



СУММАРНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ИОНОВ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНОГО ЭВОЛЮЦИОННОГО УРОВНЯ

В.А. МЕДВЕДЕВ, А.А. ИЛЬЕНКО

Тростянецкий дендрологический парк НАН Украины
Украина, 16742 п/о Тростянец Ичнянского р-на Черниговской обл.

Рассмотрена возможность использования показателя удельной электрической проводимости, отражающего суммарное содержание ионов в водных вытяжках из листьев, для оценки уровня эволюционного развития растений. Исследовано 692 вида, относящихся к 254 родам 93 семейств. Выявлено закономерное возрастание значения удельной проводимости в зависимости от степени эволюционной подвинутости в рядах: голосеменные — покрытосеменные; деревья — кустарники — травы.

Исследование уровня эволюционного развития растений имеет прямое отношение к теории и практике их интродукции. А.В. Благовещенский [2] считает, что наиболее перспективными для успешной интродукции в районах с умеренным климатом следует считать формы с высокими показателями эволюционной подвинутости. В качестве практического подтверждения этого тезиса Н.А. Кохно [4] указывает на отрицательный опыт интродукции в Украину ряда видов клена из филогенетически старых секций и положительный — из филогенетически молодых секций.

Эколого-физиологические и биохимические исследования родственных связей, относительно уровня эволюционного развития базируются на изучении разнообразных органических продуктов метаболизма: алкалоидов, глюкозидов, углеводов, жирных кислот, фитогормонов, белков, нуклеиновых кислот, смол и других соединений, участвующих в обменных процессах. Их использование в изучении филогении и систематики растений основано на эволюционной концепции образования органических веществ в растительном мире. Однако способность растений

поглощать и накапливать неорганические соединения в определенной концентрации и соотношении минеральных компонентов при использовании их в метаболических процессах генетически обусловлена, и в современной биологической литературе ее рассматривают как генотипический признак [3]. Содержание химических элементов генетически наследуется растениями и находится в прямой зависимости от их концентрации в питательной среде. Благодаря эволюционно закреплённому приоритету в использовании ионов сохраняется специфичность элементного химического состава растений. При этом качественно-количественная генетическая избирательность в поглощении питательных веществ отражает потребность отдельных видов в макро- и микроэлементах, так как становление и формирование элементного химического состава происходило в конкретных геохимических условиях.

Учитывая сложность и трудоемкость биохимических методов исследований, используемых при изучении филогении растений, мы попытались использовать в качестве критерия эволюционной подвинутости суммарное содержание ионов в листьях растений, что легко можно осуществить простым и вы-



сокопроизводительным кондуктометрическим методом.

Концептуальной основой наших исследований является точка зрения о том, что более высокая степень ионной насыщенности есть результат прогрессивных эволюционных изменений структурно-функционального состояния растительного организма. Мы полагаем, что суммарная концентрация ионов в листьях растений отражает интенсивность протекающих в них обменных процессов и, обеспечивая стабильность макромолекул и коллоидных частиц, является важным физиолого-биохимическим признаком.

О суммарной концентрации ионов судили по значениям удельной электрической проводимости водных вытяжек из листовых пластинок растений. Водная вытяжка из листьев растений с позиции кондуктометрии — это сложная гетероэлектrolитная система, в которую входят в различных количествах и соотношениях водно-растворимые неорганические соединения макро- и микроэлементов, органические соли, кислоты и основания, дипольные ионы, аминокислоты, полипептиды, нуклеотиды, белки, фосфолипиды и другие соединения, способные в той или иной степени диссоциировать в воде.

Материалом для исследований удельной электропроводимости водных вытяжек служили листовые пластинки древесных, кустарниковых и травянистых растений, произрастающих в Тростянецком дендропарке.

Исследовано 692 вида, относящихся к 254 родам 93 семейств.

На удельную проводимость заметное влияние оказывает фенофаза и возраст растения, что учитывалось при отборе образцов листьев деревьев и кустарников, проводимом в течение августа—октября, когда практически прекращаются ростовые процессы. Для исследований отбирали экземпляры, относящиеся к средневозрастной группе (30—50 лет). У травянистых растений, продолжительность вегетационного периода которых в зависимости от вида изменяется в очень широких пределах, образцы отбирали в фазу цветения. Средний образец составляли таким образом, чтобы в него вошли листья из разных частей кроны и ветвей.

Водные вытяжки готовили путем встряхивания смеси 1 г воздушно-сухих измельченных

листовых пластинок со 100 мл дистиллированной воды в течение 1 ч. Удельную электропроводимость измеряли с помощью кондуктометра типа ОК-104 с колоколообразным электродом при контролируемой температуре +25 °С. Результаты измерений выражали в микросименсах на сантиметр. Средние значения определяли способом нахождения среднего арифметического вариационного ряда.

Проведенные нами измерения удельной электропроводимости водных вытяжек из листьев многих видов растений, относящихся к различным систематическим группам и жизненным формам, свидетельствуют о том, что этот показатель изменяется в очень широких пределах: от нескольких сотен микросименсов у хвойных до нескольких тысяч у травянистых форм.

Сравнение удельной проводимости голосеменных, геологическая история которых начинается с карбона, и покрытосеменных, которые появились почти на 200 млн лет позже, обнаруживает их существенные отличия (табл. 1). Насыщенность ионами водных вытяжек у покрытосеменных в 2,7 раза выше, чем у голосеменных. Если учесть, что ионное насыщение листьев в значительной мере обусловлено неорганическими ионами, которые к тому же обладают гораздо большей электроподвижностью по сравнению с органическими малоподвижными, то данные табл. 1 можно интерпретировать как следствие различной развитости проводящей системы у голосеменных и покрытосеменных. У хвойных, как известно, проводящая система представлена трахеидами с окаймленными порами, которые создают большое сопротивление восходящему току. У подавляющего большинства покрытосеменных она представлена сосудами, структура которых значительно облегчает восходящий ток растворов.

В табл. 2 сопоставляются наши данные удельной электропроводимости у некоторых

ТАБЛИЦА 1. Электропроводимость водных вытяжек отделов Pinophyta и Magnoliophyta

| Отдел | Удельная электропроводимость, мкСм/см | Вид, шт. | Род, шт. | Семейство, шт. |
|---------------|---------------------------------------|----------|----------|----------------|
| Pinophyta | 273 ± 11 | 65 | 12 | 4 |
| Magnoliophyta | 747 ± 29 | 627 | 242 | 89 |



ТАБЛИЦА 2. Электропроводимость и степень развития проводящей системы некоторых родов хвойных

| Род | Отношение живой ткани и проводящих элементов, % | Удельная электропроводимость, мкСм/см | Количество исследованных видов, шт. |
|-----------------|---|---------------------------------------|-------------------------------------|
| Pinus L. | 3,5 | 194 ± 8 | 15 |
| Picea A. Dietr. | 4,0—7,0 | 207 ± 5 | 14 |
| Larix Mill. | 6,5—9,0 | 389 ± 22 | 8 |

ТАБЛИЦА 3. Ионная насыщенность и геологический возраст некоторых родов Pinophyta

| Род | Удельная электропроводимость, мкСм/см | Количество исследованных видов, шт. | Геологический возраст ископаемых остатков рода |
|----------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|--|
| Pinus L. | 194 ± 8 | 15 | Триас |
| Chamaecyparis Spach. | 204 ± 9 | 2 | Мел |
| Picea A. Dietr. | 207 ± 5 | 14 | " |
| Thuja L. | 207 ± 12 | 2 | " |
| Cryptomeria Don. | 217 ± 4 | 1 | " |
| Abies Mill. | 227 ± 22 | 2 | Палеоген |
| Tsuga Carr. | 233 ± 4 | 1 | " |
| Juniperus L. | 235 ± 13 | 3 | " |
| Pseudotsuga L. | 240 ± 3 | 3 | " |
| Larix Mill. | 389 ± 22 | 10 | Неоген |
| Ginkgo L. | 628 ± 13 | 1 | Триас |

родов хвойных с данными, характеризующими долю живой ткани с проводящими элементами у этих же родов, приведенными в работе А.И. Федорова и др. [12]. Эти данные также подтверждают связь между насыщенностью листьев ионами и развитостью проводящей системы, а следовательно, и степенью подвинутости таксона. Анализируя данные табл. 2, можно сделать вывод о том, что в исследуемой группе хвойных филогенетический возраст убывает в ряду сосна — ель — лиственница. Эта закономерность прослеживается и по данным палеоботаники: лиственницы известны с миоцена [8], ископаемые остатки ели встречаются с мела [8], сосны — с позднего триаса [6].

В целом значение электропроводимости исследованных нами представителей голосеменных (11 родов 4 семейств) соответствует их эволюционной подвинутости и геологическому возрасту рода (табл. 3). Исключением является *Ginkgo biloba* L., который, несмотря на свою относительную древность, по ионной насыщенности значительно превосходит наиболее эволюционно подвинутый среди хвойных род *Larix*

Mill. Ранее А.В. Благовещенский [1], изучая белковый комплекс *G. biloba*, также получил данные, указывающие на его филогенетическую молодость. Обосновывая этот феномен, А.В. Благовещенский относит *G. biloba* к медленно эволюционировавшим (брадителическим) группам, которые к периоду своего становления оказались сравнительно более прогрессивными высокоорганизованными и в дальнейшем не подвергались воздействиям, ведущим к приспособительному видообразованию.

Если для многих представителей голосеменных обнаружены палеоботанические свидетельства обитания их в определенный период истории Земли, то для большинства покрытосеменных они отсутствуют. Поэтому существующие в настоящее время схемы филогенетических отношений построены на основе сравнительного изучения современных цветковых растений, что "...позволяет делать довольно достоверные выводы об относительной примитивности отдельных их таксонов, а также некоторые, но менее достоверные выводы об их относительном возрасте" [10].

Сравнительное изучение покрытосеменных по признаку ионной насыщенности мы начали с уровня жизненных форм. Эволюция покрытосеменных, по мнению большинства ботаников, шла от деревьев через кустарники к травам. Несмотря на вескую аргументацию данными сравнительной анатомии, морфологии, палеоботаники и ботанической географии, эта гипотеза в течение всей истории своего развития встречает серьезные возражения. Так, А.Н. Криштофович [5], опираясь на данные палеоботаники, заключает: "...говорить о развитии трав как очень поздней стадии эволюции, хотя бы у двудольных, невозможно, несмотря на существование подобного мнения". На возможность происхождения вторичных древесных от травянистых предков указывает А.Л. Тахтаджян [9]. В последние годы все смелее утверждается прямо противоположная и не менее убедительно аргументированная концепция "травы—деревья" [7].

Обосновывая гипотезу "деревья—травы", А.Л. Тахтаджян [9] пишет: "Наблюдается ясно выраженная корреляция между травянистостью и уровнем специализации цветка и проводящей системы осевых органов. Например, по-



чти все травянистые двудольные, за немногими исключениями, имеют сосуды с простой перфорацией, в то время как сосуды родственных древесных форм могут быть с лестничной перфорацией. Вообще, по своему строению травы являются, как правило, более подвинутыми, чем родственные древесные формы”.

В связи с этим представляет интерес сопоставление электропроводимости водных вытяжек из листьев растений различных жизненных форм: деревьев, кустарников и трав. В табл. 4 приведены усредненные данные удельной электропроводимости основных жизненных форм и показано количественное распределение исследованных видов в системе филогенетических отношений покрытосеменных Н.И. Кузнецова, приведенной в работе Н.И. Шарапова [13]. В схеме Н.И. Кузнецова отражены не только родственные связи, но и географическое происхождение и, что особенно важно в данном случае, относительный эволюционный возраст таксонов. Данные табл. 4 показывают существенное возрастание удельной электропроводимости в ряду деревья — кустарники — травы. Повышенные значения проводимости у трав свидетельствуют в пользу их филогенетической молодости по сравнению с деревьями и кустарниками. Следовательно, большинство исследованных видов древесных форм относится к древнейшим типам, большинство видов кустарниковых — к промежуточным и большинство видов травянистых форм относится к новейшим типам филогенетической системы Н.И. Кузнецова. При этом средние значения удельной электропроводимости исследованных жизненных форм отражают это распределение: чем больше примитивных древнейших видов объединяет жизненная форма, тем ниже среднее значение электропроводимости, и наоборот.

Мы сопоставили значения электропроводимости с развитостью проводящей системы цветковых растений, которая представлена, как известно, сосудами с различным типом перфорации, в зависимости от уровня филогенетической подвинутости таксона. Тип перфорации членков сосудов цветковых растений А.Л. Тахтаджян [10] относит к категории ведущих признаков, на основании которых можно делать филогенетические выводы. Так,

ТАБЛИЦА 4. Удельная электропроводимость водных вытяжек из листьев растений различных жизненных форм и относительный филогенетический возраст

| Жизненная форма | Удельная электрическая проводимость, мкСм/см | Древнейшие виды, шт. | Промежуточные виды, шт. | Новейшие виды, шт. |
|-----------------|--|----------------------|-------------------------|--------------------|
| Деревья | 550 ± 31 | 91 | 46 | 5 |
| Кустарники | 660 ± 30 | 61 | 157 | 53 |
| Травы | 1030 ± 27 | 4 | 59 | 108 |

ТАБЛИЦА 5. Удельная электропроводимость и тип перфорации проводящей системы некоторых покрытосеменных

| Семейство | Удельная электропроводимость, мкСм/см | Тип перфорации | Количество исследованных видов, шт. |
|----------------|---------------------------------------|----------------|-------------------------------------|
| Hamamelidaceae | 405 ± 91 | Лестничная | 2 |
| Ulmaceae | 868 ± 51 | Простая | 11 |
| Paeoniaceae | 370 ± 9 | Лестничная | 1 |
| Salicaceae | 786 ± 26 | Простая | 24 |

лестничная перфорация является признаком примитивности, а простая — подвинутости, прогрессивности. Разумеется, на основании одного, даже ведущего признака, морфологического или биохимического, невозможно построить филогенетическую систему. Однако, чем больше число признаков в распоряжении исследователя, тем достовернее выводы и схемные построения.

В табл. 5 приведены усредненные данные удельной электропроводимости 4 семейств, 2 из которых — Paeoniaceae и Salicaceae, — относясь к одной филогенетической ветви (по Тахтаджяну [11]), различаются как уровнем эволюционной подвинутости, так и типом перфорации членков сосудов: все представители Paeoniaceae имеют только лестничную перфорацию, а представители Salicaceae — исключительно простую. Аналогичным образом подобрана и другая пара, относящаяся к иной филогенетической ветви: представители Hamamelidaceae имеют только лестничную, а Ulmaceae — исключительно простую перфорацию членков сосудов. Сопоставление приведенных в табл. 5 значений удельной электропроводимости с типом перфорации 4 семейств показывает, что и у покрытосеменных этот показатель отражает степень совершенства проводящей системы, а следовательно, и эволюционной подвинутости.



Располагая достаточно богатой базой данных удельной электропроводимости большого количества видов, мы имели возможность вписать эти данные в схему филогенетических отношений порядков цветковых растений А.Л. Тахтаджяна [11], с тем чтобы проследить связь между электропроводимостью и уровнем эволюционного развития исследованных нами таксонов (рисунок). Схема по вертикали разделена на три равных зоны, отражающих уровень эволюционной подвинутости порядков. С правой стороны схемы эти зоны обозначены I, II, III. Все исследованные виды растений по значениям удельной электропроводимости подразделены на две группы: до 800 и свыше 800 мкСм/см. С правой стороны схемы приведена диаграмма, показывающая распределение числа исследованных видов по зонам филогенетической схемы в зависимости от значения удельной электропроводимости. На схеме в прямоугольных рамках заключены названия исследованных нами порядков.

Как следует из приведенной схемы, наибольшее количество видов (214) с величиной удельной электропроводимости до 800 мкСм/см сосредоточено в I зоне, соответствующей самым примитивным порядкам; наименьшее (56) — в III зоне, где находятся наиболее эволюционно подвинутые порядки. Противоположная тенденция количественного распределения видов наблюдается у растений с удельной электропроводимостью более 800 мкСм/см. У этой группы наибольшее количество видов (114) попадает в наиболее эволюционно подвинутую III зону, а наименьшее (45) — в "примитивную" I зону.

Таким образом, характер распределения исследованных порядков по удельной электропроводимости в схеме филогенетических отношений по А.Л. Тахтаджяну подтверждает связь между удельной электропроводимостью водных вытяжек из листьев и уровнем эволюционной подвинутости цветковых растений.

В этой работе мы стремились показать, в какой мере результаты наших сравнительных исследований с использованием показателя ионной насыщенности листьев растений соответствуют тем филогенетическим выводам и критериям эволюционной примитивности и подвинутости, которые лежат в основе со-

временных системных построений эволюционного развития растительного мира. Из множества этих критериев и выводов мы отобрали наиболее бесспорные, к которым следует отнести такие: прогрессивность покрытосеменных по сравнению с голосеменными; прогрессивность и более высокая эволюционная пластичность трав по сравнению с древесными формами; совершенство сосудистой проводящей системы и примитивность трахеид; преимущество простой перфорации члеников сосудов перед лестничной. Результаты наших исследований полностью согласуются с этими выводами и критериями. Это дает основания отнести показатель ионной насыщенности листьев растений к одному из ведущих физиолого-биохимических признаков, пригодному для использования в филогенетических исследованиях.

1. *Благовещенский А.В.* О белковых комплексах семян некоторых древнейших групп цветковых растений // Проблемы филогении растений: В 15 т. — М.: Наука, 1965. — Т. 13. — С. 7—13.
2. *Благовещенский А.В., Александрова Е.Г.* Проблемы интродукции и биохимическая филогения // Успехи интродукции растений. — М.: Наука, 1973. — С. 232—242.
3. *Ильин В.Б.* Элементный химический состав растений. — Новосибирск: Наука, 1985. — 129 с.
4. *Кохно Н.А.* Клены Украины. — Киев: Наук. думка, 1982. — 184 с.
5. *Криштофович А.Н.* Избранные труды: В 2 т. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — Т. 1. — 512 с.
6. *Мезозойские голосеменные растения СССР.* — М.: Наука, 1980. — 232 с.
7. *Недолужко В.А.* Древесные растения: проблемы эволюции жизненных форм. — Владивосток: Дальнаука, 1997. — 120 с.
8. *Тахтаджян А.Л.* Высшие растения: В 2 т. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — Т. 1. — 488 с.
9. *Тахтаджян А.Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. — 236 с.
10. *Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. — М.; Л.: Наука, 1966. — 612 с.
11. *Тахтаджян А.Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. — Л.: Наука, 1970. — 147 с.
12. *Федорова А.И., Казарян В.О., Давтян В.А.* Методики получения пасоки и сока трахеид у древесных растений // Исследование обмена веществ древесных растений. — Новосибирск: Наука, 1985. — С. 117—118.
13. *Шарапов Н.И.* Масличные растения и маслообразовательный процесс. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — 444 с.

Поступила 07.11.2000



**СУМАРНИЙ ВМІСТ ІОНІВ
В ЛИСТКАХ РОСЛИН РІЗНОГО
ЕВОЛЮЦІЙНОГО РІВНЯ**

В.А. Медведєв, О.О. Ільєнко

Тростянецький дендрологічний парк НАН України,
Україна, с. Тростянець Ічнянського р-ну Чернігівської обл.

Розглянуто можливість використання показника електро-
провідності, який відображає сумарний зміст іонів у вод-
них витяжках із листків, для оцінки рівня еволюційного
розвитку рослин. Досліджено 692 види, що належать до
254 родів 93 родин. Виявлено закономірне зростання
питомої електричної провідності залежно від ступеня ево-
люційної посунутості в рядах: голонасінні → покрито-
насінні; дерева → кущі → трави.

**THE TOTAL CONTENT OF IONS
IN LEAVES OF THE PLANTS OF DIFFERENT
EVOLUTION LEVEL**

V.A. Medvedev, A.A. Ilyenko

State Dendrological Park *Trostyanyets*,
National Academy Sciences of Ukraine,
Ukraine, Trostyanyets

A possibility of use the electric conductivity value, reflecting
the total content of ions in water extracts from the leaf, to
estimate the level of evolutionary development of plants has
been studied. The authors has investigated 692 species
belonging to 254 genus and 93 families. The natural increase
of electric conductivity value in lines is revealed: gymno-
spermous — angiospermous; trees — bushes — herbs.