

На правах рукописи



ОВСЯННИКОВ
Алексей Юрьевич

**СЕЗОННАЯ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
ТРАНСФОРМАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО
АППАРАТА ХВОИ *PICEA PUNGENS ENGL.* И
P. OBOVATA LEDEB. НА ТЕРРИТОРИИ
БОТАНИЧЕСКОГО САДА УРО РАН (Г. ЕКАТЕРИНБУРГ)**

03.02.08 — «Экология (в биологии)»

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2015

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук

**Научный
руководитель**

доктор биологических наук
Семкина Лидия Александровна

**Официальные
оппоненты:**

Загирова Светлана Витальевна
доктор биологических наук
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт биологии Коми
научного центра Уральского отделения Российской
академии наук, заведующая отделом

Теребова Елена Николаевна
кандидат биологических наук, доцент
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования «Петрозаводский
государственный университет», доцент

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук

Защита состоится «13» мая 2015 г. в 14-00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова д. 2., тел/факс (812)372-54-59/372-54-43

dissovet.d00221102@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук

Автореферат разослан « » 2015г.

Учёный секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



О.С. Юдина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований.

Исследование механизмов регуляции процессов жизнедеятельности растений как в естественном ареале, так и в условиях интродукции одна из важных проблем экологической физиологии растений. Эффективным методологическим инструментом в этих исследованиях является комплексный структурно-функциональный подход, включающий набор экспериментальных методик по изучению физиолого-биохимических и морфо - анатомических реакций растений на различных уровнях структурной организации в условиях сезонных изменений внешней среды.

Учитывая важность процесса фотосинтеза как ключевого фактора в жизнедеятельности растений, его функциональное состояние имеет критическую значимость (Рубин и др., 2004). В течение года фотосинтетический аппарат (ФСА) претерпевает ряд трансформаций, которые обеспечивают текущие энергетические потребности растений при изменении условий среды (Климов, 2008). Одной из наиболее информативных методик исследования трансформации ФСА является регистрация флуоресценции хлорофилла на этапе первичных процессов фотосинтеза (ППФ), позволяющая оперативно получить данные о его функционировании (Корнеев, 2002). Значительный объём исследований вечнозелёных растений посвящен сезонным изменениям ФСА в естественном ареале видов (Яцко и др., 2009; Weng et al., 2005; Bigras et al., 2006; Zarter et al., 2006) и изучению влияния на жизнедеятельность растений техногенных факторов (Кривошеева и др., 1988; Карапетян и др., 1987; Венедиктов и др., 1999; Фомин и др., 2001; Пахарькова и др., 2009). Вместе с тем следует отметить, что в литературе отсутствуют данные о сравнительных исследованиях изменения активности ФСА в годичном жизненном цикле у близкородственных видов вечнозелёных растений из разных ботанико-географических зон в условиях интродукции.

Выбор вечнозелёных растений рода *Picea* в качестве объектов исследований связан с возможностью круглогодичного наблюдения, широким распространением на территории Среднего Урала и высоким хозяйственным значением *P. obovata* (Правдин, 1975), а также возможностью сравнительного изучения близко родственного вида *P. pungens*, интродуцированного на Евразийском континенте и имеющего высокое декоративно-прикладное значение (Крюссман, 1986).

Цель работы. Сравнительное изучение сезонной структурно-функциональной трансформации фотосинтетического аппарата для выделения акклиматизационных физиологических процессов интродуцированного и местного видов растений рода *Picea* на Среднем Урале, в течение года.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

- исследовать сезонную динамику изменений кинетических и температурных зависимостей замедленной флуоресценции (ЗФ) и параметров быстрой флуоресценции (БФ) хлорофилла (Хл) *a* хвои;
- определить временные интервалы прохождения фаз фенологического развития вегетативной и генеративной сферы растений рода *Picea* на территории г. Екатеринбурга и их влияние на работу ППФ;
- определить сезонные количественные изменения пигментного фонда хвои;
- изучить сезонные изменения локализации хлоропластов во внутриклеточном пространстве мезофилла хвои елей;
- исследовать сезонные изменения водного режима тканей хвои и побегов в течение года относительно активности ФСА в течение года.

Научная новизна.

- Показана возможность применения метода регистрации параметров флуоресценции хлорофилла как способа описания сезонной акклиматизации ФСА на уровне первичных процессов фотосинтеза вечнозелёных растений в условиях интродукции.
- Впервые получена сравнительная характеристика сроков сезонной трансформации ФСА относительно изменений в годичном цикле количественного состава пигментного фонда, водного режима хвои и побегов и периодов прохождения фенологических фаз развития у интродуцированного *P. pungens* и аборигенного вида *P. obovata* на Среднем Урале.
- Получены новые сведения о сопряжении сезонных изменений внутриклеточной локализации хлоропластов мезофилла хвои и активности ФСА.

Основные положения работы, выносимые на защиту.

- При интродукции на Среднем Урале *P. pungens* характеризуется более ранним началом и более продолжительным периодом активности ППФ с меньшей глубиной зимнего покоя относительно местного вида *P. obovata*, что может свидетельствовать о различных сезонных акклиматизационных стратегиях.
- Общее направление осенне-зимнего перемещения пластиид и ядра направлено на образование плотной локальной структуры в центре клетки. В зимний и ранневесенний период эти структурные изменения в клетках мезофилла хвои сопряжены с минимальной активностью ФСА.

Научно-практическая значимость работы. На основании изучения сезонных изменений состояния пигментного комплекса, водного режима растения, внутриклеточной структуры мезофилла хвои, параметров флуоресценции хлорофилла и прохождения фаз фенологического развития выявлены эколого-физиологические и биохимические адаптации ФСА растений рода *Picea* в течение года. Эти исследования дополняют и расширяют представление о реакции растений на изменения факторов окружающей среды, позволяя оценить их адаптационный потенциал, обеспечивающий их устойчивое существование в широком диапазоне климатических условий. Выявленные закономерности могут быть использованы для прогноза реакций и вероятного смещения границ ареалов елей в случае глобальных изменений климата. Полученные данные можно использовать при оценке успешности и перспективности интродукции вечнозелёных растений, а также в курсах лекций по экологической физиологии растений, ботаники и дендрологии.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на VI Пушкинской школе-конференции молодых учёных «Биология - наука XXI века» (Москва, 2002), на конференции молодых учёных «Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты» (Екатеринбург, 2004), на II молодёжной конференции «Исследования молодых ботаников Сибири» (Новосибирск, 2004), на IV молодёжном научном семинаре «Биоразнообразие растительного мира» (Екатеринбург, 2006), на XVIII всероссийской молодёжной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2011), на II (X) международную ботаническую конференцию молодых учёных в Санкт-Петербурге (2012).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, 3 из них – в рецензируемых журналах, входящих в Перечень ВАК.

Структура и объём работы. Диссертационная работа состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и списка использованной литературы, включающего 237

работы, в том числе 64 на иностранных языках. Основной материал изложен на 120 страницах текста и содержит 36 рисунков.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. Литературный обзор

В разделе 1.1 изложены и проанализированы данные литературы о развитии научных представлений о морфофизиологической периодичности роста и покоя растений. (Сергеев и др., 1961; Гепкель и др., 1964; Лапин и др., 1973; Некрасов, 1980; Lang et al., 1987). В разделе 1.2 рассмотрены результаты наблюдений за прохождением фаз фенологического развития вегетативной и генеративной сферы растений рода *Picea* в условиях естественного местообитания и в условиях интродукции на территории РФ (Фролова, 1979; Шкутко, 1984; Кищенко, 1995; 1998; 2002; Gecher, 1985). Отмечено, что большинство методик, оценивающих успешность интродукционного процесса, основывается на фенологических наблюдениях, без учёта сезонных физиолого-биохимических изменений и трансформации фотосинтетического аппарата растений. В разделах 1.3 и 1.4 изложены литературные данные о роли водного режима (Хлебникова и др., 1963; Альтергот и др., 1969; Котова и др., 1984; Дерюгина и др., 1986; Граница, 2000) и пигментного фонда (Новицкая, 1971; Ладанова, 1992; Судачкова и др., 1997; Маслова и др., 2009; Силкина, 2009; Linder, 2002) в адаптации вечнозелёных видов растений в условиях интродукции. Анализ работ показал отсутствие целевых исследований сезонных изменений этих физиолого-биохимических показателей у растений рода *Picea* на Среднем Урале. Раздел 1.5 посвящён рассмотрению сезонных изменений внутренней структуры клеток мезофилла хвои, связанных с пространственной локализацией хлоропластов в клетке (Гепкель и др., 1964; Барская, 1967; Загирова, 1999; Котеева, 2002; Soikeli, 1980; Tanaka, 2007; Kodama et al., 2008). Важно отметить, что в большинстве работ по описанию внутриклеточной структуры в зимний период основное внимание уделялось поперечным срезам хвои, без сопоставления с наблюдениями, выполненными на срезах в других плоскостях. В разделе 1.6 кратко рассмотрена структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата растительной клетки (Рубин и др., 2004), а также механизм генерации БФ и ЗФ (Моргун и др., 1990; Гаевский и др., 1993; Веселовский и др., 1990; Корнеев, 2002). Здесь же обоснована возможность применения методов, основанных на регистрации флуоресценции хлорофилла, для оценки сезонной трансформации фотосинтетического аппарата вечнозелёных растений в течение года (Гаевский и др. 1991; Шавнин и др., 1993; Григорьев и др., 2002; Яцко и др., 2009; Пахарькова и др., 2010; Robacowski, 2005; Zarter, 2006).

Глава II. Объекты и методы исследований

Объекты исследования. *Picea pungens* Engl. "Glauca" ель колочая (интродуцированный вид) и *P. obovata* Ledeb. ель сибирская (аборигенный вид), повсеместно распространённый на территории Среднего Урала. Работу проводили на растениях в возрасте 35-45 лет. Для анализов было отобрано по 10 опытных деревьев каждого вида. Анализировалась хвоя второго года, собранная с побегов не затененной юго-восточной стороны кроны на высоте 1,5-2 м.

Район исследований. Район проведения исследований находится в южной части Среднего Урала. Продолжительность вегетационного периода составляет около 160 дней, средняя температура года равна +1 °С, а средняя сумма температур выше 10 °С – 1780. Исследуемые виды растений произрастают на территории Ботанического сада

УрО РАН, расположенного в городской черте, на окраине лесопарковой зоны г. Екатеринбург.

Время и условия сбора образцов. Отбор образцов проводили ежемесячно, в течение 2001 и 2011 годов. Момент перехода к положительным весенним температурам в 2001 и 2011 годах наступил в соответствии с многолетними наблюдениями в первой половине апреля. Осень 2001 характеризовалась менее продолжительным периодом сохранения высоких положительных температур относительно осени 2011 года (Уральское УГМС).

Определение параметров флуоресценции хлорофилла. Изучение сезонной динамики первичных процессов фотосинтеза проводили методом регистрации флуоресценции Хл *a*. Регистрировали ЗФ Хл *a* (в 2001 г.), термоиндуцированные изменения нулевого уровня флуоресценции (ТИНУФ) (в 2001 г.) и БФ Хл *a* (в 2011 г.).

Регистрацию миллисекундной ЗФ и нулевого уровня флуоресценции (F_0) проводили раздельно с помощью флуориметра "Фотоп-5М" (производство КрГУ). Длительность светового и темнового периодов работы фосфороскопа составляла 5.5 мс. ЗФ регистрировали после вспышек красного света (640-700 нм) с интенсивностью – 320 Вт/м². Флуоресценцию I'_0 возбуждали короткими импульсами сине-зеленого света малой интенсивности, которые подавались в конце каждого темнового периода. Длительность вспышки света в диапазоне 390-580 нм (светофильтр СЗС-22) при измерении I'_0 составляла 0,7 мс при частоте модуляции 90 Гц.

Индукцию ЗФ регистрировали при 24 °С. Температурные зависимости стационарного уровня F_0 изучали в диапазоне 24-76 °С при скорости нагрева 4 град/мин. В качестве показателей ЗФ использованы:

1. $F_n = F_m - F_T$ – амплитуда замедленной флуоресценции, где F_m – максимальный уровень флуоресценции после включения действующего света, при полностью закрытых реакционных центрах; F_T – интенсивность флуоресценции, при полностью открытых реакционных центрах ФС П. Параметр F_n характеризует потенциальные возможности первичных реакций фотосинтеза.

2. Параметр $\bar{I}'_{\max} = F_n / (F_{\max} t_{\min})$, где $t_{\min} = S_1 / F_{n, \max}$ включающей энергетический интегральный показатель (S), равный площади под индукционной кривой и максимальный уровень свечения флуоресценции ($I'_{n, \max}$). Параметр \bar{I}'_{\max} характеризует среднюю скорость спада флуоресценции (Нестеренко и др., 1993).

Для описания ТИНУФ рассчитывалась относительная величина низкотемпературного максимума $R1 = \Phi L_{nt} - (\Phi L_{25} / \Phi L_{nt})$, где ΦL_{nt} – интенсивность флуоресценции при низкотемпературном максимуме; ΦL_{25} – интенсивность флуоресценции при 25 °С; и соотношение низко- и высокотемпературного максимумов $R2 = \Phi L_{nt} / \Phi L_{nt}$, где ΦL_{nt} – интенсивность флуоресценции при высоко температурном максимуме (Гасевский и др., 1991).

Изучение переменной флуоресценции Хл *a* проводили с помощью флуориметра РАМ-2500 (Walz, Германия). Измеряли параметры БФ неогделенной от побегов хвои. Первое измерение флуоресцентных параметров проводили после 10-минутного периода темновой адаптации, а последующие - через каждые 5 мин после изменения уровня освещения. Действующий свет ступенчато увеличивали от 0 до 180 мкВ/(м²с) с шагом в 30 мкВ/(м²с). Регистрировали:

1. $\Gamma_v / \Gamma_m = (\Gamma_m - \Gamma_0) / \Gamma_m$ – потенциальная фотохимическая эффективность ФС П, определяемая средневзвешенной величиной квантового выхода всех комплексов ФС П объекта, и отражающая количество активных комплексов.

2. $Y(II)=(F_m'-F)/F_m'$ – эффективный квантовый выход, как доля световой энергии, используемой комплексами ФС II в процессе электронного транспорта.

3. $NPQ=(F_m/F_m')-1$ – нефотохимическое тушение флуоресценции, характеризующее скорость тепловой диссипации в комплексах ФС II.

Определение фазы фенологического развития. Фенологические наблюдения проводили в 2011 г., используя методические указания ряда авторов (Шкутко и др., 1974; Бульгин, 1974). Фиксировали сроки прохождения следующих фенофаз: набухание, разverzание генеративных и вегетативных почек, начало и окончание линейного роста побегов, начало и окончание цветения микростробилов.

Определение фотосинтетических пигментов. Количественное определение хлорофиллов *a/b* (*Xl alb*) и каротиноидов проводили прямым спектрофотометрированием ацетоновой вытяжки на спектрофотометре СФ-46 (Сапожников, 1978), в период с января по декабрь 2001 года. Содержание пигментов рассчитывалось на сухой вес.

Определение локализации пластид в клетках мезофилла хвои. Изучение структуры клеток мезофилла проводили на препаратах не фиксированной хвои. На замораживающем микротоме "МЗП-1 Техном" из срединной части хвои выполнялись поперечные, радиальные и тангенциальные срезы толщиной 30 мкм. Микроскопирование проводили на световом микроскопе Axioscop 40 (Zeiss) в вазелиновом масле, в том числе с использованием люминесценции.

Определение водного режима тканей хвои и побегов. Исследования водного режима проводили в течение 2001 г. Для определения общей оводнённости тканей навески побега и хвои высушивали при 105 °С (до постоянного веса). Расчёт оводнённости производился в процентах от сырого веса растительных тканей.

На рисунках приведены данные, представляющие собой среднее значение параметров со стандартной ошибкой, обработанные с помощью пакета прикладных программ Statistica 6.0.

ГЛАВА III. СЕЗОННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА *PICEA PUNGENS* И *P. OBOVATA* НА ТЕРРИТОРИИ БОТАНИЧЕСКОГО САДА УРО РАН (Г. ЕКАТЕРИНБУРГ)

3.1. Сезонные изменения БФ. Максимальная эффективность ФС II по величине F_v/F_m в летний период у обоих видов достоверно не различалась и составила 0,82-0,84 (Рис. 1). Осеннее снижение значений этого параметра у *P. obovata* и *P. pungens* началось в октябре и ноябре соответственно. Более интенсивно процесс осеннего снижения значений F_v/F_m происходил у *P. obovata* с достижением минимальных значений в марте. У *P. pungens* минимальные значения этого показателя были отмечены в январе

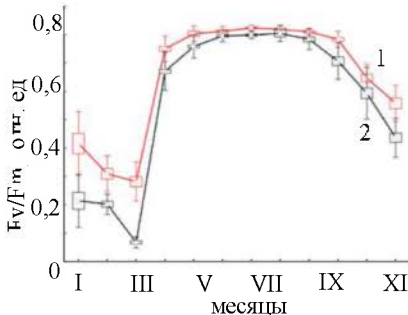


Рис. 1. Сезонная динамика величины F_v/F_m *P. pungens* (1) и *P. obovata* (2).

и сохранялись до марта. Минимальные значения F_v/F_m у *P. obovata* и *P. pungens* составили 20% и 30% от максимального летнего уровня, соответственно.

Полученные данные согласуются с результатами изучения сезонной динамики F_v/F_m у подростка *P. obovata* по уровню максимальных значений в летний период (0,82-0,85). Однако выявлено, что степень ингибирования ФСА по величине F_v/F_m в ранневесенний период значительно выше в наших исследованиях и составляет для *P. obovata* 0,15, тогда как на территории подзоны средней тайги (г. Сыктывкар) 0,45 (Яцко, 2011). Эти различия, могут по видимому, объясняться увеличением континентальности климатических условий на Среднем Урале.

При анализе полученных данных выявлено, что значения $Y(II)$ находились на максимальном уровне: у *P. obovata* с июля по октябрь, а у *P. pungens* – с июня по ноябрь (Рис. 2, а, б). Межвидовые различия значений $Y(II)$ в этот период были незначительны и практически не зависели от интенсивности света. Осенью началось снижение значений этого параметра, причем динамика изменений у *P. obovata* была плавной и растянутой во времени, с достижением минимального уровня в марте. У *P. pungens* осеннее снижение значений $Y(II)$ произошло быстрее, и минимальный уровень был достигнут уже в январе. Уровень зимнего ингибирования величины параметра $Y(II)$ составил для *P. obovata* и *P. pungens* соответственно 10% и 20% от максимума, достигнутого в течение года.

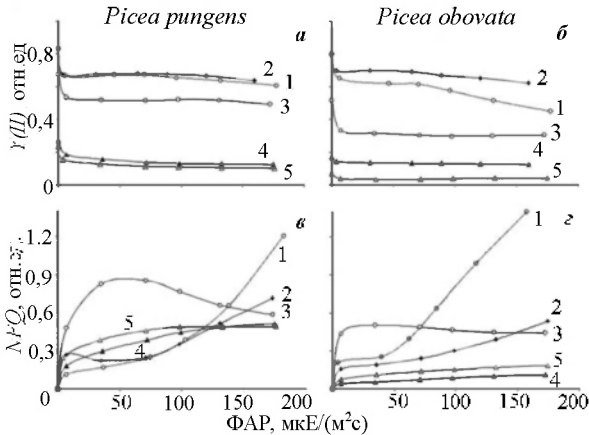


Рис. 2. Сезонные изменения световых зависимостей квантового выхода ФС II ($Y(II)$) (а, б) и нефотохимического тушения флуоресценции (NPQ) (в, г) хвои. Измерения выполнены: 1 – июнь, 2 – август, 3 – ноябрь, 4 – январь, 5 – март.

Световые кривые NPQ в летний период имели двухфазный характер (Рис 2, в, г). При включении воздействующего света слабой интенсивности наблюдалось небольшое увеличение значений NPQ. После достижения порогового уровня интенсивности света 40-60 $\text{мкЕ}/(\text{м}^2\text{с})$ у *P. obovata* и 80-100 $\text{мкЕ}/(\text{м}^2\text{с})$ у *P. pungens* происходило резкое увеличение значений этого параметра. Ранее было высказано предположение, что двухфазная структура световых кривых связана с переходом хлоропластов из низкоэнергетического в высокоэнергетическое состояние (Shavnin et al., 1999). В начале осени начались изменения уровня NPQ, которые отразились в резком снижении значений на участке световой кривой с высокой интенсивностью света, и одновременно с этим началось возрастание NPQ на участке с низкой интенсивностью света, причем у *P. pungens* это увеличение было более значительным, чем у *P. obovata*. Однако уже в

январе у обоих видов наблюдалось подавление NPQ и на участке с низкой интенсивностью света. В зимний и ранневесенний период уровень NPQ значительно подавлялся у *P. obovata* и мало зависел от величины ФАР, по сравнению с *P. pumgens*, у которой происходило постепенное, небольшое увеличение значений этого параметра по мере перехода к высокой освещенности и общее подавление значений NPQ было не таким сильным.

Полученные результаты показывают, что активность первичных ППФ у исследованных видов в летний период не отличаются по показателям Fv/Fm, NPQ и Y(II). Осеннее снижение значений этих параметров может быть связано с началом перехода растений в состояние физиологического покоя. Различия в начале осенних изменений фотохимической активности, по видимому, связаны с сезонной акклиматизацией к условиям среды.

Наблюдаемое в ноябре у *P. pumgens* и в октябре у *P. obovata* изменение NPQ при низких освещенностях, свидетельствует о нарушении перехода ФСА из низкоэнергетического в высокоэнергетическое состояние. По-видимому, это связано с трансформацией мембранной структуры хлоропластов и функциональной активности цепи переносчиков при переходе растений в состояние «зимнего» (глубокого) покоя. Наблюдаемый в зимний и ранневесенний период у *P. pumgens* невысокий уровень фотохимической активности указывает на частичное сохранение работоспособного ФСА. В отличие от *P. pumgens*, регистрируемое в состоянии покоя у *P. obovata* более сильное снижение уровня NPQ указывает на значительное подавление фотохимической активности, вплоть до полной деструкции ФСА (Ottander et al., 1995).

3.2. Сезонные изменения ЗФ Хл *a*. В зимний период амплитуда индукционной кривой на участке *O-P* минимальна за весь период годичных наблюдений, что определяет уровень минимальных значений параметра F_n с декабря по февраль у обоих исследованных видов. На индукционной кривой при этом не выявляются переходные фазы *O-I-D-P*, что свидетельствует о снижении активности ППФ в этот период (Рис. 3). Низкий уровень значений F_n свидетельствует об общем снижении потенциальной эффективности ФСА зимой. В течение всех зимних месяцев у *P. pumgens* и *P. obovata* регистрировалась низкая скорость спада флуоресценции и значительное увеличение времени достижения стационарного уровня, что отразилось на минимальных значениях \bar{F}_{max} в этот период (Рис. 4).

В марте у ели колочей отмечается резкое увеличение F_n (Рис. 3). Эти изменения существенно не влияют на значения параметров средней скорости спада (\bar{F}_{max}) (Рис. 4), что связано с особенностью формы индукционной кривой в этот период (Рис. 3). В момент включения света наблюдается быстрый рост индукционного пика (*O-P*) с достижением максимальных значений. После этого отмечается резкий кратковременный спад, а затем более медленное снижение интенсивности свечения с продолжительным периодом достижения стационарных значений, характерное для зимнего периода. Изменения \bar{F}_{max} , характеризующего активизацию ФСА, у ели колочей зарегистрированы только в апреле. Достижение уровня максимальных летних значений происходит в августе.

У *P. obovata* весенние изменения ФСА, приводящие к постепенному повышению F_n , начинаются в марте – апреле, и увеличиваются до августа – сентября (Рис. 4). Скорость спада флуоресценции постепенно паразит до июня, после чего отмечено резкое увеличение этого параметра до уровня максимальных значений, сохраняющихся в течение августа – сентября. Максимальная активность ППФ по всем анализируемым

параметрам индукционной кривой ЗФ сохраняется у ели колочей до октября и только в ноябре происходит её резкое снижение. Форма индукционной кривой в этот период не всегда повторяема в биологических повторностях и имеет полифазный вид. На участке $P-T$ индукционной кривой наблюдались перегибы, в некоторых случаях сливающиеся с основным максимумом P , либо кратковременные подьёмы P' с различной амплитудой (Рис. 3).

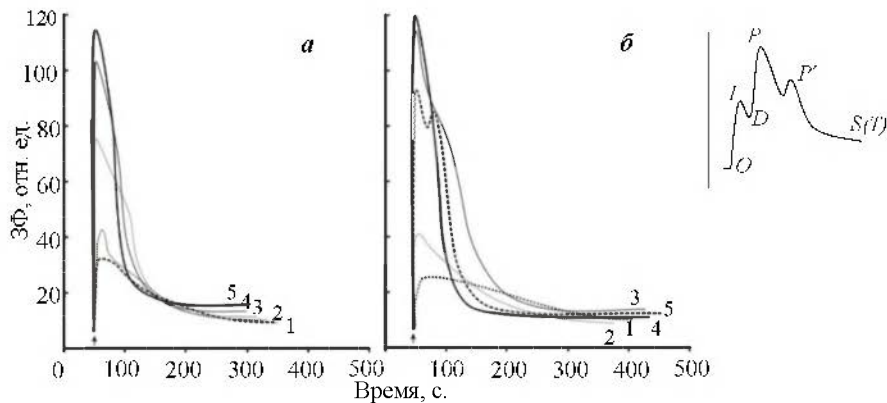


Рис. 3. Сезонные изменения индукционных кривых ЗФ хвои: **а** – *P. pungens*, измерения выполнены: 1 – январь, 2 – март, 3 – май, 4 – сентябрь, 5 – октябрь; **б** – *P. obovata*: 1 – январь, 2 – апрель, 3 – июнь, 4 – сентябрь, 5 – октябрь. Стрелкой обозначено включение света. Вставка – схематическое изображение типичной индукционной кривой ЗФ листа (Корнеев, 2002).

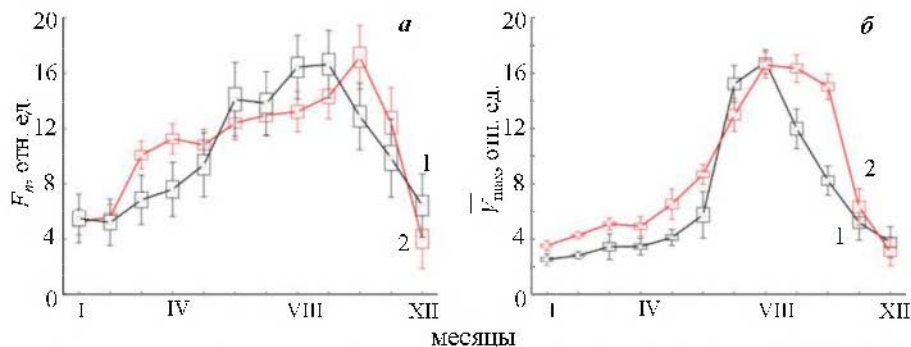


Рис. 4. Сезонные изменения: **а** – амплитуды ЗФ (F_m); **б** – средней скорости спада флуоресценции хлорофилла (V_{max}), в хвое *P. pungens* (1) и *P. obovata* (2).

Результаты проведённых исследований показывают, что в течение года трансформация ФСА, обуславливающая параметры индукции ЗФ у растений рода *Picea* характеризуется различными акклиматизационными стратегиями. Основные различия между видами елей определяются сроками начала и окончания активной фотосинтетической деятельности в вегетационный период. Зарегистрированные уровни интенсив-

ности ЗФ в летний период значительно не различаются, что свидетельствует о сходстве общего уровня структурно-функционального состояния ФСА в этот период для исследованных видов.

3.3. Сезонные изменения ТИНУФ. В зимний период у *P. obovata*, при неполном подавлении (5-15% от максимального летнего значения) низкотемпературного экстремума, наблюдается значительное повышение свечения на участке высокотемпературного экстремума. В температурных зависимостях уровня \bar{F}_0 у *P. pungens* также прослеживалось неполное подавление в зоне низкотемпературного пика, но в отличие от *P. obovata*, высокотемпературный участок уровня \bar{F}_0 значительно менее выражен (Рис. 5). Начало увеличения отношения R1 (Рис. 6, а), характеризующего эффективность захвата возбуждения в реакционном центре ФС II (Гаевский и др., 1991), отмечено у *P. pungens* в марте. Максимальные значения были достигнуты в апреле и сохранялись вплоть до июня. У *P. obovata* увеличение R1 началось в апреле и было более плавным, максимальные значения наблюдались в июне. В период с июля по сентябрь у исследованных видов отмечено небольшое снижение R1 с выходом на плато, что возможно, связано с адаптацией фотосинтетического аппарата к высоким летним среднесуточным температурам. В октябре у *P. obovata* и в ноябре у *P. pungens* происходит резкое уменьшение R1 с достижением предельно низкого уровня в ноябре и декабре соответственно (Рис. 6, а). Предельно низкие значения R2, характеризующие состояние зимнего покоя, у *P. obovata* отмечены в период с конца октября по март, а у *P. pungens* – с декабря по февраль (Рис. 6, б) достоверные межвидовые различия в этот период свидетельствуют о большей глубине покоя у аборигенного вида, по сравнению с интродуцированным.

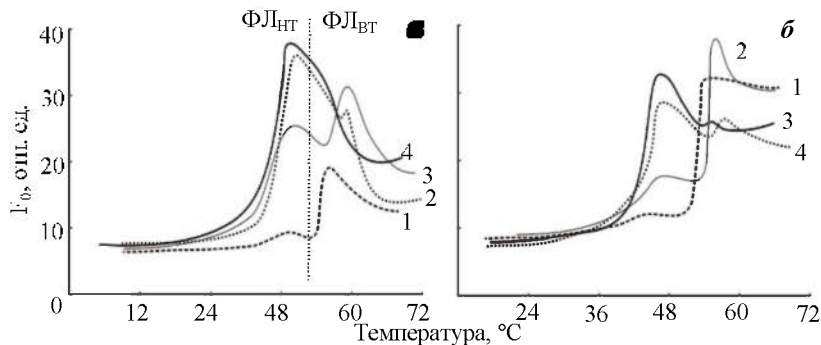


Рис. 5. Характерные температурные зависимости амплитуды F_0 у *P. pungens* (а) и *P. obovata* (б). Обозначения: ФЛ_{НТ} – участок низкотемпературного максимума; ФЛ_{ВТ} – уч. высокотемпературного максимума. Измерения выполнены: 1 – январь, 2 – март, 3 – июль, 4 – октябрь.

Причиной появления весеннего плато на графике R2 может быть замедление весенней реорганизации ультраструктуры хлоропластов, сопряженное с перераспределением пула фотосинтетических метаболитов в пользу новообразовавшейся хвои (Юшков, 1991; Робакидзе и др, 2000), либо выцветание молекул пигментов в период высокой солнечной активности при недостатке фотопротекторов. Весной наблюдается

увеличение R2, продолжающееся у *P. pungens* с февраля до марта и у *P. obovata* – с марта по май. В течение апреля - июня у *P. pungens* и мая – у *P. obovata* отмечено замедление подъёма с выходом на плато. В мае у *P. obovata* и в июне у *P. pungens* значения R2 вновь увеличивались, за счет уменьшения амплитуды уровня F_0 в области высокотемпературного пика и сохранения максимального выхода флуоресценции на участке низкотемпературного экстремума. Сохранение максимальных значений R2 продолжалось у *P. obovata* до сентября-октября, а у *P. pungens* – до ноября, далее происходило постепенное снижение R2, завершающееся выходом на уровень минимальных значений (Рис. 6, б).

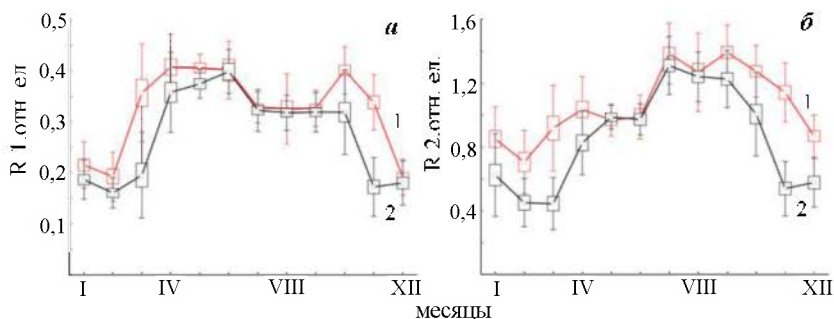


Рис. 6. Сезонные изменения параметров ТИНУФ *P. pungens* (1) и *P. obovata* (2): а – R1, б – R2.

Известно, что до 80% ХБК ФС II и ССК II локализованы в участках плотных контактов тилакоидов гран, а ХБК ФС I расположен преимущественно в межгранных участках тилакоидов стромы (Ладьгин, 1998). Учитывая неравномерность распределения Хл-белковых комплексов ФС I и ФС II в мембранах тилакоидов по отношению низко- и высокотемпературным максимумам, можно оценить структуру организации мембран хлоропластов на уровне соотношения гранальных и межгранных участков (Гаевский и др., 1991). Таким образом, характер термограмм, регистрируемых в зимний период у изученных видов елей, может соответствовать агранальному типу организации хлоропластов, практически полностью лишенных структурных единиц ФС II. Это соответствует литературным данным об ультраструктурной организации хлоропластов у *P. obovata* и *P. pungens* в зимний период, в которых указывается на сохранение тилакоидной системы и её организации в виде парных и стромальных тилакоидов (Ладанова и др., 1992; Ходасевич, 1982).

По сравнению с результатами исследований ФСА методом ТИНУФ в г. Красноярске (Пахарькова и др., 2009), для *P. obovata* на территории Среднего Урала отмечен переход от активной вегетации к осеннему снижению величины параметра R2 на месяц раньше (в октябре), весеннее повышение на месяц позже (в апреле), с меньшей глубиной физиологического покоя в зимний период. Причина подобных различий может заключаться в различных погодных-климатических условиях в периоды наблюдений. В то же время, одним из возможных факторов, влияющих на активность ППФ, может быть антропогенная стрессовая нагрузка в городской среде (Григорьев и др., 2002; Пахарькова и др., 2010).

ГЛАВА IV. РОСТ И РАЗВИТИЕ *PICEA PUNGENS* И *P. OBOVATA* НА ТЕРРИТОРИИ БОТАНИЧЕСКОГО САДА УРОРАН (Г. ЕКАТЕРИНБУРГ)

4.1. Фенологические наблюдения. Проведённые исследования позволили установить, что сроки начала набухания почек у изучаемых видов слей варьируют в пределах одной недели. Наступление фазы набухания вегетативных почек первым отмечается у *P. pungens* (11-13 V), а затем у *P. obovata* (14-16 V). Несмотря на раннее начало набухания, развёртывание вегетативных почек *P. pungens* отмечено 27-30 V, что значительно позднее по сравнению с *P. obovata* (19-21 V). Фаза развёртывания вегетативных почек более продолжительна у *P. pungens* (9-13 дней), что связано с долговременным сохранением пучка растущих хвоек под плёгчатым колпачком из внутренних чешуй почки. Плёгчатый колпачок на почках *P. obovata* разрывался и слетал с растущих хвоек за 5-7 дней, что позволяло быстро пройти фазы роста хвои в пучках, с обособления и начала линейного роста побега. Начало линейного роста побегов у *P. obovata* и *P. pungens* отмечено с 26-30 V и с 9-12 VI, соответственно. Окончание роста побегов у обоих видов наблюдалось в период с 28 VII по 3 VIII, с общей продолжительностью фенофазы у *P. pungens* 60 дней, а у *P. obovata* около 45 дней.

Фаза набухания генеративных почек началась одновременно с фазой набухания вегетативных почек. Продолжительность этой фенофазы была более короточна у *P. obovata* и составила 3-4 дня, а для *P. pungens* – 6-8 дней. Фаза развёртывания генеративных почек составила у *P. obovata* 3-4 дня, и 7-8 дней для *P. pungens*. Начало «цветения» микростробилов у *P. obovata* отмечалось 20-23 V, а его продолжительность составила 4-5 дней. После этого колоски вытягивались и темнели за 2-3 дня. У *P. pungens* начало «цветения» микростробилов отмечено 26-28 V, что на 5-7 дней позже аборигенного вида. Общее время прохождения фенофаз развития мужской генеративной сферы у *P. obovata* составило – 13-16 дней, а у *P. pungens* более продолжительный период – 22-26 дней.

Таким образом, за период наблюдений активное весеннее начало ростовых процессов отмечается немногим ранее у интродуцированного вида *P. pungens*, чем у аборигенного вида *P. obovata*. Сроки прохождения фенофаз развития мужской генеративной сферы у аборигенного вида сжаты, у интродуцента – более растянуты во времени. Задержка с пылением у *P. pungens* может быть связана с полным развитием пыльцевых зёрен, для которого необходима сумма положительных температур 360 °С, в то время как для *P. abies* – 250 °С (Кищенко, 2002). Окончание линейного роста побегов происходит практически одновременно, что свидетельствует о возможном сходстве регуляторного фактора, ингибирующего ростовые процессы. Активизация и окончание процессов побегообразования не отразились на параметрах БФ Хл, что может быть связано с изменением точки акцептирования продуктов фотосинтеза.

4.2. Сезонные изменения пигментного фонда. Минимальный сезонный уровень содержания Хл ($a+b$) у исследуемых видов выявлен в марте-апреле (0,6-0,8 мг/г) (Рис. 7). С мая идет постепенное повышение содержания Хл a и b и достижение его максимальных значений у *P. obovata* – в октябре (1,6±0.13 мг/г (при $p \leq 0.05$)), и *P. pungens* – в ноябре (1,9±0.15 мг/г (при $p \leq 0.05$)). Это, возможно, определяется снижением донорной нагрузки после окончания ростовых процессов и увеличением уровня самообеспеченности фотосинтезирующих клеток мезофилла хвои продуктами фотосинтеза. В результате, в ранне-осенний период в фотосинтезирующих клетках может

увеличиваться фотодыхание и метаболизм гликолата, определяющего активный синтез фотосинтетических пигментов (Чиков, 1987). В поздне-осенний период отмечается снижение общего содержания Хл, сопряженное с полным или частичным разрушением хлоропластов (Генкель и др., 1964). У *P. obovata* снижение начинается на месяц раньше по сравнению с *P. pungens*.

В ранне-весенний период у *P. pungens* и *P. obovata* рост отношения Хл $a/Xл b$ происходил в первую очередь за счёт большей деструкции Хл *b*. Учитывая, что практически весь Хл *b* содержится в ССК II (Ладыгин, 1998), это указывает на преимущественное выцветание ССК по сравнению с ХБК ФС в этот период. Летом максимальные величины отношения хлорофиллов достигались у исследованных видов за счёт увеличения синтеза Хл *a*. Снижение отношения Хл $a/Xл b$ ранней осенью определялось замедлением образования Хл *a* и увеличением содержания Хл *b*, что характеризует переход от "светового" типа в весенне-летний период к "теневому" типу организации ФСА осенью.

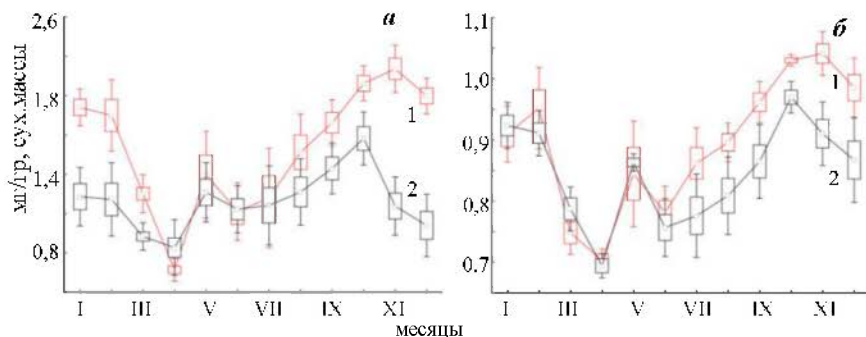


Рис. 7. Сезонные изменения пигментного фонда у *P. pungens* (1) и *P. obovata* (2): **а** – общее содержание Хл ($a+b$), **б** – содержание каротиноидов.

Сезонный минимум количества каротиноидов наблюдается в период цветения обоих видов исследованных елей, в конце мая – начале июня ($0,7 \pm 0,15$ мг/г (при $p \leq 0,05$)) (Рис. 7). Возможно, это связано с направленностью процессов синтеза в сторону образования белков, полисахаридов и других веществ (Климов, 2008), а также с расходом значительной части каротиноидов на формирование пыльцевых зерен (Ольхайнен и др., 1967). В течение лета синтез каротиноидов усиливается и у *P. obovata* их содержание достигает максимального значения в октябре ($1,0 \pm 0,1$ мг/г (при $p \leq 0,05$)), а у *P. pungens* – в ноябре ($1,15 \pm 0,16$ мг/г (при $p \leq 0,05$)).

Осенне-зимнее увеличение содержания каротиноидов сопряжено с увеличением содержания хлорофиллов, что связано с участием каротиноидов в тепловой диссипации энергии возбуждения у молекул хлорофилла при увеличении фотодинамической нагрузки на ФСА в этот период (Головко и др., 2010).

4.3. Сезонные изменения локализации пластид. Изучение особенностей клеточной структуры в течение года не выявило значимых межвидовых различий в особенностях механизма изменения локализации пластид в клетках, а также в календарных сроках начала и окончания этого процесса у обоих видов.

На поперечном срезе хвои исследованных видов имеет ромбовидную форму. Ассимиляционная ткань представлена мезофиллом, состоящим из крупных, округлых клеток, плотно облегающих центральный проводящий пучок. Складчатость клеточных стенок слабая, невыраженная. На продольном срезе хвои наблюдалось множество относительно параллельных рядов клеток, образующих последовательные слои толщиной в 1-2 клетки, ориентированные перпендикулярно проводящему пучку и радиально расширяющихся от проводящего пучка к эпидерме в поперечном сечении хвои. Соседние клеточные слои не имели плотных контактов и были разделены межклеточным пространством (Рис. 8, з). Клетки, расположенные в одном клеточном слое, имели плотные контакты друг с другом. В области плотного контакта клеточных стенок просматривалось большое количество поровых каналов, образующих кольцеобразное поровое поле вокруг клетки (Рис. 8, д).

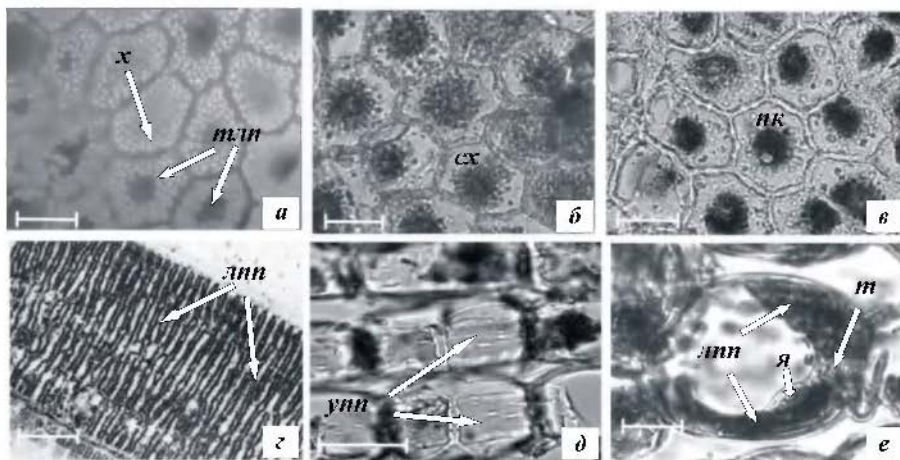


Рис. 8. Поперечные, радиальные и тангенциальные срезы хвои *Picea pungens* и *P. obovata*: *а* – поперечный срез хвои (снимок в ультрафиолетовом свете), локализация пластид по всей наблюдаемой площади клетки; *б* – поперечный срез хвои, начало процесса скучивания хлоропластов (октябрь); *в* – поперечный срез, образование плотных шарообразных скоплений – пластидных конгломератов (февраль); *з* – радиальный срез хвои, множество последовательных клеточных слоев с просматриваемыми в них ЛПП (июль); *д* – радиальный срез, клетки без протопласта, поровые поля на стенках клеток, расположенных в одном клеточном слое; *е* – тангенциальный срез, процесс слияния ЛПП вдоль плоскости клеточной стенки (октябрь). Здесь и на рис. 3: ТЛП – торообразная локализация пластид, СХ – скопление хлоропластов, ПК – пластидный конгломерат, Пп – проводящий пучок, ЭП – эпидерма, ЛПП – локальные профили пластид, УПП – участок порового поля, Т – тяж, Х – хлоропласты, Я – ядро клетки. Масштабные линейки, мкм: *а, б, в, д* – 50; *з* – 10; *е* – 10.

В вегетационный период (май – август) на поперечных срезах хлоропласты равномерно распределялись по всей наблюдаемой площади клетки. Кроме этого, наблюдались клетки, у которых расположение хлоропластов могло иметь форму торообразной локализации (Рис. 8, *а*). В этом случае хлоропласты размещались равномерно по

всему периметру клеточных стенок за исключением небольшого участка центральной части клетки. Торообразная локализация хлоропластов в клетке в большей степени наблюдалась на поперечных срезах в срединных и центральных участках хвои.

В летний период на радиальных срезах хвои отмечено, что на видимой плоскости сечения клеток мезофилла хвои хлоропласты размещались в один ряд, но не во всём объёме клетки и вдоль клеточных стенок, а строго вдоль двух латеральных клеточных стенок (Рис. 9, *а*). При этом пластиды не наблюдались в зоне порового поля клетки и в области соприкасающихся стенок клеток в одном клеточном слое. Таким образом, в клетке, вдоль двух латеральных стенок, обращённых в сторону межклеточного пространства, сгруппированные хлоропласты формировали два плоских локальных пластидных профиля (ЛПП). Срединная часть клетки между двух ЛПП в области порового поля была прозрачна и, предположительно, занята большой центральной вакуолью. Ядро было прижато к латеральной клеточной стенке и располагалось в одном из ЛПП. Локализация хлоропластов на тангенциальных срезах в этот период была аналогична наблюдениям на радиальных срезах.

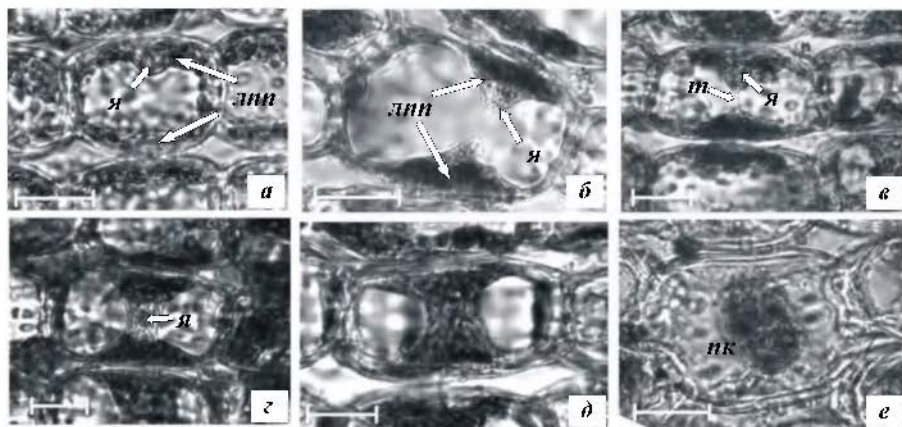


Рис. 9. Этапы скучивания хлоропластов, отмеченные на радиальных срезах хвои: *а* – июль, локализация хлоропластов в локальных пластидных профилях вдоль латеральных клеточных стенок; *б* – август, начало процесса перемещения хлоропластов; *в* – сентябрь, образование тяжа между локальными пластидными профилями; *г* – октябрь, перемещение ядра в область порового поля клетки; *д* – ноябрь, стягивание пластид к ядру; *е* – февраль, образование плотного пластидного конгломерата. Масштабные линейки – 50 мкм.

Первые изменения во внутренней структуре клетки, предположительно связанные с началом процесса скучивания пластид, наблюдаются на радиальных срезах хвои, при появлении тонких Н-образных тяжей между ЛПП в экваториальной части клетки (Рис. 9, *б*, *в*). Встречаемость этих образований в августе носит единичный характер. В сентябре количество клеток с начальными этапами процесса релокализации пластид на радиальных срезах увеличивается, но изменений в расположении пластид на поперечных и тангенциальных срезах не наблюдается. Отхождение пластид от периферии клетки, наблюдаемое на поперечных срезах хвои, фиксируется только с начала октября

(Рис. 9, б), в то же время на радиальных срезах хвои отмечаются клетки с протопластными тяжами шириной 6 ± 2 мкм, содержащими либо ядро, либо небольшие группы хлоропластов (Рис. 9, в). На тангенциальных срезах, выполненных в этот период, отмечается, что ядро смещается из одного из ЛПП и занимает промежуточное положение между ними, при этом оно прижато к одной из стенок в области порового поля клетки. В период с ноября по декабрь у большинства клеток, прилегающих к проводящему пучку, на радиальных срезах хвои наблюдается увеличение ширины тяжа между ЛПП до 9 ± 2 мкм. Внутри тяжа локализуется ядро и большое количество хлоропластов (Рис. 9, д). На тангенциальных срезах в этот период отмечается слияние локальных пластидных профилей путём перемещения пластид вдоль клеточных стенок к ядру (Рис. 8, е). На поперечных срезах хвои также наблюдается значительное стягивание хлоропластов с образованием рыхлого скопления вокруг ядра, прижатого к клеточной стенке.

В феврале на поперечных срезах отмечено, что скопление пластид значительно уплотняется, образуя пластидный конгломерат (ПК) (Рис. 8, в). Отдельные хлоропласты уже не просматриваются, однако при повреждении ПК видно, что пластиды сохраняют свою дискретность. ПК принимает шарообразную форму, отходит от клеточной стенки и занимает центральное положение в клетке. На радиальных срезах в этот период зафиксировано значительное перераспределение объёма протопласта из ЛПП в к разрастающемуся тяжу. Весь объём протопласта, содержащего плотно упакованные пластиды и ядро, сосредоточен в экваториальной части клетки (Рис. 9, е). Контакт ПК с участком латеральных клеточных стенок сохраняется лишь частично, и структура конгломерата принимает плотную шарообразную форму. На тангенциальных срезах также отмечается образование плотного ПК прижатого к клеточной стенке, или в отдельных случаях западающего центральное положение в клетке.

Подобная структура клетки сохраняется до марта. В большей степени процесс редокализации хлоропластов отмечен в клетках толщиной 30-40 мкм, расположенных в области проводящего пучка, и практически не затрагивает клетки толщиной 15-20 мкм, находящихся в субэпидермальных клеточных слоях. При переходе к активной вегетации в весенний период процесс расхождения пластид происходит очень быстро в апреле. Первыми в область латеральных стенок, обращённых к межклеточному пространству, перемещаются хлоропласты, затем ядро смещается в один из локальных пластидных профилей. К концу апреля у *P. pungens* наблюдается уже полностью летняя структура клетки, а у *P. obovata* этот процесс проходит с небольшим запаздыванием.

По результатам электронной микроскопии в литературе описано наличие в клетках хвои елей на протяжении всего года большой центральной вакуоли (Ладанова, 1992; Заирова, 1999). В случае роста тургорного давления при снижении осмотического потенциала большая центральная вакуоль оказывает механическое воздействие на хлоропласты путём поджимания их к стенке клетки. В результате в клетке формируется оптимальное распределение пластидома и цитозоля в пластичной форме клетки, с учётом возможности прогибания плоскости латеральных клеточных стенок в область межклеточного пространства. Образование торообразной локализации пластид также может быть связано с значительным прогибанием центральной части латеральной клеточной стенки, обладающей наибольшей степенью возможного искривления, в область межклеточного пространства и образованием участка плотного контакта с клетками из выше-, и нижележащих слоев. В результате, в месте контакта клеточных стенок, может образовываться «пятно» со сниженным уровнем диффузии CO_2 , в котором отсутствуют хлоропласты.

Уровень осмотического потенциала клетки в значительной степени зависит от содержания водорастворимых углеводов в клетке, варьирующих в течение года (Soikelli, 1980). Отмечено, что в хвое второго года у елей в летний период содержание моно- и полисахаров снижается, с постепенным повышением их содержания осенью, и достижением максимального уровня в зимний период (Neish, 1958; Хлебникова и др., 1963; Новицкая, 1971; Кищенко и др., 1997; Робакидзе и др., 2000). Одним из следствий этих сезонных изменений может являться снижение осмотического потенциала в осенне-зимний период в тканях хвои (Beadle et al., 1978; Soikelli, 1980). Депонирование сахаров происходит преимущественно в вакуолярном компартменте клетки, что формирует снижение осмотического потенциала и увеличение гидростатического давления (Kivimäenpää et al., 2003). Таким образом, активная ассимиляционная работа ФСА при снижении скорости оттока углеводных метаболитов из клетки в осенний период может обуславливать перераспределение объёмов цитозоля и вакуолярного компартмента с последующим изменением внутриклеточной структуры (Андреев, 2001). В процессе перемещения хлоропластов от латеральных клеточных стенок к ядру, возможно обусловленного внутриклеточным накоплением сахаров, происходит снижение фотосинтетической активности. Образование ПК в клетке сопряжено с минимальным уровнем функциональной активности ППФ (Овсянников и др., 2014).

4.4. Сезонные изменения водного режима. На протяжении всего года оводнённость хвои *P. pungens* была выше по сравнению с *P. obovata*. Минимальная оводнённость хвои в сезонной динамике отмечена в период с мая по июнь, и составила у *P. pungens* $48 \pm 1.2\%$ (при $p \leq 0.05$), а у аборигенного вида *P. obovata* - $45 \pm 1.4\%$ (при $p \leq 0.05$). С августа у обоих видов отмечалось постепенное увеличение содержания воды с достижением максимальных значений в зимний период до $59 \pm 0.8\%$ (при $p \leq 0.05$) у *P. pungens* и $56 \pm 1.4\%$ (при $p \leq 0.05$) у *P. obovata*. Начало постепенного снижения общей оводнённости, при наступлении вегетационного периода, зафиксировано у обоих видов с марта (Рис. 10). В отличие от хвои, сезонная динамика оводнённости побегов не различалась между видами и характеризовалась уровнем минимальных значений в зимний период ($45-47\%$) и максимальным содержанием воды летом ($56-58\%$) (Рис. 10).

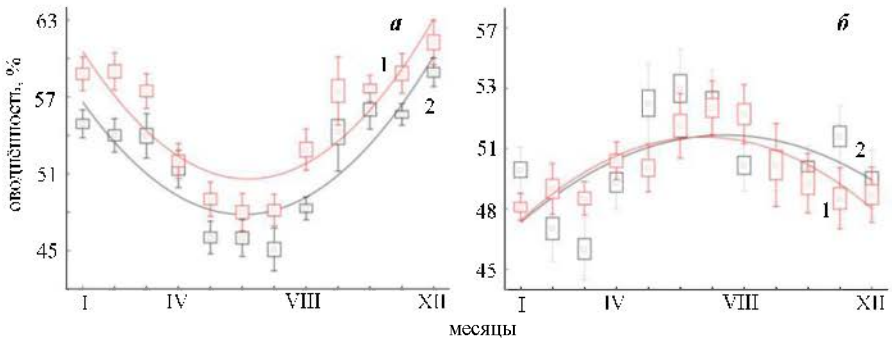


Рис. 10. Аппроксимация полиномиальной зависимостью сезонной динамики общей оводнённости *P. pungens* (1) и *P. obovata* (2): **а** – хвоя, **б** – побег.

Одним из основных факторов, обеспечивающих значительный уровень оводнённости растительных тканей, является высокое содержание осмотических активных веществ, способных связывать значительное количество воды: моно- и олигосахаридов в вакуоли и гидрофильных коллоидов белковой природы в цитоплазме клетки (Усманов и др., 2001). Накопление этих веществ обуславливает снижение осмотического потенциала, и поступление воды в клетку (Медведев, 2013). В связи с этим, увеличение общей оводнённости хвои в ранне-осенний период может быть связано с сохранением высокой фотосинтетической активности, обеспечивающей синтез сахаров и уменьшения оттока фотоассимилятов из клетки. Поддержание высокой оводнённости хвои в зимний период – с отсутствием транспирации (Золотёнков, 1969; Чубарян и др., 1965).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В течение года ФСА растений претерпевает сезонную структурно-функциональную трансформацию, обеспечивающую связь между потенциальной фотосинтетической способностью и сезонной потребностью в продуктах фотосинтеза у растения и включающую перераспределение потока фотоассимилятов между различными точками акцептирования.

Максимальная степень ингибирования работы ФСА в течение года у исследованных видов елей приходится на февраль-начало марта. Пластиды в клетке образуют скопления, что может обуславливать значительное снижение ассимиляции CO_2 (Tanaka, 2007). Во внутренней структуре хлоропластов преобладает «агранулярный» тип организации. Изменяется мембранная структура тилакоидов, что ведёт к уменьшению активности цепи переносчиков между фотосистемами. На уровне ППФ это проявляется в значительном снижении потенциальной фотосинтетической эффективности. Полученные результаты свидетельствуют о сопряженности сезонных структурно-функциональных изменений ФСА хвои. Анатомические и физиологические показатели этих изменений могут использоваться для диагностики глубины «зимнего» (глубокого) покоя у исследованных видов.

Более ранние сроки весенней активации первичных процессов фотосинтеза у интродуцированного вида *P. pungens* свидетельствуют о работе эффективных физиологических механизмов репарации ФСА хлоропластов и, как следствие, об ускорении выхода из состояния «зимнего» покоя относительно аборигенного вида *P. obovata*. Данное явление может служить показателем различий в акклиматизационных стратегиях при сезонных изменениях условий среды.

В апреле ФСА елей претерпевает структурные и функциональные изменения, способствующие повышению его активности. Пластиды занимают в клетке положение вдоль латеральных клеточных стенок, в непосредственной близости от межклеточного пространства. В хлоропластах восстанавливается «гранулярная» структура с увеличением количества участков мембран содержащих ФС II. Параметры потенциальной фотосинтетической эффективности и активности переносчиков электронов между фотосистемами увеличиваются и выходят на уровень, характерный для периода летней вегетации. Однако, по результатам наших физиологических наблюдений для исследованных видов и по литературным данным (Ладанова, 1992), описывающим период интеркалярного роста в меристематических тканях хвои, активация ростовых процессов начинается на месяц позднее. Невыраженность зои акцептирования в этот переходный период может формировать в хлоропластах избыток продуктов ассимиляции и снижать скорость электронного транспорта между фотосистемами, а также ингибировать

фотосинтез в целом (Пьятков и др., 1994). В данном случае замещающим акцептором - демпфирующей системой, снимающей окислительный стресс и восстанавливающей гомеостаз ФСА, может быть, отмеченное в литературе у ели (Кищенко, 2000; Рабакидзе, 2000) активное накопление крахмала.

Начало развития вегетативных и генеративных побегов – периода «активного» роста, у исследованных видов происходит практически одновременно в мае. В этот период регистрируемые параметры процесса тушения флуоресценции хлорофилла и кваптовый выход ФС II характеризуются максимальным уровнем значений. В летний период оводненность хвои низкая, а побегов – высокая. Окопчение развития генеративной сферы в июне и линейного роста побегов в августе не отразилось на параметрах флуоресценции хлорофилла. Сохранение максимально высокой активности ФСА в этот период, вероятно, связано с балансовым перераспределением потока фотоассимилятов в направлении корневой системы (Юшков, 1991), дифференциацией тканей проводящей системы (Гепкель, 1964) и закладкой почек (Ладапова, 1992), которые характеризуют период «скрытого» роста.

В начале осени, в условиях снижающихся среднесуточных температур и продолжительности светового дня, максимальные значения потенциальной фотохимической эффективности свидетельствуют о сохранении активного состояния ФСА у аборигенного вида до сентября-октября, и до ноября – у интродуцированного вида ели. Водный режим в осенний период характеризовался уменьшением содержания воды в побеге и увеличением оводненности хвои, при этом водоудерживающая способность тканей возрастает. Вероятно, это связано с увеличением количества растворимых углеводов и высокомолекулярных коллоидных веществ (Кищенко, 2000), снижающих осмотический потенциал клетки. Процесс перемещения и скопления хлоропластов вблизи ядра, предположительно, может быть обусловлен избирательной локализацией и накоплением в клетке осмотически активных соединений, формирующих различное гидростатическое давление в вакуолярном и цитозольном компартменте. Максимальный сезонный уровень содержания хлоропластов и сохранение содержащих ФС II мембранных структур хлоропластов, на которое указывают данные регистрации ЗФ, может объясняться сбросом углеводов продуктов метаболизма на внутриклеточный синтез белково-липидных мембранных компонентов ламелярной системы и новых хлоропластов (Кшимова, 1990). Таким образом, акцепторная функция точек «скрытого» роста в течение осени снижается и происходит переориентация клетки с экспорта на внутриклеточное использование фотоассимилятов, сопряжённое с процессами закашивания (Гумапов, 1979), которые способствуют подготовке растения к отрицательным температурам в зимний период.

Выводы

Результаты исследований позволяют сделать следующие выводы:

1. Методом регистрации параметров флуоресценции хлорофилла *a* установлено, что весеннее увеличение активности первичных процессов фотосинтеза происходит раньше и снижается при уходе в зимний покой – позже, у интродуцированного вида *P. pungens*, относительно аборигенного вида *P. obovata*, что может свидетельствовать о различных акклиматизационных стратегиях в условиях сезонных изменений внешней среды на Среднем Урале.

2. На территории Ботанического сада УрО РАН (г. Екатеринбург) сроки начала и окончания периодов активного роста побегов у исследованных видов практически не различаются и не влияют на активность первичных процессов фотосинтеза. Продол-

жительность прохождения фаз генеративного развития у аборигенного вида характеризуется более сжатыми сроками относительно интродуцированного вида ели.

3. Установлено, что в течение года общее количество хлорофиллов и каротиноидов в хвое повышалось до максимального уровня поздней осенью и снижалось на 20% у *P. obovata* и на 30% – у *P. pungens* в ранневесенний период.

4. Снижение функциональной активности первичных процессов фотосинтеза в зимний период составляет у *P. pungens* около 70% и 80 % у *P. obovata* от годовичного максимума, что свидетельствует о проявлении большей глубины «зимнего» (глубокого) покоя растений у аборигенного вида ели.

5. Процесс активного перемещения хлоропластов и ядра в осенне-зимний период сопряжен с началом сближения параметров интенсивности флуоресценции. Максимальное снижение функциональной активности ФС II совпадает с периодом наблюдения в клетках наибольшего сгущения хлоропластов в феврале-марте.

6. Сезонная амплитуда изменений оводнённости тканей хвои составляет 10-15%, и побегов 5-7%. Характер изменений оводнённости тканей хвои и побегов у исследованных видов имеет антипатную направленность, с высокой увлажнённостью побегов и низкой в хвое – летом, и низкой увлажнённостью побегов и высокой хвои – зимой, что может быть связано с избирательной локализацией продуктов фотосинтеза в тканях растений в течение года.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ

Статьи в периодических изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. **Овсянников, А. Ю.** Сезонные изменения термоиндуцированных переходов пулевого уровня флуоресценции хлорофилла у интродуцированных и местных видов растений рода *Picea* на среднем Урале. / А. Ю. Овсянников, С. А. Шавнин // Хвойные борсающей зоны. – 2013. – XXXI. – № 3-4. – С. 67-70.

2. **Овсянников, А. Ю.** Сезонная динамика водного режима растений рода *Picea* на Среднем Урале / А. Ю. Овсянников, С. А. Шавнин // Известия ОГАУ. – 2013. – № 6(44). – С. 190-193.

3. **Овсянников, А. Ю.** Сезонные изменения активности фотосистемы II и локализации хлоропластов в клетках хвои растений рода *Picea* (PINACEAE) / А. Ю. Овсянников, Л. А. Семкина // Бот. журн. – 2014. – Т. 99, № 9. – С. 977-988.

Статьи в прочих изданиях:

4. **Овсянников, А. Ю.** Осенне-зимние изменения фотосинтетического аппарата у растений рода *Picea* / Биология – наука XXI века: Тезисы 6й Пушчинской школы-конференции молодых учёных (20-24 мая 2002). Пушдино, 2002. – С. 27.

5. **Овсянников, А. Ю.** Динамика сезонных изменений пигментного комплекса у *Picea pungens* и *P. obovata* / Популяционная экология и интродукция растений: Тр. Ботанического сада УрО РАН, вып. 2. - Екатеринбург. - 2003. – С. 124-130.

6. **Овсянников, А. Ю.** Сезонные изменения пигментного состава у *P. pungens* и *P. obovata* / Исследования молодых ботаников Сибири: Тезисы докладов II молодёжной конференции. Новосибирск. – 2004. – С. 47-48.

7. **Овсянников, А. Ю.** Использование флуоресцентных параметров хлорофилла для описания физиологического состояния фотосинтетического аппарата хвои деревь-

ев рода *Picea* / Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: Мат. Конференции молодых учёных (19-23 апреля 2004). Екатеринбург. – С. 162-164.

8. **Овсянников. А. Ю.** Сезонные изменения термоиндуцированных кривых флуоресценции хлорофилла у растений рода *Picea*: Мат. I (IX) междунар. конф. молодых ботаников в Санкт-Петербурге (21-26 мая 2006). Санкт-Петербург. – 2006. – С. 177.

9. **Овсянников. А. Ю.** Использование флуоресцентных параметров хлорофилла для описания первичных процессов фотосинтеза на примере растений рода *Picea* / Биоразнообразие растительного мира: Мат. IV междунар. науч. семинара, – Екатеринбург. – 2006. – С. 50-55.

10. **Овсянников. А. Ю.** Видовые особенности адаптационного потенциала растений рода *Picea* в условиях интродукции на Урале: Современные проблемы интродукции и сохранения биоразнообразия: Мат. Междунар. науч. конф. (26-29 июня 2007), Воронеж. – Издательско-полиграфический центр Воронеж. Гос. ун-в. – 2007. – С. 223-227.

11. **Овсянников. А. Ю.** Видовые особенности адаптационного потенциала растений рода *Picea* / Биологическое разнообразие. Интродукция растений: мат. 4й Междунар. науч. конф. (5-8 июня 2007). Санкт-Петербург. – 2007. – С. 66-67.

12. **Овсянников. А. Ю.** Использование медленной индукции флуоресценции хлорофилла для изучения фотосинтетического аппарата у местных и интродуцированных видов растений рода *Picea* / Итоги интродукции и селекции травянистых растений на Урале: сб. науч. ст., вып. 2, Изд. Ур. Унив. – Екатеринбург. – 2008. – С. 171-179.

13. **Овсянников. А. Ю.** Морфофизиологическая периодичность растений рода *Picea* в условиях интродукции на Урале / Актуальные проблемы биологии и экологии: мат. докл. XV Всеросс. мол. науч. конф. (14-18 апреля 2008). Т. III. Сыктывкар. – 2008. – С. 213-215.

14. **Овсянников. А. Ю.** Использование флуоресцентных параметров хлорофилла для описания физиологического состояния фотосинтетического аппарата хвои растений рода *Picea* / Актуальные проблемы биологии и экологии: мат. докл. XVIII Всеросс. мол. науч. конф. (4 – 8 апреля 2011). Сыктывкар. – 2011. – С. 262-265.

15. **Овсянников. А. Ю.** Особенности клеточной ультраструктуры хвои растений рода *Picea* в зимний период: тез. докл. II (X) Междунар. ботан. конф. мол. уч. в Санкт-Петербурге (11-16 ноября 2012). Санкт-Петербург. – 2012. – С. 50.