

ПОЧВОВЕДЕНИЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 582.475.4:581.1:581.522

О.Г. Бендер, А.П. Зотикова, С.Н. Велисевич

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
(г. Томск)*

**ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО ОБМЕНА И СОСТОЯНИЯ
ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ХВОИ КЕДРА СИБИРСКОГО
(*PINUS SIBIRICA DU TOUR*) В ГОРАХ
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ**

Работа выполнена при финансовой поддержке СО и УрО РАН (грант № 53) и СО РАН (проекты фундаментальных исследований № 6.3.1.16 и № 7.10.1.3).

Аннотация. *Исследованы морфоанатомические показатели, а также специфика водного обмена и состояния пигментного фонда хвои кедров сибирского в горах Северо-Восточного Алтая. Показано, что по высотному градиенту уменьшалась длина хвои, но увеличивались площади смоляных каналов, ассимилирующей и проводящей тканей. Количество устьиц в единице объема хвои достоверно не отличалось на всех пробных площадях. Установлено, что с увеличением высоты над уровнем моря уменьшалась оводненность хвои, изменялось соотношение свободной и связанной форм воды, возрастал водный дефицит. Максимальная интенсивность транспирации наблюдалась в самой нижней и самой верхней точках профиля и была обусловлена как эдафическими, так и климатическими условиями произрастания кедра. С подъемом в горы содержание зеленых пигментов в хвое уменьшалось, причем в большей степени снижался пул хлорофилла а. На верхних пробных площадях возрастало абсолютное содержание каротиноидов, а также их доля в общем пигментном фонде.*

Ключевые слова: *Pinus sibirica; высотный профиль; водный режим; фотосинтетические пигменты; структура хвои.*

В условиях усиленного антропогенного воздействия и изменений климата актуально исследование механизмов адаптации и выживания растений в экстремальных экологических условиях, например в горах. Горные растения испытывают воздействие высокой инсоляции, низких температур, жесткого ультрафиолета, повышенных доз озона и др. Внешний облик и жизнеспособность древесных растений на верхнем пределе их произрастания отражают режим и динамику влияния внешних факторов, с одной стороны, и ответную реакцию организма – с другой [1]. Для высокогорных районов характерно большое экотопическое разнообразие, связанное с высотой, увлажнением, экспозицией и крутизной склона, что предполагает разнообразие адаптивных

изменений как на уровне морфологических и структурных параметров, так и основных физиологических функций. Высокая пластичность физиологических процессов и структурных характеристик растительных организмов позволяет им возобновляться, расти и давать потомство в условиях, изменяющихся в пространстве и времени [2].

В горах Северо-Восточного Алтая кедр сибирский распространен от черновой тайги, где он представлен высокорослыми деревьями и достигает 40 м в высоту, до верхней границы леса, где приобретает стланиковую форму [3]. Большинство исследований по изучению горных популяций кедра сибирского посвящено анализу форм роста, морфогенеза кроны [4] и особенностей плодоношения на верхнем пределе распространения [5]. Экофизиологические адаптивные реакции ранее были изучены преимущественно на примере других видов хвойных [6, 7]. Публикации по изучению энергопреобразующих процессов у кедра сибирского единичны [8], а особенности водного режима хвои вообще не исследовались. Поэтому цель данной работы состояла в изучении структурных особенностей хвои кедра сибирского, а также специфики водного режима и состояния пигментного фонда по высотному экологическому профилю.

Объекты и методы исследования

Высотный экологический профиль длиной около 14 км был заложен в Северо-Восточном Алтае, в пределах макросклона г. Колюшта. Профиль начинался в черневом поясе тайги на второй надпойменной террасе р. Кыга (N51°19', E87°50', 510 м над у. м.) и заканчивался в подгольцовом редколесье (N51°18', E87°56', 2110 м над у. м.). Исследования проводили на пяти пробных площадях (ПП), характеризующихся сменой горных лесорастительных поясов по высотному градиенту. Пробные площади различались уровнем освещенности, содержанием влаги и гумуса в почве. Их характеристика представлена в табл. 1.

Для исследования структурно-функциональных параметров хвои на каждой пробной площадке было отобрано по 5 деревьев, приблизительно одного возраста и габитуса. Образцы двухлетней хвои отбирали из средней части кроны южной экспозиции. Измерения проводили в 5 биологических и 3 аналитических повторностях. Интенсивность транспирации определяли в хвое второго года жизни методом быстрого взвешивания с уточнениями для хвойных [9], одновременно фиксировали температуру воздуха и интенсивность солнечной радиации люксметром Ю-116. Содержание воды в хвое определяли термовесовым методом, фиксируя пробы при 100–105°C в течение часа и высушивая в дальнейшем до постоянной массы при температуре 60°C. Расчет оводненности производили на сырую массу листьев. Водный дефицит определяли как разность между наибольшим содержанием воды в состоянии насыщения и содержанием воды в момент анализа. Определение связанной воды проводили при помощи рефрактометра [10]. Для определения фотосинтетических пигментов пробу свежего растительного материала фиксировали 96%-ным этиловым спиртом. Содержание пигментов определяли спектрофо-

тометрически (спектрофотометр UV-1601PC Shimadzu) по величине оптической плотности при 665, 649 и 440,5 нм [11]. Для анатомических исследований хвою фиксировали в 70%-ном спирте. Поперечные срезы толщиной 30 мкм делали в средней части хвой на замораживающем микротоме и помещали в глицерин. Измерения анатомических показателей проводили на временных препаратах при помощи аппаратно-программного комплекса SIAMS MesoPlant. Повторность измерений морфологических и анатомических показателей хвой была 30–40-кратная.

Таблица 1

Характеристика пробных площадей на высотном профиле

№ п/п	Тип леса	Высота над уровнем моря, м	Древо-стой	Сомкну-тость	Бони-тет	Тип почвы	Вла-га, %	Гу-мус, т/га
1	Кедровник крупнотравно-папоротниковый	510	8К2П	0,5	I	Горно-лесные бурые псевдоподзолённые	21	168
2	Кедровник кустарниково-крупнотравно-папоротниковый	620	5П4К1Б	0,8	III	Среднемошные поверхностно-щебнистые	31	103
3	Кедровник кустарниково-папоротниково-крупнотравно-вейниково-зеленомошный	1270	9К1П	0,7–0,8	II	Среднемошные поверхностно-щебнистые	76	124
4	Субальпийский кедровник крупнотравный	1890	10К+П	0,5	IV	Среднемошные поверхностно-щебнистые	99	139
5	Ерниково-мохово-лишайниковое кедровое редколесье	2110	10К+E	0,1	V	Горные лесные бурые маломощные	91	72

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что хвоя кедра сибирского из разных типов местообитаний существенно различалась по величине отдельных морфоанатомических характеристик. С увеличением высоты уменьшалась длина хвой и увеличивалась ее толщина (рис. 1). Хвоя кедра в самой верхней точке профиля была на 30% короче и на 10% толще, чем хвоя в самой нижней точке. С подъемом в горы возрастали абсолютные значения площади мезофилла, центрального цилиндра и смоляных ходов на 23, 17 и 32% соответственно. Анало-

гичные данные были получены нами ранее [12] при изучении хвои подростка кедра в районе Семинского перевала в горах Центрального Алтая.

Известно, что морфоанатомические особенности хвои деревьев определяются соотношением процессов деления и растяжения клеток в антиклинальной и периклинальной плоскостях. Эти процессы, в свою очередь, тесно связаны с особенностями температурного режима местообитаний деревьев и их водным обменом [13]. Характерным для гор является понижение температуры воздуха в среднем на $0,6^{\circ}\text{C}$ при подъеме на каждые 100 м [14]. Поэтому мы предполагаем, что уменьшение линейных размеров хвои по высотному градиенту на изучаемом нами экологическом профиле является результатом роста и формирования хвои в условиях неблагоприятного температурного режима.

Важным показателем адаптации растений к экстремальным условиям существования и фактором, частично определяющим потенциальные возможности водо- и газообмена листового аппарата, является число устьиц в листе. Ранее было показано, что изменение числа устьиц в единице площади поверхности листа может влиять на скорость фотосинтеза и накопление биомассы у травянистых растений [15, 16]. Однако имеющиеся литературные данные по поводу изменения устьичной плотности у хвойных в зависимости от высоты произрастания довольно противоречивы.

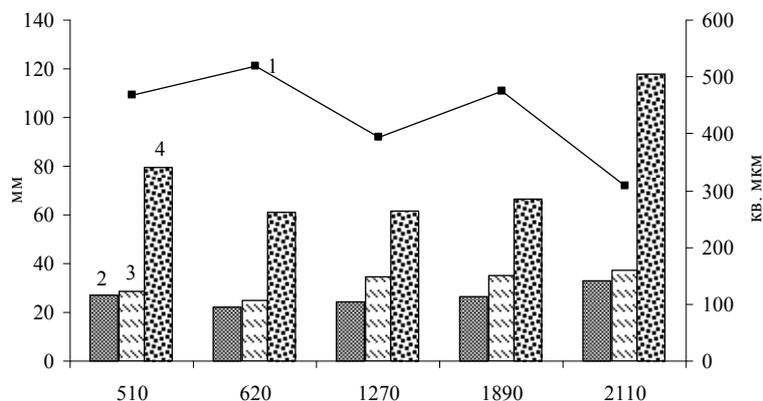


Рис. 1. Изменение морфоанатомических показателей хвои кедра сибирского у деревьев высотного экологического профиля: 1 – длина хвои (левая шкала, мм); 2 – площадь центрального цилиндра (правая шкала, мкм² × 10³); 3 – площадь мезофилла (правая шкала, мкм² × 10⁴); 4 – площадь смоляных каналов (правая шкала, мкм² × 10²). По оси абсцисс – высота над уровнем моря, м

К примеру, у ели обыкновенной отмечалось как увеличение [17], так и уменьшение устьичной плотности с увеличением высоты [18]. У сосны обыкновенной [19] и ели Шренка [20] не была выявлена связь между устьичной плотностью и высотой произрастания. В исследованиях американских ученых на примере сосны гибкой [21] было показано достоверное уменьше-

ние числа устьиц в единице объема хвои с увеличением высоты произрастания деревьев. По мнению авторов, два фактора могут влиять на количество устьиц в листе: концентрация CO_2 в воздухе и количество влаги в почве. Как известно, концентрация углекислого газа уменьшается с увеличением высоты над уровнем моря, поэтому устьичная плотность не изменяется или увеличивается у растений, не испытывающих дефицита почвенной влаги, т.к. это способствует лучшей диффузии углекислоты в лист [22, 23]. На участках, где растения испытывают постоянный водный стресс, более важным становится сокращение потери воды в результате транспирации, нежели поглощение CO_2 . Это достигается путем уменьшения числа устьиц в единице поверхности или объема листа растений [21].

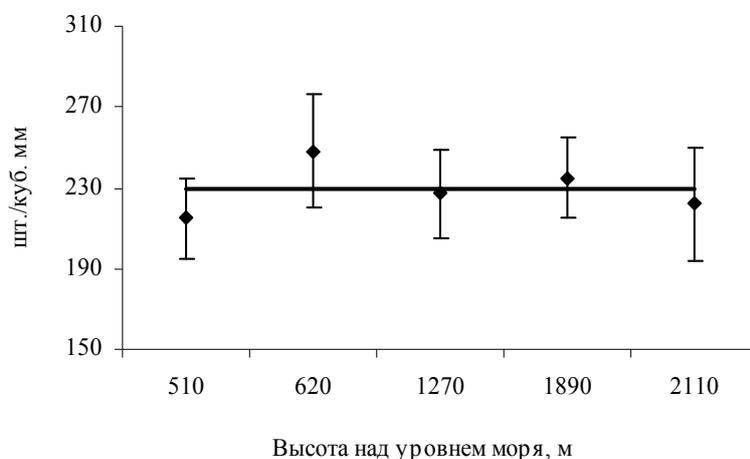


Рис. 2. Количество устьиц в единице объема листа по высотному профилю. Барами обозначена средняя ошибка

По нашим данным, среднее количество устьиц в 1 мм^3 хвои на различных высотах практически не менялось (рис. 2). Исходя из этого мы предположили, что деревья, произрастающие в верхней части профиля, не испытывали водного дефицита, и адаптивные перестройки устьичного аппарата были направлены на уменьшение сопротивления диффузии углекислоты на участке устьица – межклетники. Справедливость этого допущения была подтверждена анализом водного режима хвои. Результаты показали, что с подъемом в горы уменьшалась оводненность хвои и возрастал ее водный дефицит, который достигал максимального значения в самой верхней точке профиля (ПП 5) (табл. 2). Однако мы предполагаем, что такое значение водного дефицита не являлось стрессовым для кедра сибирского, поскольку это состояние у хвойных древесных наступает при недонасыщенности влагой свыше 25–30% [24]. Содержание свободной воды в хвое было максимальным в верхней части профиля и минимальным в нижней. По высотному градиенту уменьшалось процентное содержание связанной воды в хвое, однако ее доля от общего количества воды в клетке увеличивалась и составляла приблизительно 50%. По-видимому, в ус-

ловиях высокой солнечной радиации и низких температур воздуха в высокогорье увеличение фракции связанной воды направлено на усиление устойчивости растений и стабилизацию интенсивности физиологических процессов.

Т а б л и ц а 2

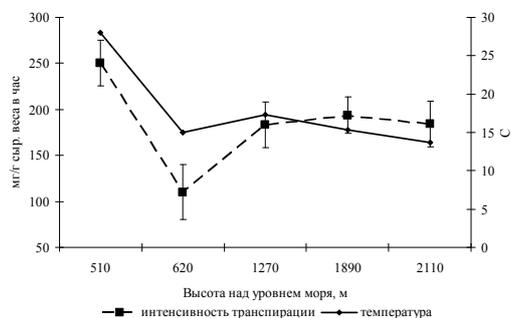
Показатели водного режима хвои кедрового в разных типах леса по высотному профилю

Пробная площадь	Общая вода, %	Водный дефицит, %	Формы воды, % на сырой вес	
			свободная	связанная
1	59,4*±0,7**	5,0±0,02	22,6±0,2	36,8±0,4
2	62,4±0,6	2,9±0,01	24,9±0,2	37,4±0,3
3	60,1±0,4	8,5±0,02	25,3±0,3	34,8±0,4
4	58,5±0,5	8,3±0,03	25,6±0,3	32,9±0,3
5	57,7±0,4	9,5±0,02	27,7±0,3	29,9±0,3

* – среднее значение признака; ** – ошибка среднего.

Измерение интенсивности транспирации на исследованных пробных площадях показало, что ее абсолютные значения очень вариабельны на разных высотах и колеблются в широких пределах от 100 до 250 мг·г⁻¹·ч⁻¹ (рис. 3). Максимальные показатели скорости транспирации отмечены на ПП 1, а самые низкие – на ПП 2. Средние значения этот признак имел на ПП 3, 4 и 5. Высокая изменчивость интенсивности транспирации вдоль высотного профиля обусловлена различным сочетанием экологических факторов на каждой пробной площади. Так, на первой пробной площади самая низкая влажность почвы, но благоприятные световой (см. табл. 1) и температурный режимы (см. рис. 3). Поэтому интенсивность транспирации в данном случае имеет высокие значения. Резкое уменьшение освещенности и температуры на ПП 2, характеризующейся низкими значениями влажности почв, вызывает значительное снижение транспирации по сравнению с ПП 1. Приблизительно одинаковые значения интенсивности транспирации отмечены в хвое деревьев, расположенных в верхней части профиля на ПП 3, 4, 5 (см. рис. 3). Почвенная влажность в этих точках имела самые высокие значения по профилю и, следовательно, не являлась лимитирующим фактором для транспирации. Данные пробные площади отличались уровнем инсоляции, которая была максимальная на ПП 5, что, однако, не вызывало усиленного испарения влаги. Мы полагаем, что на верхних пробных площадях определяющим является не высокая интенсивность освещения, а температурный фактор, что подтверждается наличием достоверной положительной корреляции между интенсивностью транспирации и температурой воздуха ($r = 0,7$).

Наряду с изменением водного режима адаптация к экстремальным горным условиям происходила на уровне фотосинтетических процессов, о чем свидетельствуют содержание и соотношение фотосинтетических пигментов хлоропластов. Сравнительный анализ уровня пигментов в зависимости от высоты произрастания деревьев показал, что самое большое содержание хлорофилла *a* было на нижних пробных площадях (ПП 1 и 2), при этом пул хлорофилла *a* почти в 2,5 раза превышал пул хлорофилла *b* (рис. 4).



а



б

Рис. 3. Зависимость интенсивности транспирации хвои у деревьев высотного профиля от температуры (а) и освещенности (б). Барями обозначена средняя ошибка

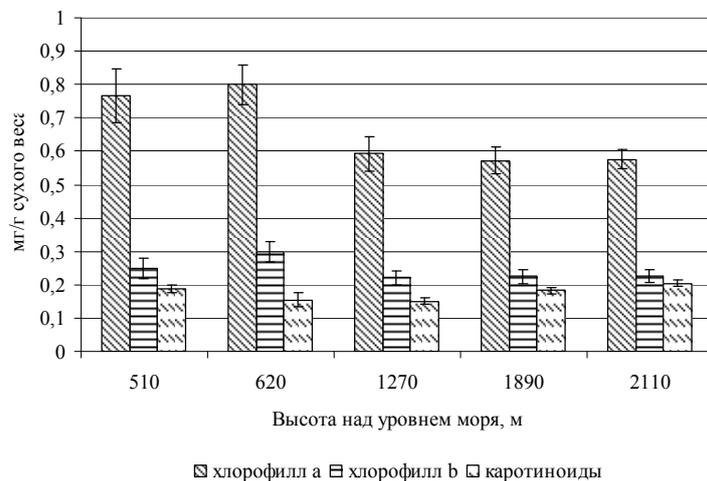


Рис. 4. Содержание зеленых пигментов и каротиноидов в хвое кедр сибирского по высотному профилю. Барями обозначена средняя ошибка

С увеличением высоты произрастания содержание зеленых пигментов уменьшалось, причем в большей степени снижалось количество хлорофилла *a* и несколько меньше хлорофилла *b*. Причиной снижения содержания хлорофиллов *a* и *b* с подъемом в горы предположительно является усиление действия комплекса экологических факторов, в частности, понижение температуры почвы и воздуха и повышение ультрафиолетового излучения.

Содержание каротиноидов в хвое деревьев, произрастающих на разных высотах, колебалось от 0,15 до 0,20 мг/г сухого веса (см. рис. 4). Особый интерес вызывает тот факт, что пул желтых пигментов до определенной высоты (1270 м над у. м., ПП 3) снижался, а затем при дальнейшем подъеме в горы абсолютное содержание каротиноидов возрастало, и увеличивалась их доля в общем пигментном фонде (табл. 3). По мнению ряда авторов [25, 26], увеличение доли каротиноидов в пигментном фонде высокогорных растений свидетельствует об их защитной роли. Известно также, что возрастание доли желтых пигментов в общем пигментном составе хлоропластов происходит в неблагоприятных условиях [27]. Являясь легко окисляющимися веществами, они играют роль акцепторов кислорода, связывая перекисные соединения и предохраняя пигмент-белковые комплексы фотосинтетических мембран и хлорофилл от фотоокисления.

Таблица 3

Соотношение фотосинтетических пигментов в хвое кедр сибирского

Пробная площадь	Хл <i>a</i> /Хл <i>b</i>	Хл <i>a</i> +Хл <i>b</i> / каротиноиды
1	3,1	5,4
2	2,8	5,8
3	2,7	5,4
4	2,5	4,5
5	2,6	4,0

Таким образом, исследование структурных особенностей, динамики водного режима и состояния пигментного фонда хвои кедр сибирского позволило выявить определенные адаптивные изменения изучаемых параметров на высотном профиле в горах Северо-Восточного Алтая. Показатели оводненности хвои и водного дефицита практически не изменялись в пределах высотного профиля, что свидетельствует об отсутствии водного стресса у исследованных деревьев. Вместе с тем с подъемом в горы возрастала фракция связанной воды, что указывает на усиление устойчивости высокогорных популяций к экстремальным факторам.

Интенсивность транспирации уменьшалась вдоль профиля и имела тесную положительную корреляционную связь с температурой воздуха. С увеличением высоты произрастания содержание зеленых пигментов в хвое кедр сибирского уменьшалось, причем в большей степени снижался пул хлорофилла *a* и несколько меньше пул хлорофилла *b*. В субальпийском подпоясе и в подгольцовом редколесье возрастало абсолютное содержание каротиноидов, а также их доля в общем пигментном фонде. Дефицит фотосинтетических

пигментов в хвое деревьев верхней части профиля компенсировался увеличением площади внутренней ассимилирующей поверхности и уменьшением сопротивления диффузии углекислоты на участке устьица – межклетники.

Литература

1. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
2. Oleksyn J., Reich P.B., Zitkowiak R. et al. Nutrient conservation increases with latitude of origin in European *Pinus sylvestris* populations // Oecologia. 2003. Vol. 136. P. 220–235.
3. Горошкевич С.Н., Кустова Е.А. Морфогенез жизненной формы стланика у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243–249.
4. Хуторной О.В., Велисевич С.Н., Воробьев В.Н. Экологическая изменчивость морфоструктуры кроны кедра сибирского на верхней границе распространения // Экология. 2001. № 6. С. 427–433.
5. Воробьев В.Н. Особенности плодоношения кедра сибирского в горных условиях // Биология семенного размножения хвойных в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 15–70.
6. Todaria N.P. Changes in pigments and total phenolics in *Artemisia* species grown at different altitudes in the garhwal Himalaya // Biol. Plant. 1986. Vol. 28, № 4. P. 307–309.
7. Tranquillini W. Das Klimahaus auf dem Patscherkofel im Rahmen der forstlichen Forschung // Industrieller Pflanzenbau, Band II, Vortragsreihe 2. Symposium Industrieller Pflanzenbau Wein, 1965. P. 147–154.
8. Зотикова А.П., Бендер О.Г., Рудник Т.И. Экофизические реакции листового аппарата кедра сибирского на изменение климата // Оптика атмосферы и океана. 2006. Т. 19, № 11. С. 969–972.
9. Абражко В.И. Сравнительные исследования водного режима древостоев ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 118–127.
10. Починок Х.Р. Методы биохимического анализа растений. Киев: Наукова думка, 1976. С. 318–325.
11. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
12. Бендер О.Г. Морфоанатомические и ультраструктурные характеристики хвои сосны (*Pinus sibirica* Du Tour) в Горном Алтае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 20 с.
13. Мирславов Е.А., Вознесенская Е.В., Котеева Н.К. Сравнительная характеристика анатомии листа растений арктической и бореальной зоны // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 3. С. 21–27.
14. Севастьянов В.В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1998. 201 с.
15. Kimball B.A. Carbon dioxide and agricultural yield: an assembly and analysis of 430 prior observations // Agronomy Journal. 1983. Vol. 75. P. 779–788.
16. Mooney H.A., Drake D.G., Luxmoore R.J. et al. Predicting ecosystem response to elevated CO₂ concentrations // Bioscience. 1991. Vol. 41. P. 96–104.
17. Holzer K. Das Wachstum der Baumes in Seiner Anpassung an Zunehmende Seehjhe // Mit/Forstl. Bundes Versuchsanst. Wien. 1967. Vol. 75, № 5. С. 427–456.
18. Чернышев В.Д., Коляда А.С. Интенсивность транспирации и содержание воды в листьях растений в горах Сихоте-Алиня // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1276–1280.
19. Zelawski W., Góral I. Seasonal changes in the photosynthesis rate of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedling grown from seed of various provenance // Acta Soc. Bot. Pol. 1966. Vol. 35. P. 587–598.

20. Байдавлетова С. Изменчивость тканей хвои ели Шренка разных ярусов в ельниках разной сомкнутости // Экол. исслед. биоты экосистем Сев. Киргизии. Фрунзе, 1988. С. 40–58.
21. Schoettle A.W., Rochelle S.G. Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a bird-dispersed pine, across a range of elevations // American Journal of Botany. 2000. Vol. 87, № 12. P. 1797–1806.
22. Woodward F.I. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range // Oecologia. 1986. Vol. 70. P. 580–586.
23. Korner Ch., Neumayer M., Menendez-Riedl S.P., Smeets-Scheel A. Functional Morphology of Mountain Plants // Flora. 1989. Vol. 182. P. 353–383.
24. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
25. Маслова Т.Г., Попова И.А., Корнюшенко Г.А., Королева О.Я. // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 3. С. 437–449.
26. Зотикова А.П., Воробьева Н.А., Соболевская Ю.С. Динамика содержания и роль каротиноидов хвои кедра сибирского в высокогорье // Вестник Башкирского университета. 2001. № 2 (1). С. 36–40.
27. Карнаухов В.Н. Биологические функции каротиноидов. М.: Наука, 1988. 240 с.

Bender Olga G., Zotikova Albina P., Velisevich Svetlana N.

Institute for monitoring of climatic and ecological systems SB RAS, Tomsk, Russia

WATER RELATION FEATURES AND PIGMENT COMPLEX STATE OF *PINUS SIBIRICA* DU TOUR NEEDLES IN THE NORTH-EASTERN ALTAI MOUNTAINS

Morphology and anatomy, water relation specific features and pigment complex states of *Pinus sibirica* Du Tour needles at North-Eastern Altai mountains were studied. The needle length decreases across altitudinal transect, but the areas of resin canals, central cylinder and mesophyll on cross section increases. The number of stomata per leaf volume unchanges with increasing elevation. Ratio of bound water to free water changes across altitudinal transect, water contents decreases and water deficit increases. Maximum transpiration is observed at the lowest and the highest sites of transect and is influenced by both soil and climatic conditions. Chlorophyll *a* and *b* contents decrease with up gradient, but chlorophyll *a* is affected to a greater extent than chlorophyll *b*. The both carotenoid contents and ratio of chlorophyll (*a+b*) to carotenoids increase at the highest sites.

Key words: *Pinus sibirica*; altitude; water relations; photosynthetic pigments; needle structure.