

УДК 630*581.174(470.11)

Л.В. Зарубина¹, В.Н. Коновалов²

¹Вологодская государственная молочнохозяйственная академия

²Архангельский государственный технический университет

Зарубина Лилия Валерьевна родилась в 1975 г., окончила в 1997 г. Архангельский государственный технический университет, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры лесоводства Вологодской государственной молочнохозяйственной академии. Имеет 20 печатных работ по экологии и физиологии осушаемых лесов, биологии рубок, вопросам минерального питания и др.
Тел.: 8-921-684-31-56



Коновалов Валерий Николаевич родился в 1940 г., окончил в 1965 г. Архангельский лесотехнический институт, кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии и защиты леса Архангельского государственного технического университета. Имеет 105 печатных работ в области эколого-физиологического обоснования эффективности лесосушения на Севере, подсоски и прижизненного просмоления древесины, применения минеральных удобрений в лесных экосистемах, способов рубок, изучения природы лесов Крайнего Севера, сезонного роста древесных пород и др.
Тел.: (8182) 21-61-58



ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ СОСНЯКА КУСТАРНИЧКОВО-СФАГНОВОГО

Показана неоднозначная реакция пигментного комплекса отдельных видов и ботанических групп болотных растений на осушение.

Ключевые слова: болотные растения, пигменты, динамика, листопадные и вечнозеленые виды, осушение.

Состояние фонда пигментов в листьях растений служит одним из важных условий нормальной работы фотосинтетического аппарата. Считается, что уровень содержания пигментов в фотосинтезирующих органах может быть успешно использован в качестве индикатора, определяющего потенциальную фотосинтетическую продуктивность вида [6, 7], ежегодный атмосферный сток углерода [1, 8, 10], как показатель реакции вида на изменение экологических условий [7, 2]. В то же время еще В.Н. Любименко (1916 г.) указывал, что независимо от количественных колебаний содержание хлорофилла в листьях следует рассматривать как признак наследственный, свойственный виду или роду в целом. Наряду с этим установлено, что вечнозеленые растения обладают более низкой, чем листопадные, способностью к накоплению пигментов в листьях [5].

Изучение связи содержания пигментов с учетом длительности жизни листьев и уровнем стояния почвенной воды проведено нами в 1986 г. и 2002 г. в сосняке кустарничково-сфагновом (северная подзона тайги). Мелиоративные работы на объекте выполнены в 1988 г. системой открытых каналов с расстоянием 140 м между ними и глубиной 1,2 м. Опытный уча-

сток располагался в зоне интенсивного осушения (10...20 м от осушителей). Первые исследования были выполнены в 1986 г. перед началом лесомелиоративных работ, повторные – спустя 16 лет. Перед осушением возраст древостоя – 41 год, высота – 6,0 м, диаметр – 3,4 см, уровень почвенно-грунтовых вод – 7...17 см, освещенность под пологом леса на высоте исследуемых растений в околополуденные часы – 30,6 % от освещенности на открытом месте. За период действия осушения эти показатели составили соответственно 57 лет; 10,5 м; 10,0 см; 24...62 см и 16,0 %.

До осушения флористический состав живого напочвенного покрова был представлен преимущественно гигрофильными видами растений – вечнозелеными кустарничками, морошкой, небольшими синузиями осок. Проектное покрытие сфагновыми мхами составляло около 90 %. После осушения на прилегающей к осушителям территории к уже имеющимся видам добавились черника, плаун ползучий, массово-зеленые мхи, на микроповышениях – синузии кладоний. В травяном покрове значительно сократилась доля типичных влаголюбивых – осок и сфагнума.

Объектами наших исследований являлись наиболее представленные виды растений, принадлежащие к семействам *Pinaceae* (сосна обыкновенная – *Pinus silvestris* L.), *Betulaceae* (береза карликовая – *Betula nana* L.), *Vaccinaceae* (багульник – *Ledum palustre* L., кассандра – *Chamaedaphne coluculata* (L.) Moench, подбел – *Andromeda polifolia* L., голубика – *Vaccinium uliginosum* L., клюква – *Oxycoccus quadripetalus* Gilib., брусника – *Vaccinium vitisidaea* L.), *Empetraceae* (вороника – *Empetrum nigrum* L.), *Rosaceae* (морошка – *Robus chamaemorus* L.), *Sphagnaceae* (сфагнум магелланский – *Sphagnum magellanicum* Brid.), 1 отдел: *Bryophyta* (плеврозиум Шребера – *Pleurozium Schreberi*). Эти виды растений по длительности жизни листа подразделяются на 3 группы: исчезающие на зиму (морошка), листопадные (береза карликовая), вечнозеленые (сосна, вечнозеленые кустарнички, моховидные растения).

Содержание пигментов определяли в свежесобранном материале, составляя средний образец. Для сосны образцы хвои второго года отбирали от 3...5 деревьев, для представителей напочвенного покрова – от 10...20 растений, взятых из различных мест методом случайной пробы. Биологическая повторность – кратная 3-4, аналитическая – 2-3. Для изучения пигментов у сосны и вечнозеленых растений в течение года брали листья (хвою), закончившие рост, причем одной и той же генерации. У морошки и плодоносящих кустарничков содержание пигментов определяли в основные фенологические фазы: распускания листьев, цветения, плодоношения и перед осенним листопадом.

При изучении содержания пигментов использовали два метода: количественную бумажную хроматографию в модификации Д.И. Сапожникова с сотрудниками [6] и спектрофотометический [11].

В первом случае пигменты извлекали смесью этилового спирта с безводным ацетоном (1:3) с добавлением небольшого количества (на кончике скальпеля) $MgCO_3$ или $CaCO_3$. Пигменты разделяли восходящим током растворителя на хроматографической бумаге Ленинградской фабрики № 2

марки «С». Растворителем служила смесь бензина, петролейного эфира и ацетона (17:5:7).^{*} Пигменты с бумажного носителя в растворимое состояние переводили с помощью серного эфира. Полученный элюат фотометрировали на фотоэлектроколориметре ФЭК-М. Концентрацию пигментов в растворе определяли по калибровочным кривым, построенным по стандартным растворам.

В спектрометрическом методе для извлечения пигментов использовали 96 %-й этанол. Концентрацию пигментов определяли на спектрофотометре СФ-46 и рассчитывали по специальным формулам.

Как показали наблюдения, климатические условия 1986 г., несмотря на затяжную весну, в целом были благоприятными для нормального роста и развития болотных растений. Однако в мае и начале июня на почве наблюдались заморозки, выпадали осадки в виде снега и мокрого снега, иногда устанавливался временный снежный покров. Температура воздуха в дневные часы редко поднималась выше 4...6 °С. Низкие температуры воздуха и почвы, избыток влаги вызвали задержку в развитии болотных растений. Из всех видов лишь у березы карликовой в конце мая на побегах появились первые молодые листья. Молодая хвоя на главном побеге сосны обозначилась лишь 4–6 июля, что на 1...2 нед. позже обычных сроков. К середине июня, после холодного периода, когда среднесуточная температура воздуха перешла через 10 °С, началась активная вегетация растений. У кустарничков начали разворачиваться вегетативные почки, появились первые листья. У морошки обозначились цветоносы и цветки. В дальнейшем погодные условия уже не препятствовали нормальному росту и развитию растений.

Согласно результатам метеонаблюдений, вегетационный период 2002 г. по количеству осадков и температуре воздуха был близок к средне-многолетней норме. Развитие болотных растений и прохождение у них основных фенологических фаз происходило в обычные сроки.

Как было установлено, исследуемые виды по содержанию и динамике накопления пигментов в листьях отличаются значительно (табл. 1). Это зависит от вида и группы, к которой растение принадлежит (листопадные или вечнозеленые). Содержание пигментов в расчете на единицу массы свежих листьев у разных видов варьирует от 186 до 3455 мг. Максимальное количество пигментов в листьях накапливает исчезающая на зиму морошка. Так, в июне–августе в свежих листьях этого растения содержится 1,30...2,63 мг хлорофиллов и 0,32...0,82 мг каротиноидов. У сосны хвоя второго года летом содержит 0,38...0,56 мг зеленых и 0,16...0,22 мг каротиноидных пигментов. Для сфагнового мха, напротив, характерно самое низкое наполнение пластидного аппарата головок гаметофитов пигментами (0,14...0,33 мг хлорофилла и 0,05...0,10 мг каротиноидов). Низкое содержание пигментов у него проявляется и более слабой по сравнению с другими видами растений способностью осуществлять фотосинтез [2] и ростовые

* Оптимальные соотношения химических реагентов получены нами экспериментально.

процессы. Вересковые по содержанию пигментов занимают среднее между этими видами положение.

Известно, что способность растений накапливать определенное количество пигментов – свойство наследственное. Считается, что в листьях теневыносливых видов содержание хлорофилла выше, чем в светолюбивых [5]. Однако установлено, что способность к накоплению пигментов в листьях родственных видов интродуцированных в Крыму кустарников с различной продолжительностью жизни листа зависит не столько от степени «светолюбия» растений, сколько от принадлежности их к вечнозеленой или листопадной группе [4]. Авторы полагают, что низкий уровень содержания пигментов в листьях вечнозеленых видов является их наследственным свойством, которое может существенно изменяться в новых экологических условиях.

Таблица 1

**Содержание хлорофиллов и каротиноидов (мкг/г свежей массы)
в листьях болотных растений**

Порядковый номер	Вид	Дата	Хлорофиллы				Каротиноиды				Всего
			<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>a:b</i>	Каротин	Лютеин	Биолаксантин	Сумма	
Вечнозеленые											
1	Сосна обыкновенная	9.VI	231	153	384	1,51	50	61	46	157	541
		29.VII	342	216	558	1,58	64	91	65	220	778
		5.VIII	277	134	411	2,07	49	78	46	173	584
		3.IX	257	137	394	1,88	75	91	58	224	618
		20.I	238	164	402	1,45	96	135	0	232	634
2	Багульник	28.V	612	498	1110	1,36	84	140	91	315	1425
		29.VI	798	532	1330	1,50	131	178	113	422	1752
		29.VII	703	470	1173	1,50	128	171	80	379	1552
		26.VIII	685	387	1072	1,77	120	172	99	391	1465
		20.I	602	468	1070	1,29	104	181	104	389	1459
3	Подбел	28.V	660	535	1195	1,23	97	142	85	324	1519
		29.VI	855	557	1412	1,57	128	175	115	420	1832
		29.VII	672	410	1082	1,64	102	138	73	313	1395
		26.VIII	740	450	1190	1,64	123	169	85	377	1567
4	Кассандра	28.V	720	415	1135	1,73	104	183	125	412	1547
		29.VI	1054	806	1860	1,31	200	233	94	527	2387
		29.VII	814	506	1320	1,61	136	189	108	433	1753
		26.VIII	628	409	1037	1,54	107	168	84	359	1396
		20.I	510	376	886	1,36	109	206	72	387	1273
5	Клюква	29.VI	461	312	773	1,55	90	101	70	261	1034
		29.VII	550	416	966	1,32	98	121	76	295	1261
		3.IX	670	421	1091	1,59	93	165	84	342	1433
6	Сфагнум магелланский	29.VI	182	148	330	1,21	31	48	25	104	434
		29.VII	147	75	222	1,96	15	27	17	59	281
		3.IX	88	52	140	1,69	12	23	11	46	186

		Листопадные									
7	Бере- за	28.V	542	445	987	1,22	75	133	73	281	1268
		29.VI	876	508	1384	1,72	147	158	97	402	1786
		29.VII	812	630	1442	1,29	161	185	116	462	1904
8	кар- лико- вая	26.VIII	636	468	1104	1,36	137	146	96	379	1483
		9.VI	864	495	1359	1,75	120	192	84	396	1755
		29.VII	151	112	2630	1,35	304	361	160	825	3455
9	Мо- рош- ка	26.VIII	726	502	1228	1,45	113	142	65	320	1548
		29.VI	890	401	1291	2,22	109	141	88	338	1629
		29.VII	965	615	1580	1,57	161	180	122	463	2043
9	Голу- бика	26.VIII	1140	732	1872	1,56	165	220	93	478	2350

Результаты наших исследований также свидетельствуют о неоднородности скорости биосинтеза пигментов у отдельных видов болотных растений разных жизненных форм с различной продолжительностью жизни листьев. Так, сосна обыкновенная, имеющая древовидную жизненную форму, по содержанию пигментов существенно отличается от вечнозеленых вересковых кустарничков, несмотря на их общую принадлежность к группе вечнозеленых растений. Летом листья вечнозеленых кустарничков содержат в 2 раза больше пигментов, чем хвоя сосны. Аналогичная закономерность наблюдается и в группе растений с опадающими на зиму листьями (береза карликовая, морошка, голубика).

Г.В. Куликов и З.В. Иванцова [4] считают, что для установления существенных и статистически достоверных различий между сравниваемыми группами растений лучше сравнивать не абсолютные значения содержания хлорофилла и каротиноидов в листьях, а их отношение к сумме пигментов. Результаты проведенных нами расчетов свидетельствуют о сохраняющемся у растений различных ботанических групп и отдельных видов генетическом постоянстве соотношений пигментного состава несмотря на его сезонную изменчивость (табл. 2). Так, содержание хлорофилла *a* в общем составе пигментов колеблется от 38 до 55 %, хлорофилла *b* – от 22 до 35 %, каротиноидов – от 20 до 37 %. Среди каротиноидов наибольшей сезонной изменчивости подвержен лютеин (вариабельность 8,7...21,5 %). Виолаксантин у некоторых видов растений (сосна) в зимние месяцы вообще исчезает и появляется лишь с наступлением теплого периода. Каротин проявляет стабильность (4,5...8,8 %), соотношение хлорофиллов *a* и *b* изменяется в пределах 1,22...2,22, а зеленых и каротиноидных пигментов – 2,2...3,7.

В сезонной изменчивости пигментов наблюдается определенная закономерность, связанная с возрастными изменениями листьев и фенофазами развития растений. Так, в листьях ягодниковых кустарничков и полукустарничков (голубика, клюква) минимальное количество всех пигментов отмечено в июне, в период листообразования и формирования репродуктивных органов. В этот период формирование фонда зеленых пигментов у этих видов идет со значительным превышением хлорофилла *a* (соотношение хлорофиллов *a* и *b* составляет 1,6...2,2), из каротиноидов преобладает лютеин. Максимальное количество пигментов в листьях этих растений содержится в

фазе массового созревания плодов (август-сентябрь). У растений голубики в этот период из каротиноидов наиболее активно накапливаются лютеин и каротин. Сезонные изменения содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях листопадной березы карликовой и исчезающих на зиму растений морошки характеризуются достаточно четко выраженной одновершинной кривой: минимум отмечен весной, в период разверзания вегетативных почек, и во время осеннего листопада. В листьях вечнозеленых кустарничков (багульник, кассандра, подбел) более высокая концентрация пигментов выявлена во время цветения (июнь). Зимой у этих видов содержание пигментов заметно ниже (в 1,3–2,0 раза). В это время особенно мало листья содержат хлорофилла *a*.

Таблица 2

Соотношение хлорофиллов и каротиноидов (в процентах к сумме пигментов) в листьях болотных растений

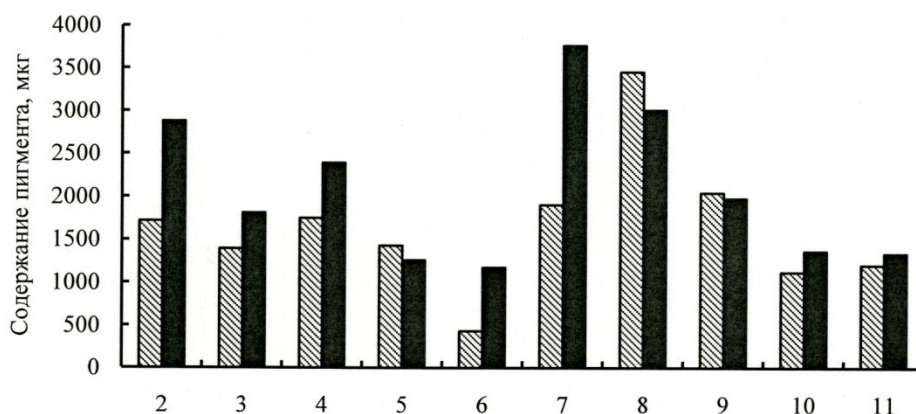
Порядковый номер	Вид	Хлорофиллы						Каротиноиды		
		<i>a</i>			<i>b</i>			минимальное	максимальное	среднее
		минимальное	максимальное	среднее	минимальное	максимальное	среднее			
Вечнозеленые										
1	Сосна	38	47	$\frac{42,6 \pm 1,8}{8}$	22	28	$\frac{25,4 \pm 1,4}{11}$	28	37	$\frac{32,1 \pm 1,9}{12}$
2	Багульник	41	47	$\frac{44,4 \pm 1,1}{5}$	27	35	$\frac{30,8 \pm 1,5}{5}$	22	27	$\frac{24,8 \pm 1,0}{8}$
3	Подбел	43	47	$\frac{45,9 \pm 1,0}{4}$	29	35	$\frac{32,2 \pm 1,8}{10}$	20	24	$\frac{23,1 \pm 1,0}{8}$
4	Кассандра	40	47	$\frac{44,4 \pm 1,3}{6}$	27	34	$\frac{29,7 \pm 1,3}{9}$	22	30	$\frac{25,9 \pm 1,5}{12}$
5	Клюква	44	47	$\frac{45,0 \pm 1,1}{4}$	29	33	$\frac{30,9 \pm 1,3}{6}$	23	25	$\frac{24,2 \pm 0,7}{4}$
6	Сфагнум	42	52	$\frac{47,1 \pm 3,8}{11}$	27	34	$\frac{29,6 \pm 2,8}{13}$	21	25	$\frac{23,3 \pm 1,4}{9}$
Листопадные										
7	Береза карликовая	43	49	$\frac{44,3 \pm 1,8}{8}$	28	35	$\frac{32,1 \pm 1,6}{9}$	22	26	$\frac{23,7 \pm 0,9}{7}$
8	Морошка	44	49	$\frac{46,6 \pm 2,0}{6}$	28	32	$\frac{31,0 \pm 1,7}{6}$	21	24	$\frac{22,4 \pm 1,1}{7}$
9	Голубика	47	55	$\frac{50,1 \pm 2,8}{8}$	25	31	$\frac{28,6 \pm 2,5}{12}$	20	23	$\frac{21,7 \pm 0,9}{6}$

Примечание. В знаменателе приведены коэффициенты изменчивости (%).

Для сфагнового мха характерным признаком является интенсивное обогащение головок гаметофитов пигментами весной, сразу после схода снежного покрова, при высокой насыщенности его тканей влагой (92,8 %). В июле, после высыхания почвы и уменьшения водонасыщенности тканей (до 67,7 %), содержание всех пигментов у этого вида заметно ниже (на 35 %). В сентябре при достаточно высокой влагонасыщенности тканей (до 87 %) количество пигментов в головках гаметофитов в 2,5 раза ниже, чем весной ($t = 15,7$).

В прошлогодней хвое сосны минимальное количество пигментов отмечено в мае-июне, в июле пигментный фонд активно восстанавливается. С наступлением холодов содержание хлорофилла снижается, а каротиноидных пигментов сохраняется на достаточно высоком уровне. Можно полагать, что зимнее снижение хлорофилла является результатом фотосенсибилизированного окисления его [12] и агглютинации пластид [9]. В зимний период наиболее активно разрушается хлорофилл *a*. Среди каротиноидов наблюдается исчезновение виолаксантина, но в этот же период весьма активно накапливаются более восстановленные пигменты – каротин и, особенно, лютеин. Активное разрушение виолаксантина и хлорофилла *a* в зимние месяцы отмечено нами также у ели [2]. Выпавшие в конце июля–начале августа 1986 г. обильные осадки, вызвавшие подтопление корнеобитаемого слоя почвы, привели у сосны к снижению содержания хлорофилла и каротиноидов соответственно на 35 и 28 %.

За 16 лет, прошедших после осушения, существенно изменились условия для роста болотных растений. В результате опускания уровня почвенно-грунтовых вод значительно ускорился рост сосны, в итоге возросла сомкнутость крон и уменьшилось поступление под полог солнечного света (в 2 раза). Изменения в экологической обстановке своеобразно сказались у подпологовых растений на накоплении пигментов, что однако не нарушило общий характер их динамики. Так, по усредненным данным после осушения в листьях березы карликовой содержание хлорофиллов возросло в 2,2 раза ($t = 16,1$), а каротиноидов – в 1,2 раза ($t = 3,8$), в листьях вересковых – соответственно в 1,4–1,8 и 1,2–1,6 раза ($t = 3,4...6,9$). Весьма существенно (в 2,9–3,1 раза) содержание пигментов повысилось в головках сфагнового мха. При полевой влажности мха 77,6 % в головках гаметофитов содержалось 1,04 мг хлорофиллов и 0,21 мг каротиноидов. В листьях голубики количество пигментов после осушения не изменилось, а в листьях клюквы отмечена даже их небольшая убыль (на 10...18 %). В хвое сосны (см. рисунок) после осушения содержание хлорофиллов возросло в 1,9, каротиноидов – в 1,4 раза (t соответственно 13,3 и 5,2).



Влияние осушения на содержание суммы пигментов в листьях болотных растений (обозначения на горизонтальной оси с 2 по 9 приведены в табл. 1, 2):

10 – брусника, 11 – вороника; □ – контроль, ■ – опыт

Венные изменения в содержании отдельных пигментов в течение года, они у листопадных и исчезающих на зиму видов по сравнению с вечнозелеными видами обнаруживают большую изменчивость, связанную не столько со степенью увлажнения и термообеспеченности местообитания, сколько с длительностью жизни листового аппарата. Осушение, понижая уровень стояния почвенной воды, у большинства видов болотных растений способствует накоплению пигментов в листьях в результате как уменьшения влагозапасов в торфяной почве, так и сокращения поступления под полог солнечного света. Различия существенны и достоверны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воронин, П.Ю. Проективное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России [Текст] / П.Ю. Воронин [и др.] // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, вып. 2. – С. 295–305.
2. Коновалов, В.Н. Адаптивные особенности физиологических процессов у растений на Крайнем Севере [Текст] / В.Н. Коновалов, Л.В. Коновалова // Лесн. журн. – 1996. – № 6. – С. 26–31. – (Изв. высш. учеб. заведений).
3. Коновалов, В.Н. Сезонная динамика содержания пластидных пигментов в хвое ели в связи с внесением минеральных удобрений [Текст] / В.Н. Коновалов // Журн. общей биол. – 1988. – Т. 49, № 5. – С. 611–617.
4. Куликов, Г.В. Динамика пигментов в листьях вечнозеленых и листопадных древесных растений в Крыму [Текст] / Г.В. Куликов, З.В. Иванцова // Ботан. журн. – 1977. – Т. 62, № 7. – С. 1053–1062.
5. Любименко, В.Н. О превращениях пластид в живой ткани растения [Текст] / В.Н. Любименко // Записки Императ. акад. наук. – 1916. – Сер. 8, Т. 33.
6. Попова, И.А. Исследование пигментов пластид с помощью хроматографии на бумаге [Текст] / И.А. Попова // Тр. БИН АН СССР. – Вып. 16. – С. 154–164.

7. Тарчевский, И.А. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы [Текст] / А.А. Тарчевский, Ю.Е. Андрианова // Физиология растений. – 1980. – Т. 27, вып. 2. – С. 341–347.

8. Тужилкина, В.В. Хлорофилловый индекс и ежегодный сток углерода в хвойных фитоценозах на Европейском Севере [Текст] / В.В. Тужилкина, К.С. Бобкова // Физиология растений. – 1998. – Вып. 45, № 4. – С. 594–600.

9. Ходасевич, Э.В. Фотосинтетический аппарат хвойных [Текст] / Э.В. Ходасевич. – Минск: Наука и техника, 1982. – 200 с.

10. Цельникер, Ю.Л. Хлорофилловый индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса [Текст] / Ю.Л. Цельникер, И.С. Малкина // Физиология растений. – 1994. – Т. 4, вып. 3. – С. 325–330.

11. Шлык, А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев [Текст] / А.А. Шлык. – М: Наука, 1971. – С. 154–169.

12. Dieter, G. Chlorophyll und chlorophyllabbau in fichtenadeln [Текст] / G. Dieter, P. Jris, P. Wilfried // Phyton. – 1983. – Vol. 23, N 1. – P. 79–90.

Поступила 09.06.08

L.V. Zarubina¹, V.N. Konovalov²

¹Vologda State Dairy Academy

²Arkhangelsk State Technical University

Seasonal Dynamics' Peculiarities of Leaves' Pigments in Fruticulose-sphagnous Pine Stands

The varied reaction of pigment complex for separate species and botanical groups of helophytes to drainage is shown.

Keywords: helophytes, pigments, deciduous species, evergreens, drainage.
