

Оксиды азота как фактор изменчивости содержания хлорофиллов в тканях листьев *Salix kochiana* Trautv. на разных стадиях вегетации

Nitrogen oxides as a factor in the variability of chlorophyll content in leaf tissues of *Salix kochiana* Trautv. at different stages of vegetation

Захарова Л. А.

Zakharova L. A.

Новосибирский государственный педагогический университет, г. Новосибирск, Россия. E-mail: zakharova1904@mail.ru
Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

Реферат. В работе определяли изменчивость содержания хлорофиллов в тканях листьев растений интродуцированного вида *Salix kochiana* в ответ на действие низких доз оксидов азота. Для постановки эксперимента использовали фумигационную камеру, с помощью которой моделировали загрязнение окружающей среды оксидами азота, концентрацией 0,5; 1,0; 1,5 и 2,0 единицы максимально-разовой ПДК. Установили, что зависимость между дозой действующего газа и содержанием хлорофиллов носит нелинейный характер. В начале вегетации в условиях влияния оксидов азота концентрацией 0,5 и 1,0 ПДК содержание хлорофиллов резко возрастает (в 1,3 раза), дальнейшее повышение дозы действующего газа до 1,5 и 2,0 ПДК ведет к снижению значения указанного показателя до фонового уровня. В конце вегетации действие оксидов азота концентрацией 0,5 и 1,0 ПДК, наоборот, сопровождается резким снижением содержания хлорофиллов (в 1,7 раза), а повышение дозы действующего газа ведет к увеличению значения указанного показателя, однако его уровень остается существенно ниже фонового. Интерпретация полученных данных с точки зрения теории стресса позволяет охарактеризовать ответную реакцию растений *Salix kochiana* в начале вегетации как стадию первичной стрессовой реакции, в конце вегетации – как стадию резистентности, что позволяет рекомендовать исследуемый вид для озеленения территорий со схожим характером загрязнения атмосферы.

Ключевые слова. Интродуцированные виды, оксиды азота, стадии вегетации, стресс, хлорофилл.

Summary. In this work, the variability of the content of chlorophylls in the tissues of the plant leaves of the introduced species *Salix kochiana* in response to the action of low doses of nitrogen oxides was determined. To set up the experiment, a fumigation chamber was used to simulate environmental pollution with nitrogen oxides, concentration 0.5; 1.0; 1.5 and 2.0 units of the maximum one-time MPC. It was found that the relationship between the dose of the operating gas and the chlorophyll content is non-linear. At the beginning of the growing season, under the influence of nitrogen oxides with a concentration of 0.5 and 1.0 MPC, the chlorophyll content increases sharply (1.3 times), a further increase in the dose of the operating gas to 1.5 and 2.0 MPC leads to a decrease in the value of this indicator to background level. At the end of the growing season, the effect of nitrogen oxides with a concentration of 0.5 and 1.0 MPC, on the contrary, is accompanied by a sharp decrease in the content of chlorophylls (1.7 times), and an increase in the dose of the active gas leads to an increase in the value of this indicator, but its level remains significantly lower than the background. The interpretation of the obtained data from the point of view of the theory of stress makes it possible to characterize the response of *Salix kochiana* plants at the beginning of the growing season as a stage of the primary stress reaction, at the end of the growing season as a stage of resistance, which makes it possible to recommend the studied species for landscaping areas with a similar nature of atmospheric pollution.

Key words. Chlorophyll, introduced species, nitrogen oxides, stress, vegetation stages.

Введение. Расширение ассортимента городских древесных растений за счет видов, обладающих высокой газоустойчивостью (в том числе к оксидам азота как приоритетным загрязнителям атмосферы), на протяжении всего периода вегетации является на сегодняшний день актуальной задачей.

Следует учитывать, что в некоторых случаях интродуцированные виды по сравнению с аборигенными могут проявлять более высокую устойчивость к действию антропогенного загрязнения (Кулагин, 1985; Захарова, 2011), поскольку защитные приспособления, выработанные при интродукции, могут оказаться экологически целесообразными и в условиях городской среды. Перспективными в этом отношении (Встовская, 1986) являются виды рода *Salix* L., которые характеризуются неприхотливостью к почвам, быстрыми темпами роста, способностью к вегетативному размножению, а также прекрасно композиционно сочетаются с другими видами. Наиболее распространенным объектом исследования из представителей данного рода является *S. alba* L. При этом зачастую анализируется состояние растений в городской среде (Барахтенова, Захарова, 2005; Захарова, 2005; Костюченко, 2007; Еремеева, Денисова, 2011; Ростунов, Кончина, 2016; Дрожжина, 2017; Сарсацкая, 2017), в том числе по уровню содержания хлорофиллов, которые в условиях загрязнения кислыми газами, окисляются вследствие нарушения избирательной проницаемости мембран хлоропластов. Выводы авторов о характере изменения концентрации фотосинтетических пигментов на фоне повышения техногенной нагрузки неоднозначны: по мнению одних (Костюченко, 2007; Еремеева, Денисова, 2011), содержание в воздухе газов стимулирует фотосинтез и увеличивает число пигментов у устойчивых видов растений, по мнению других (Костюченко, 2007; Ростунов, Кончина, 2016), концентрация хлорофиллов снижается по мере приближения к источнику загрязнения даже у устойчивых видов. Указанное противоречие, вероятно, может быть объяснено одним из основных недостатков натурных экспериментов, а именно, невозможностью учесть все параметры окружающей среды, в которой произрастают исследуемые растения. Вышеизложенное подчеркивает актуальность изучения влияния оксидов азота на содержание хлорофиллов в тканях листьев растений в лабораторных условиях. При этом особый интерес представляет моделирование действия низких доз газа, так как в городской среде растительные организмы чаще всего произрастают в условиях, когда концентрация оксидов азота в атмосфере ниже или равна величине максимально разовой ПДК, поскольку даже такие низкие дозы кислых газов (относительно эффекта на здоровье человека), зачастую не вызывающие ярко выраженных визуальных изменений морфоструктуры листа, могут быть причиной изменения обменных процессов в клетке растений (Захарова, 2005), являющихся более чувствительными к аэротехногенному загрязнению в сравнении с человеком.

Цель работы – изучить влияние низких доз оксидов азота на содержание хлорофиллов в тканях листьев растений интродуцированного вида *Salix kochiana* на разных стадиях вегетации.

Материалы и методы. В качестве объекта исследования был выбран интродуцированный на территории Новосибирской области вид *S. kochiana*, рекомендованный в озеленение (Встовская, 1986). В эксперименте с помощью фумигационной камеры моделировали влияние на растения оксидов азота концентрацией 0,5; 1,0; 1,5 и 2,0 единицы максимально-разовой ПДК (0,0425; 0,0850; 0,1275 и 0,1700 мг/м³ соответственно) в течение 30 минут, для чего проводили химическую реакцию между 20 % раствором FeSO₄ (1:1 H₂SO₄) и 20 % раствором NaNO₂ в необходимом количественном соотношении. Для фумигации с растений одного возраста, произрастающих на территории Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук, где наблюдается фоновая концентрация оксидов азота в атмосфере (контроль), в одно время суток брали побеги текущего года, средней части кроны, южной экспозиции на стадии «начало вегетации» и «конец вегетации». Растения на данных стадиях развития являются достаточно уязвимыми к газообразному загрязнению: в первом случае вследствие слабо развитой кутикулы, во втором – вследствие оттока ассимилятов из надземной части побега. Следовательно, есть основания полагать, что растительные организмы, проявившие высокую толерантность к действию оксидов азота на данных стадиях, будут устойчивы на протяжении всей вегетации. Биологическая повторность равнялась пяти. Контрольные побеги находились в аналогичных условиях, но без газации. После окончания фумигации растения выставляли на рассеянный свет на 24 часа для более полного проявления повреждений. Об изменениях морфоструктуры листа судили по количеству листьев побега, потерявших тургор, а также наличию хлорозов и некрозов. Количественное содержание хлорофиллов определяли фотометрически (Глаз и др., 2005). Аналитическая повторность равнялась трем. Полученные данные обрабатывали статистически.

Результаты. Согласно полученным данным, фоновое содержание хлорофиллов в тканях листьев *S. kochiana* на разных стадиях вегетации неодинаково: в начале вегетации в 1,37 раза меньше, чем в конце вегетации, что объясняется возрастными особенностями и согласуется с интенсивностью окраски листы.

Фумигация побегов низкими дозами оксидов азота приводит к незначительному изменению морфоструктуры листа (табл. 1), проявляющемуся в виде потерь тургора; хлорозы и некрозы отмечены не были. При этом количество листьев, потерявших тургор, очень незначительно (не превышает 5 %) как у растений в начале вегетации, так и у растений в конце вегетации.

Таблица 1

Внешние признаки повреждения листьев *Salix kochiana* после воздействия низких доз оксидов азота

Концентрация оксидов азота, ед. ПДК	Характер и площадь повреждения, %		
	потеря тургора	хлорозы	некрозы
<i>начало вегетации</i>			
0,5	5	0	0
1,0	3	0	0
1,5	3	0	0
2,0	1	0	0
<i>конец вегетации</i>			
0,5	0	0	0
1,0	5	0	0
1,5	5	0	0
2,0	5	0	0

Биохимические исследования показали, что, несмотря на отсутствие ярко выраженных внешних изменений листьев растений *S. kochiana*, низкие дозы оксидов азота являются фактором изменчивости содержания фотосинтетических пигментов в клетке (табл. 2). В начале вегетации в условиях влияния оксидов азота концентрацией 0,5 и 1,0 ПДК содержание хлорофиллов резко возрастает (в 1,3 раза), достигая фонового значения сформировавшихся листьев; дальнейшее повышение дозы действующего газа до 1,5 и 2,0 ПДК ведет к снижению значения указанного показателя ориентировочно до фонового уровня (95 и 109 % от контроля соответственно). В конце вегетации действие оксидов азота концентрацией 0,5 и 1,0 ПДК, наоборот, сопровождается резким снижением содержания хлорофиллов (в 1,7 раза), а повышение дозы действующего газа ведет к возрастанию указанного показателя, однако его значение остается существенно ниже фонового (в 1,3 раза).

Таблица 2

Концентрация хлорофиллов в тканях листьев *Salix kochiana* в условиях действия низких доз оксидов азота (числитель – мг/г воздушно-сухого вещества, знаменатель – % от контроля)

Стадия вегетации	Концентрация оксидов азота, ед. ПДК				
	менее 0,2 (контроль)	0,5	1,0	1,5	2,0
начало	$0,18 \pm 0,005$	$0,24^* \pm 0,010$	$0,25^* \pm 0,009$	$0,17 \pm 0,005$	$0,20^* \pm 0,008$
	100	132	137	95	109
конец	$0,25 \pm 0,011$	$0,15^* \pm 0,003$	$0,15^* \pm 0,002$	$0,18^* \pm 0,004$	$0,19^* \pm 0,005$
	100	62	62	73	77

Примечания: * – достоверное различие с цифровыми данными в условиях контроля ($p \leq 0,05$).

Согласно результатам проведенного корреляционного анализа, зависимость между действующей концентрацией оксидов азота и содержанием хлорофиллов в тканях листьев растений *S. kochiana* носит нелинейный характер ($r_{\text{начало вегетации}} = -0,13$; $r_{\text{конец вегетации}} = -0,34$).

Обсуждение. Отсутствие ярко выраженных внешних признаков изменения морфоструктуры листьев растений *S. kochiana* в условиях действия низких доз оксидов азота, вероятно, обусловлено с одной стороны – участием экзогенного NO в регуляции физиологических реакций, таких, как закрытие устьиц (Wilson et al., 2008), с другой – относительной устойчивостью *S. kochiana* к моделируемому загрязнению.

Выявленная противоположная направленность изменения концентрации хлорофиллов в тканях листьев *S. kochiana* в условиях действия низких доз оксидов азота, вероятно, обусловлена их неодинаковой устойчивостью на разных стадиях вегетации. К сожалению, в современной физиологии растений отсутствует единая точка зрения на проблему стресса у растений (характеристику его неспецифической и специфической составляющей, особенности его развития), хотя существующие представления не являются противоречащими друг другу (Пятыгин, 2008). Если взять за основу трехстадийную структуру стресса растений, в основе которой лежит теория Г. Селье (1972), то можно предположить, что на действие оксидов азота концентраций 0,5–2,0 ПДК ответная реакция растений в начале вегетации соответствует стадии резистентности (активизация обменных процессов в условиях 0,5 и 1,0 ПДК и возвращение к исходному уровню метаболизма при 1,5 и 2,0 ПДК), а в конце вегетации – стадии тревоги, в физиологии растений чаще называемой стадией первичной стрессовой реакции или фазой физиологической депрессии. При этом следует отметить достаточно любопытный факт увеличения концентрации хлорофиллов в начале вегетации в условиях 0,5 и 1,0 ПДК действующего газа. С одной стороны, это несколько противоречит общим особенностям протекания стресса у растений (Пятыгин, 2008), у которых редко наблюдается активизация физиологических процессов в неблагоприятных условиях (торможение фотосинтеза – один из признаков неспецифического стресса), с другой стороны, аналогичное явление было отмечено (Костюченко, 2007; Еремеева, Денисова, 2011) для устойчивых видов ив в городской среде. Немаловажным по всей видимости является и тот факт, что NO в определенной концентрации (Wilson et al., 2008) принимает важное участие в регуляции роста и развития растительного организма.

Вышеизложенное позволяет заключить, что растения *S. kochiana* в начале вегетации являются более устойчивыми к действию низких доз оксидов азота, чем в конце вегетации, что, вероятно, объясняется большей физиолого-биохимической активностью первых. Вместе с тем, анализ динамики содержания хлорофиллов в моделируемом эксперименте показывает, что вид *S. kochiana* может быть рекомендован к использованию в озеленении территорий с загрязнением атмосферы оксидами азота концентрацией 0,5–2,0 ПДК, поскольку в данных условиях растения находятся либо на начальной стадии развития стресса, либо на стадии резистентности, сохраняя свою декоративность.

Благодарности. Автор выражает благодарность А. П. Ионинскому за участие в определении содержания хлорофиллов в растительном материале.

ЛИТЕРАТУРА

Барахтенкова Л. А., Захарова Л. А. Изменчивость обмена веществ и повреждаемость аборигенных и интродуцированных видов рода *Salix* L. в условиях аэротехногенного загрязнения // Сибирский экологический журнал, 2005. – Т. 12, № 4. – С. 763–769.

Встовская Т. Н. Древесные растения – интродуценты Сибири: *Zonicera – Sorbus*. – Новосибирск: Наука, 1986. – 287 с.

Глаз Н. В., Казакова Н. И., Уфимцева Л. В. Методические подходы к выбору условий пробоотбора и оценке содержания хлорофилла в листьях растений кукурузы // Вестник КрасГАУ, 2005. – № 3(102). – С. 73–77.

Дрожжина В. Н. Изменение показателей фотосинтетического аппарата некоторых видов ив под воздействием промышленных выбросов // Экология родного края: проблемы и пути их решения: Материалы XII Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (13–14 апреля 2017 г., Киров). – Киров: Изд-во Вятского гос. ун-та, 2017. – С. 160–163.

Еремеева В. Г., Денисова Е. С. Газоустойчивость древесных растений Западной Сибири // Сибирский экологический журнал, 2011. – Т. 18, № 2. – С. 263–271.

Захарова Л. А. Устойчивость видов рода *Salix* L. к аэротехногенному загрязнению атмосферы: Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2005. – 16 с.

Захарова Л. А. Аборигенные и интродуцированные виды рода *Salix* L. как возможные объекты для озеленения среды, загрязненной сернистым газом // Вестник КрасГАУ, 2011. – № 6(57). – С. 170–172.

Костюченко Р. Н. Функциональная активность и структура фотосинтетического аппарата некоторых представителей рода *Salix* в условиях Среднего Приобья // Проблемы региональной экологии, 2007. – № 2. – С. 110–116.

Кулагин Ю. З. Индустриальная дендрэкология и прогнозирование. – М.: Наука, 1985. – 118 с.

Пятыгин С. С. Стресс у растений: физиологический подход // Журнал общей биологии, 2008. – Т. 69, № 4. – С. 294–298.

Ростунов А. А., Кончина Т. А. Влияние техногенных загрязнений на физиологические показатели листьев древесных растений на примере г. Арзамаса // Известия иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология, 2016. – Т. 15. – С. 68–79.

Сарсацкая А. С. Содержание фотосинтетических пигментов у древесных пород городских насаждений // Вестник Кемеровского государственного университета. Серия: Биологические, технические науки и науки о Земле, 2017. – № 4. – С. 9–14.

Селье Г. На уровне целого организма. – М.: Наука, 1972. – 122 с.

Wilson I. D., Neil S. J., Hancock J. T. Nitric oxide synthesis and signalling in plants // Plant, cell & environment, 2008. – Vol. 31, № 5. – P. 622–631.