

581.1:581.9(211.7/212.3)

АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ПУТИ ИХ РЕШЕНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ИЗУЧЕНИЯ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ)

©2013 И.В. Далькэ, Т.К. Головки

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар

Поступила 02.06.2013

Рассмотрены современные направления, методы и подходы экофизиологии растений. Приведены результаты изучения фотосинтетической и дыхательной активности растений бореальной зоны Европейского Северо-Востока. Показаны пределы варьирования этих параметров в зависимости от видового разнообразия, жизненной формы и принадлежности к широтной географической группе. Рассчитаны параметры модельных уравнений описывающих связь фотосинтеза, дыхания от содержания в листьях общего азота.

Ключевые слова: *экофизиология растений, фотосинтез, дыхание, азот, бореальная зона.*

Экологическая физиология растений (ЭФР) является частью общей физиологии растений. Она рассматривает проблемы взаимодействия растений со средой на функциональном уровне, интегрирует знания о механизмах реализации функций растительного организма в различных условиях, формирует представления о значении функциональных свойств растений в связи с эволюционной историей и географическим распространением видов [12, 9, 2, 11, 13]. В круг вопросов ЭФР входит изучение реакции процессов жизнедеятельности растений на постоянно изменяющиеся условия среды, выявление механизмов адаптации и устойчивости к действию различных стрессоров. Современная экофизиология успешно сочетает методы физико-химической, молекулярной и классической биологии. Это позволяет дать целостное понимание защитно-приспособительных механизмов и формирования адаптивных реакций растений, направленных на тонкую настройку функциональной структуры и метаболизма к условиям обитания, эффективное потребление внешних ресурсов для реализации жизненной стратегии. Актуальность таких знаний возрастает в современных условиях, когда природные экосистемы испытывают все возрастающий антропогенный пресс. Методы и подходы экофизиологии все шире используются при изучении и прогнозировании антропогенных воздействий и глобальных изменений климата на растительные системы, решения прикладных задач охраны и рационального использования растительных ресурсов [10]. В рамках ЭФР формируется и интенсивно развивается новое направление – физиологическая (функциональная) экология, нацеленная на познание сложных экологических систем (популяций, сообществ, экосистем).

Анализ данных литературы и собственный опыт исследований позволяют выделить ряд ключевых вопросов, разрабатываемых в настоящее время

экофизиологами [4]. К ним следует отнести: 1) изучение основных функциональных свойств растений, которые позволяют им реализовать определенную экологическую стратегию, занимать обширные территории или осваивать узкие экологические ниши, взаимодействовать с другими видами и организмами; 2) физиолого-биохимическая характеристика разнообразия растительного мира; 3) механизмы функциональной пластичности и адаптивности; 4) влияние условий среды и стресс-факторов на фундаментальные функции растительного организма, определяющие его автотрофную природу, продуктивность и устойчивость. Рассмотрение этих вопросов позволяет углубить представление о взаимодействии внешних и внутренних факторов, обеспечивающих саморазвитие и саморегуляцию растений как целостной открытой системы, способной осуществлять ассимиляцию углерода и поддерживать гомеостаз при неблагоприятных воздействиях внешней среды.

Для эколого-физиологического изучения растений и оценки превращения веществ и энергии в фитоценозах высокоинформативными считаются показатели фотосинтетического аппарата [6, 5, 3, 13]. Поэтому первоочередной задачей является изучение фотосинтеза и дыхания как процессов, составляющих энерго-пластическую основу жизнедеятельности растений. В литературе имеются общие сведения о фотосинтетической активности и сопряженных процессах у растений разных ботанико-географических зон [1, 13, 2]. Однако этих сведений явно недостаточно для формирования системных представлений о жизнедеятельности растительных организмов как важнейшего компонента экосистем. В данной работе будут представлены результаты изучения фотосинтетической и дыхательной активности растений бореальной зоны Европейского Северо-Востока.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Растительный материал отбирали в период 2002–2010 гг. во время экспедиционных выездов в различные районы Республики Коми, расположенные в подзоне средней (бассейн среднего течения

Далькэ Игорь Владимирович, к.б.н., старший научный сотрудник, e-mail: dalke@ib.komisc.ru; *Головки Тамара Константиновна*, д.б.н., проф., зав. лабораторией, e-mail: golovko@ib.komisc.ru

р. Вычегда, Южный Тиман) и крайне-северной тайги (Приполярный Урал). В каждой из трех точек для эколого-физиологических исследований было отобрано по 35-40 видов. Большинство из них являются травянистыми растениями и принадлежат к бореальной группе. Соотношение видов по жизненной форме и широтной географической группе в первом приближении отражают структуру флористических комплексов исследованных районов.

CO₂-газообмен листьев изучали при помощи измерительных систем LI-7000 (LICOR.Inc, США) и LCPro+ (ADC, Великобритания) на базе ИК-газоанализатора. Определение скорости видимого поглощения CO₂ проводили при 18-20 °С (зона температурного оптимума) и насыщающей ФАР (800-1200 мкмоль/м²с). Дыхание листьев регистрировали по скорости выделения CO₂ в затемненной листовой камере. Скорости CO₂-газообмена листьев, измеренные при стандартных, близких к оптимальным условиям, отражают фотосинтетическую и дыхательную способность (ФС и ДС соответственно). Эти показатели наиболее часто используют при сопоставлении растений. Образцы листьев для измерения CO₂-газообмена отбирали с 10-15 растений, преимущественно в период бутонизация – цветение. Для каждого вида проведено 7-10 независимых определений ФС и ДС. Определение содержания азота и углерода в сухих пробах проводили на элементном анализаторе EA-1110 (CHNS-O) (Италия). Результаты обрабатывали статистически с использованием параметрических критериев. Параметры модельных уравнений описывающих связь фотосинтеза дыхания от содержания в листьях общего азота подбирали методом наименьших квадратов. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica 10 (Statsoft Inc., США).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Флора таежной зоны включает около 1000 видов сосудистых растений и представляет собой комплекс разных географических элементов: более 60% всех видов относятся к бореальной группе, 14% составляют неморальные и лесостепные виды, 11% - гипоарктические и аркто-альпийские виды [7]. Основу флоры исследуемого региона составляют бореальные леса. На западном склоне Уральского хребта выражена вертикальная поясность распределения растительности. Анализ полученных данных (табл. 1) выявил существенную дифференциацию видов по скорости CO₂-газообмена и содержанию азота в листьях. Виды с низкой ФС отличались по скорости видимого поглощения CO₂ (1-3 мг CO₂/г сухой массы ч) от видов с высокой ФС на порядок. В целом, среди слабо фотосинтезирующих растений преобладали древесные виды (кустарнички), наиболее активно фотосинтезировали бобовые травы. Анализ частоты распределения данных показал, что основную часть массива (до 80%) составляли виды с ФС менее 10 мг CO₂/г су-

хой массы ч) или 0.06 мкмоль CO₂/г сухой массы с). Виды с высокой ФС листьев характеризовались интенсивным дыханием и наоборот. ДС листьев составляла 15-20% видимого поглощения CO₂. Средняя концентрация азота в листьях около 3%, медианное значение было несколько ниже. В целом, полученные данные позволяют говорить о довольно высокой насыщенности листьев бореальных растений азотсодержащими соединениями, несмотря на сравнительную бедность почв данным элементом. Соотношение углерод/азот в биомассе листьев равнялось около 18. По концентрации азота в биомассе листьев виды различались существенно, о чем свидетельствуют пределы варьирования этого показателя. Как и следовало ожидать, различия в содержании углерода были выражены в гораздо меньшей степени.

Объединение видов по принадлежности к широтной географической группе выявило, что по средней величине ФС арктические и арктоальпийские растения не уступали бореальным и гипоарктическим видам. Для ДС прослеживается тенденция увеличения данного показателя в ряду: бореальные – гипоарктические – (альпийские + арктоальпийские) виды. ДС листьев бореальных видов в среднем на 20% ниже по сравнению с арктическими и арктоальпийскими. Достоверных различий между широтными группами по средней величине содержания азота и углерода в биомассе листьев не выявлено. Лесостепные и эндемичные виды составляли небольшую часть (около 2%) видового разнообразия. Следует отметить, что встреченные нами лесостепные и эндемичные виды характеризовались сравнительно низкой фотосинтетической и дыхательной способностью листьев.

Анализ выборки данных по районам исследования показывает, что в пределах бореальной зоны с продвижением к северу наблюдаются различные тренды в изменении функциональной и биохимической характеристики растений. Так, концентрация углерода в листьях практически не изменялась, а содержание азота было заметно выше у растений, обитающих в условиях крайне-северной тайги, чем у растений в подзоне средней тайги. Такая же тенденция проявлялась при сопоставлении средних значений ДС листьев растений, обитающих на Приполярном Урале, с растениями, исследованными в среднем течении р. Вычегды. Однако средние значения ФС у этих групп растений были одинаковыми. В целом, по уровню метаболической активности виды, исследованные на Южном Тимане, уступали растениям, обитающим на Приполярном Урале и в среднем течении р. Вычегды, о чем свидетельствуют более низкие значения функциональных и биохимических показателей. Возможно, это связано с тем, что растения произрастают на выходах известняков с особыми микроклиматическими и эдафическими условиями обитания.

Сопоставление видов растений по жизненной форме показало, что травы отличались от древес-

ных существенно более высокими значениями функциональных параметров. Листья древесных видов имели вдвое более низкую величину ФС. ДС листьев древесных составляла 70% от дыхания травянистых растений. Такое же соотношение было характерно для содержания азота в биомассе.

Вследствие того, что биомасса листьев травянистых характеризуется более высокой насыщенностью азотсодержащими соединениями, они уступали древесным видам по величине C/N, 15 против 24 соответственно.

Таблица 1. Функциональная и биохимическая характеристика листьев растений бореальной зоны

Наименование	Показатели			
	ФС, мг CO ₂ /г сухой массы ч	ДС, мг CO ₂ /г сухой массы ч	N мг /г сухой массы	C, мг /г сухой массы
Статистические показатели общего массива данных				
n	131	178	154	110
x	9.81	1.61	27.0	451.4
mx	0.72	0.07	0.9	3.1
медиана	6.85	1.46	24.9	453.5
максимум	38.10	4.20	57.6	536.0
минимум	0.27	0.10	2.8	378.0
Широтная группа				
арктическая и арктоальпийская	8.75±1.23	1.89±0.18	29.4±2.6	452.6±6.3
гипоарктическая	11.73±2.68	1.71±0.16	25.3±2.2	466.4±7.7
бореальная	9.86±0.87	1.53±0.08	27.7±1.1	450.0±11.7
Жизненная форма				
древесно-кустарничковые	4.60±0.79	1.22±0.10	19.9±1.1	480.0±5.0
травянистые	10.99±0.82	1.71±0.08	28.9±1.0	440.7±3.1
Подзона тайги:				
Средняя				
Бассейн р.Вычегда	11.63±1.56	1.60±0.10	25.6±1.4	449.3±5.0
Южный Тиман	6.95±0.72	1.06±0.09	24.7±1.3	434.6±6.2
Крайнесеверная				
Приполярный Урал	11.85±1.44	1.95±0.12	31.0±1.8	460.9±4.6

Наши данные свидетельствуют о наличии зависимости показателей фотосинтеза и дыхания листьев от содержания в них азота (табл. 2). Хотя коэффициент детерминации линейной регрессии (R^2) фотосинтеза против азота выше, чем для дыхания, оба показателя являются функцией концентрации азота в биомассе листьев. Коэффициент корреляции Пирсона (R) между ФС и содержанием азота в биомассе составляет 0.47, для дыхательной способности и азота $R=0.42$. Расчеты показывают, что взаимосвязь фотосинтетической и дыхательной способности листьев с азотом удовлетворительно описывается также логарифмической функцией, которая показывает, что видимое поглощение CO₂ при фотосинтезе и выделение CO₂ при дыхании приближаются к нулевому значению при концентрации азота около 10 мг/г (табл. 2). По-видимому эта величина близка к нижнему пределу содержания данного элемента в активно функционирующих листьях. Хотя у некоторых видов растений концентрация азота в листьях достигала 50-60 мг/г сухой массы, большинство видов укладывались в диапазон 15-35 мг N/г сухой массы. В литературе данные о взаимосвязи показателей CO₂-газообмена листьев с их азотным статусом немногочисленны и противоречивы [14, 8]. С увеличением в составе биомассы азотсодержащих соединений (белков, аминокислот) закономерно возрастают цена и соответственно дыхательные затраты на синтез и поддержанием такой

биомассы [12]. Для сохранения функциональной целостности растений важно поддержание определенного баланса фотосинтеза и дыхания – функций, обеспечивающих энерго-пластическую основу жизнедеятельности. Видимо поэтому высокой ДС соответствует высокая ФС. В оптимальных для фотосинтеза условиях (свет, температура, оводненность) доля темного дыхания листьев растений бореальной зоны составляла в среднем около 20% от видимого поглощения CO₂. Коэффициент корреляции Пирсона между ФС и ДС равнялся 0.68 (корреляция значима при уровне значимости $\alpha=0.05$). Как показывают наши данные, ФС и ДС – тесно взаимосвязанные процессы и оба зависят от генетически закрепленного азотного статуса растений и их листьев. По-видимому, азотный фактор, скорее всего, и определяет видовую изменчивость фотосинтеза и дыхания. Отношение скорости видимого поглощения CO₂ к содержанию азота в расчете на единицу биомассы листьев (Ф/N, мг CO₂/(мг N ч) характеризует эффективность использования азота при фотосинтезе. По нашим данным величина этого показателя для растений бореальной зоны составляет 0.33±0.02 мг CO₂/(мг N ч). Соотношение Ф/N для трав составило 0.38, а для древесных и кустарничковых форм 0.23 мг CO₂/(мг N ч). Средняя величина Ф/N для растений бореальной зоны сопоставима с данными, приводимыми в литературе [12] для C₃-видов растений.

Таблица 2. Параметры моделей описывающих связь фотосинтеза (y_1 , y_2), дыхания (y_3 , y_4) от содержания в листьях общего азота (x)

Зависимая переменная	Вид уравнения и их параметры со стандартными ошибками					
	$y=a*x+b$			$y=a*\ln(x)-b$		
	a	b	R ²	a	b	R ²
y_1 (ФС)	0.51±0.06	-4.35±1.74	0.43	13.42±1.58	33.69±5.20	0.41
y_2 (ДС)	0.051±0.006	0.21±0.18	0.35	1.39±0.16	2.89±0.58	0.35

Прим.: скорость фотосинтеза (ФС) и дыхания (ДС), мгСО₂/г сухой массы ч; содержание общего азота (N), мг/г сухой массы; Рассчитанные параметры моделей а и b статистически значимы, Р-величина < 0.05 при уровне значимости $\alpha=0.05$; R² – коэффициент детерминации

Итак, полученные нами результаты позволяют оценить фотосинтетическую и дыхательную активность растений бореальной зоны, а также пределы варьирования этих параметров в зависимости от видового разнообразия, жизненной формы и принадлежности к широтной географической группе. Выявлено, что величины ФС и ДС детерминированы видовым фактором в большей степени, чем типом жизненной формы. В пределах таежной зоны фактор принадлежности вида к определенной географической группе не оказывает выраженного влияния. Видовые различия в ФС и ДС листьев растений обусловлены азотным статусом, что подтверждается наличием корреляционной связи между показателями СО₂-газообмена листьев и содержанием в них азота. Азот входит в состав жизненно важных биомолекул и клеточных структур, синтез и обновление которых сопряжены с определенными затратами энергии и восстановленного углерода. Этим, скорее всего, и детерминирована взаимосвязь между фотосинтезом, дыханием и азотом. По-видимому, соотношение важнейших функций, составляющих основу энерго-пластического обмена растительной клетки и целостного растения, универсально и способность поддерживать это соотношение в значительной степени определяет соответствие метаболизма климату. Другими словами, способность тех или иных видов произрастать в определенных ботанико-географических зонах зависит от того, в какой степени они могут поддерживать оптимальное для жизнедеятельности соотношение ведущих функций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вознесенский В.Л.* Фотосинтез пустынных растений. Л.:

- Наука, 1977. 256 с.
- Гамалей Ю.В.* Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2004. 424 с.
 - Головки Т.К., Дальке И.В., Табаленкова Г.Н., Гармаш Е.В.* Дыхание растений Приполярного Урала // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 8. С. 1216-1226.
 - Головки Т.К.* Актуальные вопросы экофизиологии растений // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): Мат. конф. Ч. I. Петрозаводск: ПетрГУ, 2005. С. 88-91.
 - Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В.* Пигментный аппарат растений Приполярного Урала // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 1732-1741.
 - Заленский О.В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза (37-е Тимирязевское чтение). Л., 1977. 56 с.
 - Мартыненко В.А., Груздев Б.И.* Сосудистые растения Республики Коми. Сыктывкар, 2008. 136 с.
 - Семихатова О.А., Иванова Т.И., Кирпичникова О.В.* Содержание азота и интенсивность дыхания листьев растений о-ва Врангеля // Физиол. раст. 2010. Т. 57. № 6. С. 803-808.
 - Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю.* Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 224 с.
 - Chapin III F.S., Jefferies R.L., Reynolds J.F., Shaver G.R.* Arctic plant physiological ecology: a challenge for the future // Arctic ecosystems in changing climate. An ecophysiological perspective. San Diego, 1992. P. 3-8.
 - Fitter A.H., Hay R.K.M.* Environmental physiology of plants. San Diego et al.: Acad. Press, 2002. 367 p.
 - Lambers H., Chapin F.S. III, Pons T.L.* Plant physiological ecology. New York et al.: Springer-Verlag, 1998. 540 p.
 - Larcher W.* Physiological plant ecology: ecophysiology and stress ecology of functional groups. Berlin et al.: Springer-Verlag, 2003. 513 p.
 - Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S., Vose J.M., Volin J.C., Gresham Ch., Bowman W.D.* Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups // Oecologia. 1998. V. 114. P. 471-482.

CONTEMPORARY ISSUES OF ECOLOGICAL PLANT PHYSIOLOGY AND SOLUTIONS (THE CASE STUDY NATURAL FLORA OF BOREAL ZONE)

©2013 I.V. Dalke, T.K. Golovko

Institute of Biology, Komi Sci. Centre, Ural Division of RAS, Syktvykar

The modern direction, methods and approaches ecophysiology of plants are given. The results of the study of respiratory and photosynthetic activity of plants boreal European North-East are described. Showing the variation limits of these parameters depending on the species diversity of life forms and geographic group. We give mathematic models describing the relationship of photosynthesis and respiration rates of the nitrogen content of leaves.

Key words: *plants ecophysiology, photosynthesis, respiration, nitrogen, boreal zone.*

Igor Dalke, Candidate of Biology, senior researcher, e-mail: dalke@ib.komisc.ru; *Tamara Golovko*, Doctor of Biology, professor, head of laboratory, e-mail: golovko@ib.komisc.ru