

ИЗУЧЕНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ АСПЕКТОВ АДАПТАЦИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ К СТРЕССОРАМ

В.Т. Попова, А.А.Попова, А.Н. Цепляев, Е.И. Трапезникова

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», Воронеж, Россия

Аннотация. В результате полевых и лабораторных исследований особенностей развития ассимиляционного аппарата дуба черешчатого в разных условиях освещения установлено, что нарушается морфогенез тканей листа. Об этом свидетельствует снижение толщины листовой пластинки при недостатке света, которая происходит за счет уменьшения толщины мезофилла, особенно столбчатого.

Одновременно при затенении идет изменение фотосинтетических единиц, количество которых снижается за счет сокращения числа хлоропластов в каждой клетке столбчатого мезофилла.

Ключевые слова: световой режим, дуб черешчатый, морфогенез, ассимиляционная ткань, эпидермис, мезофилл столбчатый, мезофилл губчатый, хлоропласты, затенение.

STUDY OF THE PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF ADAPTATION OF WOODY PLANTS TO STRESSORS

V.T.Popova, A.A.Popova, A.N.Tseplyaev, E.I.Trapeznikova

Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, Voronezh, Russia

Abstract. As a result of field and laboratory studies of the developmental features of the assimilation apparatus of English oak under different lighting conditions, it was established that the morphogenesis of leaf tissues is disrupted. This is evidenced by a decrease in the thickness of the leaf blade with a lack of light, which occurs due to a decrease in the thickness of the mesophyll, especially the columnar one.

At the same time, when shaded, there is a change in photosynthetic units, the number of which decreases due to a reduction in the number of chloroplasts in each cell of the columnar mesophyll.

Keywords: light regime, common oak, morphogenesis, assimilation tissue, epidermis, columnar mesophyll, spongy mesophyll, chloroplasts, shading.

Введение

Среди многочисленных стрессовых факторов – одно из важнейших мест занимает световой режим. Каждый вид древесных растений имеет свою амплитуду адаптационных способностей, которая в меру потенциальных возможностей растения проявляется весьма различно в разных условиях внешней среды, и, в частности, в разных условиях освещения.

Многочисленными исследованиями было показано, что затенение вызывает значительные изменения в функциональной и структурной деятельности листа, особенно в его ассимиляционной деятельности [1]. Одновременно происходит перестройка анатомической структуры листа, а также изменения в количестве и качестве хлоропластов, в содержании пигментов как в одном хлоропласте, так и в листе в целом [3].

В настоящее время не совсем ясно, каков рецепторный механизм действия света на атомическую структура листа и формирование хлоропластов: этот процесс может идти как через воздействие на пигментную систему, так и через физиологически активные продукты фотосинтетической деятельности [2].

Лесные растительные сообщества относятся к наиболее сложным естественным фитоценозам. Видовое разнообразие растений в лесу, встречающихся определенных В стабильных сочетаниях, приспособляющихся в результате эволюционного процесса к совместному существованию, позволяет предполагать, что при исследовании этих объектов можно встретиться с наиболее широким диапазоном адаптивных реакций растений. Все это свидетельствует о том, что исследования по адаптации и устойчивости древесных растений к внешним неблагоприятным стрессовым воздействиям являются весьма актуальными.

Объекты и методика исследования. В качестве объекта исследования выбран дуб черешчатый (*Quercus robur* L), который относится к основным лесообразующим породам широколиственного леса лесостепной зоны. Практически полное отсутствие дубрав семенного происхождения, неоднократно повторяющиеся за последнее столетие усыхание порослевых, их низкая продуктивность и устойчивость к энтомо- и фитовредителям, отсутствие благонадежного подроста все это свидетельствует об актуальности исследования данной породы.

Экспериментальные исследования проводились в насаждениях Правобережного лесничества Учебно-опытного лесхоза ВГЛТА. Объектом исследования служила крона взрослых деревьев дуба черешчатого, растущая в разных условиях освещения. С этой целью в течение вегетационного периода были отобраны листья дуба черешчатого, находившиеся в разных условиях освещения. Исследования проводили как в полевых, так и в лабораторных условиях

По каждому варианту опыта были заложены три повторности, с каждой из которых отбирались по три образца.

При изучении анатомических показателей проводили по 20 30 измерений для статистической обработки.

Помимо функциональных изменений, связанных с дозированием света, фиксировались последствия недостатка света в структурной организации листа. Для этого изучалось анатомическое строение листа и его отдельных тканей.

На микротоме изготавливались поперечные срезы листьев, которые изучали по общепринятой методике (Прозина, 1960).

Результаты исследований. Ослабление фотосинтетической активности при затенении связано с дефектами фотосинтетического аппарата, возникающими при формировании листа в условиях недостаточной освещенности.

В таблице 1 отражена толщина листовой пластинки дуба черешчатого, сформированной при различном поступлении света.

Таблица 1.

Толщина листовой пластинки дуба черешчатого, сформированной при различном поступлении света, мкм

Падающая радиация , % затенения	Толщина листовой пластинки ,мкм
0	280,0
40	205,5
60	161,7
80	121,5
НСР 0,05	21,7

Из таблицы 1 видно, что по мере уменьшения поступления света, лист истончался у всех исследованных вариантов. Такой процесс наблюдался уже со снятия 40% радиации, хотя в этом случае снижение толщины листовой пластинки не очень велико 10-16%. При сокращении поступления солнечной радиации более, чем вдвое проявляется резкая чувствительность вариантов листьев к недостатку света (у листьев дуба черешчатого толщина листа снижается на 24-27%). Аналогичное снижение толщины листовой пластинки происходило и при сокращении падающей радиации на 60%, а при явном недостатке света (затенение до 80%) толщина листа уменьшилась почти вдвое и составляет 45-50% от контроля.

Подробный структурный анализ всех тканей листа при разной освещенности показал, что размеры клеток всех изучаемых тканей изменяются в зависимости от уровня света.

Клетки эпидермиса у листьев дуба черешчатого с криволинейными или волнистыми стенками. Естественно, что максимальных размеров эпидерма достигает в контрольном варианте, где наблюдается наиболее благоприятный световой режим. Ухудшение условий освещения сказывается на размерах как верхней, так и нижней эпидермы, что отражено в таблице 2.

Таблица 2.

Влияние уровня освещения на морфогенез листа дуба черешчатого

Варианты опыта	Падающая радиация,%затенения			
	0	40	60	80
Толщина эпидермы ,мкм				
Верхняя	13.1+0.7	7.3+-0.6	6.8+-0.2	6.7+-0.3
Нижняя	9.5+-0.5	6.9+-0.4	6.3+-0.3	6.2+-0.4
Толщина мезофилла мкм				
Столбчатый	35.9+-0.6	24.1+-0.6	12.7+-0.3	12.8+-0.3
Губчатый	39.0+-0.9	34.8+-0.6	17.3+-0.6	17.1+-0.8

Как видно из таблицы 2, у листьев дуба черешчатого уменьшение интенсивности освещения уже на 40% вызвало резкое снижение размеров клеток, особенно верхней эпидермы, толщина которой в опытном варианте составляла всего 55% от контроля, уменьшаясь с 13,1 до 7,3 мкм. Толщина клеток нижней эпидермы снижалась примерно на 30%, т.е. в меньшей степени. Дальнейшее падение уровня солнечной радиации уже мало влияло на размеры как верхней, так и нижней эпидермы.

Как было установлено, уменьшение общей толщины листовой пластинки у дуба при изменении светового режима, обусловлено в основном с уменьшением толщины мезофилла, как столбчатого, так и губчатого, что отражено в таблице 2.

Анализируя данную таблицу, можно отметить, что снижение уровня падающей радиации до 40% приводило уже к заметному уменьшению толщины, особенно столбчатого мезофилла, который как известно, в большей степени реагирует на недостаток света [Раскатов, 1979]. Его величина в этом варианте составляла примерно 65% от контроля. Губчатый мезофилл изменялся в значительно меньшей степени.

Особое значение для функциональной деятельности листа имеет сокращение мезофилла как столбчатого, так и губчатого. Известно, что этим тканям присуща физиологическая специализация в листе. Основная фотосинтетическая деятельность листа связано со столбчатой тканью, для которой характерен более высокий уровень синтез белка. Это обуславливает рост клеток и новообразование пластид на протяжении всего периода роста листа. В губчатой ткани эти процессы прекращаются рано. Губчатая паренхима преимущественно специализированна на транспортировании ассимилятов из листа. При поступлении на листовую поверхность чуть меньше половины падающей радиации толщина губчатого мезофилла, у дуба черешчатого, уменьшилась на 16 17%. При затенении на 60% произошло еще более заметное снижение толщины губчатого мезофилла на 27-30%. Явный дефицит света способствовал дальнейшему истончению губчатого мезофилла.

Особенно большое влияние недостаток света оказывает на толщину столбчатого мезофилла. При сокращении светового потока на 40% толщина у листьев дуба черешчатого уменьшается на 30%. При поступлении на листовую поверхность меньше половины светового потока толщина столбчатого мезофилла уменьшилась вдвое, а при сильном затенении (около 80%) составляла всего 30-40% от контроля.

Изменение толщины мезофилла можно, по-видимому, считать биологической реакцией листьев не недостаток света, так как такая зависимость характерна не только для дуба черешчатого, но и для других древесных растений липы, клена остролистного и березы пониклой [28,29,49].

Приведенные данные позволяют сделать вывод, что степень развития мезофилла как столбчатого, так и губчатого в процессе роста листа зависит от освещенности и представляет собой один из количественных факторов, являющихся причиной снижения ассимиляционной деятельности.

Вместе с сокращением мощности слоя клеток столбчатого мезофилла идет уменьшение и их фотосинтетических единиц, количество которых снижается не только за счет изменения слоев, но и за счет сокращения числа хлоропластов в каждой клетке столбчатого мезофилла, что отражено в таблице 3.

Таблица 3.

Количество хлоропластов в клетке столбчатого мезофилла дуба черешчатого (2006 г.)

Показатели	Падающая радиация % затенения				НСР 0.05
	0	40	60	80	
Количество хлоропластов шт	16.3	11.5	7.1	6.0	12
% от контроля	100	71	44	37	

Как видно из таблицы 3 относительно стабильно количество хлоропластов лишь при сокращении падающей радиации до 0% (16,3). Снижение падающей радиации на 60% приводило к уменьшению их почти на 30%. При затенении листовой поверхности на 80% количество хлоропластов уменьшилось в 2,7 раза

Заключение

Полученные данные по анатомическим особенностям развития ассимиляционной аппарата дуба черешчатого свидетельствуют о его значительной реакции на различный световой режим, которая проявляется в следующем: нарушается морфогенез тканей ассимиляционного аппарата: резко снижается толщина листовой пластинки при затенении, за счет уменьшения толщины мезофилла, особенно столбчатого. Изменяется толщина эпидермы, как верхней, так и нижней, хотя и в меньшей степени.

Вместе с сокращением мощности слоя столбчатого мезофилла идет изменение и их фотосинтетических единиц, количество которых снижается не только за счет изменения слоев, но и за счет сокращения числа хлоропластов в каждой клетке столбчатого мезофилла.

Список литературы

1. Гостев В. Ф., Юскевич Н. Н. «Проектирование садов и парков». М., 1991.
2. Колесников А.И. Декоративная дендрология М.: Лесная промышленность, 1974. — 704 с.

3. Конозян В.Ф. Оценка видового состава древесных растений в ландшафтах Павловского парка. Санкт-Петербург. Лесной журнал, 2017, №5, с. 82-89.

References

1. Gostev V.F., Yuskevich N.N. "Designing gardens and parks." Moscow, 1991.
2. Kolesnikov A.I. Decorative dendrology.: Forestry Industry, 1974.—704p.
3. Konozyan V.F. Assessment of the species composition of woody plants in the landscapes of the Pavlovsky Park. Saint-Petersburg. Lesnoy zhurnal, 2017, No. 5, pp. 82-89.