

581.1(98к)
К 88

На правах рукописи

УДК 581.13:581.144.4:581.522.5(470. 21)

Кудрявцева

КУДРЯВЦЕВА Ольга Владимировна

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА
ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ РОДА VACCINIUM
В ХИБИНАХ**

03.00.16 - экология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Кудрявцева,

Санкт-Петербург

1995

V

Работа выполнена в Полярно-альпийском ботаническом
саде-института Кольского научного центра РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук Е. А. Мирославов,
Научный консультант: кандидат биологических наук Л. М. Лукьянова.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук Е. Ф. Марковская
доктор биологических наук Ю. В. Гамалей

Ведущее учреждение: Институт промышленной экологии Севера
Кольского Научного Центра РАН

Защита состоится 7 июня 1995 г в _____ часов на заседании
Диссертационного ученого совета К.002.46.01 по защите
диссертаций на соискание ученой степени кандидата био-
логических наук при Ботаническом институте им. В. Л. Кома-
рова РАН по адресу: 197022, Санкт-Петербург, ул. проф.
Попова, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института.
Автореферат разослан _____

Ученый секретарь
Диссертационного Совета
кандидат биологических наук _____

О. С. Юдина

588.1/98к
к 88

В В Е Д Е Н И Е

Актуальность темы. Сведения об адаптивных изменениях ор-
ганизмов, характере и направленности приспособительных процес-
сов, возможных перестройках структуры растений и сопряженного с
этим функционального состояния крайне важны для разработки на-
учных основ рационального использования биологических ресурсов и
охраны природы Крайнего Севера. Адаптация организмов к тем или
иным условиям среды осуществляется на различных уровнях органи-
зации. До настоящего времени недостаточно изучены адаптационные
изменения растений на уровне тканей и органов у одних и тех же
видов, обитающих в широком диапазоне условий среды. Совсем мало
данных о динамике процессов роста и анатомического строения ас-
симилирующего аппарата растений в связи с высотным фактором в
Заполярье.

Цели и задачи исследования. Целью работы было выявление
адаптивных особенностей трех видов растений рода *Vaccinium*, про-
израстающих в разных растительных поясах Хибин. Основными зада-
чами было проследить на одних и тех же видах растений в лесном и
горно-тундровом поясах: 1) изменения линейных размеров, площади
и массы листьев в процессе роста; 2) изменения в анатомическом
строении листа в процессе роста; 3) взаимосвязь структуры полно-
стью сформированных листьев с их функциональной активностью.

Научная новизна. Впервые на одних и тех же объектах (расте-
ния рода *Vaccinium*) в природных местообитаниях на разных высотах
в Заполярье изучены структурные и функциональные особенности ра-
стений. Прослежена динамика роста и накопления массы листьями с
момента их выхода из почки до полного формирования. Показано,
что растения, произрастающие в горной тундре имеют меньшую ско-
рость роста, более развитый пластидный аппарат в расчете на еди-
ницу объема листа, более развитые структуры, обеспечивающие га-
зообмен листа. Приводятся новые данные, подтверждающие положение
о том, что в холодном климате растения тратят больше энергии на
поддержание их жизнедеятельности.

Практическая значимость. Полученные результаты вносят опре-
деленный вклад в решение проблемы адаптации растений к условиям
Крайнего Севера. Они могут быть использованы при дальнейших ис-
следованиях брусничных, которые широко применяются в пищевой,
фармакологической промышленности, их рациональному использованию

25

БИБЛИОТЕКА
Кольского филиала
Академии наук СССР

и охране, а также при чтении лекций по экологии растений.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на совещаниях: в Петрозаводске в 1990 году (Республиканская конференция молодых ученых "Актуальные проблемы биологии и рациональное природопользование"), в Минске в 1990 году (IV Всесоюзная конференция молодых ученых по физиологии растительной клетки), во Владивостоке в 1990 году (Вторая Всесоюзная конференция по экологической анатомии), в Санкт-Петербурге в 1992 году (IV молодежная конференция ботаников), в Ялте в 1993 году (конференция "Современные проблемы ботаники"), в Апатитах в 1993 году (молодежная конференция стран СНГ "Актуальные проблемы ботаники"), в Санкт-Петербурге в 1994 году (V молодежная конференция ботаников), в Санкт-Петербурге в 1994 году (5-th ITEX Workshop).

Публикация результатов исследований. По теме диссертации опубликовано 10 работ.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 113 страницах машинописного текста и состоит из введения, 4 глав, заключения и выводов. Список использованной литературы включает 166 источника, в том числе 142 отечественных и 24 иностранных авторов. Работа иллюстрирована 29 рисунками и 14 таблицами.

Природные условия района исследования

Хибинский горный массив общей площадью свыше 1600 кв. км расположен в центральной части Кольского полуострова (около 67-68° с.ш.). Протяженность массива с севера на юг около 45 км, с запада на восток - 50 км. Климат Хибинских гор специфичен и определяется, с одной стороны, влиянием теплого течения Гольфстрим и близостью незамерзающего Баренцева моря, с другой - удаленностью от побережья в центр полуострова (около 200 км) и высотным фактором (окружающая равнина расположена на высоте примерно 150 м над ур. моря, а вершины гор - до 1200 м над ур. моря). На Кольском полуострове хорошо выражена зональность растительного покрова, как в равнинной, так и в горной части. Хибинский горный массив расположен в северной части лесной зоны - подзоне северной тайги. В Хибинах отчетливо выражена вертикальная поясность. Различают три основных пояса - лесной, березовых криволесий и горно-тундровый.

Наши исследования проведены на юго-западном склоне г. Рас-

вумчорр, для которого характерен такой же видовой состав растительности, как и по всему массиву в целом. Лесной пояс - это смешанный елово-березовый лес с большим числом кустарничковых и несколько меньшим - травянистых видов; пояс березового криволесья на юго-западном склоне практически отсутствует; лесной пояс сменяют горные тундры, где господствует карликовая березка, выше идут кустарничково-лишайниковые, мохово-лишайниковые и другие типы тундр. В целом флора Хибин представляет собой довольно типичную субарктическую флору горного массива (Мишкин, 1953).

Содержание работы

В диссертации дан обзор литературы по теме исследования, посвященный влиянию условий обитания на рост, морфологию, анатомию и функциональные особенности ассимилирующих органов растений Севера и горных районов. Показана недостаточная изученность взаимосвязи разных показателей жизнедеятельности растений и необходимость одновременного изучения на одних и тех же видах в различных местах обитания процессов роста и структурно-функциональных характеристик листьев.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования были выбраны растения рода *Vaccinium*, часто и в большом количестве встречающиеся на Кольском полуострове.

Голубика (*V. uliginosum* L.) - гипоарктический циркумполярный, очень изменчивый вид, листопадный кустарничек, нанофанерофит.

Черника (*V. myrtillus* L.) - бореальный циркумполярный вид, листопадный кустарничек, нанофанерофит.

Брусника (*V. vitis-idaea* L.) - гипоарктический циркумполярный вид, вечнозеленый кустарничек, хамефит.

На юго-западном склоне г. Расвумчорр были выбраны участки растительности в лесном (300 м над ур. моря) и горно-тундровом (800 м над ур. моря) поясах, где представлены изучаемые виды и здесь регулярно регистрировали освещенность и температуру воздуха у поверхности почвы.

Фенологические наблюдения проводили в течение вегетационного периода каждые 3 дня (Бейдеман, 1954). Для определения фазы развития растений использовали атлас-определитель фенологических

фаз (Елагин, Лобанов, 1979). Отмечали следующие фазы роста и развития растений: набухание и распускание почек, начало и окончание роста побегов, разворачивание, формирование и завершение роста листа, бутонизации, цветения и плодоношения, а также даты вступления растений в фазу, массовое прохождение каждого этапа развития и его завершения. По полученным данным составляли фенологические спектры растений. Фазу завершения роста листа определяли посредством регулярных измерений длины, ширины и толщины 35 листьев каждого вида, взятых с парциальных кустов одного возраста с прироста текущего года (2-3 лист от начала прироста).

Для проведения анатомических исследований часть листа, разрезанного по центральной жилке, фиксировали (10-15 штук) в растворе Гаммалунда (Фурст, 1976). Для изучения строения тканей листа срезы делали от руки безопасной бритвой и просматривали на микроскопе МБИ-3 в 15-30-кратной повторности. На полученных срезах измеряли высоту верхнего и нижнего эпидермисов, палисадной и губчатой ткани, размеры клеток мезофилла (длина и ширина). На снятом с абаксиальной и адаксиальной сторон листа эпидермисе подсчитывали число устьиц. Рисунки поперечных срезов получены при помощи рисовального аппарата РА-6.

Площадь листовой пластинки определяли весовым методом по фотоотпечаткам, сухую массу листьев - после высушивания в термостате при 105° С. Абсолютный прирост и абсолютную скорость роста листа рассчитывали по И.В. Кармановой (1970, 1976). Определяли углекислотного газообмена проводили на завершивших рост листьях с помощью оптико-акустических газоанализаторов ГИАМ-5М и Infra-lyt-4 (Вознесенский, 1989; Вознесенский, Щербатых, 1982).

Структурно-функциональная характеристика листьев дана по более чем 30 показателям.

Математическая обработка данных проведена на персональном компьютере по стандартной программе "Statgraphics".

ГЛАВА 3. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

1. РОСТ ЛИСТЬЕВ

В растительном покрове Хибинского горного массива листопадные кустарнички *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* широко распространены как в лесном, так и в горно-тундро-

вом поясах. Это самые обычные и часто массовые растения, которые играют заметную роль в величине листового и хлорофилльного индексов и, соответственно, в формировании органического вещества сообществ (Шмакова и др., 1993). Детальное изучение особенностей роста, развития и ассимиляционной деятельности брусничных представляет большой интерес.

Динамику процессов роста ассимилирующих органов растений трех видов рода *Vaccinium* мы изучали в течение 1990-1992 гг. В первую очередь следует отметить, что рост и развитие растений в горной тундре начинается на 18-20 дней позже, чем в лесном поясе из-за более позднего схода снега. На протяжении вегетации, особенно в июне и июле, температурный режим в горной тундре менее благоприятен для роста растений, чем в лесном поясе.

Различия в накоплении листьями сырой массы (рис. 1) четко проявились у голубики; в лесном поясе практически до конца августа лист все время увеличивался в весе и достиг 66 мг, при этом интенсивный рост массы заканчивается во 2-ой декаде июля; в горной тундре вес листьев голубики равномерно возрастает до конца августа, но минимальная масса листа составляет всего 18-19 мг.

Характер роста сырой массы листьев черники несколько иной: и в лесу, и в горной тундре идет постепенное, с почти одинаковой скоростью нарастание и, несмотря на то, что период роста массы листа на большей высоте заметно короче, разница в весе не так велика - в лесу сырая масса листа достигает 25 мг, а в горной тундре - 16-17 мг.

Лист брусники в лесном поясе вначале растёт немного интенсивнее, чем в горной тундре, однако в целом период, когда идет нарастание массы в обоих местообитаниях почти одинаков - 20-25 дней. Конечная сырая масса листа брусники в лесном поясе около 40 мг, а в горной тундре - 24-25 мг.

Окончательное формирование листа и накопление массы у всех растений совпадает с фазой цветения и начала плодоношения, что связано с необходимостью оттока ассимилятов в созревающие генеративные органы. Расчет на сухую массу листа практически не изменил хода кривых. По размерам листовой пластинки четко выявляются видовые особенности у растений лесного пояса, где листья у голубики в два раза крупнее, чем у черники и брусники. В горной тундре размер листьев практически одинаков у всех трех видов ра-

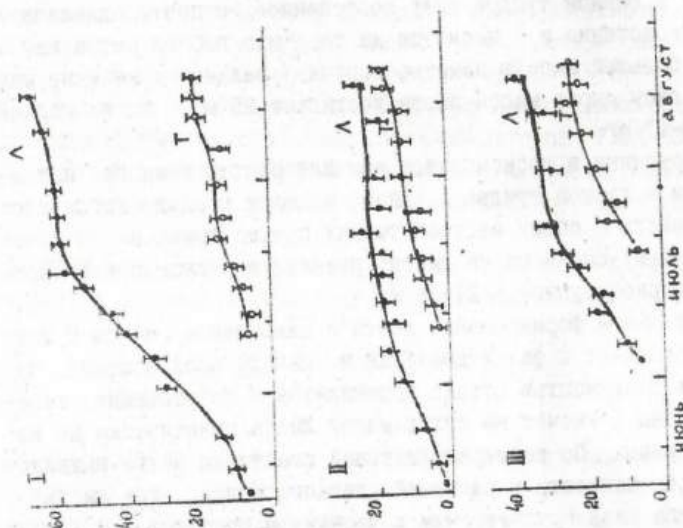


Рис. 1. Динамика вегетационных изменений сырой массы (мг) листа голубики (I), черники (II) и брусники (III) в лесном (I) и горно-тундровом (II) поясах.

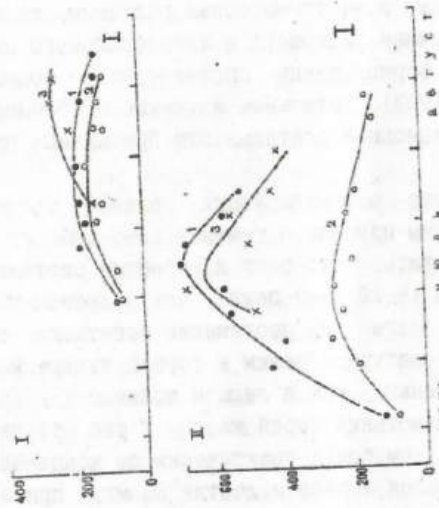


Рис. 2. Абсолютная скорость роста (мг сухой массы в день) листьев голубики (1), черники (2) и брусники (3) в горно-тундровом (I) и лесном (II) поясах.

стений – менее 1 кв. см. Ход же кривых и различия по высотному профилю в целом сохранился таким же, как и по величинам массы листьев.

Скорость прироста по массе листьев у голубики в лесном поясе примерно в два раза выше, чем в горной тундре; у черники эта разница не так велика – по сырой массе прирост листьев в лесу всего на 20%, а по сухой на 38% выше, чем в горной тундре; листья брусники по массе прирастают с почти одинаковой скоростью в обоих местообитаниях (превышение в лесу по сравнению с горной тундрой составляет только 3%). По площади листовой пластинки скорость прироста в лесном поясе наиболее высока у голубики (почти в три раза выше, чем в горной тундре); у черники скорость прироста в лесу вдвое, а у брусники всего на 20% больше, чем в горной тундре.

Масса листа непрерывно увеличивается в течение всего периода вегетации, тогда как абсолютная скорость его роста в лесном поясе значительно возрастает в начале лета и резко снижается во второй его половине, а в горно-тундровом поясе эти колебания выражены слабее.

Максимум абсолютной скорости роста листа всех трех видов растений как в лесном, так и в горно-тундровом поясах совпадает с фазами бутонизации – началом цветения (рис. 2). В фазах массового цветения – начала плодоношения абсолютная скорость роста в лесном поясе резко падает, что, по-видимому, связано с перераспределением ассимилятов внутри растений, оттоком их в другие надземные органы и корни. В горной тундре эти процессы выражены в меньшей степени, поскольку вегетация растений начинается позднее и некоторые из них не плодоносят.

Длина и ширина листьев больше у всех растений, произрастающих в лесном поясе по сравнению с растениями горно-тундрового пояса; наибольшая разница в связи с условиями обитания обнаружена у голубики, несколько меньше она у черники и минимальна у брусники. Отношение длины листа к его ширине (коэффициент удлиненности) в разных местообитаниях незначительно различается, почти не превышая ошибки средней величины, по видам различия также невелики; между длиной и шириной листьев во всех случаях связь довольно тесная, что вероятно говорит о генотипической природе этого соотношения; тесная положительная связь существует между

размером площади листовой пластинки и ее сухой массой ($r=0.82-0.96$); корреляционная связь между площадью листа и его линейными размерами также оказалась тесной ($r=0.75-0.92$).

К моменту завершения роста ассимилирующих органов были проведены измерения параметров годичных побегов. Обнаружены различия в длине побегов у растений, обитающих на разных высотах и тесная положительная связь между длиной побега и его облиственностью у листопадных кустарничков. Побеги брусники при разнице по длине примерно в 1.5 раза имеют близкое число листьев на них. Годичный побег голубики в лесу имеет сухую массу почти в 5 раз большую, чем в горной тундре, а у черники и брусники - всего в 1.5 раза.

Сравнивая динамику роста площади листьев и увеличения их толщины можно видеть, что у голубики в лесном поясе рост по этим параметрам заканчивается почти одновременно - на 25-30 день, в горной тундре листья после завершения роста площади еще немного увеличиваются по толщине до 30-35 дня с начала вегетации. Листья черники в обоих местообитаниях заканчивают рост листовой пластинки к 15-25 дню, рост в толщину продолжается в лесном поясе до 35, а в горной тундре до 30-дневного возраста листа. Что касается брусники, то здесь различия по местообитаниям еще более заметны - в лесном поясе площадь листа достигает максимума на 20-22 день, а в толщину лист растет, хотя и медленно, почти до 40-45 дня; в горной тундре листья брусники очень быстро, уже к 15 дню прекращают рост по площади, а толщина продолжает расти до 25-30 дня и увеличивается почти в два раза по сравнению с начальной. В целом у всех трех видов растений толщина завершивших рост листьев к концу вегетации в горной тундре примерно на 10% превышает таковую у растений лесного пояса.

Ю. Л. Цельникер (1978) найдены положительные коррелятивные отношения между сухой массой единицы поверхности листа (УПП) и его толщиной. В лесном поясе у листопадных видов УПП практически не меняется уже с середины июля; в горной тундре четко выражены пики накопления массы на единицу площади листа в период завершения его роста в середине августа, после чего очевидно наступает период старения листьев, оттока ассимилятов в запасные органы и листопад. У вечнозеленого кустарничка брусники листья первого года жизни в лесном поясе дольше сохраняют активность фотосинте-

зирующих тканей и работают "на себя", накапливая массу единицы площади, в то время как в горной тундре идет отток ассимилятов в запасные органы.

На основании данных, полученных при детальных в течение вегетационных сезонов определениях, выявлена коррелятивная связь между толщиной листьев и УПП изучаемых растений. Для растений во всех местообитаниях получены значения коэффициента корреляции от 0,6 до 0,9 и уравнения линейной регрессии типа $y=a+bx$ с малыми величинами коэффициентов регрессии.

2. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ

Формирование тканей прослежено с момента разворачивания до полного завершения роста листьев.

У голубики в горной тундре эпидермальные клетки крупнее и менее волнисты, чем в лесном поясе; у черники, напротив, в горной тундре появилась мелкоячеистость, а волнистость практически одинакова в обоих местообитаниях; у брусники различия по форме и размеру эпидермальных клеток минимальны. Высота эпидермисов листьев голубики и брусники почти одинакова в обоих местообитаниях, а у черники эпидермис заметно тоньше, но различий в зависимости от условий обитания не выявлено. Некоторое увеличение толщины эпидермисов в середине июля у всех лесных растений и в конце июля - начале августа у горно-тундровых можно, по-видимому, объяснить усиленным синтезом прокутина и выделением его на поверхность, что хорошо видно при сканировании. Верхний эпидермис сформировавшихся листьев всех трех растений несколько толще нижнего в обоих местообитаниях. Конфигурация клеток эпидермиса на поперечных срезах одинакова и в лесу, и в горной тундре, форма их овальная. Кутикулярная структура эпидермиса верхней поверхности листа голубики представлена в виде неправильной сетчатости с ячейками-многогранниками. Конфигурация ячеек одинакова в обоих местообитаниях, а степень извилистости тяжей больше у тундровых растений. Вдоль жилок располагаются шиловидные железки, в горной тундре по сравнению с лесным поясом их число увеличивается. Листья черники также имеют сетчатую кутикулярную структуру эпидермиса, но с ячейками меньших, чем у голубики, размеров.

Устьица наиболее крупные у голубики, а устьица вечнозеленой брусники в отличие от листопадных голубики и черники

имеют околоустьичные клетки. У голубики и брусники устьица расположены только на абаксиальной стороне (гипостоматические листья), в то время как у черники устьица есть на обеих сторонах (амфистоматические листья). У голубики и брусники различия по количеству устьиц в лесном и горно-тундровом поясах невелики (соответственно увеличение в горной тундре составляет 3 и 11%). За период наблюдений в обоих местообитаниях число устьиц у этих растений незначительно возросло. По-видимому, в условиях Севера скорость растяжения клеток эпидермиса не так велика, как в умеренной или южной зонах, особенно во второй половине вегетации, чем можно объяснить незначительные изменения численности устьиц у изученных видов растений. Для черники следует отметить, что численность устьиц на адаксиальной стороне листьев в 4-6 раз меньше, чем на абаксиальной, причем на первой она оставалась почти постоянной в обоих местообитаниях в течение вегетации. На нижней же стороне листа рост числа устьиц за вегетацию составил около 25% в лесном поясе. В горной тундре по сравнению с лесным поясом численность устьиц на абаксиальной стороне листьев черники увеличилась на 21%, а на адаксиальной - на 25%. Наименьшее число устьиц в единице площади листа обнаружено у голубики (около 800 тыс. см^{-2}), почти в два раза их больше у черники ($1400-1700 \text{ тыс. см}^{-2}$), а у брусники устьиц в три раза больше, чем у черники (все цифры относятся к нижней стороне листьев).

Мезофилл. Вегетационные изменения высоты тканей мезофилла представлены на рис. 3. У растений голубики столбчатая ткань сформировавшихся листьев в лесном поясе состоит из одного, реже двух слоев, тогда как в горной тундре чаще всего она двухслойная (рис. 4). Число слоев в губчатой паренхиме в горно-тундровом поясе также на 1-2 больше, чем в лесном. Палисадные клетки имеют цилиндрическую форму, губчатые - неправильную овальную. В обоих растительных поясах рост листа в толщину происходит за счет увеличения размеров клеток и количества слоев палисадной и губчатой паренхим. Губчатая паренхима прекращает рост в лесном поясе раньше, чем палисадная, в горной тундре она продолжает расти в толщину до середины первой декады августа, что можно объяснить не столько увеличением числа клеток в ней и их размеров, сколько возрастанием объема межклетников. Листья черники состоят из более мелких, чем у голубики клеток и в горной тундре кле-

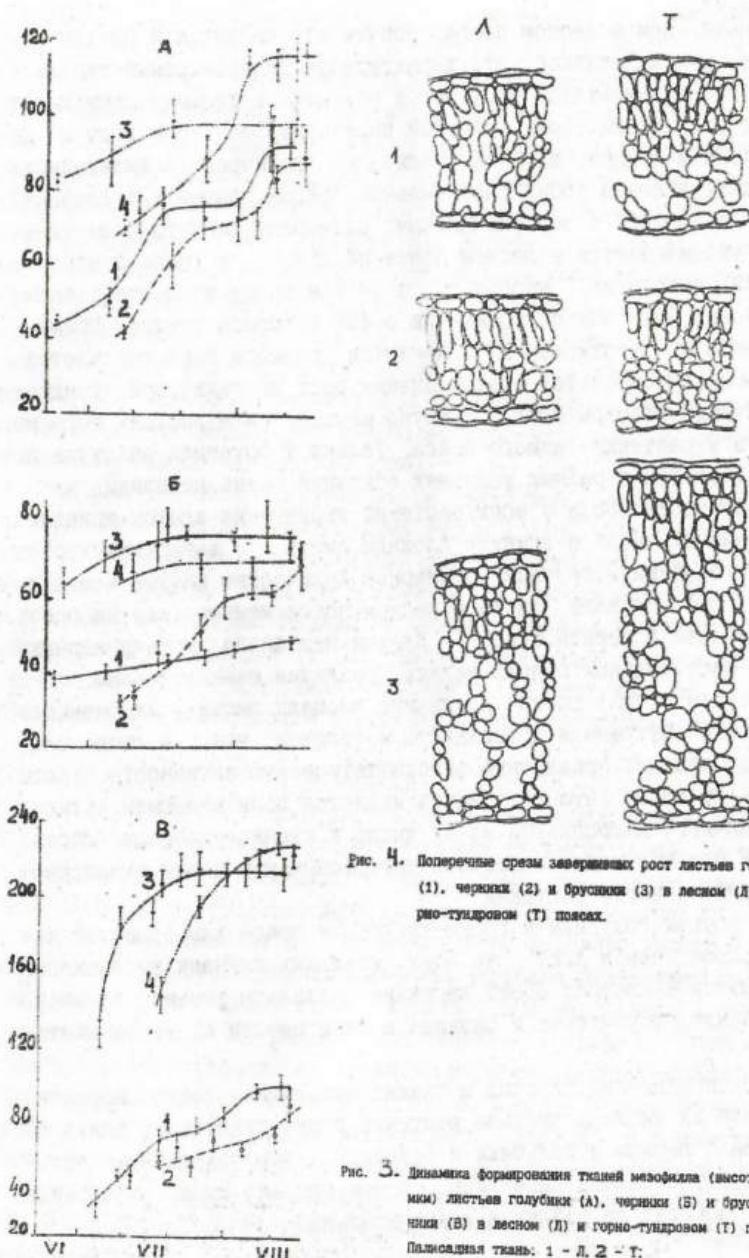


Рис. 4. Поперечные срезы завершающих рост листьев голубики (1), черники (2) и брусники (3) в лесном (Л) и горно-тундровом (Т) поясах.

Рис. 3. Динамика формирования тканей мезофилла (высота, мм) листьев голубики (А), черники (Б) и брусники (В) в лесном (Л) и горно-тундровом (Т) поясах. Палисадная ткань: 1 - Л, 2 - Т; Губчатая ткань: 3 - Л, 4 - Т.

тки мельче, чем в лесном поясе, причем это касается и клеток мезофилла, и межклетников, что характеризует ксероморфный тип листа. В течение вегетации рост листа брусники в толщину происходит за счет увеличения слоев губчатой паренхимы до 5-6 в лесу и до 8-9 в горной тундре, а также увеличения размеров межклетников. Столбчатая ткань в обоих растительных поясах обычно 2-4-слойная.

По сравнению с первоначальными размерами диаметр палисадных клеток увеличивается в лесном поясе на 25%, а в горно-тундровом - на 35%, высота же, наоборот, в лесном поясе возрастает более значительно - на 55% по сравнению с 40% в горной тундре. Примерно в таком же соотношении изменяются размеры губчатых клеток. Однако, в конечном счете, в завершивших рост листьях горно-тундровых растений размеры клеток заметно меньше, чем в листьях того же возраста у растений лесного пояса. Только у брусники различия по размерам клеток в разных условиях обитания очень невелики.

В процессе роста у всех растений укрупнение клеток приводит к снижению их числа в единице площади листа. В завершивших рост листьях голубики и брусники суммарное количество клеток мезофилла в 1 см² площади листа в лесном поясе меньше (клетки более крупные), чем в горной тундре. Клетки мезофилла листьев черники в обоих растительных поясах мелкие, различия незначительны.

От количества клеток в единице площади листа и их размеров зависит его внутренняя поверхность и толщина, что, в свою очередь, определяет различную фотосинтетическую активность. Если исходить из того, что фотосинтез является производением активности единичного хлоропласта на их число в единице площади листа, то такой подсчет может оказаться интересным и в плане экологической приуроченности растений.

В листьях голубики в горно-тундровом поясе хлоропластов заметно больше, чем в лесу; во всех остальных случаях численность хлоропластов в клетках обеих паренхим оказалась весьма близкой, невелика или отсутствует и разница в зависимости от места обитания.

При определении пластид в тканях мезофилла четко выражено увеличение их числа в листьях растений горно-тундрового пояса по сравнению с лесным у голубики и брусники, что объясняется большим количеством слоев паренхимы, о чем сказано выше; у черники по этому показателю различия незначительны.

3. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ

Изменение строения листа, в том числе и численности оргanelл на разных экологических режимах можно рассматривать как проявление регуляции фотосинтеза на морфогенетическом уровне, обеспечивающее оптимизацию и адаптацию фотосинтетического аппарата (Цельникер, 1978). Определения фотосинтетической и дыхательной способности у изучаемых растений проведены для завершивших рост листьев. Величины поглощения углекислоты листьями листопадных кустарничков в лесном поясе несколько выше, чем в горной тундре; более четко различие выражено у брусники. Дыхательная способность, наоборот, имеет тенденцию повышения у растений горной тундры, что характерно для более суровых условий обитания (Семихатова, 1965; Чантладзе, 1988).

При расчете ЭК для изученных растений эта величина оказалась более высокой для листопадных видов в лесу, что свидетельствует об эффективном использовании ими ассимилятов; листья брусники имеют заметно меньшую величину ЭК в обоих местообитаниях при том же соотношении. Низкий ЭК отмечен для видов с вечнозелеными листьями В. Лархером (1978). После завершения роста в листьях всех трех видов определили содержание белковых веществ, которое оказалось более высоким у растений горно-тундрового пояса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В литературе довольно широко распространено представление, согласно которому растения холодного климата имеют более высокую скорость роста по сравнению с растениями умеренного климата (Lechowicz et al., 1980). Однако, конкретных данных в пользу этой точки зрения не приводится. Как показали проведенные нами исследования скорость роста как по размерам листовой пластинки, так и по ее массе у растений в горной тундре значительно ниже, чем в лесном поясе. Такие же данные были получены на ряде альпийских растений произрастающих на разных высотах (Körner, Woodward, 1989). При замедленном росте формирование листа на большей высоте происходит в значительно более короткие сроки, в результате размеры листовой пластинки оказываются значительно меньшими. Это обуславливается тем, что число антиклинальных делений клеток резко сокращается. У листопадных растений с прекращением роста листовой пластинки по площади вскоре прекращается и рост листа

в толщину. У вечнозеленой брусники увеличение толщины листовой пластинки продолжается значительно дольше за счет увеличения размеров клеток и числа периклинальных делений, и поэтому число слоев клеток мезофилла оказывается больше, чем у растений лесного пояса. На это следует обратить внимание в связи с тем, что уменьшение размеров листа в условиях холодного климата обычно связывают с угнетением ростовых процессов. В таком случае рост листовой пластинки в толщину также должен быть редуцирован. Однако, у растений горной тундры число антиклинальных делений не меньше, а даже больше, чем у растений лесного пояса. Поэтому характер роста листа в неблагоприятных условиях определяется не только торможением деления и растяжением клеток, но является гораздо более сложной реакцией организма на пониженную температуру. По всей вероятности в какой-то мере это и адаптивная реакция растений к условиям конкретного вегетационного периода. Аналогичное объяснение снижению интенсивности роста листа в условиях Севера дает Б. А. Крцев (1984).

С увеличением высоты произрастания значительные изменения происходят и в анатомическом строении листа. Согласно литературным данным это прежде всего усиление признаков ксероморфизма. По некоторым из этих признаков (уменьшение размеров листа, увеличение слоев палисадной ткани и числа устьиц), полученные нами данные полностью согласуются с литературными. Вместе с тем формируются признаки, которые никак нельзя отнести к ксероморфным (увеличение размеров клеток, формирование значительно более развитой системы межклетников). Все эти признаки, вероятно, имеют определенное адаптивное значение. Увеличение числа устьиц и формирование значительно более развитой системы межклетников должно способствовать усилению газообмена, что, вероятно, имеет немаловажное значение при низких температурах, снижающих скорость диффузии газов.

Растения горной тундры имеют и большее число хлоропластов в расчете на единицу площади листовой пластинки. Это достигается как за счет увеличения численности хлоропластов в клетке (у голубики), так и за счет увеличения числа слоев клеток мезофилла (у черники и брусники). Повышенная численность хлоропластов в единице объема листа в какой-то мере должна компенсировать торможение скорости фотосинтеза низкими температурами. Определенные

различия обнаруживаются и по функциональным показателям. Дыхательная способность у растений горной тундры несколько выше, а интенсивность фотосинтеза у листопадных видов примерно одинакова; только у брусники в горно-тундровом поясе интенсивность фотосинтеза ниже, чем в лесу. У всех исследуемых растений ЭК ниже в горной тундре. Это указывает на то, что растения горной тундры расходуют больше энергии на поддержание жизнедеятельности, чем растения, находящиеся в более благоприятных условиях. Такое предположение согласуется и с полученными данными о повышенном содержании белка у растений, произрастающих на большей высоте. Согласно ранее полученным данным (Семихатова, 1979, 1990) дыхание на поддержание у растений холодного климата выше, чем у растений умеренного.

ВЫВОДЫ

1. Скорость роста листа, как по массе, так и по площади у листопадных видов в горной тундре ниже, чем у растений лесного пояса; у вечнозеленой брусники эти различия менее выражены.
2. У листопадных видов прекращение роста листа по площади почти совпадает с прекращением его роста в толщину, а у брусники рост листа в толщину почти в два раза продолжительнее, чем по площади.
3. В процессе адаптации растений к условиям горной тундры в структуре фотосинтетического аппарата происходят изменения, способствующие улучшению газообмена листа (увеличение числа устьиц и размера межклетников) и повышению фотосинтетической способности пластидома мезофилла (увеличение числа хлоропластов в клетке растений голубики и числа слоев ассимилирующей ткани у всех трех видов).
4. Сокращение времени формирования листа, вероятно, является одним из результатов адаптации к более низким температурам горно-тундрового пояса.
5. Растения горной тундры расходуют больше энергии на поддержание их жизнедеятельности, чем растения лесного пояса. Этим в определенной степени обусловлена пониженная продуктивность горно-тундровых растений.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Кудрявцева О.В. Особенности анатомического строения и фотосинтетическая активность листьев одноименных видов растений Хибин и Кавказа // Тез. IV Всесоюзной конференции молодых ученых по физиологии растительной клетки в Минске. М.:1990. С.60.
2. Кудрявцева О.В. Влияние экологических условий на анатомо-морфологическое строение растений Хибин // Тез. докл. Республик. конфер. молодых ученых. Петрозаводск: 1990. С. 57-58.
3. Булычева Т.М., Кудрявцева О.В. Сравнительная анатомо-физиологическая характеристика растений Хибин и Центрального Кавказа // Тез. докл. Второй Всес. конфер. по экологической анатомии. Владивосток: 1990. С. 29.
4. Булычева Т.М., Кудрявцева О.В. Структурно-функциональная характеристика ассимиляционного аппарата растений горной тундры Хибин // Плодородие почв и продуктивность фитоценозов. Апатиты: 1991. С. 94-99.
5. Лукьянова Л.М., Булычева Т.М., Кудрявцева О.В., Шмакова Н.Ю., Пономаренко Т.Н. Анатомо-физиологическая характеристика ассимилирующих органов растений Хибин и Центрального Кавказа // Влияние внешних факторов на устойчивость, рост и развитие растений. Петрозаводск: 1992. С. 179-189.
6. Кудрявцева О.В. Рост и развитие листьев растений рода *Vaccinium* в Хибинских горах // Биологическая продуктивность и почвообразование в лесных и тундровых фитоценозах. Апатиты: 1992. С. 30-42.
7. Булычева Т.М., Кудрявцева О.В. Анатомо-физиологическая характеристика листьев растений Хибин. Препринт. Апатиты:1993.42с.
8. Кудрявцева О.В. Структурная характеристика листьев некоторых представителей рода *Vaccinium* в Хибинах //Тез. докл. молодежной конференции ботаников стран СНГ. Апатиты: 1993. С. 78-79.
9. Кудрявцева О.В. Фотосинтетическая активность и рост листьев растений рода *Vaccinium* в Хибинах // Тез. докл. конференции в Никитском ботан. саду, Ялта. Киев: 1993. С.70.
10. Кудрявцева О.В. Анатомо-физиологическая характеристика листьев растений рода *Vaccinium* в Хибинах //Почвообразование и фотосинтез растений в Кольской Субарктике. Апатиты: 1994. С.108-124.