

Взаимодействия структур различных уровней организации и адаптационные стратегии растений

В.К. Жиров^{1,2}, А.Х. Хаитбаев³, А.Ф. Говорова⁴, О.Б. Гонтарь^{1,2}

¹ Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН

² Апатитский филиал МГТУ, кафедра геоэкологии

³ Комитет по сельскому хозяйству и продовольствию правительства Мурманской области

⁴ Географический факультет Московского государственного университета

Аннотация. Несмотря на то, что изучению адаптаций растений посвящена обширная литература, вопрос о взаимодействии структур различных уровней организации растительного организма при формировании адаптивных реакций в ней до сих пор не освещался. В настоящей работе, суммирующей результаты многолетних исследований адаптивных модификаций фотосинтезирующих структур от мембранного до фитоценотического уровня в градиенте техногенного загрязнения, впервые предпринимается такая попытка. Описаны основные формы взаимодействия структур различных иерархий.

Abstract. On the base of the long-term study of plant adaptation to the industrial pollution in the North, the key role of interrelations between photosynthetic structures of different hierarchy has been proposed. Cooperation of the membrane, plastid, cell, leaf, plant organism, population and ecosystem levels of organization in apply to plant stress and adaptation in the polluted areas have been under discussion.

1. Введение

Эффекты различных повреждающих факторов, в т.ч. промышленного загрязнения среды, проявляются на различных уровнях структурной иерархии фитогенных систем. Несмотря на то, что изучению адаптивных эффектов отдельных структур перечисленных иерархий посвящено достаточно много исследований (Жиров и др., 2006), вопрос о взаимодействии их до сих пор практически не освещен в литературе. Вместе с тем, он представляется весьма важным для понимания фундаментальных основ адаптациогенеза, поскольку "многоэтажность" конструкции любой биологической системы предполагает и относительную независимость каждого из ее уровней. Степень этой независимости, с одной стороны, или их согласованности – с другой, в условиях, далеких от экологического оптимума, определяют основную (пассивную или активную) стратегию адаптивного ответа организма и надорганизменных структур (Зауралов, 1981; Жиров и др., 2001). В настоящей работе обобщаются результаты многолетних (1992-2005 гг.) исследований структур мембранного, органоидного, клеточного, тканевого, органного, организменного, микропопуляционного и фитоценотического уровней организации растений в градиенте техногенного воздействия (Жиров и др., 2006).

2. Материал и методы

Исследования проводились на 84 пробных площадях на удалении от 1 до 60 км от промышленной зоны ОАО "Североникель" (г. Мончегорск Мурманской области). Для морфофизиологических исследований использовались растения гибридных форм береза повислая (*Betula pendula* Roth.) × береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) (Ермаков, 1986). Биохимические характеристики – продукты и субстраты перекисного окисления липидов (ПОЛ), состав пигментов – определялись, кроме того, в листьях растений вороники (*Empetrum nigrum* L.), черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), хвое ели сибирской (*Picea obovata*) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), как описано в работе (Жиров и др., 2001). В анатомических, морфологических и фитоценологических исследованиях применялись стандартные методики (Жиров и др., 2006). По степени техногенной трансформации было выделено 4 категории состояний экосистем: I – сильно нарушенные (расположенные на расстоянии от 1 до 7 км к югу от "Североникеля"); II – средней степени нарушенности (8-23 км к югу от "Североникеля"); III – слабо нарушенные (24-30 км к югу от "Североникеля"); IV – условно-фоновые (более 60 км к югу от "Североникеля").

3. Результаты и обсуждение

Обобщенные результаты изучения особенностей фотосинтезирующих структур различных уровней организации в различных по нарушенности фитоценозах представлены на рисунке. Ниже приводится описание основных зависимостей для отдельных иерархических уровней.

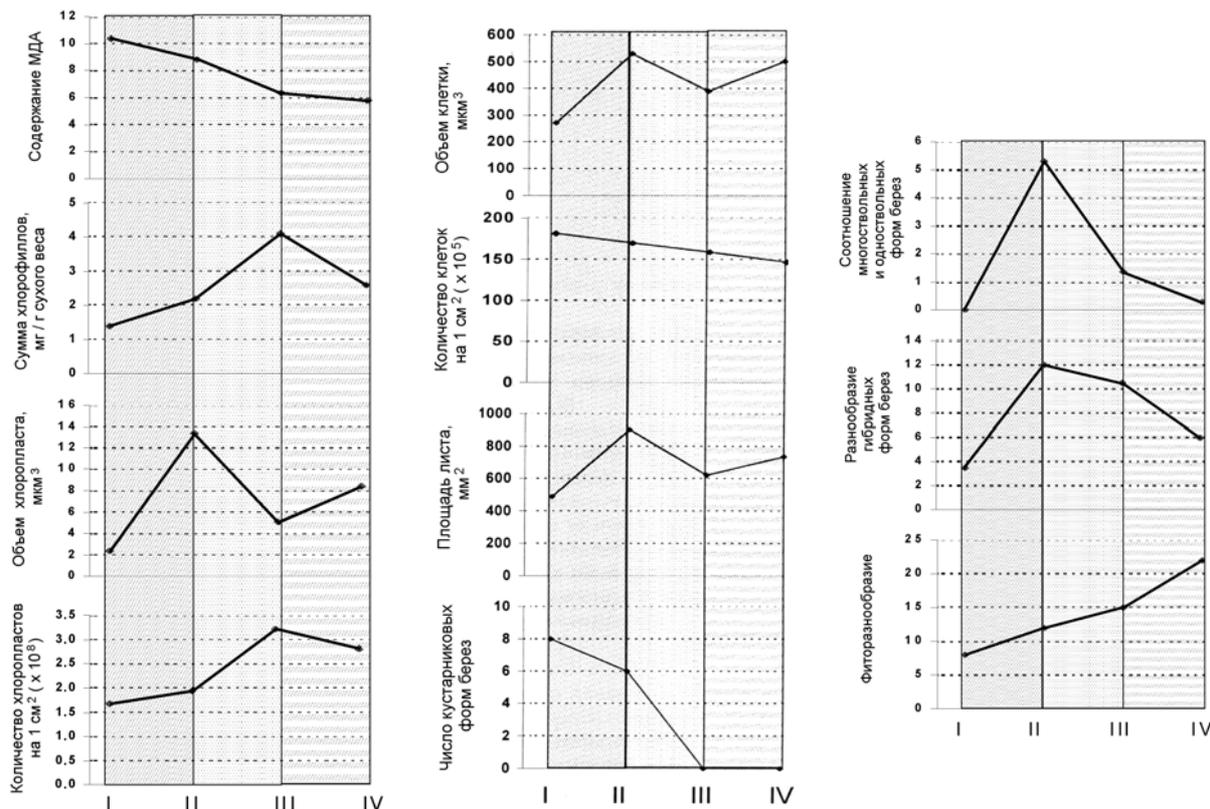


Рис. 1. Изменение структур разных уровней организации растений в условиях техногенного стресса (I – сильно нарушенные экосистемы, II – средне нарушенные, III – слабо нарушенные, IV – условно фоновые)

Фотосинтезирующие мембраны

При возрастании загрязнения от условно-фоновых до слабых величин (IV-III категории экосистем) содержание зеленых и желтых пигментов у исследуемых растений увеличивалось, что свидетельствует о перестройках, направленных на повышение эффективности энергопреобразующей деятельности фотосинтетического аппарата на данном уровне структурной иерархии. Эти перестройки сопровождались некоторым нарастанием напряженности его функционирования и увеличением риска кислородных повреждений, о чем свидетельствует рост содержания продуктов ПОЛ, однако, судя по другим признакам, обнаруженные в данной зоне изменения не выходили за пределы физиологической нормы.

Дальнейшее возрастание степени воздействия приводило к нарушению фотосинтеза, о чем свидетельствует неуклонное падение содержания пигментов в диапазоне от III до I уровня, причем, начиная со II, снижается и концентрация основного стабильного продукта ПОЛ (малонового диальдегида, МДА), что характерно для глубоких стадий деградации (Жиров и др., 2001).

Хлоропласты

Особенности ультраструктуры косвенно оценивались по соотношению ксантофиллов и каротинов (X/O), а также – непосредственно – по данным растровой электронной микроскопии. Сочетание названных методов дает возможность более полно представить характер анатомических перестроек этих органоидов под действием загрязнения промышленными отходами. Изменчивость величины X/O дает представление об относительной степени развитости тилакоидов гран и стромы, соответственно, а показатель удельной площади плоской проекции тилакоидов гран, в пересчете на общую площадь оптического среза хлоропласта, характеризует только степень их развитости.

В диапазоне IV-III уровней величина X/O и относительной площади гран уменьшались, что свидетельствует о существенной перестройке ультраструктуры пластид в сторону "светового" типа (Lichtenhaller et al., 1982); размеры их при этом также уменьшались, а число возрастало.

Дальнейшее уменьшение X/O при некотором возрастании площади гран в диапазоне III-II уровней можно интерпретировать как результат синфазного развития ламелл обоих типов, при котором тилакоиды стромы лидируют, что возможно лишь в случае увеличения общего объема хлоропластов. Это

подтверждается результатами электронномикроскопического исследования варибельности размеров пластид. Число хлоропластов при этом увеличивалось.

В диапазоне II-I уровней наблюдалось возрастание величины X/O при уменьшении удельной площади гран на оптическом срезе хлоропласта. В связи с этим можно предполагать, что в условиях наиболее интенсивного техногенного воздействия происходит уменьшение числа как тилакоидов стромы, так и гран, причем вторые были в меньшей степени затронуты этим процессом, чем первые. Как и в условиях слабого воздействия (диапазон IV-III), размеры хлоропластов уменьшались, а число их росло.

Клетки и листья

Соотношение изменений размеров и числа клеток палисадной паренхимы в исследуемом градиенте имело точно такой же характер, как размеров и числа хлоропластов, а кривая аналогичной изменчивости на органном уровне – усредненной площади листьев – по своей форме повторяет кривую размеров клеток.

Организм

В качестве характеристик организменного уровня также рассматривались два показателя, один из которых косвенно характеризует размеры соответствующей структуры, а другой – степень ее интегрированности. Ранее было установлено, что диаметр ствола древовидных берез, произрастающих в районе наших исследований, прямо пропорционален их высоте (*Жиров и др.*, 2001). Другой характеристикой этого уровня организации является тип жизненной формы. Очевидно, что в ряду одноствольное дерево – многоствольное дерево – кустарник степень структурно-функциональной интегрированности снижается вплоть до размывания границ между отдельными особями.

Судя по усредненным величинам размерной характеристики и относительному числу определенных жизненных форм для различных по степени нарушенности экосистем, слабое техногенное загрязнение стимулирует ростовые процессы на уровне организма, а более сильное подавляет их; при этом по мере его возрастания растения все более используют пассивную стратегию снижения степени организменной интегрированности. Таким образом, как и в случаях структур субклеточных и клеточных иерархий, размеры и степень дезинтегрированности на уровне организма в целом подчиняются противоположно направленным трендам изменчивости в градиенте техногенного воздействия.

Популяция и фитоценоз

На уровне микропопуляций варибельность исследуемых систематических признаков, относящихся преимущественно к морфологии листовой пластинки, имеет явно выраженную связь с физиологической изменчивостью (*Жиров и др.*, 2001). Вследствие этого морфологическое разнообразие может являться отражением функциональной дифференцированности внутри микропопуляции, а его изменчивость в различных по загрязненности экосистемах – реализации различных адаптационных стратегий. Увеличение варибельности систематических признаков берез (аналогичное росту числа хлоропластов, числа палисадных клеток, количества листьев, многоствольности, переходу в кустарниковые формы на других организационных уровнях) по этой логике связано со снижением степени интегрированности на уровне микропопуляции. Судя по результатам работы, снижение целостности этих структур происходит уже при относительно слабом техногенном воздействии, причем данный процесс развивается в широком диапазоне всего спектра воздействия вплоть до экосистем III ранга. В наиболее поврежденных экосистемах варибельность этих признаков существенно уменьшается, что свидетельствует о возрастании целостности микропопуляции как структуры.

Функционирование фитоценоза, как системы наиболее высокого уровня организации из рассмотренных, предполагает и более высокий уровень внутренней интегрированности при выраженной специализации ее компонентов. В связи с этим неуклонное снижение растительного разнообразия по мере возрастания интенсивности техногенного воздействия свидетельствует о высокой ранности структур именно этого уровня структурной иерархии.

4. Заключение. "Горизонтальные" и "вертикальные" взаимодействия

Структуры одного уровня организации могут быть в большей или меньшей степени дифференцированы и, соответственно, функционально специализированы. В зависимости от этого интенсивность их "горизонтальных" взаимодействий в процессе трансформации энергии и веществ может быть более или менее высокая, равно как и степень интегрированности или целостности объединяющей их структуры. Более высокая степень функциональной специализации предполагает и более высокую степень целостности в "горизонтальном" направлении.

Пассивная стратегия адаптации связана с понижением, а активная – с повышением уровня интегрированности. При этом первый путь подходит для систем, состоящих из низкоспециализированных подсистем, так как именно они способны функционировать относительно независимо друг от друга.

Процесс трансформации энергии, в частности, при фотосинтезе, связан с опасностью повреждения преобразующих ее систем в условиях ее избытка. В основе повреждений клетки экстремальными факторами среды лежит нарушение баланса между величиной энергетического потока и пропускной способностью преобразующей системы. С данных позиций, пассивный путь адаптации строится на уменьшении энергетической нагрузки путем ее перераспределения на большее число этих систем. Увеличение числа энергопреобразующих систем связано со снижением уровня интегрированности объединяющей их системы.

При оценке изменчивости структур различных иерархий в градиенте техногенного воздействия в аспекте вариаций уровня их интегрированности можно выделить три типа реакций.

1) Активизация процессов энергообмена при снижении целостности на всех уровнях, начиная с суборганонидного (ультраструктура пластид) и выше по органной (листья) включительно: уменьшение размеров при увеличении числа подсистем. На организменном уровне этот эффект проявляется менее отчетливо, поскольку увеличение числа подсистем (стволов у деревьев) сопровождается не уменьшением, а увеличением, в среднем, их размеров. На уровне микропопуляций целостность возрастает (увеличение морфологического разнообразия, т.е. дифференциация), на фитоценоотическом уровне – снижается. Эти реакции имеют явно адаптивный характер, так как на биохимическом уровне при этом заметно увеличивается содержание всех пигментов при незначительном росте активности ПОЛ; на субпластидном уровне это сопровождается уменьшением количества гран, что обычно происходит в случаях активной адаптации (экосистемы III разряда).

2) Снижение уровня энергообмена при возрастании целостности структур всех уровней, за исключением организменного и фитоценоотического, и падении (судя по активации ПОЛ) их устойчивости. Реакция организменного уровня в этом случае (уменьшение размеров при увеличении числа подсистем, т.е. снижение целостности) сходна с поведением структур нижележащих уровней в предыдущем случае. Реакции этого типа также имеют адаптивный характер, поскольку в зонах среднего по интенсивности загрязнения исследуемые растения существуют десятилетиями, однако, судя по особенностям структуры пластид, клеток и тканей (низкое содержание фотосинтезирующих структур при значительной оводненности), эта форма адаптации приближена к пределам физиологической нормы (экосистемы II разряда).

3) Дальнейшее падение уровня энергообмена при снижении целостности структур всех иерархий. Признаки адаптивности в этом случае усматриваются только на органоидном и клеточном уровнях, перестройки структур которых аналогичны I типу реакций. О деградации надорганизменных структур свидетельствует синфазное падение всех показателей интегрированности по отношению к экосистемам предыдущего класса (экосистемы I разряда).

Суммируя сказанное, можно предположить, что адаптивные перестройки на различных уровнях структурной иерархии представляют собой равнодействующую процессов, (1) направленных на повышение уровня энергообмена и (2) предотвращающих повреждения фотосинтезирующего аппарата и других энергопреобразующих систем путем перераспределения нагрузки на большее число их субъединиц.

Доминанта первых связана с повышением уровня интегрированности или целостности соответствующих структур, вторых – с его снижением. Вследствие этого умножение структур в "горизонтальном" направлении обуславливает снижение целостности данного организационного уровня, если при этом они не дифференцируются. Дифференциация "горизонтально" развивающихся структур приводит к появлению новых уровней структурной иерархии.

Литература

- Lichthenthaler H.K., Kuhn G., Prenzel U. Adaptation of chloroplast-ultrastructure and chlorophyll-protein levels to high-light and low-light growth conditions. *Z. Naturforsch.*, v.37c, N 4, p.464-475, 1982.
- Ермаков В.Н. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. *Л., Наука*, 144 с., 1986.
- Жиров В.К., Голубева Е.И., Говорова А.Ф., Хаитбаев А.Х. Структурно-функциональные изменения растительности на Крайнем Севере. *М., Наука*, 288 с., 2006.
- Жиров В.К., Кузьмин А.В., Руденко С.М., Жибоедов П.М., Костюк В.И., Кашулин П.А., Рапотина И.В., Литвинова С.В. Адаптации и возрастная изменчивость растений на Севере. *Анатомы, КНЦ РАН*, 355 с., 2001.
- Зауралов О.А. Два типа устойчивости растений. Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции. *Л., изд-во ВИР*, ч.1, с.9-11, 1981.