

Раймольт ВИЛЬДЕ

## О ПРИСПОСОБЛЕНИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА МХОВ К УСЛОВИЯМ МЕСТООБИТАНИЯ В АРКТИКЕ

Мхи являются главнейшими продуцентами биомассы на обширных арктических территориях. Поэтому важно исследовать их жизнедеятельность, особенно основу продукционного процесса — фотосинтез. В условиях Арктики, где лето короткое и температура воздуха колеблется в широких пределах, особое значение имеет приспособление фотосинтеза мхов к условиям их местообитания. Акклимация мха к температурному, световому и водному режимам местообитания выражается в оптимизации углеродного обмена. Известно, что виды с широким ареалом распространения физиологически более пластичны, чем виды локальные. Популяции, обитающие в среде с переменной температурой, обладают более высокой адаптационной способностью фотосинтеза, чем популяции с местообитаний со стабильной температурой (Mooney, West, 1964).

Годовой ритм фотосинтеза мхов изучен многими авторами. Изучая сезонные изменения фотосинтеза у *Sphagnum fallax* и *S. nemoreum*, И. Титус с сотрудниками (Titus и др., 1983) отмечают значительное сезонное приспособление этих видов к условиям изменяющейся среды, поскольку они способны сохранять высокую интенсивность фотосинтеза и при низком водосодержании после сухого лета. При этом приспособления этих видов к разным местообитаниям не обнаружено. Исследование сезонного ритма у *Dicranum fuscescens*, *D. elongatum* и *Calliergon sarmentosum* (Oechel, 1976) показало, что у дикранумов низший фотосинтез наблюдается в начале вегетационного периода, высший — в середине вегетации с последующим незначительным снижением. У каллиергона максимумы отмечены весной и осенью, летом интенсивность фотосинтеза уменьшается из-за недостатка воды. Низкая интенсивность фотосинтеза дикранумов объясняется ослаблением зимовавшего аппарата фотосинтеза: с началом роста побегов интенсивность возрастает. Аналогичный ход интенсивности фотосинтеза описан и у *Polytrichum alpinum* (Collins, Oechel, 1974). Исследования сезонного ритма у *Calliergon sarmentosum*, *Polytrichum alpinum*, *Dicranum elongatum* и *D. angustum* (Miller и др., 1978) показали, что суточное поглощение  $\text{CO}_2$  на протяжении вегетации сильно колеблется, но у всех видов максимум наблюдается в первой половине июля. А. П. Дьяченко (1980) установил, что суточная продуктивность биомассы мхов наивысшая в августе. По литературным данным можно сделать вывод, что наибольшая часть биомассы арктических мхов накапливается во второй половине лета (за исключением некоторых видов и местообитаний, где продуктивность мхов ограничивается большим недостатком воды). В связи с этим, исследования по адаптации мхов к конкретным условиям местообитания необходимо проводить во второй половине лета, так как в это время накапливается значительная часть биомассы и мхи успевают приспособиться к данной среде. (Важным фактором приспособления является нарастание нового аппарата фотосинтеза).

Из условий местообитания, влияющих на фотосинтез, больше всего исследовалось влияние температуры. Оптимальная температура для

фотосинтеза является часто показателем, характеризующим приспособление к среде (Mooney, Schropshire, 1967; Billings и др., 1971).

Большое значение имеет приспособление мхов к водному режиму местообитания. У мхов со средневлажных местообитаний наблюдается оптимум влажностной кривой фотосинтеза при больших содержаниях влаги, чем у мхов, произрастающих в сухих местах. (Dilks, Proctor, 1979). Способность противостоять высушиванию коррелируется с водным режимом местообитания (Clausen, 1952). Показано, что при высушивании у мхов из сухих местообитаний фотосинтез снижается меньше и восстанавливается быстрее, чем у мхов из влажных местообитаний (Lee, Stewart, 1971).

По реакции к условиям освещения мхи можно грубо разделить на две группы: тенелюбивые и светолюбивые (Круга, 1978). У некоторых видов (*Mnium* sp., *Polytrichum juniperinum*, *Aloina* sp.) можно заметить уменьшение интенсивности кажущегося фотосинтеза при супраоптимальных интенсивностях света, т. е. наблюдается деструктивный эффект (Круга, 1978). При высушивании деструктивный эффект исчезает (Tallis, 1959). По-видимому, повреждения, вызванные высокими интенсивностями света в естественных условиях не так велики, как в экспериментальных, поскольку в природе высокая интенсивность света сопровождается высокой температурой, вызывая высушивание мхов.

В литературе имеется много данных о сезонной адаптации фотосинтеза мхов, но данных о приспособлении к конкретным условиям местообитания мало и они противоречивы. В настоящей работе делается попытка охарактеризовать приспособление мхов к разным местообитаниям на основе анализа световых, температурных и влажностных кривых фотосинтеза.

### Материал и методика

Интенсивность фотосинтеза мхов определялась непосредственно в их местообитании — на юго-восточном склоне горы Бучарама (северная часть Среднесибирского плоскогорья, плато Путорана, 69°30'). Пробные площадки были выбраны в девяти разных растительных сообществах\*:

- 1) лиственничник голубично-брусничный зеленомошный с ольхой;
- 2) лиственничник голубично-брусничный зеленомошный;
- 3) лиственничное ольховое бруснично-голубичное лишайниковое редколесье;
- 4) лиственничное бруснично-голубичное лишайниковое редколесье;
- 5) подгольцовый кустарничковый ольховник;
- 6) подгольцовый кустарничковый ёрник;
- 7) пятнистая тундра;
- 8) осоковая тундра;
- 9) каменная россыпь в лиственничнике.

В табл. 1 приведена характеристика условий местообитания каждой пробной площадки. Исследовали следующие виды мхов: *Dicranum congestum* Brid., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G. L. Sm., *Polytrichum commune* Hedw., *P. strictum* Brid., *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid.

Интенсивность фотосинтеза измеряли методом радиоактивного углерода (<sup>14</sup>C) по ранее описанной методике (Вильде, 1986).

\* Нумерация местообитаний растительных сообществ в тексте соответствует нумерации в таблицах 1—6.

Таблица 1

Микроклиматическая характеристика местообитаний по данным  
вегетационного периода 1979—1981 гг.

Номер местообитания	Средняя температура на поверхности мха, °С	Средняя интенсивность ФАР на поверхности мха, кал/см <sup>2</sup> · мин	Средняя влажность мха, % от абс. сух. веса
1	14,4	0,016	113,3
2	14,5	0,038	98,9
3	14,4	0,049	88,1
4	15,0	0,079	78,3
5	13,9	0,046	93,5
6	17,5	0,098	53,8
7	13,2	0,157	58,9
8	11,4	0,154	692,8
9	18,9	0,121	25,6

Относительная влажность в системе была 100%, продолжительность преадаптации мхов в листовой камере 5 мин, время экспонирования в атмосфере радиоактивного углекислорода 10 мин. Радиоактивность растительного материала определяли по методике, описанной О. В. Заленским и др. (1955).

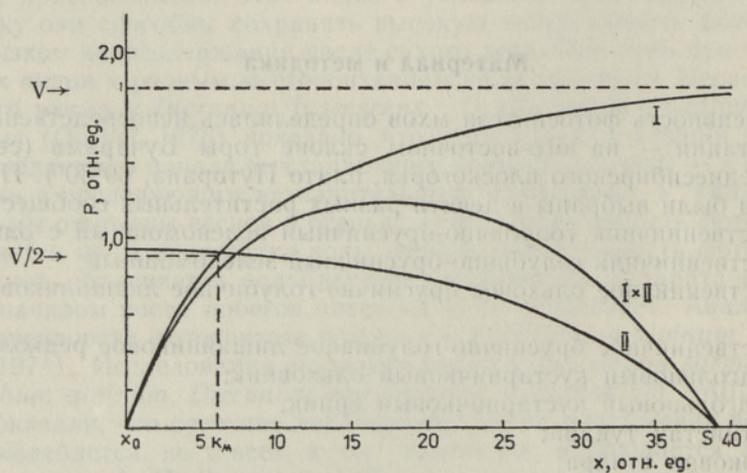


Рис. 1. Значение параметров функции сглаживания кривых фотосинтеза.  
I — первая половина функции сглаживания фотосинтеза

$$\left( \frac{V(x - x_0)}{K_M + x - x_0} \right)$$

II — вторая половина

$$\left( 1 - e^{-\alpha \left( \frac{x-s}{s} \right)} \right)$$

I×II — функция сглаживания фотосинтеза в целом

$$P(x) = \frac{V(x - x_0)}{K_M + x - x_0} \left[ 1 - e^{-\alpha \left( \frac{x-s}{s} \right)} \right]$$

Таблица 2

Значения параметров функций сглаживания температурных, световых и влажностных кривых фотосинтеза у исследованных видов мхов в разных местообитаниях

Вид мха и номер местообитания	Исследуемый фактор	V	K <sub>M</sub>	S	x <sub>0</sub>	α		
<i>Dicranum congestum</i>	6	T	4,78	6,0	54,3	0,4	2,63	
		I	2,84	0,01	1,63	0	4,45	
		H	5,22	344	1021	82	5,70	
	7	T	2,44	12,1	40,5	-0,9	9,94	
		I	1,99	0,21	0,57	0	4,90	
		H	1,35	187	1208	52	5,98	
<i>Hylocomium splendens</i>	1	T	3,91	10,1	30,3	0,2	18,59	
		I	2,27	0,04	0,33	0	5,56	
		H	1,93	52	1438	83	4,44	
	5	T	3,07	8,2	31,5	0,2	7,61	
		I	2,10	0,05	0,94	0	6,32	
		H	2,11	80	1156	48	2,99	
<i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	8	T	3,19	5,3	74,3	1,0	7,05	
		I	2,68	0,11	∞	0	∞	
		H	2,71	213	2471	118	4,46	
<i>Pleurozium schreberi</i>	1	T	1,58	5,2	74,9	0,7	7,27	
		I	1,56	0,02	0,54	0	1,45	
		H	1,89	205	1343	111	4,47	
	4	T	2,07	15,2	40,4	-1,2	10,47	
		I	1,26	0,06	0,61	0	19,51	
		H	1,46	29	1791	79	2,41	
	6	T	2,03	7,2	∞	0,5	∞	
		I	2,24	0,13	0,76	0	2,64	
		H	1,91	68	1282	56	2,37	
	<i>Polytrichastrum alpinum</i>	5	T	5,42	28,0	36,3	1,3	3,29
			I	1,32	0,06	1,62	0	5,05
			H	3,42	449	1131	55	11,12
<i>Polytrichum commune</i>	1	T	4,70	4,4	49,1	1,2	3,81	
		I	5,69	0,08	0,66	0	4,43	
		H	7,02	35	675	142	2,04	
<i>Polytrichum strictum</i>	4	T	8,06	55,7	∞	0	∞	
		I	3,56	0,12	0,81	0	5,23	
		H	2,05	45	2923	65	24,38	
	8	T	2,14	8,3	38,5	-0,1	3,27	
		I	3,35	0,24	0,38	0	4,31	
		H	1,42	165	1666	40	25,54	
<i>Ptilidium ciliare</i>	1	T	2,88	16,3	∞	-0,6	∞	
		I	2,22	0,15	0,56	0	4,58	
		H	1,57	278	1464	81	3,66	
	4	T	2,63	21,3	36,5	-1,26	14,12	
		I	1,76	0,10	∞	0	∞	
		H	1,46	237	1321	60	5,11	
	8	T	0,45	1,6	∞	1,7	∞	
		I	0,89	0,39	0,60	0	8,54	
		H	0,85	426	1440	62	3,26	
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	7	T	2,00	11,7	41,8	-2,6	3,92	
		I	1,95	0,40	0,65	0,00	6,61	
		H	2,21	496	1090	25	2,60	
	9	T	1,42	10,3	∞	0,0	∞	
		I	2,04	0,21	0,61	0,00	2,89	
		H	2,38	572	712	26	4,94	

Примечание: T — температура, °C, I — интенсивность света, кал/см<sup>2</sup>·мин, H — влажность мха, % от абс. сух. веса.

По данной методике была определена потенциальная интенсивность истинного фотосинтеза. Экспериментальные кривые сглажены следующей функцией

$$P(x) = \frac{V(x - x_0)}{K_M + x - x_0} \left( 1 - e^{-\alpha \left( \frac{x - S}{S} \right)} \right), \quad (1)$$

где  $P$  — интенсивность истинного фотосинтеза (мг  $\text{CO}_2/\text{г} \cdot \text{ч}$ ),  $x$  — исследуемый фактор (влажность и температура мха, интенсивность света),  $x_0$  — исследуемый фактор, при котором фотосинтез равняется нулю (компенсационная точка).

Первый множитель аналогичен уравнению Михаэлиса—Ментена, где  $V$  — максимальный фотосинтез (при отсутствии ингибирования исследуемым фактором),  $K_M + x_0$  — константа Михаэлиса. Вторым множителем характеризует ингибирование фотосинтеза исследуемым фактором. При этом  $S$  — значение фактора, при котором фотосинтез равен нулю,  $\alpha$  — константа, характеризующая эффективность ингибирования.

Графическое изображение функции (1) и ее множителей приведено на рис. 1. Значения параметров  $V$ ,  $K_M$ ,  $x_0$ ,  $S$  и  $\alpha$  определены методом наименьших квадратов при помощи составленной нами программы аппроксимации на ЭВМ. Результаты расчета приведены в табл. 2. Соответствие сглаженного ряда эмпирическому оценивалось по  $F$ -критерию. Во всех случаях доверительный интервал был  $0,95 < P < 0,99$ .

Следует считать, что функция сглаживания достоверна только в тех пределах исследованного фактора, в которых были проведены измерения фотосинтеза. Если, например, в исследованных пределах экспериментальная кривая фотосинтеза не проходит максимума, т. е. не содержит информации об ингибировании фотосинтеза данным фактором, то процедура аппроксимации дает для параметра  $S$  ненормально высокие значения (в табл. 2 обозначены знаком  $\infty$ ). В таких случаях параметры ингибирования  $S$  и  $\alpha$  остаются неопределенными. Влияние одного фактора на фотосинтез значения других было измерено точно. При их неоптимальности (оптимумы не были заранее известны) применялась для определения максимального фотосинтеза следующая формула:

$$P_{max} = \frac{P(T_{opt})P(H_{opt})}{P(T)P(H)} P(I_{opt}), \quad (2)$$

где  $P_{max}$  — максимальная интенсивность истинного фотосинтеза,  $T_{opt}$ ,  $H_{opt}$ ,  $I_{opt}$  — оптимальные для фотосинтеза температура, водосодержание и интенсивность света соответственно,  $T$ ,  $H$  — температура и водосодержание, при которых определяли световую кривую фотосинтеза.

Оптимальные значения факторов были определены уравнением

$$\frac{dP(x)}{dx} = 0. \quad (3)$$

## Результаты и обсуждение

Максимальная интенсивность фотосинтеза, которую мох достигает при оптимальных интенсивностях света, температуре и влажности, рассчитана по формуле (2) (табл. 3). Сопоставляя эти данные со средними температурами местообитаний (табл. 1) можно заключить, что произрастающие в более теплых условиях популяции достигают более высокой интенсивности фотосинтеза (рис. 2). Для выявления степени приспособленности мхов к температурным условиям сравнивали интенсивность фотосинтеза при оптимальной и средней температурах местообитания

## Интенсивность фотосинтеза при оптимальных температуре, свете и влажности мха

Вид мха и номер местообитания	Максимальный фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> /г·ч	Вид мха и номер местообитания	Максимальный фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> /г·ч
<i>Dicranum congestum</i> 6	3,07	<i>Polytrichum commune</i> 1	5,22
<i>Dicranum congestum</i> 7	1,67	<i>Polytrichum strictum</i> 4	6,46
<i>Hylocomium splendens</i> 1	2,44	<i>Polytrichum strictum</i> 8	1,95
<i>Hylocomium splendens</i> 5	2,24	<i>Ptilidium ciliare</i> 1	2,55
<i>Hylocomium splendens</i> 8	4,58	<i>Ptilidium ciliare</i> 4	3,13
<i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i>		<i>Ptilidium ciliare</i> 8	0,60
<i>Pleurozium schreberi</i> 1	1,39	<i>Racomitrium lanuginosum</i> 7	1,11
<i>Pleurozium schreberi</i> 4	1,65	<i>Racomitrium lanuginosum</i> 9	1,43
<i>Pleurozium schreberi</i> 6	1,76		
<i>Polytrichastrum alpinum</i> 5	2,28		

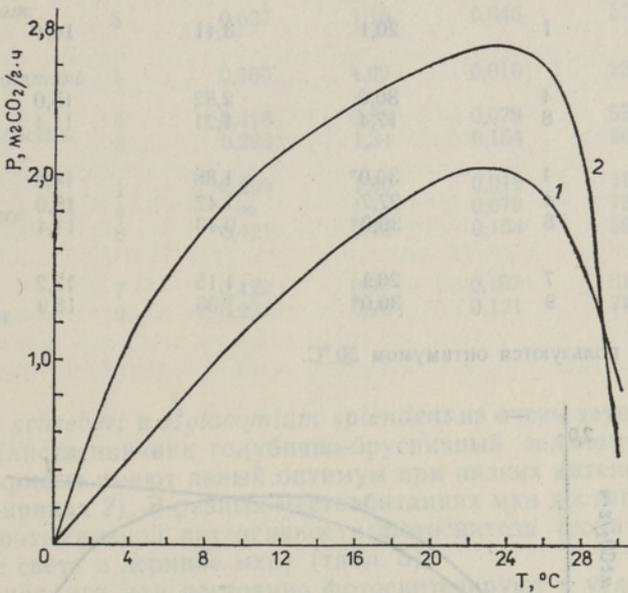


Рис. 2. Зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры у *Hylocomium splendens*. 1 — подгольцовый ольховник; 2 — северотаежный лиственничник с ольхой.

(табл. 4). Как видно из таблицы, мхи хорошо приспособлены к температурному режиму местообитаний — интенсивность фотосинтеза достигает 66—99% от максимума. Следовательно, температура практически не лимитирует фотосинтез ни в одном из местообитаний.

Световые кривые фотосинтеза, как правило, имеют плато. Это означает, что у большинства видов свет не оказывает ингибирующего воздействия на фотосинтез (рис. 3, кривая 1). Исключение составляют только

Зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры у мхов из разных местообитаний

Вид мха и номер местообитания		Оптимальная температура, °С	Интенсивность фотосинтеза при оптимальной температуре, мг CO <sub>2</sub> /г · ч	Средняя температура в местообитании, °С	Интенсивность фотосинтеза при средней температуре местообитания, % от опт.
<i>Dicranum congestum</i>	6	20,3	2,97	17,5	99
	7	27,3	1,64	13,2	80
<i>Hylocomium splendens</i>	1	23,8	2,69	14,4	85
	5	19,6	2,04	13,9	93
<i>H. splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	8	30,0*	2,66	11,4	79
<i>Pleurozium schreberi</i>	1	30,0	1,33	14,4	86
	4	28,3	1,31	15,0	82
	6	30,0*	1,63	17,5	87
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	5	20,6	1,68	13,9	87
<i>Polytrichum commune</i>	1	20,1	3,41	14,4	96
<i>Polytrichum strictum</i>	4	30,0	2,82	15,0	61
	8	17,4	1,21	11,4	93
<i>Ptilidium ciliare</i>	1	30,0*	1,88	14,4	74
	4	27,7	1,47	15,0	78
	8	30,0*	0,43	11,4	91
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	7	20,1	1,15	13,2	93
	9	30,0*	1,06	18,9	87

\* В расчетах пользуются оптимумом 30 °С.

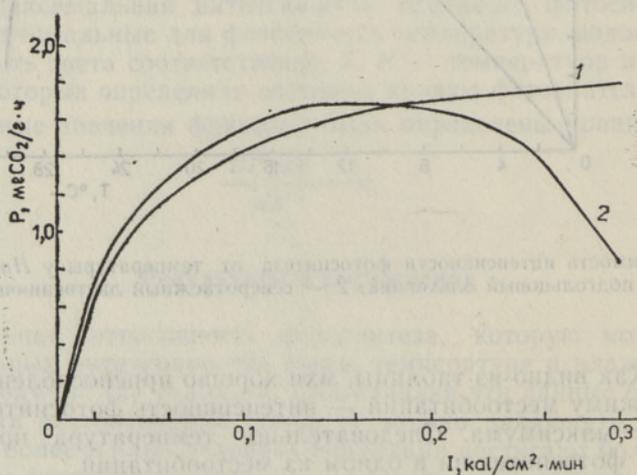


Рис. 3. Зависимость интенсивности фотосинтеза от интенсивности света у *Hylocomium splendens*. 1 — подгольцовый ольховник; 2 — северотаежный лиственничник с ольхой.

Константы, характеризующие световые кривые мха

Вид мха и номер местообитания	Оптимальная интенсивность ФАР, кал/см <sup>2</sup> · мин	Интенсивность фотосинтеза при оптимальной ФАР, мг СО <sub>2</sub> /г · ч	Средняя интенсивность ФАР в местообитании, кал/см <sup>2</sup> · мин	Интенсивность фотосинтеза при средней ФАР в местообитании, % от опт.	Среднее значение производной световой кривой (от 0 до 50% макс. фотосинтеза), отн. ед.	
<i>Dicranum congestum</i>	6	0,653	2,29	0,098	60	17
	7	0,327	1,06	0,157	78	7
<i>Hylocomium splendens</i>	1	0,170	1,71	0,016	38	36
	5	0,432	1,82	0,046	55	24
<i>H. splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	8	∞	2,55	0,154	61	13
<i>Pleurozium schreberi</i>	1	0,116	0,90	0,016	58	38
	4	0,455	1,11	0,079	65	12
	6	0,317	1,25	0,098	69	11
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	5	0,627	1,15	0,046	57	12
<i>Polytrichum commune</i>	1	0,306	4,09	0,016	23	45
<i>Polytrichum strictum</i>	4	0,416	2,55	0,079	55	19
	8	0,223	1,34	0,154	90	11
<i>Ptilidium ciliare</i>	1	0,299	1,30	0,016	16	10
	4	∞	1,68	0,079	78	9
	8	0,421	0,43	0,154	59	2
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	7	0,422	0,90	0,157	61	4
	9	0,297	0,92	0,121	73	7

*Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* из очень затененных местообитаний (лиственничник голубично-брусничный зеленомошный с ольхой). Эти кривые имеют явный оптимум при низких интенсивностях света (рис. 3, кривая 2). В разных местообитаниях мхи достигают примерно половины оптимальной интенсивности фотосинтеза (если не учитывать ослабление света в дернине мха) (табл. 5).

Это значит, что мхи постоянно фотосинтезируют в условиях умеренного светового дефицита. Для оценки эффективности использования световой энергии рассчитаны средние значения производной функции сглаживания световых кривых фотосинтеза в пределах от 0 до 50% от максимальных значений фотосинтеза. Как видно из таблицы, среднее значение производной тесно связано со световым режимом местообитания. Чем меньше интенсивность света, тем больше среднее значение производной и следовательно, энергетическая эффективность фотосинтеза при низких интенсивностях света.

Кривые, характеризующие зависимость интенсивности фотосинтеза от влажности мха, как правило, имеют явно выраженный максимум (рис. 4). Для каждой кривой рассчитаны оптимум и интенсивность фотосинтеза при среднем водосодержании мха. Как видно из табл. 6, водосодер-

жание, необходимое для максимального фотосинтеза, плохо коррелирует со средней влажностью мха на местообитании. Средняя влажность мха здесь часто ниже уровня, необходимого для протекания фотосинтеза. Отсюда следует, что летом мхи вообще не способны постоянно фотосинтезировать. Это возможно только на протяжении определенного периода времени, т. е. в период выпадения осадков, и прекращается при высыхании мха. Исключение составляет лишь осоковая тундра, где фотосинтез не лимитируется влажностью мха.

Из сказанного следует, что большое значение для мхов имеет экономное использование влаги. Для оценки эффективности использования воды были рассчитаны средние значения производной кривой, характеризующие зависимость интенсивности фотосинтеза от влажности мха (в пределах 0—50% от максимальной). Полученные результаты (табл. 6) хорошо коррелируют со средним водосодержанием мха на местообитании — в более сухих местах среднее значение производной, а следовательно, эффективность использования воды больше, чем во влажных.

В данной работе измерения интенсивности фотосинтеза мхов были проведены в атмосфере, содержащей 1%  $\text{CO}_2$ . В связи с этим возникает вопрос, в какой степени полученные нами данные отражают реальную зависимость фотосинтеза от температуры, освещенности и влажности при истинной концентрации  $\text{CO}_2$  в среде обитания мхов. В литературе имеются данные о том, что при повышении концентрации  $\text{CO}_2$  происходит смещение температурного оптимума фотосинтеза к более высоким значениям (Rastorfer, Higinbotham 1968; Rastorfer, 1970).

Для ответа на этот вопрос следует учитывать, что в среде обитания мхов, находящихся в непосредственном контакте с почвой, концентрация  $\text{CO}_2$  выше атмосферной из-за выделения углекислого газа из почвы (Нерпин, Чудковский, 1975). Так, например, показано, что концентрация  $\text{CO}_2$  в воздухе, окружающем произрастающих на песчаной почве *Bryum pseudopunctatum* и *Ceratodon purpureus* в Антарктиде равна 325—330 ppm (Ино, 1983), а в окружающем произрастающих *Polytrichum juniperinum* в лесах *Quercus alba* (США) — 470 ppm (Bazzaz и др., 1970). В литературе, однако, отсутствуют прямые данные о зависимости интенсивности фотосинтеза мхов от концентрации  $\text{CO}_2$ . Насыщающей концентрацией для высших растений принято считать 1000—3000 ppm  $\text{CO}_2$  (Вознесенский и др., 1965). Поскольку интенсивность фотосинтеза у мхов на много раз ниже, чем у высших растений, то логично допустить, что и углекислое насыщение фотосинтеза мхов достигается при более низ-

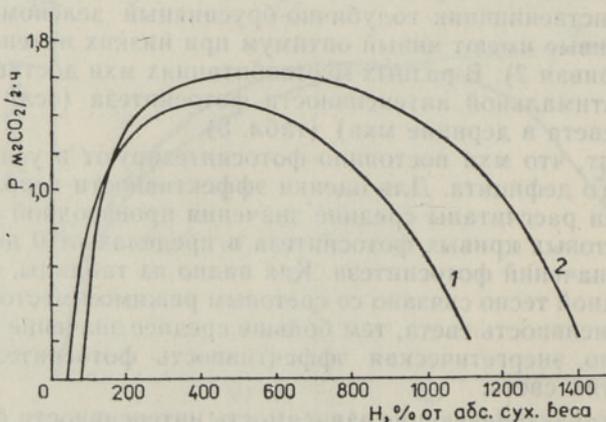


Рис. 4. Зависимость интенсивности фотосинтеза от влажности мха у *Hylocomium splendens*. 1 — подгольцовый ольховник; 2 — северотаежный лиственничник с ольхой.

Константы, характеризующие влажностные кривые мха

Вид мха и номер местообитания		Оптимальная влажность, % от абс. сух. веса	Интенсивность фотосинтеза при оптимальной влажности, мг CO <sub>2</sub> /г · ч	Средняя влажность в местообитании, % от абс. сух. веса	Интенсивность фотосинтеза при средней влажности местообитания, % от макс.	Среднее значение процентной влажности кривой (от 0 до 50% макс. фотосинтеза), отн. ед.*
<i>Dicranum congestum</i>	6	629,3	2,85	53,8	0	6,7
	7	671,5	0,97	58,9	5	3,1
<i>Hylocomium splendens</i>	1	549,5	1,63	113,3	43	6,7
	5	426,8	1,48	93,5	48	7,7
<i>H. splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	8	1124,1	2,04	692,8	93	4,1
<i>Pleurozium schreberi</i>	1	698,7	1,24	113,3	2	2,9
	4	405,0	1,13	78,3	0	5,6
	6	408,1	1,28	53,8	0	6,6
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	5	820,2	2,05	93,5	13	4,1
<i>Polytrichum commune</i>	1	286,6	3,90	113,3	0	12,1
<i>Polytrichum strictum</i>	4	2121,7	2,00	78,3	23	9,3
	8	1329,0	1,25	692,8	91	3,7
<i>Ptilidium ciliare</i>	1	724,7	0,92	113,3	17	2,3
	4	713,1	0,97	78,3	10	2,7
	8	735,1	0,42	692,8	99	1,0
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	7	552,7	0,82	58,9	16	2,6
	9	450,4	0,85	25,6	0	2,8

\* Значения умножены на 1000.

ких значениях концентрации CO<sub>2</sub>. Учитывая эти обстоятельства, можно предположить, что в природе мхи фотосинтезируют при концентрациях CO<sub>2</sub>, близких к насыщенным и следовательно, температурные, световые и влажностные кривые фотосинтеза, определенные нами при насыщающей концентрации CO<sub>2</sub> с достаточной точностью воспроизводят ответные реакции фотосинтетического аппарата мхов в естественной среде обитания.

### Выводы

1) Мхи хорошо приспособлены к температурному режиму местообитания. При температуре, равной средней температуре местообитания они достигают 66—99% от максимального фотосинтеза. Установлена положительная корреляция между потенциальной интенсивностью фотосинтеза и средней температурой местообитания.

2) Световые кривые фотосинтеза мхов, как правило, имеют явно выраженное плато. Ингибирование фотосинтеза светом наблюдается только у мхов из очень затененных мест. Практически везде мхи произрастают в условиях умеренного светового дефицита. Энергетическая эффективность фотосинтеза мхов хорошо коррелирует со световым режимом местообитания: чем меньше средняя интенсивность света, тем выше эффективность использования света при фотосинтезе.

3) Кривые, характеризующие зависимость интенсивности фотосинтеза от влажности мха проходят через максимум. Практически во всех местообитаниях (за исключением осоковой тундры) мхи испытывают сильный дефицит влаги. По этой причине летом в течение значительного времени мхи не способны ассимилировать  $\text{CO}_2$ . Фотосинтез осуществляется только в периоды после выпадения осадков. Эффективность использования воды хорошо коррелирует с водным режимом местообитания: чем меньше влажность мха, тем больше эффективность использования воды.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.—Л., 1965.
- Вильде Р. Адаптивное значение формы роста и жизненной формы у арктических мхов. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1986, 35, № 2, 104—112.
- Дьяченко А. П. Комплексный анализ продукционного процесса мхов. — Автореф. канд. дис. Свердловск, 1980.
- Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. Методы применения радиоактивного углерода  $\text{C}^{14}$  для изучения фотосинтеза. М.—Л., 1955.
- Нерпич С. В., Чудновский А. Ф. Энерго- и массообмен в системе растение—почва—воздух. Л., 1975.
- Bazzaz, E. A., Paolillo, I., Jagels, R. H. Photosynthesis and respiration of forest and alpine populations of *Polytrichum juniperinum*. — *Bryologist*, 1970, N 73, 580—585.
- Billings, W. D., Godfrey, P. I., Chabot, B. F., Bourque, D. P. Metabolic acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypes of *Oxyria digyna*. — *Arct. Alp. Res.*, 1971, N 3, 277—289.
- Clausen, E. Hepatics and humidity, a study on the occurrence of hepatics in a Danish tract and the influence of relative humidity and their distribution. — *Dansk. Bot. Ark.*, 1952, N 15, 5—80.
- Collins, N. I., Oechel, W. C. The pattern of growth and translocation of photosynthate in a tundra moss, *Polytrichum alpinum*. — *Can. J. Bot.*, 1974, N 52, 355—363.
- Dilks, T. I. K., Proctor, M. F. C. Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes. — *New Phytol.*, 1979, N 32, 97—114.
- Ino, I. Photosynthesis and primary production in moss community at Syowa station, Antarctica. — *Jap. J. Ecol.*, 1983, N 33, 427—433.
- Krupa, I. Photosynthesis rate in moss leaves of various anatomical structure. — *Acta Soc. Bot. Polon.*, 1978, XLVII, N 4, 391—402.
- Lee, I. A., Stewart, G. R. Desiccation injury in mosses. Intraspecific differences in the effect of moisture stress and photosynthesis. — *New Phytol.*, 1971, N 70, 1061—1068.
- Miller, P. C., Oechel, W. C., Stoner, W. A., Sveinbjörnsson, B. Simulation of  $\text{CO}_2$  uptake and water relations of four Arctic bryophytes at Point Barrow, Alaska. — *Photosynthetica*, 1978, 12, N 1, 7—20.
- Mooney, H. A., West, M. Photosynthetic acclimation of plants of diverse origin. — *Amer. J. Bot.*, 1964, 51, N 8, 825—827.
- Mooney, H. A., Shropshire, F. Population variability in temperature related photosynthetic acclimation. — *Oecol. Plant.*, 1967, 2, 1—13.
- Oechel, W. C. Seasonal patterns of temperature response of  $\text{CO}_2$  flux and acclimation in arctic mosses growing in situ. — *Photosynthetica*, 1976, 10, N 4, 447—456.
- Rastorfer, J. R. Effects of light intensity and temperature on photosynthesis and respiration of two east Antarctic mosses, *Bryum argenteum* and *Bryum antarcticum*. — *Bryologist*, 1970, N 73, 544—556.
- Rastorfer, J. R., Higinbotham, N. Rates of photosynthesis and respiration of the moss *Bryum sandbergii* as influenced by light intensity and temperature. — *Amer. J. Bot.*, 1968, 55, N 10, 1225—1229.

Titus, I. E., Wagner, D. I., Stephens, M. D. Contrasting water relations of photosynthesis for two Sphagnum mosses. — *Ecol.*, 1983, 64, N 5, 1109—1115.

Tallis, I. H. Studies in the biology and ecology of *Rhacomitrium lanuginosum* Brid. II. Growth, reproduction and physiology. — *J. Ecol.*, 1959, 47, N 2, 325—350.

Таллинский ботанический сад  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
31/X 1986

Raimolt VILDE

## ARKTILISTE SAMMALDE FOTOSÜNTEESI KOHASTUMINE KASVUKOHA TINGIMUSTEGA

Käesolevas töös on püütud fotosünteesi intensiivsuse valgus-, temperatuuri- ja niiskuskõverate analüüsi kaudu iseloomustada sammalde kohastumist kindlate keskkonnatingimustega. Vastavad uuringud tehti Taimõri poolsaare Putorana mägismaal radioaktiivse süsiniku ( $^{14}\text{C}$ ) meetodil.  $\text{CO}_2$  kontsentratsioon oli 1%. Selgus, et samblad on hästi kohastunud keskkonna temperatuurirežiimiga. Praktiliselt kõikides kasvukohtades esines mõõdukas valguse defitsiit. Kõikjal peale liigniiske tarnatundra oli sammaldel suur niiskuse puudujääk. Selle tõttu ei ole samblad suvel pikki perioode võimelised fotosünteesima.

Raimolt VILDE

## ON THE ADAPTION OF THE PHOTOSYNTHESIS OF THE ARCTIC MOSSES TO THEIR HABITATS

In the present paper an attempt is made to characterize the adaption of mosses to a certain habitat according to the analyses of light, moisture and temperature response curves of photosynthesis. Corresponding investigations were carried out in the Putorana Upland situated in the southern part of the Taimyr Peninsula. The  $^{14}\text{CO}_2$ -method was used to measure the intensity of photosynthesis. The concentration of  $\text{CO}_2$  was 1%.

Mosses appeared to be well adapted to the temperature regime of the habitat: in any habitat under investigation the intensity of photosynthesis is not considerably limited by temperature. Practically the high intensity of light is not inhibiting the photosynthesis. In every habitat under observation mosses grow under the conditions of moderate light deficiency. The moisture response curves of photosynthesis are clearly expressed by optimum.

Strong deficiency of humidity occurs in every habitat (except in sedge tundra). For that reason mosses are incapable of photosynthesis in summer for a long period. This is possible only during a certain time after precipitation.

The efficiency of moisture exploitation of mosses is well correlated with the humidity regime of the habitat: the lesser the average water content of mosses in the habitat, the greater the efficiency of moisture exploitation.