

Полученные результаты подтвердили, в целом, избирательное накопление свинца растениями как в условиях местного фона, так и при повышенных антропогенно-техногенных нагрузках урбоэкосистем и позволили установить группы растений-концентраторов свинца.

Литература

- Вредные химические вещества. Неорганические соединения элементов I-IV групп: Справ. изд., 1988. 512 с.
Глинка Н.Л. Общая химия. Л., 1986. 704 с.
Добровольский В.В. География микроэлементов: Глобальное рассеяние. М., 1983. 272 с.
Добровольский В.В. Химия Земли. М., 1988. 176 с.
Кабата – Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях: Пер. с англ. – М., 1989. 439 с.
Перельман А.И. Атомы-спутники. М., 1990. 176 с.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ И ЛИШАЙНИКОВ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ АРКТИКИ И СУБАРКТИКИ

Шмакова Н.Ю.,¹ Марковская Е.Ф.²

¹Кировск, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина
Кольского НЦ РАН

²Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Растительный мир высоких широт представляет большой интерес как модель для разработки общих закономерностей формирования адаптивных процессов, путей формирования флор и сообществ. Для приспособления к экстремальным условиям у организмов имеется два способа – противостоять им или подчиниться (Чернов, 1975). Изменение состава и структуры растительных сообществ в пределах тундровой зоны и полярных пустынях демонстрируют снижение всех показателей и тем самым косвенно указывают на преобладание процессов подчинения неблагоприятным условиям среды, а не их преодоления (Матвеева, 1984). В приспособлении к условиям Арктики главное – осуществить жизненный цикл в короткое время при низкой температуре. Это проявляется в изменениях структуры и метаболизма, прежде всего таких важнейших структур, как фотосинтетический аппарат. Исследование комплекса пластидных пигментов растений и лишайников имеет существенное значение для понимания путей адаптации к крайним условиям существования, позволяет понять жизненную стратегию видов на уровне ассимиляционного аппарата.

Цель исследования – выявить особенности изменений содержания пигментов пластид в ассимилирующих органах одноименных видов в экстремальных условиях существования. Исследования проведены в арктической тундре в районе пос. Баренцбург на архипелаге Шпицберген (78° с.ш., 14° в.д.) и в субарктических тундрах Хибин (67° с.ш., 33° в.д.). Пробы листьев, достигших зрелости, отбирали в фазе цветения. Содержание хлорофиллов и суммы каротиноидов в спиртовой вытяжке определяли спектрофотометрически (СФ-26) (Сапожников и др., 1978; Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Содержание хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по Lichtenthaler, 1987; Maslova, Popova, 1993).

По результатам двух экспедиций на архипелаг Шпицберген изучены особенности пигментного аппарата 37 видов высших сосудистых растений, 14 видов мохообразных, 6 видов лишайников, слагающих растительный покров вдоль залива Грен-фьорд в районе поселка Баренцбург. При отборе объектов стремились охватить основные эдификаторы и доминанты из разных сообществ с учетом их различных жизненных форм и таксономического положения. Среди сосудистых растений исследовано 5 видов кустарничков (три вечнозеленых и два листопадных), 30 видов поликарпических трав, по одному виду хвощей и плаунов. Они представляют 18 различных семейств и составляют в целом 22% всей известной флоры сосудистых на Шпицбергене. Наиболее представительны по количеству исследованных видов такие семейства как, злаковые (*Poaceae*), крестоцветные (*Brassicaceae*), камнеломковые (*Saxifragaceae*).

Из исследованного количества видов арктических тундр общими с Хибинами оказались: 11 видов высших сосудистых, 6 видов мхов и 4 вида лишайников. Среди сосудистых растений – преимущественно арктические, метаарктические и арктоальпийские виды. Содержание хлорофиллов в расчете на сухой вес (табл.) колеблется у растений и лишайников в Субарктике от 0,14 до 10,5 мг/г, в Арктике от 0,18 до 6,46 мг/г, при этом в среднем содержание зеленых пигментов у общих видов в Хибинах – около 3 мг/г, а на Шпицбергене около – 2 мг/г. Величина содержания желтых пигментов менее вариабельна: от 0,07 до 1,57 в более суровых условиях и до 2,7 мг/г сухой массы в Хибинах. Соотношение зеленых пигментов к желтым – не менее важный показатель и, как правило, у арктических популяций он ниже. Хлорофилл составляет в среднем около 80% от общего количества пигментов пластид. У большинства сравниваемых видов его содержание в комплексе пигментов на Шпицбергене ниже, чем в Хибинах. Для каротиноидов картина обратная. Особо следует отметить три вида – *Salix polaris*, *Tussilago farfara*, *Poa alpina*, для которых

выявлено увеличение доли хлорофиллов по отношению к каротиноидам на Шпицбергене. Часть хлорофиллов, которая включена в ССК варьирует меньше, чем общее содержание хлорофиллов. Большинство арктических растений содержит в ССК больше хлорофиллов, чем растения умеренной зоны (Попова и др., 1984). Расчет ССК исследованных растений и лишайников Шпицбергена показал, что его значение колеблется в широком диапазоне от 40 до 88%, причем он практически одинаков у разных таксономических групп. Это дает основание предполагать, что пути адаптации фотосинтетического аппарата могут быть различными даже в таких экстремальных условиях, где растения практически не испытывают затенения. Хлорофилл ССК участвует в адаптивных перестройках, поскольку хлорофилл светособирающего комплекса осуществляет основное поглощение света.

Содержание пигментов пластид у одноименных видов растений и лишайниковна архипелаге Шпицберген и в Хибинах

Вид	Содержание хлорофиллов, мг/г сух. в.		Содержание хлорофиллов в ССК, %		Содержание каротиноидов, мг/г сух. в.		Хлорофилл/ каротиноиды	
	Шп.	Хиб.	Шп.	Хиб.	Шп.	Хиб.	Шп.	Хиб.
Сосудистые, в том числе:								
Кустарнички								
<i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup	1,12	2,61	81	56	0,43	0,50	2,6	5,2
<i>Harrimanella hypnoides</i> (L.) Cov.	1,65	3,29	73	56	0,89	0,91	1,9	3,6
<i>Dryas octopetala</i> L.	3,40	4,64	44	53	1,03	0,91	3,3	5,1
<i>Salix polaris</i> Walenb. L.	3,47	5,10	45	54	0,82	2,10	4,2	2,4
Поликарпические травы								
<i>Polygonum viviparum</i> L.	5,40	8,05	59	54	1,02	1,61	5,3	5,0
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill	6,46	5,44	62	45	1,40	1,13	4,6	4,8
<i>Tussilago farfara</i> L.	4,50	10,5	67	-	0,86	2,70	5,2	3,9
<i>Poa alpina</i> L. var. <i>vivipara</i>	6,16	4,3	38	53	1,57	1,44	3,9	3,0
<i>Silene acaulis</i> L.	2,59	3,3	45	48	0,65	0,86	4,0	3,8
<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.	2,13	2,8	67	46	0,45	0,58	4,7	4,8
Плауны								
<i>Huperzia selago</i> (L.) Schrank et Mart.	1,45	1,66	90	70	1,20	0,62	1,2	2,6
Мохообразные								
<i>Pohlia wahlenbergii</i> (Web. Et Mohr) Jenn.	5,50	3,5	53	61	1,42	0,77	3,9	4,5
<i>Bryum weigeli</i> Spreng.	0,93	3,7	84	62	0,30	0,79	3,1	4,7
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	2,05	1,2	53	63	0,52	0,31	3,9	3,9
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G. L. Sm.	1,94	2,8	51	67	0,50	0,38	3,9	7,4
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	0,49	1,7	54	56	0,20	0,28	2,4	6,1
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B. S. G.	0,16	1,0	50	58	0,09	0,30	1,8	3,3
Лишайники								
<i>Cetrariella delisei</i> (Bory ex Schaer.) Karnef.&Thell	0,37	0,65	88	86	0,23	0,25	1,6	2,6
<i>Alectoria nigricans</i> (Ach.) Nyl.	0,24	0,66	35	48	0,08	0,16	3,0	4,1
<i>Cladonia mitis</i> (Sandst.) Hustich	0,21	0,42	36	43	0,07	0,14	3,0	3,0
<i>Flavocetraria nivalis</i> (L.) Karnef.&Thell	0,18	0,14	17	35	0,12	0,07	1,5	2,0

По характеру изменений количественных показателей фотосинтетического аппарата общие виды этих регионов можно подразделить на группы. В первую группу вошли виды, у которых в условиях Шпицбергина по сравнению с Хибинами содержание, как хлорофиллов, так и каротиноидов увеличивается (*Oxyria digyna*, *Poa alpina*, *Pohlia wahlenbergii*, *Polytrichum piliferum*, *Flavocetraria nivalis*). Однако только у *Oxyria digyna* содержание хлорофиллов в ССК при этом увеличивается, а у других видов – уменьшается.

Во вторую группу входит большинство видов, у которых содержание хлорофиллов и каротиноидов в условиях Шпицбергена уменьшается (*Empetrum hermaphroditum*, *Harrimanella hypnoides*, *Salix polaris*, *Polygonum viviparum*, *Tussilago farfara*, *Silene acaulis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Bryum weigeli*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Cetrariella delisei*, *Alectoria nigricans*, *Cladonia mitis*), а доля хлорофиллов в ССК может увеличиваться (*Empetrum hermaphroditum*, *Harrimanella hypnoides*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga oppositifolia*, *Bryum weigeli*, *Cetrariella delisei*) или уменьшаться (не изменяться) – *Salix polaris*, *Tussilago farfara*, *Silene acaulis*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Alectoria nigricans*, *Cladonia mitis*.

В третью группу вошли виды, у которых содержание хлорофиллов уменьшается, а каротиноидов увеличивается (*Dryas octopetala*, *Huperzia selago*, *Polytrichastrum alpinum*) и опять выделяется две стратегии: увеличение размеров ССК (*Huperzia selago*) или уменьшение (*Dryas octopetala*, *Polytrichastrum alpinum*).

Большой интерес представляют виды, у которых содержание пигментов по сравнению с условиями Субарктики (1 группа), увеличивается. Прежде всего, это виды положительно и активно реагирующие на усиление экстремальности условий. Увеличение объема ССК при этом может быть рассматриваться как дополнительный резерв защиты.

Один из представителей – кисличник двупестичный (*Oxyria digyna*). Для других видов этой группы повышение содержания пигментов при некотором понижении ССК свидетельствует о высоком уровне адаптации, комфортности.

Общее снижение содержания пигментов пластид в Арктике (2 группа видов) можно рассматривать, прежде всего, как понижение продуктивности, как стратегическую адаптацию на уменьшение размеров. Более низкое содержание хлорофиллов может быть связано с торможением его синтеза низкими температурами и недостатком азота в почвах. Вероятно, такое количество этим видам достаточно для обеспечения фотосинтеза, имеющего довольно низкую интенсивность, но обеспечивающего прохождение жизненного цикла. Однако, увеличение доли хлорофиллов в ССК в одной из подгрупп может быть связано с избеганием прямого света и косвенно свидетельствовать о дискомфорте, а – понижение или отсутствие изменений в ССК – свидетельствовать о более высоком уровне адаптированности видов второй подгруппы к условиям Шпицбергена.

Третья группа видов привлекает особое внимание. Для этих растений характерно увеличение содержания каротиноидов, которые в условиях низкой температуры и высокой инсоляции выполняют протекторную функцию и, по-видимому, светозащита зеленых пигментов для этих видов очень важна, и это самостоятельная стратегия адаптации. Каротиноиды, являющиеся соединениями липидного характера с ненасыщенными двойными связями, увеличивают гибкость хлоропластных мембран, что особенно важно в условиях пониженных температур. Увеличение размера ССК (*Huperzia selago*), свидетельствует о привлечении еще одного резерва защиты от избытка света. Такие виды как, *Dryas octopetala*, *Polytrichastrum alpinum*, справляются с напряжением свето-температурных условий при уменьшении ССК и могут рассматриваться как более комфортно адаптированные.

Проведенный анализ показал, что, по-видимому, в условиях Арктики сохраняются две основные стратегии приспособления растений: адаптация, которая минимизирует потребности организма к факторам среды и акклимация, которая сохраняет потенциальную продуктивность, и степень ее реализации определяется условиями среды.

Литература

- Матвеева Н.В. Адаптивные особенности растений и структура сообществ Крайнего Севера // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. Таллинн, 1984. С. 101–107.
- Попова О.Ф., Попова И.А., Матвеева Н.В., Маслова Т.Г. Пигментные комплексы в арктических и бореальных популяциях широко распространенных видов растений // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. Всесоюзн. Совещ. Таллинн, 1984. С. 145–150.
- Сапожников Д.И., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Ботан. журн. 1978. Т. 63. N 11. С. 1586–1592.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaves extracts in different solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 11. N 5. P. 591–592.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195–203.

СО₂-ГАЗООБМЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ МХОВ В ХИБИНАХ

Шпак О.В., Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М.

Кировск, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина,
Кольский научный центр РАН

Мхи играют значительную роль в растительном покрове Арктики и Субарктики, являясь доминантами и содоминантами во многих сообществах лесотундры и тундры. В Мурманской области на долю бриофитов приходится треть видового состава флоры всех высших растений (Белкина, Лихачев, 2001). Вклад мохового покрова в продуктивность тундровых и лесных сообществ недостаточно оценен, поэтому возникает необходимость получения более точных данных для северных экосистем, наиболее чувствительных к глобальным климатическим изменениям. Цель исследования – выявить особенности фотосинтетической деятельности мхов и оценить их продуктивность в лесных и тундровых сообществах Хибин.