

УДК 581.133

К ОСОБЕННОСТЯМ ИЗМЕНЕНИЙ ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЗРЕЛЫХ ЛИСТЬЕВ ЛИПЫ СЕРДЦЕВИДНОЙ В ЕСТЕСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ КРАСНОСАМАРСКОГО ЛЕСА¹

© 2006 Л.М. Кавеленова, Ю.А. Куриленко, Ю.В. Смирнов²

В статье рассматриваются связанные с особенностями погодных условий колебания параметров водного режима, содержания свободных аминокислот, фотосинтетических пигментов и зольных веществ в достигших зрелости листьях липы сердцелистной из различных лесных биотопов Красносамарского лесного массива.

Введение

Древесные растения, формирующие естественные лесные насаждения в условиях лесостепи и особенно степи Среднего Поволжья, сталкиваются в своем развитии с отчетливо выраженной изменчивостью погодных условий. Причинами этого является ярко выраженная континентальность, выражающаяся в быстрой смене зимних температур летними, недостатке атмосферных осадков, высокой сухости воздуха, повышенной температуры воздуха летом с суховеями и низкой – зимой [1]. Несхожесть условий сменяющих друг друга вегетационных периодов проявляется в нерегулярном чередовании засушливых и жарких и, напротив, обильных осадками и прохладных сезонов [2]. Зачастую сами колебания погодных условий в пределах недель и месяцев одного вегетационного периода становятся фактором, вызывающим стрессовые реакции у высших растений. В то же время адаптивные возможности древесных растений, эволюционно приспособившихся к местным условиям, позволяют им устойчиво переносить воздействие высоких и низких температур, дефицит влаги, воздушную засуху и суховеи [1, 2].

Как известно, древесные растения умеренной зоны, характеризуясь отчетливо выраженной сезонной ритмикой жизнедеятельности, согласуют с периодической сменой времен года сезонную активность, рост, фазы развития, цветение и формирование плодов [3, 4]. Важнейшие эколого-биохимические показатели

¹ Статья представлена доктором биологических наук профессором Н.М. Матвеевым.

² Кавеленова Людмила Михайловна, Куриленко Юлия Александровна, Смирнов Юрий Владимирович, кафедра экологии, ботаники и охраны природы Самарского государственного университета (biotest@ssu.samara.ru), 443011, г. Самара, ул. Акад. Павлова, 1.

ведущих тканей растений имеют определенный характер динамики в пределах вегетационного периода. Так, количество фотосинтетических периодов возрастает от начала к середине периода вегетации, некоторое время поддерживается на этом уровне, затем снижается до минимума в начале осени [5]. Многие показатели листовой массы имеют также суточные колебания. Однако листья, как наиболее пластичные и участвующие в обеспечении адаптивных реакций органы растений, изменяют содержание воды, важнейших биологически активных веществ, ассимилятов в соответствии с изменениями внешних условий, причем эти изменения изучены недостаточно. В то же время именно они, вероятно, могут обеспечивать адаптацию растений к природным условиям лесостепи и степи, подстраивая структурно-функциональное состояние листьев к условиям протекания фотосинтеза.

В данном сообщении будут представлены материалы, относящиеся к картине динамики ряда экофизиологических показателей взрослых листьев липы сердцевидной в изменчивых погодных условиях (конец июня – июль 2005 г.) в трех модельных насаждениях Красносамарского лесного массива.

Методика работы

Полевые исследования осуществлялись нами в составе экспедиции Самарского государственного университета в июне – июле 2005 года в Красносамарском лесничестве, которое находится в долине реки Самара и занимает долинно-террасовый ландшафт, то есть состоит из террас (относительно плоских, вытянутых параллельно реке ступеней, различающихся по высоте своего положения) [6, 7]. Отбор проб листьев липы сердцевидной производился через пятидневные отрезки в конце июня – июле 2005 г. на трех пробных площадях, каждая из которых имеет четкую долговременную маркировку на местности. Модельные насаждения представляли собой липовые дубравы, из которых пробная площадь №7 находится в верхней части переходного от арены к пойме склона, пробная площадь №7а – в средней части переходного от арены к пойме склона, а пробная площадь №8 – в нижней части переходного от арены к пойме склона [6]. В полевых условиях были определены показатели водного режима листьев. В лабораторных условиях высушенная до воздушно-сухого состояния листовая масса после измельчения в лабораторной мельнице была использована для определения содержания свободных аминокислот по Починку, фотосинтетических пигментов спектрофотометрическим методом, золы – методом сухого озоления в муфельной печи.

Схема изменения температуры, влажности воздуха и выпадения осадков в период исследования (рис.1) составлена на основании данных из метеотчетов, которые предоставляются Приволжским УГМС Ботаническому саду Самарского государственного университета.

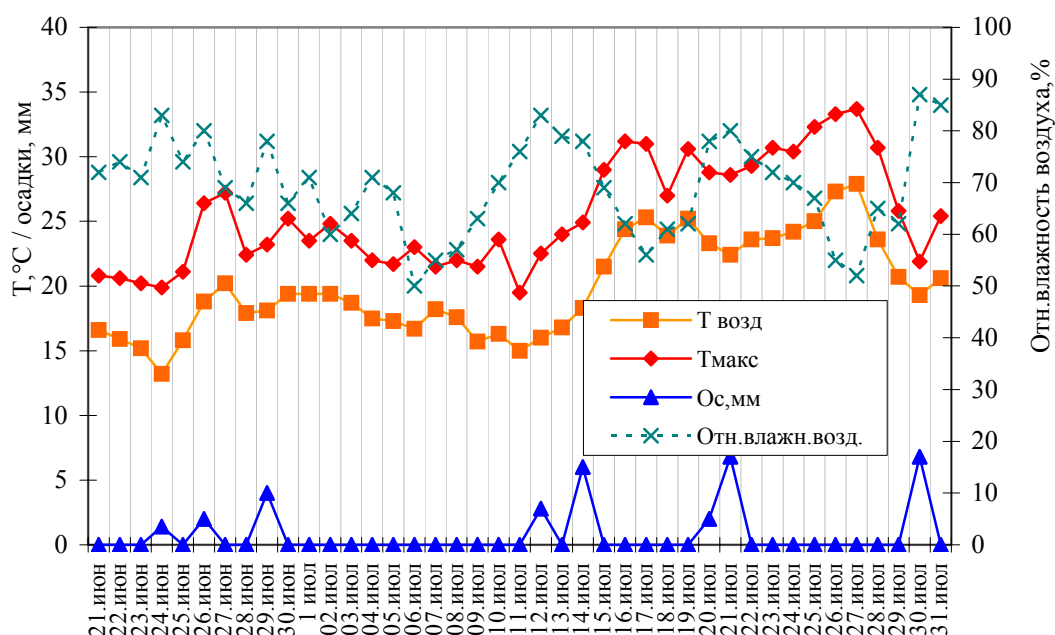


Рис. 1. Особенности метеоусловий за период исследований, июнь-июль 2005 г.

Математическая обработка полученных данных выполнялась на ПК с помощью пакета Excel и включала вычисление общепринятых статистических показателей, в том числе коэффициент вариации, и проведение корреляционного анализа.

Результаты и их обсуждение

Лесные сообщества формируются в климатических условиях, где теплое и относительно влажное лето сочетается с морозной зимой, испаряемость несколько меньше количества выпадающих осадков и период вегетации составляет 5-6 месяцев. В степи же естественные леса произрастают в условиях жаркого лета, морозной зимы, преобладания испаряемости над количеством осадков и продолжительности вегетационного периода в 6-7 месяцев [6, 35]. В условиях недостаточного увлажнения степи основными лесообразующими породами являются растения, которые могут приспособиться к различным условиям увлажнения, а также к почвам различного состава, структуры. Такими породами являются дуб черешчатый, липа сердцевидная, клен остролистный, клен татарский, осина, береза повислая и др.

Анализ особенностей модельных насаждений в Красносамарском лесничестве показал, что почвенные условия и состав травянистой растительности в них были сходными и нормальными для лесных сообществ, различия почвенной среды по основным агрономическим показателям выражены очень слабо (почва

супесчаная, мелкокомковатая, достаточно рыхлая, проницаемая для воды), что создает хорошие условия для вертикального оттока влаги выпавших осадков. Засоление почвенного раствора не было выражено (следовые количества хлоридов, сульфатов, ионов кальция), а его реакция может считаться почти нейтральной, что благоприятно для произрастания древесных растений (рН водной вытяжки 6,83 – 6,95).

Выпадение дождей перемежалось довольно долгими периодами ясной погоды, когда влажность воздуха скачкообразно снижалась, а температурные показатели возрастали. В соответствии с ними изменялась влажность почвы (снижалась в период между дождями), что у древесных растений должно было периодически создавать и увеличивать дефицит влаги и изменять условия протекания фотосинтеза. Так формировались условия для флуктуации эколого-физиологических параметров у зрелых листьев липы сердцевидной в модельных насаждениях Красносамарского лесного массива.

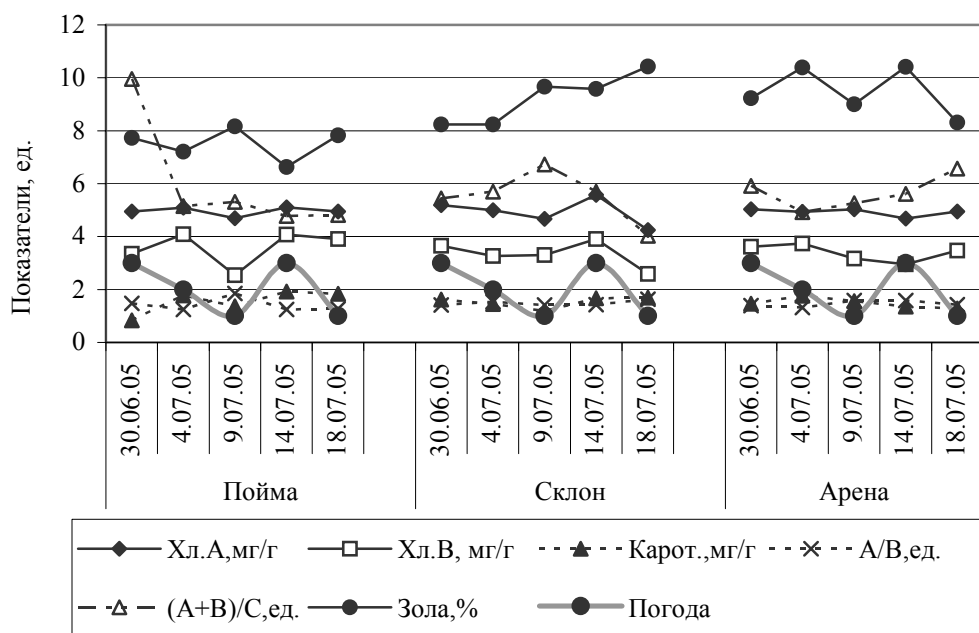


Рис.2. Колебания погодных условий и эколого-биохимических показателей листьев липы сердцевидной в модельных насаждениях Красносамарского лесничества (лето 2005 г.)

Дождливая погода условно оценена в 3 балла, ясная и солнечная – 1 балл. Для всех названных выше эколого-физиологических и биохимических показателей зрелых листьев липы сердцевидной были отмечены более или менее резкие изменения скачкообразного характера, характер которых не совпадал в разных местообитаниях (рис.2, 3). Отметим, что сами уровни значений каждого из показателей (содержание хлорофиллов А, В, каротиноидов, соотношения между ни-

ми, содержание золы, свободных аминокислот, зольных компонентов) были сопоставимыми, но неодинаковыми в насаждениях трех пробных площадей, которые по положению в рельефе мы упрощенно обозначаем как «пойма» (пробная площадь 8), «склон» (пробная площадь 7а) и «арена» (пробная площадь 7). Однако картина динамики могла либо совпадать (для хлорофилла А, общей оводненности, водоудерживающей способности и суточных потерь влаги), либо коренным образом различаться (накопление свободных аминокислот, изменения зольности).

Кроме того, помимо абсолютных изменений содержания тех или иных компонентов в листовой массе, связанных с синтезом новых молекул либо распадом фотосинтетических пигментов, накоплением свободных аминокислот, могли быть также зафиксированы относительные изменения содержания некоторых компонентов. К числу таких ситуаций, как мы полагаем, могли относиться изменения уровня зольности листовой массы, которые большей частью могли быть связаны не столько с поступлением (оттоком) новых неорганических ионов, а сколько со снижением либо увеличением содержания воды в пробах листьев.

Рассмотрев в качестве выборочных совокупностей данные, относящиеся к каждому параметру, мы вычислили значения коэффициента вариации (рис. 4). Это позволило нам установить, что мера стабильности (либо, напротив, варьирования) у различных эколого-физиологических показателей листовой массы липы существенно различалась. Наибольшей стабильностью характеризовались уровень общей оводненности листовых пластинок и содержание хлорофилла А.

Интересно, что при достаточно низкой изменчивости уровня оводненности листьев показатели слагающих ее суточных потерь воды и водоудерживающей способности листьев были высокопластичными. Иными словами, адаптивные изменения показателей водного режима листьев затрагивали перераспределение количества воды во фракциях, различавшихся прочностью связи с биокolloидами клеток. Поддержание стабильного уровня концентрации хлорофилла А, имеющего представительство как в реакционных центрах, так и в антенном комплексе, при большей изменчивости «антенных» хлорофилла В и каротиноидов является выражением поддержания физиологической нормы, необходимой для оптимизации протекания фотосинтеза.

В целом содержание хлорофилла В и каротиноидов обычно более изменчиво, так как первые, синтезируясь в дополнительном количестве, компенсируют недостаточное освещение (поступление световых квантов ниже уровня насыщения), а вторые (каротиноиды), помимо участия в фотосинтезе, выполняют роль важнейших компонентов антиоксидантной системы. Они выступают в качестве эффективной защиты от свободных радикалов, которые неизбежно образуются в результате метаболических реакций не только в листьях, но и в других органах растений (частях цветка, плодах и пр.).

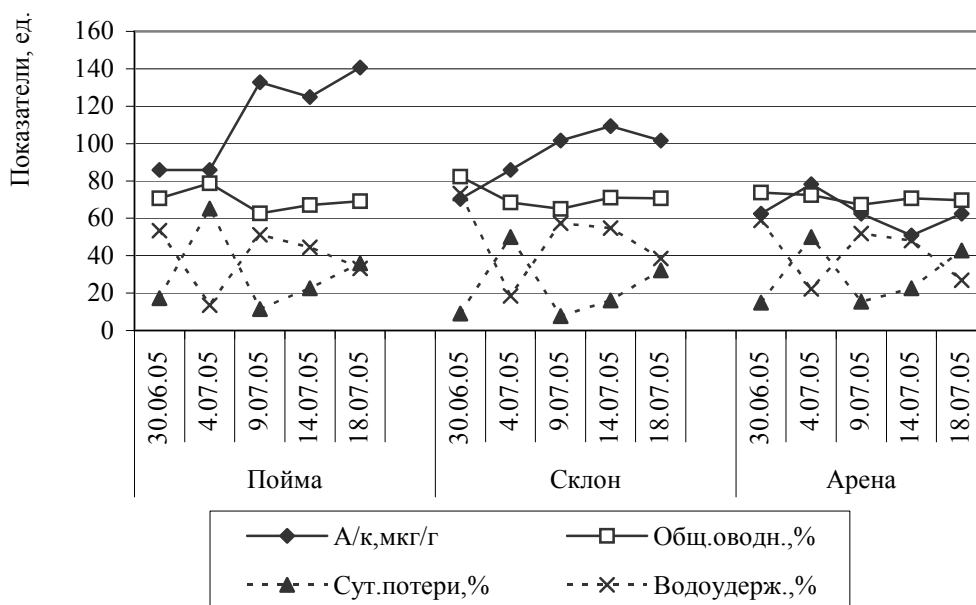


Рис. 3. Колебания погодных условий, показатели водного режима и накопление свободных аминокислот в листьях липы сердцевидной в модельных насаждениях Красносарского лесничества (лето 2005 г.)

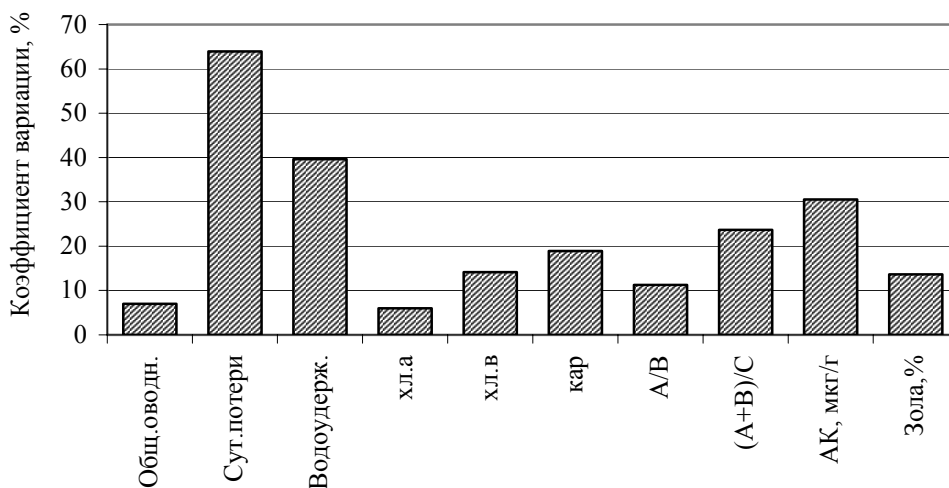


Рис. 4. Оценка показателей варьирования некоторых эколого-физиологических показателей листьев липы в модельных насаждениях (июнь-июль 2005 г.)

Чтобы проанализировать на основании полученных нами данных возможные взаимосвязи между экофизиологическими показателями листового аппарата и влияние на них изменяющегося гидротермического режима в насаждениях, мы

выполнили корреляционный анализ, применив расчет коэффициента парной корреляции для ряда характеристик местообитания и определявшихся параметров биотопа (таблица).

Таблица

Результаты корреляционного анализа влияния погодных и биотопических условий на эколого-физиологические показатели листьев липы

	Погода	T _{макс}	Отн. влажн. возд.	Дата	Биотоп	Хл.а	Хл.в	Кар	А/В	(А+В)/С	А/к	Зола	Общ. оводн.	Сут. потери
Погода	1,00													
T _{макс}	0,17	1,00												
Отн. влажн. возд.	0,73	-0,12	1,00											
Дата	-0,47	0,44	-0,07	1,00										
Биотоп	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00									
Хл.а	0,52	-0,05	0,47	-0,28	-0,05	1,00								
Хл.в	0,41	0,11	0,39	-0,15	-0,18	0,75	1,00							
Кар	-0,02	0,07	0,27	0,30	-0,09	0,22	0,46	1,00						
А/В	-0,29	-0,19	-0,26	0,07	0,11	-0,48	-0,93	-0,43	1,00					
(А+В)/С	0,27	0,03	-0,10	-0,41	-0,11	0,13	-0,02	-0,87	0,03	1,00				
А/к	-0,27	0,03	-0,07	0,37	-0,78	-0,04	0,09	0,31	-0,04	-0,22	1,00			
Зола	-0,10	-0,02	-0,01	0,14	0,69	-0,38	-0,45	-0,09	0,33	-0,18	-0,37	1,00		
Общ. оводн.	0,48	0,24	0,14	-0,45	0,09	0,35	0,45	0,26	-0,44	-0,06	-0,44	-0,06	1,00	
Сут. потери	-0,19	-0,05	0,10	0,10	-0,03	0,00	0,31	0,36	-0,38	-0,26	-0,07	-0,15	0,25	1,00
Водоудерж.	0,33	0,13	-0,06	-0,23	0,06	0,10	-0,19	-0,30	0,27	0,25	-0,05	0,14	0,03	-0,96

Составляя матрицу для расчета коэффициентов корреляции, мы оценивали уровень показателей биотопа с помощью условных кодовых значений (для погоды – величинами от 1 до 3 оценивали характер предшествовавшей данной временной точке погоды, от ясной до дождливой; для даты – величинами от 1 до 5 указывали порядок временной точки, для биотопа – величинами от 1 до 3 указывали положение насаждения в пойме, в склоновой части и на арене). Данные максимальной температуры и относительной влажности воздуха вводили в матрицу в их непосредственной величине. Влияние изменений гидротермического режима (характер предшествовавшей погоды и относительная влажность воздуха) обнаружили влияние на общую оводненность листьев и содержание в них хлорофиллов А и В (значения коэффициентов корреляции 0,48; 0,52 и 0,41 соответственно). Количества хлорофиллов А и В продемонстрировали также

корреляцию среднего уровня с относительной влажностью воздуха. Это вполне логично указывает на возможность пластичных колебаний и содержания влаги, и количества пигментов в листьях в зависимости от характера установившейся погоды. В зависимости от даты (временной точки наблюдения) изменялись общая оводненность листьев, накопление свободных аминокислот и соотношение между количествами зеленых и желтых пигментов. Данные зависимости мы связываем с тем, что в период исследования происходило медленное изменение погодных условий в сторону установления более «летней» жаркой погоды к середине июля, а в листьях это могло означать переход от относительной физиологической молодости в сторону большей зрелости.

Оцененные обобщенно условия биотопа (произрастание в пойме, склоновой или аренной части насаждения) особенно сильно затронули накопление свободных аминокислот ($r = -0,78$) и золы ($r = -0,0.69$), корреляционные связи тесные, обратная и прямая соответственно. Более сильное, подтвержденное корреляционным анализом накопление свободных аминокислот в листьях липы из пойменной части леса, возможно, определяется тем, что на фоне высокой температуры и более высокой влажности воздуха здесь с большей вероятностью развиваются условия, обеспечивающие перегрев листовых пластинок, а в насаждениях на арене лучшая вентиляция насаждений ветром противодействует этому. Различия в накоплении золы подтверждают отмеченный многими авторами факт, что особенности минерального режима листьев зависят от условий произрастания. Среди взаимосвязей между экофизиологическими показателями листьев наиболее тесные отмечены для взаимозависимых величин (количества хлорофилла В, каротиноидов и соотношения пигментов). Связи средней тесноты говорят о том, что формирование «оптимальных» метаболических условий в листьях требует определенного экофизиологического режима как с точки зрения водонасыщения, так и по насыщенности пигментами и другими важными компонентами.

Таким образом, достигшие зрелости листья липы сердцевидной тонко реагируют на флуктуации погодных условий в зависимости от характера биотопа, что обеспечивает устойчивость растений в лесных насаждениях степи в Среднем Поволжье.

Литература

- [1] Природа Куйбышевской области. – Куйбышев: кн.изд-во, 1991. – 461с.
- [2] Кавеленова, Л.М. Временная неоднородность климатических условий лесостепи и ее значение для биомониторинга и интродукции растений/ Л.М. Кавеленова, С.А. Розно //Вестник Самарского государственного университета. – 2002. Специальный выпуск. – С. 156-165.
- [3] Булыгин, Н.Е. Дендрология: учеб. пособие для вузов / Н.Е. Булыгин.– М.: Агропромиздат, 1985. – 280 с.
- [4] Лесная энциклопедия. – М.: оветская энциклопедия, 1986. – Т. 1,2. – 650 с.

- [5] Кавеленова, Л.М. Особенности сезонной динамики водорастворимых фенольных соединений в листьях березы повислой в условиях урбосреды / Л.М. Кавеленова, С.Н. Лищинская, Л.Н. Карандаева // Химия растительного сырья. – Вып. 5 (2001). – №3. – С. 91-96.
- [6] Матвеев, Н. М. Изучение лесных экосистем степного Поволжья: учеб. пособие / Н.М. Матвеев, В.Г. Терентьев. – Куйбышев: Изд-во КГУ, 1990. – 48 с.
- [7] Матвеев, Н. М. Систематический и экоморфный анализ флоры Красносамарского лесного массива в зоне настоящих степей / Н.М. Матвеев, К.Н. Филиппова, О.Е. Демина // Вопросы экологии и охрана природы в лесостепной и степной зонах. – Самара: Изд-во «Самарский университет», 1995. – 228 с.

Поступила в редакцию 25/IX/2006;
в окончательном варианте – 4/X/2006.

FEATURES OF ECOPHYSIOLOGICAL PARAMETERS CHANGES IN MATURE LEAVES OF LIME (*TILIA CORDATA*) IN THE NATURAL PLANTINGS OF THE KRASNOSAMARSKY FOREST³

© 2006 L.M. Kavelenova, Yu.A. Kurinenko, Yu.V.Smirnov⁴

Variations of water regime and some biochemical parameters observed under different weather conditions are discussed for the ripe lime (*Tilia cordata* Mill.) from the different biotopes of Krasnosamarsky forest.

Paper received 25/IX/2006.

Paper accepted 4/X/2006.

³ Communicated by Dr. Sci. (Biology) Prof. N.M. Matveyev.

⁴ Kavelenova Ludmila Mikhailovna, Kurinenko Yuliya Alexandrovna, Smirnov Yuriy Vladimirovich, Dept. of Ecology, Botany and Environmental Protection, Samara State University, Samara, 443011, Russia.