

2. Проводить очистку дна озер Тюмени от мусора, а также мероприятия по очистке и благоустройству прибрежной зоны водных объектов.

3. Провести дополнительное озеленение вдоль береговой линии водоемов для защиты от загрязняющих веществ, поступающих с автомагистралей и территории строительства.

Литература

1. Алексеев В.А. Экологическая геохимия. – М.: Логос. 2000. – 627 с.
2. Алевкин О.А. Основы гидрохимии. – Л.: Гидрометеоздат, 1970. – 444с.
3. Веницианов Е.В., Лелихин А.П. Физико-химические основы моделирования миграции и трансформации тяжелых металлов в природных водах. – Екатеринбург: Изд-во РосНИИВХ, 2002. – 236 с.
4. Вялкова Е.И., Загорская А.А., Большаков А.А. Удаление нефтепродуктов из поверхностных сточных вод // Известия вузов. Нефть и газ. – 2000. – № 1(19). – С. 80–83.



УДК 574.24

Н.В. Пахарькова, И.Г. Гетте,
Е.Б. Андреева, И.В. Масенцова

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ»

Проведены сравнительные исследования изменения содержания хлорофиллов и каротиноидов в растениях разных систематических групп на территории государственного заповедника «Столбы» в зависимости от температурных режимов разных лет.

Ключевые слова: хлорофиллы, каротиноиды, адаптация, *Rhytidium, Polypodium, Pinus, Abies, Picea, Vaccinium*.

N.V. Pakharkova, I.G. Gette,
E.B. Andreeva, I.V. Masentsova

THE PLANT PIGMENT COMPOSITION SEASONAL CHANGES OF DIFFERENT TAXONOMIC GROUPS IN THE NATURE RESERVE «STOLBY» TERRITORY

The comparative research on the changes in chlorophyll and carotenoid content in plants of different taxonomic groups depending on the temperature modes in different years within the State Nature Reserve "Stolby" territory is conducted.

Key words: chlorophylls, carotenoids, adaptation, *Rhytidium, Polypodium, Pinus, Abies, Picea, Vaccinium*.

Введение. Растения, произрастающие на территории Сибири, подвергаются воздействию низких отрицательных температур в течение длительного периода, что в ходе эволюции представителей флоры умеренной зоны привело к формированию способности адаптироваться к периодически изменяющимся температурным условиям.

Растения, приспособленные к значительному перепаду температур в течение года, выработали механизмы, которые позволяют им выдержать суровые зимние условия и чередовать активный рост и периоды покоя в зависимости от сезонных климатических изменений. Морозостойкость растений зависит как от уменьшения длины светового дня, что индуцирует покой с прекращением роста, так и от пониженных температур, вызывающих устойчивость к отрицательным температурам в пределах ограничений, установленных

генетическим потенциалом вида [1]. Рост, развитие и продуктивность растительного организма находятся в тесной взаимосвязи с фотосинтезом. При этом интенсивность фотосинтеза зависит от содержания фотосинтетических пигментов – хлорофиллов и каротиноидов [2]. Наибольшее внимания заслуживают хлорофиллы, содержание которых может служить критерием при оценке фотосинтетической продуктивности растений [3, 4]. В процессе вегетации, при изменении условий освещенности, минерального питания, температурного режима и ряда других факторов содержание хлорофиллов в хлоропластах может варьироваться [5, 6]. Растения испытывают сезонные изменения в уровне содержания фотосинтетических пигментов, которые напрямую связаны с адаптивными процессами к изменяющимся условиям среды [7]. Для Сибири проблема устойчивости растений к низким температурам особенно актуальна.

В настоящее время для выявления особенностей, связанных с влиянием различных факторов среды, в научных работах широко исследуются процессы образования и организации фотосинтетического аппарата растений, что дает представление о степени их приспособленности. Многие работы посвящены изучению пигментного состава хвойных пород и связаны с прогнозированием изменения продуктивности древесной растительности при наблюдаемых колебаниях климата на территории северных регионов [6, 8]. В целом отмечается, что для отдела голосемянных растений фотосинтетический аппарат характеризуется содержанием достаточного фонда пигментов в течение всего года, что дает им возможность усваивать углекислоту с весны до поздней осени [9]. Однако для комплексного исследования необходимы сведения обо всех компонентах экосистемы, в том числе мхах и папоротниках, вносящих свой вклад в первичную продуктивность экосистем. Содержание хлорофиллов в наиболее распространенных в растительных сообществах видов мхов и папоротников в расчете на единицу сырой массы составляет не более 1,7– 4,5 мг/г, а каротиноидов – не более 0,31–0,47 мг/г соответственно [5, 8].

Цель данной работы. Оценка изменения количественного состава фотосинтетических пигментов у растений разных систематических групп, произрастающих в естественных фитоценозах, в зависимости от климатических особенностей среды.

Методы, объекты и район исследования. В качестве объектов исследования были выбраны растения разных систематических групп, произрастающих на территории туристско-экскурсионного района заповедника «Столбы»: ритидий морщинистый – *Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.*, многоножка обыкновенная – *Polypodium vulgare L.*, пихта сибирская – *Abies sibirica Ledeb.*, ель сибирская – *Picea obovata Ledeb.*, сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris L.*, сосна сибирская кедровая – *Pinus sibirica Du Tour.*, брусника обыкновенная – *Vaccinium vitis-idaea L.*

Для исследований использовали хвою второго года 30–40-летних голосеменных, листья брусники, среднюю часть вайи папоротника, филлоиды мха, собранные в период с сентября 2010 по апрель 2012 г. Сбор материала осуществлялся на постоянной пробной площади.

Количество фотосинтетических пигментов определяли с помощью спектрофотометра SPEKOL 1300 Analytik Jena AG после экстракции в 85 %-м ацетоне [10]. Расчёты производились по следующим формулам [11]:

$$C_a \text{ (мг/л)} = 10,3 \cdot D_{663} - 0,918 \cdot D_{644},$$

$$C_b \text{ (мг/л)} = 19,7 \cdot D_{644} - 3,87 \cdot D_{663},$$

$$C_{a+b} \text{ (мг/л)} = 6,4 \cdot D_{663} + 18,8 \cdot D_{644},$$

$$C_k \text{ (мг/л)} = 4,75 \cdot D_{452.5} - 0,226 \cdot C_{a+b}.$$

Затем был произведен пересчет на сухую массу.

Статистический анализ данных выполнен с использованием Microsoft Office Excel 2007. Критическое значение уровня статистической значимости принималось равным 0,05. Описание количественных признаков производилось с использованием средних арифметических и среднеквадратических (стандартных) ошибок среднего ($M \pm m$, где M – среднее, а m – ошибка среднего).

Результаты и их обсуждение. По данным, представленным на рисунке 1, видно, что в годовой динамике температур исследуемого района выражен достаточно продолжительный холодный период, когда преобладают отрицательные температуры и активная жизнедеятельность растений невозможна. Наибольшая амплитуда колебания среднесуточных температур присуща зимним месяцам, для весенних и осенних месяцев характерна меньшая вариабельность. Ранее в работах по исследованию климатических особенностей заповедника было установлено, что среднее количество безморозных дней составляет 145, и наблюдается тенденция их увеличения [12].

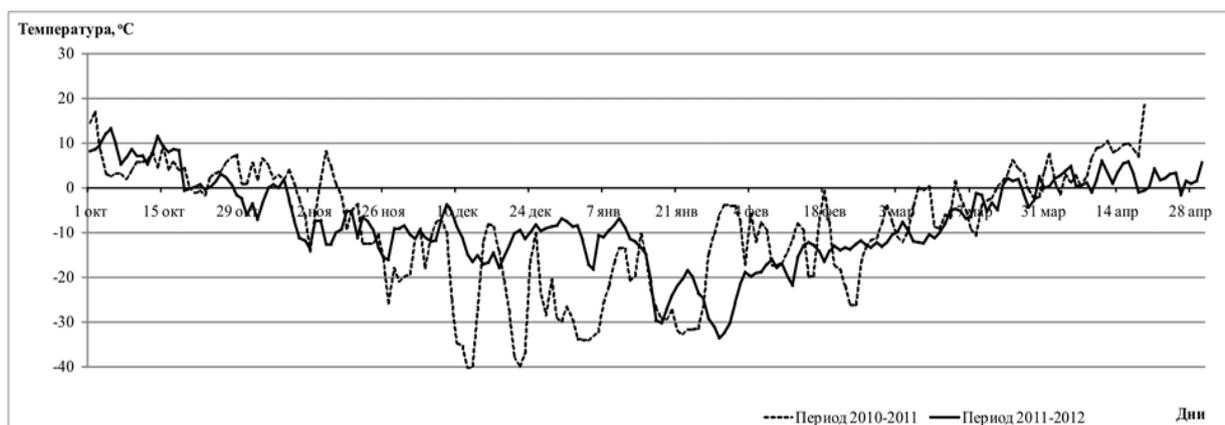


Рис. 1. Среднесуточные температуры (по данным метеостанции заповедника «Столбы»)

Среднесуточная температура осенью 2010 года имела в основном положительные значения, а зимний период характеризовался значительными колебаниями температур, причем постоянные отрицательные температуры установились с конца ноября 2010 по начало марта 2011 года. Температурные особенности сезона 2011–12 гг. не характеризовались сильными колебаниями, как в зимний, так и в весенний периоды, и в целом зима 2011–12 гг. была менее морозной.

Одним из показателей реакции растений на изменение факторов внешней среды, степени их адаптации к новым экологическим условиям является содержание хлорофиллов и каротиноидов – главных фоторецепторов фотосинтезирующей клетки [13].

В таблице 1 представлены данные суммарного содержания хлорофилла а и б в объектах исследования в пересчете на сухую массу листьев и хвои.

Таблица 1

Содержание хлорофиллов а и б, мг/г сухой массы

Время сбора проб	<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb	<i>Polypodium vulgare</i> L.	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	<i>Pinus sylvestris</i> L.	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.
Октябрь 2010	0,66±0,02	2,78±0,22	6,13±0,46	1,95±0,26	2,50±0,2	2,09±0,3	2,35±0,26
Декабрь 2010	0,35±0,01	2,27±0,20	2,41±0,21	1,68±0,19	1,87±0,2	2,02±0,29	2,07±0,20
Март 2011	0,58±0,02	2,55±0,20	2,74±0,23	1,92±0,20	2,26±0,2	2,25±0,19	2,42±0,25
Октябрь 2011	0,42±0,01	2,96±0,22	6,83±0,48	2,36±0,2	2,60±0,2	2,33±0,2	2,40±0,23
Декабрь 2011	0,38±0,01	2,84±0,23	2,62±0,20	1,69±0,19	1,82±0,2	1,86±0,19	1,78±0,2
Март 2012	0,41±0,01	3,26±0,21	2,94±0,23	2,18±0,3	1,97±0,2	2,03±0,29	2,06±0,3
Июнь 2012	0,60±0,01	3,54±0,21	6,00±0,42	2,24±0,2	2,39±0,23	2,48±0,23	2,21±0,2

Как следует из полученных результатов, для всех исследуемых видов наблюдается общая тенденция накопления хлорофиллов в теплые месяцы и их снижение в зимний период года. Данные, полученные в весенние месяцы, показали, что содержание хлорофиллов а и б несколько увеличивается, что связано с началом подготовки к вегетационному периоду. Накопление хлорофиллов а и б в летние и осенние месяцы объясняется тем, что в это время активно протекают процессы фотосинтеза, ростовые процессы в конце лета замедляются, и содержание хлорофиллов на единицу массы фотосинтезирующих органов увеличивается, этот период продолжается до появления отрицательных температур (рис. 1).

Выявлено, что максимальным содержанием хлорофиллов характеризовались листья брусники обыкновенной. Содержание хлорофиллов *Vaccinium vitis-idaea* сильно варьирует в течение года; так, в осенне-летний период по сравнению с зимним оно составляет около 6 и 2,5 мг/г соответственно. Для представителей отдела голосеменных характерно более стабильное количество пигментов, несмотря на значительные температурные колебания в течение года, – от 2,5 до 1,7 мг/г.

Наиболее низкая концентрация хлорофиллов из всех исследуемых видов характерна для *Rhytidium rugosum*, она сохраняет стабильно низкий уровень на протяжении всего периода исследования.

Исследования количественного содержания каротиноидов в разное время года показали, что это довольно динамичный показатель. Каротиноиды являются вспомогательными пигментами, поскольку поглощенную ими световую энергию они переносят на хлорофилл. Кроме этого, каротиноиды защищают фотосинтетический аппарат от избытка света и от окисления кислородом, образующимся в процессе фотосинтеза.

Как видно из таблицы 2, у растений, зимующих под снегом, с наступлением зимнего периода содержание каротиноидов снижается, а в осенне-весенний период увеличивается.

Таблица 2

Содержание каротиноидов, мг/г сухой массы

Время сбора проб	<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb	<i>Polypodium vulgare</i> L.	<i>Vaccinium vitis idaea</i> L.	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	<i>Pinus sylvestris</i> L.	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.
Октябрь 2010	0,16±0,004	0,22±0,002	0,31±0,02	0,24±0,004	0,22±0,0034	0,21±0,003	0,16±0,004
Декабрь 2010	0,08±0,0	0,20±0,001	0,26±0,01	0,29±0,02	0,29±0,019	0,31±0,01	0,25±0,0
Март 2011	0,13±0,001	0,21±0,003	0,27±0,01	0,25±0,02	0,25±0,02	0,25±0,01	0,21±0,01
Октябрь 2011	0,11±0,001	0,33±0,01	0,56±0,06	0,33±0,03	0,33±0,03	0,35±0,01	0,29±0,01
Декабрь 2011	0,11±0,0	0,15±0,001	0,33±0,03	0,36±0,02	0,38±0,02	0,37±0,01	0,33±0,01
Март 2012	0,10±0,0	0,15±0,01	0,32±0,02	0,34±0,01	0,34±0,01	0,36±0,01	0,32±0,02
Июнь 2012	0,15±0,004	0,24±0,002	0,60±0,01	0,28±0,02	0,29±0,019	0,28±0,02	0,25±0,01

Максимальное содержание суммы желтых пигментов отмечено для *Vaccinium vitis-idaea* в октябре 2011 года и в июне 2012 года и составляет 0,56 и 0,6 мг/г соответственно.

У голосеменных растений в зимнее время, наоборот, наблюдается повышение содержания каротиноидов, выполняющих функцию защиты фотосинтетического аппарата от солнечной радиации, когда фотосинтез невозможен в условиях низких температур. У разных видов хвойных содержание каротиноидов в декабре варьирует от 0,25 до 0,31 мг/г в 2010 году и от 0,33 до 0,38 мг/г в 2011.

По изменению количества каротиноидов в хвое заметны отличия между видами из группы темнохвойных и светлохвойных. Так, в хвое *Picea obovata* содержание каротиноидов в декабре увеличивается от 5,7 до 17 % по сравнению с октябрём, у *Abies sibirica* от 13 до 24 %, а у *Pinus sylvestris* и *Pinus sibirica* от 12 до 36 % и от 5,7 до 32 % соответственно, что связано с различными световыми условиями произрастания.

Соотношение суммарного содержания хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтезирующих органах растений также характеризуется определенной динамикой (рис.2).

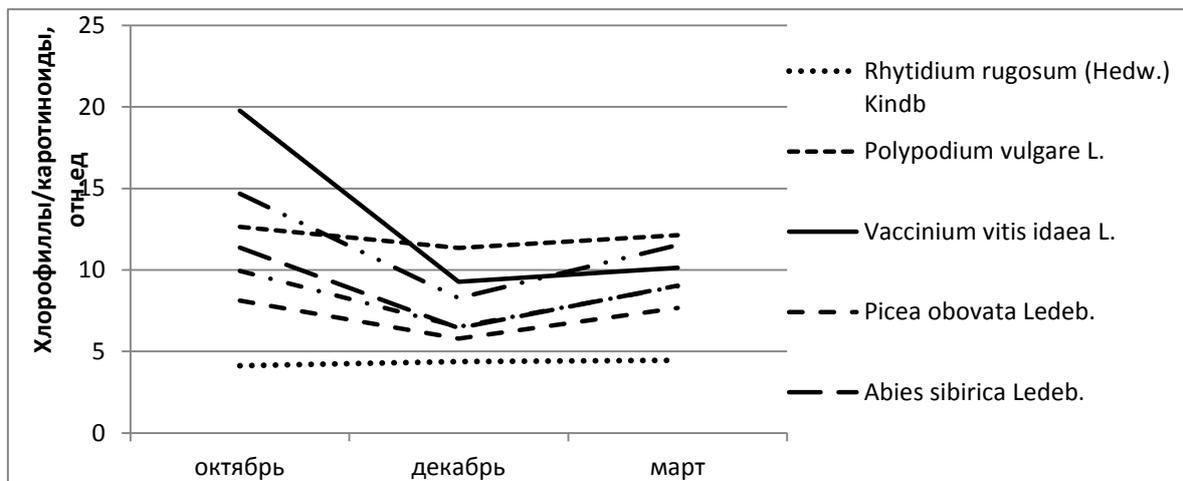


Рис. 2. Изменение соотношения суммарного содержания хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтезирующих органах растений

Наиболее сглаженная кривая характерна для мха *Rhytidium rugosum*, обитающего в мохово-травянистом ярусе и зимующего под снеговым покровом. Такие же условия произрастания и у *Vaccinium vitis-idaea*, но характер кривой приближен к голосеменным. С другой стороны, форма кривой у папоротника *Polypodium vulgare*, который обитает в трещинах скал и в малоснежные зимы значительную часть зимнего периода не уходит под снег, так же, как и у мха, имеет сглаженный вид. Таким образом, можно заключить, что в онтогенезе при формировании и функционировании фотосинтетического аппарата играют важную роль не только условия произрастания и жизненная форма растений, но и сформированность фотосинтетической системы в процессе эволюции [14].

По полученным данным в течение 2010–2012 годов, можно отметить, что в целом количественное содержание фотосинтетические пигментов выше в период исследования 2011–2012 гг., что связано с более благоприятными температурными условиями.

Заключение. Таким образом, установлено, что в зависимости от вида, жизненной формы и времени года исследуемые виды накапливают хлорофиллов от 0,3 до 6 мг/г (сухой массы), каротиноидов от 0,1 до 0,6 мг/г. Наибольшее содержание пигментов зафиксировано у представителя отдела покрытосеменных – *Vaccinium vitis-idaea*, наименьшее у представителя отдела моховидных – *Rhytidium rugosum*. Отмечено, что содержание хлорофиллов в зимний период снижается у всех исследуемых видов, тогда как показатели каротиноидов изменяются по-разному, такие изменения отражают адаптацию растений разных систематических групп к условиям существования.

Литература

1. Gunnar O., Norman P.A. Huner. Photosynthesis of overwintering evergreen plants // Annual Review of Plant Biology. – 2003. – V. 54. – P. 329–355.
2. Межуц Б.Х., Навасардян М.А. Количественная характеристика фотосинтетических пигментов травяных растений горных экосистем Армении // Вестник ТГУ. – 2012. – № 12. – С. 220–226.
3. Чиков В.И. Эволюция представлений о связи фотосинтеза с продуктивностью растений // Физиология растений. – 2008. – Т. 55. – С. 140–154.
4. Неспецифическая реакция фотосинтетического аппарата хвои сосны на действие агропромышленных загрязнений и затенения / В.В. Фомин, С.А. Шавнин, Н.В. Марина [и др.] // Физиология растений. – 2001. – Т. 48. – С. 760–765.
5. Тужилкина В.В. Пигментная система хвойных в районе влияния Сыктывкарского лесопромышленного комплекса // Вестн. ин-та биологии и Коми НЦ УрО РАН. – 2001. – Т. 47. – С. 12–22.
6. Новицкая Е.Ю., Манцирева Л.В. Годичная динамика пигментов пластид у ели в елово-лиственных насаждениях севера // Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. – Петрозаводск, 1970. – С. 110–115.
7. Белов М.Л., Булло О.А., Городничев В.А. Лазерный флуоресцентный метод контроля состояния растений в стрессовых ситуациях // Наука и образование. – 2012. – № 4. – С. 1–14.
8. Яцко Я.Н. Пигментный аппарат вечнозеленых растений на Севере: автореф. дис. канд. биол. наук. – СПб., 2010. – 22 с.
9. Пигментный комплекс растений природной флоры европейского северо-востока / Т.К. Головки, И.В. Далькэ, О.В. Дымова [и др.] // Вестник Ин-та Коми НЦ УрО РАН. – 2010. – № 1. – С. 39–46.
10. Гауриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу: учеб. – М.: Академия, 2003. – 256 с.
11. Pilarski J. Photosynthesis in shoots and leaves of lilac (*Syringa vulgaris* L) // Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci. – 1989b. – Vol. 37. – P. 261–269.
12. Исследование климатических особенностей заповедника «Столбы» / Н.В. Фокина, Н.А. Лигаева, Е.Б. Андреева [и др.] // Вестник КГПУ. – 2006. – № 2. – С. 22–27.
13. Тужилкина В.В. Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение // Экология. – 2009. – № 4. – С. 243–248.
14. Гетте И.Г., Пахарькова Н.В. Особенности приспособительных реакций к низким отрицательным температурам у растений разных систематических групп // Вестник КГПУ. – 2012. – № 4 (22). – С. 435–442.