

И.И. Коршиков, Е.Н. Виноградова

ИЗМЕНЕНИЕ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИСТЬЕВ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ВЫХЛОПНЫМ ГАЗАМ ДЕРЕВЬЕВ *ACER PLATANOIDES* L. И *ACER PSEUDOPLATANUS* L. В НАСАЖДЕНИЯХ ВДОЛЬ АВТОМАГИСТРАЛИ

клён остролистный, клён явор, выхлопные газы автотранспорта, листья, физиолого-биохимические показатели, индивидуальная изменчивость, корреляционные связи

В последнее время в связи с увеличением автотранспортного потока в крупных городах объём выбросов в атмосферу выхлопных газов, включающих в себя токсичные оксиды азота, углерода, серы, а также соединения тяжёлых металлов, существенно возрос. Так, например, в Донецкой обл. валовый объём выбросов выхлопных газов в 1995 г. составил 157,8 тыс.т, а в 2003 г. – 205,4 тыс.т. При этом наибольшее их количество приходилось на г. Донецк – 49,9 тыс т, или 24,4% общеобластного объёма [2]. Произрастающие вдоль автомагистралей насаждения древесных растений оздоравливают окружающую среду городов, однако их листовая аппарат нередко повреждается выхлопными газами. Отмечено, что в аллейных посадках вдоль оживлённых шоссе наблюдается определённая изменчивость в характере и степени повреждения листьев растений одного и того же вида [4]. Это даёт возможность выделять отдельные группы или категории растений в зависимости от степени повреждённости их листового аппарата [4]. Такая градация важна для выяснения характера изменений физиолого-биохимических показателей в зависимости от устойчивости растений к выхлопным газам.

Возможно, различия в устойчивости размножаемых семенным путём растений изначально детерминированы их генотипическими отличиями [12]. Анализ изменения физиолого-биохимических показателей в зависимости от жизненного состояния растений позволяет выявить звенья метаболических процессов, которые наиболее оперативно реагируют на действие стрессовых факторов и отвечают за устойчивость видов. Ранее нами была изучена динамика изменений отдельных метаболических показателей в листьях трёх групп растений *Acer pseudoplatanus* L. и *Acer platanoides* L. – устойчивых, среднеустойчивых и неустойчивых, выделенных в аллейных посадках вдоль автомагистрали в центре г. Донецка [4]. Однако в литературе есть сведения о влиянии антропогенного фактора не только на абсолютные значения метаболических параметров, но и на амплитуду их варьирования, а также структуру корреляционных связей между ними [5, 7, 11].

Цель данной работы – анализ индивидуальной изменчивости и сопряжённости физиолого-биохимических показателей ассимиляционного аппарата *A. pseudoplatanus* и *A. platanoides* в насаждениях вдоль автомагистрали с интенсивным движением, а также выявление связи между этими параметрами и устойчивостью растений.

Исследования были проведены с 17 – 20-летними растениями *A. pseudoplatanus* и *A. platanoides*, которые произрастали в аллейных посадках вдоль двух основных проспектов г. Донецка. Было промаркировано по 37 деревьев каждого вида и на основании визуальных наблюдений выделены 3 их группы в зависимости от степени повреждённости листьев: первая (I) – незначительно повреждённые, или устойчивые (слабый периферийный хлороз); вторая (II) – среднеповреждённые, или средне-

устойчивые (развитый периферийный хлороз) и третья (III) – сильноповреждённые, или неустойчивые (хлороз и некроз листьев). Отбор проб листьев с каждого растения проводили одновременно во второй половине вегетации (начало сентября), когда индивидуальные отличия в устойчивости деревьев к выхлопным газам отчётливо проявились. В образцах листьев определяли содержание хлорофиллов *a* и *b*, суммы хлорофиллов и каротиноидов, соединений, реагирующих с 2-дितिобарбитуровой кислотой (ТБК-АС), супероксиддисмутазную активность (СОД) и пероксидазную активность (ПО) в свободной и ионосвязанной фракциях по общепринятым методикам [4]. Уровень индивидуальной изменчивости изучаемых показателей оценивали с помощью коэффициента вариации (CV). Изменение сопряжённости связей между исследуемыми показателями устанавливали с помощью коэффициента корреляции Пирсона (*r*) при $P < 0,05$ и соответствующем числе степеней свободы. Корреляцию между степенью устойчивости деревьев и физиолого-биохимическими показателями определяли с помощью рангового корреляционного коэффициента Спирмена (r_s) [6].

Исследования показали, что во всех отобранных группах деревьев в сентябре количество повреждённых листьев и площадь их повреждения у *A. platanoides* были в 2 – 3 раза больше, чем у *A. pseudoplatanus* [4].

Анализ содержания ТБК-АС – конечных продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) в общих выборках растений показывает (табл. 1-2), что уровень накопления их в листьях неустойчивого *A. platanoides* выше, чем в листьях устойчивого *A. pseudoplatanus*. В листьях менее устойчивых растений обоих видов увеличивалось содержание ТБК-АС. Однако у *A. platanoides* корреляция данного показателя со степенью устойчивости растений более значима ($r_s = 0,72$), чем у *A. pseudoplatanus* ($r_s = 0,52$). Среди изучаемых показателей индивидуальная изменчивость по содержанию в листьях ТБК-АС была одной из наименьших. Коэффициент вариации этого признака колебался в пределах 14 – 25 %.

У растений II – III групп зафиксировано достоверное снижение содержания всех исследованных пигментов. В повреждённых листьях III группы растений содержание зелёных пигментов было примерно в два раза ниже, чем в листьях первой группы растений. При этом содержание пигментов в листьях *A. platanoides* несколько выше, чем в листьях *A. pseudoplatanus*. Корреляция степени повреждённости листьев растений с содержанием в них хлорофиллов *a* и *b* более выражена у *A. pseudoplatanus* ($r_s = -0,78$ и $r_s = -0,77$ соответственно), чем у *A. platanoides* ($r_s = -0,63$ и $r_s = -0,58$). Индивидуальная изменчивость содержания хлорофиллов и их суммы была выше в листьях *A. platanoides*. Максимальные значения коэффициента вариации зелёных пигментов зафиксированы для листьев третьей группы – 39 – 42 % у *A. platanoides* и 37-38% у *A. pseudoplatanus*. Выявлено, что выхлопные газы автотранспорта вызывают уменьшение отношения хлорофилл *a*/ хлорофилл *b* по мере ухудшения состояния листового аппарата растений неустойчивого *A. platanoides* ($r_s = -0,48$). В листьях же *A. pseudoplatanus* достоверной связи между устойчивостью деревьев и соотношением хлорофилл *a*/ хлорофилл *b* не выявлено ($r_s = 0,29$). Индивидуальная изменчивость по этому показателю была наиболее низкой и колебалась в пределах 5 – 10 % в листьях *A. platanoides* и 8 – 12 % – в листьях *A. pseudoplatanus*. Содержание суммы каротиноидов с увеличением повреждённости листьев снижается не столь существенно, как зелёных пигментов. Ранговые коэффициенты корреляции в данном случае практически одинаковы для *A. platanoides* ($r_s = -0,56$) и для *A. pseudoplatanus* ($r_s = -0,57$). Индивидуальная изменчивость по содержанию суммы каротиноидов у обоих видов была ниже, чем по содержанию зелёных пигментов. Сохраняются те же тенденции: более высокий уровень варибельности этого показателя в листьях *A. platanoides* (21 – 28 %), по сравнению с листьями *A. pseudoplatanus* (20 – 23 %), а также увеличение степени варибельности с усилением повреждённости листьев растений.

Таблица 1. Изменчивость физиолого-биохимических параметров в листьях растений *Acer platanoides*, различающихся по степени повреждённости выхлопными газами автотранспорта в аллейной посадке вдоль автомагистрали

Категория, степень устойчивости	Статистический параметр		Содержание					хлорофилл <i>a</i> / хлорофилл <i>b</i>	Активность ферментов		
			ТБК-АС	пигменты					свободная фракция	ионо-связанная фракция	супероксид-дисмутазная
				хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	сумма хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>	каротиноиды				
Первая, устойчивые	Лимиты	Min	1,96 ± 0,02	1,73 ± 0,08	0,88 ± 0,06	2,62 ± 0,12	0,47 ± 0,06	1,88	0,07 ± 0,02	0,92 ± 0,16	21,11 ± 0,85
		Max	3,49 ± 0,05	3,86 ± 0,12	1,74 ± 0,18	5,54 ± 0,35	0,91 ± 0,08	2,22	1,07 ± 0,08	5,84 ± 0,36	78,45 ± 1,12
	Среднее	M ± m	2,58 ± 0,28	2,49 ± 0,36	1,19 ± 0,15	3,69 ± 0,51	0,67 ± 0,07	2,07 ± 0,05	0,33 ± 0,13	3,06 ± 0,73	46,97 ± 6,85
	Коэффициент вариации	CV, %	21,69	28,41	25,51	27,35	21,47	4,80	80,48	47,16	28,81
Вторая, средне-устойчивые	Лимиты	Min	2,10 ± 0,03	1,33 ± 0,09	0,60 ± 0,07	1,97 ± 0,14	0,43 ± 0,07	1,87	0,11 ± 0,03	1,26 ± 0,18	19,23 ± 0,78
		Max	4,16 ± 0,06	3,56 ± 0,13	1,72 ± 0,13	5,28 ± 0,46	0,88 ± 0,06	2,48	0,77 ± 0,09	5,64 ± 0,48	34,50 ± 1,01
	Среднее	M ± m	3,19 ± 0,47	2,02 ± 0,45	0,96 ± 0,23	2,99 ± 0,68	0,59 ± 0,09	2,12 ± 0,12	0,38 ± 0,15	2,74 ± 0,95	26,6 ± 2,81
	Коэффициент вариации	CV, %	25,10	38,06	40,28	38,50	27,98	9,65	68,15	58,6	16,6
Третья, неустойчивые	Лимиты	Min	3,32 ± 0,12	0,56 ± 0,07	0,40 ± 0,05	0,90 ± 0,08	0,24 ± 0,05	1,65	0,09 ± 0,02	1,48 ± 0,06	23,26 ± 4,28
		Max	4,91 ± 0,09	2,48 ± 0,32	1,40 ± 0,12	3,86 ± 0,25	0,64 ± 0,06	2,02	0,56 ± 0,06	4,50 ± 0,36	113,24 ± 6,08
	Среднее	M ± m	4,02 ± 0,32	1,40 ± 0,33	0,74 ± 0,18	2,13 ± 0,50	0,45 ± 0,07	1,9 ± 0,07	0,36 ± 0,10	2,88 ± 0,62	80,41 ± 15,78
	Коэффициент вариации	CV, %	13,52	39,49	41,89	39,80	27,09	6,16	48,95	36,59	33,21
Общая выборка	Лимиты	Min	1,96 ± 0,02	0,56 ± 0,07	0,40 ± 0,12	0,90 ± 0,08	0,24 ± 0,05	1,65	0,07 ± 0,02	0,92 ± 0,16	19,23 ± 0,78
		Max	4,91 ± 0,32	3,86 ± 0,12	1,74 ± 0,18	5,54 ± 0,35	0,91 ± 0,08	2,48	1,07 ± 0,08	5,84 ± 0,36	113,24 ± 6,08
	Среднее	M ± m	3,09 ± 0,28	2,02 ± 0,26	0,99 ± 0,12	3,02 ± 0,38	0,58 ± 0,05	2,03 ± 0,05	0,35 ± 0,07	2,9 ± 0,44	51,45 ± 8,52
	Коэффициент вариации	CV, %	27,14	39,88	38,00	39,06	29,05	8,14	66,27	46,77	51,41

Таблица 2. Изменчивость физиолого-биохимических параметров в листьях растений *Acer pseudoplatanus*, различающихся по степени повреждённости выхлопными газами автотранспорта в аллейной посадке вдоль автомагистрали

Категория, степень устойчивости	Статистический параметр		Содержание					хлорофилл <i>a</i> / хлорофилл <i>b</i>	Активность ферментов		
			ТБК-АС	пигменты					свободная фракция	ионо-связанная фракция	супероксид-дисмутазная
				хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	сумма хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>	каротиноиды				
Первая, устойчивые	Лимиты	Min	1,77±0,02	1,02±0,03	0,60±0,04	1,82±0,09	0,35±0,02	1,4	0,65±0,08	0,75±0,06	7,59±0,90
		Max	3,39±0,06	3,07±0,12	1,40±0,09	4,47±0,11	0,77±0,03	2,2	6,91±0,90	3,11±0,70	29,85±2,14
	Среднее	M ± m	2,38±0,25	1,90±0,23	1,00±0,11	2,91±0,32	0,53±0,04	1,89±0,12	2,67±1,02	1,59±0,38	20,57±4,37
	Коэффициент вариации	CV, %	20,67	24,33	20,93	21,38	20,04	12,00	75,10	47,45	41,85
Вторая, средне-устойчивые	Лимиты	Min	2,01±0,01	0,84±0,05	0,38±0,05	1,23±0,08	0,27±0,01	1,8	0,52±0,06	0,36±0,03	12,11±1,24
		Max	4,17±0,05	1,39±0,09	0,74±0,06	2,03±0,10	0,44±0,02	2,5	3,29±0,30	1,40±0,12	59,83±5,40
	Среднее	M ± m	2,98±0,39	1,08±0,11	0,52±0,07	1,60±0,16	0,38±0,03	1,60±0,16	1,61±0,59	0,84±0,22	36,07±6,68
	Коэффициент вариации	CV, %	22,25	16,73	22,30	17,30	13,71	11,72	62,37	44,18	45,44
Третья, неустойчивые	Лимиты	Min	2,92±0,01	0,52±0,08	0,23±0,03	0,75±0,06	0,25±0,02	1,7	0,56±0,04	0,23±0,04	8,34±0,95
		Max	4,48±0,01	1,75±0,12	0,86±0,07	2,61±0,15	0,53±0,03	2,2	6,52±0,07	1,51±0,09	69,46±8,24
	Среднее	M ± m	3,48±0,53	0,97±0,21	0,48±0,12	1,45±0,32	0,39±0,05	1,98±0,09	2,10±1,01	0,55±0,22	43,44±9,35
	Коэффициент вариации	CV, %	25,64	37,27	37,96	37,70	23,01	7,76	81,39	69,19	48,11
Общая выборка	Лимиты	Min	1,77±0,02	0,52±0,08	0,23±0,03	0,75±0,06	0,25±0,02	1,4	0,52±0,06	0,23±0,04	7,59±0,90
		Max	4,48±0,01	3,07±0,12	1,40±0,09	4,47±0,11	0,77±0,03	2,5	6,91±0,90	3,11±0,70	69,46±8,24
	Среднее	M ± m	2,88±0,26	1,90±0,23	0,70±0,1	2,09±0,28	0,45±0,03	1,98±0,07	2,18±0,55	1,06±0,23	31,97±5,80
	Коэффициент вариации	CV, %	28,07	40,98	43,24	41,12	25,16	11,61	77,38	67,46	56,32

У *A. pseudoplatanus* выявлена достоверная корреляция между повышением активности СОД и увеличением степени повреждённости листьев растений ($r_s = 0,50$). У *A. platanoides* такая корреляция не обнаружена, однако максимального значения активность СОД достигает также в листьях наиболее повреждённых растений. В этой же группе у обоих видов растений отмечены и максимальные значения коэффициента вариации активности этого фермента. Индивидуальная изменчивость изученных видов растений по активности СОД была достаточно высокой и достигала 29 – 33 % в листьях *A. platanoides* и 42 – 48 % – в листьях *A. pseudoplatanus*.

Исследование индивидуальных изменений активности обеих фракций пероксидазы позволило установить снижение активности ионосвязанной фракции в связи с повышением степени повреждённости листьев у *A. pseudoplatanus* ($r_s = -0,69$). В то же время не выявлено значимых взаимосвязей между устойчивостью растений и активностью обеих фракций ПО в листьях *A. platanoides*, а также активностью свободной фракции ПО в листьях *A. pseudoplatanus*. Такая неоднозначность в изменении активности ПО, в определённой мере, является следствием высокой вариабельности этого параметра. Среди изученных показателей индивидуальная изменчивость по активности ПО у деревьев обоих видов была максимальной. Значения CV активности свободной фракции фермента составляли 49 – 81 % в листьях растений *A. platanoides* и 75 – 81 % – в листьях *A. pseudoplatanus*. Для ионосвязанной фракции ПО значения CV составляли – 37 – 59 % для *A. platanoides* и 47-69 % – для *A. pseudoplatanus*.

Дальнейший анализ полученных данных направлен на раскрытие закономерностей возникновения дисбаланса функциональных связей в листьях видов рода *Acer* в связи с повреждающими воздействиями выхлопных газов. Количество достоверных корреляционных связей между изучаемыми физиолого-биохимическими параметрами в общих выборках растений в листьях более устойчивого *A. pseudoplatanus* выше (19 корреляций), чем в листьях *A. platanoides* (10 корреляций) (табл. 3 – 4).

Все значимые корреляционные связи, обнаруженные в листьях растений *A. platanoides* в общей выборке, имеют отношение к пигментам. Это, прежде всего, сильная, близкая к функциональной, взаимосвязь пигментов между собой (7 корреляций), а также отрицательная взаимосвязь между пигментами и ТБК-АС (3 корреляции) (табл. 3). Те же достоверные корреляционные связи выявлены и в листьях растений *A. pseudoplatanus* в общей выборке (табл. 4). Наряду с этим, у более устойчивого *A. pseudoplatanus* обнаружены ещё 9 достоверных корреляций, связывающих СОД с пигментами (3 отрицательных корреляции), а также ионосвязанную пероксидазу с пигментами (4 положительных корреляции) и ионосвязанную ПО с СОД и ТБК-АС (по одной отрицательной корреляции).

При анализе корреляционных связей между изучаемыми физиолого-биохимическими показателями в группах растений с разным уровнем повреждённости листьев, как и в общих выборках, прежде всего следует отметить стабильность тесной взаимосвязи изученных пигментов между собой, которая сохраняется в листьях обоих видов растений.

Корреляционный анализ в группе устойчивых растений выявил одинаковое количество (11) достоверных корреляционных связей и практически одинаковую их структуру в листьях обоих изучаемых видов. Помимо 6 значимых положительных корреляций, характеризующих взаимосвязь пигментов между собой, и 4 достоверных отрицательных корреляций, отражающих взаимосвязь пигментов и ТБК-АС, обнаружено по одной значимой положительной корреляции, характеризующих взаимосвязи пероксидазы, в частности, свободной фракции ПО с ТБК-АС в листьях растений *A. platanoides* и ионосвязанной фракции фермента с каротиноидами в листьях *A. pseudoplatanus*.

Таблица 3. Структура корреляционных связей между физиолого-биохимическими параметрами в листьях растений *Acer platanoides*, в разной степени повреждённых выхлопными газами автотранспорта

Физиолого-биохимический показатель	Содержание пигментов				Активность ферментов		
	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	сумма хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>	каротиноиды	пероксидазная		супероксиддисмутазная
					свободная фракция	ионосвязанная фракция	
ТБК-АС	-0,61* -0,59°	-0,60* -0,53°	-0,61* 0,58°	-0,60* -0,50°	-	-	-
Хлорофилл <i>a</i>	-	0,99* 0,98** 0,99*** 0,98°	0,99* 0,99** 0,99*** 0,99°	0,93* 0,84** 0,78*** 0,91°	-	-	-
Хлорофилл <i>b</i>	-	-	0,99* 0,99** 0,99*** 0,99°	0,94* 0,78** 0,78*** 0,878°	-	-	-
Сумма хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>	-	-	-	0,94* 0,82** 0,78*** 0,90°	-	-	-
Сумма каротиноидов	-	-	-	-	-	-	-
Пероксидазная активность	свободная фракция	-	-	-	-	-	-
	ионосвязанная фракция	-	-	-	-	-	-
Супероксиддисмутазная активность	-	-	-	-	-0,65***	-	-

Примечание. Коэффициенты корреляции достоверны при $p < 0,05$, в остальных случаях (прочерк) – связи недостоверны;

* – листья слабоповреждённых растений, ** – листья среднеповреждённых растений, *** – листья сильноповреждённых растений, ° – общая выборка.

Таблица 4. Структура корреляционных связей между физиолого-биохимическими параметрами в листьях растений *Acer pseudoplatanus*, в разной степени повреждённых выхлопными газами автотранспорта.

Физиолого-биохимический показатель		Содержание пигментов				Активность ферментов		
		хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	сумма хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>	каротиноиды	пероксидазная		супероксиддисмутазная
						свободная фракция	ионосвязанная фракция	
ТБК-АС		-0,78*	-0,76*	-0,78*	-0,64*	-	0,69***	-
		-0,73***	-0,75***	-0,77***	-0,58***		-0,61°	
		-0,74°	-0,74°	-0,74°				
Хлорофилл <i>a</i>		-	0,86*	0,99*	0,82*	-	0,62°	-0,39°
			0,91**	0,97**	0,66**			
			0,98***	0,99***	0,74***			
			0,96°	0,99°	0,87°			
Хлорофилл <i>b</i>		-		0,93*	0,59*	-	0,56°	-0,38°
				0,95**	0,65**			
				0,99***	0,81***			
				0,98°	0,79°			
Сумма хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>		-	-		0,74*	-	0,61°	-0,40°
					0,73**			
					0,76***			
					0,85°			
Пероксидазная активность		-	-	-	-	-	0,61*	-
							0,60°	
свободная фракция	-	-	-	-	-	-	0,89**	-
							0,35°	
ионосвязанная фракция	-	-	-	-	-	-	-	-
							-	
Супероксиддисмутазная активность		-	-	-	-	-0,84***	-0,52°	-

Примечание. Коэффициенты корреляции достоверны при $p < 0,05$, в остальных случаях (прочерк) – связи недостоверны;

* – листья слабоповреждённых растений, ** – листья среднеповреждённых растений, *** – листья сильноповреждённых растений, ° – общая выборка.

Минимальное количество значимых достоверных корреляционных связей у обоих видов растений выявлено для второй группы растений. У *A. platanoides* – это только взаимосвязь пигментов между собой, у *A. pseudoplatanus* выявлено ещё 2 сильных корреляции – свободной фракции пероксидазы с ионосвязанной и СОД.

Ещё более существенные различия в количестве и структуре корреляционных связей выявлены для третьей группы наименее стойких растений обоих исследованных видов. У *A. pseudoplatanus*, помимо 6 достоверных взаимосвязей пигментов между собой, установлено ещё 4 значимых корреляционных связи ТБК-АС с пигментами и ионосвязанной пероксидазой. Для третьей группы растений *A. platanoides* обнаружено только 7 достоверных корреляционных связей. Наряду с взаимосвязью пигментов между собой, присутствует одна значимая отрицательная корреляционная связь между СОД и свободной фракцией ПО. Достоверных корреляционных связей для ТБК-АС в данном случае не выявлено.

Полученные нами результаты указывают на наличие определённых связей между устойчивостью растений и исследованными физиолого-биохимическими показателями. Отмеченное увеличение содержания ТБК-АС с повышением степени поврежденности листьев обоих видов свидетельствует об интенсификации ПОЛ, что может быть также связано с избыточной аккумуляцией в тканях ионов тяжёлых металлов [9]. В листьях *A. platanoides* установлено более высокое содержание ТБК-АС и тесная корреляция между содержанием ТБК-АС и устойчивостью растений. Это можно рассматривать как доказательство более выраженного развития патологических процессов в листьях растений неустойчивого *A. platanoides*.

Повреждение листьев растений выхлопными газами автотранспорта вызывает интенсивное разрушение пигментов, что является следствием как прямого действия токсикантов, так и опосредованного – через активацию ПОЛ [4]. Отсутствие достоверной корреляции между соотношением хлорофилл *a*/хлорофилл *b* и степенью поврежденности листьев растений *A. pseudoplatanus* свидетельствует о том, что токсические компоненты выхлопных газов автотранспорта действуют в равной мере на все фотосинтетические пигменты. Уменьшение соотношения хлорофилл *a*/хлорофилл *b* с увеличением степени поврежденности листьев растений *A. platanoides*, по-видимому, следствие большей чувствительности хлорофилла *a*. О характере изменения соотношения хлорофилл *a*/хлорофилл *b* в листьях растений в связи с аэротехногенными воздействиями однозначного мнения в литературе нет [3]. Меньший уровень снижения содержания каротиноидов по сравнению с хлорофиллами в листьях обоих видов растений, возможно, связан с их более высокой устойчивостью и важной защитной функцией по инактивации активированных форм кислорода [8].

Эффективность системы защиты растительной клетки от токсикантов часто оценивают по активности ферментов, которые детоксицируют экзогенные чужеродные вещества или инактивируют токсичные эндогенные соединения. К числу ферментов, выполняющих такую функцию, относятся ПО и СОД. В наших исследованиях абсолютные значения активности СОД были выше в листьях менее устойчивого *A. platanoides*. Однако увеличение активности СОД по мере снижения устойчивости растений достоверно подтверждено только в листьях *A. pseudoplatanus*. Эта зависимость установлена и для активности ионосвязанной фракции пероксидазы. Одним из факторов, определяющих более низкую чувствительность растений к аэротехногенным выбросам, является повышение активности СОД по мере увеличения стрессовой нагрузки [10].

Нами обнаружена достаточно высокая вариабельность всех исследованных физиолого-биохимических показателей листьев, за исключением наиболее стабильного – соотношения хлорофилл *a*/хлорофилл *b*. Причём, в листьях *A. pseudoplatanus* индивидуальная изменчивость всех показателей, за исключением данного соотношения,

была максимальной в третьей, наименее устойчивой группе растений. У *A. platanoides* аналогичная закономерность наблюдается только в отношении пигментов и СОД. Увеличение вариабельности физиолого-биохимических показателей организма ряд авторов рассматривают как критерий его перехода в новое функциональное состояние в условиях стресса, в том числе и техногенного. При этом повышение уровня индивидуальной изменчивости физиолого-биохимических показателей может быть связано с включением шунтовых механизмов, обеспечивающих адаптивные изменения метаболизма растений [1].

Проведённый нами ранее [4] анализ компонентного состава множественных молекулярных форм ПО и СОД в листьях исследуемых видов клёнов тех же насаждений показал значительно большую их стабильность у неустойчивого *A. platanoides*. Различия в компонентном составе сводятся к лабильности минорных форм обоих ферментов у некоторых из изученных растений. Индивидуальная изменчивость изоформ СОД и ПО в листьях более устойчивого *A. pseudoplatanus* значительно выше. Наблюдается изменчивость не только минорных, но и мажорных форм ферментов. Индивидуальная вариабельность в чувствительности к выхлопным газам автотранспорта изучаемых видов *Acer*, по всей видимости, связана с генотипическими особенностями, обуславливающими у конкретных особей качественно-количественные характеристики их ферментов, защищающих метаболизм в клетках листьев [4]. Можно предположить, что более широкий индивидуальный спектр изоформ терминальных оксидаз *A. pseudoplatanus* предоставляет и большие возможности для осуществления адаптивных реакций. Последующие наши трехлетние визуальные наблюдения за состоянием этих растений показали, что их индивидуальная чувствительность к выхлопным газам мало изменяется.

Корреляционный анализ общих выборок растений изучаемых видов, выявивший почти вдвое большее количество достоверных корреляционных связей у устойчивого *A. pseudoplatanus*, прежде всего, за счёт взаимосвязей ферментов ПО и СОД между собой и с другими изученными физиолого-биохимическими показателями, вероятно, указывает на большую скоординированность деятельности терминальных оксигеназ ассимиляционного аппарата этого вида. Показано, что в первой, наиболее устойчивой группе растений, количество и структура взаимосвязей в листьях растений обоих исследованных видов *Acer* близки. У групп растений с более низкой устойчивостью сопряжённость физиолого-биохимических показателей нарушается, что проявляется в уменьшении количества обнаруженных достоверных корреляционных связей. Однако и в третьей группе наиболее повреждённых растений количество корреляций остаётся выше в листьях растений устойчивого *A. pseudoplatanus*, чем в листьях неустойчивого *A. platanoides*.

Таким образом, для *A. pseudoplatanus* и *A. platanoides* выявлены зависимости между устойчивостью растений к выхлопным газам автотранспорта и содержанием в их листьях ТБК-АС и пигментов. Увеличение количества токсичных для растений продуктов перекисного окисления липидов сопровождается снижением содержания в листьях всех исследованных пигментов. Обнаруженная значительная индивидуальная изменчивость большинства изученных физиолого-биохимических показателей достигает максимума у наименее стойких растений. Корреляционный анализ выявил стабильность взаимосвязи отдельных компонентов пигментного комплекса у растений обоих видов *Acer* вне зависимости от степени повреждённости их листьев. Установлена бóльшая скоординированность физиолого-биохимических показателей, в первую очередь окислительных ферментов, в листьях более устойчивого к выхлопным газам автотранспорта *A. pseudoplatanus*.

1. Веселова Т.В., Веселовский В.А., Власенко В.В. и др. Вариабельность как тест перехода клетки в состояние стресса в условиях интоксикации // Физиология растений. – 1990 – 37, вып. 4. – С. 733 – 738.
2. Довкілля Донеччини у 2003 році. Статистичний збірник № 41/187 /Державний комітет статистики України. Головне управління статистики у Донецькій області. – Донецьк, 2004. – 14 с.
3. Коновалов В.Н., Тарханов С.Н., Костина Е.Г. Состояние ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях аэрального загрязнения // Лесоведение. – 2001, № 6. – С 43 – 46.
4. Коршиков И.И., Котов В.С., Михеенко И.П. и др. Взаимодействие растений с техногенно загрязнённой средой. – Киев: Наук. думка, 1995. – 190 с.
5. Коршиков И.И., Виноградова Е.Н. Корреляционные связи физиолого-биохимических показателей *Populus deltoids* Marsh в условиях ртутного комбината // Промышленная ботаника. – 2004. – Вып. 4. – С. 147 – 153.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1973. – 343 с.
7. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. – М.: Наука, 1973. – 282 с.
8. Мерзляк М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техники. Физиология растений. – 1989. – № 6. – 403 с.
9. Платонова А.А., Костышин С.С. Содержание малонового диальдегида и активность антиоксидантных ферментов в проростках гороха при воздействии ионов кадмия // Физиология и биохимия культурных растений. – 2000. – 32, № 2. – С. 146 – 150.
10. Поберёзкина Н.Б., Осинская Л.Ф. Биологическая роль супероксиддисмутазы // Укр. биохим. журн. – 1989. – 61, № 2. – С. 14 – 27.
11. Шумейко П.Г., Осипов В.И. Влияние атмосферного загрязнения на корреляционные связи между биохимическими показателями деревьев на примере сосны обыкновенной // Успехи соврем. биологии. – 1993. – 113, № 4. – С. 507 – 510.
12. Требова Е.Н., Галибина Н.А., Сазонова Т.А. и др. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. – 2003. – № 1. – С. 73 – 78.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 31.03.2005

УДК 581.15:581.1:581.19:772.2

ИЗМЕНЕНИЕ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИСТЬЕВ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ВЫХЛОПНЫМ ГАЗАМ ДЕРЕВЬЕВ *ACER PLATANOIDES* L. И *ACER PSEUDOPLATANUS* L. В НАСАЖДЕНИЯХ ВДОЛЬ АВТОМАГИСТРАЛИ

И.И. Коршиков, Е.Н.Виноградова
Донецкий ботанический сад НАН Украины

Изучена индивидуальная изменчивость хлорофиллов *a* и *b*, суммы хлорофиллов и каротиноидов, соединений, реагирующих с 2-дитиобарбитуровой кислотой (ТБК-АС), активности супероксиддисмутазы и пероксидазы в свободной и ионсвязанной фракциях в листьях 37 деревьев *Acer pseudoplatanus* L. и *Acer platanoides* L., произрастающих вдоль городской магистрали с интенсивным движением автотранспорта. Обнаружена значительная вариабельность этих физиолого-биохимических показателей, достигающая максимума у групп наименее устойчивых растений обоих видов. Показано, что устойчивые растения обоих видов характеризуются более высоким уровнем сопряжённости связей изученных показателей, чем неустойчивые. При этом у более устойчивого вида *A. pseudoplatanus* сопряжённость функциональных связей выше, чем у неустойчивого – *A. platanoides*.

UDC 581.15:581.1:581.19:772.2

VARIATION OF PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL INDICES OF *ACER PLATANOIDES* L. AND *ACER PSEUDOPLATANUS* L. LEAVES FROM THE TREES DIFFERING IN TOLERANCE TO EXHAUST GASES IN STANDS ALONG A HIGHWAY

I.I. Korshicov, E.N. Vinogradova
Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine

The article provides a study of individual variation of chlorophylls *a* and *b*, sum of chlorophylls and carotenoids, combinations reacting with 2-dithiobarbituric acid (TBA-AC), activity of superoxidisedismutase and peroxidase in free and ion-combined fractions in leaves from 37 trees of *Acer pseudoplatanus* L. and *Acer platanoides* L. growing along a city highway with intensive traffic. Significant variability of these physical and biochemical indices has been detected to reach maximum in groups of the least tolerant plants of the both species. It was shown that tolerant plants of the both species are characterized by a higher level of connections conjugation of the indices studied than non-tolerant plants. Conjugation of functional connections in the more tolerant species *A. pseudoplatanus* is higher than in non-tolerant *A. platanoides*.