

АКТИВНОСТЬ ПРОЦЕССОВ ДЫХАНИЯ ЧУБУШНИКОВ

Представлены результаты изучения процессов энергетического обмена у чубушников, интродуцированных в Степное Приднпровье. Установлена их корреляция с фазами сезонного роста и развития растений. Отмечен повышенный уровень активности дыхания и ферментных систем защиты от перекисного окисления в начальную фазу вегетации, в период роста и формирования побегов у наиболее стойких к условиям произрастания в районе интродукции чубушников – представителей флор Западной Европы, Дальнего Востока, Китая и Атлантического региона Северной Америки. Показатели активности дыхания необходимо учитывать при оценке адаптивных возможностей интродуцированных растений.

Зеленые насаждения, в частности кустарники, играют важнейшую роль в оптимизации окружающей среды, особенно в регионах с техногенной нагрузкой, к которым относится и степная часть Приднпровья. Несмотря на разнообразие декоративных видов и форм интродуцированных кустарников они еще недостаточно используются в зеленом строительстве.

Под влиянием стресса, связанного с переносом растений в новые условия существования, возникает адаптационный синдром [2, 4], в основе которого лежат специфические и неспецифические реакции организма. Последние возникают под влиянием разнообразных раздражителей и проявляются в изменении физиолого-биохимических процессов, в последующем это сказывается на особенностях роста и развития, способности к семенному и вегетативному размножению, устойчивости интродуцентов к факторам окружающей среды.

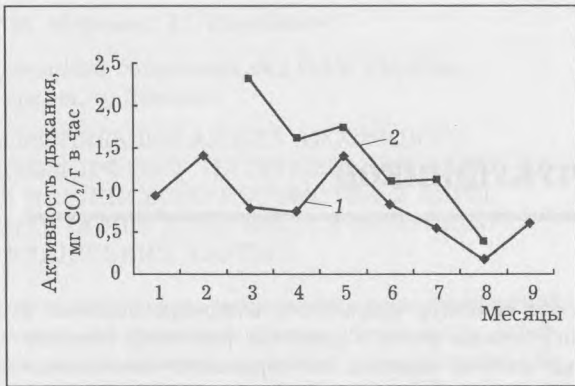
Значительное влияние на жизнь растений-интродуцентов оказывают климатические факторы. Успешность интродукции в континентальные условия степной зоны определяется прежде всего температурным режимом в холодный период года и режи-

мом увлажнения – в теплый. Зависимость физиологических процессов у разных по происхождению растений от этих параметров может колебаться в широких пределах.

Одним из основных показателей адаптации растений к неблагоприятным условиям обитания является интенсивность энергетического обмена. В процессе окисления субстратов дыхания происходит последовательное высвобождение энергии, заключенной в химических связях, которая в дальнейшем используется в метаболических процессах или в образовании богатых энергией химических связей. При окислении субстратов дыхания формируются также промежуточные продукты, используемые для разнообразных биохимических реакций.

Установлено [7], что температурные условия природных мест произрастания растений влияют на характер дыхания. Отмечена различная степень изменения активности дыхательных процессов в зависимости от устойчивости растений к низким температурам, в связи с чем этот показатель предлагается использовать как диагностический при изучении адаптации интродуцентов [7].

В данной работе с целью выявления устойчивости растений рода *Philadelphus* L. при интродукции их в Степное Приднпровье



Динамика активности дыхания побегов (1) и листьев (2) *Philadelphus coronarius*

использовали показатели интенсивности дыхания и активности дыхательных ферментов – оксидоредуктаз (каталазы, пероксидазы).

Условия, методы и объекты исследований

Отбор проб листьев и однолетних побегов производили по общепринятым методикам ежемесячно, с последующей интерпретацией полученных данных по фазам сезонного роста и развития растений. Сроки наступления и продолжительности фаз фиксировали в ходе фенологических наблюдений [9]. Интенсивность дыхания определяли по методу Л.О. Иванова [8], активность каталазы и пероксидазы – по методу, описанному Х.Н. Починком [6]. Обработку данных осуществляли с использованием стандартных методов математической статистики [1].

Чубушники, будучи красивоцветущими кустарниками, являются ценным декоративным материалом для зеленого строительства. Коллекция чубушников Днепропетровского ботанического сада (ДБС) насчитывает 37 таксонов (17 видов, 9 гибридов, 11 форм). В качестве объектов исследования выбраны восемь видов, представляющих все области естественного распространения рода: *Ph. coronarius* L. (Южная Европа), *Ph. magdalenae* Koechne (центральный Китай), *Ph. schrenkii* Rupr. (Дальний

Восток, северо-восточный Китай), *Ph. satsumanus* Miq. (Япония), *Ph. californicus* Benth. и *Ph. mexicanus* Schlecht (Тихоокеанская и Континентальная климатические зоны Северной Америки), *Ph. grandiflorus* Willd. и *Ph. latifolius* Schrad. (Атлантическая и Континентально-Атлантическая климатические области Северной Америки). На основании результатов инвентаризаций рост данных видов в ботаническом саду ДНУ можно считать довольно успешным: шесть видов имеют высокую приживаемость (70–100%). Менее устойчивы виды *Ph. satsumanus* и *Ph. mexicanus* – за годы интродукции погибла большая часть высаженных растений (из 21 и 39 экземпляров сохранились соответственно только 1 и 3).

Природные местообитания рода *Philadelphus* L. характеризуются, как правило, меньшей континентальностью климата – более мягкой, а иногда теплой зимой и большим количеством осадков за вегетационный период. Отдельные показатели климатических условий совпадают с такими района интродукции, например, сумма осадков за теплый период года и коэффициент увлажнения климата (*Ph. mexicanus*), температурный режим зимы и амплитуда годовых минимумов и максимумов температуры (*Ph. schrenkii*), коэффициент увлажнения климата (*Ph. coronarius* L., *Ph. magdalenae*).

Результаты и их обсуждение

Результаты исследований позволяют сделать некоторые выводы относительно общего характера динамики процессов дыхания в вегетативных органах (побегах и листьях) чубушников. Типичная картина распределения активности дыхания побегов и листьев по месяцам представлена на примере *Ph. coronarius* (см. рисунок).

Интенсивность дыхания побегов разных видов чубушников в годичном цикле колеблется в пределах от 0,14 до 1,54 мг CO₂/г в час. Дыхательные процессы в тканях листьев

происходят более активно (0,24–3,2 мг CO₂/г в час) по сравнению с побегами. Наиболее высока активность дыхания в тканях молодых листьев в апреле. Почти у всех видов прослеживается одновременное снижение активности дыхания молодых развивающихся побегов по сравнению с годичными одревесневшими побегами в феврале–марте. Это свидетельствует о том, что в указанный период окислительно-восстановительные процессы, связанные с накоплением и расходом субстратов дыхания, наиболее активно происходят в листьях, в побегах же преобладает основная их функция – транспорт веществ. В период роста побегов активность их дыхания несколько возрастает, а в тканях листьев – снижается. В целом, динамика активности дыхания побегов и листьев взаимосвязана. Исследование корреляционной зависимости между активностью дыхания однолетних побегов и листьев выявило прямо пропорциональную связь между ними (коэффициент корреляции варьировал от +0,65 до +0,97).

Интенсивность дыхания вегетативных органов чубушников значительно снижается к концу вегетации. Так, в октябре интенсивность дыхания побегов у *Ph. coronarius* составила 51,3% исходной величины в феврале–марте, у *Ph. schrenkii* – 42,5%, у *Ph. magdalenae* – 15,5%, у *Ph. satsumanus* – 67,9%, у *Ph. californicus* – 26,4%, у *Ph. mexicanus* – 48,9%, у *Ph. latifolius* – 60,0%, у *Ph. grandiflorus* – 43,6%. У разных видов этот процесс происходит неодинаково: протекание отдельных фаз сезонного развития растений может сопровождаться локальным усилением или торможением дыхательной активности. Поэтому для выявления видовых особенностей анализ данных проводили в соответствии с феноритмикой растений.

В наиболее ранние сроки возобновление вегетации, активный рост побегов происходит у *Ph. coronarius*, *Ph. schrenkii*, *Ph. magdalenae*, *Ph. grandiflorus*. Рост побегов за-

вершается сначала у *Ph. coronarius*, *Ph. schrenkii* и *Ph. magdalenae* (середина июня), потом – у *Ph. californicus* и *Ph. satsumanus* (конец второй декады июня) и позже всех – у *Ph. mexicanus*, *Ph. latifolius* и *Ph. grandiflorus* (третья декада июня). В состоянии глубокого покоя растения находятся с августа по сентябрь. Этому периоду предшествует скрытый рост и дифференциация тканей однолетних побегов (июль–август). В октябре отмечена способность растений к возобновлению вегетации в лабораторных условиях. Полный выход из глубокого покоя происходит только в декабре, когда в течение трех недель в лабораторном опыте наблюдается рост побегов, разворачивание листьев, а у *Ph. schrenkii* и *Ph. coronarius* – также бутонизация.

Результаты анализа интенсивности дыхания побегов и листьев в зависимости от фенологической ритмики растений (табл. 1 и 2) показали, что изучаемые виды можно разделить на две группы. К первой относятся *Ph. coronarius*, *Ph. schrenkii*, *Ph. magdalenae*, *Ph. latifolius*, *Ph. grandiflorus*, у которых показатели активности дыхания побегов наиболее высоки в фазу весеннего возобновления вегетации (ВВВ). Более ранние сроки прохождения ими начальных фаз вегетации объясняются высокой энергообеспеченностью процессов жизнедеятельности этих видов. У рано заканчивающих рост *Ph. coronarius* и *Ph. magdalenae* активность дыхания побегов последовательно снижается в фазы активного и вторичного роста побегов.

Ко второй группе относятся виды, позже других начинающие вегетацию (*Ph. satsumanus*, *Ph. californicus*, *Ph. mexicanus*), с низким уровнем интенсивности дыхания побегов в начальную фазу вегетации, сменяющимся повышением активности процесса в период роста побегов.

Во время скрытого роста и вызревания побегов происходят энергоемкие процессы

Таблица 1. Активность дыхания однолетних побегов видов рода *Philadelphus* в разные фазы сезонного развития растений, мг $\text{CO}_2/\text{г}$ в час

Виды	Фазы сезонного развития растений					
	Весеннее возобновление вегетации	Активный рост побегов	Скрытый рост и вызревание побегов	Физиологический покой	Вынужденный покой	
					октябрь	февраль
Ph. coronarius	1,110	1,072	0,825	0,357	0,605	0,943
Ph. schrenkii	0,845	0,770	1,104	0,343	0,467	1,100
Ph. magdalenae	1,127	0,912	0,825	0,463	0,392	1,237
Ph. satsumanus	0,776	0,893	0,825	0,178	0,467	0,687
Ph. californicus	0,845	0,907	0,935	0,397	0,385	1,457
Ph. mexicanus	0,570	1,310	0,990	0,247	0,412	0,843
Ph. latifolius	1,251	0,880	1,100	0,550	0,825	1,375
Ph. grandiflorus	0,982	0,302	0,825	0,481	0,550	1,257

формирования вторичных тканей, синтеза структурных и запасных веществ клетки. В этот период у всех видов отмечается повышенный уровень интенсивности дыхания.

Состояние физиологического покоя характеризуется значительным снижением активности дыхания, что особенно проявляется у *Ph. mexicanus* и *Ph. satsumanus* (в 4–4,5 раза) – соответственно 0,247 и 0,178 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ в час. Среди изучаемых видов *Ph. mexicanus* и *Ph. satsumanus* занимают особое положение из-за своих невысоких показателей интенсивности дыхания во все фазы роста и развития побегов, что мы связываем с недостаточной устойчивостью данных видов, происходящих из Мексики и Японии.

Повышение активности дыхания после перехода растений из состояния глубокого покоя в вынужденный связано с окислением субстратов дыхания и вероятным высвобождением энергии, необходимой для обеспечения процессов жизнедеятельности в наименее благоприятный период. Большинство видов в это время характеризуется относительно невысокой активностью дыхания, и только у *Ph. satsumanus* этот показатель повышается более чем в 2,5 раза, что можно объяснить интенсивным окислением запасных веществ и снижением устойчивости этого вида к низким температурам.

Находясь в состоянии вынужденного покоя, побеги сохраняют способность к возобновлению вегетации при наступлении благоприятных условий. Результаты исследований свидетельствуют о том, что показатели

Таблица 2. Активность дыхания листьев чубушников, мг $\text{CO}_2/\text{г}$ в час

Виды	Фазы сезонного развития растений				
	Активный рост побегов	Вторичный рост и вызревание побегов	%	Начало физиологического покоя	%
Ph. coronarius	1,892	1,113	58,8	0,385	34,6
Ph. schrenkii	1,430	1,366	95,5	0,605	44,3
Ph. magdalenae	1,641	1,168	71,2	0,715	61,2
Ph. satsumanus	1,686	0,852	50,5	0,522	61,3
Ph. californicus	1,752	1,237	70,6	0,244	19,7
Ph. mexicanus	1,962	1,100	56,1	0,385	35,0
Ph. latifolius	1,787	1,040	58,2	0,357	34,3
Ph. grandiflorus	1,287	0,935	72,6	0,330	35,3

интенсивности дыхания побегов могут характеризовать степень готовности их к вегетации. В феврале активность дыхания побегов оказывается большей в три-четыре раза по сравнению с осенне-зимним периодом (*Ph. schrenkii*, *Ph. magdalenae*, *Ph. californicus*, *Ph. grandiflorus*). Наиболее низкий уровень дыхания в период подготовки к весенней вегетации отмечен у *Ph. satsumanus* и *Ph. mexicanus*.

Процессы дыхания катализируются многими ферментами, главными из которых являются оксидоредуктазы (каталаза, пероксидаза), чье действие направлено на превращение перекиси водорода – одного из конечных продуктов переноса электронов в электронотранспортной цепи. Пероксидаза в ряде случаев проявляет типичную для дыхательных ферментов оксидазную функцию, т. е. использует в качестве акцептора электронов не перекись, а кислород. Основной же функцией каталазы является пе-

Таблица 3. Активность пероксидазы в листьях чубушников, мкг/моль окисленного гваякола/г в мин

Виды	Фазы сезонного развития растений		
	Активный рост побегов	Скрытый рост и вызревание побегов	Начало физиологического покоя
<i>Ph. coronarius</i>	47,9 ± 0,59	41,0 ± 0,22	14,18 ± 0,27
<i>Ph. schrenkii</i>	98,9 ± 1,14	67,7 ± 0,45	27,1 ± 0,40
<i>Ph. magdalenae</i>	61,0 ± 0,58	26,0 ± 0,09	15,0 ± 0,51
<i>Ph. satsumanus</i>	110,9 ± 2,60	123,1 ± 1,52	32,7 ± 0,34
<i>Ph. californicus</i>	52,5 ± 0,59	42,4 ± 0,50	7,5 ± 0,04
<i>Ph. mexicanus</i>	13,6 ± 0,36	23,7 ± 0,40	23,7 ± 0,40
<i>Ph. latifolius</i>	97,3 ± 0,90	64,9 ± 0,83	22,6 ± 0,63
<i>Ph. grandiflorus</i>	95,6 ± 0,76	58,7 ± 0,54	38,5 ± 0,11

Таблица 4. Активность каталазы в листьях чубушников, мкг/моль Н₂О₂ /г в мин

Виды	Фазы сезонного развития растений		
	Активный рост побегов	Скрытый рост и вызревание побегов	Начало физиологического покоя
<i>Ph. coronarius</i>	1015,0 ± 1,15	701,0 ± 13,11	578,3 ± 2,40
<i>Ph. schrenkii</i>	640,0 ± 3,06	512,6 ± 1,76	658,3 ± 10,48
<i>Ph. magdalenae</i>	893,0 ± 1,15	706,0 ± 1,15	553,3 ± 4,06
<i>Ph. satsumanus</i>	835,3 ± 2,40	518,7 ± 2,67	716,0 ± 2,00
<i>Ph. californicus</i>	1048,0 ± 1,15	487,6 ± 2,40	487,6 ± 2,40
<i>Ph. mexicanus</i>	728,7 ± 2,67	535,3 ± 2,67	725,0 ± 1,15
<i>Ph. latifolius</i>	920,3 ± 1,76	400,0 ± 2,31	696,7 ± 4,37
<i>Ph. grandiflorus</i>	879,9 ± 1,76	322,3 ± 1,33	661,0 ± 3,06

роксидная, которая заключается в разложении перекиси с выделением воды и молекулярного кислорода. Пероксидная функция каталазы и пероксидазы играет важную роль в защите клетки от избыточного перекисного окисления.

Изучение пероксидазы листьев (табл. 3) показало, что ее активность изменяется в зависимости от фазы роста и развития растений. Более высокие значения у всех изученных нами видов отмечены в фазе активного роста, с последующим снижением в фазах скрытого роста побегов и начала физиологического покоя, что коррелирует с интенсивностью дыхания. Наибольшая активность фермента зафиксирована у *Ph. satsumanus*, что указывает на сдвиг окислительно-восстановительных реакций аэробных дегидрогеназ в сторону образования перекиси. При рассмотрении данного явления следует учитывать, что увеличение пероксидной

активности растений свидетельствует об их неустойчивости к условиям среды [3].

Анализ полученных данных (табл. 4) показал, что динамика активности каталазы изменяется в течение вегетационного периода. Наибольшая активность фермента зафиксирована в листьях чубушников в период активного роста. У одних видов (*Ph. coronarius*, *Ph. californicus*, *Ph. latifolius*) высокий уровень активности каталазы в начале вегетации (1015,0–1048,0 мкг/моль H_2O_2 /г в мин) совпадает с наибольшей интенсивностью дыхания в тканях листьев и побегов (1,752–1,892 мг CO_2 /г в час и 0,907– 1,072 мг CO_2 /г в час соответственно), что свидетельствует о достаточно высокой устойчивости клеток к процессам окисления, у других – наблюдается такое же соответствие при более низких значениях показателей дыхания и ферментативной активности (*Ph. grandiflorus*, *Ph. schrenkii*, *Ph. magdalenae*, *Ph. satsumanus*). Только у *Ph. mexicanus* при высокой интенсивности дыхания листьев и побегов (1,96 и 1,31 мг CO_2 /г в час соответственно) в фазу активного роста пероксидная активность каталазы относительно низкая (728,7 мкг/моль H_2O_2 /г в мин).

Выводы

1. Полученные нами данные свидетельствуют о разной степени активности дыхания и оксидоредуктаз в зависимости от фазы роста и развития исследованных видов чубушников, интродуцированных в Степное Приднепровье. Установлено, что у видов с ранними сроками прохождения фенофаз в весенний период усиливается интенсивность дыхательного окисления и затрат энергии на ростовые процессы, у них также активно действуют ферментные системы защиты от перекисного окисления. Аналогичная зависимость наблюдается и в остальные фазы сезонного развития.

2. Наибольшая устойчивость к температурным условиям района интродукции отмечена у чубушников, происходящих из

Западной Европы, Дальнего Востока, северо-восточного Китая (*Ph. coronarius*, *Ph. schrenkii*, *Ph. magdalenae*), а также из Атлантического региона Северной Америки (*Ph. grandiflorus*). У малоустойчивых видов *Ph. mexicanus* и *Ph. satsumanus* основные этапы сезонного роста и развития, формирования тканей и подготовки растений к зимнему периоду не обеспечиваются в достаточной мере продуктами энергетического обмена. Основным фактором, обуславливающим малую устойчивость этих видов в районе интродукции, являются низкие температуры, что подтверждается результатами наших исследований.

По нашему мнению, изучение физиолого-биохимических показателей процессов дыхания позволяет характеризовать устойчивость интродуцентов. Эти данные следует учитывать при оценке адаптивных возможностей растений при интродукции и перспективном использовании в озеленении населенных пунктов.

1. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1990. – 296 с.
2. Косаківська І.В. Стрес рослин: специфічні та неспецифічні реакції адаптаційного синдрому // Укр. ботан. журн. – 1998. – 55, № 6. – С. 584–587.
3. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. – К.: Вища школа, 1995. – 502 с.
4. Петровская-Баранова Т.П. Физиология адаптации и интродукция растений. – М.: Наука, 1983. – 151 с.
5. Петухова И.П. Эколого-физиологические основы интродукции древесных растений. – М.: Наука, 1982. – 124 с.
6. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. – К.: Наук. думка, 1976. – 384 с.
7. Сергеева К.А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости растений. – М.: Наука, 1971. – 171 с.
8. Фізіологія рослин. Практикум. – К.: Вища школа, 1995. – 191 с.
9. Юркевич И.Д., Голод Д.С., Ярошевич Э.П. Фенологические исследования древесных и кустарниковых растений. – Минск: Наука и техника, 1980. – 88 с.

Рекомендовал к печати П.А. Мороз

Л.Г. Долгова, І.О. Зайцева

Дніпропетровський національний університет,
Україна, м. Дніпропетровськ

АКТИВНІСТЬ ПРОЦЕСІВ ДИХАННЯ САДОВИХ
ЖАСМІНІВ

Представлені результати вивчення процесів енергетичного обміну садових жасмінів, інтродукованих у Степове Придніпров'я. Встановлено їхню кореляцію з фазами сезонного росту і розвитку рослин. Відмічено підвищений рівень активності дихання і ферментних систем захисту від перекисного окислення у початкову фазу вегетації, у період росту і формування пагонів у найстійкіших до умов зростання в районі інтродукції садових жасмінів – представників флори Західної Європи, Далекого Сходу, Китаю та Атлантичного регіону Північної Америки. Показники активності дихання потрібно враховувати при оцінці адаптивних можливостей інтродукованих рослин.

L.G. Dolgova, I.A. Zajtseva

Dnepropetrovsk National University,
Ukraine, Dnepropetrovsk

ACTIVITY OF BREATH PROCESSES
IN JASMINES

The results of study the processes of energy exchange in garden jasmines, introduced in Steppe Pridnieprovie are submitted. Their correlation with phases of seasonal development of plants is found. The increased level of activity of breath and enzymatic systems of protection from peroxide oxidation in the initial phase of vegetation is marked during growth and formation of sprouts of jasmines from flora of Western Europe, Far East, China and Atlantic region of Northern America hardy to the conditions of growth in Ukraine. The parameters of activity of breath are necessary for estimation of adaptive ability of introduced plants.