

Н.А. Иванова
Р.Н. Костюченко

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ИВ
В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ
ОБИТАНИЯ НА ТЕРРИТОРИИ
СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ**

Монография



Издательство
Нижевартовского государственного
гуманитарного университета
2011

ББК 26.222.5

И 21

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета
Нижевартовского государственного гуманитарного университета

Рецензенты:

к.б.н., доцент кафедры экологии НГГУ *Э.Р.Юмагулова*;

к.б.н, главный специалист по экологии ЗАО «Фатум» *Ю.Н.Козицкая*

Иванова Н.А., Костюченко Р.Н.

И 21 Эколого-физиологические механизмы адаптации некоторых видов ив в различных условиях обитания на территории Среднего Приобья: Монография. — Нижневартовск. Изд-во Нижневарт. гуманит. ун-та, 2011. — 163 с.

ISBN 978–5–89988–848–9

В работе обобщены результаты исследований эколого-физиологических особенностей фотосинтеза, темнового дыхания, пигментного состава листьев, параметров водного режима некоторых видов ив, произрастающих в различных условиях: пойме р.Обь, городе Нижневартовске и березово-осиновом лесу. Установлена суточная и сезонная динамика изученных процессов, механизмы адаптации к местам обитания. Выявлена положительная корреляционная зависимость между величиной фотосинтеза, общим содержанием пигментов, хлорофиллов, свободной и связанной воды. Для проведения мониторинга городских территорий рекомендовано использовать показатели фотосинтеза, транспирации, содержания воды.

Монография имеет научную и практическую ценность. Она представляет практический интерес для экологов, биологов, специалистов лесного хозяйства и зеленого строительства, природоохранных учреждений.

ББК 26.222.5

ISBN 978–5–89988–848–9

© Иванова Н.А., Костюченко Р.Н., 2011

© Издательство НГГУ, 2011

ВВЕДЕНИЕ

Изучению эколого-физиологических механизмов адаптации растений всегда уделялось большое внимание в работах отечественных и зарубежных исследователей (Лархер, 1978; Глаголева, 1976; Заленский, 1977; Григорьев, 2003; Воронин, 2005; Кулагин, 2006), что связано с огромным значением их в воспроизводстве жизненных ресурсов. Одной из причин недостаточной изученности физиологических процессов является сложность их измерения. Развитие технической цивилизации изменяет биосферные процессы, которые влияют на физиологические функции растений, метаболизм, реализацию их адаптивных возможностей в новых антропогенных условиях.

Ханты-Мансийский автономный округ — Югра является крупнейшим в Северном полушарии обладателем пойменных угодий, занятых ивовыми сообществами (Экология..., 1997; Леса..., 2007). В таежных экосистемах ивняки вносят большой вклад в создание биопродуктивности, накопление органического вещества, участвуют в поддержании условий среды (Морозов, 1950; Правдин, 1952; Бокк, 1972; Пешкова, 1981; Кулагин, 1998; Тимофеев, 2003).

Являясь пионерными растениями в сукцессионных процессах, ивы играют большую роль в восстановлении сообществ в местах нарушения растительного покрова (Прокопьев, 1978; Кулагин, 1980, 1985, 1998; Бокк, 1989; Васильев, 1988, 1998; Миркин, 2001; Валягина-Малютина, 2004).

Прибрежные ивовые заросли принимают участие в регулировании режима рек, равномерном распределении годового стока (Издон, 1980), формировании ландшафта (Крылов, 1963, 1971; Бокк, 1993), имеют большое водоохранное и противозерозивное значение (Прокопьев, 1978). Ивняки задерживают аллювий, способствуют его преобразованию в почву и таким образом повышают ее естественное плодородие (Пешкова, 1992; Валягина-Малютина, 2004).

Прирусловые ивняки являются мощным фильтром, эффективно способствуют седиментации веществ антропогенного происхождения, поступающих в реку (Гроздов, 1938; Гроздова, Некрасов,

1986; Издон, 1980). Они обладают выраженной средообразующей способностью (Бокк, 1972; Пешкова, 1981; Экология..., 1997).

В северных городах и промышленных зонах ивы принимают участие в создании устойчивых санитарно-защитных насаждений (Таран, 1999; 2004; Кулагин, 1983, 1985, 1998; Анциферов, 1982, 1984; Лоскутов, 1985; Минченко, 1989; Коропачинский, 1990, 2002; Встовская, 1991; Титова, 1999; Валягина-Малютина, 2004).

Работы, содержащие результаты исследования растений на территории Западной Сибири, а также в пределах Среднего Приобья, отражают в основном сведения о видовом составе ивовых сообществ, их динамике, размещении (Крылов, 1963, 1971; Бокк, 1968, 1989, 1993; Ильина, 1968, 1982, 1995; Прокопьев, 1978, 1990, 2001; Васильев, 1988, 1990, 1998; Таран, 1999, 2006; Тюрин, 2001). Сведения о продуктивности ивовых сообществ и запасах биомассы касаются в основном лесных типов с указанием преимущественно запасов древесины (Пешкова, 1981; Никонов, 1985; Шепелева, 1996; Агафонов, 1996, 2002; Тюрин, 2004).

Широкая эврибионтность данной группы растений и имеющаяся литература о механизмах ее адаптации в условиях техногенного воздействия в других регионах России позволяет сделать выводы об их высокой устойчивости (Кулагин, 1990, 1998; Афонин, 2005; Захарова, 2005). Существуют данные для других регионов Российской Федерации и сопредельных к ней территорий об экологических и физиологических особенностях ивовых (Паутова, 1975; Тимофеев, 1975, 2003; Молотковский, 1984; Кулагин, 1998; Ефимов, 1999; Валягина-Малютина, 2004; Афонин, 2002, 2003, 2005).

В условиях Ханты-Мансийского автономного округа (среднетаежная подзона) физиологические и экологические особенности ивовых практически не изучены, что является одной из важнейших задач с ресурсной и экологической точки зрения ввиду их широкого распространения и высокой средообразующей функции. Крайне слабая изученность эколого-физиологических особенностей ив увеличивает актуальность данной проблемы.

В данной работе впервые на территории Среднего Приобья проведено исследование функциональных и биохимических особенностей листьев у различных видов рода *Salix* подзоны средней тайги, выявлены особенности фотосинтеза, дыхания, синтеза пигментов, водного режима. Проанализированы корреляционные

зависимости между изученными параметрами в пойме р.Обь, лесных сообществах и городской среде, показано:

1. Ивовые имеют высокую интенсивность фотосинтеза, средние показатели дыхания листьев, что обеспечивает им хорошую продуктивность и скорость роста.

2. Растения рода *Salix* (территория ХМАО — Югры) характеризуются высокой лабильностью эколого-физиологических механизмов (фотосинтеза, дыхания, водного режима) и некоторых биохимических параметров (пигменты), что позволяет им хорошо адаптироваться к условиям природной и антропогенной среды и характеризует их как эврибионтов.

3. Под влиянием городских факторов ивы снижают интенсивность фотосинтеза, дыхания, показатели водного режима и количественное соотношение пигментов, которые могут быть использованы в качестве физиологических маркеров состояния среды.

4. Изученные представители рода *Salix* — *S. viminalis* L., *S. alba* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. cinerea* L., *S. lapponum* L. и *S. caprea* L. — достоверно различаются по параметрам фотосинтеза, дыхания, водного режима и количественному содержанию пигментов.

Результаты исследований существенно расширяют представления об эколого-физиологических механизмах адаптации растений рода *Salix* в поддержании экологического равновесия, что позволит дать более полную картину функционирования таежного биома. Они имеют большое практическое значение для решения задач экологического мониторинга и ведения рационального природопользования. В связи с высокой биологической продуктивностью и значительной скоростью выделения кислорода при фотосинтезе представителей рода *Salix* полученные результаты необходимы для изучения газового баланса биопродуцирующих площадей в подзоне средней тайги.

Изучение данной проблемы позволит разработать научно обоснованные проекты комплексного использования ивовых лесов, лесохозяйственные мероприятия по улучшению их функционирования, даст научную основу для создания лесов с заданной продуктивностью и высокими биологическими свойствами. Результаты данного исследования можно использовать при разработке технологии озеленения городов и промышленных территорий.

Глава 1

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ИВОВЫХ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

1.1. Особенности распространения и экология ивовых

Изучением особенностей распространения ивовых занимались многие исследователи (Скворцов, 1965, 1981; Флора., 1992; Коропачинский, 2002; Алексеев, 2003; Collinson, 1992; Huntley, 1992; Newsholme, 1992). Показано, что растения рода *Salix* широко распространены на земном шаре — от полярного круга до южных субтропиков.

Российской Федерации принадлежат самые обширные по площади ивовые леса в Северном полушарии. На ее территории встречается около половины от мирового состава растений рода *Salix* (Крылов, 1963; Соколов, 1965; Скворцов, 1986).

В работах многих исследователей показано, что на территории Сибири ивы произрастают во всех природных лесорастительных зонах и поясах. Видовое разнообразие представителей рода *Salix* увеличивается с запада на восток. Наибольшее разнообразие видового состава отмечается в горах Алтая, Саян и Витимском плоскогорье (Коропачинский, 1990; Флора., 1992; Черепанов, 1995; Хлонов, 2000, 2003; Тимофеев, 2003).

В пределах таежной зоны Западной Сибири (Среднее Приобье) представители рода *Salix* в основном представлены кустарниками и кустарничками (Дервиз-Соколова, 1982; Захарова, 2005; Конспект., 2005; Леса., 2007).

Здесь встречаются следующие виды ив: *Salix alba* L., *S. bebbiana* Sarg., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. dasyclados* Wimm., *S. hastata* L., *S. lapponum* L., *S. myrtilloides* L., *S. nummularia*, *S. pentandra* L., *S. phylicifolia* L., *S. triandra* L., *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L. (О состоянии., 1997; Васильев, Титов, 1998; Таран, 1996, 2006; Овечкина, 2002; Лапшина, 2003; Кукуричкин, 2008).

Сведения о распространении представителей рода *Salix* на территории таежной зоны Западной Сибири содержатся в работах

многих исследователей (Дыдина, 1961; Барышников, 1961; Крылов, 1963, 1971; Ильина, 1968, 1982, 1995; Алехина, 1970, 1976; Бокк, 1968, 1989, 1993; Пешкова, 1981, 1992; Овечкина, 1997, 1998; Прокопьев, 1978, 1990, 2001; Титов, 2000, 2001; Таран, 1999, 2006; Тюрин, 2001, 2004; Васильев, Титов, 1998; Васина, 2004).

Широкая география распространения видов рода *Salix* связана с их экологическими, биологическими и физиологическими особенностями.

Ивы имеют высокую скорость ростовых процессов, повышенные регенерационные способности, вегетативно размножаются, образуют придаточные корни, для них характерно специфическое строение листьев (Гроздов, 1938; Издон, 1980; Гроздова, Некрасов, 1986). Они имеют значительный генотипический полиморфизм и большую амплитуду изменчивости особей (Скворцов, 1986; Сукачев, 1972; Встовская, 1991; Шкапенко и др., 1998; Ефимов, 1999; Валягина-Малюткина, 2004; Januskevicius et al., 1987; Newsholme, 1992).

Высокая экологическая пластичность и жизнеспособность видов рода *Salix* обеспечивает им быстрое распространение, успешную интродукцию, акклиматизацию к новым условиям обитания и обуславливает их устойчивость к промышленным загрязнителям (Смирнов, 1980, 1981; Минченко, 1989; Коропачинский, 1990; Сергейчик, 1994; Кулагин, 1998; Захарова, 2005). Высокая пластичность ив связана с филогенетической молодостью рода *Salix* (Кулагин, 1998) и изменчивостью основных обменных процессов.

Создано несколько экологических классификаций ивовых. Л. Ф. Правдин (1952) выделяет две ветви эволюционного развития рода *Salix*: виды, развивающиеся в непоименных условиях (*S. caprea* L., *S. aurita* L. и др.), и виды, развивающиеся в условиях поймы (*S. viminalis* L., *S. acutifolia* Willd., *S. alba* L. и др.).

Более детальная классификация разработана А. К. Скворцовым (1986), который выделяет аллювиальные и неаллювиальные экологические группы ив. Аллювиальные виды произрастают на хорошо дренируемом, аэрируемом субстрате, при проточном увлажнении и не выносят заболоченности, селятся на песчаных и песчано-илистых наносах (аллювии и делювии) вдоль рек, ручьев и ложбин. К данной группе относятся в основном деревья или

высокие кустарники с большой энергией роста, обычно узколистные, дающие гибкие хлыстовидные побеги (*Salix alba* L., *S. dasycalados* Wimm., *S. triandra* L., *S. viminalis* L., *S. acutifolia* Wild., *S. udensis* Trautv. et Mey.).

Неаллювиальные виды произрастают на разнообразных субстратах: глинистых, песчаных, торфянистых. Они менее требовательны к аэрации, способны переносить застойное увлажнение и заболачивание. К данной группе относятся тундровые, скальные, лесные и болотные виды разнообразных жизненных форм (*S. coesia* Vill., *S. cinerea* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. caprea* L. и др.).

Аллювиальные виды имеют более широкую зональную и высотную амплитуду, приурочены к лесной зоне, долинам рек произрастают в степи, полупустыни и тундре (Скворцов, 1986; Встовская, 1991; Черепанов, 1995; Хлонов, 2000, 2003; Коропачинский, 2002). Ивы, приспособившиеся к существованию в условиях длительного затопления поймы, изолировались от видов внепойменных местообитаний не только пространственно, но и фенологически (Правдин, 1952; Сукачев, 1972).

Е. Т. Валягина-Малютина (2004) по условиям местопроизрастания ивовых лесов делит их на две экологические группы: пойменные и водораздельные.

Ряд исследователей в своих работах указывают на приуроченность определенных видов ив к тем или иным участкам поймы в пределах таежной зоны Западной Сибири (Бокк, 1968, 1971, 1972, 1989; Экология..., 1997) и других территорий Российской Федерации (Шенников, 1941; Кулагин, 1983, 1998; Валягина-Малютина, 2004).

В ранних работах (Барышников, 1961; Дыдина, 1961) отмечено, что в пойме р.Обь в пределах таежной зоны леса и кустарниковые заросли из ив занимают ограниченные площади.

При изучении растительности пойм Оби и Иртыша Г. В. Крылов (1963, 1971), Э. Н. Бокк (1968, 1971, 1972), А. Ф. Алехина (1970) и Н. В. Пешкова (1981) показали, что ивовые сообщества являются доминирующим типом лесокустарниковой пойменной растительности и занимают значительную часть от общей площади по сравнению с другими древесными породами.

Отмечена приуроченность ив к активной пойме (Крылов, 1963, 1971; Бокк, 1968, 1971, 1972, 1989; Васильев, 1990, 1998; Douglas, 1991; Кулагин, 1983, 1998).

Ивовые сообщества пойм малых рек, Оби и Иртыша имеют сходный видовой состав. На прирусловьях преобладают сообщества с доминированием *Salix viminalis* L. и *S. triandra* L. На более высоких гривах произрастают леса из *S. alba* L. Периферия лесных массивов и небольшие поднятия среди лугов заняты кустарниковыми зарослями из *S. rosmarinifolia* L. и *S. cinerea* L. На древней заболоченной пойме широко представлены кустарниковые заросли, состоящие из *S. cinerea* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L. и *S. lapponum* L. В поймах средних и малых рек почти полностью отсутствуют сообщества из *S. alba* L. (Овечкина, 1997, 1998; Титов, 2000; Потокин, 2001; Тюрин, 2001, 2004).

С юга на север происходит последовательная смена условий произрастания растений рода *Salix* и их территориальное перемещение с низких уровней на гривы. В этом же направлении происходит постепенная смена *S. alba* L. как основного эдификатора ивовых зарослей поймы Верхней Оби на *S. viminalis* L. (Крылов, 1963, 1971; Бокк, 1968, 1971, 1972).

И. В. Морозов (1950) отмечает способность некоторых ив произрастать как в условиях ежегодно затопляемой поймы, так и на водораздельных пространствах. На успешность заселения ивой большое влияние оказывают семенная продуктивность ивняков, сила и направление ветра, деятельность человека (Бокк, 1972).

Местообитания ив часто связаны с достаточным увлажнением (Морозов, 1950; Смирнов, 1972; Таран, 1996; Кулагин, 1998; Валягина-Малюткина, 2004; Marshall, Pattulo, 1981). Отношение к степени увлажнения у видов рода *Salix* различно, что определяется их экологической пластичностью и способностью приспосабливаться к новым условиям (Левицкий, 1965; Скворцов, 1986).

Некоторые виды (*Salix lapponum* L., *S. myrtilloides* L., *S. cinerea* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. pyralifolia* Ledeb. и *S. pentandra* L.) требуют постоянного увлажнения. Многие ивы (*S. alba* L., *S. triandra* L., *S. pentandra* L., *S. cinerea* L., *S. viminalis* L.) способны переносить длительное затопление (Гроздов, 1938; Шабуров, 1964; Левицкий, 1965; Издон, 1980; Гроздова, Некрасов, 1986; Леса., 2007).

Виды, растущие в условиях избыточного увлажнения, имеют менее развитую корневую систему, более тонкие листья, отличаются невысокой биомассой (Морозов, 1950; Лапшина, 2003; Валягина-Малютина, 2004).

Некоторые виды (*S. caprea* L., *S. daphnoides* Vill. или *S. dasyclados* Wimm., *S. acutifolia* Wild.) не выносят постоянного увлажнения. При недостатке воды в почве у ив появляются ксероморфные признаки: ажурность кроны, потускнение ярко-зеленой окраски листьев, уменьшение их поверхности, развитие мощной, сильно разветвленной и глубокой корневой системы (Скворцов, 1986; Кулагин, 1998; Валягина-Малютина, 2004).

Многие ивы способны выносить большую сухость почвы (Морозов, 1950), произрастают в степи и полупустынях на сухих незадерненных песках Азии, песчаных массивах в лесостепи (Шабуров, 1964). Засухоустойчивые ивы имеют мощную хлоренхиму, восковой налет на нижней стороне листа, более продолжительный вегетационный период и реагируют на увеличение света ростом фотосинтеза (Коссович, 1956; Кулагин, 1990).

В аридных областях ивы имеют рыхлую крону, мелкие и узкие листья с обильным развитием устьиц на нижней и верхней стороне. Сеть жилок густая. Жилки погружены в толщину паренхимы, число клеточных слоев увеличено, слои мезофилла плотные, мало различимы по высоте. Строение клеток приближается к палисадному типу, анатомическая структура листа близка к изолотеральной. Ивам, произрастающим в условиях умеренной влажности и температуры воздуха, лесных, лесотундровых и субальпийских областей свойственны широкие листья, мягкие, лишенные устьиц на верхней стороне и с билатеральным анатомическим строением (Скворцов, 1986).

В ряде работ отмечается, что ивы нетребовательны к почвенным условиям, особенно к плодородию. Они произрастают на болотных, заболоченных и аллювиальных почвах, песках, глинах, каменистых склонах и во вторичных местообитаниях (*Salix cinerea* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. aurita* L., *S. nigricans* Smith, *S. phylicifolia* L. и *S. starkeana* Willd.). Лучшими для произрастания ив являются богатые, перегнойные, средней плотности, легкие, супесчаные и рыхлые почвы (Левицкий, 1965; Морозов, 1966; Неверова, 1969; Валягина-Малютина, 2004).

Ивы произрастают в разнообразных вторичных местообитаниях, создаваемых деятельностью человека, особенно в лесной зоне (Скворцов, 1986; Бокк, 1968, 1989; Васильев, 1998; Ильичев, 2003).

Различно отношение ив к степени минерализации субстрата. Горные и арктические виды (*S. polaris* Wahlenb., *S. jenssenensis* B. Floder., *S. reticulata* L.) предпочитают изверженные и осадочные породы, равнинные виды (*S. triandra* L., *S. kochiana* Trautv., *S. ledebouhana* Trautv., *S. cinerea* L. и *S. vinogradovii* Skvorts.) — богатый минерализованный субстрат, силикатные породы (*S. herbacea* L., *S. aurita* L., *S. glauca* L.) — олиготрофные бедные почвы и граниты. При некоторых сочетаниях условий базифильные виды могут встречаться на кислых породах, или, наоборот, оксифильные — на известняках (Скворцов, 1986; Валягина-Малюткина, 2004).

Ивы могут расти и развиваться на засоленных почвах (Мигунова, 1978; Кулагин, 1993; Buschbom, 1973). Они требовательны к рН субстрата. Ивы хорошо растут на кислых почвах и плохо переносят щелочные (Морозова, 1950; Левицкий, 1965; Скворцов, 1986; Валягина-Малюткина, 2004).

По отношению к кислороду в почве ивы условно разделяют на три группы: способные расти в условиях с малым количеством кислорода в почве (*Salix cinerea* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. pentandra* L., *S. aurita* L., *S. phylicifolia* Willd.), в условиях слабого притока кислорода (*S. fragilis* L., *S. dasyclados* Wimm., *S. caprea* L., *S. pyrolifolia* Ledeb.) и нуждающиеся в больших запасах кислорода и его притоке (*S. alba* L., *S. triandra* L., *S. acutifolia* Willd., *S. viminalis* L., *S. caspica* L., *S. purpurea* L.) (Морозов, 1966; Правдин, 1976; Кулагин, 1993; Валягина-Малюткина, 2004).

Ивы приспособились к разным температурным условиям воздуха. Они произрастают в аридных областях, в условиях умеренной влажности и температуры воздуха (Флора., 1992; Скворцов, 1986; Хлонов, 2000, 2003; Черепанов, 1995; Januskevicius et al., 1987; Newsholme, 1992). Многие виды ив способны переносить в состоянии активной вегетации сравнительно высокие и низкие температуры (Шабуров, 1964; Шепелева, 1996).

подавляющее большинство ив в пределах своих местообитаний довольно морозоустойчивы. Однако за пределами ареала ивы подвержены губительному действию низких температур (Шабуров,

1963; Кулагин, 1998; Валягина-Малютина, 2004). Арктические и высокогорные виды ив холодостойки (Морозов, 1950; Прокопьев, 2001).

По степени светолюбия выделяют следующие экологические группы ив: наиболее (*S. purpurea* Nana, *S. acutifolia* Willd., *S. caspica* Pall, *S. Wilhelmsiana*), менее (*S. triandra* L., *S. viminalis* L., *S. dasyclados* Wimm., *S. fragilis* L., *S. aurita* L., *S. Bebbiana*) и наименее (*S. alba* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. myrsinifolia* Salisb. (*S. nigricans* Smith), *S. repens* L., *S. starkeana* Willd.) светолюбивые. Способность выносить затенение зависит от возраста растения, географического положения и типа почв (Флора..., 1992; Скворцов, 1968; Встовская, 1991; Черепанов, 1995; Хлонов, 2000, 2003; Коропачинский, 2002; Januskevicius et al., 1987; Newsholme, 1992). Некоторые виды теневыносливы (Левицкий, 1965; Морозов, 1966).

Ивы ветроустойчивы, особенно в молодом возрасте (Морозов, 1950; Левицкий, 1965; Валягина-Малютина, 2004).

В научной литературе описана высокая устойчивость ивовых к факторам техногенной среды (Чуваев и др., 1973; Сергейчик, 1994; Кулагин, 1998; Уфимцева и др., 2000), вредным и патогенным организмам (Гроздов, 1938; Издон, 1980; Гроздова, Некрасов, 1986; Михайлова, 1996).

Л. А. Захарова (2005) отмечает, что ивы, характеризующиеся ксероморфными чертами строения (*Salix alba* L. и *S. caprea* L.), меньше повреждаются в условиях аэротехногенного загрязнения среды.

В научной литературе сформулирована рабочая гипотеза о существовании определенной зависимости между экологической пластичностью интродуцированных видов и их устойчивостью к неблагоприятным факторам среды, в частности, к аэротехногенному загрязнению. В основу данной гипотезы положено представление об изменчивости обменных процессов и формировании адаптивных реакций, которые обеспечивают ивам успешное приспособление к техногенным факторам (Смирнов, 1981; Шкапенко и др., 1998).

Устойчивость древесных растений в условиях техногенного загрязнения воздуха зависит от их метаболической активности, скорости поступления токсикантов во внутренние ткани, их нейтрализации при включении в метаболизм (Кузнецов, 2005).

Высокая экологическая пластичность видов рода *Salix* обеспечивает их успешную интродукцию, акклиматизацию к новым условиям обитания и связана с изменчивостью основных обменных процессов, что, вероятно, обуславливают их устойчивость к промышленным загрязнителям (Смирнов, 1981; Минченко, 1989; Корпачинский, 1990; Сергейчик, 1994; Захарова, 2005).

Таким образом, в процессе эволюции ивы выработали ряд особенностей, которые позволяют им приспособиться к большому диапазону условий, даже во вторичных, антропогенных местообитаниях, они характеризуются эколого-биологической неоднородностью, что обеспечивает им высокий адаптивный потенциал и является основой устойчивости к техногенному загрязнению. Изучение адаптивных механизмов ивовых в различных экологических условиях является перспективным направлением исследований.

1.2. Эколого-физиологические особенности

Адаптация растений к факторам среды идет на разных уровнях организации растений. Накопление данных об адаптивных механизмах на разных уровнях организации позволяет дать более полную картину приспособления растений к факторам обитания, в том числе антропогенным, прогнозировать поведение растений в условиях изменения среды. Именно поэтому изучение физиологических механизмов приспособления, пределов их изменчивости в разных условиях весьма важно.

1.2.1. Фотосинтез и пигменты листа

Ивняки участвуют в поддержании газового равновесия в атмосфере. По данным В. В. Никонова (1985), кустарниковые заросли пойм при фотосинтезе поглощают до 11 т/га углекислого газа (северная тайга — 3,66; пойменные луга — 9,15; болота — 1,46 т/га). Количество произведенного кислорода этими сообществами составляет до 8,96 т/га (северная тайга — 2,80; пойменные луга — 7,00; болота — 1,12 т/га).

Древесные растения отличаются от травянистых растений низкой продуктивностью. Отдельные виды деревьев способны осуществлять фотосинтез, по интенсивности равный сельскохозяйственным растениям (Веретенников, 1987; Прокопьев, 2001).

Из древесных растений и кустарников наибольшие значения фотосинтетической активности и продуктивности характерны для листопадных деревьев и кустарников (световые листья), наименьшее — для вечнозеленых хвойных деревьев и кустарничков с листьями эрикоидного типа (Лархер, 1978; Прокопьев, 2001).

Скорость ассимиляции CO_2 зависит от морфологической, физиологической и видовой особенности листьев и других факторов. Наибольшие приросты органики дают травянистые растения, молодые хвойные и лиственные деревья (Воронин, 1995, 2003; Мао, 2004; Медведев, 2004; Кузнецов, 2005; Бобкова, 2006).

В литературе отмечается, что фотосинтез световых листьев гибридов тополей, близких к роду *Salix*, приближается к максимальному фотосинтезу культурных трав, большинство древесных пород достигают лишь 1/3 или 1/2 этих показателей.

При изучении трех видов ив Н. Л. Коссович установил, что наибольшая фотосинтетическая активность наблюдается у *S. purpurea* L.; *S. viminalis* L. и *S. carnea* L. уступали ей (1956).

Растения, приспособленные и растущие в холодных условиях тундр и умеренного пояса, имеют более высокий оптимум скорости фотосинтеза при более низких температурах по сравнению с растениями, произрастающими в теплом климате (Курбанова, 1992; Алексеев, 2003; Кузнецов, 2005).

В литературе отмечено, что древесные растения с низкой интенсивностью дыхания интенсивно ассимилируют CO_2 и более продуктивны (Коссович, 1956; Веретенников, 1987; Карасев, 2000). При благоприятных условиях процесс фотосинтеза в условиях тайги идет 10—14 ч (Бобкова, 2006; Головкин, 2008).

Растения, произрастающие на холодных почвах, приспособлены к оптимальному режиму фотосинтеза за счет поддержания своего водного баланса: мощная корневая система, достигающая грунтовых вод, запасаение в органах воды и экономное ее расходование, сокращение транспирации в напряженное время, закрывание устьиц, скручивание листьев и т.д. (Ефимов, 1999; Журавская, 2001).

Фотосинтетическая активность листьев изменяется в течение световой части дня, в середине суток она может снижаться или иметь платообразный вид (Вознесенский, 1977; Слемнев, 1996; Иванов, 2000; Суворова, 2004; Головкин, 2008).

В северных районах (например, Якутии) интенсивность фотосинтеза достигает максимума в полуденное время, затем наблюдается некоторый ее спад с последующим появлением второго максимума и резким падением в конце дня. У некоторых древесных растений максимум приходится на утренние часы с отсутствием второго пика (Кузнецов, 2005). А. В. Веретенников (1987) показал, что в условиях Севера кривая дневного хода фотосинтеза одновершинная.

Полуденную депрессию фотосинтеза могут вызвать водный дефицит листа, закрытие устьиц, слабый отток продуктов фотосинтеза из хлоропластов, повышение температуры, чрезмерное освещение, недостаток почвенной влаги и другие факторы. Наличие одновершинной кривой связано с отсутствием перегрева ассимиляционного аппарата, водного стресса листа, уменьшением доли дыхания в истинном фотосинтезе (Медведев, 2004; Кузнецов, 2005).

Показано, что фотосинтез изменяется в течение вегетации. Для листопадных лиственных пород умеренной зоны (северной и средней тайги) характерно постепенное увеличение скорости ассимиляции CO_2 от ранней весны до момента полного формирования листовой пластинки, затем его величина снижается, что связано с деструктивными изменениями стареющего листа (Веретенников, 1987; Ладанова, 1992; Прокопьев, 2001; Загирова, 2003; Медведев, 2004).

Важным показателем, определяющим величину фотосинтеза и биологическую продуктивность фитоценозов, является индекс листовой поверхности.

В. Н. Тюрин (2004) при изучении пойменной растительности в Сургутском отрезке поймы р.Обь показал, что индекс листовой поверхности ивовых сообществ варьирует от 0,58 до 6,31 м²/м² почвы, наибольшие показатели характерны для серолозняка, наименьшие — для мелкокозляка. Отмечена высокая степень корреляции индекса листовой поверхности ив с годовой продукцией листьев и среднегодовым приростом наземной фитомассы сообществ.

При возрастании площади листьев ив происходит постепенное уменьшение прироста зеленой массы. Данная зависимость указывает на постепенное уменьшение КПД продуцирования фитомассы при увеличении индекса листовой поверхности (Тюрин, 2004).

Фотосинтез весьма чувствителен к различным стрессовым воздействиям абиотической и биотической природы (Головко, 1999, 2008; Федяев, 2002; Пшибытко, 2006; Таран, 2006).

А. А. Жученко (1988) выделяет механизмы активной и пассивной устойчивости растений. Механизмы активной экологической устойчивости обеспечивают приспособление растений к неблагоприятным условиям внешней среды, не снижают их потенциальной продуктивности. Пассивная устойчивость снижает фотосинтез и уменьшает урожайность растений.

Существует предположение о существовании единой физиологической устойчивости к экстремальным условиям (Levitt, 1956).

Показано, что большинство лиственных древесных растений в отличие от хвойных максимальных значений фотосинтеза достигают при относительно низких уровнях освещенности, равной 1/3 полного освещения (Веретенников, 1987; Федяев, 2002; Кузнецов, 2005).

Засухоустойчивые ивы (*S. purpurea* L.) реагируют на повышение интенсивности освещения увеличением фотосинтеза (Коссович, 1956).

Для большинства видов древесных растений оптимальной температурой фотосинтеза является 20—35°C (Веретенников, 1987). Растения умеренной зоны и холодных областей могут осуществлять фотосинтез при отрицательных температурах (Лархер, 1978; Загирова, 2003).

В большей степени зависят от температуры темновые реакции фотосинтеза и почти не реагируют на нее световые (Кузнецов, 2005).

Температура влияет на фотосинтез и через изменение других процессов: транспирации, дыхания и т.д. С увеличением температуры до определенных пределов дыхание усиливается значительно больше, чем фотосинтез. Наблюдаемый фотосинтез уменьшается (Тжоелкер, 1999). Максимальные температуры снижают интенсивность фотосинтеза и за счет процесса транспирации, обезвоживания листьев и закрытия устьиц (Карасев, 2000; Головко, 2008).

На фотосинтез оказывает влияние содержание воды в почве. Недостаточное (Карасев, 2000; Федяев, 2002; Рахманкулова, 2003; Клоз, 2003; Суворова, 2004; Wilson, 1980) и избыточное (Веретенников, 1987; Брагина, 2004) ее содержание изменяет ростовые процессы, соотношение биомассы между побегами и корнями, физиологическое состояние древесных растений, что может привести к снижению интенсивности фотосинтеза и уменьшению продуктивности.

Изменение водного потенциала листа подавляет фотосинтетическую активность растений, снижает скорость фиксации CO_2 , активность электрон-транспортной цепи в хлоропластах, квантовый выход фотосинтеза, подавляет активность АТФ-синтетазы (Пшибытко, 2006). Отмечено, что у листьев, сформированных в условиях повышенной влажности, интенсивность фотосинтеза выше (Кузнецов, 2005).

Элементы минерального питания также участвуют в регуляции процессов фотосинтеза и продуктивности растений (Кефели, 1994; Федяев, 2002). Недостаток некоторых элементов снижает фотосинтез (Куперман, 1977; Головкин, 1997; Федяев, 2002; Рахманкулова, 2003; Field, 1986; Evans, 1989).

На интенсивность фотосинтеза оказывают большое влияние антропогенные факторы городской среды: температура воздуха, низкое содержание воды, макро- и микроэлементов в почве (Карасев, 2000; Нефедова, 2003). Снижает интенсивность фотосинтеза недостаток в почве азота, магния, фосфора, железа, марганца, меди, цинка и некоторых других минеральных элементов (Веретенников, 1987).

Пыль, сажа и другие частички в воздухе городов плотным слоем покрывают листья растений и снижают доступ света к листьям. Снижение освещенности листьев усиливает их интенсивность дыхания, уменьшает фотосинтетическую активность (Соловьева, 2003; Таран, 2004).

В работах многих исследователей отмечено снижение фотосинтеза под влиянием факторов техногенеза (Илькун, 1978; Кулагин, 1983; Соловьева, 2003; Нефедова, 2003). Газообразные вещества, попадая в клетки листа, вызывают разрушение пигментов, белков и ферментов, нарушают общий обмен веществ и энергии в растениях (Веретенников, 1987; Таран, 2004).

Деревья в городской среде создают меньше органического вещества, чем растущие на незагрязненных участках (Turcsanyi, 1986). Однако в работе Н. И. Андреяшкиной выявлено, что различные антропогенные нагрузки оказывают слабое влияние на образование биомассы горнотундровых растений (1984).

Адаптация растений к условиям среды может осуществляться за счет изменения в содержании фотосинтетических пигментов, которые являются важным и чувствительным показателем их физиологического состояния, адаптивных перестроек, действия стресса (Мерзляк, 1996; Федяев, 2002).

Содержание пигментов в листьях различается у разных видов растений, генетически обусловлено и зависит от условий обитания (Маслова, 2003). У теневыносливых растений содержание хлорофиллов выше, чем у светолюбивых (Прокопьев, 2001). По данным разных авторов отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* у светолюбивых изменяется от 3,9 до 5,0, у теневыносливых — от 1,5 до 2,3 (Гродзинский, 1973; Гавриленко, 2003).

Высокое содержание хлорофилла в листьях не всегда определяет интенсивный фотосинтез (Капотис, 2003; Нефедова, 2003). В работе В. Г. Алексеева (1994) показано, что в условиях Севера у деревьев количество хлорофилла в листьях уменьшается.

Средние значения содержания хлорофилла в ассимилирующих органах фитоценозов северной тайги у осины превышает хвойные в 2,5 раза и составляет $3,12 \pm 0,12$ мг/г сухой массы (Веретенников, 1987; Иванова, Костюченко, 2003).

Показатели хлорофилльного индекса применяют для оценки продуктивности растений и для количественной оценки фотосинтетически связанного атмосферного углерода растительными сообществами (Цельникер, Малкина, 1994; Воронин, 1995).

Содержание хлорофилла в листовой пластинке в течение вегетационного периода изменяется, достигая максимума в фазе полного развития листа (Гетко, 1989; Григорьев, 2003; Лещинская, 2003; Соловьева, 2003).

Под воздействием вредных выбросов промышленных предприятий и автомобильного транспорта изменяется количественное содержание пигментов листьев древесных растений, их состав и соотношение отдельных форм (Барахтенова, 1988; Сергейчик, 1994; Соловьева, 2003).

Загрязняющие вещества атмосферного воздуха оказывают неодинаковое воздействие на пигменты у разных видов растений. В работе А. Н. Никитиной (1998) показано, что в условиях антропогенного воздействия происходит повышение количества хлорофилла в листьях растений. Увеличение хлорофилла автор рассматривает как функцию, которая обеспечивает интенсивное обновление клеточных структур.

Выявлены факты снижения концентрации пигментов в условиях загазованности воздуха. О. С. Соловьевой (2003) показано, что в условиях городской среды (г. Йошкар-Ола) в ответ на различные типы загрязнений промышленных предприятий и автотранспорта уменьшается общее содержание хлорофилла у листопадных деревьев. Поступающие в клетки газообразные вещества вызывают усиление окислительных процессов, разрушение лабильных связей хлорофилла с белок-липидным комплексом, появление мономерных и молекулярных форм (Николаевский, 1998).

Данные о лабильности хлорофилла *a* и *b* в листьях при искусственной гумификации противоречивы. Одни авторы считают, что хлорофилл *a* оказывается более лабильным пигментом (Гетко, 1989), другие — хлорофилл *b* (Илькун, 1978; Никитина, 1998; Соловьева, 2003).

На образование пигментов влияет содержание воды в листьях (Никитина, 1998; Лещинская, 2003). Уменьшение или увеличение хлорофилла под влиянием дефицита воды зависит от силы действующего фактора и адаптивных способностей растений (Курбанова, 1992).

В работах В. И. Карасева (2000) и Т. В. Брагиной и др. (2004) показано, что при затоплении растений снижается интенсивность фотосинтеза и содержание хлорофилла. Уменьшение количества хлорофилла в листьях наблюдается при недостаточной обеспеченности элементами минерального питания растений (Карасев, 2000; Федяев, 2002; Синетова, 2006).

Изменение содержания хлорофилла является одним из показателей газоустойчивости растений (Никитина, 1998). По данным Т. Н. Годнева (1963), при самых различных воздействиях хлорофилл *a* оказывается более лабильным.

Каротиноиды, так же как хлорофиллы, играют важную роль в процессе фотосинтеза: входят в состав светособирающего комплекса.

Кроме того, они защищают молекулы хлорофиллов от фотоокисления, повышают устойчивость растений к неблагоприятным внешним воздействиям (Врян, 1996; Никитюк, 1999; Зотикова, 2001; Усманов и др., 2001; Маслова, 1993; Стрижалка, 2003; Ладьгин, 2004, 2006).

Универсальной реакцией растений на абиотический стресс является возрастание уровня ксантофиллов (Клоз, 2003; Филимонова, 2005). Выявлены высокие молярные соотношения ксантофиллов и хлорофиллов у растений, обитающих в экстремальных условиях высокогорий и тундры (Маслова, 1993). Повышение доли каротиноидов наблюдается при интродукции у менее приспособленных видов растений рода *Juglans* (Чупахина, 2005). Количество каротиноидов увеличивается при водном дефиците (Курбанова, 1992). Выявлено, что пул пигментов ксантофиллового цикла значительно больше у подтопленных саженцев (Клоз, 2003).

В научной литературе отмечены факты снижения концентрации каротиноидов в тканях растений, произрастающих в северных широтах и на высокогорье (Овчаров, 1964; Зотикова, 2001).

Приведенные литературные данные позволяют говорить о том, что фотосинтез и пигментная система листа неоднозначно реагируют на различные типы природных и антропогенных воздействий, что может быть связано с особенностями генотипа растений и спецификой действующего фактора. Процессы фотосинтеза и пигментный аппарат листьев ивовых почти не изучены, имеются лишь единичные работы в этом направлении исследований, в том числе на территории ХМАО — Югры.

1.2.2. Дыхание

Особую роль в процессе адаптации растений к факторам среды играет дыхание, которое является главным источником энергии для жизнедеятельности растений и центральным звеном общего метаболизма (Головки, 1999; Рахманкулова и др., 2003). Функциональные составляющие дыхания связаны с использованием энергии и интермедиатов дыхания для осуществления различных процессов, основными из которых являются рост и поддержание уже сформированных структур. Дыхание растений

является одним из важных физиологических факторов, обеспечивающих их продуктивность и рост (Головко, 1999; Федяев, 2002).

Наиболее высокие значения интенсивности дыхания имеют быстрорастущие виды, наименьшие — вечнозеленые лиственные и хвойные деревья. У светолюбивых растений уровень дыхания выше, чем у теневыносливых (Шенников, 1950; Лархер, 1978). Многим растениям или отдельным их органам свойственна низкая интенсивность дыхания даже в оптимальных для них условиях обитания (Чиркова, 2002).

В работе О. А. Семихатовой (2001) отмечается, что дыхание листьев наиболее хорошо изучено. Интенсивность дыхания листьев используется для характеристики растений разных видов, местообитаний, жизненных форм и является родоспецифическим признаком.

Максимальная интенсивность дыхания листьев наблюдается на ранних фазах развития листа; когда лист достигает 40—60% конечного размера, она снижается; осенние листья имеют самые низкие показатели дыхания (Головко, 1999; Семихатова, 2001). Снижение интенсивности дыхания во второй половине июня совпадает с периодом активного линейного роста. Таким образом, сезонная динамика скорости темного дыхания имеет два максимума — в начале и конце вегетации (Загирова, 2003).

Дыхание зависит от многих факторов внешней среды (Головко, 1999). Дыхательные затраты возрастают при недостатке некоторых элементов минерального питания (Головко, Гармаш, 1997; Evans, 1989), повышенном уровне азота (Головко, 1999; Федяев, 2002), выращивании растений на красном свете (Ушакова, 2005), повышении температуры (Tjoelker et al., 1999), прогрессирующем обезвоживании (Wilson et al., 1980), повышении концентрации CO₂ (Романова, 2005), засолении (Кузнецов, 2005).

Приспособительные изменения дыхания у растений, устойчивых к дефициту кислорода, влекут за собой сдвиги в белковом, гормональном, липидном метаболизме, составе и функциональных особенностях мембран, в работе систем регуляции (Чиркова, 2002).

По мнению Т. В. Чирковой (2002), низкая интенсивность дыхания отражает пониженную интенсивность обменных процессов и более экономное потребление кислорода, что позволяет растению

стабилизировать процесс дыхания, сохраняя его почти без изменений в условиях кислородного дефицита.

Интенсивность процесса дыхания тесно взаимосвязана с уровнем толерантности вида к стрессовому воздействию и является одним из средств оценки пластичности метаболизма и адаптационной способности растений (Семихатова, 2001; Рахманкулова, 2001, 2003; Федяев, 2002).

Стрессовые условия, подавляя общую метаболическую активность и рост, могут усилить дыхание репарации для синтеза специфических метаболитов, выполняющих защитные функции (Головки, 1999). Происходит перераспределение дыхательных затрат и изменение составляющих дыхания — снижение дыхания роста и возрастание дыхания поддержания и его адаптационной составляющей (Молдау, 1998; Рахманкулова, 2003).

В работах по изучению растений в экстремальных условиях Якутии, Кольского полуострова показано, что ночные дыхательные затраты оказываются минимальными — 3—5% (Егорова, 1994). В условиях северной тайги на дыхание листьев тратится 25,9% фотоассимилятов, что свидетельствует о положительном углеродном балансе в летний период (Бобкова, 2006). О. А. Семихатова (2001) считает, что большая пластичность метаболизма, в частности темного дыхания, характеризует виды с высокой адаптивной способностью.

Таким образом, анализ литературы показал, что процессы дыхания листьев растений рода ивовых практически не изучены, в том числе на территории ХМАО — Югры.

1.2.3. Водный режим

Водный режим является показателем адаптации растений и их сообществ к условиям среды (Clements, Goldsmith, 1924). Для каждого вида характерен свой уровень параметров водного режима, который является следствием разной реакции растений на экологические условия. Комплексное изучение основных параметров водного режима у растений разных экологических групп дает представление о путях адаптации к разной степени увлажнения, что имеет большое значение при определении их

фитоценотической роли в процессе развития растительного покрова (Панкратов, 2002).

Исторически сложилось три основных направления в изучении водного режима растений в природе. Одно из них связано с изучением роли воды в растительной клетке. Ученые второго направления рассматривают водный режим растений в тесной связи с его функциями: дыханием, фотосинтезом, обменом веществ и окружающей растению средой. Третье направление рассматривает водный обмен в связи с атмосферой и почвой (Бейдеман, 1974).

По состоянию водного режима, в частности водообмена, может быть установлена степень жизнеспособности древесных растений (Карасев, 2000).

Изучению водного режима рода *Salix* посвящены единичные работы (Смирнов, 1972; Паутова, 1975; Илькун, 1978; Кулагин, 1983, 1990, 1998; Соловьева, 2003; Захарова, 2005).

Содержание воды в листьях растений меняется в течение суток и сезона вегетации. Колебания водного баланса связаны с факторами окружающей среды и биологическими особенностями видов. К концу периода вегетации водный баланс ухудшается в связи с возрастными изменениями листьев, уменьшением водопоглощающих и водоудерживающих свойств биокolloидов тканей растений (Прокопьев, 2001; Панкратов, 2002).

В исследованиях Ю. И. Молотковского (1984) показано, что относительное содержание воды сравнительно низкое: у ивы плотносережчатой (*S. pycnostachya*) на берегу ручья (Таджикистан) при оптимальном и бесперебойном водоснабжении оно колеблется в пределах от 47—54% до 78—82%, в среднем составляет 64,5—68,7%.

Одним из главных показателей водного режима, имеющим большое значение при анализе адаптационных особенностей растений к условиям среды, является интенсивность транспирации (Никитина, 1998).

Транспирационная способность разных видов растений зависит от анатомо-морфологических и физиологических особенностей растений (внутреннего состояния растений, парциального давления углекислого газа в межклетниках, состояния гидратации, ионного баланса содержания определенных фитогормонов),

вида и возраста растения, условий окружающей среды (Лархер, 1978; Никитина, 1998; Прокопьев, 2001).

Пульсирующий характер транспирации связан с несоответствием между скоростью поглощения воды растениями из почвы и транспирацией, а также с адаптацией к недостатку влаги за счет изменения физических свойств цитоплазмы (Григорьев, 1993, 2003).

Различную способность к водоотдаче у видов, произрастающих в одних и тех же местообитаниях, связывают с их биологическими особенностями, характером водного питания (Генкель, 1967, 1975; Скворцов, 1986).

Наименьшую интенсивность транспирации имеют вечнозеленые хвойные (450—550 мг/дм²ч) и теневыносливые летне-зеленые (400—700 мг/дм²ч) деревья, наибольшую — злаки засушливых областей (600—3000 мг/дм²ч), двудольные травы солнечных местообитаний (1700—2500 мг/дм²ч). Промежуточное положение занимают двудольные травы затененных местообитаний (500—1000 мг/дм²ч), жестколистные вечнозеленые ксерофиты (500—1100 мг/дм²ч) и светолюбивые летне-зеленые деревья (800—1200 мг/дм²ч) (Прокопьев, 2001).

В работе В. Т. Паутовой (1975) показано, что ивы имеют высокую интенсивность транспирации. Ю. И. Молотковский (1984) выявил, что ива плотносережчатая относится к группе растений с широким диапазоном транспирационных потерь на протяжении дня. Интенсивность транспирации у *S. русnostaсnуа* при оптимальном водоснабжении на берегу ручья (Таджикистан) в июне составляет 180—670 мг/ч, в июле — 200—580 мг/ч, в августе — 150—480 мг/ч. Широта диапазона интенсивности транспирации предопределяет экологическую амплитуду распространения видов — она наиболее значительна у мезофитов и мезоксерофитов.

Большая разница в степени оводненности листьев за вегетацию указывает на значительную подвижность водного режима ивы плотносережчатой и на хорошо выраженную способность к обезвоживанию, что в известной степени и объясняет ее широкий экологический диапазон и приспособление к перенесению дефицита воды в почве (Молотковский, 1984).

В работах А. Ю. Кулагина (1993, 1998) представлены данные об интенсивности транспирации у *Salix alba* L., *S. cinerea* L., *S. triandra* L. (формы двуцветная и одноцветная), *S. dasyclados* Wimmer.,

Salix acutifolia Wild., *S. caprea* L., *S. viminalis* L. В утренние часы она варьирует в пределах 666,96—1373,0 мг/гч, в полдень — 1413,84—2191,68 мг/гч, в вечернее время — 874,14—1858,97 мг/гч.

Большое экологическое значение имеет не только общий уровень интенсивности транспирации, но и ее динамика в течение суток и на протяжении сезона вегетации (Генкель, 1967, 1975; Панкратов, 2002).

На протяжении суток водоотдача у растений лесной зоны достигает максимальных значений в 14—15 ч, иногда и в 17—18 ч (Антипов, 1970, 1979; Никитина, 1998; Панкратов, 2002), в условиях Центральной Якутии — в 10—11 и в 17—18 ч (Журавская, 2001).

Суточный ход транспирации в значительной степени зависит от условий увлажнения. При обильном водоснабжении растений ход транспирации следует за изменением освещенности, температуры и влажности воздуха. При недостатке влаги в полуденные часы наблюдается падение интенсивности транспирации в связи с закрыванием устьиц при начинающемся подвядании листьев. При большом дефиците воды послеполуденный подъем транспирации может быть выражен слабее или совсем отсутствовать (Паутова, 1975; Лархер, 1978; Бобровская, 1985; Прокопьев, 2001).

Сезонный ход водопотери может иметь переменный характер в зависимости от выпавших осадков или изменяться синхронно с напряженностью климатических факторов, если растение находится в условиях достаточного обеспечения почвенной влагой или при использовании им грунтовых вод (Никитина, 1998; Панкратов, 2002).

При большом запасе воды в почве транспирация даже в сухие годы уменьшается к концу лета постепенно. В сезонной динамике максимальная водоотдача может наблюдаться весной, в период летней засухи (Бобровская, 1985).

При высоком содержании влаги в почве интенсивность транспирации повышается вслед за изменениями в напряженности метеорологических факторов; при низком ее содержании (при засухе), несмотря на повышение температуры воздуха, интенсивность транспирации понижается. Интенсивность транспирации повышается с увеличением освещения и температуры воздуха при большой сухости воздуха (Морозов, 1950; Левицкий, 1965;

Лархер, 1978). Она снижается при улучшении минерального питания (Федяев, 2002; Pandey, Sharma, 1989).

Водный дефицит хорошо переносят растения, обладающие высокой степенью засухоустойчивости, они при сильном обезвоживании сохраняют процессы образования органического вещества (Кудоярова, 2007).

На интенсивность транспирации оказывает влияние концентрация углекислоты в воздухе (Прокопьев, 2001).

Факторы антропогенного воздействия изменяют уровень влагообеспеченности растений и фитоценозов в результате изменения физико-химических свойств почвы и атмосферы (Соловьева, 2003).

По данным Г. М. Илькуна (1990), содержание воды в листьях в условиях загрязнения атмосферы обычно снижается на 10—15%.

Н. В. Гетко (1989) указывает, что у растений под влиянием фитотоксикантов уменьшается скорость поглощения воды корнями.

Аэротехногенное загрязнение окружающей среды оказывает различное влияние на водный режим листьев видов рода *Salix*. В работе В.И. Захаровой (2005) показано, что в условиях загрязнения атмосферы у вида с высокой экологической пластичностью (*S. alba* L.) оводненность листьев незначительно возрастает, у вида с низкой экологической пластичностью (*S. ledebouhana* L.) — уменьшается. У аборигенных (*S. alba* L.) и интродуцированных (*S. ledebouriana* L.) видов в условиях загрязнения атмосферы наблюдается различное содержание воды.

Появление водного дефицита связано со снижением скорости поглощения воды корнями, потерей способности участков или целого листа регулировать расход воды на транспирацию (Соловьева, 2003), с нарушением механизмов регуляции интенсивности транспирации (устычная и кутикулярная) (Барахтенова, 1998) и разрушением структуры воскового слоя наружного покрова листовых пластинок (Сергейчик, 1994).

Содержание воды определяет концентрацию клеточного сока, сосущую силу, осмотическое давление, отношение растений к почвенной и атмосферной засухе (Никитина, 1998). По изменению данных показателей клеток можно судить об изменении водного баланса растений (Прокопьев, 2001).

Известно, что величина осмотического давления зависит от степени влагообеспеченности местообитаний. Повышение осмотического

давления наблюдается в условиях возрастающего действия засухи, повышения засоленности почв и свидетельствует об отрицательном водном балансе (Панкратов, 2002).

Ухудшение водного баланса быстро приводит к потере тургора, заметно повышая сосущую силу. Колебания сосущей силы видоспецифичны, различаются у разных групп растений и в большинстве случаев проявляются более резко по сравнению с колебаниями осмотического давления (Карасев, 2000; Прокопьев, 2001).

Количество свободной и связанной воды в растениях характеризует метаболическую активность в тканях и водоудерживающую способность, оно зависит от условий обитания растения и его физиологического состояния. Свободная вода является показателем ростовых процессов в организме растения, связанная отвечает за структуру цитоплазмы. Соотношение свободной и связанной воды является показателем интенсивности физиолого-биохимических процессов: чем больше это отношение, тем выше их интенсивность (Кузнецов, 2005).

Н. Н. Никитиной (1998) показано, что способность растений сопротивляться обезвоживанию при загазованности атмосферы токсическими газами, перераспределять фракционный состав воды в сторону увеличения связанной формы, временно снижая этим свою физиолого-биохимическую активность, служит показателем газоустойчивости.

У большинства изученных мезофитов отношение фракции свободной воды к связанной меньше единицы, что свидетельствует о высоком сопротивлении клеток к обезвоживанию (Юмагулова, 2007).

На основании многолетних исследований установлено, что в условиях загазованности атмосферы происходит понижение засухоустойчивости растений, выражающееся в снижении общего содержания воды, связанной воды, падении водоудерживающей способности. С усилением ксероморфности листьев происходит снижение газочувствительности растений (Никитина, 1998).

В регулировании водообмена растений значительную роль играют водоудерживающая и водопоглощающая способность. Виды растений различаются по водоудерживающей способности в условиях дефицита и нормального содержания воды.

Водоудерживающая способность позволяет растениям противостоять обезвоживанию и является интегральным показателем адаптивного метаболизма к условиям увлажнения. При дефиците воды водоудерживающая способность повышается, что связано с накоплением гидрофильных белков и осмотически активных веществ в цитоплазме. Водоудерживающая способность существенно меняется в онтогенезе растений (Тарчевский, 1993; Полевой, 2001).

Водоудерживающая способность является показателем устойчивости растений к экстремальным факторам (Николаевский, 1998).

Растения, обладающие повышенной водоудерживающей способностью, высокой теплоустойчивостью тканей листа, степенью упорядоченности структуры внутриклеточной воды, активной регуляцией температуры листа, оказываются более устойчивыми к действию атмосферной засухи и промышленного загрязнения среды (Соловьева, 2003).

Водопоглощающая способность растений зависит от степени развития корневых систем и сосущей силы клеток корня. Большое влияние на водоснабжение растений оказывают размеры, разветвленность корней и скорость ее развития, быстрое развитие корневой системы обеспечивает хорошую устойчивость к неблагоприятным условиям водного режима (Кузнецов, 2005).

Разные виды растений отличаются по величине сосущей силы клеток корня. В сухую погоду она возрастает, во влажную — уменьшается. Чем шире амплитуда колебания величины сосущей силы, тем лучше растения переносят резкие колебания влажности.

В работе А. Ю. Кулагина (1993) показано, что водоудерживающая способность побегов для ивы корзиночной и трехтычиновой была в мае 10—15%, для ив белой и серой в марте — 30—40%. Данным автором выявлено, что величины зимней водоудерживающей способности побегов характеризуют устойчивость к зимнему иссушению.

У разных групп растений водный баланс отличается. Г. Вальтер (Walter, 1960) предложил выделить два типа растений: гидростабильные и гидролабильные.

Гидростабильные виды сохраняют свой баланс в течение всего дня практически на одном уровне, их устьица чутко реагируют на водный дефицит, эти растения имеют развитую корневую систему

с хорошей водопроницаемостью. Уравновешенный водный режим характерен для хвойных деревьев, теневыносливых и некоторых светолюбивых древесных пород (Лархер, 1978).

Гидролабильные виды подвергаются опасности больших потерь воды и сильного повышения концентрации клеточного сока. Их протоплазма способна переносить без ущерба быстрые и значительные колебания гидратуры (Прокопьев, 2001).

Растения лабильного типа имеют преимущества по сравнению с видами со стабильным водообменом. У них многие показатели водного режима изменяются в широком диапазоне, могут приспособиться к широкой гамме условий водоснабжения и встречаются в самых разнообразных по увлажнению местах (Никитина, 1998).

Устойчивость водного режима растений определяется сбалансированностью между расходом воды на испарение и ее поступлением. Каждый вид индивидуален в адаптации к условиям водоснабжения: чем шире диапазон изменений условий водоснабжения, на которые растение в состоянии отреагировать, тем выше его адаптационные способности (Никитина, 1998).

В адаптации водообмена растений к условиям среды большое значение имеют особенности строения листьев (Кравкина, 1991; Кулагин, 1993).

Растения избегают высыхания благодаря наличию следующих механизмов: уменьшения потери воды на устьичную транспирацию, эффективной защиты от кутикулярной транспирации, уменьшению транспирирующей поверхности, запасаания воды и повышения способности проводить воду (Лархер, 1978).

Уменьшение площади листьев видов и экоформ растений северных районов осуществляется за счет ксероморфности клеток их тканей. Ксероморфная структура находится в прямой связи с дефицитом воды (Лархер, 1978). В условиях дефицита воды основным механизмом, обеспечивающим стабилизацию водного режима растений, является снижение транспирационной поверхности листьев. Кроме этого, происходит увеличение количества жилок листа и утолщение кутикулы.

В работах А. Ю. Кулагина (1990, 1993) показано, что ивы, произрастающие на сильно увлажненных почвах, характеризуются высоким уровнем транспирации и хорошо развитыми жилками. Высокое обилие устьиц у ивы корзиночной и ивы козьей сочетается

с густо опушенным нижним эпидермисом. У ивы белой и ивы остролистной устьица отмечаются на верхнем и нижнем эпидермисе, равные по толщине. У ивы белой густота жилок меньше, чем у ивы остролистной.

Благодаря глубокой корневой системе ива белая произрастает в высокой пойме и вне пойм. Ива остролистная засухоустойчива, не имеет столь мощной корневой системы и ксероморфность листа проявляется в большей густоте жилок (Кулагин, 1998).

Растения имеют приспособления, тормозящие испарение воды из клеток: восковой налет, плотные покровные ткани поверхности листьев, глубокое расположение устьиц в эпидермисе, уменьшение размеров устьиц и перемещение их на нижнюю поверхность листьев (Прокопьев, 2001).

У многих видов ив на поверхности листьев имеется покров из волосков, который сокращает испарение (Морозов, 1950).

Отмечается, что в экстремальных условиях произрастания, включая и техногенные, у растений происходит ксерофитизация листьев (Николаевский, 1989; Фролов, 1980; Барактенова, 1993), что способствует их большей газоустойчивости.

В работах А. Ю. Кулагина (1990, 1993) показано, что при увеличении антропогенного воздействия отмечается изреженность крон у ив, увеличение доли световых листьев в кроне, уменьшение листовой поверхности, утолщение листа, увеличение числа устьиц и уменьшение их размеров.

При оценке водного баланса растений в эколого-физиологических исследованиях используют значение реального или естественного водного дефицита (Слейчер, 1970; Панкратов, 2002). Величина водного дефицита дает возможность оценить степень напряженности водного обмена растений в разных экологических условиях (Генкель, 1975; Горышина, 1979; Бобровская, 1985; Панкратов, 2002).

Порог устойчивости растений к дефициту воды является видоспецифичным показателем. Растения разных экологических групп реагируют на увеличивающийся водный дефицит не одинаково. Физиологические процессы могут протекать с открытыми устьицами без заметных нарушений при сравнительно небольшой величине этого показателя — от 3 до 14%. Без ущерба переносится потеря воды до половины массы насыщения, показатель, вызывающий

серьезные нарушения, находится приблизительно между 1/4 и 3/4 общего содержания воды (Гетко, 1989; Соловьева, 2003).

Более низкий водный дефицит отмечен у растений с мощной корневой системой и низкой интенсивностью транспирации (Никитина, 1998).

Процесс транспирации и усвоение углерода — взаимозависимые процессы. Снижение степени открытости устьиц может лимитировать фотосинтетическую активность (Брагина, 2004).

При открытых устьицах диффузионные сопротивления внутри листа (и прежде всего сопротивление карбоксилирования) в большей степени ограничивает поглощение CO_2 , чем транспирацию. При закрытых устьицах поглощение CO_2 блокировано, однако вода может испаряться через кутикулу (Лархер, 1978).

В естественных условиях расход воды для фотосинтетического усвоения углерода меньше в ранние утренние часы, так как фотосинтез возрастает быстрее, чем транспирация. С увеличением температуры и снижением влажности воздуха потеря воды увеличивается (Прокопьев, 2001).

Важными показателями эффективности расходования воды являются коэффициент продуктивности транспирации и обратная ему величина — транспирационный коэффициент. Потребность в воде на образование единицы сухого вещества неодинакова у разных видов и сильно зависит от условий местообитания и сомкнутости фитоценоза (Лархер, 1978).

Показатели коэффициента продуктивности и транспирационного коэффициента в течение онтогенеза и в разных условиях обитания меняются (Никитина, 1998).

Значительное влияние на эффективность использования воды оказывают условия выращивания растений: чем лучше условия минерального питания и влагообеспечения растений, тем выше биопродуктивность и меньше расходуется воды на его создание. Растения, произрастающие в условиях техногенной среды, на создание единицы продукции расходуют больше воды (Гетко, 1989; Соловьева, 2003; Кузнецов, 2005).

Выявлено, что между степенью подвижности водообмена и продуктивностью фитомассы растений существует прямая зависимость. Высокопродуктивные виды характеризуются чрезвычайной подвижностью водного режима. Виды со сравнительно

низкой продуктивностью, напротив, отличаются малой подвижностью (Молотковский, 1984).

Анализ научной литературы показал, что исследования ивовых были в целом направлены на выявление видового состава ивовых сообществ, динамики и размещения их на территории Западной Сибири. Существуют сведения о продуктивности ивовых сообществ и запасах биомассы, в основном лесных типов, с указанием преимущественно запасов древесины.

В условиях Ханты-Мансийского автономного округа (средне-таежная подзона) эколого-физиологические особенности ивовых практически не изучены. Данные по вышеуказанному направлению на территории ХМАО — Югры отсутствуют, однако имеются единичные работы для других регионов Российской Федерации и сопредельных территорий (Коссович, 1956; Паутова, 1975; Тимофеев, 1975, 2003; Молотковский, 1984; Кулагин, 1998; Ефимов, 1999; Афонин, 2002, 2003, 2005; Валягина-Малютина, 2004). В связи с этим невозможно провести глубокий анализ эколого-физиологических особенностей ивовых на территории ХМАО — Югры.

Слабая изученность эколого-физиологических особенностей ив указывает на необходимость изучения данной проблемы, что является одной из важнейших задач с ресурсной и экологической точки зрения ввиду их широкого распространения и высокой средообразующей функции.

Глава 2

ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Город Нижневартовск находится на территории Нижневартовского района Ханты-Мансийского автономного округа Тюменской области, в среднем течении р.Обь, в пределах Западно-Сибирской равнины. Территория ХМАО заключена между 58° и 60° с.ш., 59° и 86° в.д. На северо-западе границы с Республикой Коми пролегают по генеральному водоразделу Европа — Азия.

Граница с Ямало-Ненецким автономным округом проходит по водораздельным пространствам Северо-Сосьвинской и Полуйской возвышенностей и Сибирских Увалов. На крайнем востоке границы округа с Красноярским краем разделяют водосборы Оби и Енисея, границы с Томской областью пролегают по водоразделу между широтным и субмеридиональными участками бассейна Средней Оби. На юге, в пределах Тюменской области, граница округа разделяет водосборы разных участков бассейна Нижнего Иртыша (в западной части) и бассейны Нижнего Иртыша и Средней Оби. На юго-западе округ граничит со Свердловской областью, границы в подавляющей части пролегают по крупным водоразделам (Экология., 1997).

2.1. Климат

Климат рассматриваемого района, который расположен в центральной, наиболее пониженной части Западной Сибири, континентальный. Основными климатообразующими факторами данного района являются западный перенос воздушных масс, влияние Евроазиатского континента, открытость к северу и доступ поступающим оттуда полярным массам воздуха.

Характерной особенностью климата является быстрая смена циклонов и антициклонов, продолжительная холодная зима (6 месяцев) с длительными морозами, сильными ветрами и метелью, устойчивым снежным покровом, короткое, сравнительно теплое лето, поздние весенние и ранние осенние заморозки (Экология., 1997).

Переходные сезоны очень короткие, с резкими колебаниями температуры. Территория района характеризуется недостаточной теплообеспеченностью. Суммарная солнечная радиация составляет в среднем 350 кДж/см^2 . Продолжительность солнечного сияния 1700—1800 ч/год (Лезин, 1995).

Температурный режим характеризуется низкими температурами и складывается под влиянием континентальности, условий прогревания и охлаждения суши и циркуляции воздушных масс, которые вызывают резкие повышения и понижения температуры. Среднегодовая температура воздуха составляет $-1,9^\circ\text{C}$. Самый холодный месяц в году — январь, среднемесячная температура которого составляет $-22,5^\circ\text{C}$. Наибольшее понижение температуры (абсолютный минимум) составил -57°C . Средняя температура самого теплого месяца (июль) составляет $+16,9^\circ\text{C}$. Абсолютный максимум температуры воздуха отмечается в июле $+34^\circ\text{C}$ (Состояние..., 2008).

Характерной особенностью температурного режима территории является короткий безморозный период до 110 дней в году. Число дней с устойчивыми морозами около 160 дней в году. Устойчивый переход средней суточной температуры через 0°C отмечается в конце апреля — мае, количество дней со среднесуточной температурой выше 0°C составляет 50—180. Во все летние месяцы возможны заморозки (Климатическая..., 1982).

По гидролого-климатическому районированию рассматриваемая территория относится к зоне избыточного увлажнения (Экология..., 1997). Атмосферное увлажнение района обусловлено западным переносом воздушных масс атлантического происхождения. За год выпадает от 500 до 790 мм осадков. Наибольшее количество осадков наблюдается в июле — августе, наименьшее — в феврале. По виду осадков больше половины годовой суммы выпадает в виде дождей, в основном в период с апреля по октябрь, до 30% — в виде снега. Относительная влажность воздуха в течение года 80%. Число дней с осадками 175—189 (Лезин, 1995).

Рассматриваемый район характеризуется продолжительным зимним периодом с устойчивым снежным покровом до 188 дней в году. Первый снежный покров появляется в первой декаде октября, устойчивый — образуется в среднем в третьей декаде октября.

Максимальная высота снежного покрова составляет 75 см. Разрушение снежного покрова начинается с середины апреля и заканчивается в начале мая. К началу снеготаяния запас воды в снежном покрове достигает наибольших значений — 120—140 мм. Наличие метелей связано с прохождением юго- и северо-западных циклонов (Климатическая..., 1982).

В течение года на рассматриваемой территории преобладают ветры западного (17,6%) и юго-западного (15,6%) направлений. Зимой господствуют ветры южных и юго-восточных направлений, летом — северных и с северной составляющей. Средняя годовая скорость ветра составляет 2,7 м/с. Наименьшие скорости ветра отмечаются в июле — августе и в середине зимы (Состояние..., 2003).

2.2. Почвы

Согласно почвенно-географическому районированию России (Хренов, 2002) рассматриваемая территория находится в Западно-Сибирской таежно-лесной области и относится к провинции северо- и среднетаежных почв. Преобладают гидроморфные минеральные, заболоченные и болотные почвы, распространенные даже на дренированных плакорах (Овечкина, 2002).

На породах тяжелого механического состава (суглинок), на слабодренированных водоразделах и в понижениях рельефа под хвойными, смешанными и лиственными лесами формируются подзолисто-глеевые почвы. В почвенном горизонте отмечается оглеение, обусловленное близким залеганием грунтовых вод. Для этих почв характерно наличие кислой реакции, небольшое содержание гумуса и низкое естественное плодородие (Смоленцев, 2002; Шепелев, 2007).

Торфянисто-подзолисто-глеевые почвы формируются на умеренно дренированных участках, под хвойными, смешанными и лиственными лесами с моховым, кустарниково-моховым или мохово-травяным наземным покровом. Развитие почв происходит в условиях дополнительного поверхностного увлажнения и близкого залегания верховодки. Для данных почв характерно наличие торфянистого горизонта. Мощность его варьирует от 20 до 30 см. Торфянистый горизонт препятствует поступлению и продвижению

атмосферной влаги вниз по профилю, тем самым замедляет действие Al-Fe-гумусового процесса. В почвенном профиле наблюдается оглеение (в иллювиальном горизонте и глубже), связанное с близким залеганием верховодки. Реакция среды кислая (Хренов, 2002).

Болотные торфяные и торфянистые почвы по характеру увлажнения, растительности и положению по рельефу разделяются на болотные верховые, низинные и переходные. Болотные верховые почвы развиваются на водоразделах и верхних террасах речных долин. Они формируются в условиях застойного увлажнения атмосферными водами под олиготрофной растительностью, произрастающей при почти полном отсутствии кислорода в воде, низком содержании питательных элементов и сильно кислой реакции. Болотные низинные почвы формируются в глубоких депрессиях рельефа на водораздельных равнинах, в понижениях речных террас, питание осуществляется минерализованными грунтовыми водами. Растительность эвтрофная и мезотрофная. Болотные переходные почвы по характеру питания и растительности занимают промежуточное положение между низинными и верховыми (Шепелев, 2007).

Аллювиальные почвы характеризуются регулярным затоплением паводковыми водами и отложением на поверхности почв свежих слоев аллювия. В непосредственной близости к водотокам, а также на отмелях и песчаных косах формируются примитивные аллювиальные почвы легкого механического состава. Аллювиальные дерновые почвы формируются под древесной и кустарниковой растительностью на возвышенных элементах рельефа поймы, при глубоком залегании грунтовых вод и преимущественно на аллювии легкого механического состава, часто слоистом. Они развиваются в условиях кратковременного увлажнения паводковыми водами (Васильев, Титов, 1998; Хренов, 2002).

Город Нижневартовск располагается вдоль р.Обь на дренированной суходольной залесенной местности и заболоченной территории, имеющей небольшой уклон в сторону реки. Отсыпка песком выполнена на торф и минеральный грунт. Местами была выполнена выторфовка болотных отложений. Мощность торфа в среднем составляет 1,5—3,5 м. Торф слабо- и среднеразложившийся, водонасыщенный (Состояние..., 2008).

2.3. Растительность

Территория Нижневартовского района располагается в пределах северной и средней подзон таежных лесов Западно-Сибирской равнины. Характер рельефа, почвообразующие породы, степень дренирования территории определяют состав растительных сообществ, различные сочетания лесных, болотных и луговых фитоценозов (Ильина, 1968). Повышенный гидроморфизм территории обусловил широкое распространение заболоченных лесов и болот. Основу древесной растительности составляют хвойные виды. В составе напочвенного покрова доминируют мхи. Леса на территории Нижневартовского района расположены на заболоченных низинах.

Растительность подзоны северной тайги на территории Нижневартовского района представлена преимущественно лиственнично-сосновыми и темнохвойно-лиственничными кустарничково-лишайниково-зеленомошными лесами с участками редкостойных заболоченных лесов и крупно- и плоскобугристых кустарничково-сфагновых болот (Состояние..., 1997).

Растительный покров средней тайги на территории Нижневартовского района характеризуется крупными массивами сосновых, лиственничных, елово-кедровых лесов, которые перемежаются с бугристыми грядово-мочажинными и грядово-озерковыми сфагновыми болотами. В подзоне средней тайги преобладают темнохвойные породы деревьев — ель, пихта, кедр. Кроме хвойных лесов часть территории занимают березово-осиновые. От северо-таежных типов эти леса отличаются более высокой продуктивностью (IV класса бонитета), большой высотой древостоя (Состояние..., 1997).

Леса занимают наиболее дренированные участки и мозаично размещены в пространстве или вытянуты неширокими лентами вдоль рек (Овечкина, 2002). В подлеске встречаются рябина сибирская, шиповник иглистый, ивы, малина. Травянисто-кустарничковый ярус образован брусникой, черникой, вереском, багульниковом, хвощом лесным, линнеей северной. Среди представителей таежного мелкотравья характерны майник двулистный, седмичник европейский. На опушках примешиваются лугово-лесные

виды: вейники, марьянник луговой, золотая розга (Состояние..., 1997; Кукуруичкин, 2008).

В поймах рек Нижневартовского района распространена лесная, кустарниковая и луговая растительность. Среди луговой растительности доминируют осоко-вейниковая, мятликовая, хвощевая и канареечниковые формации. В пойме р.Обь преобладают ивовые, тополевые, березовые с примесью хвойных, реже осиновые леса, а также сообщества кустарников (Васильев, Титов, 1998; Тюрин, 2004).

На молодом аллювии рек распространены ивовые и тополевые леса, кустарниковые сообщества, которые на более высоких уровнях поймы сменяются мелколиственными и светлохвойными породами. На надпойменных террасах мелколиственные леса сменяются сосновыми и лиственничными, в подлесках которых распространены ивы (Ильина, 1985; Васильев, Титов, 1998; Тюрин, 2004).

Значительные площади Нижневартовского района заняты вторичными лесами, представленными мелколиственными породами и кустарниками (береза, осина, ива). На территории г.Нижневартовска древесная и кустарниковая растительность представлена искусственными насаждениями, в основном состоящими из березы, осины, ивы, тополя (Состояние..., 2008).

Глава 3

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили с 2003 по 2007 гг. в период активной вегетации на растениях рода *Salix* на участках, расположенных на территории Нижневартовского района (*Приложение 1*). Первый участок расположен в прирусловой и центральной части поймы р.Обь и представлен пойменными ивняками, второй — сообществами осиново-березового леса в окрестностях г.Нижневартовска (I надпойменная терраса), третий находится на территории г.Нижневартовска в промышленной зоне (I надпойменная терраса) и представлен искусственными посадками ив вдоль улиц Кузоваткина, Ленина и Индустриальная.

Особенности освещенности, температурного режима, влажности воздуха и почвы, рН почвы на исследуемых участках за период 2003—2007 гг. представлены в табл. 1.

Таблица 1

Особенности температурного режима, влажности воздуха и почвы, рН почвы на исследуемых участках за период 2003—2007 гг.

Исследуемый участок	Освещенность, % от полной дневной	Температура, °С			Влажность, %		рН	
		почвы		воздуха	почвы	воздуха	почвы	
		до 20 см	25 см				до 20 см	25 см
Пойма р.Обь	100	25	13	25	39	43	6,5	5
Лесные сообщества	75	11	9	20	29	35	6	4
Город Нижневартовск	85	24	19	28	20	29	6,7	6,9

Физиологические и биохимические особенности ив изучали в течение вегетационного периода (июнь, июль и август) в дневной период времени, повторность исследуемых показателей семикратная. Для исследования использовали листья растений одного возраста, среднего яруса с южной части кроны.

3.1. Объекты исследования

В качестве объектов исследования были выбраны виды растений рода *Salix*: *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. alba* L., *S. cinerea* L., *S. lapponum* L., *S. caprea* L. (табл. 2). В пойме отсутствовала *S. caprea* L., в лесу — *S. alba* L., в городе — *S. lapponum* L. Данные виды широко распространены на территории ХМАО — Югры (*Приложения 2—9*).

Для исследования использовали 15—20 экземпляров растений каждого вида ив. Листья у кустарников и деревьев для исследования отбирали из средней части кроны. В среднем возраст растений составлял 17—20 лет. Возраст деревьев определяли на основе анатомических и морфологических признаков по методикам А. А. Корчагина (Полевая геоботаника, 1960).

Таблица 2

Список изученных видов ив
на территории Нижневартовского района

№	Название вида		ЖФ
	русское	латинское	
1	Ива корзиночная	<i>S. viminalis</i> L.	Кст
2	Ива розмаринолистная	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	Кст
3	Ива пятитычинковая	<i>S. pentandra</i> L.	Кст
4	Ива трехтычинковая	<i>S. triandra</i> L.	Кст
5	Ива белая	<i>S. alba</i> L.	Кст
6	Ива пепельная	<i>S. cinerea</i> L.	Кст
7	Ива лопарская	<i>S. lapponum</i> L.	Кст
8	Ива козья	<i>S. caprea</i> L.	Дер

Примечание. ЖФ — жизненная форма (Коропачинский, 2002): Кст — кустарник, Дер — дерево.

3.2. Методы исследования

Фотосинтез и дыхание. Фотосинтез и дыхание определяли газометрическим методом. Для измерения скорости CO_2 -газообмена листьев растений использовали инфракрасный газоанализатор Infracit III (Германия) со шкалой 0—0,1%. В камере, где находились листья растений, автоматически поддерживалась концентрация

CO₂ в пределах от 0,045 до 0,055%. В результате на ленте самописца получали кривую, по которой автоматически определялось Δt — время убыли концентрации CO₂ (0,055—0,045) в процессе фотосинтеза. Поскольку объем камеры и плотность CO₂ постоянны, то единственной переменной при определении фотосинтеза является время Δt. Формула CO₂ для расчета скорости газообмена имеет вид (Шлык, 1965; Гавриленко, Жигалова, 2003):

$$P = 220 / \Delta t, \text{ мг CO}_2 \text{ ч}^{-1} \text{ м}^{-2} \text{ листьев.}$$

Для определения скорости суммарного дыхания (ΣR) (фотодыхание в величину не входит) отключали автоматическую подачу CO₂ 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 CO₂. 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):

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

Кинетику дыхания измеряли в течение 1,0 ч после выключения света. Диапазон концентраций CO₂ от 0,03 до 0,08% почти не оказывает влияния на активность окислительных процессов у растений. 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 (Мурей, Величков, 1981).

Значение энергетического коэффициента (ИФ/ИД) рассчитывали как отношение интенсивности фотосинтеза к интенсивности темнового дыхания (Усманов, 2001).

Фотосинтетические пигменты. Для извлечения фотосинтетических пигментов брали среднюю пробу из измельченных листовых пластинок (0,5 г) с удаленными крупными листовыми жилками, которые собирали с разных растений. Листья экстрагировали

85% ацетоном до полного выделения пигментов. Экстракт пигментов фильтровали, 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 *a*), $\lambda = 644$ нм (хлорофилл *b*), $\lambda = 452,5$ нм (сумма каротиноидов). Концентрацию хлорофиллов ($C_a C_b$) и каротиноидов ($C_{\text{кар}}$) рассчитывали по формуле Реббелена (Гавриленко, Жигалова, 2003):

$$\begin{aligned}C_a &= 10,3 \times D_{663} - 0,918 \times D_{644}, \\C_b &= 19,7 \times D_{644} - 3,87 \times D_{663}, \\C_{a+b} &= 6,4 \times D_{663} + 18,8 \times D_{644}, \\C_{\text{кар}} &= 4,75 \times D_{452,5} - 0,226 \times C_{a+b},\end{aligned}$$

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

На основе данных по содержанию хлорофиллов *a* и *b* рассчитывали величину пигментов светособирающего комплекса и реакционного центра в хлоропластах по методике предложений Thornber J. P. (1975), Kura-Hotta M., Saton K. и Katon S. (1987). Для этого рассчитывали сумму хлорофиллов *a* и *b*. Затем по формуле $Xlb + Xlb \times 1,2$ определяли содержание хлорофиллов *b* в светособирающем комплексе и находили процент содержания хлорофилла *b* от общей суммы хлорофиллов. Доля хлорофиллов *b* в светособирающем комплексе свидетельствует о световых условиях произрастания растений. В более световых условиях процент этот будет меньше. Величину пигментов реакционного центра

определяли как результат разницы светособирающего комплекса из общей величины данных показателей, взятых за 100% .

Значение ассимиляционного коэффициента (ИФ/ОбщП) рассчитывали как отношение интенсивности фотосинтеза к общему содержанию пигментов в листьях (Усманов, 2001).

Водный режим. Содержание воды в органах изучали в течение дня в 8, 10, 12, 14, 16, 18 и 20 часов. Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания (Медведев, 1996).

Продуктивность транспирации определяли по количеству сухого вещества, образовавшегося единицей площади листа при испарении единицы воды, транспирационный коэффициент — по количеству воды, потраченной на транспирацию при образовании единицы сухого веса листьев.

Водоудерживающую и водопоглощающую способность определяли по времени завядания срезанных листьев (Полевой и др., 2001). Для опыта отбирали по 25—30 здоровых, полностью развернувшихся листьев, имеющих одинаковое местоположение на растениях. Из листьев каждого вида брали шесть навесок (0,5—1 г), в каждую включали средние части трех-четырех листьев. Пробы листьев раскладывали последовательно на сетки, которые помещали в термостат, где устанавливали постоянную температуру воздуха 22°C. 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 в сушильный шкаф при 105°C на 3 ч и 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 (a) 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.

Содержание свободной и связанной воды определяли по методике Н. А. Гусева (1982). Навеску — 0,15 г исследуемых листьев — помещали в 1,5 мл раствора сахарозы (30%) на 2 часа. За это время свободная вода из листьев переходит в раствор сахарозы. Концентрацию раствора сахарозы до опыта и после выдерживания высечек листьев определяли при помощи рефрактометра. Прочно связанная вода с высокополимерными соединениями клетки остается в листьях. В параллельной навеске определяли общее количество воды в листьях (в процентах от сырой массы навески), по разности между количеством общей воды и свободной находили содержание связанной воды.

Математические методы обработки данных. Статистическую обработку данных вели с использованием пакета прикладных программ Statistica 11.5; Excel 2007 из пакета Microsoft Office XP.

Для оценки различий между разными группами видов использовали критерии Стьюдента (Наследов, 2005). Оформление картографического материала проводили с помощью ГИС-технологий MapInfo 7.8.

Глава 4

ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SALIX* В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

4.1. Особенности фотосинтеза

Ивы характеризуются высокой продуктивностью и скоростью ростовых процессов (Морозов, 1950; Правдин, 1952; Бокк, 1972; Скворцов, 1986; Васильев, 1990; Кулагин, 1998; Валягина-Малютина, 2004), что, возможно, связано с особенностями их фотоассимиляции. Результаты изучения интенсивности фотосинтеза подтвердили данное предположение.

4.1.1. Суточные кривые фотосинтеза

Суточные кривые фотосинтеза в июле в различных условиях обитания (пойма, лес, город) отличались по интенсивности фотосинтеза и ходу кривых (рис. 1а, 1б, 1в). В пойме р.Обь они имели одновершинный характер, пик которых приходился на 12 ч у всех изученных видов, т.е. в данных условиях явление полуденной депрессии не наблюдалось. Это говорит о том, что в пойме величина фотосинтеза не лимитируется накоплением продуктов фотосинтеза и содержанием воды в листьях. Величина фотосинтеза у разных видов варьировала в середине дня от $42,40 \pm 0,61$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ у *S. lapponum* L. до $49,30 \pm 0,52$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ у *S. viminalis* L. (рис. 1а). Остальные виды по величине фотосинтеза занимали промежуточное положение.

В лесу суточные кривые фотосинтеза ив были двухвершинными. Явление полуденной депрессии наблюдалось в 14 ч, в 12 и 16 ч — пики фотосинтеза. Полуденную депрессию фотосинтеза вызывают перегрев листа, обезвоживание тканей, закрытие устьичных щелей, накопление в клетках ассимилятов (Кузнецов, 2005).

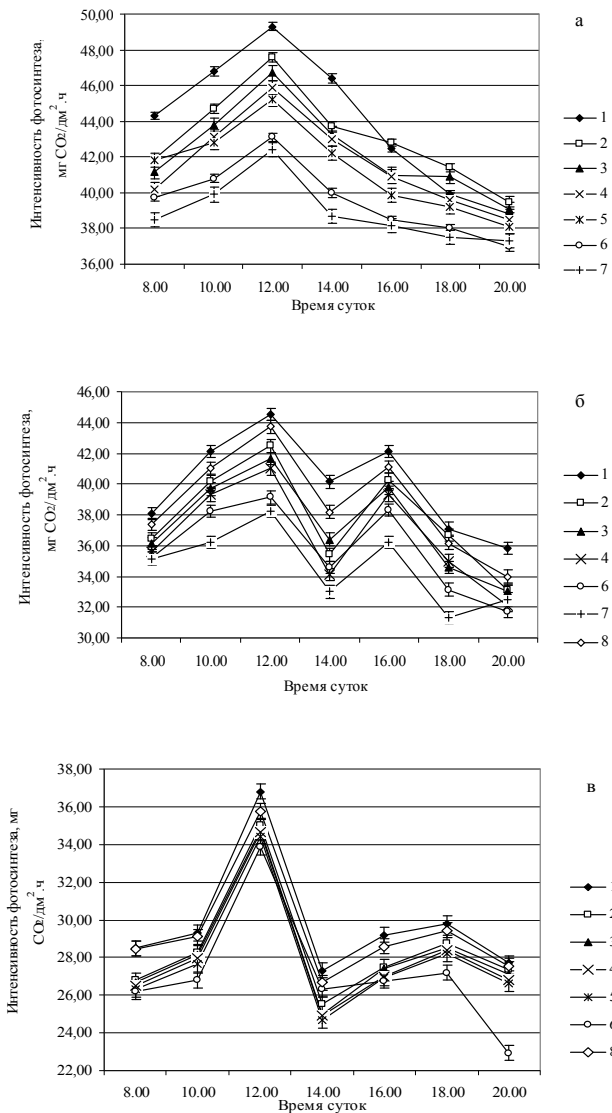


Рис. 1. Суточные кривые интенсивности фотосинтеза листьев ив в июле: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. sarcea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

Интенсивность фотосинтеза у ив в лесу была ниже, чем в условиях поймы р.Обь, и колебалась от минимального значения $38,24 \pm 0,47$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ у *S. lapponum* L. до максимального $44,50 \pm 0,42$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ у *S. viminalis* L. (рис. 1б). Второй пик фотосинтеза в 16 ч был ниже первого. Диапазон варьирования фотосинтеза в это время суток составлял от $42,14 \pm 0,49$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ у *S. viminalis* L. до $36,20 \pm 0,45$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ у *S. lapponum* L.

Таким образом, в лесных сообществах интенсивность фотосинтеза у ив была снижена по сравнению с растениями поймы. Ход кривых фотосинтеза двухвершинный.

Результаты исследований показывают, что условия в лесных сообществах менее благоприятны для протекания фотосинтеза изученных видов. Можно предположить, что в лесу ухудшаются условия освещения, возникает конкуренция за воду и элементы минерального питания, меняется температурный режим (Таран, 2004).

В условиях города суточные кривые фотосинтеза у ив также были двухвершинные с пиками в 12 и 18 ч. Явление депрессии, как и у кривых в лесных сообществах, наблюдалось в 14 ч, однако оно было более глубоким. Перепад значений фотосинтеза между 12 ч и 14 ч у *S. viminalis* L. составлял от $36,80 \pm 0,63$ до $27,30 \pm 0,49$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$, *S. rosmarinifolia* L. — от $35,99 \pm 0,51$ до $25,54 \pm 0,62$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$, *S. cinerea* L. — от $33,85 \pm 0,67$ до $26,30 \pm 0,64$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ и *S. caprea* L. от $33,75 \pm 0,43$ до $26,67 \pm 0,55$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$. Вторая часть кривых фотосинтеза в условиях города имела слабо выраженный пик в 18 ч (рис. 1в).

Значения фотосинтеза для отдельных видов в условиях города имели такую же закономерность, что в пойме р.Обь и лесных сообществах, т.е. максимальный фотосинтез был у *S. viminalis* L., минимальный — у *S. lapponum* L., средние значения — у *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. alba* L., *S. cinerea* L. и *S. caprea* L. (рис. 1а, 1б, 1в).

В городской среде в течение дня перепады функциональной активности в первую половину дня были выражены резко, во второй — слабее, чем в других условиях. Интенсивность фотосинтеза на территории города у ив снижалась в среднем на 39%, по сравнению с растениями поймы р.Обь. Полученные результаты о снижении фотосинтетической активности листьев ив в условиях города подтверждают литературные данные (Карасев, 2000; Нефедова,

2003; Соловьева, 2003; Таран, 2004). Факт снижения интенсивности фотосинтеза, появление двухвершинных кривых показывает, что в городе фотосинтез лимитирован внешними факторами. В работах ряда авторов показано, что в городской среде присутствуют различные токсиканты, наблюдается уплотнение почвы и разрушение ее структуры, в том числе порозности, снижается содержание воды и кислорода в почве, сокращается интенсивность освещения (Головкин, 1999; Федяев, 2002; Таран, 2004; Пшибытко, 2006). Нами получены данные о снижении интенсивности фотосинтеза в городских посадках ив и лесных сообществах, что, вероятно, связано с повышением температурного режима, снижением содержания воды в почве, а в городе еще и с наличием поллютантов.

Если полученные результаты о значении интенсивности фотосинтеза в течение дня усреднить по конкретным видам и выразить эти изменения в процентах к значениям фотосинтеза в пойме р.Обь, которые мы приняли за 100%, то можно представить обобщенные суточные кривые фотосинтеза для ив в лесных сообществах и городе (рис. 2).

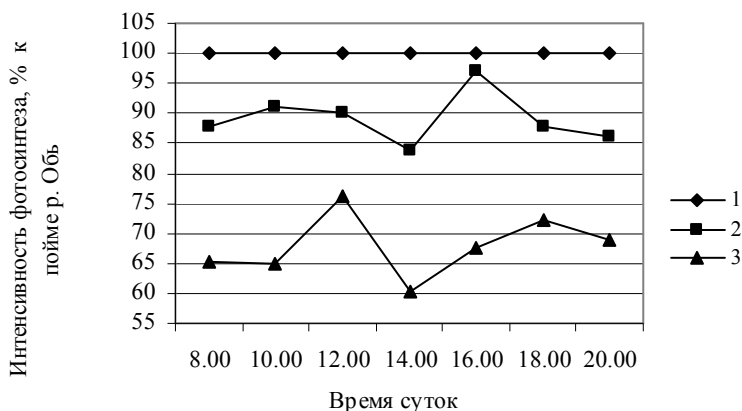


Рис. 2. Усредненные суточные кривые фотосинтеза листьев ив в июле: лесные сообщества (2), город (3) в процентах к значениям фотосинтеза в пойме р.Обь (1)

Полученная динамика изменения фотосинтеза у ив показывает, что в лесных сообществах он снижается в среднем 10—15% по отношению к значениям в пойме р.Обь. Перепады изменения интенсивности фотосинтеза в лесу в первой половине дня плавные, во второй — более резкие. Такой ход кривой, возможно, обусловлен изменением температурного режима в лесу. В первой половине она повышается постепенно, во второй более быстро снижается, что вызывает появление второго пика.

В условиях города сокращение интенсивности фотосинтеза у растений составляло в среднем от 23% в 12 ч до 35—40% в другие часы суток. Данная кривая имела значительные колебания в первой половине дня и плавные изменения во второй (рис. 2). Показано, что в городской среде температурный режим воздуха и почвы выше, чем в пойме, а содержание воды в почве ниже (Иванова, 2007), что, вероятно, и определяет особенности хода суточной кривой на территории города.

На основе полученных результатов мы делаем заключение, что ход суточных кривых фотосинтеза отражает условия благоприятствования или неблагоприятствования для жизнедеятельности растений рода *Salix* и может служить индикатором состояния среды обитания. В лесных сообществах, и особенно на территории города, интенсивность фотосинтеза сокращалась. Среди изученных видов ив самые высокие значения интенсивности фотосинтеза были у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L. и *S. cinerea* L., *S. lapponum* L., *S. caprea* L. имели самую низкую фотосинтетическую способность, остальные виды занимали промежуточное положение.

4.1.2. Сезонные кривые фотосинтеза

Наиболее высокие значения фотосинтеза у изученных видов ив в различных условиях среды (пойма р.Обь, лес, город) в течение периода вегетации были в июле (рис. 3а, 3б, 3в; Приложение 10). Кривые изменения фотосинтеза на протяжении летнего сезона имели одновершинный характер. Таким образом, июль для протекания фотосинтеза у ив в различных условиях (территория города, лес, пойма) был самым благоприятным.

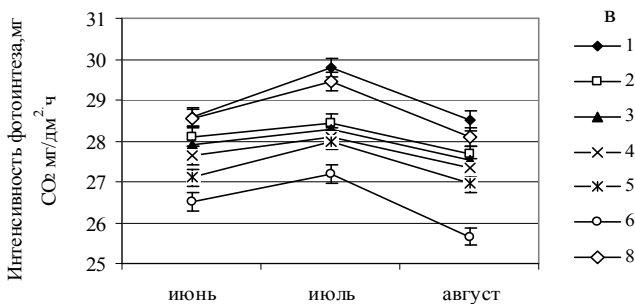
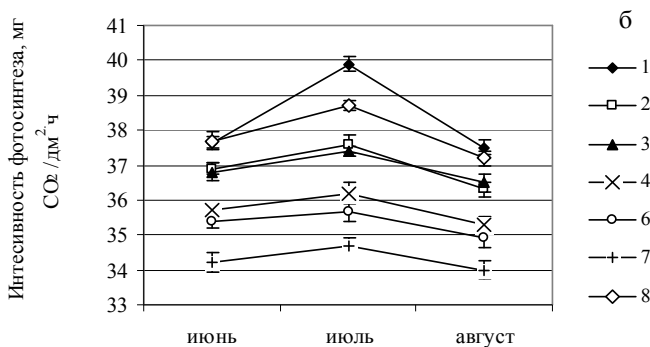
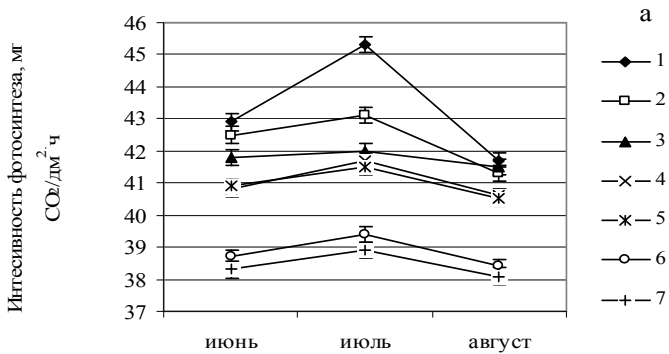


Рис. 3. Сезонные кривые фотосинтеза листьев ив: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р. Обь, б — лесные сообщества, в — город

В течение всего периода вегетации высокие показатели фотосинтеза имели растения, растущие в пойме р.Обь (рис. 3а), второе место занимали растения леса (рис. 3б), на территории города фотосинтез значительно снижался (рис. 3в).

Например, у ив, произрастающих в пойме р.Обь, интенсивность фотосинтеза в течение летних месяцев варьировала от $38,1 \pm 0,52$ в июне до $45,3 \pm 0,53$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ в июле. Ивы, произрастающие в лесу, имели фотосинтез от $34,0 \pm 0,45$ до $39,9 \pm 0,47$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$. На территории города показатели фотосинтетической активности уменьшались и составляли от $25,66 \pm 0,44$ до $29,8 \pm 0,46$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$.

Интенсивность фотосинтеза у ив в разных условиях произрастания была достаточно высока в течение всего периода вегетации (Лархер, 1978; Кузнецов, 2005). Высокая функциональная активность фотосинтетического аппарата, возможно, является одним из основных факторов, обеспечивающих ивам большую продуктивность и скорость ростовых процессов.

По мнению ряда авторов (Любименко, 1963; Заленский, 1963, 1977), важнейшей характеристикой ассимиляционной деятельности растений считается максимальная фотосинтетическая активность. Этот показатель генетически детерминирован для каждого вида растения и проявляется при оптимальном сочетании факторов внешней и внутренней среды. Если считать, что в пойме р.Обь условия для протекания фотосинтеза приближаются к оптимальным, то в лесных сообществах и городе снижение фотосинтеза, возможно, связано с действием неблагоприятных факторов. На территории города такими факторами являются: загрязненность воздуха, повышение температуры, снижение воды в почве. Данная закономерность отмечена в работах исследователей (Слемнев, 1996; Соловьева, 2003).

Таким образом, интенсивность фотосинтеза у изученных видов ив в течение летнего сезона с июня по август изменяется по одновершинной кривой, зависит от условий обитания. Наиболее высокие показатели фотосинтетической активности имели растения в пойме р.Обь. В этих условиях интенсивность фотосинтеза в среднем составляла $41,54 \pm 1,88$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$. У ив, произрастающих в лесу, фотосинтетическая активность была меньше — $39,01 \pm 1,88$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$, на территории города она снижалась до

28,53+0,82 мг СО₂/дм²ч. Полученные результаты согласуются с литературными данными: в неблагоприятных условиях среды, в том числе в условиях города, снижается фотосинтетическая активность и биологическая продуктивность растений (Соловьева, 2003).

Самые высокие показатели фотосинтеза у ив были в июле, в августе фотосинтез снижался, что связано с постепенным затуханием физиологических процессов у растений в онтогенезе (Веретенников, 1987; Ладанова, 1992; Прокопьев, 2001; Загирова, 2003; Медведев, 2004).

Сравнительный анализ средних значений интенсивности фотосинтеза среди изученных видов рода *Salix* разных мест обитания выявил, что максимальные значения характерны для *S. viminalis* L., *S. caprea* L., *S. rosmarinifolia* L. и *S. pentandra* L. Более низкие значения фотосинтетической активности характерны для *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L. Промежуточное положение занимали *S. triandra* L. и *S. alba* L. Интенсивность фотосинтеза изученных видов, возможно, определяется особенностью их генотипа и экологической валентностью.

Показатели фотосинтеза у всех видов ив достаточно высоки. Полученные результаты об интенсивности фотосинтеза ив согласуются с литературными данными о средних значениях накопления органического вещества в листьях листопадных деревьев и кустарников (Лархер, 1978). Сравнительный анализ литературных данных (Лархер, 1978; Вяль, 2007) и проведенных нами исследований (Иванова, 2003) показал, что изученные представители рода *Salix* в среднем имели более высокую величину фотосинтеза в течение вегетационного периода, чем листья березы и осины.

Большинство изученных видов ив имеют широкий ареал распространения, т.е. характеризуются высокой экологической пластичностью (Крылов, 1963; Бокк, 1972; Скворцов, 1986). Наши данные о параметрах суточной и вегетационной активности листьев подтверждают этот факт. Высокая экологическая пластичность ив обеспечивает возможность их адаптации к разным условиям обитания (пойма, лес, город).

4.2. Пигментный состав

Интенсивность процесса фотосинтеза и продуктивность растений зависит от общего содержания пигментов, их качественного состава и количественного соотношения (Мокроносов, 1983; Цельникер, 1994; Воронин, 1995; Маслова, 2003). Содержание пигментов в листьях растений является параметром, который хорошо реагирует на изменение факторов окружающей среды, в том числе антропогенных (Заленский, 1977; Нефедова, 2003; Соловьева, 2003; Жиров и др., 2007).

Общее содержание пигментов в листьях ив в разных условиях обитания изменялось от $2,69 \pm 0,02$ до $8,31 \pm 0,05$ мг/г (рис. 4а, 4б, 4в). В пойме р.Обь они имели более высокое содержание пигментов (рис. 4а). Максимальные значения данных показателей выявлены у *S. viminalis* L. ($8,31 \pm 0,05$ мг/г) и *S. rosmarinifolia* L. ($7,60 \pm 0,06$ мг/г), наименьшие — *S. alba* L. ($6,05 \pm 0,02$ мг/г), *S. cinerea* L. ($6,07 \pm 0,05$ мг/г) и *S. lapponum* L. ($5,87 \pm 0,05$ мг/г). Промежуточное положение занимали *S. pentandra* L. ($6,76 \pm 0,03$ мг/г) и *S. triandra* L. ($6,51 \pm 0,05$ мг/г).

В лесных сообществах количество пигментов в листьях ив колебалось в среднем от $2,91 \pm 0,04$ до $4,76 \pm 0,06$ мг/г (рис. 4б). Больше всего пигментов имели листья *S. viminalis* L. ($4,76 \pm 0,06$ мг/г) и *S. carnea* L. ($4,38 \pm 0,03$ мг/г), у *S. lapponum* L. их содержание снижалось ($3,81 \pm 0,05$ мг/г). Остальные виды занимали среднее положение: *S. rosmarinifolia* L. ($3,97 \pm 0,04$ мг/г), *S. pentandra* L. ($3,56 \pm 0,03$ мг/г), *S. triandra* L. ($3,56 \pm 0,02$ мг/г) и *S. cinerea* L. ($3,40 \pm 0,01$ мг/г).

В условиях города общее количество пигментов в листьях ив снижалось по сравнению с поймой в два раза и составляло $2,69 \pm 0,05$ — $3,28 \pm 0,03$ мг/г (рис. 4в). Закономерности содержания пигментов по отдельным видам были идентичны с данными, полученными для растений, произрастающих в пойме р.Обь и лесных сообществах (рис. 4а, 4б). Самые высокие значения содержания пигментов мы наблюдали у *S. viminalis* L. ($3,28 \pm 0,04$ мг/г), *S. carnea* L. ($3,07 \pm 0,07$ мг/г) и *S. rosmarinifolia* L. ($3,06 \pm 0,02$ мг/г). Промежуточное положение занимали *S. pentandra* L. ($2,83 \pm 0,05$ мг/г), *S. triandra* L. ($2,76 \pm 0,03$ мг/г) и *S. alba* L. ($2,77 \pm 0,02$ мг/г). У *S. cinerea* L. было выявлено наименьшее содержание пигментов ($2,70 \pm 0,04$ мг/г). Значительные изменения общего содержания фотосинтезирующих пигментов в условиях антропогенной среды отмечены другими авторами (Соловьева, 2003; Жиров и др., 2007).

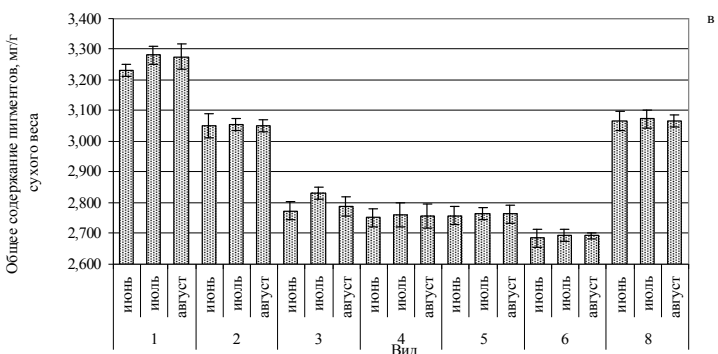
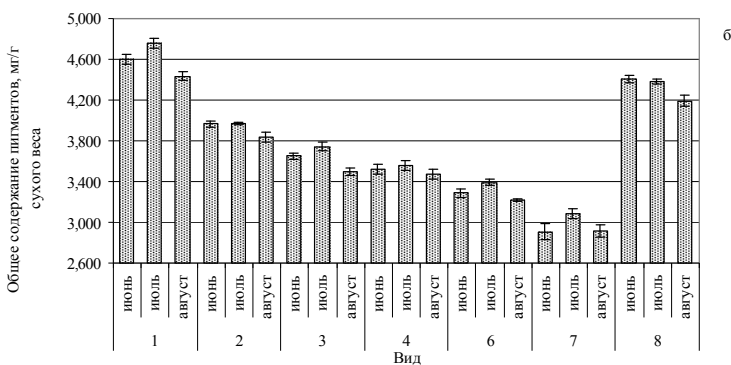
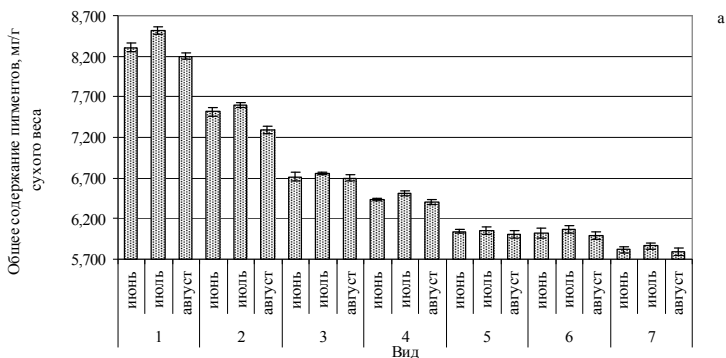


Рис. 4. Динамика изменения общего содержания пигментов в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

Количественное содержание пигментов у ив изменялось и в течение вегетационного сезона. Наиболее высокие показатели в содержании пигментов мы наблюдали в июле, количество пигментов повышалось с момента формирования листа, достигало максимума в июле, потом снижалось к концу вегетации. Подобная закономерность отмечена для листьев березы в насаждениях г.Самары (Лещинская, 2003).

Данные о содержании пигментов положительно коррелируют с результатами изучения сезонной динамикой фотосинтеза (табл. 1). Интенсивность фотосинтеза у ив, как ранее отмечено, также была самой высокой в июле (рис. 3а, 3б, 3в). Возможно, это связано с тем, что к июлю заканчивается формирование фотосинтетического аппарата листьев (Гетко, 1989; Соловьева, 2003; Григорьев, 2003; Лещинская, 2003). Кроме того, необходимо отметить, что июль более благоприятен по температурным условиям для роста растений в условиях Среднего Приобья (Состояние..., 2008). В августе происходит снижение количества фотосинтезирующих пигментов у изученных видов ив на всех исследуемых площадках (рис. 3а, 3б, 3в).

Содержание пигментов в листьях ив, как отмечалось, было различным у отдельных видов и в течение вегетационного сезона, условия обитания также оказывали значительное влияние на их накопление. Самые высокие показатели данного параметра были в пойме р.Обь (рис. 4а). Например, у *S. viminalis* L. количество пигментов в листьях составляло в пойме р.Обь $8,20 \pm 0,04$ — $8,31 \pm 0,05$ мг/г, в лесных сообществах — $4,44 \pm 0,04$ — $4,76 \pm 0,06$ мг/г, в городе — $3,28 \pm 0,04$ мг/г; у *S. rosmarinifolia* L. — $7,52 \pm 0,03$ — $7,60 \pm 0,06$ мг/г, $3,84 \pm 0,02$ — $3,97 \pm 0,04$ мг/г, $3,05 \pm 0,04$ — $3,06 \pm 0,02$ мг/г соответственно.

В условиях леса и города содержание пигментов снижается. Уменьшение общего содержания пигментов в листьях ив в лесу и городе может быть связано с ухудшением условий обитания: водообеспечения, освещения, действием на растения в городской среде различных поллютантов, в том числе тяжелых металлов (Кулагин, 1993; Никитина, 1998; Соловьева, 2003; Ладатко, 2005).

В работе В. К. Жирова, Е. И. Голубева и др. (2007) показано, что в условиях усиления антропогенной нагрузки общее содержание пигментов в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.),

пушистой (*Betula rubescens* Ehr.) и сосны обыкновенной (*Pinus selvestris* L.) было снижено.

Таким образом, наибольшие значения количества пигментов выявлены у видов в пойме р.Обь (рис. 4а), наименьшие — в условиях г.Нижевартовска (рис. 4в).

Анализ научной литературы показывает, что количественные и качественные изменения в синтезе фотосинтезирующих пигментов являются важным фактором адаптации растений к различным экологическим условиям (Жиров и др., 2007). Факторы стрессового воздействия оказывают значительное влияние на их образование. Результаты исследований, проведенных М. Д. Кушниренко (1984), выявили, что дефицит воды приводит к нарушению состояния мембранной системы хлоропластов, изменению содержания пигментов и, как следствие, — к нарушению фотосинтетической активности. В работе С. А. Сергейчик (1994) отмечено, что виды с повышенной газочувствительностью отличаются большей степенью уменьшения содержания хлорофилла, каротиноидов и нарушения прочности связи хлорофилла с белок-липидным комплексом по сравнению с газоустойчивыми видами.

Условия среды оказывали влияние на количественное соотношение отдельных групп пигментов в листьях ив.

В условиях поймы р.Обь в течение всего периода вегетации содержание хлорофилла *a* было максимально (рис. 5а). Среди отдельных видов их содержание выше у *S. viminalis* L. ($5,88 \pm 0,02$ — $5,99 \pm 0,03$ мг/г) и *S. rosmarinifolia* L. ($5,22 \pm 0,04$ — $5,39 \pm 0,05$ мг/г). Меньше хлорофилла *a* имели *S. cinerea* L. ($4,18 \pm 0,04$ — $4,22 \pm 0,03$ мг/г) и *S. lapponum* L. ($4,00 \pm 0,02$ — $4,02 \pm 0,03$ мг/г). Остальные виды ив по содержанию хлорофилла *a* занимали промежуточное положение. В условиях леса и, особенно, города их содержание сокращалось (рис. 5б, в).

Закономерности в содержании хлорофилла *b* в листьях растений разных мест обитания были такие же, что и для хлорофилла *a* (рис. 6а, 6б, 6в).

Динамика изменения каротиноидов имела другую закономерность (рис. 7а, 7б, 7в). Ивы в условиях г.Нижевартовска имели максимальные значения данных пигментов в листьях, в лесу и пойме их количество было ниже.

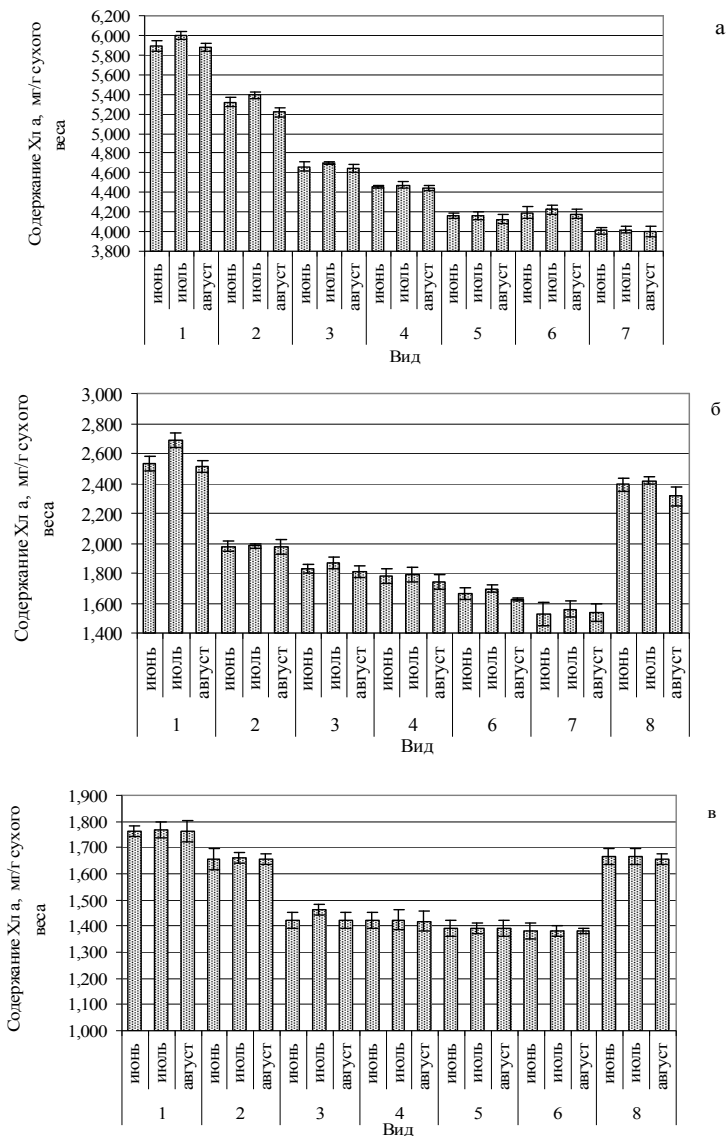


Рис. 5. Динамика изменения содержания хлорофилла *a* в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

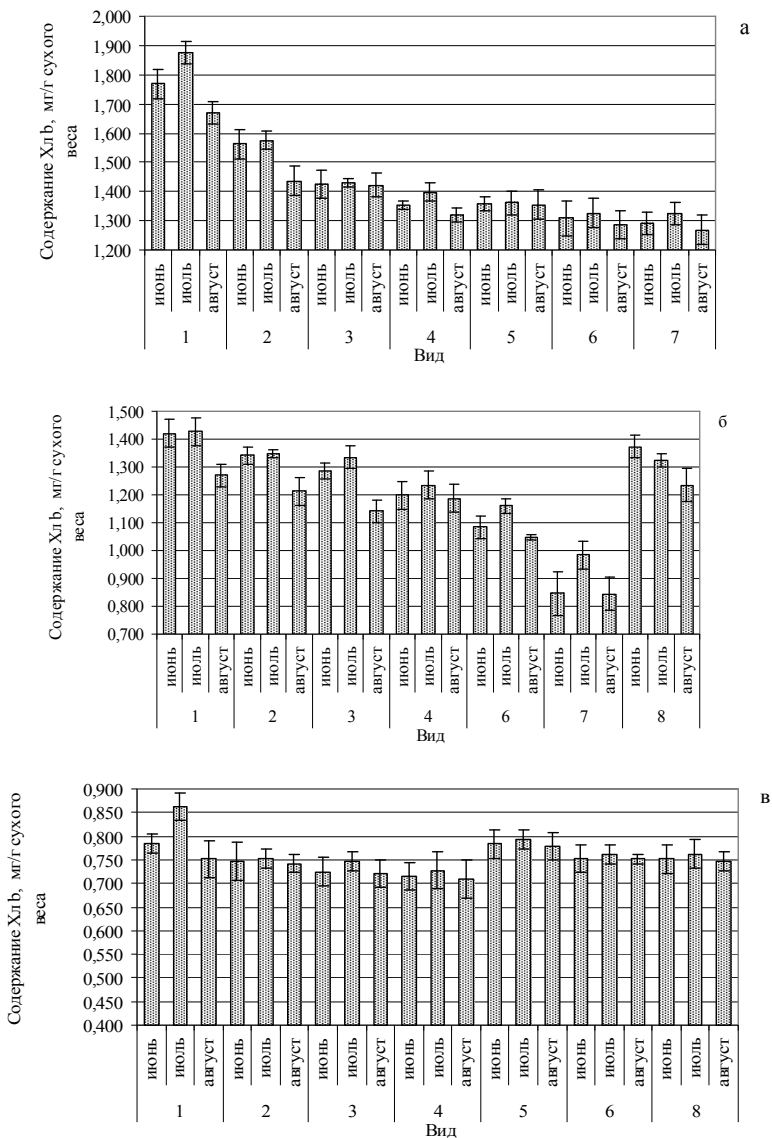


Рис. 6. Динамика изменения содержания хлорофилла *b* в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

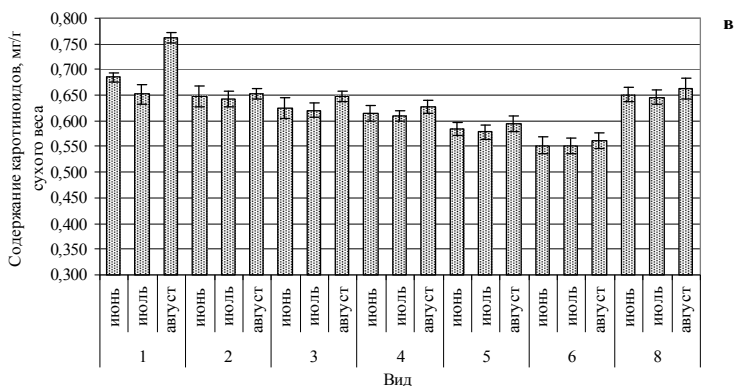
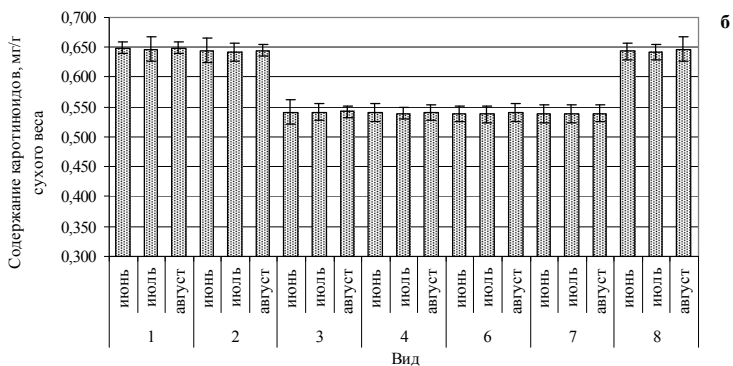
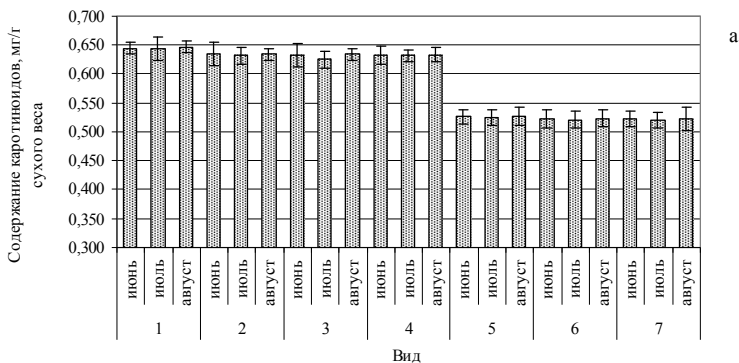


Рис. 7. Динамика изменения содержания каротиноидов в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

В лесных сообществах колебания количества пигментов у ив в течение вегетации было выражено более резко. У всех видов преобладали хлорофиллы *a* (рис. 5а, 5б, 5в). Содержание каротиноидов мало изменялось в течение сезона (рис. 7а, 7б, 7в), колебания в содержании хлорофиллов *a* и *b* были более значительны (рис. 5а, 5б, 5в, 6а, 6б, 6в).

Под действием неблагоприятных факторов среды изменяется и количественное соотношение пигментов (рис. 9а, 9б, 9в). У всех изученных видов содержание хлорофилла *a* преобладает над хлорофиллом *b* в 2—3 раза.

Отношение хлорофиллов *a* к *b* ($X_{la/b}$) колебалось у разных видов за изученный период в среднем от $1,39 \pm 0,03$ до $3,63 \pm 0,05$. Самые высокие отношения были у *S. viminalis* L. и *S. carnea* L., в пойме р.Обь они приближались к светолюбивым видам (рис. 8а).

По абсолютной величине данного отношения в условиях поймы ивы имели значения от $3,04 \pm 0,03$ до $3,63 \pm 0,05$, что говорит о более высокой степени выраженности светолюбия в данных условиях (Гродзинский, 1973). В лесу у ив наблюдалось снижение данного отношения в сравнении с поймой р.Обь, его величина колебалась в среднем от $1,40 \pm 0,02$ до $1,98 \pm 0,05$, что больше соответствует тенелюбивым растениям.

У разных видов колебания отношения хлорофиллов *a/b* не однозначны. Согласно представлениям Х. Лихтенталлера (Lichtenhaller, 1982), изменения этого соотношения свидетельствуют о перестройке ультраструктуры хлоропластов, направленной на увеличение доли тилакоидов стромы или гран. Преобладание первых формирует хлоропласт светового типа.

Снижение данного показателя в лесных сообществах может быть связано с более высокой плотностью расположения растений и затенением листьев (рис. 8а). У растений в условиях города отношение хлорофиллов *a/b* было ниже, чем в пойме р.Обь, но выше, чем в лесу, и составляло $1,75 \pm 0,06$ — $2,35 \pm 0,03$ (рис. 8в). Данный эффект может быть вызван значительным загрязнением в условиях городской среды воздуха и снижением интенсивности освещения (Таран, 2004).

В июле отношение хлорофиллов *a/b* снижалось, в августе увеличивалось.

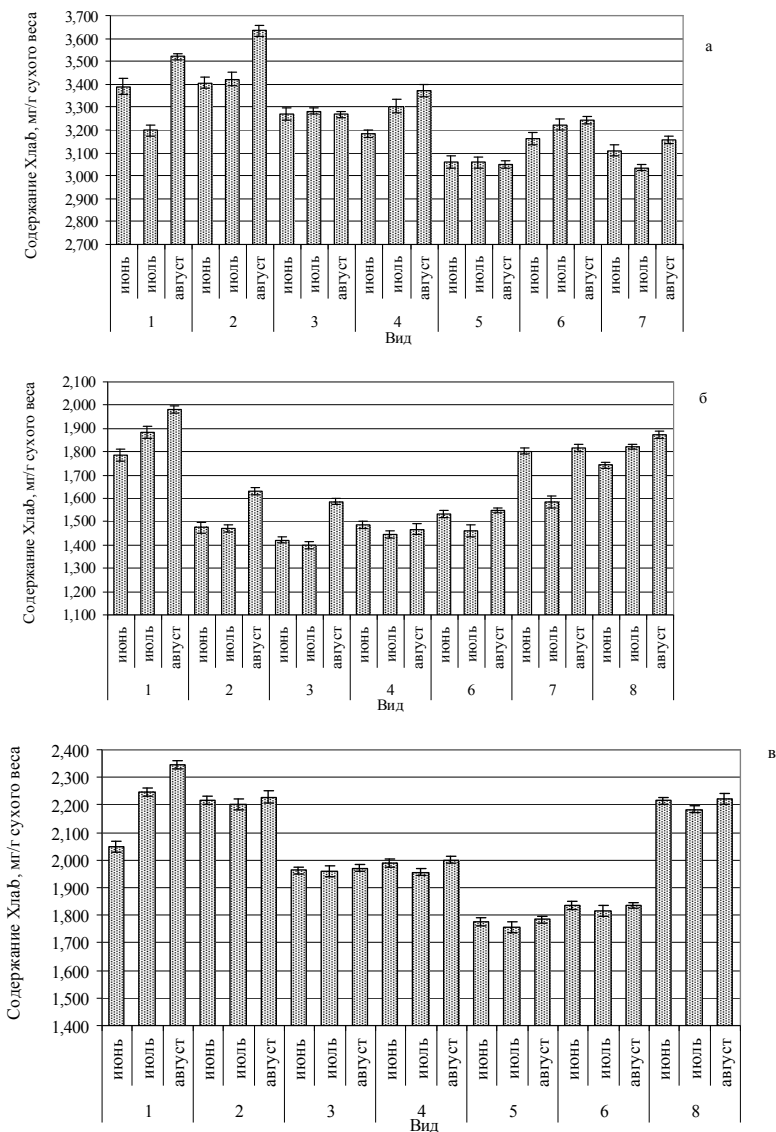


Рис. 8. Динамика изменения отношения хлорофилла a к b ($X_{la/b}$) в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

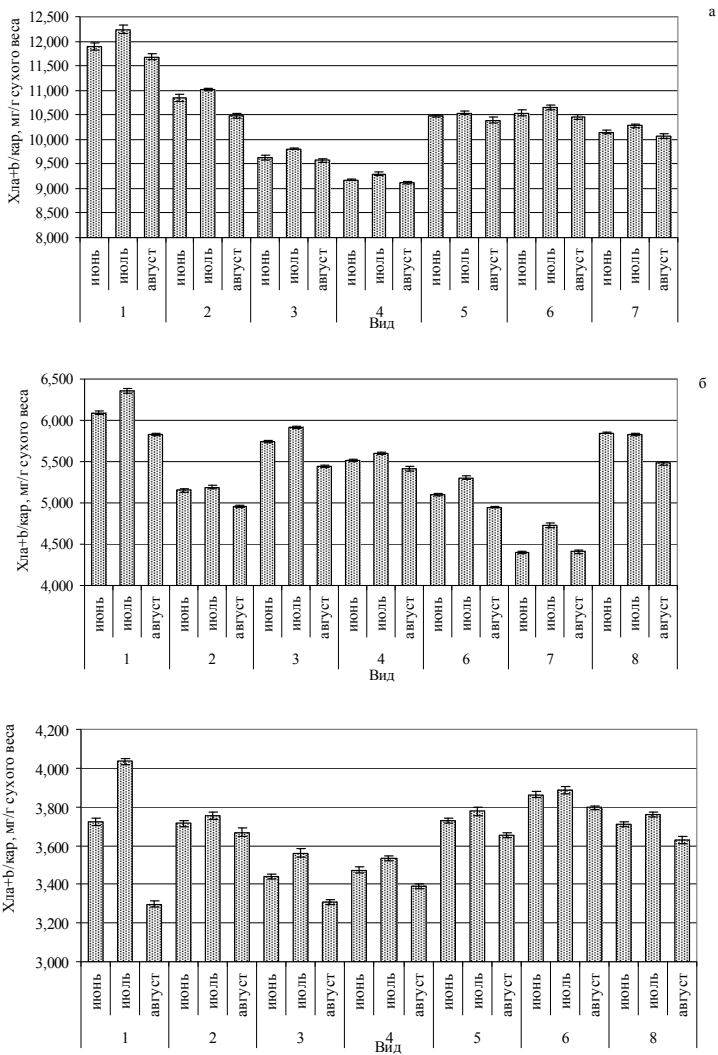


Рис. 9. Динамика изменения отношения суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам (Хла+б/Кар) в листьях ив в течение вегетационного сезона:

1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L.,
 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L.,
 8 — *S. caprea* L.;

a — пойма р.Обь, *б* — лесные сообщества, *в* — город

В научной литературе (Николаевский, 1989) показано, что при влиянии сернистых газообразных соединений происходит снижение величины отношения хлорофиллов a/b . Авторы считают, что этот показатель может характеризовать газоустойчивость растений.

Из полученных результатов исследования можно сделать заключение, что адаптивность пигментов в условиях поймы характеризует растения как светолюбивые, в лесу повышается направленность синтеза пигментов, которая указывает на преобладание механизмов адаптации к затенению. В городе растения по данному параметру занимали промежуточное положение (рис. 8в). Абсолютные значения и колебания данного параметра для отдельных видов отличаются, что характеризует степень адаптивности и экологическую индивидуальность видов.

Отношение хлорофиллов a и b к каротиноидам у изученных видов ив в разных условиях отличалось (рис. 9а, 9б, 9в). Значение данного параметра было максимальным у *S. viminalis* L., минимальные — у *S. triandra* L., для остальных видов характерны средние значения.

В условиях лесных сообществ величина отношения суммы хлорофиллов a и b к каротиноидам сокращалась (рис. 9б), что указывает на снижение образования хлорофиллов в этих условиях и повышенное содержание каротиноидов, это может быть связано с изменением спектрального состава света в данных условиях. У всех видов ив изменения данного показателя в течение периода вегетации имели однотипный характер: с июня по июль он увеличивался, к августу уменьшался.

В июле в содержании пигментов преобладали хлорофиллы. Во второй половине августа происходило снижение синтеза хлорофиллов, но увеличивалось содержание каротиноидов.

В условиях города наблюдалось снижение величины отношения хлорофиллов a и b к каротиноидам в листьях ив по сравнению с видами в пойме р.Обь и лесных сообществ. Это, возможно, связано с уменьшением количества зеленых пигментов и значительным возрастанием каротиноидов в условиях города. Такие изменения наблюдали некоторые авторы (Николаевский, 1989).

Снижение данного показателя у растений в условиях города может характеризовать адаптивные возможности пигментного аппарата изученных видов ив в неблагоприятных условиях. Колебания

значений соотношения суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам были менее выражены по отдельным видам в городе, чем в условиях поймы. На основании этого можно сделать заключение, что в городе наблюдаются однотипные адаптивные реакции пигментного аппарата растений в ответ на неблагоприятные факторы городской среды, в результате чего динамика изменения пигментного состава сглаживается (рис. 9а, 9б, 9в).

В работах некоторых авторов отмечено, что при самых различных воздействиях хлорофилл *a* оказывается более лабильным в отношении любых нарушений естественных условий среды (Годнев, 1963). Однако в опытах с искусственной фумигацией растений данные противоречивы: в работах одних авторов (Гетко, 1989) было показано, что хлорофилл *a* оказывается более лабильным пигментом, другие (Илькун, 1978) наблюдали более резкое снижение содержания хлорофилла *b*. С. Н. Лещинская (2003) на листьях березы повислой показала, что вариабельность хлорофилла *b* оказалась в 1,5 раза выше, чем хлорофилла *a*.

Как отмечено ранее, содержание каротиноидов в листьях ив в разных условиях также менялось (рис. 7). Повышенное содержание каротиноидов наблюдалось на территории города, наименьшее — в пойме р.Обь. Каротиноиды входят в антиоксидантную систему растений. Как известно, они выполняют защитную роль, предохраняют хлоропласты от фотоокисления (Чиркова, 2004; Филимонова, 2006). Именно с этим мы связываем повышенное содержание каротиноидов в условиях города. Максимальные значения соотношения хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам выявлены, как отмечено ранее, у видов, произрастающих в естественных условиях обитания (пойма и лес), минимальные — в городе.

Расчеты ассимиляционного коэффициента (ИФ/ОбщП) листьев ив в различных условиях обитания показали, что в пойме р.Обь он минимален и колебался в среднем от $5,09 \pm 0,03$ до $6,86 \pm 0,05$ (рис. 10; Приложение 12). Наибольшая величина ассимиляционного коэффициента была у *S. alba* L. ($6,74 \pm 0,04$ — $6,86 \pm 0,05$) и *S. lapponum* L. ($6,58 \pm 0,05$ — $6,63 \pm 0,03$), у *S. viminalis* L. и *S. rosmarinifolia* L. — самая низкая и составляла $5,09 \pm 0,02$ — $5,32 \pm 0,04$ и $5,66 \pm 0,05$ — $6,67 \pm 0,02$ соответственно. Остальные виды занимали средние положение по данному показателю (рис. 10а).

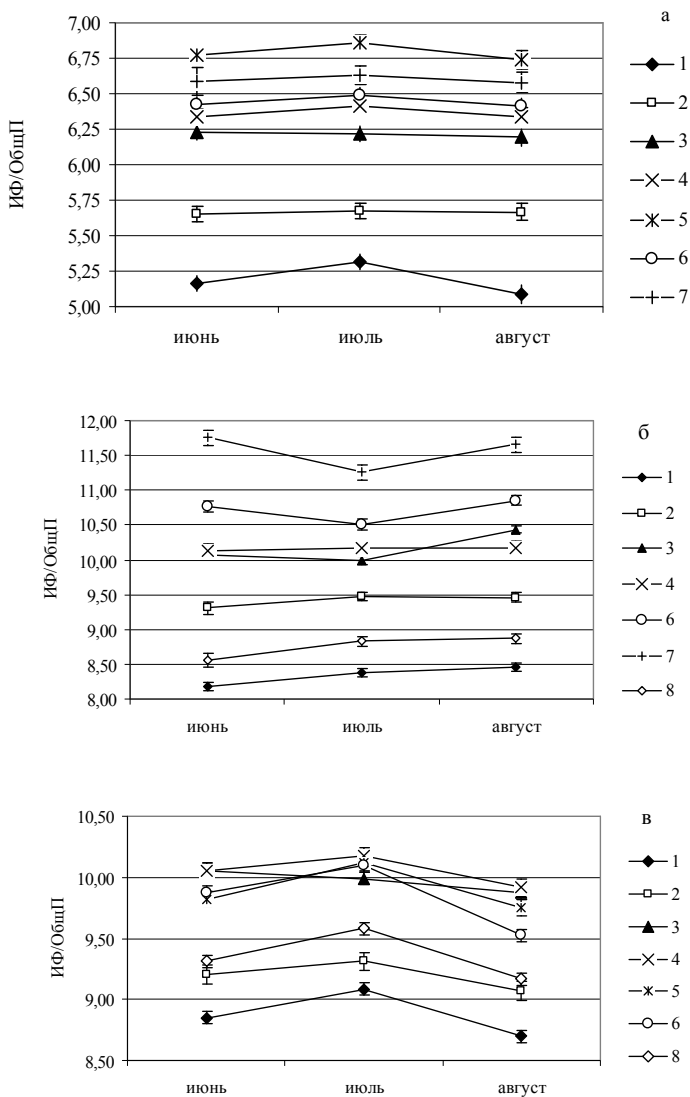


Рис. 10. Динамика изменения ассимиляционного коэффициента (ИФ/ОбщП) в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

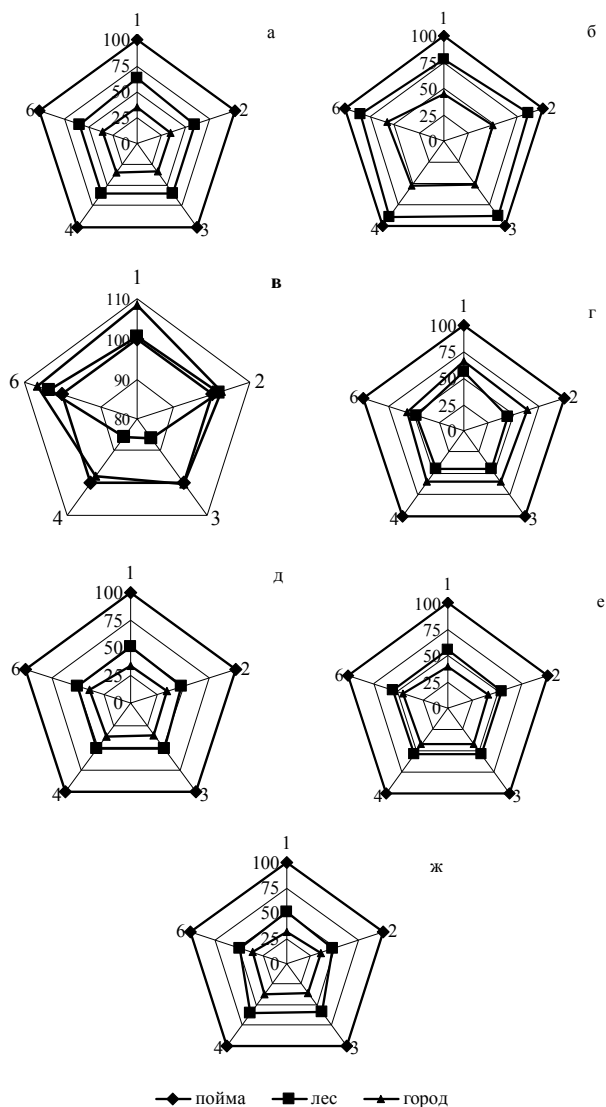


Рис. 11. Усредненное значение показателей хлорофилла *a* (а), хлорофилла *b* (б), каротиноидов (в), хлорофиллов *a/b* (г), хлорофиллов *a+b* (д), общее содержание пигментов (е), хлорофиллов *a+b*/каротиноидов (ж) в листьях ив: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 6 — *S. cinerea* L. (виды, произрастающие на всех исследуемых участках) в лесных сообществах и городе в процентах к значениям в пойме р.Обь.

Самые высокие показатели ассимиляционного коэффициента были у листьев ив в лесных сообществах ($8,20 \pm 0,05$ — $11,76 \pm 0,06$). Максимальные значения данного показателя имели *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L., т.е. у них фотосинтетическая активность пигментов была выше, чем у других видов (рис. 10б). У *S. lapponum* L. она колебалась от $10,50 \pm 0,03$ до $10,86 \pm 0,02$, *S. cinerea* L. — от $11,26 \pm 0,04$ до $11,76 \pm 0,06$. У *S. viminalis* L. и *S. rosmarinifolia* L. данный показатель был в 1,5 раза ниже, остальные виды, как и в пойме, занимали промежуточное положение.

Величина ассимиляционного коэффициента характеризует активность фотосинтетических пигментов (Рахманкулова, 2003). На основании полученных данных можно сделать заключение, что у видов *S. alba* L. и *S. lapponum* L. скорость фотосинтеза определяется в большей степени высокой фотосинтетической активностью пигментов, у *S. viminalis* L. и *S. rosmarinifolia* L. — преимущественно за счет увеличения численности пигментов при их более низкой активности. Остальные виды ив занимали промежуточное положение. У всех видов в условиях леса фотосинтетическая активность единицы пигментов была выше, чем в пойме. Ивы на территории города имели промежуточные значения ассимиляционных коэффициентов, которые колебались от $8,85 \pm 0,05$ до $10,17 \pm 0,04$ (рис. 10в).

Общие закономерности изменения в содержании пигментов и их соотношении представлены на рис. 11.

Среди изученных показателей наиболее четкие изменения выявлены в общем содержании пигментов, хлорофилла *a* и *b*, сумме хлорофиллов, отношении хлорофиллов к каротиноидам. Эти показатели имели специфическую закономерность изменения у видов при росте в условиях поймы, леса и города. Величина их была самой высокой в пойме, уменьшалась в лесу и в городе. Степень варьирования признаков для разных видов не однозначна. Более высокая изменчивость была у каротиноидов и в отношении хлорофиллов *a* к *b*.

Содержание каротиноидов изменялось по-разному. У одних видов оно в условиях города было выше, чем в пойме, у других — ниже или незначительно от него отличалось. Однако отношение хлорофиллов к каротиноидам имело четко выраженную закономерность — снижалось в лесу и городе. Данный факт говорит о том,

что в городе и лесу увеличивается количество каротиноидов на единицу хлорофиллов, что может быть связано как с изменением качества света в этих условиях, так и с защитной функцией каротиноидов (Стрижалка, 2003).

В литературе показано, что каротиноиды поглощают свет в той области спектра, где нет поглощения хлорофиллами, и переносят его на фотохимический реакционный центр, тем самым расширяя диапазон света, используемый при фотосинтезе. При избытке света они могут играть роль фотопротекторов (Зотикова, 2001; Ладыгин, 2004, 2006).

Вторая отличительная особенность в изменении пигментов — более высокое отношение хлорофиллов a к b в условиях города по сравнению с лесом, хотя и в лесу, и в городе этот показатель был ниже, чем в пойме. Во многих работах показано, что хлорофилл a в условиях урбанизированной среды имеет меньшую вариабельность, чем хлорофилл b (Лещинская, 2003; Соловьева, 2003) и поэтому в городе изменение хлорофиллов a может превышать их содержание в лесу. Кроме того, в лесу повышается степень затенения растений, что приводит к изменению качественного состава света, увеличению участков спектра, которые поглощает хлорофилл b (Полевой, 1989).

Анализ данных по величине пигментов светособирающего комплекса у ив в условиях поймы, леса и города показал, что его величина была самой низкой в пойме, в лесу она значительно увеличилась, в городе снижалась по сравнению с лесом (рис. 12; Приложение 13). В научной литературе известно, что данный показатель отражает степень светолюбия растений. У светолюбивых растений он ниже, чем у теневыносливых. Его изменение может характеризовать степень адаптивности пигментов к условиям освещения (Thornber, 1975; Kura-Hotta, 1987; Maslova, 1993).

Сравнивая два показателя — отношение хлорофиллов a к b и величину светособирающего комплекса — мы делаем заключение об идентичности полученных результатов в отношении изменения адаптивности пигментов в условиях поймы р.Обь, леса и города. В условиях поймы пигментный аппарат имеет адаптивные признаки к более высокой интенсивности освещения, в лесу его изменения направлены на адаптацию к затенению, в городе эти параметры занимают промежуточное положение.

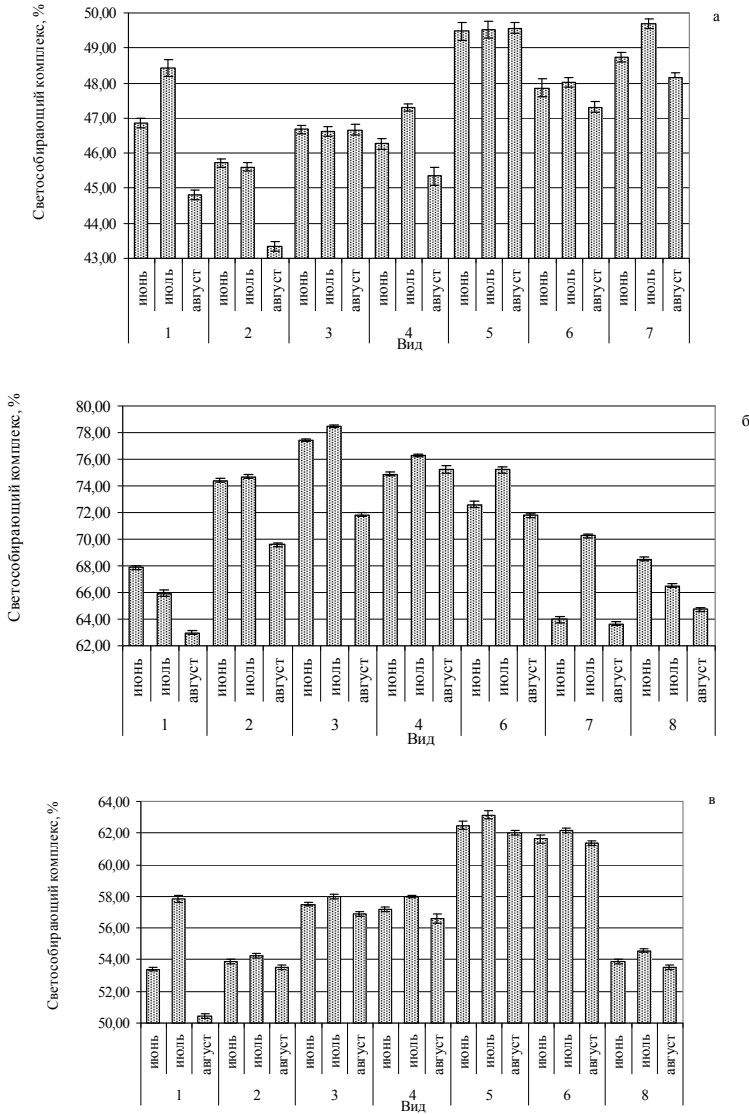


Рис. 12. Динамика изменения величины пигментов светособирающего комплекса в листьях в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

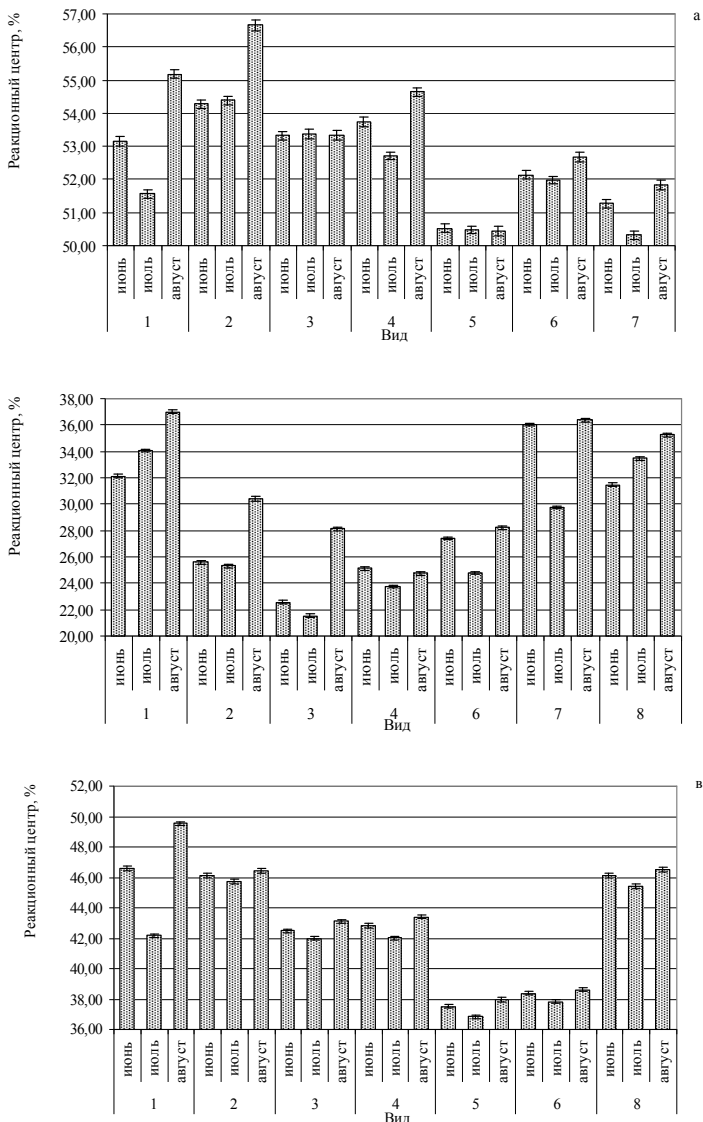


Рис. 13. Динамика изменения величины пигментов реакционного центра в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

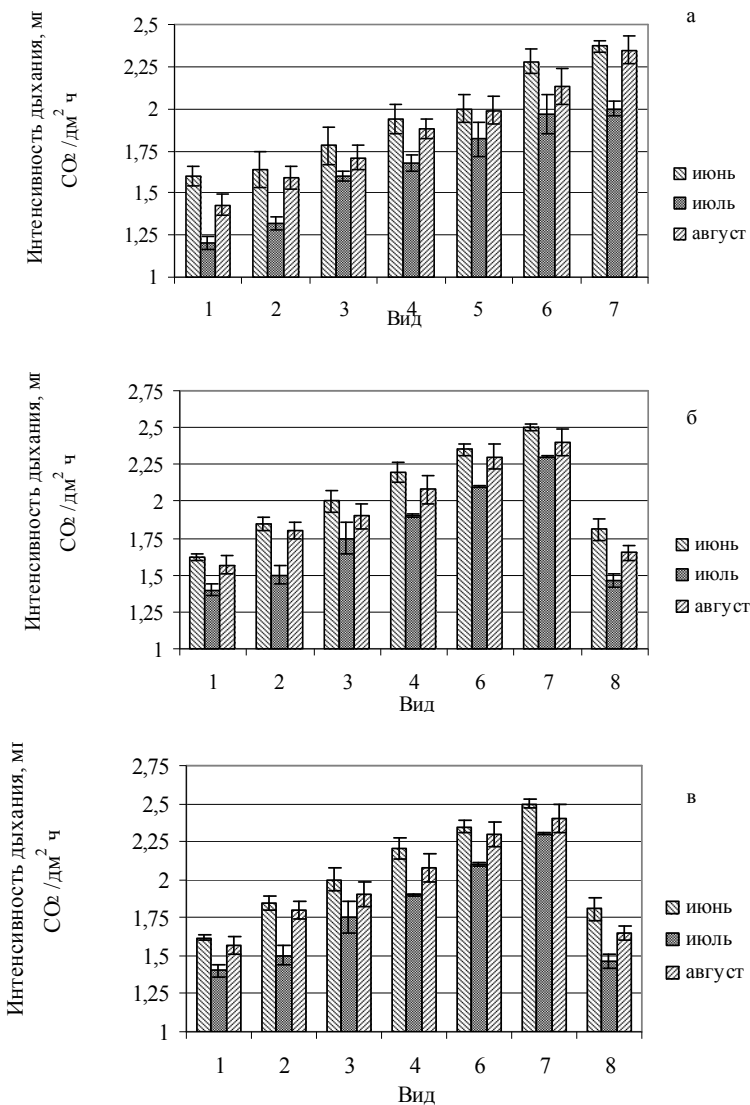


Рис. 14. Интенсивность темного дыхания листьев ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

Среди видов ив в условиях поймы по данному показателю более высокая степень светолюбия характерна для *S. rosmarinifolia* L., второе место занимали *S. viminalis* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L., виды *S. alba* L., *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L. были менее светолюбивы, что согласуется с литературными данными (Флора., 1992; Скворцов, 1986; Хлонов, 2003; Черепанов, 1995) и результатами наших исследований при изучении отношения хлорофиллов *a* к *b*.

В условиях города и леса, как было отмечено, ивы увеличивают величину светособирающего комплекса, что позволяет им приспособиться к условиям затенения и действию неблагоприятных факторов. Эти результаты еще раз подтверждают имеющиеся в научной литературе данные о высокой экологической пластичности ив, в том числе пигментного аппарата.

Данные о величине пигментов реакционного центра представлены на рис. 13 и в *Приложении 13*. Значения реакционного центра имели противоположную закономерность. Максимальные величины отмечены у растений в пойме, самые низкие — в лесу, среднее положение имели виды на территории города.

4.3. Дыхание

Дыхание растений является одним из физиологических факторов, обеспечивающих их продуктивность и рост (Головко, 1999).

Хорошо известно, что даже при высокой интенсивности фотосинтеза биологическая продуктивность растений может быть ниже, если фотоассимиляты идут преимущественно на образование нефотосинтезирующих органов или наблюдаются высокие затраты на дыхание (Мокроносов, 1992).

В ходе исследований было установлено, что интенсивность темнового дыхания листьев изученных видов ив варьировала от $1,20 \pm 0,08$ до $2,87 \pm 0,11$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ (рис. 14; *Приложение 14*).

Ивы, произрастающие в пойме р.Обь, имели величину темнового дыхания листьев от $1,20 \pm 0,07$ до $2,37 \pm 0,05$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ (рис. 14а). Она была максимальна у *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L. и составляла в среднем $1,97 \pm 0,11$ — $2,28 \pm 0,08$ и $2,00 \pm 0,15$ — $2,37 \pm 0,12$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$. У таких видов, как *S. viminalis* L. и *S. rosmarinifolia* L., интенсивность

темнового дыхания листьев была ниже и составляла $1,20 \pm 0,12$ — $1,61 \pm 0,10$ и $1,32 \pm 0,10$ — $1,64 \pm 0,08$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$. Промежуточное положение занимали *S. pentandra* L., *S. triandra* L. и *S. alba* L.

У ив в лесу интенсивность темнового дыхания листьев увеличилась незначительно по сравнению с видами в пойме и варьировала от $1,40 \pm 0,08$ до $2,50 \pm 0,06$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ (рис. 14б). Наибольшие показатели данного параметра в лесу также были у *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L. Меньшую величину темнового дыхания имели *S. viminalis* L. и *S. caprea* L. Виды *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L. и *S. triandra* L. имели средние показатели данного параметра.

На территории г. Нижневартовска интенсивность темнового дыхания листьев у разных видов *Salix* повышалась и составляла от $1,65 \pm 0,08$ до $2,87 \pm 0,11$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ (рис. 14в). Максимальную величину интенсивности темнового дыхания имела *S. cinerea* L., у *S. viminalis* L., *S. caprea* L. и *S. rosmarinifolia* L. она снижалась. Виды *S. pentandra* L., *S. triandra* L. и *S. alba* L. имели средние показатели интенсивности темнового дыхания.

В течение вегетационного сезона интенсивность темнового дыхания листьев также изменялась. В июне и августе она была выше, чем в июле. Повышение интенсивности дыхания в июне, возможно, связано с процессами клеточного роста в листе. В июле эти процессы заканчиваются и, вероятно, фотоассимиляты в основном могут использоваться нефотосинтезирующими органами. В августе в связи со снижением интенсивности фотосинтеза и необходимостью поддержания структурно-функциональной активности листа интенсивность дыхания увеличивается. Наши данные о сезонной динамике скорости дыхания совпадают с литературными данными на других видах (Загирова, 2003).

Сравнительный анализ литературных данных (Лархер, 1978; Веретенников, 1987; Прокопьев, 2001; Кузнецов, 2005) и проведенных нами исследований (Иванова, 2003) показал, что изученные представители рода *Salix* имели меньшую величину дыхания по сравнению с другими древесными видами, например, березой.

Для растений рода ив характерна высокая скорость роста. Это может быть связано с высокой интенсивностью фотоассимиляции и небольшими затратами органических веществ на процессы дыхания листьев, что позволяет растению использовать их преимущественно на образование нефотосинтезирующих органов.

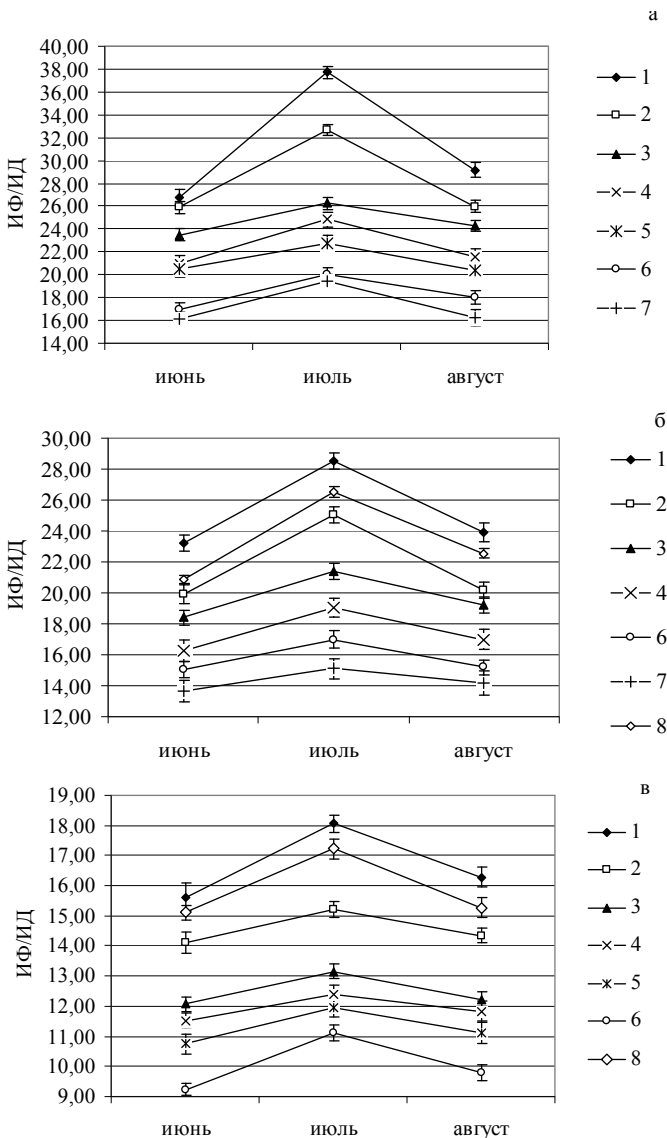


Рис. 15 . Динамика изменения энергетического коэффициента (ИФ/ИД) в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

Расчет энергетического коэффициента (ИФ/ИД) листьев на различных этапах летнего сезона у разных представителей ив в пойме р.Обь, лесных сообществах и на территории города показал, что он уменьшается в условиях леса и особенно города (рис. 15, Приложение 15).

Данная закономерность прослеживалась у всех видов. Этот факт показывает, что доля продуктов фотосинтеза, которую использует лист в лесу и городе на дыхание, растет.

Значения энергетического коэффициента были максимальны у *S. viminalis* L. и *S. rosmarinifolia* L. Самые низкие показатели наблюдались у *S. lapponum* L. и *S. carnea* L. в течение летнего сезона. Энергетический коэффициент менялся по одновершинной кривой: увеличивался от июня к июлю и снижался в августе.

Полученные результаты показывают, что функциональные изменения процессов дыхания весьма лабильны, они различны для отдельных видов ив и в различных условиях обитания. Коэффициент энергетической эффективности в лесных сообществах и городе уменьшается, что, возможно, является механизмом адаптации к условиям леса и стрессовому воздействию в городе.

Среди изученных видов, как было отмечено выше, самую высокую энергетическую эффективность за весь период вегетации имели *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L. и *S. pentandra* L. Высокие значения энергетического коэффициента у данных видов, возможно, отражают их экологическую валентность и особенности генотипа. Низкий энергетический коэффициент, вероятно, может обеспечить стабилизацию ростовых процессов в неблагоприятных условиях среды.

Глава 5

ВОДНЫЙ РЕЖИМ И ЕГО РОЛЬ В АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ РОДА SALIX

Экологический дуализм представителей рода *Salix*, связанный с пойменным происхождением данных видов (Скворцов, 1986), широким ареалом распространения, влияет на особенности их водного режима. Эколого-физиологические особенности водного режима являются показателями адаптивных свойств растений к тем или иным факторам среды (Clements, Goldsmith, 1924; Аникиев, 1963; Панкратов, 2002).

5.1. Транспирация

Транспирация растений — один из наиболее значимых показателей водного режима, является верхним кольцевым двигателем водного тока, обеспечивает баланс воды в клетках растений, поддерживает тургор, регулирует температурный режим и газообмен (Кузнецов, 2005). В научной литературе мало данных об интенсивности транспирации ивовых (Паутова, 1975; Молотковский, 1984; Кулагин, 1998).

В наших исследованиях было выявлено, что в пойме р.Обь ивы имели достаточно высокую интенсивность транспирации. Полученные результаты подтверждаются исследованиями других авторов (Молотковский, 1984; Кулагин, 1998).

Интенсивность транспирации листьев изученных видов ив в различных условиях обитания в течение дня значительно варьировала.

Суточные кривые транспирации ив, произрастающих в пойме р.Обь, имели одновершинный характер, в этих условиях не наблюдалось явление полуденной депрессии, которая обычно связана с перегревом листьев и дефицитом воды (Кузнецов, 2005), т.е. интенсивность транспирации зависела от температуры и освещенности (рис. 16а, 17а, 18а).

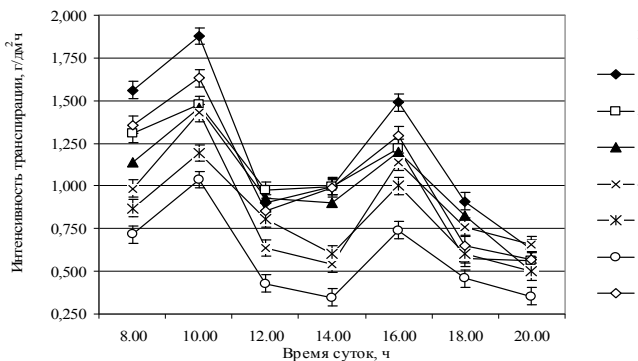
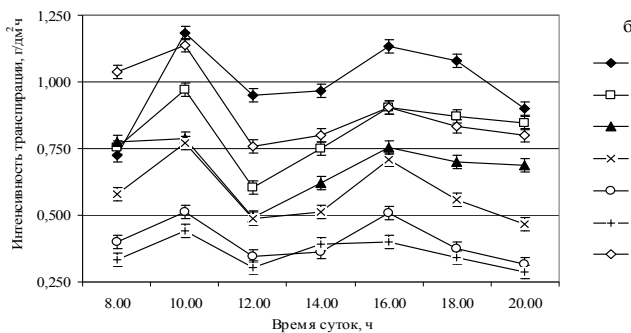
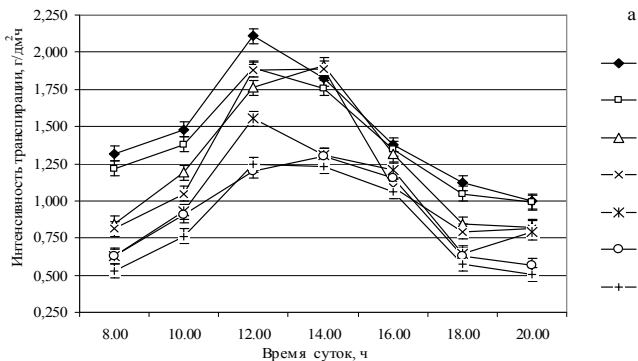


Рис. 16. Суточные кривые интенсивности транспирации листьев ив в июне:
 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L.,
 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L.,
 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

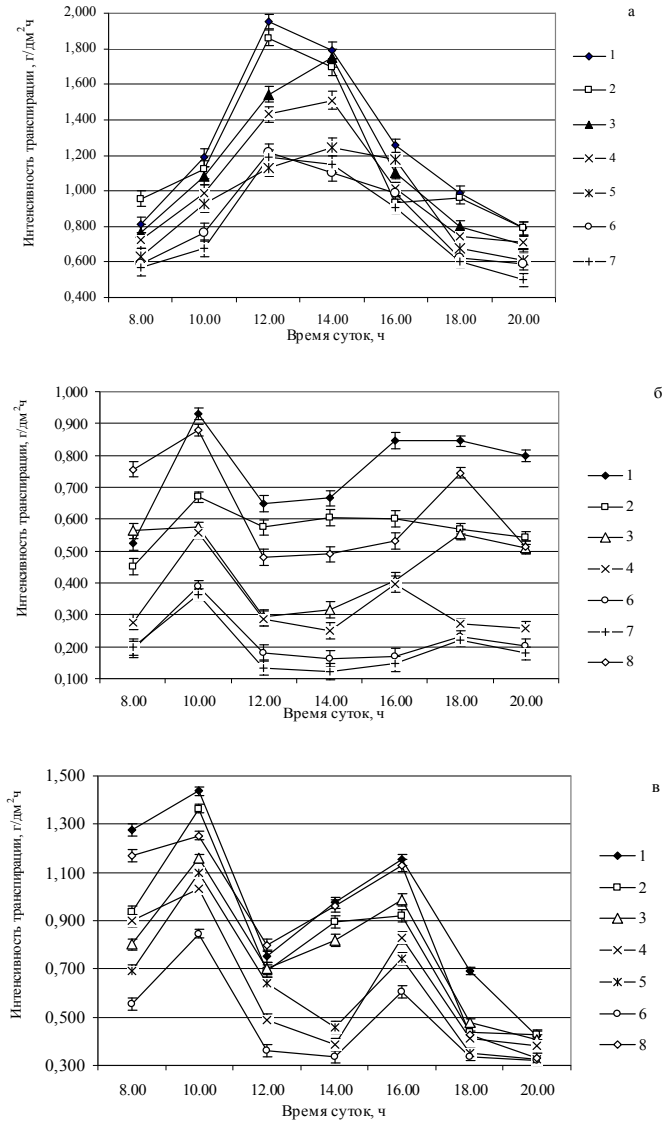


Рис. 17. Суточные кривые интенсивности транспирации листьев ив в июле:
 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L.,
 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L.,
 8 — *S. sarcea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

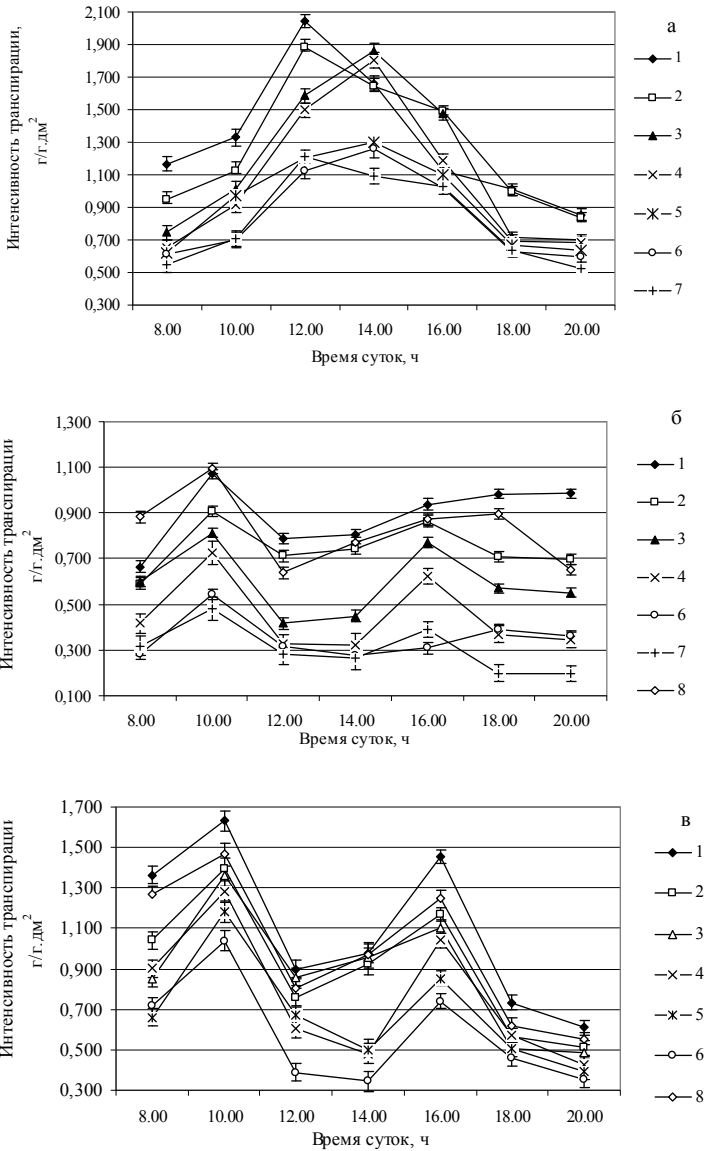


Рис. 18. Суточные кривые интенсивности транспирации листьев ив в августе: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. carnea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

Интенсивность транспирации в течение дня у ив, произрастающих в пойме р.Обь, варьировала в пределах $0,505 \pm 0,03$ — $2,107 \pm 0,12$ г/дм²ч в июне. Максимальная скорость выделения воды наблюдалась в 12 ч у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. alba* L и *S. lapponum* L., в 14 ч — у *S. pentandra* L., *S. triandra* L. и *S. cinerea* L. (рис. 16).

Транспирация в июле изменялась в пределах от $0,499 \pm 0,05$ до $1,953 \pm 0,11$ г/дм²ч (рис. 17). Максимум транспирации у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L. приходился на 12 ч, у *S. pentandra* L., *S. triandra* L. и *S. alba* L. на 14 ч.

В августе интенсивность транспирации у ив была выше и варьировала от $0,526 \pm 0,04$ до $2,044 \pm 0,12$ г/дм²ч (рис. 18). Более высокие значения транспирации отмечены у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L. и *S. lapponum* L. в 12 ч; в 14 ч — у *S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. alba* L. и *S. cinerea* L.

Среди изученных видов ив самые высокие показатели транспирации выявлены у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L. и *S. pentandra* L. Более низкие значения были у *S. alba* L., *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L. Промежуточное положение по данному показателю занимали *S. triandra* L., вероятно, особенности транспирации у изученных видов определяются их биологией, которые определяют механизмы адаптации и особенности роста.

В лесных сообществах суточные кривые интенсивности транспирации имели двухвершинный характер (рис. 16б, 17б, 18б). Первый максимум транспирации у всех видов наблюдался в 10 ч, второй — в 16 и 18 ч. Первый максимум был выше второго. Снижение интенсивности транспирации наблюдалось с 12 до 14 ч, что, возможно, связано с перегревом листьев и дефицитом воды в них.

В лесу интенсивность транспирации листьев ив снижалась по сравнению с поймой. В этих условиях самые высокие показатели были у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L. и *S. caprea* L. У *S. pentandra* L. и *S. triandra* L. она была ниже на 1/3 по сравнению с вышеуказанными видами, минимум был у *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L.

Снижение величины транспирации в лесных сообществах мы связываем с изменением влажности почвы, воздуха, температурного и светового режима. Регуляция устьичных движений осуществляется совокупностью факторов (Алехин, 2005). Главным из них является водный потенциал клеток, при недостатке воды

устыща закрываются. В лесу растения менее обеспечены водой, здесь более высокая влажность воздуха по сравнению с поймой. Возможно, поэтому здесь скорость транспирации снижается. Кроме того, в лесу ниже температура почвенного покрова и воздуха, что также может влиять на функциональные процессы растений.

Значения интенсивности транспирации у ив, произрастающих в лесу, в июне варьировали в пределах $0,282 \pm 0,05$ — $1,182 \pm 0,08$ г/дм²ч, в июле — $0,122 \pm 0,04$ — $0,931 \pm 0,07$ г/дм²ч, в августе — $0,195 \pm 0,12$ — $1,094 \pm 0,08$ г/дм²ч (рис. 16б, 17б, 18б).

В течение вегетационного периода у изученных видов ив, произрастающих в лесу, интенсивность транспирации также изменялась (рис. 19; Приложение 1б). Среднесуточные значения данного параметра варьировали в пределах $0,195 \pm 0,01$ — $0,991 \pm 0,15$ г/дм²ч. Максимум интенсивности транспирации был в июне.

На территории города ход суточных кривых транспирации идентичен кривым, которые были получены в лесных сообществах, т.е. они имели двухвершинный характер. Первый максимум транспирации у всех видов ив наблюдался в 10 ч, второй — в 16 ч. Снижение транспирации отмечено в 12 ч, у некоторых видов с 12 до 14 ч, что, возможно, связано с перегревом листьев и водным дефицитом.

Средние значения интенсивности транспирации у ив, произрастающих на территории города, в июне варьировали в пределах $0,353 \pm 0,04$ — $1,878 \pm 0,09$ г/дм²ч, в июле — $0,320 \pm 0,06$ — $1,438 \pm 0,07$ г/дм²ч, в августе — $0,350 \pm 0,05$ — $1,631 \pm 0,11$ г/дм²ч (рис. 19).

Полученные данные показывают, что интенсивность транспирации ив в условиях города ниже, чем в пойме, но выше, чем в лесных сообществах. Изменения величины транспирации в течение дня более резкие, это, вероятно, связано с более значительным перепадом в городе температурного и водного (влажности почвы и воздуха) режимов. В городе температура воздуха и почвы выше, чем в лесу, содержание воды в почве ниже, чем в пойме и лесу, — эти факторы, возможно, оказывают влияние на транспирацию. Сезонные изменения процессов транспирации, выявленные нами, совпадают с литературными исследованиями, проведенными на иве плотносережчатой (*S. pecnostaаснуа*) в Таджикистане (Молотковский, 1984).

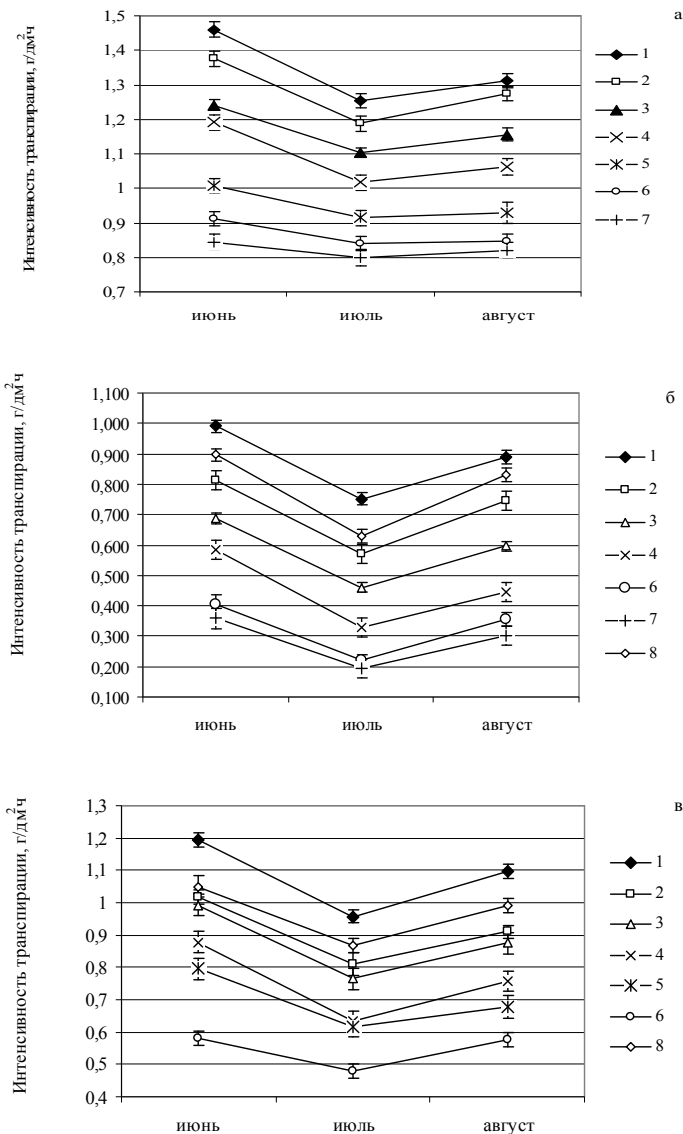


Рис. 19. Вегетационные кривые изменения интенсивности транспирации листьев ив: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

Закономерность в скорости интенсивности транспирации среди отдельных видов была такая же, как в лесу и пойме. Однако снижение интенсивности выделения воды в городе было ниже, чем в лесу.

Анализ вегетационных кривых транспирации ив в разных местах обитания выявил, что в пойме в течение всего периода вегетации транспирация была выше, чем в городе и лесу (рис. 19).

Вегетационные кривые транспирации для всех изученных видов имели одновершинный характер. Максимум транспирации приходился на июнь, что, возможно, связано с активно протекающими процессами роста, к середине июля она падала, в августе вновь возрастала. По-видимому, такой ход сезонных транспирационных кривых отражает физиологию листьев, динамику изменения осадков и обеспеченность растений водой в летний период (Лезин, 1995; Состояние..., 2008). Июнь и август в условиях Среднего Приобья характеризуется интенсивным выпадением дождей. В середине июля их меньше, и поэтому растения более экономно используют воду. Среди изученных видов более низкую интенсивность транспирации в течение всего вегетационного периода имели *S. cinerea* L., *S. lapponum* L. и *S. alba* L.

Снижение интенсивности транспирации в условиях города и леса, вероятнее всего, связано с определенным дефицитом воды в данных условиях. Снижение степени утилизации воды растениями при ее дефиците отмечено в литературе (Спивак, 1975). В лесу на снижение интенсивности транспирации может оказывать влияние температурный режим воздуха и почвы.

Усредненные суточные кривые интенсивности транспирации в лесных сообществах и городской среде в процентах к значениям в пойме р.Обь показали, что величина транспирации на протяжении всего летнего периода в лесных сообществах снижалась от 35% в первую половину дня до 25% в середине дня (рис. 20). Во второй половине дня снижение было не так значительно, особенно в августе. Динамика изменения интенсивности транспирации в лесу была более плавной, хотя по отношению к значениям данного параметра в пойме она была достаточно высокой. Можно говорить о том, что в лесных сообществах растения благодаря особенностям условий водоснабжения, температурного и светового режимов достаточно экономно используют воду. Возможно, это связано с особенностями конкуренции между древесными видами в данных условиях обитания.

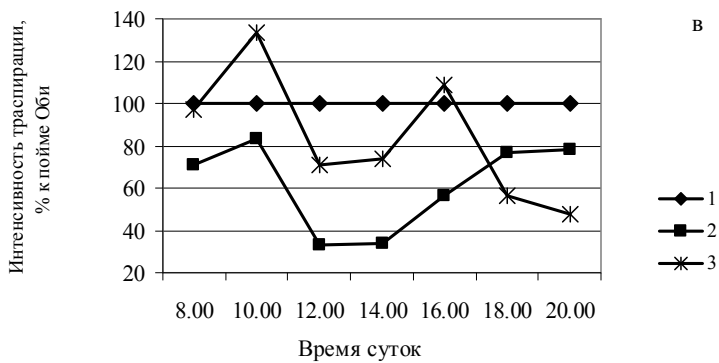
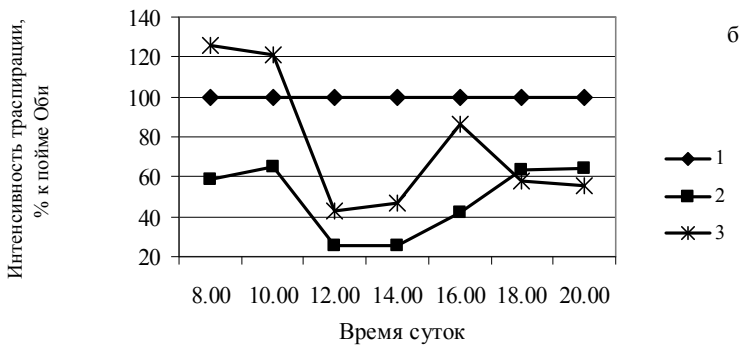
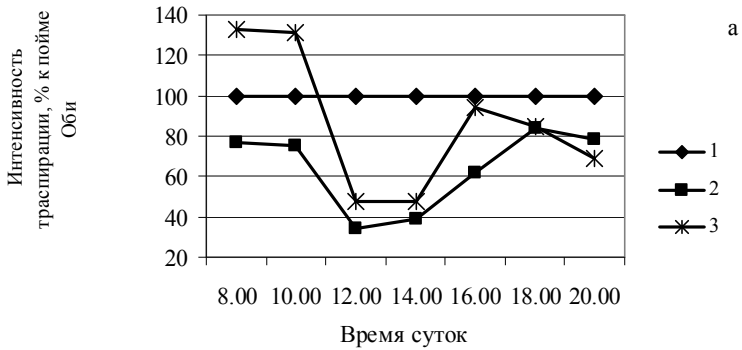


Рис. 20. Усредненные суточные кривые транспирации листьев ив в июне (а), июле (б) и августе (в): лесные сообщества (2), город (3) в процентах (%) к значениям в пойме р.Обь (1)

В условиях города усредненные кривые интенсивности транспирации в различные периоды вегетации имели схожий характер. В первой половине дня (с 8 до 10 ч) интенсивность транспирации превышала значения в пойме. В середине дня с 12 до 14 ч снижение интенсивности транспирации составляло от 70 до 30%. Во второй половине дня повышение интенсивности транспирации в основном не превышало показатели в пойме или было ниже (рис. 20).

Таким образом, анализ усредненных данных суточных кривых интенсивности транспирации показал, что в городе в первой половине дня ивовые имели величину транспирации выше, чем в пойме, которая потом снижалась особенно в середине дня. Показатели транспирации ниже в лесных сообществах. Полученные результаты отражают динамику экологических факторов в пойме, лесных сообществах и городе и подтверждают идею об экологической эврибионтности ив.

Показано, что ивы как филогенетическая группа древесных растений сформировались в условиях речных пойм и испытывают влияние противоположных факторов внешней среды: от затопления при произрастании в низкой пойме до летней засухи (Скворцов, 1986). По выражению А. Ю. Кулагина (1998), для ив характерен экологический дуализм — «реализация комплекса различных нередко противоположных свойств, который обеспечивает устойчивость растений в процессе индивидуального развития в изменяющихся условиях произрастания и базируется на полифункциональности структур и многообразии проявления их элементарности в онтогенезе».

Результаты об интенсивности транспирации изученных видов ив в различных условиях обитания подтверждают данную идею. Они достаточно хорошо растут как в пойме, лесных сообществах, так и на территории города, при этом в зависимости от степени увлажнения почвенного субстрата, влажности воздуха, температурного режима, видовой особенности степень изменения транспирации, ее величина различна. Хотя закономерность суточной и вегетационной динамики данного параметра у всех видов идентична. Повышенная интенсивность транспирации ив в городе по сравнению с лесом, вероятно, связана с увеличением температурного режима и снижением влажности почвы и воздуха в городе.

В целом во всех условиях обитания ивы имели достаточно высокую или среднюю интенсивность транспирации.

5.2. Транспирационный коэффициент и продуктивность транспирации

Величина транспирационного коэффициента в течение суток и сезона у изученных представителей рода *Salix* изменялась от $237,2 \pm 12$ до $572,3 \pm 31$ (рис. 21; Приложение 17).

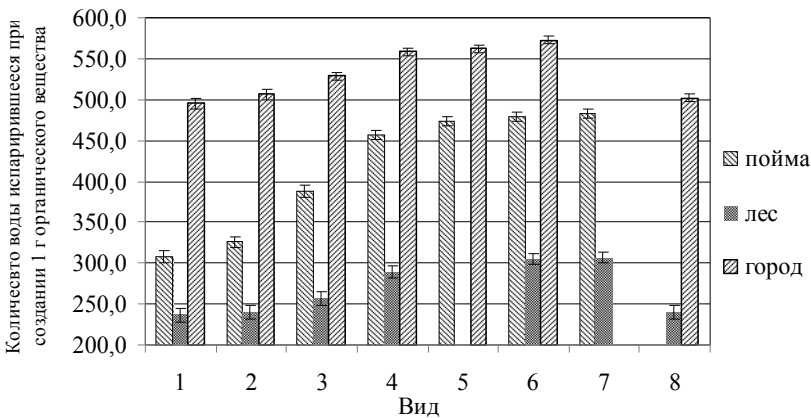


Рис. 21. Величина транспирационного коэффициента листьев ив в разных условиях обитания: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.

У ив, произрастающих в пойме р.Обь, данный показатель варьировал от $308,2 \pm 14$ до $483,1 \pm 41$. Наиболее высокие показатели мы наблюдали *S. triandra* L., *S. alba* L., *S. cinerea* L., *S. lapponum* L., наименьшие — у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L. Промежуточное положение по данному параметру занимала *S. pentandra* L.

Коэффициент транспирации у ив в лесных обществах варьировал от $237,2 \pm 21$ до $306,7 \pm 28$. Наиболее высокие показатели были у *S. triandra* L., *S. cinerea* L., *S. lapponum* L., у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L. и *S. caprea* L. данный показатель снижается. *S. pentandra* L. имела средние показатели коэффициента транспирации.

На территории города величина коэффициента изменялась от $495,4 \pm 15$ до $572,3 \pm 25$. *S. triandra* L., *S. alba* L., *S. cinerea* L. имели в этих условиях наиболее высокие показатели данного параметра по сравнению с другими видами, *S. viminialis* L., *S. rosmarinifolia* L. и *S. caprea* L. — самые низкие. Для *S. pentandra* L. характерны средние показатели транспирационного коэффициента.

Значение транспирационного коэффициента у изученных видов ив изменялось в течение вегетационного периода. Максимум приходился на июль.

Сравнение величины данного параметра у идентичных видов в разных местах обитания выявило, что максимальные значения данного показателя характерны для *S. alba* L., *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L., минимальные — для *S. viminialis* L., *S. caprea* L. и *S. rosmarinifolia* L.

Анализ литературных данных (Полевой, 1989; Кузнецов, 2005) и проведенных нами исследований (Костюченко, 2007) показал, что изученные представители рода *Salix* имели меньшую величину транспирационного коэффициента в течение дневного и вегетационного периодов по сравнению с березой и осиной (Иванова, 2003).

Как известно, транспирационный коэффициент характеризует количество воды, израсходованной на образование 1 г сухого вещества (Полевой, 1989; Кузнецов, 2005). Таким образом, затраты воды на образование единицы сухого вещества у ив средние, что, возможно, является одной из причин их высокой продуктивности.

Величина коэффициента продуктивности транспирации у изученных видов ив изменялась от $2,7 \pm 0,2$ до $6,4 \pm 0,6$ (рис. 22; Приложение 17).

У ив в пойме р.Обь коэффициент продуктивности транспирации варьировал от $3,9 \pm 0,4$ до $5,5 \pm 0,7$. Высокие показатели были у *S. viminialis* L. и *S. rosmarinifolia* L., низкие — у *S. triandra* L., *S. alba* L., *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L. *S. pentandra* L. имела средние значения данного параметра.

В лесных сообществах у ив величина коэффициента продуктивности транспирации варьировала от $5,0 \pm 0,3$ до $6,4 \pm 0,5$. Наиболее высокие показатели мы наблюдали у *S. viminialis* L., *S. caprea* L. и *S. rosmarinifolia* L., наименьшие — *S. pentandra* L. Промежуточное положение по данному параметру занимали *S. lapponum* L., *S. triandra* L. и *S. cinerea* L.

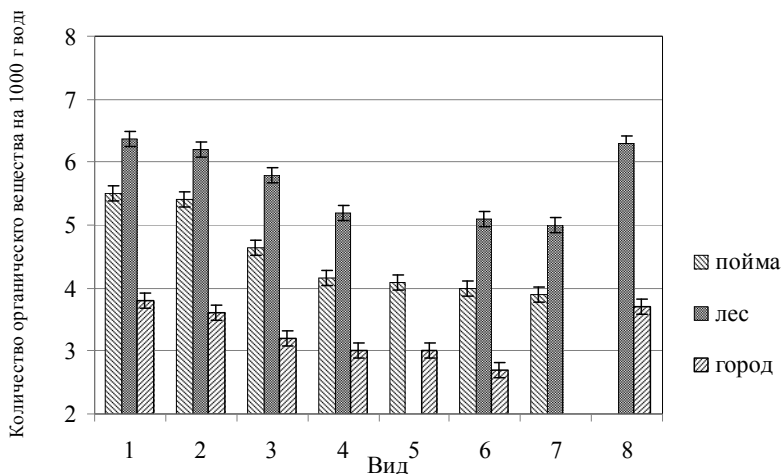


Рис. 22. Продуктивность транспирации листьев ив в разных условиях обитания: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.

Самые низкие значения коэффициента продуктивности транспирации были у ив на территории города — от 2,7 до 3,8. В ряду ив: *S. viminalis* L., *S. caprea* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. alba* L., *S. triandra* L., *S. cinerea* L., *S. pentandra* L. — наблюдалось снижение данного параметра.

В течение вегетационного периода значение транспирационного коэффициента у изученных видов ив изменяется. Максимум приходится на июль.

Максимальные значения данного показателя разных мест обитания были у *S. viminalis* L., *S. caprea* L., *S. rosmarinifolia* L., минимальные — у *S. alba* L., *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L.

Сравнительный анализ литературных данных (Полевой, 1989; Кузнецов, 2005) и проведенных нами исследований (Костюченко, 2007) выявил, что изученные представители рода *Salix* имели более высокий коэффициент продуктивности транспирации в течение дневного и вегетационного периодов по сравнению с березой и осиной (Иванова, Костюченко, 2003).

Известно, что растения, которые имеют низкие значения транспирационного коэффициента, характеризуются высокой продуктивностью. Затраты воды на производство единицы массы растения являются одним из факторов, регулирующих создание биомассы растений, на этот факт обратил внимание еще К. А. Тимирязев (1947). В работах ряда исследователей показано, что чем меньше у растения затраты воды на создание единицы органического вещества, тем выше их продуктивность (Мокроносов, 1983; Полевой, 1989).

Величины продуктивности транспирации у представителей рода *Salix* имеют средние значения, их изменение варьирует в разных условиях обитания в 1,5—2,0 раза, эти изменения значительны в пойме, в городе и лесу данный показатель более стабилен.

5.3. Общее содержание воды

Степень обводненности растений, в том числе листьев, является одним из основных показателей их водного режима (Лархер, 1978; Прокопьев, 2001; Кузнецов, 2005). Содержание воды определяет концентрацию клеточного сока, сосущую силу клеток, отношение растений к дефициту или избытку воды (Никитина, 1998).

Количество воды в листьях изученных растений на протяжении суток в течение вегетационного сезона соответствовало динамике изменения интенсивности транспирации (рис. 23—25). Максимум содержания воды у ив был при низких показателях интенсивности транспирации, минимум приходился на пики испарения воды листьями.

Содержание воды в листьях растений в течение дневного периода в пойме р.Обь в июне изменялось в пределах от $0,536 \pm 0,12$ до $2,078 \pm 0,21$ г/дм²листа, в июле повышалось и составляло $0,763 \pm 0,08$ — $2,213 \pm 0,19$ г/дм²листа, в августе наблюдалось снижение обводненности листьев — $0,414 \pm 0,11$ — $1,765 \pm 0,12$ г/дм²листа.

Количество воды в листьях изученных видов в течение вегетации неодинаково. Разница между максимальными и минимальными значениями за вегетационный период в среднем составляла от 10 до 5% (рис. 23, 24). Самые низкие показатели воды были в августе, что согласуется с литературными данными (Молотковский, 1984).

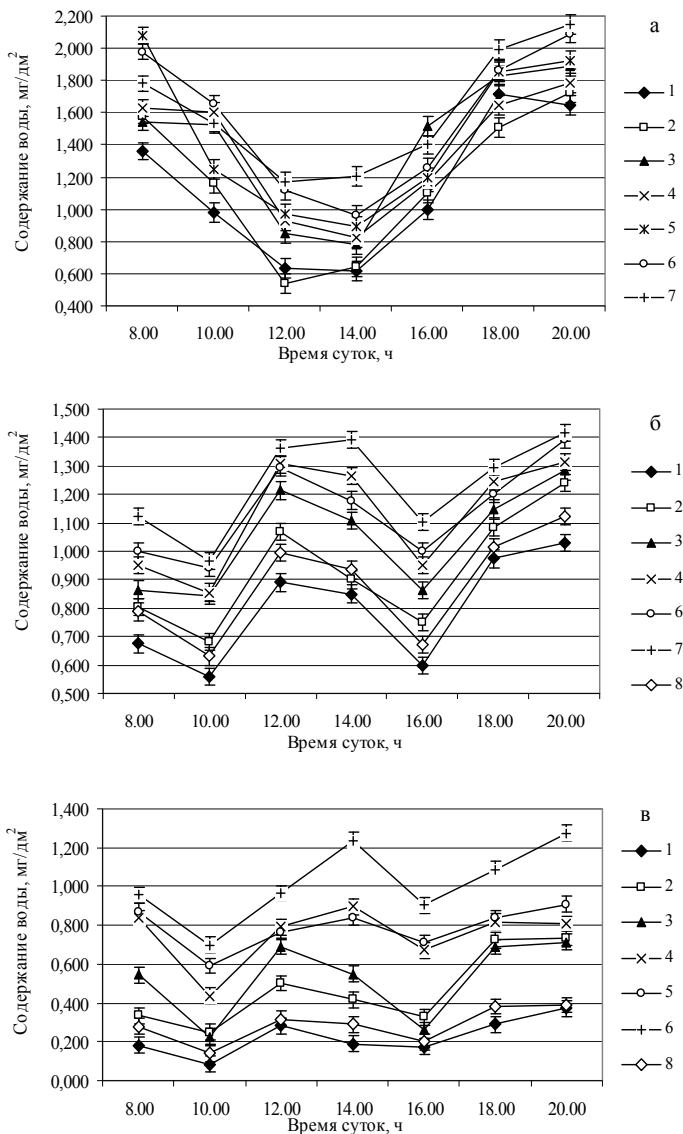


Рис. 23. Общее содержание воды в листьях ив в разных условиях обитания в июне: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. carrea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

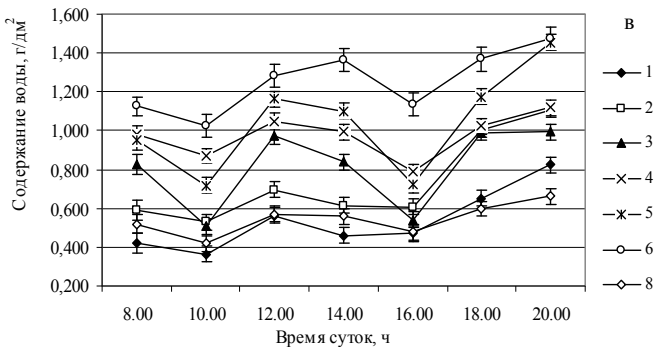
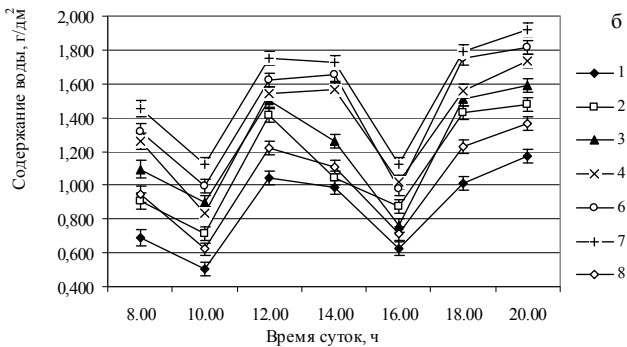
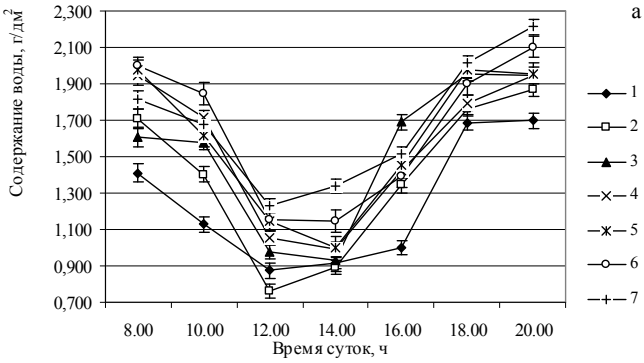


Рис. 24. Общее содержание воды в листьях ив в разных условиях обитания в июле: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

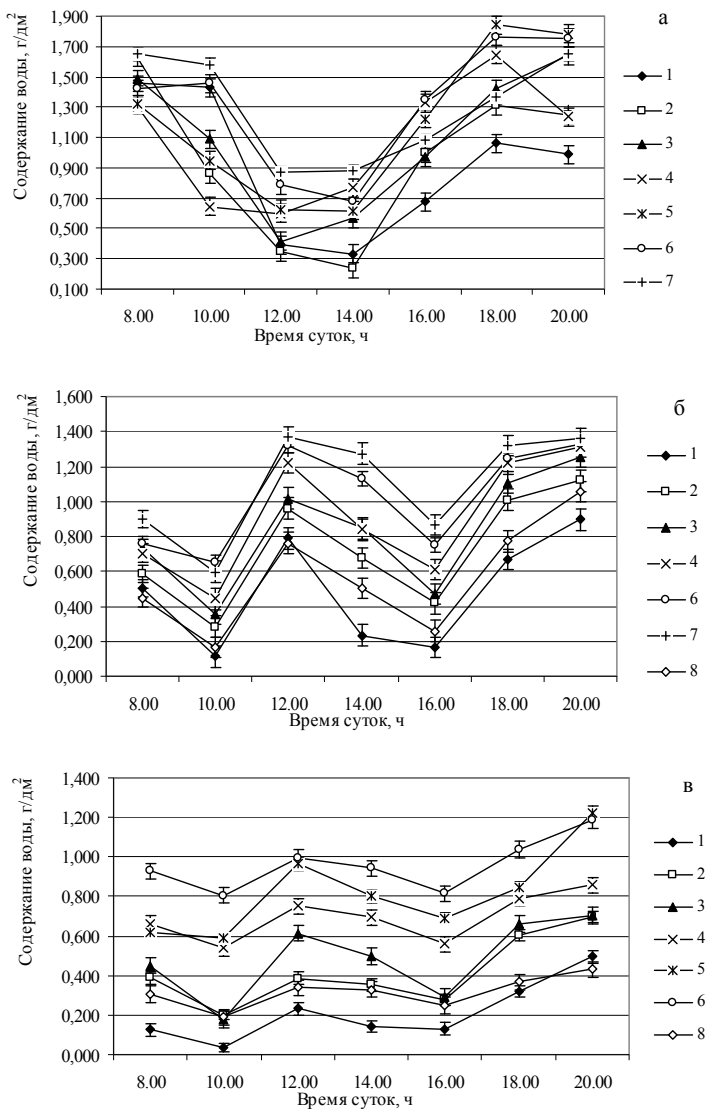


Рис. 25. Общее содержание воды в листьях изученных видов ив в разных условиях обитания в августе: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

Таким образом, в течение вегетационного периода у изученных видов ив, произрастающих в пойме, содержание воды в листьях изменялось по одновершинной кривой (рис. 24, Приложение 18). Среднесуточные значения данного параметра варьировали в пределах $0,905 \pm 0,15$ — $1,685 \pm 0,31$ г/дм² листа. Максимальное содержание воды было в июле.

Среди отдельных видов ив высокий процент воды имели *S. viminalis* L. (75—64%), *S. rosmarinifolia* L. (66—61%) и *S. pentandra* L. (66—61%), низкий — *S. cinerea* L. (62—55%) и *S. lapponum* L. (55—50%). Средние значения были у *S. triandra* L. (65—58%) и *S. alba* L. (63—56%).

Суточные кривые содержания воды имели двухвершинный характер, минимальное количество воды приходилось на 10 и 16 ч. Полученные результаты согласуются с динамикой интенсивности транспирации ив в этих условиях. Однако содержание воды в листьях лесных растений было ниже, чем у пойменных, но выше, чем на территории города. Данная закономерность прослеживалась на протяжении всего периода вегетации (рис. 21—25). Показатели содержания воды в листьях растений в неблагоприятных условиях у разных видов отличается. Например, снижение количества воды в июле у *S. viminalis* L. в лесу составляло 13%, в городе 18%, у *S. rosmarinifolia* L. — 6 и 10%, у *S. lapponum* L. — 6 и 11%, *S. triandra* L. — 7 и 12%, у *S. cinerea* L. — 5 и 12% соответственно. Потери в городе в процентном отношении были более значительны, чем в лесу.

Наши результаты о содержании воды в листьях ив согласуются с литературными данными (Молотковский, 1984). Таким образом, в листьях ив в пойме р.Оби содержание воды было самым высоким, видоспецифичным и зависело от времени вегетации. Количество воды в листьях ив в лесных сообществах и городе снижалось как в абсолютных, так и в относительных единицах (рис. 26, 27).

Сезонные кривые содержания воды у ив в лесу, так же как в пойме р.Обь, имели одновершинный характер (рис. 27). Количество воды в листьях увеличивалось от начала вегетации к середине (июль), затем падало к августу. Содержание воды по видам имело такую же закономерность, что у растений в пойме. В абсолютных единицах количество воды на 1 дм² листа уменьшалось в ряду *S. lapponum* L., *S. cinerea* L., *S. alba* L., *S. pentandra* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. viminalis* L., в процентном отношении закономерность имела обратную зависимость (рис. 27).

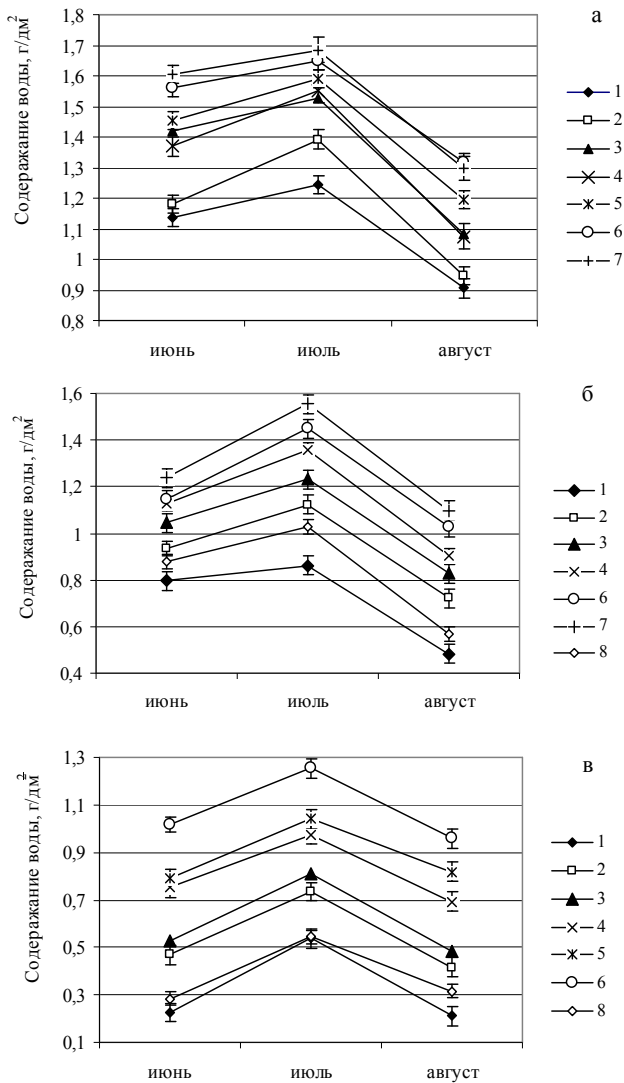


Рис. 26. Изменение общего содержания воды в листьях ив в течение вегетационного сезона разных условий обитания: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

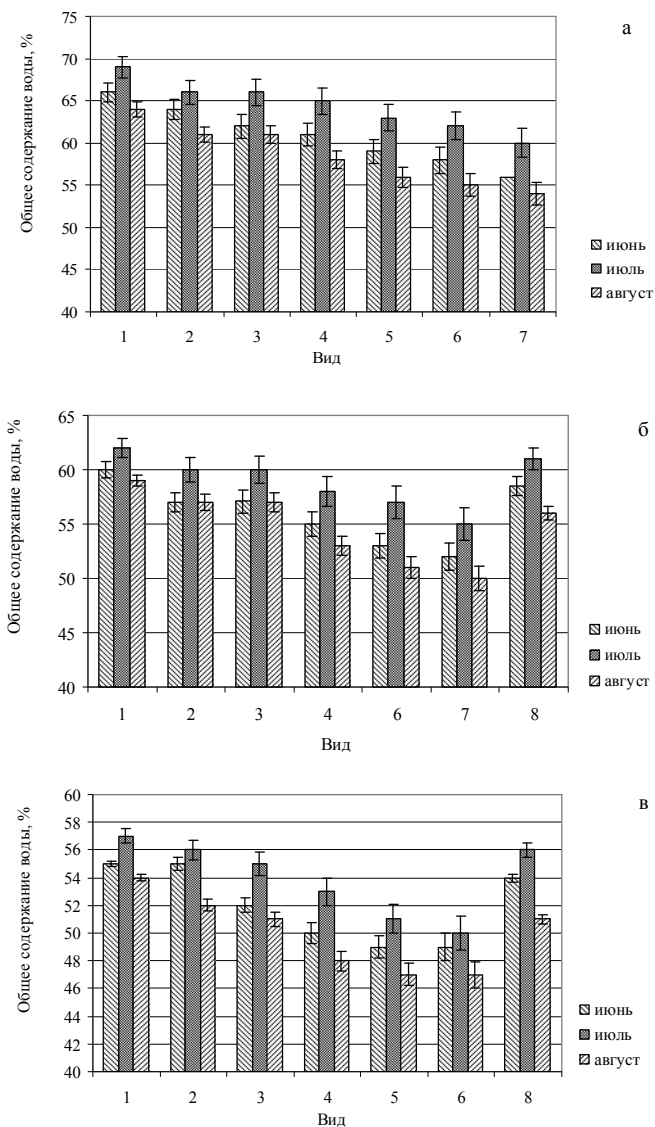


Рис. 27. Общее содержание воды в листьях ив в течение вегетационного сезона разных условий обитания: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

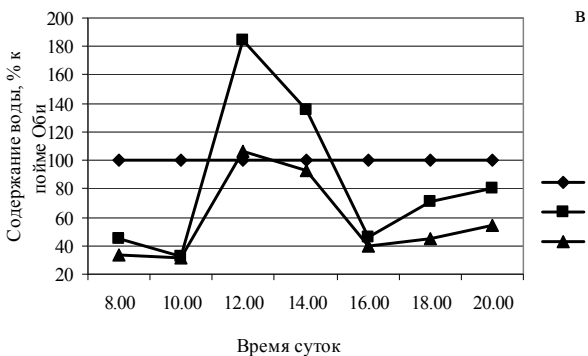
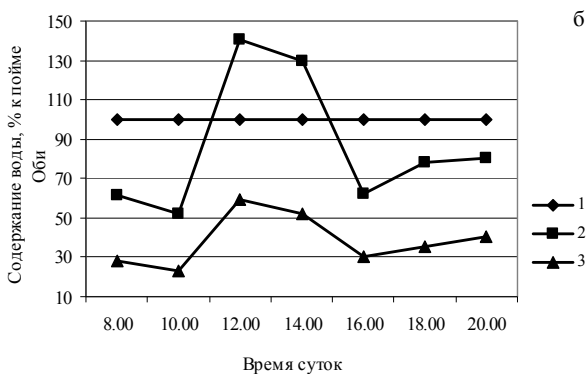
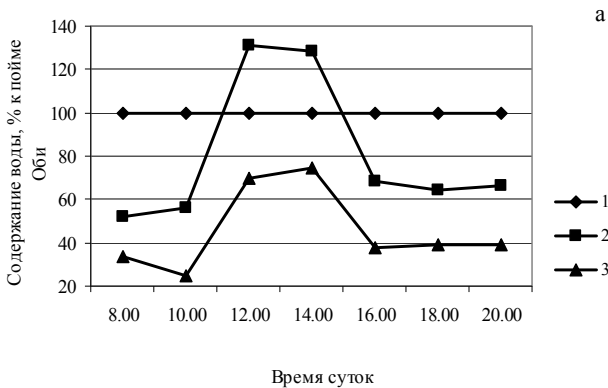


Рис. 28. Усредненные суточные кривые общего содержания воды в листьях ив в июне (а), июле (б) и августе (в): лесные сообщества (2), город (3) в процентах к значениям содержания воды в листьях ив в пойме р.Обь (1)

Усредненные кривые по содержанию воды (рис. 28) в листьях разных видов ив в лесных сообществах и городе по отношению к значениям в пойме выявили наличие двух минимумов (в 10 и 16 ч). В середине дня в лесных сообществах содержание воды в листьях ив было выше, чем в пойме. В утренние и послеполуденные часы количество воды в листьях лесных растений сокращалось по сравнению с поймой на 38—50%, в городе — на 60—80%. В августе ее содержание было ниже как в лесу, так и в городе. В первую и вторую половину дня кривые отличались незначительно, с 10 до 15 ч в лесу содержание воды в листьях ив на территории города приближалось к показателям в пойме, в лесу превышало данные для города и поймы.

Таким образом, представленные данные о количестве воды в листьях изученных видов ив в различных условиях обитания (пойма, лес, город) показали, что ивы имели средние или высокие значения общего содержания воды, суточная динамика ее изменения соответствует изменению интенсивности транспирации. Количество воды в листьях снижалось в ряду *S. lapponum* L., *S. cinerea* L., *S. alba* L., *S. pentandra* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. viminalis* L.

В лесных сообществах и городе содержание воды уменьшалось, особенно значительно в августе, что связано с процессами снижения физиологической активности растений (Кузнецов, 2005).

В научной литературе показано, что снижение содержания воды в тканях растений в условиях города связано с нарушением механизмов регуляции интенсивности транспирации (устычная и кутикулярная) в результате так называемого «паралича» устьиц и разрушения структуры воскового слоя наружного покрова листовых пластинок под действием кислых газов (Сергейчик, 1994; Барахтенова, 1998; Захарова, 2005). Показано, что листья в условиях города приобретают ксероморфные признаки (Кулагин, 1993; Захарова, 2005; Иванова, 2009).

Сравнительный анализ литературных данных по количеству воды в листьях различных видов растений позволяет сделать заключение, что листья ив характеризуются высоким или средним содержанием воды (Прокопьев, 2001; Кузнецов, 2005).

В лесу снижение содержания воды в листьях было менее значительно, в середине дня даже превышало показатели поймы. Полученные результаты показывают, что ивы относятся к гидролабильным

видам, они могут выдерживать значительные колебания в общем содержании воды на протяжении световой части дня и вегетации, а также в зависимости от условий произрастания. Эти изменения обеспечивают ивам возможность адаптации при смене условий обитания, водообеспеченности, инсоляции и т.д.

5.4. Водоудерживающая и водопоглощающая способность

В регулировании водообмена растений значительную роль играют водоудерживающая и водопоглощающая способность. Значения водоудерживающей способности листьев у изученных видов ив варьировали от $65,24 \pm 0,51$ до $80,15 \pm 0,58\%$ (рис. 29; Приложение 19).

В пойме р.Обь она изменялась от $65,24 \pm 0,20$ до $75,08 \pm 0,09\%$ (рис. 29а). Самая высокая водоудерживающая способность была у *S. viminalis* L., меньше всего у *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L. Средние значения по данному параметру имели *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L. и *S. alba* L. (рис. 29а).

Водоудерживающая способность отдельных видов ив в лесных обществах была различной. Диапазон изменения значений данного параметра составлял от $66,97 \pm 0,31$ до $78,15 \pm 0,28\%$ (рис. 29б). В ряду *S. viminalis* L., *S. cinerea* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. lapponum* L. водоудерживающая способность листьев сокращалась, но была выше по сравнению с данными, полученными для поймы (рис. 29б).

На территории города водоудерживающая способность листьев ив была выше (от $70,85 \pm 0,18$ до $80,15 \pm 0,58\%$), чем в лесу и пойме. Закономерность изменения данного показателя у отдельных видов была такая же, как в пойме и лесу (рис. 29в).

Величина водоудерживающей способности изменялась в течение периода вегетации по одновершинной кривой. Самые высокие показатели водоудерживающей способности были в июле, в августе и июне они снижены (рис. 29). Полученная закономерность прослеживалась во всех вариантах произрастания.

Значения водопоглощающей способности листьев ив варьировали от $81,75 \pm 0,53$ до $98,11 \pm 0,42\%$ (рис. 30; Приложение 19).

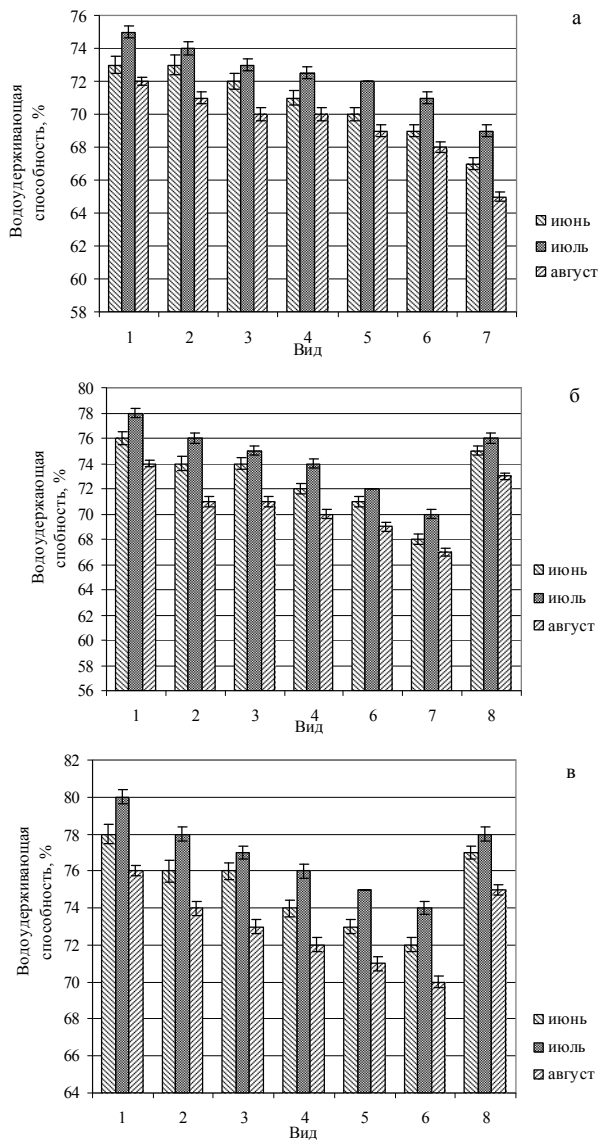


Рис. 29. Водоудерживающая способность листьев ив в течение вегетационного сезона в разных условиях обитания: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

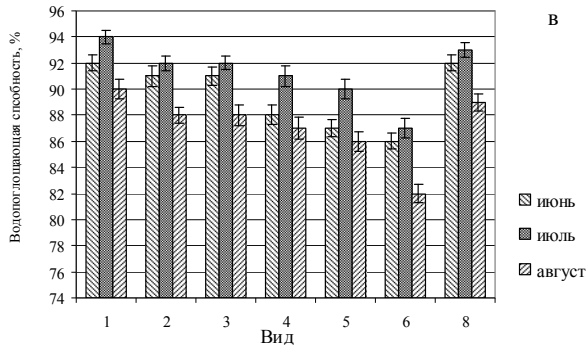
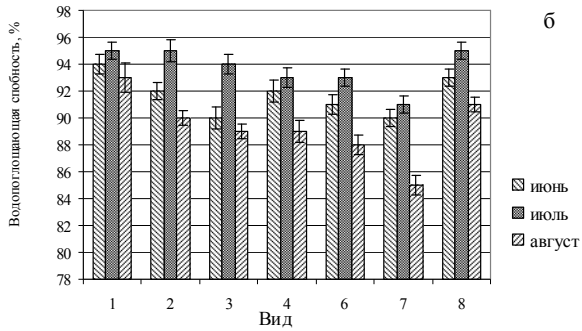
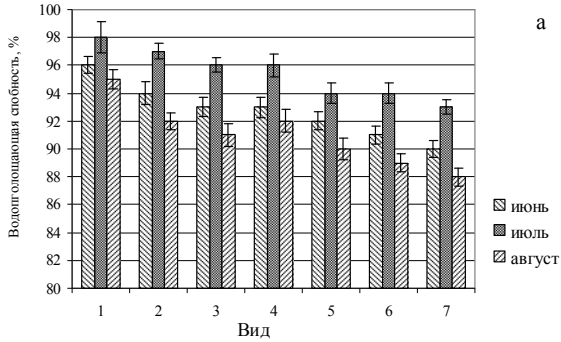


Рис. 30. Водопоглощающая способность листьев ив в течение вегетационного сезона в разных условиях обитания: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

В пойме р.Обь величина данного параметра составляла от $88,19 \pm 0,32$ до $98,11 \pm 0,42\%$ (рис. 30а). Наиболее высокие значения водопоглощающей способности мы наблюдали у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. caprea* L., *S. pentandra* L. и *S. triandra* L., несколько ниже они были у *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L.

Можно отметить, что показатели водопоглощающей способности листьев в пойме достаточно высоки, у разных видов отличаются незначительно. Наибольшие значения данного параметра наблюдались в июле, в июне и августе они были ниже.

Водопоглощающая способность ив в лесных сообществах и городе снижалась незначительно. В лесу ее значения составляли $85,98 \pm 0,28$ — $95,45 \pm 0,14\%$, в городе — $82,01 \pm 0,21$ — $94,09 \pm 0,27\%$. В течение вегетации водопоглощающая способность изменялась в данных условиях так же, как и в пойме: с июня по август по одновершинной кривой. В период высокой физиологической активности растений данный параметр имел максимальную величину, что подтверждается закономерностями в изменении интенсивности транспирации и содержания воды у изученных видов.

Отдельные виды отличались по величине водопоглощающей способности, что, вероятно, связано с особенностями их биологии. В ряду ив *S. lapponum* L., *S. cinerea* L., *S. alba* L., *S. triandra* L., *S. pentandra* L., *S. caprea* L., *S. viminalis* L. и *S. rosmarinifolia* L. наблюдалось повышение данного параметра.

Исследования, проведенные ранее (Костюченко, 2007), показали, что изученные представители рода *Salix* имели более высокие значения водопоглощающей способности листьев по сравнению с березой пушистой и осинкой, которая обеспечивает им восстановление воды при обезвоживании и направлена на повышение устойчивости при изменении экологических условий, в том числе водного режима почвы (Полевой, 2001; Кузнецов, 2005). Вероятно, виды, имеющие более высокую водопоглощающую способность, лучше приспособлены к обитанию в городе, где содержание воды в почве ниже.

Показатели водоудерживающей и водопоглощающей способности у изученных видов ив изменяются в зависимости от условий произрастания.

Более высокие показатели водоудерживающей способности были выявлены для листьев в условиях города, минимальные — в пойме.

Значения водопоглощающей способности, наоборот, были максимальны в пойме, минимальны — в городе. Промежуточное положение занимали виды ив, произрастающие в лесу. Для представителей рода *Salix* характерна высокая водоудерживающая и водопоглощающая способность листьев. Это позволяет им противостоять обезвоживанию при неблагоприятном режиме и является показателем адаптивности к условиям произрастания.

5.5. Свободная и связанная вода

Количество свободной и связанной воды в растениях характеризует метаболическую активность и водоудерживающую способность тканей.

Содержание свободной воды в листьях ив было невысоким и составляло от $16,85 \pm 0,59$ до $29,17 \pm 0,67\%$ (рис. 31а,б,в; Приложение 20).

В пойме р.Обь показатели свободной воды у изученных видов ив варьировали от $21,16 \pm 0,18$ до $29,17 \pm 0,67\%$ (рис. 31а). Максимальные значения были у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L. и *S. caprea* L., минимальные — у *S. alba* L., *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L. Промежуточное положение занимали *S. triandra* L. и *S. pentandra* L. (рис. 31б).

В течение вегетационного сезона данный показатель, так же как водоудерживающая и водопоглощающая способность, изменялся по одновершинной кривой от июня к августу. В июле данный параметр был максимален. Наиболее значительные перепады в содержании свободной воды наблюдались между июлем и августом (рис. 31).

Процент свободной воды у изученных видов ив в лесных сообществах изменялся от $17,96 \pm 0,59$ до $25,88 \pm 0,21\%$ (рис. 31), в городе — от 17 до 24% и был ниже, чем в пойме. В городе данный показатель снижался на 19—22%, в лесу — на 8—12%.

У отдельных видов в лесу и городе содержание свободной воды было различным и сокращалось в ряду: *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. caprea* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. alba* L., *S. cinerea* L., *S. lapponum* L.

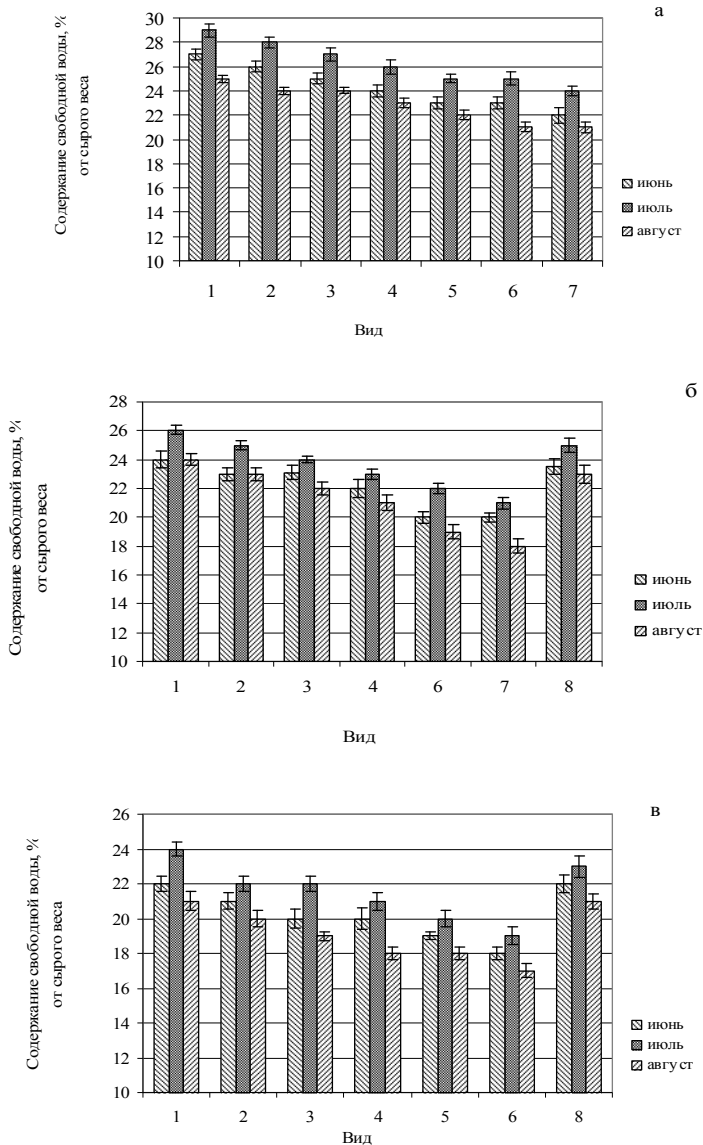


Рис. 31. Содержание свободной воды в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

Из литературных данных известно, что содержание свободной воды характеризует степень метаболической активности функциональных процессов (Кузнецов, 2005). Результаты наших исследований выявили, что виды ив с повышенным содержанием свободной воды имели более высокую интенсивность фотосинтеза, транспирации и накапливали больше пигментов. Можно предположить, что величина данного параметра в листьях ив регулирует скорость протекания биохимических и физиологических процессов, позволяя в определенных пределах приспособиться к условиям среды.

В течение вегетации изменения в содержании свободной воды в листьях ив как в городе, так и в лесу имели такую же закономерность, что и в пойме: увеличивались к июлю и сокращались к августу (рис. 31).

Величина связанной воды в листьях изученных видов ив значительно превышала содержание свободной воды во всех условиях обитания, процент которой колебался от $37,95 \pm 0,56$ до $48,29 \pm 0,73\%$ (рис. 32; Приложение 20).

В пойме р.Обь значения данного параметра были выше и варьировали от $42,96 \pm 0,78$ до $51,29 \pm 0,35\%$ (рис. 32). Закономерность в содержании связанной воды среди отдельных видов ив была такой же, как и в содержании свободной: от *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. caprea* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. alba* L., *S. cinerea* L., *S. lapponum* L. ее количество уменьшалось.

В течение вегетации от июня к июлю наблюдалось увеличение в содержании связанной воды, к августу оно снижалось (рис. 32). Необходимо отметить, что у разных видов уменьшение данного параметра в августе было различным. У *S. viminalis* L. и *S. pentandra* L. он был идентичен с данными июля, у остальных видов — ниже (рис. 32).

На территории города данный показатель варьировал от $37,95 \pm 0,56$ до $44,99 \pm 0,26\%$ и был ниже, чем в пойме (рис. 32).

При этом содержание связанной воды у отдельных видов и в течение вегетации имело такую же закономерность, как в пойме, но в лесу у видов *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L. и *S. caprea* L. оно было в августе выше, чем в июне, у остальных видов ниже. Можно предположить, что данные виды за счет более высокого содержания связанной воды могут обеспечить себе стабильность протекания физиологических процессов более длительное время.

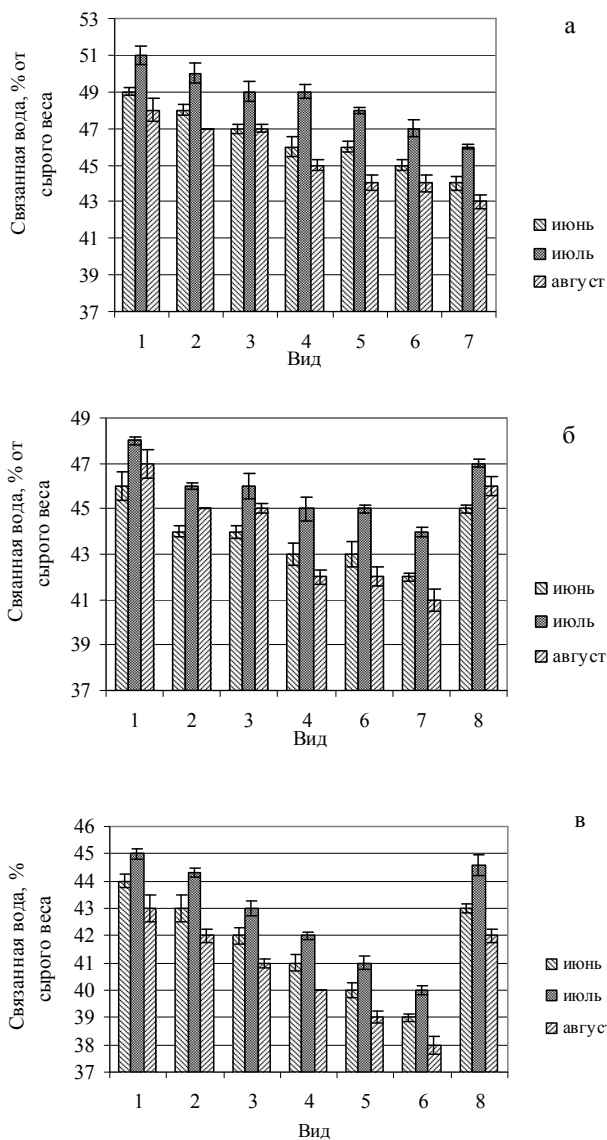


Рис. 32. Содержание связанной воды в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. carpea* L.; а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

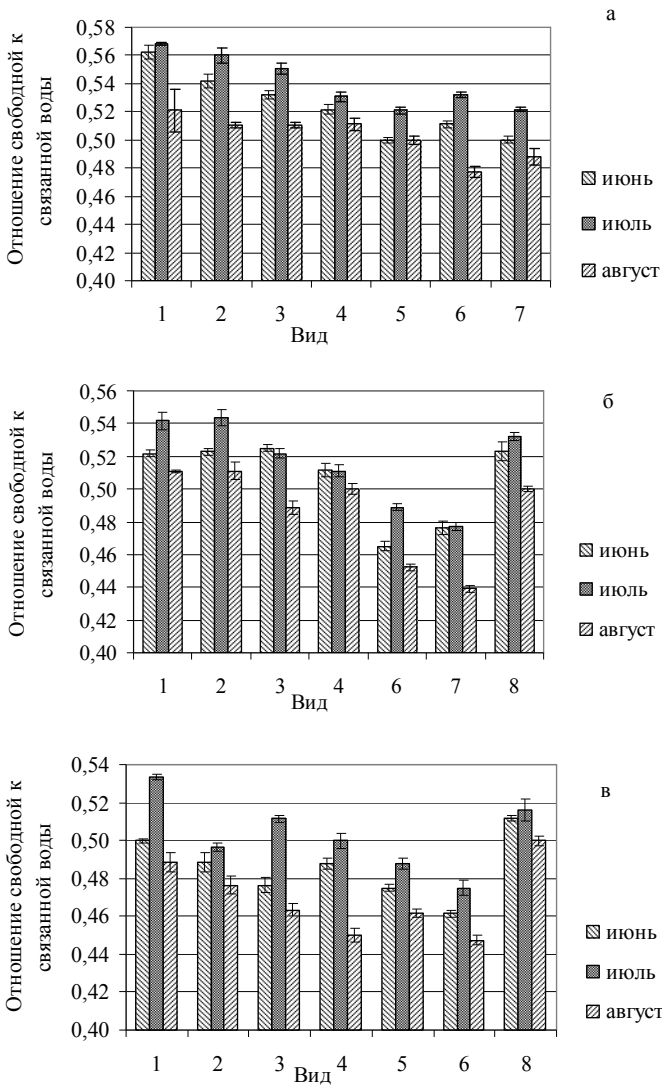


Рис. 33. Отношение свободной воды к связанной в листьях ив в течение вегетационного сезона: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 5 — *S. alba* L., 6 — *S. cinerea* L., 7 — *S. lapponum* L., 8 — *S. caprea* L.;
 а — пойма р.Обь, б — лесные сообщества, в — город

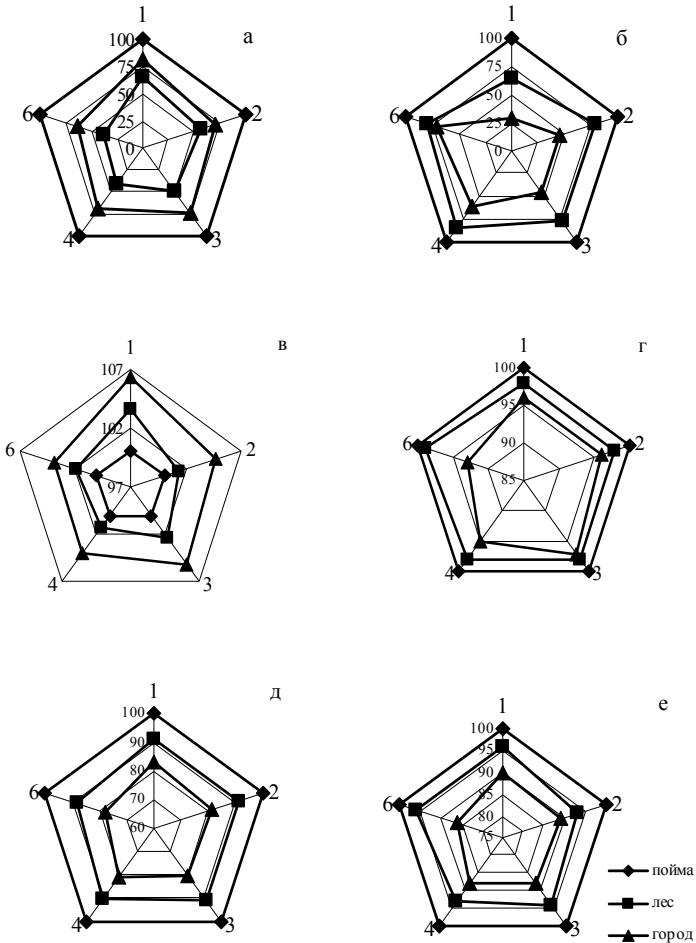


Рис. 34. Усредненные значения показателей в лесных сообществах и городе в процентах к значениям в пойме р.Обь: интенсивность транспирации (а), общее содержание воды (б), водоудерживающая способность (в), водопоглощающая способность (г), свободная вода (д), связанная вода (е) в листьях ив: 1 — *Salix viminalis* L., 2 — *S. rosmarinifolia* L., 3 — *S. pentandra* L., 4 — *S. triandra* L., 6 — *S. cinerea* L.

Таким образом, содержание связанной и свободной воды в листьях изученных ив зависело от условий произрастаний, видовой специфичности и периода вегетации. В условиях города и леса содержание воды в листьях было снижено по сравнению с поймой. Высокое содержание свободной и связанной воды в листьях ив положительно коррелирует с водоудерживающей и водопоглощающей способностью, интенсивностью транспирации и подтверждает мнение о гидролабильности представителей рода *Salix*.

Анализ усредненных показателей, отражающих особенности водного режима изученных видов ив в различных условиях обитания (пойма, лес и город), выявил следующие закономерности (рис. 34). Интенсивность транспирации в условиях поймы была самой высокой, снижалась на территории города и особенно в лесных сообществах, что позволяет сделать вывод о том, что в этих условиях ивы более экономно используют воду.

Общее содержание воды в листьях было ниже у растений в лесу. Водоудерживающая способность у листьев ив была достаточно высока во всех условиях обитания и незначительно отличалась в пойме, лесу и городе. Самые высокие ее показатели наблюдались в городе. Возможно, это повышение водоудерживающей способности может обеспечить стабилизацию водного режима растений ив в неблагоприятных условиях водоснабжения.

Содержание связанной воды в листьях в различных условиях обитания было более стабильным, хотя данный показатель был ниже в лесных сообществах и городе по сравнению с поймой. Однако эти изменения были не велики. У отдельных видов (*S. cinerea* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L.) содержание воды в августе было выше, чем в июне. Полученные результаты позволяют нам сделать заключение, что содержание связанной воды в листьях ив является более стабильным признаком водного режима, который обеспечивает устойчивость данных видов в условиях значительного дефицита воды, сохранение функциональной активности листьев.

Глава 6

КОРРЕЛЯЦИОННАЯ ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ИЗУЧЕННЫМИ ФУНКЦИОНАЛЬНЫМИ И БИОХИМИЧЕСКИМИ ПАРАМЕТРАМИ ЛИСТЬЕВ

Полученные результаты показали, что изученные виды рода *Salix* характеризуются высокой интенсивностью фотосинтеза и содержанием пигментов. Величина фотосинтетической активности и содержание пигментов у ив зависели от условий произрастания. Максимальные показатели данных параметров мы наблюдали у растений, произрастающих в пойме р.Обь, средние — в лесных сообществах, минимальные — на территории города.

Наблюдается прямая положительная корреляция между показателями интенсивности фотосинтеза и общим содержанием пигментов у всех изученных видов ив в различных условиях произрастания (табл. 3). Однако у растений в пойме коэффициент корреляции был выше, в лесных сообществах он незначительно снижался. В городе наблюдалось снижение данного коэффициента, за исключением таких видов, как *S. rosmarinifolia* L. и *S. carrea* L. Такая же корреляционная закономерность прослеживалась между интенсивностью фотосинтеза, содержанием хлорофилла *a* и *b*, суммой хлорофилла *a* и *b*. Максимальные значения коэффициентов корреляции составляли единицу, у многих видов приближались к ней.

Литературные данные о связи между интенсивностью фотосинтеза у растений с количественными показателями в содержании фотосинтетических пигментов неоднозначны (Заленский, 1963; Юмагулова, 2007). Например, в работе Э. Р. Юмагуловой (2007) при изучении интенсивности фотосинтеза и содержании пигментов у растений верховых болот прямой корреляционной зависимости между этими показателями не обнаружено. Как было отмечено выше, интенсивность фотосинтеза определяется совокупностью факторов. Любой из них может быть ограничивающим для фотосинтеза, даже при высоком содержании пигментов.

Значение коэффициентов корреляции между интенсивностью фотосинтеза, общим содержанием пигментов и отдельными группами пигментами у изученных видов ив (P<0,05)

Вид	ИФ/ОбщП			ИФ/Хла			ИФ/Хлв			ИФ/Кар			ИФ/Хла+b		
	Пойма р. Обь	Лес	Город	Пойма р. Обь	Лес	Город	Пойма р. Обь	Лес	Город	Пойма р. Обь	Лес	Город	Пойма р. Обь	Лес	Город
<i>Salix viminalis</i> L.	1,000	0,884	0,505	0,973	0,999	0,985	0,986	0,580	0,974	-0,982	-0,998	-0,777	1,000	0,886	0,986
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	0,997	0,860	0,985	0,997	0,999	0,998	0,969	0,864	0,994	-0,756	-0,887	-1,000	0,997	0,867	0,945
<i>S. pentandra</i> L.	0,934	0,942	0,741	0,928	0,994	0,907	0,942	0,893	0,939	-0,911	-0,945	-0,917	0,931	0,943	0,912
<i>S. triandra</i> L.	0,978	0,992	0,637	1,000	0,886	0,997	0,957	0,973	0,996	-0,985	-0,992	-0,948	0,977	0,993	0,931
<i>S. alba</i> L.	0,886	—	0,662	0,886	—	0,837	0,967	—	0,992	-0,997	—	-0,794	0,903	—	0,894
<i>S. cinerea</i> L.	0,992	0,956	0,034	0,999	0,993	0,830	0,944	0,925	0,873	-0,974	-1,000	-0,931	0,992	0,959	0,949
<i>S. lapponum</i> L.	0,992	0,947	—	0,994	0,846	—	0,992	0,964	—	-0,996	-0,971	—	0,992	0,949	—
<i>S. caprea</i> L.	—	0,685	0,974	—	0,886	0,895	—	0,493	1,000	—	-0,866	-0,923	—	0,692	0,673

В научной литературе показано, что фотосинтетическая активность растений определяется различными причинами, в том числе активностью аттрагирующих центров, мезоструктурой листа, численностью и активностью фотосинтезирующих единиц, содержанием пигментов и т.д. (Дьяченко, 1978; Мокроносов, Шмакова, 1978; Мокроносов, 1992).

Исследования, проведенные нами, выявили, что в клетках листьев изученных видов ив существует большое количество мелких хлоропластов (Костюченко, 2007), это обусловлено филогенетической молодостью ивовых (Николаевский, 1989). В работах Ю. Л. Цельникер (1978), Г. П. Федосевой (1978) показано, что присутствие большого количества мелких фотосинтетических единиц создают высокую активность фотосинтетического аппарата.

Отсутствует положительная корреляция между интенсивностью фотосинтеза и содержанием каротиноидов в листьях ив.

Анализ корреляционной зависимости между интенсивностью фотосинтеза и транспирацией, интенсивностью фотосинтеза и общим содержанием воды, интенсивностью фотосинтеза и содержанием

свободной и связанной воды в листьях растений ив показал, что не наблюдается положительной корреляции между интенсивностью фотосинтеза и транспирацией. Данный факт отмечен в литературе (Кузнецов, 2005). При высокой оводненности клеток (более 87%) интенсивность фотосинтеза уменьшается, хотя устьица открыты и хорошо транспирируют. Это связано с тем, что вода, находящаяся в межклетниках и свободном пространстве клеток, препятствует диффузии CO₂.

Высокая корреляционная связь отмечена между интенсивностью фотосинтеза и общим содержанием воды в клетках, а также интенсивностью фотосинтеза и содержанием свободной и связанной воды (табл. 4).

Таблица 4

Значение коэффициентов корреляции между интенсивностью фотосинтеза и транспирацией, общим содержанием свободной и связанной воды у изученных видов ив (P<0,05)

Вид	ИФ/ИТ			ИФ/Общ			ИФ/Своб			ИФ/Связ		
	Пойма р.Объ	Лес	Город	Пойма р.Объ	Лес	Город	Пойма р.Объ	Лес	Город	Пойма р.Объ	Лес	Город
<i>Salix viminalis</i> L.	-0,525	-0,882	-0,879	0,924	0,675	0,999	0,982	0,998	0,965	0,945	0,837	0,899
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	-0,312	-0,727	-0,428	0,987	0,997	0,911	0,982	0,887	0,998	0,929	0,538	0,991
<i>S. pentandra</i> L.	-0,493	-0,546	-0,510	0,985	0,971	0,928	0,954	0,969	0,987	0,803	0,655	1,000
<i>S. triandra</i> L.	-0,376	-0,390	-0,607	0,885	0,999	0,977	0,987	0,998	0,954	0,997	0,992	0,993
<i>S. alba</i> L.	-0,620	—	-0,673	0,958	—	0,971	0,997	—	0,925	0,993	—	0,925
<i>S. cinerea</i> L.	-0,582	-0,370	-0,376	0,880	0,906	0,921	0,974	0,929	0,998	0,999	0,929	0,998
<i>S. lapponum</i> L.	-0,959	-0,735	—	0,822	1,000	—	0,996	0,908	—	0,996	0,999	—
<i>S. caprea</i> L.	—	-0,864	-0,788	—	0,924	0,900	—	0,998	0,984	—	0,655	0,998

При сравнении коэффициентов корреляции между интенсивностью фотосинтеза и содержанием связанной воды у отдельных видов установлено, что наиболее низкие показатели их были у *S. pentandra* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. caprea* L. в условиях лесных сообществ. Величина интенсивности фотосинтеза в большей степени положительно коррелирует с общим содержанием воды, свободной и связанной воды.

Отсутствует положительная корреляция между интенсивностью фотосинтеза и дыхания (табл. 5). Положительная корреляция отмечена между интенсивностью дыхания и интенсивностью транспирации, а также между интенсивностью фотосинтеза, водоудерживающей и водопоглощающей способностью листьев.

Таблица 5

Значение коэффициентов корреляции между интенсивностью дыхания и транспирации, интенсивностью фотосинтеза, дыхания, водоудерживающей и водопоглощающей способностью листьев у изученных видов ив ($P < 0,05$)

Вид	ИФ/ИД			ИФ/ИТ			ИФ/Водоу			ИФ/Водоп		
	Пойма р. Обь	Лес	Город	Пойма р. Обь	Лес	Город	Пойма р. Обь	Лес	Город	Пойма р. Обь	Лес	Город
<i>Salix viminalis</i> L.	-0,717	-0,963	-0,863	-0,717	-0,963	-0,863	0,982	0,893	0,899	1,000	0,893	0,899
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	-0,653	-0,819	-0,448	-0,653	-0,819	-0,448	1,000	0,987	0,991	0,954	0,998	0,975
<i>S. pentandra</i> L.	-0,511	-0,737	-0,642	-0,511	-0,737	-0,642	0,993	0,891	0,977	0,974	0,990	0,952
<i>S. triandra</i> L.	0,923	-0,646	-0,408	0,923	-0,646	-0,408	0,806	0,998	0,997	0,997	0,941	0,986
<i>S. alba</i> L.	-0,897	—	-0,751	-0,897	—	-0,751	0,993	—	0,980	0,993	—	0,994
<i>S. cinerea</i> L.	-0,696	-0,619	-0,353	-0,696	-0,619	-0,353	0,974	1,000	0,998	0,994	0,997	0,965
<i>S. lapponum</i> L.	-0,958	-0,693	—	-0,958	-0,693	—	0,961	0,999	—	0,986	0,820	—
<i>S. caprea</i> L.	—	-0,691	-0,817	—	-0,691	-0,817	—	0,929	0,932	—	0,982	0,895

Таким образом, проведенные исследования по изучению зависимости интенсивности фотосинтеза от содержания пигментов, интенсивности транспирации, содержания воды в листьях выявили, что существует достоверно высокая положительная корреляционная зависимость между интенсивностью фотосинтеза и общим содержанием пигментов, хлорофилла *a* и *b*, суммы хлорофиллов и содержанием воды в листьях. Не обнаружено положительной корреляции между интенсивностью фотосинтеза и содержанием каротиноидов в листьях ив, а также интенсивностью транспирации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение эколого-физиологических особенностей некоторых видов ив, произрастающих в пойме р.Обь, на территории города Нижневартовска и березово-осиновом лесу, выявило ряд закономерностей.

Анализ суточных кривых фотосинтеза у изученных видов ив (*S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. alba* L., *S. cinerea* L., *S. lapponum* L., *S. caprea* L.) показал, что условия для протекания фотосинтеза оптимальны в пойме р.Обь, фотосинтез сокращался в лесных сообществах и на территории г.Нижневартовска. Суточные кривые фотосинтеза в пойме р.Обь имели одновершинный ход с максимумом в 12 ч, в условиях леса и города кривые были двухвершинные, явление полуденной депрессии наблюдалось в 14 ч, второй пик фотосинтеза был в 16 ч в лесу и в 18 ч в городе. Изученные представители ив имеют достаточно высокую фотосинтетическую активность, особенно в пойме, в лесу и в городе она снижается.

Результаты исследования сезонной динамики фотосинтеза у восьми видов ив (*S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. alba* L., *S. cinerea* L., *S. lapponum* L., *S. caprea* L.) в различных условиях обитания (пойма р.Обь, лесные сообщества, г.Нижневартовск) на территории Среднего Приобья (подзона средней тайги) показывают, что в пойме условия фотосинтеза наиболее благоприятны, в условиях лесных сообществ и города фотосинтез снижается.

В течение летнего сезона максимальную интенсивность фотосинтеза мы наблюдали в июле. Интенсивность фотосинтеза была более высокой во всех условиях обитания у *S. viminalis* L., *S. rosmarinifolia* L. и *S. caprea* L. Более низкие показатели фотосинтеза были у *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L.

Общее содержание пигментов в листьях ив в условиях поймы р.Обь было выше. В лесных сообществах оно снижалось на 50%, на территории города — 75%. Содержание пигментов изменялось в течение вегетационного сезона, максимальное накопление их было в июле. В различных условиях обитания наблюдается изменение в количественном соотношении отдельных групп пигментов.

У растений в условиях поймы содержание хлорофилла *a* было максимальным, в лесу их содержание снижалось в среднем на 35%, в городе — на 65%. Динамика изменения хлорофилла *b* в листьях изученных видов разных мест обитания была такая же, как у хлорофилла *a*. В условиях города ивы имели максимальное содержание каротиноидов, в лесу и пойме их количество было снижено.

Полученные результаты позволяют говорить о том, что пигментный аппарат представителей рода *Salix* характеризуется лабильностью к факторам среды. Адаптивные механизмы включают изменения в общем содержании пигментов, их количественное соотношение, величины светособирающего комплекса и реакционного центра. Эти адаптационные перестройки позволяют листьям ивовых адаптироваться к достаточно широкому диапазону природных и антропогенных факторов, среди которых можно отметить интенсивность освещения, содержание воды в почве, токсиканты городской среды.

Интенсивность темного дыхания листьев у изученных видов ив имела средние значения. Самые низкие показатели были у растений в пойме, самые высокие — в лесных сообществах и на территории города.

Наблюдается видовая специфичность по величине дыхания у отдельных видов ив. Анализ данных об интенсивности дыхания идентичных видов из разных мест обитания выявил, что наименьшее количество выделенного углекислого газа в процессе дыхания характерно для *S. viminalis* L., *S. caprea* L. и *S. rosmariniifolia* L., наибольшее — для *S. cinerea* L. и *S. lapponum* L.

Можно предположить, что высокая биологическая продуктивность представителей рода *Salix* связана с их высокой фотосинтетической способностью и меньшими затратами фотоассимилятов на дыхание листьев.

Ивы имели высокую и среднюю интенсивность транспирации. Суточные кривые транспирации в пойме были одновершинными, в лесу и городе — двухвершинными. Самые высокие показатели интенсивности транспирации имели виды растений в условиях поймы. Вододерживающая и поглощающая способность листьев во всех условиях обитания была высокой. У растений в лесных сообществах и городе общее содержание воды в листьях

по сравнению с поймой снижено. Количество свободной воды в листьях ив в условиях поймы было выше, чем в городе и лесных сообществах.

Таким образом, полученные результаты показали, что ивы характеризуются высокой лабильностью изученных физиологических процессов: фотосинтеза, дыхания, водного обмена, что позволяет им хорошо адаптироваться к различным условиям обитания. Наблюдается видовая специфичность в показателях водного режима у отдельных видов ив.

Выявлена высокая положительная корреляционная зависимость между интенсивностью фотосинтеза и общим содержанием пигментов и хлорофиллов, а также общим содержанием свободной и связанной воды. Отрицательная корреляционная зависимость наблюдалась между интенсивностью фотосинтеза и содержанием каротиноидов, а также интенсивностью транспирации.

Для экологического мониторинга городских территорий рекомендуется использовать следующие показатели: интенсивность фотосинтеза и транспирации, общее содержание воды, общее содержание пигментов, а также их количественное соотношение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агафонов, Л. И. Влияние гидрологических и климатических факторов на прирост древесной растительности в пойме нижней Оби / Л. И. Агафонов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 00.03.06. / Екатеринбург, 1996. — 26 с.
2. Агафонов, Л. И. Влияние гидрологического и температурного режимов на радиальный прирост лиственных деревьев в пойме нижней Оби / Л. И. Агафонов // Экология. — 2002. — № 5. — С. 416.
3. Алексеев, В. Г. Устойчивость растений в условиях Севера. Эколого-биологические аспекты / В. Г. Алексеев. — Новосибирск: Наука, 1994. — С.152.
4. Алексеев, Ю. Е. Энциклопедия растений России. Растения тундры / Ю. Е. Алексеев, С. А. Баландин, М. Г. Вахрамеева. — М.: Классик Стиль, 2003. — 208 с.
5. Алехина, А. Ф. Осокорники поймы реки Оби / А. Ф. Алехина // Известия Сиб. отделения Акад. Наук СССР: серия биол. наук. — 1970. — Вып. 2, № 10.
6. Алехина, А. Ф. Закономерности размещения топольников в пойме р.Оби и повышение их хозяйственной роли / А. Ф. Алехина. — Новосибирск: Наука 1976. — С. 137—142.
7. Андрешкина, Н. И. Антропополютерантность горнотундровых фитоценозов Северного Урала / Н. И. Андрешкина // Растительные сообщества Урала и их антропогенная деградация. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. — С. 110—122.
8. Аникиев, В. В. К биологии критического периода у растений к недостаточному водоснабжению / В. В. Аникиев. — Л.: Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1963. — Т. 249. — С. 5—207.
9. Антипов, В. Г. Деревья и кустарники в условиях атмосферного воздуха, загрязненного промышленными газами / В. Г. Антипов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16. — Л., 1970. — 32 с.
10. Антипов, В. Г. Устойчивость древесных растений к промышленным газам / В. Г. Антипов. — М.: Наука и техника, 1979. — 216 с.
11. Анциферов, Г. И. Ива / Г. И. Анциферов. — М.: Лес. пром-ть, 1984. — 101 с.

12. Анциферов, Г. И. Рекомендации по созданию и эксплуатации прутьяных ивовых плантаций / Г. И. Анциферов. — М.: изд-во Минлесхоза РСФСР. — 1982. — 20 с.
13. Афонин, А. А. Ивы Брянского лесного массива / А. А. Афонин. — Брянск: БГУ, 2003. — 237 с.
14. Афонин, А. А. Методологические принципы создания устойчивых высокопродуктивных насаждений ив (на примере автохтонных видов *Salix* Брянского лесного массива) / А. А. Афонин. — Брянск: БГУ, 2005. — 146 с.
15. Афонин, А. А. Методы изучения разнообразия ив в коллекционных насаждениях / А. А. Афонин. — Брянск: БГУ, 2002. — 67 с.
16. Барахтенова, Л. А. Активность фотосинтетического аппарата ивы в условиях действия сернистого газа / Л. А. Барахтенова, И. И. Чернядьев, Н. Г. Доман // Физиология растений. — 1988. — Т. 25. — Вып. 5. — С. 1001—1008.
17. Барахтенова, Л. А. Ассимиляция двуокиси серы растениями. Физиология фотосинтеза / Л. А. Барахтенова, А. А. Кузнецова. — Новосибирск: Наука, 1998. — 203 с.
18. Барахтенова, Л. А. Влияние поллютантов на обмен веществ и состояние сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения / Л. А. Барахтенова: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Новосибирск, 1993. — 34 с.
19. Барышников, М. К. Луга низовьев р.Оби, их характеристики и перспективы использования / М. К. Барышников // Тр. НИИ сельского хоз-ва. Крайнего Севера. — 1961. — Т. X. — С. 115—158.
20. Бейдеман, И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. — Новосибирск: Наука, 1974.
21. Бобкова, К. С. Углеродный цикл в еловых экосистемах северной тайги / К. С. Бобкова, В. В. Тужилкина, С. Н. Кузин // Экология. — 2006. — № 1. — С. 23—31.
22. Бобровская Н. И. Водный режим деревьев и кустарников / Н. И. Бобровская. — Л.: Наука, 1985. — 96 с.
23. Бокк, Э. Н. Географические и гидрологические аспекты возобновления ветлы в Обь-Иртышской пойме / Э. Н. Бокк // География и природные ресурсы. — 1993. — № 1. — С.94—100.

24. Бокк, Э. Н. География ветловых лесов Западной Сибири / Э. Н. Бокк // География и природные ресурсы. — 1989. — № 1. — С.96—102.

25. Бокк, Э. Н. Закономерности размещения ивняков по пойме Оби и их продуктивность / Э. Н. Бокк // Тр. по лесн. хоз-ву Зап. Сибири: Продуктивность и восстановительная динамика лесов Западной Сибири. — 1971. — Вып. 9. — С. 116—121.

26. Бокк, Э. Н. Ивняки поймы верхней Оби / Э. Н. Бокк: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 1968.

27. Бокк, Э. Н. Ивняки поймы Оби / Э. Н. Бокк // Биологические ресурсы поймы Оби. — Новосибирск: Наука, 1972. — С. 325—333.

28. Брагина, Т. В. Фотосинтез и темновое дыхание листьев разного яруса проростков кукурузы при частичном затоплении / Т. В. Брагина, Ю. В. Пономарева, И. С. Дроздова, Г. М. Гринева // Физиология растений, 2004. — Т. 51. — № 3. — С. 383—389.

29. Валягина-Малютина, Е. Т. Ивы европейской части России / Е. Т. Валягина-Малютина. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — 217 с.

30. Васильев С. В. Пойменные леса таежной зоны Западной Сибири / С. В. Васильев, Ю. В. Титов // Биологические ресурсы и природопользование: Сб. науч. трудов. — Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 1998. — Вып. 2. — С. 3—21.

31. Васильев, С. В. Дистанционная оценка скорости размыва берегов Средней Оби / С. В. Васильев // Хозяйственная оценка ландшафтов Томской области. Тез. докл. Томск: Изд-во НТЛ, 1988. — С. 42—44.

32. Васильев, С. В. Ход роста ивняков поймы Средней Оби / С. В. Васильев // Восстановление лесов Западной Сибири. — Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1990. — С. 58.

33. Васина, А. Л. Род *Salix* (Salicaceae) в флоре Северного Зуралья / А. Л. Васина // Биологические ресурсы и природопользование: Сборник научных трудов. Вып. 7. — Сургут: Дефис, 2004. — С. 52—56.

34. Веретенников, А. В. Физиология растений с основами биохимии / А. В. Веретенников. — Воронеж: изд-во ВГУ, 1987. — 256 с.

35. Вознесенский, В. Л. Фотосинтез пустынных растений / В. Л. Вознесенский. — Л.: Наука, 1977. — 256 с.

36. Вологовский, К. А. Типология и лесотаксационные параметры саянских ельников на хребте Тонинский Становик / К. А. Вологовский // Научно-практическая конф. молодых ученых и аспирантов. — Якутск: Изд-во ЯГУ, 1993. — С. 74.

37. Воронин, П. Ю. Морфологический тип и фотосинтетическая функция листьев C_4 -растений при длительном засолении почвы / П. Ю. Воронин // Физиология растений. — 1995. — Т. 42. — С. 356—367.

38. Воронин, П. Ю. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ при аридизации климата Евразии / П. Ю. Воронин // Физиология растений. 2003. — Т. 50. — С. 680—687.

39. Воронин, П. Ю. Климатические факторы формирования NPP растительного покрова Северной Азии / П. Ю. Воронин // Физико-химические основы структурно-функциональной организации растений: тезисы докладов международной конференции, 6—10 октября 2008 г. — Екатеринбург: Уральский университет. — С. 7.

40. Встовская, Т. Н. Интродукция древесных растений в Сибири / К. А. Вологовский: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Новосибирск, 1991. — 33 с.

41. Вяль, Ю. А. Адаптация фотосинтетического аппарата подраста широколиственных деревьев к условиям пойм / Ю. А. Вяль // Физиология растений, 2007. — Т. 54. — № 1. — С. 68—72.

42. Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по фотосинтезу / В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова. — М.: Академия, 2003. — 256 с.

43. Генкель, П. А. Физиология устойчивости растительных организмов / П. А. Генкель // Физиология сельскохозяйственных растений. — 1967. — Т. 3. — С. 87—123, 198—265.

44. Генкель, П. А. Физиология растений / П. А. Генкель. — М.: Просвещение, 1975. — 335 с.

45. Гетко, Н. В. Растения в техногенной среде. Структура и функция ассимиляционного аппарата / Н. В. Гетко. — Минск: Наука и техника, 1989. — 208 с.

46. Глаголева, Т. А. Фотосинтез, фотосинтетический метаболизм и транспорт ассимилятов в норме и при ингибировании низкой температурой у C_4 -растений / Глаголева, Т. А. // Физиология растений. — 1996. — Т. 41. — № 1. — С. 3—9.

47. Глухов, М. М. Медоносные растения / М. М. Глухов. — М.: Сельхозгиз, 1955. — С. 326—330.
48. Годнев, Т. Н. Хлорофилл, его строение и образование в растении / Т. Н. Годнев. — Минск: АН БССР, 1963. — 263 с.
49. Головкин, Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты) / Т. К. Головкин. — СПб.: Наука, 1999. — 204 с.
50. Головкин, Т. К. Мезоструктура и активность фотосинтетического аппарата трех видов растений сем. Crassulaceae в холодном климате / Т. К. Головкин, И. В. Далькэ, Д. С. Бачаров // Физиология растений, 2008. — Т. 55. — № 5. — с 671—680.
51. Головкин, Т. К. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* в условиях подзоны средней тайги / Т. К. Головкин, Е. В. Гармаш // Физиология растений. — 1997. — Т. 44. — № 6. — С. 864—872.
52. Горышина Т. К. Экология растений / Т. Л. Горышина. — М.: Высшая школа, 1979. — 367 с.
53. Григорьев, А. И. Адаптация интродуцированных видов дуба к условиям Западной Сибири / А. И. Григорьев // Третий съезд Всероссийского общества физиологов растений. — СПб.: СПбГТУ, 1993. — С. 539.
54. Григорьев, А. И. Эколого-физиологические основы адаптации древесных растений в лесостепи Западной Сибири: монография / А. И. Григорьев. — Омск: Прогресс, 2003. — 112 с.
55. Гриценко, П. П. Древесные растения Тюменской области. — Ханты-Мансийск: Полиграфист, 2005. — 504 с.
56. 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.
57. Гроздов, Б. В. Ивняки Западной области / Б. В. Гроздов // Сов. ботаника. — 1938. — № 2. — С. 136—137.
58. Гроздова, Н. Б. Деревья, кустарники и лианы / Н. Б. Гроздова, В. И. Некрасов, Д. А. Глоба-Михайленко. — М.: Лесн. пром-ть, 1986. — 349 с.
59. Гусев, Н. А. Физиология водообмена растений / Н. А. Гусев. — Казань Казанский АН ССР КФАН, . — 1982.
60. Дервиз-Соколова, Т. Г. Жизненные формы ив северо-востока СССР / Т.Г. Дервиз-Соколова // Ботанический журнал. — 1982. — Т.67. — Вып. 7. С. 975—982.

61. Духовской, П. Реакция растений на комплексное воздействие природных и антропогенных стрессов / П. Духовской, Р. Юкнис, А. Бразайтите, И. Жукаускайте // Физиология растений. — 2003. — Т. 50. — № 2. — С. 65—173.

62. Дыдина, Р. А. Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа / Р. А. Дыдина // Тр. НИИ сельского хоз-ва Крайнего Севера. — Норильск: Изд-во НИИ, 1961. — Т. X. — С. 159—250.

63. Дьяченко, А. П. Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений / А. П. Дьяченко // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Уральский государственный университет, 1978. — С. 93—103.

64. Ефимов, А. П. Особенности роста стволов ивы корзиночной в пойменных ивниках Средней Лены / А. П. Ефимов // Флора и растительность Якутии. — М.: ФИПС, 1999. — С. 9—92.

65. Жиров, В. К., Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере / В. К. Жиров. — М.: Наука, 2007. — 166 с.

66. Журавская, А. А. Адаптация к экстремальным условиям среды и радиочувствительность растений (радиоэкологические исследования) / А. А. Журавская: дис. ... д-ра биол. наук. — Якутск, 2001.

67. Жученко, А. А. Адаптивный потенциал культурных растений: эколого-генетические основы / А. А. Жученко. — Кишинев: Штиинца, 1988. — 767 с.

68. Загирова, С. В. CO₂-газообмен и структура мезофилла в двухлетней хвое *Abies sibirica* Ledeb. / С. В. Загирова // Физиология растений. 2003. — Т. 50. — № 1. — С. 48—50.

69. Зайцев, Г. А. Сосна обыкновенная и нефтехимическое загрязнение / Г. А. Зайцев, А. Ю. Кулагин. — М.: Наука, 2006. — 124 с.

70. Заленский, О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза / О. В. Заленский // 37-е Тимирязевские чтения. — Л. Наука, 1977. — 57 с.

71. Заленский, О. В. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических

областей / О. В. Заленский // Т-р. Памир. биолог. станции АНТ ССР. — Душанбе, 1963. — Т 1. — с. 53—60.

72. Захарова, В. И. Разнообразии растительного мира Якутии / В. И. Захарова. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. — 328 с.

73. Захарова, Л. А. Устойчивость видов рода *Salix* L. к аэротехногенному загрязнению атмосферы / Л. А. Захарова: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 — Новосибирск, 2005. — 176 с.

74. Зотикова, А. П. Динамика содержания и роль каротиноидов хвои кедра сибирского в высокогорье / А. П. Зотикова, Н. А. Воробьева, Ю. С. Соболевская // Вестник Башкирского ун-та. — 2001. — № 2 (II). — С. 67—69.

75. Иванов, Л. А. Структурно-функциональные основы экспансии *Ephedra sinica* в степных экосистемах Монголии / Л. А. Иванов, Д. А. Ронжина М. Л. Чечулин, Г. Церенханд, П. Д. Гунин, В. И. Пынков // Физиология растений — М.: Наука, 2000. Том 51, № 4. — С. 521—528.

76. Иванова, Н. А. Эколого-физиологические особенности некоторых видов рода *Salix* / Н. А. Иванова, Р. Н. Костюченко // Биологические ресурсы и природопользование: сборник научных трудов. Вып. 6. — Сургут: Дефис, 2003. — С. 70—79.

77. Издон, П. Ф. Лес и водные ресурсы / П. Ф. Издон. — М.: Лесн. пром-ть, 1980. — С. 5—7.

78. Ильина, И. С. Зональные закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины / И. С. Ильина // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. — 1982. — Вып.5. — с. 376—386.

79. Ильина, И. С. Использование космической информации для фито-экологического картирования пойм крупных равнинных рек Сибири / И. С. Ильина, Г. А. Петросян // Сиб. экол. журн. Новосибирск. — 1995. — № 4. — С. 334—337.

80. Ильина, И. С. Картографирование растительности поймы р.Обь на отрезке Ханты-Мансийск — Нижневартовское / И. С. Ильина // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. — Иркутск: СО АН СССР, 1968. — Вып. 17. — С. 12—19.

81. Ильичев, Ю. Н., Бушков, Н. Т., Тараканов, В. В. Естественное лесовосстановление на гарях Среднеобских боров / Ю. Н. Ильичев, Н. Т. Бушков, В. В. Тараканов. — Новосибирск: Наука, 2003. — 196 с.

82. Илькун, Г. М. Загрязнители атмосферы и растения / Г. М. Илькун. — Киев: Наукова думка, 1978. — 246 с.
83. Капотис, Г. Сравнение показаний прибора, измеряющего хлорофилл, и содержания хлорофилла в листьях *Amaranthus vltus*: корреляция с физиологическими процессами / Г. Капотис, Г. Зервудакис, Т. Вельтсистас, Г. Салахас // Физиология растений. — 2003. — Т. 50. — № 3. — С. 442—444.
84. Карасев, В. И. Эколого-физиологическая диагностика хвойных пород разного состояния / В. И. Карасев: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16 — Йошкар-Ола, 2000. — 326 с.
85. Керн, Э. Ива, ее значение, разведение и употребление / Э. Керн. — Л., 1926. — 152 с.
86. Кефели, В. И. Физиологические основы конструирования габитуса растений / В. И. Кефели. — М.: Наука, 1994. — 269 с.
87. Климатическая характеристика зоны освоения нефти и газа Тюменского Севера / Под ред. К. К. Казачковой— Л.: Гидрометеоздат, 1982. — 200 с.
88. Клоз, Д. Длительное затопление: минеральное питание, газообмен, пигменты и фотосинтез у саженцев *Eucalyptus nitens* / Д. Клоз, Н. Дэвидсон // Физиология растений. 2003. Т.50. № 6. С. 938—942.
89. Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Л. И. Малышев. — Новосибирск: Наука, 2005. — 362 с.
90. Коропачинский, И. Ю. Ассортимент видов древесных растений для зеленого строительства в Новосибирске и близких ему по климату районах Западной Сибири / И. Ю. Коропачинский, Т. Н. Встовская. — Новосибирск: Наука, 1990. — 87 с.
91. Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Азиатской России / И. Ю. Коропачинский, Т.Н. Встовская. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. — 707 с.
92. Коссович, Н. Л. Фотосинтез и дыхание некоторых ив / Н. Л. Коссович // Сборник статей, посвященный 75-летию В. Н. Сукачева. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — С. 321—329.
93. Костюченко, Р. Н. Водный обмен некоторых представителей рода *Salix* в условиях Среднего Приобья/ Р. Н. Костюченко // Научные труды аспирантов и соискателей Нижневартковского государственного гуманитарного университета. — Вып. 5. Отв. ред. С. И. Горлов. — Нижневартковск: Изд-во Нижневарт. гуманит. унта, 2008. — С. 143—155.

94. Костюченко, Р. Н. Функциональная активность и структура фотосинтетического аппарата некоторых представителей рода *Salix* в условиях Среднего Приобья / Р. Н. Костюченко // Проблемы региональной экологии. 2007. № 2, — С. 77—82.

95. Кравкина, И. В. Влияние загрязнителей атмосферы на структуру листа / И. В. Кравкина // Ботанический журнал. — 1991. — № 1. — С. 3—9.

96. Крылов, Г. В. Леса поймы реки Оби и вопросы лесного хозяйства / Г. В. Крылов // Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное использование. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1963. — Т. 152. — С. 268—278.

97. Крылов, Г. В. Роль лесов в пойме Оби и ее притоков / Г. В. Крылов // Материалы научно-производственной конференции по проблеме «Освоение поймы Томского Приобья» / Под ред. Б. Г. Иоганзен. — Томск: ТГУ, 1971. — С. 274—276.

98. Кудоярова, Г. Р. Реакция устьиц на изменение температуры и влажности воздуха у растений разных сортов пшеницы, районированных в контрастных климатических условиях / Г. Р. Кудоярова, Д. С. Веселов, Р. Г. Фаизов, С. В. Веселова, Е. А. Иванов, Р. Г. Фархутдинов // Физиология растений, 2007. Том 54, № 1. — С. 54—58.

99. Кузнецов, В. В. Физиология растений: Учебник для вузов / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. — М.: Высш. шк., 2005. — 736 с.

100. Кукуричкин, Г. М. Флора Нижневартовского района / Состояние окружающей среды и природных ресурсов в г. Нижневартовске и Нижневартовском районе в 2006 году // Г. М. Кукуричкин — Нижневартовск, изд. дом «Югра», 2008. — С. 27—38.

101. Кулагин, А. А. Реализация адаптивного потенциала древесных растений в экстремальных лесорастительных условиях / А. А. Кулагин: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16. — Тольятти, 2006. — 36 с.

102. Кулагин, Ю. З. Древесные растения и промышленная среда / Ю. З. Кулагин. — М.: Наука, 1980. — 166 с.

103. Кулагин, Ю. З. Индустриальная дендроэкология и прогнозирование / Ю. З. Кулагин. — М., 1985. — 118с.

104. Кулагин, А. Ю. Биологические особенности некоторых видов ив в техногенных местообитаниях Предуралья и Южного Урала / А. Ю. Кулагин: автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.00.16. — Томск, 1983. — 19 с.

105. Кулагин, А. Ю. Ивы: техногенез и проблемы оптимизации нарушенных ландшафтов. / А. Ю. Кулагин. — Уфа: Гилем, 1998. — 193 с.
106. Кулагин, А. Ю. Эколого-биологические особенности ив и техногенез / А. Ю. Кулагин Препринт. — Уфа: БНЦ УрО АН СССР, 1990. — 19 с.
107. Культиасов, И. М. Экология растений / И. М. Культиасов. — М.: Изд-во МГУ, 1982.
108. Куперман, И. А. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений / И. А. Куперман, Е. В. Хитрово. — Новосибирск: Наука, 1977. — 183 с.
109. Курбанова, И. М. Молекулярные основы адаптации фотосинтетического аппарата растений к экстремальным факторам / И. М. Курбанова: дис.... д-ра биол. н. — Баку, 1992. — 257 с
110. Кушниренко, М. Д. Адаптация растения к экстремальным условиям увлажнения (обзор) / М. Д. Кушниренко. — Кишинев: Штиинца, 1984. — 57с.
111. Ладанова Н. В., Тужилкина В. В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар: Коми науч. Центр УрО РАН, 1992. — 107 с.
112. Ладатко, В. А. Содержание фотосинтетических пигментов при разной обеспеченности растений элементами минерального питания / В. А. Ладатко, А. Г. Ладатко // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: материалы VI Международного симпозиума, 13—17 июня 2005 г.— М.: Изд-во РУДН. — 2005. — Т. 2. — С. 113—115.
113. Ладыгин, В. Г. Пигменты и особенности газообмена в листьях хлорофилльных мутантов *Pisum sativum* / В. Г. Ладыгин, А. А. Кособрухов, О. Б. Вайшла // Физиология растений. — 2004. — Т. 51. — № 5. — С. 666—673.
114. Ладыгин, В. Г. Реакция мембранной системы хлоропластов при нарушении ранних этапов биосинтеза хлорофилла / В. Г. Ладыгин // Физиология растений, 2006. — Т. 53. — № 1. — С. 15—30.
115. Лапшина, Е. Д. Флора болот юго-востока Западной Сибири / Е. Д. Лапшина. — Томский гос. ун-т. — Томск, 2003. — 296 с.
116. Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. — М.: Мир, 1978. — 384 с.

117. Левицкий, И. И. Ива и ее использование / И. И. Левицкий. — М.: Лес. пром-ть, 1965. — 98 с.
118. Лезин, В. А. Озера Среднего Приобья / В. А. Лезин, Л. А. Тюлькова. — Тюмень: ТГУ, 1995. — 300 с.
119. Лемеза, Н. А. Динамика содержания и состава каротиноидов в листьях ячменя, пораженных возбудителем мучнистой росы / Н. А. Лемеза // Актуальные проблемы экологии: материалы I международной конференции, 6—8 октября 2004 г. — Гродно: Изд-во ГрГУ, 2005. — Ч. 1. — С. 10—14.
120. Леса и лесное хозяйство Ханты-Мансийского автономного округа — Югры в 2003—2005 годах: Обзор. — Нижневартовск: Издательский дом «Югорский», 2007. — 61 с.
121. Лещинская, С. Н. Эколого-физиологические особенности березы повислой (*Betula pendula* Roth.) как компонентов антропогенных лесонасаждений г. Самары / С. Н. Лещинская: автореф. дис. ... канд. биол. н. — Самара, 2003. — 18 с.
122. Лоскутов, Р. И. Декоративные древесные растения для озеленения населенных пунктов юга Красноярского края / Р.И. Лоскутов, И.Ю. Коропачинский, Т. Н. Встовская. — Красноярск: Изд-во КГУ, 1985. — 100 с.
123. Любименко, В. Н. Избранные труды / В. Н. Любименко. — Киев: Изд-во АН СССР, 1963. — Т. 1—2.
124. Мао, Ц. Водный обмен листа березы и лиственницы и их устойчивость к кратковременной и длительной почвенной засухе / Ц. Мао // Физиология растений. — 2004. — Т. 51. — № 51. — С. 773—777.
125. Медведев, С. С. Практикум по минеральному питанию и водному обмену растений / С. С. Медведев. — СПб.: Изд-во СПбГУ, 1996. — 164 с.
126. Медведев, С. С. Физиология растений: учебник / С. С. Медведев. — СПб.: СПУ, 2004. — С. 184—186, 227—229.
127. Мигунова, Е. С. Лесонасаждения на засоленных почвах / Е. С. Мигунова. — М.: Лесная промышленность, 1978. — 144 с.
128. Миллер, М. С. Летние практические занятия по физиологии растений / М. С. Миллер. — М.: Просвещение, 1973.
129. Минченко, Н. Ф. Декоративные формы некоторых видов рода *Salix* L, перспективные для использования в зеленом строительстве / Н. Ф. Минченко // Интродукция и акклиматизация

деревьев и кустарников, выращивание новых сортов. — Киев, 1989. — С. 58—64.

130. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. — М.: Логос, 2001. — 264 с.

131. Михайлова, Т. А. Эколого-физиологическое состояние лесов, загрязняемых промышленными эмиссиями / Михайлова Т. А.: Дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск, 1996.

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

133. Мокроносов, А. Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма / Т. А. Михайлова. — М.: Наука, 1983. — 64 с.

134. Мокроносов, А. Т. Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных растений / А. Т. Мокроносов, Т. В. Шамова // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Уральский государственный университет, 1978. — С. 103—108.

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

136. Молотковский, Ю. И. Биологические особенности и водный режим растений лесных флорцено типов Таджикистана / Ю. И. Молотковский: автореф. дис.... д-ра биол. наук. — Тбилиси, 1984. — 42 с.

137. Морозов, И. Р. Определитель ив и их культура / И. Р. Морозов. — М.: Лесная промышленность, 1966. — 256 с.

138. Морозов, И. Р. Ивы СССР, их использование и применение в защитном лесоразведении / И. Р. Морозов. — М.—Л.: Гослесбумиздат, 1950. — 167 с.

139. Морохин, Д. И. Волжская и Капская поймы и их использование / Д. И. Морохин // Изв. Казанск. лесотехн. ин-та. — 1931. — Т. 1.

140. 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.

141. Наследов, А. Д. Компьютерный анализ данных в психологии и социальных науках / А. Д. Наследов. — СПб.: Питер, 2005. — 416 с.
142. Неверова, Л. А. К вопросу о танидности некоторых видов ивы Северного Прикаспия / Л. А. Неверова // Растительные ресурсы. — 1969. — Т. 5. — Вып. 2. — С. 281—285.
143. Нестерчук, Г. И. Естественные ивняки Ленинградской области / Г. И. Нестерчук // Лесное хоз-во и экспл. — 1935. — Вып. 2.
144. Нефедова, Т. А. *Betula Pendula* Roth. как объект экологического мониторинга городской среды / Т. А. Нефедова: автореф. ... канд. биол. н. — М.: МГУ им. Ломоносова М. В., 2003 — 21 с.
145. Нешатаев, Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов / Ю. Н. Нешатаев. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1987. — 192 с.
146. Никитина, Н. Н. Водный режим луговых сообществ Приишимья. Результаты научных исследований / Н. Н. Никитина. — Ишим: Изд-во ИГПИ им. П. П. Ершова, 1998. — с. 36.
147. Никитюк, В. Г. Каротиноиды и их значение в живой природе и для человека / В. Г. Никитюк // Провизор. — 1999. — № 6. — Режим доступа: <http://www.provisor.com.ua>
148. Николаевский В. С., Чернышенко О. В. Экологические основы регуляции чистоты атмосферного воздуха // Экология и защита леса. — СПб.: ЛТА, 1989. — С. 8—13.
149. Николаевский, В. С. Влияние некоторых факторов городской среды на состояние древесных пород / В. С. Николаевский, И. В. Васина, Н. Г. Николаевская // Лесной вестник. — 1998. — № 2. — С. 28—38.
150. Никонов, В. В. Общие особенности первичной биологической продуктивности и биохимических циклов на Крайнем Севере на примере Кольского полуострова / В. В. Никонов // Сообщества Крайнего Севера и человек. — М: НИИ, 1985. — С. 79—80.
151. О состоянии окружающей природной среды ХМАО в 1996 году (Аналитический обзор). — Ханты-Мансийск: МУ г.Ханты-Мансийск, 1997. — С. 361—363.
152. Овечкина, Е. С. Полевые методы изучения экосистем Нижневартовского района / Е. С. Овечкина, Е. Л. Шор. — Нижневартовск.: Приобье, 2002. — 112 с.

153. Овечкина, Е. С. Растительный покров молодой поймы реки Вах / Е. С. Овечкина, Ю. В. Титов // Биологические ресурсы и природопользование: Сб. науч. трудов. — Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 1997. — Вып. 1. — С. 29—41.

154. Овечкина, Е. С. Травяная растительность поймы реки Вах (Западная Сибирь) / Е. С. Овечкина, Ю. В. Титов // Ботанический журнал. — 1998. — Т. 83. — № 6. — С. 84—90.

155. Овчаров, К. Е. Витамины растений / К. Е. Овчаров. — М.: Колос, 1964. — 242 с.

156. Панкратов, И. В. Эколого-физиологическая характеристика растительного покрова песчаного побережья Архангельского моря: Дис. ... канд. биол. наук. — СПб., 2002.

157. Паутова, В. Н. Транспирация растений в основных сообществах некоторых районов Восточной Сибири / В. Н. Паутова // Водный обмен в основных типах растительности СССР. — Новосибирск: Наука, 1975. — С. 62—75.

158. Пешкова, Н. В. Запас надземной фитомассы кустарников и его структура на территории стационара «Хадыта» / Н. В. Пешкова // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. — Свердловск: НИИ, 1981. — С. 27—30.

159. Пешкова, Н. В. Формирование растительного покрова на аллювиальном субстрате / Н. В. Пешкова // Природа поймы нижней Оби. Наземные экосистемы. — Екатеринбург: УрО РАН, 1992. — Т. 1. — С. 64—75.

160. Полевая геоботаника / Под ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. — М.; Л.: Академия наук СССР, 1960. — Т. 2. — 500 с.

161. Полевой, В. В. Практикум по росту и устойчивости растений / В. В. Полевой, Т. В. Чиркова. — СПб.: СПб ун-т, 2001. — 212 с.

162. Полевой, В. В. Физиология растений / В. В. Полевой. — М.: Высшая школа, 1989. — 464 с.

163. Правдин, Л. Ф. Дубильные ивы — ценные технические растения / Л. Ф. Правдин // Лесн. хоз-во. — 1976. — Вып. 5. — С. 80—82.

164. Правдин, Л. Ф. Ива, ее культура и использование / Л. Ф. Правдин. — М.: изд-во АН СССР, 1952. — 168 с.

165. Прокопьев, Е. Н. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы) / Е. Н. Прокопьев. — Томск: Томский гос. ун-т. — 2001. — 340 с.

166. Прокопьев, Е. П. Экология, структура и рациональное использование растительного покрова поймы Иртыша / Е. Н. Прокопьев. — Томск, 1990. — 29 с.

167. Прокопьев, Е. П. Проблемы охраны, улучшения и рационального использования растительности поймы Иртыша / Е. Н. Прокопьев // Проблемы охраны Сибири. — Томск: ТГУ, 1978. — С. 29—46.

168. Пшибытко, Н. Л. Состояние фотосинтетического аппарата в процессе фузариозного увядания томата / Н. Л. Пшибытко, Л. А. Зеневич, Л. Ф. Кабашникова // Физиология растений. — 2006. — № 1. — С. 31—37.

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

170. Рахманкулова, З. Ф. Соотношение фотосинтеза и дыхания как энергетическая основа адаптации растений к неблагоприятным внешним условиям: Дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2002.

171. Рахманкулова, З. Ф. Альтернативные пути дыхания и вторичный метаболизм у растений с разными типами адаптивных «стратегий» при дефиците элементов минерального питания / З. Ф. Рахманкулова, З. Ф. Федяев, О. А. Подашевка // Физиология растений. — 2003. — Т. 50. — № 2. — С. 231—237.

172. 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.

173. Романова, А. К. Физиолого-биохимические признаки и молекулярные механизмы адаптации растений к повышенной концентрации CO₂ в атмосфере / А. К. Романова // Физиология растений. — 2005. — Т. 52. — № 1. — С. 129—145.

174. Семихатова, О. А. Физиология дыхания растений / О. А. Семихатова, Т. В. Чиркова. — СПб.: Изд-во СПбГУ, 2001. — 224 с.

175. Сергейчик, С. А. Устойчивость древесных растений в техногенной среде / Сергейчик С. А. — Минск: Наука и техника, 1994. — 279 с.

176. Синетова, М. П. Влияние азотного голодания на ультраструктуру и пигментный состав хлоропластов ацидофильной микроводоросли *Galdieria sulphuraria* / М. П. Синетова, А. Г. Маркелова,

Д. А. Лось // Физиология растений 2006. — Т. 53. — № 2. — С. 172—181.

177. Скворцов, А. К. *Salix* // Флора Европейской части СССР / А. К. Скворцов. — Л.: Наука. — Т. 5. — 1981. — С. 10—34.

178. Скворцов, А. К. Ивы Средней России в зимнем состоянии / А. К. Скворцов // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы, отд. биол. — 1965. — Т. 60. — Вып. 3. — С. 115—127.

179. Скворцов, А. К. Ивы СССР / А. К. Скворцов. — М.: Наука. 1986. — 261 с.

180. Слейчер, Р. М. Водный режим растений / Р. М. Слейчер. — М.: Мир, 1970. — 362 с.

181. Слемнев, Н. Н. Особенности фотосинтетической деятельности растений Монголии: эволюционные, экологические и фитоценоотические аспекты / Н. Н. Слемнев // Физиология растений. — 1996. — Т. 43. — № 3. — С. 418—436.

182. Смирнов, И. А. Широкая экологическая пластичность вида как показатель успешности интродукции / И. А. Смирнов // Интродукция древесных растений и вопросы семеноводства в лесном хозяйстве. — Новосибирск: Наука, 1981. — С. 126—128.

183. Смирнов, И. А. Деревья и кустарники для озеленения и промышленных площадок на серо-бурых засоленных почвах / И. А. Смирнов // Газоустойчивость растений. — Новосибирск: Наука, 1980. — С. 180—181.

184. Смирнов, И. А. Интродукция древесных пород в пустынной зоне / И. А. Смирнов. — Алма-Ата: Кайнар, 1972. — 144 с.

185. Смоленце, Б. А. Структура почвенного покрова Сибирских Увалов / Б. А. Смоленце. — Новосибирск: Наука, 2002. — 118 с.

186. Соколов, С. Я. Деревья и кустарники СССР / С. Я. Соколов, О. А. Связева. — М.; Л.: Наука, 1965. — 265 с.

187. Соловьева, О. С. Функциональные и физиологические особенности древесных растений в условиях городской среды (на примере г. Йошкар-Олы) / О. С. Соловьева: автореф. ... канд. с.-хоз. наук. — Йошкар-Ола: Марийский государственный технический университет, 2003. — 22 с.

188. Состояние окружающей среды и природных ресурсов в г. Нижневартовске и Нижневартовском районе в 2006 году // Г. М. Кукуричкин — Нижневартовск, изд. дом «Югра», 2008. — 82 с.

189. Состояние окружающей среды и природных ресурсов в Нижневартовском районе // Аналитический обзор. Ежегодник. Вып. 1. — Нижневартовск, 1997. — 91 с.

190. Спивак, А. И. Фотосинтез и водный режим некоторых видов степных растений Юго-Восточного Забайкалья / А. И. Спивак // Водный обмен в основных типах растительности СССР. — Новосибирск, Наука, 1975. — с. 155—160.

191. Старова, Н. В. Селекция ивовых / М. П. Синетова. — М.: Лесная промышленность, 1980. — С.83-208.

192. Стрижалка, К. Каротиноиды растений и стрессовое воздействие окружающей среды: роль модуляции физических свойств мембран каротиноидами / К. Стрижалка, А. Костицка-Гугала, Д. Латовски // Физиология растений. — 2003. — Т. 50. — № 2. — С. 188—193.

193. Суворова, Г. Г. Особенности изменения дневной фотосинтетической продуктивности у хвойных. I. Лиственница сибирская / Г. Г. Суворова, А. С. Щербатюк, Л. С. Янькова // Сибирский экологический журнал. — 2004. — № 1. — с. 67—72.

194. Сукачев, В. Н. Избранные труды / В. Н. Сукачев. — Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1972. — Т. 1. — 418 с.

195. Таран, Г. С. Ивовые леса поймы Оби между устьями Тыма и Ваха (*Salicetea purpureae* Moog 1958) / Г. С. Таран // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Труды Гербария им. В. В. Сапожникова. — Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1999. — Вып. 5. — С. 47—56.

196. Таран, Г. С. Разнообразие водных и прибрежно-водных сообществ поймы Оби в подзоне средней тайги / Г. С. Таран // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидробиотаника 2000»: Тез. докл. — 2006. — С. 221.

197. Таран, Г. С. Флора и растительность поймы Средней Оби (в пределах Александровского района Томской области) / Г.С. Таран: автореф. канд. биол. наук. — Новосибирск, 1996. — 17 с.

198. Таран, И. В. Леса города / И. В. Таран, В. Н. Спиридонова, Н. Д. Беликова. — Новосибирск, Изд-во СО РАН, 2004. — 196 с.

199. Тарчевский, И. А. Катаболизм и стресс у растений / И. А. Тарчевский. — М., 1993. — 80 с.

200. Тимирязев, К. А. Борьба растений с засухой. Избр. соч. / К. А. Тимирязев. — М.: Сельхозгиз, 1947. — Т. 1. — С. 89—129.

201. Тимофеев, П. А. Ивняки долины Средней Лены / П. А. Тимофеев // Биологические ресурсы Якутии, 1975. — С. 33—38.
202. Тимофеев, П. А. Леса Якутии: состав, ресурсы, использование и охрана / П.А. Тимофеев. — Новосибирск: Издательство СО РАН, 2003. — 194 с.
203. Титов, Ю. В. Растительность поймы реки Вах / Ю. В. Титов, Е. С. Овечкина. — Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2000. — 123 с.
204. Титов, Ю. В. Растительность поймы реки Таз: монография / Ю. В. Титов, А. Ф. Потокин. — Сургут: Изд-во Сургутского ун-та, 2001. — 141 с.
205. Титова, Ю. В. О зеленом строительстве в городах нефтяников / Ю. В. Титов // Биологические ресурсы и природопользование. — Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 1999. — Вып. 3. — С. 83—84.
206. Тюрин, В. Н. Оценка степени трансформации наземных экосистем (на примере поймы Средней Оби) / В. Н. Тюрин // Проблемы географии и экологии Западной Сибири. — Тюмень: Вектор Бук, 2003. — Вып. 5. — С. 125—143.
207. Тюрин, В. Н. Экологическая оценка растительности Сургутского отрезка поймы Оби / В. Н. Тюрин: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Сургут, 2004.
208. Тюрин, В. Н. Эколого-морфологическая характеристика пойменных кустарниковых ивняков Среднего Приобья / В. Н. Тюрин, Ю. В. Титов // Биологические ресурсы и природопользование: Сб. науч. тр. Сургут: Изд-во Сургутского ун-та, 2001. — Вып. 4. — С. 38—51.
209. Усманов, И. Ю. Экологическая физиология растений / И. Ю. Усманов, З. Ф. Раманкулова, А. Ю. Кулагин — М.: Логос.— 2001. — 224 с.
210. Уфимцева, М. Д. Экспрессный фитоиндикационный метод оценки экологического состояния городской среды / М. Д. Уфимцева, Н. В. Терехина. — СПб., 2000. — 29 с.
211. Ушакова, С. А. Влияние интенсивности ФАР, засоления и типа азотного питания на рост растений *Salicornia europaea* / С. А. Ушакова // Физиология растений, 2005. — Т. 53. — № 6. — С. 886—894.

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

213. Федосеева, Г. П. Фотосинтетическая изменчивость мезоструктуры и функциональной активности фотосинтетического аппарата / Г. П. Федосеева // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Уральский государственный университет, 1978. — С. 112—132.

214. Федяев, В. В. Соотношение дыхательных путей у растений с разной устойчивостью к дефициту элементов минерального питания / В. В. Федяев: дис. ... канд. биол. наук. — Уфа, 2002.

215. Филимонова, М. В. Влияние экологических факторов на синтез низкомолекулярных антиоксидантов и накопление микроэлементов в лекарственных растениях подзоны средней тайги / М. В. Филимонова: дис. ... канд. биол. наук. — Сургут., 2006. — 152 с.

216. Флора Сибири. — Новосибирск: Наука, 1992. — Т. 5. — С. 8—59.

217. Фролов, А. К. Изменения фотосинтетического аппарата некоторых древесных пород в условиях городской среды / А. К. Фролов // Газоустойчивость растений. — Новосибирск: Наука, 1980. — С. 172—177.

218. Хлонов, Ю. П. Атлас деревьев и кустарников Сибири / Ю. П. Хлонов. — Новосибирск: Центр. Сибир. ботанический сад СО РАН, 2000. — 93 с.

219. Хлонов, Ю. П. Атлас деревьев и кустарников Западной Сибири: Новосибирская область / Ю. П. Хлонов. — Новосибирск, 2003. — 118 с.

220. Хренов, В. Я. Почвы Тюменской области: словарь-справочник / В. Я. Хренов. — Екатеринбург, 2002. — 156 с.

221. Цельникер, Ю. Л. Реакция хлоропластов, ее регуляция / Ю. Л. Цельникер // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Уральский государственный университет, 1978. — С. 31—46.

222. Цельникер, Ю. Л. Хлорофилльный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоя леса / Ю. Л. Цельникер, И. С. Малкина // Физиология растений, 1994. — Т. 41. — № 3. — С. 322—330.

223. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / С. К. Черепанов. — СПб: Мир и семья, 1995. — 992 с.
224. Чернышев, Г. А. Культура ивы и ее промысловое значение / Г. А. Чернышев. — М.: КОИЗ, 1933. — 103 с.
225. Чиркова, Т. В. Физиологические основы устойчивости растений / Т. В. Чиркова. — СПб: Изд-во СПб ун-та, 2002. — 244 с.
226. Чуваев, П. П. Вопросы индустриальной экологии и физиологии растений / П. П. Чуваев, Ю. З. Кулагин, Н. В. Гетко. — Минск, 1973. — 53 с.
227. Чупахина, Г. Н. Физиологические активные вещества растений рода *Juglans* L., отличающиеся по степени адаптации / Г. Н. Чупахина, Т. С. Иванова // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: материалы VI Международного симпозиума, 13—17 июня 2005 г. — М.: Изд-во РУДН. — 2005. — Т. 1. — С. 404—406.
228. Шабуров, В. И. Значение и применение ив в озеленении / В. И. Шабуров // Озеленение городов: Научные труды. — Свердловск: Средне-урал. книж. изд-во, 1964. — С. 116.
229. Шабуров, В. И. О зимостойкости и быстроте роста ив в молодом возрасте в условиях города Свердловска / В. И. Шабуров // Тр. ин-та биологии УФАН СССР. — Свердловск, 1963. — Вып. 31. — С. 33—57.
230. Шахов, А. А. Солеустойчивость растений / А. А. Шахов. — М.: Изд-во АН СССР, 1956. — С. 201—203.
231. Шенников, А. П. Луговедение / А. П. Шенников. — Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1941. — 510 с.
232. Шепелев, А. И. Почвы центральной части таежной зоны Западно-Сибирской равнины (в пределах ХМАО) / А. И. Шепелева. — Сургут: СурГУ, 2007.
233. Шепелева, Л. Ф. Биологические ресурсы поймы Средней Оби: динамика и прогноз / Л. Ф. Шепелева. — Томск: НИИ, 1996. — С. 65—75.
234. Шингарева-Попова, Н. С. Пойменные осокоревые и ветловые леса / Н. С. Шингарева-Попова. — Л.: Гослестехиздат, 1935. — 72 с.
235. Шкапенко, Т. Н. Адаптивный потенциал таксонов рода *Salix* с различными типами естественных ареалов / Т. Н. Шкапенко,

А. С. Гуревич, И. Э. Блузманас // Интродукция, акклиматизация и культивация растений. — Калининград: Изд-во Калининград. ун-та, 1998. — 114 с.

236. Шлык, А. А. Метаболизм хлорофилла в зеленом растении / А. А. Шлык. — Минск: Наука и техника, 1965. 395 с.

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

238. Юмагулова, Э. Р. Эколого-физиологические механизмы адаптации и типы стратегии растений верховых болот (в пределах Ханты-Мансийского автономного округа) / Э. Р. Юмагулова: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Нижневартовск, 2007. — 23 с.

239. 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.

240. Buschbom, U. Salzchaden an Holzgewachzen / U. Buschbom // *Mitt. ditsch. dendrd. Ges.*, 1973. — S. 133—151.

241. Collinson, M. E. The early fossil history of Salicaceae: a brief review / M. E. Collinson // *Proc. Roy. Soc. Edinburg*, 1992. — V. 98. — P. 155—167.

242. Cape, J. N. Effects of air pollution on the chemistry of surface waxes of scots pine / J. N. Cape // *Water, air and Pollut.* — 1986. — № 1. — 393—399.

243. Clements, F. E. The phytometer method in ecology; the plant and community as instruments / F. E. Clements, G. W. Goldsmith. — Washington: DC, 1924. 365 p.

244. Douglas, D. A. Clonal structure of *Salix setchelliana* (gravel bar willow) in Alaska / D. A. Douglas // *Canad. J. Bot.* 1991. — V. 69, № 3. — P. 590—596.

245. Evans, J.P. Photosynthesis — the dependence on nitrogen partitioning / J. P. Evans // *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. The Hague, PSB Publishing, 1989. — P. 159—174.

246. 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.

247. Fowler, A. Earth observation for sustainable development: Using space-based technology for monitoring Canada's forests / A. Fowler, K. Low, J. Stone // *Information Forestry*. April 2002. Canadian Forest Service. Pacific Forestry Centre. Victoria; British Columbia. — P. 6—7.
248. Huntley, B. Willows in prehistory / B. Huntley, J. P. Huntley, // *Proc. Roy. Soc. Edinburg. B.* — 1992. — P. 149—154.
249. Januskevicius, L. Lietuvoje auginami medžiai ir krumai / L. Januskevicius, R. A. Budriunas. — Vilnius, 1987. — 186 s.
250. Kura-Hotta, M. Relationship between Photosynthesis and chlorophyll content during leaf senescence of rice seedlings / M. Kura-Hotta, K. Saton, S. Katon // *Plant Cell Physiol.* — 1987. — № 28. — C. 1321—1329.
251. Levitt, J. The Hardiness of Plants / J. Levitt. — New York: Academic Press, 1956.
252. Lichtenthaller, Adaptation of chloroplast — ultrastructure and chlorophyll — protein levels — to highlight and low-light growth conditions / Lichtenthaller // *Physiol. plant.* — 1982. — № 7. — P.
253. Marshall, P. E. Mycorrhizal occurrence in willows in a northern freshwater wetland / P. E. Marshall, N. Pattullo // *Plant and Soil.* — 1981. V. 59, N 3. — P. 465—471.
254. Maslova, T. G. Photosyntetica / T. G. Maslova, I. A. Popova // *Adaptive properties of the plant pigment systems.* — 1993. — № 29 (2). — 195—203 s.
255. Newsholme, C. Willows the genus *Salix* / C. Newsholme — Portland: Timber, 1992. — 224 p.
256. 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.
257. Percy, K. E. Effects of ozone and acidic for on red spruce needle epicuticular wax ultrastrukture / K. E. Percy, C. R. Krause, K. F. Lensen // *Canad. J. Forest Res.* — 1990. — V. 20. — № 1. — P. 117—120.
258. Thornber, J. P. Chlorophyll-proteins: light-harvesting and reaction center components of plants / J. P. Thornber — *Annu Rev. Plant Physiol.* — № 6: — 1975. — C. 127—158.

259. Tjoelker, M. G. Acclimation of respiration to temperature and CO₂, in seedlings of boreal tree species in relation to plant' site and relative growth rate / M. G. Tjoelker, J. Oleksyn, P. B. Reich // *Global Change Biology*. — 1999. — № 5. — P. 676—691.

260. Turcsanyi, G. A. Irvegoszennyezodes hatasa ajka varos faira. Szovettani es morfologiai vizsgalator a feceteenyo (*Pinus nigra* Arn.) torzsen es levelein / G. A. Turcsanyi // *Bot. kozl.* — 1986. V. 73, № 1/2. — S. 103—112.

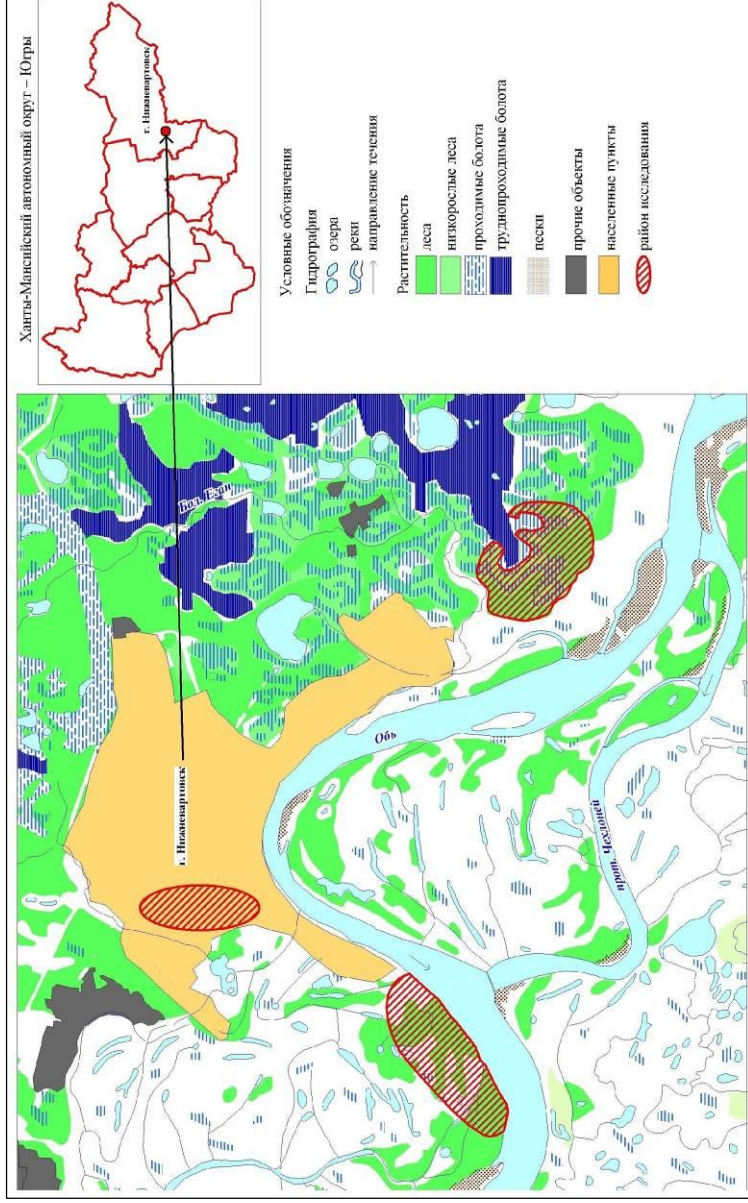
261. Walter, H. *Einführung in die Phytologie* / H. Walter. // III/I. *Standortslehre*. — Stuttgart: E. Elmer, 1960.

262. Wilson, D. R. Carbon Balance of Walter-Deficient Grain Sorghum / D. R. Wilson, C.H.M. Van Babel, K.J. McCree, *Crop. Sci.*, 1980. — V. 20. — № 2.

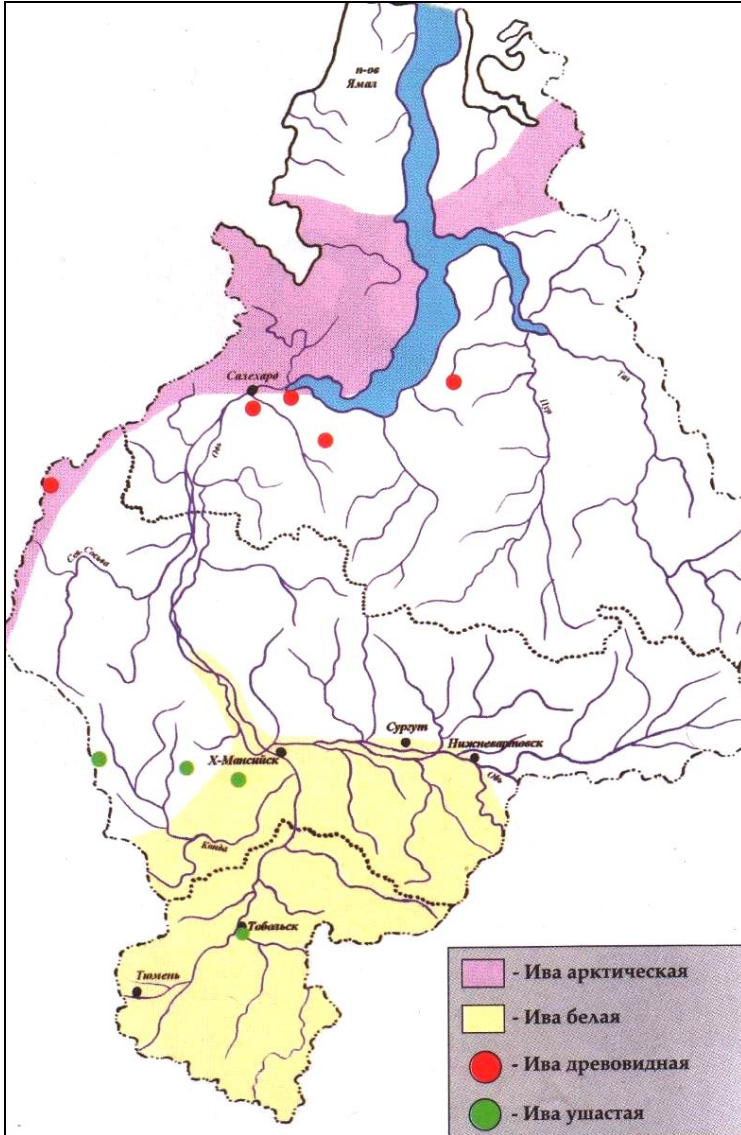
ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

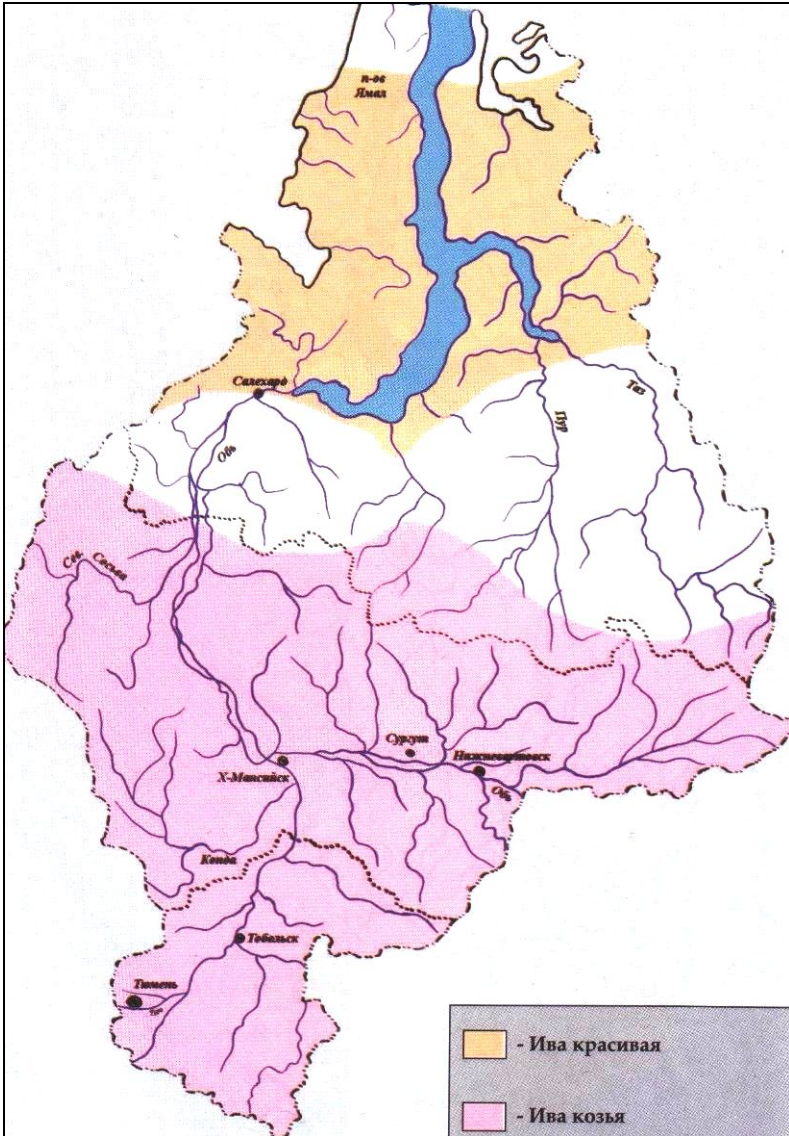
Карта-схема района исследования



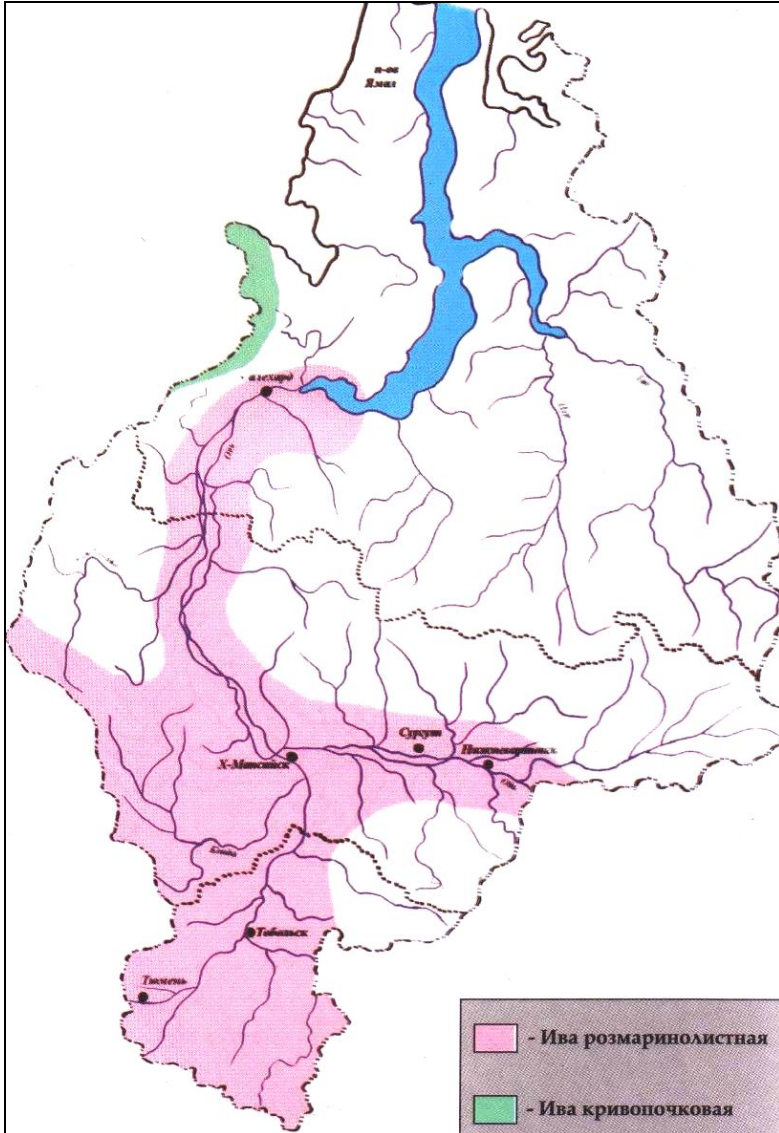
Ареал распространения ивы арктической, белой, древовидной и ушастой на территории ХМАО—Югры (Гриценко, 2005)



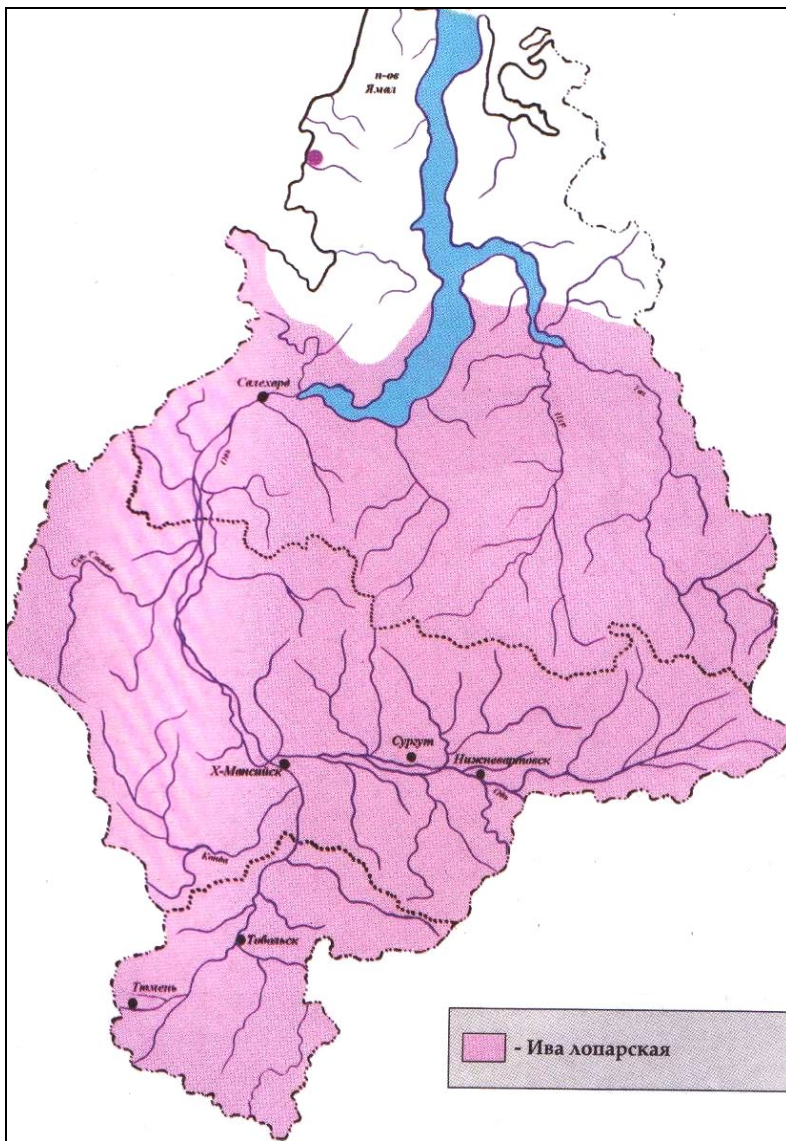
Ареал распространения ивы красивой и козьей на территории ХМАО—Югры (Гриценко, 2005)



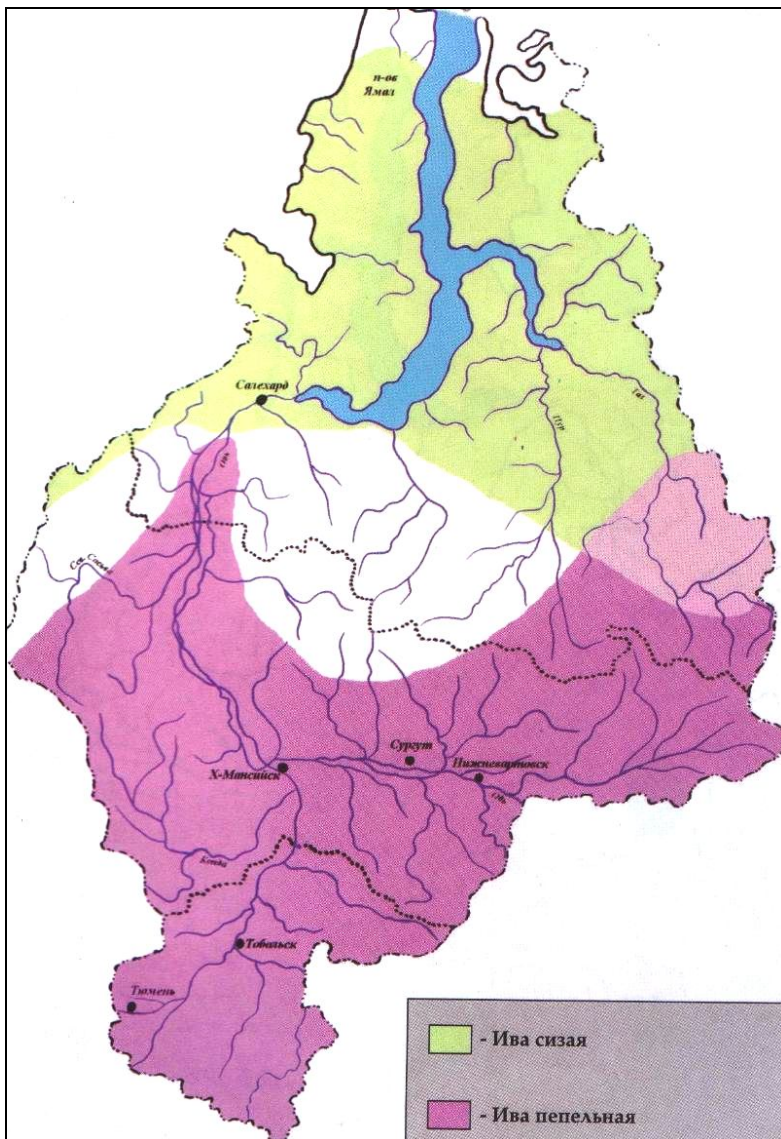
Ареал распространения ивы розмаринолистной и кривопочковой на территории ХМАО—Югры (Гриценко, 2005)



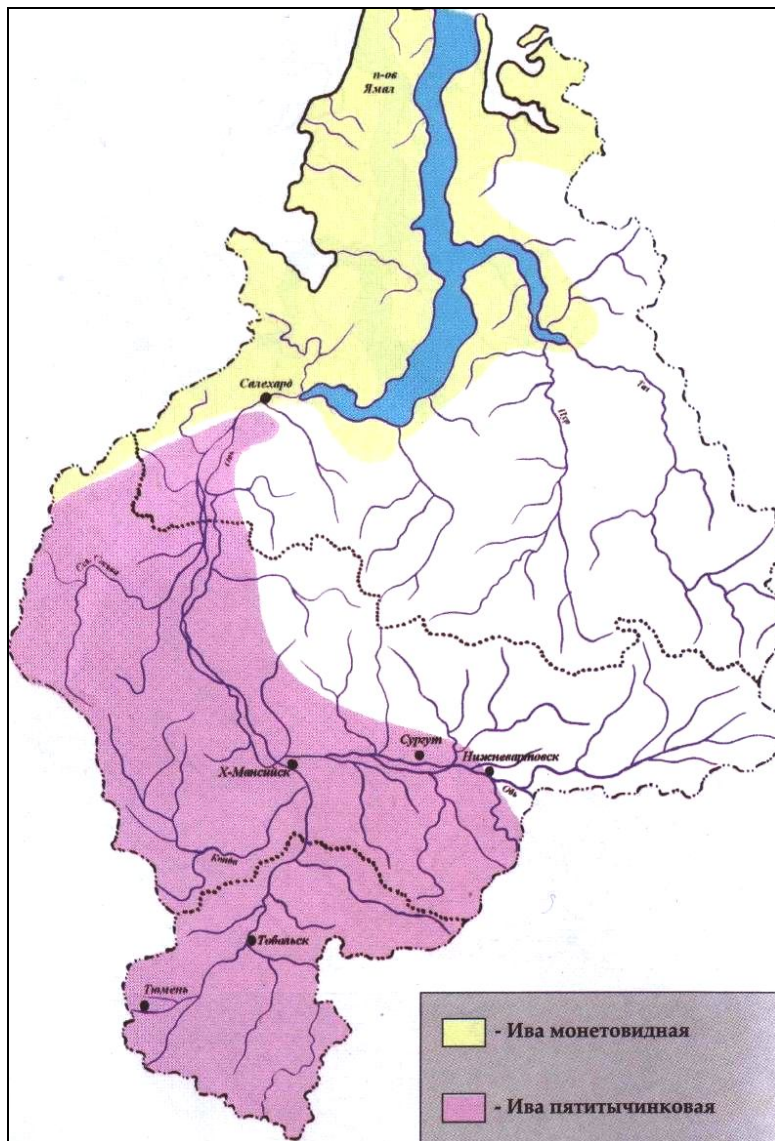
**Ареал распространения ивы лопарской
на территории ХМАО—Югры (Гриценко, 2005)**



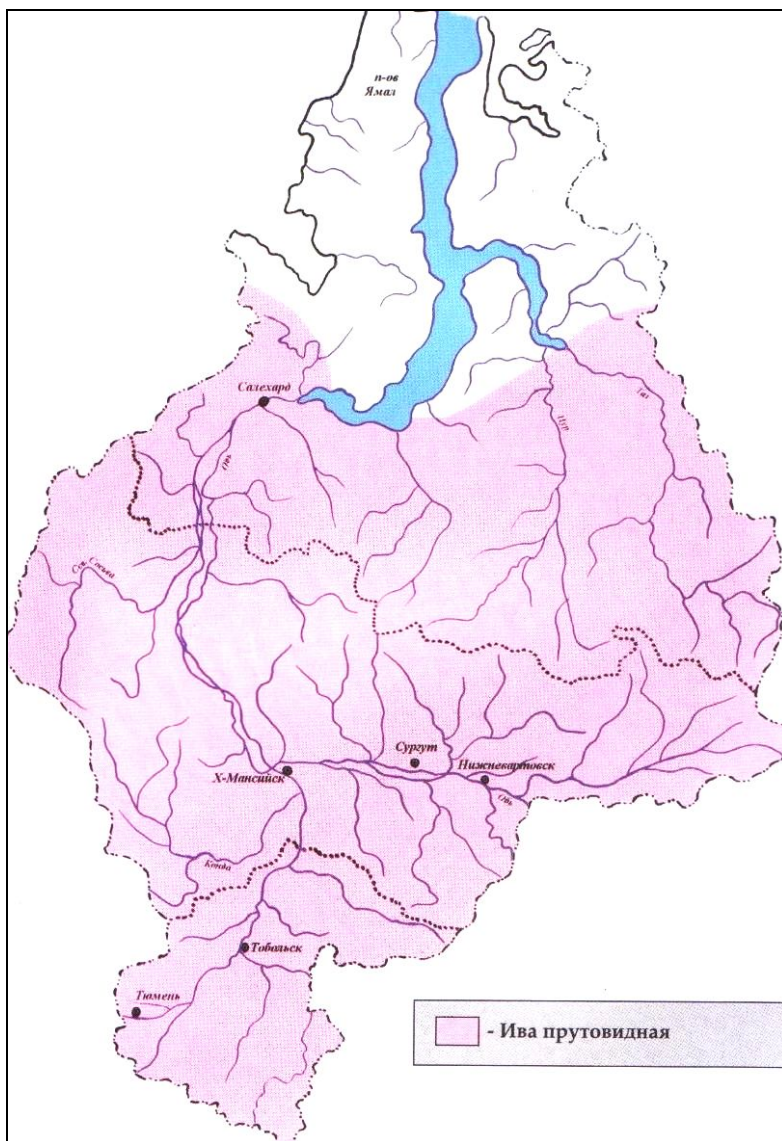
Ареал распространения ивы сизой и пепельной
на территории ХМАО—Югры (Гриценко, 2005)



Ареал распространения ивы монетовидной и пятитычинковой на территории ХМАО—Югры (Гриценко, 2005)



**Ареал распространения ивы прутовидной
на территории ХМАО—Югры (Гриценко, 2005)**



**Ареал распространения ивы трёхтычинковой
на территории ХМАО—Югры (Гриценко, 2005)**



**Интенсивность фотосинтеза листьев изученных видов ив
за период летней вегетации, мг CO₂/дм²ч**

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестно- стях г.Ниж- невартовска	Территория г.Нижневар- товска
<i>Salix viminalis</i> L.	43,30±0,52	38,35±0,34	28,97±0,13
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	42,30±0,32	36,93±0,27	28,07±0,23
<i>S. pentandra</i> L.	41,77±0,24	36,90±0,22	27,90±0,21
<i>S. triandra</i> L.	41,03±0,43	35,73±0,17	27,70±0,25
<i>S. alba</i> L.	40,97±0,51	—	27,35±0,41
<i>S. cinerea</i> L.	38,83±0,14	35,32±0,51	26,46±0,42
<i>S. lapponum</i> L.	38,43±0,61	34,30±0,47	—
<i>S. caprea</i> L.	—	37,87±0,62	28,70±0,23

Примечание. Различия между исследуемыми участками досто-
верны при P<0,01.

**Содержание фотосинтетических пигментов
в листьях изученных видов ив за период летней вегетации,
мг/г сухого вещества**

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестно- стях г.Ниж- невартовска	Территория г.Нижневар- товска
1	2	3	4
Общее содержание пигментов			
<i>Salix viminalis</i> L.	8,341±0,05	4,600±0,08	3,263±0,04
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	7,467±0,02	3,925±0,05	3,052±0,07
<i>S. pentandra</i> L.	6,725±0,03	3,631±0,06	2,798±0,05
<i>S. triandra</i> L.	6,450±0,04	3,519±0,04	2,756±0,04
<i>S. alba</i> L.	6,035±0,08	—	2,762±0,05
<i>S. cinerea</i> L.	6,026±0,01	3,299±0,04	2,691±0,03
<i>S. lapponum</i> L.	5,826±0,05	2,970±0,05	—
<i>S. caprea</i> L.	—	4,328±0,06	3,069±0,04
Хлорофилл <i>a</i>			
<i>S. viminalis</i> L.	5,925±0,03	2,579±0,05	1,764±0,05
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	5,309±0,05	1,980±0,08	1,653±0,08
<i>S. pentandra</i> L.	4,668±0,08	1,835±0,09	1,436±0,05
<i>S. triandra</i> L.	4,459±0,07	1,771±0,04	1,422±0,08
<i>S. alba</i> L.	4,150±0,05	—	1,392±0,04
<i>S. cinerea</i> L.	4,196±0,08	1,662±0,04	1,381±0,04
<i>S. lapponum</i> L.	4,010±0,04	1,540±0,05	—
<i>S. caprea</i> L.	—	2,373±0,08	1,662±0,08
Хлорофилл <i>b</i>			
<i>S. viminalis</i> L.	5,925±0,04	2,579±0,09	1,764±0,07
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	5,309±0,07	1,980±0,04	1,657±0,08
<i>S. pentandra</i> L.	4,668±0,08	1,835±0,08	1,436±0,07
<i>S. triandra</i> L.	4,459±0,05	1,771±0,07	1,422±0,08
<i>S. alba</i> L.	4,150±0,04	—	1,392±0,05
<i>S. cinerea</i> L.	4,196±0,08	1,662±0,04	1,381±0,08

1	2	3	4
<i>S. lapponum</i> L.	4,010±0,07	1,540±0,08	—
<i>S. caprea</i> L.	—	2,373±0,03	1,662±0,08
Каротиноиды			
<i>Salix viminalis</i> L.	0,645±0,05	0,648±0,08	0,699±0,04
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	0,634±0,08	0,643±0,05	0,648±0,08
<i>S. pentandra</i> L.	0,630±0,02	0,542±0,03	0,631±0,03
<i>S. triandra</i> L.	0,633±0,04	0,541±0,08	0,617±0,07
<i>S. alba</i> L.	0,526±0,06	—	0,585±0,08
<i>S. cinerea</i> L.	0,522±0,04	0,539±0,04	0,555±0,05
<i>S. lapponum</i> L.	0,522±0,08	0,539±0,04	—
<i>S. caprea</i> L.	—	0,644±0,05	0,653±0,08
Отношение хлорофилла <i>a</i> к хлорофиллу <i>b</i>			
<i>S. viminalis</i> L.	3,371±0,04	1,883±0,08	2,213±0,08
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	3,487±0,08	1,525±0,04	2,216±0,08
<i>S. pentandra</i> L.	3,274±0,07	1,468±0,08	1,965±0,06
<i>S. triandra</i> L.	3,287±0,03	1,467±0,07	1,982±0,04
<i>S. alba</i> L.	3,055±0,08	—	1,772±0,05
<i>S. cinerea</i> L.	3,210±0,04	1,515±0,06	1,829±0,08
<i>S. lapponum</i> L.	3,100±0,08	1,735±0,04	—
<i>S. caprea</i> L.	—	1,813±0,08	2,207±0,05
Отношение суммы хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i> к каротиноидам			
<i>S. viminalis</i> L.	11,938±0,08	6,094±0,05	3,684±0,08
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	10,786±0,04	5,102±0,08	3,712±0,07
<i>S. pentandra</i> L.	9,671±0,07	5,704±0,04	3,436±0,08
<i>S. triandra</i> L.	9,195±0,05	5,510±0,06	3,466±0,07
<i>S. alba</i> L.	10,473±0,03	—	3,719±0,04
<i>S. cinerea</i> L.	10,543±0,08	5,119±0,08	3,848±0,05
<i>S. lapponum</i> L.	10,165±0,04	4,512±0,05	—
<i>S. caprea</i> L.	—	5,718±0,04	3,699±0,08

Примечание. Различия между исследуемыми участками достоверны при $P < 0,05$.

**Величина ассимиляционного коэффициента (ИФ/ОбщП)
листьев изученных видов за период летней вегетации**

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестно- стях г.Нижне- вартовска	Территория г.Нижневар- товска
<i>Salix viminalis</i> L.	5,19±0,09	8,34±0,07	8,88±0,07
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	5,67±0,07	9,41±0,04	9,20±0,09
<i>S. pentandra</i> L.	6,21±0,03	10,17±0,04	9,97±0,06
<i>S. triandra</i> L.	6,36±0,06	10,15±0,07	10,05±0,08
<i>S. alba</i> L.	6,79±0,05	—	9,90±0,09
<i>S. cinerea</i> L.	6,44±0,06	10,71±0,09	9,83±0,08
<i>S. lapponum</i> L.	6,60±0,09	11,55±0,08	—
<i>S. caprea</i> L.	—	8,75±0,05	9,35±0,07

Примечание. Различия между исследуемыми участками досто-
верны при $P < 0,05$.

**Величины светособирающего комплекса
и реакционного центра листьев изученных видов ив
за период летней вегетации**

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестно- стях г.Ниж- невартовска	Территория г.Нижневар- товска
Светособирающий комплекс			
<i>Salix viminalis</i> L.	46,70±7	65,60±5	53,90±2
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	44,89±2	72,87±6	53,91±4
<i>S. pentandra</i> L.	46,65±3	75,92±5	57,47±2
<i>S. triandra</i> L.	46,30±5	75,47±4	57,26±4
<i>S. alba</i> L.	49,52±4	—	62,53±7
<i>S. cinerea</i> L.	47,73±3	73,19±4	61,73±3
<i>S. lapponum</i> L.	48,86±7	65,94±3	—
<i>S. caprea</i> L.	—	66,59±6	54,05±3
Реакционный центр			
<i>S. viminalis</i> L.	53,33±7	34,41±4	46,12±3
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	55,11±4	27,13±3	46,11±7
<i>S. pentandra</i> L.	53,35±7	24,08±5	42,53±4
<i>S. triandra</i> L.	53,70±3	24,53±7	42,75±5
<i>S. alba</i> L.	50,48±4	—	37,45±4
<i>S. cinerea</i> L.	52,27±3	26,81±3	38,27±7
<i>S. lapponum</i> L.	51,14±7	34,06±4	—
<i>S. caprea</i> L.	—	33,41±3	46,04±4

Примечание. Различия между исследуемыми участками досто-
верны при $P < 0,01$.

Интенсивность темнового дыхания листьев изученных видов ив за период летней вегетации, мг СО₂/дм²ч

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестно- стях г.Нижне- вартовска	Территория г.Нижневар- товска
<i>Salix viminalis</i> L.	1,41±0,11	1,51±0,08	1,74±0,12
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	1,52±0,12	1,68±0,12	1,93±0,13
<i>S. pentandra</i> L.	1,69±0,14	1,88±0,11	2,23±0,12
<i>S. triandra</i> L.	1,81±0,15	2,05±0,10	2,34±0,08
<i>S. alba</i> L.	1,94±0,13	—	2,43±0,09
<i>S. cinerea</i> L.	2,13±0,16	2,23±0,13	2,54±0,12
<i>S. lapponum</i> L.	2,24±0,17	2,40±0,15	—
<i>S. caprea</i> L.	—	1,64±0,11	1,81±0,14

Примечание. Различия между исследуемыми участками достоверны при $P < 0,05$.

Величина энергетического коэффициента (ИФ/ИД) листьев изученных видов ив за период летней вегетации

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестностях г.Нижевартовска	Территория г.Нижевартовска
<i>Salix viminalis</i> L.	31,24±4	25,21±3	16,66±6
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	28,18±3	21,73±4	14,56±5
<i>S. pentandra</i> L.	24,67±2	19,66±2	12,49±2
<i>S. triandra</i> L.	22,48±3	17,42±3	11,91±3
<i>S. alba</i> L.	21,20±2	—	11,28±2
<i>S. cinerea</i> L.	18,33±4	15,74±1	10,04±5
<i>S. lapponum</i> L.	17,27±4	14,31±2	—
<i>S. caprea</i> L.	—	23,29±3	15,87±6

Примечание. Различия между исследуемыми участками достоверны при $P < 0,01$.

**Интенсивность транспирации листьев изученных видов ив
за период летней вегетации, г/дм²ч**

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестно- стях г.Ниж- невартовска	Территория г.Нижневар- товска
<i>Salix viminalis</i> L.	1,342±0,12	0,878±0,08	1,083±0,07
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	1,280±0,14	0,711±0,07	0,913±0,08
<i>S. pentandra</i> L.	1,167±0,08	0,581±0,12	0,877±0,06
<i>S. triandra</i> L.	1,090±0,07	0,453±0,08	0,756±0,12
<i>S. alba</i> L.	0,950±0,04	—	0,697±0,08
<i>S. cinerea</i> L.	0,867±0,12	0,326±0,12	0,546±0,12
<i>S. lapponum</i> L.	0,822±0,07	0,285±0,05	—
<i>S. caprea</i> L.	—	0,785±0,08	0,969±0,07

Примечание. Различия между исследуемыми участками досто-
верны при $P < 0,05$.

**Величина транспирационного коэффициента
и коэффициент продуктивности листьев изученных видов ив
за период летней вегетации**

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестно- стях г.Ниж- невартовска	Территория г.Нижневар- товска
Транспирационный коэффициент			
<i>Salix viminalis</i> L.	308,2±12	237,2±16	495,4±22
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	325,9±32	240,0±14	506,1±19
<i>S. pentandra</i> L.	388,0±17	256,8±23	528,4±25
<i>S. triandra</i> L.	457,0±15	289,0±34	558,3±18
<i>S. alba</i> L.	473,0±23	—	562,5±19
<i>S. cinerea</i> L.	479,0±41	305,0±42	572,3±21
<i>S. lapponum</i> L.	483,1±27	306,7±31	—
<i>S. caprea</i> L.	—	240,0±18	501,8±16
Коэффициент продуктивности			
<i>S. viminalis</i> L.	5,5±0,2	6,4±0,4	3,8±0,7
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	5,4±0,8	6,2±0,6	3,6±1,0
<i>S. pentandra</i> L.	4,7±0,7	5,8±1,0	3,2±1,1
<i>S. triandra</i> L.	4,2±0,4	5,2±0,4	3,0±0,4
<i>S. alba</i> L.	4,1±0,5	—	3,0±0,5
<i>S. cinerea</i> L.	4,0±0,5	5,1±0,7	2,7±0,6
<i>S. lapponum</i> L.	3,9±0,3	5,0±0,5	—
<i>S. caprea</i> L.	—	6,3±0,7	3,7±0,7

Примечание. Различия между исследуемыми участками досто-
верны при $P < 0,01$.

**Общее содержание воды в листьях изученных видов ив
за период летней вегетации, г/дм²**

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестно- стях г.Ниж- невартовска	Территория г.Нижневарт- товска
<i>Salix viminalis</i> L.	1,095±0,453	0,713±0,021	0,325±0,045
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	1,173±0,430	0,926±0,243	0,540±0,221
<i>S. pentandra</i> L.	1,342±0,231	1,034±0,127	0,607±0,101
<i>S. triandra</i> L.	1,332±0,321	1,131±0,143	0,806±0,108
<i>S. alba</i> L.	1,413±0,145	—	0,883±0,113
<i>S. cinerea</i> L.	1,508±0,430	1,206±0,121	1,077±0,145
<i>S. lapponum</i> L.	1,529±0,241	1,297±0,105	—
<i>S. caprea</i> L.	—	0,824±0,009	0,382±0,044

Примечание. Различия между исследуемыми участками досто-
верны при $P < 0,01$.

Водоудерживающая и водопоглощающая способность листьев изученных видов ив за период летней вегетации, %

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестно- стях г.Ниж- невартовска	Территория г.Нижневар- товска
Водоудерживающая способность			
<i>Salix viminalis</i> L.	73,33±0,12	76,00±0,27	78,14±0,19
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	72,67±0,21	73,67±0,18	76,09±0,18
<i>S. pentandra</i> L.	71,52±0,19	73,34±0,11	75,33±0,27
<i>S. triandra</i> L.	71,17±0,18	72,00±0,12	74,21±0,21
<i>S. alba</i> L.	70,34±0,27	—	73,05±0,14
<i>S. cinerea</i> L.	69,43±0,18	70,67±0,12	72,21±0,18
<i>S. lapponum</i> L.	67,31±0,21	68,15±0,27	—
<i>S. caprea</i> L.	—	74,67±0,18	76,42±0,12
Водопоглощающая способность			
<i>S. viminalis</i> L.	96,24±0,18	94,11±0,25	92,09±0,21
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	94,41±0,21	92,40±0,18	90,27±0,17
<i>S. pentandra</i> L.	93,22±0,27	91,08±0,14	90,33±0,25
<i>S. triandra</i> L.	93,57±0,19	91,32±0,12	88,67±0,19
<i>S. alba</i> L.	92,07±0,13	—	87,63±0,27
<i>S. cinerea</i> L.	91,31±0,12	90,47±0,18	85,00±0,21
<i>S. lapponum</i> L.	90,23±0,14	88,61±0,21	—
<i>S. caprea</i> L.	—	93,06±0,19	91,30±0,12

Примечание. Различия между исследуемыми участками достоверны при $P < 0,05$.

Содержание свободной и связанной воды в листьях изученных видов ив за период летней вегетации, %

Вид	Исследуемые участки		
	Пойма р.Обь	Лесные сообщества в окрестно- стях г.Ниж- невартовска	Территория г.Нижневарт- товска
Свободная вода			
<i>Salix viminalis</i> L.	27,09±0,12	24,61±0,17	22,33±0,15
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	26,06±0,14	23,57±0,11	21,01±0,11
<i>S. pentandra</i> L.	25,33±0,17	23,03±0,14	20,36±0,14
<i>S. triandra</i> L.	24,36±0,13	22,21±0,12	19,67±0,13
<i>S. alba</i> L.	23,28±0,11	—	19,11±0,17
<i>S. cinerea</i> L.	23,05±0,12	20,31±0,14	18,17±0,12
<i>S. lapponum</i> L.	22,28±0,14	19,65±0,13	—
<i>S. caprea</i> L.	—	23,85±0,11	22,05±0,17
Связанная вода			
<i>S. viminalis</i> L.	49,31±0,17	47,45±0,12	44,33±0,14
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	48,32±0,12	45,08±0,17	43,10±0,12
<i>S. pentandra</i> L.	47,61±0,14	45,12±0,12	42,04±0,14
<i>S. triandra</i> L.	46,67±0,19	43,36±0,18	41,14±0,21
<i>S. alba</i> L.	46,50±0,14	—	40,09±0,12
<i>S. cinerea</i> L.	45,61±0,15	43,33±0,17	39,09±0,11
<i>S. lapponum</i> L.	44,13±0,12	42,23±0,15	—
<i>S. caprea</i> L.	—	46,00±0,14	43,19±0,17

Примечание. Различия между исследуемыми участками достоверны при $P < 0,05$.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

Дер — дерево

ЖФ — жизненная форма

ИД — интенсивность темнового дыхания

ИТ — интенсивность транспирации

ИФ — интенсивность фотосинтеза

Кар — каротиноиды

Кст — кустарник

ОбщП — общее содержание пигментов

СвобВ — свободная вода

СвязВ — связанная вода

Хла — хлорофилл *a*

Хл*b* — хлорофилл *b*

ХМАО—Югра — Ханты-Мансийский автономный округ — Югра

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
<i>Глава 1. ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ИВОВЫХ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ</i>	6
1.1. Особенности распространения и экология ивовых.....	6
1.2. Эколого-физиологические особенности.....	13
1.2.1. Фотосинтез и пигменты листа.....	13
1.2.2. Дыхание.....	20
1.2.3. Водный режим.....	22
<i>Глава 2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ</i>	33
2.1. Климат.....	33
2.2. Почвы.....	35
2.3. Растительность.....	37
<i>Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ</i>	39
3.1. Объекты исследования.....	40
3.2. Методы исследования.....	40
<i>Глава 4. ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА SALIX В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ</i>	45
4.1. Особенности фотосинтеза.....	45
4.1.1. Суточные кривые фотосинтеза.....	45
4.1.2. Сезонные кривые фотосинтеза.....	49
4.2. Пигментный состав.....	53
4.3. Дыхание.....	72
<i>Глава 5. ВОДНЫЙ РЕЖИМ И ЕГО РОЛЬ В АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ РОДА SALIX</i>	76
5.1. Транспирация.....	76
5.2. Транспирационный коэффициент и продуктивность транспирации.....	86
5.3. Общее содержание воды.....	89
5.4. Водоудерживающая и поглощающая способность.....	98
5.5. Свободная и связанная вода.....	102
<i>Глава 6. КОРРЕЛЯЦИОННАЯ ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ИЗУЧЕННЫМИ ФУНКЦИОНАЛЬНЫМИ И БИОХИМИЧЕСКИМИ ПАРАМЕТРАМИ ЛИСТЬЕВ</i>	109
Заключение.....	113
Список литературы.....	116
Приложения.....	139
Список сокращений.....	162

Научное издание

***Иванова Нина Александровна
Костюченко Роза Николаевна***

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ
АДАПТАЦИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ИВ
В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ
НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ**

Монография

Редактор *Н.В. Титова*
Художник обложки *А.С. Филатова*
Компьютерная верстка *Е.С. Борзова*

Изд. лиц. ЛР № 020742. Подписано в печать 25.07.2011
Формат 60×84/16. Бумага для множительных аппаратов
Гарнитура Times. Усл. печ. листов 10,25
Тираж 500 экз. Заказ 1187

*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*