

УДК 581.1

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТЕНИЙ *ACONITUM SEPTENTRIONALE* В СООБЩЕСТВАХ ЮЖНОГО ТИМАНА

© 2011 Т.К. Головки, Г.Н. Табаленкова, Р.В. Малышев, И.В. Далькэ

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Поступила в редакцию 22.04.2011

Дана эколого-физиологическая и биохимическая характеристика растений аконита высокого (*Aconitum septentrionale*), произрастающих в разных фитоценозах на Южном Тимане в бассейне р. Сойва. Выявлены различия между растениями в удельной поверхностной плотности листьев, содержании пигментов, накоплении сахаров, фотосинтетической активности и продуктивности, обусловленные преимущественно световыми и эдафическими условиями местообитания.

Ключевые слова: *Aconitum septentrionale*, продуктивность, фотосинтез, пигменты, сахара

Aconitum septentrionale Koelle (аконит высокий) – многолетнее высокотравное растение с крупными пальчато-рассеченными листьями и синими цветками [7]. Вид широко распространен в таежной зоне европейского Северо-Востока, встречается в лесах, на опушках, лугах. Подземные и надземные части растений содержат большое разнообразие алкалоидов. Исследования фитоценотической приуроченности и некоторых характеристик аконита в подзоне средней тайги на территории Республики Коми показали его перспективность как ресурсного вида [4]. Однако для рационального использования ресурсов данного вида важно не только оценить запасы сырья и содержание целевого продукта, необходимо более полное знание об эколого-биологических и физиологических свойствах растений.

Цель работы: выявить вариабельность физиолого-биохимических характеристик растений аконита высокого в ценопопуляциях Южного Тимана.

Материал и методы. Исследования проводили в первой половине июля 2009 г. на территории ботанического заказника «Сойвинский» (Южный Тиман). Район исследований относится к Атлантико-Арктической области умеренного климатического пояса и характеризуется избыточно влажным умеренно-континентальным климатом с продолжительной

зимой, коротким и сравнительно теплым летом [1]. Среднегодовая температура составляет – 1,5°C, средняя температура самого теплого месяца – июля около +15°C. Сумма осадков за вегетационный период варьирует от 315 до 365 мм. По данным Коми республиканского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды последняя декада июня и первая декада июля 2009 г. были прохладней обычного (на 4°C). Осадков выпало вдвое больше нормы. В целом же погодные условия вегетационного периода существенно не отличались от средних многолетних значений. Для района исследований характерны деградированные перегнойно-карбонатные, перегнойно-скелетные почвы, формирующиеся на вершинах и склонах гряд и холмов. Пятнами встречаются дерново-карбонатные и дерновые щебенчатые почвы, приуроченные к выходам на поверхность известняков и других плотных пород [2]. Растения аконита отбирали в двух типичных для данного района ценопопуляциях (ЦП), локализованных на левом берегу р. Сойва. По сведениям, приведенным в работе [3], ЦП1 характеризуется как сероольшанник аконитовый. Древесный ярус сформирован *Alnus incana*, с примесью *Picea obovata* и *Betula pubescens*. Травяно-кустарничковый ярус густой, высота основной массы травостоя 0,9-1,2 м. Преобладают *A. septentrionale*, *Filipendula ulmaria*, *Thalictrum minus*. ЦП2 описана как ельник крупнотравно-злаковый. Древесный ярус представлен *Picea obovata*, *Betula pubescens*, единично *Pinus sylvestris*. Травяно-кустарничковый ярус густой, преобладают *Milium effusum*, *A. septentrionale*, *Aegopodium podagraria*.

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

Табаленкова Галина Николаевна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник. E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru

Малышев Руслан Владимирович, кандидат биологических наук, инженер. E-mail: malishev@ib.komisc.ru

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

О ростовой функции растений судили по накоплению и распределению сырой и сухой массы. В каждой популяции отбирали по 10-15 растений, разделяли на органы, фиксировали сухим жаром при температуре 105°C, затем высушивали при температуре 70°C и взвешивали. Морфометрические показатели листьев рассчитывали, исходя из их массы и площади. Фотосинтетические пигменты экстрагировали из листьев кипящим 100% ацетоном и определяли спектрофотометрически при длинах волн 662, 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды). О фотосинтетической активности листьев судили по показателям CO₂-газообмена, измеренным при помощи ИК-газоанализатора LI-7000 (LICOR, США) при температуре +20°C в диапазоне ФАР от 0 до 1500 мкмоль/м²с. Элементный анализ осуществляли с применением метода оптической эмиссионной спектрометрии с индуктивно связанной плазмой на приборе «SPECTRO CIROS - CCD». Определения содержания азота проводили с помощью элементного CHNS-O анализатора «EA-111». Растворимые углеводы определяли методом нормально-фазовой ВЭЖХ. Газометрические измерения проводили в 6-10-кратной биологической повторности. Для аналитических определений использовали не менее трех независимых проб. Результаты обрабатывали с помощью стандартных статистических методов и компьютерных программ. В таблицах и на

рисунке представлены средние арифметические величины показателей со стандартной ошибкой.

Результаты и их обсуждение. Эколого-ценотические условия оказали существенное влияние на накопление и распределение биомассы по органам растения. Общая сухая биомасса растения ЦП1 была почти в 4 раза больше по сравнению с растениями из ЦП2 (табл. 1). По данным [3] количество взрослых особей составляло в среднем 1,2 и 2,2 растений на м² в ельнике и сероольшаннике соответственно. Хотя растения ЦП1 накапливали втрое больше подземной биомассы, чем растения ЦП2, доля корней и корневищ в общей биомассе составляла менее 25%. У растений ЦП2 этот показатель был в почти в 1,5 раза выше. Известно, что растения аконита накапливают алкалоиды не только в подземной части, но и во всех надземных органах, особенно листьях [4]. На долю листьев приходится около 30% биомассы растений. Листья аконита сильно оводнены, содержание сухих веществ в них составляет 13-15%. Существенная часть надземной биомассы растений приходится на стебли и черешки листьев. Массовая доля стеблей была в 1,5 раза выше у растений, обитающих в ЦП1, тогда как по доле листьев в биомассе растения из ЦП1 и ЦП2 достоверно не отличались. На соцветия приходилось 1% общей биомассы.

Таблица 1. Накопление и распределение биомассы по органам у растений аконита высокого

| Цено-популяция | Листья | Стебли | Черешки | Соцветия | Подземная часть | Целое растение |
|-----------------------------------|--------|--------|---------|----------|-----------------|----------------|
| сырая масса, г/растение | | | | | | |
| ЦП1 | 87 | 93 | 63 | 3 | 61 | 307 |
| ЦП2 | 23 | 24 | 22 | 1 | 21 | 91 |
| сухая масса, г/растение | | | | | | |
| ЦП1 | 13,6 | 13,2 | 6,6 | 0,5 | 10,1 | 44,0 |
| ЦП2 | 3,2 | 2,2 | 2,0 | 0,1 | 3,6 | 11,3 |
| сухая масса, % от целого растения | | | | | | |
| ЦП1 | 30,9 | 30,0 | 15,0 | 1,1 | 23,0 | 100 |
| ЦП2 | 28,3 | 19,5 | 17,7 | 0,9 | 33,6 | 100 |

Обозначения: ЦП1 и ЦП2 – ценопопуляции аконита высокого соответственно в сероольшаннике аконитовом и ельнике крупно-травном злаковом. Стандартная ошибка средних величин не превышает 30%.

Растения аконита в разных ЦП отличались по основным показателям листовой поверхности (табл. 2). В ЦП1 они формировали листовую поверхность большей площади. Листья отличались более высокой удельной поверхностной плотностью (УПП). Согласно представлениям о световой адаптации, УПП листьев является параметром наиболее чувствительным к условиям произрастания. Изменения этого показателя в зависимости от

поступления ФАР обеспечивает максимальный КПД газообмена листьев [6]. Судя по величине УПП условия освещенности растений в ЦП отличались, растения ЦП2 получали меньше света. При этом величина отношения массы листьев к массе растения, характеризующая долю биомассы растения, активно участвующую в фотосинтезе, мало зависела от местобитания растений (табл. 2).

Таблица 2. Показатели листовой поверхности ценопопуляций аконита высокого

| Показатели | ЦП1 | ЦП2 |
|--|------------|-----------|
| Площадь листьев, $\text{дм}^2/\text{растение}$ | 28,9±5,0* | 11,8±1,5 |
| Удельная поверхностная плотность листьев, $\text{г}/\text{дм}^2$ | 0,47±0,04* | 0,27±0,03 |
| Отношение площади листьев к массе растения, $\text{дм}^2/\text{г}$ | 0,66 | 1,04 |
| Отношение массы листьев к массе растения, $\text{г}/\text{г}$ | 0,31 | 0,28 |

Обозначения: как в табл. 1. * различия между ЦП1 и ЦП2 существенны при $P \leq 0,05$.

Адаптация фотосинтетического аппарата растений к недостатку света проявлялась также на уровне пигментного комплекса. В расчете на единицу сухой массы листа растений, произрастающих в ЦП2, накапливали на 30% больше хлорофиллов, чем растения в ЦП1 (табл. 3). Однако разница практически нивелировалась при пересчете данных на единицу площади листьев, так как величина УППЛ у

растений ЦП1 была в 1,5 раза больше по сравнению с ЦП2. Такие же закономерности были выявлены и при анализе фонда желтых пигментов. Величина соотношения хлорофиллов и каротиноидов в пигментном комплексе растений из разных ЦП составляла около 5, что характерно для большинства видов бореальной флоры.

Таблица 3. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях аконита высокого

| Ценопопуляция | Хлорофиллы | | Каротиноиды | Хл/кар |
|--------------------|--------------|-------------|-------------|-------------|
| | а+б | а/б | | |
| мг/г сухой массы | | | | |
| ЦП1 | 8,48 ± 1,01 | 2,96 ± 0,11 | 1,80 ± 0,20 | 4,71 ± 0,14 |
| ЦП2 | 13,00 ± 1,75 | 2,81 ± 0,47 | 2,42 ± 0,26 | 5,36 ± 0,17 |
| Мг/дм ² | | | | |
| ЦП1 | 2,93±0,25 | 2,97±0,06 | 0,62±0,05 | 4,71 ± 0,14 |
| ЦП2 | 2,47±0,30 | 2,79±0,24 | 0,46±0,06 | 5,36 ± 0,17 |

Обозначения: как в табл. 1.

Анализ содержания и состава растворимых сахаров (табл. 4) показал, что концентрация глюкозы в сухой биомассе листьев аконита существенно выше, чем фруктозы. Среди дисахаров преобладала сахароза. По сумме растворимых сахаров в расчете на единицу биомассы листьев растения из ЦП1 вдвое превосходили растения из ЦП2. Различия сохранялись и при

пересчете концентрации сахаров на единицу площади листьев. У большинства видов растений умеренной зоны транспортной формой углеводов служит сахароза. Количество сахарозы в листьях растений ЦП1 было в 1,5 раза выше, чем в ЦП2. Эти различия проявлялись сильнее, если концентрацию сахарозы относили к единице площади листьев.

Таблица 4. Содержание растворимых сахаров в листьях аконита высокого

| Сахара | ЦП1 | | ЦП2 | |
|---------------|------------------|--------------------|------------------|--------------------|
| | мг/г сухой массы | мг/дм ² | мг/г сухой массы | мг/дм ² |
| фруктоза | 6,89±2,87 | 3,2±0,3 | 2,47±0,40 | 0,7±0,1 |
| глюкоза | 63,92±6,16 | 30,1±2,8 | 15,16±1,60 | 4,1±0,4 |
| моносахара | *70,81±6,80 | *33,3±3,2 | 17,63±1,65 | 4,8±0,42 |
| сахароза | 61,02±2,38 | 28,7±3,0 | 42,01±2,45 | 11,4±1,5 |
| мальтоза | 7,27±0,80 | 3,4±0,3 | 13,03±1,60 | 3,5±0,4 |
| дисахара | **68,29±2,51 | *32,1±2,1 | 55,04±2,92 | 14,9±0,8 |
| сумма сахаров | *139,10±7,24 | *65,4±3,4 | 72,67±3,36 | 26,3±1,2 |

Обозначения: как в табл. 1. * различия между ЦП1 и ЦП2 существенны при $P \leq 0,01$, при ** $P \leq 0,05$.

Элементный состав растений видоспецифичен и отражает условия почвенного питания растений. Как видно из данных табл. 5, наиболее обогащены минеральными элементами ассимилирующие органы – листья. В них выше,

чем других частях растений, концентрация азота, фосфора и особенно кальция. Содержание калия больше в органах, осуществляющих транспортные функции. Сравнение данных показало, что органы аконита, произрастающего

в ельнике, накапливали больше калия и фосфора, тогда как различия в содержании азота и других элементов между растениями ЦП1 и ЦП2 были слабо выражены. Концентрация микроэлементов в разных частях растений была неодинаковой. В большинстве случаев их содержание в органах подземной части растений было выше, чем в листьях. Следует отметить, что корни и корневища концентрировали в значительных количествах натрия, железа,

марганец, цинк и медь. Что касается влияния эколого-ценотических условий на накопление определенных микроэлементов, то эффекты были разнонаправленными. Так, содержание натрия, марганца и меди было выше в биомассе органов растений ЦП2 по сравнению с ЦП1. В то же время листья растений ЦП1 накапливали больше цинка и железа, чем листья растений ЦП2.

Таблица 5. Содержание основных минеральных элементов в биомассе аконита высокого, мг/г сухой массы

| Часть растения | N | K | P | Ca | Mg | Fe |
|-----------------|----------|--------|---------|---------|---------|----------|
| ЦП 1 | | | | | | |
| листья | 38,0±4,0 | 12±0,5 | 2,8±0,9 | 26±8,0 | 8,5±2,5 | 0,9±0,2 |
| черешки | 16,6±2,4 | 21±8,0 | 1,9±0,6 | 8,7±2,6 | 6,8±2,0 | 0,2±0,07 |
| стебли | 14,6±2,2 | 13±5,0 | 1,8±0,5 | 4,8±1,4 | 2,6±0,8 | 0,1±0,03 |
| подземная часть | 22,0±3,0 | 9±3,0 | 2,3±0,7 | 8,4±2,5 | 3,3±1,0 | 0,4±0,10 |
| ЦП 2 | | | | | | |
| листья | 35,0±4,0 | 34±13 | 6,1±1,8 | 21±1,6 | 5,4±1,6 | 0,2±0,04 |
| черешки | 12,9±1,9 | 48±19 | 5,7±1,7 | 6,0±1,8 | 3,4±1,0 | 0,1±0,02 |
| стебли | 15,0±2,0 | 42±17 | 5,4±1,6 | 4,7±1,4 | 3,2±1,0 | 0,2±0,04 |
| подземная часть | 24,0±3,0 | 17±7 | 11±3,0 | 7,2±2,2 | 5,3±1,6 | 1,8±0,5 |

Обозначения: как в табл. 1.

Продуктивность и устойчивость растений в значительной степени зависят от того, насколько успешно растения реализуют функцию фотосинтеза. Наши данные показывают, что скорость фотосинтеза сильно зависит от освещенности (рис. 1). Поглощение CO_2 линейно возрастало с повышением ФАР в области от 0 до 100-120 $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$. При освещенности свыше 300-400 $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ происходит насыщение фотосинтеза светом. В области низкой освещенности (на линейном участке световой кривой) различия в скорости фотосинтеза листьев растений ЦП1 и ЦП2 незначительны. В области светового насыщения скорость фотосинтеза единицы массы листьев растений обоих ЦП составляла около 15 $\text{мг CO}_2/(\text{г ч})$. Фотосинтетическая активность листьев растений, произрастающих в сероольшанике, выше по сравнению с листьями растений, обитающих в ельнике. Повышение фотосинтетической мощности листьев ЦП1 обусловлено их более высокой УППЛ (табл. 2). По нашим подсчетам при умеренной ФАР (около 500 $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ или 125 $\text{Вт}/\text{м}^2$) одно растение аконита в ЦП2 за час может ассимилировать до 50 мг CO_2 , что эквивалентно образованию 70 мг глюкозы. За это же время растение аконита ЦП1 способно ассимилировать почти в 4 раза больше CO_2 . Данным фактом в значительной степени объясняются различия в продуктивности растений ЦП1 и ЦП2 (табл. 1). С

этим также связана и разница в содержании сахаров в листьях (табл. 4).

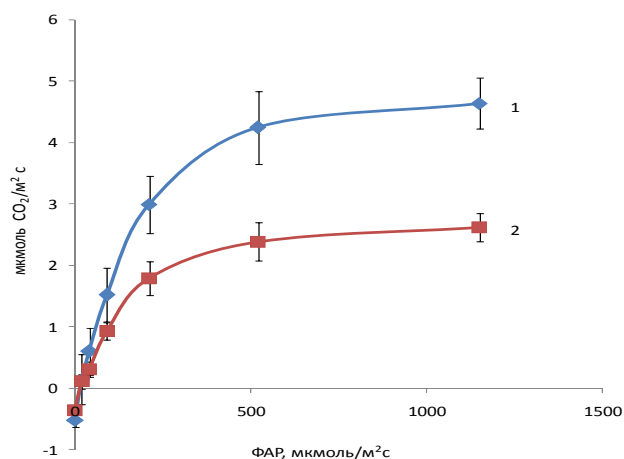


Рис. 1. Световая зависимость фотосинтеза листьев растений *Aconitum septentrionale*, обитающих в сероольшанике аконитовом (1) и ельнике крупнотравно-злаковом (2) на Южном Тимане

Выводы: эколого-ценотические условия оказывают существенное влияние на физиолого-биохимические характеристики и продукционный процесс растений. Установлена положительная связь между фотосинтетической активностью, удельной поверхностной плотностью листьев и накоплением биомассы растениями аконита высокого, обитающими в разных сообществах на Южном Тимане.

Работа выполнена в рамках проекта «Состояние ресурсов полезных растений европейского северо-востока России: мониторинг и разработка биотехнологических подходов по рациональному использованию и воспроизводству» и Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга». Исследования поддержаны грантом УрО РАН (№ 09-Т-4-1002)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Агроклиматические ресурсы Коми АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. 136 с.
2. Атлас почв Республики Коми / Под ред. Г.В. Добровольского, А.И. Таскаева, И.В. Забоевой. – Сыктывкар, 2010. 356 с.
3. Паришина, Е.И. Биология и ресурсы алкалоидо-содержащего вида *Aconitum septentrionale* Koelle в сообществах таежной зоны Европейского Северо-Востока России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Сыктывкар. 2009. 18 с.
4. Паришина, Е.И. Фитоценотическая приуроченность и ресурсные характеристики *Aconitum septentrionale* (Ranunculaceae) в подзоне средней тайги на северо-востоке европейской России / Е.И. Паришина, И.Ф. Чадин, С.О. Володина и др. // Растительные ресурсы. 2009. № 3. С. 60-67.
5. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т.1. Семейства Magnoliaceae – Juglandaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae / Отв.ред. А.Л. Буданцев. – СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 421 с.
6. Тооминг, Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. – Л.: Гидрометеиздат, 1984. 264 с.
7. Флора северо-востока Европейской части СССР / Под. ред. А.И.Толмачева. Т.3. Семейства Nymphaeaceae – Hippuridaceae. – Л.: Наука, 1976. 293 с.

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL CHARACTERISTIC OF PLANTS *ACONITUM SEPTENTRIONALE* IN SOUTH TIMAN COMMUNITIES

© 2011 Т.К. Golovko, G.N. Tabalenkova, R.V. Malyshev, I.V. Dalke

Institute of Biology Komi SC UrB RAS, Syktyvkar

Ecological physiological and biochemical characteristic of *Aconitum septentrionale* plants, growing in different phytocenoses in South Timan in basin of Soyva river is given. Distinctions between plants in specific superficial density of leaves, the maintenance of pigments, accumulation of sugars, photosynthetic activity and efficiency, caused mainly by light and edaphic habitat conditions are revealed.

Key words: *Aconitum septentrionale*, efficiency, photosynthesis, pigments, sugars

Tamara Golovko, Doctor of Biology, Chief of the Laboratory.

E-mail: golovko@ib.komisc.ru

Galina Nabalenkova, Doctor of Biology, Leading Research

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

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

malishev@ib.komisc.ru

Igor Dalke, Candidate of Biology, Research Fellow. E-mail:

dalke@ib.komisc.ru