

© 2006 Л.М. Кавеленова, С.А. Розно,
Ю.В. Киреева, Ю.В. Смирнов*
**К СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫМ
ОСОБЕННОСТЯМ ЛИСТЬЕВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ
В НАСАЖДЕНИЯХ ЛЕСОСТЕПИ**

**Кавеленова Л.М., Розно С.А., Киреева Ю.В., Смирнов Ю.В. К
СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫМ ОСОБЕННОСТЯМ ЛИСТЬЕВ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В НАСАЖДЕНИЯХ ЛЕСОСТЕПИ**

Изучена склерофильность листовых пластинок древесных растений, произрастающих в дендрарии ботанического сада Самарского государственного университета.

**Kavelenova L.M., Rozno S.A., Kireeva Yu.V., Smirnov Yu.V.
CONCERNING SOME ECOPHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF TREE
LEAVES IN FOREST-STEPPE PLANTINGS**

The parameters of leaf mass per area unit are given for some tree, bushy and wine species introduced in the Middle Povolzhye (forest-steppe zone) from different natural regions of Russia and abroad. The meaning of the named criterion is discussed in connection with plant resistance.

Среди вегетативных органов растений именно листья представляют собой структуру, наиболее активную в метаболическом отношении и разнообразную морфологически (Гэлстон и др., 1983). Структурно-функциональное единство листа, обеспечивающее его эффективность в выполнении функций фотосинтеза, газообмена, транспирации, достигается путем реализации программы развития в конкретных условиях окружающей среды (Полевой, Саламатова, 1991). Именно листья в первую очередь подвергаются воздействию техногенных загрязнителей (например, Robinson e.a., 1998), атакам насекомых-филлофагов, патогенных микроорганизмов. Экологическая пластичность листового аппарата открывает разнообразные возможности в адаптации к новым условиям местообитания, в частности, для условий лесостепи наиболее значимыми становится способность переносить высокие температуры жаркого лета, дефицит влаги, сохраняя достаточно высокую ассимиляционную активность.

Одним из количественных показателей структуры листьев, сравнительно редко используемым в отечественной литературе, является масса единицы их площади, которая в зависимости от способа определения может исчисляться как сухая и свежая. Степень склерофильности листьев определяется как отношение сухой массы листьев к их площади (Burghardt, Riederer, 2003). Масса единицы поверхности листьев (степень склерофилизации) имеет различные показатели у растений разных экологических

* Самарский государственный университет, г. Самара.

групп. Так, она имеет меньшие значения у теневыносливых видов (Ninemets e.a., 1998), и обнаруживает связь с условиями обитания (Bussotti e.a., 2000): в Средиземноморье масса единицы площади листа более отчетливо указывала на произрастание в стрессовых условиях, увеличиваясь в более сухих местообитаниях либо при отложении на почве морских солей. Однако изменения данного параметра по годам не выявили различий в количестве выпадавших осадков. Более высокая масса единицы площади листа сочеталась с более низкими концентрациями азота и фосфора, что может быть отражением «эффекта разбавления» - ростом количества структурных соединений углерода в склерофилизированном листе, а не снижением собственно содержания этих элементов. Масса единицы площади листа как мера склерофильности достигала высокого уровня среди мезофильных растений (Bussotti e.a., 2000).

Нами было проведено изучение склерофильности листовых пластинок древесных растений, произрастающих в дендрарии ботанического сада Самарского государственного университета. Среди объектов исследования было свыше 40 видов древесных растений различного географического происхождения (абрикосы маньчжурский, обыкновенный, сибирский; березы пумила, Эрмана; бересклет европейский, боярышники даурский, кровавокрасный, полумягкий; бузина голубая, винограды амурский, кленолистный, дейции амурская, скабра, дубы красный, крупноплодный, ива Ледебура, кирказоны крупноплодный, маньчжурский, клены гиннала, серебристый, лимонник китайский, лохи серебристый, узколистный, облепиха крушиновая, орехи айлантолистный, грецкий, рябины коммикста, Мужо, обыкновенная, ольхолистная, сирени амурская, Звегинцева, обыкновенная, спиреи иволистная, японская, форзиции Джеральда, овата, черемухи виргинская, Грея, Маака, чубушники мелколистный и садзуми). Пробы листьев отбирали в период полного завершения их роста и достижения полной функциональной активности (середина июля) в 2004 г. и 2005 годах.. Первый вегетационный период отличался достаточной влагообеспеченностью и средним температурным режимом, второй же обнаружил чередование периодов с выраженным дефицитом влаги (в мае, июле, августе-сентябре) и выпадением пониженного по сравнению со среднемноголетним уровнем количества осадков при температурном режиме несколько выше среднего. Массу листовых пластинок в пробе определяли гравиметрически в свежем и воздушно-сухом состоянии, площадь этих же листовых пластинок определяли после высушивания непосредственным подсчетом с помощью палетки.

На рис.1 представлены данные, относящиеся к структурным особенностям листьев древесных растений – деревьев, кустарников и древовидных лиан из дендрария ботанического сада Самарского государственного университета, причем только тех видов, для которых мы располагали показателями для двух вегетационных периодов. Укажем, что в вегетационных периодах 2004 и 2005 года разброс значений массы единицы площади листа был значительным, хотя и неодинаковым (см. таблицу).

Таблица

Результаты математической обработки показателей сухой массы единицы площади листа у модельной группы древесных растений – интродуцентов из дендрария ботанического сада Самарского госуниверситета

Показатели	2004 год				2005 год			
	Все древ.	Деревья	Кустарн.	Лианы	Все древ.	Деревья	Кустар.	Лианы
Среднее	7,24	7,13	8,11	5,27	6,41	6,55	7,95	1,44
Стандартная ошибка	0,44	0,46	0,81	1,72	0,56	0,57	1,10	0,20
Медиана	6,75	6,88	7,50	3,23	6,55	6,85	7,31	1,22
Экссесс	-0,65	-0,75	-1,36	3,54	-0,66	-0,84	-1,11	-1,97
Асимметричн.	0,51	0,54	0,46	1,89	0,37	0,14	0,17	0,69
Минимум	2,67	4,40	4,72	2,67	1,00	2,26	1,89	1,00
Максимум	13,36	11,31	13,36	11,92	14,81	12,12	14,81	2,06
Объем выборки	39	20	14	5	43	24	14	5

Так, для всей модельной выборки в 2005 году минимальные и максимальные показатели во всей модельной группе видов составили 1,00 и 12,12, а в 2004 году – 2,67 и 13,36 мг сухой массы /кв.см площади листа соответственно. Отметим, что в группах деревьев и кустарников размах варьирования данного показателя был шире именно в 2005 году.

Обнаружившие противоположную тенденцию показатели по группе лиан, из-за малочисленности проанализированных видов, на наш взгляд, нуждаются в подтверждении.

Хотелось бы обратить внимание на свойственную обоим годам особенность: в условно сформированных модельных группах видов кустарникам был свойствен наиболее высокий, лианам – самый низкий уровень показателя массы единицы площади, деревья занимали промежуточное положение. Поскольку в группе деревьев преобладали растения, формирующие в природных условиях 1-2 яруса древесных насаждений, в том числе выполняющие роль эдификаторов, им свойственно «преимущественное право» использования водных ресурсов почвенного субстрата. Средние значения показателя массы единицы площади листа говорят о том, что листовые пластинки не отличаются однозначно высокой степенью склерофиллизированности (развития механического компонента проводящих пучков и усиленной нервации, повышения барьерных свойств эпидермиса, снижения содержания водонасыщенных основных тканей). Наиболее высокие показатели массы единицы площади листа, обнаруженные для группы кустарников, нельзя считать абсолютно выявленной тенденцией, однако для нашей модельной группы, вероятно, была значительна доля засухоустойчивых видов, имеющих в определенной мере структурно адаптированные к дефициту влаги листья. Лиановые растения, распространение которых в природе приурочено к влажным лесам умеренной зоны, в силу

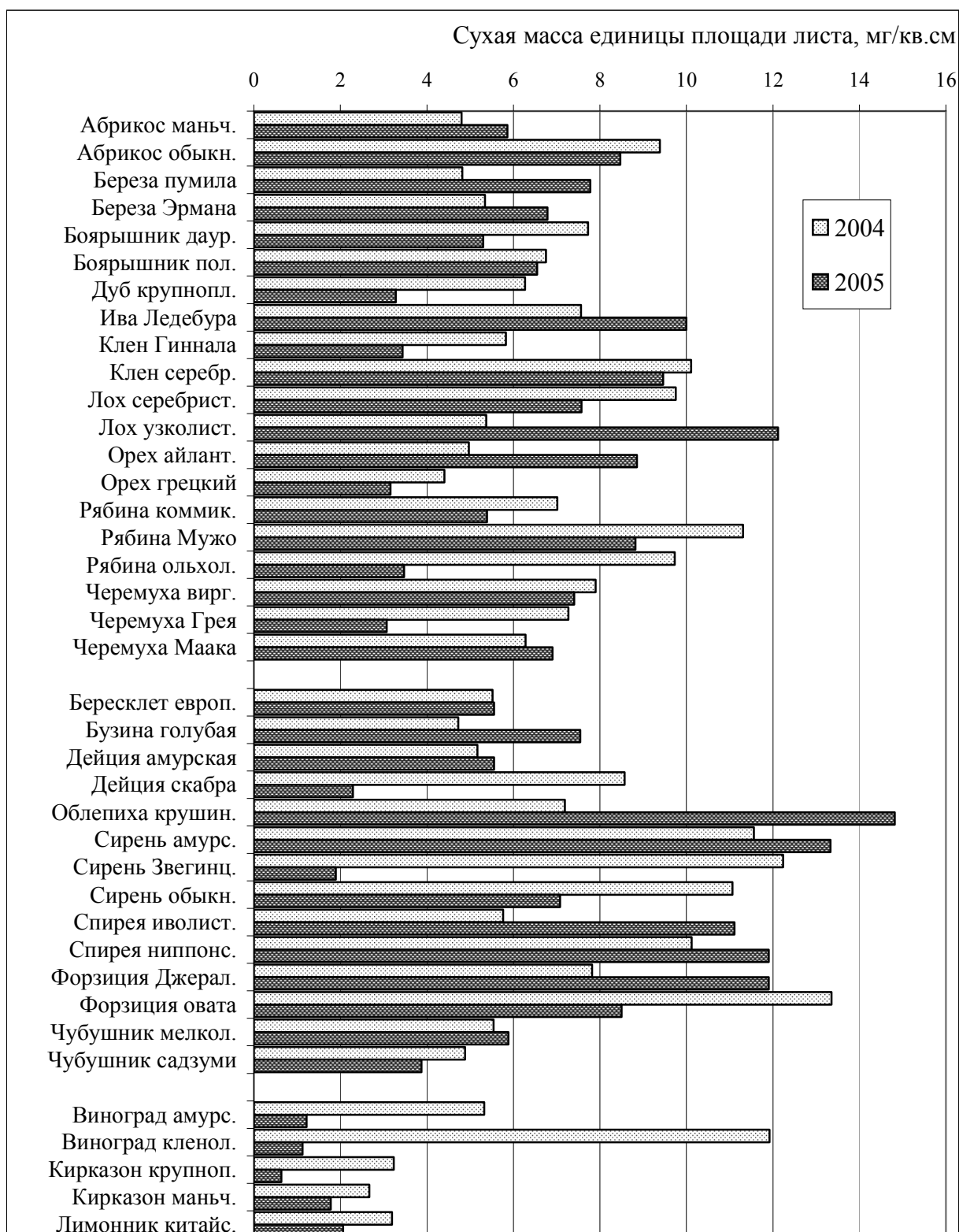


Рис.1. Показатели массы единицы площади листовых пластинок у деревьев, кустарников и древесных лиан в насаждениях дендрария ботанического сада Самарского госуниверситета (г. Самара, 2004 и 2005 гг.)

роста в затенении формируют крупные, тонкие, высоко оводненные листовые пластинки, что проявляется и в пониженных значениях показателя массы единицы площади листа

Для древесных растений-интродуцентов важным условием адаптации является поддержание определенной «физиологической нормы» ассимиляционных структур. В тот же время вопрос о том, насколько широки границы изменений, не выходящих за пределы нормы реакции, заслуживает изучения для каждого отдельно взятого вида. Является ли обязательным поддержание определенных количественных характеристик листового аппарата (уровня оводненности листовых пластинок, массы единицы площади листа) в разные вегетационные периоды, насколько сильно могут эти данные различаться у видов, устойчивых и неустойчивых в данных природных условиях? Естественно, что для ответа на данный вопрос необходимо располагать массивом многолетних данных, в том числе относящихся к видам местной флоры.



Среди видов, включенных нами в модельные группы деревьев и кустарников (как более многочисленные), были обнаружены растения, у которых показатели массы единицы площади листа в 2004 и 2005 гг. были очень близки (среди деревьев – абрикос обыкновенный, боярышник полумягкий, клен серебристый, рябина Мужо, черемухи виргинская и Маака, среди кустарников – бересклет европейский, дейция амурская, сирень амурская, спирея японская и др.). Для ряда видов, напротив, показатели двух разных вегетационных периодов могли различаться почти вдвое (дуб

крупнолистный, лох узколистный, рябины коммикста и ольхолистная, черемуха Грея и другие деревья; бузина голубая, дейция скабра, облепиха крушинолистная, форзиции Джеральда и овата и др. кустарники).

Частоты распределения показателей массы единицы площади листа в два сравниваемых года представлены на рис.2. Отметим, что однонаправленные тенденции слабого изменения частот распределения в 2004 и 2005 годы выявляются как для сборной группы древесных растений, так и для взятых по отдельности деревьев и кустарников. Преобладание показателей одного класса было наиболее выражено в группе древесных видов, здесь же сравнительно меньше прослеживалась разница двух вегетационных периодов.

Можно предполагать, что сохранение либо изменение физиологической нормы в различные годы вегетации (рассмотренные на примере одного параметра структуры листьев), соотносятся со стратегиями выживания высших растений, единого ответа на вопрос, что соответствует большей устойчивости - стабильность или пластичность, не существует. Для древесных интродуцентов выявленные значения должны сопоставляться с итоговым уровнем устойчивости, который в ряду лет демонстрирует данный вид.

Говоря о древесных растениях – интродуцентах, следует иметь в виду, что режим увлажнения в районе интродукции может существенно отличаться от такового в районах их естественного произрастания, как по количеству влаги, так и с точки зрения периодичности увлажнения. Отметим также, что концентрация почвенного раствора (то есть степень его минерализации) может существенно различаться у почв в природных местобитаниях и районах интродукции. Повышенная минерализация почвенного раствора, даже при наличии достаточного количества влаги в почве, может затруднять ее получение растениями (Сергеев, 1981). Можно предполагать, что в лесостепи при выращивании на черноземах с подобными проблемами сталкиваются многие древесные виды, ареалу произрастания которых соответствуют лесные почвы, формирующиеся в условиях промывного водного режима. Изменения параметров водного режима листьев у древесных растений – интродуцентов, как это давно известно, особенно часто обнаруживаются в условиях дефицита почвенной влаги, в условиях степи и полупустыни (Хлебникова, Маркова, 1955; Гурский, 1957; Троицкая, 1960; Сергеев, 1981). При переменном увлажнении важнейшее значение приобретает количество доступной растениям влаги в период формирования и роста листовых пластинок.

Среди видов, послуживших объектами нашего исследования, большинство в течение ряда лет продемонстрировало устойчивость в условиях лесостепи с ее контрастными погодными условиями. Однако именно виды, у которых показатели склерофилльности листьев были стабильны в условиях двух различных вегетационных периодов, демонстрируют при росте в дендрарии ботанического сада и включении в объекты зеленого строительства г.Самары хорошую устойчивость к засухе и влиянию высоких темпе-

ратур (абрикос обыкновенный, боярышник полумягкий, клен серебристый, рябина Мужо, черемухи виргинская и Маака и др). Напротив, в группе видов с пластичным уровнем склерофилльности листьев присутствуют такие, у которых в засушливых условиях состояние угнетено, листья теряют тургор и поникают, то есть уровень засухоустойчивости в лесостепи понижен (дуб крупнолистный, черемуха Грея, дейция скабра, форзиции Джеральда и овата и др.). Хотя в каждой из названных групп есть «виды-исключения», нам думается, что необходим дополнительный сбор данных, относящихся к склерофилльности листьев местных и экзотических видов. Только тогда мы сможем решить вопрос о пригодности данного показателя, в том или ином приложении, для оценки устойчивости к условиям вегетационных периодов лесостепи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гурский А.В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. - М.-Л.: Издательство Академии Наук СССР, 1957. - 304 с.

Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. - М.: Мир, 1983. - 550с.

Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. - Л.: Издательство Ленинградского университета, 1991. - 240с.

Сергеев С.Н. Изучение элементов водного режима растений защитных лесонасаждений // Экология. - 1981. - №6. - С. 85 - 88.

Троицкая О.В. Водный режим древесно-кустарниковых пород в Карагандинской области // Труды Карагандинского ботанического сада. - Алма-Ата, 1960. - Т.1. - С. 53-64.

Хлебникова Н.А., Маркова М.И. Особенности роста и водного режима древесных пород в условиях Прикаспийской низменности // Труды Института леса АН СССР. - 1955. - Т.25. - С. 95-109.

Burghardt M., Riederer V. Ecophysiological relevance of cuticular transpiration of deciduous and evergreen plants in relation to stomatal closure and leaf water potential // Journal of Experimental Botany. - 2003. - V.54. - No.389. - P. 1941-1949.

Bussotti F., Borhigni F., Celesti C., Leonzio C., Bruschi P. Leaf morphology and macronutrients in broadleaved trees in central Italy // Trees.- 2000. - V. 14. - No. 7. - P. 361-368.

Ninemets U., Kull O., Tenhunen J.D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance // Tree Physiology. - 1998. - Vol.18. - P.681-696.

Robinson M., Heath J., Mansfield T. Disturbances in stomatal behavior caused by air pollutants // Journal of Experimental Botany. - 1998. - V. 49. - P. 461-469.

Поступила в редакцию
21 декабря 2006 г.