

Н.А.Иванова
Э.Р.Юмагулова

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ
И ТИПЫ СТРАТЕГИИ СОСУДИСТЫХ
РАСТЕНИЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ**

Монография



Издательство
Нижевартовского государственного
гуманитарного университета
2009

ББК 26.222.7

И 21

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета
Нижевартовского государственного гуманитарного университета

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор *Г.Г.Борисова*;
кандидат биологических наук, доцент *Г.М.Некрасова*

Иванова Н.А., Юмагулова Э.Р.

И 21 **Эколого-физиологические механизмы адаптации и типы стратегии сосудистых растений верховых болот:** Монография. —
Нижевартовск: Изд-во Нижеварт. гуманит. ун-та, 2009. — 186 с.

ISBN 978–5–89988–627–7

Монография посвящена изучению структуры биомассы, функциональных и биохимических особенностей сосудистых растений верховых болот Среднего Приобья. Выявлено, что растения верховых болот характеризуются низкой интенсивностью фотосинтеза, дыхания и водного режима. Изученные виды имели различную степень выраженности первичных типов стратегии с высоким преобладанием стресс-толерантных свойств.

Работа адресована специалистам по физиологии растений, ботанике, экологии, преподавателям и студентам учебных заведений эколого-биологического профиля, природопользователям.

ББК 26.222.7

ISBN 978–5–89988–627–7

© Иванова Н.А., Юмагулова Э.Р., 2009

© Издательство НГГУ, 2009

ВВЕДЕНИЕ

Значительные антропогенные воздействия на экосистемы привели к ухудшению общего экологического состояния биосферы, нарушению естественного круговорота и баланса углерода. Происходит смена растительности [Моисеев и др., 2004; Мао и др., 2004]. В связи с этим большое значение приобретают исследования по проблеме адаптации растительных организмов к изменению окружающей среды. Проблема адаптивности биологических систем относится к «вечным». Еще Ч.Дарвин отмечал, что «адаптация» является наиболее часто упоминаемым биологическим феноменом. В начале XXI века мало, что изменилось и «адаптация» по-прежнему в центре внимания.

Характерной чертой Западно-Сибирской равнины является чрезвычайно высокая заболоченность, достигающая 36% от всей площади [Валеева, Московченко, 2001].

Болотные экосистемы выполняют комплекс важных экологических функций в биосфере: климатическую, геоморфологическую, гидрологическую, обеспечивают сохранение генофонда живых организмов.

Болота, в том числе верховые — уникальные экосистемы биосферы постоянного стока атмосферного углерода, накапливаемого в виде торфа, обладающие одним из главных углеродных пулов в биосфере [Вомперский, 1994; Нифонтова, Маковский, 1995; Ефремова и др., 1997; Лисс и др., 2001; Инишева, Головацкая, 2002].

Свойства болотных экосистем в значительной степени определяются видовым разнообразием растений, занимающих разные экологические ниши [Woodward, 1996; Chapin et al., 1996; Лапшина, 2003]. Прогноз изменения растительных сообществ болот должен быть основан на детальном исследовании их видового разнообразия, экофизиологических и биохимических механизмов адаптации. Для решения этой задачи в экологии растений выделяют функциональные типы растений (ФТР) — надвидовые группы, сходным образом реагирующие на изменение условий среды обитания. Изучением «жизненных стратегий» растений занимались такие исследователи, как J. MacLeod [1884, по Hermy, Stieperaete, 1985]; Л.Г.Паменский [1935, 1938]; G.E. Hutchinson [1959]; R.H. MacArthur и E.D. Wilson [1967]; E.R. Pianka [1970,

1974, 1981]; J.Grime [1974, 1977]; Б.М.Миркин, Л.Г.Наумова [2005]; Т.А.Работнов [1985, 1992]; В.И.Пьянков, Л.А.Иванов [2001, 2002]. В первой половине XIX столетия они впервые были выделены Л.Г.Раменским [1935, 1938], как «ценобиотические типы» — виоленты, пациенты, эксплеренты, а затем Дж.Граймом [Grime, 1977, 1979; Grime et al., 1988] как экологические стратегии (ЭС), основанные на относительной скорости роста (RGR) и морфологических индексах. Переоткрытие типов стратегий Раменского Граймом было один к одному [Миркин, Наумова, 2005], что дало основание именовать систему стратегий растений — системой Раменского-Грайма и использовать названия первичных стратегий: С — конкурент, S — стресс-толерант, R — рудерал. ЭС — это наиболее общие способы выживания растений в сообществах и экосистемах [Усманов и др., 2001; Рахманкулова и др., 2001].

Комплексное исследование биопродуктивности растений верховых болот, физиологических и биохимических особенностей позволит глубже понять механизмы, лежащие в основе реализации разных типов адаптивных стратегий, прогнозировать поведение растительности в условиях изменяющегося климата, антропогенной нагрузки, осуществлять мероприятия направленные на охрану болотных экосистем, сохранение генофонда живых организмов.

В представленной работе проведено изучение особенностей биопродуктивности, структуры биомассы, выраженности первичных типов экологической стратегии, физиологических и биохимических механизмов адаптации у сосудистых растений верховых болот бореальной зоны Среднего Приобья. Проведена идентификация типов экологических стратегий (ЭС) на основе морфологических признаков, изучены основные функциональные параметры: фотосинтез, дыхание, транспирация, особенности синтеза пигментов и основных органических соединений, связанных с углеродным, азотным обменом, показана их корреляция с выраженностью типов стратегии. Кроме того, изучено содержание в листьях растений: свободной и связанной воды, их водопоглощающей и водоудерживающей способности.

Глава 1

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ТИПЫ СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ

1.1. Физиологические особенности растений с разными типами экологических стратегий

Формирование различных типов адаптивных стратегий растений явилось результатом длительной «адаптивной эволюции» экофизиологических свойств растений [Ackerly et al., 2000].

Показано, что в силу высокой лабильности физиологические процессы трудно использовать непосредственно для идентификации типов стратегии растений, поэтому в научной литературе предложены стабильные признаки структуры растений, ростовых параметров, которые можно использовать параллельно с физиологическими процессами — фотосинтезом, дыханием и т.д. [Пьянков, Мокроносков, 1993; Пьянков, Иванов, 2000; Рахманкулова, Усманов, 2000; Рахманкулова и др., 2001].

1.1.1. Проблема роста и распределение биомассы по органам растений

J. Grime в качестве одного из главных критериев для выделения экологических стратегий предлагает максимальную RGR (скорость роста) [Grime, 1979; Grime et al., 1988].

Растения разных экологических групп значительно различаются по абсолютной массе растений и по количественному вкладу основных органов в общую биомассу [Пьянков, Иванов, 2000; Иванов, 2001]. Поэтому изучение «структуры биомассы», т.е. распределения сухой биомассы по органам растения, является очень важным в исследовании проблемы скорости роста растений.

В ряде работ отечественных авторов [Усманов и др., 1989, 1990, 1995; Марков, Плещинская, 1987; Пьянков, Иванов, 2000; Рахманкулова, Усманов, 2003] преимущественно рассматривается влияние условий обитания и абиотического стресса на изменение

параметров структуры биомассы. Отмечено, что наиболее изменчивыми являются признаки стебля — сухая масса, доля ее от массы побега. Оптимумы развития надземных и подземных органов в градиенте условий различны для растений разных экологических стратегий [Усманов и др., 1995].

В работах авторов [Grime, Hunt, 1975; Poorter, Remkes, 1990; Lambers, Poorter, 1992] показано, что виды, произрастающие в неблагоприятных местообитаниях, обладают генотипически обусловленной низкой скоростью роста, которая сохраняется даже в оптимальных условиях.

Для изучения скорости роста и мощности фотосинтетического аппарата растений предложены морфологические индексы растений: LMR — (индекс листьев), LAR — (отношение площади листьев к массе растения), SLA — (площадь единицы массы листьев).

Данные о связи скорости роста растений с параметрами листьев в литературе противоречивы, что связано с недостаточно глубоким изучением данной проблемы.

При исследовании 130 видов диких растений Poorter [1991] показал, что RGR может сильно различаться по величине с менее 50 мг/г×сут. у некоторых проростков древесных растений до 300 мг/г×сут. у некоторых травянистых видов. У C₃ травянистых видов растений интенсивность RGR на 80—90% зависит от LAR.

Данные о значениях LAR и его компонентов LMR и SLA у растений с разной скоростью роста противоречивы. В исследованиях Poorter, Remkes; Lambers, Poorter; Garnier, [1990, 1992, 1992] показано, что растения с высокой скоростью роста имеют более высокие значения LAR и его компонентов LMR и SLA. Однако V.I.Pyankov et al., [1998], наоборот, показали, что растения с разными типами стратегий, отличающиеся по скорости роста, не различались по LMA — показателю обратному SLA. P.B.Reich et al., [1998 a] при изучении проростков древесных видов не нашли сильной положительной связи между RGR и LMR. При исследовании 70 видов травянистых растений показано [A.Van der Werf et al., 1998], что у однодольных видов скорость роста в большей степени зависит от LAR, чем SLA, а у двудольных от NAR (скорости нетто-ассимиляции). Korner, Renhardt, [1987] на 49 видах растений, произрастающих на разных высотах (600 и 2600—3200 м)

и существенно различающихся по общему габитусу, не нашли у изученных групп достоверных различий по показателю LMR.

Таким образом, в научной литературе показано, что различия в интенсивности роста и устойчивости у разных видов растений в значительной степени определяются особенностями накопления биомассы в органах конкретных видов.

J.P.Grime [1979] классифицировал медленно растущие растения как «стресс-толеранты», а быстро растущие виды как «конкуренты» и «рудералы».

Конкуренты проявляют морфогенетическую пластичность в распределении биомассы между разными органами при действии стресса, что связано с их высокой скоростью роста. У рудералов (быстрорастущих неустойчивых видов, среди которых много представителей C_4 растений) в благоприятных условиях высокие значения относительной скорости роста обеспечиваются увеличением LAR [Poorter, Bergkotte, 1992].

Роль в экологической адаптации низкой скорости роста F.S.Chapin [1980], J.P.Grime и R.Hunt [1975] объясняют разными причинами: медленно растущие виды имеют низкие требования к ресурсам и поэтому имеют преимущества в условиях их лимитирования; функционируют ближе к оптимальной скорости роста при неблагоприятных внешних условиях; имеют меньшую скорость включения продуктов фотосинтеза и элементов минерального питания в структурную биомассу, резервируя их часть.

Низкая скорость роста растений, на наш взгляд, обеспечивает сбалансированность всех физиологических процессов и минимальные повреждения организма в неблагоприятных экологических условиях. У медленно растущих видов естественный отбор идет в направлении формирования признаков, связанных с низким значением SLA: развития склеренхимы, кутикулы, лигнина, синтеза защитных соединений вторичного обмена [Lambers, Poorter, 1992; Прокопьев, 2001], что объясняется особенностями их обитания. Скорость роста и высота растения в определенном соотношении также связаны друг с другом [Niklas, 1994].

По мнению некоторых исследователей [Tilman, 1991; Lambers, Poorter, 1992], быстро и медленно растущие растения отличаются по распределению биомассы между органами (показатель SRR с англ. «shoot : root ratio» — отношение побег : корень). Растения

с высокой скоростью роста в оптимальных условиях обладают меньшей долей корней в общей биомассе, по сравнению с медленно растущими видами. Однако такая закономерность не подтверждается E.Garnier [1991, 1992]; S.K.Gleeson, D.Tilman, [1994]; J.F.Farrar [1980]. С другой стороны, виды с высоким ростовым потенциалом способны к быстрому увеличению относительной массы подземной части при минеральном и водном стрессе [Lambers, Poorter, 1992; Valverde et al., 1997], хотя это проявляется не всегда [Hirose et al., 1988].

Согласно мнению некоторых авторов, SLA может быть ключевым параметром при определении экологического статуса растений [Westoby 1998, Westoby et al., 1998], т.к. тесно связан с производительностью растений, произрастающих в естественной среде [Reich, 1998], по этому вопросу пока нет единого мнения [Van der Werf et al., 1998]. SLA зависит от концентрации в листьях углеводов и вторичных метаболитов и указывает на плотность листовой пластинки [Lambers, Poorter, 1992].

В исследованиях Poorter, Farquhar, [1994] показано, что у дикорастущих растений с разной скоростью роста наблюдается положительная корреляция между показателями RMR и транспирацией, рассчитанной на единицу листовой поверхности.

Вес, размеры растений, особенности структуры биомассы являются интегративными показателями функциональных и ростовых процессов, поэтому они являются наиболее информативными показателями [Keddy, 1992 a, b; 1993] и предложены для выделения адаптивных типов стратегии растений.

В настоящее время на основе дискриминантного анализа для выделения типов стратегии растений отобраны наиболее информативные показатели: масса стебля, листьев, генеративных органов, высота растений [Hills et al., 1994].

1.1.2. Скорость роста и функциональные особенности растений

Основные различия между представителями экологических типов стратегий связаны, как показано ранее, с продукционными параметрами: скоростью роста, массой растений, распределением

биомассы по органам, которые в свою очередь отражают интенсивность и скоординированность физиологических процессов (фотосинтеза, дыхания, транспирации, азотного и минерального обмена, транспорта веществ).

Изучение растений разных экологических групп показало, что они различаются по величине нетто-ассимиляции углерода. C_4 -растения обладают более высокой скоростью роста вследствие большей величины NAR; у деревьев последний показатель имеет низкие значения по сравнению с травами [Lambers, Poorter, 1992]. P.V.Reich et al., [1998 b] показали, что светолюбивые виды растений при одинаковом уровне освещения имеют более высокие показатели нетто-фотосинтеза, чем теневыносливые виды. E.Garnier [1991] на большом числе видов выявил тесную связь между максимальной относительной скоростью роста и уровнем нетто-фотосинтеза на единицу массы. Подобные данные получены Lambers, Poorter; Saverimuttu, Westoby; Brown et al., [1992, 1996, 1996]. В.И.Пьянков и др., [2000, 2001] изучив 45 видов травянистых двудольных растений Среднего Урала показали, что виды со свойствами стресс-толерантов отличаются от рудералов низкой интенсивностью фотосинтеза и площадью поверхности хлоропластов в расчете на площадь листа. Высокая скорость фотосинтеза у быстро растущих видов может быть обусловлена особенностями мезоструктуры фотосинтетического аппарата, высоким содержанием белка и фотосинтетических ферментов на единицу массы листьев [Lambers, Poorter, 1992]. Рудералы имеют самую высокую площадь поверхности клеток мезофилла на единицу площади листовой поверхности [Pyankov et al., 1998].

Взаимосвязь между образованием и использованием продуктов фотосинтеза осуществляется посредством транспорта ассимилятов. Важная роль в регуляции образования, транспорта и утилизации ассимилятов принадлежит системе эндогенных фитогормонов [Полевой, 1989].

У большинства видов транспорт ассимилятов более восприимчив к температуре, чем фотосинтез [Фотосинтез, ...1994; Гамалей, 1996], в случае подавления экспорта ассимилятов происходит метаболическая депрессия фотосинтеза [Макроносов, Гавриленко 1992].

Оптимальная температура для фотосинтеза у C_3 -растений находится в пределах 15—25°C, а у C_4 -видов — 25—35°C [Лархер, 1978].

Интенсивность оттока ассимилятов из донорных в акцепторные органы тесно связана со скоростью поглощения минеральных веществ и углерода растением. В.И.Пьянков и др., [2000] показали на дикорастущих растениях, что транспорт ассимилятов у рудералов значительно выше, чем у стресс-толерантов. Авторы, предполагают, что быстрое выведение ассимилятов из фотосинтезирующих органов, и высокий уровень фотосинтеза, обеспечивают высокую скорость ростовых процессов растений данной группы.

При дефиците элементов минерального питания RGR, по мнению D.Tilman [1991], снижается из-за распределения ассимилятов в корни. На величину RGR в первую очередь оказывают влияние изменение в нетто-ассимиляции углерода (т.е. баланс фотосинтеза и дыхания) и распределение ассимилятов [Lambers, 1998].

Накоплен большой экспериментальный материал, показывающий прямую зависимость между фотосинтезом, ростом и дыханием [Семихатова, 1982; Семихатова, Чиркова, 2001].

Дыхание является одним из основных элементов продукционного процесса и служит источником энергии для транспорта продуктов фотосинтеза, морфогенеза, реутилизации запасных веществ, поглощения ионов, преобразования одних органических соединений в другие.

Показано, что дыхание растений в листьях и корневой системе положительно коррелирует со скоростью роста растений [Farrar, Williams, 1990]. Уровень темного дыхания в листьях светолюбивых видов обычно выше, чем у теневыносливых [Reich et al., 1998 b].

Растения с разными скоростями роста различаются по уровню транспирации, на примере дикорастущих растений с различными скоростями роста показано, что транспирация листьев (на единицу массы листа) изменяется параллельно скорости роста. Скорость роста положительно коррелирует со скоростью поглощения воды на единицу массы корневой системы.

Влияние температуры на фотосинтез и дыхание описывается одновершинной кривой [Рубин, Гавриленко, 1977; Мокроносов, Гавриленко, 1992]. Температурный оптимум дыхания большинства

видов находится в пределах 35—40° [Рубин, Ладыгина, 1974; Полевой, 1989; Головки, Гармаш, 1997].

Особенности минерального питания влияют на накопление биомассы отдельных органов.

У одних видов дефицит элементов минерального питания может вызывать значительное снижение сухого веса надземных органов, в то же время сухой вес корневой системы может снижаться значительно меньше [Куперман, Хитрово, 1977]. У многих видов происходит относительное увеличение доли корней [Най, Тинкер, 1980], что приводит к формированию разветвленной корневой системы и повышает надежность водного и минерального обеспечения растения при существовании в среде с неравномерным распределением ресурсов [Усманов, 1986].

Недостаток отдельных элементов минерального питания влияет на процессы фотосинтеза и дыхания, которые являются основной продукционного процесса растений, что связано необходимостью макро- и микроэлементов для построения фотосинтетического аппарата, функционирования ферментов, компонентов электронтранспортной цепи, структурных белков и каталитических систем хлоропластов и митохондрий.

Функциональные группы растений, различающиеся по скорости роста, с разной эффективностью утилизируют углерод. Одним из способов оценки этого показателя является расчет конструкционной цены (СС) листьев растений т.е. энергетических затрат на образование единицы массы растения, выраженные в граммах глюкозы [Иванов, 2001].

В.И.Пьянков и др., [2001] изучив конструкционную цену листьев 73 видов растений бореальной зоны обнаружили, что многолетние виды со стресс-толерантным типом «стратегии» (S) обладали максимальными значениями СС, а однолетние растения рудерального типа (R) — минимальными, виды достоверно различались по этому показателю. Отмечено, что СС обычно выше у вечнозеленых деревьев по сравнению с листопадными [Williams et al., 1989; Sobrado, 1991; Eamus, Prichard, 1998].

Вопрос о количественных соотношениях физиологических процессов интересует исследователей давно (Усманов и др., 2001). Известно, что соотношение процессов фотосинтеза (Pg) и дыхания (R) — величина не постоянная и изменяется в зависимости от вида

растений, от фазы онтогенеза, условий выращивания, в частности от температуры.

Продукционный процесс растений зависит от согласованного взаимодействия физиологических процессов: водного режима, фотосинтеза, транспорта ассимилятов, дыхания и факторов внешней среды и, таким образом, функциональные особенности растений должны оказывать влияние на типы экологической стратегии растений.

1.1.3. Скорость роста и биохимические особенности растений

Изучение проблемы адаптивных реакций (ПАР) организмов, при котором процесс общего приспособления растений к тому или иному режиму неблагоприятствования будет оптимален как с точки зрения собственного выживания, так и с точки зрения продуктивности и распределения ресурсов в растении показывает, что существуют различные уровни и формы устойчивости, среди которых можно назвать анатомическую, физиологическую, биохимическую, габитуальную, феноритмическую и другие [Кулагин, 1974].

Важное место в системе адаптации растений как при действии временно действующего стрессового фактора, так и при постоянно действующих неблагоприятных условиях принадлежит биохимической форме устойчивости [Пьянков и др., 2001; Иванов, 2001; Усманов и др., 2001; Куриленко, Осмоловская, 2006].

Биохимическую форму устойчивости можно определить как особенность метаболизма растений, которая снижает вероятность повреждения растений в соответствующих условиях произрастания и обеспечивает возможность оптимального создания биологической продуктивности, воспроизведения потомства и в целом жизнеспособности.

Растения с разным типом экологической стратегии, различающиеся по скорости роста имеют разный химический состав: содержание липидов, лигнина, органических азотсодержащих компонентов, целлюлозы, гемицеллюлозы, неструктурных углеводов, органических кислот и минеральных веществ [Иванов, 2001].

Указанные компоненты содержатся в тканях растений в разных соотношениях [Ниценко, 1967]: клетчатка 15—35%, гемицеллюлоза 18—30%, лигнин 10—40%, воск, смола, жиры до 10%, нерастворимые белки около 5%, минеральные вещества (зола) 1,5—20%.

В литературе имеется достаточно данных, подтверждающих связь между скоростью роста и химическим строением растений.

В ряде работ хорошо показано, что у быстрорастущих видов скорость поглощения азота и его использование выше [Atkin, Cummins, 1994; Reich et al., 1998b; Wright, Westoby, 2000]. Данная закономерность была выявлена E.Garnier и S.Vancaeyzeele [1994], H.Poorter et al., [1991], E.Garnier et al., [1989].

С увеличением скорости роста растений уменьшается содержание азота, хлорофилла и РБФ-карбоксилазы, рассчитанных на площадь листа. Обратная положительная зависимость этих показателей от скорости роста наблюдается в работе R.Brown et al., [1996]. В ней показана прямая корреляция между RGR и содержанием азота в целом растении в расчете на массу.

В ряде работ, выявлено, что содержание азота обычно коррелирует с содержанием РБФ-карбоксилазы, хлорофилла и скоростью фотосинтеза [Field, Mooney, 1986; Evans, 1989; Reich et al., 1998b; Durand, Goldstein, 2001]. J.R.Evans и J.Seemann [1989]. На долю ферментов хлоропластов приходится до 75% органического азота листьев. J.Cornelissen et al., [1997] обнаружили высокую положительную связь RGR и N листьев у 81 древесного растения. U.Niinemets [1999], проанализировав литературные данные, нашел высокую положительную корреляцию между содержанием N (мг/г) в листьях и их ассимиляционной способностью. Подобные результаты были получены на 2 злаках, выращенных при разной освещенности T.L.Pons et al., [1993]. В ряде работ показано, что однолетники содержат больше азота в листьях по сравнению с многолетниками [Garnier, Vancaeyzeele, 1994]; а деревья — меньше, чем травянистые растения [Wright, Westoby, 2001]. Наблюдается прямая положительная корреляция между содержанием азота в листьях, фосфора и калия [Cornelissen et al., 1997; Varuch, Goldstein, 1999].

При недостатке азота у растений происходит уменьшение ассимиляционной поверхности и сокращение времени её физиологической активности, что снижает биологическую продуктивность.

Азотное голодание растений в ряде случаев приводит к снижению скорости митохондриального дыхания [Войцеска, Вольска, 1989].

По данным С.В.Солдатенкова (1971), содержание минеральных веществ в растении тем больше, чем плодороднее почва. В то же время накопление минеральных веществ сопровождается повышением уровня органических кислот, выполняющих роль химических нейтрализаторов. При анализе большого количества образцов однолетних культурных растений W.Dijkshoorn [1958] показал, что растения с низкой RGR имели небольшой избыток катионов над анионами, т.е. имели слабую активность К-шунта и наоборот. С.Г.Липс [1997] предполагает, что скорость функционирования К-шунта прямо коррелирует с RGR растения. Л.А.Иванов [2001] предполагает, что накопление органических кислот и минеральных веществ в листьях растений может быть напрямую связано с активностью калиевого шунта, транспорта ассимилятов и RGR. Положительную корреляцию RGR с содержанием в листьях органических кислот обнаружили Н.Poorter и М.Bergkotte [1992].

Не менее важную роль в процессе фотосинтеза играют ионы железа. Увеличение концентрации железа с 10^{-8} до 10^{-6} вызывало четырехкратное увеличение скоростей фиксации углерода и азота у *Anabaena*. С увеличением содержания железа в среде растет концентрация хлорофилла в клетках, но относительная степень его флуоресценции снижается [Кефели, 1994].

Кремний откладывается в клеточной стенке для упрочнения тканей растений. Бор необходим для роста, размножения растений, обмена углеводов и фенолов, формирования клеточной стенки. Сера входит в состав сульфолипидов хлоропластов и очень важных аминокислот: цистеина, цистина и метионина [Чиркова, 2002].

В.В.Климов и др. [1989] описали фотоинактивацию фотосистемы II в субхлоропластных частицах после полного удаления марганца. При этом фотоперенос электронов и выделение кислорода восстанавливаются после добавления марганца и кальция.

Особое внимание уделяется роли цинка в регуляции газообмена. Описано репрессирующее действие дефицита цинка на фотосинтез и транспирацию подсолнечника, и их восстановление при устранении дефицита. Обнаружено, что длительное неполучение

растением цинка приводит к необратимой потере фотохимической активности хлоропластов [Pandey, Sharma, 1989]. Цинк участвует в активации ферментов [Чиркова, 2002].

Таким образом, уровень минерального питания существенно влияет на баланс углерода и продукционный процесс, а при недостатке элементов минерального питания происходит снижение ассимиляции.

Значительную массу сухого вещества растительного организма, составляет углерод, поэтому скорость роста растений в большей мере определяется обменом этого химического вещества [Усманов и др., 2001].

Изучив содержание С и N у 14-ти однолетних и многолетних видов семейства Poaceae, E.Garnier и S.Vancaeyzeele [1994] нашли, что RGR не коррелировало с концентрацией углерода в целом растении или отдельных органах. Такого же мнения придерживаются O.K.Atkin и W.R.Cummins [1994]. Отрицательную связь между содержанием углерода в растении и отдельных его частях, а также RGR, нашли H.Poorter и M.Bergkotte [1992]. На основе литературных данных можно сделать заключение, что концентрация углерода в органах растений не имеет прямой корреляции со скоростью роста растений. Возможно, более глубокое исследование данного вопроса позволит выявить определенные закономерности между скоростью роста на образование отдельных групп углеводов. Atkin, Cummins, [1994] обнаружили, что отношение C/N выше у растений имеющих низкую скорость роста.

Многие авторы считают, что весьма значимым для характеристики скорости роста растений и принадлежности их к типу стратегии можно считать соотношение в листьях углерода и азота. Данное соответствие позволяет судить о направленности использования ассимилированного углерода при фотосинтезе на образование углеводов или белковых соединений.

В.И.Пьянков с соавторами [2001] выявили, что у R-стратегов большая доля ассимилированного при фотосинтезе углерода используется на синтезах белков. Показано, что R-стратеги характеризуются более низким отношением C/N за счет высокой концентрации как белкового, так и минерального азота [Poorter, Bergkotte, 1992; Hunt, Cornelissen, 1997].

Общее содержание других минеральных элементов у быстро растущих растений также выше, чем у медленно растущих [Van Arendonk, Poorter, 1994; Cornelissen et al., 1997; Grime et al., 1997; Иванов, 2001]. Виды с низкой скоростью роста (S-стратегии) отличаются накоплением защитных углеродсодержащих соединений: пигментов, лигнинов, восков, фенолов и др., которые снижают поражаемость патогенными организмами [Lambers, Poorter, 1992; Пьянков и др., 2001; Иванов, 2001], в том числе неструктурных углеводов и других запасных веществ [Waring et al, 1985].

В работе Л.А.Иванова [2001] так же было показано, что растения с рудеральным типом стратегии имели повышенное содержание азота. Данный факт автор объясняет активным синтезом ферментных белков, в том числе ключевым ферментом фотосинтеза РБФК [Иванова, 2001]. Делается заключение, что высокое содержание азота в листьях растений с рудеральным типом стратегии является необходимым условием, определяющим высокую скорость роста этих растений.

В научной литературе накоплены данные об особенностях биохимических соединений, их связи с корневым индексом (RGR). В работе Poorter, Berykotte [1992], на большом числе дикорастущих видов растений показано, что значение корневого индекса коррелирует с содержанием в листьях целлюлозы, нерастворимых и растворимых углеводов, липидов, фенолов и нитратов. Poorter, Farguhar [1994] не обнаружили корреляции показателя RGR с значениями углеродной изотопной дискриминации.

Р.А.Борзенкова при изучении содержания гормонов в отдельных органах растений, с различным типом экологических стратегий показала, что R-стратегии имеют более высокое содержание в корнях цитокининов, абсцизовой кислоты в листьях и генеративных органах по сравнению со стресс-толерантами.

Таким образом, имеющиеся литературные данные показывают, что особенности биохимического синтеза у растений, определяют характер ростовых процессов и типы адаптивной стратегии растений.

1.1.4. Эколого-физиологические механизмы адаптации растений верховых болот

Стратегия адаптации растений к условиям верхового болота включает различные уровни организации растений: анатомо-морфологической, физиологической и биохимической.

Болота — неотъемлемая часть ландшафта. Они играют заметную роль в природе, имеют важное научное, хозяйственное и экологическое значение. В таежной зоне Западно-Сибирской равнины заболоченность отдельных районов составляет 30—75%, большая часть болот приходится на долю сфагновых [Лисс и др., 2001].

В настоящее время накоплен большой экспериментальный материал по особенностям функционирования растительных сообществ болот [Богдановская-Гиенэф, 1969; Пьявченко, 1972; Денисенков, 2000; Смагин, Боч, 2001; Валеева, Московченко, 2001; Телицын, 2002; Смагин, 2003; Лапшина, 2003; Журавлева, Ипатов, 2005], однако эколого-физиологические механизмы адаптации болотных растений изучены крайне слабо.

Флора болот отличается большим разнообразием жизненных форм: мхи, лишайники, вечнозеленые и летнезеленые кустарнички, летнезеленые травы, деревья, кустарники, водоросли и грибы, но по богатству видов уступает лесной и луговой растительности [Шенников, 1950].

В целом флора болот голарктическая с преобладанием евро-сибирских, евро-азиатских и евро-азиатско-американских видов. В широтных группах абсолютное господство принадлежит бореальным видам (до 80% и более).

Болотные растения относят к обширной экологической группе гелофитов (от греч. гелос — «болото»). По происхождению болотная флора неоднородна и представлена экогенетическими группами, пришедшими на болота из горных, водных, лесных и др. местообитаний.

По степени приуроченности болотных растений к определенным местообитаниям выделяют факультативные, облигатно-факультативные виды (их большинство) и облигатные виды, составляющие всего 12% объема болотной флоры [Богдановская-Гиенэф, 1946], которых можно отнести к стенотопным т.е. по Б.А.Юрцеву [1986] к видам с узким экологическим ареалом.

В зависимости от характера питания и условий расположения на рельефе местности болота подразделяют на низинные (эвтрофные), переходные (мезотрофные) и верховые (олиготрофные). К низинным условно относятся болота с зольностью торфа от 8% до 20—30%, к переходным — с зольностью от 5 до 8% и к верховым — с зольностью менее 5%. Данные по зольности у разных авторов отличаются [Пьявченко, 1967; Прокопьев, 2001; Денисенков, 2000; Лисс, 2001].

Верховые болота занимают относительно высокие гипсометрические уровни, располагаясь на повышенных междуречных участках (водоразделах), и по мере развития их поверхность приобретает выпуклую форму. Питание этих болот в основном обеспечивается атмосферными осадками и пылью, отлагаемой на их поверхности [Прокопьев, 2001]. Поэтому торф верховых болот беден элементами минерального питания, на нем могут произрастать лишь олиготрофные растения.

Формирование функциональных и анатомо-морфологических особенностей болотных растений, происходит в неблагоприятных условиях обитания: обилие влаги, ее застойность или слабая проточность, недостаток кислорода в почве (1%), низкая теплопроводность, бедность торфа элементами минерального питания, повышенная кислотность, постоянное нарастание сфагновой дернины и торфа [Денисенков, 2000; Прокопьев, 2001].

Малая теплопроводность торфа обуславливает возникновение на болоте ночных заморозков, так как температура нижних переохлажденных (на 2—5°C ниже) и верхних нагретых слоев (до 30—40°C) не выравнивается. В условиях низких температур поглощение воды корнями растений ослабевает и процессы транспирации, поглощения воды оказываются неуравновешенными [Денисенков, 2000].

При недостатке O_2 в почве создаются анаэробные условия. Корни болотных растений нормально растут и развиваются лишь в условиях аэробного дыхания, что осуществляется при нормальном газообмене листьев и диффузии O_2 из побегов в корни [Куркин, 1984].

Важную роль в устойчивости растений к гипо- и аноксии играет способность тканей к детоксикации продуктов анаэробного обмена: уксусной и щавелевой кислот; газов — H_2 , CH_4 , SO_2

[Чиркова, 2002], а также избытка ионов Al^{3+} в сильноокислых почвах [Прокопьев, 2001].

Предполагается, что в «генетической памяти» современных растений сохранились некоторые физиологические адаптивные механизмы к значительно более низкому содержанию кислорода в атмосфере, в условиях которого жили их далекие предки [Прокопьев, 2001].

По отношению к воде растения верховых болот относят к гемигидрофитам и гидромезофитам.

В литературе показано, что экологические амплитуды болотных растений могут меняться как в разных географических зонах, так и в отдельных природных районах [Лисс, 2001; Лапшина, 2003].

Комплекс неблагоприятных условий на болоте привел к формированию специфической флоры, которая характеризуется наличием: гидроморфных и ксероморфных признаков; образованием микоризы на корнях; формированием новых в поверхностных горизонтах (на глубине 20—30 см) придаточных корней, корневищ, узлов кушения; отсутствие ризоидов у мхов; переход к смешанному автотрофно-голозойному питанию у насекомоядных росянок.

К гидроморфным чертам организации относятся: наличие у сфагновых мхов рыхлой структуры мезофилла с крупными гиалиновыми клетками и межклетниками, поглощающих большое количество воды; сильное развитие в стеблях и корневищах болотных трав губчатой ткани с широкими воздухоносными полостями (аэренхимы), позволяющей снабжать кислородом корневые системы растений через надземные части [Шенников, 1950; Денисенков, 2000; Чиркова, 2002].

Ксероморфные признаки болотных растений: сильно кутинизированный толстый эпидермис листа, часто с восковым налетом, опушением или маслянистыми железками у кустарничков; узкие свернутые листья у осок и злаков; мелкие и жесткие, иногда эрикоидной формы, листья кустарничков; низкая обводненность тканей; вечнозеленость; сильное развитие механической и гидроморфной губчатой ткани. Значение крупных межклетных полостей может состоять в защите клеток внутренних тканей от холода [Культиасов, 1982; Денисенков, 2000; Прокопьев, 2001]. Ксероморфная структура служит анатомическим приспособлением болотных растений к недостатку воды [Чиркова, 2002].

Ксероморфные болотные кустарнички А.П.Шенников [1950] отнес к психрофитам.

Вечнозеленость, позволяет развиваться растениям в условиях короткого вегетационного периода, поэтому на болоте в основном представлены раннецветущие виды и у большинства из них развито вегетативное размножение.

Существует несколько взглядов о причинах ксероморфизма болотных и тундровых растений: физиологическая сухость холодного и кислого торфяного субстрата [Schimper, 1898; Чиркова, 2002]; бедность торфяных и тундровых почв доступными элементами минерального питания, прежде всего азотом [Muller-Stoll, 1947; Вальтер, 1982; Лархер, 1978; Кульгиасов, 1982]; атавистичность ксероморфных признаков, унаследованных от предков, живших в иной физико-географической обстановке [1937; Горышина, 1979]; иссушающее влияние зимних ветров [Stocker, 1956]; сильная освещенность открытых местообитаний [Келлер, 1948; Богдановская-Гиэнеф, 1946].

Таким образом, ксероморфизм болотных растений обусловлен не одной какой-то причиной, а всем комплексом неблагоприятных факторов.

В таких условиях произрастания растениям не хватает материала для построения большого листового аппарата и индекс листьев (LMR) имеет невысокую величину. Возможно, растениям верховых болот и не выгодно иметь высокие показатели LMR. Например, у вечнозеленых растений из районов тундры увеличение продолжительности жизни более старых листьев тормозит фотосинтез и разворачивание новой листовой, вследствие чего после каждой зимы происходит снижение фотосинтетической способности [Лархер, 1978].

Известно, что значения площади рабочей поглотительной поверхности корневой системы, следовательно, и индекса корней (RMR) у растений верховых болот довольно высоки, что необходимо им для вегетативного размножения, избегания погребения [Прокопьев, 2001], поглощения воды и минеральных элементов, фотосинтетической активности листьев в неблагоприятных условиях болота [Казарян, 1969].

По нашему мнению, соотношение корень-побег у растений болот увеличивается из-за «физиологической сухости» и низкого

содержания минеральных элементов в почве. Такая же взаимосвязь отмечена в работе В.О.Казарян [1989].

О состоянии водного баланса можно судить по содержанию воды в растениях (% от сырой массы). Болотные травы и кустарнички относятся к группе с минимальным содержанием воды — 30—70% [Горышина, 1979].

Как известно, высокий уровень поглощения CO_2 поддерживается только при хорошем водоснабжении, уже при небольшом дефиците воды оно начинает снижаться, т.к. происходит уменьшение степени открытия устьичной щели, ухудшение состояния набухания протоплазмы, и как результат — снижение фотосинтеза. У вечнозеленых жестколистных растений отмечено уменьшение относительной площади устьичных отверстий, что должно привести к снижению процессов фотосинтеза [Лархер, 1978].

Данные по водному обмену растений верховых болот в литературе несколько противоречивы. По мнению А.П.Шенникова [1950] и И.М.Культиасова [1982] растения болот имеют высокую интенсивность транспирации, что вызывает низкую обводненность тканей, в то время как у В.Н.Паутова [1975] отмечено, что вечнозеленые кустарнички любых сообществ имеют самую низкую интенсивность транспирации.

Е.П.Прокопьев [2001] указывает на то, что болотные растения имеют небольшой дневной водный дефицит, который свидетельствует о хорошем снабжении их водой. Однако известно, что появлению признаков ксероморфизма и задержки роста способствует водный дефицит [Молдау, 1975].

Листопадные кустарники и кустарнички обладают по сравнению с вечнозелеными большей физиологической активностью, в том числе более высокими показателями транспирации (в 1,5—4 раза), дыхания (в 2—4 раза) но реализуют свои возможности только при увеличении продолжительности вегетационного периода.

В литературе нет конкретных данных по интенсивности транспирации растений верховых болот. Наименьшая общая (T) у хвойных и теневыносливых летне-зеленых деревьев — (400—700 мг/дм²ч); наибольшая у злаков засушливых областей, трав солнечных местообитаний и у плавающих растений (600—4000 мг/дм²ч); средняя у трав затененных местообитаний, жестколистных

вечнозеленых склерофилов и у светолюбивых летне-зеленых деревьев (500—1200 мг/дм²ч) [Прокопьев, 2001].

Согласно данным [Лархер, 1978] растения умеренной зоны и холодных областей создают небольшую ассимилирующую поверхность (%): злаки (30—50%), хвойные (молодые деревья — 30—60%, деревья тайги — 4—5%), вересковые кустарнички (10—20%); слабо используют свет и CO₂; обладают умеренной фотосинтетической способностью, но фиксируют CO₂ уже при температуре ниже 0°C.

Наиболее продуктивными считаются C₄ растения (50—80 мг CO₂ на дм² в 1 ч); среднее положение у C₃ и болотных растений — 20—40 мг; на последнем месте стоят таллофиты, вечнозеленые хвойные деревья и кустарнички с бороздчатыми листьями — 3—20 мг [Прокопьев, 2001].

Среди высших растений травянистые продуктивнее древесных. В каждой из этих двух групп теневыносливые формы усваивают углерод в 2—3 раза слабее растений солнечных местообитаний. Наибольший прирост дают травянистые растения 0,05—0,5 г сух. вещества / дм² / сутки, древесные — примерно в 10 раз меньше; вересковые кустарнички — 0,01 г, молодые хвойные деревья — 0,003 — 0,05 г [Лархер, 1978].

Таким образом, на активность фотосинтеза влияют морфологическая и анатомическая конституции растений, факторы корнеобитаемой среды, которые на верховых болотах крайне неблагоприятны.

Наибольшая интенсивность дыхания отмечена у травянистых растений (2—8 мг CO₂ / г сух. веса / ч); у вересковых кустарничков: летне-зеленых (2—3 мг), у вечнозеленых (0,5—1,5 мг); у вечнозеленых хвойных деревьев до ≈ 1 мг. В пределах одной группы у светолюбивых растений уровень дыхания заметно выше, чем у теневыносливых [Головко, 1999].

Низкая интенсивность дыхания отражает, вероятно, пониженную интенсивность обменных процессов и более экономное потребление кислорода, что позволяет растению стабилизировать процесс дыхания, сохраняя его почти без изменений в условиях кислородного дефицита [Чиркова, 2002].

В работе Слейчер [1970], отмечена тесная связь обменных процессов с генетическими факторами и предшествовавшим

длительным воздействием низких температур на виды растений, обитающих в условиях холодного климата. Считается, что на них низкие температуры влияют значительно слабее, чем на растения теплого климата и их корни имеют относительно высокую проницаемость по сравнению с нормальными корнями.

Важными показателями, отражающими условия минерального режима на болоте, являются не только минеральная и органическая масса торфа, но и его зольность, кислотность и химический состав.

Мобилизация элементов минерального питания в почве зависит от реакции почвенной среды. Все растения верховых болот — оксифиты — способны выносить высокую кислотность. В Западной Сибири кислотность колеблется в пределах 2,9—4,1 [Классификация..., 1975].

Известно, что сильнокислые почвы бедны доступными макро- и микроэлементами, а подвижные Al, Fe и Mn содержатся в избытке [Прокопьев, 2001].

Торф весьма богат азотом, но его большая часть находится в форме органоминеральных соединений, не доступных для растений. Количество доступного азота не превышает 1% его общего содержания [Лархер, 1978].

Почти все виды торфа в Западной Сибири отличаются высоким содержанием соединений фосфора [Березина, Лисс, 1977], которые отвечают за энергетический обмен клеток и участвуют в регуляции синтеза белков [Чиркова, 2002].

Содержание соединений серы во всех видах торфа в Западной Сибири несколько ниже, чем в европейской России.

При разложении растительных остатков целлюлоза и гемицеллюлоза переходят в углекислоту, метан и др. Из лигнина, воска, жиров образуются битумы (лат. bitumen — «смола»). Часть жиров переходит в жирные кислоты. В результате распада белков образуются углекислота, метан, сероводород, а также свободные водород и азот [Денисенков, 2000].

Высокое содержание остатков сфагновых мхов, обводненность верховых болот и минимальное содержание остатков древесных и кустарничковых пород определили увеличение содержания углеводного комплекса (в зимние месяцы до 50% сухой массы) [Чиркова, 2002], снижение количества битумов и гуминовых кислот,

и связанное с этим снижение содержания углерода, уменьшение теплотворной способности для всех видов торфа в центральной части Западной Сибири [Пьявченко, 1981].

Содержание углеводов, углерода и целлюлозы заметно увеличивается по мере торфонакопления при переходе от низинных к верховым видам торфа. Для всех видов отмечается тенденция: с увеличением разложения торфа происходит уменьшение углеводов и увеличение углерода. Снижение содержания целлюлозы и гуминовых кислот связано с повышением содержания кальция. Наиболее низкое содержание целлюлозы отмечено в древесных и древесно-травяных видах торфа независимо от типа.

Большинство видов торфа Западной Сибири характеризуется несколько пониженным, по сравнению с видами торфа Европейской части России, содержанием углерода, лигнина, водорода и кислорода [Пьявченко, 1985].

Таким образом, растения сфагновых болот находятся в своеобразных условиях сочетания эдафических и климатических факторов, которые определяют отбор механизмов адаптации.

1.2. История развития представлений об экологических стратегиях растений

Изучением «жизненных стратегий» растений занимались такие исследователи, как J.MacLeod [1884, по Hermy, Stieperaete, 1985]; Л.Г.Раменский [1935, 1938]; G.E.Hutchinson [1959]; R.H.MacArthur и E.D.Wilson [1967]; E.R.Pianka [1970, 1974]; Э.Р.Пианка [1981]; J.Grime [1974, 1977]; Б.М.Миркин, Л.Г.Наумова [2005]; Т.А.Работнов и др. [1985, 1992].

Первоначально термин «стратегия» возник в экологии животных в 50-е годы и лишь в 70-е перешел в экологию растений [Миркин, Наумова, 1998].

В литературе используются следующие его близкие названия: эколого-ценологические стратегии; жизненные стратегии; адаптивные стратегии [Усманов и др., 2001].

Эколого-фитоценологические стратегии (ЭФС) растений по Б.М.Миркину — это интегральная характеристика видов, объясняющая способ выживания в условиях разных экотопов разных

сообществ и разных режимов экзогенных нарушающих воздействий [Миркин и др., 2000; Миркин, Наумова, 2005].

Отличительной чертой классификаций растений по признакам сходства/различия является поиск систем адаптивности растений к разным местообитаниям через особенности их функционирования, т.е. способности выживать, используя различные морфологические, физиологические и биохимические механизмы. Объектом классификации является все многообразие первичных адаптивных реакций (ПАР) на условия обитания — от молекулярно-биологических до онтогенетических. Совокупность частных ПАР складывается из двух множеств: видоспецифичных комбинаций и множества возможных ПАР на действие тех или иных факторов среды [Усманов и др., 2001].

Среди многочисленных классификаций систем адаптивности растений наиболее распространены два подхода — классификации жизненных форм (ЖФ) как адаптационных морфофизиологических комплексов, отражающих разные варианты экологической среды [Серебрякова, 1971], и классификация типов эколого-фитоценологических стратегий (ЭФС) [Миркин, Наумова, 1998; Усманов и др., 2001], представляющих выражение способа выживания растений в различных экологических и ценологических условиях.

Основанием для отнесения вида к тому или иному типу адаптивной стратегии служат характеристики, касающиеся в основном ценологических, общебиологических и морфологических изменений [Миркин, 1985]: динамика численности популяции [Уиттекер, 1980], скорость накопления биомассы в стандартных условиях эксперимента [Grime, 1979], распределение материально-энергетических ресурсов растений между процессами поддержания жизнедеятельности и воспроизводства [MacArthur, Wilson, 1967; MacLiod, 1884, по Hermy, Stieperaete, 1985], степень совпадения фундаментальной и реализованной ниши [Работнов, 1975] и т.д.

И.И.Шмальгаузен [1968] указывает, что обязательным коррелятом морфологических изменений являются изменения физиологические.

По мнению Усманова и соавторов (2001) системный феноменологический подход придал концепции типов стратегии современную широту и всеобщность, которая позволяет классифицировать

приспособления растений в соответствии с занимаемым их местом в экосистеме [Гродзинский, 1986].

J. MacLeod [1884] [цит. по: Миркин, Наумова, 1998], впервые в биологии исследовал стратегии выживания, он выделил два типа стратегий — «капиталистов» и «пролетариев». В качестве критерия выделения в данной классификации служили величина растения и репродуктивное усилие. «Капиталисты» используют основную часть ресурсов на поддержание вегетативного роста, на репродукцию затрачивают менее 1% биомассы. Пролетарии имеют меньшую биомассу и затрачивают значительные ресурсы (более 20—30%) на создание генеративных органов [Усманов и др., 2001]. Типы стратегий MacLeod были переоткрыты в рамках концепции о K- и r-отборе [MacArthur, Wilson, 1967, цит. по: Миркин, Наумова, 1998]. Представления об этих типах отбора позднее были обобщены и существенно доработаны E. Pianka [1970]. В соответствии с его представлениями при r-отборе затраты направлены на увеличение скорости размножения, при K-отборе — на поддержание взрослого организма. R.N. Whittaker [1975 б] ввел понятие L-тип стратегии. В основу своей системы он положил особенности изменения численности особей в популяции между K-пределом и L-пределом. K-отбор, согласно его системе, соответствует максимальной плотности насыщения. L-отбор в неблагоприятных условиях приводит к появлению популяций, флуктуирующих обычно около нижнего предела численности, но способных взрывоопасно увеличивать свою плотность. Тип L-стратегии характеризуется наличием популяций с резкими изменениями численности. Особенность этих популяций в том, что они нестабильны и выживают благодаря механизмам быстрого вегетативного роста, обеспечивающий «взрыв» численности в благоприятный период времени.

Для оценки функциональных различий D. Tilman [1991] выдвигает идею о том, что выживание растений является следствием их способности захватывать ресурсы.

P. Keddy [1992b] рассматривает участие вида в сообществе и экосистеме. В качестве основных характеристик они используют видимые значения веса, размеров, числа элементов и их соотношения, которые выявляются скринингом признаков.

Наибольшее развитие в русской фитоценологии получил подход, основанный на выявлении разнообразных адаптивных механизмов видов, обеспечивающих доминирование в фитоценозах [Высоцкий, 1915; Пачоский, 1917; Ильинский, 1921].

Одной из наиболее разработанных теорий для выделения функциональных типов растений является система Раменского-Грайма [Раменский, 1935, 1938; Grime, 1979; Grime et al., 1988; 1997].

В 30-е годы Л.Г.Раменский, ввел понятие «биоценотические типы» растений: виоленты, пациенты и эксплеренты [цит. по: Раменский, 1971]. Р.Уиттекером [1980] и J.P.Grime [1979] в конце 70-х независимо переоткрыли типы стратегии Раменского. Данная система стратегий растений была названа системой Раменского-Грайма, в ней используются приоритетные русские названия первичных стратегий, и ставшее общепринятым обозначение Д.Грайма (C, S, R) — в соответствии с первыми буквами английских названий типов стратегии Раменского (competitors, stress-tolerators, ruderals).

Л.Г.Раменский в своей работе делает акцент на фитоценоотипы. При выделении фитоценоотипов Раменский делает упор, на выявление в них видов, различающихся своим поведением. Концепция «ценобиотических типов» Л.Г.Раменского свое дальнейшее развитие получила в работах Работнова [1975] и Миркина [1983]. Б.М.Миркин, вслед за Т.А.Работновым, в своей «синтетической» системе типов стратегий подразделяет пациентов на экотопические и фитоценотические, а эксплерентов — на типичные и ложные. Типы стратегий Грайма являются эколого-ценотическими и применяются к широкому спектру эколого-ценотических ситуаций [Заугольнова и др., 1988]. Работы Грайма имеют богатый и разнообразный фактический материал, в том числе и из области экологической физиологии [Юрцев, 1986].

По мнению В.И.Василевича [1987], выделение каких-то других основных стратегий, кроме тех, которые выделяли Раменский и Грайм, совершенно не оправдано.

Таким образом, большинство авторов считают, что при определении типа стратегии растений необходимо использовать, как можно больше признаков: биоморфологических, физиологических и биохимических.

J.P.Grime [1974, 1977, 1979] выдвинул концепцию типов первичных экологических стратегий растений (конкурентной, рудеральной и стресс-толерантной). По J.P.Grime экологическая стратегия — это совокупность сходных или аналогичных генетических характеристик, широко распространенных среди видов и популяций, и позволяющих проявлять им сходство в соответствующих экологических условиях. Стратегии адаптации меняются в течение онтогенеза особи, в связи с чем были выделены типы «вегетативных» (для взрослых растений) и «регенеративных» стратегий для семян и проростков.

Т.А.Работнов [1992] предложил рассматривать не столько три первичных типа, сколько три стратегических качества растений — виолентности, патиентности и эксплерентности, нам думается, что это представление более верно.

J.P.Grime [1977] считает, что образование биомассы растений в любых биотопах ограничена: стрессы — (водный дефицит, недостаток элементов минерального питания и т.д.) и нарушения (вытаптывание, пожары, поедание животными, сезонные полевые работы, паводки и т.д.) и конкуренция, обостряющаяся в условиях отсутствия стрессов и нарушений.

На основе своих исследований J.P.Grime [1979] выделяет три типа стратегии растений: конкуренты-С, рудералы-R, стресс-толеранты-S, которые поселяются в различных местах обитания, и имеют к ним определенные адаптивные механизмы.

Конкуренты-С (силовик, лев), характеризуется высокой биологической продуктивностью, доминируют в сообществах, поселяются в благоприятных местах обитания.

Рудералы-R (сорный, «шакал») обитают в местообитаниях с частыми нарушениями, достаточно богатых, имеют высокую скорость роста, образуют большую массу плодов и семян, экологически пластичны.

Стресс-толеранты-S («выносливец», «верблюды») — способны к росту в условиях стресса. Они экономно используют ресурсы, медленно растут.

Представления J.P.Grime [1979, 1988] о первичных типах стратегии получили дальнейшее развитие в работах Т.А.Работнова (1985, 1992) и Б.М.Миркина (1981, 1983, 1991).

Кроме видов с первичными типами стратегии Грайм выделяет виды с вторичными стратегиями, т.е. виды, обладающие пластичностью адаптивных механизмов, а значит стратегии. Он выделяет следующие группы видов с вторичной стратегией CR-стратегии (конкуренты-рудералы), SR-стратегии (стресс-толеранты-рудералы), CS-стратегии (конкуренты-стресс-толеранты) и CSR-стратегии (смешанный тип экологической стратегии).

Граймом с сотрудниками были экспериментально определены типы экологических стратегий более 200 видов растений и изучены их физиологические особенности (Grime et al., 1988), что легло в основу крупномасштабной исследовательской программы (Integrated Screening Programme) флоры Британских островов.

Исследования показали, что конкуренты более реактивно реагировали на повышение концентрации CO_2 в атмосфере, чем растения с S- и R-стратегиями (Hunt et al., 1991, 1993). Это должно привести к изменению конкурентных взаимоотношений и видового состава экосистем при существующей тенденции увеличения концентрации CO_2 .

Грайм разработал количественные методы для определения типов экологической стратегии растений и предложил графическую модель, демонстрирующую соотношение различных типов экологической стратегии [Grime, 1974, 1979].

Таким образом, система Раменского-Грайма приближается к естественной классификации, является «одним из высших достижений современной науки о растительности и является пример открытой системы, которая может дополняться новыми данными» [Миркин, 1985; Миркин, Наумова, 2005].

Глава 2

ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Нижневартовский район расположен в средней части Западно-Сибирской равнины, в Ханты-Мансийском автономном округе (ХМАО), между 59° и 63° северной широты и 75° и 86° восточной долготы. Район занимает наибольшую площадь в ХМАО — 118,5 тыс. км² [Лезин, Тюлькова, 1994; Экология ..., 1997; Состояние ..., 2003, 2006].

Рельеф большей части района плоский, с абсолютными отметками высот 32—170 мБС и перепадами высот 1—5 м. Территория имеет развитую гидрографическую сеть. Реки и ручьи, как правило, берут свое начало из болот. Продолжительность срока стояния паводковых вод на реках достигает в отдельные годы до 3-х месяцев, что служит причиной затопления и подтопления прилегающих территорий. Характерной особенностью рельефа, является чередование относительно приподнятых, часто заболоченных, водораздельных пространств и речных долин. В районе распространены следующие основные типы экосистем: лесные, луговые, болотные и водные. Среди болотных ландшафтов господствуют выпуклые кустарничково-сфагновые (рямовые) (прил. 1) болота [Овечкина, Шор, 2002; Природа ..., 2007].

2.1. Климат

Климат района континентальный с довольно продолжительной суровой зимой, ветрами и коротким, умеренно теплым летом. Суммарная солнечная радиация составляет в среднем 350 кДж/см² в год. Продолжительность солнечного сияния 1700—1800 час в год. Годовой радиационный баланс положительный (110 кДж/см²) [Лезин, Тюлькова, 1994].

Западный перенос атлантических воздушных масс и влияние континента являются основными климатообразующими факторами территории Нижневартовского района. В связи с воздействием

этих факторов здесь наблюдаются сильные ветры и большая изменчивость погоды во все времена года.

Существенное влияние на изменчивость погоды оказывает открытость территории с севера и юга и близость Арктики. Равнинный рельеф способствует беспрепятственному проникновению с севера на юг в течение всего года холодных арктических воздушных масс, а также свободному мощному выносу летом прогретого континентального воздуха из Казахстана и Средней Азии. Вторжение арктического воздуха чаще наблюдается в начале и в конце лета и сопровождается поздними весенними и ранними осенними заморозками. В зимнее время года здесь преобладают западные, юго-западные и южные ветры, летом — северные и северо-западные. Средняя годовая скорость ветра 2—5 м/с, средние месячные скорости изменяются в пределах 1,8—5,9 м/с. Наименьшие скорости отмечаются в июле-августе, а также в середине зимы [Овечкина, Шор 2002; Состояние ..., 2003].

Среднегодовая температура колеблется от $-3,1^{\circ}$ до $-5,2^{\circ}\text{C}$. Средняя температура января составляет $-22,4^{\circ}\text{C}$, июля — $+17,2^{\circ}\text{C}$. Продолжительность безморозного периода 100—105 дней, продолжительность устойчивых морозов — 150—170 дней [Справочник ..., 1965; Состояние..., 2006]. Среднегодовое количество осадков 400—500 мм. Основное их количество (70—75%) выпадает в июле-августе. Испаряемость около 350 мм, гидротермический коэффициент (отношение количества испаряемости к количеству выпавших осадков) — 1,7. Число дней с осадками 175—189. Почти 30% годовой нормы осадков выпадает в виде снега.

Снежный покров появляется в первой декаде октября. В отдельные годы снег может выпадать уже в сентябре. Устойчивый снежный покров образуется в среднем в третьей декаде октября. Наиболее интенсивный рост высоты снежного покрова происходит в период со второй половины ноября до начала января. В январе-феврале рост снега ослабевает. Максимальной высоты (в среднем 60—70 см) снежный покров достигает в третьей декаде марта — к периоду снеготаяния и держится в среднем 190—210 дней — до середины мая. Запас воды составляет 120—140 мм [Башлаков, 1983].

2.2. Почвы

В условиях средней тайги выделены два типа наиболее распространенных почв: таежно-поверхностно-глеевые и подзолистые (прил. 2) [Атлас ..., 1971].

А.И.Шепелев [2007] приводит систематический список видов почв, развитых на территории Нижневартовского, Сургутского и Нефтеюганского административных районов Ханты-Мансийского автономного округа, в зоне тайги Западной Сибири.

I. Почвы со свободным внутренним дренажом профиля:

— подзолы и подзолистые почвы.

II. Почвы с затрудненным внутренним дренажом:

— дерново-элювиально-глеевые;

— дерново-глееватые;

— дерново-глеевые.

III. Почвы пониженных недренлируемых участков:

— торфянисто-глеевые;

— торфяно-глеевые;

— торфяно-перегнойно-глеевые;

— торфянисто-глеевые длительно-сезонно-мерзлотные.

IV. Аллювиальные почвы:

а) поймы реки Обь (слоистые, дерново-слоистые, лугово-болотные и торфяно-болотные);

б) пойм малых таежных рек (торфяники с многолетней мерзлотой, торфянисто- и торфяно-глеевые).

Причина столь резкого генезиса почв на изученной территории связана с обилием атмосферных осадков, суровостью термического режима, качеством различных почво-грунтов, что определяет пространственную неравномерность поведения почвенной влаги. Показано, что влага может быстро просачиваться по вертикали (промывание) и существует латеральный поверхностный водный сток (неглубокое проникновение).

Почвы свободного дренажа расположены, в основном, на породах легкого гранулометрического состава. В связи с этим в условиях избыточного увлажнения они не подвергаются переувлажнению.

Вторая группа почв, формируется на глинистых и суглинистых отложениях, в них интенсивно развиваются процессы оглеения [Шепелев, 2007].

Таким образом, формирование различных почв на изученной территории связано с обилием атмосферных осадков, температурным режимом, особенностью биоты, в том числе небольшим разнообразием растений, промерзанием почвенного профиля в зимний период, наличием длительной сезонной мерзлоты.

Отличительной особенностью почвенного покрова является широкое распространение полуболотных и болотных почв, приуроченных к плоским заболоченным пространствам. Это происходит из-за слабой дренированности территории, тяжелого механического состава почвообразующих пород и атмосферного переувлажнения [Караваева, 1973; Даянова, Гребенюк, 2003; Кулижский, Рудой, 2005].

Таким образом, в северотаежной части района распространены глеево-подзолистые почвы с мощным торфянистым горизонтом. Типично подзолистые почвы имеют здесь ограниченное распространение и формируются только на песчаном субстрате в пойме рек. Подзолистые песчаные почвы развиваются под светлохвойной тайгой на дренируемых приречных участках и междуречьях.

Почвенный покров среднетаежной части территории представлен: подзолистыми почвами (на наиболее дренированных участках подзолисто-болотными, занимающими водораздельные пространства), и торфяно-болотными почвами олиготрофных грязево-мочажинных болот.

2.3. Растительность

Территория района характеризуется развитием лесных и болотных ландшафтов (прил. 3).

Растительный покров северотаежной подзоны представлен лесами и болотами. Леса развиты на повышениях, увалах, гривах, выровненных хорошо дренированных участках, с глеево-подзолистыми почвами. В таких условиях формируются сосновые беломошные, бруснично-беломошные и беспокровные леса, редкостойные лиственничные или елово-сосновые с лиственницей лишайниковые леса. В кустарничковом ярусе встречается брусника, голубика, черника, в моховом покрове господствуют лишайники из рода кладония. На пониженных, более увлажненных

участках широко распространены лиственнично-елово-сосновые, долгомошные и сфагновые леса. На подзолисто-болотных и торфяно-болотных почвах, формирующихся в условиях постоянного избыточного увлажнения, произрастают сосновые сфагновые леса. Деревья здесь угнетенные, низкобонитетные, в нижних ярусах преобладают сфагновые мхи, багульник, кассандра [Природа, 2007].

В подзоне средней тайги дренированные участки сухих песчаных увалов, приречных грив с типичными подзолистыми почвами покрыты сосновыми беломошными лесами, замещающимися по более пониженным и влажным участкам сосняками бруснично-зеленомошными, чернично-зеленомошными, мелкотравно-зеленомошными. К повышениям («материкам»), сложенным суглинистыми отложениями, приурочены темнохвойные елово-сосновые, сосново-елово-пихтовые зеленомошные и травяные леса. По гарям и вырубкам широко распространены заболоченные леса: долгомошные и сфагновые, в долинах малых рек и ручьев — травяно-болотные [Лапшина, 2003].

2.4. Сфагновые болота верхового типа

Заболоченность территории в подзоне средней тайги около 40—70%, общая площадь болот около 7 млн. га (прил. 4). Преобладают сфагновые болота верхового типа.

Основные причины болотообразовательного процесса: исключительная равнинность территории, превышение осадков над испарением, длительное сохранение сезонной мерзлоты и геологическое прошлое территории, от которого сохранилось большое количество послеледниковых озер — очагов заболачивания. Таежные болота характеризуются постоянным застойным увлажнением и нарастанием торфа (прил. 5). Влажность торфа достигает более 90%. Он плохо аэрируется. Тепло слабо проникает вглубь торфяной толщи (суточные колебания температуры почти не ощущаются уже на глубине 25 см) [Денисенков, 2000; Лисс, 2001].

Бореальные (таежные) болота различаются по происхождению, положению на рельефе, условиям питания, структуре и динамике. Особенно типичны верховые сфагновые болотно-озерные

комплексы (грядово-мочажинно-озерковые и грядово-мочажинные болота) и сосново-кустарничково-сфагновые болота (занимают небольшую площадь, но встречаются довольно часто).

Сосново-кустарничково-сфагновые болота встречаются вблизи небольших бессточных котловин или на плоских понижениях рельефа. Залежь торфа мелкая (50—120 см), с глубины 50 см — мерзлая. Поверхность болота ровная, слегка волнистая с мелкими сфагновыми буграми высотой 30—40 см [Состояние окр..., 2006].

Высота древостоев (от 12 до 16 м), а также средний диаметр (14—20 см) — сильно различаются, т.к. такие леса состоят из деревьев различного возраста. В примеси единично присутствует береза пушистая, реже сосна сибирская, ель сибирская различного возраста. Сомкнутость крон составляет — 0,3—0,4.

Подрост, состоящий из сосны обыкновенной, березы пушистой и сосны сибирской — небольшой, чаще групповой, приурочен обычно к небольшим повышениям.

Разновозрастной древостой свидетельствует о постепенной замене поколений в возрастной динамике заболоченных сосняков. Насаждения нередко подвергаются пожарам. В тех случаях, когда в засушливые годы возникают пожары, на месте их могут формироваться насаждения одного поколения. Кустарников нет.

Травяно-кустарничковый ярус состоит из осок шаровидной, волосистоплодной, пушицы влагилицной, клюквы болотной, мирта болотного, багульника болотного, морошки, голубики. В более увлажненных и более пониженных участках преобладают осока сероватая, хвощ топяной.

В краевой полосе обильно развиты береза карликовая, багульник болотный, кассандра, голубика высотой 0,6—0,8 м (покрытие — 30%), к центральной части кустарничковый покров становится менее обильным (покрытие — 10—15%), высота снижается до 0,3—0,4 м. На сфагновых повышениях небольшими группами встречаются морошка, брусника, водяника, ивы черниковидная и лопарская.

В моховом покрове преобладают сфагновые мхи с проективным покрытием до 95%, пятнами встречается кукушкин лен (Лисс, 2001).

Глава 3

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили с 2001—2006 гг., в период активной вегетации болотных растений на территории Нижневартовского района (конец июня, июль месяц), в 20 км от п.Высокого (прил. 6). Описание сообщества верхового болота проводили по стандартной методике [Раменский, 1971; Нешатаев, 1987]. Все определения вели в солнечную погоду. Средняя температура воздуха составляла (+26—28°C), почвы на глубине 30 см — (+12—14°C); рН болотной воды — 3,7.

3.1. Характеристика верхового болота

Сообщество верхового болота представлено сосново-кустарничково-сфагновой ассоциацией (*Sphagnetum pinetofruculosum*) и относится к классу верховых болот *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et Tx. 1943, порядку *Sphagnetalia magellanici* Kastn. et Floss 1933, союзу *Oxycocco-Empetrion hermaphroditici* Nordh. 1936 [Боч, Смагин, 1993]. Рельеф выположенный, грядово-мочажинный. Почвы торфяно-глеевые с торфяным слоем до 1—2 м.

Древесный ярус сильно разреженный, не выражен — сомкнутость всего 0,1—0,2, представлен в основном сосной обыкновенной с небольшой примесью сосны сибирской и березы пушистой.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 40—45%. Распределение яруса имеет мозаичный характер; выделяют небольшие повышения — сфагновые подушки, где доминантами выступают кустарнички, а на выположенных понижениях преобладают травяные виды растений.

Моховой ярус мощно развитый, проективное покрытие составляет 100%. Доминирующим видом среди сфагновых мхов является *Sphagnum angustifolium*, высокое покрытие имеют *Sphagnum majus*, *Sph. fuscum*, *Sph. teres*, *Sph. Squarrosum*. По небольшим повышениям встречаются *Polytrichum commune* и *Polytrichum strictum*, *Pleurozium Schreberri*.

3.2. Объекты исследований

В качестве объектов исследования использовали 12 видов растений, в основном доминанты и эдификаторы верхового болота, относящиеся к разным жизненным формам (ЖФ) (табл. 1; прил. 7—19).

Таблица 1

Список изученных видов растений Нижневартковского района и их эколого-биологическая характеристика

№	Название вида		Семейство	ЖФ ₁	ЖФ ₂
	русское	латинское			
1	Подбел многолиственный	Andromeda polifolia L.	Вересковые (Ericaceae)	Кч	ВКБ
2	Мирт болотный	Chamaedaphne calyculata L.	Вересковые (Ericaceae)	Кч	ВКБ
3	Клюква болотная	Oxycoccus palustris L.	Вересковые (Ericaceae)	Кч	ВКБ
4	Багульник болотный	Ledum palustre L.	Вересковые (Ericaceae)	Кч	ВКЭ
5	Голубика	Vaccinium uliginosum L.	Вересковые (Ericaceae)	Кч	ЛЗК
6	Береза карликовая	Betula nana L.	Betulaceae (Березовые)	Кч	ЛЗК
7	Пушица влагалищная	Eriophorum vaginatum L.	Осоковые (Cyperaceae)	ТОМ	Т.уз.
8	Осока шаровидная	Carex globularis L.	Осоковые (Cyperaceae)	ТОМ	Т.уз.
9	Осока пузырчатая	Carex vesicaria L.	Осоковые (Cyperaceae)	ТОМ	Т.уз.
10	Морошка приземистая	Rudus chamaemorus L.	Розоцветные (Rosidae)	ТДМ	Т.ш.
11	Сосна обыкновенная	Pinus sylvestris L.	Сосновые (Pinaceae)	Дер.	Дер.
12	Сосна сибирская	Pinus sibirica L.	Сосновые (Pinaceae)	Дер.	Дер.

Примечание: ЖФ₁ — жизненная форма [Горчаковский и др., 1994]: Кч — кустарнички, Дер. — деревья, ТОМ — травянистые однодольные многолетники, ТДМ — травянистые двудольные многолетники; ЖФ₂ [Прокопьев, 2001]: ВКБ — вечнозеленые кустарнички брусничного типа, ЛЗК — летне-зеленые листопадные

кустарнички, Т.уз. — травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями, ВКЭ — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа, Т.ш. — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями.

В своей работе мы используем классификацию флоры сфагно-вых болот по ЖФ [Прокопьев, 2001], согласно которой растения (табл. 1) под номерами: 1—3 относятся к вечнозелёным кустарничкам брусничного типа; 4 — к вечнозелёным кустарничкам эрикоидного типа; 5—6 к летне-зелёным листопадным кустарничкам; 7—9 к травам с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями; 10 — к травам с широкими толстыми жестковатыми листьями; 11—12 к деревьям.

3.3. Методы исследований

Для изучения общей биологической продуктивности растений, структуры биомассы отдельных органов и биохимических исследований использовали 5—15 экземпляров каждого вида. Все определения проводили в 7 кратной биологической повторности.

Листья у кустарничков для исследования отбирали со среднего яруса, у трав из средней части растения, у деревьев из средней части кроны южной стороны. В среднем возраст деревьев — 17—20 лет. Возраст деревьев определяли на основе анатомических и морфологических признаков по методикам А.А.Корчагина [Полевая геоботаника, 1960].

Идентификацию типов экологических стратегий у изученных болотных видов растений проводили на основе дискриминантного анализа [«Факторный, дискриминантный и кластерный анализ», 1989], используя количественные показатели структуры биомассы [Hills et al., 1994].

3.3.1. Морфологические характеристики растений

При изучении структуры биомассы растения очищали от почвы и расчленили на отдельные органы. Определяли сырую и сухую биомассу надземных и подземных органов, площадь листовой поверхности (S , см²). Для изучения сухой биомассы органы

растений высушивали в термостате при 90° до воздушно-сухого состояния. Показатели сухой биомассы были использованы для расчета интегральных морфологических индексов, отражающих отношение массы отдельных органов к массе целого растения (Иванов, 2001) — LMR (доля листьев), RMR (корней), SMR (стеблей), GMR (генеративных органов), LAR (отношение S листьев/m растения), SLA (S единицы массы листьев).

Площадь листьев определяли весовым методом [Третьяков, 1982]. Для этого вырезали контур листовой пластинки из ровной по толщине бумаги и взвешивали на электронных весах (с точностью до 0,01). Одновременно из такой же бумаги вырезали квадрат, площадью 100 см² (10×10 см), и также определяли его массу. Площадь исследуемого листа находили по формуле:

$S = a \times C / b$, где a — масса контура листа, мг; b — масса квадрата бумаги, мг; C — площадь квадрата бумаги, см².

3.3.2. Методы изучения водообмена, фотосинтеза, содержания пигментов и дыхания

Водный режим

Содержание воды в органах, степень открытия устьиц изучали в течении дня в 8, 10, 12, 14, 16 и в 18 часов. Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания [Медведев и др., 1996].

Водоудерживающую и водопоглощающую способность — по времени завядания срезанных листьев [Полевой и др. 2001].

Для опыта отбирали по 25—30 здоровых, полностью развернувшихся листьев, имеющих одинаковое местоположение на растениях. В лаборатории из листьев каждого вида брали шесть навесок (0,5—1 г), в каждую включали средние части трех-четырёх листьев. Пробы листьев раскладывали последовательно на сетки, которые помещали в термостат, где устанавливали постоянную температуру воздуха 20—25°С. Для поддержания стабильной влажности воздуха на дно термостата помещали кюветы с насыщенным раствором хлористого кальция. Время завядания выбирали экспериментально, исходя из того, чтобы листья теряли не

менее 50% от исходной массы. После завядания все листья снова взвешивали, три навески помещали в бумажные пакеты и высушивали при 105°C 3 часа, после охлаждения в эксикаторе повторно взвешивали.

Листья трех оставшихся навесок опускали в пробирки с 2—3 мл воды, которые помещали во влажную камеру на 3 ч. После этого листья вынимали из пробирок, обсушивали фильтровальной бумагой и взвешивали.

Водоудерживающую способность (А) определяли по оставшейся после завядания воде и рассчитывали по формуле:

$A = b - c / a - c \times 100\%$, где a , b — сырая масса листьев до (а) и после (b) завядания, c — сухая масса листьев.

Водопоглощающую способность (В) определяли по количеству воды, которое растения способны поглотить при регидратации после глубокого обезвоживания и рассчитывали по формуле:

$B = y - k / x - k \times 100\%$, где x , y — сырая масса листьев исходная (x) и при регидратации после завядания (y), k — сухая масса листьев.

Определение свободной и связанной воды проводили по методике Н.А.Гусева [Миллер, 1973].

Навеску — 0,15 г исследуемых листьев помещали в 1,5 мл раствора сахарозы (30%) на 2 часа. За это время свободная вода переходит в раствор сахарозы. Снижение концентрации раствора сахарозы определяли при помощи рефрактометра. Прочно связанная вода с высокополимерными соединениями клетки остается в листьях. В параллельной навеске определяли общее количество воды в листьях (в % от сырой массы навески), а по разности между количеством общей воды и свободной находили содержание связанной воды.

Фотосинтез и дыхание

Определения вели газометрическим методом с помощью инфракрасного газоанализатора Infracalit III (Германия) со шкалой 0—0,1%, определяли скорость CO₂-газообмена листьев растений. В камере, где находились листья растений, автоматически поддерживалась концентрация CO₂ в пределах от 0,045 до 0,055%. В результате на ленте самописца получали кривообразную кривую, по которой автоматически определялось Δt — время убыли

концентрации CO_2 (0,055—0,045) в процессе фотосинтеза. Поскольку объем камеры и плотность CO_2 постоянны, то единственной переменной при определении фотосинтеза является время Δt . Формула CO_2 для расчета скорости газообмена имеет вид $P = 220 / \Delta t$, мг $\text{CO}_2 \text{ ч}^{-1} \text{ м}^{-2}$ посева [Гавриленко, Жигалова, 2003].

Для определения скорости суммарного дыхания (ΣR) (фотодыхание в величину не входит) отключали автоматическую подачу CO_2 в камеру и после того, как концентрация в камере уменьшалась до 0,02—0,03%, выключали свет. В результате протекания окислительных процессов в камере возрастала концентрация CO_2 . Дифференцируя эту кривую, получали скорость дыхания для определенных интервалов времени. Для этого кривую делили на 10—11 линейных участков и определяли разность концентраций Δc на концах каждого участка и время изменения концентрации Δt . Расчет скорости дыхания производили по формуле [Мурей, Величков, 1981]:

$$\Sigma R = \Delta c / \Delta t \times 44000, \text{ мг } \text{CO}_2 \text{ ч}^{-1} \text{ м}^{-2}$$

Кинетику дыхания измеряли в течение 1,5 ч после выключения света. Диапазон концентраций CO_2 от 0,03 до 0,08% почти не оказывал влияния на активность окислительных процессов у растений [Мурей, Величков, 1981]. Зависимость скорости дыхания от времени для каждого эксперимента строили по 10—11 точкам.

Выявленные ΣR_{max} листьев растений на свету (или сразу после выключения света) складывали с P и в сумме получали значения P' — истинного фотосинтеза за минусом фотодыхания.

Фотосинтетические пигменты

Для извлечения фотосинтетических пигментов брали 0,15 г материала, который представлял собой среднюю пробу из измельченных листовых пластинок с удаленными крупными листовыми жилками, собранных с разных растений, и экстрагировали 10-ю миллилитрами 85%-го ацетона, затем фильтрат доводили в мерной колбе до отметки 25 мл.

Количественное определение содержания пигментов проводили спектрофотометрическим методом на приборе — SPECORD 30 (Analytik jena — Германия). Оптическую плотность раствора экстракта определяли при $\lambda = 663$ нм (хлорофилл а), $\lambda = 644$ нм (хлорофилл b), $\lambda = 452,5$ нм (сумма каротиноидов). Концентрацию

хлорофиллов ($C_a C_b$) и каротиноидов ($C_{кар}$) рассчитывали по формуле Реббелена [Гавриленко, Жигалова, 2003]:

$$C_a = 10,3 \times D_{663} - 0,918 \times D_{644}$$

$$C_b = 19,7 \times D_{644} - 3,87 \times D_{663}$$

$$C_{a+b} = 6,4 \times D_{663} + 18,8 \times D_{644}$$

$$C_{кар.} = 4,75 \times D_{452,5} - 0,226 \times C_{a+b}$$

где D_x — оптическая плотность раствора при $\lambda = X$, C_{a+b} — суммарная концентрация хлорофиллов а и b.

Содержание фотосинтетических пигментов в исследуемом объекте с учетом объема вытяжки и массы навески растительного материала рассчитывали по формуле [Фаттахова, 1987]:

$A = V \times C / P \times 1000$, где C — концентрация пигмента (мг/л), V — объем вытяжки (мл), P — навеска растительного материала (грамм), A — содержание фотосинтетического пигмента в растительном материале (мг/г сырой массы).

Величину пигментов светособирающих комплексов и реакционных центров в хлоропластах рассчитывали на основе данных по содержанию хлорофиллов b и общего содержания пигментов в листьях изученных растений по методике, предложенной Thornber J.P. (1975), Kura-Hotta M., Saton K. и Katoh S (1987).

3.3.3. Биохимический анализ растений

Для биохимического анализа брали листья, завершившие свой рост. Среднюю пробу листьев с 10—15 растений фиксировали при 125°C и досушивали при 75°C в термостате.

Содержание общего азота определяли методом Кьельдаля [Медведев, 1996]. Навеска сухого вещества составляла 0,3 грамма. Серную кислоту (плотностью 1,84 г/мл) добавляли из расчета 3 мл на 0,1 грамм сухого материала.

Для расчета общего азота в растительном материале использовали формулу:

$$X = 0,28 \cdot V \cdot (Y_1 T_1 - Y_2 T_2) / (A \cdot P),$$

где X — содержание азота в сухом веществе, мг/г; Y_1 — количество 0,02 н. серной кислоты, помещенной в приемную колбу, мл; Y_2 — количество 0,02 н. гидроксида натрия, израсходованного на титрование, мл; T_1, T_2 — поправочные коэффициенты к титру

кислоты и щелочи соответственно; 0,28 — количество азота (мг), которое связывается в виде сульфата аммония 1 мл 0,02 н. серной кислотой; А — объем исследуемого раствора, взятого для отгонки, мл; Р — навеска растительного материала, взятого для сжигания, г; V — объем раствора в мерной колбе (после озоления), мл [Медведев, 1996].

Нитратный азот определяли в водном экстракте (30 мин., на водяной бане) с добавлением 5% раствора салициловой кислоты в H_2SO_4 и 4% NaOH, на приборе КФК-2 (Россия) [Медведев, 1996].

Массу золы определяли после сжигания навески растительного материала в муфельной печи при $550^\circ C$ в течении 8 часов [Филиппович, 1982].

Растворимые сахара экстрагировали из растительного материала 80% этанолом двукратно при $40^\circ C$. После центрифугирования раствор использовали для определения суммы растворимых сахаров (фруктозы, сахарозы и глюкозы), остаток подвергали кислотному гидролизу (3% соляной кислотой) для отделения неструктурных полисахаридов. Количественное определение растворимых сахаров и неструктурных полисахаридов проводили методами тонкослойной хроматографии и колориметрическим методом с антроном КФК-2 (Россия) [Филиппович, 1982].

Зольные элементы определяли атомно-адсорбционным методом анализа [Методика..., 1998]. Пробоподготовку для проведения анализа осуществляли по стандартной методике. Образцы растительной массы фиксировали при $125^\circ C$, досушивали до воздушно-сухого состояния (температура $75^\circ C$) и измельчали. Сухие, измельченные образцы отбирали методом средней пробы до веса 0,01 г. Затем образцы сжигали в муфельной печи при температуре $400\text{—}500^\circ C$ в течении 90 минут. После сжигания тигли с золой охлаждали и взвешивали. К полученным образцам приливали 4 мл азотной кислоты (2 моль/л) и 2 мл соляной кислоты (1:1), затем проводили разложение в автоклаве XF100, используя микроволновую печь Multiave 3000 фирмы Anton Paar, изменяя мощность разложения от 800 Ватт (в течении 5 минут) до 1000 Ватт (в течении 15 минут), и на завершающей стадии 60 Ватт (в течении 20 минут). Мощность контролировали с помощью ИК-датчика ротора. Полученные в результате разложения пробы исследовали на приборе Aanalist 700 фирмы Perkin Elmer.

Градуировку прибора проводили в соответствии с рекомендациями, изложенными в МИ 2345-95 «ГСИ. Характеристики градуировочных средств измерений состава и свойств веществ и материалов. Методы выполнения измерений с использованием стандартных образцов». Содержание элементов в представленных образцах рассчитывали по следующей формуле:

$C = S \times V_{\text{пр}} / M_{\text{нав}}$, где S — показания прибора; $M_{\text{нав}}$ — навеска пробы исследуемого образца, г; $V_{\text{пр}}$ — объем анализируемого раствора, мл.

Углерод определяли сжиганием проб растительного материала в струе кислорода в трубчатой печи при температуре 850°C и улавливанием продуктов их сгорания, в которых измеряли выделившийся CO_2 по его поглощению гидроксидом калия [Посыпайко, 1989].

Кадмия во всех исследованных пробах содержится менее 1 мг/кг (ниже предела обнаружения метода).

3.3.4. Математические методы обработки данных

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета прикладных программ Statistica 11.5; Excel 2005 из пакета Microsoft Office XP. Для оценки различий между разными группами видов использовали критерии Стьюдента и Манна-Уитни [Наследов, 2005].

Достоверность различий между растениями разных типов экологических стратегий по изученным параметрам оценивали по параметрическому критерию Стьюдента и непараметрическому U-критерию Манна-Уитни [Наследов, 2005]. Тесты предназначены для оценки различий между двумя выборками по уровню какого-либо количественно измеренного признака и позволяет выявить различия между малыми выборками, когда число образцов в группах $n_1 = 3$, $n_2 \geq 7$.

Для выделения и анализа групп растений с разными свойствами первичных типов ЭС, а также оценки достоверности их разделения был использован дискриминантный анализ. Это статистический метод, позволяющий изучать различия между двумя

и более группами объектов по нескольким переменным одновременно [Факторный, дискриминантный и кластерный анализ, 1989]. Данный метод позволяет ответить на вопросы возможно ли, используя данный набор характеристик, отличить одну группу объектов от другой, насколько хорошо эти характеристики позволяют провести различие и какие из них наиболее информативны. Кроме того, дискриминантный анализ дает возможность классифицировать объекты по принципу максимального сходства. При этом вычисляются дискриминантные функции (линейные уравнения), зависящие от значений переменных таким образом, что появляется возможность отнести каждый объект к одной из групп. Программа позволяет так же визуализировать данные путем проектирования объектов на дискриминантные векторы.

Глава 4

СТРУКТУРА БИОМАССЫ РАСТЕНИЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ

Структура биомассы растений представляет собой конечный результат распределения ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода по органам растения. Огромное влияние на распределение биомассы в растениях оказывают условия произрастания.

4.1. Общая характеристика структуры биомассы растений

Результаты наших исследований показали, что общая биомасса растений варьировала от 0,7 г у морошки приземистой до 129,55 г у сосны сибирской. Среди изученных видов растений 50% имели массу меньше 4 г, биомассу более 29 г имели 3 вида — береза карликовая — 29,75 г, сосна обыкновенная — 47,41 г, сосна сибирская — 129,55 г (табл. 2).

Высокая изменчивость массы целого растения сопровождалась столь же высоким изменением массы отдельных органов. Средняя общая площадь листьев варьировала у изученных видов от 11,71 см² у пушицы влагилищной до 3395,14 см² у сосны сибирской, при этом у 50% видов она не превышала 80 см² (табл. 2).

Таблица 2

Структура биомассы изученных видов растений верхового болота

Показатель	С.с.	С.о.	М.б.	К.б.	П.м.	П.в.
Общая масса, г/растение	129,55 ±18,3	47,41 ±7,55	8,33 ±1,42	1,19 ±0,14	3,17 ±0,52	0,78 ±0,14
Масса генеративных органов, г	3,87 ±0,53	1,47 ±0,20	0,34 ±0,24	0,32 ±0,06	0,30 ±0,09	0,07 ±0,02
Масса стеблей, г	43,10 ±6,06	23,67 ±2,55	3,90 ±0,92	0,22 ±0,06	0,96 ±0,24	0,15 ±0,08
Масса листьев, г	45,69 ±4,88	17,39 ±4,06	1,26 ±0,19	0,41 ±0,08	0,66 ±0,17	0,11 ±0,03
Масса корней, г	36,89 ±7,98	4,89 ±2,42	2,84 ±0,75	0,24 ±0,05	1,25 ±0,16	0,46 ±0,15

Индекс генеративных органов, %	2,99 ±0,19	3,13 ±0,42	4,19 ±3,07	27,52 ±7,53	9,70 ±3,36	8,45 ±1,30
Индекс стеблей, %	33,30 ±1,57	50,45 ±4,82	46,44 ±5,64	18,05 ±3,25	30,01 ±4,58	19,93 ±10,80
Индекс листьев, %	35,44 ±1,89	36,54 ±4,95	15,16 ±1,13	34,11 ±3,92	20,59 ±2,54	14,05 ±2,17
Индекс корней, %	28,27 ±2,86	9,89 ±3,76	34,24 ±7,94	20,34 ±1,59	39,69 ±2,27	57,79 ±8,72
SLA (S лис/м лис), см ² /г	74,34 ±4,21	20,01 ±4,47	104,36 ±14,8	69,29 ±11,20	79,38 ±5,71	111,96 ±59,5
LAR (S лис/м рас), см ² /г	26,30 ±1,17	7,13 ±0,82	15,71 ±1,68	23,33 ±2,48	16,26 ±1,47	14,89 ±6,46
S листьев, см ²	3395,1 4 ±39	336,14 ±55,6	131,71 ±31,1	27,86 ±5,52	51,57 ±10,53	11,71 ±5,47
Показатель	О.ш.	О.п.	Б.н.	Г.	Б.б.	М.п.
Масса генеративных органов, г	0,07 ±0,02	0,11 ±0,05	0,50 ±0,30	0,26 ±0,08	0,75 ±0,26	0,05 ±0,01
Масса стеблей, г	0,61 ±0,08	0,49 ±0,13	14,59 ±3,03	6,64 ±4,50	3,66 ±0,38	0,11 ±0,04
Масса листьев, г	0,59 ±0,07	0,48 ±0,11	5,04 ±1,58	2,56 ±1,49	2,91 ±0,57	0,42 ±0,07
Масса корней, г	1,71 ±0,03	0,66 ±0,17	9,62 ±1,77	6,60 ±4,70	2,46 ±0,78	0,13 ±0,06
Общая масса, г/растение	2,98 ±0,14	1,74 ±0,16	29,75 ±5,97	16,06 ±10,57	9,78 ±1,36	0,70 ±0,12
Индекс генеративных органов, %	2,34 ±0,57	6,35 ±2,68	1,59 ±0,68	3,15 ±3,43	7,62 ±2,05	6,84 ±1,23
Индекс стеблей, %	20,42 ±1,89	27,78 ±6,60	49,02 ±2,42	40,90 ±3,81	37,56 ±1,66	15,27 ±4,11
Индекс листьев, %	19,77 ±1,92	27,81 ±7,49	16,74 ±2,76	18,18 ±9,60	29,85 ±4,65	60,15 ±9,99
Индекс корней, %	57,47 ±2,34	38,06 ±8,02	32,65 ±4,97	37,77 ±9,08	24,97 ±6,49	17,96 ±8,29
SLA (S лис/м лис), см ² /г	135,15 ±17,1	179,31 ±70,8	96,44 ±11,04	128,11 ±34	65,46 ±12,79	146,19 ±29,6
LAR (S лис/м рас), см ² /г	26,79 ±4,89	47,85 ±15,56	15,71 ±2,23	21,50 ±6,19	31,69 ±32,18	86,39 ±12,52
S листьев, см ²	79,86 ±15,15	81,57 ±22,42	482,29 ±143	341,29 ±247	186,86 ±29,8	59,57 ±6,85

Примечание: С.с. — сосна сибирская, С.о. — Сосна обыкновенная, М.б. — Мирт болотный, К.б. — Клюква болотная, П.м. — Подбел многолистный, П.в. — Пушица влагалищная, О.ш. — Осока шаровидная, О.п. — Осока пузырчатая, Б.н. — Береза карликовая, Г. — Голубика, Б.б. — Багульник болотный, М.п. — Морошка приземистая

25% из изученных растений имели общую площадь листьев более 300 см². Это такие виды, как сосна обыкновенная, береза карликовая, голубика.

Наибольший вклад в общую массу растений вносили стебли, доля которых составляла у большинства видов 30—45% (табл. 2). Максимальное значение индекса стебля было 50,45% у сосны обыкновенной, минимальное — 15,27% у морошки приземистой. Доля подземных органов в структуре биомассы у большинства растений составляла 18—40%, при среднем значении — 33%. Максимальные значения данного показателя были у пушицы влагалищной и осоки шаровидной 57,79% и 57,47% соответственно. Полученные нами данные для растений верховых болот несколько ниже, чем у растений высокогорий Альп (57%) [Korner, Renhardt, 1987] и Кавказа (52%) [Нахуцришвилли, Гамцемлидзе, 1984], арктической тундры (61%) [Korner, Renhardt, 1987] и крупнотравий Сахалина (39%) [Морозов, 1994]. Биомасса листьев у большинства видов составляла 20—37% от общей массы растений. Максимальные значения данного показателя были у морошки приземистой (60,15%), минимальные — у пушицы влагалищной (14,05%). Генеративные органы вносили небольшой вклад в создание общей биомассы растений и у большинства видов их доля составляла от 3 до 10%. Высокую биомассу генеративных органов в структуре растения имела клюква болотная — 27,52%. Низкие значения у березы нана — 1,59%.

Анализ индекса (SLA) — отношение площади листьев к массе листьев показало, что максимальные значения данного индекса у осоки пузырчатой — 170,31 см²/г, морошки приземистой — 146,19%, осоки шаровидной — 135,15%, голубики — 128,11%. Низкие значения — 20,01 см²/г отмечены у сосны обыкновенной. У 50% изученных видов растений данный показатель не превышал 96 см²/г (табл. 2).

Отношение площади листьев к массе целого растения (LAR) было высоким у морошки приземистой — 86,39 см²/г и низким —

у сосны обыкновенной — 7,13 см²/г. У большинства видов (67%) показатели LAR составили от 15—27 см²/г (табл. 2).

По общей биомассе мы не обнаружили достоверных отличий между: голубикой и багульником, миртом с голубикой и багульником; пушицей влагалищной и морошкой приземистой; подбелом многолистным и осокой шаровидной. У большинства видов достоверность отличий составляет $p < 0,001$.

Достоверных различий по SLA и LMR не обнаружено: у мирта болотного с пушицей влагалищной и березой карликовой; у пушицы влагалищной с подбелом многолистным и багульником болотным; у клюквы болотной с багульником болотным; у осоки шаровидной с голубикой. У большей части видов достоверность отличий составляет $p < 0,001$.

По площади листьев нет достоверных различий: у голубики с миртом болотным, березой карликовой, багульником болотным и сосной обыкновенной; у осоки пузырчатой с осокой шаровидной и морошкой приземистой; у подбела многолистного с морошкой приземистой.

По морфологическим индексам (GMR, SMR, RMR и LMR) у большинства видов болотных растений отмечены достоверные различия, кроме мирта болотного с голубикой, у которых отличия незначимы.

Таким образом, анализ биомассы, ее структуры у растений верховых болот показал, что биомасса растений, отдельных органов, а также их индексы значительно варьируют.

4.2. Структура биомассы у растений разных жизненных форм

Жизненные формы растений (экобиоморфы) также отличались по общей биомассе, массе отдельных органов и значениям морфологических индексов (табл. 3).

Максимальные значения общей биомассы имели деревья — 88,48 г/растение и летне-зеленые листопадные кустарнички — 22,9 г/растение.

Травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями и травы с широкими толстыми жестковатыми листьями имели минимальную биомассу.

Вечнозеленые кустарнички — брусничного и эрикоидного типов занимали промежуточное положение по данному показателю (табл. 3).

Различия в структуре биомассы у растений разных жизненных форм более отчетливо выявляются при сравнении индексов, которые представляют отношение массы органов к массе целого растения, выраженные в процентах.

Таблица 3

**Структура биомассы изученных видов растений
верхового болота — представителей разных жизненных форм**

Показатель	Жизненные формы					
	ВКБ	ВКЭ	ЛЗК	Т.уз.	Т.ш.	Дер.
Общая масса, г/растение	4,23 ±3,20	9,78 ±1,36	22,90 ±10,89	1,83 ±0,93	0,70 ±0,12	88,48 ±44,70
Масса стеблей, г	1,69 ±1,71	3,66 ±0,38	10,62 ±5,53	0,41 ±0,22	0,11 ±0,04	33,38 ±11,03
Масса листьев, г	0,77 ±0,39	2,91 ±0,57	3,80 ±1,96	0,39 ±0,22	0,42 ±0,07	31,54 ±15,30
Масса корней, г	1,44 ±1,17	2,46 ±0,78	8,11 ±3,76	0,94 ±0,58	0,13 ±0,06	20,89 ±17,55
Масса генеративных органов, г	0,32 ±0,15	0,75 ±0,26	0,38 ±0,24	0,08 ±0,04	0,05 ±0,01	2,67 ±1,30
Индекс генеративных органов, %	13,80 ±11,28	7,62 ±2,05	2,37 ±2,51	5,71 ±3,08	6,84 ±1,23	3,06 ±0,32
Индекс стеблей, %	31,50 ±12,70	37,56 ±1,66	44,96 ±5,21	22,71 ±7,92	15,27 ±4,11	41,87 ±9,54
Индекс листьев, %	23,29 ±8,58	29,85 ±4,65	17,46 ±6,82	20,54 ±7,27	60,15 ±9,99	35,99 ±3,65
Индекс корней, %	31,42 ±9,53	24,97 ±6,49	35,21 ±7,51	51,11 ±11,54	17,96 ±8,29	19,08 ±10,06
SLA (S лис/м лис), см ² /г	84,34 ±18,47	65,46 ±12,79	112,28 ±29,3	142,14 ±58,9	146,19 ±29,6	47,18 ±28,49
LAR (S лис/м рас), см ² /г	18,44 ±4,00	31,69 ±32,18	18,60 ±5,39	29,84 ±16,95	86,39 ±12,52	16,72 ±9,99
S листьев, см ²	70,38 ±49,06	186,86 ±29,8	411,79 ±207	57,71 ±36,61	59,57 ±6,85	1865,6 ±1610

Примечание: Вечнозеленые кустарнички: ВКБ — брусничного типа, ВКЭ — эрикоидного типа; ЛЗК — летне-зеленые листопадные кустарнички; Т.уз. — травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями; Т.ш. — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями; Дер. — деревья.

Вечнозеленые кустарнички брусничного типа отличались высокими значениями доли генеративных органов (13,8%), стеблей (31,5%) и небольшими значениями доли листьев (23,29%), корней (31,42%) по сравнению с другими видами растений.

Вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа имели высокие значения индексов стеблей (37,56%) и небольшие значения индексов генеративных органов (7,62%), листьев (29,85%), корней (24,97%), а также SLA (65,46 см²/г) и LAR (31,69 см²/г).

Травы с широкими толстыми жестковатыми листьями характеризовались высокой долей листьев (60,15%), SLA (146,19 см²/г), LAR (86,39 см²/г); низкой долей генеративных органов (6,84%), стеблей (15,27%) и корней (17,96%).

Травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями имели высокие значения индекса корней (51,11%), SLA (142,14 см²/г); низкую долю генеративных органов (5,71%), листьев (20,54%), стеблей (22,71%) и LAR (29,84 см²/г).

Для деревьев характерна высокая доля стеблей (41,87%), низкие значения генеративных органов (3,06%), листьев (35,99%), корней (19,08%) и SLA (47,18 см²/г), LAR (16,72 см²/г).

Летне-зеленые листопадные кустарнички отличались высоким индексом стеблей (44,96%), SLA (112,28 см²/г) и низким значением индекса генеративных органов (2,37%), листьев (17,46%), корней (35,21%) и LAR (18,6 см²/г).

У деревьев были максимальные значения: площади листьев — 1865,64 см², общей биомассы — 88,48 г и массы отдельных органов (стебель — 33,38 г, листья — 31,54 г, подземные органы — 20,89 г, генеративные — 2,67 г) и достоверно различались по этим показателям от других групп растений.

Минимальные показатели: площади листьев (57,71—70,38 см²), общей биомассы (0,7—4,23 г) и массы отдельных органов (стебель 0,11—1,69 г, листья 0,39—0,77 г, подземные органы 0,13—1,44 г) отмечены у трав с широкими толстыми жестковатыми листьями, трав с узкими свернутыми и складчатыми листьями и у вечнозеленых кустарничков брусничного типа. Промежуточное положение занимали кустарнички: летне-зеленые листопадные и вечнозеленые эрикоидного типа.

Достоверные отличия по всем индексам (GMR, LMR, SMR и RMR) выявлены между летне-зелеными листопадными кустарничками и вечнозелеными кустарничками эрикоидного типа,

а также травами с широкими толстыми жестковатыми листьями, кроме того, между вечнозелеными кустарничками брусничного типа и деревьями.

Не обнаружено достоверных различий по площади единицы массы листьев (SLA) между вечнозелеными кустарничками эрикоидного типа и деревьями; между травами с узкими свернутыми и складчатыми листьями и широкими толстыми жестковатыми листьями. По показателям LAR достоверность значительно ниже, по сравнению с SLA.

На основании полученных результатов мы делаем заключение о том, что жизненные формы отличаются между собой по вкладу отдельных органов в структуру биомассы растений. Стебли вносили основной вклад в структуру биомассы всех изученных кустарничков и деревьев. Травы в основном формируют свою биомассу за счет массы корней и листьев.

4.3. Структура биомассы растений с сильной степенью выраженности свойств первичных типов экологических стратегий

Известно, что растения с первичными типами стратегии в природе встречаются крайне редко и являются скорее исключением, чем правилом. Большинство видов занимают промежуточное положение между C-, R- и S-типами в треугольном континууме Грайма и относятся к так называемым вторичным типам экологических стратегий (CR, CS, SR и CSR). На наш взгляд, целесообразнее определять у растений степень выраженности свойств первичных типов ЭС.

В ходе исследования мы выявили значительные различия в структуре биомассы у растений с разной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС (прилож. 20).

Растения со свойствами C-стратегии (конкурентности) характеризовались наибольшей площадью листьев (812 см²), максимальной общей биомассой (40,2 г) и массой отдельных органов (стебель — 16 г, листья — 12,5 г, подземные — 10,6 г и генеративные органы — 1,2 г) и достоверно отличались по этим показателям от растений со свойствами толерантной (S-стратегии) и рудеральной способности (R-стратегии) ($p < 0,01$ и $p < 0,001$).

Средняя масса растений со свойствами С-стратегии была в 19—35 раз выше, чем у видов со стресс-толерантой и рудеральной способностями. Развитие большой биомассы стеблей может способствовать реализации конкурентных свойств — формированию большого морфологического индекса (латерального размера) и высоты растения, обеспечивая доминирование в фитоценозах.

Формирование большой поверхности корневой системы у конкурентов способствует более эффективной конкуренции за воду и минеральные вещества. Кроме того, у конкурентов в подземной части могут быть сосредоточены запасы органических минеральных соединений, которые интенсивно используются в начале вегетации для быстрого образования большой площади листьев.

В литературе [Пьянков, Иванов, 2000; Иванова, Юмагулова, 2006] отмечено, что конкурентные свойства растений взаимосвязаны с их биомассой. Известно, что растения со свойствами конкурентной способности обитают в условиях низкой интенсивности стресса и редких нарушений [Grime, 1974, 1979; Grime, Hodgson, Hunt, 1988].

До 50% изученных нами растений имели сильную степень выраженности свойств конкурентности, следовательно, условия обитания на верховых болотах не являются крайне неблагоприятными и у растений выработались механизмы адаптации, позволяющие им произрастать на болотах.

Типичными представителями растений с выраженными свойствами С-стратегии являются такие виды, как сосна сибирская, сосна обыкновенная, береза карликовая, голубика, мирт болотный и багульник болотный. Растения со свойствами S-стратегии — подбел многолистный, осока пузырчатая, осока шаровидная, пушица влагилищная и R-стратегии — морошка приземистая, клюква болотная — не имели достоверных отличий только по площади листьев, массе соцветий и листьев, по остальным показателям структуры биомассы достоверность составляла — $p < 0,01$ и $p < 0,001$.

Различия в структуре биомассы у растений с разными типами стратегий более отчетливо выявляются при сравнении индексов (рис. 1, 2, 3). Растения со свойствами С-стратегии отличались высокими значениями доли стеблей (43%), низкой долей генеративных органов (4%), листьев (25,3%) и корней (28%). R-стратегии имели небольшие значения индекса стеблей (17%) и корней (19,2%), высокие значения генеративных органов (17,2%) и листьев (47,1%).

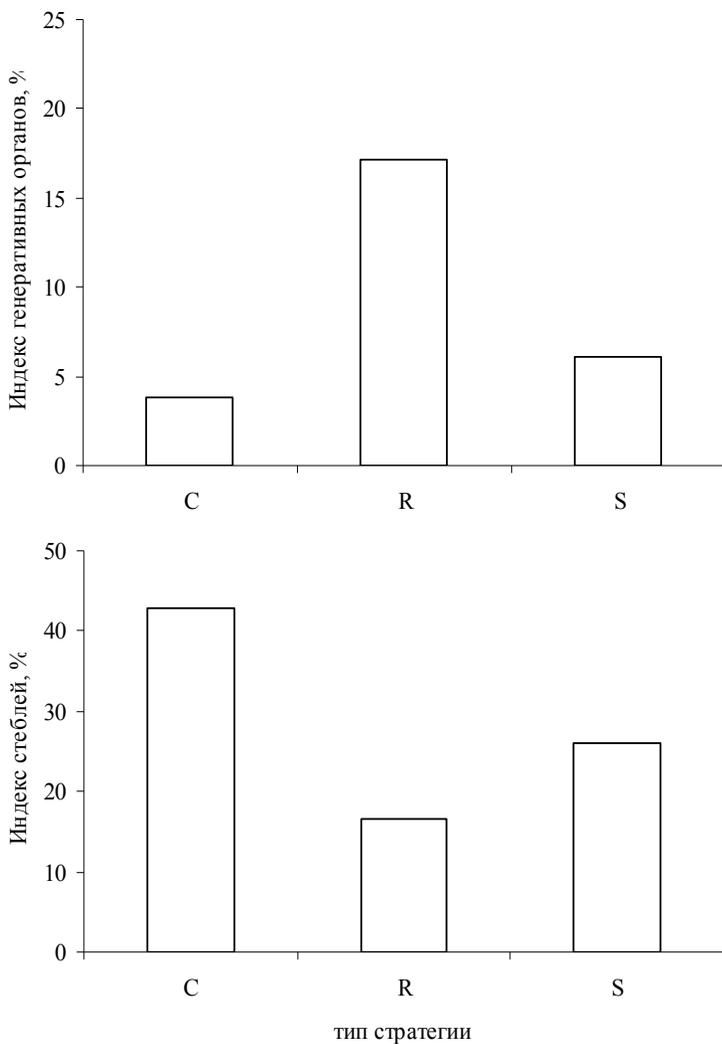


Рис. 1. Значения индексов генеративных органов и стеблей у групп растений с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов),
 R — рудералы (2 вида),
 S — стресс-толеранты (4 вида)

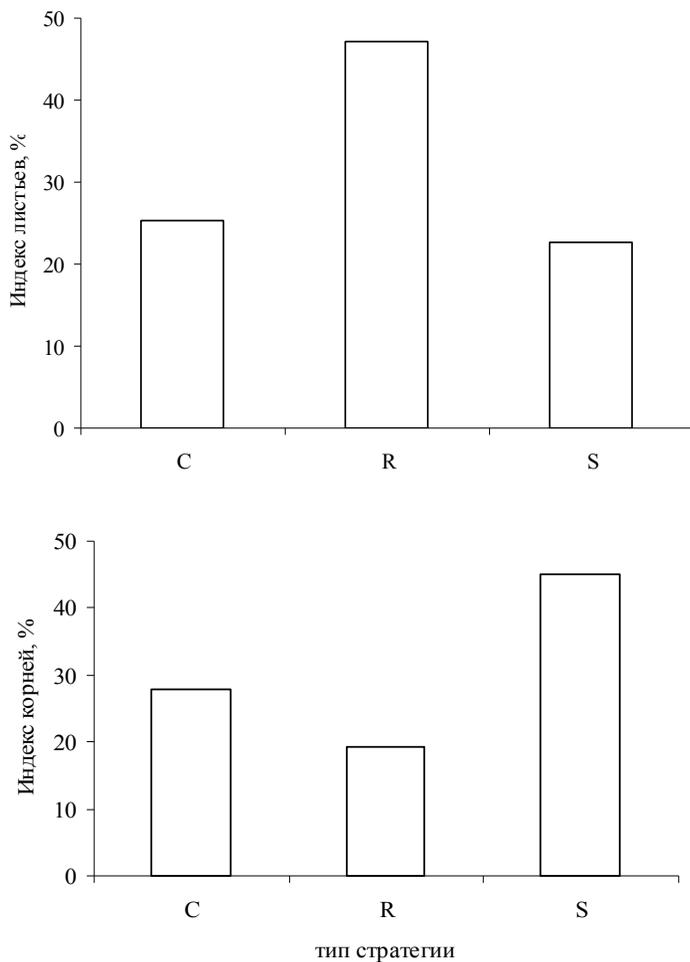


Рис. 2. Значения индексов листьев и корней у групп растений с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов),
 R — рудералы (2 вида),
 S — стресс-толеранты (4 вида)

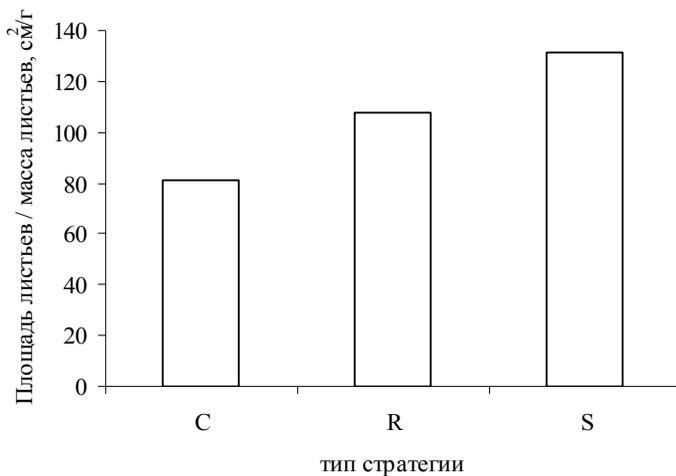
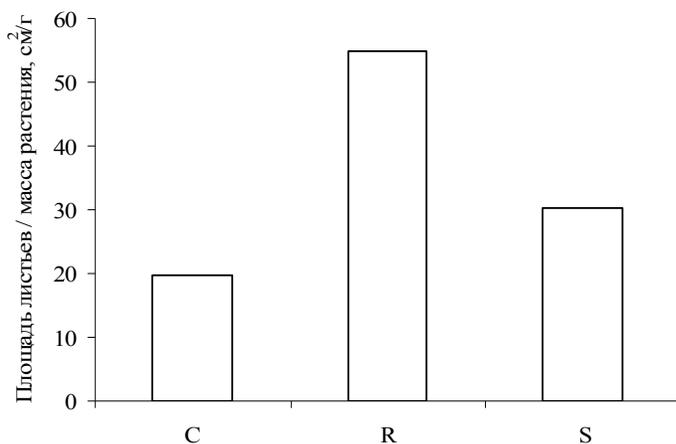


Рис. 3. Значения индексов отношения площади листьев к массе растения и листьев у групп растений с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов),
 R — рудералы (2 вида),
 S — стресс-толеранты (4 вида)

Для растений с ярко выраженными толерантными свойствами (S-стратегов) были характерны: высокая доля корней (45,1%), низкая доля генеративных органов (6,1%), стеблей (26,1%) и листьев (23%).

Растения со свойствами рудеральной и толерантной стратегии, а также конкурентной и рудеральной имели достоверные отличия по индексам корней, листьев, стеблей, генеративных органов и LAR, но не имели значимых отличий по SLA. Виды с конкурентной и стресс-толерантной способностью различались по всем перечисленным параметрам, кроме индекса листьев.

Таким образом, использование абсолютных показателей структуры биомассы в сочетании с индексами отдельных органов позволяет с высокой достоверностью отличать группы видов с разной степенью выраженности типов экологических стратегий.

4.4. Закономерности изменения структуры биомассы растений с разными свойствами первичных типов экологических стратегий

Согласно Грайму [Grime, 1979], виды с разными экологическими стратегиями отличаются по морфологическому индексу, характеризующему общий размер растения и занимаемую им площадь. В работах Garnier [1991]; Lambers, Poorter [1992]; Lambers et al. [1998] отмечено, что скорость роста (RGR) наиболее тесно связана с таким морфологическим показателем как LAR (отношение суммарной листовой площади к массе растения), которое зависит от площади единицы массы листа (SLA) и листового индекса (LMR):

$$RGR = LAR \times NAR$$

$$LAR = SLA \times LMR$$

Из функциональных показателей наиболее важным является NAR (net assimilation rate) — скорость чистой ассимиляции единицы листовой поверхности [Garnier, 1991; Evans, 1989]. Данный показатель зависит от функциональной активности листа, от соотношения автотрофных и гетеротрофных тканей в растении и от отдельных компонентов LAR.

Растения с высокой скоростью роста обычно характеризуются высокой продуктивностью фотосинтеза и функциональной

активностью листа [Reich et al., 1998b]. R- и C-стратегии имеют более высокие по сравнению с S-стратегиями значения суммарной поверхности мембран клеток мезофилла и хлоропластов [Pyankov et al., 1998], которые положительно коррелируют со скоростью фотосинтеза [Nobel, 1983; Evans, Seemann, 1989]. По результатам наших исследований растения с разной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС имеют достоверные отличия по LAR на уровне $p < 0,01$ и $p < 0,05$ т.е. соответственно на уровне 99% и 95% (прил. 20, рис. 3). Рассматривая отдельные компоненты (LMR и SLA), мы не обнаружили достоверных различий в LMR между растениями со свойствами C-стратегии и S-стратегии, в SLA у растений с рудеральной стратегией с конкурентами и стресс-толерантами. Таким образом, LMR является величиной, не схожей у групп растений с разными типами стратегий. Отличия по индексу листьев у растений первичных типов стратегий, возможно, связаны с принадлежностью видов к разным жизненным формам или экобиоморфам, которые различаются долями механической и покровной тканей: 1) вечнозелёные кустарнички — брусничные и эрикоидные; 2) летне-зелёные листопадные кустарнички; 3) травы — с длинными узкими складчатыми или свёрнутыми листьями и с широкими толстыми жестковатыми листьями; 4) деревья.

Доля листьев у 49 высокогорных видов растений Альп (2600—3200 м) составляла $24 \pm 2\%$, у растущих на высоте 600 м — $22 \pm 2\%$ и эти группы не различались достоверно [Korner, Renhardt, 1987]. Согласно нашим исследованиям средняя доля листьев для 12 растений верховых болот составляла $29 \pm 13,6\%$, при более высоких значениях у растений с рудеральной способностью (до 47%) (рис. 4).

У морошки приземистой и клюквы болотной со свойствами рудеральной стратегии, также отмечена высокая доля генеративных органов — 17,2%, что в среднем в 4 раза выше, чем у видов со свойствами толерантной и конкурентной способностью. Таким образом, у видов с R-стратегией ассимиляционные ткани занимают большую часть листа, что также отмечает Пьянков [Pyankov et al., 1998]. Относительно большая доля фотосинтезирующих органов в целом растении и высокая насыщенность листа тканями хлоренхимы обуславливают высокий фотосинтез и объясняют высокую скорость роста рудералов.

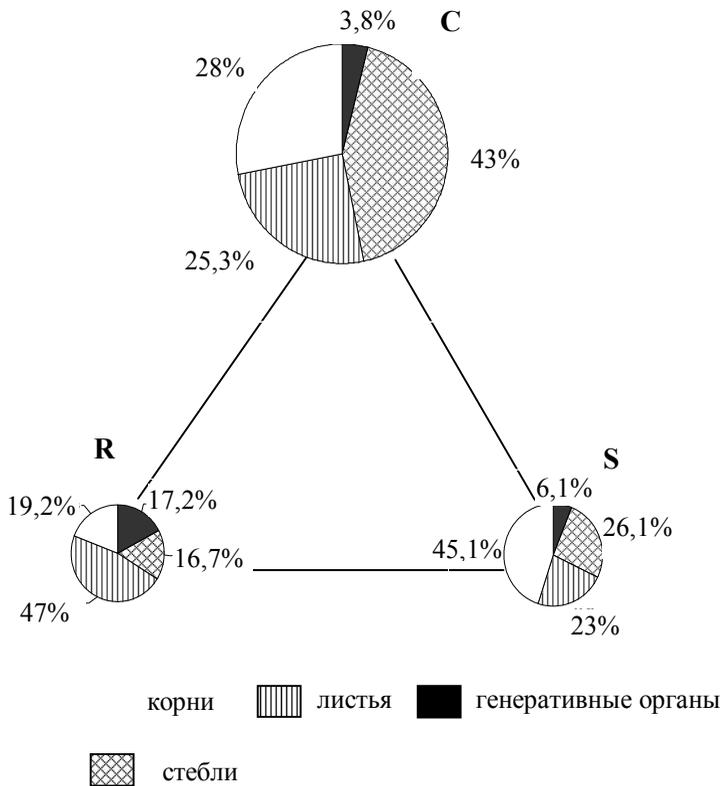


Рис. 4. Обобщенные данные по структуре биомассы изученных видов растений с высокой степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов);

R — рудералы (2 вида);

S — стресс-толеранты (4 вида).

Площадь диаграмм на рисунке пропорциональна общей массе растений

Показано, что виды бореальной зоны с разными типами первичных стратегий не имели достоверных различий по значению SLA [Pyankov et al., 1998]. По результатам наших исследований индекс SLA для видов с разными свойствами стратегии имел следующие значения: с толерантными свойствами — 131, рудеральными — 108 и конкурентными — 82 см²/г сухой массы листа.

Различия у растений со свойствами R-стратегии с C-стратегиями и с S-стратегиями были недостоверны, а у C-стратегов и S-стратегов достоверны на уровне $p < 0,01$ (прил. 20).

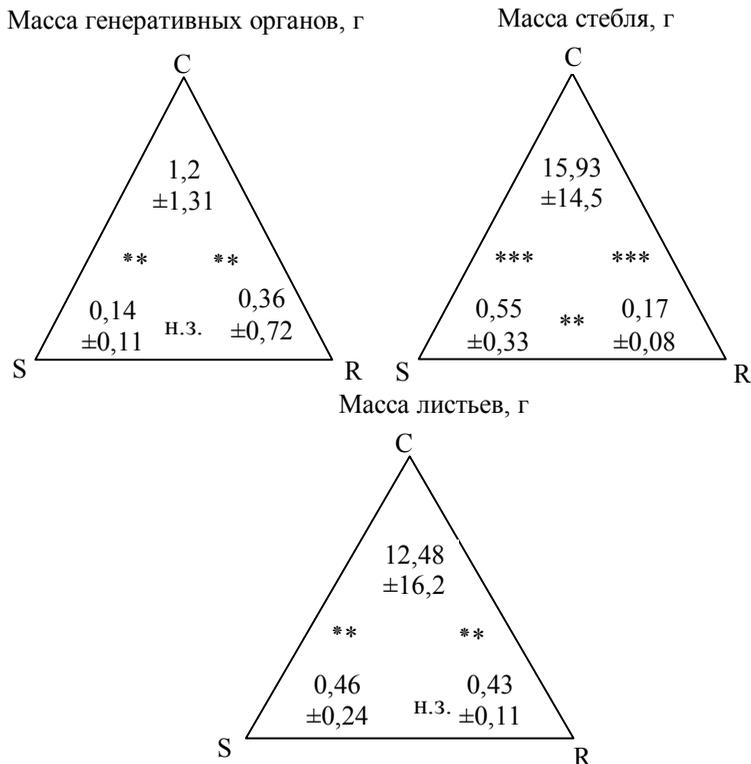


Рис. 5. Структура биомассы (масса генеративных органов, стебля и листьев) 12 видов растений Среднего Приобья с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов);

R — рудералы (2 вида);

S — стресс-толеранты (4 вида).

Приведены средние групповые значения и их стандартные ошибки. Достоверность различий: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, н.з. — не значимо

В отличие от видов с конкурентной способностью, растения со свойствами S-стратегии и R-стратегии имели низкие значения показателей структуры биомассы, что может быть обусловлено разными причинами. Стресс-толеранты характеризуются медленным обменом веществ, что обуславливает низкую скорость роста. Среди изученных нами растений со стресс-толерантной стратегией преимущественно оказались травы с длинными узкими складчатыми или свёрнутыми листьями (осока пузырчатая и заячья, пушица влагалищная) и один представитель вечнозеленых кустарничков брусничного типа — подбел многолистный. Эти растения обитают в стрессовых условиях: недостаток минеральных веществ, повышенная кислотность, пониженная температура в корнеобитаемом слое. Большое количество энергии они расходуют на поддержание жизнедеятельности растительного организма, а не для наращивания массы. Как известно причиной низкой биомассы типичных рудералов, является короткий жизненный цикл, так как они произрастают в местообитаниях с частыми нарушениями. Исследованные нами виды с рудеральной степенью выраженности стратегии (морозка приземистая и клюква болотная) в отличие от настоящих рудералов являются многолетними растениями и размножаются вегетативно, но их жизненный цикл в условиях верхового болота укорочен. Ограничение времени жизни этих растений сроками вегетационного периода не позволяет им наращивать массу.

В соответствии с литературными данными, конкуренты обладают высокой скоростью роста и продолжительным сроком жизни [Усманов и др., 2001; Миркин, Наумова, 1998; Работнов, 1985]. Это позволяет им набирать большую массу растения и развивать площадь поверхности листьев выше, чем у рудералов и стресс-толерантов. Учитывая, что все изученные нами растения верховых болот — многолетники, можно предположить, что различия растений с разной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС по параметрам структуры биомассы связаны с разной скоростью роста, а не с продолжительностью жизни растений.

Вклад отдельных органов в массу целого растения имеет следующую закономерность.

Доля генеративных органов (GMR) и стеблей (SMR) изменялись в ряду растений с выраженностью свойств от C- и S-стратегии

к R-стратегам. Показатель GMR увеличивается, SMR уменьшается. В работе Villar et al. [1998], показано, что RGR положительно коррелирует с индексом SMR. Возможно, развитие надземной проводящей системы является необходимым условием для достижения растениями высокой конкурентоспособности за ресурсы.

Доля листьев (LMR) и корней (RMR) изменялись в ряду растений с S- и C-стратегией к R-стратегам. При этом индекс LMR увеличивался в этом направлении, а RMR уменьшался. Вероятно, увеличение LMR у видов с рудеральной способностью обеспечивает им более высокую скорость роста. Данные о положительной взаимосвязи относительной массы листьев с относительной скоростью роста двудольных растений приводятся в работе Poorter, Remkes [1990]; в модели Tilman [1991]. По нашим данным, LAR — соотношение между площадью листьев и массой растения был самым высоким у растений со свойствами рудеральной стратегии — 54,86 см²/г, что в 2—3 раза больше чем у видов со стресс-толерантной (30,3 см²/г) и конкурентной способностями (19,67 см²/г). Увеличение доли корней у S-стратегов, вероятно связано с преобладанием у них видоизмененных побегов — корневищ, и необходимостью создания резервов ассимилятов для переживания неблагоприятных периодов. Достоверность различий по GMR, RMR и SMR была отмечена у всех видов с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС. Различия показателей LMR не достоверна между C- и S-стратегиями.

Согласно Грайму [Grime, 1977, 1979], R-стратеги отличались наибольшей семенной продуктивностью, небольшими размерами подземных органов и не нуждались в сильном развитии корневой системы, поскольку существуют, как правило, в местообитаниях с относительно благоприятными условиями минерального и водного режима и слабой конкуренции с другими видами.

У растений верховых болот, корневая система наращивается на протяжении всей жизни, поэтому масса корней у видов со свойствами рудеральности (морозики приземистой и клюквы болотной) меньше чем у C- и S-стратегов не в 6 раз как отмечено у Грайма [Grime, 1977, 1979] для типичных рудералов, а в 2 раза. Кроме того, низкие температуры, недостаток воды и минеральных веществ, высокая инсоляция благоприятствуют росту корней или ограничивают рост побегов больше, чем рост корней [Kogner,

Renhardt, 1987], например, в арктических [Александрова, 1969] и альпийских условиях [Ладыгина и др., 1988]. В условиях стресса у трав наблюдается появление карликовости [Лархер, 1978], которая в некоторой степени может быть связана с увеличением подземной биомассы [Charin, 1980].

Преимущественное накопление углерода в подземных органах, связано с конкурентными взаимоотношениями растений и с ограничением ресурсов.

Таким образом, виды с разной степенью выраженности типов стратегии характеризовались неодинаковым вкладом органов в общую массу растения и имели достоверные отличия по морфологическим индексам, за исключением индекса листьев между конкурентами и стресс-толерантами, где достоверность была незначимой. Для видов с разными типами ЭС характерно различное распределение сухого вещества между органами: у растений с выраженными R-свойствами преобладает надземная часть, генеративные органы и листья; у С-стратегов значительную долю в общей биомассе составляют стебли и листья; S-стратеги основную массу сухого вещества накапливают в подземных органах. Представители разных жизненных форм отличаются по распределению сухого вещества и продуктивности. Выявленные между ними различия можно объяснить разным сочетанием свойств типов стратегии (конкурентных, стресс-толерантных и рудеральных). Нами выявлена определенная взаимосвязь между типом ЭС и жизненной формой (экобиоморфой). Группы растений по жизненной форме достоверно различаются по большинству параметров структуры биомассы.

Глава 5

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СТЕПЕНИ ВЫРАЖЕННОСТИ СВОЙСТВ ПЕРВИЧНЫХ ТИПОВ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ НА ОСНОВЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Растения с разной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС различались по структуре биомассы, функциональным особенностям, химическим строением листьев и эффективности использования углерода листьями растений. Наличие достоверных различий между группами видов по этим параметрам, позволяет использовать их для идентификации адаптивных стратегий растений. Значения морфологических параметров, наиболее полно позволяют судить о степени выраженности свойств того или иного типа стратегии.

Растения разных типов стратегий имеют многомерное распределение в пространстве факторов и часто, только одновременное использование нескольких параметров позволяет оценить степень различия групп растений. Оценку различий видов растений одновременно по нескольким параметрам можно провести с помощью методов многомерной статистики, например, с использованием дискриминантного анализа (рис. 7).

Многомерные методы анализа данных применительно к ординации видов растений, как указывают Миркин и др. [2000], позволяют помимо выявления факторов, организующих растения, сравнивать и их экологическую роль. Применение дискриминантного анализа для ординации растений позволяет учесть влияние на распределение растений большинства параметров, а кроме того выбрать из этого большинства минимальное число показателей, вносящих наибольший вклад в разграничение видов растений.

На рис. 7 и в табл. 4, 5 представлены результаты ординации растений с разной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС по параметрам структуры биомассы, полученные с помощью дискриминантного анализа.

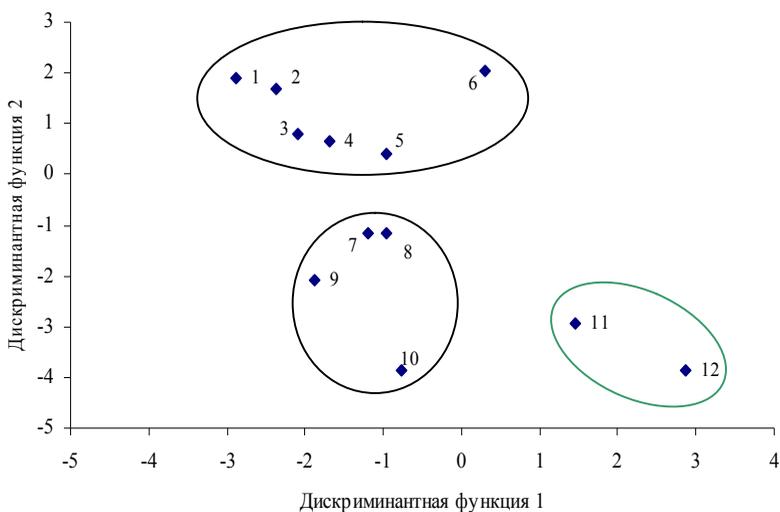


Рис. 7. Дискриминантный анализ болотных растений Среднего Приобья с разными типами первичных экологических стратегий Грайма по показателям структуры биомассы

C (конкуренты) — 1 сосна сибирская, 2 береза карликовая, 3 голубика,

4 мирт обыкновенный, 5 багульник болотный, 6 сосна обыкновенная;

S (стресс-толеранты) — 7 подбел многолистный, 8 осока пузырчатая,

9 осока шаровидная, 10 пушица влагалищная;

R (рудералы) — 11 морозика приземистая, 12 клюква болотная

В результате отбора нами были выбраны признаки, которые вносили наибольший вклад в разделение групп видов. Анализ показал, что основные дискриминирующие признаки совпали с показателями, выделенными ранее эмпирическим путем другими исследователями (Grime, 1997; Иванов, 2001). Это были корневой и стеблевой индексы, общая масса растения и суммарная площадь листьев. При их использовании группы растений с разной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС вполне различимы. Корректность разделения видов на группы составила 100%, все они достоверно отличались по критерию Махаланобиса (табл. 6). Центры групп хорошо отделены друг от друга и нет явных перекрытий отдельных объектов (рис. 7).

Таблица 4

**Классификация изученных видов растений
на основе параметров структуры биомассы по типам ЭС
с использованием дискриминантного анализа**

№	Вид	Координаты		Выраженность свойств		
		Функция 1	Функция 2	1 сильная	2 средняя	3 слабая
1	Сосна сибирская	-2,89	1,89	C	S	R
2	Береза карликовая	-2,37	1,68	C	S	R
3	Голубика	-2,1	0,78	C	S	R
4	Мирт болотный	-1,68	0,66	C	S	R
5	Багульник болотный	-0,97	0,42	C	S	R
6	Сосна обыкновенная	0,3	2,04	C	S	R
7	Подбел многолистный	-1,19	-1,16	S	C	R
8	Осока пузырчатая	-0,96	-1,16	S	C	R
9	Осока шаровидная	-1,88	-2,09	S	C	R
10	Пушица влагалищная	-0,77	-3,86	S	R	C
11	Морозка приземистая	1,45	-2,93	R	S	C
12	Клюква болотная	2,87	-3,87	R	S	C

Указаны значения 1 и 2 дискриминантных функций, а также преимущественный порядок выраженности у растений свойств конкурентности (C), рудеральности (R) и стресс-толерантности (S), определенный порядковыми номерами от 1 до 3.

Таблица 5

Матрица корреляций основных параметров структуры биомассы растений с первой и второй каноническими дискриминантными функциями при анализе растений с разной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС (см. рис. 4)

Параметры структуры биомассы	Функция 1	Функция 2
Масса растения	-0,33	+0,18
Индекс корней	-7,36	-1,03
Индекс стеблей	-2,06	+9,3
Площадь листьев	-1,58	+2,42
Достоверность различий	p<0,001	p<0,001

Квадрат расстояния Махаланобиса между центроидами классов при анализе растений Среднего Приобья с разной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС (см. рис. 4)

Тип стратегии	С-стратегии	Р-стратегии
С-стратегии	----	----
Р-стратегии	24,66 p<0,001	----
S-стратегии	15,41 p<0,001	21,36 p<0,001

Таким образом, результаты дискриминантного анализа показали полное расхождение групп с С-, R- и S-свойствами первичных типов ЭС (рис. 7). Количественная оценка вклада биомассы отдельных органов в суммарную массу растения позволило четко определить степень выраженности свойств первичных типов ЭС и идентифицировать их, что подтверждает литературные данные (Grime, 1997; Иванов, 2001; Усманов и др., 2001). Д.М.Хиллс с соавторами [Hills et al, 1994] и Л.А.Иванов [2001] также использовали ряд показателей целого растения и морфологии листа для выделения экологических стратегий и функциональных типов растений и установили, что структура биомассы имеет определяющее значение в формировании первичного типа экологической стратегии растений.

Функция 1 в первую очередь отражает степень нарушенности местообитаний (рис. 7). На правом конце этой оси сгруппированы виды растений, приспособившиеся к нарушениям (R-стратегии), а на левом, напротив, виды из устойчивых экотопов (S- и С-стратегии). Функция 2 по-видимому, в большей степени связана со степенью экологического стресса в условиях обитания, поэтому в нижней части оси собраны растения устойчивые к воздействию стрессов (стресс-толеранты), а конкуренты и рудералы, обитающие в условиях достаточного количества ресурсов среды, находятся в верхней части.

Функции 1 и 2, по которым было получено распределение групп видов, описываются следующими уравнениями:

$$\text{Функция 1} = 10,47 - 0,62 \times \text{Lg}(\text{Mp}) - 5,01 \times \text{lg}(\text{RMR}) - 1,4 \times \text{lg}(\text{SMR}) - 0,75 \times \text{lg}(\text{Sl}) \quad (1)$$

$$\text{Функция } 2 = -11,5 + 0,34 \times \lg(Mp) - 0,7 \times \lg(RMR) + 6,32 \times \lg(SMR) + 1,15 \times \lg(Sl) \quad (2)$$

где Mp — общая масса растения, г; RMR — индекс корней, %, SMR — индекс стеблей, %; Sl — общая площадь листьев, $см^2$.

Используя эти уравнения, можно с высокой долей вероятности определить «стратегические» свойства видов — степень выраженности свойств конкурентности, толерантности и рудеральности. Определить принадлежность растений к одному из типов стратегий в данном случае очень сложно, т.к. у многих видов примерно одинаково выражены свойства двух или всех трех типов стратегий. «Чистые» первичные типы стратегий встречаются у растений достаточно редко [Grime et al, 1988], особенно в условиях бореальной зоны без выраженных экстремальных факторов в период вегетации. Естественно, чем сильнее у растений проявляются свойства первичных стратегий, тем они лучше определяются экспериментально. Как отмечают многие авторы, выделение того или иного типа стратегии имеет смысл только при сравнительном анализе растений, что позволяет говорить о большей или меньшей виолентности, патиентности или эксплерентности [Василевич, 1987; Миркин, 2000]. В нашем случае, это можно сделать только без учета наличия промежуточных типов. Определение принадлежности растений к тому или иному типу первичных и вторичных стратегий будет основываться на количественных данных в сочетании с субъективной оценкой исследователя (особенности экотопа, морфологический облик растения и др.) [Иванов, 2001].

Используя полученные результаты дискриминантного анализа 12 видов растений Среднего Приобья растений мы определили у них степень выраженности свойств первичных типов ЭС. В таблице 5 приведены координаты видов в дискриминантном пространстве 1 и 2 функций, и указан преимущественный порядок выраженности у них свойств С-, R- и S-стратегий, который определяли с учетом анализа расстояний (расстояние Махаланобиса) от объекта до центров групп (чем ближе объект к центру одной из групп, тем в большей степени выражены у него свойства этой группы). На рис. 7 показаны области с преобладанием свойств той или иной стратегии.

У 4 из 12 видов, что составляет 33% от изученного числа растений преобладали свойства толерантной стратегии. Среди них травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями (пушица влагалищная, осока шаровидная, осока пузырчатая) и подбел многолистный, относящийся к вечнозеленым кустарничкам брусничного типа.

У 2 видов (17% изученных растений) имели сильно выраженные свойства рудеральной стратегии. Это такие виды как морошка приземистая относящаяся к травам с широкими толстыми жестковатыми листьями и клюква болотная, являющаяся представителем вечнозеленых кустарничков брусничного типа.

У 50% изученных видов преобладали свойства конкурентной стратегии. Это представители групп: деревьев (сосна обыкновенная, сосна сибирская), летне-зеленых листопадных кустарничков (береза карликовая, голубика) и вечнозеленых кустарничков брусничного типа (мирт болотный).

Применение параметров структуры биомассы, для определения типа стратегии растений, вполне оправдано. Структурные показатели являются наиболее информативными для определения экологической стратегии видов растений. При использовании только биохимических показателей для идентификации типов стратегий, вероятность правильного определения составляет только 80% [Иванов, 2001]. На большую информативность параметров структуры биомассы, по сравнению с биохимическими или физиологическими параметрами, указывают и другие авторы [Hills et al., 1994; Миркин и др., 2000].

Полученные нами результаты при изучении 12 видов растений верховых болот подтвердили литературные данные о высокой информативности параметров структуры биомассы при выделении типов стратегии.

Глава 6

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ

6.1. Водный режим растений

Гидроморфные и ксероморфные признаки растений верховых болот накладывают свой отпечаток на особенности водного режима. Водообмен растений, является одним из важнейших звеньев в цепи процессов, которые играют существенную роль в обеспечении роста, развития растений и формировании растительных сообществ болот. В связи с этим, изучение данной функции представляет большой интерес для выявления механизмов адаптации растений к условиям болот.

Транспирация растений — одна из наиболее значимых характеристик водного режима: является верхним концевым двигателем водного тока, обеспечивает баланс влаги в растении, поддерживает тургор, регулирует температуру листьев и газообмен [Кузнецов, Дмитриева, 2005].

Наши исследования показали, что величина интенсивности транспирации листьев изменялась от 517,57 у мирта болотного до 980,43 мг/дм²ч у осоки шаровидной. Интенсивность транспирации более 826 мг/дм²ч имели 64% изученных видов растений, менее 733 мг/дм²ч были у багульника болотного, березы карликовой, морошки приземистой и мирта болотного (рис. 8; прил. 23).

Среди растений разных жизненных форм максимальные значения интенсивности транспирации были у трав с узкими длинными складчатыми или свернутыми листьями, деревьев, соответственно — 965,35 и 888,37 мг/дм²ч; минимальные у трав с широкими толстыми жестковатыми листьями — 641,7 мг/дм²ч; средние у вечнозеленых кустарничков эрикоидного типа — 732,48 мг/дм²ч, брусничного типа — 755,69 мг/дм²ч и у летне-зеленых листопадных кустарничков — 756,08 мг/дм²ч (рис. 9; прил. 21).

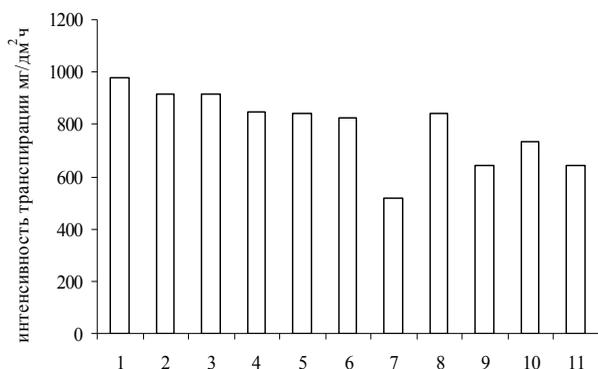


Рис. 8. Интенсивность транспирации листьев растений верховых болот
 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская,
 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолистный,
 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая,
 10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

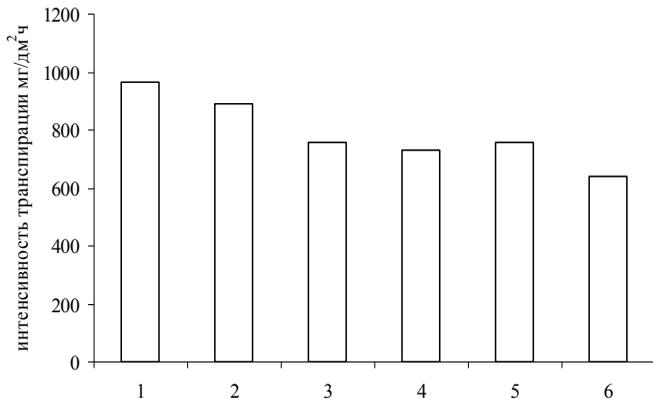


Рис. 9 Интенсивность транспирации листьев растений верховых болот разных жизненных форм
 1 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями;
 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 4 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 5 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

Транспирационные кривые растений верховых болот имели одновершинный ход с максимумом в 12 и 14 ч (рис.10).

Одновершинный ход интенсивности транспирации у изученных видов позволяет предполагать, что они не испытывают в течение дня дефицита воды [Полевой, 1989; Кузнецов, Дмитриева, 2005].

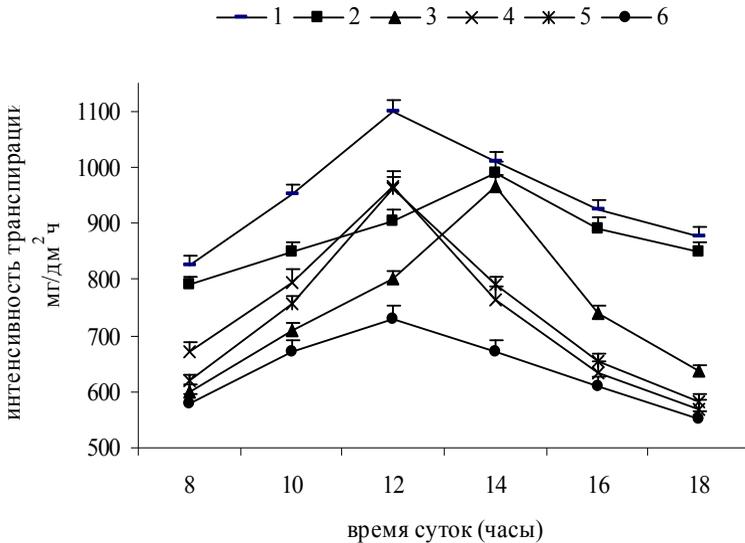


Рис. 10. Транспирационные кривые растений верховых болот разных жизненных форм

- 1 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями;
 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопадные кустарнички;
 4 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 5 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

Величина интенсивности транспирации листьев растений с разной степенью выраженности типов стратегии в среднем составляла — 798,8 мг/дм²/ч и увеличивалась от 740,85 до 906,7 мг/дм²/ч в ряду R→C→S (рис. 11, прил. 22).

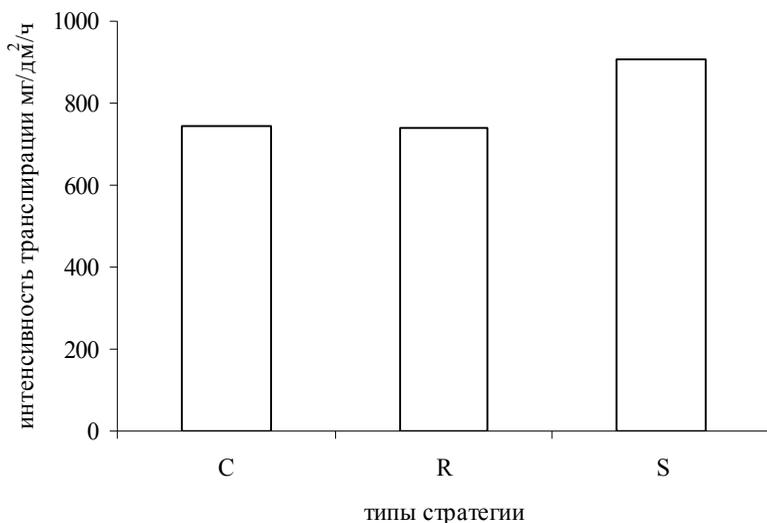


Рис. 11. Особенности интенсивности транспирации листьев растений верховых болот с сильной степенью выраженности свойств первичных типов экологических стратегии

C — конкуренты (6 видов);
 R — рудералы (2 вида);
 S — стресс-толеранты (4 вида)

Наибольший перепад интенсивности транспирации мы наблюдали у летне-зеленых листопадных кустарничков, вечнозеленых кустарничков эрикоидного и брусничного типов.

На основе имеющихся литературных данных об интенсивности транспирации разных видов растений [Лархер, 1978; Полевой, 1989; Шереметьев, 2005] мы делаем заключение, что растения верховых болот имеют в основном средний и низкий уровень транспирации.

Вероятно, интенсивность транспирации, которую имеют болотные растения, позволяет обеспечить им минимум азота, минеральных элементов, содержания воды, необходимых для протекания физиологических и биохимических процессов.

Полученные результаты об особенностях интенсивности транспирации подтверждаются динамикой изменения содержания воды

и высокой водоудерживающей способностью листьев. Содержание воды в листьях также как и интенсивность транспирации менялось постепенно, резких изменений данного показателя мы не наблюдали (рис. 12).

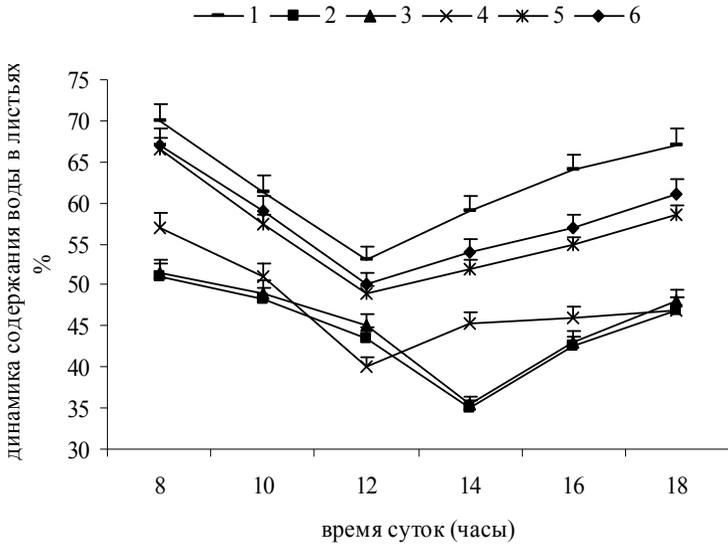


Рис. 12. Динамика содержания воды в листьях изученных видов растений разных жизненных форм в течение дня (усредненные показатели)
 1 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями;
 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопадные кустарнички;
 4 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 5 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

Общее содержание воды в листьях варьировало от 44,31 до 62,4% (прил. 23, рис. 13, 14).

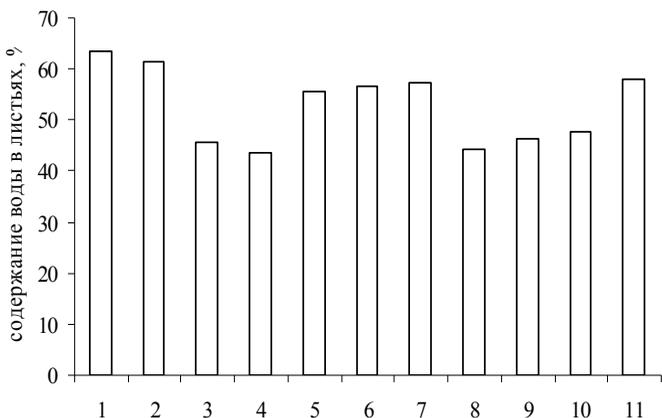


Рис. 13. Содержание воды в листьях растений верховых болот
 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская,
 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолистный,
 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая,
 10 — багульник болотный, 11 — морозика приземистая

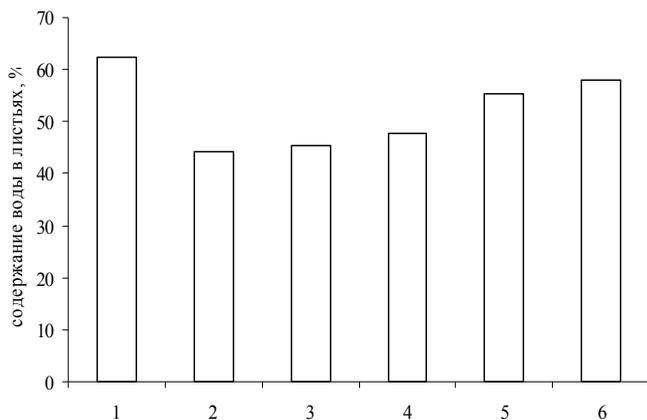


Рис. 14. Динамика содержания воды в листьях изученных видов растений разных жизненных форм в течение дня (усредненные показатели)
 1 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями;
 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 4 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 5 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

Максимум содержания воды в листьях наблюдался у трав с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями — 62,4; минимальные значения были характерны для деревьев — 44,31, летне-зеленых листопадных кустарничков — 45,33 и вечнозеленых кустарничков эрикоидного типа — 47,73% (рис. 14).

Среднее положение занимали листья вечнозеленых кустарничков брусничного типа — 55,42 и травы с широкими толстыми жестковатыми листьями 57,98%. Перепад содержания воды в листьях изученных видов составлял от 4,42 до 18%.

Содержание воды в группах растений с разной степенью выраженности типов стратегии варьировало от 47,22 до 60,09% и увеличивалось в ряду $C \rightarrow R \rightarrow S$. Эти показатели воды почти полностью соответствует гомеостатическим (40—60%) и представляют минимальное количество воды, при котором растение способно поддерживать свою жизнедеятельность [Кузнецов, Дмитриева, 2005].

Анализ литературных данных по содержанию воды у различных видов растений позволяет сделать заключение, что болотные растения характеризуются низким содержанием воды, что связано с явлением физиологической сухости на болотах и как результат формирования у них типичных ксероморфных признаков анатомо-морфологической структуры и средней величины интенсивности транспирации.

Значения водоудерживающей способности листьев варьировали от 59,7 до 81,13%, водопоглощающей от 90,7 до 98,55% (рис. 15; прил. 21)

Максимальные показатели этих двух параметров характерны для вечнозеленых кустарничков эрикоидного типа и летне-зеленых листопадных кустарничков.

Водопоглощающая способность была максимальна у трав с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями, трав с широкими толстыми жестковатыми листьями, и у летне-зеленых листопадных кустарничков.

Минимальный показатель отмечен у деревьев. Остальные группы растений занимали промежуточное положение по данному параметру.

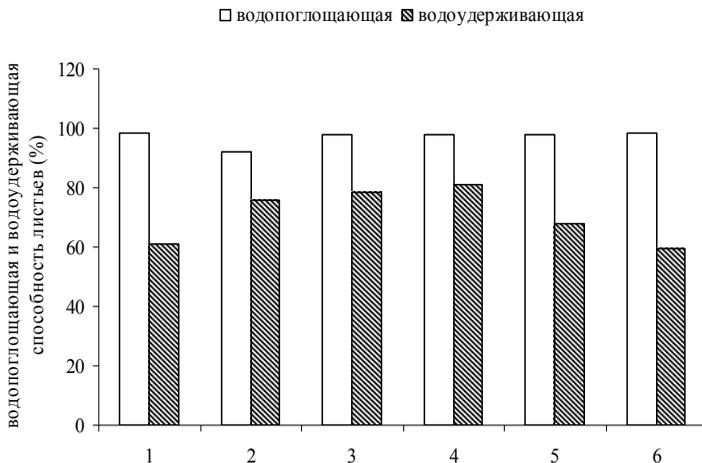


Рис. 15. Показатели водоудерживающей и водопоглощающей способности листьев растений верхового болота разных жизненных форм

1 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями; 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 4 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 5 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

Для болотных растений характерна высокая водоудерживающая способность листьев, которая увеличивается в ряду S→R→C от 64,52 у S-стратегов до 74,47% у конкурентов, что позволяет им противостоять обезвоживанию в условиях неблагоприятного водного режима и служит показателем адаптивности к условиям болот (рис. 16, прил. 22).

Согласно литературным данным [Полевой, 2001], водоудерживающая способность листьев для твердых сортов пшеницы (харьковская — 9, безенчукская — 139) составляет соответственно 28,57% и 39,1%, что почти вдвое ниже полученных нами показателей для растений верховых болот.

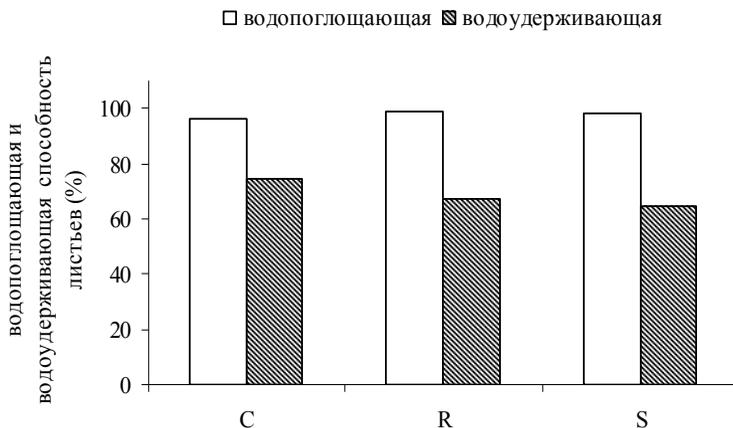


Рис. 16 Показатели водоудерживающей и водопоглощающей способности листьев растений верхового болота с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов);
 R — рудералы (2 вида);
 S — стресс-толеранты (4 вида)

Таким образом, у основных групп растений отмечена прямая корреляция между водоудерживающей и водопоглощающей способностью листьев.

Количество свободной и связанной воды в растениях характеризует метаболическую активность в тканях и водоудерживающую способность. Содержание свободной воды у растений верховых болот составляло от 9,22—23,53% (рис. 17 прил. 21).

Величина связанной воды значительно превышала содержание свободной воды, процент которой в листьях колебался от 22,75 — 46,34%.

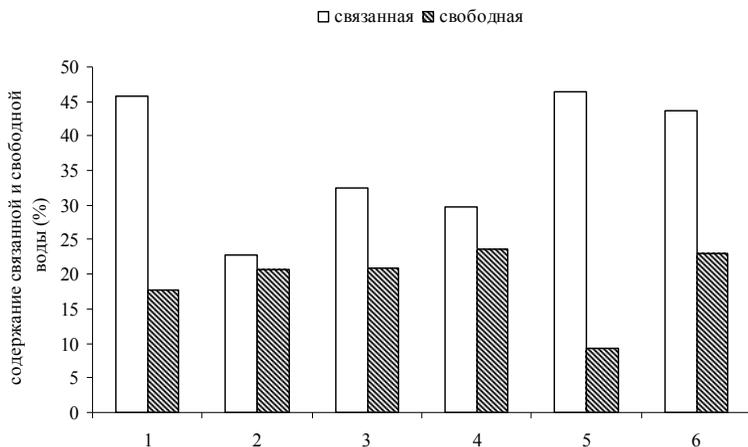


Рис. 17. Количество связанной и свободной воды в листьях растений верховых болот разных жизненных форм

1 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями; 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 4 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 5 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

В целом, общее содержание свободной воды было невысоким и мало отличалось для различных групп растений. Исключение составили вечнозеленые кустарнички брусничного типа, которые имели очень низкое содержание свободной воды до 9,22%. Процент связанной воды был значительно выше свободной. Деревья имели незначительные отличия в содержании свободной и связанной воды.

Средние показатели содержания свободной воды у растений верховых болот увеличивались в ряду R→S→C от 15,59 у рудералов до 18,85% у конкурентов (рис. 18, прил. 22). Величина связанной воды значительно превышала содержание свободной воды, процент которой в листьях колебался от 28,96 у конкурентов до 51,08% у рудералов и увеличивалась в ряду C→S→R.

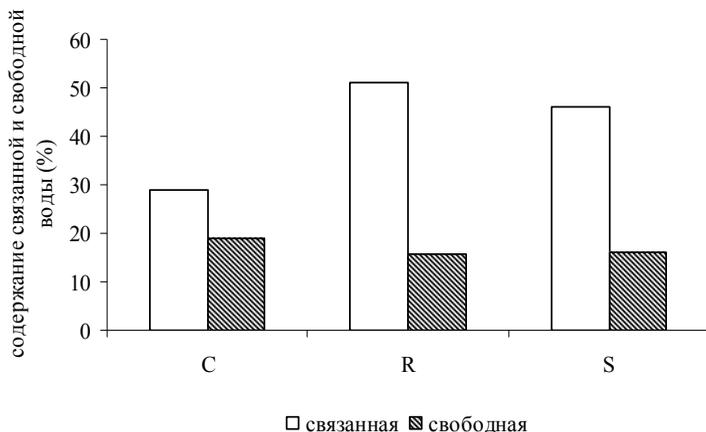


Рис. 18. Количество связанной и свободной воды в листьях растений верховых болот с сильной степенью выраженности первичных типов ЭС
 С — конкуренты (6 видов);
 R — рудералы (2 вида);
 S — стресс-толеранты (4 вида)

Высокое содержание связанной воды в листьях болотных растений подтверждает результаты о значительной водоудерживающей способности листьев, что положительно коррелирует с невысокой интенсивностью транспирации изученных растений.

Наблюдалась положительная корреляция между содержанием связанной воды и водопоглощающей способностью листьев в ряду С→S→R. Обратная корреляция отмечена между содержанием в листьях: свободной и связанной воды; свободной воды и водопоглощающей способностью; водоудерживающей способностью и общим содержанием воды.

На основе полученных данных мы делаем заключение, что изученные виды растений верховых болот характеризуются невысокой интенсивностью транспирации и низким содержанием воды.

Наиболее высокая интенсивность транспирации и содержание воды было характерно для трав с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями. Минимальную интенсивность транспирации и среднее содержание воды имели вечнозеленые кустарнички: эрикоидного и брусничного типов. Промежуточное положение

по величине данных параметров занимали: деревья, летне-зеленые листопадные кустарнички, травы с широкими толстыми жестковатыми листьями.

Изученные болотные растения имеют гидростабильный тип водного режима. По интенсивности транспирации изученные виды занимают промежуточное положение по интенсивности транспирации между двудольными растениями (травы) солнечных мест обитания и тенелюбивыми растениями [Лархер, 1978]. Изученные растения характеризуются высоким содержанием связанной воды и высокой водоудерживающей способностью листьев.

Анализ особенностей водного режима болотных растений может быть полезным при прогнозировании поведения растительности в условиях антропогенно нарушенной среды [Иванова, 2007], при разработке теории механизмов адаптации растений к экологическим условиям окружающей среды.

Определение транспирационного коэффициента показало, что максимальное его значение было у сосны обыкновенной (211,17 мл/г), минимальное — у мирта болотного (20,70 мл/г) (рис. 20). Показатели данного параметра у остальных видов болотных растений варьировали от 48,38 мл/г до 104,70 мл/г.

Транспирационные коэффициенты заметно колеблются у одного и того же растения в зависимости от условий среды. Всё же они могут служить показателем требований растений к влаге. Так, низкий показатель данного параметра у мирта говорит о том, что данный вид более экономно расходует воду, что является одной из причин большой устойчивости этого растения к засухе. Высокое значение транспирационного коэффициента у сосны обыкновенной, возможно, связано с тем, что данный вид растения не типичен для болотных экосистем, его физиологические механизмы отличаются от типичных болотных растений (рис. 19).

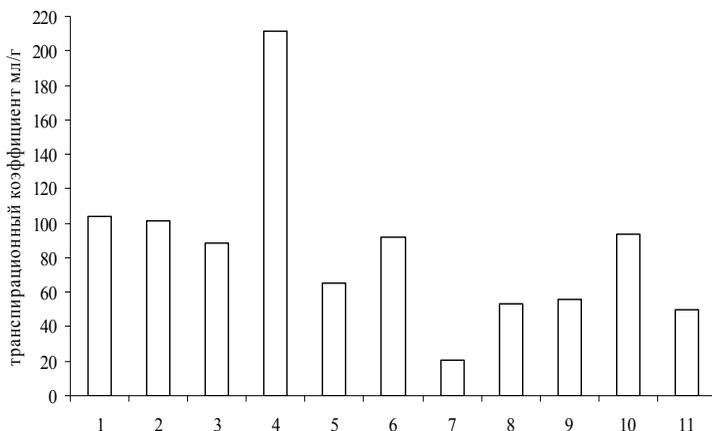


Рис. 19. Транспирационный коэффициент растений верховых болот
 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская,
 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолистный,
 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая,
 10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

Очень небольшое количество воды, проходящее по растению, используется на образование органического вещества. Оно составляет всего 0,2%, 99,8% испаряется. Величина транспирационного коэффициента колеблется от 300 до 1000 мл/г [Занина, 2005]. Исследуемые нами болотные растения в среднем имели транспирационный коэффициент, равный 85,09 мл/г, что значительно ниже, чем по данным М.А.Заниной. Это свидетельствует о достаточно экономном использовании воды болотными растениями.

Минимальное значение данного параметра среди экологических групп растений наблюдали у вечнозеленых кустарничков брусничного типа (48,38 мл/г), трав с широкими толстыми жестковатыми листьями (49,89 мл/г), летне-зеленых листопадных кустарничков (55,5 мл/г); максимальное — у деревьев (123,56 мл/г), трав с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями (104,70 мл/г). Промежуточное положение занимали вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа (93,9 мл/г) (рис. 20).

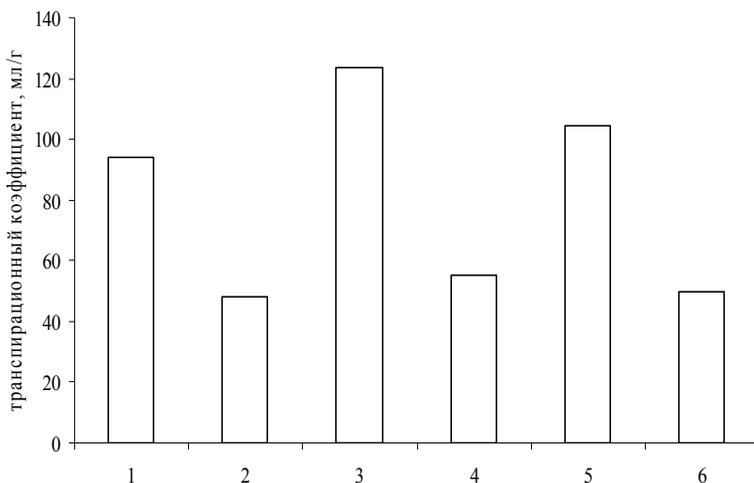


Рис. 20. Особенности транспирационного коэффициента у растений верховых болот разных жизненных форм

1 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 2 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 3 — деревья; 4 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 5 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

По мнению Вальтера, у одного и того же вида растений транспирационный коэффициент тем больше, чем суше климат или чем меньше в почве питательных веществ [Вальтер, 1951].

Среднее значение транспирационного коэффициента по экологическим группам составляло 79,34 мл/г.

Х.Лир утверждает, что как транспирационный коэффициент, так и продуктивность транспирации не постоянны, они изменяются в зависимости от климатических и эдафических факторов [Лир, 1974].

Продуктивность транспирации у изучаемых видов болотных растений варьировала от 0,005 г/мл до 0,048 г/мл. Наибольшее значение имел мирт болотный (0,048 г/мл); наименьшее — сосна обыкновенная (0,005 г/мл), пушица влагалищная (0,009 г/мл), осока шаровидная (0,009 г/мл), среднее значение продуктивности

транспирации было характерно для сосны сибирской (0,011 г/мл), подбела многолистного (0,011 г/мл), багульника (0,011 г/мл), клюквы (0,015 г/мл), березы карликовой (0,018 г/мл), голубики обыкновенной (0,019 г/мл) и морошки приземистой (0,02 г/мл).

Среднее значение данного показателя для болотных растений составляло 0,016 г/мл (рис. 21).

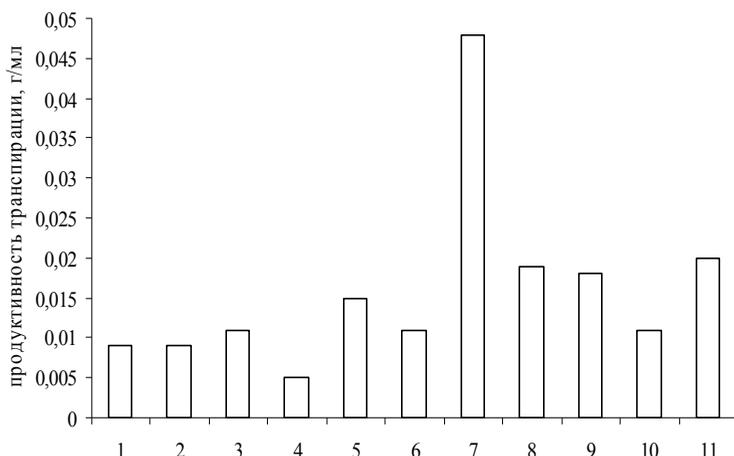


Рис. 21. Продуктивность транспирации растений верховых болот
1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская,
4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолистный,
7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая,
10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

Анализ данных по группам показал, что наибольшая продуктивность транспирации была у вечнозеленых кустарничков брусничного типа (0,021 г/мл) и у трав с широкими толстыми жестковатыми листьями (0,02 г/мл). Среднее значение наблюдали у летне-зеленых листопадных кустарничков (0,018 г/мл) и вечнозеленых кустарничков эрикоидного типа (0,011 г/мл). Наименьшие показатели были у деревьев (0,008 г/мл), у трав с длинными узкими складчатыми или свёрнутыми листьями (0,009 г/мл) (рис. 22).

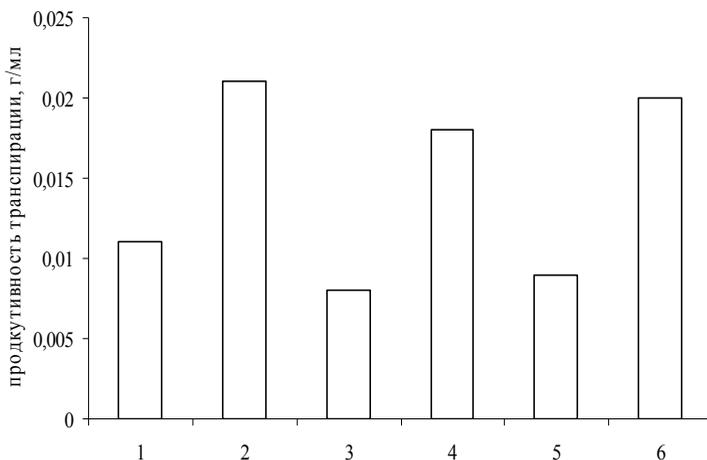


Рис. 22. Продуктивность транспирации у растений верховых болот разных жизненных форм

1 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 2 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 3 — деревья; 4 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 5 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьям

Продуктивность транспирации у растений верховых болот составляла 0,015 г/мл, что значительно ниже, чем в литературных данных [Занина, 2005], где чаще всего она равна 3—5 г/мл. Это дает нам возможность предположить то, что болотные растения синтезируют меньше органики, чем растения в других экосистемах.

6.2. Особенности фотосинтеза и синтеза пигментов

Проведенные исследования показали, что интенсивность фотосинтеза болотных растений в среднем составляет 5,86 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$ и варьирует от 2,33 у сосны обыкновенной до 12,63 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$ у мирта болотного (рис. 23, прил. 23).

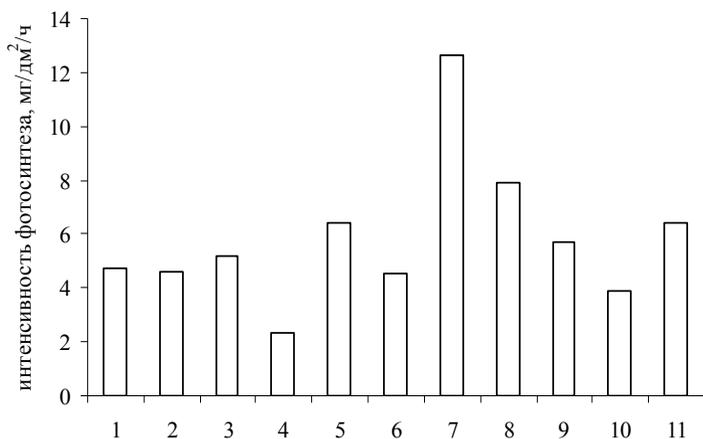


Рис. 23. Особенности интенсивности фотосинтеза растений верховых болот

- 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская, 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолистный, 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая, 10 — багульник болотный, 11 — моршка приземистая

Хорошо известно, что продуктивность растений, скорость образования органической биомассы растений являются интегральными факторами и имеют прямую связь со скоростью роста [Пьянков и др., 2000]. В неблагоприятных условиях среды на болоте биологическая продуктивность растений, скорость ростовых процессов снижаются, что вероятно связано с невысокой интенсивностью фотосинтеза.

При сравнении показателей интенсивности фотосинтеза у разных жизненных форм растений, минимальные показатели выявлены у деревьев — 3,76, максимальные — 7,87 мг CO₂/дм²/ч. у вечнозеленых кустарничков брусничного типа (рис. 24).

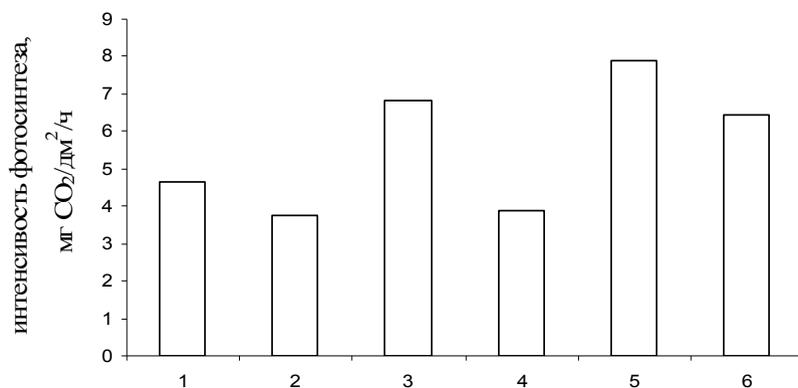


Рис. 24. Особенности интенсивности фотосинтеза растений верховых болот с сильной степенью выраженности первичных типов стратегии
 1 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 2 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 3 — деревья; 4 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 5 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьям

Интенсивность фотосинтеза у изученных болотных растений с разной степенью выраженности типов стратегии увеличивается в ряду S→C→R от 4,63 до 6,44 мг CO₂/дм²/ч (рис. 25, прил. 22).

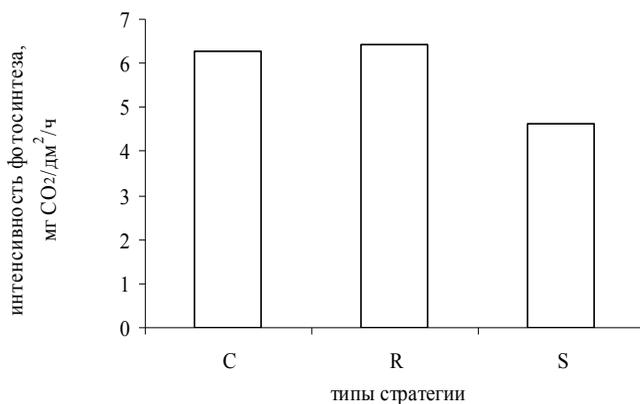


Рис. 25. Особенности интенсивности фотосинтеза растений верховых болот с сильной степенью выраженности первичных типов стратегии

C — конкуренты (6 видов);
 R — рудералы (2 вида);
 S — стресс-толеранты (4 вида)

Низкая и средняя интенсивность фотосинтеза болотных растений, возможно, связана с увеличением устьичного сопротивления, низким содержанием воды в тканях, гипоксией в зоне корневой системы, дефицитом доступной формы азота, и т.д. Например, в работе В.Г.Ладыгина [2004] показано, что недостаток кислорода в почвенном слое приводит к снижению интенсивности фотосинтеза, синтеза хлорофиллов.

При изучении пигментов прямой корреляции между интенсивностью фотосинтеза и количественным содержанием пигментов нами отмечено не было.

Качественный состав пигментов у изученных видов болотных растений не менялся, количественное соотношение было различным (рис. 26, 27).

Общее содержание пигментов имело максимальную величину у пушицы влагалищной, подбела и осоки шаровидной, соответственно: у пушицы влагалищной — 34,82; подбела — 41,54; осоки шаровидной — 44,39 мг/г сухого веса (рис. 26, прил. 23).

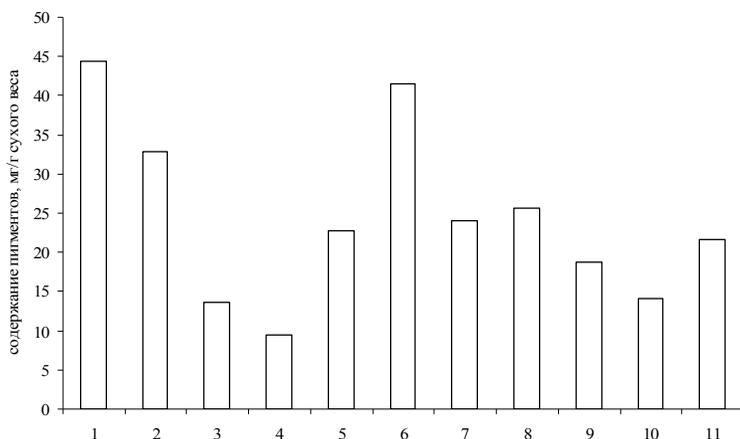


Рис. 26. Содержание пигментов растений верховых болот

- 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская,
 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолистный,
 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая,
 10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

Низкое содержание пигментов было у сосны обыкновенной — 9,49, сосны сибирской — 13,68, багульника болотного — 14,08. Остальные виды имели среднее значение содержания пигментов.

Не наблюдалось прямой корреляции у большинства видов между количественным содержанием пигментов и интенсивностью фотосинтеза, за исключением сосны обыкновенной и багульника болотного. Данная закономерность, вероятно, связана с тем, что изученные растения относятся к разным жизненным формам, имеют различную экологическую толерантность.

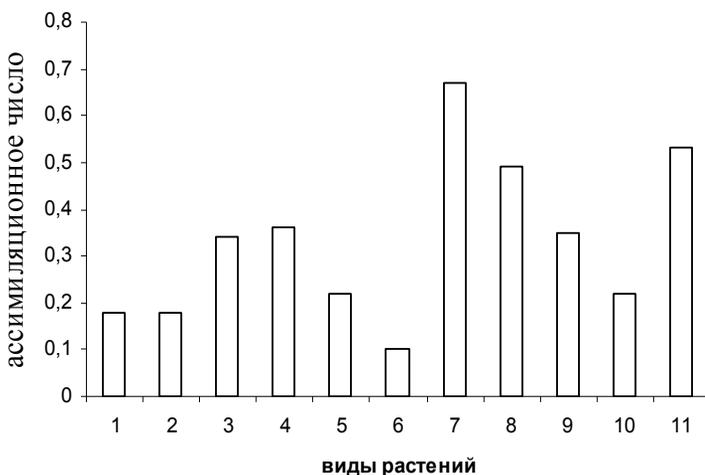


Рис. 27. Величина ассимиляционного числа у изученных видов болотных растений (мг CO_2 /мг хлорофилла/ч)

- 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская, 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолистный, 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая, 10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

Величина ассимиляционного коэффициента характеризует фотохимическую активность пигментного аппарата (Усманов и др., 2001). Величина данного показателя у изученных видов колебалась от 0,67 до 0,1 мг CO_2 /мг хлорофилла/ч (рис. 27). Максимальные значения имели мирт болотный, морошка, голубика, средняя величина данного показателя выявлено у сосны обыкновенной, сосны сибирской и березы карликовой, самые низкие значения имели подбел, пушица влагалищная, осока шаровидная, багульник.

Можно предположить, что фотохимическая активность хлорофиллов у данных видов болотных растений может быть связана, как с их биологией, так и устойчивостью пигментного аппарата к условиям болот.

Вероятно, каждый вид представленный на болоте достигает оптимальных возможностей своего функционирования различными путями, одни за счет более высокой функциональной

активности, другие средней. Эти результаты подчеркивают неоднородность видов сосудистых растений верховых болот по их механизмам адаптации, что может быть связано и с их разным происхождением (Шенников, 1950).

Анализ содержания пигментов у растений разных жизненных форм показал, что максимум их содержания имели травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями — 38,61 и вечнозеленые кустарнички брусничного типа — 29,48 мг/г сухого веса (рис. 28, прил. 21).

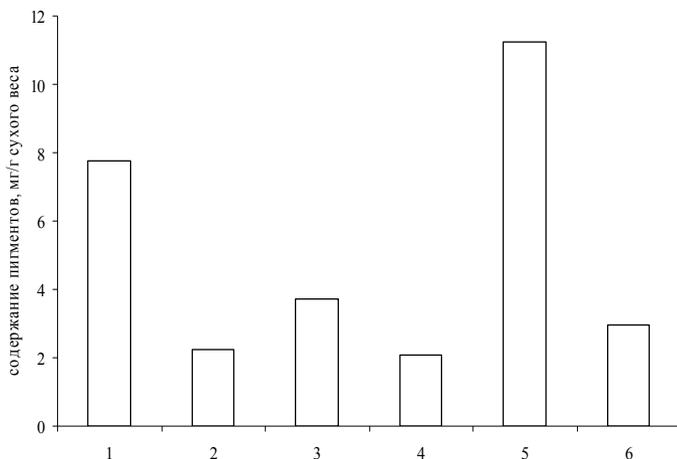


Рис. 28. Содержание пигментов растений верховых болот с разными жизненными формами

1 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями; 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 4 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 5 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

Среднее количество содержали летне-зеленые листопадные кустарнички и травы с широкими толстыми жестковатыми листьями, соответственно 22,21 и 21,63 мг/г сухого веса. Самое низкое содержание было у вечнозеленых кустарничков эрикоидного типа — 14,08 и деревьев — 11,59 мг/г сухого веса.

Содержание хлорофиллов а и b имело такую же закономерность, как и общее содержание пигментов.

Повышенное содержание каротиноидов характерно для вечно-зеленых кустарничков брусничного типа и трав с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями, летне-зеленых листопадных кустарничков и трав с широкими толстыми жестковатыми листьями.

Отношение хлорофилла а/в варьировало от 2,64 у летне-зеленых листопадных кустарничков до 2,19 у вечнозеленых кустарничков брусничного типа.

Данный показатель у вечнозеленых кустарничков брусничного типа приближался к значению тенелюбивых растений, у всех остальных представителей жизненных форм он был выше, но не достигал значений светлюбивых растений.

Общее содержание пигментов, хлорофиллов а и b, каротиноидов, имело положительную корреляцию и увеличивалось в ряду С→R→S. Варьировало содержание пигментов от 3 мг/г сухого материала (каротиноиды у С-стратегов) до 23,15 (хлорофилл а у S-стратегов) (рис. 29).

На основе полученных данных по изучению фотосинтеза болотных растений мы делаем заключение о их низкой интенсивности фотосинтеза, что связано с условиями произрастания. Отношение основных групп пигментов а/в приближается по своим значениям (как у отдельных видов растений, так и у разных жизненных форм) к тенелюбивым или занимают промежуточное положение между ними и светлюбивыми видами.

По данным Т.Г. Maslova и I.А. Popova (1993) для характеристики адаптивных свойств пигментной системы можно использовать величину пигментов светособирающего комплекса и реакционного центра, которую определяли по методике предложенной Kura-Hotta M., Saton K., Kato S. (1987) и Thornber J.P. (1975).

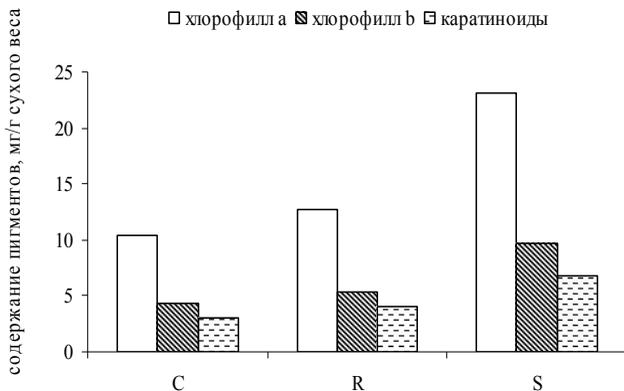


Рис. 29. Количество пигментов в листьях растений верховых болот с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов);

R — рудералы (2 вида);

S — стресс-толеранты (4 вида)

Расчет данных показателей у изученных видов сосудистых растений верховых болот показал, что величина пигментов светособирающего комплекса и реакционных центров отличается.

Высокую величину светособирающего комплекса имели растения: осока заячья, пушица влагалищная и голубика. Среднее положение занимали: клюква, морошка, сосна сибирская, мирт болотный, багульник. Самые низкие показатели были у сосны обыкновенной и березы карликовой (рис. 30).

На основании полученных данных можно заключить, что величина светособирающего комплекса у большинства изученных видов мало отличается. Только три вида (осока заячья, пушица влагалищная, голубика) имели достаточно высокую величину данного показателя, что говорит о том, что они характеризуются большим светолубием.

Данные о величине пигментов реакционного центра имели противоположную закономерность (рис. 31).

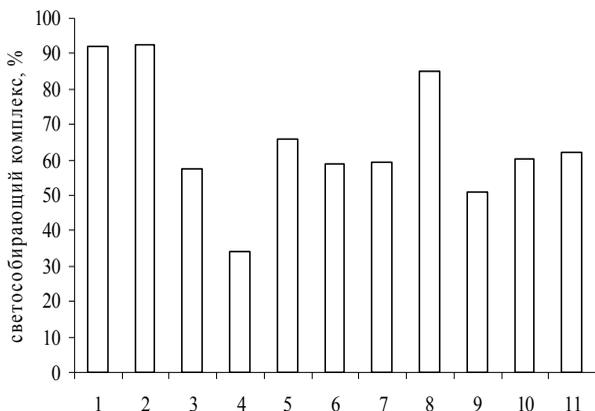


Рис. 30. Особенности изменения величины пигментов светособирающего комплекса у сосудистых растений верховых болот: 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская, 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолист., 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая, 10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

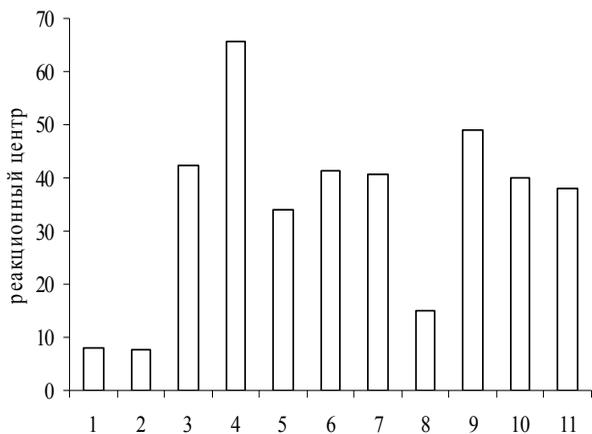


Рис. 31 Особенности изменения величины пигментов реакционно-го центра у сосудистых растений верховых болот
 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская, 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолист., 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая, 10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

Самые низкие значения были у осоки заячьей, пушицы влагилищной, голубики. Показатель отношения величины пигментов светособирающего комплекса к величине пигментов реакционного центра был самый высокий у осоки заячьей и пушицы влагилищной, соответственно, 11,69 и 12,3, полученные результаты указывает на то, что эти молекулы пигментов реакционного центра у данных видов обслуживают значительно больше молекул светособирающего комплекса (рис. 32). У остальных видов, за исключением голубики, это отношение было значительно ниже и колебалось от 0,52 до 1,94. Данный факт позволяет говорить о том, что активность реакционного центра у большинства изученных видов не велика. Среднее положение по данному показателю занимала голубика.

Таким образом, адаптация пигментного аппарата у болотных видов к условиям прорастания идет не только по пути изменения количественного содержания отдельных пигментов, но и по пути формирования структуры светособирающего комплекса и реакционного центра, а также активности пигментов реакционного центра.

При анализе данного показателя у растений разных жизненных форм было выявлено, что травы с узкими складчатыми и свернутыми листьями и летне-зеленые листопадные кустарнички наибольшее количество пигментов содержат в светособирающем комплексе (92,3% и 82,9) (рис. 33). У остальных жизненных форм она мало отличалась (от 58,8 до 61).

Количество пигментов в реакционном центре, наоборот, было минимально у трав с узкими складчатыми листьями и у летне-зеленых листопадных кустарничков. Эти результаты указывают на то, что эти жизненные формы характеризуются большим светолюбием по сравнению с другими видами. На это указывает величина отношения светособирающего комплекса к реакционному центру (рис. 34). У большинства жизненных форм данное отношение составило в среднем 1,5. Самый высокий показатель был у трав с узкими складчатыми листьями 11,9 и у летне-зеленых листопадных кустарников он имел величину 4,84.

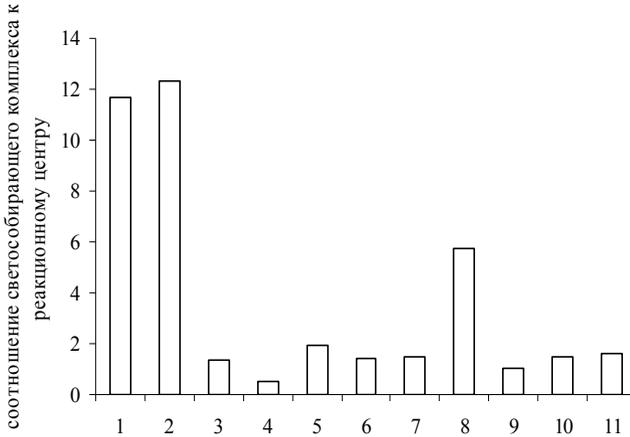


Рис. 32. Соотношение пигментов светособирающего комплекса и реакционного центра

- 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагилищная, 3 — сосна сибирская, 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолист., 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая, 10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

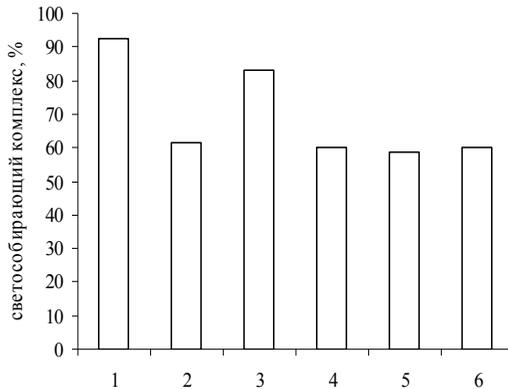


Рис. 33. Особенности изменения величины пигментов светособирающего комплекса у сосудистых растений верховых болот

- 1 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями; 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 4 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 5 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

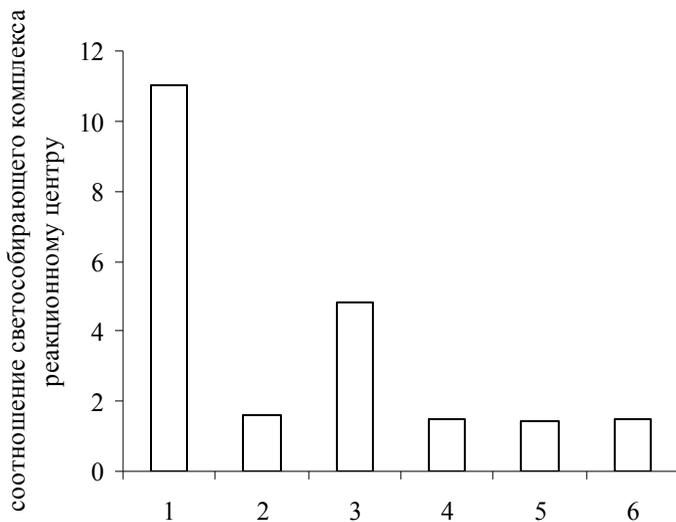


Рис. 34. Соотношение пигментов светособирающего комплекса и реакционного центра

1 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями; 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 4 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 5 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

Таким образом, необходимо отметить, что большинство жизненных форм растений верховых болот имеют низкую пропускную способность молекул пигментов реакционного центра, за исключением трав с узкими складчатыми листьями и летне-зеленых кустарничков (рис. 35).

Полученные результаты о количестве пигментов светособирающего и реакционного центра, а также их отношениях (рис. 30, 31, 32, 33, 35) подтверждают литературные данные. Адаптация пигментного аппарата растений может идти по пути изменения структуры пигментов светособирающего комплекса, реакционного центра, а также его активности [Маслова, Попова, 1993].

Соотношение синтеза хлорофиллов к каротиноидам у отдельных растений, различных жизненных форм растений и растений

с разной выраженностью типов стратегии является важным показателем адаптивности. Как показано в научной литературе данный показатель может характеризовать комфортность среды [Рахманкулова, 2002]. Каротиноиды не только участвуют в процессах фотосинтеза, но и входят в состав антиоксидантной системы, выполняют функцию защиты зеленых пигментов от повреждения в условиях воздействия стрессовых факторов.

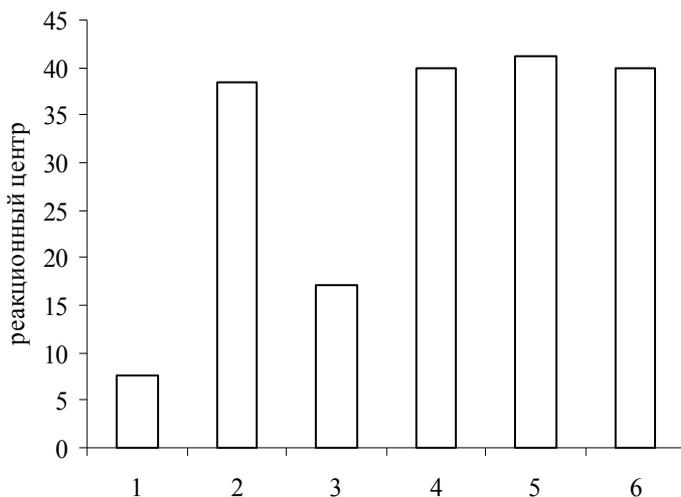


Рис. 35. Особенности изменения величины пигментов реакционного центра у сосудистых растений верховых болот

- 1 — травы с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями; 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопадные кустарнички; 4 — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа; 5 — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; 6 — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями

Изучение данного показателя у разных жизненных форм растений верхового болота показало, что наиболее высокое значение отношения хлорофиллов к каротиноидам имели летне-зеленые листопадные кустарнички и вечнозеленые кустарнички брусничного типа, а также деревья, соответственно, в порядке возрастания 5,07; 5,27; 5,4 (табл. 7). Эти растения синтезируют меньшее количество каротиноидов на единицу зеленых пигментов (сумма

хлорофиллов «а» и «в»), чем у других жизненных форм, что может быть связано со спецификой механизмов адаптации данных растений к условиям болот.

Показатели данного коэффициента были ниже у трав с узкими свернутыми и складчатыми листьями — 4,36, вечнозеленых кустарничков эрикоидного типа — 4, 18, трав с широкими толстыми жестковатыми листьями 3,9 (табл. 7).

Таблица 7

**Отношение синтеза хлорофиллов
к каротиноидам разных жизненных форм**

Жизненные формы	ВКБ	ВКЭ	ЛЗК	Т.уз.	Т.ш.	Дер
Отношение хлорофиллы / каротиноиды	5,27	4,18	5,07	4,36	3,9	5,4

Примечание: ВКБ — вечнозеленые кустарнички брусничного типа, ЛЗК — летне-зеленые листопадные кустарнички, Т.уз. — травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями, ВКЭ — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа, Т.ш. — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями, Дер — деревья.

Анализ данного показателя у изученных растений с разной выраженностью первичных типов стратегии показал следующее: стресс-толеранты имели наибольшее значение отношения хлорофиллов к каротиноидам — 4,33, конкуренты занимали промежуточное положение между стресс-толерантами и рудералами — 4,14, рудералы — 1,9, самое низкое значение данного показателя. Мы предполагаем, что виды с высокой стресс-толерантностью не нуждаются в высоких концентрациях каротиноидов, так как система синтеза хлорофиллов у них высокоустойчива к условиям верховых болот.

На основе анализа соотношения отдельных групп пигментов хлорофиллов и каротиноидов мы делаем заключение о наличии различных путей адаптации пигментной системы у растений верховых болот, что, вероятно, связано с их происхождением и биологией.

6.3. Интенсивность дыхания

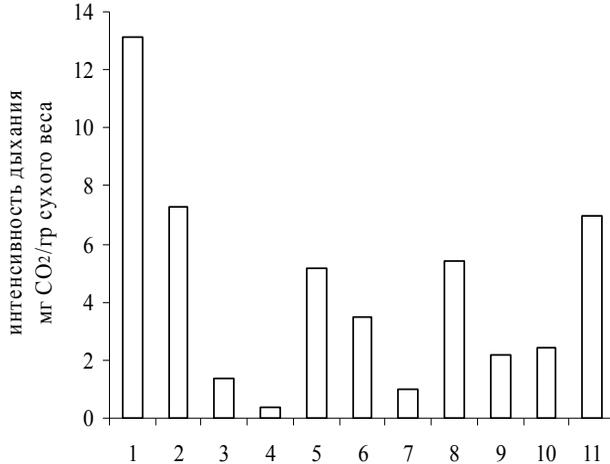


Рис. 36. Интенсивность дыхания сосудистых растений верховых болот
1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалитская, 3 — сосна сибирская,
4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолист.,
7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая,
10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

Интенсивность дыхания растений верховых болот в среднем составляла — 4,43 мг CO₂/гр. сухого веса/ч и варьировала от 0,36 у сосны обыкновенной до 13,1 CO₂/гр. сухого веса/ч у осоки шаровидной (рис. 36).

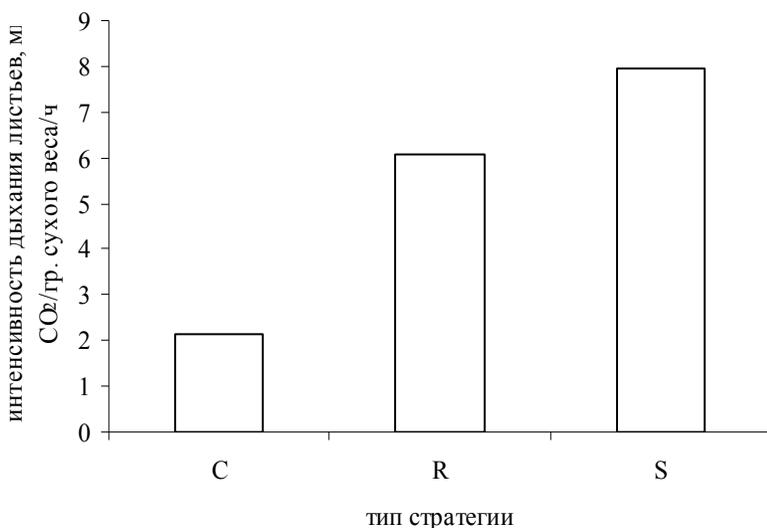


Рис. 37. Интенсивность дыхания сосудистых растений верховых болот с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов);
 R — рудералы (2 вида);
 S — стресс-толеранты (4 вида)

Проведенные исследования показали увеличение интенсивности дыхания от 2,12 у С-стратегов до 7,95 мг CO₂/гр. сухого веса/ч у S-стратегов, в ряду C→R→S (рис. 37).

Наиболее низкая интенсивность дыхания была у сосны обыкновенной, мирта болотного и сосны сибирской, березы карликовой, багульника болотного. Средний уровень интенсивности дыхания имели пушица влагалищная, клюква, подбел, морошка. Как было отмечено выше, максимум данного показателя мы наблюдали у осоки шаровидной.

Полученные данные позволяют говорить о том, что изученные виды имеют низкую интенсивность темнового дыхания, что мы связываем с неблагоприятными условиями среды в корнеобитаемом слое растений (дефицит кислорода, повышенная кислотность, бедность торфа элементами минерального питания, в том числе и доступными формами азота, низкие температуры).

В литературе показано, что гипоксия подавляет пути метаболизма, которые нуждаются в кислороде, прежде всего систему дыхания [Vartapetian, Jackson, 1997]. Уменьшение количества АТФ приводит к ухудшению поглощения солей, особенно азота; воды, что становится причиной торможения роста, снижения транспирации и газообмена [Кузнецов, Дмитриева, 2005].

Показатель соотношения дыхания и фотосинтеза характеризует долю дыхательных затрат от общего количества фотоассимилятов при функционировании растений [Усманов и др., 2001]. Анализ данного показателя у изученных видов болотных растений выявил следующую закономерность: у большинства изученных видов, таких как береза карликовая, пушица многоколосковая, голубика, багульник болотный, сосна сибирская и обыкновенная, мирт болотный и клюква болотная — он был ниже единицы. Самые низкие значения данного отношения были у сосны сибирской и обыкновенной, мирта болотного.

Можно сделать заключение, что большинство болотных растений тратят достаточно высокое количество фотоассимилятов на дыхание. Особенно большие значения отношения дыхания к фотосинтезу были у осоки шаровидной, пушицы влагилищной и морошки приземистой (рис. 38). На основании этих данных можно сделать следующий вывод: все вышеупомянутые растительные виды характеризуются меньшими затратами продуктов фотоассимиляции на дыхание.

Интенсивность дыхания у растений разных жизненных форм варьировала. Самую низкую интенсивность дыхания имели деревья — 0,86 и вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа — 2,42 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$ (рис. 39).

Более высокая интенсивность дыхания была у трав с длинными узкими складчатыми или свернутыми листьями — 10,18 и трав с широкими толстыми жестковатыми листьями — 6,96 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$. Кустарнички летне-зеленые листопадные и вечнозеленые брусничные занимали промежуточное положение (рис. 39).

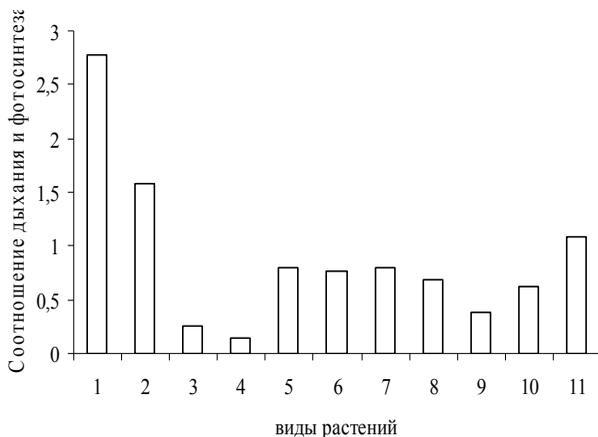


Рис. 38. Соотношение дыхания и фотосинтеза у сосудистых растений верховых болот

- 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская, 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолист., 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая, 10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

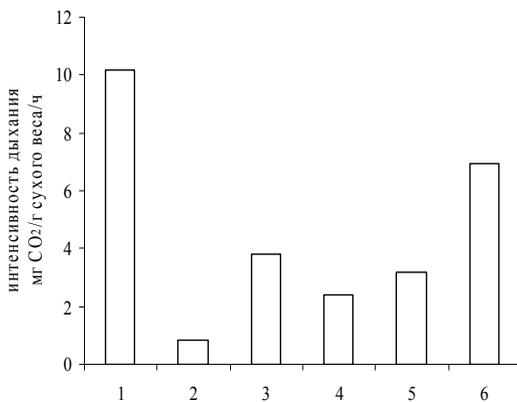


Рис. 39. Интенсивность дыхания сосудистых растений верховых болот разных жизненных форм

- 1 — травы с длинными узкими складч. или свернут. листьями; 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопад. кустарнички; 4 — вечнозел. кустарнички эрикоид. типа; 5 — вечнозел. кустарнички бруснич. типа; 6 — травы с широкими толстыми жестков. листьями

Жизненные формы растений с самой низкой интенсивностью дыхания имели самую низкую интенсивность фотосинтеза, это деревья и вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа (рис. 24, 39).

У растений с различной степенью выраженности первичных типов стратегии наименьшую интенсивность дыхания имели С-стратеги — 2,12 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$, максимум был у S-стратегов — 7,95. Увеличение интенсивности дыхания наблюдалось в ряду $\text{C} \rightarrow \text{R} \rightarrow \text{S}$ (рис. 37).

Изменение интенсивности дыхания у растений верховых болот с разным типом стратегии было противоположным изменению интенсивности фотосинтеза (рис. 25 и 37), т.е. конкуренты и рудералы при более высокой интенсивности фотосинтеза затрачивали меньше фотоассимилятов на процессы темного дыхания, в то время как стресс-толеранты при меньшей интенсивности фотосинтеза дышат более интенсивно.

В условиях болот, как было показано выше, растения имеют средние или низкие значения транспирации и фотосинтеза. Можно предположить, что для нормального роста и развития эти процессы должны быть сбалансированы, это, вероятно, и определяет невысокие значения дыхания у болотных растений. Большие потери при дыхании не позволяют при низкой интенсивности фотосинтеза накапливать биомассу.

Полученные данные говорят о различных путях приспособления болотных растений с различными типами стратегии и особенностями функциональных процессов.

Отдельные виды болотных растений, различные жизненные формы и растения с разными типами экологических стратегий в целом имели невысокую интенсивность дыхания.

Известно, что дыхание является интегральным физиологическим процессом, который зависит от многих факторов внешней среды, внутреннего статуса растений и тесно взаимосвязан с другими процессами в растительном организме [Рамазанова и др., 2000]. Возможно невысокие показатели интенсивности дыхания у болотных растений, связаны с неблагоприятными экологическими условиями: низкими температурами, дефицитом кислорода, кислым значением почвенного раствора, медленными процессами роста [Прокопьев, 2001].

Полученные результаты по изучению типов стратегии, фотосинтеза и дыхания, позволяют проследить тенденцию между типом стратегии и функциональной активностью листьев (табл. 8).

Таблица 8

**Функциональные особенности листьев
и типы стратегии болотных растений**

№	Виды растений	Выраженность типа стратегии (сильная, средняя, слабая)	Индекс отношения фотосинтеза к дыханию
1	Мирт болотный	CSR	25,7
3	Морошка приземистая	RSC	1,6
4	Береза карликовая	CSR	5,22
5	Пушица влагалищная	SRC	1,24
6	Подбел многолистный	SCR	2,57
7	Осока шаровидная	SCR	0,72
8	Сосна сибирская	CSR	7,56
9	Сосна обыкновенная	CSR	11,11
10	Багульник болотный	CSR	3,22
11	Голубика обыкновенная	CSR	2,90

Конкуренты (C) имели достаточно высокую интенсивность фотосинтеза и низкую интенсивность дыхания, что позволяет говорить о том, что фотосинтез привалирует над процессом дыхания, это вероятно обеспечивает устойчивость к условиям среды, накоплению органических соединений и конкурентных свойств.

Рудералы (R) и стресс-толеранты (S) имеют более высокие значения фотосинтеза и дыхания. По сравнению с конкурентами единой тенденции не прослеживается.

Для характеристики энергетических затрат продуктов ассимиляции у изученных видов было рассчитано отношение фотосинтеза к дыханию. Конкуренты характеризуются более высокими значениями индекса, для рудералов и стресс-толерантов характерны низкие значения данного показателя.

Важной характеристикой протекания энергетических процессов в листе является отношение интенсивности темнового дыхания к фотосинтезу, она позволяет выявить долю процессов дыхания от общего ассимиляционного процесса. Расчет этого показателя на основе данных дыхания и фотосинтеза для отдельных

видов болотных растений, жизненных форм и видов с разной выраженностью экологических стратегий показал следующее: среди растений разных жизненных форм самые низкие показатели имели деревья — 0,23, на втором месте стоят вечнозеленые кустарнички брусничного типа, летне-зеленые листопадные кустарнички и кустарнички эрикоидного типа 0,41 и 0,62 соответственно. Высокие показатели данного коэффициента имеют травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями и травы с широкими толстыми жестковатыми листьями 2,18 и 1,1.

Это говорит о том, что жизненные формы трав используют большую долю ассимилятов на процессы дыхания, а значит поддержания своей жизнедеятельности (табл. 9).

Таблица 9

Коэффициент отношения темнового дыхания к фотосинтезу у растений разных жизненных форм

Жизненные формы	ВКБ	ВКЭ	ЛЗК	Т.уз.	Т.ш.	Дер
Отношение дыхания к фотосинтезу	0,41	0,62	0,56	2,18	1,1	0,23

Примечание: ВКБ — вечнозеленые кустарнички брусничного типа, ЛЗК — летне-зеленые листопадные кустарнички, Т.уз. — травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями, ВКЭ — вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа, Т.ш. — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями, Дер. — деревья

Анализ данного показателя у растений с разной выраженностью первичных типов стратегии показал, что самый высокий коэффициент был у стресс-толерантов — 1,8, рудералы занимали второе место — 0,92, конкуренты имели самый низкий показатель — 0,33. Полученные результаты говорят о том, что стресс-толеранты активно используют фотосинтетические метаболиты на процессы дыхания, и эта особенность является для них адаптивной в условиях верховых болот.

У конкурентов и рудералов адаптация к условиям болот идет по другому пути, они снижают долю дыхания по отношению к фотосинтезу.

Глава 7

ХАРАКТЕРИСТИКА ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ

Каждый организм обладает значительной спецификой строения и функционирования, ему присуща различная степень свободы в рамках управления для осуществления результативной деятельности. Воздействие факторов внешней среды, в том числе антропогенных, в первую очередь оказывают влияние на физико-химические и биологические процессы клетки, которые меняют химический метаболизм и вызывают функциональную, структурную перестройку растения [Иванов, 2001; Луговской, 2004; Иванова, Юмагулова, 2006].

Биохимическая направленность синтеза отдельных органических соединений определяется генотипической особенностью организма и его фенотипической изменчивостью.

В данной главе приведены результаты выявленных закономерностей синтеза биохимических соединений в листьях растений верховых болот подзоны средней тайги разных видов растений, жизненных форм и типов экологических стратегий.

7.1. Содержание и пределы варьирования химических компонентов в листьях растений

Соотношение синтеза азотсодержащих продуктов и углеводов является одним из факторов регулирующих рост растений [Полевой, 1989]. Изменения в содержании углеводных и белковых продуктов у растений в разных экологических условиях и у разных систематических групп показаны на большом экспериментальном материале [Ефремов и др., 1994; Пьянков и др. 2000; Пьянков и др., 2001; Иванов, 2001].

Концентрация азота в листьях болотных растений изменялась от 18,7 мг/г (у пушицы влагилищной) до 40,37 мг/г (у сосны сибирской), а у большинства видов составляла 22—33 мг/г (табл. 10). Неорганическая форма азота в виде иона NO_3^- (нитратный азот) в листьях растений менялось от 2,57 мг/г (у пушицы

влагалищной) до 7,87 мг/г (у сосны сибирской). У 64% видов растений содержание NO_3^- в листьях составляло от 2,89 до 5,5 мг/г. Накопление органического азота варьировало от 16,13 мг/г (у пушицы влагалищной) до 35,24 мг/г (у березы карликовой) и в среднем в 5 раз превышало содержание неорганической формы азота (нитратного азота) (табл. 10).

Таблица 10

**Биохимический и микроэлементный состав
листьев растений верхового болота**

Показатель	С.с.	С. о.	М. б.	К. б.	П. м.	П. в.
Общий азот, мг/г	40,37 ±0,7	20,2 ±0,3	21,9 ±0,5	24,9 ±7,5	23,87 ±5,8	18,7 ±2,6
Нитратный азот, мг/г	7,87 ±0,2	3,1 ±0,1	4,5 ±0,6	5,5 ±1	2,9 ±0,98	2,57 ±0,7
Органический азот, мг/г	32,5 ±0,5	17,23 ±0,4	17,4 ±0,5	19,4 ±7	20,97 ±5,86	16,13 ±2,4
Углерод, мг/г	510,37 ±0,5	472,5 ±1,7	509,93 ±1,5	503 ±1,7	493,13 ±13,7	457,03 ±6,8
C/N	12,64 ±0,1	23,4 ±0,4	23,29 ±0,5	22,99 ±9,1	22,29 ±6,61	25,05 ±3,8
Неструк. полисахариды, мг/г	119,77 ±0,3	108 ±0,5	98,2 ±0,5	117,4 ±5,9	115,23 ±15,1	101,1 ±10,2
Растворимые сахара, мг/г	117,67 ±0,6	117 ±0,6	66,53 ±1	115 ±4,8	98,2 ±17,1	92,8 ±4,9
Mn — марганец, мг/кг	244 ±1,4	179 ±1,2	234,71 ±1,5	200,29 ±1	212,71 ±19,9	192 ±18,4
Fe — железо, мг/кг	7995 ±4	7578 ±1,4	7994,71 ±2	8100,29 ±3	8815,71 ±33	8498,71 ±42
Pb — свинец, мг/кг	13,71 ±0,8	10,07 ±1,2	8,71 ±1,4	12,71 ±1,5	12 ±2	11 ±1,2
Ni — никель, мг/кг	28 ±0,8	26 ±1,2	27,71 ±0,8	28 ±1,15	26 ±2,45	23 ±1,6
Zn — цинк, мг/кг	43 ±0,8	60 ±1,6	57,71 ±1,4	34,29 ±1,6	48,71 ±6,97	41,71 ±0,8
Cr — хром, мг/кг	58 ±1,6	48 ±1,2	51 ±1,4	47,71 ±1,4	53,29 ±5	51,71 ±2,4

Примечание: С.с. — Сосна сибирская, С.о. — Сосна обыкновенная, М.б. — Мирт болотный, К.б. — Клюква болотная, П.м. — подбел многолистный, П.в. — Пушица влагалищная

Показатель	О.ш.	Б.н.	Г.	Б.б.	М.п.
Общий азот, мг/г	26,83 ±3,68	38,13 ±0,51	28,20 ±13,15	38,10 ±7,88	32,77 ±0,6
Нитратный азот (NO ₃), мг/г	6,55 ±2,65	2,89 ±0,02	4,73 ±1,05	6,37 ±2,61	3,63 ±0,77
Органический азот, мг/г	20,28 ±1,14	35,24 ±0,80	23,47 ±12,43	31,73 ±7,45	29,13 ±0,68
Углерод, мг/г	474,30 ±2,67	482,23 ±1,70	453,30 ±18,28	489,57 ±7,37	446,77 ±12
C/N	17,99 ±2,73	12,65 ±0,14	19,87 ±8,16	13,48 ±3,17	13,63 ±0,60
Неструк. полисахариды, мг/г	129,13 ±8,27	98,10 ±0,71	112,40 ±6,31	123,93 ±3,33	117,57 ±11,39
Растворимые сахара, мг/г	109,13 ±3,05	114,73 ±1,15	97,17 ±6,59	105,77 ±6,89	93 ±18,28
Mn — марганец, мг/кг	221,71 ±14,31	230,71 ±1,25	226,71 ±13,03	218,71 ±29,70	199,29 ±0,95
Fe — железо, мг/кг	8958,71 ±94	7640,29 ±302	8619,71 ±511	8421,71 ±501	7897,71 ±355
Pb — свинец, мг/кг	13,71 ±3,15	15,71 ±0,76	13,71 ±1,80	12 ±2	14 ±1,63
Ni — никель, мг/кг	27,71 ±2,43	21,29 ±1,11	27 ±2,31	27 ±2,16	24 ±3,56
Zn — цинк, мг/кг	43,71 ±1,11	31,29 ±1,11	40,29 ±9,12	48,71 ±3,20	53,71 ±5,47
Cr — хром, мг/кг	60 ±2	57,29 ±1,60	57 ±2	51,29 ±6,52	52 ±2,16

Примечание: О.ш. — Осока шаровидная, Б.н. — Береза карликовая, Г. — Голубика, Б.б. — Багульник болотный, М.п. — Морошка приземистая

Содержание углерода изменялось от 446,77 мг/г (морошка приземистая) до 510,37 мг/г (сосна сибирская), т.е. всего в 1,1 раза в пределах всей изученной группы растений верхового болота (табл. 10).

Минимальное содержание растворимых сахаров обнаружено у мирта болотного (66,53 мг/г), максимальное у деревьев: сосны сибирской (117,67 мг/г) и сосны обыкновенной (117 мг/г); минимум неструктурных полисахаридов мы наблюдали у березы

карликовой (98,1 мг/г), максимум — у осоки шаровидной (129,13 мг/г). До 55% изученных видов растений содержали от 92,8 до 109,13 мг/г, большинство видов (64%) — от 108 до 120 мг/г неструктурных полисахаридов.

Общее содержание азота и углерода в листьях растений варьировало значительно больше, чем углеводов.

Достоверные различия по содержанию общего азота, углерода, неструктурных полисахаридов и растворимых сахаров отмечены: у багульника болотного — с клюквой болотной, пушицей влагалищной, миртом и сосной обыкновенной ($p < 0,05$; $p < 0,01$; $p < 0,001$); у березы карликовой — с сосной сибирской, осокой шаровидной, сосной обыкновенной ($p < 0,01$; $p < 0,001$); у мирта болотного — с сосной обыкновенной, морошкой приземистой, осокой шаровидной ($p < 0,001$); у пушицы влагалищной — с осокой шаровидной, сосной сибирской ($p < 0,01$; $p < 0,001$).

Содержание зольных элементов у листьев растений верхового болота варьировало от 1,29% у сосны обыкновенной до 7,29% у осоки шаровидной (прил. 24, рис. 40, 41).

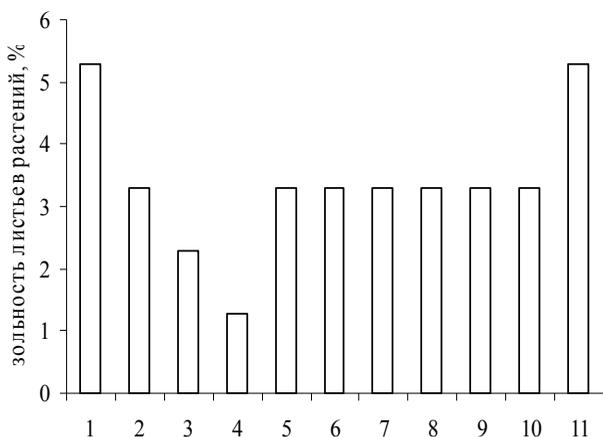


Рис. 40. Зольность листьев растений верховых болот

- 1 — осока шаровидная, 2 — пушица влагалищная, 3 — сосна сибирская,
 4 — сосна обыкновенная, 5 — клюква болотная, 6 — подбел многолист.,
 7 — мирт болотный, 8 — голубика, 9 — береза карликовая,
 10 — багульник болотный, 11 — морошка приземистая

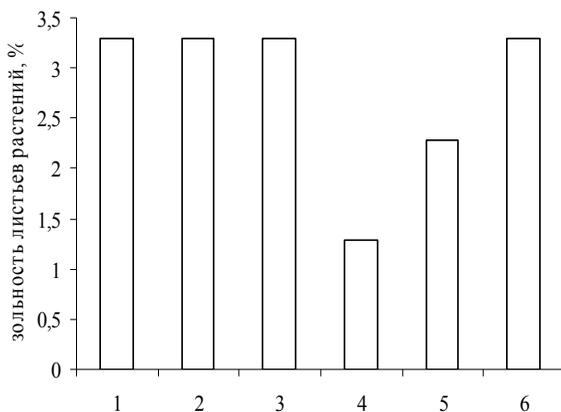


Рис. 41. Зольность листьев растений верховых болот разных жизненных форм

- 1 — травы с длинными узкими складч. или свернут. листьями;
 2 — деревья; 3 — летне-зеленые листопад. кустарнички; 4 — вечнозел.
 кустарнички эрикоид. типа; 5 — вечнозел. кустарнички бруснич. типа;
 6 — травы с широкими толстыми жестков. листьями

У большинства видов по данному показателю отмечены достоверные различия ($p < 0,05$; $p < 0,001$).

Известно, что листья растений в среднем содержат от 3 до 15% золы [Гродзинский, Гродзинский, 1973]. На основе этого мы делаем заключение о низком содержании золных элементов в листьях болотных растений, что вероятно связано с бедностью торфа элементами минерального питания.

Из изученных видов самую высокую концентрацию зольных элементов имели осоки заячья и пузырчатая.

Количество отдельных микроэлементов в листьях варьировало в широких пределах — от 8,67 мг/кг (свинец) в листьях мирта болотного до 8959 мг/кг (железо) в листьях осоки шаровидной. У всех видов растений отмечено высокое содержание ионов железа (Fe^{3+}), которое варьировало от 7578 мг/кг (у сосны обыкновенной) до 8959 мг/кг (у осоки шаровидной) (табл. 10).

По содержанию микроэлементов (марганца, железа, свинца, никеля, цинка и хрома) нет достоверных различий: у багульника болотного с подбелом многолистным, голубикой и морошкой приземистой; у сосны сибирской с голубикой.

Листья растений верховых болот характеризуются высоким накоплением марганца и железа. Содержание марганца варьировало от 179 мг/кг (у сосны обыкновенной) до 244 мг/кг (у сосны сибирской). Количество железа составляло от 7578 мг/кг до 8958,71 мг/кг и его содержание мало изменялось у отдельных видов. Данный факт, вероятно, связан с природной особенностью болотных вод и торфа, которые характеризуются высоким содержанием вышеуказанных элементов (табл. 10).

7.2. Химический состав листьев у растений разных жизненных форм

Жизненные формы растений также имели различия по химическим показателям (табл. 11).

Высокие показатели содержания общего азота — 38,1 мг/г, углерода — 489,57 мг/г, неструктурных полисахаридов — 123,93 мг/г и растворимых сахаров — 105,77 мг/г были у вечнозеленых кустарничков эрикоидного типа. Вечнозеленые кустарнички

брусничного типа имели низкие показатели: общего азота — 23,56 мг/г, неструктурных полисахаридов — 110,28 мг/г и растворимых сахаров — 93,24 мг/г, но высокое содержание углерода — 502,02 мг/г.

Таблица 11

**Биохимический и микроэлементный состав
листьев растений разных ЖФ**

Показатель	ВКБ	ВКЭ	ЛЗК	Т.уз.	Т.ш.	Дер.
Общий азот, мг/г	23,56 ±5,35	38,1 ±7,88	33,17 ±10,32	22,77 ±5,21	32,77 ±0,63	30,28 ±10,48
Нитратный азот, мг/г	4,3 ±1,31	6,37 ±2,61	3,81 ±1,19	4,56 ±2,78	3,63 ±0,77	5,4 ±2,48
Органический азот, мг/г	19,26 ±5,21	31,73 ±7,45	29,36 ±10,44	18,21 ±2,82	29,13 ±0,68	24,87 ±7,93
Углерод, мг/г	502,02 ±10,4	489,57 ±4,2	467,37 ±19,5	465,67 ±10,2	446,77 ±11,6	491,43 ±2
C/N	22,86 ±6,17	13,48 ±3,17	16,26 ±6,69	21,52 ±4,85	13,63 ±0,6	18,02 ±5,59
Неструктурн. полисахариды, мг/г	110,28 ±12,5	123,93 ±3,33	105,25 ±8,58	115,12 ±17,1	117,57 ±11,4	113,88 ±6,12
Растворимые сахара, мг/г	93,24 ±22,78	105,77 ±6,8	105,95 ±10,	100,97 ±9,33	93 ±18,	117,33 ±0,65
Mn — марганец, мг/кг	215,9 ±18,23	218,71 ±29,7	228,71 ±9,14	206,86 ±22	199,29 ±0,95	211,5 ±33,75
Fe — железо, мг/кг	8303,57 ±41	8421,71 ±50	8130 ±64	8728,71 ±37	7897,71 ±35	7786,5 ±21
Pb — свинец, мг/кг	11,14 ±2,37	12 ±2	14,71 ±1,68	12,36 ±2,68	14 ±1,63	11,89 ±2,13
Ni — никель, мг/кг	27,24 ±1,79	27 ±2,16	24,14 ±3,44	25,36 ±3,15	24 ±3,56	27 ±1,41
Zn — цинк, мг/кг	46,9 ±10,66	48,71 ±3,2	35,79 ±7,8	42,71 ±1,38	53,71 ±5,47	51,5 ±8,91
Cr — хром, мг/кг	50,67 ±3,75	51,29 ±6,52	57,14 ±1,75	55,86 ±4,8	52 ±2,16	53 ±5,36

Примечание: Вечнозеленые кустарнички: ВКБ — брусничного типа, ВКЭ — эрикоидного типа; ЛЗК — летне-зеленые листопадные кустарнички; Т.уз. — травы с узкими свернутыми или складчатыми листьями; Т.ш. — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями; Дер. — деревья.

Травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями отличались низкими значениями общего азота — 22,77 мг/г, углерода — 465,67 мг/г, неструктурных полисахаридов — 115,12 мг/г и высоким содержанием растворимых сахаров — 100,97 мг/г.

Летне-зеленые листопадные кустарнички имели высокие значения общего азота — 33,17 мг/г, растворимых сахаров — 105,95 мг/г и низкие показатели углерода — 468 мг/г, неструктурных полисахаридов — 105,25 мг/г.

У трав с широкими толстыми жестковатыми листьями высокое содержание общего азота — 32,77 мг/г и неструктурных полисахаридов — 117,57 мг/г; небольшие показатели углерода — 446,77 мг/г и растворимых сахаров — 93 мг/г.

У деревьев высокие показатели общего азота — 30,28 мг/г, углерода — 491,43 мг/г, растворимых сахаров — 117,33 мг/г и невысокие значения неструктурных полисахаридов — 113,88 мг/г.

Достоверные отличия ($p < 0,01$; $p < 0,001$) по содержанию азота и углерода отмечены: у вечнозеленых кустарничков брусничного типа с кустарничками эрикоидного типа, летне-зелеными листопадными и травами с широкими толстыми жестковатыми листьями; у трав с узкими свернутыми и складчатыми листьями с травами с широкими толстыми жестковатыми листьями и вечнозелеными кустарничками эрикоидного типа.

Достоверные различия по содержанию углеводов (неструктурных полисахаридов и растворимых сахаров) обнаружены у деревьев с кустарничками: летне-зелеными листопадными и вечнозелеными эрикоидного типа.

По зольности показатели у разных жизненных форм варьировали от 1,79% до 5,29% (прил. 24). У 67% изученных групп жизненных форм растений зольность не превышала 3,29%.

У жизненных форм также как и у отдельных видов, среди зольных элементов наблюдалось повышенное содержание железа и марганца (табл. 11).

По содержанию микроэлементов достоверных различий не отмечено только у вечнозеленых кустарничков эрикоидного типа с вечнозелеными кустарничками брусничного типа и травами с широкими толстыми жестковатыми листьями.

7.3. Особенности химического состава листьев растений с разной степенью выраженности свойств первичных типов экологических стратегий

Растения, имеющие различные типы жизненной стратегии, отличаются по скорости роста, по интенсивности протекания многих функциональных процессов: в том числе скорости фотосинтеза, транспорту ассимилятов, скорости поглощения минеральных веществ, особенностям водообмена и т.д. [Иванов, 2001; Прокопьев, 2001; Пьянков, 2001].

На основе имеющихся литературных данных можно предположить, что растения болот с разной степенью выраженности первичных типов стратегии отличаются по химической композиции листьев. Показано, что растения с низкой скоростью роста имеют высокие показатели отношения углерода к азоту (C/N). Эта проблема изучена слабо, для растений верховых болот таких данных не обнаружено.

Анализ содержания основных химических соединений листа у растений с разной степенью выраженности типов стратегии показал незначительные различия между ними (табл. 12).

Таблица 12

Биохимический и микроэлементный состав листьев растений с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

Показатель	C	R	S	C-S	C-R	S-R
Общий азот, мг/г	31,15 ±10	28,834 ±6,5	23,133 ±5,3	н.з.	н.з.	**
Нитратный азот, мг/г	4,91 ±2	4,5657 ±1,2	4,01 ±2,44	н.з.	н.з.	н.з.
Органический азот, мг/г	26,26 ±9	24,266 ±6,9	19,13 ±4,2	н.з.	н.з.	**
Углерод, мг/г	486,3 ±22	474,88 ±31	474,82 ±17	н.з.	н.з.	н.з.
C/N	17,56 ±6	18,31 ±7,9	21,78 ±5,3	*	н.з.	*
Неструк. полисахариды, мг/г	110,1 ±10	117,48 ±9	115,15 ±16	н.з.	н.з.	н.з.
Растворимые сахара, мг/г	103,1 ±19	104 ±17,19	100,04 ±13	н.з.	н.з.	н.з.

Mn — марганец, мг/кг	222,3 ±25	199,79 ±1,1	208,81 ±21	н.з.	**	н.з.
Fe — железо, мг/кг	8042 ±484,6	7999 ±263	8757,71 ±358	**	н.з.	**
Pb — свинец, мг/кг	12,32 ±2,7	13,357 ±1,7	12,24 ±2,4	н.з.	н.з.	н.з.
Ni — никель, мг/кг	26,17 ±2,7	26 ±3,282	25,57 ±2,9	н.з.	н.з.	н.з.
Zn — цинк, мг/кг	46,83 ±11	44 ±10,8	44,71 ±4,9	н.з.	н.з.	н.з.
Cr — хром, мг/кг	53,76 ±5	49,857 ±3	55±4,89	н.з.	*	**

Примечание: С — конкуренты, R — рудералы, S — стресс-толеранты. Достоверность различий оценивали по критерию Манна-Уитни. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$, н.з. — не значимо

Наблюдается, увеличение содержания основных органогенов — азота и углерода в ряду S→R→C (табл. 12, рис. 42).

Минимальное количество азота (23,13 мг/г) обнаружено у видов с выраженным типом S-стратегии, к которым относятся осока шаровидная, пушица влагилищная и подбел многолистный.

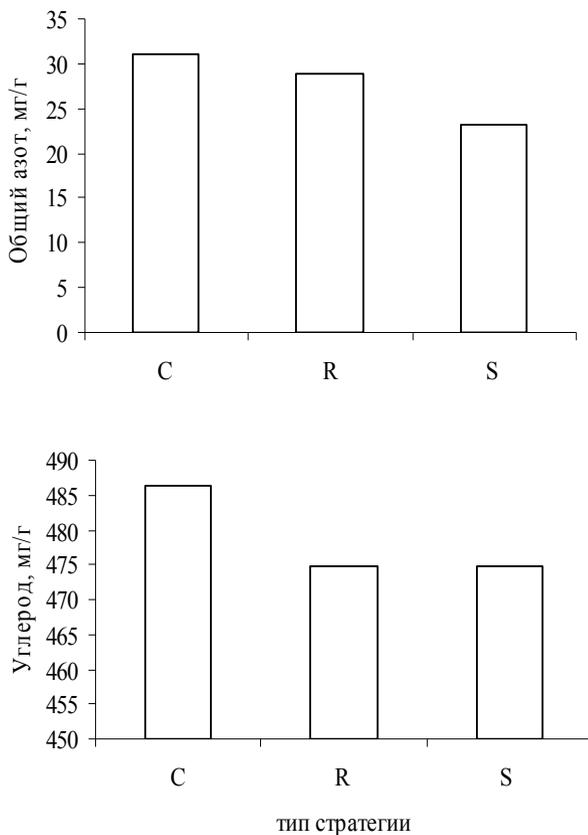


Рис. 42. Содержание общей формы азота и углерода в листьях сосудистых растений верховых болот с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов);
 R — рудералы (2 вида);
 S — стресс-толеранты (4 вида)

Максимальное содержание азота выявлено в группе видов с выраженной степенью конкурентной (сосна сибирская, сосна обыкновенная, береза карликовая, голубика, мирт болотный, багульник болотный) и рудеральной стратегии (морозка приземистая, клюква болотная), соответственно 31,15 и 28,83 мг/г (табл. 12,

рис. 42). Достоверное различие по содержанию азота выявлены между стресс-толерантами и рудералами ($p < 0,01$).

По содержанию углерода и углеводов (неструктурных полисахаридов и растворимых сахаров) достоверных отличий не обнаружено (рис. 43). Количество углерода увеличивалось незначительно от S-стратегов (474,82 мг/г) к R-стратегам (474,88 мг/г) и к C-стратегам (486,32 мг/г). Отношение C/N уменьшалось от S-стратегов (21,78) к R-стратегам (18,31) и к C-стратегам (17,56). Достоверного отличия не было между конкурентами и рудералами.

Полученные результаты подтверждают литературные данные о большей информативности данного показателя при выявлении типов стратегии растений в сравнении с отдельными органическими соединениями [Иванов, 2001; Пьянков и др., 2001].

Содержание неструктурных полисахаридов варьировало незначительно от 110,07 мг/г (у C-стратегов) до 117,48 мг/г (у R-стратегов), растворимых сахаров от 100,04 (у S-стратегов) до 104 мг/г (у R-стратегов).

Зольность листьев растений с разной степенью выраженности типов стратегии изменялась от 2,79% у C-стратегов до 4,62% у S-стратегов. Не обнаружено достоверных различий по данному показателю только между стресс-толерантами и рудералами (прил. 26).

Количество изученных микроэлементов уменьшалось от S-стратегов (9108,67 мг/кг) к конкурентам (8405,75 мг/кг) и рудералам (8336,29 мг/кг) (табл. 12; прил. 26).

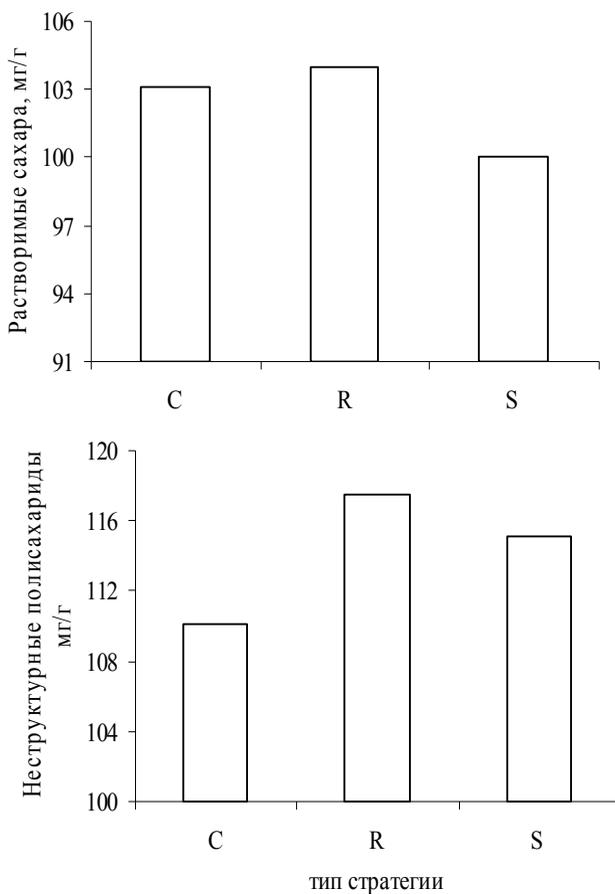


Рис. 43. Содержание растворимых сахаров и неструктурных полисахаридов в листьях сосудистых растений верховых болот с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов);
 R — рудералы (2 вида);
 S — стресс-толеранты (4 вида)

Незначительное достоверное отличие по химическим показателям свидетельствует о слабой взаимосвязи между типами стратегии растений и содержанием в них микроэлементов.

7.4. Закономерности изменения химического состава листьев растений в связи с разными свойствами первичных типов экологических стратегий

В ходе анализа химического состава листьев растений бореальной зоны Среднего Приобья мы выявили некоторые закономерности содержания пяти групп компонентов в зависимости от характера их изменений в «треугольнике Грайма» (прил. 26). К первой группе относятся компоненты, концентрация которых изменяется от $S \rightarrow R \rightarrow C$, она минимальна у стресс-толерантов и максимальна у растений с конкурентным типом стратегии (азот, углерод) (прил. 3а). Ко второй группе относился такой параметр как зольность, процент которой уменьшался в ряду: $C \rightarrow R \rightarrow S$ (прил. 26). К третьей группе относятся микроэлементы, количество которых увеличивается от $R \rightarrow C \rightarrow S$, в четвертую группу входят растворимые сахара, которые наоборот уменьшаются в этом ряду (прил. 5). В пятую группу выделены неструктурные полисахариды, содержание которых изменяется в ряду $C \rightarrow S \rightarrow R$ (прил. 26). Таким образом, тип ЭС предполагает не только определенные значения ростовых параметров и морфологического индекса видов, но и специфическую химическую композицию листьев.

В основном растения с разными типами ЭС различались по содержанию азота и углерода. Как известно, растения с высокой относительной скоростью роста имеют повышенную концентрацию азота и низкое содержание углерода в растительных тканях, например у двудольных и однодольных травянистых видов [Poorter, Bergkotte, 1992; Garnier, Vancaeyzeele, 1994]; у листопадных и вечнозеленых деревьев [Cornelissen et al., 1997; Reich et al., 1998b]. Согласно литературным данным [Grime et al., 1988], рудеральные виды имеют высокое содержание азота, поскольку они обладают максимальной скоростью роста. По нашим данным, высокое содержание азота имели виды с выраженными свойствами С- и R-стратегии и достоверных различий между ними по данному показателю мы не обнаружили.

На наш взгляд, увеличение общего азота в листьях растений этих групп связано, скорее всего, с повышенным содержанием фермента фотосинтеза рибулозо-1,5-бифосфаткарбоксилазы (РБФК), который осуществляет первичную фиксацию CO_2 у растений с C_3 -типом фотосинтеза (рис. 42, 44).

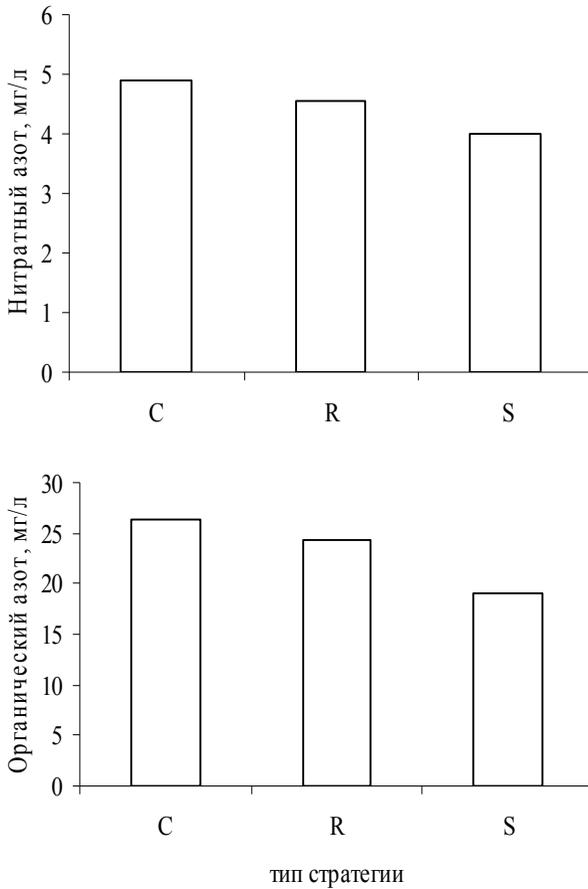


Рис. 44. Содержание нитратного и органического азота в листьях сосудистых растений верховых болот с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов);
 R — рудералы (2 вида);
 S — стресс-толеранты (4 вида)

Согласно Evans, Seemann [1989], около 75% органического азота листа приходится на белки хлоропластов, принимающих участие в процессе фотосинтеза, поэтому у C_3 -растений отмечается

высокая положительная корреляция между содержанием азота в листьях и скоростью фиксации CO_2 [Field, Mooney, 1986; Evans, 1989; Garnier et al., 1989].

Таким образом, повышенное содержание азота в листьях изученных нами растений с выраженными свойствами С- и R-стратегии является вполне закономерным и, возможно, обусловлено увеличением содержания функциональных белков, прежде всего, РБФК. Ряд авторов [Grime et al., 1988; Пьянков и др., 2000] отмечает у рудеральных растений повышенную активность ферментов фотосинтеза, что обеспечивает им высокую скорость ассимиляции CO_2 и роста. Изученные нами растения верхового болота со свойствами С-, R- и S-стратегии являются медленно растущими видами с невысокой интенсивностью фотосинтеза и мы их не относим к абсолютным первичным типам стратегии, а только определяем у них степень их выраженности (сильная, средняя и слабая). У растений со свойствами S-стратегии мы обнаружили минимальное содержание азота, что, вероятно, коррелирует с низкой активностью РБФК, следствием чего является низкая относительная скорость роста [Grime, 1979; Grime et al., 1988] и низкая интенсивность фиксации CO_2 у растений этой группы [Пьянков и др., 2000]. Руанков et al., [1998] обнаружили у тенелюбивых стресс-толерантов (зимне-зеленых видов типа грушанок) низкую долю ассимиляционных тканей по сравнению с С- и R-стратегиями. Соответственно, высокое содержание азота в листьях способствует высокой скорости роста и проявлению конкурентного и рудерального типов стратегии, у стресс-толерантов снижается общая функциональная активность и скорость ростовых процессов, вследствие меньшей концентрации в листьях азота, ферментов фотосинтеза и доли фототрофной ткани.

По результатам наших исследований, у рассмотренных видов растений в ряду от R→C→S, происходило увеличение содержания микроэлементов и уменьшение растворимых сахаров (рис. 43, прил. 25, 26).

Содержание углерода и азота в листьях растений изменялось незначительно, но обнаружило четкую связь с типом экологических стратегий изученных растений (рис. 42). Концентрация углерода и азота в листьях увеличивалась параллельно в ряду от S→R→C, что противоречит данным полученным Ивановым

(Иванов, 2001), где концентрация углерода в листьях в противоположность азоту уменьшалась в ряду $S \rightarrow C \rightarrow R$. Еще более показательным отношением содержания углерода и азота в листьях растений, которое снижалось в ряду $S \rightarrow R \rightarrow C$ от 18 до 22. Мы считаем, что значительные и достоверные различия в содержании углерода в листьях и, особенно, азота, а также их отношения, могут быть использованы для определения типов стратегий растений. Результаты наших исследований не совпадают с данными других работ, в которых показана отрицательная связь между скоростью роста и концентрацией углерода в листьях растений [Lambers, Poorter, 1992; Poorter, Bergkotte, 1992; Van Arendonk, Poorter 1994].

Учеными Cornelissen et al., [1997], обнаружена положительная корреляция между содержанием азота и минеральных элементов при исследовании 81 вида древесных растений.

Наши исследования показали, что содержание углерода в листьях изменялось не параллельно с содержанием неструктурных углеводов, что отличается от данных Л.А.Иванова [2001]. Минимальное содержание углерода и растворимых сахаров отмечено у растений со свойствами S-стратегии. Углерод неструктурных углеводов составляет лишь 1/4 часть от его общего количества.

По нашим расчетам, у стресс-толерантов углерод неструктурных углеводов составляет в среднем 24% от общего содержания углерода, у рудеральных видов 25%, у конкурентов 23%. По мнению Niinemets [1999], общее количество углеродсодержащих органических соединений в листьях пяти древесных видов наиболее тесно положительно коррелирует с содержанием лигнина. Кроме того, значительная часть углерода листа входит в состав структурных полисахаридов (целлюлоза, гемицеллюлоза), которые формируют клеточные стенки разных типов тканей листа (хлоренхима, эпидермис, ксилема и флоэма). Количество этих углеродсодержащих соединений должно быть значительно выше у видов с S-типом стратегии [Иванов, 2001]. У нас данный показатель варьирует незначительно и достоверных различий у растений со свойствами C-, R- и S-стратегии мы не выявили. Виды с конкурентным и рудеральным типом стратегии значительное количество ассимилированного углерода тратят на синтез белков, о чем свидетельствует высокая концентрация азота в листьях (рис. 21). Изученные нами растения верхового болота характеризуются

наличием: гидроморфных (рыхлой структуры мезофилла с крупными гиалиновыми клетками; аэренхимой) и ксероморфных признаков (сильно кутинизированный толстый эпидермис листа; узкие свернутые листья у осок и злаков; мелкие и жесткие, листья кустарничков; низкая обводненность тканей; вечнозеленость; сильное развитие в тканях механической ткани). У растений со свойствами S-стратегии содержание азота достоверно ниже, чем у рудералов, соответственно и доля фототрофных клеток в объеме листа у них также ниже. Нефотосинтезирующие ткани листа (эпидермис, проводящая система и механические ткани) содержат больше целлюлозы и более лигнифицированы. Таким образом, высокое содержание углерода в листьях растений верховых болот связано с уменьшением доли функциональных тканей (хлоренхимы) и возрастанием доли тканей с высоким содержанием целлюлозы и лигнина. Эти приспособления в какой-то мере замедляют охлаждение внутренних тканей растений [Культиасов, 1982; Денисенков, 2000; Прокопьев, 2001]. Таким образом, ксероморфная структура служит анатомическим приспособлением болотных растений к недостатку воды [Чиркова, 2002].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования по изучению структуры биомассы и функциональных особенностям сосудистых растений верховых болот позволили выявить ряд закономерностей.

Биомассы и ее структуры у растений верховых болот варьировала от 0,7 г (у морошки приземистой) до 129,55 г (у сосны сибирской), 50% растений имели массу меньше 4 г, максимальную биомассу создавали деревья и летне-зеленые листопадные кустарнички.

Различия в структуре биомассы у растений более отчетливо выявляются при сравнении интегральных морфологических индексов.

Наибольший вклад в общую массу растений вносили стебли. Максимальное значение индекса стебля было у сосны обыкновенной, минимальное у морошки приземистой. Подземные органы у большинства растений занимали второе место в структуре биомассы. Генеративные органы вносили небольшой вклад в создание общей биомассы. Максимальную биомассу генеративных органов в структуре растения имела клюква болотная и морошка приземистая.

Жизненные формы болотных растений (экобиоморфы) также отличались по величине биомассы и массе отдельных органов.

Вечнозеленые кустарнички брусничного типа имели высокие значения доли генеративных органов, стеблей и небольшую долю листьев и корней по сравнению с другими видами растений.

Вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа отличались высокими значениями индексов стеблей и небольшими значениями индексов генеративных органов, листьев, корней.

Травы с широкими толстыми жестковатыми листьями имели высокую долю листьев (60,15%), низкую долю генеративных органов, стеблей и корней.

Высокие значения индекса корней были выявлены у трав с узкими свернутыми и складчатыми листьями, но они имели низкую долю генеративных органов, листьев, стеблей и LAR.

Для деревьев характерна высокая доля стеблей, низкие значения генеративных органов, листьев, корней и SLA, LAR.

Летне-зеленые листопадные кустарнички отличались высоким индексом стеблей и низким значением индекса генеративных органов, листьев, корней и LAR.

Максимальные значения площади листьев, общей биомассы и массы отдельных органов были выявлены у деревьев, и они достоверно различались по этим показателям от других групп растений.

Таким образом, мы делаем заключение, что жизненные формы растений верховых болот отличаются между собой по вкладу отдельных органов в структуру биомассы растений. Стебли вносили основной вклад в структуру биомассы всех изученных кустарничков и деревьев. Травы в основном формируют свою биомассу за счет массы корней и листьев.

Использование дискриминантного анализа на основе параметров структуры биомассы изученных видов позволило выделить степень выраженности свойств экологических типов стратегии.

Свойства толерантной стратегии были выражены у 33% видов. Среди них травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями т.к. пушица влагалищная, осока шаровидная, осока пузырчатая и подбел многолистный, относящийся к вечнозеленым кустарничкам брусничного типа.

Высокую степень выраженности свойств рудеральной стратегии имели 17% видов: морошка приземистая, клюква болотная.

Свойства конкурентной стратегии преобладали у 50% изученных видов. Это представители групп деревьев: сосна обыкновенная, сосна сибирская; летне-зеленых листопадных кустарничков: береза карликовая, голубика и вечнозеленых кустарничков брусничного типа - мирт болотный.

В ходе исследования были выявлены значительные различия в структуре биомассы у растений с разной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС. Растения со свойствами С-стратегии (конкурентности) характеризовались наибольшей площадью листьев, максимальной общей биомассой и массой отдельных органов и достоверно отличались по этим показателям от растений со свойствами толерантной (S-стратегии) и рудеральной способности (R-стратегии).

Средняя масса растений с высокой выраженностью С-стратегии была в 19—35 раз выше, чем у видов со стресс-толерантой и рудеральной способностями.

До 50% изученных нами растений имели сильную степень выраженности свойств конкурентности, следовательно, условия обитания на верховых болотах для этих растений не являются крайне неблагоприятными и у растений выработались механизмы адаптации, позволяющие им произрастать на болотах.

Растения со свойствами рудеральной и толерантной стратегии, а также конкурентной и рудеральной, имели достоверные отличия по индексам корней, листьев, стеблей, генеративных органов. Виды с конкурентной и стресс-толерантной способностью различались по всем перечисленным параметрам, кроме индекса листьев.

Таким образом, использование абсолютных показателей структуры биомассы в сочетании с показателями интегральных морфологических индексов отдельных органов позволяет с высокой достоверностью отличать группы видов с разной степенью выраженности типов экологических стратегий болотных растений, что ранее показано и в работах других исследователей (Миркин и др., 2000; Иванов, 2001).

Нами выявлена определенная взаимосвязь между типом ЭС и жизненной формой (экобиоморфой). Группы растений разных жизненных форм достоверно различались по большинству параметров структуры биомассы.

Полученные нами результаты, при изучении 12 видов растений верховых болот, подтвердили литературные данные о высокой информативности параметров структуры биомассы при выделении типов стратегии.

Изучение особенностей водного режима показало, что растения верховых болот имеют средний и низкий уровень транспирации.

Полученные результаты об особенностях интенсивности транспирации подтверждаются динамикой изменения содержания воды и высокой водоудерживающей способностью листьев.

Общее содержание воды в листьях варьировало от 44,31 до 62,4%. Содержание воды в группах растений с разной степенью выраженности типов стратегии увеличивалось в ряду С→R→S. Эти показатели воды почти полностью соответствует гомеостатическим (40—60%) и представляют минимальное количество воды, при котором растение способно поддерживать свою жизнедеятельность. Низкое содержание воды у болотных растений связано с явлением физиологической сухости на болотах и как

результат формирования у них типичных ксероморфных признаков анатомо-морфологической структуры и средней величины интенсивности транспирации.

Для болотных растений характерна высокая водоудерживающая способность листьев, которая увеличивается в ряду $S \rightarrow R \rightarrow C$, что позволяет им противостоять обезвоживанию в условиях неблагоприятного водного режима и служит показателем адаптивности к условиям болот.

Количество свободной и связанной воды в растениях характеризует метаболическую активность в тканях и водоудерживающую способность. Содержание свободной воды у растений верховых болот низкое. Величина связанной воды значительно превышает содержание свободной воды.

Изученные болотные растения по своему водообмену приближаются к гидростабильному типу. Изученные виды занимают промежуточное положение по интенсивности транспирации между двудольными растениями (травы) солнечных мест обитания и тенелюбивыми растениями.

Выявлено, что интенсивность фотосинтеза болотных растений в среднем составляет $5,86 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$ и варьирует от $2,33$ у сосны обыкновенной до $12,63 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$ у мирта болотного.

Проведенные исследования показали, что интенсивность фотосинтеза болотных растений в среднем составляет $5,86 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$ и варьирует от $2,33$ у сосны обыкновенной до $12,63 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$ у мирта болотного (рис. 24).

В неблагоприятных условиях среды на болоте биологическая продуктивность растений, скорость ростовых процессов снижаются, что вероятно связано с невысокой интенсивностью фотосинтеза.

Величина фотосинтеза у растений разных жизненных форм отличалась — минимальные показатели выявлены у деревьев, максимальные у вечнозеленых кустарничков брусничного типа.

Интенсивность фотосинтеза у изученных болотных растений с разной степенью выраженности типов стратегии увеличивается в ряду $S \rightarrow C \rightarrow R$ от $4,63$ до $6,44 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$.

Прямой корреляции между интенсивностью фотосинтеза и количественным содержанием пигментов нами отмечено не было.

Качественный состав пигментов у изученных видов болотных растений не менялся, количественное соотношение было различным.

Общее содержание пигментов имело максимальную величину у пушицы влагалищной, подбела и осоки шаровидной, соответственно, у пушицы влагалищной — 34,82; подбела — 41,54; осоки шаровидной — 44,39 мг/г сухого веса.

Низкое содержание пигментов было у сосны обыкновенной — 9,49, сосны сибирской — 13,68, багульника болотного — 14,08. Остальные виды имели среднее значение содержания пигментов.

Отношение основных групп пигментов a/b приближается по своим значениям, как у отдельных видов растений, так и у разных жизненных форм к тенелюбивым или занимают промежуточное положение между ними и светолюбивыми видами.

Отношение содержания хлорофиллов к каротиноидам у растений с разной выраженностью первичных типов стратегии было разное. У стресс-толерантов оно было наибольшее — 4,33, конкуренты занимали промежуточное положение по данному показателю — 4,14, рудералы самое низкое — 1,9. Мы предполагаем, что виды с высокой стресс-толерантностью не нуждаются в высоких концентрациях каротиноидов, так как, возможно, система синтеза хлорофиллов у них высокоустойчива к условиям верховых болот.

На основе анализа в содержании отдельных групп пигментов хлорофиллов a/b и каротиноидов мы делаем заключение о наличии различных путей адаптации пигментной системы у растений верховых болот, что, вероятно, связано с их происхождением и биологией.

Изученные виды имеют низкую интенсивность темнового дыхания, что мы связываем с неблагоприятными условиями среды в корнеобитаемом слое растений: дефицит кислорода, повышенная кислотность, бедность торфа элементами минерального питания, в том числе и доступными формами азота, низкие температуры.

У болотных растений наблюдаются механизмы адаптации и на биохимическом уровне.

Растения с различной степенью выраженности первичной стратегии имели следующие закономерности изменения концентрации азота и углерода от $S \rightarrow R \rightarrow C$; уменьшается процент

зольности, в ряду: $C \rightarrow R \rightarrow S$; количество микроэлементов, увеличивается от $R \rightarrow C \rightarrow S$; содержание растворимых сахаров, наоборот, уменьшаются, а неструктурных полисахаридов, увеличивается от $C \rightarrow S \rightarrow R$.

Наиболее информативным для выделения типов стратегии был показатель отношения C/N , который уменьшался от $S \rightarrow R \rightarrow C$.

На наш взгляд, экспериментальная идентификация типов экологических стратегий растений возможна при сочетании разных подходов: морфологического, физиологического и биохимического. Структура биомассы позволяет отчетливо выявить степень выраженности типов стратегии и сочетание адаптивных свойств (конкурентности, рудеральности и стресс-толерантности). Функциональные и биохимические показатели позволяют конкретизировать адаптивные пути растений к условиям среды.

Листья растений верховых болот имели высокое содержание марганца и железа, что, вероятно, связано с природной особенностью болотных вод и торфа, которые характеризуются высоким содержанием вышеуказанных элементов.

Таким образом, полученные результаты позволяют сделать следующие выводы:

— изученные растения верховых болот Среднего Приобья проявляют все типы стратегии Раменского-Грайма, но в разном соотношении. До 50% исследованных видов имели выраженные свойства конкурентной стратегии, 33% — стресс-толерантной и 17% — рудеральной;

— растения с разной степенью выраженности типов стратегии имеют морфологические особенности, связанные с параметрами структуры биомассы. Конкуренты отличаются большей общей массой растений, массой отдельных органов и общей площадью листьев; стресс-толеранты — высокой долей корней и низкими долями генеративных органов, стеблей, листьев; рудералы — небольшими значениями индекса стеблей, корней и высокими значениями генеративных органов, листьев;

— растения верховых болот характеризуются гидростабильным типом водного режима, низкими и средними значениями интенсивности транспирации, высокой водоудерживающей способностью, низким содержанием свободной воды, невысокими показателями интенсивности фотосинтеза и дыхания. Величина

интенсивности транспирации листьев растений с разной степенью выраженности типов стратегии увеличивалась в ряду $R \rightarrow C \rightarrow S$, интенсивность фотосинтеза — $S \rightarrow C \rightarrow R$, дыхания — $C \rightarrow R \rightarrow S$. Общее содержание пигментов хлорофиллов а и b, каротиноидов увеличивалось в ряду — $C \rightarrow R \rightarrow S$;

— растения с разными типами экологических стратегий различаются по химическому строению листьев. В ряду $S \rightarrow R \rightarrow C$ увеличивается содержание в листьях азота, углерода и уменьшается показатель зольности. В ряду $R \rightarrow C \rightarrow S$ увеличивается содержание микроэлементов и уменьшается количество растворимых сахаров. В ряду $C \rightarrow S \rightarrow R$ увеличивается содержание неструктурных полисахаридов.

Отношение C/N уменьшалось в ряду растений с различным типом стратегии от $S \rightarrow R \rightarrow C$.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александрова, В.Д. Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франса-Иосифа) / В.Д.Александрова // Вопросы ценологии, географии, экологии и использования растительного покрова СССР. Проблемы ботаники. 1969. Т. 11. С. 47—60.
2. Атлас Тюменской области, Вып. 1 / МГУ, географ. фак., исполн. Ком. Тюм. обл. Совета депутатов трудящихся. М.; Тюмень: Гл. упр. Геодезии и картографии при совете министров СССР, 1971. 45 с.
3. Башлаков, И.В. Лимнологические типы озер СССР / И.В.Башлаков. Л.: Гидрометеиздат, 1962. 276 с.
4. Березина, Н.А. Характеристика торфяной залежи и растительного покрова болот. Природные условия центральной части Западно-Сибирской равнины / Н.А.Березина, О.Л.Лисс; Моск. гос. ун-т. М., 1977. С. 120—138.
5. Богдановская-Гиенэф, И.Д. О некоторых основных вопросах болотоведения / И.Д.Богдановская-Гиенэф // Ботанический журнал. 1946. Т. 31. № 2. С. 22—44.
6. Богдановская-Гиенэф, И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа / И.Д.Богдановская-Гиенэф. Л.: Наука, 1969. 185 с.
7. Боч, М.С. Флора и растительность болот Северо-запада России и принципы их охраны / М.С.Боч, В.А.Смагин. СПб., 1993. 224 с.
8. Валеева, Э.И. Роль водно-болотных угодий в устойчивом развитии севера Западной Сибири / Э.И.Валеева, Д.В.Моковченко; ИПОС СО РАН. Тюмень, 2001. 229 с.
9. Вальтер, Г. Общая геоботаника / Г.Вальтер. М.: Мир, 1982. 261 с.
10. Вальтер, Г. Растительность Земного шара: эколого-физиологическая характеристика: В 3 т. / Г.Вальтер. М.: Прогресс, 1975. Т. 3. Тундры, луга, степи, вне тропические пустыни. 428 с.
11. Василевич, В.И. Типы стратегий и фитоцено типы / В.И.Василевич // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48. № 3. С. 368—375.
12. Васин, А.М. Заповедник «Малая Сосьва» / А.М.Васин, А.Л.Васин. М.: Унисерв, 2000. 152 с.

13. Викторов, Д.П. Малый практикум по физиологии растений: Учеб. пособие. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1983. 135 с.

14. Войцеска, У. Влияние азота на продуктивность фотосинтеза / У.Войцеска, Э.Вольска // Минеральное питание сельскохозяйственных культур, урожая и качество продукции. М.: Колос, 1989. С. 64—72.

15. Вомперский, С.Э. Биосферное значение болот в углеродном цикле / С.Э.Вомперский // Природа. 1994. № 7. С. 44—50.

16. Высоцкий, Т.Н. Ергеня (культурно-фитологический очерк) / Т.Н.Высоцкий // Бюро по прикладной Ботанике. 1915. Т. 8. № 10—11.

17. Гавриленко, В.Ф. Большой практикум по фотосинтезу / В.Ф.Гавриленко, Т.В.Жигалова: Учеб. пос. для студ.; под. ред. И.П.Ермакова. М.: Академия, 2003. 256 с.

18. Гамалей, Ю.В. Отток фотоассимилятов в природных и экспериментальных условиях / Ю.В.Гамалей // Физиология растений. 1996. Т. 43. С. 328—343.

19. Головки, Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты) / Т.К.Головки. СПб.: Наука, 1999. 204 с.

20. Головки, Т.К. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum cartharoides* в условиях подзоны средней тайги / Т.К.Головки, Е.В.Гармаш // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 864— 872.

21. Горчаковский, П.Л. Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П.Л.Горчаковский и др. М.: Наука, 1994. 525 с.

22. Горышина, Т.К. Экология растений / Т.К.Горышина. М.: Высшая школа, 1979. 368 с.

23. Гребенюк, Г.Н. Экологическое состояние лесных биоценозов. Влияние нефтяного загрязнения на территории Нижневартовского района / Г.Н.Гребенюк, П.Р.Халиков // Эколого-географические проблемы природопользования нефтегазовых регионов: теория, методы, практика: Материалы II Междун. научно-практической конф. (Нижневартовск, 20—22 октября 2003 г.). Нижневартовск: Н-вартовский пед. ин-т, 2003. С. 18—26.

24. Гриценко, П.П. Древесные растения Тюменской области / П.П.Гриценко // Полиграфист. Ханты-Мансийск, 2005. 504 с.

25. Гродзинский, Д.М. Адаптивная стратегия физиологических процессов растений / Д.М.Гродзинский // 47 Тимирязевские чтения. М., 1986.

26. Гродзинский, А.М. Краткий справочник по физиологии растений / А.М.Гродзинский, Д.М.Гродзинский. 2-е изд., испр. и доп. Киев: Наукова думка, 1973. 592 с.
27. Даянова, Е.А. Описание почвенного покрова Нижневартковского района / Е.А.Даянова, Г.Н.Гребенюк // География и экология. Нижневартовск: Н-вартковский пед. ин-т, 2003. С. 71—77.
28. Денисенков, В.П. Основы болотоведения / В.П.Денисенков; СПб. ун-т. СПб., 2000. 224 с.
29. Ефремова, Т.Т. Запасы и содержание соединений углерода в болотных экосистемах России / Т.Т.Ефремова, С.П.Ефремов, Н.В.Мелентьева // Почвоведение. 1997. № 12. С. 1470—1477.
30. Ефремов, С.П. Запасы соединений углерода в экосистемах болот / С.П.Ефремов, Т.Т.Ефремова, Н.В.Мелентьева // Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под. ред. В.А.Алексеева и Р.А.Бердси. Красноярск, 1994. С. 128—139.
31. Журавлева, Е.Н. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах северо-запада России. 1. Влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов / Е.Н.Журавлева, В.С.Ипатов // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 5. С. 702—712.
32. Заварзин, Г.А. Цикл углерода в природных экосистемах России / Г.А.Заварзин // Природа. 1994. № 7. С. 15—18.
33. Заварзин, Г.А. Эмиссия метана с территории России / Г.А.Заварзин // Микробиология. 1997. Т. 66. № 5. С. 669—673.
34. Заварзин, Г.А. Взаимодействие геосферы и биосферы // Экология и почвы. Пущино, 1998. Т. 1. С. 139—153.
35. Заварзин, Г.А. Цикл метана на территории России / Г.А.Заварзин, Л.В.Васильев // Круговорот углерода на территории России. М., 1999. С. 202—233.
36. Ценопопуляция растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б.Заугольнова, А.А.Жукова, А.С.Комаров, О.В.Смирнова. М.: Наука, 1988. 184 с.
37. Иванова, Н.А. Типы стратегии и эколого-физиологические механизмы адаптации растений верховых болот / Н.А.Иванова, Э.Р.Юмагулова // Эколого-географические проблемы природопользования нефтегазовых регионов: теория, методы, практика: Доклады III Международной научно-практической конференции. Нижневартовск, 2006. С. 114—117.

38. Иванов, Л.А. Морфологические и биохимические особенности бореальной зоны с разными типами адаптивных стратегий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: (03.00.05) / Иванов Леонид Анатольевич — (Томск. гос. ун-т). Томск, 2001. 24 с.

39. Иванова, Н.А. Механизмы адаптации растений к засолению почв в условиях Северного Казахстана / Н.А.Иванова, Л.М.Музычко // Биол. Ресурсы Азиатских степей: Материалы междунар. конференции, Кустанай, 3—4 апр. 2007 г. Кустанай, 2007. С. 54—59.

40. Иванова, Н.А. Типы стратегии и эколого-физиологические механизмы адаптации растений верховых болот / Н.А.Иванова, Э.Р.Юмагулова // Эколого-географические проблемы природопользования нефтегазовых регионов: доклады III Международной конференции, Нижневартовск, 25—27 окт. 2006 г. / Н-вартовский гос. гум. ун-т. Нижневартовск, 2006. С. 114 — 117.

41. Ильинский, А.П. Опыт формулировки подвижного равновесия в сообществах растений / А.П.Ильинский; Глав. Бот. сад РСФСР. М., 1921. Т. 20. С. 151—165.

42. Инишева, Л.И. Элементы углеродного баланса олиготрофных болот / Л.И.Инишева, Е.А.Головацкая // Экология. 2002. № 4. С. 261—266.

43. Йорданова, Р.И. Влияние затопления корневой системы на фотосинтез и содержание антиоксидантов в растениях ячменя / Р.И.Йорданова, В.С.Алексиева, Л.П.Попова // Физиология растений. 2003. № 2. Т. 50. С. 183—187.

44. Казарян, В.О. Старение высших растений / В.О.Казарян. М.: Наука, 1989. 316 с.

45. Караваяева, Н.А. Почвы тайги Западной Сибири / Н.А.Караваяева. М.: Наука, 1973. 167 с.

46. Келлер, Б.А. Основы эволюции растений / Б.А.Келлер. М.: АН СССР, 1948.

47. Кефели, В.И. Физиологические основы конструирования габитуса растений / В.И.Кефели. — М.: Наука, 1994. — 269 с.

48. Климов, В.В. Фотоинаktivация фотосистемы II в субхло-ропластных частицах после полного удаления марганца / В.В.Климов, М.А.Шафиев, С.И.Аллахвердиев // Физиология растений. 1989. Т. 36. № 6. С. 1073—1079.

49. Кузнецов, В.В. Физиология растений: Учеб. для вузов / В.В.Кузнецов, Г.А.Дмитриева. М.: Высш. шк., 2005. 736 с.
50. Кулагин, Ю.З. Древесные растения и промышленная среда / Ю.З.Кулагин. М.: Наука, 1974. 125 с.
51. Культиасов, И.М. Экология растений / И.М.Культиасов; МГУ. М., 1982.
52. Куперман, И.А. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений / И.А.Куперман, Е.В.Хитрово. — Новосибирск: Наука, 1977. 183 с.
53. Куриленко, В.В. Эколого-биогеохимическая роль макрофитов в водных экосистемах урбанизированных территорий (на примере малых водоемов Санкт-Петербурга) / В.В.Куриленко, Н.Г.Осмоловская // Экология. 2006. № 3. С. 163—167.
54. Куркин, К.А. Фитоценотическая конкуренция, системные особенности и параметрические характеристики / К.А.Куркин // Ботанический журнал. 1984. Т. 69. № 4. С. 437—447.
55. Ладыгина, Г.М. Итоги ботанических исследований высокогорий Средней Азии (1960—1985 гг.) / Г.М.Ладыгина и др. // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток, 1988. С. 48—78.
56. Ладыгин, В.Г. Влияние корневой гипоксии и дефицита железа на фотосинтез, биохимический состав и структуру хлоропластов листьев гороха / В.Г.Ладыгин // Физиология растений. — 2004. Т. 51. № 1. С. 35—48.
57. Лапшина, Е.Д. Флора болот юго-востока Западной Сибири. / Е.Д.Лапшина; Томский гос. ун-т. Томск, 2003. 296 с.
58. Лархер, В. Экология растений / Под ред. Ю.И.Лашкевича; пер. с нем. Т.Работнова. М.: Мир, 1978. 384 с.
59. Лезин, В.А. Озера Среднего Приобья (комплексная характеристика) / В.А.Лезин, Л.А.Тюлькова. Тюмень, 1994. 146 с.
60. Лисс, О.Л. Важнейшие направления современного болотоведения / О.Л.Лисс // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования: Материалы конференции. М., 1999. С. 66—69.
61. Лисс, О.Л. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение / О.Л.Лисс. Тула: Гриф и К, 2001. 584 с.

62. Липс, С.Г. Роль неорганического азота в процессах адаптации растений / С.Г.Липс // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 4. С. 487—498.

63. Луговской, А.М. Мониторинг природной среды методом индикации сосны обыкновенной в условиях техногенеза Русской равнины: Автореф. дис. ... канд. геог. наук / А.М.Луговской. Волгоград, 2004. 37 с.

64. Мао, Ц. Водный режим листа березы и лиственницы и их устойчивость к кратковременной и длительной почвенной засухе / Ц.Мао и др. // Физиология растений. 2004. Т. 51. № 51. С. 773—777.

65. Марков, М.В. Репродуктивное усилие у растений / М.В.Марков, Е.Н.Плещинская // Общая биология. 1987. Т. 48. № 1. С. 77—83.

66. Медведев, С.С. Практикум по минеральному питанию и водному обмену растений: Учеб. пособие / С.С.Медведев и др.; под ред. В.В.Полевого, А.Ю.Батова; СПб. ун-т. СПб., 1996. 164 с.

67. Методика выполнения изменений массовой доли нефтепродуктов в почвах и донных отложениях методом ИК-спектрометрии ПДН Ф 16.1:2.2.22-98 / Государственный комитет РФ по охране окружающей среды. М., 1998. 16 с.

68. Миллер, М.С. Летние практические занятия по физиологии растений / М.С.Миллер. М.: Просвещение, 1973.

69. Миркин, Б.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений / Б.М.Миркин // Общая биология. 1983. Т. 44. № 5. С. 603—613.

70. Миркин, Б.М. Рецензия на книгу: Грайм Дж.П. Стратегия растений и процессы в растительности / Б.М.Миркин // Общая биология. 1981. Т. 42. № 4. С. 628—631.

71. Миркин, Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б.М.Миркин. М.: Наука, 1985. 136 с.

72. Миркин, Б.М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций) / Б.М.Миркин, Л.Г.Наумова. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

73. Миркин, Б.М. Основы общей экологии / Б.М.Миркин, Л.Г.Наумова. М.: Университетская книга, 2005. 240 с.

74. Миркин, Б.М. Состояние и тенденции развития современной агроэкологии / Б.М.Миркин, Л.Г.Наумова, Ю.А.Злобин //

Итоги науки и техники. Сер. Растениводство. М.: ВИНТИ, 1991. Т. 10. 185 с.

75. Миркин, Б.М. Современная наука о растительности / Б.М.Миркин, Л.Г.Наумова, А.И.Соломещ. М.: Логос, 2000. 264 с.

76. Моисеев, П.А. Влияние изменений климата на формирование поколений ели сибирской в подгольцовых древостоях южного Урала / П.А.Моисеев, М. Ван дер Меер, А.Риглинг, И.Г.Шевченко // Экология. 2004. № 3. С. 163—171.

77. Мокроносов, А.Т. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты / А.Т.Мокроносов, В.Ф.Гавриленко; МГУ. М., 1992. — 320 с.

78. Молдау, Х.А. Зависимость сопротивления устьиц от метеорологических факторов при водном дефиците / Х.А.Молдау // Водный режим в основных типах растительности СССР. М.: Наука, 1975. С. 42—49.

79. Морозов, В.Л. Феномен природы — крупнотравье / В.Л.Морозов. М.: Наука, 1994. 228 с.

80. Мурей, И.А. Скорость видимого фотосинтеза и дыхания у подсолнечника и кукурузы / И.А.Мурей, Д.К.Величков // Физиология растений. 1981. Т. 28. № 6. С. 1109—1118.

81. Най, Н.Х. Движение растворов в системе почва-растение / Н.Х.Най, П.Б.Тинкер. М.: Колос, 1980. 365 с.

82. Наследов, А.Д. Компьютерный анализ данных в психологии и социальных науках / А.Д.Наследов. СПб.: Питер, 2005. 416 с.

83. Нешатаев, Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов / Ю.Н.Нешатаев. Л., 1987. 192 с.

84. Нифонтова, М.Г. Содержание радионуклидов в торфяной залежи низинных болот / М.Г.Нифонтова, В.И.Маковский // Экология. 1995. № 6. С. 448—454.

85. Ниценко, А.А. Краткий курс болотоведения / А.А.Ниценко. Л.: Высш. школа, 1967. 148 с.

86. Ничипорович, А.А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. XV Тимирязевские чтения / А.А.Ничипорович. М.: АН СССР, 1956. 93 с.

87. Овечкина, Е.С. Полевые методы изучения экосистем Нижневартовского района / Е.С.Овечкина, Е.Л.Шор. Нижневартовск: Приобье, 2002. 112 с.

88. Основы почвоведения: Учеб. пособие / Под. ред. С.П.Кулижского, А.Н.Рудого; ТГПУ. Томск, 2005. 408 с.
89. Паутова, В.Н. Транспирация растений в основных сообществах некоторых районов Восточной Сибири / В.Н.Паутова // Водный режим в основных типах растительности СССР. Новосибирск: Наука. 1975. С. 62—75.
90. Пачоский, И.К. Описание растительности Херсонской губернии. Степи / И.К.Пачоский // Материи по исследованию почв и грунтов Херсонской губ. 1917. Вып. 13. С. 3—366.
91. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э.Пианка. М.: Мир, 1981. 399 с.
92. Полевая геоботаника / Под ред. Е.М.Лавренко, А.А.Корчагина. М.; Л.: Академия наук СССР, 1960. Т. 2. 500 с.
93. Полевой, В.В. Физиология растений / В.В.Полевой. М.: Высшая школа, 1989. 464 с.
94. Полевой, В.В. Практикум по росту и устойчивости растений / В.В.Полевой, Т.В.Чиркова; СПб ун-т. СПб., 2001. 212 с.
95. Посыпайко, В.И. Химические методы анализа: Учеб. пособие. 2-е изд., перераб. М.: Высш. школа, 1989. 448 с.
96. Природа, человек, экология: Нижневартровский регион / Под ред. Ф.Н.Рянского. Нижневартовск: Изд-во НГТУ, 2007. 323 с.
97. Прокопьев, Е.Н. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы) / Е.Н.Прокопьев; Томский гос. ун-т. Томск, 2001. 340 с.
98. Пьявченко, Н.И. О продуктивности болот Западной Сибири / Н.И.Пьявченко // Раст. ресурсы. 1967. №4. С. 523—533.
99. Пьявченко, Н.И. Об изучении болотных биогеоценозов / Н.И.Пьявченко // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л.: Наука, 1972. С. 5—14.
100. Пьявченко, Н.И. Проблемы торфообразования в аспекте биогеоценологии / Н.И.Пьявченко // Гидрологическая роль торфяных месторождений и использование их в сельском хозяйстве: Тезисы докладов. Минск, 1981. С. 5—10.
101. Пьявченко, Н.И. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение / Н.И.Пьявченко. М.: Наука, 1985. 152 с.
102. Пьянков, В.И. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий / В.И.Пьянков, Л.А.Иванов // Экология. 2000. № 1. С. 3—10.

103. Пьянков, В.И. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий / В.И.Пьянков, Л.А.Иванов, Х.Ламберс // Экология. 2001. № 4. С. 243—251.

104. Пьянков, В.И. Транспорт и распределение ассимилятов у растений Среднего Урала с разными типами экологических «стратегий» / В.И.Пьянков и др. // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 1. С. 5—13.

105. Пьянков, В.И. Основные тенденции изменения растительности земли в связи с глобальным потеплением климата / В.И.Пьянков, А.Т.Мокроносов // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 4. С. 515—531.

106. Пьянков, В.И. Конструкционная цена растительного материала у типов бореальной зоны с разными типами экологических стратегий / В.И.Пьянков, Л.А.Иванов, Х.Ламберс // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 81—88.

107. Работнов, Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» растений / Т.А.Работнов // Бюлл. МОИП: отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5—16.

108. Работнов, Т.А. О типах стратегии растений / Т.А.Работнов // Экология. 1985. № 3. С. 3—12.

109. Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А.Работнов. 3-е изд. М.: МГУ, 1992. 350 с.

110. Рамазанова, Г.А. Роль фитогормонов в регуляции распределения материально-энергетических ресурсов в норме и при стрессе / Г.А.Рамазанова, З.Ф.Рахманкулова, И.Ю.Усманов // Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии: Материалы 3-й конф. Уфа, 2000. С. 74—78.

111. Раменский, Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии / Л.Г.Раменский // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25—42.

112. Раменский, Л.Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель / Л.Г.Раменский. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

113. Раменский, Л.Г. Избранные работы / Л.Г.Раменский. М.: Наука, 1971. 334 с.

114. Раменский, Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Избранные работы / Л.Г.Раменский. Л., 1971. 334 с.
115. Рахманкулова, З.Ф. Рост и дыхание растений разных адаптивных групп при дефиците элементов минерального питания / З.Ф.Рахманкулова, Г.А.Рамазанова, И.Ю.Усманов // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 75—80.
116. Рахманкулова, З.Ф. Морфофизиологические параметры проростков пшеницы устойчивых и высокопродуктивных сортов в норме и при стрессе / З.Ф.Рахманкулова, И.Ю.Усманов // Физиология растений. 2000. Т. 47. С. 608—613.
117. Рахманкулова, З.Ф. Особенности распределения биомассы у растений в норме и при дефиците элементов минерального питания / З.Ф.Рахманкулова, И.Ю.Усманов // Ботанический журнал. 2003. Т. 88. С. 80—84.
118. Романовский, Ю.Э. Конкуренция за флюктуирующие ресурсы: эволюционные и экологические следствия / Ю.Э.Романовский // Журнал общей биологии. 1989. Т. 50. № 3. С. 304—315.
119. Романовский, Ю.Э. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла / Ю.Э.Романовский // Биологические науки. 1989. № 11. С. 18—31.
120. Рубин, Б.А. Биохимия и физиология фотосинтеза / Б.А.Рубин, В.Ф.Гавриленко. М.: Высшая школа, 1977. 328 с.
121. Рубин, Б.А. Физиология и биохимия дыхания растений / Б.А.Рубин, М.Е.Ладыгина. М.: Изд-во МГУ, 1974. 314 с.
122. Семихатова, О.А. Роль исследований дыхания в развитии теории фотосинтетической продуктивности растений / О.А.Семихатова // Ботанический журнал. 1982. Т. 67. № 8. С. 1025—1035.
123. Семихатова, О.А. Физиология дыхания растений / О.А.Семихатова, Т.В.Чиркова; СПб. ун-т. СПб., 2001. 224 с.
124. Серебрякова, Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм / Т.И.Серебрякова. М.: Наука, 1971. 359 с.
125. Слейчер, Р.М. Водный режим растений / Р.М.Слейчер. М.: Мир, 1970. 362 с.
126. Смагин, В.А. Флора и растительность болот европейского севера России (в пределах таежной зоны) / В.А.Смагин, М.С.Боч // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 6. С. 40—55.
127. Солдатенков, С.В. Биохимия органических кислот растений / С.В.Солдатенков; Ленинградский ун-т. Л., 1971. 142 с.

128. Смагин, В.А. О сукцессиях при образовании и развитии болот на месте малых озер (Ленинградская область) / В.А.Смагин // Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 1. С. 76—87.

129. Справочник по климату СССР. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеоздат, 1965. Вып. 17. Ч. II. 276 с.

130. Справочное издание. Югория: Энциклопедия Ханты-Мансийского автономного округа. Ханты-Мансийск, 2000а. Т. 1. К—П. 399 с.

131. Справочное издание. Югория: Энциклопедия Ханты-Мансийского автономного округа. Ханты-Мансийск, 2000б. Т. 2. К—П. 431 с.

132. Состояние окружающей среды и природных ресурсов в Нижневартовском районе в 2000—2002 гг. / Отв. ред. К.И.Лопатин. Нижневартовск: Приобье, 2003. Вып. 5. 126 с.

133. Состояние окружающей среды и природных ресурсов в г.Нижневартовске и Нижневартовском районе в 2003—2005 годах; Издательский дом «Югорский». Нижневартовск. № 6. 2006. 94 с.

134. Телицын, В.Л. Болота Восточного Зауралья: Геоэкологические основы оптимизации природопользования / В.Л.Телицын. Новосибирск: СО РАН, 2002. 197 с.

135. Третьяков, Н.Н. Практикум по физиологии растений / Н.Н.Третьяков. М.: Колос, 1982. 271 с.

136. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р.Уиттекер. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

137. Усманов, И.Ю. Эколого-физиологические характеристики некоторых видов растений с разными типами стратегий из антропогенных сообществ / И.Ю.Усманов // Биологические науки. 1986. № 10. С. 66—70.

138. Усманов, И.Ю. Адаптивные стратегии растений на солончаках южного Урала. Реакция на абиотический стресс / И.Ю.Усманов, А.В.Мартынова, С.И.Янтурин // Экология. 1989. — № 4. С. 20—27.

139. Усманов, И.Ю. Экологическая физиология растений / И.Ю.Усманов, З.Ф.Раманкулова, А.Ю.Кулагин. М.: Логос, 2001. 224 с.

140. Усманов, И.Ю. Адаптивные стратегии растений Южного Урала. Скальные местообитания / И.Ю.Усманов, Ф.Р.Ильясов, Л.Г.Наумова // Экология. 1995. № 1. С. 3—8.

141. Усманов, И.Ю. Физиологические реакции растений с разными типами эколого-ценотических стратегий на изменение условий выращивания / И.Ю.Усманов, А.В.Мартынова // Известия АН РАН. Сер. биол. 1990. № 3. С. 427—433.

142. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.

143. Фаттахова, Ф.З. Фотосинтез. Методические указания к лабораторно-практическим занятиям по физиологии растений для студентов биологического факультета / Ф.З.Фаттахова. Уфа, 1987. 32 с.

144. Филиппович, Ю.Б. Практикум по общей биохимии / Ю.Б.Филиппович. М.: Просвещение, 1982. 311 с.

145. Фотосинтез, фотосинтетический метаболизм и транспорт ассимилятов в норме и при их ингибировании низкой температурой у C_4 -растений / Т.А.Глаголева и др. // Физиология растений. 1994. Т. 41. № 1. С. 3—9.

146. Чижов, Б.Е. Лес и нефть Ханты-Мансийского автономно-го округа / Б.Е.Чижов // Экологический фонд Ханты-Мансийского округа. Тюмень: Издательство Ю.Мандрики, 1998. 144 с.

147. Чиркова, Т.В. Физиологические основы устойчивости растений / Т.В.Чиркова; Изд-во СПб. ун-та. СПб., 2002. 244 с.

148. Шепелев, А.И. Почвы центральной части таежной зоны Западно-Сибирской равнины (в пределах Ханты-Мансийского автономного округа) / А.И.Шепелев. Сургут: Изд-во СурГУ, 2007. 32 с.

149. Шмальгаузен, И.И. Факторы эволюции / И.И.Шмальгаузен. М.: Наука, 1968. 450 с.

150. Шереметьев, С.Н. Травы на градиенте влажности почвы (водный режим и структурно-функциональная организация) / С.Н.Шереметьев. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 271 с.

151. Шенников, А.П. Экология растений / А.П.Шенников. — М.: Советская наука, 1950. 375 с.

152. Экология Ханты-Мансийского округа / Под ред. В.В.Плотникова. Тюмень: СофтДизайн, 1997. 288 с.

153. Юрцев, Б.А. Продукционные стратегии и жизненные формы растений / Б.А.Юрцев // Жизненные формы в экологии и систематике растений; МГПИ им В.И.Ленина. М., 1986. С. 9—23.

154. Ackerly, D.D. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions. *BioScience* / D.D.Ackerly (et al.). 2000. Vol. 50. № 11. 138 p.

155. Atkin, O.K. The effect of nitrogen source on growth, nitrogen economy and respiration of two high arctic plant species differing in relative growth rate / O.K.Atkin, W.R.Cummins // *Functional Ecology*. O.K. 1994. V. 8. P. 389—399.

156. Baruch, Z. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii / Z.Baruch, G.Goldstein // *Oecologia*. 1999. V. 121. P. 183—192.

157. Brown, K.R. Effects of N addition rates on the productivity of *Picea sitchensis*, *Thuja plicata* and *tsuga heterophylla* seedlings. 1. Growth rates, biomass allocation and macroelement nutrition / K.R.Brown, W.A.Thompson, G.F.Weetman // *Trees*. 1996. V. 10. P. 189—197.

158. Cornelissen, J.H.C. Seedling growth and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types / J.H.C.Cornelissen, P.Castro-Diez, P.Hunt // *J.Ecology*. 1996. V. 84. P. 755—765.

159. Cornelissen, J.H.C. Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types / J.H.C.Cornelissen (et al.) // *Oecologia*. 1997. V. III. P. 460—469.

160. Chapin, III F.S. The mineral nutrition of wild plants / F.S.Chapin III // *Annual Review Ecology and Systematics*. 1980. V. II. P. 233—260.

161. Chapin, F.S. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change / F.S.Chapin, M.S.Bret-Harte, S.E.Hobbie, H.Zhong // *J.Veget. Sci*. 1996. V. 7. № 3. P. 347 — 358.

162. Dijkshoorn, W. Nitrate accumulation, nitrogen balance and cation-anion ratio during regrowth of perennial rye grass / W.Dijkshoorn // *Ned. J. Agric. Sci*. 1958. V. 6. P. 211—221.

163. Durand, L.Z. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii / L.Z.Durand, G.Goldstein // *Oecologia*. 2001. V. 126. P. 345—354.

164. Eamus, D. A cost-benefit analysis of leaves of four Australian savanna species / D.Eamus, H.Prichard // *Tree Physiology*. 1998. V. 18. P. 537—545.

165. Evans, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants / J.R.Evans // *Oecologia*. 1989. V. 108. P. 197—206.

166. Evans, J.R. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: cost, consequences, and control / J.R.Evans, J.R.See-mann // *Towards a Broad Understanding of Photosynthesis*. Ed. W.Briggs. New York: Liss., 1989. P. 183—205.

167. Farrar, J.F. Allocation of carbon to growth, storage and respiration in vegetative barley plant / J.F.Farrar // *Plant, Cell, Environ.* 1980. Vol. 3. № 1. P. 97—105.

168. Farrar, J.F. Control of the rate respiration in roots: compartmentation, demand and the supply of substrate / J.F.Farrar, J.H.H.Williams // *Compartmentation of metabolism in non-photosynthrtic tissue*. Ed. M.Ernes. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. P. 167—188.

169. Field, C.B. The photosynthesis-nitrogen relationships in wild plants / C.B.Field, H.A.Mooney // *On the economy of plant form and function*. Ed. T.J.Givinish. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. P. 25—55.

170. Garnier, E. Growth analysis of cogeneric annual and perennial grass species / E.Garnier // *Journal of ecology*. 1992. 80. P. 65—67.

171. Garnier, E. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants / E.Garnier // *Trends in ecology and evolution*. 1991. V. 6. P. 126—131.

172. Ganier, E. Carbon and nitrogen content of congeneric annual and perennial grass species: relationships with growth / E.Garnier, S.Vancaeyzeele // *Plant, Cell and Environment*. 1994. V. 17. P. 399—407.

173. Garnier, E. Responses of wild plants to nitrate availability. Relationships between growth rate and nitrate uptake parameters, a case study with twu *Bromus* species, and a survey / E.Garnier, G.W.Koch, J.Roy, H.A.Mooney // *Oecologia*. 1989. V. 79. P. 542—550.

174. Gleeson, S.K. Plant allocations, growth rate and succession status/ S.K.Gleeson, D.Tilman // *Functional ecology*. 1994. № 8. P. 543—550.

175. Grime, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory / J.P.Grime // *Amer. Natur.* 1977. V. III. P. 1169—1194.

176. Grime, J.P. Vegetation classification by reference to strategies / J.P.Grime // *Nature*. 1974. V. 250. July 5. P. 26—31.
177. Grime, J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Wiley and Sons, 1979. 222 p.
178. Grime, J.P. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species/ J.P.Grime, J.G.Hodson, R.Hunt. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
179. Grime, J.P. Relative Growth Rate: Its Range and Adaptive Significance in a Local Flora / J.P.Grime, R.Hunt // *Journal of Ecology*. 1975. 63. P. 393—422.
180. Grime, J.P. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants / J.P.Grime, K.Thompson, R.Hunt // *Oikos*. 1997. № 79. P. 259—281.
181. Hermy, M. Capitalists and proletarians (MacLeod, 1884): An early theory of plant strategies / M.Hermy, H.Stieperaete // *Oikos*. 1985. V. 44. № 2. P. 364—366.
182. Hills, J.M. A method for classifying European riverine wetland ecosystems using functional vegetation groups / J.M.Hills, K.J.Murphy, I.D.Pulford, T.H.Flowers // *Functional Ecology*. 1994. V. 8. P. 242—252.
183. Hirose, T. Modelling of the responses to nitrogen availability of two *Plantago* species grows at a range of exponential nutrient addition rates / T.Hirose, A.H.J.Freijisen, H.Lambers // *Plant, cell and environment*. 1988. 11. P. 827—834.
184. Hunt, R. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species / R.Hunt, J.H.C.Cornelissen // *New Phytol*. 1997. V. 135. P. 395—417.
185. Hunt, R. Further response to CO₂ enrichment in 27 herbaceous species / R.Hunt, D.W.Hand, M.A.Hannan, A.M.Neal // *Functional ecology*. 1993. 7. P. 661—668.
186. Hunt, R. Response to CO₂ enrichment in 27 herbaceous species / R.Hunt, D.W.Hand, M.A.Hannan, A.M.Neal // *Functional ecology*. 1991. 5. P. 410—421.
187. Hutchinson, G.E. Homage to Santa Rosalia, or, why are there so many kinds of animals? / G.E.Hutchinson // *Am. Nat.* 1959. V. 93. P. 145—159.

188. Keddy, P.A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology / P.A.Keddy // *J.Veget. Sci.* 1992a. V. 3. № 2. P. 157—164.
189. Keddy, P.A. A pragmatic approach to functional ecology / P.A.Keddy // *Functional Ecology.* 1992b. V. 6. P. 621—626.
190. Keddy, P.A. Do ecological communities exist? / P.A.Keddy // *J.Veget. Sci.* 1993. V. 4. № 1. P. 135—136.
191. Korner, Ch. Although above-ground below-ground biomass ratios in plant with diverse altitudinal ranges / Ch. Korner, U.Renhardt // *Oecologia.* 1987. № 74. P. 411—418.
192. Kura-Hotta M., Saton K., Katoh S. Relationship between photosynthesis and chlorophyll content during leaf senescence of rice seedlings // *Plant Cell Physiol.* 28: 1321—1329, 1987.
193. Lambers, H. Epilogue: Research on the control of plant growth — where do we go next? 1998. In: Lambers, Y., Poorter, H., Van Vuuren, M.M.L. (eds). *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*, pp. 567—581. Backhuys Publishers, Leiden.
194. Lambers, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences / H.Lambers, H.Poorter // *Advances in ecological research.* 1992. V. 23. P. 187—261.
195. Lusk, C.H. Growth, biomass allocation and plant nitrogen concentration in Chilean temperate rainforest tree seedlings: effects of nutrient availability / C.H.Lusk, O.Contreras, J.Figueroa // *Oecologia.* 1997. № 109. P. 49—58.
196. MacArthur, R.H. *The theory of island biogeography* / R.H.MacArthur, E.D.Wilson. Princeton: N.Y.: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
197. Maslova, T.G. Adaptive properties of the plant systems/ T.G.Maslova, I.A.Popova // *Photosynthetica.* 1993. 29 (2): P. 195—203.
198. Mooney, H.A. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory / H.A.Mooney, S.L.Gulmon // *BioScience.* — 1982. — V. 32. — P. 198—206.
199. Muller-Stoll, W. Die Einfluss der Ernährung auf Xeromorphie der Hochmoorpflanzen / W.Muller-Stoll // *Planta*, Bd. 35, 1947.

200. Niinemets, U. Components of leaf dry mass per area — thickness and density — alter leaf photosynthetic capacity in reverse direction in woody plants / U.Niinemets // *New Phytol.* 1999. V. 144. P. 35—47.

201. Niklas, K.J. Size-dependent variations in plant growth rates and the «3/4-power rule» / K.J.Niklas // *American Journal of Botany.* 1994. V. 81. № 2. P. 134—144.

202. Nobel, P.S. *Biophysical plant physiology and ecology* / P.S.Nobel. San Francisco, 608 p.

203. Pandey, N. Zinc deficiency effect on photosynthesis and transpiration in safflower and its reversal on making up the deficiency / N.Pandey, C.P.Sharma // *Ind. J. Exp. Biol.* 1989. Vol. 27. № 4. P. 376—377.

204. Pianka, E.R. On r- and K-selection / E.R.Pianka // *Amer. Natur.* 1970. V. 104. P. 592—597.

205. Pianka, E.R. *Evolutionary ecology* / E.R.Pianka. N.Y.: Harper and Row, 1974. 356 p.

206. Pons, T.L. Importance of the gradient in photosynthetically active radiation in a vegetation stand for leaf nitrogen allocation in two monocotyledons / T.L.Pons, H.Van Rijnberk, I.Scheurwater, A.Van der Werf // *Oecologia.* 1993. V. 95. P. 416—424.

207. Poorter, H. Interspecific Variation in Relative Growth Rate: on Ecological and Physiological Consequences / H.Poorter // *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants* / Eds Lambers H. et al. Utrecht: Utrecht Univ. Press, 1991. P. 45—68.

208. Poorter, H. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate / H.Poorter, M.Bergkotte // *Plant, Cell and Environment.* 1992. P. 221—229.

209. Poorter, H. Transpiration, intercellular carbon dioxide concentration and carbon-isotope discrimination of 24 wild species differing in relative growth rate / H.Poorter, G.D.Farquhar // *Aust. J. Plant Physiol.* 1994. V. 21. P. 507—516.

210. Poorter, H. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate / H.Poorter, C.Remkes // *Oecologia.* 1990. № 83. P. 553—559.

211. Pyankov, V.I. Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plants species of different functional types in a boreal vegetationnet /

V.I.Pyankov, L.A.Ivanova, H.Lumbers // Inherent variation in plant growth. Physiological mechanism and ecological consequences. Eds. H.Lumbers, H.Poorter, M.M.I. Van Vuuren. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. P. 71—87.

212. Reich, P.B. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light / P.B.Reich (et al.) // *Functional Ecology*. 1998a. V. 12. P. 327—338.

213. Reich, P.B. Variation among plant species in leaf turnover rates and associated traits: implications for growth at all life stages. In: P.B.Reich., H.Lumbers, H.Poorter, M.M.I. Van Vuuren, (eds), *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. 1998b. P. 467—487. Backhuys Publishers, Leiden.

214. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate / P.B.Reich (et al.) // *Functional Ecology*. 1998b. V. 12. P. 395—405.

215. Saverimuttu, T. Components of variation in seedling potential relative growth rate: phylogenetically independent contrasts / T.Saverimuttu, M.Westoby // *Oecologia*. 1996. V. 105. P. 281—285.

216. Schimper, F.F.W. *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage* / F.F.W.Schimper. Jena, 1898.

217. Sobrado, M.A. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species / M.A.Sobrado // *Functional Ecology*. 1991. № 5. P. 608—616.

218. Stocker, O. Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren / Stocker O. // W.Ruhland (ed), *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, III. Berlin-Guttingen-Heidelberg. 1956.

219. Thornber, J.P. Chlorophyll-proteins: light-harvesting and reaction center components of plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 26: 127—158, 1975.

220. Tilman, D. Relative growth rates and plant allocation patterns / D.Tilman // *American Naturalist*. 1991. 138. P. 1269—1275.

221. Valverde, T. Growth response of six tropical dune plant species to different nutrient regimes / T.Valverde, I.Pisanty, E.Rincon // *Journal of coastal research*. 1997. № 13. P. 497—505.

222. Van Arendonk, J.J.C.M. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth

rate / J.J.C.M. Van Arendonk, H. Poorter // *Plant, Cell and Environment*. 1994. V. 17. P. 963—970.

223. Van der Werf, A. Geerts R.H.E.M, Jacobs F.H.H., Korevaar K, Oomes, M.J.M., De Visser, W. 1998. The importance of relative growth rate and associated traits for competition between species during vegetation succession. In: Lambers, H., Poorter, H. & Van Vuuren, M.M.I., (eds), *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*, P. 489—502. Backhuys Publishers, Leiden.

224. Vartapetian, B.B., Jackson M.B. *Plant Adaptation to Anaerobic Stress* // *Ann. Bot.* 1997. V. 79. P. 3—20.

225. Villar, R. Growth and biomass allocation in 20 *Aegilops* species; its relationships with seed size, habitat factors and level of ploidy / R. Villar. *New Phytol.*, submitted, 1998.

226. Waring, R.H. Differences in Chemical Composition of Plants Grown at Constant Relative Growth Rates with Stable Mineral Nutrition / R.H. Waring (et al.) // *Oecologia*. 1985. V. 66. P. 157—160.

227. Westbeek, M.H.M. Analysis of differences in photosynthetic nitrogen use efficiency of alpine and lowland *Poa* species / M.H.M. Westbeek, T.L. Pons, M.L. Cambridge, O.K. Atkin // *Oecologia*. 1999. V. 120. P. 19—26.

228. Westoby, M. A Leaf-Height-Seed (Lhs) Plant Ecology Strategy Scheme / M. Westoby // *Plant and Soil*. 1998. 199 (2). P. 213—227.

229. Westoby, M., Cunningham S.A., Fonseca C.R., Mc. C. Overton, J. Wright, J. 1998. Phylogeny and variation in light capture area deployed per unit investment in leaves: designs for selecting study species with a view to generalising. In: Lambers, H., Poorter, H. & Van Vuuren, M.M.I. (eds), *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. P. 539—566. Backhuys Publishers, Leiden.

230. Williams, K.A Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rein-forest plants of the genus *Piper* / K. Williams, C.B. Field, H. Mooney // *American Naturalist*. 1989. № 13. P. 198—211.

231. Whittaker, R.H. *Communities and ecosystems* / R.H. Whittaker. N.Y.: McMillan, 1975a. 385 p.

232. Whittaker, R.H. The design and stability of plant communities / R.H. Whittaker // Unifying concepts in ecology. Hague: Wageningen. 1975. P. 169—181.

233. Woodward, F.I. Plant functional types and climate changes: Introduction / F.I. Woodward, W. Cramer // J. Veget. Sci. 1996. V. 7. P. 306—308.

234. Wright, I.J. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species / I.J. Wright, M. Westoby // Functional Ecology. 2000. V. 14. P. 97—107.

235. Wright, I.J. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance / I.J. Wright, M. Westoby // Oecologia. 2001. V. 127. I. 1. P. 21—29.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Грядово-мочажинный болотный комплекс (Валеева, Московченко, 2001)



Приложение 2

Подзолистые почвы с резко выраженным разделением профиля на элювиальную и иллювиальную части (Справочное..., 2006)



Процесс заболачивания территории лесных массивов (Чижов, 1998)



Приложение 4

Аэрофотоснимок территории тасжной зоны Западно-Сибирской равнины, заболоченность территории — 30—75% (Чижов, 1998)

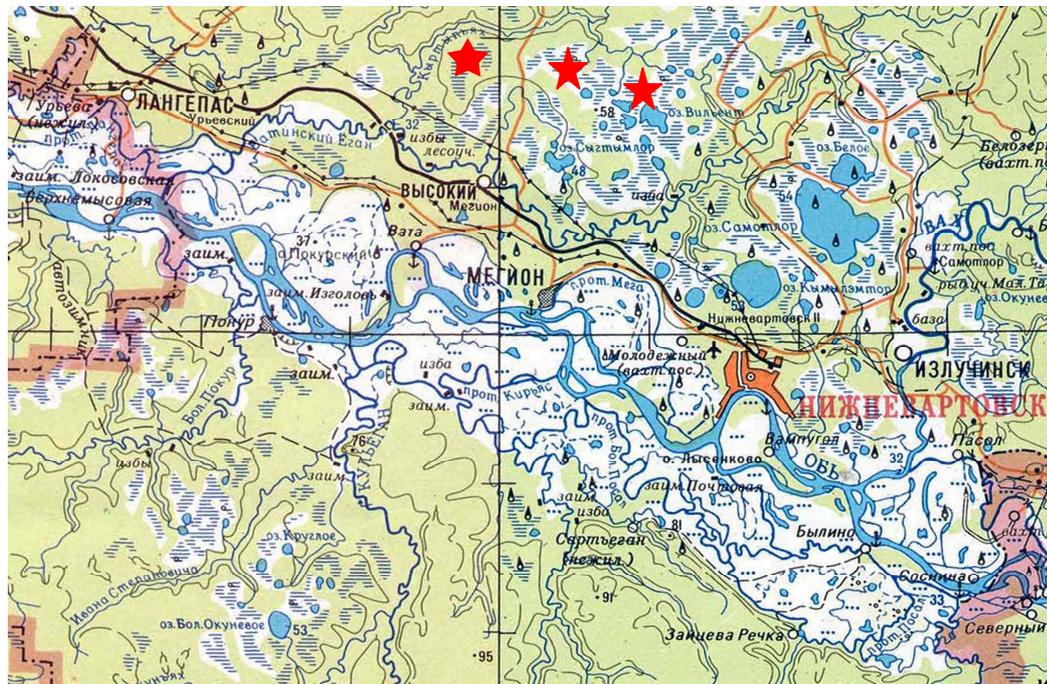


Типичное тасжное болото (Чижов, 1998)



Карта-схема Нижневартовского района (территория исследования)

61



УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

НАСЕЛЕННЫЕ ПУНКТЫ

ПО ТИПУ ПОСЕЛЕНИЯ И ЧИСЛУ ЖИТЕЛЕЙ

ГОРОДА И ПОСЕЛКИ ГОРОДСКОГО ТИПА

-  **СУРГУТ** от 100 000 до 500 000 жителей
-  **КОГАЛАМ** от 50 000 до 100 000 жителей
-  **ПЯЖАНИ** от 10 000 до 50 000 жителей
-  **АТЯРИШ** от 2 000 до 10 000 жителей
-  **СЕВЕРНЫЙ** менее 2 000 жителей
-  **МАМОНТОВО** отдельные части города

ПОСЕЛКИ СЕЛЬСКОГО ТИПА

-  **Кезовый** 1 000 жителей и более
-  **Базыли** менее 1 000 жителей
-  **ш/б, ш/к** Отдельные строения
-  **▲** Постоянные стоянки юрт, чумов

ПО АДМИНИСТРАТИВНОМУ ЗНАЧЕНИЮ

-  **ХАНТЫ-МАНСЙСКИЙ** Центр автономного округа
-  **СОВЕТСКИЙ** Центры районов

ПУТИ СООБЩЕНИЯ

ЖЕЛЕЗНЫЕ ДОРОГИ

-  **▲** Магистральные дороги. Станции, остановочные пункты и их названия
-  Узкоколейные железные дороги
-  Мосты и путепроводы длиной 100 м и более

АВТОМОБИЛЬНЫЕ ДОРОГИ

-  с усовершенствованным покрытием; номера дорог
-  с покрытием
-  без покрытия
-  Грунтовые дороги
-  Зимние дороги (зимники, автозимники, тракторные)

район исследований

ПРОМЫШЛЕННЫЕ И СОЦИАЛЬНО-КУЛЬТУРНЫЕ ОБЪЕКТЫ

-  Нефтяные и газовые промыслы
-  Руины, приiski и места добычи полезных ископаемых открытым способом
-  Нефтепроводы
-  Газопроводы
-  Линии электропередачи
-  Аэропорты

ГИДРОГРАФИЯ

-  Реки шириной менее 300 метров
-  Отметки урезов воды
-  Реки шириной более 300 метров
-  Начало судоходства
-  Пристани, якорные стоянки и их названия
-  Площади разливов крупных рек

РЕЛЬЕФ

-  Горизонталы и их подписи
-  Отметки высот
-  Районы распространения карста
-  Перевалы, отметки их высот
-  Каменные россыпи

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ

-  Леса. Прогекты в лесу
-  Редкие леса (редколесье)
-  Визкорослые (маранковские леса)
-  Болота

ГРАНИЦЫ

-  субъектов Российской Федерации
-  районов (муниципальных образований)
-  государственных заповедников (проектируемые)

Примечание. Границы муниципальных образований даны согласно закона № 122 от 23.05.1996 г., принятого Думой Ханты-Мансийского автономного округа

Масштаб 1:1 000 000

в 1 сантиметре 10 километров

км 0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100 км



**Биологическая характеристика
болотных видов растений**

№	Название вида	Семейство	Характеристика вида
1	Подбел многолистный <i>Andromeda polifolia</i> L.	Вересковые (Ericaceae)	Цветки обоеполые, в соцветиях, околоцветник двойной, плод ягода, семена мелкие с эндоспермом, эндотечий отсутствует, обычна микориза. Листья имеют ксеро-морфное строение.
2	Мирт болотный <i>Chamaedaphne calyculata</i> L.	Вересковые (Ericaceae)	Цветки обоеполые, в соцветиях, околоцветник двойной, плод ягода, семена мелкие с эндоспермом, эндотечий отсутствует, обычна микориза.
3	Клюква болотная <i>Oxycoccus palustris</i> L.	Вересковые (Ericaceae)	Дикорастущее плодово-ягодное растение. Цветки обоеполые, в соцветиях, околоцветник двойной, плод ягода, семена мелкие с эндоспермом, эндотечий отсутствует, обычна микориза, завязь нижняя. Листья имеют ксеро-морфное строение.
4	Багульник болотный <i>Ledum palustre</i> L.	Вересковые (Ericaceae)	Цветки обоеполые, в соцветиях, околоцветник двойной, плод ягода, семена мелкие с эндоспермом, эндотечий отсутствует, обычна микориза. Листья имеют ксеро-морфное строение.
5	Голубика <i>Vaccinium uliginosum</i> L.	Вересковые (Ericaceae)	Дикорастущее плодово-ягодное растение. Цветки обоеполые, в соцветиях, околоцветник двойной, плод ягода, семена мелкие с эндоспермом, эндотечий отсутствует, обычна микориза, завязь нижняя. Листья имеют ксеро-морфное строение.

6	Береза карликовая <i>Betula nana</i> L.	Betulaceae (Березовые)	Кустарник, высотой не более 1 м. Листья мелкие, цельные, очередные, цветки в сложных мужских и женских тирсоидных соцветиях. Элементарное соцветие — дихазий.
7	Пушица влагалищная <i>Eriophorum vaginatatum</i> L.	Осоковые (Cyperaceae)	Многолетник, стебли трехгранные, листья с замкнутыми влагалищами, цветок обоеполый, соцветие сложное, метельчатое, плод — орешек.
8	Осока шаровидная <i>Carex globularis</i> L.	Осоковые (Cyperaceae)	Многолетник, стебли трехгранные, листья с замкнутыми влагалищами, цветок женский, соцветие — сложный колос, плод — в мешочке.
9	Осока пузырчатая <i>Carex vesicaria</i> L.	Осоковые (Cyperaceae)	Многолетник, стебли трехгранные, листья с замкнутыми влагалищами, цветок женский, соцветие — сложный колос, плод — в мешочке.
10	Морошка приземистая <i>Rudus chamaemorus</i> L.	Розоцветные (Rosidae)	Низкорослое ягодное растение, с неглубоко лопастными стеблевыми листьями, цветки одиночные или в соцветиях, околоцветник двойной, чашелистиков и лепестков 5, плод — многокостянка.
11	Сосна обыкновенная <i>Pinus sylvestris</i> L.	Сосновые (Pinaceae)	Представитель древесного яруса, листья — чешуевидные иглы по 2 в пучке, длиной 4—7 см, соцветия — мужские и женские шишки.
12	Сосна сибирская <i>Pinus sibirica</i> L.	Сосновые (Pinaceae)	Вечнозеленое дерево высотой 30—50 м, ветви располагаются мутовчато, семена бескрылые, располагаются в соцветии — шишке. Листья — чешуевидные иглы по 5 в пучке.

Морошка приземистая (*Rubus chamaemorus* L.) (Чижов, 1998)



Подбел многолистный (*Andromeda polifolia* L.)
(Справочное..., 2000а)



Голубика (*Vaccinium uliginosum* L.) (Справочное..., 2000а)



**Голубика (*Vaccinium uliginosum* L.) в период плодоношения
(Гриценко, 2005)**



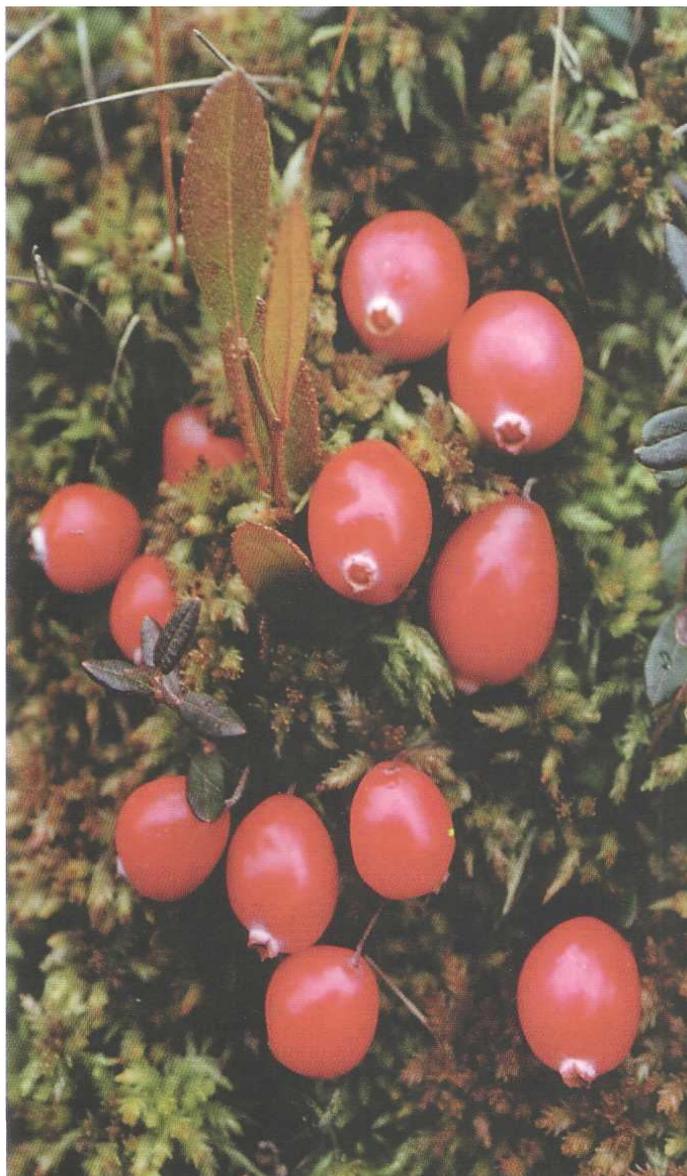
Багульник болотный (*Ledum palustre* L.) (Гриценко, 2005)



Клюква болотная (*Oxycoccus palustris* L.) (Справочное..., 2000а)



Клюква болотная (*Oxycoccus palustris* L.) (Васин, Васина, 2000)



**Сосна сибирская (*Pinus sibirica* L.), цветение -
мужские пыльниковые колоски (Чижов, 1998)**



Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), цветение – мужские пыльниковые колоски (Чижов, 1998)



Пушица многоцветковая (Справочное..., 2000б)



Пушица влагалищная (Справочное..., 2000б)



Мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata* L.) (Справочное..., 2000а)



Приложение 20

Таблица 2

Структура биомассы изученных видов растений с высокой степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

Показатель	Типы экологической стратегии			Достоверность межвидовых различий		
	C	R	S	C-S	C-R	S-R
Общая масса, г/растение	40,15 ±4,36	1,15 ±0,68	2,17 ±0,03	***	***	**
Масса генеративных органов, г	1,20 ±0,13	0,36 ±0,07	0,14 ±0,01	**	**	н.з
Масса стеблей, г	15,93 ±1,45	0,17 ±0,05	0,55 ±0,13	***	***	**
Масса листьев, г	12,48 ±1,62	0,43 ±0,11	0,46 ±0,14	**	**	н.з
Масса корней, г	10,55 ±1,27	0,19 ±0,06	1,02 ±0,32	**	***	***
Индекс генеративных органов, %	3,78 ±0,27	17,18 ±7,91	6,13 ±2,18	*	**	*
Индекс стеблей, %	42,95 ±7,16	16,66 ±3,84	26,07 ±6,17	***	***	**
Индекс листьев, %	25,32 ±9,17	47,13 ±15,35	22,72 ±5,79	н.з	**	**
Индекс корней, %	27,97 ±9,89	19,15 ±5,87	45,07 ±9,18	**	*	***
SLA (S лис/м лис), см ² /г	81,45 ±8,00	107,74 ±45,3	131,28 ±37,9	**	н.з	н.з
LAR (S лис/м рас), см ² /г	19,67 ±4,95	54,86 ±13,85	30,30 ±12,17	*	**	**
S листьев, см ²	812,24 ±18,69	43,71 ±7,51	71,00 ±18,25	**	**	н.з

Примечание: C — конкуренты (6 видов), R — рудералы (2 вида), S — стресс-толеранты (4 вида). Достоверность различий оценивали по критерию Манна-Уитни. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$, н.з. — не значимо.

**Функциональные параметры растений
верховых болот разных жизненных форм**

Показатель	Жизненные формы					
	ВКБ	ВКЭ	ЛЗК	Т. уз.	Т. ш.	Дер.
Интенсивность транспирации, мг/дм ² /ч	755,69 ±19	732,4 ±131	756,08 ±154	965,35 ±83	641,7 ±53	888,365 ±65
Содержание воды в листьях, %	55,42 ±4,07	47,73 ±5,18	45,33 ±5,2	62,4 ±5,91	57,98 ±4,87	44,31 ±4,93
Водоудерживающая способность листьев, %	67,9 ±7,71	81,1 ±1,4	78,3 ±2,17	60,9 ±6,07	59,7 ±1,04	75,8 ±1,42
Водопоглощающая способность листьев, %	98,1 ±1,06	98,1 ±1,44	98,1 ±0,76	98,4 ±0,64	98,5 ±0,73	92 ±1,32
Содержание свободной воды в листьях, %	9,22 ±2,95	23,5 ±0,74	20,9 ±1,66	17,7 ±2,14	22,9 ±0,61	20,7 ±8,06
Содержание связанной воды в листьях, %	46,34 ±10,5	29,8 ±0,88	32,5 ±4,58	45,7 ±2,81	43,7 ±0,47	22,7 ±11,43
Фотосинтез, мг СО ₂ /дм ² /ч	7,87 ±3,54	3,9 ±0,09	6,8 ±1,12	4,67 ±0,34	6,44 ±0,21	3,76 ±1,55
Хлорофилл а, мг/г сух. веса	17,01 ±6,63	7,88 ±1,28	13,46 ±2,29	22,54 ±4,5	12,38 ±0,89	6,88 ±1,11
Хлорофилл b, мг/г сух. веса	7,77 ±3,29	3,48 ±0,48	5,09 ±1,05	8,87 ±1,58	4,85 ±1,82	2,91 ±0,73
Хлорофиллы a+b, мг/г сух. веса	24,78 ±9,89	11,36 ±1,73	18,55 ±3,34	31,4 ±6,03	17,23 ±2,47	9,78 ±1,79
Каротиноиды, мг/г сух. веса	4,7 ±1,44	2,72 ±0,47	3,66 ±0,44	7,21 ±1,85	4,4 ±0,51	1,81 ±0,47
Дыхание, мг СО ₂ /дм ² /ч	3,2 ±2,3	2,42 ±1,41	3,81 ±1,73	10,18 ±4,9	6,96 ±0,87	0,86 ±0,55

Примечание: Вечнозеленые кустарнички: ВКБ — брусничного типа, ВКЭ — эрикоидного типа; ЛЗК — летне-зеленые листопадные кустарнички; Т.уз. — травы с узкими свернутыми и складчатыми листьями; Т.ш. — травы с широкими толстыми жестковат. листьями; Дер. — деревья.

Функциональные параметры изученных видов растений верхового болота с разной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

Показатель	Типы экологической стратегии			Достоверность межвидовых различий		
	C	R	S	C-S	C-R	S-R
Интенсивность транспирации, мг/дм ² /ч	746,3 ±1,31	741 ±0,72	906,7 ±0,11	**	**	н.з.
Содержание воды в листьях, %	47,22 ±1,4	56,24 ±0,08	60,1 ±0,33	***	***	**
Водоудерживающая способность листьев, %	74,47 ±1,6	67,2 ±0,11	64,5 ±0,24	**	**	н.з.
Водопоглощающая способность листьев, %	96 ±1,2	98,5 ±0,08	98,4 ±0,52	**	***	***
Содержание свободной воды в листьях, %	18,9 ±0,4	15,6 ±0,88	16,1 ±1,03	***	***	**
Содержание связанной воды в листьях, %	28,96 ±2,72	51,1 ±1,1	46,14 ±3,8	*	**	*
Фотосинтез, мг СО ₂ /дм ² /ч	6,28 ±0,3	6,44 ±0,1	4,63 ±0,09	н.з.	н.з.	***
Хлорофилл а, мг/г сухого веса	10,13 ±1	12,76 ±1,5	23,2 ±0,5	н.з.	**	**
Хлорофилл b, мг/г сухого веса	4,29 ±0,1	5,38 ±0,5	9,63 ±1,0	**	*	***
Хлорофиллы а+b, мг/г сух. веса	81,45 ±3	107,74 ±4,5	131,28 ±5,7	**	н.з.	н.з.
Каротиноиды, мг/г сухого веса	3 ±0,1	54,86 ±3,3	6,8 ±0,1	*	**	**
Дыхание, мг СО ₂ /дм ² /ч	2,12 ±0,1	43,71 ±1,7	7,95 ±0,2	**	**	н.з.

Примечание: С — конкуренты, R — рудералы, S — стресс-толеранты. Достоверность оценивали по критерию Манна-Уитни. *p<0,05; ** p<0,01; ***p<0,001, н.з. — не значимо.

**Функциональные параметры изученных видов
растений верхового болота Среднего Приобья**

Показатель	О.ш.	Б.н.	Г.	Б.б.	М.п.
Интенсивность транспирации, мг/дм ² /ч	980,43 ±37	644,33 ±86	839,37 ±83	732,48 ±92	641,7 ±53
Содержание воды в листьях, %	63,4 ±5,91	46,35 ±5,21	44,3 ±5,19	47,73 ±5,18	57,98 ±4,87
Водоудерживающая способность листьев, %	55,22 ±1,55	76,6 ±0,89	80 ±1,64	81,13 ±1,4	59,7 ±1,04
Водопоглощающая способность листьев, %	98,51 ±0,74	97,87 ±0,91	98,33 ±0,55	98,11 ±1,44	98,51 ±0,73
Содержание свободной воды в листьях, %	18,83 ±1,93	19,41 ±0,52	22,35 ±0,82	23,53 ±0,74	22,94 ±0,61
Содержание связанной воды в листьях, %	47,84 ±1,43	27,26 ±1,23	37,65 ±0,69	29,8 ±0,88	43,73 ±0,47
Интенсивность фотосинтеза, мг СО ₂ /дм ² /ч	4,73 ±0,24	5,73 ±0,16	7,88 ±0,07	3,9 ±0,09	6,44 ±0,21
Количество хлорофилла а, мг/г сухого веса	25,64 ±4,11	11,36 ±0,74	15,56 ±0,74	7,88 ±1,28	12,38 ±0,89
Количество хлорофилла b, мг/г сухого веса	9,98 ±1,31	4,12 ±0,24	6,06 ±0,39	3,48 ±0,48	4,85 ±1,82
Количество хлорофилла а+b, мг/г сух. веса	35,62 ±5,37	15,48 ±0,97	21,62 ±1,09	11,36 ±1,73	17,23 ±2,47
Количество каротиноидов, мг/г сухого веса	8,77 ±1,26	3,32 ±0,21	4 ±0,33	2,72 ±0,47	4,4 ±0,51
Интенсивность дыхания, мг СО ₂ /дм ² /ч	13,1 ±4,6	2,19 ±0,33	5,42 ±0,55	2,42 ±1,41	6,96 ±0,87

Примечание: О.ш. — Осока шаровидная, Б.н. — Береза карликовая, Г. — Голубика, Б.б. — Багульник болотный, М.п. — Морошка приземистая

Таблица 6

Показатель	С.с.	С.о.	М.б.	К.б.	П.м.	П.в.
Интенсивность транспирации, мг/дм ² /ч	914,57 ±58	844,66 ±54	517,57 ±94	840 ±133	826 ±129	914,18 ±85
Содержание воды в листьях, %	45,28 ±4,99	43,34 ±4,89	56,32 ±5,24	54,49 ±5,09	55,46 ±4,75	61,4 ±5,91
Водоудерживающая способность листьев, %	76,6 ±1,39	75 ±0,98	57,5 ±0,41	74,63 ±1,09	71,67 ±1,15	66,67 ±1,02
Водопоглощающая способность листьев, %	91,49 ±1,30	92,5 ±1,22	97,5 ±1,05	98,51 ±1,14	98,33 ±0,8	98,33 ±0,57
Содержание свободной воды в листьях, %	12,94 ±1,10	28,4 ±0,39	6,47 ±0,8	8,24 ±1,33	12,94 ±0,77	16,47 ±1,71
Содержание связанной воды в листьях, %	33,73 ±1,02	11,76 ±0,55	33,53 ±0,72	58,43 ±1,22	47,06 ±1,12	43,53 ±2,06
Фотосинтез, мг СО ₂ /дм ² /ч	5,19 ±0,02	2,33 ±0,66	12,63 ±0,19	6,44 ±0,07	4,55 ±0,13	4,61 ±0,43
Хлорофилл а, мг/г сух. веса	7,89 ±0,28	5,86 ±0,44	13,5 ±2,8	13,15 ±2,06	24,38 ±6,28	19,43 ±2,1
Хлорофилл b, мг/г сух. веса	3,57 ±0,35	2,24 ±0,13	6,26 ±2,13	5,90 ±0,76	11,16 ±3,3	7,75 ±0,91
Хлорофиллы а+b, мг/г сух. веса	11,46 ±0,2	8,10 ±0,56	19,76 ±4,91	19,05 ±2,79	35,54 ±9,56	27,18 ±2,92
Каротиноиды, мг/г сух. веса	2,22 ±0,23	1,39 ±0,14	4,35 ±0,92	3,75 ±0,69	6,00 ±1,56	5,64 ±0,37
Дыхание, мг СО ₂ /дм ² /ч	1,36 ±0,26	0,36 ±0,06	0,97 ±0,16	5,15 ±2,09	3,49 ±1,69	7,26 ±3,29

Примечание: С.с. — Сосна сибирская, С.о. — Сосна обыкновенная, М.б. — Мирт болотный, К.б. — Клюква болотная, П.м. — Подбел многолистный, П.в. — Пушица влагалищная.

Приложение 24

Таблица 7

Зольность листьев растений верховых болот (%)

А	С.с.	С.о.	М.б.	К.б.	П.м.	П.в.	О.ш.	О.п.	Б.н.	Г.	Б.б.	М.п.
	2,29	1,29	3,29	3,29	3,29	3,29	7,29	5,29	3,29	3,29	3,29	5,29

Б	ВКБ	ВКЭ	ЛЗК	Т.уз.	Т.ш.	Дер.
	2,29	1,29	3,29	3,29	3,29	3,29

Примечание: А — зольность листьев разных видов растений: С.с. — сосна сибирская, С.о. — сосна обыкновенная, М.б. — мирт болотный, К.б. — клюква болотная, П.м. — подбел многолистный, П.в. — пушица влагищная, О.ш. — осока шаровидная, О.п. — осока пузырчатая, Б.н. — береза карликовая, Г. — голубика, Б.б. — багульник болотный, М.п. — морошка приземистая; Б — зольность листьев растений разных жизненных форм: ВКБ — вечнозеленые кустарнички брусничного типа; ВКЭ — эрикоидного типа; ЛЗК — летне-зеленые листопадные кустарнички; Т.уз. — травы с узкими свернутыми или складчатыми листьями; Т.ш. — травы с широкими толстыми жестковатыми листьями; Дер. — деревья.

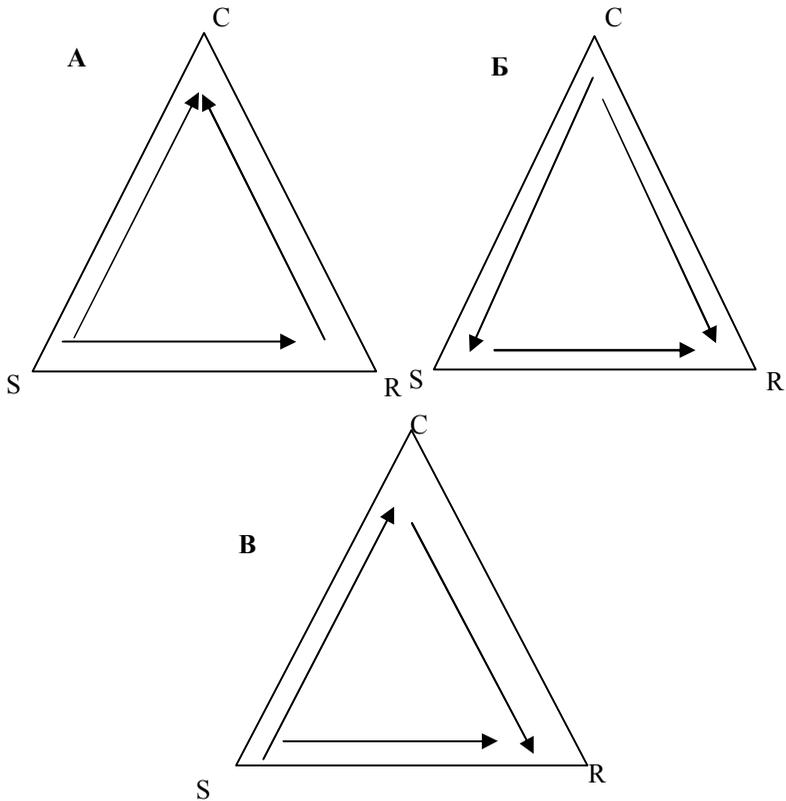


Рис. 1. Общие направления изменения содержания основных химических компонентов в листьях растений с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

C — конкуренты (6 видов);

R — рудералы (2 вида);

S — стресс-толеранты (4 вида);

A — азот, углерод;

B — неструктурные полисахариды;

V — растворимые сахара

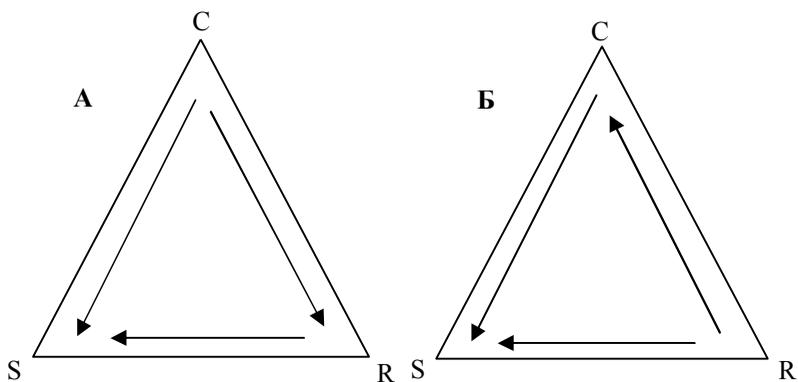


Рис. 2. Общие направления изменения содержания микроэлементов и зольности в листьях растений с сильной степенью выраженности свойств первичных типов ЭС

- С — конкуренты (6 видов);
- Р — рудералы (2 вида);
- С — стресс-толеранты (4 вида);
- А — зольность;
- Б — микроэлементы

Сокращенные обозначения терминов

- NAR — нетто-ассимиляция углекислого газа
GMR — доля генеративных органов
RMR — доля корней
SMR — доля стеблей
LMR — доля листьев
LAR — отношение площади листьев к массе растения
SLA — площадь единицы массы листьев
LMA — показатель обратный SLA
SRR — показатель отношения побег/корень
L/R — корнелистовый индекс (соотношение листьев к корням)
G/VR — соотношение генеративных органов к вегетативным
V/GR — соотношение вегетативных органов к генеративным
RGR_{max} — относительная максимальная скорость роста
ЭФС — эколого-фитоценотические стратегии
ПАР — первичные адаптивные реакции
ЭС — экологические стратегии
ЖФ — жизненная форма
С — конкуренты
R — рудералы
S — стресс-толеранты
АТФ — аденозинтрифосфорная кислота
Т — транспирация
ФТР — функциональные типы стратегии
ЭФС — эколого-фитоценотические стратегии

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ТИПЫ СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ	5
1.1. Физиологические особенности растений с разными типами экологических стратегий	5
1.1.1. Проблема роста и распределение биомассы по органам растений	5
1.1.2. Скорость роста и функциональные особенности растений	8
1.1.3. Скорость роста и биохимические особенности растений	12
1.1.4. Эколого-физиологические механизмы адаптации растений верховых болот	17
1.2. История развития представлений об экологических стратегиях растений	24
Глава 2. ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ	30
2.1. Климат	30
2.2. Почвы	32
2.3. Растительность	33
2.4. Сфагновые болота верхового типа	34
Глава 3. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	36
3.1. Характеристика верхового болота	36
3.2. Объекты исследований	37
3.3. Методы исследований	38
3.3.1. Морфологические характеристики растений	38
3.3.2. Методы изучения водообмена, фотосинтеза, содержания пигментов и дыхания	39
3.3.3. Биохимический анализ растений	42
3.3.4. Математические методы обработки данных	44
Глава 4. СТРУКТУРА БИОМАССЫ РАСТЕНИЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ	46
4.1. Общая характеристика структуры биомассы растений	46
4.2. Структура биомассы у растений разных жизненных форм	49

4.3. Структура биомассы растений с сильной степенью выраженности свойств первичных типов экологических стратегий	52
4.4. Закономерности изменения структуры биомассы растений с разными свойствами первичных типов экологических стратегий	57
Глава 5. ОПРЕДЕЛЕНИЕ СТЕПЕНИ ВЫРАЖЕННОСТИ СВОЙСТВ ПЕРВИЧНЫХ ТИПОВ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ НА ОСНОВЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ	65
Глава 6. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ.....	71
6.1. Водный режим растений.....	71
6.2. Особенности фотосинтеза и синтеза пигментов	86
6.3. Интенсивность дыхания	101
Глава 7. ХАРАКТЕРИСТИКА ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ	108
7.1. Содержание и пределы варьирования химических компонентов в листьях растений.....	108
7.2. Химический состав листьев у растений разных жизненных форм	113
7.3. Особенности химического состава листьев растений с разной степенью выраженности свойств первичных типов экологических стратегий.....	116
7.4. Закономерности изменения химического состава листьев растений в связи с разными свойствами первичных типов экологических стратегий	121
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	126
ЛИТЕРАТУРА	133
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	153

Научное издание

*Иванова Нина Александровна
Юмагулова Эльвира Рамилевна*

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ И ТИПЫ
СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ**

Монография

*Художник обложки Л.П.Павлова
Компьютерная верстка Е.С.Борзова*

Изд. лиц. ЛР № 020742. Подписано в печать 29.05.2009
Формат 60×84/16. Бумага для множительных аппаратов
Гарнитура Times. Усл. печ. листов 11,75
Тираж 500 экз. Заказ 874

*Отпечатано в Издательстве
Нижевартовского государственного гуманитарного университета
628615, Тюменская область, г.Нижевартовск, ул.Дзержинского, 11
Тел./факс: (3466) 43-75-73, E-mail: izdatelstvo@nggu.ru*

