

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ МЕТАБОЛИЗМА У ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ОСВЕЩЕНИЯ

Н.И. ГОРДЕЕВА

PECULIARITIES OF METABOLISM DYNAMICS IN LEAVES OF VARIOUS ECOLOGICAL PLANT GROUPS UNDER DIFFERENT CONDITIONS OF NATURAL ILLUMINATION

N.I. GORDEYEVA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7(383) 330–19–86; e-mail: hed@academ.org

Исследована динамика метаболизма у листьев луговых, лесных и культурных видов растений в различных условиях освещения. Представлена оценка показателя базового метаболизма для растений разных экологических групп.

Ключевые слова: травянистые растения, динамика метаболизма, базовый метаболизм

Dynamics of metabolism was studied in leaves of meadow, forest and cultivated plants under different conditions of natural illumination. Index of basal metabolism of plants of various ecological groups was assessed.

Key words: herbaceous plants, dynamics of metabolism, basal metabolism

ВВЕДЕНИЕ

Эколого-физиологические исследования реакции метаболизма растений на воздействие средообразующих факторов в местах естественного произрастания позволяют судить об адапционных возможностях видов растений. В последнее время становится необходимым комплексный подход к выявлению механизмов успешного функционирования растений в широком диапазоне экологических и ценологических условий. Такой подход делает актуальной стандартизацию количественных оценок параметров функционирования растений в различных местообитаниях (Семихатова, 2000). Важными функциональными характеристиками любого организма (или органа) являются интенсивность метаболизма и базовый метаболизм. При исследовании влияния на метаболизм температурного факто-

ра стандартизация оценки базового метаболизма позволила показать, что между коэффициентом температурной зависимости этого показателя и генетически детерминированной требовательностью растений к теплу имеется достаточно устойчивая связь (Гордеева, 1999; Куперман и др., 2000). В литературе вопрос о влиянии различной освещенности на динамику метаболизма растений в условиях лесных, луговых и культурных фитоценозов еще недостаточно исследован (Головкин, Пыстина, 2001; Atkin et al., 2000; Zaragoza-Castells et al., 2007).

Целью данной работы является исследование характера динамики метаболизма листьев и оценка базового метаболизма у листьев растений из различных фитоценозов (луговые, лесные и культурные виды) в разных условиях освещения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для исследования были выбраны 4 дикорастущих вида (сныть обыкновенная *Aegoropodium podagraria* L., кострец безостый *Bromopsis inermis* Holub., ежа

сборная *Dactylis glomerata* L., чина весенняя *Lathyrus vernus* Bernh.), произрастающих в ценозах березово-соснового леса окрестностей г. Новосибирска, и

3 культурных вида (капуста белокочанная *Brassica oleracea* var. *capitata* L., бобы русские *Vicia faba* L., кукуруза *Zea mais* L.), выращенных на опытных делянках. Особи растений луговых видов *B. inermis* и *D. glomerata* и группа особей лесного вида *A. podagraria* росли в хорошо освещенных местах на опушке березово-соснового леса, растения лесных видов *L. vernus* и 2-я группа особей *A. podagraria* – в затененных местах под пологом леса. Все представители культурной флоры были хорошо освещены. Так как мерой интенсивности метаболизма любой живой системы может служить расход энергии, которому достаточно точно соответствует количество поглощенного O_2 (Шмидт-Ниельсен, 1982; Ленинджер, 1985), то интенсивность метаболизма листьев оценивали с помощью показателя интенсивности поглощения O_2 . Объектами служили зрелые, недавно закончившие рост, внешне здоровые листья, которые отделяли от растений и, предохраняя от потери влаги, переносили в лабораторию. Отбор проб в освещенных (свет) и затененных (тьень) местообитаниях проводили в солнечные дни с 13.30 до 14.00 ч. Освещенность местообитаний, измеренная Люксметром Ю116, составляла на открытом месте $9 \cdot 10^5$ лк, на опушке леса — $8-9 \cdot 10^5$ лк, под пологом леса — $1-2 \cdot 10^5$ лк, температура воздуха составляла 21,6 °С. Каждая популяция была представлена 3–5 независимыми выборками, состо-

ящими из 15–25 генеративных растений, из каждой выборки готовили элементарную пробу, которая состояла из 8–20 листьев (листочков) дикорастущих видов и из 40–80 высечек листьев культурных видов диаметром 2.3 см. Общая площадь листьев в элементарной пробе, помещавшейся в рабочую камеру респирометра с полезным объемом 100 мл, составляла от 1.6 до 4.9 дм²; сырая масса образцов — от 3 до 12 г в зависимости от вида.

Все измерения проводили с помощью респирометров, принцип работы которых сочетает волюметрию и манометрию. Описание конструкции респирометров и методики измерения поглощения O_2 дано в работе И.А. Купермана и Е.В. Хитрово (1978). Кинетические кривые поглощения O_2 были получены в ходе 23-часового эксперимента, при котором отделенные листья постоянно находились в темных камерах респирометров при 25 °С и 100 % -ной влажности воздуха; для пополнения запаса кислорода камеры периодически проветривались. Расчеты интенсивности поглощения O_2 были сделаны на единицу сухой массы и на единицу площади; площадь листьев находили как отношение массы их контуров на кальке к массе единицы площади кальки. На основании данных по каждой выборке рассчитывали среднее арифметическое и стандартную ошибку, которые и характеризовали исследованные популяции.

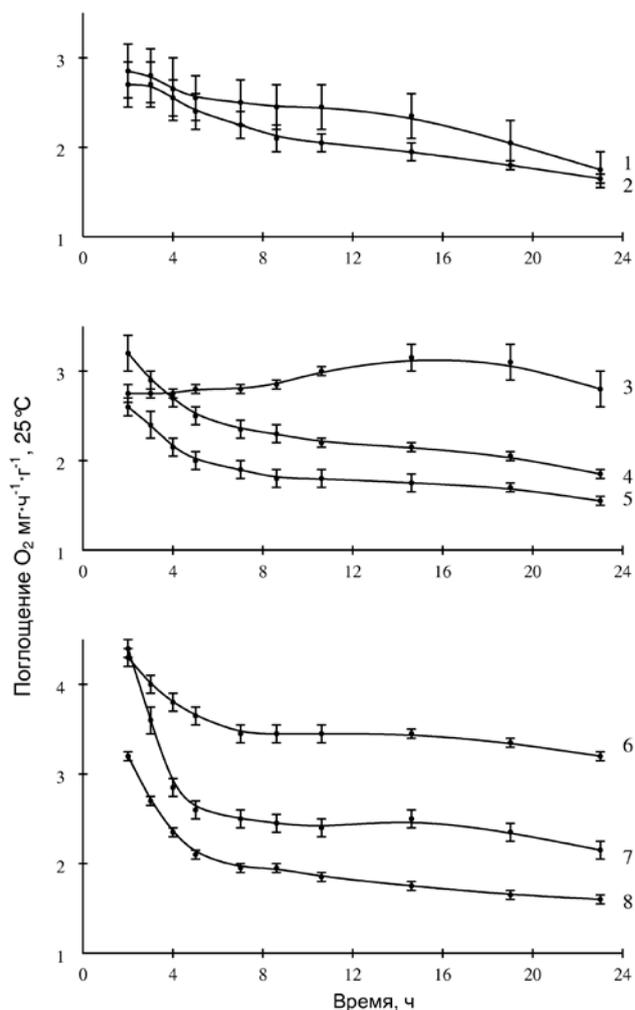
Интенсивность поглощения O_2 и снижение интенсивности метаболизма в ходе динамики метаболизма у листьев растений, произрастающих в различных условиях освещения.

Вид, фитоценоз	Освещенность	Поглощение O_2 мг ч ⁻¹ г ⁻¹		R_1-R_2 , %	Поглощение O_2 мг ч ⁻¹ дм ²		R_1-R_2 , %
		R_1	R_2		R_1	R_2	
<i>Zea mais</i> , культурный	свет	4400 ± 100 (176%)	2500 ± 80 (100%)	76	1460 ± 30 (176%)	830 ± 20 (100%)	76
<i>Brassica oleracea</i> , культурный	свет	3210 ± 70 (163%)	1970 ± 30 (100%)	63	2040 ± 130 (163%)	1250 ± 80 (100%)	63
<i>Vicia faba</i> , культурный	свет	4320 ± 90 (125%)	3470 ± 90 (100%)	25	1240 ± 40 (125%)	990 ± 40 (100%)	25
<i>Bromopsis inermis</i> , луговой	свет	2580 ± 120 (137%)	1880 ± 110 (100%)	37	1050 ± 40 (136%)	770 ± 50 (100%)	36
<i>Dactylis glomerata</i> , луговой	свет	3200 ± 180 (136%)	2360 ± 80 (100%)	36	1100 ± 100 (134%)	820 ± 50 (100%)	34
<i>Aegopodium podagraria</i> , лесной	свет	2830 ± 300 (113%)	2510 ± 270 (100%)	13	880±70 (113%)	780 ± 20 (100%)	13
<i>A. podagraria</i> , лесной	тьень	2710 ± 250 (122%)	2230 ± 170 (100%)	22	560 ± 40 (122%)	460 ± 20 (100%)	22
<i>Lathyrus vernus</i> , лесной	тьень	2740 ± 90 (98%)	2790 ± 30 (100%)	-2	560 ± 20 (98%)	570 ± 30 (100%)	-2

— интенсивность поглощения O_2 в начальной точке измерения. — интенсивность поглощения O_2 через 7 ч после начала измерения (базовый метаболизм). В скобках — в % к базовому метаболизму R_2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование динамики метаболизма закончивших рост, отделенных и затемненных листьев культурных растений в процессе инкубации показало, что исходный интегральный метаболизм сначала быстро уменьшается в течение 3–4 ч, а затем, приблизительно через 6–8 ч, стабилизируется на некотором низком уровне. Снижение интенсивности метаболизма свидетельствует о том, что динамичные компоненты метаболизма, связанные с функциональной активностью листьев, прежде всего, с фотосинтезом и транспортом метаболитов, уменьшаются и затухают. В результате метаболизм переходит в стабильное, стандартное состояние, в котором интегральный метаболизм ограничен минимальной интенсивностью, поддерживающей нативность листьев в отсутствии функциональной активности — базовым метаболизмом (Куперман и др., 1997, 1998). Согласно нашим исследованиям, метаболическая активность листьев растений разной экологической приуроченности имеет сходный общий характер кинетики метаболизма, однако в динамике метаболизма растений разных видов выделяются свои характерные черты (рисунок). Так, у листьев особей луговых видов *B. inermis* и *D. glomerata* по сравнению с лесными растениями происходит более значительное снижение интенсивности метаболизма в первые часы эксперимента (табл.), что связано с высокой функциональной активностью фотосинтезирующих листьев на момент их отделения от растения. Луговые злаки в густых ценозах способны наиболее полно использовать солнечную энергию благодаря своему характерному свойству создавать большую листовую поверхность за счет вертикального распределения листьев, расположенных под большим (свыше 45°) углом к горизонтали (Лархер, 1978). Высокая функциональная активность у листьев луговых злаков наряду с другими свойствами позволяет этим видам успешно конкурировать и преобладать в различных травяных ценозах, в отличие от видов с преобладанием мозаичного горизонтального листорасположения (Работнов, 1974). Особи лесных видов *A. podagraria* и *L. vernus* значительно меньше снижают интенсивность метаболизма как в затененных местообитаниях, так и в хорошо освещенных местах; или снижение вообще отсутствует (таблица), что указывает на невысокую функциональную нагрузку у листьев в момент отделения от растения. В случае с растениями *L. vernus* снижение интенсивности метаболизма листьев происходит настолько быстро, что респирометр его не регистрирует. Сравнение динамики метаболизма у лис-



Кинетика поглощения O₂ листьями растений в разных условиях освещения.

1. Aegopodium podagraria L., свет; 2. A. podagraria L., тень;
3. Lathyrus vernus Bernh., тень; 4. Dactylis glomerata L., свет;
5. Bromopsis inermis Holub., свет; 6. Vicia faba L., свет; 7. Zea mais L., свет; 8. Brassica oleracea L., свет.

тьев затененных и освещенных особей *A. podagraria* показало, что растения обеих групп имели близкие значения интенсивности метаболизма при расчете показателя на единицу сухой массы; при расчете на единицу площади затененные особи вида отличались достоверно меньшими значениями показателя (см. таблицу). При затенении у растений происходит увеличение листовой поверхности для компенсации снижения интенсивности фотосинтеза и стабилизации продукционного прироста на положительном уровне, что позволяет затененным растениям выживать и успешно конкурировать (Цельникер, 1968). Затененные особи *A. podagraria*

обнаружили более резкое снижение интенсивности метаболизма в первые часы эксперимента, чем освещенные растения этого вида. Это позволяет предположить, что в условиях значительного затенения под пологом леса редкостоящие растения с мозаичным горизонтальным листорасположением имеют большую эффективность функциональной активности листьев, чем особи данного вида, растущие в травостоях с высокой плотностью проективного покрытия. Наиболее резкое снижение интенсивности метаболизма в ходе эксперимента отмечено для культурных видов *B. oleracea*, *V. faba*, *Z. mais*, что связано с высокой функциональной энергонагрузкой у листьев этих видов на момент их отделения от растения. В ходе искусственного отбора происходило целенаправленное повышение продуктивного потенциала культурных растений, в результате чего светолюбивые сельскохозяйственные виды приобрели способность к очень высокой продуктивнос-

ти фотосинтеза в условиях высокой освещенности (Лархер, 1978). Менее значительное снижение интенсивности метаболизма у листьев растений *V. faba* связано, вероятно, с мозаичным расположением листьев на побегах в сравнительно загущенных посевах, которые взаимно затеняют друг друга.

Сравнение разных видов растений по критерию интенсивности метаболизма листьев более корректно проводить при стандартизации интегрального метаболизма до уровня базового метаболизма. Оценка уровня базового метаболизма листьев показала, что исследуемые виды растений, произрастающие в различных условиях освещения, не обнаруживают достоверных различий при расчете данного показателя на единицу сухой массы (см. таблицу). Различия для освещенных и затененных групп растений в отношении базового метаболизма отмечены при расчете показателя на единицу площади листьев.

ВЫВОДЫ

1. Обнаружены различия в характере снижения динамики метаболизма у листьев луговых, лесных и культурных видов, произрастающих в различных условиях освещения: более интенсивное у культурных и луговых видов и менее значительное у лесных растений.

2. Оценка базового метаболизма листьев при сравнении освещенных и затененных групп растений показала, что достоверные различия отмечены при расчете показателя интенсивности базового метаболизма на единицу площади листьев; при расчете показателя на единицу сухой массы листьев достоверных различий не найдено.

ЛИТЕРАТУРА

- Головки Т.К., Пыстина Н.В. Альтернативный путь дыхания в листьях *Rhodiola rosea* и *Ajuga reptans*: возможная физиологическая роль // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 6. С. 846–853.
- Гордеева Н.И. Опыт ранжирования растений по требовательности к теплу с помощью температурного коэффициента стандартизованного метаболизма. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Центр. сиб. бот. сад, 1999. 16 с.
- Куперман И.А., Хитрово Е.В. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск: Наука, 1978. 184 с.
- Куперман И.А., Хитрово Е.В., Гордеева Н.И. Структура энергозатрат на функциональный метаболизм у листьев кукурузы // ДАН. 1997. Т. 352. № 4. С. 568–570.
- Куперман И.А., Хитрово Е.В., Гордеева Н.И. Активационная компонента энергозатрат листьев растений // ДАН. 1998. Т. 362. № 5. С. 712–714.
- Куперман И.А., Гордеева Н.И., Хитрово Е.В. Исследование температурной зависимости базового метаболизма у растений с различной требовательностью к теплу // ДАН. 2000. Т. 371. № 2. С. 274–276.
- Куперман И.А., Хитрово Е.В., Гордеева Н.И. Четырехкомпонентная структура метаболизма листьев растений: особенности температурной зависимости компонент // ДАН. 2001. Т. 377. № 3. С. 419–422.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
- Ленинджер А. Основы биохимии. Т. 3. М.: Мир, 1985. 1056 с.
- Работнов Т.А. Луговедение. М.: Изд-во Московского ун-та, 1974. 384 с.
- Семихатова О.А. Эколого-физиологические исследования темного дыхания растений: прошлое, настоящее и будущее // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 15–32.
- Цельникер Ю.А. Адаптация лесных растений к затенению // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 10. С. 1478–1491.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. Кн. 1. М.: Мир, 1982. 416 с.
- Atkin O.K., Evans I.R., Ball M.C., Lambers H., Pons T.L. Leaf respiration of snow gum in the light and dark // Plant Physiol. 2000. Т. 122. № 3. P. 915–923.
- Zaragoza-Castells J., Sanchez-Gomez D., Valladares F., Hury V., Atkin O.K. Does growth irradiance affect temperature dependence and thermal acclimation of leaf respiration? Insights from a Mediterranean tree with long-lived leaves // Plant Cell Environ. 2007. Т. 30. № 7. P. 820–833.