

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2009. – Вип. 17, т. 2. – С. 30–36.
Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. – 2009. – Vol. 17, N 2. – P. 30–36.

УДК 582.746.51:581.1(477.63)

М. М. Голикова, І. О. Зайцева

Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ ВИДІВ РОДУ *ACER* В УМОВАХ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

Розглянуто особливості адаптаційних механізмів інтродукованих рослин роду *Acer* L. за умов гідротермічного стресу, в основі якого лежать особливості водного режиму, білкового обміну. Частина видів адаптується, головним чином, за рахунок діяльності білкової системи, решта – внаслідок особливостей морфоструктури листків одночасно з білоксинтетичною системою. Виявлено певну залежність між досліджуваними показниками. Визначено види стійкіші до посушливих умов, які можна рекомендувати для широкого використання в озелененні.

М. М. Голикова, І. А. Зайцева

Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ ВИДОВ РОДА *ACER* В УСЛОВИЯХ СТЕПНОГО ПРИДНЕПРОВЬЯ

Рассмотрены особенности адаптационных механизмов интродуцированных растений рода *Acer* L. в условиях гидротермического стресса, в основе которого лежат особенности водного режима, белкового обмена. Часть видов адаптируется, главным образом, за счет деятельности белковой системы, другие – вследствие особенностей морфоструктуры листьев одновременно с белоксинтетической системой. Выявлена определенная зависимость между исследованными показателями. Определены наиболее стойкие к засушливым условиям виды, которые можно рекомендовать для широкого использования в озеленении.

М. М. Golikova, I. O. Zaitseva

Oles' Gonchar Dnipropetrovsk National University

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL PECULIARITIES OF SPECIES ADAPTATION OF THE GENUS *ACER* UNDER CONDITIONS OF STEPPE DNEPER RIVER REGION

The most important tendencies of adaptation mechanisms were examined under the hydrothermal stress for the representatives of *Acer* L. Water and protein metabolisms were examined. Some species adapt themselves mainly due to activity of the protein system, others conform at the expense of morphological structure of leaves along with the protein synthetic system. Certain dependence between studied parameters was found. The most resistant species to the droughty environment were found. The species can be recommended for an arrangement of green spaces.

Вступ

Адаптація – загальнобіологічна характеристика, яка вказує на ефективність дії захисних механізмів проти пошкоджувального фактора. Таким лімітувальним фактором у степовій зоні є аридність клімату, що виражається у підвищених температурах і недос-

татній кількості опадів у літній період [2]. Унаслідок складних лісорослинних умов видовий склад деревних рослин даного регіону невеликий. Збільшення видового різноманіття деревної флори у степовому Придніпров'ї можливе за рахунок інтродуцентів – рослин інших природних ареалів зростання. Процеси адаптації до несприятливих факторів середовища, притаманні будь-яким рослинам, у тому числі й аборигенним, активізуються при перенесенні рослин у нові умови зростання. При цьому виявляються задіяними попередньо сформовані на структурно-функціональному рівні неспецифічні пристосувальні механізми, які розглядаються як преадаптивні [1].

Важливий адаптаційний елемент в умовах посухи та високих температур – водний режим рослин, у регулюванні якого значна роль належить ксерофітній морфоструктурі листя, рівню оводненості клітин і величині водоутримувальних сил [5; 13]. Останній показник залежить від структурованості протопласта, вмісту гідрофільних колоїдів – розчинних білків. У зв'язку з цим мета роботи – оцінити особливості механізму адаптації деревних рослин місцевих та інтродукованих видів роду *Acer* L. до дії несприятливих гідротермічних умов степового Придніпров'я.

Представники родового комплексу Клен досить перспективні для широкого використання в озелененні [5], але, за винятком декількох найпоширеніших у культурі видів (*A. platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. negundo* L., *A. campestre* L., *A. saccharinum* L.), значна частина представників роду ще не запроваджена в асортимент зеленого будівництва.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводили впродовж вегетаційного періоду 2005 року, який відрізнявся складними погодними умовами з недостатнім вологозабезпеченням і високими температурами (табл. 1).

Таблиця 1

Погодні умови періоду дослідження

Місяць	Середньомісячна температура, °С			Сума опадів за місяць, мм		
	у рік дослідження	норма	різниця	у рік дослідження	норма	різниця
Травень	18,2	16,0	+2,2	15,4	46,0	-30,6
Червень	18,0	19,6	-1,6	103,9	59,0	+44,9
Липень	21,4	21,3	-0,1	54,7	56,0	-1,3
Серпень	22,8	20,6	+2,2	32,3	37,0	+4,7
Вересень	17,9	15,3	+2,6	0,7	37,0	-36,3

Середньомісячна температура у травні, серпні та вересні перевищувала норми на 2,2–2,6 °С, що свідчить про виражену дію перегріву на рослини. У червні спостерігалася максимальна кількість опадів (понад 100 мм), тоді як у травні та вересні їх кількість знизилась до критичного рівня (до 15 мм у травні та майже до 0 мм у вересні, що більше ніж на 30 мм менше норми). Таким чином, за час досліджень спостерігалися два періоди глибокої посухи – у травні та вересні, тобто у ці періоди рослини зазнали максимального гідротермічного навантаження.

Об'єкти досліджень – 10 видів роду *Acer* L. колекції ботанічного саду ДНУ, з яких три види можна вважати аборигенними (*A. platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. campestre* L.), інші інтродуковані з різних регіонів (*A. pseudoplatanus* L. – Європа, Кавказ, *A. semenovii* Rgl. – Середня та Східна Азія, *A. ginnala* Maxim. – Далекий Схід, Китай, *A. monspessulanum* L. – Південна Європа, Середземномор'я, *A. trautvetteri* Medw. – Кавказ, *A. saccharinum* L., *A. negundo* L. – Північна Америка) [4].

Проби листя відбирали раз на місяць із травня по вересень. Особливості динаміки фізіологічних процесів водного та білкового обміну рослин вивчали за показниками оводненості листя [14], вмісту розчинних фракцій білків за методикою Бредфорд [16], а також вивчали показники морфоструктури листя – розвиток поверхні (РП) [8], який визначали як відношення площі листка (см²) до ваги сирої маси листка (г).

Результати та їх обговорення

Критерій успішності інтродукції рослин у степову зону – їх адаптація до ксеротермічних факторів середовища (підвищених температур і низького рівня водозабезпечення). Важливий механізм – здатність утримувати воду у тканинах листя, тобто підтримувати високий рівень оводненості, що необхідно для метаболічних функцій та фотосинтезу [11]. Посухостійкість характеризується здатністю рослини після посухи відновлювати загальний рівень води в організмі або підтримувати його у межах порогового рівня.

Дослідження динаміки водонасиченості впродовж вегетації дозволило простежити вміст води у листках у періоди недостатнього вологозабезпечення та підвищених температур (травень, вересень), за оптимальних умов температури та зволоження (червень, серпень), виявити певні закономірності.

У період активної вегетації кленів (травень) спостерігається максимальний вміст води в листках, що в цілому характерно для молодих тканин. У цей час недостатнє вологозабезпечення (15 при нормі 46 мм) не спричиняє негативного впливу на водообмін досліджених видів. Певну роль у цьому відіграє глибока коренева система кленів як деревних рослин. Вже на початку вегетації відзначається різниця між видами кленів (рис. 1).

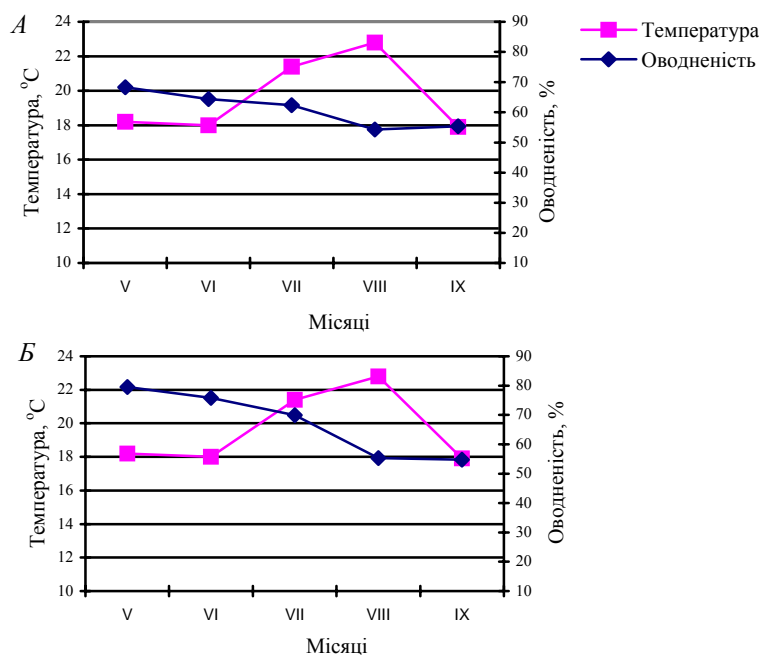


Рис. 1. Залежність оводненості листя *Acer platanoides* L. (А) і *A. monspessulanum* L. (Б) від температури

Найбільший вміст води у листі (77–79 %) мають *A. monspessulanum* L., *A. trautvetteri* Medw., *A. pseudoplatanus* L. та *A. negundo* L. (І група). Менший вміст води мають *A. tataricum* L., *A. semenovii* Rgl., *A. ginnala* Maxim., *A. platanoides* L. (ІІ група) з

рівнем оводненості листя 61–69 %. *A. campestre* L., *A. saccharinum* L. з показниками 73 та 71 % відносимо до проміжної групи із середнім початковим рівнем оводненості листя. У цілому такий розподіл видів відповідає екологічним умовам їх природного місцезростання [10] і збігається з існуючими положеннями у фізіології водообмінних процесів, згідно з якими більший рівень оводненості тканин листя за умов достатнього вологозабезпечення характерний саме для мезофітних рослин.

Відомо, що *A. pseudoplatanus* L. менш посухостійкий, ніж *A. platanoides* L. Це пов'язано з його природним екотопом. У першого виду спостерігається різке зниження початково високого вмісту води в листі (з 76 до 62 %), що може вказувати на нижчий рівень адаптаційних можливостей порівняно з *A. platanoides* L. Крім того при зниженні вмісту води у листі *A. pseudoplatanus* L. простежується зниження вмісту водорозчинних фракцій білка, тоді як стійкіший вид поступово під дією стресового фактора накопичує білкові молекули.

A. trautvetteri Medw. зростає на Кавказі в умовах достатнього вологозабезпечення. Це підтверджується високим початковим рівнем води у листі даного виду (76 %). Стресові умови даного району інтродукції цей вид переживає за рахунок накопичення білків і, як наслідок, утворення колоїдно зв'язаної води (вміст білка у серпні досягає 1,04 мг/г сухої речовини), менше – за рахунок механічних тканин листя. Показник розвитку поверхні знижується з 76,9 та 74,9 см²/г у періоди з оптимальними температурами та рівнем вологозабезпеченості до 43,9 та 46,4 см²/г у періоди гідротермічного стресу.

Щодо видів із низьким вмістом води – всі вони (крім *A. platanoides* L.) – представники однієї секції *Trilobata* і займають посушливі райони Європи (*A. tataricum* L.), Далекого Сходу (*A. ginnala* Maxim.), Середньої Азії (*A. semenovii* Rgl.). Ці види досить цікаві за показниками білкового обміну. На початку вегетації вміст білка у них на середньому (*A. tataricum* L. – 0,90, *A. ginnala* Maxim – 0,73 мг білка/г сухої речовини) і навіть низькому рівні (*A. semenovii* Rgl. – 0,60). У подальшому простежується зниження вмісту білка у листі з подальшим його підвищенням у стресові періоди (серпень, вересень) до початкового рівня (*A. tataricum* L.) або навіть перевищення його у декілька разів (*A. semenovii* Rgl. – до 1,51 мг білка/г сухої речовини). При цьому рівень оводненості у період посухи стабілізується.

У червні–липні в усіх видів відзначається зниження оводненості листя: найзначніше (на 14–18 %) у *A. pseudoplatanus* L., *A. tataricum* L., *A. campestre* L., *A. semenovii* Rgl. Зважаючи, що в цей час були близькі до норми величини температури та опадів, можна вважати, що зменшення оводненості – характерне для ксерофітних видів фізіологічне явище. Інша група видів за таких самих умов зберігає високий рівень оводненості, що вказує на їх мезофітні властивості (*A. negundo* L., *A. trautvetteri* Medw., *A. monspessulanum* L.).

До дії підвищених температур, які спостерігалися у серпні, частина видів виявилася нечутливою; рівень оводненості листя майже не змінився і навіть дещо підвищився (*A. pseudoplatanus* L., *A. tataricum* L., *A. campestre* L., *A. semenovii* Rgl., *A. ginnala* Maxim.). Одночасно у цих видів значно зростає вміст білка, за рахунок чого і може утримуватися вода у тканинах листка, тобто збільшується водоутримувальна здатність тканин. Реакція інших видів (які показали високий рівень оводненості на початку вегетації) на перегрів проявилася у суттєвому зниженні оводненості (*A. platanoides* L., *A. monspessulanum* L., *A. trautvetteri* Medw., *A. saccharinum* L., *A. negundo* L.). При подальшому розвитку гідротермічного стресу (у вересні) у цих видів оводненість не змінюється на фоні зростання кількості білків, що може бути результатом дії активних адаптивних процесів. Така стабілізація за умов посухи у вересні

(температура вище за норму на 2,6 °С за повної відсутності опадів протягом 1,5 місяця) вказує на існування захисного механізму збереження води у листі у зв'язаному стані [3; 12; 13]. Така вода (симпластична) є колоїдно зв'язаною у гідратних оболонках біополімерів цитоплазми [7; 11]. Білки утворюють комплекси з молекулами води, переводячи її у зв'язаний стан, підтримують структуру та цілісність клітинної мембрани. Крім того, вплив водного стресу проявляється у змінах білкового метаболізму.

У видів із ксерофітними властивостями адаптація виражена через зниження вмісту води у листках до 52–57 % зі значним підвищенням вмісту білків.

Загалом аналіз динаміки вмісту білка у листі показав, що максимальна кількість білка міститься у листі більшості видів під час осінньої посухи (від 0,69 мг білка/г сухої речовини у *A. monspessulanum* L. до 1,51 у *A. semenovii* Rgl.) та весняної посухи (від 0,8 у *A. campestre* L. до 0,9 у *A. tataricum* L.) (рис. 2).

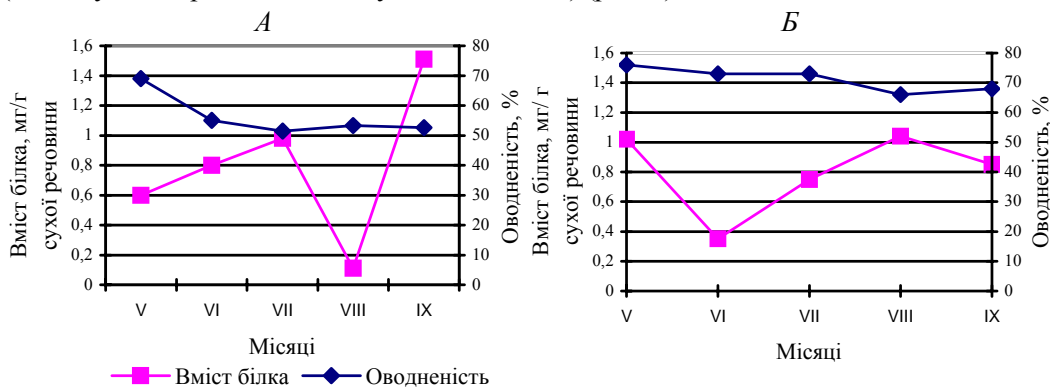


Рис. 2. Динаміка вмісту білка та оводненість листя *Acer semenovii* Rgl. (А) та *A. trautvetteri* Medw. (Б)

Така динаміка вказує на підвищення активності білоксинтетичної системи, що необхідно для збереження життєздатності рослини. Це може відбуватися за рахунок стабілізації водного режиму шляхом утворення колоїдно зв'язаної води, яка краще утримується рослиною, та за рахунок включення білків (у тому числі захисних білків теплового шоку) у метаболізм.

Таким чином, зростання вмісту розчинних фракцій білка при зниженні загально-го рівня оводненості листя вказує на захисну роль білкової системи під час впливу гідротермічних факторів. Захисна дія білкових молекул може мати різний характер. Під впливом посухи можуть посилюватися гідролітичні процеси (протеоліз тощо). Це призводить до зниження кількості високомолекулярних білків [6], що ми спостерігаємо у більшості видів у травні. У подальшому відмічається поступове зростання вмісту білка у листі досліджуваних видів. Це вказує на активізацію процесів синтезу білкових молекул. Відбувається накопичення захисних білків як захисна реакція підготовки до посушливих умов літнього періоду. Як показали дослідження, максимум білка у листі спостерігається під час посухи з підвищеними температурами та недостатнім зволоженням (див. табл. 1).

Зіставлення величин оводненості листя і температури показало, що для більшості видів існує зворотна залежність цих показників (див. рис. 1).

Окремо слід відзначити два види, що значно відрізняються за загальним рівнем оводненості, але подібні за своєю здатністю підтримувати її з незначними коливаннями весь період вегетації. Це *A. ginnala* Maxim. із низьким вмістом води, який коливається в межах 56–64 % і *A. negundo* L. із високим вмістом води (71–78 %). Вміст білків на почат-

ку вегетації обох видів близький за значенням (0,73 та 0,79 мг білка /г сухої речовини відповідно). Поступове зниження у червні–липні змінюється зростанням вмісту розчинних фракцій білка до 0,77 і 0,79 у серпні та до 1,09 і 1,18 мг білка /г сухої речовини у вересні. Незважаючи на належність *A. ginnala* Maxim. і *A. negundo* L. до різних екологічних груп (ксерофітної та мезофітної відповідно), вони мають подібну здатність до стабілізації рівня оводненості протягом усього періоду вегетації, близькі за значенням показники вмісту білка в листках. Різняться ці види за показниками розвитку поверхні: у *A. ginnala* Maxim. вони вищі, ніж у *A. negundo* L. У зв'язку з цим можна зазначити, що *A. negundo* L. набуває ксерофітних властивостей за рахунок морфоструктури листка.

Регулювання водного балансу, крім збереження води у зв'язаному стані за рахунок біополімерів, залежить і від морфоструктури листової пластинки. Особливості структурно-морфологічної будови листя оцінювали за показником розвитку поверхні (РП). Невисокі значення РП свідчать про більшу щільність листової пластинки, зумовлену такими анатомо-морфологічними особливостями, як розвиток механічних і покривних тканин, кутикули, збільшення стовпчастої паренхіми та інших ознак ксероморфності листя, а також (може бути) – значним вмістом води у тканинах (ознаками сукулентності листя). Усі ці ознаки характеризують здатність рослин переносити посушливі умови [7].

Динаміка коливань показника всіх видів має подібний характер: простежується зростання РП у червні–липні та зниження його у стресовий період (вересень), хоча самі величини показника значно різняться (рис. 3).

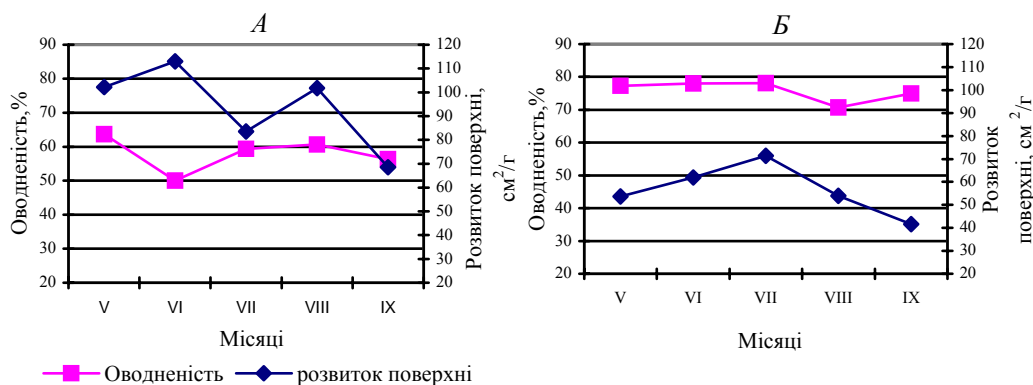


Рис. 3. Показники розвитку поверхні та оводненості листя на прикладі *A. ginnala* Maxim. (А), *A. negundo* L. (Б)

Таким чином, будова листя *A. negundo* L. наближається за своєю структурою до ксероморфного типу. Це вказує на значну роль морфоструктури листя у процесі адаптації до ксеротермічних умов, що склалися в природному ареалі. У цілому показник РП характеризує залежність видів кленів від зволоження та підтверджує їх належність до певної екологічної групи з мезофітними чи з ксерофітними властивостями.

Висновки

Білкова система як основний фактор механізму адаптації видів кленів до посухи відіграє значну роль в активізації пристосувальних реакцій до ксеротермічних умов степового Придніпров'я, про що свідчить помітне зростання вмісту білка у стійких видів у період посухи. Рівень водонасиченості листя – критерій стійкості рослин до гідротермічного стресу.

Виявлено існування різних стратегій адаптивних реакцій у різних за посухостійкістю видів. У видів, що зростають природно у посушливих умовах (*A. ginnala* Maxim., *A. tataricum* L., *A. semenovii* Rgl., *A. campestre* L.), стійкість до гідротермічного стресу зумовлена головним чином білковою системою, яка виконує захисну функцію та підтримує водоутримувальну здатність тканин листя. В адаптивних реакціях групи мезофітних видів (*A. platanoides* L., *A. negundo* L., *A. saccharinum* L., *A. pseudoplatanus* L., *A. monspessulanum* L.) більшого значення набуває морфоструктура листя та мобілізація активності білоксинтезувальної системи.

У ході роботи виявлено стійкіші види кленів, які можуть бути рекомендовані для широкого використання в озелененні в умовах степового Придніпров'я. Перспективними для впровадження в культуру є *A. semenovii* Rgl. та *A. ginnala* Maxim.

Бібліографічні посилання

1. Андреев Л. Н. Физиологические аспекты устойчивости растений к абиотическим и биотическим факторам при интродукции растений // Бюллетень ГБС. – 1992. – Вып. 166. – С. 18–22.
2. Бучинский И. Е. Климат Украины. – Л. : Госметиздат, 1960. – С. 96–105.
3. Гусев Н. А. Исследование водоудерживающей способности клеток листьев в связи с действием засухи / Н. А. Гусев, Т. М. Белькович // Физиологические механизмы адаптивных реакций растений. – Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1987. – С. 3–57.
4. Дендрофлора України. Дикорослі й культивовані дерева й кущі. Покритонасінні // М. А. Кохно, Н. М. Трофименко, Л. І. Пархоменко та ін. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – Ч. 2. – 715 с.
5. Зайцева І. О. Динаміка водообмінних процесів видів роду *Acer* L. у зв'язку з їх посухостійкістю // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2004. – Т. 1. – С. 54–61.
6. Зайцева І. А. Водный баланс растений семейства Saxifragaceae в условиях степного Приднепровья // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2006. – Т. 2. – С. 72–79.
7. Зайцева І. А. Показатель развития поверхности листьев при оценке устойчивости растений-интродуцентов // Сучасні проблеми фізіології та інтродукції рослин. Матер. Всеукр. наук.-практ. конф. – Д. : РВВ ДНУ, 2007. – С. 50.
8. Зайцева І. А. Сезонная динамика накопления белков и устойчивость *Koelreuteria paniculata* Laxm. в условиях степного Приднепровья // Интродукция та захист рослин у ботанічних садах та дендропарках. Матер. міжнар. наук. конф. – Донецьк, 2006. – С. 233–237.
9. Косаківська І. В. Роль білків та фітогормонів у загальній стратегії адаптації до стресів // Фізіологія та біохімія культурних рослин. – 2003. – Т. 35, № 6. – С. 517–525.
10. Лыпа А. Л. Интродукция и акклиматизация древесных растений на Украине. – К. : Вища школа, 1978. – 109 с.
11. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин. – К. : Либідь, 2005. – 808 с.
12. Петровская-Баранова Т. П. Физиология адаптации и интродукция растений. – М. : Наука, 1983. – 151 с.
13. Плюто К. Б. Про деякі показники водного режиму кленів у зв'язку з їх посухостійкістю // Український ботанічний журнал. – 1975. – Т. 32, № 4. – С. 32–37.
14. Практикум по физиологии растений / Под ред. Н. Н. Третьякова. – М. : Агропромиздат, 1990. – 273 с.
15. Шматько І. Г. Устойчивость растений к водному и температурному стрессам / И. А. Григорюк, О. Е. Шведова. – К. : Наукова думка, 1989. – 224 с.
16. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. – 1976. – Vol. 72. – P. 248–254.

Надійшла до редколегії 01.04.2009