

УДК 581.52+581.192(630.161.3)

Петро ГНАТІВ

ПОРІВНЯННЯ ПОКАЗНИКІВ МЕТАБОЛІЧНОЇ АДАПТАЦІЇ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН У КАРПАТАХ І НА РІВНИНАХ ЗАХОДУ УКРАЇНИ

Запропонована концепція макрометаболічної структури листків як системи біохемічних показників адаптації деревних рослин. Уся суха маса розглядається як сума вмісту клітковини, водорозчинних цукрів, ліпідів, протеїнів і золи, а їхнє відсоткове співвідношення — як екологічно зумовлений структурно-метаболічний тест-код для рослин певного виду в конкретних умовах місцезростання. На підставі регіональних досліджень проілюстрована залежність синтезу в листках білків, клітковини та ліпідів, а також нагромадження золи від адекватності середовища і зростаючих у ньому видових груп деревних рослин.

Адаптація як невід’ємна життєва функція організму дедалі більше стає предметом аутоекологічних досліджень з огляду на актуальність питання охорони біотичного розмаїття на всіх рівнях [21, 13]. Фенотипічні фізіолого-біохемічні адаптації рослин у межах генетичної норми реакції є вельми різноманітні, найчастіше зовні непомітні [17, 15, 19, 16]. Однак напрацьовані експериментально-лабораторними дослідженнями метаболічні показники пристосування здебільшого непридатні для аутоекологічних досліджень, особливо таких багаторічників, як деревні рослини [18, 19]. Вони є аналітично складні та мало пов’язані з реальними умовами природного середовища, важкі для інтерпретації й малопридатні для узагальнення [11, 15].

На нашу думку, найповнішу й адекватну інформацію про взаємодію рослин і зовнішнього середовища містить фітомаса листків [4, 3]. Органи, де фіксується сонячна енергія, формуються із первинних продуктів фотосинтезу та поглинутих мінеральних елементів у повній залежності від конкретного зовнішнього середовища [14]. Абсолютно суха маса листків простими хемічними аналізами диференціюється на макрометаболічні групи органічних і мінеральних речовин (рис. 1). Кожна з виділених груп має свою особливу роль у будові й функціях листків та цілої рослини [20, 7]. Якісна й кількісна характеристики складу абсолютно сухої речовини листка за цими групами безперечно зумовлені взаємодією зовнішнього середовища з генотипом організму. Динаміка метаболізму будь-якої з наведених на рис. 1 структурних компонент листка, охарактеризована конкретно її кількістю у фактичному середовищі на певній стадії онто-

генезу, достовірно відображає адаптацію рослин у місці їх теперішнього зростання. Основні макрометаболічні групи є взаємоперетворювані. Синтез і гідроліз сполук, що до них належать, на тлі певної забезпеченості пластичними речовинами регулюється внутрішніми потребами організму в реальному екологічному середовищі. Тому фактичний вміст різних груп органічних і мінеральних сполук, окремих їх складових, а також їхнього співвідношення теж достовірно відображатимуть адаптацію рослин в умовах їхньої життєдіяльності.

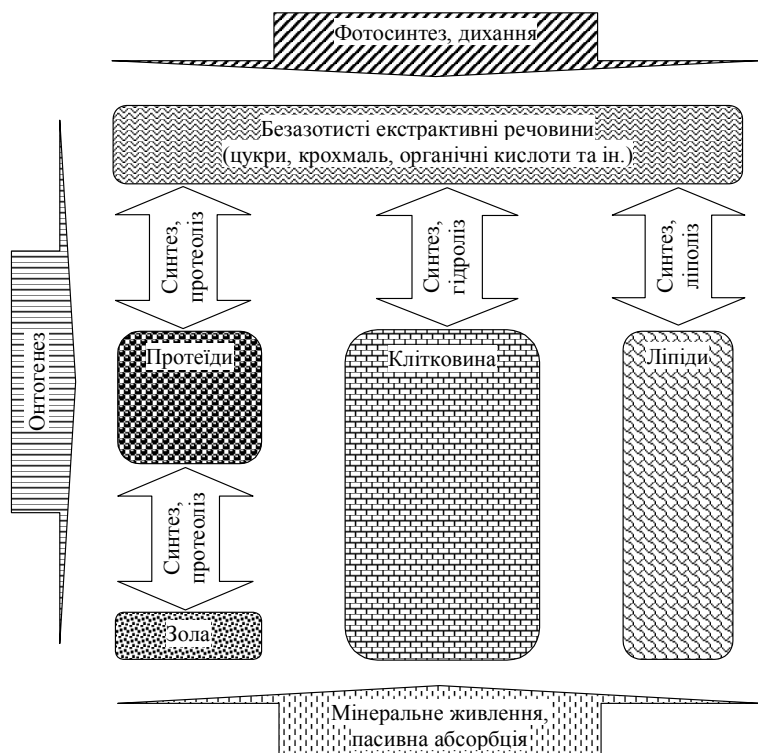


Рис. 1. Внутрішні перетворення основних груп метаболітів у листку внаслідок екзо- та ендогенних впливів

Наведений на рис. 1 структурно-метаболічний баланс складу абсолютно сухої речовини листової фітомаси, виражений у відсотках, можна розглядати як тестовий код, котрий відображає кількісно-якісний підсумок фізіологічної адаптації досліджуваної групи деревних рослин певного виду в конкретних екологічних умовах. Еталонним кодом має бути таке кількісне співвідношення макрометаболітів, котре природно формується у листках тих рослин даного виду, які зростають у відповідних для себе екологічних умовах. Представники виду, що зростають на межі ареалу, за його межами, а також у „нерідких“ для себе екосистемах, матимуть дещо відмінні від еталонного коду показники.

Наше дослідження має на меті перевірку репрезентативності деяких окремих ознак метаболізму листків як показників адаптації деревних порід в екологічних умовах Карпат і рівнин заходу України.

Методика й об'єкти досліджень. У Гермаківському дендропарку Чортківського ДЛГ (Тернопільська обл. — об'єкт „Гермаківка“), „Форельному господарстві“ Осмолодського ДЛГ (Івано-Франківська обл. — об'єкт „Осмолода“) і вздовж вулиць, що пролягають у густонаселеному промислово-транспортному районі м. Львова (об'єкт „Львів“) було виділено групи дерев (5—10 особин кожного виду) 20—30-річного віку з максимально близькими морфолого-таксаційними характеристиками. На модельних об'єктах відбір проб листків для аналізу виконано в пік літньої активності асиміляційно-дисиміляційних процесів (упродовж 11—23.07.2001 р.) за загальноприйнятою методикою [11]. Лідируючі пагони поточного року зрізали з південно-східного боку крони на висоті 5—6 м по 4—5 з кожного модельного дерева і формували середні проби з листків для кожного варіанту.

Аналізували метаболічний склад листків у дворазовій повторності за такими показниками: білок (за Барштейном), зола („мокрим“ озолінням за Лебедянцевим), клітковина (за Ганнебергом-Штоманом), ліпіди (за Рушковським) у відсотках на абсолютно суху масу [10, 12]. Для того еталонні зразки фітомаси було проаналізовано так званим „мокрим“ хемічним методом у лабораторії Рівенської ППСХСГ і використано для калібрування інфрачервоного аналізатора „Інфрапід-61“ [9], який вперше в дослідницькій практиці застосовано нами для аналізу метаболічного складу фітомаси деревних порід.

Статистичне опрацювання даних виконано методом дисперсійного аналізу з використанням *Mikrosoft Excel*. За отримання розрахункового критерію Фішера, більшого за критичний ($F_{\phi} > F_{кр}$), обчислювали найменшу істотну різницю між варіантами досліджу з п'ятивідсотковим рівнем значущості ($НІР_{05}$) у фактичних одиницях; якщо $F_{\phi} < F_{кр}$ — різницю між варіантами вважали недостовірною.

Результати досліджень і обговорення. Білкові речовини в рослинах відіграють життєво важливу роль, оскільки становлять основу протоплазми. В живих тканинах постійно триває омолодження білкового комплексу клітин, тому процес синтезу й протеолізу в організмі рослин відбувається постійно. Всі ферменти рослин є білками, тому їхня достатня кількість і функціональність у різноманітних умовах життєдіяльності організму забезпечує спрацьовування механізму адаптації у стресових ситуаціях [6]. Дуб звичайний (*Quercus robur* L.) і ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.) у малозмінених умовах свого природного поширення (Гермаківський дендропарк) містять у листках найменше білків порівняно з гірським (Осмолода) та міським (Львів) середовищем (рис. 2). Натомість горобина звичайна (*Sorbus aucuparia* L.) і береза повисла (*Betula pendula* Roth.) таким чином реагують на умови Карпат. В інших місцях зростання ці породи синтезували істотно більшу кількість білків (табл.), а особливо в умовах міського середовища вулиць (Львів), де до них приєднуються ще ясен звичайний та гіркокаштан (*Aesculus hippocastanum* L.). Остання порода як інтродуцент з Півдня характеризувалася найнижчим рівнем вмісту білків у листках на Поділлі.

Отже, достовірне зростання рівня нагромадження білків у фітомасі деревних порід зумовлене пристосувальною реакцією рослин до відхилення властивостей природного середовища від оптимальних для виду. Слід акцентувати, що урбогенно трансформовані місця зростання дерев (Львів) найістотніше активізували синтез білків у всіх досліджуваних порід за винятком дуба звичайного (табл.).

Техногенний прес на рослини в місті достовірно підтверджується найвищою акумуляцією золи в листках у всіх видів (рис. 2). Адекватні для деревних порід умови зростання передбачають невисокий рівень вмісту золи у фітомасі. Найяскравіше це видно на прикладі дуба і ясеня на Поділлі та горобини в Карпатах. Отже рівні синтезу білків і нагромадження золи в листках свідчать про функціональну залежність метаболізму в них від природних і техногенних умов місцезростання деревної породи, котра підтверджується статистичним опрацюванням дослідних даних (табл.).

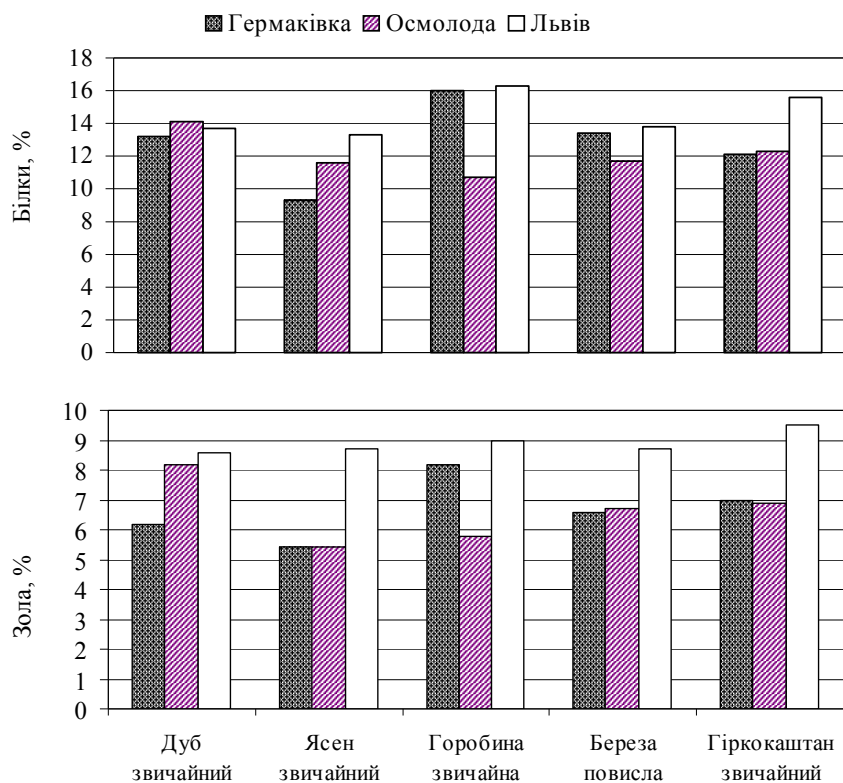


Рис. 2. Вміст білків і золи в абсолютно сухій масі листків деревних порід залежно від їх місцезростання

Зрозуміло, що корекція білкового обміну та мінерального живлення зольними елементами в різних умовах певним чином впливає на інші

фізіолого-біохемічні процеси в організмі [4]. Зокрема, у дуба звичайного, ясена звичайного, гіркогоаштана звичайного простежується істотне зменшення целюлозомісткості сухої речовини листків за зростання вмісту в ній білків. Достовірно найвищий вміст клітковини у тканинах листків зафіксовано у природних місцях зростання видів (рис. 3). Антропогенно трансформоване середовище міста Львова зумовлює депресію синтезу целюлози в листках у всіх досліджуваних порід. Знижує вміст клітковини також гірське середовище Карпат у дуба й гіркогоаштана, котре для цих порід є неприродним місцем зростання. Умови Поділля для дуба звичайного і ясена звичайного, а також інтродуцента гіркогоаштана звичайного є найсприятливіші з огляду на рівень синтезу целюлози.

Таблиця

Достовірність різниці між показниками структури абсолютно сухої маси листків у різних екологічних умовах зростання деревних порід, %

Об'єкт дослідження	Дуб звичайний		Ясен звичайний		Горобина звичайна		Береза повисла		Гіркокаштан звичайний	
	Г	О	Г	О	Г	О	Г	О	Г	О
Білки										
НІР ₀₅	$F_{\phi} < F_{кр}$		1,0		0,8		0,8		0,8	
О	н.	—	2,3	—	5,3	—	1,7	—	н.	—
Л	н.	н.	4,0	1,7	н.	5,6	н.	2,1	3,5	3,3
Зола										
НІР ₀₅	0,7		1,2		0,7		1,0		0,4	
О	2,0	—	н.	—	2,4	—	н.	—	н.	—
Л	2,4	н.	3,3	3,3	0,8	3,2	2,1	2,0	2,5	2,6
Клітковина										
НІР ₀₅	2,0		1,3		1,3		$F_{\phi} < F_{кр}$		0,7	
О	3,2	—	н.	—	н.	—	н.	—	1,3	—
Л	н.	2,2	3,0	2,3	н.	2,0	н.	н.	1,2	н.
Ліпіди										
НІР ₀₅	0,6		0,8		0,5		$F_{\phi} < F_{кр}$		0,4	
О	0,8	—	н.	—	0,7	—	н.	—	н.	—
Л	3,1	2,3	1,2	н.	н.	н.	н.	н.	0,5	0,5

Примітка: Г — Гермаківка; О — Осмолода; Л — Львів; н. — неістотна різниця між показниками

Ліпіди в листках деревних порід містяться головно у вигляді структурних компонент різних оболонок, здебільшого у зовнішніх покривних тканинах і в незначній кількості в мембранах [14, 7]. Тому стан екологічного середовища, а особливо такі його параметри, як зволоженість і газовий склад, мають вирішальний вплив на потребу синтезу жироподібних речовин у фотосинтезуючих листках дерев. Чистота повітря і висока вологість у природному середовищі Карпат не зумовлюють нагромадження ліпідів у листках досліджуваних порід (рис. 3). Сухіші умови Поділля стимулюють додатковий синтез жирів, що використовуються головно на ксерофітизацію листків через потовщення кутикули.

Техногенне середовище вулиць Львова характеризується значно більшою сухістю повітря порівняно з околицями міста та загазованістю при-

земної товщі атмосфери [2]. Тому ксерофітна будова листків у таких умовах є нормою [8, 5]. Найвищий серед модельних об'єктів вміст ліпідів простежується у Львові в берези, ясена, гіркогоштану, високий — у горобини. Лише дуб у насадженнях вулиці синтезує менше жирів, що пояснюється чутливістю породи і, ймовірно, глибокою депресією цього процесу, як і утворення білків, у вкрай несприятливих умовах. У стійкіших видів свідченням стимулювання техногенним пресом нагромадження високої кількості ліпідів є одночасна посилена акумуляція зольних речовин у сухій масі листків, наприклад, ясена, горобини, берези й гіркогоштану.

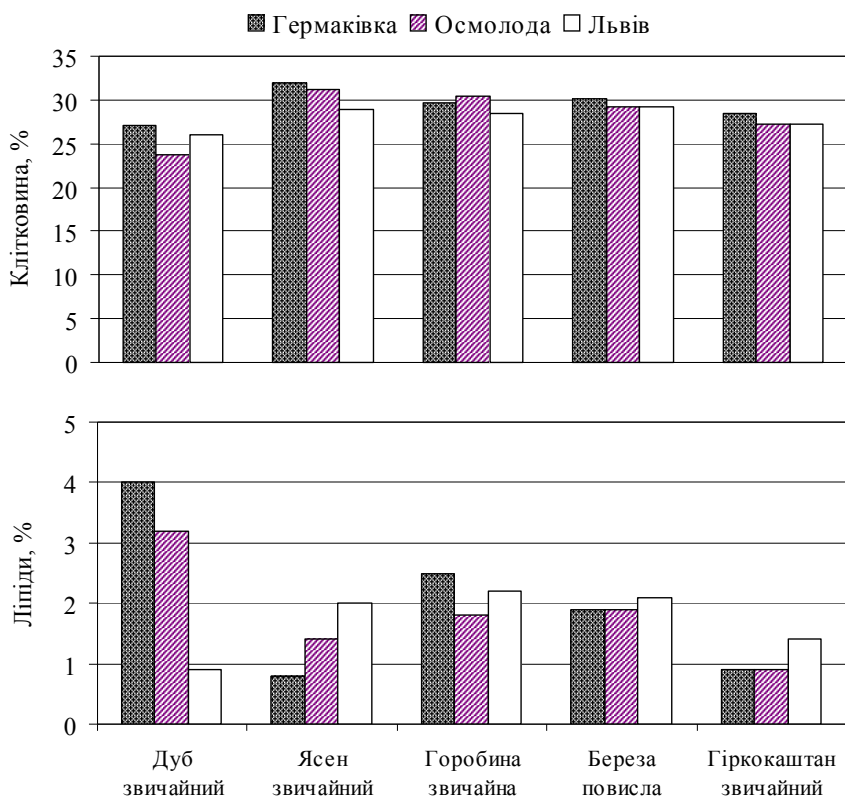


Рис. 3. Вміст клітковини й ліпідів в абсолютно сухій масі листків деревних порід залежно від їх місцезростання

Не виявлено статистично достовірних зрушень у синтезі клітковини й ліпідів у берези повислої (табл.), хоча загальна тенденція залишається подібною до інших порід (рис. 3). За загальним підсумком дисперсійного аналізу, цей вид лише в чотирьох випадках із дванадцяти згідно зі схемою дослідження достовірно змінює у процесі адаптації два показники метаболізму — вміст білків і золи. Отже, береза повисла, як поширений у досліджуваних регіонах пластичний вид виявляє ознаки найстійкішої се-

ред наведених деревної породи за аналізованими параметрами сухої речовини листків. Найчутливішими виявилися ясен звичайний і гіркокаштан звичайний. Дуб звичайний і горобина звичайна згідно зі статистичним опрацюванням їхньої реакції є середньостійкими породами.

Висновки і пропозиції. Апробація біохемічних властивостей сухої маси листків як показників адаптації деревних порід у конкретних місцях зростання підтвердила перспективність і універсальність деяких з них. Зокрема, вміст білків, клітковини, ліпідів і золи в листках істотно змінюється залежно від властивостей природного середовища та особливостей видової фізіолого-біохемічної реакції на нього рослин. Особливо нагромадження золи в сухій масі листків тісно пов'язане з умовами мінерального живлення дерев і дуже добре відображає забрудненість трансформованого середовища вулиць міста Львова та, зокрема, підвищену насиченість його повітря проникаючими в рослини техногенними емітентами.

За апробованими показниками можна судити, чи даний вид зростає у своєму екологічному середовищі, чи в новому для нього, а також наскільки нове зовнішнє середовище змінює хід метаболічних процесів у рослинах і чи „дозволяє“ організму існувати тут на певному рівні адаптації. Білково-вуглеводна кількісна характеристика сухої маси листка на тлі певного рівня мінерального живлення може відображати результат взаємодії рослин, їхніх видових груп, екотипів чи популяцій з теперішнім екологічним середовищем їх існування. За порівняння з відповідними об'єктами в еталонних умовах, вона може слугувати сигналом до вжиття практичних заходів щодо їх збереження та охорони в разі загрозливих відхилень.

ЛІТЕРАТУРА

1. Гетко Н. В., Шабанова Н. А. Физиолого-биохимические методы контроля за состоянием лесов в системе экологического мониторинга Беларуси // Тез. докл. междунауч. конф. „Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития“. Донецк, 1993. С. 81—82.
2. Гнатів П. С. Екологічні проблеми інтродукції деревних рослин у техногенному середовищі Львова // Екологічний збірник НТШ. Львів: Наукове товариство ім. Шевченка. № 7. 2001. С. 237—248.
3. Гнатів П. С., Артемовська Д. В. Вуглеводний метаболізм листків у зв'язку з мінеральним живленням дерев у деградованому довкіллі // Науковий вісник. Вип. 10.3. Львів: УкрДЛТУ, 2000. С. 192—200.
4. Гнатів П. С. Біохемічні ознаки метаболізму листків в зв'язку з умовами мінерального живлення дерев // Науковий вісник. Вип. 9.9. Львів: УкрДЛТУ, 1999. С. 73—80.
5. Горьшина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.
6. Гродзинский Д. М. Надёжность растительных систем. К.: Наук. думка, 1983. 368 с.
7. Кретович В. Л. Биохимия растений. М.: Высшая школа, 1986. С. 162—278.

8. *Майснер А. Д.* Жизнь растений в неблагоприятных условиях. Минск: Высш. шк., 1981. 96 с.
9. *Методические указания* по работе на инфракрасном анализаторе „Инфрапид 61“. М.: ЦИНАУ, 1986. 32 с.
10. *Починок Х. М.* Методы биохимического анализа растений. К.: Наук. думка, 1976. С. 5—77.
11. *Программа-методика организации* и проведения работ по региональному мониторингу лесов Европейской части СССР (полевые и камеральные работы в соответствии с Мануалем) / Под ред. М. В. Вайчиса Каунас-Гирионис: Литовский НИИ лесного хозяйства, 1989. 58 с.
12. *Разумов В. А.* Справочник лаборанта-химика по анализу кормов. М.: Россельхозиздат, 1986. С. 94—244.
13. *Ситник К. М.* Ботаніка. Порядок денний на ХХІ століття. Фізіологія // Укр. ботан. журн. 2000. № 2. Том 57. С. 113—118.
14. *Ситник К. М., Мусаченко Р. И., Богданова Т. П.* Физиология листа. К.: Наук. думка, 1978. 392 с.
15. *Судьїна О. Г.* Сучасні напрямки розвитку біохімії рослин // Укр. ботан. журн. 1988. Т. 45. № 3. С. 8—15.
16. *Телитченко М. М., Остроумов С. А.* Введение в проблемы биохимической экологии. К.: Наук. думка, 1999. С. 174—255.
17. *Харборн Дж.* Введение в экологическую биохимию. М.: Мир, 1985. 311 с.
18. *Харитонович Ф. Н.* Биология и экология древесных пород. М.: Лесн. пром., 1968. 304 с.
19. *Bachmann K.* Molecular markers in plant ecology // *New Phytol.* 1994. № 63 (126). P. 403—418.
20. *Denffer D. von, Schumacher W., Magdefrau K., Ehrendorfer F.* Strasburger's Textbook of Botany. London-New York: Longman, 1971. 877 p.
21. *Schultz E. D., Mooney H. A., eds.* Biodiversity and Ecosystem Function. Berlin: Springer-Verlag, 1993. P. 228—245.

SUMMARY

Petro HNATIV

COMPARISON OF INDICES OF METABOLIC ADAPTATION OF WOOD PLANTS IN CARPATHIANS AND ON PLAINS OF THE WESTERN UKRAINE

The concept of macrometabolite structure of leaves as system of biochemical adaptation parameters of wood plants is offered. All dry weight is considered as the sum of the contents of cellulose, water-soluble carbohydrates, lipides, protein and ashes, and their percentage parity — as the ecologically caused structurally-metabolic test code of plants of the species in concrete conditions of whereabouts. On the basis of regional researches the dependence of synthesis of protein, cellulose and lipides in leaves, as well as accumulation of ashes on adequacy to an environment and growing in it species groups of wood plants is illustrated.