

На правах рукописи

Герлинг Наталья Владимировна

**Структура и фотосинтез хвои видов р. *Juniperus* на Северо-Востоке
европейской части России**

03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Сыктывкар

2010

Работа выполнена в отделе лесобиологических проблем Севера Учреждения Российской академии наук Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Загирова Светлана Витальевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор
Скупченко Владимир Борисович

кандидат биологических наук
Гармаш Елена Владимировна

Ведущая организация: Институт леса Карельского научного центра РАН

Защита диссертации состоится 17 марта 2010 года в 15.00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.007.01 в Учреждении Российской академии наук Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28.

Факс: (8212)24-01-63;

e-mail: dissovet@ib.komisc.ru;

адрес сайта института: <http://www.ib.komisc.ru>

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24.

Автореферат разослан «___» февраля 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

А. Г. Кудяшева

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Род можжевельник (*Juniperus* L.) является самым крупным в семействе *Cupressaceae* и включает около 68 видов и 36 разновидностей (Adams, 2003). Виды этого рода распространены как в северном, так и южном полушарии, от субарктической тундры до полупустынь и высокогорий. Согласно флористическим исследованиям (Флора ..., 1974) на территории Республики Коми произрастают можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) и можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica* Burgsd.). Можжевельник обыкновенный на территории Северо-Востока европейской части России встречается в составе подлеска практически во всех типах леса. Можжевельник сибирский распространен по склонам Уральских гор и в Малоземельской тундре. Опад хвои можжевельников улучшает качество почвы и способствует расселению хвойных растений в районах многолетнемерзлых горных пород на Севере (Уткин, 1965). Вегетативные органы и шишкочагоды этих видов являются пищей для лесных птиц и животных, а также используются в фармакологии. Основным систематическим признаком видов р. *Juniperus* является морфологическая структура хвои и женских репродуктивных органов. Функциональная активность фотосинтетического аппарата определяет выживание можжевельников в условиях Севера. Немногочисленные исследования посвящены морфогенезу побегов (Елагин, 1961; Славкина, Хамадиева, 1979) и морфолого-анатомической структуре хвои *J. communis* (Долгая, 1937; Нестерович и др., 1986). Ультраструктура ассимилирующих клеток и физиологические характеристики хвои можжевельника обыкновенного рассматриваются в единичных публикациях (Ungerson, Scherdin, 1965; Загирова, 2004; Яцко и др., 2009).

Цель и задачи исследования. Целью данной работы является сравнительная характеристика структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата *Juniperus communis* и *Juniperus sibirica*, произрастающих на Северо-Востоке европейской части России.

Задачи включают:

1. Изучение сезонной динамики роста побегов и хвои *J. communis* в условиях средней тайги;
2. Характеристика морфолого-анатомического строения хвои *J. communis* и *J. sibirica*;
3. Количественное описание ультраструктуры клеток мезофилла в хвое можжевельников;
4. Изучение сезонной динамики количества пигментов;
5. Характеристика фотосинтетической активности хвои можжевельников, произрастающих в разных типах сообществ.

Научная новизна. В результате выполненных исследований получены новые данные о сезонной динамике линейного роста, морфолого-анатомической структуры и фотосинтетической активности хвои *J. communis* в подзоне средней тайги. Установлена зависимость линейного роста побегов и хвои от температуры воздуха и суммы осадков в период вегетации. Впервые описаны различия количественных параметров структуры фотосинтетического аппарата *J. communis* и *J. sibirica*, произрастающих в разных растительных сообществах. У можжевельника сибирского возрастает объем смоляных каналов и толщина покровных тканей в хвое. Впервые дана сравнительная характеристика ультраструктуры клеток мезофилла в хвое можжевельника обыкновенного и можжевельника сибирского. Клетки мезофилла можжевельника сибирского отличаются более крупными размерами, повышенным числом хлоропластов и митохондрий. Установлены различия в содержании пигментов и фотосинтетической активности ассимиляционного аппарата у двух видов р. *Juniperus*. Можжевельник сибирский характеризуется низким содержанием пигментов в хвое и доли хлорофилла в составе светособирающего комплекса. Впервые дана сравнительная характеристика видимого фотосинтеза у видов можжевельников, произрастающих в разных типах фитоценозов.

Практическая значимость. Результаты работы могут быть использованы в ландшафтном дизайне в рекреационных зонах, на урбанизированных территориях Севера. Полученные данные могут быть включены в учебные курсы «Анатомия и морфология растений», а так же «Экологическая физиология растений» естественнонаучных факультетов высших учебных заведений.

Апробация работы. Основные результаты работы были представлены на молодежных конференциях Института биологии Коми НЦ «Актуальные проблемы биологии и экологии» (г. Сыктывкар, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009), международной конференции молодых ученых-ботаников «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Киев, 2007), всероссийских конференциях молодых ученых «Экология от Арктики до Антарктики» (Екатеринбург, 2007) и «Экология земли: прошлое, настоящее и будущее» (Екатеринбург, 2008), международной конференции «Современная физиология растений: от молекул до экосистем» (Сыктывкар, 2007), всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 2008), международной научной конференции «Проблемы современной дендрологии (посвященной 100-летию со дня рождения член-корреспондента АН СССР П.И. Лапина)» (Москва, 2009).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 работ, в том числе одна статья в рецензируемом журнале, рекомендованном ВАКом.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 126 страницах, состоит из шести глав и списка литературы. В тексте содержится 27 таблиц и 35 рисунков. Список литературы включает 225 источников, из них 105 зарубежных авторов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Эволюция, систематика, экология и биология видов р. *Juniperus*

В главе приводится обзор данных литературы, посвященных эволюционному развитию видов р. *Juniperus* (Комаров, 1935; Исмаилов, 1975; Graham, 1999; Adams, 2003), распространению *J. communis* и *J. sibirica* Burgsd. на территории Евразии (Деревья..., 1949; Флора..., 1974; Ареалы..., 1977; Козубов, Муратова, 1986; Коропачинский, Встовская, 2002). Отмечается, что в научной литературе до сих пор нет единого мнения по вопросу о систематическом положении можжевельника сибирского (Ермолина, Тарбаева, 2002; Князева, 2004; Хантемирова, Семериков, 2009; Farjon, 1998; Adams, 2002, 2003). Тем не менее, описаны различия в экологии можжевельника сибирского и можжевельника обыкновенного (Юркевич и др., 1972, 1974; Нестерович и др., 1986; Gilbert, 1980; McGowan et al., 1998; Sullivan, 2001 и др.). Изучены особенности морфолого-анатомической структуры ассимиляционного аппарата можжевельников (Шиманюк, 1967; Усенко, 1984; Михеева, 2005; Матюхин, 2006; Барзут, 2007; Thomas, 2007) и эколого-физиологические характеристики хвои этих видов (Загирова, 2004; Ungerson, Scherdin, 1965; Dodd, Poveda, 2003). Обсуждается ресурсное значение можжевельников (Терпило, 1961; Sasak et al., 1976; Kowalska, 1980; Lamer-Zarawska, 1980; Hiermann et al., 1996; Frutos et al., 2002 и др.).

Из анализа литературных источников следует, что биология и экология можжевельника обыкновенного и можжевельника сибирского подробно изучены, хорошо описана морфолого-анатомическая структура хвои у разных видов р. *Juniperus*. Однако, ультраструктура клеток и физиологическая активность фотосинтетического аппарата можжевельников изучены слабо, что определило выбор объекта исследования в данной диссертационной работе. В связи с тем, что систематическое положение видов р. *Juniperus* остается неоднозначным в диссертационной работе можжевельник обыкновенный и можжевельник сибирский описывается нами как самостоятельный вид в соответствии литературными данными (Флора..., 1974; Коропачинский, Встовская, 2002).

Глава 2. Район и объекты исследования. Методы сбора и обработки материала

Основной материал диссертации был собран в 2006-2008 гг. в ельнике чернично-сфагновом на территории Ляльского лесоэкологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН (62°17' с. ш., 50°40' в. д.), расположенного в Княжпогостском районе

Республики Коми, в подзоне средней тайги (табл. 1). Также в Троицко-Печорском районе Республики Коми на территории Печоро-Илычского биосферного заповедника в верховьях р. Печоры (62° 03' с. ш., 58° 28' в. д.) и в верховьях рек Ичет-Парус-Ёль (62° 52' с. ш., 58° 53' в. д.) и Кожимью (63° 09' с. ш., 59° 01' в. д.) в период проведения комплексных экспедиций сотрудников Института биологии Коми НЦ УрО РАН (табл. 1).

В годы проведения полевых исследований выявлены различия в характере погоды. Так на Ляльском стационаре сумма эффективных температур выше +5°C за вегетационный период в 2006 г. составили 1206 °С, в 2007 г. – 1240 °С, а 2008 г. – 1083°C (по данным метеостанции «Усть-Вымь» Гидрометобсерватории Республики Коми). В 2006 г. среднемесячная температура воздуха под пологом ельника чернично-сфагнового на высоте 1 м достигала максимума в июне, а в 2007 г. и 2008 г. – в июле. За три года наблюдений сентябрь 2008 г. был самым прохладным, а в августе этого года выпало наибольшее количество осадков.

Таблица 1

Характеристика растительных сообществ можжевельника обыкновенного и можжевельника сибирского по изученным территориям

№ участка	Тип фитоценоза	Подзона тайги	Район исследования	Состав древостоя	Вид	Средние	
						высота, м	диаметр, см
1	Ельник чернично-сфагновый*	Средняя	Ляльский лесозоологический стационар	9Е1Б+С, ед. Пх	Ель Сосна Пихта Береза	16 22 10 20	20 40 10 32
2	Ельник долгомошный*	Средняя	Верховье р. Печоры	9Е1Б+К, Ос, ед. Пх	Ель Пихта Кедр Береза Осина	18 8 18 20 21	22 7 20 23 34
3	Лиственничное редколесье **	Средняя (Горнолесной пояс)	Верховье р. Ичет-Парус-Ель	9Лц1Б	Лиственница Береза	6.5 3.4	20 6.9
4	Березовое криволесье луговиково-зеленомошное **	Северная (Горнолесной пояс)	Верховье р. Кожимью	10Б	Береза	3.7	15
5	Олуговелая тундра **	Северная (Горная тундра)	Верховье р. Кожимью	-	-	-	-
6	**	Северная (Гольцовый пояс)	Верховье р. Кожимью	-	-	-	-

Примечание: * – места произрастания можжевельника обыкновенного, ** – можжевельника сибирского.

Для выполнения работы были использованы методы современной ботаники и физиологии растений. Фенологические наблюдения за ростом можжевельника в ельнике чернично-сфагновом проводили по методике И. Н. Елагина (1961) с июня по октябрь. Для изучения анатомической структуры побеги разного возраста фиксировали в 70 %-ном растворе этилового спирта. Гистологические препараты готовили на вибрационном микротоме для мягких тканей по методике В. Б. Скупченко (1979), окрашивали метиловым зеленым-пиронином (Пирс, 1962). Готовые препараты просматривали и фотографировали при помощи светового микроскопа «Axiovert 200 M» (Karl Zeiss, Германия). Для подсчета парциальных объемов основных тканей хвои использовали световой микроскоп «Amplival» (Karl Zeiss, Германия) с экраном-насадкой, на которой насечена точечная сетка с делением 0.05 мм. Толщину тканей на поперечном сечении хвои и размеры клеток измеряли окуляр-микрометром с делением шкалы 0.01 мм у 25-30 срезов. Всего было измерено около 800 поперечных срезов хвои. Число устьиц на поверхности хвои подсчитывали при помощи сканирующего электронного микроскопа «Tesla BS 300» (Tesla, Чехословакия). Хвою предварительно фиксировали в 70 %-ном растворе спирта, а затем держали в ксилоле для удаления воскового налета.

Для электронно-микроскопических исследований однолетнюю и двухлетнюю хвою можжевельника обыкновенного фиксировали один раз в 10 дней с марта по октябрь. Первичную фиксацию проводили в 2.5 % растворе глутарового альдегида в течение 4.5 часов, вторичную – в 1 %-ном растворе осмиевой кислоты. После дегидратации в серии растворов этилового спирта и ацетона объекты заливались в смолу "Эпон". Продольные срезы хвои готовили на ультрамикротоме «Tesla BS 490 A» (Tesla, Чехословакия) и просматривали с помощью электронного микроскопа «Tesla BS 500» (Tesla, Чехословакия). Морфометрию срезов проводили по методике В. Б. Скупченко (1990).

Для определения количественного состава пигментов брали не менее трех навесок хвои 1, 2 и 3-х летнего возраста из средней части кроны трех кустов и фиксировали в кипящем ацетоне с добавлением 0.5 мг углекислого магния. Пробы после фиксации хранили в холодильнике при +5°C. Концентрацию хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов в ацетоновых вытяжках определяли на спектрофотометре «UV-1700» (Shimadzu, Япония) и рассчитывали по методике (Сапожников и др., 1978). Долю хлорофиллов, входящих в состав светособирающего комплекса (ССК), рассчитывали по формуле: $1.2 C(\text{хл } b) + C(\text{хл } b) / C(\text{хл } a) + C(\text{хл } b)$ (Lichtenthaler, 1987).

Измерения CO₂-газообмена однолетних вегетативных побегов с хвоей у можжевельника обыкновенного проводили в июне–октябре 2006-2008 гг. один раз в 10-12 дней с помощью инфракрасного газоанализатора «Li-Cor 6400» (Li-Cor, США) и камеры

Conifer Chamber (Li-Cor, США) с внутренним объемом (30 см³). Интенсивность видимого фотосинтеза (Фв) и темнового дыхания (Дт) рассчитывали в мкмоль СО₂ г⁻¹ ч⁻¹. Значения климатических параметров соответствовали показаниям данного прибора в момент измерения фотосинтеза. При обработке полученных данных были использованы методы корреляционного и статистического анализа, а так же пакет программ STATISTICA 6.0.

Глава 3. Рост побегов и морфолого-анатомическая структура хвои у видов р. *Juniperus*

Начало вегетационного периода у можжевельника обыкновенного в ельнике чернично-сфагновом связано с окончанием фазы зимнего покоя почек в первой декаде июня (рис. 1). Почки можжевельника лишены покровных чешуй, поэтому некоторые авторы называют его голопочечным видом (Елагиным, 1961). Функцию покровных чешуй выполняет хвоя, которая отличается от обычной хвои более мелкими размерами. В конце вегетационного сезона она усыхает, а через 2 года опадает. В связи с этим фаза набухания листовых почек у можжевельника отсутствует. Рост побегов у можжевельника начинается с отклонения этих хвоинок от оси побега и роста осевой части побега. Активная фаза роста хвои и побега происходит в третьей декаде июня.

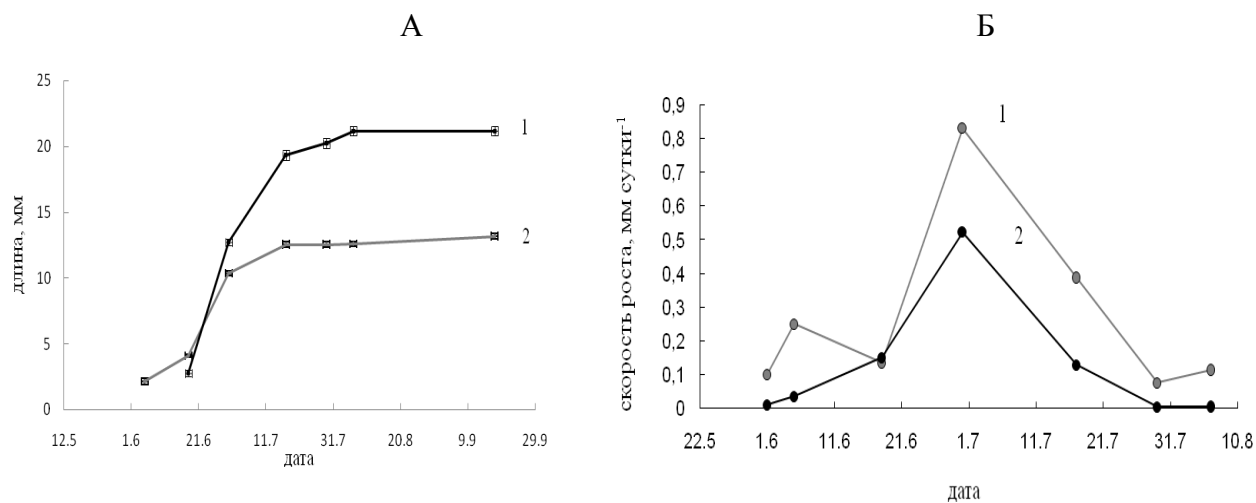


Рис. 1. Длина (А) и скорость линейного роста (Б) годичного побега (1) и хвои (2) можжевельника обыкновенного в чернично-сфагновом ельнике в 2008 г.

К началу августа хвоя достигает конечных размеров. В целом продолжительность роста побегов составляет 90 дней, а хвои 60 дней, что несколько больше, чем у других видов хвойных растений на Севере (Патов, 1985).

Обнаружена положительная корреляционная зависимость длины хвои от суммы эффективных температур выше +5 °С и суммы осадков за вегетационный сезон предыдущего года. Рост хвои можжевельника обыкновенного после выхода из почки происходит в

основном за счет увеличения размеров клеток мезофилла, число клеток мезофилла, заложенных в примордиях хвои в предыдущем году не меняется. На рост побегов в большей степени влияют погодные условия текущего вегетационного сезона, т.к. рост осевой части побега происходит за счет деления и растяжения клеток, что характерно для хвойных растений (Антонова, 1999). Величина линейного роста побегов была выше в 2008 г., в условиях более низких температур, но достаточного количества осадков в период вегетации, в отличие от 2007 г. В 2008 г. хвоя сформировалась более крупной, что связано с благоприятными температурными условиями для внутрисочечного ее развития в 2007 г.

В отличие от длины, площадь поперечного сечения хвои разного возраста имела сходства. В растущей хвое можжевельника обыкновенного выявлена динамика изменения объемной доли основных тканей на разных этапах развития. Так к концу вегетационного сезона парциальный объем мезофилла снижался, а покровных тканей – увеличивался. Наблюдали увеличение толщины эпидермы и гиподермы.

Согласно нашим данным, можжевельник обыкновенный, произрастающий в ельнике долгомошном в предгорье Северного Урала сохраняет форму куста. Однако, в этих условиях снижается длина побега и хвои, в отличие от можжевельника в ельнике чернично-сфагновом в равнинном ландшафте. Выявлено также увеличение парциального объема смоляного канала в 2 раза и снижение парциального объема мезофилла в хвое.

У можжевельника сибирского в горах Северного Урала жизненная форма меняется в зависимости от высотного пояса растительности. Так, под пологом лиственничника или березняка он имеет форму прямостоящего куста, а по мере приближения к вершине склона постепенно приобретает форму стланика. В поясе горных тундр кусты можжевельника сибирского образуют густые куртины. У *J. sibirica* в пределах одного склона Северного Урала по мере продвижения от лесного к гольцовому поясу снижается высота особей, а так же размеры образованных ими куртин. В градиенте высот также наблюдается увеличение доли хвои в общей биомассе особей. Плодоношение можжевельника сибирского наблюдается лишь на открытых полянах горнолесного пояса и в горных тундрах. В гольцовом поясе снижаются линейные размеры осевых органов и хвои. Не выявлены различия морфометрических показателей у можжевельника сибирского, произрастающего под пологом лиственничного и березового древостоев в двух географически удаленных точках Северного Урала. Площадь поперечного сечения хвои можжевельника сибирского на Северном Урале меняется в небольших пределах, однако отмечено снижение площади сечения хвои, а также увеличение толщины эпидермы, гиподермы и парциального объема смоляных каналов в направлении от горнолесного пояса к гольцам. С усилением развития

смоляного канала в хвое можжевельника в условиях гор, вероятно, связано увеличение смолообразования вследствие действия стрессовых факторов (Фуксман, 2001).

Глава 4. Характеристика ультраструктуры клеток мезофилла в хвое видов р. *Juniperus*

Согласно нашим исследованиям в растущей хвое можжевельника обыкновенного в чернично-сфагновом ельнике наибольший относительный объем гиалоплазмы с органеллами отмечается в начале и конце вегетационного сезона. В период активного роста он снижается в 1.5-2 раза. Центральная вакуоль к этому периоду занимает основной объем клетки, а гиалоплазма с органеллами располагается вдоль клеточной оболочки. Осенью центральная вакуоль распадается на множество мелких вакуолей. Максимальное количество танина в вакуолях наблюдается в августе-сентябре, когда прекращается рост, что, вероятно, связано с запасанием не утилизируемых метаболитов. Усиление функции накопления веществ в вакуоли мезофилла по мере развития хвои отмечали и другие авторы (Курсанов, 1976).

В процессе роста и развития хвои увеличивается количество и размеры хлоропластов в клетках мезофилла (табл. 2). Формирование гранальной системы в пластидах завершается в августе. Присутствие крахмальных гранул в хлоропластах клеток мезофилла в начальные фазы роста, по мнению Л. В. Козиной (1995), связано с поступлением сахаров из хвои, сформировавшейся годом ранее. Активный рост хвои сопровождается уменьшением объема крахмальных гранул в хлоропластах, а осенью они практически полностью исчезают. Число пластоглобул в хлоропластах, а так же число липидных глобул в клетках развивающейся хвои возрастает к концу вегетационного сезона.

Таблица 2

Ультраструктура хлоропластов в клетках мезофилла развивающейся хвои можжевельника обыкновенного

Фаза роста и дата отбора образца	Число хлоропластов в клетке	Площадь среза хлоропласта без крахмала, мкм ²	Число гран на срез хлоропласта	Число тилакоидов в грани	Относительный объем крахмальной гранулы, %	Число пластоглобул на срезе хлоропласта
Начало роста 14.06.07.	7±0.4	4.3±0.3	14±0.2	4±0.4	17.0	7±0.5
Активный рост 1.07.08.	10±0.3	4.6±0.3	15±0.4	5±0.4	13.2	7±0.3
Завершение роста 4.08.08.	13±0.3	5.3±0.2	21±0.2	6±0.3	9.8	15±0.4
Зрелая хвоя 19.09.08.	14±0.2	6.4±0.2	23±0.3	5±0.3	9.6	21±0.3
Зрелая хвоя 9.10.08.	18±0.3	7.3±0.3	14±0.3	5±0.3	0	21±0.4

На второй год жизни хвои можжевельника обыкновенного также наблюдаются сезонные изменения в ультраструктуре клеток мезофилла. Доля гиалоплазмы с органеллами имеет

наибольшие значения в апреле-мае, когда центральная вакуоль еще отсутствует. Самые высокие значения парциального объема межклеточного пространства отмечаются в ранневесенний период, что, вероятно, связано с небольшим содержанием воды в клетках. В течение вегетации увеличивается парциальный объем клеточных оболочек в мезофилле, что можно объяснить отложением запасаемых веществ. К концу вегетации наблюдается увеличение в 2 раза относительного объема включений запасных веществ, которые могут быть источником энергии для поддержания метаболизма клеток осенью и зимой. Ранней весной в клетках мезофилла хвой второго года жизни число хлоропластов ниже, чем отмечалось осенью предыдущего года. Это, вероятно, связано с разрушением некоторых хлоропластов в зимний период. В марте хлоропласты имеют самые мелкие размеры, в них отсутствует крахмал, однако, гранальная система хорошо развита. В июне число и размеры хлоропластов начинают увеличиваться. Наибольшее накопление крахмала (42 % от среза хлоропласта) у однолетней хвой можжевельника происходит в июне, а в октябре оно снижается до 7.4 %. Максимальное число гранальных тилакоидов отмечается в августе. Число митохондрий и хлоропластов заметно возрастает в июне и увеличивается в 1.5 раза осенью. В целом, сезонные изменения в клетках мезофилла хвой можжевельника обыкновенного имеют сходство с динамикой, установленной для фотосинтетического аппарата других зимнезеленых растений (Гамалей, Куликов, 1978; Ходасевич, 1982; Ладанова, Тужилкина, 1992).

Установлены различия в количественных показателях ультраструктуры клеток мезофилла хвой можжевельника обыкновенного, произрастающего в разных географических точках. У можжевельника обыкновенного в ельнике долгомошном на Урале клетки мезофилла крупнее (37.2 мкм в диаметре), чем в ельнике чернично-сфагновом (33.1 мкм в диаметре). Кроме того, в цитоплазме клеток хвой в предгорье Северного Урала в 4 раза возрастает парциальный объем глобул запасных веществ и снижается число хлоропластов на срез клетки. Обнаружена тенденция к увеличению числа митохондрий в популяции предгорных ландшафтов.

В хвое можжевельника сибирского клетки мезофилла более крупные, чем у можжевельника обыкновенного. Они отличаются более высоким парциальным объемом гиалоплазмы с органеллами и, соответственно, более низким парциальным объемом вакуолей и межклетников. В условиях гор в ассимиляционной ткани в большей степени развиты хлоропласты и митохондрии, однако они мельче, чем у можжевельника обыкновенного (табл. 3). Это согласуется с результатами исследований Е. А. Мирославова с соавторами (1999), которые также отмечали увеличение размеров клеток растений на северной границе их ареалов. Увеличение числа хлоропластов и митохондрий в клетках

ассимилирующей ткани растений на северной границе их ареалов, по мнению этих авторов, является результатом действия низких температур.

Таблица 3

Количественные параметры хлоропластов и митохондрий в клетках ассимилирующей ткани хвои первого года *J. communis* и *J. sibirica*

	Вид	Хлоропласты		Митохондрии	
		число на срез клетки	площадь среза без крахмала, мкм ²	число на срез клетки	диаметр, мкм
Растущая хвоя	<i>J. communis</i>	10±0.3	4.3±0.3	9±0.3	0.8±0.3
	<i>J. sibirica</i>	14±0.2	3.6±0.2	19±0.5	0.8±0.2
Достоверность p		0.0002	0.02	0.006	0.76
Хвоя первого года	<i>J. communis</i>	14±0.3	8.4±0.3	26±0.3	0.9±0.2
	<i>J. sibirica</i>	19±0.4	5.2±0.3	33±0.4	0.7±0.3
Достоверность p		0.05	0.002	0.04	0.0001

Глава 5. Физиологическая характеристика хвои видов р. *Juniperus*

5.1. Пигменты хвои

Согласно наблюдениям, в 2008 г. в растущей хвое можжевельника обыкновенного в ельнике чернично-сфагновом концентрация зеленых пигментов и каротиноидов увеличивалась с июня по июль. В период обильных осадков в августе наблюдается заметное снижение содержания хлорофиллов, при этом содержание каротиноидов продолжало возрастать до конца вегетационного сезона. С окончанием дождливого периода количество хлорофиллов восстанавливалось до прежнего уровня. В 1 и 2-х летней хвое можжевельника обыкновенного в ранневесенний период содержание хлорофиллов ниже, чем летом, что, вероятно, связано с их частичным разрушением в зимний период. Концентрация зеленых пигментов и каротиноидов достигала максимума в августе, а затем постепенно снижалось. Сезонная динамика содержания пигментов в многолетней хвое можжевельника обыкновенного отличается от ели сибирской, у которой их количество снижается в период интенсивных ростовых процессов (Ладанова, Тужилкина, 1992).

В возрастной динамике содержание зеленых пигментов и каротиноидов увеличивается на второй год жизни хвои, а затем постепенно снижается (рис. 2). В стареющей хвое концентрация хлорофиллов меняется быстрее, чем каротиноидов, поэтому отмечается снижение соотношения суммы хлорофиллов $a+b$ и каротиноидов. Так, в хвое второго года жизни его величина составляет 4.2, а в шестилетней – 3.9. В развивающейся хвое

можжевельника обыкновенного доля хлорофиллов в составе ССК достигает наибольших значений в конце июня, в хвое первого и второго года жизни – в мае.

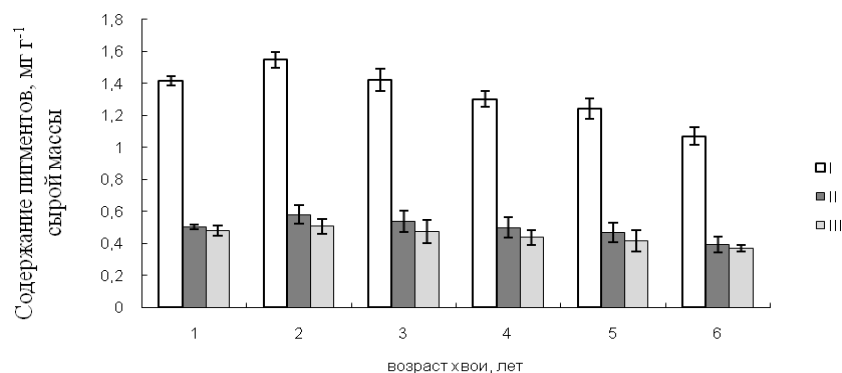


Рис. 2. Содержание хлорофилла *a* (I), хлорофилла *b* (II) и каротиноидов (III) в разновозрастной хвое можжевельника обыкновенного. 1 - развивающаяся хвоя

Нами установлено, что содержание общего фонда пигментов у можжевельника обыкновенного, произрастающего в ельнике чернично-сфагновом выше, чем в ельнике долгомошном на Северном Урале (рис. 3). Согласно исследованиям Т. Г. Масловой и И. А. Поповой (Maslova, Poroova, 1993), у растений, произрастающих в крайне суровых условиях, низкое содержание фотосинтетических пигментов связано с действием неблагоприятных факторов, таких как низкая температура или бедность почв. Концентрация зеленых пигментов в хвое *J. communis* в 2 раза выше, чем у *J. sibirica*, а различия в концентрации каротиноидов выражены в меньшей степени. Поэтому отношение хлорофилла (*a+b*) / каротиноиды в хвое можжевельника сибирского в поясе горных тундр составляет 3.1, можжевельника обыкновенного в чернично-сфагновом ельнике – 4.1, в ельнике долгомошном – 4.2. Увеличение содержания желтых пигментов в хвое можжевельника сибирского на Северном Урале, вероятно, обеспечивает устойчивость фотосинтетического аппарата к действию резких перепадов температур в течение суток и в период вегетации. Сходная тенденция отмечается у травянистых растений на Приполярном Урале (Головки и др., 2007) и в высокогорьях Малого Кавказа (Чхубианишвили и др., 2009).

Доля хлорофиллов ССК хлоропластов в хвое можжевельника обыкновенного, произрастающего в равнинном ландшафте, составляет 54.9 %, а в предгорье Урала снижается до 52.7 %. У можжевельника сибирского эта величина составляет 22.5 %. ССК обеспечивает эффективное поглощение и передачу энергии в реакционные центры, поэтому доля зеленых пигментов в нем возрастает в условиях затенения (Цельникер, 1978). Вероятно, поэтому содержание пигментов в ССК хвои у можжевельника сибирского на открытых территориях склонов Урала снижается.

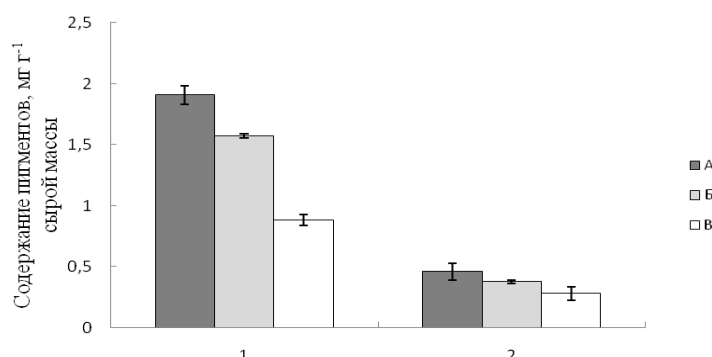


Рис. 3. Содержание суммы хлорофиллов *a+b* (1) и каротиноидов (2) в однолетней хвое можжевельника обыкновенного в чернично-сфагновом ельнике (А) и в ельнике долгомошном (Б), можжевельника сибирского на Северном Урале (В).

5.2. Фотосинтез хвои

В суточной динамике скорость ассимиляции CO_2 у хвои можжевельника обыкновенного зависит от характера погоды. Видимый фотосинтез хвои можжевельника обыкновенного, произрастающего под пологом ельника чернично-сфагнового, в июне – июле, когда на Севере наступает период белых ночей, продолжается 13-15 часов в сутки. При благоприятных условиях дневной ход фотосинтеза определяется величиной ФАР, поступающей к нижним ярусам древостоя. Летом снижение фотоассимиляции наблюдается в дни с высокой температурой и низкой влажностью воздуха, что, вероятно, было связано с усилением дыхания (табл. 4). В отдельные дни скорость видимого фотосинтеза можжевельника обыкновенного достигает значений ($0.028 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ г}^{-1}\text{ч}^{-1}$), близких к интенсивности видимого фотосинтеза ели сибирской.

В течение вегетационного сезона максимальная интенсивность фотосинтеза однолетней хвои можжевельника обыкновенного отмечается в августе, когда происходит завершение формирования комплекса пигментов в хвое и гранальной структуры хлоропластов в клетках мезофилла. В сентябре со снижением интенсивности солнечной радиации, температуры воздуха и повышением суммы осадков скорость фотоассимиляции CO_2 падает, что может быть связано со снижением синтеза пластидных пигментов.

Таблица 4

Вариабельность скорости фотосинтеза можжевельника обыкновенного и можжевельника сибирского в разных условиях произрастания

Дата измерения	Характер погоды	Температура воздуха, °С		Влажность воздуха, %		Интенсивность ФАР, $\text{мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$		Скорость поглощения CO_2 , $\text{мкмоль г}^{-1}\text{ч}^{-1}$	
		min	max	min	max	min	max	min	max
Можжевельник обыкновенный									
5.07.2007	Ясно	25.2	39.2	24.8	72.4	34	1283	0.0048	0.039
7.08.2007	Сплошная	16.3	19.2	57.3	68.6	24	109	0.0156	0.046

	облачность								
27.09.2007	Ясно	13.9	18.3	55.7	76.4	27	492	0.0074	0.041
17.06.2008	Переменная облачность	19.9	29.3	21.5	45.3	50	1078	0.002	0.012
2.07.2008	Сплошная облачность	23.1	32.7	19.6	50.1	28	1103	0.001	0.038
7.08.2008	Сплошная облачность	15.1	18.2	34.6	49.8	60	533	0.016	0.040
Можжевельник сибирский									
15.07.2006	Ясно	31.3	36.9	18.2	32.7	382	1686	0.008	0.019
13.07.2007	Переменная облачность	30.0	39.7	25.9	52.2	302	1733	0.011	0.025
18.07.2007	Малооблачно	26.0	30.6	47.1	66.9	352	1774	0.021	0.042
26.07.2007	Переменная облачность	19.5	28.0	32.8	62.9	480	1250	0.025	0.040

В суточной динамике при благоприятных погодных условиях скорость видимого фотосинтеза *J. sibirica* зависит от величины ФАР. Однако, в дни с высокой температурой и низкой влажностью воздуха так же отмечается снижение интенсивности фотосинтеза в 1.5-2 раза. При переменной облачности максимальная скорость видимого фотосинтеза у можжевельника сибирского и можжевельника обыкновенного в области высоких ФАР имеет близкие значения (рис. 4). Однако, при ФАР < 500 $\mu\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ фотосинтетический аппарат можжевельника обыкновенного достигает более высокой интенсивности поглощения CO_2 , что, вероятно, обеспечивается более высоким содержанием хлорофилла и более крупным ССК в хвое.

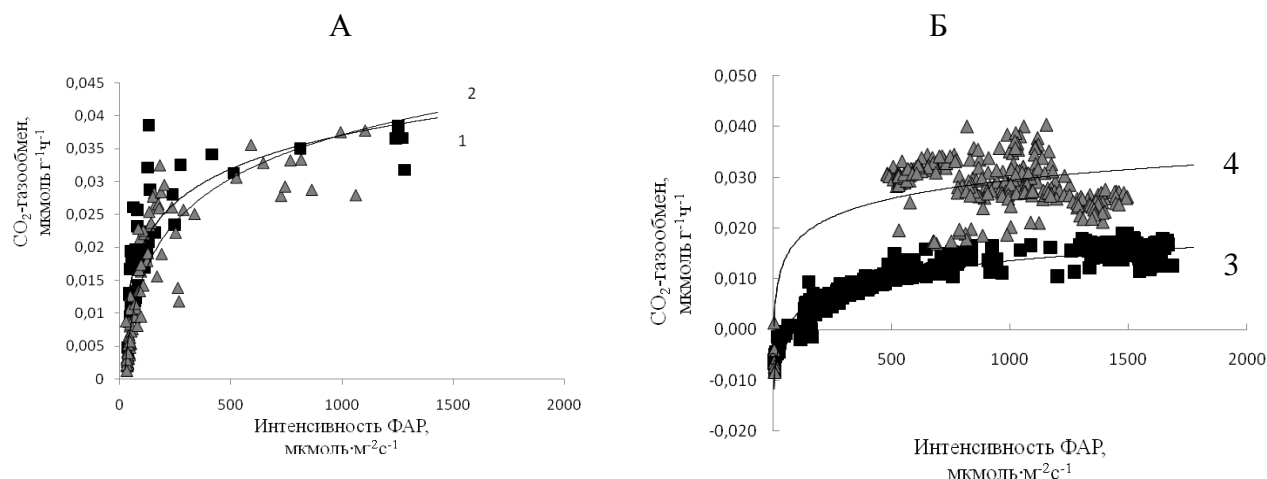


Рис. 4. Световая зависимость видимого фотосинтеза можжевельника обыкновенного (А) и можжевельника сибирского (Б) при ясной погоде (1, 3) и переменной облачности (2, 4). Даты измерения: 1 – 5.07.07; 2 – 2.07.08; 3 – 15.07.06; 4 – 26.07.07.

Высокая интенсивность фотосинтеза можжевельника сибирского в условиях гор, вероятно, обеспечивается тем, что в ассимилирующих клетках содержится больше хлоропластов, которые имеют мелкие размеры. По данным А. Л. Курсанова (1976), фотоиндуцируемое уменьшение хлоропластов приводит к повышению фотосинтетической

активности, в результате сближения мембран тилакоидов и улучшения сопряженности транспорта электронов с фотофосфорилированием.

Глава 6. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата хвой можжевельников

Снижение интенсивности роста рассматривают как один из путей адаптации растений к неблагоприятным условиям холодного климата (Юрцев, 1984). Эколого-географические факторы вызывают изменения, прежде всего, в структуре листового аппарата, как наиболее пластичного органа. По данным С. А. Мамаева (1972), у ели градиент географической изменчивости длины хвои составляет 0.3-0.5 мм на каждый градус широты. Согласно нашим исследованиям, с продвижением от равнинных ландшафтов к предгорьям Северного Урала у можжевельника обыкновенного линейные размеры хвои в среднем снижаются на 0.2 мм, доля хвои в биомассе кустов на 13 %. Утолщение покровных тканей и увеличение размеров смоляного канала в хвое являются признаками адаптации вида к менее благоприятным климатическим и эдафическим условиям в предгорных биоценозах.

В ходе эволюции у растений на Севере сформировались механизмы, обеспечивающие их зимостойкость. Устойчивость вечнозеленых деревьев к действию низких температур связана, прежде всего, с сезонной перестройкой в клеточной организации листа. Так у можжевельника обыкновенного в клетках мезофилла хвои в летний период формируется крупная центральная вакуоль. Осенью его парциальный объем снижается, а объем гиалоплазмы увеличивается, что сопровождается перемещением клеточных органелл от клеточной оболочки к ядру. Сходные процессы в мезофилле описаны у большинства лесобразующих видов хвойных растений на Севере (Ладанова, Тужилкина, 1992; Загирова, 1999). Сезонные изменения в структурной организации клеток некоторые авторы связывают с изменением содержания воды в клетках (Новицкая, 1985). Существует также мнение, что развитие эндоплазматического ретикулума и вакуолей связано с деятельностью хлоропластов (Гамалей, 2009). Вероятно, поэтому развитие пластидного аппарата в клетках мезофилла растущей хвои можжевельника обыкновенного в течение вегетационного сезона сопровождается повышением парциального объема вакуолей. В мезофилле однолетней хвои число пластид снижается зимой и постепенно восстанавливается в течение лета. Максимальное развитие гранальной системы и крахмальных глобул в хлоропластах отмечено в августе.

Сезонные изменения в пластидном аппарате можжевельника обыкновенного сопровождаются изменением количества пигментов. Однако, пластидные пигменты более чувствительны к действию факторов, чем структурные компоненты хлоропластов, поэтому

быстрее реагируют на изменения погодных условий. Так обильные дожди в летний период приводят к кратковременному снижению их концентрации в хвое. Максимальное развитие гранальной структуры и пигментного комплекса в хвое можжевельника обыкновенного отмечается в августе, когда фотосинтез достигает максимальных величин.

У можжевельника обыкновенного и можжевельника сибирского хорошо выражены различия в количественных показателях морфолого-анатомической структуры хвои. Можжевельник сибирский характеризуется повышенной охвоенностью побегов, более короткой хвоей, в которой усиливается развитие эпидермы и смоляного канала (рис. 5). В хвое можжевельника сибирского число хлоропластов на срез клетки мезофилла больше в 1.3 раза, а их площадь в 1.5 раза меньше, чем у можжевельника обыкновенного.

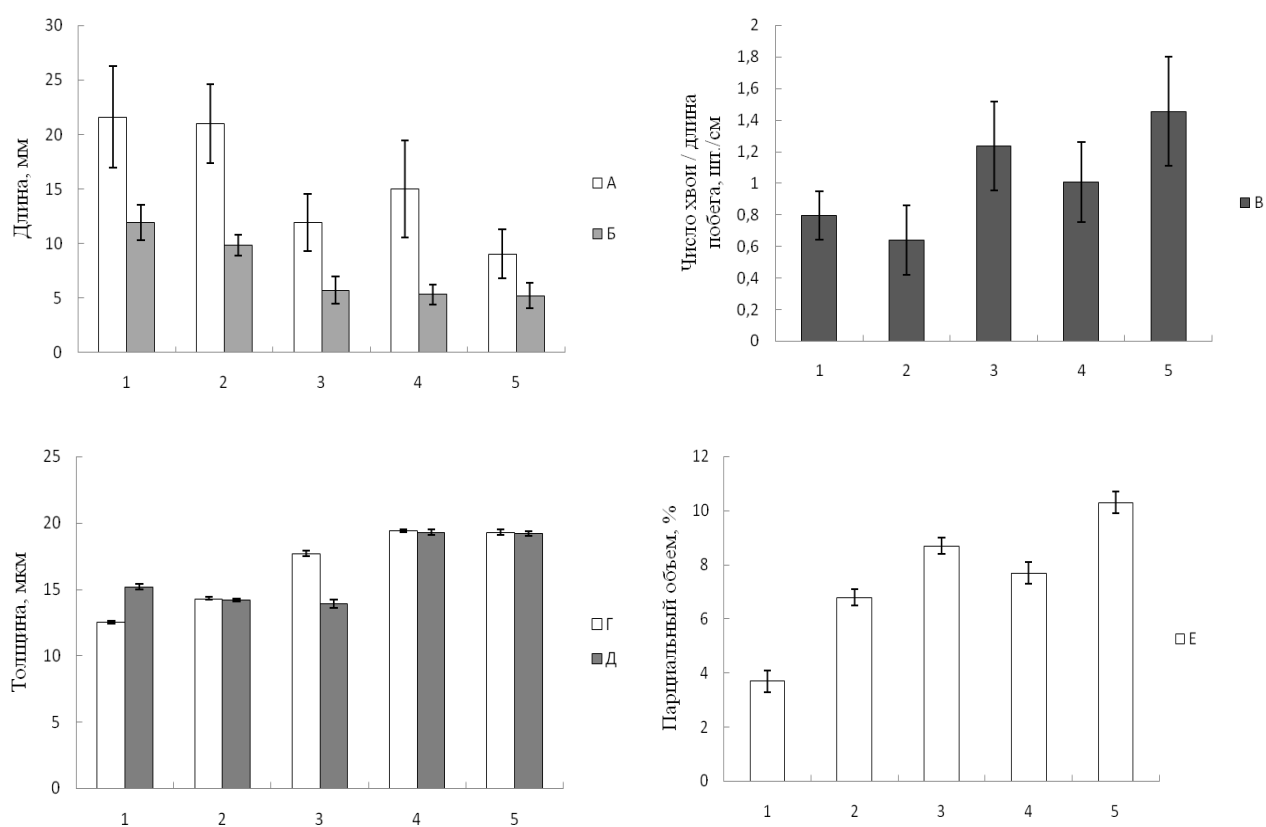


Рис. 5. Морфолого-анатомические характеристики побегов и хвои можжевельников. А – длина побегов, Б – длина хвои, В – охвоенность побегов, Г – толщина эпидермы с кутикулой, Д – толщина гиподермы, Е – парциальный объем смоляного канала. 1 – можжевельник обыкновенный в ельнике чернично-сфагновом, 2 – в ельнике долгомошном в предгорье Северного Урала, 3 – можжевельник сибирский в поясе березового криволесья, 4 – в поясе горных тундр, 5 – в гольцовом поясе на Северном Урале.

Число митохондрий в клетках мезофилла у *J. sibirica* также выше, однако различия в их размерах у данных видов незначительные. Вероятно, более мелкие размеры хлоропластов в мезофилле хвои позволяют им более эффективно функционировать в условиях гор. У можжевельника сибирского содержание пигментов и количество хлорофилла в

светособирающем комплексе также значительно меньше, чем у можжевельника обыкновенного в ельнике чернично-сфагновом, что является следствием произрастания вида при достаточной освещенности, но нестабильности температурного режима в горах. В целом следует отметить, что по признакам структурной организации хвои *J. sibirica* является более светолюбивым, чем *J. communis*. Несмотря на различия в структурной организации хвои, видимый фотосинтез этих видов достигает близких величин. Высокая скорость фотоассимиляции можжевельника сибирского в горных сообществах может быть обусловлена такими особенностями, как повышенная насыщенность хвои ферментами, т.к. клетки его мезофилла характеризуются более высокими значениями парциального объема гиалоплазмы с органеллами. Вместе с тем, в условиях гор у растений увеличиваются затраты на дыхание (Семихатова, 1965), что может быть причиной торможения роста надземных органов.

Полученные ряды изменчивости признаков ультраструктуры хвои у двух видов можжевельников в разных географических точках, а также имеющиеся в литературе данные о возможности их гибридизации, не противоречат мнению тех авторов, которые считают, что видообразование у можжевельников в настоящее время еще не завершено (Farjon, 1998; Хантемирова, Семериков, 2009).

Выводы

1. Продолжительность линейного роста побегов у можжевельника обыкновенного составляет 90, а хвои – 60 дней. Фаза активного развития листового аппарата отмечается в третьей декаде июня. Рост сопровождается утолщением покровных тканей и снижением относительного объема мезофилла.

2. Сезонные изменения в структуре мезофилла развивающейся хвои можжевельника обыкновенного сопровождаются увеличением парциального объема межклетников, клеточных оболочек и вакуолей в полтора, а число хлоропластов и митохондрий в цитоплазме – два раза. В однолетней хвое в течение вегетационного сезона усиливается вакуолизация мезофилла. Максимальное развитие гранальной структуры в хлоропластах и пигментной системы в хвое разного возраста отмечается в начале августа.

3. У можжевельника сибирского на Северном Урале снижаются размеры хвои и усиливается развитие в ней эпидермы и смоляного канала. В мезофилле хвои этого вида парциальный объем гиалоплазмы выше, а объемная доля межклетников ниже, чем у можжевельника обыкновенного. В клетках мезофилла можжевельника сибирского отмечается увеличение числа хлоропластов и митохондрий и снижение размеров пластид.

4. В условиях низкой интенсивности физиологически активной радиации под пологом древостоя елового сообщества можжевельник обыкновенный характеризуется высоким

содержанием пигментов в хвое и доли хлорофиллов в светособирающем комплексе хлоропластов. По мере роста хвои концентрация пигментов в ней увеличивается от 3.8 до 4.6 мг г⁻¹ сухой массы. В однолетней хвое с марта по август концентрация пигментов возрастает от 3.9 до 4.9 мг г⁻¹ сухой массы. У можжевельника сибирского в горах Урала содержание суммы пластидных пигментов и доля хлорофилла в составе светособирающего комплекса снижается в два раза.

5. Видимый фотосинтез можжевельника обыкновенного под пологом елового фитоценоза продолжается 13-15 ч в сутки, при благоприятных условиях, и зависит от интенсивности физиологически активной радиации. Снижение интенсивности CO₂-газообмена хвои происходит в некоторые дни с жаркой и сухой погодой. Величина максимальной интенсивности видимого фотосинтеза можжевельника обыкновенного под пологом елового фитоценоза и можжевельника сибирского на Северном Урале имеет близкие значения и составляет 0.046 мкмоль CO₂ г⁻¹ч⁻¹.

6. У можжевельника сибирского в условиях гор формируется фотосинтетический аппарат «светового» типа, что выражается в увеличении ассимилирующей поверхности в результате повышения числа хлоропластов и клеток мезофилла в хвое, снижения суммарного содержания пигментов и доли хлорофилла в составе светособирающего комплекса. У можжевельника обыкновенного под пологом елового фитоценоза фотосинтетический аппарат имеет свойства «теневого» типа и характеризуется увеличением размеров хлоропластов и содержания пигментов.

Список работ, в которых опубликованы основные положения диссертации

В изданиях, рекомендованных ВАК:

Герлинг Н. В., Загирова С. В. Структура и фотосинтез хвои *Juniperus sibirica* Burgsd. (*Cupressaceae*) на Северном Урале // Бот. журн., 2009. № 11. С. 1672 - 1680.

В прочих изданиях:

Ракина Н. В. (Герлинг Н. В.) Морфолого-анатомические особенности побегов можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) в разных типах лесных сообществ на территории Ляльского лесоэкологического стационара (Республика Коми) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы XII Молодёжной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН (4 - 7 апреля 2005 г. Сыктывкар). Сыктывкар, 2005. С. 133 - 135.

Герлинг Н. В. Структурные и физиологические особенности можжевельника обыкновенного в подзоне средней тайги // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тезисы XIII молодёж. науч. конференции Института биологии КНЦ УрО РАН (3 - 7 апреля 2006 г. Сыктывкар). Сыктывкар, 2007. С. 53 - 56.

Герлинг Н. В. Структура фотосинтетического аппарата видов рода *Juniperus* на Севере // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докладов I (XIV) Всероссийской молодежной научной конференции (3 - 6 апреля 2007 г. Сыктывкар). Сыктывкар, 2007. С. 53-56.

Герлинг Н. В. Морфолого-анатомические особенности фотосинтетического аппарата рода *Juniperus* на Севере // Экология: от Арктики до Антарктики. Материалы конференции молодых ученых (16 - 20 апреля 2007 г. Екатеринбург). Екатеринбург, 2007. С. 55 - 59.

Герлинг Н. В. Морфолого-анатомические особенности фотосинтетического аппарата *Juniperus sibirica* Burgsd. на Северном Урале // XI Перфильевские научные чтения, посвященные 125-летию со дня рождения Ивана Александровича Перфильева (1882 – 1942) (23 - 25 мая 2007 г. Архангельск). Архангельск, 2007. Ч. 2. С. 115 – 116.

Герлинг Н. В. Фотосинтетический аппарат *Juniperus sibirica* Burgsd. на Северном Урале // Современная физиология растений: от молекул до экосистем. Материалы VI Съезда Общества физиологов растений России и Международная конференция (18 - 24 июня 2007 г. Сыктывкар). Сыктывкар, 2007. С. 19 - 20.

Герлинг Н. В. Структурные и физиологические особенности видов рода *Juniperus* в подзоне Средней тайги // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених-ботаніків (17 - 20 вересня, 2007 р., м. Київ). Київ: Фітосоціоцентр, 2007. С. 82 - 83.

Герлинг Н. В. Вариабельность морфоструктуры *Juniperus sibirica* Burgsd. на Западном макросклоне Северного Урала // Материалы докладов Всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (22 - 27 сентября 2008 г. Петрозаводск). Петрозаводск, 2008. С. 173 - 176.

Герлинг Н. В. Сезонная динамика структуры и фотосинтеза хвои *Juniperus communis* L. под пологом елового фитоценоза // Экология земли: прошлое, настоящее и будущее. Материалы конференции молодых ученых (16 - 20 апреля 2008 г. Екатеринбург). Екатеринбург, 2009. С. 62 - 65.

Герлинг Н. В. Рост побегов можжевельника обыкновенного в еловом фитоценозе // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докладов XVI Всероссийской молодежной научной конференции. (6 - 10 апреля 2009 г. Сыктывкар). Сыктывкар, 2009. С. 48 - 49.

Герлинг Н. В. Морфология, анатомия и пигментный комплекс хвои видов р. *Juniperus* на Урале // Материалы международной конференции «Проблемы современной дендрологии (посвященной 100-летию со дня рождения член-корреспондента АН СССР П. И. Лапина)» (30 июня - 3 июля 2009 г. Москва). Москва, 2009. С. 606 - 609.