



ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.143.5

СТАРЕНИЕ ИНТАКТНЫХ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ КАК ЭКОЛОГО-РИТМИЧЕСКОЕ ЯВЛЕНИЕ

© 2009. **Алиев М.Г.**

Дагестанский государственный университет

Старение и продолжительность жизни листьев различны у разных растений. Эти явления зависят от ярусного положения и контролируются генетически и эндогенно. Эндогенное старение меняется у растений даже в пределах индивидуума по ярусам.

Senescence and life span of leaves are various at different plants. These phenomena depend on leave layers position and are under the genetic and endogenous control. Endogenous senescence differs at plants even within the limits of an individual on layers.

Ключевые слова: старение и продолжительность жизни листьев, пожелтение, содержание хлорофилла.

Ритмические явления у растений разнообразны (распускание почек, фазы роста побега, сроки цветения, листопад, покой и т.д.) и складываются как реакция на специфические условия их обитания [3]. Разные ритмы растений различаются по срокам наступления и продолжительностью. Изучение ритмических явлений дает представление об экологических особенностях растений, включая время пожелтения и опадения листьев. Старению листьев предшествует пожелтение их пластинок, которое завершается их опадением. Листопад – ритмическое явление, характерное для многих древесных, происходящее в различные периоды осени у разных видов, тогда как у травянистых происходит постепенное высыхание листьев по длине побега, после чего они или опадают или остаются прикрепленными в сухом виде.

Листопад – выработанное в процессе эволюции приспособление к снижению отрицательного воздействия неблагоприятных условий зимнего или засушливого периода [5,6], что сокращает потерю влаги и предотвращает поломку ветвей под тяжестью снега. Листопад и зимний покой – элементы естественного цикла развития растений. Пожелтение листьев играет роль биологических часов в связи с изменением продолжительности дня, что подготавливает растения к зиме. Сначала происходит опадение отдельных листьев. Затем наблюдается массовое опадение листьев в определенный период года (у листопадных деревьев), или этот процесс продолжается годами (вечнозеленые растения) по мере роста побегов. Продолжительность листопада, так же как и период пожелтения листьев, у различных видов древесных отличается своей спецификой. В условиях Дагестана из древесных, по-видимому, листопад наиболее продолжителен у березы: длится около двух месяцев, в то время как липа успевает сбросить свою листву в течение 2-х недель.

Установить сроки листопада у какого-нибудь вида не всегда легко, так как листья различных его особей по ярусам обнаруживают специфику в этом. Интересно отметить, что причина этого явления далеко не всегда лежит во внешних условиях. Нередко два дерева, растущие по соседству, по времени пожелтения и опадения листьев различаются на целую неделю. Причем эти особенности у отдельных деревьев ежегодно повторяются. Такие данные отчасти свидетельствуют о наличии генетических различий в листопаде у особей одного и того же вида. Во многих тропических и субтропических зонах, где температура в течение года достаточно высо-



ка, но влажность подвержена сильным колебаниям, ежегодно при наступлении засухи деревья сбрасывают листву. Значение листопада в жизни лиственных деревьев особенно хорошо заметно при их сопоставлении с хвойными. Механизм листопада у двудольных древесных растений связан с появлением у основания листа или основания черешка отделительного слоя. У травянистых двудольных и однодольных растений отделительный слой не образуется, листовая пластинка постепенно желтеет и разрушается на стебле.

Продолжительность жизни листьев, обусловленная генетически, может несколько меняться под влиянием условий среды. У листопадных древесных растений листья живут один вегетационный период. У большинства многолетних травянистых растений умеренной зоны листья также живут одну вегетацию в связи с ежегодным отмиранием надземной массы. Продолжительность жизни листьев родственных видов увеличивается с продвижением на север и при подъеме в горы [7].

Из-за трудности изучения старения интактных листьев больше внимания уделялось старению изолированных листьев в разных условиях [8,10-13]. Нами изучалось старение листьев одновременно в изолированном и интактном состояниях [1]. Здесь обращено внимание в основном на старение интактных листьев ряда травянистых и древесных форм из-за слабой изученности этого вопроса и методических трудностей, связанных с наблюдениями.

Методика. Наблюдения за листьями начинались с момента разворачивания листовой пластинки. Они отмечались этикетками по датам формирования, пожелтения и отмирания для каждого листа в отдельности. Анализом этих данных выводили средние показатели для вида. Отдельно проводились наблюдения на листьях по ярусам 4 травянистых (*Amaranthus caudatus* L., *Celosia cristata* L., *Calendula officinalis* L., *Rudbeckia hirta* L.) и 4 древесных (*Salix alba* L., *Cydonia oblonga* Mill., *Syringa vulgaris* L., *Diospyros lotus* L.) видов растений. Ввиду сложности проведения учета и необходимости повышения достоверности наблюдений для каждого объекта было этикетировано минимальное число листьев, что в выборке составляли 12 штук. Кроме таких наблюдений, в листьях определялось содержание хлорофиллов *a* и *b* спектрофотометрическим методом без предварительного разделения пигментов [2]. Критерием «зрелости» листа служила остановка роста листовой пластинки, а «старости» - пожелтение более 50 % поверхности листовой пластинки.

Результаты и их обсуждение. Листопад у объектов начинается с листьев нижнего яруса. Дольше же всех на стебле остаются листья среднего яруса. Этому соответствует и продолжительность жизни по ярусам [4]. Так, например, у ивы листья нижнего яруса опадают на 200 суток после разворачивания пластинки, а верхнего и среднего ярусов – на 209 и 221 сутки соответственно (табл. 1).

Таблица 1

Средние сроки (сут.) опадения интактных листьев и их вариации у разных видов растений

Объекты	Ярус листьев					
	нижний	Cv, %	средний	Cv, %	верхний	Cv, %
Амарант	81,2±0,6	2,45	126,3±0,7	1,98	107,6±0,7	2,36
Целозия	84,1±0,6	2,35	98,8±0,7	2,55	98,5±0,7	2,35
Календула	95,5±0,7	2,43	128,4±0,7	1,86	117,3±0,7	1,96
Рудбекия	97,1±0,7	2,65	137,8±0,7	1,75	123,6±0,6	1,77
Ива	200,5±1,1	2,83	221,3±1,3	1,98	209,5±1,0	1,67
Айва	196,4±1,1	1,98	216,2±0,9	1,39	209,1±1,4	2,39
Сирень	216,4±1,1	1,76	230,1±1,6	2,35	224,2±1,4	2,15
Хурма	195,3±1,0	1,79	209,7±1,2	2,05	200,8±1,3	2,29

Продолжительность жизни листьев разных ярусов травянистых растений, в целом, оказывается ниже, чем у древесных. Особенно обращает внимание низкая величина коэффициента вариации (Cv %) продолжительности жизни листьев как древесных, так и травянистых форм. Эта величина колеблется в пределах 1,39 – 2,83, что свидетельствует о равномерности старения и отмирании листьев разных ярусов в пределах индивидуума и по объектам. Низкие эти ве-



личины свидетельствуют о специфике слаженного и эндогенного протекания старения листьев по ярусам. В то же время продолжительность их жизни неодинакова и преобладает у листьев среднего яруса у всех объектов, что также свидетельствует об эндогенной ее регуляции. Имея одинаковую наследственную основу, листья ярусов различаются по срокам жизни. Это свидетельствует о роли взаимодействия структур в пределах индивидуума. Эндогенная регуляция старения видна и по результатам рисунка. Листья нижнего яруса у травянистых растений имеют более укороченную продолжительность жизни, чем у древесных. Листья нижних ярусов травянистых форм играют большую роль в росте листьев последующих ярусов. Листья верхних ярусов имеют продолжительность жизни большую, чем нижних ярусов в виду того, что они формируются на базе зрелых листьев среднего яруса. Поэтому они по продолжительности жизни также близки между собой.

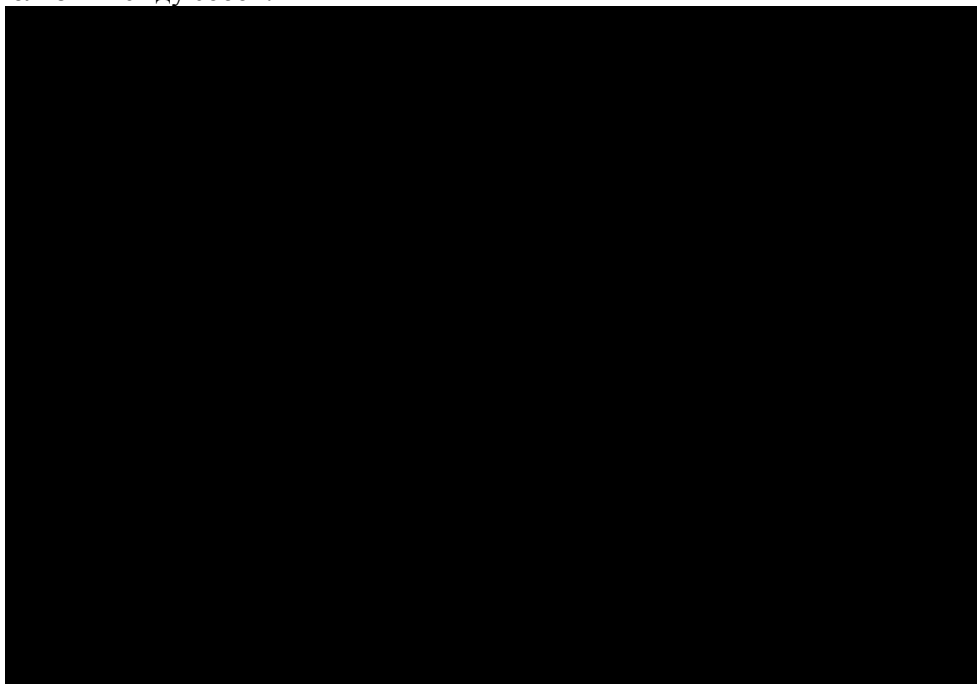


Рис. 1. Продолжительность жизни листьев

За 100% приняты величины для листьев среднего яруса по каждому объекту.
Объекты: I-VIII – амарант, целозия, календула, рудбекия, ива, айва, сирень, хурма.

Содержание хлорофилла служит одним из показателей физиологического состояния листьев [5,9,11]. Об этом свидетельствуют и наши данные о снижении содержания хлорофилла по мере старения листьев. Например, в листьях амаранта показатели содержания хлорофиллов α и β в зрелом состоянии составляют по ярусам 0,35 и 0,24 (нижнего), 0,71 и 0,28 (среднего) и 0,82 и 0,47 (верхнего), а в начале пожелтения соответственно 0,15 и 0,15, 0,25 и 0,18, 0,21 и 0,23 мг/г сырой биомассы (табл.2). У представителя древесных растений, хурмы, эти же показатели в зрелом состоянии составляют 0,53 и 0,23, 0,70 и 0,32, 0,78 и 0,37, а в начале пожелтения – 0,16 и 0,09, 0,22 и 0,12, 0,21 и 0,14 мг/г сырой биомассы соответственно.

На разных этапах роста листа меняется содержание хлорофилла α и β . В зрелом листе величины α и β довольно высокие. К началу пожелтения эти показатели снижаются, а еще больше снижаются при полном пожелтении. Интересно и то, что происходит изменение соотношения α/β по мере пожелтения. Возрастание общей доли хлорофилла β объясняется деградацией хлорофилла α .

Между продолжительностью жизни растений, содержанием хлорофилла и продолжительностью жизни листьев нет прямой связи. При продолжительности жизни древесных растений, превышающей таковую у травянистых во много раз, продолжительность жизни листьев у них



не так значительно отличается. По содержанию хлорофилла в листьях травянистых и древесных растений тоже нет существенных различий, нередко травянистые (амарант) имеют такое же содержание хлорофилла, как и древесные (табл. 3).

Таблица 2

Содержание хлорофилла в листьях нижнего, среднего и верхнего ярусов (1-3)
по фазам развития (мг/г сырой биомассы)

	Зрелый лист			Начало пожелтения			Полное пожелтение		
	a	b	a/b	a	b	a/b	a	b	a/b
Амарант									
1	0,35±0,01	0,24±0,01	1,5	0,15±0,01	0,15±0,01	1,0	0,01±0,003	0,03±0,003	0,3
2	0,71±0,01	0,28±0,01	2,5	0,25±0,01	0,18±0,01	1,4	0,13±0,01	0,12±0,01	1,1
3	0,82±0,01	0,47±0,01	1,7	0,21±0,01	0,23±0,01	0,9	0,04±0,003	0,15±0,01	0,3
Хурма									
1	0,53±0,01	0,23±0,01	2,3	0,16±0,01	0,09±0,01	1,8	0,02±0,003	0,04±0,003	0,5
2	0,70±0,01	0,32±0,01	2,2	0,22±0,01	0,12±0,01	1,8	0,03±0,003	0,07±0,01	0,4
3	0,78±0,01	0,37±0,01	2,1	0,21±0,01	0,14±0,01	1,5	0,03±0,003	0,07±0,01	0,4

Таблица 3.

Средние данные по продолжительности жизни и содержанию хлорофилла
у интактных (I) и изолированных (II) листьев нижнего, среднего
и верхнего (1-3) ярусов амаранта и хурмы

Объек- ты		Продолжительность жизни			Содержание хлорофилла в зрелых листьях					
		1	2	3	1		2		3	
					a	b	a	b	a	b
Амарант	I	79,3±0,6	123,5±0,7	105,0±0,6	0,35±0,01	0,24±0,01	0,71±0,01	0,28±0,01	0,82±0,01	0,47±0,01
	II	38,3±0,4	44,9±0,5	47,3±0,5	0,93±0,01	0,47±0,01	1,28±0,01	0,57±0,01	1,31±0,01	0,73±0,01
	II/I, %	48,3	36,4	45,0	265,7	195,8	180,3	203,6	159,8	155,3
Хурма	I	189,1±0,9	203,0±1,1	195,1±1,0	0,53±0,01	0,23±0,01	0,70±0,01	0,32±0,01	0,78±0,01	0,37±0,01
	II	15,7±0,4	18,7±0,4	20,1±0,4	0,98±0,01	0,47±0,01	1,20±0,01	0,50±0,01	1,24±0,01	0,63±0,01
	II/I, %	8,3	9,2	10,3	184,9	204,3	171,4	156,3	159,0	170,3

Продолжительность жизни изолированных листьев оказывается в целом ниже, чем интактных. Она несколько возрастает в случае развития корней у изолированных листьев (амарант). Изолированные листья хурмы не укоренялись и рано отмирали. У изолированных листьев содержание хлорофилла несколько выше, чем у интактных, что обусловлено более ранними сроками его определения по сравнению с интактными.

Между сроками пожелтения, содержанием хлорофилла и продолжительностью жизни интактных и изолированных листьев отсутствует связь, т.к. эти величины у разных объектов меняются по-разному.



Библиографический список

1. Алиев М. Г. «Реакция изолированных листьев на условия культивирования» // Вестник Дагестанского государственного университета. Естественные науки. Вып. 6. – Махачкала: ИПЦ ДГУ, 2008. – С. 78-81.
2. Бажанова Н. В., Сапожников Д. И. Пигменты пластид зеленых растений и методы их исследования. – М.-Л.: Наука, 1964.
3. Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов («Физиологические часы»). – М.: Мир, 1961. – 184 с.
4. Кренке Н. П. Регенерация растений. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1950.
5. Леопольд А. Рост и развитие растений. – М.: Мир, 1968.
6. Полевой В. В., Саламатова Т. С. Физиология роста и развития растений. – Л.: ЛГУ, 1991.
7. Серебряков И. Г. Морфогенез вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952. – 392 с.
8. Юсуфов А. Г. Биология старения цветковых растений. – Махачкала: ДГУ, 1992.
9. Thimann K. V., Tan Zhi-vi. Plant physiology, 1988. V. 86, N 2. P. 341-343.
10. Thimann K. V. The senescence of leaves // Senescence in plants. – Florida: Boca Raton, 1980. – P. 85-116.
11. Thomas H., Stoddart J. L. Leaf senescence // Ann. Rev. Plant physiology, 1980 V. 31. – P. 83-111.
12. Woodson W. R. Changes in protein and mRNA population during the senescence of carnation petals // Physiol. Plant., 1987. V. 71. N°4. – P. 495-502.
13. Woolhouse H. W. Longevity and senescence in plants // Science Progress, 1974. V.61. N°241. – P. 123-147.