соответствие климату у растений аконита высокого, обитающих в различных эколого-ценотических условиях в подзоне средней и крайней северной тайги.

Материал и методы. В природных условиях определяли показатели фотосинтеза, дыхания и роста растений из 2 ценопопуляций (ЦП) на Южном Тимане и 6 ЦП на Приполярном Урале (табл. 1). Исследования проводили в июле 2009 г. В этот период растения находились в фазе бутонизации или начала цветения. Измерения микроклиматических показателей в местообитаниях растений проводили с помощью метеостанции LI-1400 с набором датчиков температуры, влажности, освещения (Licor, США). Для определения фотосинтетических пигментов отбирали зрелые листья с 10-15 растений в 3 биологических повторностях. Пигменты экстрагировали из сырого растительного материала (150-200 мг) кипящим 100% ацетоном и определяли спектрофотометрически при длинах волн 662, 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды).

Измерения интенсивности $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена листьев растений проводили в дневные часы (9-15 ч) при помощи ИК-газоанализаторов LI-7000 (LICOR, США) и LCPro+ (ADC, Великобритания). Световые и температурные условия для листьев создавали путем термостатирования листовой камеры и освещения ее внешними источниками. Для получения световой зависимости фотосинтеза листья аконита экспонировали при разной освещенности в диапазоне ФАР от 0 до 2000 мкмоль квантов/(м²с). Кардинальные параметры световой кривой: максимальную скорость фотосинтеза ($\Phi_{\text{макс}}$), квантовый выход фотосинтеза

Далькэ Игорь Владимирович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник. E-mail: dalke@ib.komisc.ru
Захожий Илья Григорьевич, кандидат биологических наук, научный сотрудник. E-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru
Малышев Руслан Владимирович, кандидат биологических наук, инженер. E-mail: malishev@ib.komisc.ru
Табаленкова Галина Николаевна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник. E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru
Головки Тамара Константиновна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией экологической физиологии растений. E-mail: golovko@ib.komisc.ru

(КВФ), световой компенсационный пункт (СКП), интенсивность темного дыхания (Дт) определяли, как описано ранее [1]. Эффективность использования воды листьями (ЭИВ) находили по

соотношению скорости фотосинтеза и интенсивности транспирации (Ф/ИТ). Газометрические определения проводили в 6-10 биологических повторностях.

Таблица 1. ЦП растений *Aconitum septentrionale* на Южном Тимане (ЮТ, средняя тайга) и Приполярном Урале (ПУ, крайне-северная тайга)

ЦП	Координаты	Характеристика	Степень затенения ЦП, %
ЮТ 1	62°44' с.ш., 55°50' в.д	сероольшанник аконитовый	30-50
ЮТ 2	62°44' с.ш., 55°50' в.д	ельник крупнотравно-злаковый	30-50
ПУ 1	65°20'58 с.ш., 60°41'64 в.д.	смешанный разнотравный лес	10-20
ПУ 2	65°20'64 с.ш., 60°41'28 в.д.	редкостойный лиственничник травянистый с можжевельником	20-30
ПУ 3	65°22'23 с.ш., 60°43'31 в.д.	ивняк аконитово-разнотравный в лиственничнике ерниковом	50-70
ПУ 4	65°22'26 с.ш., 60°42'68 в.д.	ивняк аконитово-разнотравный	40-50
ПУ 5	65°19'96 с.ш., 60°42'84 в.д.	ивняк разнотравный	20-30
ПУ 6	65°19'02 с.ш., 60°41'454 в.д.	разнотравная луговина	0-10

Измерения показателей индуцированной флуоресценции хлорофилла интактных листьев проводили в полевых условиях с помощью портативного многолучевого флуориметра РАМ-2100 (Walz, Германия) в соответствии с [6]. Листья предварительно адаптировали в течение 30 мин в темноте. Фоновый уровень флуоресценции (F_0) измеряли на слабом красном свете. Максимальный уровень флуоресценции (F_m) оценивали после насыщающей вспышки света. Максимальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) рассчитывали как $(F_m - F_0)/F_m$. Реальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (Y) измеряли у листьев, предварительно освещенных в течение 15 мин белым светом разной интенсивности. Величину Y рассчитывали по уравнению: $Y = (F_m' - F_t)/F_m'$, где F_m' – максимальный уровень флуоресценции хлорофилла у адаптированного к действующему свету листа при дополнительном освещении импульсом света, F_t – стационарный уровень флуоресценции на действующем свете. Скорость транспорта электронов рассчитывали как: $ETR = Y \times \text{ФАР} \times 0.5 \times 0.84$.

Для характеристики распределения биомассы отбирали по 5-7 средних растений, разделяли по органам и взвешивали. Результаты обрабатывали с использованием стандартных статистических методов и компьютерных программ. В таблицах и на рисунках представлены средние арифметические величины показателей со стандартной ошибкой.

Результаты и их обсуждение. Ареал аконита высокого занимает северную часть европейской бореальной области. На территории Республики Коми аконит встречается довольно часто, образует ЦП в составе лесных и луговых фитоценозов. В лесных сообществах он приурочен к темнохвойным лесам, в травяных осинниках имеет важное ценотическое значение, образуя основу крупнотравья [4]. На Урале обитает в лесном поясе и выше, на горнолесных и субальпийских луговинах, в

редколесьях. ЦП аконита на Южном Тимане и Приполярном Урале встречались в характерных для данного вида местообитаниях. На Южном Тимане исследовали 2 ЦП (табл. 1), которые занимали затененные участки на левом берегу р. Сойва на высоте 159 м над у.м. с увлажнением за счет атмосферных осадков и преимущественно поверхностным стоком. Уклон участка, на котором располагалась ЦП ЮТ 2 составлял 7-10°. На Приполярном Урале растения из ЦП ПУ 1 и ПУ 6 произрастали на хорошо освещенных, открытых участках. Освещенность растений в ЦП ПУ 2 – ПУ 5 варьировала в зависимости от сомкнутости крон деревьев или густоты травостоя. В высотном градиенте участки располагались от 380-390 м над у. м. (пойма р. Балбаню, ПУ 6) до 510-520 м над у. м. (граница между лесным поясом и горными тундрами хр. Малдынырд, ПУ 1).

Погода в период проведения исследований была неустойчивой, особенно на Приполярном Урале. Отмечались резкие колебания дневных и ночных температур, высокая влажность воздуха, переменная облачность. Корреляционный анализ показал сильную связь ($r > 0.7$) между ведущими микроклиматическими параметрами. Получено 21 значение коэффициента корреляции для показателей интенсивности солнечной радиации (ФАР И УФ-радиации), температуры воздуха и почвы, относительной влажности воздуха.

Выявлено влияние эколого-ценотических условий на накопление и распределение биомассы в системе целого растения. В сероольшаннике (ЮТ 1) растения накапливали в 4 раза больше сухой биомассы по сравнению с растениями, обитающими в ельнике (ЮТ 2), за счет формирования большей листовой поверхности и фотосинтетической активности. Однако массовая доля подземной части была выше у растений из ельника (рис. 1).

Величина удельной поверхностной плотности листьев (УППЛ), отражающая влияние световых и эдафических условий среды, варьировала в

широких пределах: от 0,47 г/дм² (ЮТ 1) до 0,27 г/дм² (ЮТ 2). УППЛ растений из большинства ЦП на Приполярном Урале равнялась 0,31-0,34 г/дм². Показатель УППЛ у растений ЦП ПУ 6 был в 1,5 раза выше. Это связано с отсутствием древесного яруса на данном участке. Растения занимали верхнюю часть густого травяно-кустарничкового яруса с общим проективным покрытием до 95% и были хорошо освещены.

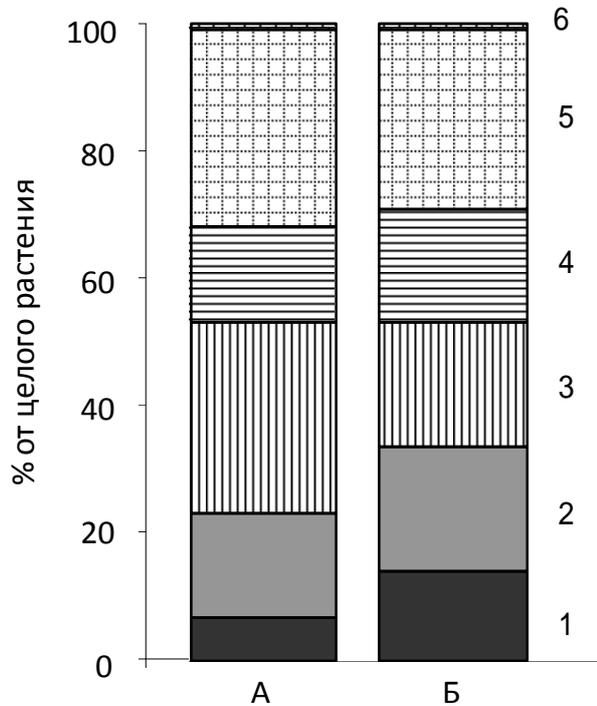


Рис. 1. Распределение биомассы в растениях *Aconitum septentrionale* из ЦП сероольшанника аконитового ЮТ 1 (А) и ельника крупнотравно-злакового ЮТ 2 (Б): 1, 2, 3, 4, 5, 6 – корни, каудекс, стебли, черешки, листья, соцветия соответственно

Концентрация зеленых пигментов в листьях растений на Приполярном Урале составляло 5-7 мг/г сухой массы. Листья растений, обитающих на Южном Тимане, накапливали больше хлорофиллов, 8-13 мг/г сухой массы. Доля хлорофиллов, принадлежащих ССК, варьировала в пределах 49-59%. В целом растения, обитающие в сероольшаннике и ельнике на Южном Тимане, характеризовались наличием в листьях более мощного светособирающего комплекса, что вероятно обусловлено их затенением. Содержание желтых пигментов – каротиноидов было в 4-5 раз меньше, чем хлорофиллов. Проведенные ранее на Приполярном Урале [2] исследования пигментного комплекса 35 видов растений показали, что содержание зеленых пигментов у большинства растений находилось в пределах 3-6 мг/г сухой массы, а соотношение хлорофиллы/каротиноиды равнялось в среднем около 3. Сравнение показывает, что акониту свойственно более низкое относительное содержание желтых пигментов. Помимо генотипического

фактора, по-видимому, играет роль и принадлежность данного вида к бореальной группе растений, местообитания которых сильнее затенены.

Фотосинтез является одним из ключевых звеньев процесса формирования устойчивости и пластичности растений, обеспечивающих возможность успешного расселения видов. Для оценки функциональной активности фотосинтетического аппарата растений в полевых условиях нами был использован метод индуцированной флуоресценции хлорофилла. Величина показателя максимального квантового выхода ФС II (F_v/F_m), отражающего потенциальные возможности первичного разделения зарядов или количество активных комплексов ФС II находилась в пределах от 0,66 до 0,75. Это несколько меньше (на 15-20%) по сравнению с величинами, измеренными у листьев растений аконита, адаптированных к оптимальным температурным условиям. Ночные заморозки оказывали незначительное последствие на фотохимическую активность ФС II. Не выявили различий в скорости транспорта электронов в электрон-транспортной цепи ФС II хлоропластов растений из разных ЦП. Максимальная скорость транспорта электронов достигала 160 мкмоль/м²с, а насыщение светом транспорта электронов происходило в диапазоне ФАР 500-700 мкмоль/(м²с). Утром после ночного заморозка (до -3°C) максимальная скорость транспорта электронов была в 1,5 раза ниже (рис. 2). Выдерживание в течение 3 ч растений при температуре около 25°C приводило к восстановлению скорости электронного транспорта. Тот факт, что на уровне ФС II ассимиляционный аппарат растений аконита характеризуется способностью быстро репарировать после действия ночных заморозков согласуется с данными прямых измерений CO₂-газообмена листьев (рис. 2).

Сравнительное изучение темнового выделения CO₂ в листьях аконита из разных ЦП показало, что скорость дыхания растений, обитающих на Южном Тимане, составляла 10-15% от скорости $\Phi_{\text{макс}}$, тогда как у растений на Приполярном Урале, варьировала в широких пределах от 10 до 40% в зависимости от условий произрастания и температуры листьев. С увеличением температуры от 10 до 30°C коэффициент Q_{10} темнового дыхания листьев растений снижался с 2,8 до 1,8. В целом листья растений, обитающих на Приполярном Урале, характеризовались более интенсивным дыханием по сравнению с растениями на Приполярном Урале.

Как видно из данных табл. 2, величина светового компенсационного пункта (СКП) растений из ЦП на Южном Тимане существенно ниже, чем на Приполярном Урале. Это указывает на адаптацию растений к произрастанию в сильно затененных условиях, в сероольшаннике аконитовом и ельнике крупнотравно-злаковым. Повышенные значения СКП у растений на Приполярном Урале, по-видимому, отражают адаптацию растений к эколого-ценотическим условиям и признаки светолюбия.

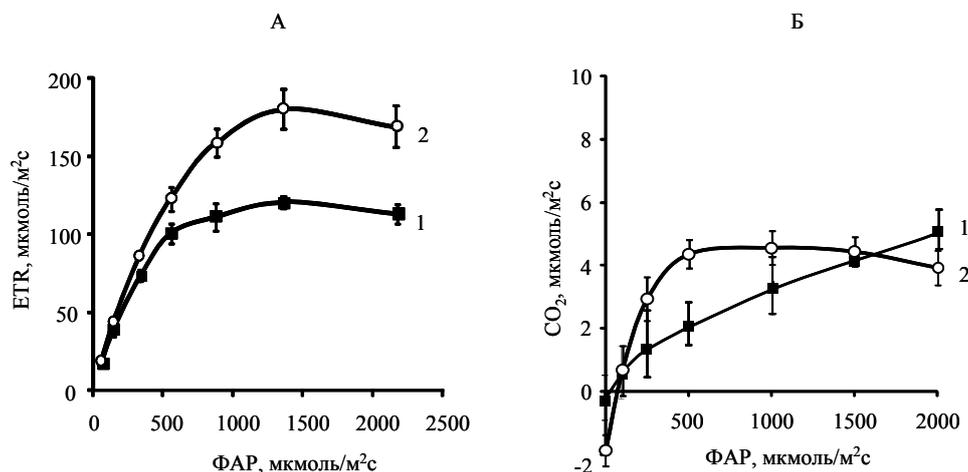


Рис. 2. Последствие ночного заморозка на интенсивности фотохимии ФС 2 (А) и скорости CO_2 -газообмена (Б) листьев растений *Aconitum septentrionale* на Приполярном Урале: 1 – после ночного заморозка, 2 – после 3-х часовой адаптации при температуре 25°C

Таблица 2. Характеристика CO_2 -газообмена листьев растений *Aconitum septentrionale* из разных ЦП на Южном Тимане (ЮТ) и Приполярном Урале (ПУ)

ЦП	$\Phi_{\text{макс}}$, мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$	D_t , мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$	СКП, мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$	ИТ при $\Phi_{\text{макс}}$, ммоль/ $\text{м}^2\text{с}$	T_l , $^\circ\text{C}$
ЮТ 1	$4,6 \pm 0,4$	$-0,5 \pm 0,1$	14	$1,0 \pm 0,1$	$20,0 \pm 0,2$
ЮТ 1	$2,6 \pm 0,2$	$-0,4 \pm 0,1$	14	$0,4 \pm 0,1$	$20,0 \pm 0,2$
ПУ 1	$8,3 \pm 0,7$	$-0,9 \pm 0,4$	31	$1,4 \pm 0,1$	$13,2 \pm 0,1$
ПУ 2	$4,6 \pm 0,5$	$-1,9 \pm 0,5$	74	$0,7 \pm 0,1$	$9,3 \pm 0,1$
ПУ 3	$5,0 \pm 0,7$	$-1,1 \pm 0,4$	37	$0,7 \pm 0,1$	$16,9 \pm 0,1$
ПУ 4	$4,6 \pm 0,6$	-	26	$0,7 \pm 0,1$	$20,1 \pm 0,1$
ПУ 5	$2,8 \pm 0,3$	$-1,2 \pm 0,3$	70	$0,6 \pm 0,1$	$19,5 \pm 0,1$
ПУ 6	$7,4 \pm 0,3$	$-1,2 \pm 0,2$	77	$1,2 \pm 0,1$	$18,9 \pm 0,1$

Примечание: $\Phi_{\text{макс}}$ – максимальная интенсивность видимого фотосинтеза, D_t – интенсивность темнового дыхания, СКП – световой компенсационный пункт, ИТ – интенсивность транспирации, T_l – температура листа

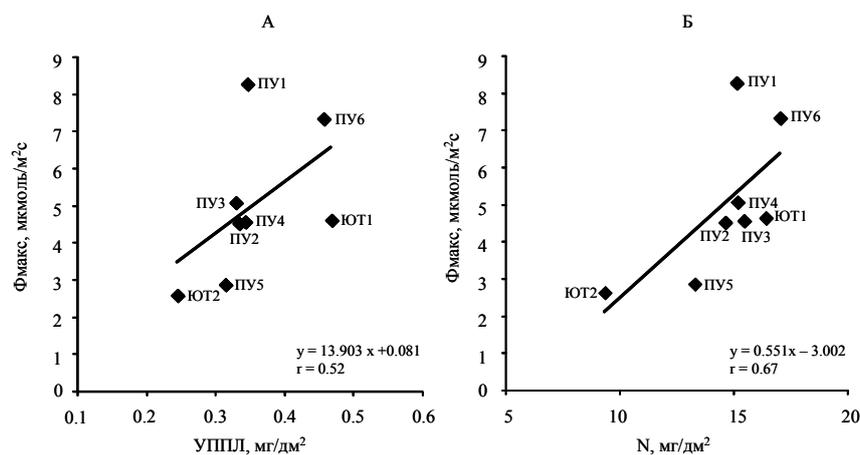


Рис. 3. Взаимосвязь между удельной поверхностной плотностью листьев (УППЛ), содержанием азота в листьях (N) и максимальной скоростью фотосинтеза растений ($\Phi_{\text{макс}}$) *Aconitum septentrionale* из разных ЦП

Растения аконита, произрастающие в разных эколого-ценотических условиях, характеризовались высокой эффективностью использования воды листьями при фотосинтезе. Величина ЭИВ при радиации приспособления составляла 2,4 до 7,5 мкмоль CO_2 / ммоль H_2O . Данные на рис. 3 показы-

вают, что скорость видимого поглощения CO_2 в расчете на единицу площади листа зависит от УППЛ. Растения с высокой УППЛ способны фотосинтезировать интенсивнее. Положительная связь была также выявлена между фотосинтетической активностью листьев и содержанием в них азота. У

растений из разных ЦП концентрация азота в листьях варьировала от 9 до 17 мг/ г сухой массы. Величина соотношения максимальной скорости фотосинтеза и содержания азота составляла около 40 мкмоль CO₂/(моль N с) у ЮТ 1 и ЮТ 2 растений. Значения этого показателя достигали 60-70 мкмоль CO₂/(моль N с) у растений из ЦП ПУ 1 и ПУ 6. Эти величины соответствуют данным приводимым для многолетних травянистых растений лесной зоны Северной Америки [5].

Выводы: полученные нами результаты демонстрируют существенное влияние эколого-ценотических условий на метаболическую активность растений аконита высокого. Анализ влияния факторов среды (свет, температура, эдафические условия) на фотосинтез и рост позволяет сделать заключение о физиологической пластичности и адаптивности растений аконита, что позволяет данному виду реализовать значительную часть своего экологического потенциала.

Работа проведена в рамках проекта «Состояние ресурсов полезных растений европейского северо-востока России: мониторинг и разработка биотехнологических подходов по рациональному использованию и воспроизводству» Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Гармаиш, Е.В. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum cartmoides* (Willd.) Пжн в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов / Е.В. Гармаиш, Т.К. Головки // Физиология растений. – 1997. – Т. 44. – С. 854-863.
2. Головки, Т.К. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала / Т.К. Головки, Г.Н. Табаленкова, О.В. Дымова // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, № 11. – С. 1732-1741.
3. Мартыненко, В.А. Недревесные растительные ресурсы республики Коми / В.А. Мартыненко, Б.И. Груздев, Н.С. Котелина. – Сыктывкар, 1994. – 30 с.
4. Паршина, Е.И. Фитоценотическая приуроченность и ресурсные характеристики *Aconitum septentrionale* (Ranunculaceae) в подзоне средней тайги на северо-востоке европейской России / Е.И. Паршина, И.Ф. Чадин, С.О. Володина и др. // Растительные ресурсы. – 2009. - № 3, вып. 3. – С. 60-67.
5. Huang, J. Ecophysiological responses of two herbaceous species to prescribed burning alone or in combination with canopy thinning / J. Huang, R.E.J. Boerner, J. Rebbeck // American Journal of Botany. – 2007. – V. 94, № 5. – P. 755-763.
6. Krause, G.H. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis / G.H. Krause, E. Weis // The Basics. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1991. – V. 42. – P. 313-349.

**ECOLOGICAL-PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTIC OF RESOURCE
KIND PLANTS *ACONITUM SEPTENTRIONALE* KOELLE IN
COMMUNITIES OF SONTH TIMAN AND SUBPOLAR URALS**

© 2010 I.V. Dalke, I.G. Zahozhiy, R.V. Malyshev, G.N. Tabalenkova, T.K. Golovko

Institute of Biology Komi SC RAS, Syktyvkar

Ecological-physiological characteristic of aconite plants (*Aconitum septentrionale*) in coenopopulations of Subpolar Urals (basin of headwaters of river Kozhim) and Sonth Timan (river Soyva) is given. Microclimatic conditions in plants inhabitations are characterized. Dependence of photosynthesis processes and breath of plants on illuminance and temperatures is revealed. Distinctions in capacity and activity of the photosynthetic apparatus of plants growing in different ecological-coenotypical conditions are shown. Aconite is possible to carry to shade-enduring plants with expressed attributes of photophily that is shown in adaptation to dwelling in wood and poiums. Integrated effect of northern conditions reduces efficiency of light use on photochemical processes.

Key words: *Aconitum septentrionale*, photosynthesis, breath, nitrogen, distribution of biomass, light, temperature

Igor Dalke, Candidate of Biology, Senior Research Fellow.

E-mail: dalke@ib.komisc.ru

Iliya Zahozhiy, Candidate of Biology, Research Fellow. E-mail:

zakhozhiy@ib.komisc.ru

Ruslan Valyshev, Candidate of Biology, Engineer. E-mail:

malishev@ib.komisc.ru

Galina Tabalenkova, Doctor of Biology, Leading Research

Fellow. E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru

Tamara Golovko, Doctor of Biology, Chief of the Laboratory

of Plants Ecological Physiology. E-mail: golovko@ib.komisc.ru