

ПЛАСТИЧНОСТЬ КОРРЕЛЯЦИОННЫХ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ ПОКАЗАТЕЛЯМИ ОСНОВНОГО И СПЕЦИАЛИЗИРОВАННОГО МЕТАБОЛИЗМА РАСТЕНИЙ КАК ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ НА НЕПРЕДСКАЗУЕМОСТЬ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

© 2013 А.В. Щербаков

Башкирский государственный университет, г. Уфа

Поступила 22.10.2013

На основании анализа величин более 3500 коэффициентов корреляций между морфофизиологическими параметрами у 7 видов культурных и дикорастущих растений было показано, что у растений не формируются устойчивые корреляционные комплексы. Знаки (+ или -) и большая величина коэффициента корреляций между морфофизиологическими параметрами сохраняется лишь у ограниченного списка корреляционных связей. Значимые корреляции между морфофизиологическими параметрами, как правило, составляют не более 40% от их возможного количества. Доля реализованных корреляций от их потенциально возможного количества у разных видов растений меняется в зависимости от оптимальности среды обитания. При этом, в ответ на ухудшение условий обитания у отдельных видов растений возможно как увеличение, так и уменьшение доли реализованных корреляционных связей. Пластичность корреляционных связей между параметрами наблюдается у растений как в лабораторных условиях, так и в естественных местах обитания. Показано, что изменение доли реализованных корреляционных связей может происходить в ответ на изменение уровня самых разных экологических факторов - от количества доступных для растений элементов минерального питания до комплексных эколого-ценотических различий между естественными местообитаниями. Кроме того, наблюдаемая картина пластичности корреляционных связей касается событий как основного, так и специализированного метаболизма.

Полученные данные интерпретированы как характерное для растений проявление принципа независимости формирования отдельных адаптивных и нейтральных реакций на меняющиеся условия среды и функционирования в растениях децентрализованных схем управления морфофизиологическими параметрами.

Ключевые слова: дефицит элементов минерального питания, механизмы компенсации, корреляционные связи, децентрализованные системы управления, специализированные метаболиты, флавонолы группы кверцетина.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема адаптации остается одной из центральных в биологии. Исследование отдельных приспособительных реакций ведется на протяжении десятилетий, и перечень частных адаптаций охватывает все уровни организации от молекулярно-генетического до популяционного и все основные факторы среды. Известно, что практически любой физиологический и биохимический процесс, или анатомо-морфологический признак, в тех или иных условиях может стать адаптивным [1].

Поскольку метаболизм растений принято разделять на основной и специализированный, представляется важным изучение взаимодействия адаптивных механизмов растений как на уровне основного, так и на уровне специализированного метаболизма.

Целью работы был анализ картины корреляций между параметрами основного и

специализированного метаболизма, являющимися маркерами действия компенсаторных механизмов, обеспечивающих существование и выживание растений разных видов в норме и при стрессе.

В данной статье проанализированы корреляционные матрицы, полученные при анализе корреляций в лабораторных, строго контролируемых условиях [2] и на растениях из полевых местообитаний с высокой мозаичностью условий [3,4,5]. Отдельно проанализированы связи между количественными и качественными характеристиками обмена флавоноидов у полевых растений. Данные вещества были взяты в качестве объекта изучения потому, что, по современным представлениям, они широко распространены в растениях, что делает их удобными маркерами уровня стрессовой нагрузки [6].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 1992-2011 гг. Нами были проведены две серии опытов.

Щербаков Аркадий Владимирович, кандидат биологических наук, доцент кафедры биохимии и биотехнологии БашГУ, e-mail Humanist314@rambler.ru

В первой серии отдельные растения растения кукурузы (*Zea mays* L.), каланхоэ перистого (*Kalanchoe pinnata* (Lam.) Pers.), пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и сои (*Glycine max* L.) выращивали при контролируемых условиях: комнатной температуре, освещенности 10 000 люкс и 12-часовой длине светового дня. 10 дневные растения (выборка- 20 шт.) выращивали в индивидуальных сосудах объемом 50 мл. Питательным раствором служила среда Хогланда-Арнона, далее Х-А. 0,5-нормальная концентрация питательного раствора соответствовала норме обеспеченности растений элементами минерального питания, а 0,01-нормальная-дефициту. Питательный раствор меняли ежедневно, при этом учитывали его убыль, снижение содержания отдельных элементов минерального питания, регистрировали измерения рН раствора и его электропроводности, как показателя суммарной концентрации ионов. Также у растений исследованных видов регистрировались следующие параметры: ростовые, морфологические и весовые показатели [2]. Ранговые корреляции по Спирману рассчитывали между рядами изменений параметров среды и растений, которые произошли за сутки с момента предыдущего измерения. Расчет корреляций производили в пакете программ Statistica.

Во второй серии экспериментов были изучены дикорастущие виды, собранные в разные годы в эколого-ценотических градиентах эндемичного

региона Башкирского Зауралья [7]: можжевельник казацкий (*Juniperus sabina* L.), Солодка Коржинского (*Glycyrrhiza korshinskyi* L.) и 2 вида тысячелистника — обыкновенный (*Achillea millefolium* L.) и благородный (*Achillea nobilis* L.) [3]. Данные виды произрастают на территориях, относимых к различным геохимическим провинциям. Исследовали морфологические и биохимические параметры — содержание в образцах флавонолов группы кверцетина.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.

Было установлено, что стабильные условия выращивания позволяют растениям формировать устойчивые донорно-акцепторные связи между морфофизиологическими системами (фотосинтетической, поглотительной, проводящей). При более детальном анализе ежесуточных изменений в растениях было установлено, что в результате ухудшения условий произрастания количество устойчивых корреляций между параметрами, как правило, снижается [2].

Результаты корреляционного анализа морфофизиологических показателей культурных растений в норме и при дефиците элементов минерального питания представлены в таблице 1. Приведенный показатель числа возможных корреляций в обоих случаях (таб. 1 и 2) определялся на основе общего перечня регистрируемых морфофизиологических параметров.

Таблица 1. Соотношение потенциально возможных и реализованных корреляций между морфофизиологическими параметрами у культурных растений в лабораторных опытах

Культура	Фон Х-А	Возм. число корреляций	% реализованных корреляций:			
			всего	(+) корр.	(-) корр.	(+) : (-)
<i>Zea mays</i>	0.5	432	41.7	30.8	10.9	2.8 : 1
	0.01	216	20.4	14.8	5.6	2.6 : 1
<i>Kalanchoe pinnata</i> *	0.5	576	13,8	12.1	1.7	7.1 : 1
	0.01	252	27,4	23.0	4.4	5.2 : 1
<i>Triticum aestivum</i>	0.1	84	26.2	26.2	-	1,0 : 0
	0.01	168	28.6	22.0	6.6	3.3 : 1
<i>Glycine max</i> **	0.5	143	25.4	23.8	1.6	14,9 : 1
	0.01	90	31.1	27.7	3.4	8.1 : 1

Примечание: * усредненные данные по двум сериям экспериментов; ** - усредненные данные по трем сериям экспериментов.

Как следует из представленных данных, возникновение стресса, связанного с дефицитом элементов минерального питания существенно меняет общую корреляционную картину — изменяются доля реализованных корреляционных связей и соотношение между корреляциями разных знаков. Установлено, что перевод

растений на дефицит элементов минерального питания может вызвать как уменьшение так и увеличение доли реализованных корреляционных связей между параметрами от их общего количества. Кроме того, в любую сторону может меняться и соотношение между положительными и отрицательными корреляциями.

В ходе многолетних исследований накопления флавонолов группы кверцетина у исследованных видов были выявлены корреляционные связи между накоплением отдельных соединений, представленные в таблице 2:

Результаты анализа пластичности корреляционных связей между показателями содержания флавонолов группы кверцетина у дикорастущих растений представлены в таблице 2.

Таблица 2. Соотношение потенциально возможных и реализованных корреляций показателей содержания флавонолов группы кверцетина у дикорастущих растений

Вид	Вариант	Возм. число корреляций	% реализованных корреляций:			
			всего	(+) корр.	(-) корр.	(+) : (-)
<i>Juniperus sabina</i> .	2007 г.					
	мужские раст.	121	3,32	3,32	0	-
	женские раст.	363	3,53	1,08	2,45	0,44
	2008 г.					
	мужские раст.	90	5,55	5,55	0	-
	женские раст.	210	2,85	2,85	0	-
<i>Glycyrrhiza korshinskyi</i> .	2009 г.	42	7,14	4,76	2,38	2
	2010 г.	56	19,6	8,9	10,7	0,83
<i>Achillea millefolium</i> .	2009 г.	153	3,95	3,38	0,57	6
	2010 г.	110	12,7	7,3	5,42	1,33
<i>Achillea nobilis</i>	2007 г.	120	20,83	20,83	0	-

Как следует из представленных данных, картина корреляционных связей, выявленных между физиологическими показателями, у собранных в разные годы образцов дикорастущих видов также нестабильна. В большинстве случаев варьирует как доля реализованных корреляций от потенциально возможных, так и соотношение между положительными и отрицательными корреляциями.

Анализ всего массива корреляций показал, что между различными морфофизиологическими параметрами возможно существование трех типов связи:

- сильные корреляции - часто встречающиеся корреляционные связи с постоянным знаком;
- умеренные корреляции - часто встречающиеся корреляционные связи с меняющимся знаком и (или) величиной коэффициента корреляции;
- слабые корреляции- редко встречающиеся корреляции с меняющимся знаком и (или) величиной коэффициента корреляции .

Примеры морфофизиологических параметров с различными типами связи приведены в таблице 3.

Как следует из представленных данных, картина корреляционных связей между параметрами как основного, так и специализированного метаболизма отличается высокой пластичностью, что, очевидно, является типичным для растений.

Изучение литературных источников показывает, что до последнего времени уделялось

недостаточно внимания анализу взаимодействия частных приспособительных реакций. Более того, почти не обсуждались сами принципы анализа взаимодействия различных физиологических систем в обеспечении общей выживаемости растений. Так, часто сравнительный анализ частных адаптаций сводился к поиску “главной” реакции, которая обеспечивала бы приспособление организма в целом. В других случаях подчеркивалась какая-либо отдельная черта взаимодействия частных адаптаций, (например, их обязательная сопряженность при формировании обобщенной адаптивной реакции, (“general adaptive sindrom”) [8], или конкуренция за энергоресурсы между частными адаптивными реакциями). В последние годы наметилась тенденция распространения на растения концепции стресса Селье (“general adaptive sindrom”): [8]. В рамках этой концепции изменения физиолого- биохимических параметров имеют инвариантную конфигурацию при всех видах стресса. Для растений же характерны более пластичные реакции: это поливариантность онтогенеза [9] и возможность существования независимых и множественность адаптивных ответов [1].

Вопрос о “законах композиции” [10] в настоящее время более четко сформулирован полевыми экологами в концепциях типов жизненных стратегий растений [11] и поливариантности онтогенеза [9]. Обе концепции констатируют возможность существования самых разных комбинаций признаков растений. Однако обе концепции носят по отношению к физиологии растений

феноменологический характер [1]. Поэтому неспецифических защитных механизмов [12] и о открытом остается вопрос об адаптивном значении степени их взаимосвязанности у видов с форм взаимодействия различных различающимися эколого-ценотическими морфофизиологических специфических и стратегиями [13].

Таблица 3. Примеры сильных, умеренных и слабых значимых корреляций морфофизиологических показателей у исследованных видов.

Вид	Корреляционные связи	Коэффициент корреляции	Встречаемость, %
Сильные корреляции			
<i>Zea mays</i>	масса растения — рН среды	0,77	90
<i>Kalanchoe pinnata</i>	масса растения - общее потребление ионов	0,82	85
<i>Triticum aestivum</i>	относительный прирост биомассы - прирост подземной части;	0,78	85
<i>Glycine max</i>	масса растения - общее потребление ионов	0,89	80
<i>Achillea millefolium</i>	рутин- кверцетин	0,73-0,92	85
<i>Juniperus sabina</i>	изокверцетин - рутин	0,81 - 0,96	85
<i>Glycyrrhiza korshinskyi</i>	рутин — нарингенин	-0,94	80
	нарингин- изокверцетин	0,83	80
Умеренные корреляции			
<i>Zea mays</i>	масса растения - прирост длины надземной части	0,65-0,78	65
<i>Kalanchoe pinnata</i>	относительный прирост биомассы- рН среды	0,54-0,77	70
<i>Triticum aestivum</i>	относительный прирост биомассы- рН среды	0,53-0,71	60
<i>Glycine max</i>	масса растения — интенсивность транспирации	0,58-0,79	65
<i>Achillea millefolium</i>	содержание флавоноидов в органах - морфологические показатели листового аппарата	0,58 - 0,94	70
<i>Juniperus sabina</i>	рутин — нарингенин	0,84-0,89	75
<i>Glycyrrhiza korshinskyi</i>	нарингин - нарингенин	-0,76	70
Слабые корреляции			
<i>Zea mays</i>	потребление растениями азота — рН среды	-0,59	50
<i>Kalanchoe pinnata</i>	интенсивность транспирации— рН среды	-0,61 — 0,68	50
<i>Triticum aestivum</i>	потребление растениями калия — рН среды	0,58	35
<i>Glycine max</i>	прирост длины надземной части - прирост длины подземной части	0,52-0,69	40
<i>Achillea millefolium</i>	рутин - дигидрокверцетин	-0,65	30
<i>Juniperus sabina</i>	кверцетин - дигидрокверцетин	0,52-0,89	50
<i>Glycyrrhiza korshinskyi</i>	изокверцетин - рутин	0,69	35

Под влиянием многочисленных процессов в почвах формируется весьма пестрая мозаика почвенного покрова, где химические элементы могут быть как в дефиците, так и в избытке [14]. Особенность такой мозаичности – относительно независимое распределение элементов. В силу этого растения, проросшие в том или ином местообитании, должны адаптироваться к конкретному распределению химических элементов. При таком распределении химических воздействий в метаболизме растений могут формироваться участки, где влияние химических

элементов могут стимулировать или подавлять тот или иной сегмент обмена веществ [15].

В рамках представлений о функционировании в растениях децентрализованных систем управления достаточно ожидаемым является наличие большого количества слабых и меняющихся корреляций между элементарными метаболическими процессами. В децентрализованной системе управления допускается существование множества регуляторных каналов, которые могут произвольным образом пересекаться, формируя локальные зоны

стимулирования или ингибирования в метаболических цепях растений [1]

Таким образом, по нашему мнению, получены достаточно веские доказательства в пользу предположения о том, что в растениях, в отличие от животных, преобладающим типом связи между отдельными признаками, процессами и механизмами являются “низкоинформационные” связи, где на каждый из физиологических процессов оказывает влияние большое число различных событий, и каждый из этих механизмов обладает достаточной автономностью (тотипотентностью). Это имеет место у событий как основного, так и специализированного метаболизма. В силу этого в любой из моментов проведения эксперимента могут быть обнаружены любые варианты связей, в том числе рассчитываемые как статистически значимые корреляции.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ р_положье_a № 12-04-97023.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений: Учебник.-М.: Логос, 2001. 224 с.: ил.
2. Щербаков А.В. Анализ альтернативных механизмов компенсации дефицита минерального питания у растений с разными типами адаптивных стратегий. Автореф. дисс. на соиск. степени канд. биол. наук. Уфа.: Изд-во БашГУ, 1997. 18 с.
3. Щербаков А.В., Бускунова Г.Г., Аминева А.А., Иванов С.П., Усманов И.Ю. Вариабельность содержания вторичных метаболитов у *Achillea nobilis* L. в условиях Южного Урала. // Изв. Самар. НЦ РАН, 2009, Т. 11, № 1, С. 198-204.
4. Щербаков А.В., Чистякова М.В., Аминев Г.Х., Иванов С.П., Усманов И.Ю. Вариабельность содержания вторичных метаболитов у *Juniperus sabina* L. в условиях Южного Урала. // Башкирский химический журнал, 2009, Т. 16, № 2. С. 132-137.
5. Щербаков А.В., Чистякова М.В., Рахманкулова З.Ф., Усманов И.Ю. Эколого-биохимические аспекты пластичности состава флавоноидов у можжевельника казацкого *Juniperus sabina* L. в условиях Южного Урала.// Вест. Оренбургского гос. университета, Оренбург, Изд-во ОГУ, 2009, № 6. С-458-460 (С)
6. Тюкавкина Н.А. и др. Органическая химия. Спец курс в 2 кн. Кн.2. М.: Дрофа, 2008. 592 с.
7. Щербаков А.В., Усманов И.Ю. Биохимический эндемизм лекарственных растений Башкирского Зауралья: механизмы формирования. Материалы XIII съезда Русского ботанического общества, Тольятти 16-22 сентября 2013 г. Тольятти, изд-во «Кассандра», 2013. С.280-281.
8. Leshem T. et al. Plant membranes. London Kluwer Acad. Publ, 1992. - 265 p
9. Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений/ В кн.: Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ, 1986. С.104—114
10. Keddy P.R., Twollan-srutt L., Wisheu I.C. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? J. of Ecology, 1994. 82. P. 635-643
11. Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to communities of British species. L.: Unwin Hyman publ., 1988. - 892 p.
12. Драгавцев В.А. Феногенетический анализ изменчивости в растительных популяциях // Вестн. АН КазССР, 1963. № 10 (223). С. 33-42
13. Schroeder H., Yanbaev Y., Degen B. A Very Small and Isolated population of the Green Oak Leaf Roller, *Tortrixviridana* L., with High Genetic Diversity—How Does This Work? // Journal of Heredity. 2010. V. 101. N6. P. 780-783.
14. Янтурин С.И., Сингизова Г.Ш., Ягафарова Г.А. Накопление тяжелых металлов в почвах и растительной продукции в условиях техногенеза // Аграрная Россия, 2007. № 6, С. 23-28.
15. Воробьев Н.И. Граф-анализ гено-метаболических сетей микроорганизмов, трансформирующих растительные остатки в гумусовые вещества.// Сельскохозяйственная биология. 2011. №3. С.88-93.

PLASTICITY OF THE CORRELATIONS BETWEEN GENERAL AND SPECIALIZED PLANT METABOLISM

© 2013 A.V. Scherbakov

Bashkir State University, Ufa

On the base of analysis of more than 3,500 values of the correlation coefficients between morphophysiological parameters of 7 species of cultivated and wild plants it was showed that plants do not form stable correlation complexes. Signs (+ or -) and a large value of the coefficient of correlation between morphophysiological parameters are retained only a limited list of correlations. Significant correlations between morphophysiological parameters, typically constitute no more than 40 % of the total possible amount. Ratio of realized correlations of their potential amount in different species depends on habitat environment optimality. At the same time, individual plant species may both increase and decrease in the proportion of realized correlations, in response to the deterioration of living conditions. The plasticity of the correlations between morphophysiological parameters was observed in plants both in the laboratory conditions and in natural habitats. It was shown that the change in the share of realized correlations can occur as response to changes in the large list of different environmental factors – from the total amount of available mineral nutrition elements to complicated environmental ecological differences between natural habitats. In addition, the observed pattern of correlation plasticity of the events was shown both for basic and specialized plant metabolic events.

The obtained data are interpreted as a typical plant manifestation of the principle of independence of the formation of individual adaptive mechanisms and neutral responses to changing environmental conditions and the operation in the plants the decentralized control schemes of morphophysiological parameters.

Key words: deficiency of mineral nutrients, compensation mechanisms, correlations, decentralized control systems, specialized metabolites, quercetin group flavonols.