

А.П. Зотикова, О.Г. Бендер, Т.И. Рудник

Экофизиологические реакции листового аппарата кедр сибирского на изменение климата

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск

Поступила в редакцию 4.08.2006 г.

Обсуждаются изменения структурно-физиологических характеристик листового аппарата различных экотипов кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) при их перемещении в равные климатические условия на юг Томской области. Объектом исследования служили привои кедр сибирского, выполненные черенками с маточных деревьев, произрастающих на северной, западной и восточной границах ареала. Показано, что северные экотипы отличаются меньшими размерами хвои, площадями поперечного сечения, мезофилла, центрального цилиндра, снижением накопления хлорофиллов и каротиноидов, а также меньшей функциональной активностью хлоропластов по сравнению с местными вариантами. В долготном направлении различия между экотипами были слабо выражены, тем не менее у местного экотипа исследованные параметры были выше.

Введение

Ожидаемые глобальные изменения состава атмосферы и климата Земли требуют разработки различных подходов для экологического мониторинга растительности. Изучение эколого-физиологических характеристик видов, типов экологических стратегий и норм реакций растительных организмов при изменении климатических факторов позволит прогнозировать перераспределение растительных популяций [1, 2]. При изучении данной проблемы целесообразно использовать растения-эдикаторы, занимающие трансконтинентальные ареалы, которые, несомненно, обладают широким спектром приспособительных возможностей на всех уровнях организации живого организма. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) занимает огромный ареал, простирающийся от Уральских гор и до верховьев р. Алдан в Восточной Сибири. На севере по р. Енисей кедр доходит до полярного круга, на юге — до Севера Монголии [3]. Климатические особенности местопрорастания кедр вызывают ответные реакции всего растительного организма, особенно его листового аппарата, которые проявляются в определенных структурно-функциональных признаках.

Реакцию растений на климатические изменения можно смоделировать при выращивании различных экотипов кедр сибирского на географических плантациях.

Цель данной работы состояла в выявлении структурно-функциональных особенностей хвои различных экотипов кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) при их перемещении в равные климатические условия на юг Томской области.

Экспериментальная часть

Материал был собран на географической прививочной плантации, заложенной в 30 км к югу от Томска. Юго-восток Западно-Сибирской равнины

является оптимальным местом произрастания кедр сибирского. Объектом исследования служили привои кедр сибирского, выполненные черенками с маточных деревьев из естественных насаждений кедр. Для исследований были отобраны четыре экотипа. Три экотипа из крайних точек произрастания: северный — Уренгой (65°50' с.ш., 78°10' в.д.), западный — Невьянск (57°15' с.ш., 60°01' в.д.), восточный — Северобайкальск (55°40' с.ш., 109°25' в.д.) и четвертый местный томский экотип (57°45' с.ш., 89°56' в.д.), произрастающий в оптимальных условиях, который служил контролем. Характеристика условий произрастания материнских популяций приведена в табл. 1, из которой видно, что при перемещении растений различного географического происхождения изменялись температурные факторы, влажность и продолжительность вегетационного периода.

Таблица 1

Характеристика климата мест произрастания и продолжительность вегетационного периода материнских популяций кедр сибирского [4]

Параметр	Экотип				
	Местный	Северный	Западный	Восточный	
Температура воздуха, °С	средняя годовая	-0,6	-7,8	1,5	-3,1
	средняя минимальная зимой	-19,2	-22,0	-20,0	-23,0
	средняя максимальная летом	18,1	14,0	17,0–19,0	15,0
Осадки, мм/год	517	524	500–600	350	
Коэффициент увлажнения	1,0	2,25	1,5	0,67	
Продолжительность вегетационного периода, сут	114	60–90	130	60–90	

Для морфоанатомических и физиологических анализов использовали смешанный образец хвои с 3–4 модельных деревьев каждого экотипа. Для анатомических исследований хвою фиксировали в 70%-м спирте [5]. Поперечные срезы толщиной 30 мкм делали в средней части хвои на замораживающем микротоме и помещали в глицерин. Все измерения анатомических показателей проводили на временных препаратах под микроскопом МР1-5 с использованием окуляр-линейки и окуляр-микрометра. Повторность измерений морфологических и анатомических показателей хвои была 30–40-кратная.

Для определения фотосинтетических пигментов пробу свежего растительного материала фиксировали 96%-м этиловым спиртом. Содержание пигментов определяли спектрофотометрически (Spectrophotometer UV-1601PC Shimadzu) по величине оптической плотности при 665, 649 и 440,5 нм [6]. Хлоропласты изолировали из хвои по методике, модифицированной для хвойных растений [7]. Функциональную активность хлоропластов определяли спектрофотометрическим методом с использованием феррицианида калия [8]. Реакционная смесь содержала (в микромолях): трис, рН 7,4 – 100, NaCl – 10, MgCl₂ – 10, K₃Fe(CN)₆ – 3, АДФ – 4, KN₂PO₄ – 10. Скорость реакции измеряли при освещении кюветы белым светом интенсивностью 150 Вт·м⁻². Интенсивность темнового дыхания определяли по выделению углекислоты [8].

Данные обработаны статистически с помощью компьютерных программ Excel и Statistica.

Обсуждение результатов

Проведенные исследования показали внутривидовую изменчивость исследованных структурно-функциональных параметров, что свидетельствует о пластичности листового аппарата и большом генетическом потенциале кедров сибирского. Местный экотип произрастает в среде обитания, которая представляет собой некую экологическую точку, от которой естественные условия произрастания ухудшаются на север в связи с общим понижением запасов тепла и увеличением коэффициента увлажнения, на восток – вследствие снижения влагообеспеченности территории и на запад – в силу увеличения коэффициента увлажнения (см. табл. 1).

В табл. 2 представлены результаты измерений морфоанатомических показателей хвои. Видно, что изменения структурных параметров в какой-то мере зависели от климатической характеристики территории, откуда были взяты привои кедров. В первую очередь, существуют показатели, которые не изменяются с юга на север и с запада на восток: площадь смоляных каналов, толщина гиподермы. Во-вторых, отмечены показатели, изменчивость которых специфична для каждого экотипа в отдельности. У северного экотипа длина хвои, площадь мезофилла, площадь клеток мезофилла и площадь центрального цилиндра были ниже по сравнению

с местным вариантом соответственно на 28, 29, 27, 16%, а устьичная плотность, наоборот, выше на 16%.

Таблица 2

Морфоанатомические показатели хвои привоев кедров сибирского различного географического происхождения

Показатель	Экотип				
	Местный	Северный	Западный	Восточный	
Длина хвои, мм	110,3	79,1	107,8	101,6	
Площадь на поперечном срезе, мкм ² · 10 ⁴	поперечного среза	45,7	36,1	36,7	35,7
	мезофилла	29,3	20,8	22,7	18,3
	клетки мезофилла	0,1	0,09	0,1	0,08
	центрального цилиндра	12,9	10,8	11,4	13,4
Устьица	смоляных каналов	3,6	3,8	3,8	3,9
	плотность, шт./мм ²	41,1	48,9	42,1	41,1
Толщина клеток, мкм	длина, мкм	50,4	51,9	57,6	53,6
	эпидермы	12,8	14,7	11,3	13,9
	гиподермы	12,1	13,3	12,2	14,3

На северной границе произрастания, где главным фактором, влияющим на ростовые процессы, является температура, хвоя ряда хвойных растений характеризуется достоверно меньшими значениями длины и площади анатомических структур [9]. Высокое значение устьичной плотности хвои северных экотипов характерно для ксероморфных листьев, именно такая структура хвои формируется в условиях избыточного увлажнения [10].

В долготном направлении различия между экотипами были менее выражены (см. табл. 2). Так, западный экотип отличался от местного меньшими размерами площади поперечного среза на 20%, площади мезофилла на 22% и увеличением размеров устьиц на 22%. Хвоя восточного экотипа характеризовалась еще большим снижением площади поперечного среза, площади мезофилла и площади клетки мезофилла. Хвоя привоев западного экотипа имела достоверно меньшую толщину эпидермы и, напротив, больший размер устьиц, чем хвоя привоев восточного экотипа. Это было, вероятно, связано с различным коэффициентом увлажнения места произрастания материнских популяций, который на западе был выше, чем на востоке.

Изменчивость пула фотосинтетических пигментов хвои исследованных экотипов в значительной степени была связана с разными темпами роста и развития хвои у модельных объектов. В конце июля фотосинтетический аппарат у всех экотипов имел оптимальное развитие, тем не менее содержание хлорофиллов и каротиноидов, а также функциональная активность хлоропластов на уровне фотосистемы II были различными (рис. 1). Судя по проведенным исследованиям, северные и восточные экотипы в условиях юга Томской области имели менее развитый ассимиляционный аппарат по срав-

нению с местным вариантом, о чем свидетельствует меньшее накопление зеленых и желтых пигментов, а также скорость реакции Хилла.

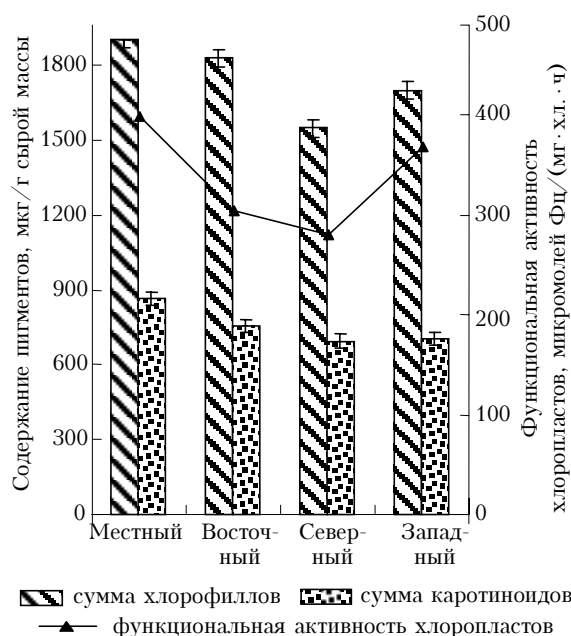


Рис. 1. Содержание фотосинтетических пигментов и функциональная активность изолированных хлоропластов однолетней хвои различных экотипов кедров сибирского (конец июля); Фд – феррицианид; хл. – сумма хлорофиллов «а» + «b»

В ряде работ [11, 12] показано, что на севере хвоя содержит меньше фотосинтетических пигментов, чем в более южных районах. При перемещении в оптимальные условия произрастания способность к формированию пигмент-белково-липидных комплексов остается пониженной. Сформировавшиеся механизмы адаптации у северных растений помогают ему переносить комплекс неблагоприятных факторов. Растения с меньшей продуктивностью обычно характеризуются большей устойчивостью.

Эти же экотипы (северный и восточный) больше всего отличались от местных деревьев по интенсивности темного дыхания (рис. 2).

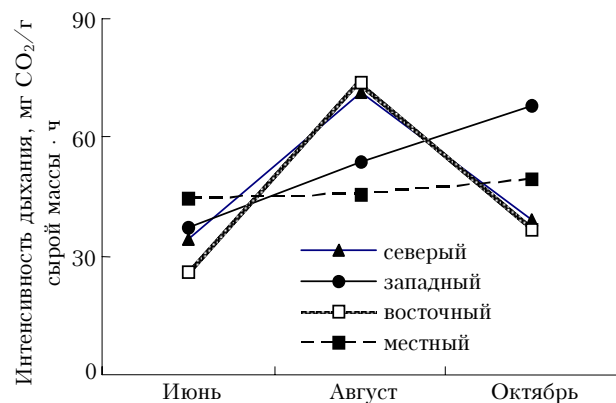


Рис. 2. Интенсивность дыхания однолетней хвои различных экотипов кедров сибирского

В начале вегетационного периода скорость выделения углекислого газа была близкой у всех исследованных вариантов, отличия наблюдались по мере формирования листового аппарата и значительно зависели от температуры окружающей среды. Повышение интенсивности дыхания у северного экотипа, по-видимому, связано с произрастанием материнских популяций. Стрессовые условия, подавляя общую метаболическую активность и рост, могут усиливать дыхание для синтеза специфических метаболитов, выполняющих защитные функции [13].

Заключение

Таким образом, в оценке состояния древесных организмов морфоанатомические признаки, пигментный комплекс, функциональная активность хлоропластов и интенсивность темного дыхания хвои играют определенную диагностическую роль и могут служить индикатором взаимоотношения дерева со средой. Нами установлено, что количественные морфоанатомические показатели и физиологические особенности хвои специфичны для каждого экотипа, и, по-видимому, обусловлены условиями произрастания материнских популяций. Полученные результаты свидетельствуют о том, что северный экотип по сравнению с западным и восточным оказался наиболее консервативным при перемещении в оптимальные условия произрастания и, по-видимому, его адаптация направлена преимущественно на повышение устойчивости, а не продуктивности. Проведенные эксперименты позволяют предположить, что в условиях потепления, сопровождаемого ростом количества осадков, в каждом экотипе структурно-функциональные изменения затрагивают те анатомические, морфологические и физиологические параметры, которые будут способствовать наиболее эффективной адаптации кедров сибирского к новым условиям окружающей среды, и ареал кедров сибирского сможет расширяться дальше на север.

Работа выполнена при поддержке проектов Российского фонда фундаментальных исследований № 04-04-49795 и 06-04-49065а.

1. Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2001. № 4. С. 243–251.
2. Gratani M., Meneghini P., Pesoli P., Crescente M.F. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy // Trees. 2003. № 17. С. 515–521.
3. Mirov N.T. The Genus *Pinus*. New York: The Roland Press Company, 1967. 602 p.
4. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 302 с.
5. Мокронос А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во Уральск. госунта, 1978. С. 5–30.

6. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
7. Зотикова А.П., Ананьев Г.М., Аллахвердиев С.И., Ганаго И.Б., Симонова Е.И. Спектральные и функциональные свойства хлоропластов проростков сосны, выращенных на свету и в темноте // Физиология растений. 1987. Т. 34. Вып. 3. С. 271–277.
8. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высш. шк., 1975. 392 с.
9. Козубов Г.М. Некоторые особенности адаптации хвойных к экстремальным условиям Севера // Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, 1975. С. 85–104.
10. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.
11. Мудрик В.А., Вильчек Г.Е. Экофизиологические реакции подростка *Larix sibirica* L. и *Pinus sibirica* Du Tour на изменения климата // Экология. 2001. № 4. С. 267–273.
12. Новицкая Ю.Е. Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. СПб.: Наука, 1985. 186 с.
13. Головки Т.К. Дыхание растений. Физиологические аспекты. СПб.: Наука, 1999. 204 с.

A.P. Zotikova, O.G. Bender, T.I. Rudnic. Physiologic reactions of Siberian cedar leaves to variations of climate.

Needle structure and physiological features of the Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour.) ecotypes growing in common climatic conditions in the south of Tomsk region were studied. The grafts of mother trees taken from natural northern, western and eastern marginal populations were investigated. It is shown that the north ecotype has a smaller needle length, leaf cross-section area, mesophyll area, conducting bundle area, decreased green and yellow pigment content, as well as decreased functional activity of chloroplasts in comparison with the local variant. Along longitude the difference between the ecotypes are less expressed, however the local ecotype has higher values of investigated parameters.