


Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт экономики, управления и природопользования
Кафедра экологии и природопользования

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

 С.В. Верховец

подпись

« 21 » 06 20 16 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

05.03.06 – Экология и природопользование

05.03.06.01- Экология


Влияние температурного фактора на сезонные изменения состояния
фотосинтетического аппарата хвойных деревьев (на примере заповедника
«Столбы»)

Руководитель


подпись, дата

Н.В. Пахарькова
инициалы, фамилия

Выпускник

 29.06.2016
подпись, дата

Я.П. Михальчук
инициалы, фамилия

Нормоконтролер


подпись, дата

И.Г. Гетте
инициалы, фамилия

Красноярск 2016

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
1. Обзор научной литературы	5
1.1. Видовые особенности представителей семейства Pinaceae: <i>Abies sibirica</i> , <i>Picea obovata</i> , <i>Pinus sibirica</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	5
1.2. Фотосинтез и флуоресценция хлорофилла	10
1.2.1. Замедленная флуоресценция хлорофилла и её использование	13
1.2.2. Основные фотосинтетические пигменты	14
1.3. Влияние температуры и освещенности на фотосинтетический аппарат хвойных	18
1.4. Зимний покой древесных растений	19
1.5. Изменение температуры воздуха на территории Среднесибирского региона	23
1.5.1. Современные изменения климата Среднесибирского региона зимы 2015-2016 гг. и аномалии температур в этот период.....	26
2. Район, объекты и методы исследований.....	30
2.1. Район проведения исследований	30
2.2. Объекты исследований	33
2.3. Методы исследований	34
2.3.1. Метод регистрации параметров флуоресценции хлорофилла	35
2.3.2. Метод регистрации термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции	36
2.3.3. Количественное определение содержания пигментов методом спектрофотометрии.....	37
3. Результаты исследований.....	40
Заключение.....	53
Список использованных источников.....	55
Приложение А-Г	61

ВВЕДЕНИЕ

Вопрос о влиянии изменения климата на древесные растения был поднят давно, и в средних и в высоких широтах это явление становится все более заметным, проявляясь, в том числе в изменении сроков вегетации.

Устойчивый многолетний рост концентрации диоксида углерода в биосфере делает актуальным изучение особенностей его ассимиляции в новых, быстро меняющихся экологических условиях. Это подтверждает принципиальную важность продолжительных мониторинговых наблюдений состава атмосферы и физиологического состояния живых, растительных стабилизаторов её газового состава [14,44].

Быстрые изменения климата могут значительно влиять на метаболизм древесных растений, скорость прохождения фенофаз, сроки роста и размножения. Одним из таких проявлений является уменьшение глубины зимнего покоя растений, что приводит к преждевременному выходу из состояния покоя в зимнее время при кратковременных оттепелях и усыханию, вследствие потерь влаги при транспирации [24, 25, 26, 40].

Целью данной работы было определение вклада температурного фактора в регуляцию сезонных изменений фотосинтетического аппарата хвойных деревьев, произрастающих на территории государственного заповедника «Столбы», для выявления межвидовых различий исследуемых растений и определения их чувствительности к колебаниям температуры.

Для достижения цели, поставлены следующие задачи:

- проследить динамику флуоресцентных параметров (квантового выхода, скорости электронного транспорта др.) однолетней и двулетней хвои побегов хвойных деревьев;
- определить количество фотосинтетических пигментов однолетней и двулетней хвои в течение вегетационного периода;

- определить вклад температурного фактора в регуляцию фотосинтетической активности хвойных деревьев и выявить виды, которые в меньшей степени чувствительны к колебаниям температуры.

Выражаем благодарность сотрудникам государственного природного заповедника «Столбы»: Анастасии Алексеевне Кнорре и Елене Борисовне Андреевой за предоставление метеорологических данных метеостанции заповедника «Столбы» и помощь в организации работы.

1. Обзор научной литературы

1.1. Видовые особенности представителей семейства *Pinaceae*: *Abies sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Pinus sylvestris*

Трудно назвать такое семейство даже среди цветковых растений, которое по освоенной им территории и по накапливаемой биомассе могло бы соперничать с сосновыми. За исключением одного вида все семейство распространено в северном полушарии, в основном, в умеренной и субтропических зонах (в последней преимущественно в горах). Некоторые виды сосны, ели, пихты и лиственницы забираются высоко в горы и заходят за полярный круг.

Это обширное семейство насчитывает 10 или 11 родов и около 250 видов. Выделяют 4 наиболее крупных рода - пихта (*Abies*), лиственница (*Larix*), ель (*Picea*) и сосна (*Pinus*), каждый из которых насчитывает по несколько десятков, а то и сотню (сосна) видов [36].

Представитель рода *Abies* пихта сибирская - вечнозеленое дерево высотой 30-40 метров. Ветви расположены мутовчато и обычно растут горизонтально. Длина хвои до 3,5 см, она темно-зеленая сверху, а снизу имеет две белые полосы. На побегах хвоя держится до 10 лет. Семена созревают в конце августа, а в сентябре шишки рассыпаются, и семена выпадают. Отличается высокой морозостойкостью и теневыносливостью. Для успешного роста требует плодородных почв. Естественный ареал: Сибирь, Европа, Монголия, Казахстан, Северо-Восточный Китай (рисунок 1). Растет в равнинных и горных условиях.

Пихтовые леса занимают 25% лесной площади заповедника и почти целиком сосредоточены в поясе среднегорной тайги. Пихта не только выступает здесь в роли главного лесообразователя, но имеет тенденцию к расширению своего ареала за счет сокращения площади лиственничных и отчасти сосновых лесов. Между светлохвойной под тайгой и чистой пихтовой тайгой она образует хорошо выраженный переходный пояс, где в сосновых и

мелколиственных древостоях заметна примесь пихты. По речным долинам языки пихтарников спускаются в низкогорья значительно ниже сплошных пихтовых массивов. Пихта хорошо возобновляется, преобладая в подросте всех лесов таежного пояса и на смежных с подтайгой участках. Даже в сосняках сиенитового района намечается такая тенденция. Это характеризует пихту в заповеднике как господствующую прогрессирующую породу. Наиболее высоко поднимается в Саянах, где часто образует верхнюю границу леса [12,16, 32, 36].



Рисунок 1 – Ареал распространения в РФ *Abies sibirica* [1]

Ель сибирская - вечнозеленое дерево высотой до 35 м. и до 70 см. в диаметре ствола. Хвоя четырехгранная, колючая, шиловидная, 5-15 мм. длиной, темно-зеленая, на побегах расположена одиночно по спирали на выступах коры. Шишки от 4 до 12 см длиной, яйцевидно-цилиндрические, с широкими, закругленными, цельнокрайными семенными чешуями. Ареал Ели сибирской огромен – от Урала на западе до побережья Японского и Охотского морей на востоке, Монголия, Китай, Япония (рисунок 2). Часто встречается в

пихтово-еловых, кедровых, реже лиственничных лесах по речным поймам. Предпочитает средние по богатству и влажности почвы. Ель среднезасухоустойчивая и теневыносливая порода. Может достигать до 35 метров в высоту и до 70 см. в диаметре ствола.

Ель сибирская обыкновенная обычна во всех районах заповедника «Столбы». Является постоянным спутником пихты, повторяя ее распространение. Как лесообразующая порода играет подчиненную роль (ельники занимают всего 7% лесопокрытой площади), однако в речных долинах ее значение повышается до господствующей породы [12, 16, 32, 36].

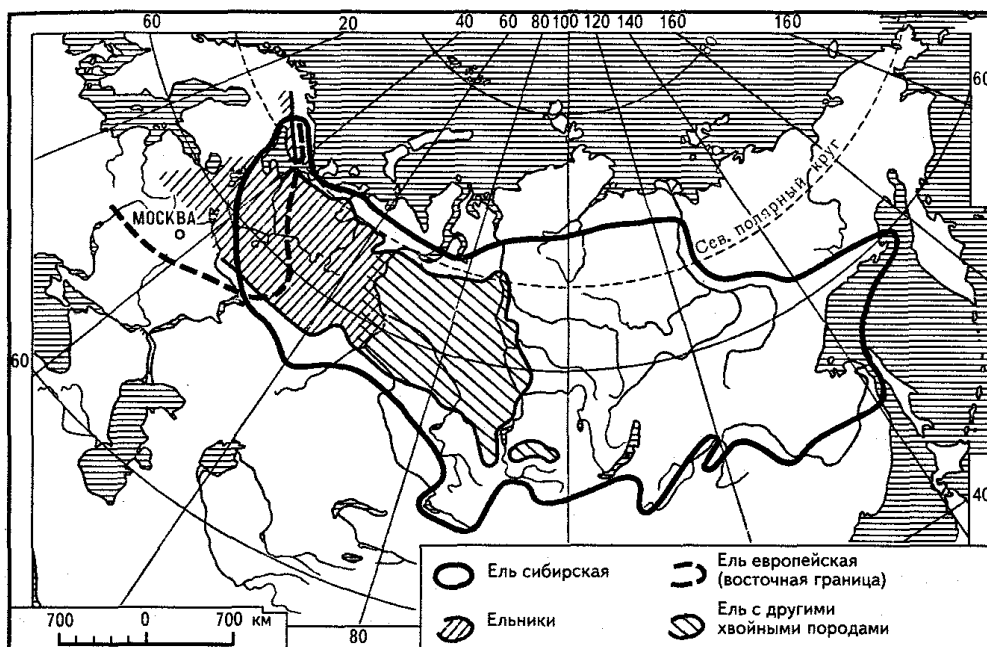


Рисунок 2 – Ареал *Picea obovata* (по А.И. Толмачеву, 1974)

Сосна сибирская (кедровая) в высоту может достигать 40 м. и до 2 м. в диаметре ствола. Крона яйцевидная, густая, кора в молодом возрасте серая, у более старых деревьев трещиноватая. Хвоя собрана в пучки по 5 штук, 6-13 см. в длину, плотная, колючая, темно-зеленая, со светлыми устьичными полосками, сохраняется на дереве в течение 3-5 лет. Кедр обладает огромным ареалом, простирающимся от северных районов Монголии и до полярного круга.

Большей частью ареал сосны обыкновенной охватывает территорию Сибири и лишь незначительно заходит за Уральские горы, в европейскую часть России (рис.3). Растет в горах почти повсеместно, образуя часто верхнюю границу леса (до 2300 метров). На равнинах встречается sporadически.

Кедр сибирский в качестве незначительной, но постоянной примеси участвует в составе всех темнохвойных лесов таежного пояса. Леса с преобладанием кедра встречаются в заповеднике редко (2% лесной площади). Смешанные темнохвойные леса с преобладанием кедра отмечены в верховьях р. Калтат, руч. Намурт, ручьев Б. Индей и Плитняжного, на Кайдынском хребте, на Столбинском нагорье и по хр. Центральный. Предпочитает средние по богатству и влажности почвы, незасухоустойчива, теневынослива [12, 16, 32, 36].



Рисунок 3 – Ареал распространения в РФ *Pinus sibirica* [1]

Сосна обыкновенная - вечнозеленое дерево, достигающее высоты 35 м., с диаметром ствола до 80-100 см. В густых насаждениях дерево имеет прямой, высоко очищенный от веток ствол с компактной кроной в верхней его части.

Кора светлая, красно-бурая, трещиноватая, на молодых частях ствола и ветвях желтоватая. Хвоя собрана в пучки по 2 штуки, 4-7 см. длиной, заостренная, с одной стороны слегка выпуклая, часто имеет сизоватый налет по устьичным бороздкам. Сосна обыкновенная распространена на всей территории Азиатской России южнее 66°с.ш. В Сибири по долине р. Лены доходит до полярного круга, растет в Крыму, на Кавказе, В Северном Казахстане, Западной Европе, Северо-Восточном Китае (рисунок 4).

Сосна обыкновенная наиболее широко распространена в заповеднике (сосняки занимают 41% лесной площади). Отсутствует только в сырых местообитаниях. Сосновые леса представлены во всех его районах, однако роль и значение сосны в них различны. Так, в поясе низкогорной подтайги сосняки занимают две трети площади, их возникновение здесь связано с выпадением лиственницы из древостоя коренных светлохвойных лесов. Поясу среднегорной тайги сосна в основном чужда и лишь в наименее влажных местообитаниях образует древостой с обязательной примесью темнохвойных пород. Возобновление здесь очень слабое – сосновый подрост не выдерживает конкуренции с подростом пихты, ели и кедра. Предпочитает песчаные почвы, однако может расти и на заболоченных участках, торфяниках, а в Саянах и на Алтае поднимается в горы до отметки 1500 м. над уровнем моря. Светолюбива. Несолеустойчива [12, 16, 32, 36].

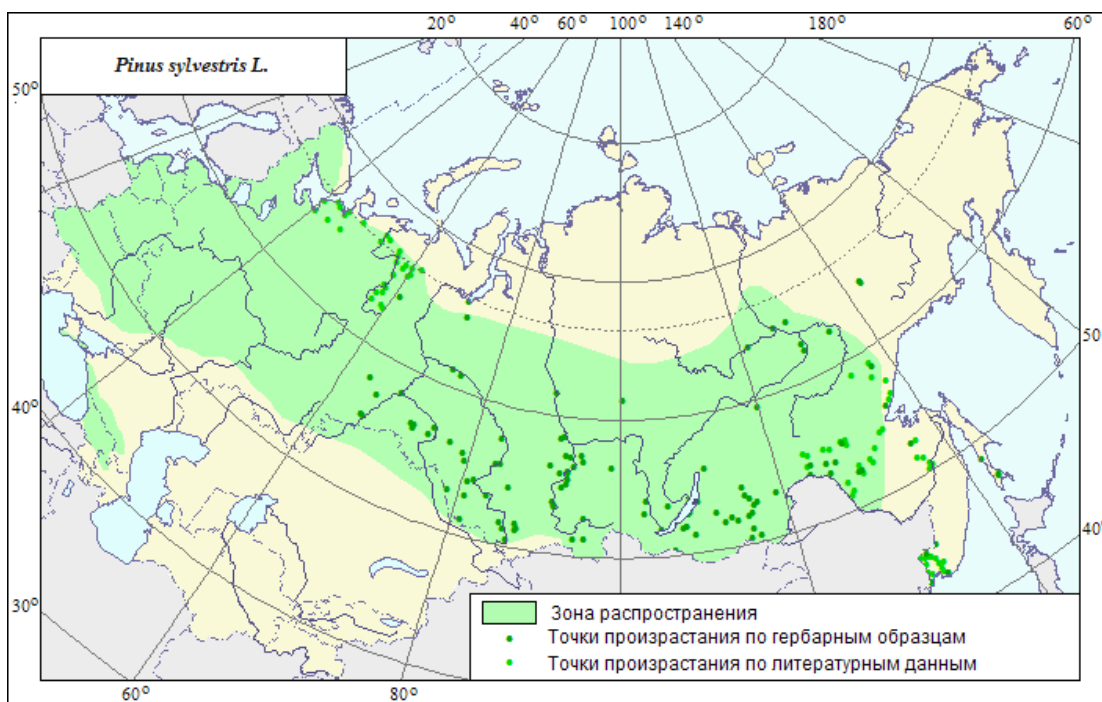


Рисунок 4 – Ареал распространения в РФ *Pinus sylvestris* L [1]

1.2. Фотосинтез и флуоресценция хлорофилла

Фотосинтез зеленых растений находится в прямой зависимости от внешних факторов среды, то есть экология самого фотосинтеза есть следствие взаимодействия фотосинтезирующих растений с конкретными условиями окружающей среды. Сначала прошлого века его все чаще используют с помощью постоянно расширяющегося арсенала методов для определения реакции растений на стрессы, в особенности на загрязнение воздуха [3,28].

Процесс фотосинтеза начинается с первичных фотохимических реакций, которые являются исходным звеном в цепи превращения энергии света. На слабом свету в оптимальных условиях первичные процессы протекают с высокой интенсивностью. Они включают в себя несколько стадий: поглощение энергии света пигментами, миграцию энергии к реакционным центрам фотосистем, разделение зарядов, после чего активизируется процесс переноса электронов по ЭТЦТ. Для эффективного поглощения и миграции энергии света молекулы пигментов собраны в антенны и находятся в виде пигмент-белковых

комплексов. В результате взаимодействия с белками хлорофилл меняет свои оптические свойства, что позволяет получить в составе антенны набор его спектральных форм, спектры поглощения которых перекрывают друг друга. Тем самым обеспечивается эффективная миграция энергии от антенных хлорофиллов к реакционным центрам. Пигменты реакционных центров функционально тесно связаны с акцептором и донором электронов, что обеспечивает непрерывный отток электронов по ЭТЦ и восстановление пигмента реакционного центра. Донором электронов в этом процессе служит вода, окисляемая до O_2 ферментативным комплексом, локализованным в мембране тилакоида сопряженно с ФС II и содержащим четыре атома Mn [27, 42].

Флуоресценция - один из путей трансформации энергии поглощенной хлорофиллом во время облучения. В виде флуоресценции испускается лишь небольшая доля поглощения энергии (3-5 %). Частичная потеря так же происходит в виде тепла. Однако большая часть поглощенной энергии света в листе используется в первичных реакциях фотосинтеза [5].

Соотношение различных путей использования энергии поглощения квантов света может изменяться в зависимости от функциональной активности фотосинтетического аппарата, а также от условий освещения, что находит отражение в интенсивности флуоресценции хлорофилла.

Фоновый уровень флуоресценции (F_0) определяется флуоресценцией хлорофилла в условиях, когда все РЦ находятся в «открытом» рабочем состоянии и способны тушить флуоресценцию антенны, поскольку все молекулы первичного хинонного акцептора Q готовы принять электрон от P680(3). Увеличение уровня F_0 означает увеличение доли хлорофилла, энергия от которого не поступает в РЦ [5].

F_m - максимальный уровень флуоресценции, когда акцептор Q ФС II максимально восстановлен. Это достигается, когда блокирован транспорт электронов на акцепторной стороне ФС II. В этом случае уровень F_m

пропорционален содержанию хлорофилла а объекта. Используют F_m/F_o или $(F_m-F_o)/F_m$ как показатели фотохимической активности ФС II. Снижение F_m/F_o при $F_o=\text{const}$ – показатель уменьшения активности донорной стороны ФС II [5].

Отношение $(F_m-F_o)/F_m$ характеризует квантовый выход разделения зарядов в ФС II.

К величине, равной разнице между общей максимальной флуоресценцией и ее фоновым уровнем ($F_v = F_m - F_o$), применяют термин «вариабельная флуоресценция». Чувствительность F_v/F_m к ингибированию световой фазы фотосинтеза делает этот показатель эффективным средством мониторинга стрессорных воздействий окружающей среды на растение. Величина F_v/F_m может быть легко измерена. Благодаря высокой чувствительности, скорости реакции и неинвазивности, определению параметра F_v/F_m часто отдается предпочтение при исследованиях самых разнообразных световых реакций фотосинтеза.

Согласно современной точке зрения все процессы трансформации световой энергии, в том числе и флуоресценция, связаны с мембранами тилакоидов хлоропластов, представляющих собой жидкие кристаллы с «айсбергами» белковых комплексов. При помощи электрофореза фрагментов тилакоидов удается выделить хлорофилл-белковые комплексы (ХБК) фотосистемы 1 (ХБК-1), фотосистемы 2 (ХБК-2) и светособирающий хлорофилл а/в белковый комплекс (СХБК) [5, 9].

Реакционным центром фотосистемы 1 (ФС-1) является особая форма хлорофилла а с максимумом поглощения 700 нм. Хлорофилл а реакционного центра фотосистемы 2 (ФС-2) поглощает в максимуме 680 нм. В систему поглощения и концентрации световой энергии включаются СХБК и пигменты антенны фотосистем 1 и 2, основная функция которых заключается в поглощении световой энергии и передаче ее в реакционный центр. Светособирающий комплекс, включающий 50-70% всего количества

хлорофилла фотосинтезирующей мембраны и около 30% общего белка, функционально тесно связан с ХБК-2 и не обладает собственной фотохимической активностью. При комнатной температуре ФС-1 не флуоресцирует. ФС-2 и светособирающий комплекс являются основными флуоресцирующими единицами в этих условиях [5, 21, 33].

При нагревании от 25 до 85-90°C интенсивность флуоресценции изменяется, поскольку повреждающее действие высоких температур проявляется в нарушении структуры и функций хлорофилл-белковых комплексов и изменении эффективности межкомплексной передачи энергии возбуждения. Нулевой уровень флуоресценции регистрируется в положении, когда все реакционные центры ФС-2 находятся в окисленном состоянии [10].

1.2.1. Замедленная флуоресценция хлорофилла и её использование

Изменения параметров замедленной флуоресценции при действии факторов внешней среды можно использовать для определения устойчивости растений. Максимальная амплитуда неблагоприятного фактора, при которой еще нет существенных изменений параметров замедленной флуоресценции, будет характеризовать устойчивость фотосинтетического аппарата растений к этому фактору. Во многих случаях устойчивость фотосинтетического аппарата, регистрируемая методом замедленной флуоресценции, коррелирует с общей устойчивостью растительного организма к тому или иному фактору [19].

Явление замедленной флуоресценции наблюдается у всех видов растений. Замедленная флуоресценция возникает при излучательной дезактивации первого синглетного возбужденного состояния хлорофилла и обусловлена вторичным возбуждением хлорофилла, а при обратных реакциях образования на свету фотопродуктов, в результате рекомбинации зарядов первичного акцептора электронов и хлорофилла реакционного центра фотосистемы 2.

Замедленная флуоресценция зеленых растений возникает в основном в реакционном центре ФС-2, однако, чрезвычайно слабая замедленная флуоресценция может наблюдаться в ФС-1.

Интенсивность замедленной флуоресценции пропорциональна скорости реакции зарядов в реакционном центре ФС-2, пропорционально концентрации центров с разделенными зарядами [9].

Концентрация последних зависит от скорости последующих стадий переносов электронов. Именно этим объясняется зависимость интенсивности и других параметров замедленной флуоресценции от изменения скорости электронного транспорта в хлоропластах при изменении внешних условий.

Методы регистрации замедленной флуоресценции получили широкое применение, как критерии физиологического состояния растения при различном температурном, световом и водном режимах [4, 9].

1.2.2. Основные фотосинтетические пигменты

Все фотосинтезирующие организмы содержат пигменты, способные поглощать видимый свет, запуская тем самым химические реакции фотосинтеза.

Растительные организмы содержат несколько видов пигментов, каждый из которых выполняет свои функции. Обычно в пластидах высших растений и водорослей встречаются пигменты трех основных классов - хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины. Хлорофиллы и каротиноиды нерастворимы в воде, а фикобилины растворимы. Пигменты пластид связаны с белками. Фикобилины связаны с белками ковалентно и образуют фикобилипротеиды. Хлорофиллы и каротиноиды ассоциированы с соответствующими белками с помощью ионных, гидрофобных и координационных связей. Пигмент-белковые комплексы обеспечивают упорядоченную организацию хромфорных групп и повышают эффективность их функционирования [20, 29].

Для высших растений основными фотосинтетическими пигментами являются *хлорофилл а* и *хлорофилл b*. В основе строения хлорофиллов лежит Mg – порфириновый скелет. Центральный атом магния определяет уникальные функции молекулы хлорофилла в фотосинтезе, связанные с поглощением, запасанием и преобразованием энергии.

Хлорофиллы поглощают в основном красный и сине-фиолетовый свет, зелёный свет ими отражается, что и придаёт растениям специфическую зелёную окраску, если она не маскируется другими пигментами [20].

В состав молекулы хлорофилла (рисунок 5) входит плоская голова, поглощающая свет, в центре которой расположен атом магния. Этим можно объяснить, почему дефицит магния приводит к уменьшению образования хлорофилла и пожелтению листьев растения. Молекула хлорофилла включает в себя ещё и длинный гидрофобный углеводородный хвост. Внутренние мембраны также гидрофобны, поэтому хвосты «забрасываются» внутрь тилакоидных мембран и служат своеобразным якорем. Гидрофильные головы располагаются в плоскости мембранных поверхностей подобно солнечным батареям. У различных хлорофиллов к головам прикреплены различные боковые цепи, что приводит к изменению их спектров поглощения, увеличивая диапазон длин волн поглощаемого света [19].

Хлорофиллы а – универсальный пигмент высших растений и водорослей, впервые появляется у эвгленовых водорослей. У некоторых водорослей он представляет единственную форму хлорофилла. Максимум поглощения в органических растворителях в красной области спектра находится при длинах волн 660-664 нм [5].

Хлорофилл b – дополнительный пигмент высших растений и водорослей, впервые появляется у эвгленовых водорослей, заменяя фикобилины. Отличается от хлорофилла а наличием альдегидной группы вместо метильной во втором пиррольном кольце. Красный максимум поглощения в ацетоне 645 нм [5].

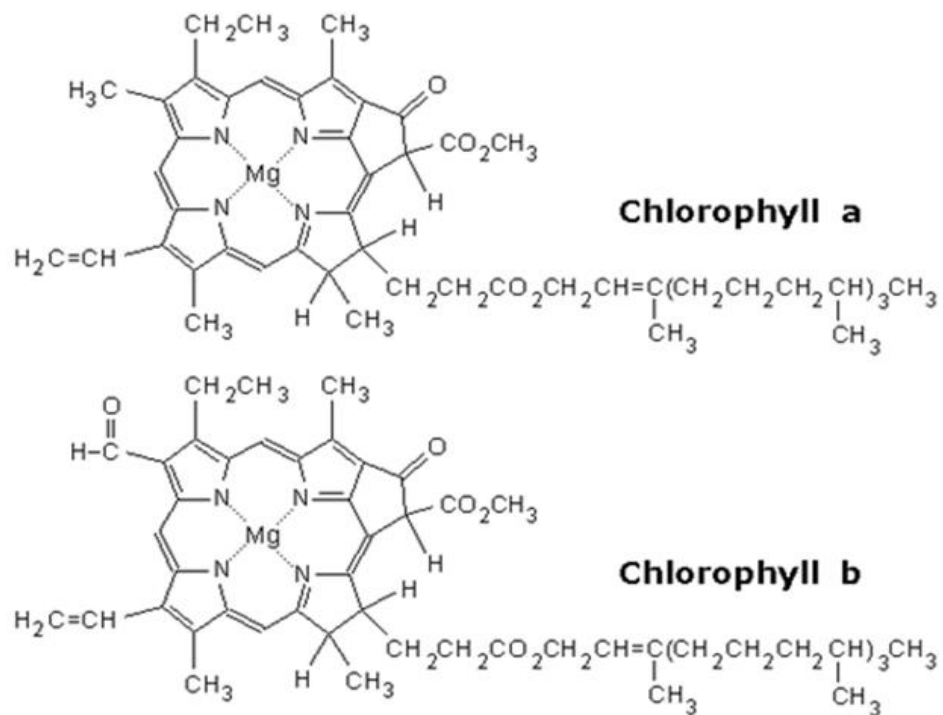


Рисунок 5 – Хлорофиллы *a* и *b*

Поглощение энергии света молекулой пигмента сопровождается изменением ее энергетического состояния (рисунок 6). При поглощении кванта света молекула переходит из основного состояния в одно из возбужденных, что обусловлено переходом электрона на более высокий энергетический уровень. Электронно-колебательные переходы при поглощении квантов сопровождаются увеличением энергии системы. Такие переходы берут начало на самых нижних колебательных уровнях основного невозбужденного состояния и завершаются на одном из колебательных подуровней возбужденных электронных уровней. При этом возникают одна или несколько довольно широких полос поглощения, характерных для молекулярных спектров [5].



Рисунок 6 – Энергетическое состояние молекулы хлорофилла

Каротиноиды - большая и разнообразная группа желтых, оранжевых, красных пигментов, поглощающих коротковолновую часть видимой области спектра(400-500 нм) и выполняющих ряд очень важных функций в фотосинтезе [5].

По химической природе каротиноиды представляют собой полиизопреноидную цепь, состоящую из 40 атомов углерода, которая у большинства каротиноидов замыкается по концам в два иононовых кольца. Центральная часть молекулы, состоящая из 18 атомов углерода, представляет собой систему сопряженных связей, образуя основную хромофорную группу молекулы пигмента [5].

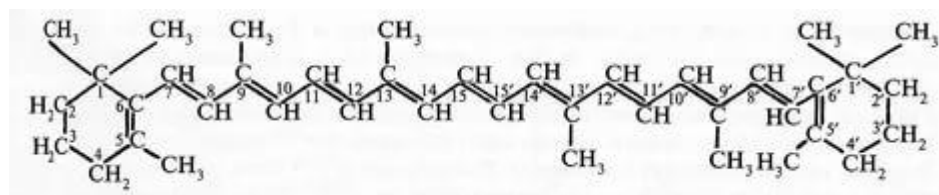


Рисунок 7– Бета-каротин

В зависимости от содержания кислорода в молекуле каротиноида различают каротины, не содержащие кислорода и ксантофиллы - содержащие кислород в форме гидроксигруппы или эпокси-группы.

Каротиноиды присутствуют в мембранах у всех фотосинтезирующих организмов, где они выполняют ряд важнейших функций в процессе фотосинтеза: антенную (дополнительные пигменты в процессе поглощения солнечной энергии), защитную (тушители триплетного хлорофилла и синглетного кислорода) и фотопротектерную (предохраняют реакционный центр от мощных потоков энергии при высоких интенсивностях света и стабилизируют липидную фазу тилакоидных мембран, защищая ее от переоксисления) [5].

1.3. Влияние температуры и освещенности на фотосинтетический аппарат хвойных

Любой организм, в том числе и фотосинтезирующий растительный организм, находится в среде, которая является комплексом окружающих условий, влияющих на жизнедеятельность. Комплекс условий складывается из элементов факторов среды.

Свет – основной фактор, определяющий жизнедеятельность растений. Уровнем освещенности определяется не только скорость поглощения CO_2 при фотосинтезе, но и особенности формирования кроны и растительного полога.

Свет формативно влияет на структуру ФА и тем самым приводит растение к адаптации к свету, изменяя морфологию и анатомию листа, состав и содержания желтых и зеленых пигментов. Так у темнохвойных крупные хлоропласты с повышенным содержанием хлорофилла и большим содержанием вспомогательных пигментов хлорофилла b и каротинов. Светлохвойные, напротив, имеют много мелких хлоропластов с повышенным содержанием хлорофилла a и меньше хлорофилла b [30, 31, 34].

На обширных территориях Средней Сибири освещенность в течение вегетации не является для хвойных лимитирующим фактором. Количество солнечных часов и уровень солнечной активности здесь аналогичны осве-

ценности центральных областей России. Но в весенний и осенний периоды фотосинтетическое поглощение солнечной радиации и CO_2 ограничивается влиянием низкой температуры воздуха и почвы. В суровых зимних условиях целостность фотосинтетического аппарата сохраняется благодаря глубоким адаптивным перестройкам [37].

Растения - пойкилотермные организмы, то есть температура их тел определяется температурой среды. Но днем их органы часто нагреваются выше температуры воздуха, а когда физиологические процессы идут с большей интенсивностью, температура их может существенно превысить окружающую [2].

Процесс фотосинтеза весьма чувствителен к температурному режиму, так как температура способствует протеканию процесса фотофосфорилирования в световой фазе и биохимических реакций темновой фазы метаболического преобразования CO_2 [30].

1.4. Зимний покой древесных растений

В суровых климатических условиях Средней Сибири хвойные деревья приспособляются к переживанию неблагоприятных условий зимнего периода, достигая глубокого зимнего покоя.

Под зимним покоем понимается определенное физиологическое состояния древесных и кустарниковых растений, при котором растение способно противостоять низким отрицательным температурам воздуха и почвы. Переход в это состояние происходит осенью при наступлении холодов на фоне гормональных и функциональных изменений в организме растений, связанных с наступлением глубокого органического покоя, затем состояние глубокого органического покоя сменяется вынужденным зимним покоем [3, 5, 41, 42].

В период зимнего покоя накопленное органическое вещество почти не расходуется, поэтому, например, долгую полярную ночь северные растения

переносят без ущерба. В целом у зимующих растений существенно снижен обмен веществ и ограничено взаимодействие со средой, что делает их менее чувствительными к повреждающим воздействиям. Поэтому в покое растения обладают повышенной устойчивостью к действию разных экстремальных факторов [2].

Переход в состояние покоя (первый этап) происходит с изменениями параметров факторов окружающей среды: уменьшением длины светового дня, изменением спектрального состава света, понижением температуры, увеличением перепада температур в дневные и ночные часы. В рецепции изменений освещенности основную роль играет фитохром. Он участвует в активации генов, которые кодируют белки, связанные с переходом в состояние покоя. При этом ослабляются ростовые процессы, но фотосинтез осуществляется. Чтобы избежать его торможения, активируется накопление запасных веществ в паренхиме ствола и корней. В конце вегетативного периода все почки переходят в состояние покоя [27].

Уменьшение длины дня способствует ослаблению синтеза фитогормонов – стимуляторов роста: ауксинов и гибберелинов, тогда как синтез АБК и этилена усиливается. Они вызывают еще большее торможение роста и его полную остановку [27].

У древесных растений покой наступает в начале осени и в первую фазу закаливания лишь усугубляется. При действии низкой температуры у древесных формируются почки возобновления. Почечные чешуи, молодые листья и осевые части внутри почек накапливают АБК и фенольные ингибиторы роста. Прекращается деятельность камбия и феллогена. Клетки ксилемной паренхимы, располагающиеся вблизи сосудов, врастают в них через поры и образуют тиллы, закупоривающие сосуд. В тиллах происходит отложение крахмала, солей кальция и смолистых веществ. Желтеют и опадают старые листья, причем увеличение уровня АБК и этилена активируют этот процесс. Снижается интенсивность дыхания, происходят его метаболические

перестройки. В период покоя дыхательная способность убывает, возрастает удельный вес анаэробного дыхания, которое наиболее четко выражено у зимостойких пород, в частности у хвойных. Именно у них повышается содержание этанола, восстановительная способность ферментных систем клетки, синтез восстановленных соединений эфирных масел, смол, липидов [27].

Таким образом, с одной стороны, происходит торможение обменных процессов, как приспособление к выживанию в условиях низкотемпературного стресса, а с другой – идет такая перестройка дыхательного обмена, которая способствует накоплению метаболитов, участвующих в повышении зимостойкости. Переход на анаэробный тип дыхания наблюдается не только при низкой температуре, но и при кислородной недостаточности, засухе [27].

Естественное закаливание (второй этап) – возникновение физиологических и биохимических приспособлений в ходе естественного закаливания в осенний период. По теории Туманова закаливание происходит на свету в 2 фазы: при низких положительных температурах, а затем медленное охлаждение в условиях отрицательных температур. Закаливание направлено на предотвращение образования льда внутри клетки и повышение устойчивости к внутриклеточному льду (если он все-таки образовался) для уменьшения обезвоживания и механической деформации протопласта. Каждый этап включения механизма устойчивости осуществляется многими физиолого-биохимическими процессами, охватывающими все уровни организации растений – от молекулярного до организменного [27].

Таким образом, второй этап подготовки к зиме – это первая фаза периода закаливания. Она начинается при температурах $+5-0^{\circ}\text{C}$. Озимые злаки проходят ее за 6-20 дней, древесные – за 30 дней. Подготовительные процессы закаливания не должны осуществляться быстро. Необходимо длительное, постепенное охлаждение, поскольку растение лучше успевает приспособиться к изменению температурного режима [27].

Что происходит в первую фазу закаливания при понижении температуры до 0°C? Необходимо, чтобы свободная вода из клетки быстро транспортировалась в межклетники. Это обеспечивается поддержанием высокой проницаемости мембран. Увеличению проницаемости, потере воды способствует трансформация белков и мембранных белков-ферментов. Однако определяющими становятся особенности липидного состава мембран растений. Изменяются физические и химические свойства мембран в направлении возрастания содержания ненасыщенных жирных кислот. Чем устойчивее растение, тем выше индекс ненасыщенности двойных связей жирных кислот липидов. При закаливании повышается содержание липидов, мембранных фосфолипидов и увеличивается их ненасыщенность. Накапливаются криопротекторы. Снижается точка замерзания цитоплазмы [27].

Увеличение содержания ненасыщенных жирных кислот обуславливает снижение температурного фазового перехода липидов из жидкостно-кристаллического состояния в гель. У морозостойких растений она лежит ниже точки замерзания, а у неустойчивых она выше 0°C. Благодаря фазовым переходам мембран из жидкостно-кристаллического в твердое состояние снижается проницаемость мембран. Поэтому понижение температуры фазового перехода липидов у морозоустойчивых растений способствует сохранению высокой проницаемости мембран при замораживании [27].

В ходе закаливания происходит более масштабная перестройка дыхания: снижаются интенсивность поглощения кислорода и дыхательный коэффициент, увеличивается активность дегидрогеназ, что сопровождается появлением новых изоферментов (пероксидаз, каталаз, полифенолоксидаз, цитохромоксидаз). Понижение интенсивности дыхания происходит в меньшей степени у морозоустойчивых сортов. Повышение активности дегидрогеназ связано с усилением их роли в поставке НАДН, необходимых для усиливающихся в это время синтетических процессов, обмена и накопления защитных веществ (сахаров, аминокислот, белков) [27].

В состоянии вынужденного покоя растения находятся в конце зимы. Октябрь-ноябрь - глубокий покой, который не могут нарушить самые благоприятные для роста условия. Глубокий покой - необходимая фаза развития растений, сменяющая период вегетации.

Физиологическое значение покоя заключается в приспособлении к неблагоприятным условиям, защите от обезвоживания (апексы побегов прекращают активный рост, покрываются чешуями, образуя зимние покоящиеся почки) [28,38].

Продолжительность периода покоя у разных деревьев и кустарников различна. Самый длительный покой у ели сибирской, сосны обыкновенной. В зимний период происходит ряд изменений в организации и функционировании фотосинтетического аппарата хвои. Наблюдается пожелтение хвои, обусловленное фотоокисление хлорофилла, при этом сначала происходит деградация фонда пигментов ССК, за счет более высокомолекулярных олигомеров соответствующих ХБК. У пожелтевшей хвои изменяется структура хлоропластов, снижается активность фотосинтетического аппарата, что проявляется в снижении активности ФС1 и ФС2, в замедлении переноса электронов на уровне пластохинона. Изменение активности фотосинтетического аппарата в зимний период обратимы, т.к. деревья хвойных пород приспособлены к переживанию морозов и сохраняют иглы в течение нескольких лет [17].

1.5. Изменение температуры воздуха на территории Среднесибирского региона

Анализ многолетних данных на территории Среднесибирского региона, несмотря на существенные флуктуации годовых температур воздуха, подтверждает тенденцию к её повышению в среднем на 0,16 °С/10 лет. При

этом повышение температуры воздуха в последнее тридцатилетие происходит, значительно интенсивнее и составляет $0,15\text{ }^{\circ}\text{C}/10$ лет [35].

График годового хода за 80 лет отчетливо указывает на периоды потеплений (1937-1949 гг. и 1978 -2015 гг.) и, расположившийся между ними, период похолодания (1950-1977 гг.) [35].

Большая протяженность с севера на юг и сложная орография вносят свои коррективы в атмосферные процессы, и как следствие, различия в многолетнем температурном режиме [35].

Интересно заметить, что длительный период (1989-2009 гг.), отклонения осреднённой по территории годовой температуры воздуха носили преимущественно положительный знак. Не менее важен и тот факт, что в этот наиболее теплый отрезок времени попали самые теплые годы – это 2007 г., 2002 г., 1997 г., средняя годовая температура которых составила соответственно: $-0,8\text{ }^{\circ}\text{C}$, $-1,0\text{ }^{\circ}\text{C}$, $-1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Напротив, наиболее холодными были 1969 г., 1966 г., 1960 г., годовая температура которых соответственно составила $-7,1\text{ }^{\circ}\text{C}$, $-5,6\text{ }^{\circ}\text{C}$, $-5,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ [35].

1.5.1. Современные изменения климата Среднесибирского региона зимы 2015-2016 гг. и аномалии температур в этот период

Анализ многолетнего хода кривой 11-летнего скользящего осреднения (рис.10), позволяет утверждать, что на территории Средней Сибири в целом наблюдается тенденция к потеплению. Линейный тренд, оцененный за период 1936-2016 гг., равен $0,32\text{ }^{\circ}\text{C}/10$ лет. В последнее тридцатилетие на общем фоне положительных аномалий сезонной температуры воздуха прослеживается спад температуры. Коэффициент линейного тренда составил $-0,23\text{ }^{\circ}\text{C}/10$ лет [35].

Обозначенная выше картина сложилась из существенно отличающихся друг от друга режимов зимней температуры территорий, составляющих Среднесибирский регион. Более подробный анализ приводит к выводу, что в

ограниченный тридцатилетним периодом продолжает расти температура только на Таймырском полуострове ($0,51^{\circ}\text{C}/10$ лет). В остальных зонах региона прослеживается понижение сезонной температуры. Интенсивнее всего это происходит в Эвенкии, центральных и северных районах Красноярского края. Значения коэффициента линейного тренда в период 1987-2016 гг. на этих территориях варьируется от $-0,38$ до $-0,44^{\circ}\text{C}/10$ лет (табл. 2 и рис. 11). Примечательно, что режим температуры в зимний период на выше обозначенном пространстве идентичен – это и период теплых зим в 1991-1996 гг., и особенно холодные в 2001 и 2010 годах. В южных районах края, Хакасии и Тыве в большинстве случаев зимы стояли «мягкими» [35].

Зима 2015-2016 стояла необычно тёплой. Осреднённая по территории Среднесибирского региона средняя сезонная температура составила $-15,0^{\circ}\text{C}$, что на $3,7^{\circ}\text{C}$ выше нормы. В ранжированном ряду среди тёплых зим она заняла 9 место [35].

Лидирующие позиции занял Таймыр и Эвенкия. Аномалии средней сезонной температуры по территории муниципальных районов отмечались в пределах $5,3\dots 7,2^{\circ}\text{C}$. Меньше всего тепла досталось Южным районам края и Хакасии. Отклонения от нормы сезонной температуры преимущественно были положительными и изменялись в пределах $-0,2\dots +1,6^{\circ}\text{C}$ [35].

2. Район, объекты и методы исследований

2.1. Район исследований

Район проведения исследований расположен на северо-западных отрогах Восточных Саян, граничащих со Среднесибирским плоскогорьем на территории заповедника «Столбы». Высота над уровнем моря колеблется от 200 до 800 метров [12].

Средняя годовая температура в горной тайге заповедника минус 1,2°. Наиболее холодный месяц в году – январь, среднемесячная температура – 17,6°. Самый жаркий – июль, средняя температура +16,2°.

Природные условия заповедника определяются его положением на окраине обширной Алтае-Саянской горной области в зоне контакта Западно-Сибирской низменности и Среднесибирского плоскогорья. Согласно лесорастительному районированию Красноярского края, территория Столбов относится к Манско-Канскому округу горно-таежных и подгольцово-таежных кедровых лесов [12].

Из-за непосредственной близости Красноярской котловины в сочетании с горным рельефом здесь выражена переходная полоса между лесостепью и горной тайгой. Верхний пояс (80% от общей площади заповедника) представлен среднегорной темнохвойной тайгой (пихта, ель, кедр), а нижний – лиственно-светлохвойными лесами низкогорий (сосна, лиственница, береза, осина) [12].

Территория заповедника несет хорошо развитую гидрографическую сеть (0,63 км/км²), общей протяженностью более 300 км. Она группируется в четыре различных по площади водосборных бассейна: Маны, Базаихи, Большой Слизневой и собственно Енисея [12].

Густая гидрографическая сеть в сочетании с горным рельефом обеспечивают хороший дренаж территории заповедника, поэтому грунтовое заболачивание развито очень слабо, что способствует повышению плодородия почвы. Создаются благоприятные условия для развития растительности.

Основу почвенного покрова заповедника составляют два типа почв. Горно-подзолистые почвы покрывают 86% от площади заповедника и приурочены к поясу горной темнохвойной тайги (500–800 м н.у.м.), а горные серые почвы развиты под лиственно-светлохвойными породами (200–500 м), на 8% площади заповедника. Еще 8 типов почв встречаются отдельными фрагментами в обоих поясах [12].

Заповедник «Столбы» является уникальным исключением из общего правила. Из-за исторически сложившейся традиции посещения скального района заповедника, была создана наиболее оптимальная схема зонирования всей его территории [12].

Вся территория заповедника разделена на 3 части с разным режимом охраны. Наиболее посещаемая и знакомая для туристов зона – это туристско-экскурсионный район, занимающий не более 3% всего заповедника. Он открыт для свободного посещения с условием соблюдения Правил, регулирующих нормы поведения и отношения туристов на особо охраняемой природной территории. Основная рекреационная нагрузка выражена в массовом посещении Центральных Столбов (около 200 тыс. туристов в год) [12].

Большая часть заповедника (90% площади) – закрытая для посещения зона полной заповедности. Доступ в неё разрешен только сотрудникам заповедника, для выполнения природоохранных и научно-исследовательских работ.

Между двумя этими зонами выделена третья – буферная зона (около 7%) с ограниченным доступом, регулирующимся специальным разрешением администрации заповедника. В остальном режим буферной зоны соответствует режиму строгой заповедности [12].

Исследования проводились в туристско-экскурсионном районе (ТЭР) заповедника «Столбы», вблизи кордона «Нарым», координаты пробной площади: 55°55'12" N, 92°43'45" E.

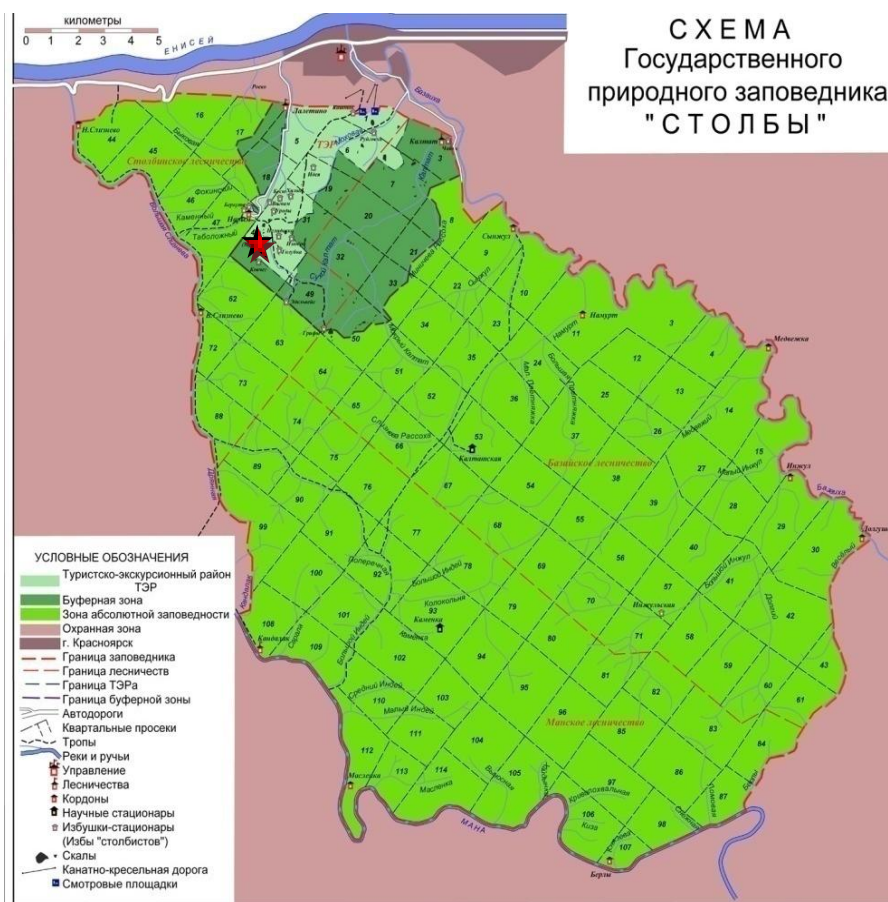


Рисунок 12 – Схема Государственного природного заповедника «Столбы»

Ассимиляционный аппарат дерева, особенно хвойного, является индикатором, чутко реагирующим на загрязнение среды обитания. Установленные наблюдениями сравнительно ровный уровень концентрации макроэлементов в хвое, в том числе и взятой в загрязненной зоне, свидетельствует о том, что деградации растительности пока нет. Такой же вывод следует и из определения показателей содержания эфирного масла хвои и его компонентного состава. Лишь использование лишайников (*Usnea longissima*, *Hypogimnia physodes*, *Parmelia stenophylla*), более чувствительных к загрязнению среды биоиндикаторов, выявило начальные стадии токсического воздействия поллютантов в районах с повышенной их концентрацией, приходящихся в основном на пригородную зону и вершины гор. На большей же части территории лишайники вполне жизнеспособны. Таким образом,

заповедник играет большую положительную роль в сохранении природы этого уголка Восточного Саяна [12].

Среднемесячные температуры зимы 2014-2015 год значительно превышают средние многолетние показатели, для декабря, января и февраля эта разница составила около 6°C. Температурные данные были предоставлены метеостанцией заповедника «Столбы», и некоторые данные взяты с архива сайта rp5.ru [45].

2.2. Объекты исследования

Объектами исследования являются деревья пихты сибирской – *Abies sibirica* Ledeb., ели сибирской (обыкновенной) – *Picea obovata* Ledeb., сосны обыкновенной – *Pinus sylvestris* L., сосны сибирской кедровой – *Pinus sibirica* Du Tour. Возраст деревьев составлял 30-50 лет.



Рисунок 13 – Сосна сибирская



Рисунок 14 – Ель обыкновенная



Рисунок 15 – Сосна обыкновенная



Рисунок 16 – Пихта сибирская

Исследование ФА проводились с октября 2014 по май 2016 года.

2.3. Методы исследований

Фотосинтетический аппарат, имеющий огромную поверхность контакта со средой, в первую очередь и в наибольшей степени подвергается неблагоприятным воздействиям загрязнения среды. К числу методов, способных давать оперативную информацию о физиологическом состоянии фотосинтетического аппарата, относится регистрация различных параметров флуоресценции хлорофилл содержащих растений. Преимущество флуоресцентных методов заключается в том, что информацию о содержании хлорофилла, организации фотосинтетического аппарата и его активности, можно получить за очень короткий отрезок времени, как при контактном, так и бесконтактном способах измерения, что очень важно для решения экологических проблем [6, 7, 22, 25, 33].

Традиционно фенофазы древесных растений определяли с помощью распускания почек и листопада, однако этот метод хорошо применим лишь к лиственным растениям. Фотосинтез у хвойных начинается за долго до появления новой хвои на побегах текущего года, а осенью невозможно определить переход в состояние покоя по каким-либо морфологическим

изменениям. Используемые нами флуоресцентные параметры адекватно отражают структурные перестройки ФА и изменение фотосинтетической активности хвои в любой момент времени.

2.3.1. Метод регистрации параметров флуоресценции хлорофилла

Анализ параметров флуоресценции хлорофилла представляет мощный инструмент изучения воздействия самых разнообразных экологических факторов на растительные организмы. Химические факторы и климатические условия, часто являясь ингибиторами и активаторами биоэнергетических процессов, протекающих в тилакоидах растительных клеток, способны оказывать выраженное влияние на параметры кинетики и спектральные особенности флуоресценции. Исследование кинетики флуоресценции могут дать важную информацию, касающуюся характера активности фактора внешней среды на параметры фотосинтеза - применимую в целях экологического мониторинга, а также в целях оценки устойчивости растений [11, 18].

Флуориметр JUNIOR-PAM является прибором начального уровня, который позволяет осуществлять широкий спектр экспериментальных исследований. Его основными особенностями являются простота использования. Обработка результатов флуориметра осуществляется на компьютере с помощью полнофункционального программного обеспечения WinControl. Прибор регистрирует такие параметры флуоресценции как F' , F_t , F_m , F_o , $Y(II)$, ETR, а также FAR и температур [15, 39].

В качестве основных параметров выбраны: $Y(II)$ -квантовый выход, как отношение F' к F_m ; ETR-транспорт электронов, как отношение $Y(II)$ к FAR. Расчет величин проводили по световой кривой.

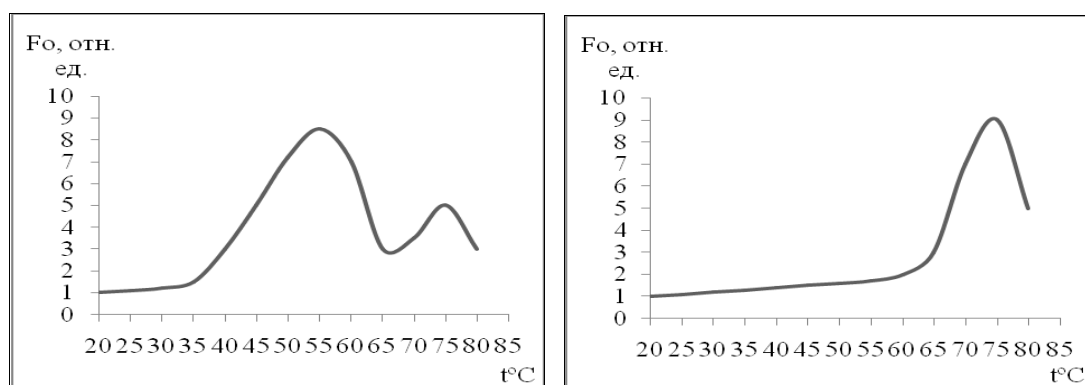
2.3.2. Метод регистрации термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции

Теоретической основой метода, реализуемого при изменениях на флуориметре Фотон-11, является изменение агрегированности составляющих фотосинтетического аппарата, что проявляется в качественном изменении кривых. В период активного метаболизма на графике регистрируется два пика – низкотемпературный, связанный с активностью хлорофилл-белкового комплекса Фотосистемы II и высокотемпературный, обусловленный «разгоранием» хлорофилл-белкового комплекса Фотосистемы I при инактивации её реакционных центров. При переходе в состояние зимнего покоя наблюдается качественное изменение формы кривой, проявляющееся в отсутствии низкотемпературного максимума, что приводит к снижению отношения низко- и высокотемпературного максимумов (R2) флуоресценции [8, 9]. В качестве показателя состояния растений и глубины покоя использовали отношение интенсивностей флуоресценции, соответствующих низкотемпературному и высокотемпературному максимумам кривой ТИНУФ (R2):

$$R2 = \Phi_{лнт} / \Phi_{лвт}, \quad (6)$$

где $\Phi_{лвт}$ – интенсивность флуоресценции при высокотемпературном максимуме,

$\Phi_{лнт}$ – интенсивность флуоресценции при низкотемпературном максимуме.



А

Б

Рисунок 17 – Кривые термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции (А – в период активной вегетации, Б – в состоянии зимнего покоя)

На рисунке 5А изображена кривая соответствующая состоянию активной вегетации, на рисунке 5Б кривая соответствующая состоянию зимнего покоя [13].

2.3.3. Количественное определение содержания пигментов методом спектрофотометрии

Спектрографический анализ ацетоновой вытяжки пигментов - это наиболее распространенный метод определения их содержания в листе. Экстракцию пигментов из листьев производят 100%-м или 80%-ом ацетоном. Экстракты содержат всю сумму пигментов листа (хлорофиллы а и в, каротиноиды) и могут быть использованы для количественной оценки содержания пигментов в листе [5].

В ходе работы навеску свежего растительного материала (0,2-0,3 г) тщательно растирают в фарфоровой ступке с небольшим количеством ацетона(2-3 мл), чистого кварцевого песка и мела. После настаивания 2-3 мин экстракт переносят на стеклянный фильтр и фильтруют в стеклянную пробирку, вставленную в колбу Бунзена, соединенную с водоструйным

насосом. Экстракцию пигментов небольшими порциями чистого растворителя повторяют на фильтре 3-4 раза до полного извлечения пигментов. Последние порции фильтрата, собранные в пробирку, должны быть бесцветными [5].

Экстракты количественно переносят в мерную колбу на 50мл и объем вытяжки доводят чистым растворителем до метки. Полученная ацетоновая вытяжка содержит сумму зеленых и желтых пигментов.

Концентрация пигментов в вытяжке определяется на спектрофотометре с использованием для расчета концентраций пигментов соответствующих формул:

В 85 % ацетоне (Robbelen, 1957)

$$C_a \text{ (мг/л)} = 10,3 * D_{663} - 0,918 * D_{644}; \quad (1)$$

$$C_b \text{ (мг/л)} = 19,7 * D_{644} - 3,87 * D_{663}; \quad (2)$$

$$C_{a+b} \text{ (мг/л)} = 6,4 * D_{663} + 18,8 * D_{644}; \quad (3)$$

$$C_k \text{ (мг/л)} = 4.75 * D_{452.5} - 0.226 * C_{a+b}, \quad (4)$$

где $D_{452.5}$, D_{644} и D_{663} — оптическая плотность вытяжки при 470, 646 и 663 нм соответственно;

C — концентрация пигмента в вытяжке, [мг/л].

Для количественного определения часть поученного экстракта наливают в 3 кюветы спектрофотометра диаметром 1 см. И одна кювета заполняется чистым растворителем. Кюветы помещают в кюветную камеру спектрофотометра и определяют поглощение (A) при длинах волн, соответствующих максимумам определяемых пигментов.

Установив концентрацию пигмента в вытяжке, определяют содержание в исследуемом материале с учетом объема вытяжки и массы пробы:

$$F = cV/1000 * P, \quad (5)$$

где F - содержание пигмента в растительном материале, мг/г сырой массы;

c - концентрация пигментов, [мг/л];

V - объем вытяжки пигментов, [мл];

P - навеска растительного материала, [г].

Количество фотосинтетических пигментов определяли на спектрофотометре SPEKOL 1300 Analytik Jena AG (Германия). Измерение содержания пигментов осуществляли на трёх длинах волн: 452,5; 644 и 663 нм.

3. Результаты исследований

Во время прохождения осенней фотопериодической реакции и подготовки к переходу в состояние зимнего покоя основным сигнальным фактором для растений является изменение длины светового дня. Однако, как свидетельствуют данные, представленные на рисунках 18 и 19, значения $Y(\Pi)$ однолетней и двулетней хвои деревьев в осенний период достаточно сильно зависят от температуры воздуха.

Достоверные различия между однолетней и двулетней хвоей наблюдаются только у темнохвойных видов: пихты сибирской – *Abies sibirica Ledeb.* и ели сибирской – *Picea obovata Ledeb.* (Приложение А-Г). В целом, двулетняя хвоя более устойчива к колебаниям температуры, поэтому для выявления действия температурного фактора в дальнейшей работе была использована хвоя текущего года.

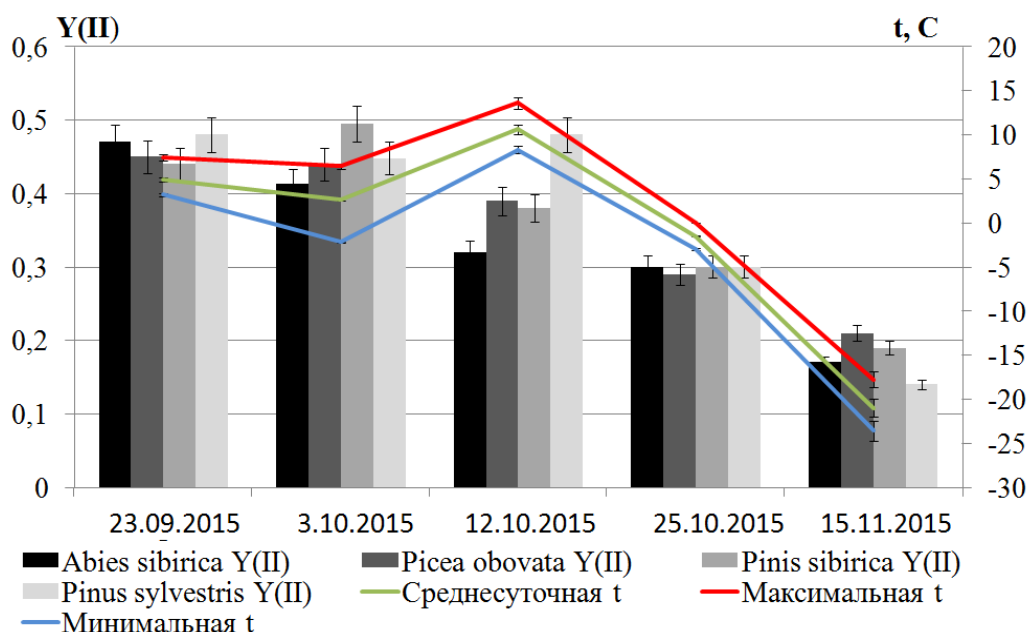


Рисунок 18 – Динамика величины квантового выхода $Y(\Pi)$ однолетней хвои и температуры в период с сентября по ноябрь 2015

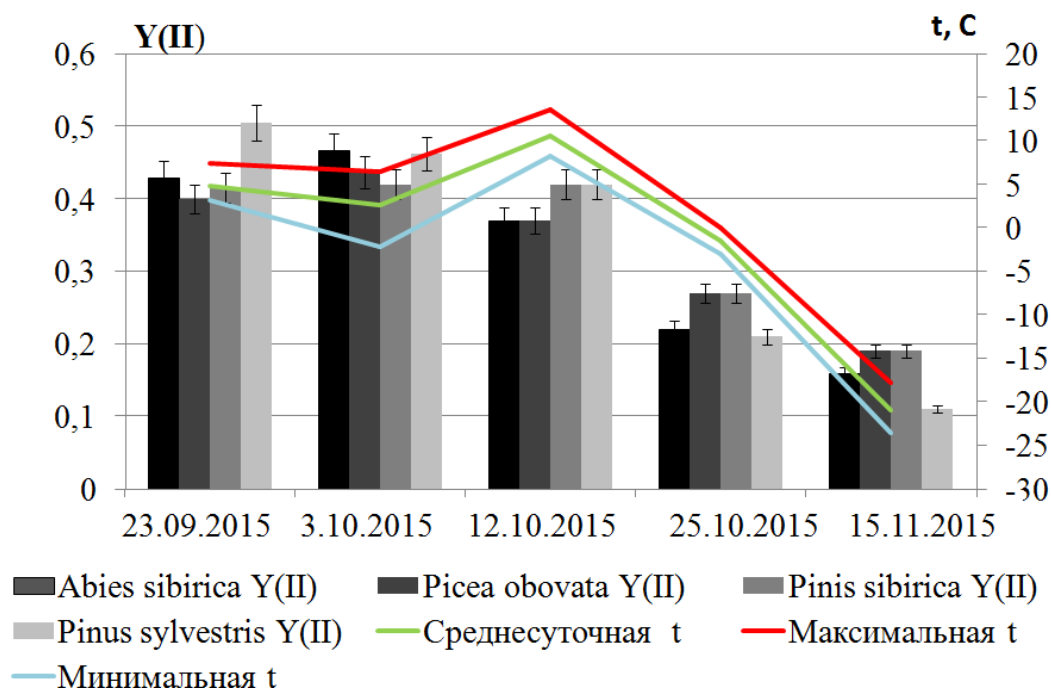


Рисунок 19– Динамика величины квантового выхода $Y(II)$ двулетней хвои и температуры в период с октября по ноябрь 2015

В таблице 3 приведены коэффициенты корреляции $Y(II)$ однолетней, двулетней хвои и температуры за осенний период (сентябрь-ноябрь). Корреляция между параметрами достаточно высокая для всех видов. Наибольшая корреляции отмечена для квантового выхода и максимальных температур.

Сравнивая полученные результаты за осенний период 2014 и 2015 года, на приведенных рисунках 18 и 20 можно увидеть, что осенний период 2014 года в среднем был более холодный и показатели квантового выхода $Y(II)$ значительно ниже, чем в 2015 году. Температура приземного воздуха значительно влияет на фотосинтетическую активность хвойных деревьев в этот период года.

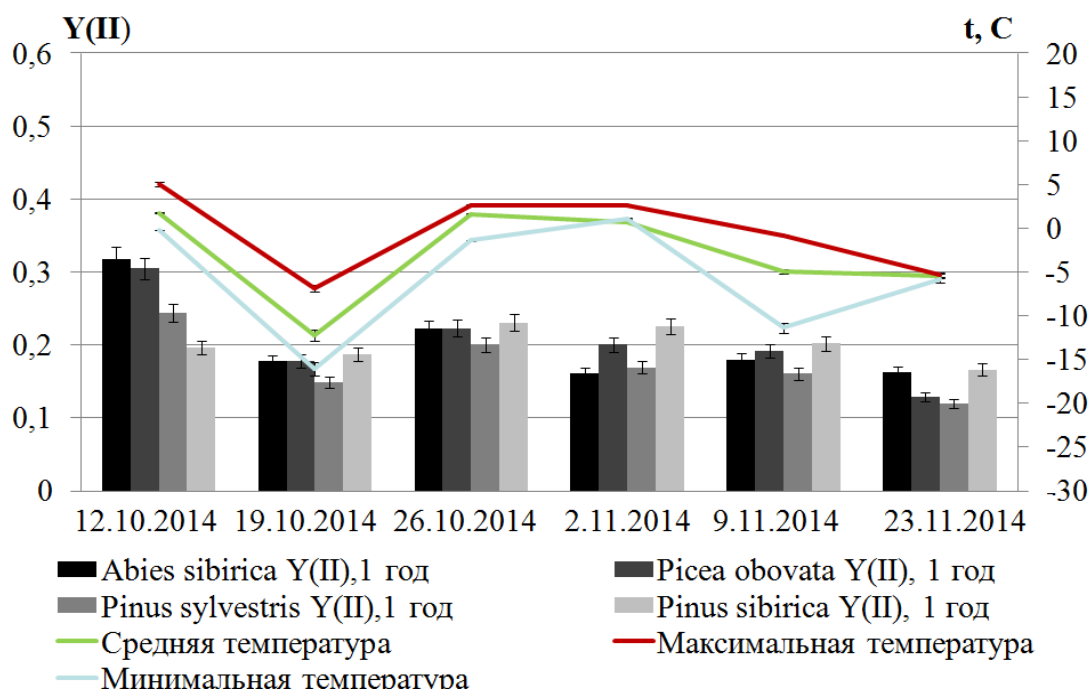
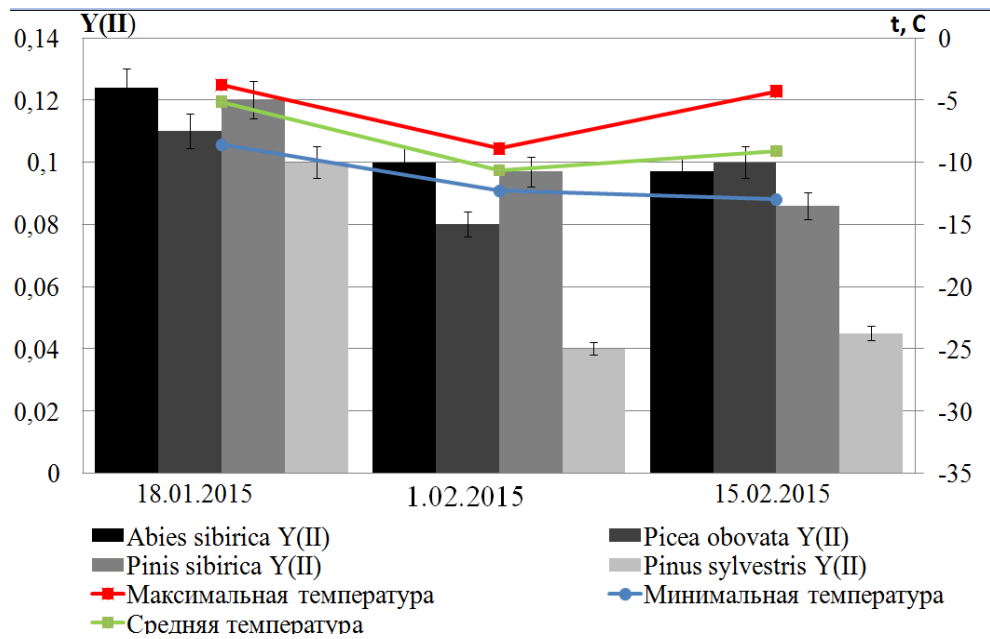


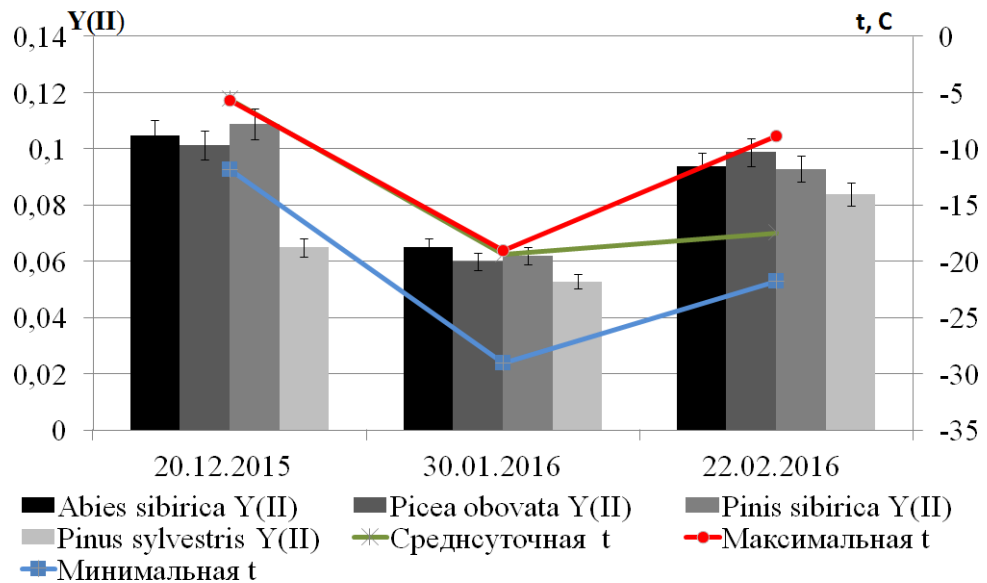
Рисунок 20 – Динамика величины квантового выхода $Y(II)$ однолетней хвой и температуры в период с октября по ноябрь 2014

Осеннее снижение величины квантового выхода ($Y(II)$) соответствует уменьшению длительности светового дня и понижению температуры. Хвойные из фазы активной вегетации переходят в состояние зимнего покоя, который условно разделяется на две фазы: глубокого и вынужденного покоя. Первая фаза регулируется гормонально, вторая сдерживается только низкими отрицательными температурами.

В зимний период определяющими для возобновления фотосинтетической активности становятся среднесуточные температуры. Вероятно, это связано с тем, что растения в это время переходят в состояние вынужденного покоя, выход из которого сдерживается только низкими температурами. На рисунке можно наблюдать низкие величины $Y(II)$ хвойных. В наиболее глубоком покое находится сосна обыкновенная.



А



Б

Рисунок 21 – Динамика величины квантового выхода $Y(II)$ однолетней хвой и температуры в период с октября по ноябрь А) 2014; Б) 2015

Зима 2015 года была теплой и несколько раз за зиму температура превышала 0°C , что негативно сказывалось на состоянии фотосинтетического аппарата деревьев. И наибольшая корреляция для всех видов наблюдается для $Y(II)$ и среднесуточных температур.

В зимний период 2016 года температуры были значительно ниже. У *Pinus sylvestris* корреляция практически отсутствует, у остальных видов она очень высока, достигая значения 0,99, при дневных температурах.

В марте 2015 года была проведена диагностика состояния зимнего покоя хвойных с использованием флуориметров Фотон-11 и Junior-PAM. На рисунке представлены кривые ТИНУФ хлорофилла однолетней хвои при искусственном выведении из состояния зимнего покоя в марте 2015 года. Зима 2014-2015 года была достаточно теплой, но это не повлияло на скорость выхода из покоя. Как показано на рисунках 22 и 23 кривые ETR и ТИНУФ хлорофилла однолетней хвои достаточно схожи.

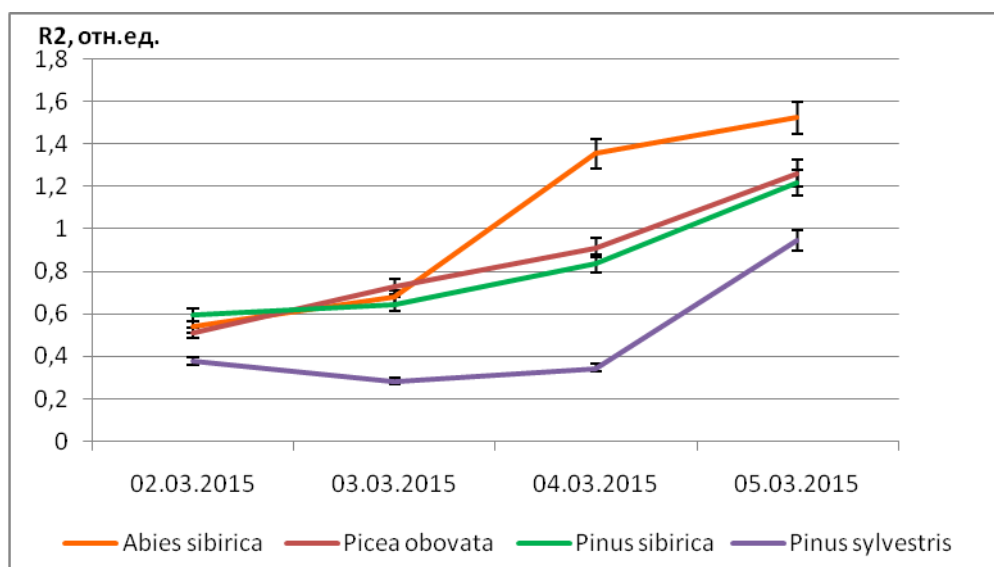


Рисунок 22 – Кривые ТИНУФ хлорофилла однолетней хвои при искусственном выведении из состояния зимнего покоя в марте 2015 года

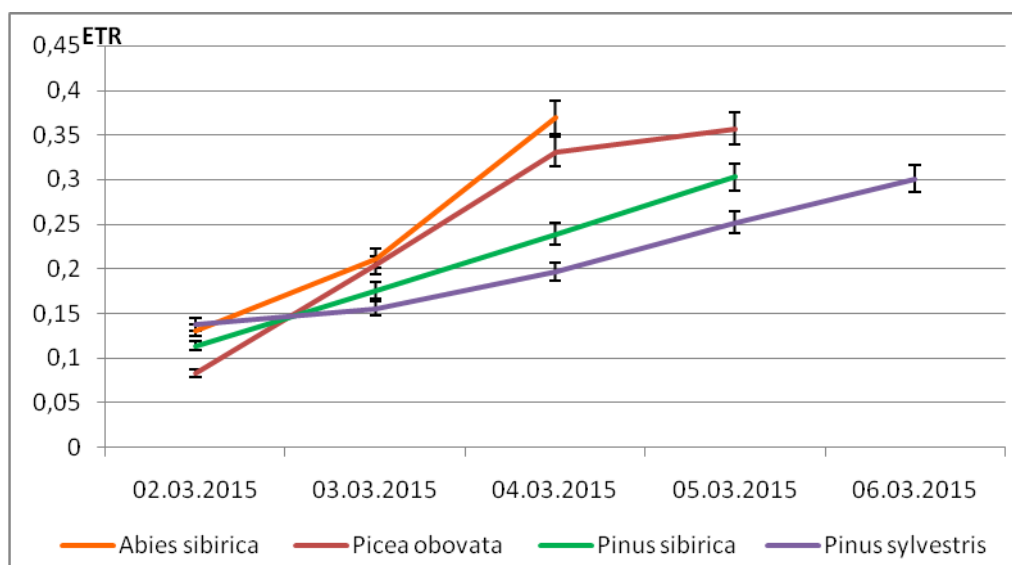


Рисунок 23 –Кривые ETR однолетней хвои при искусственном выведении из состояния зимнего покоя в марте 2015 года

По результатам измерения ТИНУФ (рисунок 22) максимальная глубина покоя отмечена для сосны обыкновенной, минимальная – для пихты сибирской, а ель и сосна сибирская занимают среднее положение.

Нами был проведен сравнительный анализ возможностей диагностики состояния зимнего покоя хвойных с использованием флуориметра Фотон-11 и метода регистрации термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции (ТИНУФ) с одной стороны, и параметров быстрой флуоресценции, регистрируемых JUNIOR-PAM (Walz, Germany), с другой. Сравнение изменений исследуемых параметров проводили во время выведения побегов хвойных из состояния зимнего покоя в лабораторных условиях при температуре +24°C.

Сравнительный анализ возможностей флуориметров подтверждает, что возможно использование одного из этих приборов для диагностики состояния зимнего покоя хвойных деревьев. Флуориметр Фотон-11, разработанный на кафедре экологии и природопользования СФУ, ничем не уступает Junior-PAM (Walz, Германия).

В весенний период происходит возобновление активности ФА с повышением температуры. Наблюдается значительное повышение величины $Y(II)$ (рисунки 24, 25).

Определяются видовые различия: пихта сибирская более активно выходит из состояния зимнего покоя, менее активны - ель сибирская и сосна сибирская, меньшая же активность проявляется у сосны обыкновенной.

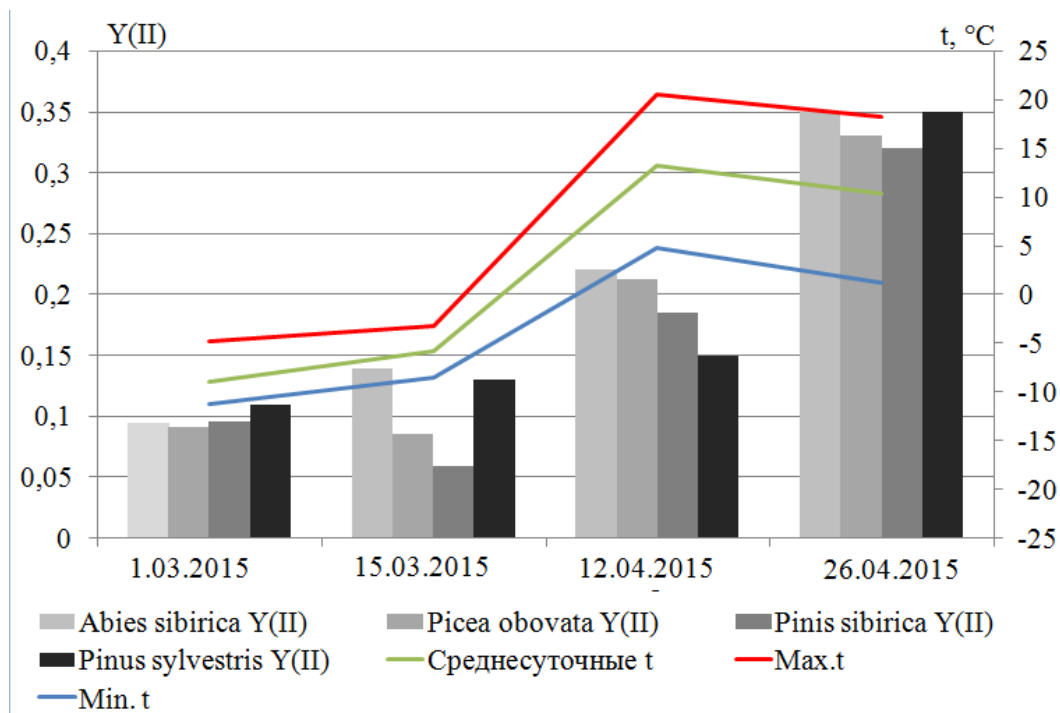


Рисунок 24 – Динамика величины квантового выхода $Y(II)$ однолетней хвои и температуры в весенний период 2015 года

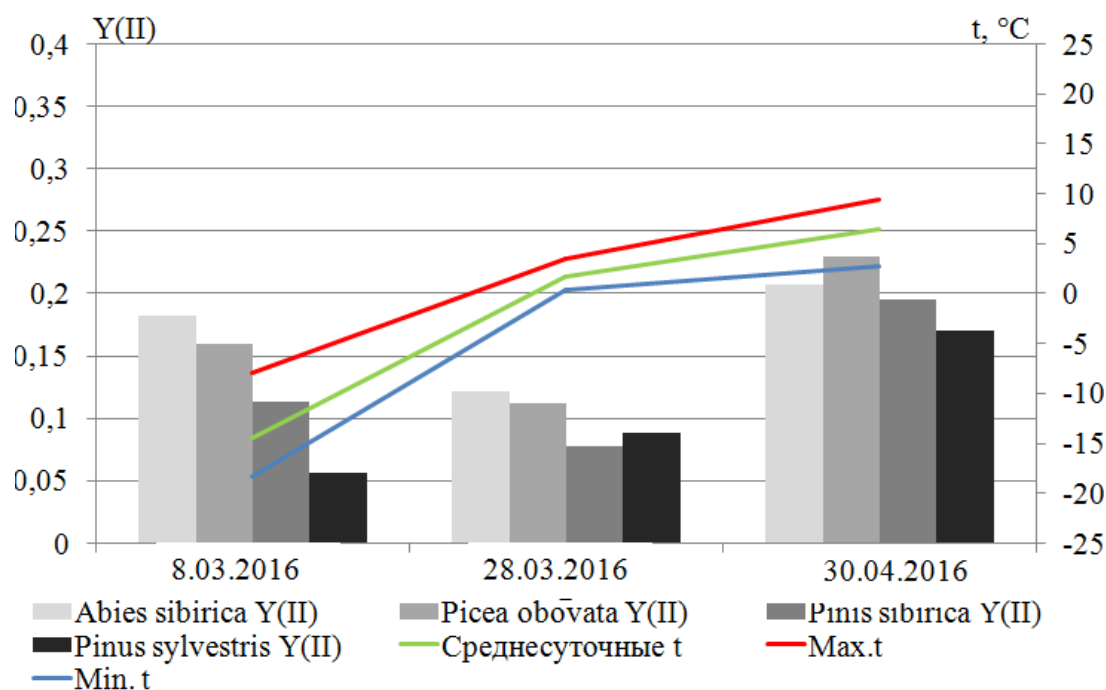


Рисунок 25 – Динамика величины квантового выхода $Y(II)$ однолетней хвой и температуры в весенний период 2016 года

Графики на рисунках 24 и 25 отличаются, в весенний период 2015 года происходит постоянное повышение активности $Y(II)$, а в 2016 году конце марта происходит незначительный спад параметра квантового выхода.

В таблице 6 представлены коэффициенты корреляции квантового выхода $Y(II)$ однолетней хвой и температуры в весенний период за 2015 и 2016 годы (температурные данные, представленные в таблице, показаны в день измерения параметров флуоресценции).

Весной 2015 года наблюдается средняя и высокая корреляция значений для *Abies sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica*, для *Pinus sylvestris* отмечена более низкая корреляция параметров. В весенний период 2016 года корреляция между параметрами вовсе отсутствует для исследуемых видов, кроме *Pinus sylvestris*. Этот факт можно объяснить тем, что остальные виды уже вышли из состояния покоя и роль температурного фактора как регулятора восстановления фотосинтетической активности для них снизилась.

Для того чтобы более четко отразить, почему мы используем температурные данные, лишь в день измерений, ниже приведены таблицы 7, 8, 9, которые показывают, что при усреднении температурных показателей за более длительный период (3, 5 и 7 дней), значения коэффициентов корреляции между параметрами существенно не изменяются. Следовательно, используемых нами температурных данных в дни измерений достаточно, для произведения необходимых расчетов

Скорость электронного транспорта (ETR) отражает состояние фотосинтетического аппарата хвойных. На рисунке 26 можно проследить годовую динамику ETR. Активность фотосинтетического аппарата хвои в осенний период достаточно сильно зависит от температуры воздуха. В зимний период эта зависимость уже менее выражена, с декабря по март наблюдаются наименьшие значения ETR. В весенний период фотосинтетическая активность увеличивается с повышением температуры.

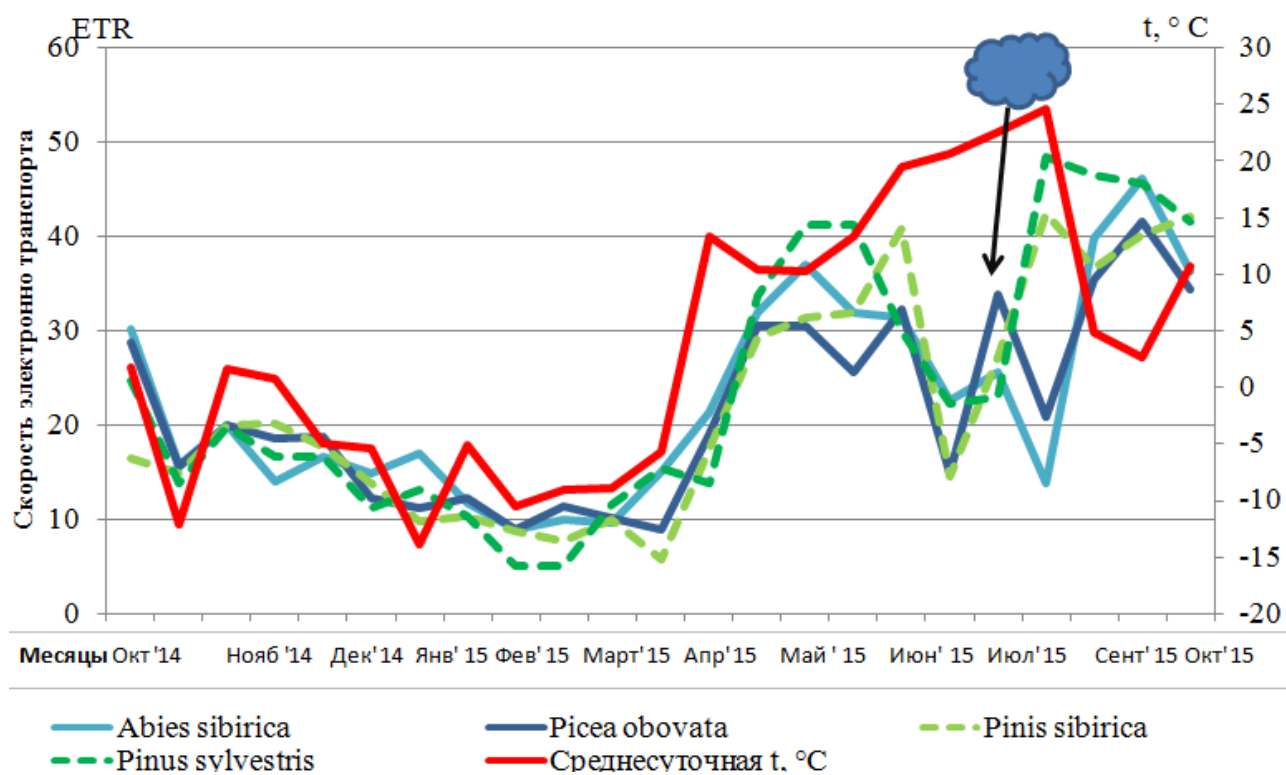


Рисунок 26 – Годовая динамика величины ETR и температуры в период с октября 2014 г. по октябрь 2015г.

Снижение ETR в летний период для темнохвойных видов также может быть связано и с количеством осадков, лето 2015 года было достаточно жаркое и сухое. *Abies sibirica* и *Picea obovata* достаточно требовательны к влаге, в отличие от светлохвойных видов. В период первых двух измерений (июнь и начало июля) осадки отсутствовали, период засухи – происходит снижение значений, а в середине июля прошел дождь, и наблюдалось повышение скорости электронного транспорта, особенно для двулетней хвои темнохвойных видов.

С мая по июль наблюдается интенсивный синтез хлорофилла в хвое, а к октябрю он практически прекращается (снижение содержания пигментов), что согласуется с литературными данными и данными прошлых исследований.

Для однолетней хвои максимальное содержание хлорофиллов отмечено для *Picea obovata* и *Pinus sibirica*. В Приложении представлены данные о содержании пигментов в мае, июле и октябре.

В июле и октябре количество хлорофиллов а и b двулетней хвои темнохвойных видов выше: *Abies sibirica*- $1,43 \pm 0,15(1,12 \pm 0,1)$; *Picea obovata* - $1,76 \pm 0,07(1,45 \pm 0,1)$; для светлохвойных: *Pinus sibirica*- $1,25 \pm 0,1(0,65 \pm 0,1)$; *Pinus sylvestris*- $1,16 \pm 0,07(0,80 \pm 0,2)$ мг/г сырой массы (Приложение).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Была выявлена зависимость флуоресцентных параметров хвойных деревьев и температуры на территории заповедника «Столбы», в период с октября 2014 по май 2016 года. Активность ФА хвойных в осенний период достаточно сильно зависит от температуры воздуха, корреляция между квантовым выходом $Y(II)$ и температурой у темнохвойных видов выше и достигает значений 0,85, у светлохвойных значение корреляции немного ниже 0,7. В зимний период зависимость между параметрами менее выражена, с декабря по март наблюдаются наименьшие значения $Y(II)$ и ETR. У *Pinus sylvestris* корреляция практически отсутствует, у остальных видов она очень высока, достигая значений 0,99, при дневных температурах. И в весенний период фотосинтетическая активность увеличивается с повышением температуры. В летний период 2015 года наблюдалась интересная динамика параметров $Y(II)$ и ETR. Снижение квантового выхода $Y(II)$ и скорости электронного транспорта ETR в летний период для темнохвойных видов связано и с количеством осадков. Лето было достаточно жаркое и с минимальным выпадением осадков в июне, июле. *Abies sibirica* и *Picea obovata* достаточно требовательны к влаге, в отличие от светлохвойных видов. В период первый двух измерений осадки отсутствовали, период засухи – происходит снижение значений, а в середине июля их выпало минимальное количество и наблюдается скачок активности, особенно для двулетней хвои темнохвойных видов. Для светлохвойных видов были вполне комфортные условия, и их фотосинтетическая активность в летний период была более стабильна.

Выводы:

1. Наблюдаются видовые различия по содержанию фотосинтетических пигментов в хвое в период вегетации (май, июль, октябрь), по уменьшению содержания хлорофиллов в хвое, виды располагаются в

следующем порядке: *Picea obovata* > *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* > *Pinus sylvestris*.

2. Наименьшая чувствительность к температурным колебаниям по флуоресцентным параметрам во время осенней фотопериодической реакции и зимнего покоя проявляется у *Pinus sylvestris*. *Picea obovata* и *Pinus sibirica* более восприимчивы к колебаниям температуры. Наиболее подверженным влиянию температурных изменений является вид *Abies sibirica*. Деревья этого вида в зимний период находится в менее глубоком покое, и в весенний период быстрее всех выходит из покоя.
3. В летний период не только высокие температуры, но и недостаток осадков привел к уменьшению фотосинтетической активности у представителей темнохвойных видов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Агроклиматический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.agroatlas.ru/ru/index.html>
2. Березина, Н.А. Экология растений: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / Н.А. Березина, Н.Б. Афанасьева. – М.: Издательский центр «Академия», 2009. – 400 с.
3. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Под ред. Р. Шуберта. – М: Мир, 1988. С. 9-29.
4. Биотестирование. Современный подход. Москва. [Электронный ресурс]. – 2015. Режим доступа: <http://www.europolytest.com/>
5. Большой практикум по фотосинтезу: Учеб.пособие для студ.вузов/ В.Ф. Гавриленко, Т.В. Жигалова; под редакцией И.П. Ермакова. – М. Издательский центр « Академия», 2003. – 256 с.
6. Веселовский, В.А. Люминесценция растений: Теоретические и практические аспекты / В.А. Веселовский, Т.В. Веселова. – М.: Наука, 1990. – 200 с.
7. Гаевский, Н.А. Использование переменной и замедленной флуоресценции хлорофилла для изучения фотосинтеза растений/ Н.А. Гаевский, В.Н. Моргун // Физиология Растений – 1993. – Т.40. - №4, с. 136-145
8. Гаевский, Н.А., Сорокина, Г.А., Гехман, А.В., Фомин, С.А., Гольд, В.М. Способ определения степени глубины покоя древесных растений. Авторское свидетельство № 1358843 от 15 августа 1987 г.
9. Гаевский, Н.А. Изучение природы термоиндуцированных изменений флуоресценции хлорофилла с использованием мутантов *Chlamydomonas reinhardtii* / Н.А. Гаевский, Г.А. Сорокина, В.М. Гольд // Физиология растений 1985. Т. 32. Вып. 4. С. 674

10. Гаевский, Н.А. Сезонные изменения фотосинтетического аппарата древесных и кустарниковых растений / Н.А. Гаевский, Г.А. Сорокина, В.М. Гольд, И.В. Миролобская // Физиология растений. – 1991. – Т. 38. Вып. 4 – С. 685-692
11. Головкин, Т.К. Сезонные изменения состояния фотосинтетического аппарата трех бореальных видов хвойных растений в подзоне Средней тайги на Европейском северо-востоке / Т.К. Головкин, Я.Н. Яцко, О.В. Дымова // Хвойные бореальной зоны, 2013. Т. 31. С. 73-78
12. Государственный природный заповедник «Столбы» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.zapovednik-stolby.ru/>
13. Григорьев, Ю.С., Гаевский, Н.А. Флуоресцентные методы в анализе экологического стресса растений. В кн.: Экологическая биофизика. Учебное пособие: В 3 т. Под ред. И.И. Гительсона, Н.С. Печуркина. Том 1. Фотобиофизика экосистем / М.: Изд-во Логос, 2002. Раздел 3., 238-283.
14. Кашулин, П.А. Суточные ритмы фотосинтеза и холодоустойчивость растений / П.А. Кашулин, Н.В. Калачёва // Вестник Кольского научного центра РАН. -2015. Вып.20 - С. 85-91
15. Корнеев, Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. – Киев : Альтерпрес, 2002. – 188 с.
16. Коропачинский, И.Ю. Древесные растения для озеленения Красноярска / И.Ю.Коропачинский, Р.И.Лоскутов; под ред. И.Ю.Коропачинский; Сиб. отд-ние Рос. акад.наук, Центральный сибирский ботанический сад, Институт леса им. В.Н.Сукачева. – Новосибирск: академическое изд-во «Гео». – 2014. – 320 с.
17. Кривошеева, А.А. Влияние промышленного загрязнения на сезонные изменения содержания хлорофилла в хвое сосны обыкновенной / А.А. Кривошеева, Г.А. Сорокина, В.М. Гольд // Физиология растений. – 2008. – Т. 35.

18. Лысенко, В.С. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода / В.С. Лысенко, Т.В. Вардуни, В.Г. Соьер, В.П. Краснов // *Biological sciences/Fundamental research* № 4, 2013. С. 112-120
19. Мануильская, С.В. Роль липидных компонентов мембран тилакоидов в функционировании фотосинтетического аппарата и адаптации к условиям внешней среды // *Физиология и биохимия культурных растений*. – 1987. – Т. 19. №1. С. 29 – 34
20. Медведев, С.С. Физиология растений: Учебник. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. Ун-та, 2004. – 336 с.
21. Николаевский, В.С. Экологическая оценка загрязнения среды и состояния наземных экосистем методами фитоиндикации. М.: МГУЛ, 1998. С. 191.
22. Пахарькова, Н.В. Замедленная флуоресценция хлорофилла хвойных в условиях техногенного загрязнения атмосферы: Автореф. дис. ... канд.биол. наук. Красноярск. – 1999. С 22-25
23. Пахарькова, Н.В. Особенности перехода в состояние зимнего покоя голосеменных и покрытосеменных древесных растений / Н.В. Пахарькова, И.Г. Гетте, Е.Б. Андреева, О.А. Сорокина // *Вестник Красноярского государственного аграрного университета*. – 2013, № 6. С. 186-191.
24. Пахарькова Н.В. Различия в акклимационных стратегиях сосны обыкновенной и ели сибирской на загрязнение воздушной среды / Н.В. Пахарькова, О.П. Калякина, А.А. Шубин, Ю.С. Григорьев, С.В. Пахарьков, Г.А. Сорокина // *Хвойные бореальной зоны*. – 2010, № 3. С. 231-236
25. Пахарькова, Н.В. Морфофизиологические особенности хвои у разных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах / Н.В. Пахарькова, Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин, А.А. Ефремов // *Сибирский экологический журнал*. – 2014. – Т. 21, № 1. С. 107-113.

26. Пахарькова, Н.В. Влияние температурного фактора на активность фотосинтетического аппарата пихты сибирской и ели сибирской во время осенней фотопериодической реакции / Н.В. Пахарькова, Я.П. Михальчук // Труды государственного заповедника "Столбы". – Выпуск 20. Красноярск. – 2015. С. 150-153.
27. Растения и стресс / Курс лекций // Уральский гос. ун-т им. А.М. Горького. – Екатеринбург. – 2008. С. 267
28. Рост растений и дифференцировка // под ред. Ф. Уоринг. – М.: Мир, 1984. – С. 67 – 84
29. Рубин, А.Б. Регуляция первичных процессов фотосинтеза / А.Б. Рубин, Т.Е. Кренделева // Успехи биологической химии. – 2003. – Т. 43. С. 225–266
30. Смашевский Н.Д. / Экология фотосинтеза // Астраханский вестник экологического образования №2(28). – 2014. С. 165-180.
31. Собчак, Р.О. Диагностика состояния видов хвойных в зонах техногенного загрязнения Республики Алтай / Биология.- 22 мая 2009 г. С. 185-190
32. Степанов, Н.В. Флора Саян: Учеб. Пособие / Н.В.Степанов, А.Н.Васильев, Н.Н.Тупицына; Краснояр. гос. ун-т.- Красноярск, 2003. –328 с.
33. Теоретические основы и методы изучения флуоресценции хлорофилла: Учеб. пособие. / В.М. Гольд, Н.А. Гаевский, Ю.С. Григорьев, В.А. Попельницкий, А.В. Гехман. – Красноярск; изд. КГУ, 1984. – 82 с.
34. Туманов, И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. – М. : Наука,1979. – 350 с.
35. Федеральное государственное бюджетное учреждение «Среднесибирское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды» / Обзоры [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://meteo.krasnoyarsk.ru/>

36. Федоров, А.А. Жизнь растений (4 том). Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / А.А. Федоров; под.ред. И.В. Грушвицкого, С.Г. Жилина. М., «Просвещение», 1978. – 447с. с ил.: 32 л. ил.
37. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири / Суворова Г.Г. [отв. редактор Р.К. Салаяев]; Сибирский ин-т физиологии и биохимии растений СО РАН. – Новосибирск: Наука. Сибирское предприятие, 2008. – 183с.
38. Фотохимические процессы в растениях на Севере и окружающая среда / П.А. Кашулин, Н.В. Калачева, Н.А. Артемкина, С.А. Черноус // Вестник МГТУ. 2009. Т. 12, вып. 1. С. 137–142.
39. Яцко, Я.Н. Пигментный аппарат вечнозеленых растений на севере: Автореф. дис. на соискание канд. биол. наук: 03.01.05. Санкт-Петербург: Ботанический ин-т им. В.Л. Комарова РАН, 2010. 24 с.
40. Alberto, FJ. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations/ FJ. Alberto, SN. Aitken, R. Alía, SC. González-Martínez, H. Hänninen, A. Kremer, F. Lefèvre, T. Lenormand, S. Yeaman, R. Whetten, O. Savolainen // Global Change Biology 2013. № 19, P. 1645–1661
41. Duan, B. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata* / B. Duan, Y. Yang, Y. Lu, C. Li, H. Korpelainen, F. Berninger // Journal of Experimental Botany № 58. – 2007 P. 302-305.
42. Feurtado, JA. Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* DOUGL. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism / JA. Feurtado, SJ. Ambrose, AJ. Cutler, ARS. Ross, SR. Abrams, AR. Kermode // Planta. – 2004. № 218 P. 630-639.
43. Gray J.M. Direct human influence on atmospheric CO₂ seasonality from increased cropland productivity / Nature. Vol. 515, No 7527. – 2014. P. 398–401.
44. Renger G. Apparatus and mechanism of photosynthetic oxygen evolution: a personal perspective. – In: Discoveries in photosynthesis (Advances in

Photosynthesis and Respiration, vol 20) / ed. by Govindjee, Beatty J.T., Gest H., Allen J.F. – Springer. – Dordrecht. - 2006. – P. 351–370

45. Rp5. Расписание погоды / Погода в Красноярске [Электронный ресурс].

– Режим доступа: http://rp5.ru/Погода_в_Красноярске?_Красноярский_край