

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск 158



МОСКВА

«НАУКА»

1990

В выпуске помещены материалы, подводящие итоги интродукции растений дендрофлоры США в Москве, пиретрума Келлера на Алтае, видов дейции в Донбассе, анализируются таксономический состав древесных коллекций БИН АН СССР, самосев дальневосточных растений в Москве, изменчивость шишек и семян лиственницы Сукачева, флора заповедной степи Аскания-Нова. Даны критический обзор европейских аконитов и описание гибридного коровяка из Крыма. Исследованы адаптационные возможности мяты, изменение объема и фотоактивной поверхности хлоропластов в связи с газостойчивостью растений, морфология всходов сумаховых, особенности опыления жимолостей. Помещена информация о конференциях, симпозиумах, сессии Совета ботанических садов Северного Кавказа, о Сибирском ботаническом саде Томского государственного университета.

Выпуск рассчитан на интродукторов, флористов, систематиков, специалистов по анатомии, физиологии и биохимии.

Ответственный редактор

член-корреспондент АН СССР *Л. Н. Андреев*

Редакционная коллегия:

*В. Н. Былов, В. Н. Ворошилов, Б. Н. Головкин (зам. отв. редактора),
Г. Н. Зайцев, И. А. Иванова, Э. Е. Кузьмин, В. Ф. Любимова, Л. С. Плотникова,
Ю. В. Синадский, А. К. Скворцов, В. Г. Шатко (отв. секретарь)*

Рецензенты:

Н. В. Трулевич, Е. Б. Кириченко

УДК 581.4:581.11:581.5

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ОБЪЕМА И ФОТОАКТИВНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ХЛОРОПЛАСТОВ В СВЯЗИ С ГАЗОУСТОЙЧИВОСТЬЮ РАСТЕНИЙ (по данным информационной системы)

*Е. А. Сидорович, Н. В. Гетко, В. Л. Бурганский,
С. А. Алексейченко*

Спектр структурных изменений клетки при различных внешних воздействиях может касаться как ее морфологии, так и внутренней организации. В целом изменениям макроструктуры листа, происходящим, например, под влиянием токсичных аэрозолей, предшествуют изменения в ультраструктуре клетки. Так, даже при кратковременной газации сернистым газом двух- и трехлетних саженцев хвойных пород (*Picea abies* (L.) Karst., *Pinus silvestris* L.) в ультраструктуре цитоплазмы обнаруживаются сильные изменения, развивающиеся в определенной последовательности [1]. Прежде всего они появляются у митохондрий, матрикс которых просветляется, число крист уменьшается, а полости их суживаются. Параллельно с этими изменениями в цитоплазме возникает большое число пузырьков, образующихся в результате фрагментации эндоплазматического ретикулума. Одними из последних органелл разрушаются хлоропласты. При этом первоначально происходит набухание тилакоидов, а затем наступает деградация всей ламеллярной системы пластид. Аналогичные данные были получены ранее [2, 3].

Известно, что хлоропласт представляет собой клеточную органеллу с чрезвычайно высокой степенью надежности (превышающей надежность самой клетки), которая обеспечивается определенными структурными особенностями оболочки и мембранных систем, а также присущими хлоропласту свойствами самосборки мембранных элементов после повреждающего действия [4].

Постоянное присутствие в атмосфере промышленных регионов фитотоксичных примесей приводит к необходимости формирования у растений такой структуры листа, которая позволяет сохранить в этих условиях относительное равновесие фотосинтетического аппарата. В процессе адаптации участвуют многие параметры, однако ведущим звеном следует считать изменение фотоактивной поверхности, регулируемой числом и размерами хлоропластов, а следовательно, и концентрацией пигментов в фотосинтетических мембранах, ибо только максимально развитая фотоактивная поверхность листа обеспечивает наиболее высокие скорости фотосинтетического транспорта электронов в хлоропластах и накопление листьями органического вещества [5]. Любые изменения объема и структуры хлоропластов, вызванные факторами среды, отражают характер

протекающих в них биохимических реакций. Так, например, в условиях недостаточного водообеспечения листа эти изменения близки по характеру к изменениям скоростей реакции Хилла и фотофосфорилирования [6]. При этом увеличение объема сопровождается снижением скорости фотофосфорилирования и возрастанием скорости фотовосстановления кислорода.

Мы исследовали некоторые морфологические характеристики хлоропластов у ряда интродуцированных пород (*Acer platanoides* 'Schwedleri', *Betula populifolia* Marsh., *Picea canadensis* Britt., *P. pungens* 'Glauca', *P. schrenkiana* Fisch. et Mey.) в ответ на экстремальное воздействие токсичными серосодержащими газами: SO_2 и смесью $\text{SO}_2 + \text{H}_2\text{S}$ в условиях модельного эксперимента с двух- и трехлетними саженцами. Примененные концентрации газов (2—3 мкг/л для листовых и 0,5—0,6 мкг/л для хвойных пород, время экспозиции — 3 мин.) вызвали различные внешние признаки повреждения ассимиляционного аппарата у чувствительных видов — от незначительного хлороза до побурения и опадения листьев и хвои.

Пробы листьев и хвои отбирали дважды — спустя 3 и 30 дней. Для анализа брали хвою (неповрежденную) и листья с трех моделей каждого вида. Измерения и подсчеты хлоропластов проводили на срезах листьев, помещенных в глицерин. Число хлоропластов в палисадной паренхиме фиксировали на поперечных, а в губчатой — на тангентальных срезах листьев [5, 7] при увеличении в 600 раз под микроскопом марки 'Amplival'. Повторность измерений 50-кратная. Длину хлоропластов измеряли по продольной, ширину — по поперечной оси, а высоту определяли на хлоропластах, прилежащих к краю клеточной мембраны. Объем хлоропластов рассчитывали по формуле Чезаре, а расчет полной поверхности одного хлоропласта производили как для площади эллипсоида. Ошибки средних арифметических для числа хлоропластов в клетках составили 1,5—2,5%, для линейных размеров 0,5—2,0%. Поверхность хлоропластов рассчитывали исходя из средних размеров, а объем — как среднестатистический для всех полученных линейных параметров. Фотоактивную поверхность клетки получали умножением числа хлоропластов в клетке на их полную поверхность.

Информация накапливалась в базе данных информационной системы ЦБС АН БССР. По окончании эксперимента проведена статистическая обработка данных линейных размеров хлоропластов и по средним значениям полуосей построены эллипсоиды, моделирующие их поверхность и форму (объем). При построении использовали программы пакета «Графтор», реализующие «метод ореола» [8] на ЭВМ ЕС-1060. Используемый метод позволяет более корректно судить об изменениях морфоструктуры хлоропластов у растений под влиянием различных внешних воздействий.

Как показали результаты исследований, хлоропласты палисадного и губчатого мезофилла листа чувствительного вида *Betula populifolia* в норме несколько различны по конфигурации. В палисадной ткани они имеют более удлиненную, эллипсоидную форму, в губчатой — более крупные и округлые. Наиболее чувствительны хлоропласты губчатой ткани, объем которых значительно уменьшился в ответ на стрессовое воздействие газообразными токсикантами. Причем эта реакция проявилась еще отчетливее на 30-й день после фумигации при развитии у растений новых листьев, в клетках которых сформировались хлоропласты более мелкие (в 2—4 раза) по сравнению с контрольными. Сокращение размеров хлоропластов происходит главным образом вследствие уменьшения их длинной оси, иными словами, за счет сокращения прежде всего числа ламелл на пластиду и, следовательно, сокращения числа гран в хлоропласте и ламелл в гране [9].

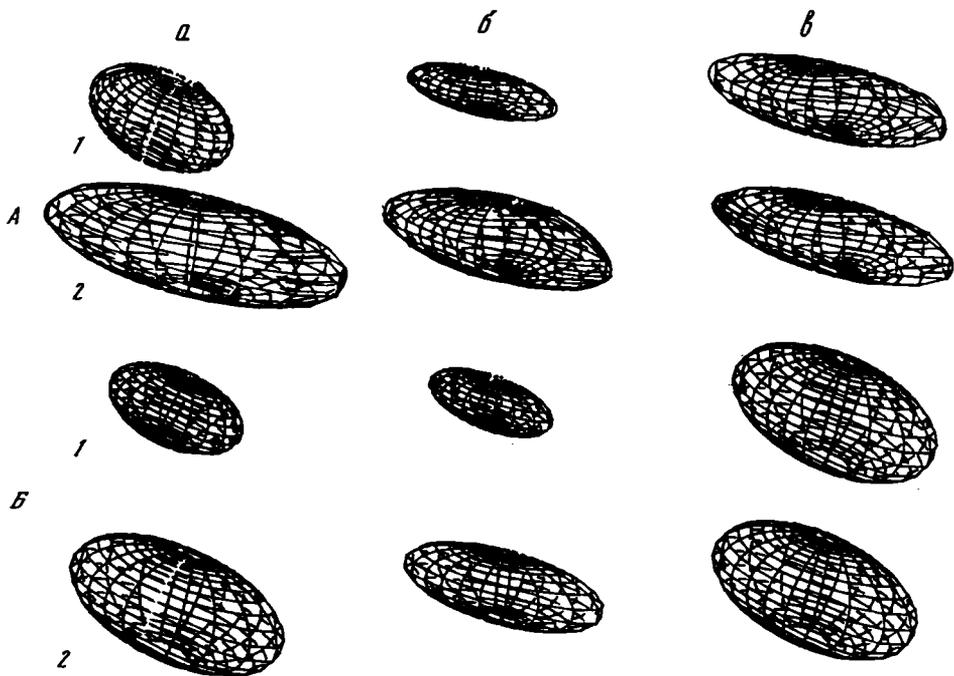


Рис. 1. Графическое изображение изменений хлоропластов палисадного (А) и губчатого (Б) мезофилла листа *Betula pendula* при искусственной фумигации растений
a — $H_2S + SO_2$, *б* — SO_2 , *в* — контроль; 1 — через три, 2 — через тридцать дней

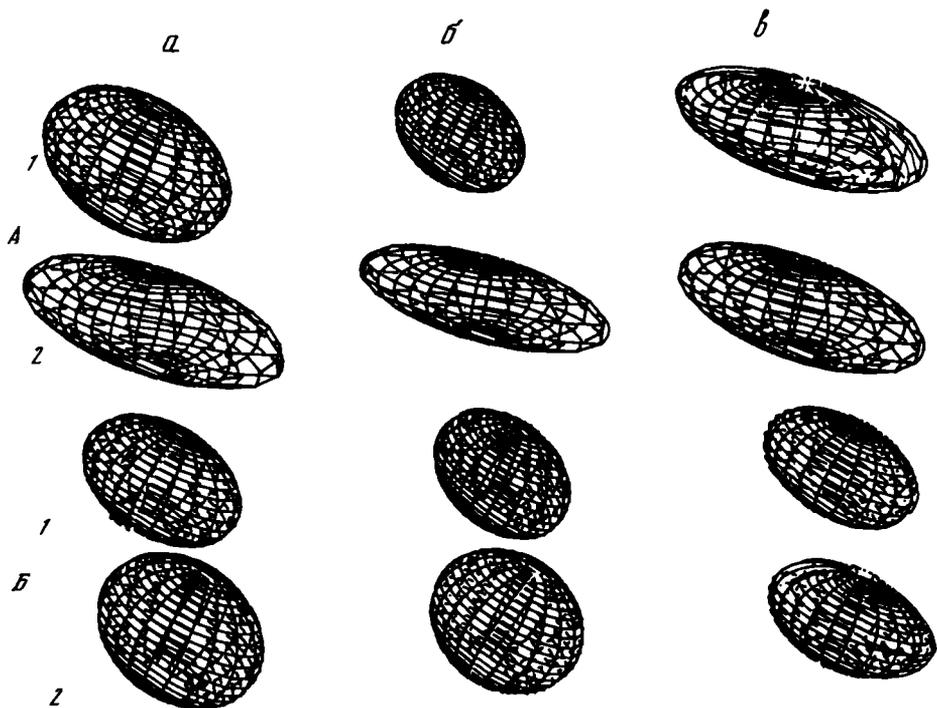


Рис. 2. Графическое изображение изменений объемов хлоропластов мезофилла листа *Acer platanoides*, 'Schwedleri' при искусственной фумигации растений
 Обозначения те же, что на рис. 1

Таблица 1

Параметры хлоропластов и фотоактивная поверхность клеток мезофилла листа древесных растений в условиях экспериментальной фумигации

Вариант опыта	Размеры хлоропластов				Число хлоропластов в клетке, шт.	Поверхность хлоропласта, мкм ²	Фотоактивная поверхность клетки, мкм ²
	длина, мкм	ширина, мкм	высота, мкм	объем, мкм ³			
<i>Betula populifolia</i> Marsh.							
3-й день после фумигации							
Контроль	10,04 *	3,86	2,00	40,58	21	57,11	1199,31
	6,81	4,53	3,00	48,46	20	64,28	1285,60
SO ₂	9,56	3,66	2,00	36,64	18	53,35	960,30
	6,51	4,30	1,91	27,95	16	44,59	713,44
SO ₂ + H ₂ S	9,01	4,44	2,20	46,08	20	62,16	1243,20
	4,53	4,00	3,70	35,09	19	51,85	985,19
30-й день после фумигации							
Контроль	9,97	3,80	2,01	39,85	21	56,44	1185,24
	6,21	4,63	3,26	49,05	20	64,82	1296,40
SO ₂	5,33	2,68	1,22	9,16	18	21,12	380,16
	4,02	2,81	1,40	8,20	23	19,79	455,17
SO ₂ + H ₂ S	4,22	3,94	2,35	20,46	26	36,17	940,42
	4,02	3,86	2,00	16,25	30	31,03	930,90
<i>Acer platanoides</i> 'Schwedleri'							
3-й день после фумигации							
Контроль	8,83	4,72	2,65	57,76	27	72,31	1952,37
	4,80	3,97	2,68	26,74	20	43,24	864,80
SO ₂	9,00	4,50	2,60	46,60	25	70,05	1751,25
	4,50	4,00	3,70	34,90	21	51,62	1084,02
SO ₂ + H ₂ S	10,06	4,61	3,81	68,23	21	80,75	1695,75
	5,25	4,10	3,86	43,50	18	59,82	1076,76
30-й день после фумигации							
Контроль	8,80	4,43	2,95	60,18	26	74,29	1931,54
	4,80	4,01	2,73	27,49	19	44,07	837,33
SO ₂	4,20	3,00	2,80	18,46	25	33,79	844,75
	4,50	3,10	3,00	21,90	29	37,87	1098,23
SO ₂ + H ₂ S	6,00	4,60	3,66	52,89	30	68,14	2044,20
	5,00	4,02	3,06	32,18	31	48,95	1517,45

* В числителе — палисадная, в знаменателе — губчатая ткань.

Наиболее активными фотосинтетически считаются хлоропласты с ламеллярной системой, уплотненной за счет увеличения числа дисков в гранах и гран в хлоропластах при высокой упорядоченности структурных элементов внутри пластид [10]. Итак, мезофилл вновь сформировавшихся после газации листьев березы характеризуется значительно более мелкими хлоропластами. В клетках палисадной ткани хлоропласты уменьшились по длине, а в клетках губчатой — по высоте и ширине (рис. 1). Наряду с резким сокращением объемов отдельных хлоропластов (в 2—5 раз) происходит и сокращение поверхности (в 2—3 раза), характеризующей поверхность мембран, которые играют важную роль в поглощении и преобразовании световой энергии, и в конечном итоге — сокращение общей фотоактивной поверхности клетки (табл. 1).

Таблица 2

Параметры хлоропластов и фотоактивная поверхность клеток мезофилла хвой ели (текущий прирост) в условиях экспериментальной фумигации

Вариант опыта	Размеры хлоропластов				Число хлоропластов в клетке, шт.	Поверхность хлоропласта, мкм ²	Фотоактивная поверхность клетки, мкм ²
	длина, мкм	ширина, мкм	высота, мкм	объем, мкм ³			
<i>Picea canadensis</i> Britt.							
Контроль	1,22 *	1,10	0,89	0,63	33	3,54	116,82
	1,83	1,60	1,56	2,40	34	8,65	294,10
SO ₂	0,90	0,90	0,86	0,36	27	2,47	66,69
	2,00	1,91	1,83	3,66	29	11,48	332,92
SO ₂ + H ₂ S	1,37	1,10	0,88	0,70	34	3,79	128,86
	2,00	1,70	1,83	3,26	36	10,62	382,32
<i>P. schrenkiana</i> Fisch. et Mey.							
Контроль	1,31	1,24	0,86	0,73	35	3,93	137,55
	1,83	1,83	1,70	3,00	37	10,02	370,74
SO ₂	1,50	1,10	0,90	0,78	31	4,09	126,79
	1,92	1,70	1,70	2,91	36	9,84	354,24
SO ₂ + H ₂ S	1,23	0,91	0,87	0,50	38	3,09	117,42
	2,00	1,92	1,83	3,69	41	11,52	472,32
<i>P. pungens</i> 'Glauca'							
Контроль	1,11	1,00	0,90	0,52	34	4,14	106,76
	1,83	1,70	1,20	1,90	36	7,56	272,16
SO ₂	0,99	0,86	0,74	0,33	32	2,31	73,92
	1,83	1,75	1,73	2,91	34	9,84	334,56
SO ₂ + H ₂ S	1,19	1,10	0,99	0,69	35	3,73	130,55
	1,83	1,80	1,70	2,98	38	9,91	376,58

* В числителе — на 3-й день, в знаменателе — на 30-й день после обработки.

Исследования ассимиляционного аппарата газоустойчивого вида *Acer platanoides* 'Schwedleri' показали, что и в этом случае хлоропласты клеток столбчатой и губчатой паренхимы различаются по конфигурации. Клеткам столбчатой ткани свойственны более вытянутые, эллипсовидные хлоропласты. Они более плотно расположены в клетках и почти вдвое больше по объему и поверхности, чем хлоропласты губчатой паренхимы (рис. 2). Под влиянием токсичных газов объем и поверхность хлоропластов, равно как и фотоактивная поверхность клеток, значительно изменились. Прямой контакт с токсикантами приводит к сокращению числа хлоропластов в клетках мезофилла, особенно в варианте с применением смеси газов (H₂S + SO₂). Хлоропласты несколько увеличиваются в объеме, поверхность их становится больше. Все это приводит к изменению общей фотоактивной поверхности клеток мезофилла, которая увеличивается у губчатой ткани и сокращается у столбчатой. Характер последствия газов сохраняется спустя 30 дней после фумигации. И в этом случае формируется лист с большим числом меньших по объему хлоропластов в клетке, что позволяет сохранить клеткам паллисадного мезофилла фотоактивную поверхность, а клеткам губчатого — значительно увеличить ее (табл. 1). Это обстоятельство особенно важно для осуществления фотосинтеза

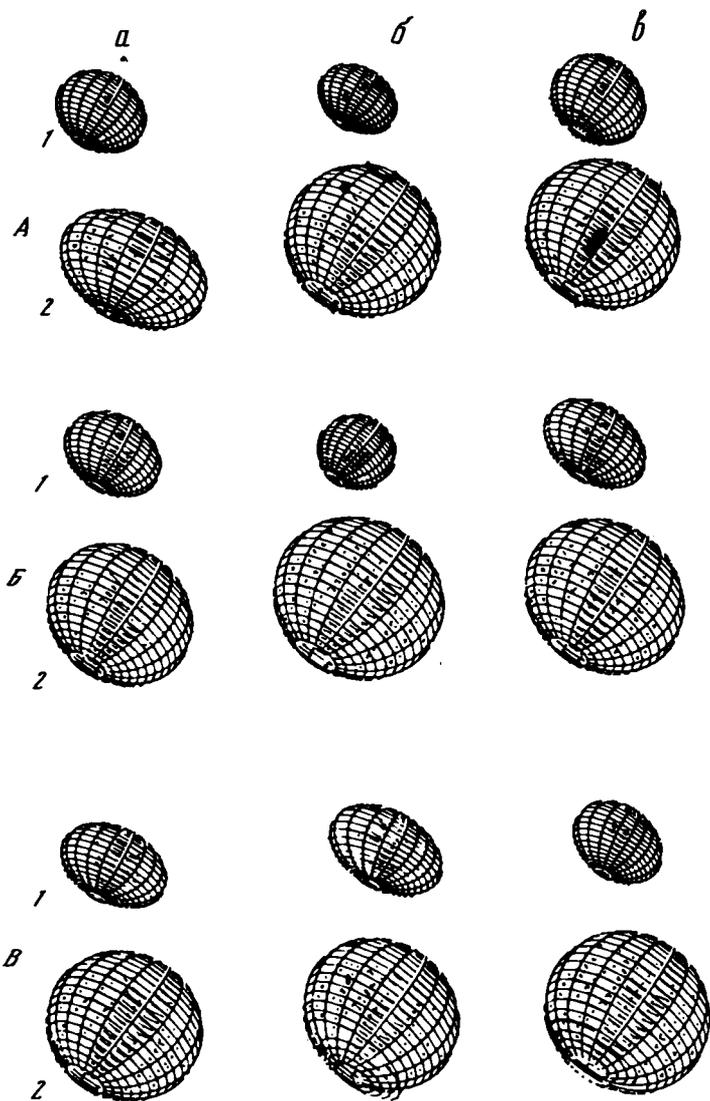


Рис. 3. Графическое изображение изменений объемов хлоропластов мезофилла хвои ели — *Picea canadensis* (А), *P. schrenkiana* (Б), *P. pungens* (В) при искусственной фумигации растений
 Обозначения те же, что на рис. 1

листом в случае индуцируемого токсическим газом ингибирования фотохимической активности отдельных хлоропластов.

Хвойные породы в эксперименте подвергались воздействию более низких концентраций токсических газов, вызвавших повреждение хвои лишь у *Picea canadensis*. Хвою текущего прироста исследовали как непосредственно после газации растений (на 3-й день) в июле, так и спустя 30 дней — в августе. Представлялось интересным выяснить возможность регенерации структуры ассимиляционного аппарата в случае его повреждения токсикантами. К моменту полного проявления повреждения хвои (на

3-й день) отчетливых изменений линейных размеров хлоропластов клеток мезофилла у *P. canadensis* не выявлено. Но число их вследствие деструкции сократилось, а вместе с ним сократилась и общая фотоактивная поверхность клетки (табл. 2; рис. 3, а). Смесь газов при этом действовала менее жестко.

В отличие от предыдущего вида, визуальное повреждение хвои *P. schrenkiana* и *P. pungens* в опытах с искусственной фумигацией выражалось лишь незначительным хлорозом, параметры хлоропластов и фотоактивная поверхность клеток почти не отличались от таковых у контрольных растений. Интересно и то, что видовые отличия по этому параметру у исследованных видов ели не обнаружены (табл. 2; рис. 3, б, в). Спустя 30 дней хлоропласты хвои на тех же побегах имели увеличенные, но одинаковые во всех вариантах опыта размеры и объем, доказывая тем самым, что индуцируемые в нашем эксперименте изменения морфоструктуры обратимы и носят преимущественно сезонный характер.

Использование метода графического построения с помощью ЭВМ на основе морфометрических показателей модели формы (объема) хлоропластов позволило нам получить корректное изображение изменений морфоструктуры в опытах с искусственной фумигацией растений фитотоксичными газами. У газочувствительного вида *Betula populifolia* при этом сокращаются число и размеры хлоропластов, у газоустойчивого вида *Asperula platanoidea* 'Schwedleri' действие серосодержащих токсикантов при кратковременной экпозиции приведет к увеличению фотоактивной поверхности клеток у губчатой ткани и сокращению — у палисадного мезофилла. В обоих случаях в ответ на стрессовое воздействие формируется лист с большим числом меньших по объему хлоропластов. На примере хвойных пород показано, что изменения морфоструктуры, вызванные кратковременным действием высоких доз токсиканта, могут носить обратимый характер.

Если исходить из того, что структура хлоропластов является следствием преимущественного образования тех или иных соединений и реакциях с противоположно изменяющимися скоростями [6], то следует предположить, что именно таким путем происходит авторегуляция структуры и функции хлоропластов как динамичной биохимической системы в постоянно изменяющихся условиях внешней среды. Присутствие в атмосфере фитотоксичных компонентов по своим последствиям для фотосинтетической системы растений не является исключением.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Узунова А. Н., Мирославов Е. А., Буболо Л. С. Влияние сернистого газа на ультраструктуру мезофилла у *Picea abies* (L.) Karst. и *Pinus silvestris* L. в условиях экспериментальной газации // Экология. 1981. Т. 8. С. 18—23.
2. Godzik S., Knabe W. Vergleichende elektronenmikroskopische Untersuchungen der Feinstruktur von Chloroplasten einiger Pinus-Arten aus den Industriegebieten an der Ruhr in Oberschlesien // Proc. III Intern. clear air congr. 1973. P. 164—170.
3. Malhotra S. Effect of SO₂ on biochemical activity and ultrastructural organization of pine needle chloroplasts // New Phytol. 1976. Vol. 76, N 2. P. 239—245.
4. Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев: Наук. думка, 1978. 203 с.
5. Кахнович Л. В. Фотосинтетический аппарат и световой режим. Минск: Наука и техника, 1980. 144 с.
6. Иванченко В. М., Маршакова М. И., Урбанович Т. А. и др. Исследование взаимосвязи структуры (объема) и функций хлоропластов // Биохимия и биофизика фотосинтеза. Иркутск, 1971. С. 110—114.
7. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с.
8. Баяковский Ю. М., Галактионов В. А., Михайлова Т. Н. Графор: Графическое расширение фортрана. М.: Наука, 1985. 288 с.

9. Baker N. R., Hardwick K., Jones P. Biochemical and physiological aspects of leaf development in cacao (*Theobroma cacao*). 2. Development of chloroplast ultrastructure and carotenoids // *New Phytol.* 1975. Vol. 75, N 3. P. 513—518.
10. Голубкова Б. М., Кислякова Г. Е., Богачева И. М. и др. Структура и функции фотосинтетического аппарата у растений различных систематических групп // *Хлоропласты и митохондрии*. М., Наука, 1969 С. 74—87.

Центральный ботанический сад АН БССР,
Минск

УДК 631.529:581.13:633.822

НОВЫЕ ПОДХОДЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ АДАПТАЦИОННЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ МЯТЫ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В НЕЧЕРНОЗЕМНОЙ ЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Е. П. Воронина, С. А. Станко

Мята — одна из ведущих эфиромасличных культур. Листья ее содержат ценные эфирные масла, основным компонентом которых является ментол. Эфирные масла и ментол широко используются в парфюмерно-косметической, кондитерской, пищевой промышленности и медицине.

Мята (*Mentha*, сем. *Lamiaceae*) — многолетнее растение. Ареал ее занимает европейскую часть СССР, Кавказ, Среднюю Азию, Среднюю и Атлантическую Европу, Средиземноморье, Китай, Японию. В настоящее время она культивируется во многих странах мира — Англии, Болгарии, Бразилии, Италии, Китае, Польше, Франции, Югославии, Японии.

В СССР культура мяты сосредоточена в основном на Украине, в Молдавии и Краснодарском крае [1, 2]. Ежегодно в нашей стране производится 100—120 т эфирного масла мяты, а потребность в нем — не менее 500 т.

В связи с этим изучение культуры мяты в более северных районах СССР представляет значительный научный и практический интерес. Интродукция мяты в Главном ботаническом саду АН СССР проводится с 1971 г. Изучается свыше 30 видов, сортов и гибридов мяты, полученных из различных регионов страны в разные годы [3].

В последние годы при интродукции пряно-ароматических и эфиромасличных культур привлекаются современные физиолого-биохимические, фотобиологические и фотозенергетические методы исследования.

Целью нашей работы было изучение некоторых физиолого-биохимических и фотоэнергетических особенностей мяты при интродукции в Москве. Исследовали мяту длиннолистную [*M. longifolia* (L.) L.], три сорта и один гибрид мяты в 1987 и 1988 гг., отличавшихся по погодным условиям. Так, 1987 г. характеризовался суммой эффективных температур ($> 10^\circ$) 741, 1° и количеством осадков в 351, 7 мм, а в 1988 г. соответственно 961, 4° и 328, 7 мм. Определяли продуктивность растений мяты, массовую долю эфирного масла и его состав, удельную плотность листьев, содержание пигментов пластид, количество и соотношение реакционных центров (РЦ) фотосистемы 1 (ФС-1) и фотосистемы 2 (ФС-2), величину антенны светособирающего и фокусирующего комплекса (ССК), активность нитратредуктазы. Для физиолого-биохимических и фотозенергети-