

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН І ГЕНЕТИКИ

На правах рукопису

ПАТАЛАХ
Ірина Іванівна

ВОДНИЙ РЕЖИМ ТА СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО
АЕРОГЕННИХ АРОМАТИЧНИХ ВУГЛЕВОДНІВ

03.00.12 - Фізіологія рослин

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ-1997



Дисертацією є рукопис.

Роботу виконано в Науково-дослідному інституті біології Дніпропетровського держуніверситету.

Науковий керівник - доктор біологічних наук, професор

І.Г. Шматько

Офіційні опоненти - доктор біологічних наук, професор
Е.А.Головко,

- кандидат біологічних наук
Н.М.Таран

Провідна установа - Донецький ботанічний сад
НАН України

Захист відбудеться "29" травня 1997 р. на засіданні спеціалізованої вченої ради (Д 50.09.01) в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України (252022, Київ, вул. Васильківська, 31/17). З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту фізіології рослин і генетики НАН України.

Автореферат розісланий "26" квітня 1997 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради

Труханов В.А.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність проблеми. Центральною проблемою при вирішенні природоохоронних завдань на сучасному етапі є вивчення впливу на біогу помірних доз антропогенних забруднень, до яких належать, зокрема, полютанти вуглеводневої природи. Антропогенне забруднення навколишнього середовища вуглеводневими сполуками виникає внаслідок недосконалості технологій, систем очищення на підприємствах хімічної, коксохімічної та металургійної промисловості, а також через зростання транспортних потоків і за прогнозами має стати домінуючим типом помірних забруднень упродовж кількох наступних десятиліть (Chemical pollution, 1995). У посушливих умовах Степового Придніпров'я дія промислового забруднення часто відбувається на фоні атмосферної або ґрунтової посухи, але наслідки подібного сукупного стресового впливу на рослини вивчені ще недостатньо.

У зв'язку з цим дуже важливим є визначення засобів формування активної та пасивної газостійкості у рослин (Илькун, 1979), фізіологічні механізми якої, зокрема, до органічних неполярних сполук, досліджені недостатньо. Зважаючи на те, що багатьма науковцями підкреслюється зв'язок видової газостійкості рослин з їх реакціями на ґрунтову і атмосферну посуху (Никитин, 1984; Тарабрин з співавт., 1990), у яких особливості водного режиму видіграють вирішальну роль, проведення досліджень, спрямованих на вивчення ролі параметрів водного режиму у формуванні потенціалу газостійкості рослин є досить актуальним.

Слід підкреслити, що літературні дані стосовно змін окремих параметрів водообміну під впливом токсикантів часто суперечливі, оскільки використовуються лише як додаткова інформація про загальний стан рослин в умовах хімічного стресу. Для з'ясування цього актуального питання необхідні комплексні дослідження послідовності змін у водному режимі рослин під впливом токсикантів та одночасною дією супровідних природних факторів, бо вони значно збільшують варіабельність водообмінних параметрів.

ЛНБ ім. В. Стефаника
АН України

Змінення чутливості продихового апарату, що відбувається під впливом неорганічних ксенобіотиків, деякі автори (Carlson, 1983; Taylor, 1986; Winner, 1988) пояснюють попереднім порушенням процесу фотосинтезу. При цьому участь параметрів водообміну у відповідних реакціях продихів не береться до уваги, хоча класичні уявлення про їх роботу пов'язані, перш за все, з тургорними змінами на клітинному рівні.

З'ясування механізмів реакції продихів на токсичну дію ароматичних вуглеводнів та участі параметрів водообміну в реалізації акумулюючих властивостей рослин є вирішальним при розробці методів оптимізації роботи фітофільтрів, що поліпшують якість техногенного середовища. Технології з використанням акумулюючих та фільтруючих властивостей рослин на цей час активно запроваджуються за кордоном (Hekstra, 1993; Cunningham, Berti, 1993; Carlson, 1994), бо фіторемедіація - очищення середовища за допомогою рослин, визнана як одна з найдешевших, нескладних та екологічно безпечних технологій.

Зважаючи на інтегрування у водообмінних процесах як впливу екзогенних факторів, так і зміни фізіологічного стану, доцільно детально вивчити параметри водного режиму рослин у зв'язку з їх газостійкістю до дії ароматичних вуглеводневих сполук, якими забруднюється повітря.

Мета роботи. Метою досліджень було вивчення впливу вуглеводневого атмосферного забруднення на характер водообмінних процесів у листі і з'ясування ролі параметрів водного режиму у формуванні загального потенціалу газостійкості рослин. Для досягнення цієї мети поставлено такі завдання:

1. В умовах модельного експерименту вивчити вплив аерогеного бензолу на інтенсивність транспірації при одночасній дії екзогенних факторів, що формують градієнт водного потенціалу між рослиною та оточуючим повітрям. Визначити кількісні характеристики одночасного впливу токсиканту та зовнішніх факторів для прогнозування небезпечного стану рослин.

2. Визначити фізіологічні механізми формування транспіраційного потоку під впливом бензолу. У зв'язку з цим дослідити зміни параметрів водообміну листа на клітинному і тканинному рівнях.

3. Розглянути особливості накопичення ароматичних вуглеводнів (аренів) в тканинах листа. З'ясувати біоіндикаційні

можливості параметрів водообміну для попередньої діагностики прихованих порушень у рослинному організмі і запропонувати заходи їх використання.

4. Дослідити видові відміни водного режиму трав'янистих рослин в умовах промислового забруднення аренами. Установити зв'язок між структурно-функціональними змінами листкового апарату рослин під постійним впливом вуглеводневого забруднення та їх газостійкістю.

Наукова новизна та практична цінність роботи. Уперше отримано математичні моделі, що дозволяють прогнозувати вплив токсикантів на інтенсивність транспірації з урахуванням дії природних факторів. Досліджено реакцію продихового апарату на дію бензолу, запропоновано можливий механізм продихової регуляції. Знайдено спосіб оцінки структурних порушень за ефектом зниження величини водного дефіциту з одночасним скороченням максимального водонасичення тканин листка. Запропоновано класифікацію типів анатомо-фізіологічної адаптації видів згідно з відомими уявленнями про "стратегії життя" рослин.

Отримані результати придатні до використання у практиці екологічного нормування та моніторингових дослідженнях для прогнозування небезпечного стану рослин. Дані про вплив параметрів водообміну в регуляції акумуляційних якостей рослин можуть бути корисними при розробці заходів фіторемедіації. Вони стануть у нагоді при доборі асортименту рослин для озеленення промислових територій, оскільки частково розкривають чинники варіювання газостійкості залежно від екологічної ситуації, що склалася, та фізіологічного стану рослин відносно особливостей їх водного режиму.

Наукові положення, що виносяться на захист.

1. Підвищення або зниження інтенсивності транспірації, що виникають внаслідок дії ароматичних вуглеводнів, пов'язані зі змінами продихової провідності та водного потенціалу листка.

2. Початкові зміни у водообміні рослин під впливом аренів проявляються як посилення водного дефіциту через підвищення прохідності клітинних мембран для води, а подальші зрушення - як виникнення дефіциту повторного насичення.

3. Видова специфічність газостійкості та газоаккумуляційних властивостей рослин зумовлена значною мірою їх здатністю до розвитку тих адаптивних ознак, які визначають приналежність видів до однієї з екологічних груп і забезпечують формування різної пристосованості до посушливих умов.

Апробація роботи. Про основні висновки дисертації повідомлялося на підсумкових наукових конференціях ДДУ (1990-1995); Першій науковій конференції «Рослини і промислове середовище» (Дніпропетровськ, 1990); під час роботи науково-координаційної наради «Екологічне нормування : проблеми і методи» (Пушціно, 1992); на II з'їзді Українського товариства фізіологів рослин (Київ, 1993); Першій Міжнародній науково-практичній конференції «Стійкий розвиток : забруднення довкілля і екологічна безпека» (Дніпропетровськ, 1995).

Публікації. За темою дисертації опубліковано 18 друкованих праць.

Структура і обсяг праці. Дисертація складається зі вступу, огляду літератури, опису об'єктів і методів досліджень, викладу результатів власних досліджень та їх обговорення, висновків і списку літератури (259 джерел). Праця викладена на 152 сторінках машинописного тексту, містить 21 таблицю, 22 рисунки та 2 додатки.

ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Як основний об'єкт для модельних досліджень використовувалася форзиція проміжна (*Forsythia intermedia* Linde). Особливості фізіології водного режиму в натурних умовах з паралельним проведенням лабораторних дослідів вивчалися на 8 видах трав'янисто-декоративної рослинності (*Callistephus chinensis* Nees.ab Esenb, *Dahlia variabilis* Desf., *Petunia hybrida* Vilm., *Salvia splendens* Ker.Gawl., *Zinnia elegans* Jacq, *Monarda didima* L., *Physostegia virginiana* (L.) Benth., *Echinaceae purpurea* (L.) Moench). Здатність до акумуляції аренів в природних умовах досліджувалась також для 6 деревних видів (*Ailanthus altissima* (Mill) Swingle, *Ulmus pinnato-ramosa* Dieck. ex Koehne, *Salix alba* L., *Aeskulus*

hippocastanum L., Populus canadensis auct., Populus pyramidalis Ros).

Реакцію модельної рослини на аерохімічне забруднення вивчали в лабораторних умовах з використанням методики психрометричного визначення інтенсивності транспірації (Дорохов, 1970; Jarvis, Catsky et al., 1971) у камері закритого типу.

Характер змін інтенсивності транспірації визначався у ході активного багатofакторного планованого експерименту, який дозволяв дослідити відгук параметра на аерохімічну дію при різних поєднаннях напруженості факторів середовища згідно з обраним планом експерименту (Налимов, 1971). Діапазон змін факторів становив:

вологість повітря - 20- 100% ВВП (відносної вологості повітря), температура повітря - 20 - 38°C, освітленість - 80 - 350 Вт·м², вологість ґрунту - 20 - 70 % ПВ (повної вологоємності) та питома концентрація токсикантів - 0,2 - 6,5 мкг·см⁻² л⁻¹.

Математична модель процесу транспірації в обраному факторному просторі була побудована шляхом підбору «найкращого» рівняння регресії за кроковим регресійним методом (Дрейпер, Смит, 1973).

Параметри водообміну визначали за загальноприйнятими методиками: загальний вміст води - ваговим методом (Баславская, Трубецкова, 1964); інтенсивність транспірації на зрізаному листі рослин з промислового місцезросташування і контрольної зони (Ботанічний сад) - методом швидкісного зважування за Л.О.Івановим (Іванов із співавт., 1950); водний дефіцит - за Л.С.Литвиновим для суцільних листових пластинок (Викторов, 1983); водозатримну здатність тканин листа - рефрактометрично за Гусевим, Белькович (1987); водний потенціал тканин листа - методом динамічної характеристики (Гусев, 1974). Оцінку стійкості листя за здатністю відновлювати тургор після несприятливої дії одержували, визначаючи дефіцит повторного насичення (Slavik V., 1974). Показником непомітних зрушень вважався 5%-ний дефіцит повторного насичення. Стан продихів листя рослин у природних умовах вивчали методом інфільтрації (Слейтер, 1964).

Газопоглинальну здатність рослин у лабораторних умовах досліджували методами газо-рідинної та високоефективної

рідинної хроматографії у гексанових екстрактах листя та у газовій фазі.

Анатомічні зміни структури листка вивчали на поперечних зрізах живого листя під мікроскопом Біолам-Л-211.

Вплив вуглеводнів на інтенсивність транспірації досліджувався з використанням бензолу, інші параметри водообміну вивчалися також під дією толуолу і ксилолу. Оскільки вплив цих токсикантів на рослини викликав біологічні ефекти, подібні до тих, що спостерігалися для бензолу, викладені в роботі результати значною мірою пов'язані з його дією.

Результати досліджень статистично оброблено на ЕОМ IBM-486 з використанням прикладного пакету програм "Microsoft Office" та програми з багатофакторного аналізу.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

1. Інтенсивність транспірації як індикатор порушень водообміну листка під впливом бензолу. Для прогнозування впливу бензолу на інтенсивність транспірації було проведено серію модельних експериментів, результати яких добре апроксимуються рівнянням другого порядку (коефіцієнт множинної кореляції $R = 0,77$):

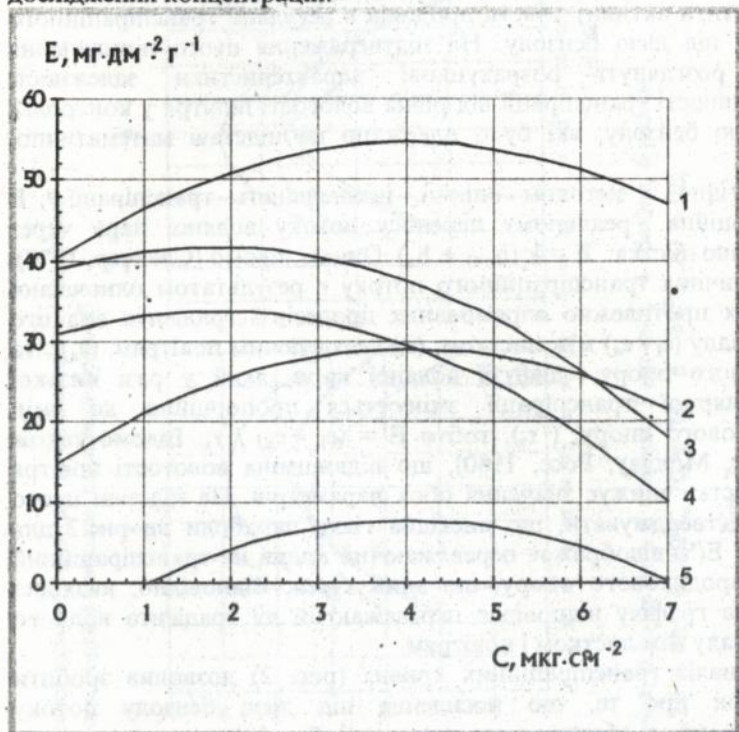
$$E = -126,0 + 1,87h + 2,6t + 0,61p + 8,17f - 0,014h^2 - 0,87f^2 - 0,056hf - 0,005hp,$$

де E - інтенсивність транспірації, $\text{мг} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$; h - відносна вологість повітря, %; t - температура повітря, $^{\circ}\text{C}$; p - вологість ґрунту, % ПВ; f - концентрація токсиканту, $\text{мкг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$.

Графічна інтерпретація одержаної математичної моделі засвідчила, що вплив бензолу на транспіраційний потік визначається його концентрацією: при низьких значеннях концентрації (до $4 \text{ мкг} \cdot \text{см}^{-2}$) зміна транспірації знаходиться у прямо пропорційній залежності від кількості токсиканту у повітрі, при досить високих - залежність набуває оберненого характеру (рис.1).

Слід зазначити, що такі особливості впливу токсиканту більш властиві для варіантів дослідів з низькою вологістю повітря (криві 1, 2, 5 на рис.1) - близько 20% відносної вологості повітря

(ВВП), тоді як при високій вологості (90% ВВП) відбувається зміщення максимумів кривих 3 і 4 до осі ординат, тобто спостерігається обернена залежність інтенсивності транспірації від сили дії токсиканту майже в усьому діапазоні досліджених концентрацій.



- 1 - ВВП = 20%, $t = 38^\circ\text{C}$, ВГ = 70%
- 2 - ВВП = 20%, $t = 38^\circ\text{C}$, ВГ = 20%
- 3 - ВВП = 90%, $t = 38^\circ\text{C}$, ВГ = 70%
- 4 - ВВП = 90%, $t = 38^\circ\text{C}$, ВГ = 20%
- 5 - ВВП = 20%, $t = 20^\circ\text{C}$, ВГ = 70%

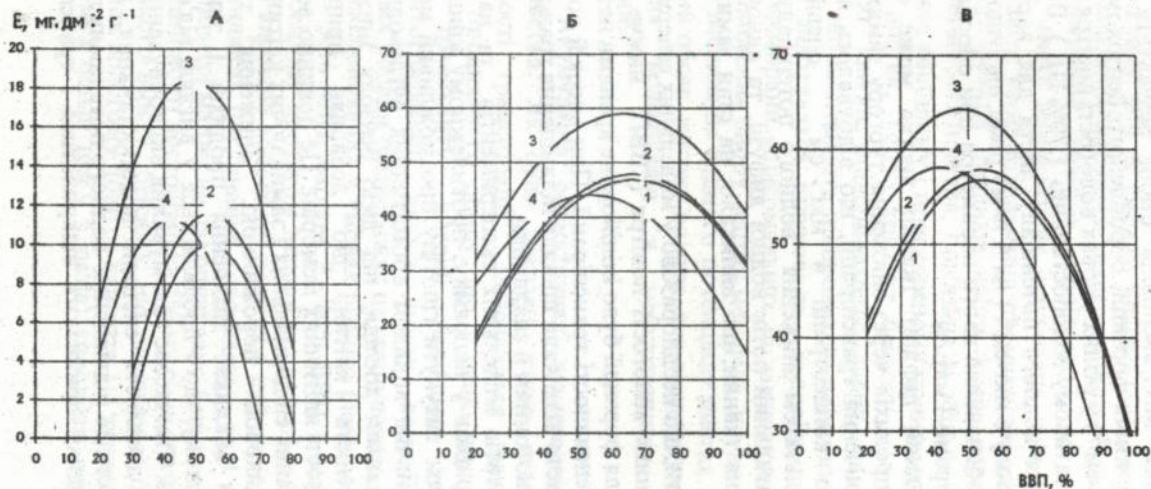
Рис.1. Залежність інтенсивності транспірації від концентрації бензолу при різних поєднаннях зовнішніх факторів. (ВВП - відносна вологість повітря, t - температура повітря, ВГ - вологість ґрунту)

Нелінійний характер описаних залежностей і їх неоднозначний зв'язок з рівнем вологості повітря дають змогу припустити активну участь продохів в регуляції транспіраційного потоку під дією бензолу. На підтвердження цього припущення були розглянуті розрахункові характеристики залежності інтенсивності транспірації від рівня вологості повітря у контролі і під дією бензолу, які було одержано на підставі математичної моделі.

Згідно з методом оцінки, інтенсивність транспірації E пропорційна реальному переносу потоку водяної пари через поверхню листка: $E = k (h_{n+1} + h_n)$. Однак, відомо (Слейчер, 1970), що величина транспіраційного потоку є результатом одночасної дії двох протилежно спрямованих процесів - градієнта водного потенціалу $(e_1 - e_a)$ між листком, (e_1) і оточуючим повітрям, (e_a) , та загального опору дифузії водяної пари, який у разі низької кутикулярної транспірації змінюється пропорційно до змін продихового опору, (r_s) , тобто $E = (e_1 - e_a) / r_s$. Відомо також (Бихеле, Молдау, Росс, 1980), що підвищення вологості повітря біля листка знижує значення обох параметрів. На підставі цього можна стверджувати, що висхідна гілка параболи на рис.2 для функції $E(h)$ відображає переважаючий вплив на транспіраційний потік продихового опору, що знижується. Відповідно, низхідна гілка на графіку відповідає переважаючій дії градієнта водного потенціалу між листком і повітрям.

Аналіз транспіраційних кривих (рис. 2) дозволив зробити висновок про те, що посилення під дією бензолу потоку транспірації зі збереженням швидкості її змінення за градієнтом вологості (рис.2, Б, криві 1, 3) обумовлене лише збільшенням продихової провідності. Враховуючи, що вологість повітря у міжклітинниках наближена до насичуючої у широкому діапазоні вмісту води в листі, але починає знижуватися при збільшенні водного дефіциту тканин (Рахи, 1975; Сыбер, 1984), зміну швидкості наростання або спадання транспірації відповідно до градієнта вологості і бензольного впливу (рис.2, А) можна інтерпретувати як накладання на продихову складову транспіраційного потоку ефектів, пов'язаних зі зміною водного потенціалу листка, який впливає на концентрацію вологи у міжклітинниках.

Вплив відносної вологості повітря на інтенсивність транспірації
при обробці бензолом саджанців форзиції



1 - контроль; 2 - бензол, 0.2 мг·см⁻²; 3 - бензол, 3 мг·см⁻²; 4 - бензол, 6 мг·см⁻².
 А - 38°C, 20 % ПВ; Б - 20°C, 70 % ПВ; В - 38°C, 70 % ПВ;

Рис. 2

Підтвердженням цих висновків стали результати оцінки водного потенціалу листя форзиції, обробленого бензолом ($C_{\text{бенз}} = 3 \text{ мкг} \cdot \text{см}^{-2}$ та $6 \text{ мкг} \cdot \text{см}^{-2}$) у різних умовах вологості повітря (20% і 90% ВВП) при достатньому водопостачанні (70% ПВ). Виявлено достовірне зниження водного потенціалу листя для варіантів з концентрацією бензолу $6 \text{ мкг} \cdot \text{см}^{-2}$ (на 5%-му рівні значущості, для $N = 7$) і незначне збільшення цього параметра при обробці листя бензолом у концентрації $3 \text{ мкг} \cdot \text{см}^{-2}$.

Помірний водний дефіцит тканин листка може сприяти посиленню опору продихів через зниження тургору замикальних клітин. Тому пригнічення транспірації, що відбувалось під дією бензолу при його концентрації $6 \text{ мкг} \cdot \text{см}^{-2}$, очевидно, є безпосереднім результатом зниження водного потенціалу листа, яке скорочувало загальний потік водної дифузії, та одночасного впливу зневодження тканин, що виникало, на стан замикаючих клітин продихів.

Слід відзначити, що неодноразово у модельних еспериментах при низьких значеннях вологості повітря (ВВП нижче 50%) першою реакцією для форзиції було ініційоване аренами нетривале різке зниження інтенсивності транспірації. При високій вологості повітря, навпаки, часто відмічали швидке підвищення транспірації, яке змінювалося монотонним її спаданням.

Аналіз результатів модельних експериментів та наявність транспіраційних стрибків у напрямку, протилежному кінцевій дії токсиканту, дозволяє висунути гіпотезу про можливий механізм транспіраційних змін під впливом ароматичних вуглеводнів. Як показали наші подальші дослідження, під дією бензолу знижується водозатримна здатність клітин, що дозволяє припустити збільшення проникності клітинних мембран. Це повинно вести до часткового зневодження епідермальних і замикаючих клітин, котрі межують з продиховою порожниною. Зниження тургору замикаючих клітин викликає зімкнення продихів і зниження транспіраційного потоку, що і проявляється у вигляді від'ємного стрибка транспірації. Тимчасове гальмування випаровування води листком, а також діяльність системи водопостачання, що не припинялася, має вести до підвищення водного потенціалу листка, внаслідок чого продихи починають відкриватися і транспірація

знову зростає, але на більш високому рівні. Отже, при повторній дії токсиканту або в умовах низької вологості повітря процес транспірації може набувати хвилеподібного характеру.

Позитивний стрибок транспірації, що є наслідком дії бензолу, може виникати як індукована ним додаткова втрата вологи також через підвищення проникності клітинних мембран. Відмінність реакції проростків листя, котре перебувало в умовах високої вологості повітря, пов'язана зі збільшенням їх апертури, що сприяло глибшому і прискореному проникненню токсиканту у тканини листка. Тобто контакт бензолу мав відбуватися як з поверхнею клітин епідермального шару, так і з клітинами мезофіла, що вистилають підпродихові порожнини. Таким чином, вірогідно відбувалася індукована водовіддача не лише через клітинні мембрани епідермальних і замикаючих клітин, а й за рахунок зниження опору клітин мезофіла, що виникало при цьому і вело до зменшення водного потенціалу листка. Це впливало на подальший обсяг потоку вологи, яка випаровувалась, за рахунок скорочення водовіддачі у міжклітинники і підпродихові порожнини.

o

2. Акумуляція ароматичних вуглеводнів та оводження тканин листка. Як було показано вище, екзогенна регуляція інтенсивності транспірації здійснюється шляхом впливу на величину проросткового опору, що у свою чергу має визначати кількість токсиканту, котрий надійшов усередину листа. Газохроматографічний аналіз вмісту ксенобіотика у листі фумігованих рослин підтверджує це припущення. Листя саджанців форзиції, експонованих в умовах різного рівня вологості повітря (варіант 1 - 35% ВВП, варіант 2 - 80% ВВП), акумулювало різну кількість бензолу протягом першої години обробки (рис. 3). Для варіанта з високою вологістю повітря в цей період була відмічена велика швидкість поглинання токсиканту, тоді як листя у менш вологому повітрі майже не накопичувало бензол упродовж першої години (відмінності достовірні на 5%-му рівні значущості, $t_p = 21,3$). Факт низького вмісту бензолу, що поглинався під час фумігації листя у менш вологому повітрі варіанта 1 (зниження у порівнянні з варіантом 2 більш ніж у 5 разів) упродовж першої та другої

Динаміка поглинання бензолу (А) та накопичення фенолу (Б)
в листі форзиції

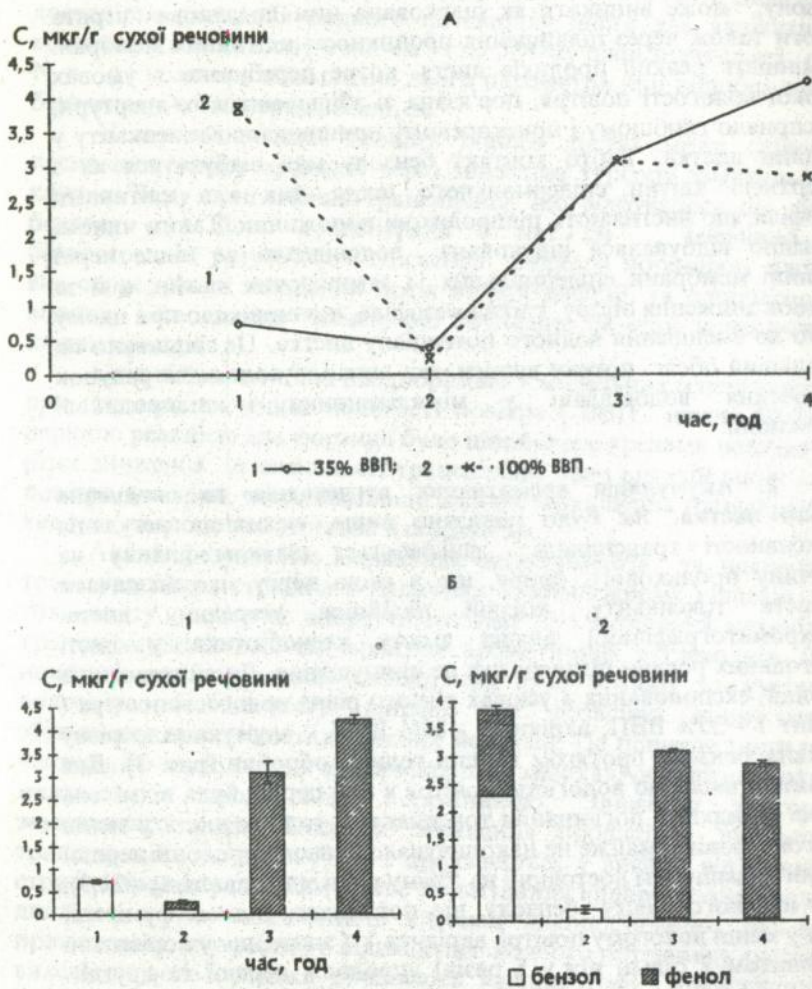


Рис. 3

години обробки (рис. 2 , крива 1) підтвердив одержані нами раніше дані про первинну реакцію часткового змикання продихів на дію бензолу (попередній розділ).

Наприкінці другої години обробки спостерігався мінімальний вміст ксенобіотика у кожному з варіантів досліду. Відзначене наступне його підвищення упродовж третьої години було пов'язане з накопиченням фенолу (рис. 3), про що свідчать дані газохроматографічного аналізу. Бензол в екстрактах, починаючи від третьої години, був відсутнім в обох варіантах, хоча до цього моменту рослинами було поглинуто не менше 30% його вмісту у повітрі. Достовірні відмінності вмісту фенолу для варіантів досліду спостерігалися також наприкінці четвертої години ($t_p = 5,01$; $P < 0,05$).

Відомості з літератури (Угрехелідзе, Дурмишидзе, 1984) та відсутність аналогічних сполук у контрольних пробах дають підстави вважати, що накопичення фенолу пов'язане з окислювальним перетворенням бензолу та різним співвідношенням швидкостей його поглинання і біологічної трансформації.

Відомо, що швидкість поглинання та кількість накопичення токсиканту впливає на глибину викликаних ним порушень (Николаевский, 1979; Гудериан, 1979). Оцінка змін оводнення тканин листків під впливом аренів показала, що після дії токсикантів у помірних концентраціях або при нетривалих експозиціях обробки відбувається посилення водного дефіциту листків, особливо для листя нижнього ярусу зі зменшеною фізіологічною активністю (табл. 1). Тобто, накопичення фенолу у варіанті 1, яке в умовах уповільненого газообміну супроводжується зростанням водного дефіциту і не пов'язане з некротизацією тканин, має бути результатом недостатньої метаболічної активності і "обриву" ланцюга подальших перетворень ксенобіотика.

Високі концентрації токсиканту або більша тривалість обробки ним рослин (4 - 6 годин) призводили до зменшення водного дефіциту тканин, яке часто передувало появі некротичних плям на листі і було більш характерним для періоду росту пагонів (табл. 1).

Оцінка водозатримної здатності висічок з листків, оброблених бензолом у концентрації 3 мкг·см⁻² при високій

вологості повітря, продемонструвала достовірні відмінності стану води в тканинах листя дослідного і контрольного варіантів. Дослідження характеру водообміну між тканинами листка та осмотичним розчином сахарози -2,18 Мпа довели, що вказані зміни пов'язані зі зростанням рухливості води в обробленому листі.

Таблиця 1.

Водний дефіцит (%), передуючий порушенням тканин листя під дією бензолу

Ярус лис- тя	Зрілі пагони			Молоді пагони		
	бензол	контроль	$t_{\phi}/t_{ст}$	бензол	контроль	$t_{\phi}/t_{ст}$
вологість повітря - 80% ВВП; температура повітря - 22° С						
I	22,8 ± 1,0	9,3 ± 1,1	3,32	5,3 ± 0,4	21,2 ± 0,9	2,13
II	20,0 ± 2,4	11,2 ± 1,1	1,20	4,0 ± 0,3	21,9 ± 0,4	5,71
III	16,7 ± 2,4	12,4 ± 1,9	0,49	3,9 ± 0,2	19,8 ± 0,7	2,9
IV	15,5 ± 2,2	12,9 ± 1,2	0,37	4,4 ± 0,3	20,8 ± 0,5	4,18
V	14,2 ± 1,1	14,3 ± 1,3	0,02	4,6 ± 0,3	20,9 ± 0,5	4,08
вологість повітря - 40% ВВП; температура повітря - 22° С						
I	21,9 ± 1,5	11,0 ± 0,5	2,43	6,9 ± 0,5	8,9 ± 0,4	6,69
II	23,9 ± 0,8	13,4 ± 1,0	3,01	8,1 ± 0,8	14,3 ± 0,3	2,66
III	21,8 ± 1,5	13,1 ± 0,5	1,97	11,2 ± 1,4	11,4 ± 0,5	0,05
IV	22,3 ± 1,6	14,7 ± 0,7	1,55	12,1 ± 0,8	13,1 ± 0,9	0,32

Якщо врахувати, що наприкінці досліду в другому варіанті накопичується в 1,5 рази більше токсиканту і його метаболітів, то можливим чинником зниження їх вмісту впродовж четвертої години може бути пригнічення акумулятивної здатності тканин листя як за рахунок ефекту дії токсиканту, так і внаслідок появи продуктів його окислення (Парк, 1973; Коршиков и др., 1995). Це призводило також до структурно-функціональних порушень у листі форзії, котрі проявлялися в паралельних дослідах, зокрема в зменшенні водозатримної здатності клітин та появи некрозів на фоні незначного водного дефіциту.

Як показали досліді, у непошкоджених листках таких рослин часто виникав дефіцит повторного насичення (ВДп). Для листків нижнього ярусу порогова дія токсиканту визначається вже 2%- ним рівнем дефіциту повторного насичення, тоді як для більш молодого листа поява перших пошкоджень відповідає 7%- му рівню ВДп. Очевидно, об'єм нешкідливого накопичення фенолу обмежений підпороговою дозою, перевищення якої знижує акумулятивну здатність тканин листка.

Різний характер порушень водообміну обумовлений, на наш погляд, зміною хімічних якостей ксенобіотика при його метаболічних перетвореннях. Отже, первинні зміни водообміну пов'язані з підвищенням проникності мембран внаслідок часткового руйнування гідрофобних зв'язків під дією неполярних сполук, якими є ариени. Структурні порушення, що проявлялися у зниженні водозатримної здатності тканин та появи некрозів, пов'язані з накопиченням метаболитів різного ступеня окислення та різної полярності, здатних змінювати функціональну активність і структуру клітинних біополімерів.

Кількісний аналіз вмісту поглинених ароматичних ксенобіотиків показав, що зниження їх концентрації в листі може пов'язуватися не тільки з метаболічним перетворенням при окисленні, але й з транслокацією в інші органи (до 15% за годину в залежності від дози і способу обробки), або з переходом у зв'язану форму під час кон'югації.

Одержані дані дозволяють зробити висновок, що динаміка поглинення чужорідних ароматичних сполук має нелінійний характер, обумовлений співвідношенням процесів регульованого надходження токсиканту і його трансформації за рахунок метаболічних перетворень і просторових переміщень. Фактичний вміст токсиканту в кожний момент часу є результатом взаємодії цих процесів у межах непорушеного функціонування основних систем, що визначається зокрема станом дихального апарату. Продихи, регулюючи швидкість питомого газопоглинання, визначають ефективну дозу токсиканту, а зміни у водообміні, що при цьому виникають, впливають на подальший стан рослин.

3. Видові особливості водного режиму рослин під вуглеводневою аерогенною дією. Завдяки дослідженню стану 8 видів декоративної трав'янистої рослинності в умовах промислового забруднення та лабораторних дослідів установлено, що хронічна дія аренів викликає зміни в аналітичній структурі листка, впливає на його ростові і водообмінні процеси.

Використання даних про накопичення органічної маси для визначення ступеня газостійкості рослин до вуглеводневого забруднення дозволило визначити два види із слабою газостійкістю (сальвія блискуча та астра китайська), три газостійкі види (цинія витончена, ехінацея пурпурова та фізостегія віргінська), усі інші види були віднесені до середньогазостійких.

Оцінка параметрів водного режиму виявила зниження інтенсивності транспірації в умовах повітряного вуглеводневого забруднення для всіх видів, що вивчалися (рис. 4). Статистично достовірними було лише зміни транспірації слабкогазостійких видів, що супроводжувались різким підвищенням водного дефіциту листків. Змінення водного дефіциту листків газостійких видів відбувалися в межах норми реакції або були спрямовані на його усунення.

Оцінка водного потенціалу та стану води в тканинах листків показала, що стійкі види, які мали високий вміст міцно зв'язаної води, реагували на забруднення зниженням водного потенціалу листка. Інші характеризувались підвищенням частки міцно зв'язаної води та збереженням значень водного потенціалу на рівні контролю. У слабкогазостійких видів підвищувалась частка слабозв'язаної води з одночасним підвищенням водного потенціалу листка.

Отже, можна констатувати, що зміни водного режиму газостійких видів пов'язані з регулюванням водообміну у напрямку його зниження та збереження рівня оводнення тканин листка, тоді як слабкогазостійкі види мають високу напруженість водного режиму. У зв'язку з цим було помічено, що під дією бензолу максимальна кількість води, яку можуть утримати тканини листка, знижується у менш стійких видів (айстра, петунія, жоржина), хоча водний дефіцит при цьому нерідко зменшується. Такий стан був розцінений як патологічний і запропонований для індикації ранніх, первинних порушень фізіолого-анатомічного

Основні параметри водного режиму рослин з техногенних територій

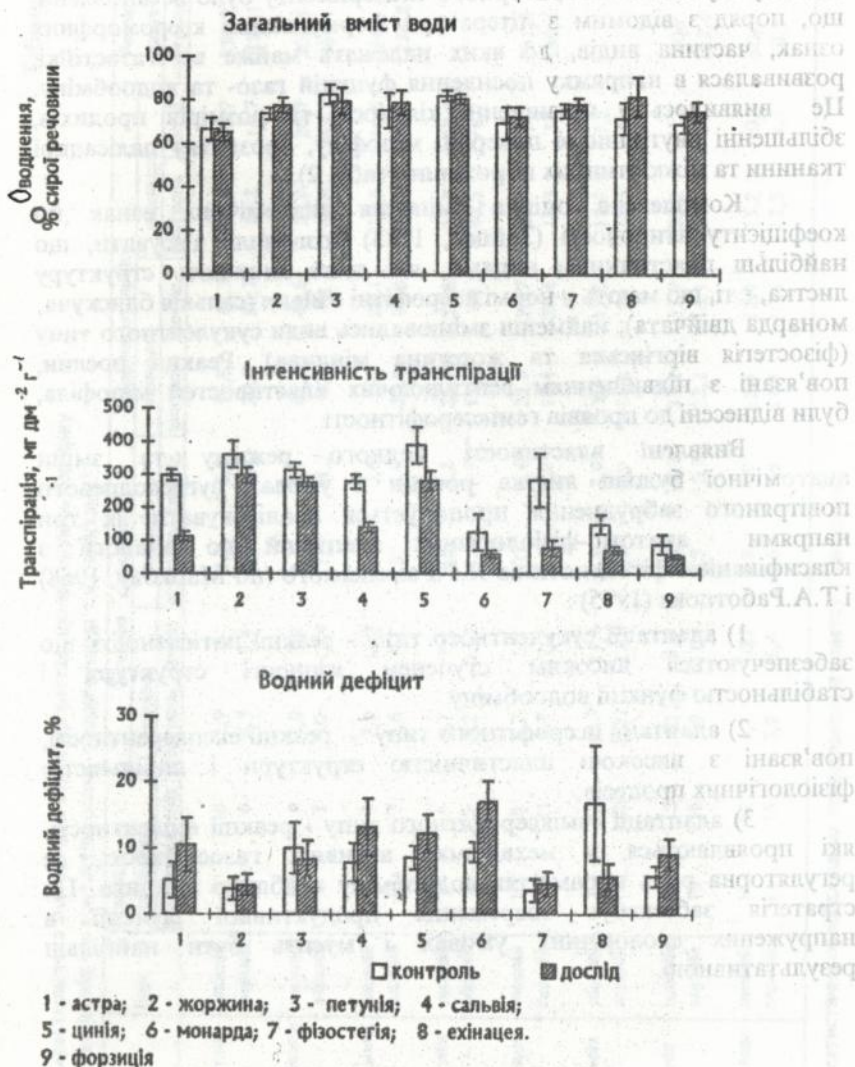


Рис. 4

стану рослин, що передують візуальним проявам пошкодження тканин листа.

При вивченні змін анатомічної будови листя під впливом бензолу в умовах лабораторного експерименту було встановлено, що, поряд з відомим з літератури формуванням ксероморфних ознак, частина видів, до яких належать майже всі газостійкі, розвивалася в напрямку посилення функцій газо- та водообміну. Це виявилось у підвищенні кількості та розмірів продохів, збільшенні внутрішньої поверхні мезофілу, розвитку палисадної тканини та міжклітинних порожнин (табл. 2).

Комплексна оцінка змін анатомічних ознак по коефіцієнту атиповості (Зайцев, 1983) дозволила з'ясувати, що найбільш пластичними видами, які дуже змінюють структуру листка, є ті, що мають у нормі ксерофітні ознаки (сальвія блискуча, монарда двійчата); найменш змінювались види сукулентного типу (фізостегія віргінська та жоржина мінлива). Реакції рослин, пов'язані з підвищенням вентиляючих властивостей мезофіла, були віднесені до проявів геміксерофітності.

Виявлені властивості водного режиму та зміни анатомічної будови листка рослин в умовах вуглеводневого повітряного забруднення пропонується кваліфікувати як три напрями анатомо-фізіологічних адаптацій по аналогії з класифікацією фітоценотипів Я.Г.Раменського (по Маркову, 1968) і Т.А.Работнова (1975):

1) адаптації сукулентного типу - реакції патентності, що забезпечуються високим ступенем міцності структури і стабільністю функції водообміну.

2) адаптації ксерофітного типу - реакції експлерентності, пов'язані з високою пластичністю структури і лабільністю фізіологічних процесів;

3) адаптації геміксерофітного типу - реакції віолентності, які проявляються у механізмах активної газостійкості, де регуляторна роль параметрів водообміну особливо важлива. Ця стратегія забезпечує збереження продуктивної функції в напружених екологічних умовах і мусить бути найбільш результативною.

Таблиця 2

Характеристика анатомічних структур листка, що виконують бар'єрну функцію під час контактів рослин з аерогенними токсикантами*

Вид	Ярус	Кількість прорихів		Товщина кутикули				Товщина епідермісу				Розмір міжклітинників	
				верхньої		нижньої		верхнього		нижнього			
		контроль	дослід	контроль	дослід	контроль	дослід	контроль	дослід	контроль	дослід	контроль	дослід
Астра	нижній	7	6	8,9	5	4,7	3,2	16,8	15,7	18,6	15,7	530,9	462,6
	верхній	9	6	8,3	5,4	8,3	5,4	20,3	20,7	15,2	15,7	1192,1	913,8
Фізостегія	нижній	10	9	7,9	7,9	6,1	6,1	47,9	41,8	22,9	20,7	305,3	553,4
	верхній	7	7	10	12,9	11,1	14,7	49	53	40,8	43,3	484,1	571,6
Жоржина	нижній	7	7	7,9	12,2	3,9	3,6	19	26,1	17,5	16,5	889,1	414,3
	верхній	11	7	3,6	4,7	5	3,6	30,8	26,8	17,5	20,7	1235,2	520,9
Петунія	нижній	4	4	9,7	7,2	3,6	2,2	25,7	30,8	15,7	22,9	-	-
	верхній	5	5	7,2	13,2	11,4	9,7	17,2	34	42,5	78,7	-	-
Ехінацея	нижній	10	8	5,7	6,1	10	5,4	22,9	20,7	22,5	20	281,4	469,4
	верхній	19	21	5,7	7,2	4,3	4,3	15,4	20,4	14,3	19	299,6	627,4
Сап'єія	нижній	9	18	10,7	11,4	2,9	2,9	8,9	17,5	12,9	7,2	-	-
	верхній	18	28	10,7	11,8	2,9	2,9	11,8	20	18,2	19,7	-	-
Цинія	нижній	11	13	10	8,6	6,8	13,2	23,2	27,9	23,2	31,8	306	105,3
	верхній	18	15	7,9	11,1	9,3	10,7	23,2	16,1	21,8	19	262,4	202,9
Монарда	нижній	15	22	6,1	10,7	2,9	2,9	12,5	12,9	13,2	10,4	80,5	40,4
	верхній	14	15	3,9	5,4	3,6	3,6	11,4	10,4	12,5	8,2	73,3	41,5

*Статистична обробка даних представлена в додатку 2 дисертації.

ВИСНОВКИ

1. По результатам проведених модельних експериментів запропоновано математичну модель змін інтенсивності транспірації в умовах спільної дії кількох екзогенних факторів. Установлено, що атмосферне забруднення бензолом є значущим фактором у діапазоні дослідженого багатофакторного простору, який спричиняє неоднозначні дозозалежні зміни інтенсивності транспірації.

2. Зміни інтенсивності транспірації під впливом вуглеводневих токсикантів пов'язані з екзогенною регуляцією з боку супровідних природних факторів. Поєднана дія аерогенних вуглеводнів і факторів середовища, які формують градієнт вологості між листком і оточуючим повітрям, обумовлена їх участю в регуляції загального опору дифузії водяної пари з поверхні листя.

3. Вміст вуглеводневих ксенобіотиків у тканинах листа визначається співвідношенням швидкостей їх надходження і біотрансформації, обумовлених величиною продигової провідності і водним потенціалом листка. Регулюючи відповідно швидкість поглинання і загальну метаболічну активність поглинаючого органа, ці параметри визначають швидкість детоксикації поглиненого ксенобіотика і ступінь можливих пошкоджень.

4. Регулюючи швидкість поглинання та кількість акумульованого токсиканту, продигова провідність і водний потенціал листка спричиняють реалізацію пасивної та активної газостійкості рослин.

5. Вуглеводневі токсиканти, підвищуючи проникність клітинних мембран і рухливість внутрішньоклітинної води, викликають зміни водного дефіциту листків різного ступеня. Характер пошкоджень, що виникають, вірогідно, пов'язаний з гідрофобними якостями аренів, а також зі змінням полярності поглинених сполук внаслідок їх катаболічного перетворення.

6. У листі, що знаходиться у стані помірного водного дефіциту або отримує його під впливом помірних концентрацій токсиканту, відбувається зниження чутливості до ароматичних вуглеводнів. Відмічений під час дії високих доз токсиканта ефект зниження водного дефіциту з одночасним скороченням максимального водонасичення тканин листа, а також ступінь дефіциту повторного насичення пропонується використовувати для індикації небезпечного стану рослин в умовах підвищеного вуглеводневого забруднення повітря.

7. Формування структурно-функціонального адаптивного комплексу в трав'янистих рослин може здійснюватися кількома шляхами, пов'язаними з реалізацією пластичних властивостей анатомічної будови та лабільністю процесу водообміну або з посиленням міцності систем життєзабезпечення на структурному та функціональному рівнях. Запропоновано вирізняти спрямовані спільні зміни водообміну і анатомічної структури як комплексні адаптації за ксерофітним, сукулентним і геміксерофітним типами.

ОСНОВНІ РОБОТИ, ОПУБЛІКОВАНІ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Паталах И.И. Моделирование экологически кризисной ситуации для изучения водообмена растений //Экологические аспекты охраны и рационального использования биологических ресурсов. Сб. науч. тр. мол. ученых. - Днепропетровск: ДГУ, 1989. - С. 16 - 19.

2. Паталах И.И., Шматько И.Г. Фитоаккумуляция аренов в условиях моделируемой экологической ситуации //Адаптация растений в антропогенных условиях: Сб. науч. тр. - Днепропетровск: ДГУ, 1992. - С. 81 - 85.

3. Паталах И.И. Влияние сопряжения некоторых природно-техногенных факторов среды на водообмен растений //Регуляторные механизмы в физиологии растений и генетике: Сб. науч. тр. АН Украины. Ин-т физиологии растений и генетики. - Киев: Наук. думка, 1992. - С. 90 - 91.

4. Patalakh I.I., Smatko I.G. Water status of plants in toxical bioindication // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. Тез. Первой междунар. науч.-практ. конф., Днепропетровск, 4-8 декабря 1995 г., Т.2. - Днепропетровск: ДГУ, 1995. - С.16 - 17.

5. Паталах И.И., Шматько И.Г. Интенсивность транспирации в экотоксикологических исследованиях. - Там же. - С. 20 - 21.

6. Patalakh I. Stomatal response affected by benzol at different ambient humidity // Abstr. Vol. Of the 10th FESPP congress, Firenze, Italy, September 9 - 13, 1996. - P. B338.

7. Паталах И.И. Взаимосвязь структуры и функций в ответных реакциях растений на аэрохимический стресс // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. Матер. Междунар. конф., Днепропетровск: Изд-во ДГУ, 1996. - С.153 - 159.

8. Паталах И.И. Оценка тест-информативности параметров водообмена растений в экологических исследованиях // Вестник ДГУ. Серия "Биология. Экология". - Днепропетровск, 1996. - Вып.2. - С.154 - 163.

АННОТАЦИЯ

Паталах И.И. Водный режим и устойчивость растений к аэрогенным ароматическим углеводородам (рукопись).

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.12 - физиология растений, Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, Киев, 1997.

Защищаются 18 работ, содержащих данные об особенностях водного режима растений в условиях загрязнения воздушной среды ароматическими углеводородами. Показана неоднозначная связь водообменных процессов листа с уровнем токсического воздействия и сопутствующим действием факторов среды.

Обнаружено, что изменение интенсивности транспирации под действием бензола вызвано его влиянием на величину устьичного сопротивления. Описан возможный механизм устьичной регуляции. Показано участие параметров водообмена в реализации газоаккумулирующей способности растений. Изучены пути структурно-функциональных адаптаций видов к хроническому действию аренов.

ANNOTATION

I.I.Patalakh. Water relation and tolerance of plants to aerogenic aromatic hydrocarbons (manuskript).

Thesis for gaining a scientific degree Ph.d. (plant physiology, 03.00.12) . Institute of Plant Physiology and Genetics of Ukrainian National Academy of Sciences, Kyiv, 1997.

18 scientific works are defended; they have been contained data on water relation of plants under aromatic hydrocarbons influence. The mechanism of stomatal response to benzol influence is proposed. It is shown that increasing or decreasing of transpiration rate has been a result of stomatal conductivity changes under pollutant influence. A role of water relation in realisation of plant accumulative properties was studied. The ways of structural and functional adaptations of species to hydrocarbons in air are described.

Ключові слова: аерогенні ароматичні вуглеводні, опір продохів, водний потенціал та водний дефіцит, акумуляція, індикація прихованих порушень, структурно-функціональні адаптивні зміни.

м.п. ДГУ д.к. 909-100.

435133

AB 37.595