

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗОЛОТОЛИСТНЫХ ФОРМ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Н.В. СМОЛЬСКИЙ, В.С. ВАКУЛА
Ботанический сад АН Белорусской ССР, Минск (СССР)

SOME ECOLOGIC AND PHYSIOLOGICAL PECULIARITIES OF CHRYSOPHYLOUS FORMS OF WOODY
PLANTS

[Hydrangeaceae]

Среди древесных растений известны многочисленные формы (*aurea*, *lutea*), листья которых имеют характерную золотистую окраску. Эти растения находят широкое применение в декоративном садоводстве благодаря привлекательной ярко-золотистой окраски листвы. В связи с решением практических задач по использованию этих растений в садово-парковых композициях, нас заинтересовала биологическая сущность такого, казалось бы, чисто внешнего признака - как золотистая окраска листьев. Примечателен тот факт, что эта характерная окраска листьев является наследственной и передается семенному потомству. Так при размножении семенами, полученными от свободного опыления, наследование золотистой окраски листьев у золотистых форм бука обыкновенного [Fagaceae *Fagus sylvatica* L.] составляет 41%, клена ясенелистного 26% [Aceraceae *Acer negundo* L.], спиреи калинолистной 50% [Rosaceae *Spiraea*], бузины черной 42% [Sambucaceae *Sambucus nigra* L.] и т.д.

Как известно, растительные организмы, произрастающие в естественных условиях, в ходе эволюции и естественного отбора сохраняют прежде всего те признаки и свойства, которые являются весьма существенными для их жизнедеятельности. Часто эти признаки впоследствии носят приспособительный характер и находятся в адекватных отношениях с условиями обитания растений.

Большинство декоративных форм растений возникло в результате спонтанных мутаций, а затем эти растения были отобраны человеком и использованы в его целях. Известны также в природной флоре многочисленные случаи возникновения золотистой окраски листьев у ряда травянистых растений. Спонтанные мутации, давая начало изменчивости растительных форм через естественный отбор и адаптацию, могут играть известную роль в эволюции растений, на что в свое время указывал наш соотечественник С. Коржинский (1899). Имеются также данные, свидетельствующие о том, что некоторые мутации, являющиеся вредными в одной среде, в других условиях могут обуславливать высокую адаптацию растений (А. Gustafsson, 1951, К. Вилли, 1959, Ф. Эллиот, 1961).

В свете высказанных соображений мы задались целью выявить, в чем состоят физиологические причины явления золотистости у древесных растений. Факт наличия одной и той же - золотистой окраски листьев у растений самых различных систематических групп дает основание уже априорно полагать, что это явление обусловлено какими-то весьма общими физиологическими закономерностями и что золотистая окраска листьев является следствием этих закономерностей, внешним их проявлением.

Для выяснения этого вопроса нами исследовался состав пигментной системы ряда золотистоллистных форм, изучалось их отношение к световому режиму, играющему важную роль в формировании окраски листьев у растений (В.Н. Любименко, В.А. Бриллиант, 1924) и др.

В качестве косвенных показателей, указывающих на то или иное отношение растений к свету, было изучено: суммарное содержание хлорофилла $a+b$, анатомическая структура листьев, их оптические свойства, интенсивность фотосинтеза в меняющихся условиях освещенности.

Все эти показатели изучались параллельно у двух групп растений - золотистоллистных форм и соответствующих им типичных зеленолистных форм.

Полученные экспериментальные данные приводятся в таблицах 1-4.

Таблица 1

Содержание хлорофилла в световых листьях золотистых и типичных форм растений в ходе вегетации*

Таблица в текстовом файле

* Примечание: в таблице приводятся средние данные по содержанию хлорофилла за три летних месяца.

Как видно из табл. 1, в листьях верхнего яруса большинства исследованных золотистых форм содержится в 6 раз меньше хлорофилла на 1 г сырого их веса, чем в соответствующих листьях типичных форм растений. При пересчете на единицу поверхности листа эти различия в содержании хлорофилла еще более выражены. Его количество у золотистоллистных форм варьировало в зависимости от вида растений в пределах 0,27-0,76 мг/дм², а у типичных зеленолистных форм соответственно - 2,2-3,3 мг/дм². Отмеченный факт свидетельствует о светолюбивой природе золотистоллистных форм растений, поскольку хорошо известно, что светолюбивые растения отличаются меньшим содержанием хлорофилла (В.Н.Любименко, 1908, Е. Рабинович, 1951).

Светолюбивая природа золотистоллистных форм становится еще более очевидной при анализе состава компонентов хлорофилла в листьях. Золотистоллистные формы древесных растений в значительной мере отличаются от типичных форм составом компонентов хлорофилла. В листьях первой группы растений, как видно из табл. 1, преобладает содержание хлорофилла a , поэтому их листья характеризуются высоким отношением хлорофилла $a:b$. В зависимости от индивидуальных особенностей исследуемых растений величина отношения хлорофилла $a:b$ в листьях верхнего яруса кроны золотистых форм варьирует в пределах 12-8,5, в то время как у зеленолистных типичных форм она составляет 4,5-3,2. Таким образом, уменьшение общего содержания хлорофилла $a + b$ влечет за собой качественные изменения, выражающиеся в изменении структуры содержания его компонентов ($a:b$).

Полученные данные весьма показательны в свете приведенных нами фактов о светолюбии золотистоллистных форм и находятся в соответствии с результатами исследований А. Зейбольда и К. Эгле. Последние установили, что растения разных экологических групп различаются по содержанию компонентов хлорофилла. У растений открытых мест обитания преобладает накопление хлорофилла a , вследствие чего эти растения характеризуются большей величиной соотношения хлорофилла $a:b$, в отличие от растений, растущих в условиях затенения (А. Seybold, К. Egle, 1937). Эти наблюдения в природе позволили К. Эгле назвать хлорофилл в типично теновым пигментом.

Исследования анатомического строения листьев золотистых форм показали, что их листья имеют признаки, присущие типичным гелиофитам: преобладает развитие палисадной ткани над губчатой, мезофилл состоит из плотно сомкнутых мелких клеток, наблюдается полное отсутствие межклетников, хлорофилловые зерна равномерно распределены по всему мезофиллу, В ряде случаев листья золотистоллистных форм имеют почти изолатеральное строение вследствие отсутствия четкой границы между столбчатой и губчатой тканью. Все

изученные золотистые формы имели ксероморфную структуру листьев, в то время как листья типичных зеленолистных форм отличались мезофильной структурой.

Исследованиями И.А. Шульгина (1963) и другими авторами показано, что в оптических свойствах листьев растений отражен результат длительного воздействия среды их обитания. Поэтому оптические свойства растений в известной мере могут служить показателем их экологической приуроченности. Проведенные нами сравнительные исследования оптических свойств листьев золотистых и типичных форм древесных растений показали высокую приспособленность золотистых форм к произрастанию в условиях повышенной освещенности. Было установлено, что в зоне главной полосы поглощения спектра (в области "красного" максимума - 670 мкм) листья золотистых форм имеют в 2 раза меньшую поглощающую способность, чем листья типичных зеленолистных растений. В этой области спектра у первой группы растений коэффициент оптической плотности листьев равнялся в среднем 0,9, а у второй группы - 2,0.

Исходя из существующей корреляции между оптическими свойствами листьев и содержанием в них хлорофилла, отмеченные существенные различия в оптических свойствах исследуемых групп растений можно объяснять разницей в количественном составе пигментов, а также анатомическими особенностями их листьев, о чем говорилось выше.

Нельзя не отметить известную целесообразность выявленных оптических свойств листьев золотистых форм, имея в виду их защиту от избыточной солнечной радиации в условиях открытого местообитания.

Весьма характерными были также различия между золотистыми и типичными формами растений в ассимиляционной способности при меняющихся условиях освещенности. Известно, что при одних и тех же изменениях интенсивности света сдвиги в скорости процесса фотосинтеза у различных растений имеют разную величину. Более светолюбивые растения реагируют сильнее на уменьшение освещенности и имеют большие ассимиляционные числа, особенно при высокой интенсивности радиации (Е. Рабинович, 1953).

В наших опытах было установлено, что при переходе от освещенности в 50 тыс. лк к освещенности в 20 тыс. лк листья верхнего яруса золотистых форм резко снижают интенсивность фотосинтеза.

Таблица 2

Интенсивность фотосинтеза при различных режимах освещенности в имп/мин на 1 см² при экспозиции в 20 мин*

Таблица в doc. файле

*Интенсивность фотосинтеза определялась по поглощению радиоактивной углекислоты с использованием изотопа С¹⁴.

Так, при этих условиях интенсивность фотосинтеза сократилась в 13,2 раза у *Sambucus nigra* L. f. *aurea* и в 2,5 раза у *Philadelphus coronarius* L. cv. *Aureus*, тогда как у соответствующих им зеленолистных форм уменьшение этого показателя наблюдалось лишь в 3 раза и в 1,2 раза (табл. 2).

Иными словами, темпы снижения интенсивности фотосинтеза в этом случае у золотистых форм *Sambucus nigra* L. f. *aurea* и *Philadelphus coronarius* L. cv. *Aureus* были соответственно в 4 и 2,5 раза быстрее, чем у их типичных зеленолистных форм, что иллюстрируется данными табл. 2.

В условиях большей освещенности (50 тыс. лк) золотистолистные формы превосходят типичные формы по ассимиляционным числам в 6-10 раз (табл. 3) и характеризуются высокой интенсивностью фотосинтеза на единицу поверхности листа (табл. 2). При недостаточном освещении (менее 20 тыс. лк) растения первой группы значительно уступают растениям второй группы в продуктивности фотосинтеза на единицу поверхности листа (табл. 2) и существенно (в 4-2 раза) снижают ассимиляционные числа (табл. 3).

Таблица 3

Отношение ассимиляционных чисел исследуемых групп растений при разных режимах освещенности*

*В графе 1 приводятся величины, пропорциональные ассимиляционным числам (в тыс. имп./мин на 1 мг хлорофилла), в графе 2 - отношения ассимиляционных чисел.

Анализ совокупности признаков светолюбия позволяет заключить, что золотистолистные формы древесных растений имеют ряд морфофизиологических признаков, характерных для ярко выраженных гелиофитов, и что эти растения представляют собой не какие-то аномалии, а являются жизненными формами, приспособленными к произрастанию в условиях повышенной освещенности. Что касается золотистой окраски листьев этой группы растений, то она является следствием малого содержания хлорофилла в их листьях. Отношение общего количества хлорофилла (а + в) к сумме желтых пигментов составляет у этих растений 0,6-0,8 (табл. 4), тогда как у типичных зеленолистных форм количество хлорофилла в 3-4 раза больше, чем каротиноидов.

В заключение следует отметить исключительную пластичность золотисто-листных форм растений к световому режиму. Затенение листьев этой группы растений вызывает резкое увеличение общего содержания хлорофилла (а + в), при этом существенно меняется соотношение хлорофилла а:в в сторону увеличения относительного содержания хлорофилла в. Меняется соотношение зеленых и желтых пигментов, благодаря чему листья утрачивают их характер-

Таблица 4

Содержание зеленых и желтых пигментов в листьях верхнего яруса кроны золотистых форм растений при разных режимах освещенности*

Дата исследования

Количество хлорофилла (а + в) и каротиноидов в мг% по вариантам освещенности

*Освещенность указана в % от полной дневной.

ный золотистый цвет. При затенении листья золотистых форм как по окраске, так и по составу пигментов приближаются к листьям типичных зеленолистных форм. Сказанное можно проиллюстрировать хотя бы на примере некоторых из исследованных растений (табл. 4).

Примечательно то, что изменения в составе пигментов и окраске листьев, вызванные затенением, имеют обратимый характер. После снятия затенения листья верхнего яруса кроны через некоторое время вновь приобретают золотистую окраску и по количественному соотношению зеленых желтых пигментов, составу компонентов хлорофилла становятся примерно такими же, какими они были до затенения. Отмеченный факт свидетельствует о наличии у исследуемых растений широкой онтогенетической приспособительной реакции к световому режиму.

Учитывая ряд вышеуказанных особенностей пигментной системы золотистолистных форм растений, а также их высокую пластичность к световому режиму, следует отметить, что эти растения являются ценным тест-объектом для физиологических исследований фотосинтетического аппарата, адаптированного к определенному световому режиму.

Литература

Вилли К., Биология. Изд-во ин. литер. М. 1959.

Вакула В.С., О корреляции между интенсивностью света и величиной соотношения хлорофилла "а":"в" древесных растений. Докл. АН БССР VI, 9, 1962.

Gustafsson A., Mutations Environment and Evolution. Cold Spring Harbor symposia Quant. Biol. 16, 263-281, 1951.

Коржинский С., Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов. Зап. Акад. наук по физ-мат. отд. 9, 2, 1899.

Любименко В., Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у световых и теневыносливых растений. Труды по лесному опытному хоз-ву в России, 13, 1908.

Любименко В., Бриллиант В., Окраска растений. Гос. издат., Л. 1924.

Рабинович Е., Фотосинтез. Т. 1. и 2, Изд-во ин. литер. М. 1951,1953.

Смольский Н.В., Вакула В.С., Исследование интенсивности фотосинтеза декоративных форм древесных растений в связи с оценкой их светолюбия.

Seybold A., Egle K., Lichtfeld und Blattarbstoffe I., Plants 26, 3, 1937.

Шульгин И.А., Морфологические приспособления растений к свету. Изд. во МГУ, 1963.

Эллиот Ф., Селекция растений и цитогенетика. Изд-во ин. лит., М. 1961.