

УДК 574.24:581.1

НАДЕЖДА ВЛАДИМИРОВНА ЧУКИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
nady_dicusar@mail.ru

НАТАЛИЯ ВАЛЕНТИНОВНА ЛУКИНА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
natalia.lukina@urfu.ru

ГАЛИНА ГРИГОРЬЕВНА БОРИСОВА

доктор географических наук, профессор кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
borisova59@mail.ru

ЮЛИЯ СЕРГЕЕВНА ЯРИНА

студент кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
borisova59@mail.ru

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА PYROLACEAE В ТЕХНОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ*

Цель исследования – изучение структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата у некоторых видов растений семейства *Pyrolaceae*, произрастающих в техногенной экосистеме (золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции, Свердловская область). Объекты исследования: *Pyrola rotundifolia* L., *Pyrola media* Sw., *Pyrola chlorantha* Sw., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton. Изучены параметры мезоструктуры листа (площадь и толщина листовой пластинки, толщина мезофилла и эпидермиса, объем и количество клеток мезофилла и хлоропластов) и содержание фотосинтетических пигментов. Проведен сравнительный анализ характеристик фотосинтетического аппарата у тех же видов *Pyrolaceae* из естественного местообитания (биологическая станция Уральского федерального университета). Исследование не выявило достоверных различий у большинства изученных видов из естественного и техногенно нарушенного местообитания по площади и толщине листовой пластинки, толщине мезофилла и эпидермиса и объему клеток. В большинстве случаев у растений на техногенных субстратах отмечено увеличение числа хлоропластов в единице площади листа на 56 % и содержания хлорофилла *b* в 2–5 раз. Содержание каротиноидов у растений на золоотвале было существенно ниже (в среднем в 2 раза), чем в естественном местообитании, однако соотношение, характеризующее долю антенных форм фотосинтетических пигментов, не отличалось. Проведенное исследование позволяет сделать вывод о том, что изученные виды семейства *Pyrolaceae* успешно адаптировались к техногенным условиям среды.

Ключевые слова: *Pyrolaceae*, золоотвал, техногенные субстраты, мезоструктура листа, фотосинтетические пигменты

ВВЕДЕНИЕ

В условиях существенного роста антропогенных нагрузок, сопровождающегося глобальными и локальными изменениями биосферных процессов, все более актуальным является изучение механизмов устойчивости биоты как в естественных, так и трансформированных экосистемах.

Pyrolaceae (грушанковые) – небольшое семейство, включающее вечнозеленые травы и кустарнички, которые встречаются в подлеске хвойных, а иногда – смешанных лесов северного полушария. Многие виды данного семейства характеризуются переходным характером жизненных форм, сложностью длительного жизненного цикла [1].

Растения из семейства *Rygolaseae* давно привлекают к себе внимание исследователей: изучалась внутривидовая изменчивость надземных и подземных органов [10]; проводилась оценка особенностей морфологического строения на разных стадиях развития [1], [2]. Некоторые работы посвящены исследованию химического состава грушанковых в связи с их лекарственными свойствами [13], [17]. Установлено, что виды данного семейства в условиях сильного затенения могут быть частичными микогетеротрофами: они способны комбинировать углеродное питание за счет фотосинтеза и микоризы [18], [20], [21].

Фотосинтез является одной из основополагающих функций растений, обеспечивающих их энергией и субстратами, необходимыми для роста и развития. В процессе адаптации к факторам среды у растений происходят изменения мезоструктуры фотосинтетического аппарата, которые обеспечивают им оптимальное функционирование даже в неблагоприятных условиях.

Работ, посвященных изучению мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Rygolaseae*, особенно в нарушенных местообитаниях, крайне мало [4], [11]. Между тем структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата являются одним из путей повышения неспецифической устойчивости растений.

Цель исследования – изучение структурно-функциональных показателей фотосинтетического аппарата у некоторых видов растений семейства *Rygolaseae*, произрастающих в трансформированных местообитаниях на техногенных субстратах (золоотвал).

Оценка адаптивных возможностей и потенциала устойчивости растений позволяет решать разнообразные фундаментальные и прикладные задачи, а также прогнозировать поведение видов и состояние экосистем при возрастании техногенных нагузов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований были 4 вида семейства *Rygolaseae*: *Pyrola rotundifolia* L. (грушанка круглолистная), *Pyrola media* Sw. (грушанка средняя), *Pyrola chlorantha* Sw. (грушанка зеленоцветковая), *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton (зимолобка зонтичная). Исследованные виды характеризуются наличием длинных корневищ, кожистых листьев, значительным сходством фитоценотической приуроченности, являются симбиотрофами [2].

Исследования проводили в трансформированном и естественном растительных сообществах (таежная зона, подзона южной тайги). Сбор материала проводили в первой декаде июля 2013 года.

Золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС – 57°23'00" с. ш.; 59°56'00" в. д.; площадь 125 га) расположен

в Кировоградском районе Свердловской области, в 5 км от г. Верхний Тагил.

Зола каменных и бурых углей, складываемая в золоотвалы, является специфическим субстратом, обладающим рядом особенностей. По механическому составу она представлена фракциями песка и пыли с большой примесью измельченного шлака. Для золы характерна низкая влагоемкость, слабая теплопроводность, щелочная реакция среды, следовые количества или полное отсутствие азота, недостаточное содержание калия и в некоторых случаях – фосфора в доступной для растений форме [5]. В золе обнаружено повышенное содержание микроэлементов, в том числе тяжелых металлов. Так, например, в золе золоотвала ВТГРЭС содержание Ni выше, чем в почвах Урала, почти в 2 раза, Zn – в 2,8–3,4 раза, Pb – в 3,6–4,7 раза, Cu – в 5,5–8,6 раза.

Изучение некоторых особенностей роста и развития растений в условиях золоотвалов показало, что у них наблюдаются отставание в росте в сравнении с контрольными, выросшими на почве, изменение окраски листьев (пурпурные пятна) и повышенная ломкость стеблей, увеличение содержания металлов в тканях растений.

Отбор растительного материала проводили на нерекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС, в мелколиственном лесу. Древесный ярус представлен *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., *Pinus sylvestris* L. Сомкнутость крон составляет 0,7. Из кустарников встречаются *Salix myrsinifolia* Salisb., *S. caprea* L., *S. pentandra* L., *Padus avium* Mill., *Sorbus aucuparia* L. Формируется разреженный травяно-кустарничковый ярус с общим проективным покрытием 20–25 %, с преобладанием таких видов, как *Pyrola rotundifolia* L., *P. chlorantha* Sw., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton., *Orthilia secunda* (L.) House, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. (sp_{gr}).

В качестве контроля были отобраны образцы растений в естественном растительном сообществе (сосняк-черничник; сомкнутость крон – 0,7–0,8), расположенном в районе биологической станции УрФУ, в 50 км к юго-востоку от г. Екатеринбург.

Для изучения мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений из каждого местообитания с 10–15 особей исследованных видов, находившихся в генеративной фазе, отбирали по 3–5 сформированных листьев. Листовые высечки фиксировали в 3,5 % растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (рН = 7,0). Измерения толщины листа, мезофилла и эпидермиса (n = 15) проводили на полученных с использованием замораживающего микротом МЗ-2 (Россия) поперечных срезах листьев. Подсчет числа клеток в единице площади листа выполняли в счетной камере Горяева после мацерации тканей в 20 % растворе КОН (n = 20). Измерение и расчет размеров клеток мезофилла

и хлоропластов ($n = 30$) осуществляли с использованием программы Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия), с помощью светового микроскопа Meiji MT 4300L («Meiji Techno», Япония) согласно методике [15].

Содержание фотосинтетических пигментов определяли в этанольном экстракте (96 %). Концентрацию пигментов рассчитывали по Н. К. Lichtenthaler [16] на сухую массу листа. Определение содержания фотосинтетических пигментов проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях.

Статистическую обработку данных осуществляли в MS Excel 2016. Для оценки достоверности различий параметров использовали критерий Манна – Уитни при уровне значимости $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ структуры фотосинтетического аппарата изученных видов показал, что листья *Pyrola rotundifolia* и *P. media* характеризовались гомогенным типом строения мезофилла. Поскольку эти виды обитают в условиях сильного затене-

ния, под пологом леса, мезофилл листа не дифференцирован. Площадь листа у данных растений в среднем составляла $9,5 \text{ см}^2$. Размеры листа у *P. chlorantha* и *Chimaphila umbellata* были значительно меньше (средняя площадь – 3 см^2), однако листовые пластинки – более толстые. Мезофилл листа у этих видов дорзовентральный. Необходимо отметить, что доля губчатого мезофилла в ассимиляционной ткани листа существенно выше, чем палисадного. Установлено, что изученные нами виды растений из контрольного местообитания и с золоотвала по площади листа достоверных различий не имели.

Исследование таких параметров листьев, как толщина листа, мезофилла и эпидермиса, также показало отсутствие достоверных отличий у большинства видов из контрольного местообитания и с золоотвала (табл. 1). Исключение составила *Pyrola rotundifolia*, у которой особи с золоотвала характеризовались меньшей толщиной листа, что, в свою очередь, связано с достоверным уменьшением толщины мезофилла. Это согласуется с результатами исследований,

Таблица 1

Толщина листа, мезофилла и эпидермиса у исследованных видов

Местообитание	Показатели	Толщина листа, мкм	Толщина мезофилла, мкм	Толщина эпидермиса, мкм
<i>Pyrola rotundifolia</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	$190,0 \pm 5,0$	$147,8 \pm 4,1$	$42,2 \pm 1,5$
	lim	172,7–237,00	132,7–186,4	33,7–50,6
	Cv, %	10,2	10,7	13,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	$165,8 \pm 4,2$	$127,9 \pm 4,1$	$37,9 \pm 1,4$
	lim	142,2–200,1	105,7–156,2	28,2–46,5
	Cv, %	9,9	12,3	14,5
<i>Pyrola media</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	$167,0 \pm 3,7$	$129,7 \pm 3,5$	$37,3 \pm 1,5$
	lim	151,3–196,9	113,7–154,3	24,4–47,0
	Cv, %	8,6	10,6	15,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	$158,8 \pm 4,1$	$123,7 \pm 3,7$	$35,1 \pm 2,0$
	lim	135,6–187,8	107,6–148,9	21,8–50,4
	Cv, %	10,0	11,6	22,1
<i>Pyrola chlorantha</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	$260,7 \pm 6,4$	$210,0 \pm 5,8$	$50,6 \pm 1,5$
	lim	224,8–309,4	171,1–258,6	40,5–61,9
	Cv, %	9,4	10,7	11,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	$281,2 \pm 14,9$	$229,7 \pm 14,4$	$51,4 \pm 2,3$
	lim	214,0–406,8	165,3–363,0	32,2–63,5
	Cv, %	20,5	24,3	17,3
<i>Chimaphila umbellata</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	$399,1 \pm 10,5$	$354,7 \pm 11,0$	$44,3 \pm 1,6$
	lim	336,9–466,3	292,8–431,6	33,1–54,1
	Cv, %	10,2	12,0	14,0
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	$405,3 \pm 5,9$	$354,4 \pm 6,3$	$51,0 \pm 3,7$
	lim	365,1–446,8	320,8–400,1	34,0–92,6
	Cv, %	5,6	6,9	28,5

проведенных нами ранее. Показано, что листья *Pyrola rotundifolia* и *Orthilia secunda*, произрастающих на промышленных отвалах, отличались от контрольных растений достоверно меньшей величиной толщины листовой пластинки. Для данных видов эти изменения были связаны со статистически значимым снижением толщины слоя клеток мезофилла [4], [11].

Следует отметить, что в литературе зафиксированы и противоположные тенденции (увеличение толщины листовой пластинки растений при действии стрессовых факторов) [12], [14].

В ходе исследования мезоструктуры фотосинтетического аппарата грушанковых были изучены также: объем клеток мезофилла и хлоропластов, их количество в единице площади листа, число хлоропластов в клетке мезофилла (табл. 2–4).

У большинства изученных видов (за исключением *Pyrola rotundifolia*) растения из естественного местообитания и с золоотвала по объему клеток мезофилла достоверно не отличались. Однако количество клеток в единице площади

листа достоверно изменялось. Эти изменения были разнонаправленными: у *P. rotundifolia* и *P. chlorantha* с золоотвала число клеток мезофилла на см² листа было достоверно ниже (в среднем на 25 %), чем у растений контрольного местообитания. Напротив, в техногенной среде растения *P. media* и *Chimaphila umbellata* характеризовались большим числом клеток в единице площади листа (в 1,3–1,5 раза).

Перестройки фотосинтетического аппарата в ответ на стрессовые факторы среды нередко связаны с изменениями размеров и числа пластид в клетке. У всех видов рода *Pyrola*, произрастающих на золоотвале, объем хлоропластов был достоверно меньше (в среднем на 40 %) по сравнению с растениями из естественного местообитания (табл. 3, 4). В наибольшей степени уменьшение объема хлоропластов проявлялось у *P. rotundifolia* (на 74 %). Эти изменения сопровождались достоверным увеличением числа хлоропластов в клетке: максимальное их количество (до 35 хлоропластов) наблюдалось в клетках палисадного мезофилла *P. chlorantha*.

Таблица 2

Объем и количество клеток мезофилла у исследованных видов

Местообитание	Показатели	Объем клетки мезофилла, тыс. мкм ³	Количество клеток мезофилла, тыс./см ²
<i>Pyrola rotundifolia</i>			
Биостанция (контроль)	Среднее	20,0 ± 1,4	255,1 ± 13,2
	lim	8,1–46,9	161,6–432,9
	Cv, %	38,3	23,1
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	10,1 ± 0,6	193,8 ± 10,2
	lim	4,7–17,6	139,5–288,6
	Cv, %	34,7	23,5
<i>Pyrola media</i>			
Биостанция (контроль)	Среднее	31,5 ± 3,1	148,0 ± 3,2
	lim	12,8–66,1	122,3–179,7
	Cv, %	52,1	9,8
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	42,9 ± 4,4	191,6 ± 6,7
	lim	8,8–107,3	137,2–248,2
	Cv, %	55,9	15,6
<i>Pyrola chlorantha</i>			
Биостанция (контроль)	Среднее	25,5 ± 3,1	409,8 ± 14,4
	lim	8,6–82,5	324,7–512,3
	Cv, %	67,3	15,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	23,2 ± 1,6	301,5 ± 7,3
	lim	7,7–53,1	233,6–360,9
	Cv, %	39,8	10,8
<i>Chimaphila umbellata</i>			
Биостанция (контроль)	Среднее	28,3 ± 2,9	206,5 ± 35
	lim	8,5–66,8	182,9–235,9
	Cv, %	55,8	7,54
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	28,5 ± 1,9	303,3 ± 6,5
	lim	11,2–50,6	264,6–375,2
	Cv, %	37,1	9,5

Таблица 3

Объем и число хлоропластов у *Pyrola rotundifolia* и *P. media*

Местообитание	Показатели	Объем хлоропласта, мкм ³	Число хлоропластов в клетке	Число хлоропластов, млн/см ²
<i>Pyrola rotundifolia</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	46,2 ± 3,0	12,0 ± 0,5	3,1 ± 0,2
	lim	18,1–67,7	8,0–17,0	1,9–5,2
	Cv, %	33,5	21,8	23,1
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	13,9 ± 0,7	15,0 ± 0,5	2,9 ± 0,2
	lim	8,0–23,0	10,0–19,0	2,1–4,3
	Cv, %	27,9	16,8	23,5
<i>Pyrola media</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	34,9 ± 2,1	18,5 ± 0,8	2,7 ± 0,1
	lim	17,5–62,5	12,0–26,0	2,3–3,3
	Cv, %	32,5	23,0	9,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	31,4 ± 1,4	23,5 ± 0,5	4,5 ± 0,2
	lim	13,0–41,3	16,0–29,0	3,2–5,8
	Cv, %	7,7	12,7	15,6

Таблица 4

Объем и число хлоропластов у *Pyrola chlorantha* и *Chimaphila umbellata*

Местообитание	Показатели	Объем хлоропласта, мкм ³	Число хлоропластов в палисадной клетке	Число хлоропластов в губчатой клетке	Число хлоропластов, млн/см ²
<i>Pyrola chlorantha</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	41,0 ± 2,3	14,0 ± 0,5	18,0 ± 0,4	8,0 ± 0,3
	lim	23,3–68,4	16,0–26,0	15,0–23,0	6,3–10,0
	Cv, %	31,2	2,8	10,8	15,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	28,8 ± 1,5	27,8 ± 0,7	21,0 ± 0,5	10,8 ± 0,2
	lim	15,7–51,0	19,0–35,0	13,0–26,0	5,8–8,9
	Cv, %	29,0	13,6	12,8	10,8
<i>Chimaphila umbellata</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	15,6 ± 0,7	13,0 ± 0,5	18,0 ± 0,4	3,2 ± 0,1
	lim	8,8–23,2	10,0–20,0	13,0–22,0	2,8–3,6
	Cv, %	24,1	19,5	12,7	7,5
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	39,1 ± 2,0	20,1 ± 0,6	16,0 ± 0,4	5,4 ± 0,1
	lim	20,8–61,2	14,0–26,0	12,0–20,0	4,7–6,7
	Cv, %	27,6	16,0	15,2	9,5

Напротив, у *Chimaphila umbellata* с золоотвала размеры хлоропластов были существенно (в 2,4 раза) выше, чем у растений из естественного местообитания, при этом число пластид в клетках губчатого мезофилла достоверно не различалось (табл. 4).

Анализ числа хлоропластов в единице площади листа у изученных видов показал, что в техногенных местообитаниях этот показатель у растений либо не изменялся и составил в среднем 3 млн на см² (*Pyrola rotundifolia*), либо существенно (в 1,7 раза) увеличивался (*P. media*, *P. chlorantha* и *Chimaphila umbellata*).

Увеличение количества пластид в единице площади листа у растений изученных видов имеет адаптивный характер, поскольку это способствует увеличению внутренней ассимилирующей

поверхности листьев в техногенных условиях среды.

Известно, что пигментный аппарат листа, непосредственно участвующий в поглощении и преобразовании энергии солнечного света, весьма чувствителен к антропогенному воздействию. Как правило, антропогенное загрязнение окружающей среды вызывает существенные изменения в пигментном комплексе растений.

Например, показано существенное снижение содержания хлорофилла *a* (хл *a*) и каротиноидов в листьях лекарственных растений при действии токсикантов, при этом хлорофилл *b* (хл *b*), входящий в состав светособирающего комплекса, был более устойчив к их влиянию [6], [11].

М. Stiborova с соавторами в своей работе показали, что при наличии в среде инкубирования

ионов тяжелых металлов (Cu, Cd, Pb), даже в низких концентрациях, суммарное содержание хлорофиллов у проростков ячменя и кукурузы снижалось [19]. Некоторыми авторами, напротив, отмечаются адаптивные изменения в пигментном аппарате в ответ на загрязнение окружающей среды. Обнаружено, что содержание пигментов в листьях растений в стрессовых условиях может увеличиваться, как следствие перестройки, направленных на повышение эффективности деятельности фотосинтетического аппарата [7], [8].

Результаты исследования показали, что у большинства изученных видов в техногенных местообитаниях содержание хлорофиллов увеличивалось в среднем в 1,5 раза. Это происходило за счет существенного увеличения концентрации хл *b*. При этом достоверных различий в содержании хл *a* у растений из естественных и техногенных местообитаний обнаружено не было (табл. 5).

Однако для всех исследованных видов растений с золоотвала было показано существенное

(в среднем в 1,8 раза) уменьшение концентрации каротиноидов в листьях, что в наибольшей степени проявлялось у *Pyrola media* (см. табл. 5). По-видимому, снижение содержания каротиноидов у растений с техногенного местообитания связано с окислением этих пигментов в процессе реализации ими антиоксидантной функции.

Отмечено также, что для растений с золоотвала соотношение хл *a* / хл *b* было в 3–5 раз ниже, чем у растений с контрольного местообитания. Максимальное снижение этого показателя (с 5,1 до 1,2) наблюдалось у *Pyrola media*. Это объясняется увеличением концентрации хлорофилла *b*. Отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам у растений из техногенных местообитаний, напротив, было достоверно выше (до 6,7 у *Pyrola media*) вследствие значительного уменьшения содержания каротиноидов.

Известно, что у растений в норме данные показатели весьма стабильны, что указывает на устойчивость пигментного комплекса, однако они существенно изменяются при стрессе [9]. Вероятно, у изученных нами растений, произраста-

Таблица 5

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях исследованных видов

Местообитание	Показатели	Хл <i>a</i> , мг/г сух. веса	Хл <i>b</i> , мг/г сух. веса	Хл <i>a+b</i> , мг/г сух. веса	Каротиноиды, мг/г сух. веса
<i>Pyrola rotundifolia</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	2,37 ± 0,10	0,60 ± 0,05	2,98 ± 0,13	1,10 ± 0,04
	lim	2,05–2,57	0,45–0,75	2,50–3,24	0,96–1,20
	Cv, %	9,08	18,92	9,60	8,74
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	2,29 ± 0,16	1,59 ± 0,25	3,88 ± 0,41	0,94 ± 0,02
	lim	1,82–2,49	0,88–2,03	2,69–4,53	0,90–0,97
	Cv, %	13,95	31,42	20,97	3,27
<i>Pyrola media</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	2,50 ± 0,09	0,50 ± 0,03	2,99 ± 0,11	2,62 ± 0,06
	lim	2,23–2,67	0,38–0,55	2,73–3,22	2,42–2,75
	Cv, %	7,87	13,63	7,99	5,17
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	2,85 ± 0,14	2,35 ± 0,22	5,20 ± 0,34	0,78 ± 0,05
	lim	2,48–3,10	1,90–2,81	4,5–25,82	0,67–0,90
	Cv, %	9,65	18,98	13,06	12,50
<i>Pyrola chlorantha</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	1,63 ± 0,09	0,34 ± 0,03	1,97 ± 0,12	0,64 ± 0,02
	lim	1,41–1,87	0,26–0,43	1,70–2,30	0,59–0,70
	Cv, %	12,20	18,68	13,18	7,64
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	1,54 ± 0,12	0,59 ± 0,15	2,13 ± 0,23	0,37 ± 0,07
	lim	1,36–2,02	0,29–1,09	1,67–2,80	0,25–0,60
	Cv, %	17,68	58,10	24,18	40,19
<i>Chimaphila umbellata</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	1,56 ± 0,07	0,49 ± 0,02	2,05 ± 0,09	1,31 ± 0,06
	lim	1,38–1,73	0,44–0,57	1,82–2,30	1,16–1,46
	Cv, %	9,49	11,40	9,80	10,35
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	1,71 ± 0,17	1,50 ± 0,14	3,21 ± 0,25	1,03 ± 0,11
	lim	1,30–2,21	1,17–1,96	2,57–3,64	0,65–1,28
	Cv, %	22,58	20,67	17,58	24,54

ющих на техногенных субстратах, произошли адаптивные изменения пигментного комплекса к существующим условиям: уменьшение содержания каротиноидов компенсировалось увеличением содержания хл *b*. Вследствие этого отношение хл *b* + каротиноиды / хл *a*, характеризующее долю антенных форм фотосинтетических пигментов, достоверно не изменилось (в среднем составило 1,0). Данный факт, по-видимому, может свидетельствовать об устойчивости пигментного комплекса изученных видов семейства Pyrolaceae к техногенным условиям произрастания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Адаптивные реакции растений к изменению факторов окружающей среды включают различные структурно-функциональные перестройки. Они позволяют растениям минимизировать

стрессовые воздействия и одновременно максимально полно использовать внутренние ресурсы. Структура фотосинтетического аппарата листа отражает приспособленность вида к условиям обитания, внутренняя организация мезофилла определяет скорость и эффективность процессов фотосинтеза, роста и развития растения в целом. На основе полученных результатов можно заключить, что изученные виды семейства Pyrolaceae успешно адаптировались к техногенным условиям среды: параметры листьев и клеток мезофилла существенно не изменились, однако вследствие увеличения числа хлоропластов на единицу площади возросла внутренняя ассимилирующая поверхность. В листьях растений увеличилось содержание хлорофилла *b* и, несмотря на снижение количества каротиноидов, осталось неизменным соотношение, характеризующее долю антенных форм фотосинтетических пигментов.

* Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 2017/236, код проекта 7696.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобров Ю. А. О ранних стадиях развития особей европейских видов семейства Pyrolaceae // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 8. С. 1342–1351.
2. Бобров Ю. А. Грушанковые России. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2009. 137 с.
3. Бухарина И. Л., Кузьмин П. А., Гибадулина И. И. Анализ содержания фотосинтетических пигментов в листьях древесных растений в условиях городской среды (на примере г. Набережные Челны) // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2013. № 1. С. 20–25.
4. Глазырина М. А., Лукина Н. В., Чукина Н. В. *Pyrola rotundifolia* L. на нарушенных промышленностью землях // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 5 (37). С. 244–246.
5. Глазырина М. А., Лукина Н. В., Чукина Н. В., Борисова Г. Г., Окорокова Е. С. *Potentilla bifurca* L. на золототвалах Урала в разных зонально-климатических условиях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 8 (161). С. 27–35.
6. Кириенко Н. Н., Терлеева П. С. Влияние техногенного загрязнения территории на содержание фотосинтетических пигментов в листьях лекарственных растений. Красноярск, 2007. 70 с.
7. Кулагин А. А. Особенности развития тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) в условиях загрязнения окружающей среды металлами // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2003. Т. 5. № 2. С. 334–341.
8. Максимова Е. В., Косицына А. А., Макурина О. Н. Влияние антропогенных факторов химической природы на некоторые эколого-биохимические характеристики растений // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. 2007. № 8 (58). С. 146–152.
9. Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 115–129.
10. Таршис Л. Г. Об изменчивости морфологических и анатомических признаков у видов подсемейства Pyroloideae (Ericaceae) на Урале // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 8. С. 1197–2007.
11. Чукина Н. В., Глазырина М. А., Лукина Н. В., Бутырин К. В., Лихачева М. В. Характеристика ценопопуляций и особенности мезоструктуры листа *Orthilia secunda* L. на нарушенных промышленностью землях // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3 (5). С. 1510–1513.
12. Dineva S. B. Leaf blade structure and the tolerance of *Acer negundo* L. (Box elder) to the polluted environment // Dendrobiology. 2005. Vol. 53. P. 11–16.
13. Galván I. J., Mir-Rashed N., Jessulat M., Atanya M., Golshani A., Durst T., Petit P., Amiguet V. T., Boekhout T., Summerbell R., Cruz I., Arnason J. T., Smith M. L. Antifungal and antioxidant activities of the phytochemical pipsissewa, *Chimaphila umbellata* // Phytochemistry. 2008. Vol. 69. P. 738–746.
14. Gostin I. N. Structural modification induced by air pollutants in *Plantago lanceolata* leaves // Analele Universității din Oradea, Fascicula Biologie. 2009. Vol. XVI (1). P. 61–65.
15. Ivanova L. A., P'yankov V. I. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading // Russian Journal of Plant Physiology. 2002. Vol. 49. № 3. С. 419–431.
16. Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Method. Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
17. Shin B. K., Kim J., Kang K. S., Piao H. S., Park J. H., Hwang G. S. A new naphthalene glycoside from *Chimaphila umbellata* inhibits the RANKL-stimulated osteoclast differentiation // Arch. Pharm. Res. 2015. Vol. 38 (11). P. 2059–2065.

18. Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis (Third Edition). N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.
19. Stiborova M., Ditrichova M., Brezinova A. Effect of heavy metal ions on growth and biochemical characteristics of photosynthesis of barley and maize seedlings // Biol. Plant. 1987. Vol. 29. P. 453–467.
20. Tedersoo L., Pellet P., Koljalg U., Selosse M. A. Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory Ericaceae and Orchidaceae: ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae // Oecologia. 2007. Vol. 151(2). P. 206–217.
21. Zimmer K., Hynson N. A., Gebauer G., Allen E. B., Allen M. F., Read D. J. Wide geographical and ecological distribution of nitrogen and carbon gains from fungi in pyrolids and monotropoids (Ericaceae) and in orchids // New Phytologist. 2007. Vol. 175 (1). P. 166–175.

Chukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Lukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Borisova G. G., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Yarina U. S., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL FEATURES OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS IN PYROLACEAE FAMILY PLANTS FROM TECHNOGENIC HABITATS

The aim of this work was to study the structural and functional parameters of the photosynthetic apparatus in some plants' species of the Pyrolaceae family growing in the transformed ecosystem (the ash dump of Verkhnetagilskaya State District Power Plant, Sverdlovsk Region). The objects of the research: *Pyrola rotundifolia* L., *Pyrola media* Sw., *Pyrola chlorantha* Sw., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton. The following parameters were studied: the area and the leaf blade thickness, the mesophyll and epidermis thickness, the volume and number of mesophyll and chloroplast cells, and the photosynthetic pigments' content. The comparative analysis of the analogous parameters in the same species of Pyrolaceae from natural habitat (biological station of the Ural Federal University) was carried out. The research did not reveal any significant differences in the studied species from the natural and technogenic habitats: in the leaf blade area and thickness, in the mesophyll and epidermis thickness, and in the volume of cells. In most cases, an increase (by 56 %) in the number of chloroplasts per unit leaf area and chlorophyll b content (2–5 times) was noted in plants on technogenic substrates. The content of carotenoids in plants at the ash dump was significantly lower (on an average 2 times) than in the natural habitat, but the ratio characterizing the proportion of the antenna forms of photosynthetic pigments did not change. The research allows us to conclude that the studied species successfully adapted to technogenic habitat.

Key words: Pyrolaceae, ash dump, technogenic substrates, leaf mesostructure, photosynthetic pigments

REFERENCES

1. Bobrov Yu. A. On the early stages of development of European species individuals from Pyrolaceae family [O ran-nikh stadiyakh razvitiya osobey evropeyskikh vidov semeystva Pyrolaceae]. *Botanicheskiy zhurnal*. 2004. Vol. 89. № 8. P. 1342–1351.
2. Bobrov Yu. A. *Grushankovye Rossii* [Pyrolaceae of Russia]. Kirov, Izd-vo VyatGGU, 2009. 137 p.
3. Bukharina I. L., Kuz'min P. A., Gibadulina I. I. Analysis of the photosynthetic pigments in leaves of woody plants in urban environments (on the example of Naberezhnye Chelny) [Analiz soderzhaniya fotosinteticheskikh pigmentov v list'yakh drevesnykh rasteniy v usloviyakh gorodskoy sredy (na primere g. Naberezhnye Chelny)]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o Zemle*. 2013. № 1. P. 20–25.
4. Glazyrina M. A., Lukina N. V., Chukina N. V. *Pyrola rotundifolia* L. on industrial lands [*Pyrola rotundifolia* L. na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2012. № 5 (37). P. 244–246.
5. Glazyrina M. A., Lukina N. V., Chukina N. V., Borisova G. G., Okorokova E. S. *Potentilla bifurca* L. at the ash dumps of the Urals in different zonal-climatic conditions [*Potentilla bifurca* L. na zolootvalakh Urala v raznykh zonal'no-klimaticheskikh usloviyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 8 (161). P. 27–35.
6. Kirienko N. N., Terleeva P. S. *Vliyanie tekhnogennoho zagryazneniya territorii na soderzhanie fotosinteticheskikh pigmentov v list'yakh lekarstvennykh rasteniy* [Influence of anthropogenic pollution of the territory on the photosynthetic pigments content in leaves of medicinal plants]. Krasnoyarsk, 2007. 70 p.
7. Kulagin A. A. Features of the development of balsamic poplar (*Populus balsamifera* L.) under conditions of environmental contamination with metals [Osobennosti razvitiya topolya bal'zamicheskogo (*Populus balsamifera* L.) v usloviyakh zagryazneniya okruzhayushchey sredy metallami]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2003. Vol. 5. № 2. P. 334–341.
8. Maksimova E. V., Kositsyna A. A., Makurina O. N. Influence of anthropogenic factors of chemical nature on some ecological and biochemical characteristics of plants [Vliyanie antropogennykh faktorov khimicheskoy prirody na nekotorye ekologo-biokhimicheskie kharakteristiki rasteniy]. *Vestnik SamGU. Estestvennonauchnaya seriya*. 2007. № 8 (58). P. 146–152.
9. Popova I. A., Maslova T. G., Popova O. F. Features of the pigmentary apparatus of plants in various botanical and geographical zones [Osobennosti pigmentnogo apparata rasteniy razlichnykh botaniko-geograficheskikh zon]. *Ekologo-fiziologicheskie issledovaniya fotosinteza i dykhaniya rasteniy*. Leningrad, Nauka Publ., 1989. P. 115–129.
10. Tarshis L. G. On the variability of morphological and anatomical characters in the species of the subfamily Pyroloideae (Ericaceae) in the Urals [Ob izmenchivosti morfologicheskikh i anatomicheskikh priznakov u vidov podsemeystva Pyroloideae (Ericaceae) na Urale]. *Botanicheskiy zhurnal*. 2005. Vol. 90. № 8. P. 1197–2007.
11. Chukina N. V., Glazyrina M. A., Lukina N. V., Butyrin K. V., Likhacheva M. V. Characteristics of cenopopulations and features of the leaf mesostructure of *Orthilia secunda* L. on industrial lands [Kharakteristika tsenopopulyatsiy

- i osobennosti mezostrukturny lista *Orthilia secunda* L. na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2013. Vol. 15. № 3 (5). P. 1510–1513.
12. Dineva S. B. Leaf blade structure and the tolerance of *Acer negundo* L. (Box elder) to the polluted environment // *Dendrobiology*. 2005. Vol. 53. P. 11–16.
 13. Galva'n I. J., Mir-Rashed N., Jessulat M., Atanya M., Golshani A., Durst T., Petit P., Amiguet V. T., Boekhout T., Summerbell R., Cruz I., Arnason J. T., Smith M. L. Antifungal and antioxidant activities of the phytomedicine pipsissewa, *Chimaphila umbellata* // *Phytochemistry*. 2008. Vol. 69. P. 738–746.
 14. Gostin I. N. Structural modification induced by air pollutants in *Plantago lanceolata* leaves // *Analele Universității din Oradea, Fascicula Biologie*. 2009. Vol. XVI (1). P. 61–65.
 15. Ivanova L. A., P'yankov V. I. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2002. Vol. 49. № 3. C. 419–431.
 16. Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // *Method. Enzymol*. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
 17. Shin B. K., Kim J., Kang K. S., Piao H. S., Park J. H., Hwang G. S. A new naphthalene glycoside from *Chimaphila umbellata* inhibits the RANKL-stimulated osteoclast differentiation // *Arch. Pharm. Res.* 2015. Vol. 38 (11). P. 2059–2065.
 18. Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal symbiosis* (Third Edition). N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.
 19. Stiborova M., Ditrichova M., Brezinova A. Effect of heavy metal ions on growth and biochemical characteristics of photosynthesis of barley and maize seedlings // *Biol. Plant*. 1987. Vol. 29. P. 453–467.
 20. Tedersoo L., Pellet P., Koljalg U., Selosse M. A. Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory Ericaceae and Orchidaceae: ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae // *Oecologia*. 2007. Vol. 151 (2). P. 206–217.
 21. Zimmer K., Hynson N. A., Gebauer G., Allen E. B., Allen M. F., Read D. J. Wide geographical and ecological distribution of nitrogen and carbon gains from fungi in pyrolids and monotropoids (Ericaceae) and in orchids // *New Phytologist*. 2007. Vol. 175 (1). P. 166–175.

Поступила в редакцию 29.05.2017