

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ВИДОВ *SYRINGA* L. В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ

И.А. ЗАЙЦЕВА, кандидат биологических наук
Днепропетровский национальный университет

Современные проблемы интродукции связаны прежде всего с выявлением закономерностей адаптации и границ нормы реакции растений в новых условиях произрастания. Оценку устойчивости растений можно рассматривать как заключительный этап интродукционных исследований, который дает возможность выявить эколого-биологические особенности растений [11]. Устойчивость интродуцентов к комплексному действию перегрева и недостатка воды реализуется на различных уровнях морфофизиологической организации вегетирующих растений за счет механизмов, обеспечивающих сопротивление тканей к действию обезвоживающих факторов. Среди древесно-кустарниковых интродуцентов особый интерес в этом плане представляет родовой комплекс *Syringa* L., который представлен преимущественно мезофитными видами, требующими достаточного увлажнения, хотя по существующим сведениям [3-5] спектр экологических свойств видов рода *Syringa* L. более широк, и некоторые виды оказались довольно устойчивыми к гидротермическому стрессу [14]. В связи с этим целью работы было изучение физиологического состояния видов сиреней на основе показателей морфоструктуры листьев, водного режима и белкового обмена, а также сравнительная оценка их засухоустойчивости в Степном Приднпровье.

Материалы и методы

Объектами исследований служили виды сиреней коллекции ботанического сада ДНУ. Общую оводненность листьев и водный дефицит определяли общепринятыми методами [15], показатели морфоструктуры листа – развитие поверхности (РП) и удельный вес (УВ) листа – по предложенной нами методике [7]; содержание растворимых фракций белков в листьях – по методу Бредфорд [2]; содержание неструктурных углеводов определяли объемно-метрическим методом [13]. Пробы листьев отбирали в начале вегетации (май) и в период длительной глубокой засухи (август, сентябрь), когда среднемесячные температуры превышали норму на 2,3°C и 2,6°C соответственно и практически отсутствовали осадки (21 мм в 1 декаде августа, 4,7 мм – до конца месяца; 0,7 мм – в сентябре). Влажность почвы в конце августа составила на глубине 0-5 см 7,66%; 15-20 см – 6,91%; 50-55 см – 6,43%.

Значение РП выражается в см²/г и показывает площадь, которую занимает единица сырого веса листа (1 г). Показатель УВ обратный показателю РП с той разницей, что исключается влияние оводненности при оценке морфоструктуры листа. Значение УВ выражается в мг/см² и показывает вес единицы площади сухого листа.

Результаты и обсуждение

Характер водообмена вегетирующих тканей является важной характеристикой функционального состояния растений. В начале вегетации, в период активного роста побегов и листьев, уровень оводненности тканей можно рассматривать как специфичный для каждого вида, необходимый для поддержания нормального метаболизма растений. Известно, что у мезофитных видов для этого необходимо более высокое влагосодержание тканей, для ксерофитных – низкое, что и наблюдается у изучаемых видов сиреней (табл.) [10]. По этому показателю виды разделились на две группы: в первой общее исходное содержание воды в листьях (в мае) находится в пределах от 67,0 до 71,7% (*S. vulgaris*, *S. persica*, *S. reflexa*, *S. pekinensis*, *S. yunnanensis*); во второй – от 72,6 до 83,4% (остальные виды). У первой группы видов содержание воды в листьях, несколько снижаясь в начале глубокой засухи (август), далее, по мере развития засухи, увеличивается, приближаясь к исходному уровню, что говорит о функционировании защитных механизмов, направленных на поддержание

оводненности тканей. У видов второй группы наблюдается последовательное снижение оводненности листьев, особенно значительное в сентябре (на 17,6 – 27,8% по сравнению с начальным уровнем), что говорит о недостаточной устойчивости к действию стрессовых факторов. Среди этой группы можно отметить менее чувствительные к стрессу *S. josikae* и *S. oblata*, у которых содержание воды после глубокой засухи снижается на 11,8 и 11,3%.

Большинство видов первой группы и относительно устойчивые виды второй группы в период засухи не испытывают дефицита водонасыщения (*S. persica*, *S. pekinensis*, *S. oblata*) или же водный дефицит тканей листа не превышает физиологическую норму реакции и находится в пределах 25% (*S. reflexa*, *S. yunnanensis*, *S. josikae*, *S. komarovii*) (табл.). У трех видов – *S. wolfii*, *S. emodii*, *S. reticulata* стрессовые условия необратимо нарушают водный баланс, приводя к обезвоживанию тканей (55,6; 55,6; 49,7%), углублению водного дефицита (43,7; 64,8; 52,9%), что отражается и на внешнем состоянии растений – листья увядают и усыхают. Анализ динамики водного режима листьев в целом хорошо согласуется с визуальными балльными оценками полевой засухоустойчивости растений, опубликованными нами ранее [6]. Так, засухоустойчивость видов первой группы имеет максимальную оценку – 5 баллов; представителей второй группы – от 0,5 до 4 баллов.

Общая биологическая устойчивость интродуцентов в условиях степи определяется структурно-физиологическими особенностями. Регулирование расхода воды растениями обусловлено изменениями физиологических и морфолого-анатомических параметров листового аппарата, прежде всего ксероморфной направленностью физиологических процессов – осмотических и водоудерживающих сил протопласта, белкового синтеза, накопления продуктов фотоассимиляции, а также формированием структуры листа, которую мы оценивали по показателям развития поверхности (РП) и удельного веса (УВ).

Установлено, что для «световых» листьев и листьев ксероморфного типа характерны низкие значения РП и повышенные значения УВ, для листьев мезофитного типа и «теневых» характерны обратные величины РП и УВ.

Результаты показывают, что у видов первой группы высокая засухоустойчивость обеспечивается как сохранением оптимального водного баланса, так и соответствующей «ксероморфной» структурой листа (величина РП – от 40,0 до 48,6 см²/г; величина УВ – от 8,3 до 11,3 мг/см²) (табл.). У относительно устойчивых видов из второй группы *S. josikae*, *S. oblata*, *S. komarovii* невысокие значения РП (45,5; 45,9; 39,9 см²/г) и повышенные значения УВ (5,6; 9,9; 7,3 мг/см²) свидетельствуют о том, что морфоструктура листа играет важную роль в формировании устойчивости. У трех остальных видов этой группы *S. wolfii*, *S. emodii*, *S. reticulata*, которые показали крайне низкую устойчивость, отмечены самые высокие значения РП (61,8; 69,5; 87,6 см²/г) и наиболее низкие величины УВ (3,9; 3,4; 4,1 мг/см²). У этих видов отсутствуют те особенности структурной организации листа, которые могли бы предотвращать излишнюю потерю воды, что приводит к развитию водного дефицита и визуально заметному усыханию листьев в условиях засухи.

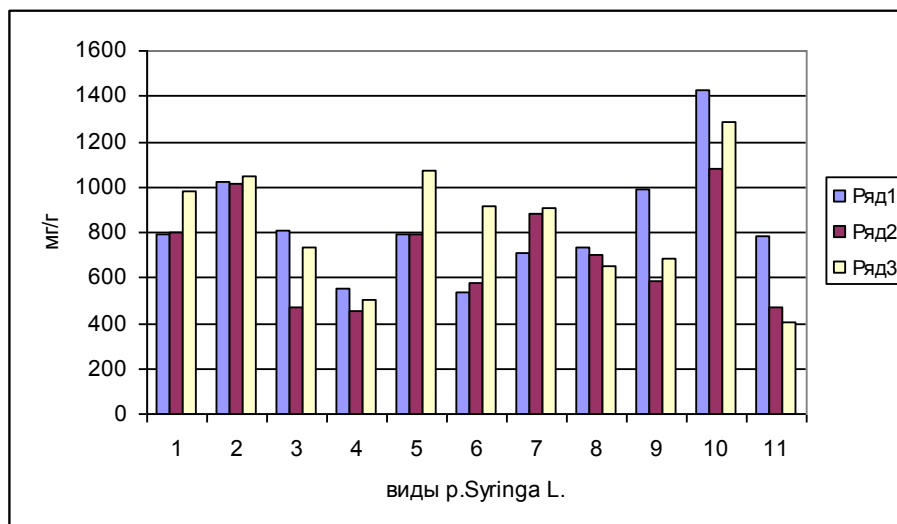


Рис. 1. Динамика содержания растворимых белков в листьях сиреней
ряд 1 – май; ряд 2 – август; ряд 3 – сентябрь

1 – *S. vulgaris*; 2 – *S. josikae*; 3 – *S. persica*; 4 – *S. emodii*; 5 – *S. oblata*; 6 – *S. wolfii*; 7 – *S. reflexa*; 8 – *S. pekinensis*; 9 – *S. komarovii*; 10 – *S. yunnanensis*; 11 – *S. reticulata*

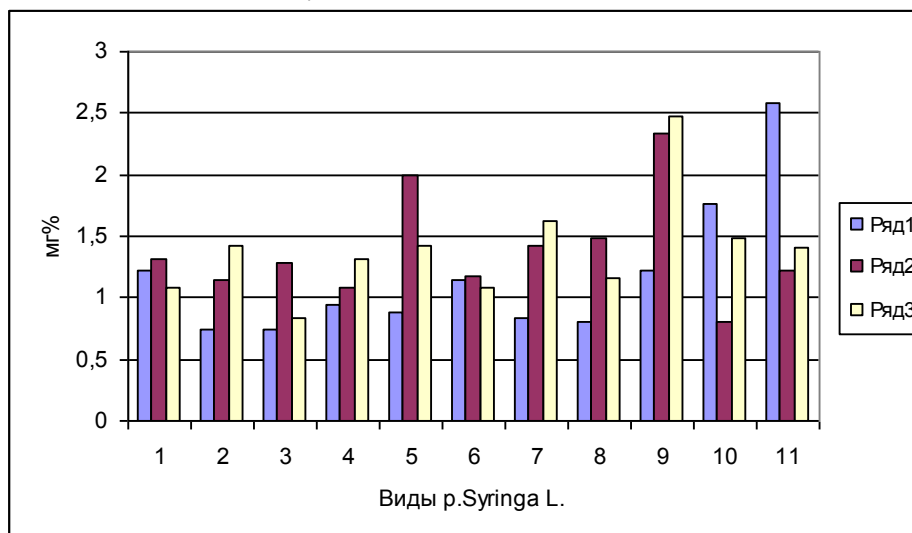


Рис. 2. Динамика содержания неструктурных углеводов в листьях сиреней
ряд 1 – май; ряд 2 – август; ряд 3 – сентябрь

1 – *S. vulgaris*; 2 – *S. josikae*; 3 – *S. persica*; 4 – *S. emodii*; 5 – *S. oblata*; 6 – *S. wolfii*; 7 – *S. reflexa*; 8 – *S. pekinensis*; 9 – *S. komarovii*; 10 – *S. yunnanensis*; 11 – *S. Reticulate*

Таблица

Показатели водного режима и морфоструктуры листьев

Вид	Общая оводненность, %			Водный дефицит, %		Развитие поверхности, см ² /г	Удельный вес листа, мг/см ²
	май	август	сентябрь	август	сентябрь		
<i>S. vulgaris</i>	69,5±0,38	61,4±3,12	67,2±2,62	20,2±0,95	17,5±0,62	43,0±5,00	9,2±1,43
<i>S. josikae</i>	80,1±0,83	74,4±1,43	68,3±1,55	25,9±0,65	25,2±0,17	45,5±3,05	5,6±0,58
<i>S. persica</i>	71,7±0,69	64,0±0,74	59,8±1,55	19,6±1,21	19,1±0,98	42,3±3,25	8,6±0,90
<i>S. emodii</i>	83,4±2,52	76,6±1,28	55,5±1,05	39,0±1,12	64,8±2,59	69,5±3,80	3,4±0,38
<i>S. oblate</i>	74,5±0,69	61,4±0,81	63,2±3,50	14,2±0,76	11,1±0,55	45,9±4,97	9,9±0,67
<i>S. wolfii</i>	80,2±0,01	75,9±0,18	55,6±9,74	33,0±0,23	43,7±3,61	61,8±1,91	3,9±0,15
<i>S. reflexa</i>	69,6±0,92	62,0±0,95	65,8±2,18	27,0±0,05	15,5±1,02	40,0±3,27	9,6±0,62
<i>S. pekinensis</i>	67,0±1,00	53,1±9,82	66,9±1,87	8,1±0,09	6,9±0,48	41,8±3,74	11,3±2,21
<i>S. komarovii</i>	77,6±1,51	71,6±2,88	60,0±2,39	23,5±1,34	28,2±0,99	39,9±3,12	7,3±1,20
<i>S. yunnanensis</i>	69,6±0,73	68,0±1,91	62,7±2,17	29,2±0,87	17,1±1,82	48,6±6,32	8,3±0,98
<i>S. reticulate</i>	72,6±0,72	65,9±1,26	49,7±0,45	41,9±3,15	52,9±4,12	87,6±8,84	4,1±0,76

В формировании адаптивных реакций растений большое значение имеют физиолого-биохимические процессы, и прежде всего активность фотоассимиляции и белоксинтезирующей системы [1,8,12]. Накопление в протопласте клеток растворимых углеводов и низкомолекулярных гидрофильных белков повышает его осмотические и водоудерживающие свойства и предотвращает обезвоживание клетки. В период стрессового воздействия увеличиваются цитоплазматические белковые фракции за счет синтеза стрессовых белков, обладающих повышенными гидрофильными свойствами, снижается роль протеолиза и других гидролитических процессов в ответной реакции на стресс, что обеспечивает необходимую функциональную и метаболическую активность протопласта клеток в этих условиях [9].

Изучение динамики содержания растворимых белков (рис. 1) и углеводов (рис. 2) в листьях показало, что для наиболее устойчивых видов – *S. vulgaris*, *S. reflexa*, *S. pekinensis* – характерен примерно одинаковый уровень содержания белка в начале вегетации (734,5–790,3 мг/г), который у первых двух видов увеличивается в период глубокой засухи до 905,3–983,0 мг/г. К этим видам можно отнести и *S. oblate*, у которой наряду с оптимальными показателями водообмена и морфоструктуры листа активную роль в адаптации играют физиолого-биохимические механизмы, о чем можно судить по значительному возрастанию содержания растворимых углеводов в начале засушливого периода и низкомолекулярных белков – в конце его.

У *S. josikae* неустойчивость водного режима и тенденция к мезоморфной структуре листа компенсируется высоким и стабильным содержанием растворимых белков (1012,6–1948,6 мг/г) и возрастанием количества сахаров от 0,74 до 1,42% на протяжении засушливого периода. В связи с этим можно сделать вывод, что у *S. josikae* в условиях стресса основным механизмом адаптации являются изменения белково-углеводного обмена, направленные на повышение устойчивости тканей листа.

У *S. persica* и относительно устойчивых видов *S. komarovii* и *S. yunnanensis* при высоком исходном содержании белка (804,8; 989,2; 1823,0 мг/г) отмечается ингибирующее действие стресса, которое проявляется в значительном снижении содержания белка, однако по мере развития засухи количество белка возрастает, не достигая все же начального уровня (733,8; 684,4; 1488,9). На примере этих видов прослеживается типичная двухфазная стрессовая реакция – первичного стресса, связанного со снижением функциональной активности, и фазы адаптации, т.е. восстановления ее уровня. Следует отметить, что у *S. komarovii* в формировании устойчивости значительную роль играет пул растворимых углеводов, содержание которых наиболее высокое по сравнению с другими видами и возрастает по мере усиления засухи от 1,22 до 2,48%.

Наименее устойчивые к засухе виды характеризуются наиболее низким исходным уровнем содержания белка, который снижается под влиянием засухи у *S. emodii* или возрастает у *S. wolfii*, что в данном случае является ответной адаптивной реакцией метаболизма. У *S. reticulata* с наиболее низкой засухоустойчивостью (0,5 балла) наблюдаются резкие нарушения белково-углеводного обмена под влиянием засухи.

Выводы

Таким образом, выраженный мезофитный характер водообмена и морфоструктуры листьев у малоустойчивых видов сиреней сопровождается угнетением неспецифических приспособительных реакций белкового и углеводного обмена, низкими осмотическими и вододерживающими свойствами протопласта клеток.

У наиболее устойчивых видов сиреней, таких как *S. vulgaris*, *S. reflexa*, *S. pekinensis*, направленность водообменных реакций коррелирует с соответствующей морфоструктурой листа и изменениями белково-углеводного обмена в условиях гидротермического стресса, что в целом формирует комплекс морфофизиологических адаптаций, позволяющих растениям переносить сложные условия вегетационного периода в данном интродукционном районе. По комплексу изученных показателей перспективными для использования в культуре являются виды *S. persica*, *S. oblata*, *S. yunnanensis*.

Выявленные для разных по устойчивости видов адаптивные стратегии и механизмы их формирования позволяют прогнозировать успешность интродукционных испытаний древесно-кустарниковых растений в степной зоне.

Список литературы

1. Андреев А.Н. Физиологические аспекты устойчивости растений к абиотическим и биотическим факторам при интродукции растений // Бюл. Главн. ботан. сада. 1992. – Вып. 166. – С. 18-22.
2. Винниченко А.Н., Коцюбинская Н.П., Шупранова Л.В. Методические указания по биохимии растительных белков. – Днепропетровск: Изд-во ДГУ, 1981. – 44 с.
3. Горб В.К. Зимостойкость и засухоустойчивость растений сиреней и трескунов, произрастающих в условиях Киева // Интродукция и акклиматизация растений. – 1984. – Вып.2. – С. 60-63.
4. Горб В.К. Опыт интродукции видов сирени в ЦРБС // Интродукция и акклиматизация растений. – 1986. – Вып. 6. – С. 21-23.
5. Горб В.К. Сирени на Украине. – К.: Наук. думка, 1989. – 160 с.
6. Зайцева И.А. Оценка полевой засухоустойчивости древесных интродуцентов // Фальцфейнівські читання: Збірник наукових праць.– Херсон, 2007. – С. 128-131.
7. Зайцева И.А. Показатель развития поверхности листьев при оценке устойчивости растений-интродуцентов // Сучасні проблеми фізіології та інтродукції рослин: Всеукраїнська науково-практична конф., м. Дніпропетровськ, 22-23 травня 2007 р.: Тез. докл. – Дніпропетровськ, 2007. – С. 50-51.
8. Косаковская И.В. Роль белково-ферментной системы высших растений в процессах адаптации // Интродукция и акклиматизация растений. – 1989. – Вып.11. – С. 69-73.
9. Кулаева О.Н. Стрессовые белки растений // Материалы 5-го Всесоюз. биохим. об-ва. – М., 1985. – Т.1. – С. 294.
10. Мелехов Е.М. О влиянии степени оводненности на устойчивость клетки к стрессам // Регуляция водного обмена растений: Зб. наук. пр. – К.: Наук. думка, 1984. – С. 134-137.
11. Некрасов В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. – М.: Наука, 1980. – 102 с.

12. Петровская-Баранова Т.П. Физиология адаптации и интродукции растений. – М.: Наука, 1983. – 183 с.
13. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. – К.: Наук. думка, 1976. – 186 с.
14. Терещенко С.І. Бузки в зелених насадженнях південного сходу України // Проблеми ботаніки і мікології на порозі 3-го тисячоліття: X з'їзд Укр. ботан. тов-а. – Полтава, 1997. – С. 260.
15. Третьяков М.С. Практикум по физиологии растений – М.: Агропромиздат, 1990. – 270 с.

Рекомендовано к печати д.б.н. Захаренко Г.С.