

**Б.Г. Агеев, Т.П. Астафурова, Ю.Н. Пономарев, В.А. Сапожникова**

## **КИНЕТИКА ВЫДЕЛЕНИЯ CO<sub>2</sub> ЗЕМНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ ПРИ СТРЕССОВЫХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ**

Реакция растений на стрессовые воздействия характеризуется активизацией процессов дыхания и увеличением выделения углекислого газа.

Обсуждаются результаты цикла исследований кинетики выделения углекислого газа культурными травянистыми растениями и листовым аппаратом различных древесных пород при воздействии повышенных концентраций этилена и окиси углерода, а также при пониженных давлениях воздуха (гипобарии). Измерения кинетики выделения CO<sub>2</sub> проведены на оптико-акустическом спектрометре с перестраиваемым по частоте непрерывным CO<sub>2</sub>-лазером. Эти результаты, дополненные данными биохимического тестирования, позволяют выявить структурно-функциональные изменения в опытных растениях при стрессовых воздействиях.

Активизация процессов дыхания, сопровождающаяся возрастанием объема углекислого газа, выделяемого растительными организмами в экстремальных условиях существования, характеризует реакцию растений на воздействие окружающей среды [1]. Анализ кинетики газообмена растений дает возможность исследования процессов онтогенеза, позволяет оценивать устойчивость конкретного вида растений к внешним факторам: засухе, заморозкам, засоленности почвы [2], загрязнению атмосферы газами или аэрозолями промышленного происхождения [3, 4].

Газоустойчивость растений обычно находится в обратной зависимости от интенсивности газообмена и скорости поглощения газовых примесей и в прямой – от уровня концентрации загрязняющих веществ в тканях листового аппарата [5].

Кинетика газообмена растений отражает характер естественных или антропогенных стрессовых воздействий, которые являются видоспецифичными. Из большого многообразия типов естественных и антропогенных стрессовых воздействий, перечисленных ниже, мы рассмотрим действие повышенных концентраций ряда загрязняющих газов и пониженного атмосферного давления (гипобарии) на кинетику выделения CO<sub>2</sub> в процессе темного дыхания растений. Увеличение выделения CO<sub>2</sub> может влиять на развитие парникового эффекта.

При изучении газообмена растений, как правило, используются ИК-газоанализаторы с тепловыми широкополосными излучателями, предназначенные для измерения концентрации одного конкретного газа [2]. Эти газоанализаторы выпускаются обычно для промышленных целей, и созданные на их основе газометрические установки не позволяют одновременно регистрировать другие газовые составляющие воздуха, которые также могут выделяться растениями в процессе газообмена, например этилен (C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>), участвующий в гормональном балансе, или аммиак (NH<sub>3</sub>), характеризующий белковый обмен. Контроль этих, а также ряда других летучих веществ (метаболитов) проводится в основном методами биохимического тестирования [7].

В последнее время в зарубежной литературе появились публикации по применению метода лазерной оптико-акустической спектроскопии для изучения фотосинтеза [8] и регистрации этилена, выделяемого растениями [4, 9].

Техника лазерной оптико-акустической спектроскопии, развиваемая в Институте оптики атмосферы СО РАН в течение 25 лет, позволяет исследовать кинетику газообмена растений, в том числе одновременные измерения концентраций CO<sub>2</sub>, C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>, NH<sub>3</sub>, H<sub>2</sub>O, O<sub>3</sub> с высокой чувствительностью в реальном масштабе времени при вариациях параметров атмосферы и дозированных воздействиях на растения загрязняющих газов и аэрозолей [10–12].

В настоящей статье приведены результаты цикла исследований кинетики выделения CO<sub>2</sub> культурными травянистыми растениями и листовым аппаратом различных древесных пород при действии повышенных концентраций C<sub>2</sub>H<sub>4</sub> и CO, а также при гипобарии, соответствующей атмосферному давлению на разных высотах, полученные с помощью оптико-акустического спектрометра с перестраиваемым по частоте CO<sub>2</sub>-лазером. Эти результаты, до-

полненные данными биохимического тестирования, позволяют выявить структурно-функциональные изменения в клетках, тканях и органах растений при стрессовых воздействиях.

### *Типы естественных и антропогенных стрессовых воздействий*

Климатические (естественные) стрессовые воздействия:

- 1) перегрев и охлаждение,
- 2) гипобария (пониженное атмосферное давление в горных районах),
- 3) увеличение интенсивности потоков солнечной УФ-радиации,
- 4) засуха.

Антропогенные стрессовые воздействия:

- 1) загрязняющие атмосферу газы,
- 2) увеличение концентрации атмосферного озона,
- 3) фотохимический смог и промышленные аэрозоли,
- 4) увеличение общего содержания  $\text{CO}_2$  и глобальное изменение климата.

Более полная классификация стрессовых воздействий сформулирована в [6].

### **Экспериментальная техника и методика измерений**

Метод лазерного оптико-акустического газоанализа основывается на использовании оптико-акустического (ОА) эффекта – генерации акустических волн в веществе, поглощающем лазерное излучение. При прохождении модулированного лазерного излучения через ОА ячейку, содержащую исследуемую газовую смесь, происходит возбуждение поглощающих это излучение молекул с дальнейшей их релаксацией – излучательной или безызлучательной. Безызлучательная релаксация приводит к нагреванию газа, которое инициирует волну давления в замкнутом объеме ОА-ячейки. Импульс давления регистрируется чувствительным микрофоном, а электрический сигнал микрофона анализируется с помощью стандартной техники измерения импульсных или периодических электрических сигналов [10].

В общем случае амплитуда измеряемого сигнала (ОА-сигнала) описывается выражением

$$U(\lambda_i) = \left( \sum_{j=1}^m k_{ij} x_j + \beta(\lambda_i) \right) \alpha P(\lambda_i), \quad i = 1, \dots, n, \quad (1)$$

где  $\lambda_i$  – длина волны излучения лазера;  $P(\lambda_i)$  – мощность излучения на той же длине волны;  $\alpha$  – чувствительность ОА-газоанализатора;  $k_{ij}$  – коэффициент поглощения  $j$ -го газа на длине волны  $\lambda_i$ ;  $x_j$  – его концентрация;  $\beta(\lambda_i)$  – величина фонового поглощения, которое, как правило, определяется поглощением лазерного излучения окнами ОА-ячейки [10].

Значение  $\alpha$  определяется при калибровке газоанализатора. Процедура калибровки состоит в измерении величины ОА-сигнала для эталонной газовой смеси, содержащей известную концентрацию поглощающих молекул с известным коэффициентом поглощения (см., например, [15]).

Искомые концентрации компонентов исследуемой газовой смеси находятся в результате решения обратной задачи – определения величин  $x_j$  по измеренным значениям величин  $U(\lambda_i)$ . При решении применяется метод наименьших квадратов, вектор искомых концентраций  $X$  определяется [13] как

$$X = (K^T W K)^{-1} K^T W U, \quad (2)$$

где  $K$  – матрица коэффициентов поглощения исследуемых газов;  $W$  – матрица весовых множителей, которая рассчитывается по нескольким реализациям процедуры измерений. Точность восстановления искомых концентраций определяется точностью задания матрицы  $K$  и величиной случайной погрешности измерений [13, 15]. Как следует из (1), при перекрытии спектров поглощения газов, составляющих анализируемую смесь, каждый из этих газов будет давать вклад в амплитуду ОА-сигнала. Это налагает определенные ограничения на возможности анализа многокомпонентных смесей. Для повышения точности анализа таких смесей применяется ряд дополнительных мер (например, химическая очистка смеси от одной или нескольких составляющих), а также дополнительные математические процедуры обработки данных ОА-измерений [14].

Для анализа составляющих газообменного цикла растений, таких как  $\text{CO}_2$ ,  $\text{C}_2\text{H}_4$ ,  $\text{NH}_3$ , целесообразно использовать в ОА-газоанализаторе  $\text{CO}_2$ -лазер, так как все упомянутые газы име-

ют в области частот, генерируемых CO<sub>2</sub>-лазером, сильные колебательно-вращательные линии поглощения. Кроме того, CO<sub>2</sub>-лазеры характеризуются большой мощностью излучения в непрерывном режиме, что обеспечивает согласно (1) высокую чувствительность газоанализатора, так как амплитуда детектируемого ОА-сигнала пропорциональна мощности лазерного излучения.

Таблица 1

Значения концентраций ряда газов, определяемых на ОА-спектрометре с CO<sub>2</sub>-лазером

Газ	С <sub>мин.</sub> , ppb		С <sub>пдк.</sub> , ppb
	N <sub>2</sub> + газ	Воздух + газ	
CO <sub>2</sub>	7400	–	5·10 <sup>6</sup>
C <sub>2</sub> H <sub>4</sub>	0,3 – 3	5	4,3·10 <sup>4</sup>
NH <sub>3</sub>	0,4 – 4	1 – 3	2,9·10 <sup>4</sup>

В табл. 1 приведены значения минимально детектируемых с помощью ОА-газоанализатора концентраций интересующих нас газов (по данным обзора [15]). В последнюю колонку таблицы включены значения предельно допустимых концентраций этих же газов для промышленной зоны [16].

Для регистрации кинетики CO<sub>2</sub>, выделяемого исследуемыми растениями, мы использовали ОА-газоанализатор с дискретно перестраиваемым по частоте CO<sub>2</sub>-лазером непрерывного действия [11]. Схема газоанализатора приведена на рис. 1. В газоанализаторе использовался серийный CO<sub>2</sub>-лазер ИЛГН-705. Для перестройки длины волны излучения выходное зеркало лазера заменялось оптическим узлом, состоящим из дифракционной решетки (100 штр./мм) и плоского зеркала с коэффициентом отражения 100%. Зеркало устанавливалось так, чтобы отраженное от него (в первом порядке) излучение попадало на решетку и на заднее сферическое зеркало со 100%-м отражением, которое составляет одно целое с газоразрядной трубкой лазера. Выход излучения осуществлялся через нулевой дифракционный порядок. Длина волны излучения перестраивалась с линии на линию при повороте плоского зеркала в горизонтальной плоскости.

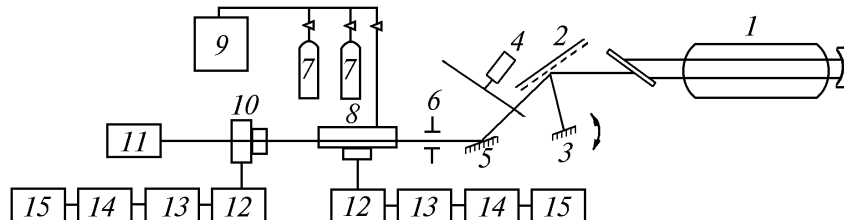


Рис. 1. Схема установки. 1 – газоразрядная трубка; 2 – дифракционная решетка; 3 – зеркало резонатора; 4 – модулятор; 5 – отводящее зеркало; 6 – диафрагма; 7 – экспозиционные камеры; 8 – оптико-акустическая ячейка; 9 – вакуумный пост; 10 – измеритель мощности излучения; 11 – анализатор спектра излучения; 12 – предусилитель; 13 – селективный усилитель; 14 – синхронный детектор; 15 – самописец

Конструкция резонатора позволяла получать генерацию на линиях 1P(10)-1P(32) и 1R(12)-1R(22). Идентификация линий генерации лазера производилась панорамным анализатором спектра, шкала которого проградуирована в абсолютных значениях длин волн. Промодулированное по амплитуде излучение лазера направлялось в ОА-ячейку через диафрагму диаметром 3 мм. ОА-ячейка имела длину 100 мм и диаметр 10 мм. Окна ячейки изготовлены из BaF<sub>2</sub>. Пульсации давления в ОА-ячейке измерялись плоским конденсаторным микрофоном, который вмонтирован в боковую стенку. Электрический сигнал с микрофона усиливался предусилителем и подавался на вход системы регистрации, включающей селективный усилитель, синхронный детектор и самописец. Опорный сигнал с модулятора подавался на вход синхронного детектора. За измерительной ОА-ячейкой с исследуемым газом располагался неселективный ОА-детектор для измерения уровня мощности лазерного излучения. Контрольные и опытные группы растений помещались в идентичные экспозиционные камеры, внутренние объемы которых соединялись с вакуумной системой, баллоном-смесителем и измерительной ОА-ячейкой.

При выполнении измерений пробы воздуха из экспозиционных камер последовательно запускались в предварительно вакуумизированную измерительную ОА-ячейку. В результате измерений величин  $U$  и  $P$  определялось их отношение

$$A = U/P = \alpha k. \quad (3)$$

Чувствительность ОА-ячейки  $\alpha$  является функцией общего давления газа в ячейке. Нами было установлено, что максимальное значение  $\alpha$  достигается при общем давлении газа 60 Торр. Именно при этом давлении анализировались пробы воздуха, взятые из экспозиционных камер. Для диагностики кинетики выделения  $\text{CO}_2$  и  $\text{C}_2\text{H}_4$  в процессе газообмена значения величины  $A$  определялись на двух длинах волн генерации лазера:  $\lambda_1 = 10,591$  ( $P(20)$ ) и  $\lambda_2 = 10,532$  мкм ( $P(14)$ ). Выбор этих длин волн обусловлен тем, что основной вклад в ОА-сигнал на длине волны  $\lambda_1$  дает поглощение выделяемым  $\text{CO}_2$ , тогда как на второй длине волны – поглощение  $\text{C}_2\text{H}_4$ . Дополнительная проверка того, что вклад в поглощение на длине волны  $\lambda_1$  дает именно  $\text{CO}_2$ , проводилась путем устранения  $\text{CO}_2$  из анализируемой пробы с помощью химического поглотителя  $\text{CO}_2$ -аскарита.

### **Объекты исследований, их подготовка, методика биохимического тестирования**

В качестве объектов исследований использовались 8-суточные проростки гороха, пшеницы, ячменя, а также 14-суточные проростки сосны и кукурузы. Образцы выращивались в почвенной культуре при 12-часовом фотопериоде освещения люминесцентными лампами ЛДЦ (40 Вт/м<sup>2</sup>). В отдельной серии экспериментов измеряли выделение  $\text{CO}_2$  хвоей четырехлетних саженцев кедра, лиственницы и сосны, а также листьями взрослых деревьев березы и осины.

Функционирование и направленность дыхательного метаболизма определяли по активности ключевых ферментов и содержанию продуктов обмена в листьях растений второго и третьего яруса сразу же после завершения эксперимента в экспозиционной камере или после соответствующей фиксации растительного материала. Активность ферментов: алкогольдегидрогеназы (АДГ-к.ф.1.1.1.1.), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (ГФДГ-к.ф.1.1.1.49.), изоцитратдегидрогеназы (ИДГ-к.ф.1.1.1.41.), фосфоенолпируваткарбоксилазы (ФЕПК-к.ф.4.1.1.31.) измеряли спектрофотометрическим методом в гомогенате по методикам, описанным в [17, 18] и модифицированным с учетом особенностей объекта. Содержание малата, пирувата и лактата определяли энзиматическим способом после фиксации листьев хлорной кислотой [19], а крахмала – сульфосалицилловым методом [20]. Для анализов использовали реактивы фирмы «Reanal» (Венгрия) и минеральные соли отечественного производства стандарта «х.ч.». Опыты проводились 3 раза в 2 биологических повторностях. Данные по газообмену на рисунках представлены в относительных единицах, результаты биохимических анализов приведены в таблицах в виде среднеарифметических величин и их стандартных ошибок, рассчитанных по объединенным данным всех опытов.

### **Результаты и обсуждение**

#### *Кинетика выделения $\text{CO}_2$ при гипобарии*

Реакция растений на стрессовые воздействия зависит от вида, возраста и индивидуальных особенностей объектов. Проведенные нами исследования выделения  $\text{CO}_2$  различными группами растений в условиях гипобарии также подчеркнули их явную видоспецифичность [12].

Полученные результаты показывают, что при понижении атмосферного давления (нарастающей гипобарии) поглощение излучения  $\text{CO}_2$ -лазера в пробе воздуха, взятой из экспозиционной камеры с пониженным давлением, для всех типов испытываемых растений превышало поглощение в пробе из контрольной камеры, в которой поддерживалось стандартное атмосферное давление. Это свидетельствует об увеличении выделения  $\text{CO}_2$  в процессе газообмена растений с окружающей воздушной средой (выделение с поверхности растений и выход внутриклеточных газов).

На рис. 2 представлены графики изменения амплитуды ОА-сигналов со временем для проростков гороха при давлениях 8 и 54 кПа. Пунктирные линии соответствуют уровню ОА-сигнала в контрольной камере при атмосферном давлении. Величина измеряемых сигналов нормирована на 1 г сырой массы. При высокой гипобарии ( $P = 8$  кПа) на графике выделения  $\text{CO}_2$  четко просле-

живаются два максимума, при умеренной гипобарии (54 кПа) получается более плавная кривая. Максимум выделения  $\text{CO}_2$  достигается спустя сутки после начала воздействия гипобарии, а затем уровень концентрации  $\text{CO}_2$  начинает снижаться. Первый максимум на графике, на наш взгляд, обусловлен увеличением скорости диффузии  $\text{CO}_2$  из межклеточного объема [17, 18]. Второй максимум можно объяснить усилением внутриклеточных процессов образования  $\text{CO}_2$  за счет активации реакций декарбоксилирования эндогенных субстратов в условиях гипобарии [19].

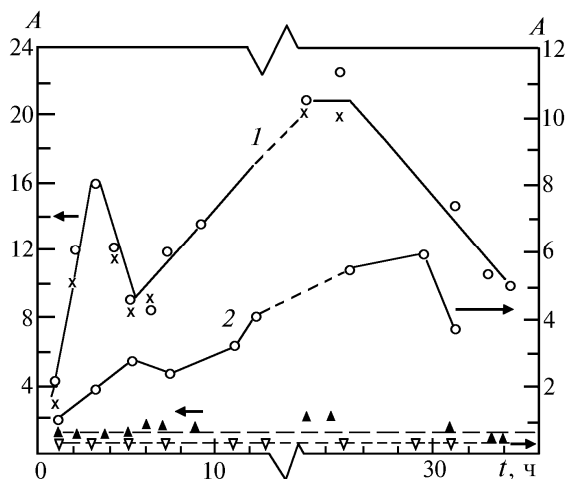


Рис. 2. Зависимость опико-акустического сигнала от времени для проростков гороха при давлениях 8 (1) и 54 кПа (2) (▲, ▼ контрольные растения при  $P=101$  кПа). - - - ночное время, когда измерения не проводились.  $\circ - \lambda_1(P(20))$ ,  $\times - \lambda_2(P(14))$

Для анализа кинетики процессов дыхания и идентификации  $\text{CO}_2$  и  $\text{C}_2\text{H}_4$ , участвующих в газообмене, мы измеряли изменение ОА-сигнала (величины  $A$ ) на двух длинах волн, значения которых приведены выше. Отношение  $A(\lambda_1):A(\lambda_2)$  в течение всего времени измерений оставалось постоянной величиной, равной 1,2 в пределах погрешности измерений. Это указывает на то, что в фазе темнового дыхания при гипобарии растения преимущественно выделяют  $\text{CO}_2$ , экранируя выделение сопутствующих газов в условиях возникающей анаэробной среды [7, 24]. Эффект, обнаруженный на проростках гороха, характерен для растений и других систематических групп.

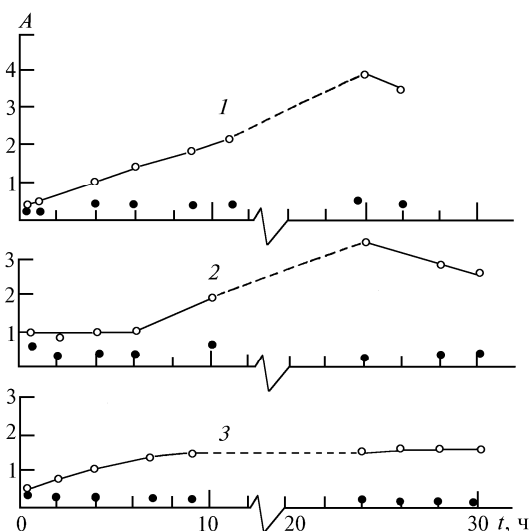


Рис. 3. Зависимость опико-акустического сигнала от времени для проростков пшеницы (1), ячменя (2) и кукурузы (3),  $\bullet - P=101$  кПа (контрольные растения),  $\circ - 54$  кПа. Пунктирная линия – ночное время, когда измерения не проводились

На рис. 3 показаны результаты измерений кинетики выделения  $\text{CO}_2$  в условиях разреженной атмосферы пшеницей, ячменем и кукурузой. Анализ этих результатов показывает, что выделение углекислого газа усиливалось в зависимости от времени воздействия пониженного (54 кПа) давления. В отличие от проростков гороха у этих видов изменение концентрации  $\text{CO}_2$  со временем происходит иначе. Для них характерен только один максимум. Однотипный физиологический отклик этих образцов, вероятно, обусловлен их близкой систематической принадлежностью. Однако следует обратить внимание на то, что у кукурузы первоначальное выделение  $\text{CO}_2$  проростками быстрее достигает уровня насыщения, что может быть связано со структурно-функциональными особенностями  $\text{C}_4$ -типов растений.

Для рассмотренных выше травянистых растений гипобария является фактором стресса. Для многих древесных пород растений пониженное давление является естественным фактором, например в условиях высокогорья. Поэтому для высокогорных лесов, по сравнению с равнинными, можно ожидать значительных отличий в физиологических процессах, идущих с выделением  $\text{CO}_2$ . Количественные результаты по кинетике выделения  $\text{CO}_2$  лесными массивами высокогорья интересны для оценки возможного влияния этого процесса на атмосферный баланс  $\text{CO}_2$ . Кроме того, кинетика выделения  $\text{CO}_2$ , как некоторая интегральная характеристика газообмена растений, может быть использована для изучения физиологии древесных растений в условиях высокогорья, а также механизмов их устойчивости и адаптации.

Приведем некоторые результаты измерений кинетики выделения  $\text{CO}_2$  листовым аппаратом деревьев, взятые из [25]. На рис. 4 показаны графики интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  со временем.  $B$  – отношение концентрации  $\text{CO}_2$  в экспозиционной камере с пониженным давлением к концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосферном воздухе при давлении 101 кПа. Величина  $B$  нормирована на единицу сырой массы.

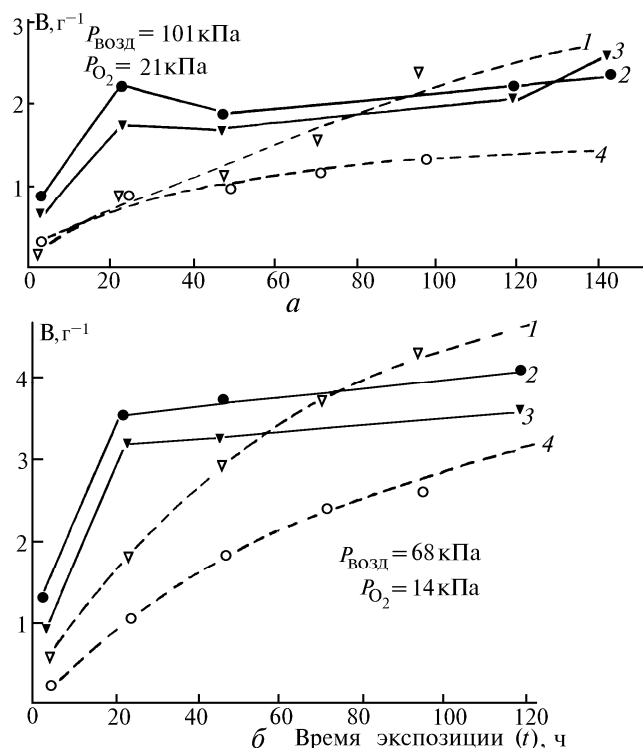


Рис. 4. Интенсивность выделения  $\text{CO}_2$  листовым аппаратом деревьев: 1 – лиственница, 2 – осина, 3 – береза, 4 – кедр

Измерения интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  листовым аппаратом исследуемых древесных пород при нормальном атмосферном давлении 101 кПа также продемонстрировали их видоспецифичность. В течение первых суток более интенсивное выделение  $\text{CO}_2$  отмечено у лиственных пород: осины и березы. После первых суток наблюдаются незначительное снижение концентрации выделяемого  $\text{CO}_2$  и последующая стабилизация, в то время как у хвойных (кедр, лиственница) происходит монотонное нарастание выделения  $\text{CO}_2$  в течение всего периода измерений.

При пониженном давлении относительная величина выделения  $\text{CO}_2$  у лиственницы выше, чем у кедра, начиная с первых часов и до конца эксперимента. У лиственных пород скорость выделения  $\text{CO}_2$  на начальном этапе увеличивается, а затем процесс переходит в стационарную фазу. У хвойных пород выделение  $\text{CO}_2$  нарастает монотонно, переходя в режим насыщения.

Увеличение выделения  $\text{CO}_2$  древесными породами, наряду со снижением транспирации и фотосинтеза, а также ряда других физиолого-биохимических показателей в стрессовых условиях расценивается как проявление защитных реакций, обеспечивающих большую устойчивость к данному типу воздействия. Полученные результаты демонстрируют меньшую чувствительность кедра к разреженной атмосфере, что объясняет более широкое распространение кедра в высокогорных районах.

Совместно с исследованиями выделения  $\text{CO}_2$  различными видами растений при гипобарии было проведено изучение отдельных реакций дыхательного метаболизма. Темновое дыхание листьев гороха при пониженном давлении сопровождается изменением активности ключевых ферментов и содержания продуктов обмена. Заметная активация алкогольдегидрогеназы – фермента, восстанавливающего ацетальдегид в этанол на терминальном участке анаэробного дыхания, наблюдалась уже при слабом разрежении воздуха. При нарастающей гипобарии энзиматическая активность пропорционально возрастала (табл. 2). Известно, что функционирование алкогольдегидрогеназы обычно коррелирует с гликолитическими реакциями в тканях растений. Анализ содержания дыхательных субстратов в листьях гороха показал, что при гипобарии ( $P = 54$  кПа) наблюдается снижение содержания пирувата и малата при некотором повышении концентрации молочной кислоты (табл. 3).

Таблица 2

Активность алкогольдегидрогеназы в листьях гороха при нарастающей гипобарии. Экспозиция 24 ч

Условия	Давление воздуха, кПа	Алкогольдегидрогеназа	
		мк моль NADH мг <sup>-1</sup> протеин мин <sup>-1</sup>	%
Контроль	101	1,53 ± 0,09	100
Гипобария	54	2,76 ± 0,14	181
	29	4,98 ± 0,18	326
	8	14,29 ± 0,41	932

Таблица 3

Активность продуктов обмена в листьях гороха при гипобарии

Условия	Давление воздуха, кПа	Пируват	Малат	Лактат
		мк моль·г <sup>-1</sup> сырой массы		
Контроль	101	2,08 ± 0,24	0,90 ± 0,01	1,83 ± 0,16
Гипобария	54	1,08 ± 0,04	0,49 ± 0,01	2,34 ± 0,16
	29	3,47 ± 0,12	1,47 ± 0,12	2,58 ± 0,21
	8	4,55 ± 0,13	2,64 ± 0,11	1,04 ± 0,12

При давлении 29 кПа содержание всех перечисленных выше метаболитов увеличивается. В сильно разреженном воздухе ( $P = 8$  кПа) происходит значительное увеличение содержания пирувата и малата и уменьшение лактата.

Изучение влияния продолжительности воздействия пониженного давления показало, что относительная активность алкогольдегидрогеназы при сильной гипобарии увеличивается уже после 6-часовой экспозиции и значительно возрастает после суточного воздействия (рис. 5). Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа и фосфоенолпируваткарбоксилаза также активизируются после 6-часовой экспозиции в условиях гипобарии, но затем наблюдается ингибирование этих ферментов. Уменьшение активности изоцитратдегидрогеназы, отмеченное в первые часы воздействия, сохраняется в течение суток. Подобные изменения обнаружены и в содержании крахмала. Что касается других продуктов обмена – растворимого белка, пирувата и малата, то количество их возрастает как при 6-часовой, так и при суточной экспозиции [24].

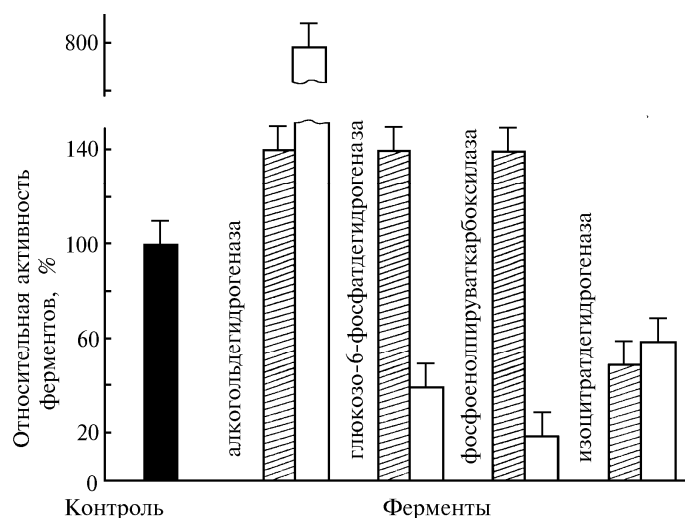


Рис. 5. Относительная активность ферментов в листьях гороха при  $P = 8,3$  кПа. Время экспозиции  $\square$  – 6 ч,  $\square$  – 24 ч

Действие гипобарии может вызывать структурные изменения опытных растений. Так, при двухсуточной гипобарии в отсутствие света опытные растения увеличивают площадь листьев и длину стеблей по сравнению с контрольными. Количественные данные иллюстрируются табл. 4.

Таблица 4

**Влияние гипобарической гипоксии на площадь листьев и длину стебля проростков гороха в темноте  $P \approx 54$  кПа,  $P_{O_2} \approx 11$  кПа. Время экспозиции 48 ч**

Варианты	Площадь листьев, см <sup>2</sup>	%	Длина стебля, см	%
Исходные	18,0 ± 1,2	100	13,4 ± 0,9	100
Контроль	23,4 ± 1,2	130	14,5 ± 1,3	108
Опыт	27,6 ± 1,8	153	16,6 ± 1,2	123

Таблица 5

**Влияние гипобарической гипоксии на объем клеток в тканях листа гороха в темноте  $P \approx 8$  кПа,  $P_{O_2} \approx 2$  кПа. Время экспозиции 20 ч**

Варианты	Палисадная паренхима	Губчатая паренхима
	Объем клеток, мкм <sup>3</sup> ·10 <sup>3</sup>	
Контроль	27,4 ± 2,3	17,8 ± 1,5
Опыт	45,1 ± 3,9	31 ± 3,0

Наряду с этими изменениями происходит увеличение объема клеток тканей листа (табл. 5). Ранее было показано, что гипертрофия клеток сопровождается увеличением размеров устьичных щелей эпидермиса листа. Именно эти изменения способствуют активизации выделения  $CO_2$  при гипобарии.

*Кинетика выделения  $CO_2$  при загрязнениях воздуха*

Одним из газов, представляющих большой интерес для экологии растений, является этилен – единственный газообразный гормон, регулирующий физиологические процессы у растений на всех стадиях развития. Кроме того, этилен является одним из углеводородных соединений, загрязняющих атмосферу в результате деятельности химических и нефтеперерабатывающих предприятий [16]. Мы провели измерения воздействия повышенной концентрации этилена в воздухе на кинетику выделения  $CO_2$  проростками гороха. Проростки выдерживались в течение определенного времени в воздухе с заданной концентрацией этилена (48 ч), затем переносились в экспозиционную камеру, заполненную чистым воздухом при стандартных давлении и температуре. После этого регистрировалось выделение  $CO_2$  опытными растениями в сравнении с



контрольными образцами, которые не подвергались воздействию повышенной дозы этилена. Результаты измерений иллюстрируются рис. 6, из которого следует, что воздействие этилена на опытные растения приводит к увеличению выделения  $\text{CO}_2$  в два раза. Имеющиеся литературные данные [26] подтверждают активизацию дыхания растений при воздействии экзогенного этилена.

Мы также рассмотрели влияние другого важного загрязнителя атмосферного воздуха  $\text{CO}$  на дыхание растений. В качестве объекта испытаний были взяты проростки ячменя при времени воздействия 66 ч. Результаты измерения кинетики выделения  $\text{CO}_2$  контрольными и опытными образцами показаны на рис. 7.

В эксперименте не обнаружено заметных изменений в выделении  $\text{CO}_2$  при умеренных концентрациях  $\text{CO}$ . Группа растений, которая выдерживалась в воздухе с максимально реализованной в данном эксперименте концентрацией  $\text{CO}$  3640 ppm даже несколько снизила выделение  $\text{CO}_2$ . Эти результаты свидетельствуют об избирательности физиологического отклика растений на тип загрязняющего вещества. Наличие подобной селективности может быть использовано для отбора наиболее устойчивых видов растений в экологически неблагоприятных районах. Отметим также, что реакция растений на присутствие в воздухе  $\text{CO}$  появляется при его достаточно высокой концентрации, значительно превосходящей уровень ПДК для промышленной зоны, равный 17 ppm.

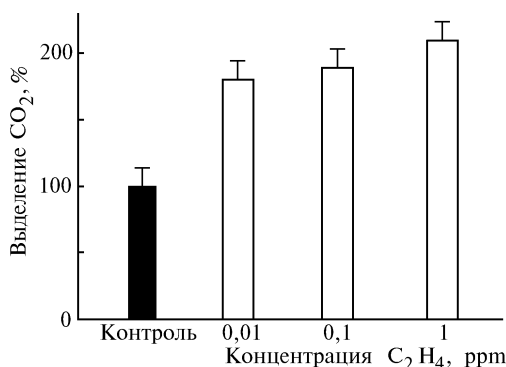


Рис. 6. Влияние экзогенного этилена на выделение  $\text{CO}_2$  проростками гороха

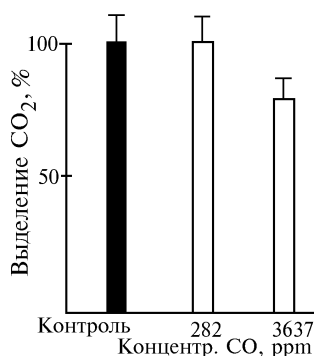


Рис. 7. Влияние окиси углерода на выделение  $\text{CO}_2$  проростками ячменя

Авторы признательны академику В.Е. Зуеву за внимание к работе и поддержку. Авторы также благодарят Т.А. Зайцеву, А.П. Зотикову, Н.А. Воробьеву за участие в отдельных этапах работы, а О.Ю. Никифорову за помощь в оформлении статьи.

1. Фотосинтез и биопродуктивность (Методы определения) /Под ред. А.Т. Мокроносова и А.Т. Ковалева. М.: Агропромиздат, 1989. 460 с.
2. Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений / Под ред. А.А.Ничипоровича. М.: Наука. 1990. 140 с.
3. Молдау Х. // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 4. С. 532–538.
4. De Vries H.S.M., Martis A.A.E., Reuss J., Parker D.H., Peruzzelli L., and Harren F.J.M. 9th International Conference on Photoacoustic and Photothermal Phenomena. Conference digest. Nanjing, P.R. China, 1996. P. 365–366.

5. Газоустойчивость растений / Под ред. В.С. Николаевского. Новосибирск: Наука, 1980. 239 с.
6. Lichenthaler H. K. // *J. Plant Physiol.* 1996. V. 148. P. 4–14.
7. Полевой В.В. Фитогормоны. Л.:Изд-во ЛГУ, 1982. 248 с.
8. N' Soukroo-Kossi C.N., Leblanc R.M. // *J. Mol. Struct.* 1990. V. 217. P. 69–84.
9. Harren F.J.M., Vijnen F.G.G., Reuss J. et al. // *Appl. Phys.* 1990. V. B50. N 2. P. 137–144.
10. Антипов А.Б., Капитанов В.А., Пономарев Ю.Н., Сапожникова В.А. Оптико-акустический метод в лазерной спектроскопии молекулярных газов. Новосибирск: Наука, 1984, 128 с.
11. Агеев Б.Г., Астафурова Т.П., Пономарев Ю.Н., Сапожникова В.А., Косицын К.Л. // *Оптика атмосферы и океана.* 1994. Т. 7. N 7. С. 986–990.
12. Ageev B.G., Astafurova T.P., Ponomarev Yu.N., Sapozhnikova V.A., Zaitseva T.A., and Zotikova A.P. // *J. Plant Physiol.* 1996. V. 148. P. 237–242.
13. Зигрист М., Катаев М.Ю., Мицель А.А., Пономарев Ю.Н., Тони А. // *Оптика атмосферы и океана.* 1994. Т. 7. N 11–12. С. 1471–1477.
14. Катаев М.Ю., Мицель А.А., Тинчурин Э.Г. Анализ многокомпонентных газовых смесей по спектрам поглощения. Деп. ВИНТИ, сер. Физика, 1985. Рег. N 4063–85, 31 с.
15. *Air Monitoring by Spectroscopic Techniques* / Ed. M.W. Sigrist. New York. John Wiley and Sons, Inc. 1994. 532 p.
16. Вредные вещества в промышленности. В 3 т./Под ред. Н.В.Лазарева, И.Д.Гадаскиной. Л.: Химия, 1977.
17. Верхотурова Г.С., Астафурова Т.П. // *Физиология растений.* 1983. Т. 30. Вып. 3. С. 580–586.
18. Юзбеков А.К. Спектрофотометрические способы определения активности ключевых ферментов фотосинтетического метаболизма углерода у С3- и С4-растений. Киев, 1990. 32 с.
19. Hohorst H.I. *Methoden der enzymatischen Analyse.* Berlin, 1970. Bd 2. P. 1425.
20. Ястрембович Н.П. Продуктивность растений. Киев, 1960. 39 с.
21. Gale I. // *Ecology.* 1972. V. 53. P. 494–497.
22. Musgrave M.E., Gerth W.A., Scheld H.W., and Strain B.R. // *Plant Physiol.* 1988. V. 86. P. 19–22.
23. Астафурова Т.П., Вайшла О.Б., Верхотурова Г.С., Зайцева Т.А., Чиркова Т.В. // *Физиол. раст.* 1990. Т. 37. Вып. 4. С. 690–696.
24. Астафурова Т.П., Вайшла О.Б., Зайцева Т.А. и др. // *Физиол. раст.* 1993. Т. 40. N 4. С. 656–661.
25. Агеев Б.Г., Астафурова Т.П., Воробьева Н.А., Пономарев Ю.Н., Сапожникова В.А. // *Оптика атмосферы и океана.* 1996. Т. 10. N 1. С. 38–41.
26. Warman T.V., Theophanes S. // *J. Exp. Bot.* 1988. V. 39. P. 685–694.

Институт оптики атмосферы СО РАН, Томск,  
НИИ ББ при Томском госуниверситете

Поступила в редакцию  
13 января 1997г.

**B.G. Ageev, T.P. Astafurova, Ju.N. Ponomarev, V.A. Sapozhnikova. Kinetics of CO<sub>2</sub> Evolution by Plants Under Stress Conditions.**

Response of plants to stressors action is characterized by the respiratory activation and the increase of CO<sub>2</sub> evolution.

The results of the experiments on kinetics of the CO<sub>2</sub> evolution by crops and leaf surfaces of various frees under action of elevated concentration of ethylene, CO and reduced air pressures (hypobarica) are discussed. All measurements are performed using the photoacoustic spectrometer with the tunable CW CO<sub>2</sub>-laser. These results being supplemented with the biochemical testing data allow one to detect structure-functional changes of the test plants under stress conditions.