

УДК 633.913.3(479.25)

**ПАРАМЕТРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ И БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА
ДВУХ ВИДОВ РОДА *TARAXACUM* L.,
ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В РАЗНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ ПОЯСАХ**

Б.Х. Межунц, М.А. Навасардян, Т.А. Саргсян

Центр эколого-ноосферных исследований НАН Армении

Армения, 0025, Ереван, Абовяна, 68

E-mail: bagratm@yahoo.com

Поступила в редакцию 09.02.09 г.

Параметры продуктивности и биохимического состава двух видов рода *Taraxacum* L., произрастающих в разных вертикальных поясах. – Межунц Б.Х., Навасардян М.А., Саргсян Т.А. – Исследовались особенности формирования площади листьев, накопления биомассы, чистой продуктивности фотосинтеза в сезонной динамике и содержание фотосинтетических пигментов, биоэнергии и органических веществ в фазе цветения растений одуванчика (*Taraxacum officinale* Wiggers, 1780), произрастающих в разных вертикальных поясах Гегамского хребта Армении. Установлено, что специфические экологические условия вертикальных поясов неадекватно воздействуют на исследуемые параметры *T. officinale*. В частности, в лугоstepном поясе растения достигли максимальных показателей продуктивности и площади листьев намного раньше, чем в сухостепном. Некоторые различия были обнаружены в остальных показателях продуктивности, биохимического состава и удельной калорийности одуванчика (*T. officinale*), однако эти изменения в большей части носили незакономерный характер и не соответствовали смене условий вдоль вертикальных поясов. Приведены также результаты исследований по содержанию органических веществ и биоэнергии другого вида одуванчика (*T. stevenii* De Candolle, 1838), распространенного в альпийском поясе.

Ключевые слова: *Taraxacum*, площадь листьев, биомасса, биоэнергия, Гегамский хребет, Армения.

Parameters of productivity and biochemical composition of two species from *Taraxacum* L. growing in different vertical belts. – Mezhunts B.Kh., Navasardian M.A., and Sargsian T.A. – Peculiarities of leaf surface formation, dry matter accumulation and net productivity of photosynthesis in seasonal dynamics, and the content of photosynthetic pigments, bioenergy and organic matter in the flowering stage of dandelion (*Taraxacum officinale* Wiggers, 1780) growing in different vertical belts in the Geghama ridge (Armenia) were studied. Specific ecological conditions of these vertical belts inadequately influence the studied parameters of *T. officinale*. In particular, the plants in the meadow steppe zone attained their maximum indices of productivity and leaf surface much earlier than in the dry steppe zone. Some differences in other parameters of productivity, biochemical composition, and gross energy of dandelion (*T. officinale*) were revealed, although these variations had mostly irregular character and corresponded to no condition changes along the vertical belts. Results related to the content of organic matter and bioenergy in another dandelion (*T. stevenii* De Candolle, 1838) species widely spread in the alpine belt are presented as well.

Key words: *Taraxacum*, leaf surface, biomass, bioenergy, Geghama ridge, Armenia.

ВВЕДЕНИЕ

В процессе эволюции растения приобрели высокую пластичность, благодаря чему они легко адаптируются к постоянно меняющимся внешним факторам среды. Однако процесс приспособления часто сопровождается угнетением роста и разви-

тия растений, в частности, подавляется активность физиолого-биохимических процессов и накопление фотоассимилятов, что, в конечном итоге, приводит к снижению продуктивности растений и фитоценозов в целом. Отметим, что продуктивность и заключенная в ней биоэнергия имеют важное значение в обеспечении функциональной деятельности и сохранении биоразнообразия экосистем. Влияние экологических факторов на продуктивность растений более отчетливо проявляется в горных ландшафтах, характеризующихся сложным рельефом, вертикальной поясностью и большим разнообразием почв и растений. Имеющиеся в научной литературе сведения в основном посвящены поиску путей оптимизации горных ландшафтов с применением различных доз минеральных удобрений и нормированием пастбы (Бабаян, 1982; Smith et al., 1996; Adler et al., 1999; Sceffer, Aerts, 2000; Hillebrand, 2003). Эти исследования проводились в природных фитоценозах со сложной гетерогенной структурой, в которых различные виды растений по-разному реагируют на внешние воздействия. Однако, на наш взгляд, влияние почвенно-климатических условий вертикальных поясов более отчетливо проявляется при исследовании популяций одного и того же вида растений, распространенных на разных отметках высотной поясности.

Целью данной работы было изучение степени воздействия условий вертикальных поясов на основные параметры продуктивности и биохимический состав одуванчика (*Taraxacum officinale* Wiggers, 1780). Исследовались также биохимические параметры *T. stevenii* De Candolle, 1838 как высококачественного кормового растения и широко распространенного в альпийском поясе страны с целью сравнения с аналогичными показателями *T. officinale*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

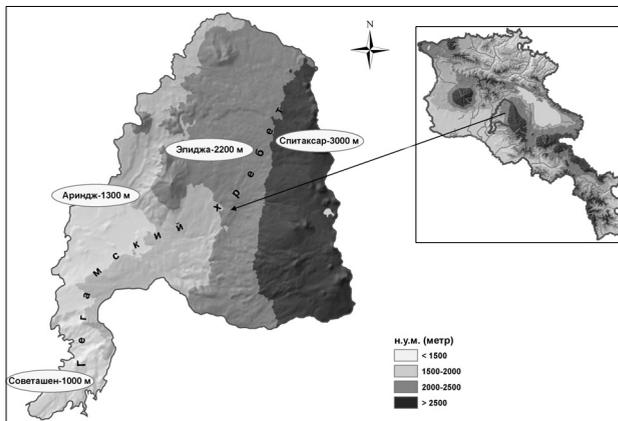
Объектом исследований служили популяции двух видов рода Одуванчик, распространенные в полупустынном, сухостепном, лугостепном (*T. officinale*) и альпийском (*T. stevenii*) поясах Гегамского хребта. Сбор растительных образцов проводился в 2005 и 2006 гг. на участках (рис. 1) Советашен (высота около 1000 м над уровнем моря), Ариндж (1300 м), Элиджа (2200 м) и Спитаксар (3000 м), которые существенно различались по основным почвенно-климатическим показателям (Нерсесян, 1964; Почвы Армянской ССР, 1976). Выбор одуванчика в качестве объекта исследований был обусловлен тем, что, во-первых, он является космополитным растением (т.е. встречается по всей вертикальной поясности), во-вторых, характеризуется относительно цельными листьями, развитой стержневой корневой системой и короткой вегетацией с четко выраженными фазами развития, а в-третьих, является ценным лекарственным, пищевым и кормовым растением (Vergen et al., 1990; Harker et al., 2000).

В сухостепном и лугостепном поясах отбор образцов проводился в фазах вегетативного роста (в тексте – I фаза), цветения (II – начало, III – массовое) и образования семян (IV), а в альпийском – лишь в фазах вегетативного роста и цветения. С целью получения статистически достоверных данных накануне пробоотбора на каждом участке опыта были выбраны около 40 растений среднего размера, 10 из которых выкапывались для анализов, далее перед каждым пробоотбором

ПАРАМЕТРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ И БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА

были помечены еще 10 растений, соразмерных с уже выбранными. Такой подход позволил нам на каждом участке опыта и во всех сроках измерения проводить пробоотбор из постоянного числа (40 шт.) и примерно одинакового габитуса растений.

Образцы растений, после разделения на листья, репродуктивные органы и корни, высушивались при температуре 105°C. Площадь листьев определялась весовым методом, чистая продуктивность фотосинтеза – по формуле Кидда, Веста и Бриггса (Ничипорович и др., 1961), содержание фотосинтетических пигментов – по Д. Ветштейну (Wettstein, 1957), сумма



органических веществ – по разнице абсолютного сухого веса и золы, перевариваемые органические вещества определялись в университете Рединг, Великобритания по *in vitro* методике (Tilley, Terry, 1963), сырой протеин – по Кьельдалю, удельная калорийность – на установках PARR-1281 (PARR Instr. Comp. Noline, Illinois, USA) и ВЛ-08М (производства СССР), а перевариваемая энергия вычислялась путем умножения суммы органических веществ на удельную калорийность сухого вещества с вычетом золы. Статистическая обработка экспериментальных данных проводилась с помощью компьютерного пакета – Statistics for Windows, 1998, Release 6.0A, StatSoft Inc., USA.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что более чем 90% сухой биомассы растений представлено органическими соединениями, которые синтезируются в листьях в процессе фотосинтеза, поэтому размер ассимиляционной поверхности растений является важным условием обеспечения высокой продуктивности экосистем (Ничипорович, 1963). При этом хорошие результаты получаются тогда, когда динамика формирования листовой поверхности протекает по оптимальному графику, что обеспечивает более длительную работу растений на фотосинтез с максимальной площадью листьев (Ничипорович, 1963). Учитывая это, определение площади листьев одуванчика *T. officinale* проводилось несколько раз за вегетацию, к тому же сроки пробоотбора были приурочены к определенным фазам развития (табл. 1). Отметим, что согласно нашим наблюдениям сроки прохождения фаз развития одуванчика обнаружили различия в зависимости от вертикальной поясности. Так, для перехода растений из фазы вегетативного роста к массовому цветению и началу образования семян в сухостепном поясе требовалось 20 и 28 дней, а в лугостепном – 26 и 40 дней. При-

мечательно, что такое различие в сроках прохождения фаз наблюдалось у популяций вида *T. officinale*, находящихся всего лишь на расстоянии 700 м по вертикальной поясности.

Таблица 1

Сезонная динамика формирования ассимиляционного аппарата одуванчика в разных высотных поясах

Фаза развития	Количество листьев	Площадь листьев, дм ²	
		одного листа	одного растения
Сухостепной пояс (<i>T. officinale</i>)			
I	21±2.1	0.05	1.1±0.1
II	22±2.9	0.04	0.9±0.1
III	22±2.3	0.07	1.5±0.2
IV	25±5.4	0.12	3.0±0.5
Лугостепной пояс (<i>T. officinale</i>)			
I	17±2.3	0.05	0.8±0.08
II	14±2.4	0.11	1.4±0.1
III	15±1.9	0.21	3.1±0.4
IV	15±2.4	0.18	2.7±0.4
Альпийский пояс (<i>T. stevenii</i>)			
I	18±2.4	0.02	0.4±0.01
III	17±2.3	0.04	0.6±0.02

Примечание. I – вегетативный рост, II и III – начало и массовое цветение, IV – образование семян.

Сравнительно раннее достижение максимальной величины площади листьев дало возможность лугостепным растениям с большей ассимиляционной поверхностью и относительно долгое время работать на фотосинтез и накапливать сравнительно больше органических веществ. Следует также отметить, что количество листьев растений, произрастающих на участке сухостепного пояса, в фазах вегетативного роста (I), цветения (II, III) и образования семян (IV) превышало тот же показатель лугостепных растений соответственно на 24, 52 и 37%, тогда как по площади одного листа во всех фазах вегетации, за исключением вегетативного роста, лугостепные растения имели большое преимущество (до 3 раз). Следует отметить, что растения *T. stevenii* отличались мелкими листьями, площадь которых до 5 раз уступала площади *T. officinale*, что, очевидно, связано с биологическими особенностями сравниваемых видов и суровыми климатическими условиями альпийского пояса.

В обеспечении высокой продуктивности растений, наряду с площадью листьев, важное значение имеет концентрация фотосинтетических пигментов пластид, выполняющих функцию поглощения и переноса энергии в метаболические центры фотосинтеза. Специфическое строение молекул хлорофиллов (Heath, 1969) позволяет, при незначительном количестве энергии солнечного спектра, переходить в возбужденное состояние, в результате чего в системе возникает избыточная энергия, которая и используется в фотохимических реакциях фотосинтеза. Поглощае-

Из табл. 1 видно, что растения одуванчика, имеющие сильно укороченные стебли, в начале вегетации образуют большое количество мелких листьев (в сухостепном поясе – 21, лугостепном – 17, а альпийском – 18), размеры которых в фазах цветения и образования семян значительно увеличиваются. Помимо этого, при одинаковой максимальной площади листьев растения сухостепного и лугостепного поясов существенно различались по срокам достижения этого показателя (максимальная величина соответственно была обнаружена в фазе плодообразования и

мая каротиноидами энергия передается в центр фотохимических реакций посредством хлорофилла «а». Каротиноиды выполняют также защитные функции, одной из которых является предотвращение деструктивного фотоокисления содержимого клетки на свету и в присутствии свободного кислорода (Griffiths et al., 1955).

Результаты измерений показали (рис. 2), что максимальное содержание хлорофиллов *a* и *b* в растениях *T. officinale* было обнаружено в сухостепном, а каротиноидов – в полупустынном поясах, при этом четкая закономерность наблюдалась только в изменении каротиноидов, количество которых снижалось при увеличении высоты произрастания. Содержание всех пигментов в листьях *T. stevenii* значительно уступало тому же показателю *T. officinale*. Кроме того, максимальное соотношение хлорофиллов *a* и *b* было обнаружено в листьях лугостепных (*T. officinale*) и альпийских (*T. stevenii*) растений, достигшее соответственно 3.8 и 3.4.

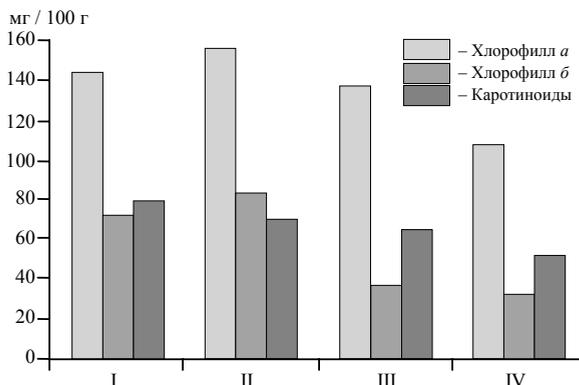


Рис. 2. Содержание пигментов в листьях одуванчика в полупустынном, сухостепном, лугостепном (I, II и III – *T. officinale*) и альпийском (IV – *T. stevenii*) поясах

Рис. 3 иллюстрирует, что в сухостепном поясе надземная и подземная биомасса, аналогично площади листьев (см. табл. 1), постепенно увеличивалась до начала фазы образования семян (IV), а в условиях лугостепного пояса надземная биомасса достигла своего максимального значения в период массового цветения (III), а подземная – семенообразования (IV). По исследуемым поясам менялось также соотношение надземной и подземной биомассы: в условиях сухостепного пояса относительный вес корней был высоким лишь в начале вегетации, а в остальные сроки – до 2 раз уступал надземной биомассе; в лугостепном поясе в начале и в конце опыта обнаружена примерно одинаковая биомасса обеих фракций, а в фазе цветения надземная масса превышала подземную в 1.6 – 1.8 раза.

Другим немаловажным параметром биопродуктивности растений является чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ), которая показывает ежесуточный прирост сухой биомассы в пересчете на единицу площади листьев. В отличие от интенсивности фотосинтеза, ЧПФ растений учитывает потери веществ и энергии, происходящие в процессах дыхания, экзосмоса веществ, отмирания тканей и органов растений. Как видно (рис. 4), ЧПФ одуванчика на участке сухостепного пояса варьировала в пределах 4 – 7.5, а лугостепного – 2.2 – 7.8 г/м² листа в сутки, при этом на двух участках опыта максимальная величина обнаружена в фазе цветения. ЧПФ растений обоих участков в начале вегетации была примерно одинаковая, а в конце – резко снизилась на участке лугостепного пояса. Это, очевидно, связано с недостаточным освещением листьев одуванчика, растущего на сенокосах: будучи

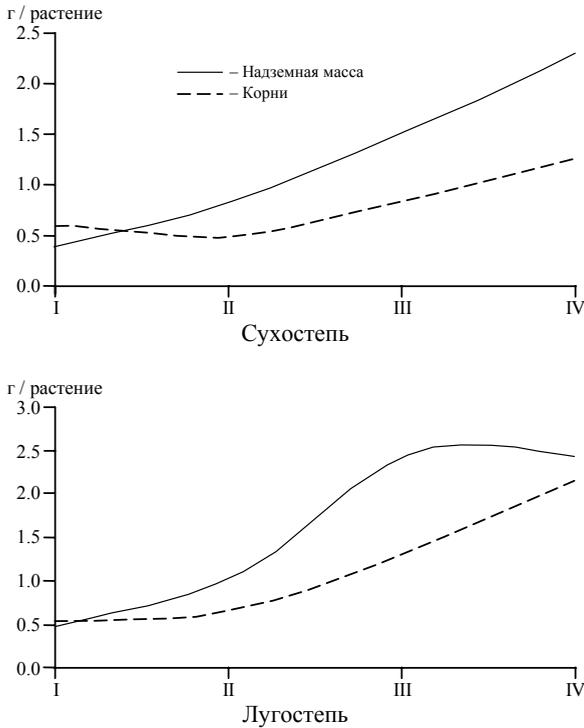


Рис. 3. Сезонная динамика распределения биомассы *T. officinale* в сухостепном и лугостепном поясах. Фаза вегетации: I – вегетативный рост, II – начало цветения, III – массовое цветение, IV – образование семян сухостепного (*T. officinale*) и альпийского (*T. stevenii*) поясов (табл. 2).

бесстебельным растением, он по высоте значительно уступает другим луговым видам, в результате чего проигрывает в конкуренции за усвоение солнечного света. Разреженная и низкорослая растительность сухостепного пояса не препятствует усвоению солнечной энергии, вследствие чего на данном участке высокий уровень ЧПФ сохраняется до конца опыта (см. рис. 4).

Как было отмечено выше, исследуемые виды *T. officinale* и *T. stevenii* являются хорошими кормовыми растениями, питательная ценность которых в Армении и за ее пределами в целом недостаточно изучена (Химический состав..., 1972; Bergen et al., 1990). Ниже приводятся результаты наших исследований по биоэнергетическим и биохимическим свойствам двух видов одуванчика, распространенного на пастбищах и сенокосах сухостепного, лу-

Таблица 2

Содержание органических веществ (г/кг сухого вещества) и биоэнергии (МДж/кг сухого вещества) в растениях одуванчика, произрастающих в разных высотных поясах

Пояс	Сумма органических веществ (ОВ)	Перевариваемые ОВ	Сырой протеин	Удельная калорийность	Перевариваемая энергия
Сухостепной (<i>T. officinale</i>)	822 ^a	510 ^a	182 ^a	18.0 ^a	10.5 ^a
Лугостепной (<i>T. officinale</i>)	856 ^b	508 ^a	160 ^b	18.2 ^a	10.0 ^a
Альпийский (<i>T. stevenii</i>)	901 ^c	506 ^a	151 ^b	19.1 ^b	9.5 ^b

Примечание. Разные буквы в колонках показывают, что исследуемые параметры существенно отличаются друг от друга ($p < 0.05$).

ПАРАМЕТРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ И БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА

При сравнении биохимических показателей *T. officinale* было обнаружено некоторое различие в содержании суммы органических веществ и сырого протеина, максимальное значение которых отмечено соответственно в лугостепном и сухостепном поясах. В отличие от параметров продуктивности, *T. stevenii*, произрастающий в суровых климатических условиях альпийского пояса, по сравнению с *T. officinale* имел некоторое преимущество по сумме органических веществ и удельной калорийности ($p < 0.05$) и одинаковое содержание перевариваемых органических веществ ($p > 0.05$), но несколько уступал по перевариваемой энергии ($p < 0.05$). Различие в удельной калорийности растений, произрастающих в разных вертикальных поясах, свидетельствует об изменении количественного соотношения сахаров, белков и жиров, отличающихся по величине калорийности. Высокая калорийность растений, произрастающих в суровых условиях среды, наблюдалась также в других исследованиях (Межунц, 2006; Wielgolaski, Kjelvik, 1973; Mez Hunts, 2006) и, очевидно, является одним из показателей, характеризующих адаптационную способность растений к сохранению функциональной деятельности в экстремальных ситуациях.

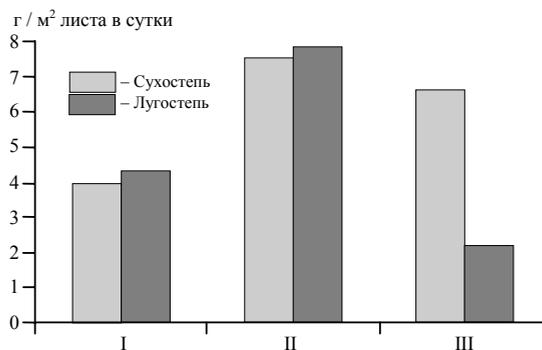


Рис. 4. Динамика чистой продуктивности фотосинтеза *T. officinale* в степном поясе. Периоды измерения: I – вегетативный рост (начало цветения), II – начало цветения (массовое цветение), III – массовое цветение (образование семян)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследования показали, что параметры биопроductивности и биохимический состав растений *T. officinale* претерпевают некоторые изменения под воздействием условий разных вертикальных поясов горных экосистем. Обобщая экспериментальный материал, можно сделать следующие выводы.

1. Растения *T. officinale*, произрастающие в сухостепном и лугостепном поясах, показали одинаковую максимальную величину площади листьев, сухой биомассы и чистой продуктивности фотосинтеза, но заметно различались по сезонной динамике этих параметров.

2. Максимальная концентрация хлорофиллов *a* и *b* в листьях *T. officinale* была обнаружена в сухостепном, минимальная – лугостепном поясах, а сумма каротиноидов уменьшалась снизу вверх по поясам. Содержание пигментов в листьях *T. stevenii*, аналогично площади листьев, значительно уступало тому же показателю *T. officinale*.

3. Условия вертикальных поясов существенно отразились на биохимическом составе *T. officinale*, при этом высокое содержание органических веществ обнаружено в лугостепном, а протеина – в сухостепном поясе. Обнаружены также некоторые различия в биохимическом составе и биоэнергии между исследуемыми ви-

дами рода *Taraxacum* L., в частности, содержание переваримой энергии было выше у *T. officinale*, а органических веществ и удельной калорийности – у *T. stevenii*.

Приношу свою искреннюю благодарность моим коллегам из университета Рединг (Великобритания) профессору Д.И. Гивенсу и доктору наук И. Мюллер-Гарвей за содействие в определении *in vitro* перевариваемых органических веществ, сырого протеина и удельной калорийности в образцах исследуемых растений.

Полевые исследования и часть химических анализов проводились в Центре эколого-ноосферных исследований НАН Армении по бюджетным ассигнованиям, другая часть была выполнена в рамках совместного проекта «HealthyHay», FP6-035805.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабаян Г.Б. Агрохимическая характеристика горно-луговых почв Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН Армении, 1982. 136 с.

Межуниц Б.Х. Биоэнергия и питательная ценность природных кормовых угодий Арагской котловины в Армении // Изв. аграрной науки (Тбилиси). 2006. Т. 4, № 2. С. 65 – 68.

Нерсисян А.Г. Климат Армении (на армянском языке). Ереван: Айпетрат, 1964. 304 с.

Ничипорович А.А. Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5 – 36.

Ничипорович А.А., Строгонова Л.Е., Чмора С.Н., Власова М.П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 137 с.

Почвы Армянской ССР. Ереван: Айастан, 1976. 383 с.

Химический состав кормовых растений и травостоев естественных сенокосов и пастбищ Армении. Ереван: Ротапринт ВЦ ЦСУ Арм. ССР, 1972. 215 с.

Adler P.B., Morales J.M. Influence of environmental factors and sheep grazing on an Andean grassland // J. Range Management. 1999. Vol. 52, № 5. P. 471 – 481.

Bergen P.M., James R., Kozub G.C. Dandelion (*Taraxacum officinale*) use by cattle grazing on irrigated pasture // Weed Technology. 1990. Vol. 4, № 2. P. 258 – 263.

Griffiths M., Sistrof W.R., Cohen-Bazire G., Stanier R.Y., Calvin M. Function of carotenoids in photosynthesis // Nature. 1955. Vol. 176. P. 1211 – 1215.

Harker K.N., Baron V.S. Grazing intensity effects on weed populations in annual and perennial pasture systems // Weed Science. 2000. Vol. 48, № 2. P. 231 – 238.

Heath O.V. The physiological aspects of photosynthesis. Stanford-California, 1969. 315 p.

Hillebrand H. Opposing effects of grazing and nutrients on diversity // Oikos. 2003. Vol. 100, № 3. P. 592 – 600.

Mezhunts B.Kh. *In vitro* digestible organic matter and energy contents in wild growing forages of Armenia // J. Central European Agriculture. 2006. Vol. 7, № 3. P. 445 – 450.

Sceffer R.A., Aerts R. Root decomposition and soil nutrient and carbon cycling in two temperate fen ecosystems // Oikos. 2000. Vol. 91, № 3. P. 541 – 549.

Smith R.S., Corkhill P., Shiel R.S., Millward D. The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. 2. Effects of grazing, cutting date, fertilizer and seed application on the vegetation of an agriculturally improved sward // Grass and forage science. 1996. Vol. 51, № 3. P. 292 – 305.

Tilley J.M.A., Terry R.A. A two-stage technique for the *in vitro* digestion of forage crops // J. Br. Grassl. Soc. 1963. Vol. 18. P. 104 – 111.

Wettstein D. Chlorophyll lefle und der submikroptische form wische der plastiden // Exp. cell research. 1957. № 12. 427 p.

Wielgolaski F.E., Kjolvik S. Mineral elements and energy of plants at Hardangervidda, Norway // Primary productivity and production process / IBP Tundra Biome Steering Committee. Stockholm, 1973. P. 231 – 238.