

УДК 581.132: 58.02

ФОТОСИНТЕЗ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ *ACONITUM LYCOCTONUM* L. В ГОРНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ НА ТЕРРИТОРИИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ЮГЫД ВА»

© 2011 И.В. Далькэ, И.Г. Захожий, Т.К. Головки, Е.И. Паршина, И.Ф. Чадин

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Поступила в редакцию 22.04.2011

Приведены фотосинтетические, продукционные и популяционные характеристики борца северного (*Aconitum lycoctonum*), произрастающего в лесном и горно-тундровом поясе. В обеих ценопопуляциях растения проявляли свойства теневыносливости с умеренно выраженными признаками светолюбия и не отличались существенно по фотосинтетической активности листьев. В горно-тундровой ценопопуляции преобладали растения более молодого возрастного состояния, в лесной – генеративные. Различия в габитусе и продуктивности растений лимитируются скорее не фотосинтезом, а ростовыми процессами. Возможно, что рост растений в горно-тундровом поясе ограничивается повышенным уровнем УФ-радиации.

Ключевые слова: *Aconitum lycoctonum*, фотосинтез, пигменты, рост, биомасса, ценопопуляция, УФ-радиация, температура

Aconitum lycoctonum L., 1753 (синонимы: *A. septentrionale* Koelle, 1786; *A. excelsum* Reincheb, 1825), сем. Лютиковые – борец северный (аконит высокий), бореальный евроазиатский вид. Ареал его проходит широкой полосой от Скандинавии до Китая, захватывая лесную полосу Европейской части России, юг Сибири, горы средней Азии, поднимаясь до субальпийского, реже альпийского поясов. На европейском северо-востоке России борец распространен широко, в Большеземельской тундре до побережья не доходит, но вдоль рек продвигается далеко к Северу (низовья Печоры, Кары, Морею. На Урале отмечается в лесном поясе и выше на горнолесных и субальпийских луговинах, в редколесьях. В тундре и лесотундре произрастает в высоко-травных ивняках. [10]. На территории Республики Коми встречается довольно часто, образует ценопопуляции в составе лесных и луговых фитоценозов. В лесных сообществах он приурочен к темнохвойным лесам, в травяных осинниках имеет важное ценогическое значение, образуя основу крупнотравья [7].

Далькэ Игорь Владимирович, кандидат биологических наук, научный сотрудник. E-mail: dalke@ib.komisc.ru

Захожий Илья Григорьевич, кандидат биологических наук, научный сотрудник. E-mail: zakhzhuy@ib.komisc.ru

Головки Тамара Константиновна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией. E-mail: golovko@ib.komisc.ru

Чадин Иван Фёдорович, кандидат биологических наук, заместитель директора. E-mail: chadin@ib.komisc.ru

Паршина Елена Ивановна, кандидат биологических наук, старший преподаватель. E-mail: Helen-parshina@yandex.ru

Наш интерес к данному виду обусловлен его ресурсным значением в качестве продуцента алкалоидов, используемых для производства сердечных препаратов. Борец издавна применяется и в народной медицине для лечения различных заболеваний [8]. В качестве сырья обычно используют корневища с корнями, которые собирают во время плодоношения растений. Создание сырьевой базы и разработка способов рационального управления растительными ресурсами предопределяет необходимость проведения широкого спектра исследований для более полного выявления свойств растений, их способности адаптироваться к изменяющимся условиям среды.

Проведенное нами ранее сравнительное изучение некоторых свойств растений борца, произрастающих в подзоне средней и крайне-северной тайги на европейском Северо-Востоке, позволило отнести его к функционально пластичным видам [4]. В данной статье более подробно будут рассмотрены фотосинтетические и продукционные характеристики растений горных ценопопуляций на Приполярном Урале.

Район исследований – бассейн верхнего течения р. Кожим входит в состав национального парка «Югыд Ва». Характеризуется суровостью климата и его резкой континентальностью, что обусловлено вторжением холодных арктических масс воздуха. Вегетационный период здесь длится примерно 60 дней, а средняя температура самого теплого месяца июля около +10°C. В период активной вегетации возможны значительные суточные перепады температуры. Основной тип растительности представлен горными лесами, которые

распространены до высоты примерно 500 м над ур. моря [5]. Выше они сменяются ерниковыми и мохово-лишайниковыми горными тундрами. В растительном покрове, наряду с видами бореальной флоры, выражено присутствие видов, принадлежащих к арктоальпийской, гипоарктической и арктической широтной группе.

Материал и методы. Исследовали фотосинтетические характеристики растений из двух контрастных по световому и водному режиму ценопопуляций. Одна ценопопуляция (ЦП1) локализовалась в ельнике, на участке с переменным освещением (65°25.542' с.ш.; 60°36.691' в.д.; высота 430 м). Растения другой ценопопуляции (ЦП2) произрастали в ивняке на склоне хр. Россомаха, в поясе горных тундр (65°18.868' с.ш.; 60°47.568' в.д.; высота 670 м). Описание онтогенетических состояний растений проводили согласно [6]. Плотность запаса сырья определяли методом модельных экземпляров [7]. Измерения микроклиматических показателей проводили с помощью метеостанции LI-1400 (Licor, США). УФ-излучение измеряли УФ-радиометром «ТКА-ПКМ» (Россия). Для определения пигментов отбирали по одному листу с 12-15 растений. Листовые пластинки у борца крупные, пальчатораздельные. Из сегментов листовых пластинок получали высечки. Пигменты экстрагировали из свежего материала кипящим 100% ацетоном. Пробирки с образцами хранили в темном прохладном месте. Концентрацию пигментов определяли спектрофотометрически на приборе UV-1700 (Shimadzu, Япония) при длинах волн 662, 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды). CO₂-газообмен и транспирацию листьев 10-15 растений в каждой ценопопуляции измеряли с помощью портативной фотосинтетической системы LCPPro+ (ADC, Великобритания). Для изучения световой зависимости фотосинтеза неотделенные листья экспонировали при ФАР от 0 до 2000 мкмоль квантов/(м²с). Параметры световой кривой определяли, как описано в работе [1]. Эффективность использования воды (ЭИВ) рассчитывали как соотношение скорости фотосинтеза и транспирации. Показатели индуцированной флуоресценции хлорофилла листьев измеряли в полевых условиях с помощью портативного многолучевого флуориметра PAM-2100 (Walz, Германия) в соответствии с рекомендациями [11]. Статистическую обработку проводили с использованием программ AtteStat v.12.5 и XLSTAT v.7.5.2. Для проверки нормальности распределения данных использовали критерий Колмогорова и коэффициент асимметрии, при сравнении выборок применяли непараметрические критерии. В таблицах и на рисунках представлена величина

средней арифметической и выборочной ошибки средней.

Результаты и их обсуждение. На Приполярном Урале борец северный обитает в лесном поясе и выше, на горнолесных и субальпийских луговинах, в редколесьях. Растения ЦП1 и ЦП2 произрастали соответственно в ельнике-разнотравном (лесной пояс) и в ивняке-аконитовом на склоне (пояс горных тундр). Возрастной спектр ЦП 2 полночленный с преобладанием имматурных растений (рис. 1).

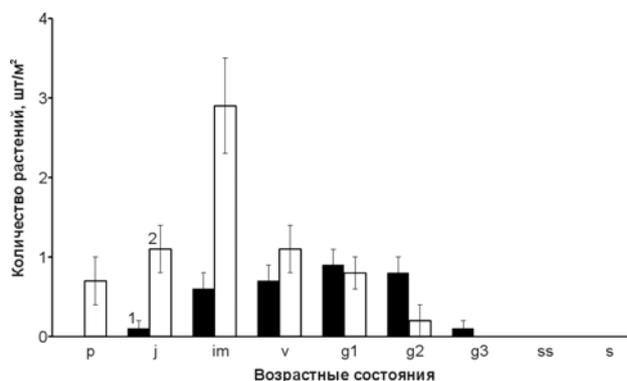


Рис. 1. Возрастной спектр ценопопуляций *Aconitum lycoctonum* в ельнике-разнотравном (1) и в ивняке-аконитовом (2):

p – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g – генеративные, ss – субсенильные, s – сенильные

В ЦП1 больше растений в генеративном состоянии, проростки практически отсутствовали. В обоих ЦП не обнаружили синильных растений. В расчете на м² количество растений в виргинильном и генеративном возрастном состоянии равнялось 2,5±0,3 и 2,2±0,5 (шт.) в ЦП 1 и ЦП2 соответственно. Плотность запаса надземной массы виргинильных и генеративных растений в ЦП1 составляла 21,0±1,8 г сухой массы/м² и была в 3 раза больше по сравнению с ЦП2 (7,0±1,8 г сухой массы/м²). Соотношение корни/побеги (по сухой массе) в ЦП1 было 0,3±0,1, а в ЦП2 составило 0,5±0,1.

Световой режим в ЦП зависел от сомкнутости крон деревьев (ЦП1), высоты кустарников и травостоя (ЦП2). На ФАР приходилось от 45 до 55% солнечного спектра. Приход солнечной радиации (СР) к растениям ЦП1 в ельнике был в 4 раза ниже, чем к растениям ЦП2, обитающим в поясе горных тундр (табл. 1). Вместе с тем растения ЦП2 получали почти на порядок больше УФ-излучения, чем растения ЦП1. Существенных различий между ЦП по термическим условиям обитания в период исследований обнаружено не было. Температура воздуха на уровне растений в дневные часы достигала 15-16°С, а относительная влажность воздуха составляла 50-60%.

Таблица 1. Микроклиматические показатели в ценопопуляциях (ЦП) *Aconitum lycoctonum*

ЦП	СР _{400-1100нм} , Вт/м ²	ФАР _{400-700нм} , мкмоль/м ² с	Доля УФ от СР, %	Температура, °С		Отн. влажность воздуха, %
				воздух	почва (глубина 5 см)	
ЦП1	176±54	433±135	0,7	15,3±0,6	11,1±0,1	59±1
ЦП2	681±37	1337±147	1,5	15,8±0,4	9,0±0,1	49±4

Согласно полученным данным (табл. 2), концентрация зеленых пигментов в листьях борца ЦП1 и ЦП2 составляла около 7 мг/г сухой массы. Такие величины свойственны многим видам травянистых растений Приполярного Урала [3]. Примерно 60% всех хлорофиллов листьев борца находится в составе светособирающих комплексов (ССК), выполняющих функцию поглощения и передачи энергии возбуждения в реакционный центр

фотосистем (ФС). По мнению некоторых авторов [12], принадлежность более 50% фонда зеленых пигментов ССК является индикатором признака теневыносливости растения. Содержание желтых пигментов – каротиноидов у борца было сравнительно низким, в 5-6 раз меньше, чем хлорофиллов. Относительно низкое накопление желтых пигментов является свойством бореальных видов, адаптированных к произрастанию в травянистых лесах [2].

Таблица 2. Содержание и соотношение пигментов в листьях *Aconitum lycoctonum*, мг/г сухой массы

Ценопопуляция	Хл <i>a+b</i>	Хл <i>a/b</i>	Доля Хл в ССК, %	Каротиноиды	Хл/кар
ЦП1	7,36 ± 0,34	2,80 ± 0,08	58	1,32 ± 0,11	5,72 ± 0,18
ЦП2	6,91 ± 0,08	2,56 ± 0,	62	1,23 ± 0,02	5,66 ± 0,07

Процесс фотосинтеза играет важную роль в продуктивности и устойчивости растений. Способность ассимилировать в неоптимальных условиях и сохранять фотосинтетический аппарат (ФА) при стрессовых воздействиях необходимы для выживания и успешного расселения видов. Анализ данных, полученных методом индуцированной флуоресценции хлорофилла, показал, что величина максимального квантового выхода ФС II (*Fv/Fm*), отражающего количество активных комплексов ФС II, была несколько выше у растений из ЦП1 (табл. 3). В норме значение этого показателя составляет 0,80-0,82 отн. ед., что отражает высокую потенциальную эффективность

фотохимической стадии фотосинтеза. При ФАР 100 мкмоль квантов/(м²с) скорость транспорта электронов (ETR) была низкой и возростала более чем вчетверо с повышением ФАР на порядок. У растений из обоих ЦП при высокой освещенности в 3 раза увеличивалось нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла (*qN*), тогда как фотохимическое (*qP*) снижалось в 1,7 раза. Эти данные свидетельствуют об умеренном светолюбии борца. Полученные результаты показывают, что у растений, произрастающих в условиях разной освещенности, фотосинтетический аппарат не отличается по фотохимической активности.

Таблица 3. Показатели флуоресценции листьев *Aconitum lycoctonum*

Ценопопуляция	Fv/Fm отн. ед.	ETR ₁₀₀	ETR ₁₀₀₀	qP ₁₀₀	qP ₁₀₀₀	qN ₁₀₀	qN ₁₀₀₀
		мкмоль /м ² с		отн. ед.			
ЦП1	0,75±0,17	22	93	0,95	0,56	0,28	0,89
ЦП2	0,68±0,01	20	90	0,95	0,56	0,26	0,88

Примечание: Fv/Fm – максимальная фотохимическая активность ФСII, ETR – скорость транспорта электронов, qP и qN – фотохимическое и нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла; индексы 100 и 1000 – интенсивность ФАР, мкмоль/м²с.

Как видно из данных табл. 4, величина светового компенсационного пункта (СКП) CO₂-газообмена листьев борца составляла 42-

45 мкмоль ФАР/(м²с). Интенсивность радиации приспособления (ИРП) листьев растений ЦП2 была заметно выше. Это

обусловлено лучшими световыми условиями на склоне в ивняке, чем под пологом в ельнике. Считается, что при ИРП фотосинтез осуществляется с максимальной эффективностью вследствие более полной структурно-функциональной адаптации листьев к режиму освещенности в конкретном фито-ценозе [9]. Не выявили существенных различий между ЦП в скорости фотосинтеза при ИРП. На насыщающем свете, 1000-1500 мкмоль / (м²с), скорость видимого поглощения CO₂ возрастала в 2-2.5 раза. У листьев ЦП2 проявлялась тенденция более эффективного использования на ассимиляцию CO₂ света высокой интенсивности. В табл. 5 приведены усредненные данные о функциональной активности листьев растений в естественных температурных и световых условиях. Измерения были проведены в дневные часы 24 и 25 июля 2010 г.

Таблица 4. Параметры световой зависимости CO₂-газообмена листьев *Aconitum lycoctonum*

Параметры	ЦП1	ЦП2
СКП, мкмоль / м ² с	42±6	45±7
ИРП, мкмоль/м ² с	90	120
Фв при ИРП, мкмоль CO ₂ /м ² с	2,1	2,0
Фв макс, мкмоль CO ₂ /м ² с	4,34±0,32	5,64±0,39
Дт, мкмоль CO ₂ /м ² с	-1,98±0,64	-1,56±0,24

Примечание: * различия между ЦП1 и ЦП2 достоверны при P≤0.05; Фв макс – максимальная интенсивность видимого фотосинтеза, Дт – темновое дыхание, СКП – световой компенсационный пункт, ИРП – интенсивность радиации приспособления, ИТ – интенсивность транспирации, ЭИВ – эффективность использования воды; интенсивность Фв макс определена при 1740 мкмоль/м²с ФАР и температуре листа 15-17°С.

Таблица 5. Характеристика CO₂-газообмена листьев *Aconitum septentrional* в естественных условиях местообитания

Параметры	ЦП1	ЦП2
температура листа, °С	19,6±0,2	19,5±0,2
ФАР, мкмоль/м ² с	180±35	583±45
фотосинтез, мкмоль CO ₂ /м ² с	4,18±0,40	5,69±0,49*
дыхание, мкмоль CO ₂ /м ² с	-2,24±0,23	-1,88±0,32
транспирация, ммоль H ₂ O/м ² с	1,32±0,07	1,31±0,09
эффективность использования воды, мкмоль CO ₂ /ммоль H ₂ O	3,52±0,38	5,12±0,50*

Примечание: * различия между ЦП1 и ЦП2 достоверны при P≤0,05.

Освещенность листьев в ЦП1 и ЦП2 различалась в 3 раза, а температура была одинаковой, около 20°С, что на 2-3°С выше температуры воздушной среды. Несмотря на существенные различия в освещенности, скорость фотосинтеза листьев ЦП2 была только на 25% выше, чем ЦП1. Скорость дыхания листьев затененных растений в ельнике достигала 50% от фотосинтеза, а на лучше освещенном склоне около 30%. Растения ЦП2 эффективней использовали воду. Удельная поверхностная плотность листьев (УППЛ) растений двух ЦП была одинаковой, около 0.4 г/дм². Следовательно, выявленные закономерности сохраняются и при пересчете данных по CO₂-газообмену на единицу сухой массы. Вместе с тем следует отметить, что листья растений ЦП2 были вдвое меньше по площади, чем листья ЦП1.

Выводы: нами определены основные фотосинтетические, продукционные и популяционные характеристики борца северного на Приполярном Урале. Несмотря на различия световых условий обитания, растения из лесного пояса (ельник) не уступали по фотосинтетической

активности растениям из горно-тундрового пояса (ивняк). В обоих ценопопуляциях растения проявляли свойства теневыносливости с умеренно выраженными признаками светолюбия. Полученные данные позволяют предположить, что различия в габитусе и продуктивности растений скорее связаны не фотосинтезом, а с ростовыми процессами. Возможно, что рост растений в горно-тундровом поясе ограничивается большим поступлением УФ-радиации.

Авторы выражают глубокую благодарность к.б.н. О.В. Дымовой за определение фотосинтетических пигментов, Д.М. Шадрину и Н.А. Мартынову за помощь в сборе данных во время экспедиции на Приполярный Урал.

Работа выполнена в рамках проекта «Состояние ресурсов полезных растений европейского Северо-востока России, мониторинг и разработка биотехнологических подходов по рациональному использованию и воспроизводству Рег. № 09-Т-4-1002» (научный руководитель – д.б.н., проф. В.В. Володин) Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России, оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Гармаш, Е.В. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum cartamoides* (Willd.) Pjip в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов / Е.В. Гармаш, Т.К. Головки // Физиология растений. 1997. Т. 44. С. 854-863.
2. Головки, Т.К. Пигментный комплекс растений природной флоры европейского северо-востока / Т.К. Головки, И.В. Дальке, О.В. Дымова и др. // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2010. №1. С. 39-46.
3. 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.
4. Дальке, И.В. Эколого-физиологическая характеристика ресурсного вида *Aconitum septentrionale* Koelle в сообществах Южного Тимана и Приполярного Урала / И.В. Дальке, И.Г. Захожий, Р.В. Мальшев и др. // Изв. Самарского НЦ РАН. 2010. Т. 12. №1(3). С. 683-687.
5. Мартыненко, В.А. Конспект флоры национального парка «Югыд-Ва» (Республика Коми) / В.А. Мартыненко, С.В. Дегтева. – Екатеринбург, 2003. 108 с.
6. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т.2. – Йошкар-Ола, 2000. 268 с.
7. 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. // Раст. ресурсы. 2009. № 3. Вып. 3. С. 60-67.
8. Растительные ресурсы России. Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т.1. Семейства Magnoliaceae – Juglandaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabinaceae, Urticaceae. – СПб.-М., 2008. 421 с.
9. Тооминг, Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. – Л., 1984. 264 с.
10. Флора северо-востока Европейской части СССР. Под ред. А.И.Толмачева. Т. 3. Семейства Nymphaeaceae – Hippuridaceae. – Л., 1976. С. 293.
11. 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.
12. Maslova, T.G. Adaptive properties of the plant pigment systems / T.G. Maslova, I.A. Popova // Photosynthetica. 1993. V. 29. P. 195-203.

PHOTOSYNTHESIS AND PRODUCTIVITY OF PLANTS *ACONITUM*

***LYCOCTONUM* L. IN MOUNTAIN CENOPOPULATIONS IN**

TERRITORY OF NATIONAL PARK «YUGYD VA»

© 2011 I.V. Dalke, I.G. Zahozhy, T.K. Golovko, E.I. Parshina, I.F. Chadin

Institute of Biology Komi SC UrB RAS, Syktyvkar

Are resulted photosynthetic, productive and population characteristics of *Aconitum lycoctonum*, growing in forest mountain-tundra zones. In both cenopopulations plants showed properties of shade tolerance with moderately expressed signs of photophily and didn't differ essentially on leaves photosynthetic activity. In mountain-tundra cenopopulation plants of younger age condition prevailed, in forest – generative. Distinctions in habitus and efficiency of plants is limited more likely not by photosynthesis, but by growth processes. Probably that growth of plants in mountain-tundra zone is limited to the raised level of Uf-radiation.

Key words: *Aconitum lycoctonum*, photosynthesis, pigments, growth, biomass, cenopopulation, UV-radiation, temperature

Igor Dalke, Candidate of Biology, Research Fellow. E-mail: dalke@ib.komisc.ru

Iliya Zahozhiy, Candidate of Biology, Research Fellow. E-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru

Tamara Golovko, Doctor of Biology, Chief of the Laboratory. E-mail: golovko@ib.komisc.ru

Ivan Chadin, Candidate of Biology, Deputy Director. E-mail: chadin@ib.komisc.ru

Elena Parshina, Candidate of Biology, Senior Lecturer. E-mail: Helen-parshina@yandex.ru