

В.В.Казарян, С.О.Закарян, Л.Н.Оганесян

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ФИЗИОЛОГИИ АДАПТАЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ В ЕРЕВАНСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

За годы существования Ботанического сада Института ботаники АН АрмССР на его территории прошли первичную интродукцию десятки тысяч видов иноземных древесных растений. Несмотря на создание благоприятных агротехнических условий, многие из них не адаптировались и высохли в ювенильном, другие – в более старшем возрасте. Целый ряд представителей интродуцированной флоры, хотя успешно вегетирует и давно миновал возраст генеративного воспроизводства, но тем не менее не проявляет способности к заложению цветков. Все эти виды, разумеется, по разным причинам до сих пор не приспособились к новым условиям существования.

Одна из главнейших задач современной научной интродукции заключается именно в познании биологических особенностей видов, привлеченных для обогащения флоры ботанических садов, и на основании этого создание, с одной стороны, соответствующих их биологическим особенностям условий, с другой – изменение активным воздействием их наследственности, чтобы они могли в ходе онтогенеза приспособиться к новым условиям.

В естественных условиях расширение ареалов вида всегда осуществляется в длительный период, при котором из множества индивидов лишь отдельные проявляют способность приспособиться к новым условиям. Для ускорения процесса адаптации и обогащения арборифлоры страны в течение более короткого времени требуется глубокое познание природы наследственности привлеченных форм с целью ее активного изменения.

Учитывая это обстоятельство, в 1976 году в Ботаническом саду при отделе дендрологии была организована лаборатория физиологии и адаптации растений с целью изучения физиолого-биохимической природы тех изменений, которые обеспечивают устойчивость интродуцентов в новых условиях существования, а также разработки эффективных приемов усиления адаптивных реакций растений.

Для изучения некоторых физиологических показателей адаптации

древесных исследовались 14 видов растений, интродуцированных в Ереванский ботанический сад. Для сравнения наряду с интродуцентами изучались местные (кавказские) растения.

Изучаемые интродуценты были разделены на три группы: в первую вошли виды, связанные своим происхождением с Юго-Восточной и Средней Азией: *Populus bolleana* Lauche (тополь Болле), *Broussonetia papyrifera* (L.) L. Herit (бруссонетия бумажная), *Catalpa ovata* G. Don. (кательпа овальная), *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. (хеномелес японский); во вторую — виды, широко распространенные в Европейской части СССР: *Quercus robur* L. (дуб черешчатый), *Ulmus laevis* Pall. (ильм гладкий), *Lonicera tatarica* L. (жимолюсть татарская), *Acer tataricum* L. (клен татарский), *Populus deltoides* Marsh. (тополь дельтовидный); в третью группу вошли виды, распространенные на Кавказе: *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. (дуб крупнопольниковый), *Tilia caucasica* Rupr. (липа кавказская), *Lonicera caucasica* Pall. (жимолюсть кавказская), *Betula litwinowii* A. Doluch. (береза Литвинова) и *Populus gracilis* Grossh. (тополь стройный).

Одной из приспособительных реакций древесных и кустарниковых растений к чередующимся сезонным изменениям условий среды является листопад. Этот процесс, однако, не только сезонное явление, но может быть вызван и сильной засухой. У некоторых кустарников в засушливых местообитаниях для полного прекращения испарения опадают даже побеги и ветви (Генкель, 1946).

При неблагоприятных для вегетации условиях наступает листопад и в результате резко сокращается испаряющая поверхность растения для бережного использования имеющейся в тканях влаги. Вместе с этим запасющие ткани обогащаются ассимилятами, повышающими устойчивость растений (Серебряков, 1951; Одишария, 1976).

Эти факты дают основание для предположения, что осенью в опадающих листьях должны оставаться только те вещества, которые не представляют энергетического значения и не пригодны для жизни растений. Однако известно, что в опавших листьях древесных всегда остается какое-то количество ассимилятов и других веществ (Павлов, 1967; Костичев, 1933). Количество остаточных ассимилятов в опавших листьях различно у разных видов древесных растений и зависит, как нам кажется, главным образом от их происхождения. Следует при этом полагать, что в опавших осенью листьях аборигенных представителей, которые в течение длительной эволюции приспособились к местным условиям, содержание ассимилятов должно быть очень незначительным, тогда как у интродуцентов, которые еще не адаптировались к новым условиям, опадающие листья опорожняются неполностью. Следовательно, на основании количества выявленных в опавших листьях ассимилятов можно составить определенное представление о

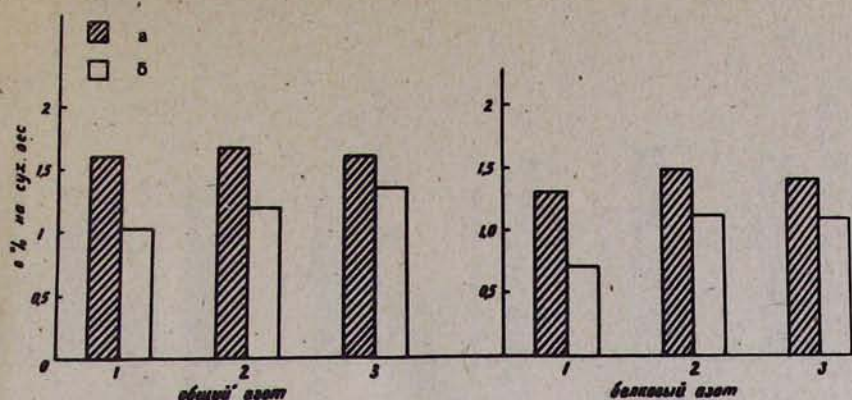


Рис. I. Содержание углеводов в листьях древесных интродуцентов
 а - функционирующие листья; б - опавшие листья
 Виды: 1 - III группы, 2 - II группы, 3 - I группы

степени адаптации данного интродуцированного вида к новым условиям.

Для подтверждения этих предположений летом анализу подвергались зеленые вполне развитые и нормально функционирующие листья (контроль), а осенью - свежесклеванные желтые листья тех же видов. В них определяли содержание углеводов, общего и белкового азота, соли и воды по Белозерскому, Проскурякову (1951), Гусеву (1960).

Полученные данные показали, что растворимые углеводы (рис. I) в максимальном количестве содержатся в желтых листьях растений первой группы, в минимальном - в желтых листьях местных растений. По-видимому, растения первой группы плохо приспособлены к условиям Еревана, листопад у них наступает рано, когда дни еще довольно длинные. Для местных видов и растений второй группы условия Еревана более благоприятны, поэтому их опадающие листья содержат минимальное количество углеводов.

Содержание крахмала в опавших листьях кавказских видов также минимальное. Однако в опавших листьях растений первой группы крахмала больше, чем в зеленых. Как известно (Бусген, 1961), под действием низких температур крахмал может задерживаться в желтых листьях и не перемещаться в ткани ветвей и ствола, так как холод препятствует его гидролизу. В этом отношении растения первой группы оказались наиболее чувствительными к осеннему понижению температуры.

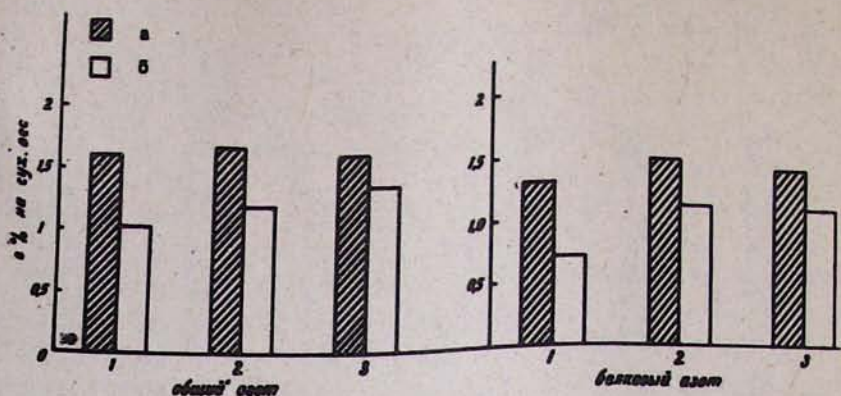


Рис.2. Содержание общего и белкового азота в листьях древесных интродуцентов

В содержании общего и белкового азота наблюдается примерно такая же зависимость (рис.2). Максимум содержания азота обнаружен в опавших листьях растений первой группы, минимум – у представителей природной флоры Кавказа. Сравнительно более интенсивный распад белков и передвижение аминокислот из листьев в запасящие органы растений также наблюдались у местных видов.

Что касается зольных элементов (рис.3), то в опавших листьях остаются соединения Са, Si, Cl (Блукет, Родман, Пузанова, 1975), остальные перемещаются в запасящие ткани так же, как углеводы и азотные соединения. Однако разница в содержании зольных элементов в зеленых и желтых листьях местных растений и второй группы незначительна. Перед листопадом листья растений кавказского происхождения содержат почти такое же количество зольных элементов, как и листья видов второй группы.

По данным А.И.Смирнова (1933), содержание воды в растительной клетке определяется в первую очередь количеством гидрофильных молекул пластических веществ. Проведенные нами исследования показали, что существуют различия и в содержании воды в опавших листьях видов растений неодинакового происхождения. Опавшие листья растений первой группы (рис.4) содержали больше воды, чем листья местных растений и видов второй группы.

Эти данные дают основание заключить, что для определения степени приспособленности растений к новым условиям существования в качестве физиологического параметра можно использовать количество ассимилятов и воды в опавших листьях: чем оно меньше, тем, вероят-

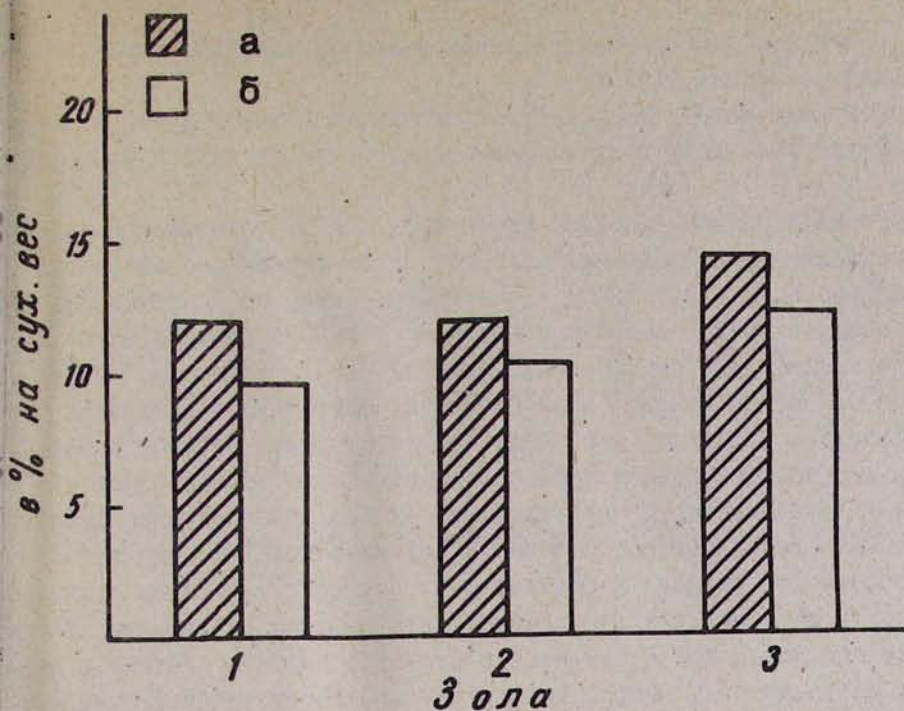


Рис.3. Содержание золы в листьях древесных интродуцентов

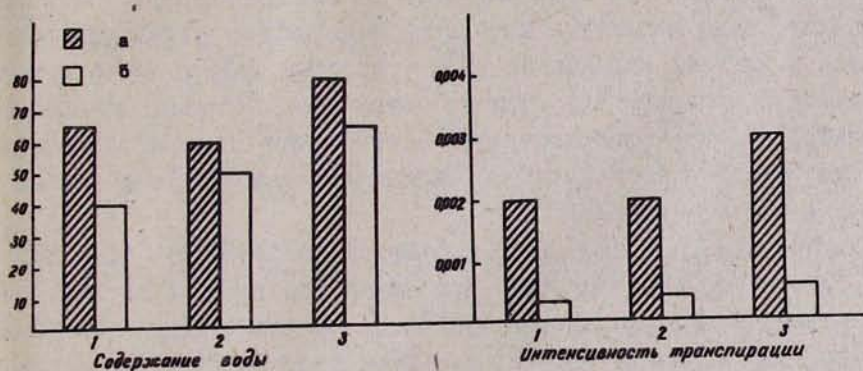
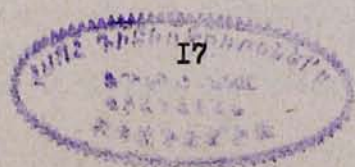


Рис.4. Содержание воды и интенсивность транспирации в листьях древесных интродуцентов



но, более приспособленное растение к данным почвенно-климатическим условиям (Казарян, 1979).

Следующим показателем приспособленности можно считать величину амплитуды суточного количественного изменения ассимилятов в листьях.

Суточная ритмика физиологических процессов, проявленная в течение длительной эволюции, является одной из приспособительных реакций растений к суточному и сезонному изменению основных факторов внешней среды, смене темнового и светового периода суток, а также неблагоприятных условий (Бюннинг, 1961; Крастина, 1965; Данилов, 1954). В связи с этим растения, обитающие в различных географических условиях, проявляют соответствующую ритмику разнообразных процессов жизнедеятельности. Исходя из этого, одной из важных задач интродукторов растений становится выяснение физиологической природы приспособления, т.е. изменения наследственно приобретенной ритмики в соответствии с новыми условиями существования. В этом аспекте представляется весьма интересным выявление идентичности, а также различия в суточной ритмике синтеза в листьях ассимилятов у интродуцентов разного географического происхождения.

Данные по суточной амплитуде количественного изменения содержания растворимых углеводов (рис.5) показывают, что у всех опытных растений кривые, характеризующие активность синтеза сахаров и передвижения последних из листьев, идентичны. Максимальное содержание указанных соединений всегда приурочено к 18 часам, минимальное — к 24-м. При этом примечательно то обстоятельство, что наибольшая суточная амплитуда изменения содержания углеводов определяется у листьев кавказских видов, которые будучи лучше приспособленными к условиям Ереванского ботанического сада, показывают наибольшую дневную продуктивность в отношении синтеза углеводов. Следующее место в этом отношении занимают представители первой группы, а затем — второй.

Количественные же изменения фосфорных соединений в пределах суток (рис.6) по своей природе идентичны динамике углеводов, лишь с той разницей, что амплитуда суточного количественного изменения невысока. Как известно, фосфор является переносчиком растворимых углеводов, кроме того индикатором как общего количества углеводов, так и передвижения последних в растениях (Казарян, Авунджян, Габриелян, 1955; Курсанов, 1966). Этим именно объясняется идентичность суточного хода изменения фосфорных соединений и углеводов.

Приведенные данные дают некоторое основание заключить о степени приспособления интродуцентов, привлеченных из разных географических местностей СССР, к условиям Ереванского ботанического сада. В данном случае показателем приспособляемости, разумеется,

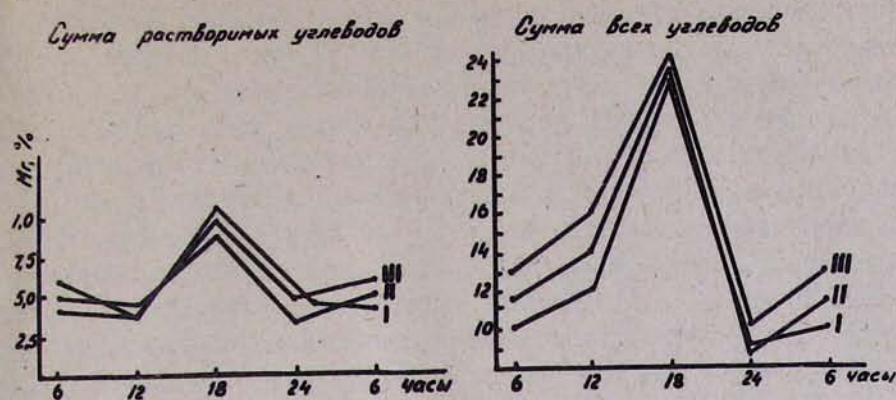


Рис.5. Суточная амплитуда содержания углеводов в листьях интродуцентов

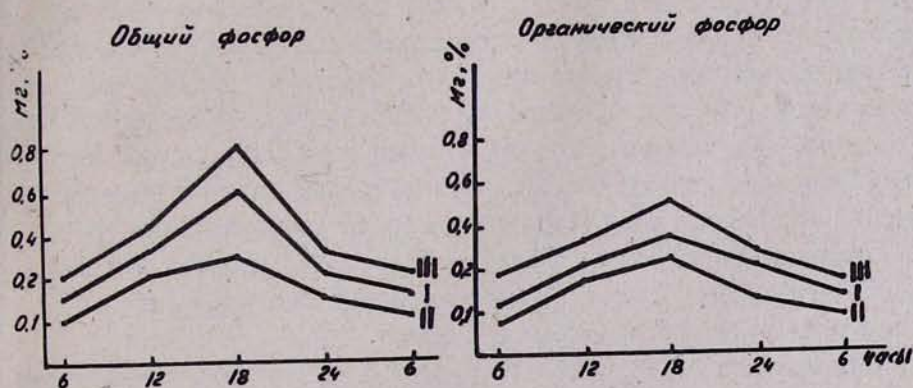


Рис.6. Суточная амплитуда содержания общего и органического фосфора в листьях интродуцентов

является величина суточной амплитуды количественного изменения определяемых нами ассимилятов в листьях. Те виды, которые за сутки больше синтезируют листьями пластических веществ и энергично их перемещают к растущим органам, несомненно, лучше приспособлены к новым условиям существования. В этом отношении представители кавказской дендрофлоры по фосфорному обмену и синтезу углеводов проявляют более заметную активность, чем интродуцированные виды.

Адаптивная реакция древесных интродуцентов к зимним неблагоприятным факторам, как известно, выражается в накоплении в тканях растений значительного количества трофических соединений, которые служат энергетическим материалом и, расходуясь в процессе дыхания, способствуют повышению зимостойкости растений (Туманов, 1940; Гулисавили, Канделаки, Капанадзе, 1979). Существенная роль в обеспечении зимостойкости и жароустойчивости растений принадлежит также фосфорорганическим соединениям, в частности АТФ (Севрова, 1963; Боржковская, Страхов, 1969; Альтергот и др., 1966).

Эти энергетические материалы накапливаются во всех живых тканях, но гораздо больше в однолетних побегах, которые, будучи новообразованными и молодыми органами, сравнительно слабо адаптированы к экстремальным условиям, больше нуждаются в защитных веществах, особенно зимой.

Исходя из этого анализу подвергались однолетние побеги интродуцентов. В них определялось содержание АТФ люциферин-люциферазным методом (Ладыгина, Рубин, 1951), разных форм углеводов и азота.

Проведенные исследования по определению содержания углеводов в тканях однолетних побегов интродуцентов показали (рис.8), что количество сахаров всегда преобладает в побегах среднеазиатских видов, которые, будучи менее холодостойкими в новых условиях существования, где зима характеризуется сравнительно большей продолжительностью и низкой температурой, приобрели новую адаптивную реакцию — накопление в тканях большего количества сахаров для повышения зимостойкости. В этом отношении кавказские и европейские представители почти не отличаются друг от друга.

Аналогичная закономерность обнаружена в содержании общей суммы углеводов (рис.8) в однолетних побегах опытных растений в летний и осенний периоды.

Интересные, на наш взгляд, данные были получены в отношении содержания АТФ в однолетних побегах древесных интродуцентов. АТФ принадлежит решающая роль в энергетическом обмене растительных организмов. Молекула АТФ способна запасать энергию, которая в дальнейшем потребляется в процессах обмена веществ (Кретович, 1971; Рубин, 1969).

Как видно из рис.10, содержание макроэнергетических соединений оказалось в минимуме весной и существенной разницы в их количестве у

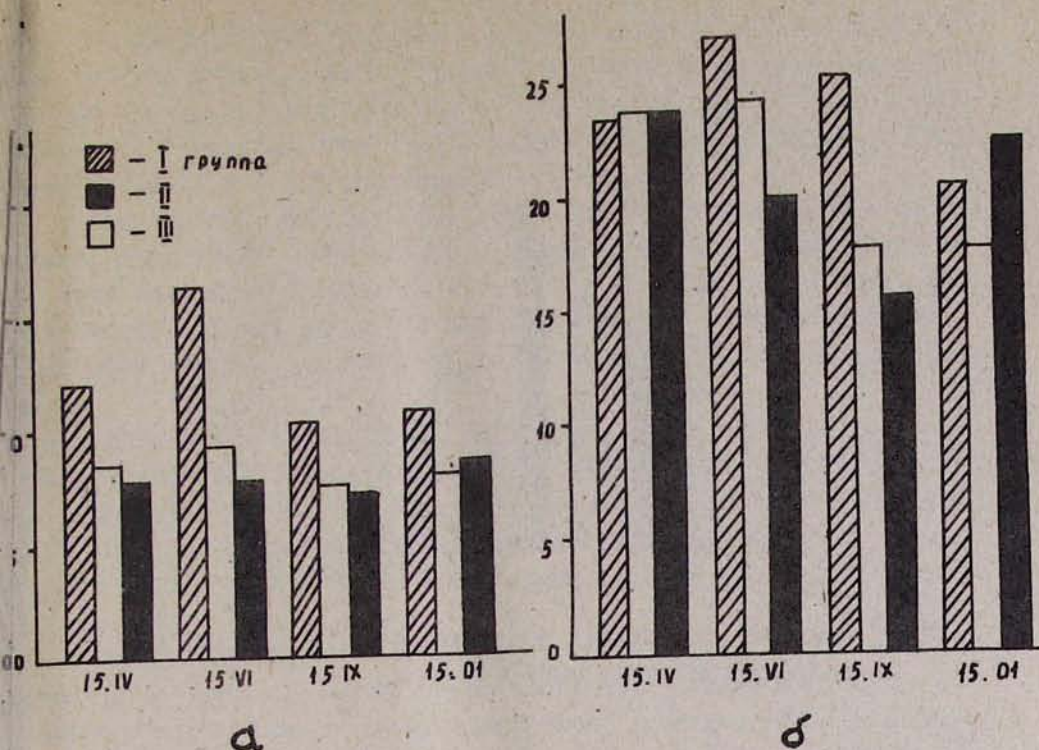


Рис.7. Динамика содержания растворимых (а) и суммы (б) углеводов в однолетних побегах древесных интродуцентов

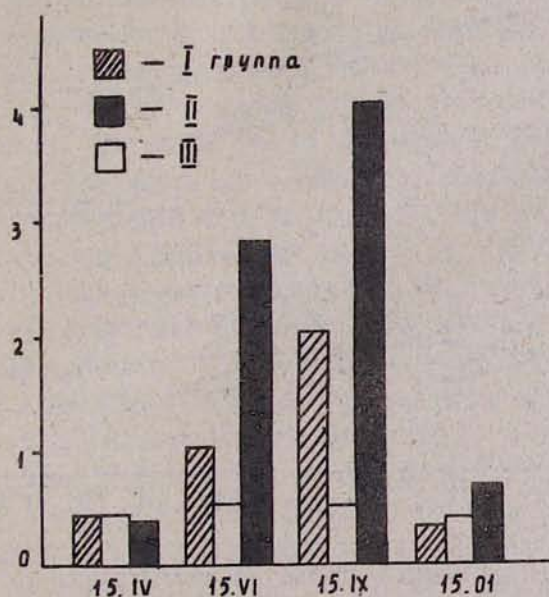


Рис.8. Динамика содержания АТФ в однолетних побегах древесных интродуцентов

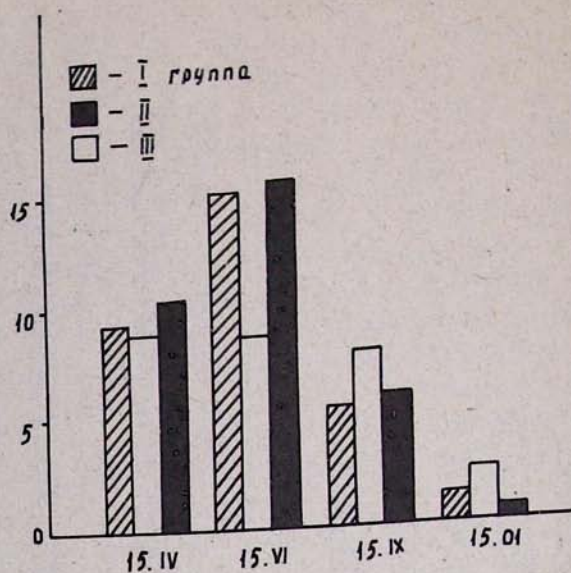


Рис.9. Динамика содержания белкового азота в однолетних побегах древесных интродуцентов

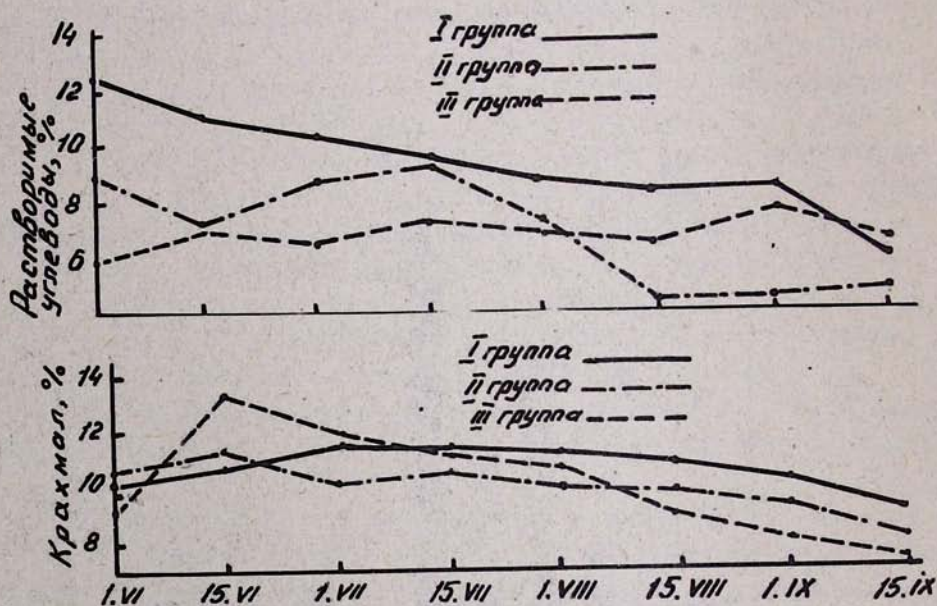


Рис.10. Сезонная динамика содержания растворимых углеводов и крахмала в листьях интродуцентов

интродуцентов разных групп не обнаружено. Летом количество АТФ значительно увеличивается у европейских представителей и гораздо меньше — у среднеазиатских. Осенью их содержание достигает максимума, т.е. увеличивается в 10,2 раза у европейских видов, у среднеазиатских — в 5 и у кавказских — в 1,5 раза.

Таким образом, следует допустить, что для повышения приспособленности к зимним температурам в тканях среднеазиатских представителей накапливается больше АТФ, тогда как кавказские виды, будучи более адаптированными к местным условиям, заблаговременно прекращают рост и подготавливаются к обычным для них зимним условиям.

Представители европейской флоры в отношении общей зимостойкости, разумеется, больше отличаются от кавказских, однако наследственно у них выработана сильно выраженная приспособительная реакция, хотя они и продолжают реализовать свойственные им биологические особенности и накапливают в тканях больше макроэнергетических соединений.

В зимний период эти соединения постепенно расходуются и их количество у среднеазиатских и кавказских представителей почти выравнивается, за исключением европейских, в тканях которых содержание АТФ остается чуть больше.

В отношении же белкового азота обнаружена иная картина (рис. 10): летом их содержание у среднеазиатских и европейских видов преобладает над кавказскими. Осенью их количество у представителей I и III групп понижается, а зимой обнаруживаются лишь следы. Однако у кавказских видов отмечается их преобладание. В данном случае наравне с углеводами и АТФ белковые соединения также принимают активное участие в повышении зимостойкости растений.

Таким образом, как мы видим из приведенных данных, трофические соединения, участвующие в повышении зимостойкости древесных интродуцентов в осенне-зимний период, претерпевают неравномерные количественные изменения. Наибольшая амплитуда подобного изменения обнаруживается у макроэнергетических соединений, наименьшая — у белков. Углеводы в этом отношении занимают промежуточное положение. Величина указанных амплитуд, у определенных нами в растениях соединений, по сути дела может являться определяющим показателем степени их участия в процессах повышения зимостойкости растений. Исходя из этого положения, мы вправе констатировать, что макроэнергетическим соединениям следует приписать преимущественное значение в повышении зимостойкости, по сравнению с углеводами и белковыми соединениями.

Одним из характерных показателей адаптации интродуцентов к новым условиям существования является уровень их синтетической активности (Миргаесиев, 1976; Рейнус, 1962). Повышенная синтетичес-

ная деятельность обеспечивает интенсивный рост, а также накопление в запасных тканях ассимилятов как для повышения зимостойкости, так и для обеспечения формирования фотосинтезирующих поверхностей в период весеннего пробуждения. Накопление в запасных тканях трофических веществ одновременно придает устойчивость растениям к зимним неблагоприятным температурным условиям (Дусеева, 1974; Коновалов, 1974; Сергеев и др., 1961). Исходя из этих факторов, при выявлении адаптивных реакций растений к новым местобитаниям, следует обратить внимание на сезонную динамику углеводов, белков, фосфорорганических соединений в листьях интродуцентов.

С этой целью, начиная с I/VI до I5/IX через каждые 15 дней в одни и те же часы дня были взяты образцы листьев из средних ярусов опытных деревьев, зафиксированы, и определено содержание разных форм углеводов, азота и фосфора.

Сезонная динамика углеводов наглядно показывает, что у листьев взятых нами интродуцентов содержание как растворимых, так и нерастворимых углеводов в течение вегетационного периода различное (рис.10). Наибольшим содержанием растворимых углеводов отличаются листья растений первой группы, а затем — второй. В отличие от среднеазиатских представителей, у европейских растений максимальное количество растворимых углеводов наблюдается в середине июля, потом происходит их резкий спад вплоть до середины августа. Растения же третьей группы занимают промежуточное положение.

В содержании крахмала в листьях обнаружена почти идентичная картина с той разницей, что его количество в листьях кавказских видов по сравнению с европейскими несколько больше и максимум накопления наблюдается у них в середине июля.

Максимальное количество всех углеводов в течение вегетационного периода синтезируется в листьях представителей среднеазиатской флоры, а европейские и кавказские в этом отношении идентичны. Разница проявляется только во времени максимума их накопления: у кавказских видов он наблюдается в середине июня, а у европейских в середине июля.

При определении количественного изменения азотистых соединений в листьях опытных растений в ходе вегетационного периода обнаружена несколько иная картина. Содержание общего и белкового азота в листьях исследуемых видов (рис.11) изменяется с определенной ритмикой: с начала вегетации до середины июля содержание форм азота преобладает у среднеазиатских представителей, в дальнейшем оно уменьшается вплоть до I5/IX и достигает максимума к концу вегетации.

Наибольшее количество азота в листьях кавказских растений наблюдается в начале вегетации, однако максимум содержания обнару-

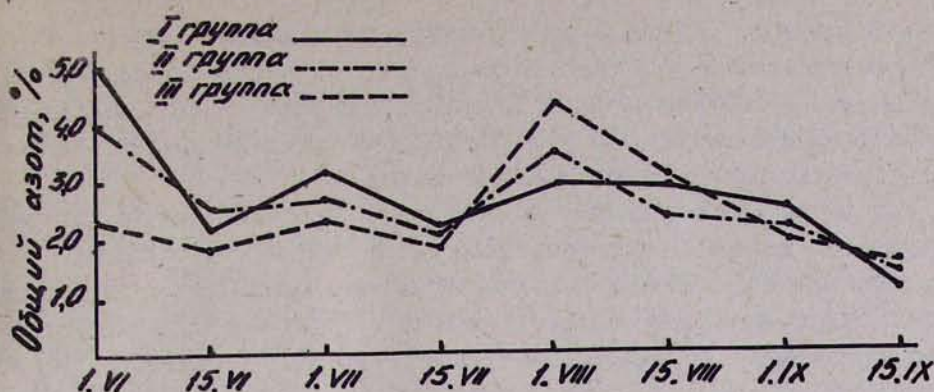


Рис. 11. Сезонная динамика содержания общего азота в листьях интродуцентов

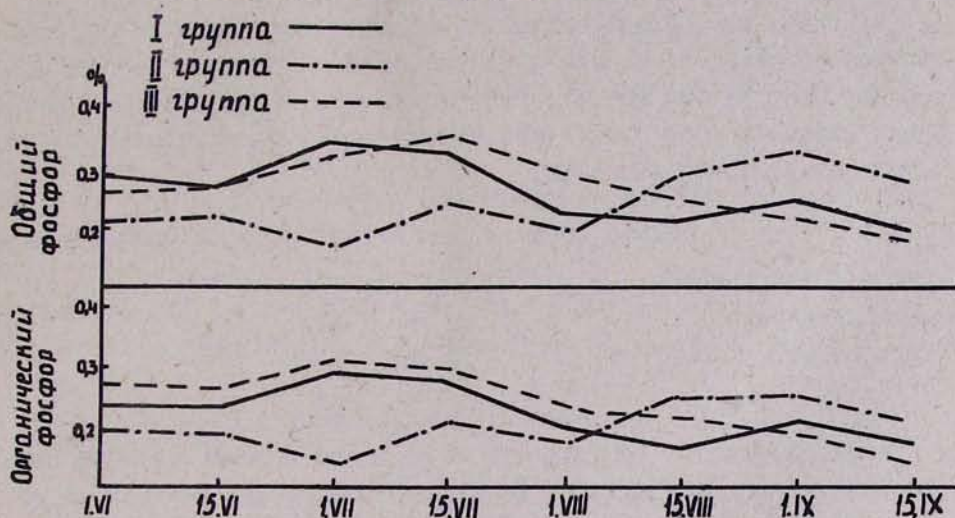


Рис. 12. Сезонная динамика содержания общего и органического фосфора в листьях интродуцентов

вается в начале августа, затем следует спад до середины сентября. Представители европейской дендрофлоры в этом отношении занимают промежуточное положение.

Сезонная динамика количественных изменений общего и белкового азота в листьях опытных групп не подвергается особым изменениям: максимальному содержанию общего азота всегда соответствует такое же количество белкового азота.

Примерно аналогичная картина обнаружена и при определении количества фосфорсодержащих соединений в листьях интродуцентов (рис. 12). Представители Кавказа и Средней Азии показывают почти иден-

тичную динамику в содержании общего и органического фосфора. В первой половине лета у видов этих групп обнаружено больше фосфора, чем во второй половине. Это обстоятельство также можно объяснить лучшей жизнедеятельностью среднеазиатских представителей в местных условиях по сравнению с европейскими.

Как справедливо отмечает Коновалов (1974), растения, характеризующиеся различной морозостойкостью, отличаются и степенью физиологической подготовки к неблагоприятным зимним условиям. Такая морфо-физиологическая заблаговременная перестройка происходит во всех процессах жизнедеятельности как целостного организма, так и отдельных его органов, тканей и клеток. Из таких подготовительных реакций наиболее существенным является торможение процессов роста, когда еще налицо благоприятные для этого температурные условия. В этом аспекте весьма примечательными оказались полученные нами данные по энергии роста опытных растений.

Как видим из приведенных цифр, минимальным годичным приростом отличались среднеазиатские представители, которые к тому же прекращали рост раньше всех, затем европейские виды, а более сильным и длительным ростом отличались аборигенные, лучше приспособленные к местным условиям растения.

Годичный прирост верхушечных побегов интродуцентов

Группа интродуцентов	Рост, см
Среднеазиатские	20 0,1
Европейские	23 0,2
Кавказские	25 0,2

Заблаговременное прекращение роста и сохранение высокой синтетической активности листьев направлены именно к обеспечению запасных тканей ассимилятами. Если исходить из этих положений, то нетрудно будет объяснить реакцию интродуцентов к новым условиям произрастания, разумеется, в аспекте полученных данных. Среднеазиатские виды в условиях Ереванского ботанического сада раньше прекратили рост, но сохранили повышенную синтетическую способность главным образом в отношении углеводов, роль которых в повышении зимостойкости значительно высока, следующее место в этом аспекте занимают европейские представители, которые обитают в более умеренных летних и зимних температурных условиях.

Аборигенные виды, разумеется, лучше приспособлены к местным условиям, что выражается как в интенсивном и длительном росте, так и в заблаговременной подготовке к зиме (Казарян, 1983).

ЛИТЕРАТУРА

- Альтергот В.Ф., Волгина К.П., Новоселова А.К., Севрова О.К. В кн.: Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений. Новосибирск, 1966.
- Белозерский А.Н., Проскуряков Н.И. Практическое руководство по биохимии растений. М., "Советская наука", 1951.
- Блукет Н.А., Родман Л.С., Пузанова С.А. Ботаника с основами физиологии растений. М., "Колос", 1975.
- Боржковская Г.Д. и Страхов И.В. В кн.: Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. М., "Наука", 1969.
- Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов. М., "Иностранная литература", 1961.
- Бюстен М. Строение и жизнь наших лесных деревьев. М., Гослесбумиздат, 1961.
- Генкель П.А. Труды Ин-та физиологии растений АН СССР, т.5, в.1, 1964.
- Гусев П.А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л., Изд-во АН СССР, 1960.
- Данилов М.Д. ДАН СССР, т.94, №1, 1954.
- Дусеева Ф.А. В кн.: "Физиология и биохимия зимостойкости древесных растений". Уфа, 1974.
- Казарян В.В. Бюллетень ГЭС, в.111, 1979.
- Казарян В.В. Биол.ж.Армении, т.35, №1, 1983.
- Казарян В.О., Авунджян Э.С., Габриелян Г.Г. ДАН АрмССР, 20, №5, 1955.
- Коновалов И.Н. В кн.: Физиология и биохимия зимостойкости древесных растений. Уфа, 1974.
- Костычев С.П. Физиология растений, ч.1. М.-Л., Ленсельхозгиз, 1933.
- Крастина Е.Е. Ритмичность физиологических процессов у растений. Автореферат докт.дис. М., 1965.
- Кретович А.И. Основы биохимии растений. М., "Высшая школа", 1971.
- Курсанов А.Л. Успехи соврем.биологии, т.62, 1966.
- Ладныгина М.Е., Рубин А.Б. Биофизические методы в физиологии растений. М., "Наука", 1974.
- Миргеёсиев М. Бюллетень ГЭС, в.102, 1976.
- Павлов А.П. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М., "Наука", 1964.
- Рейнус Р.М. Труды бот.ин-та АН ТаджССР, 1, 1962.
- Рубин Б.А. Физиология растений. М., "Советская наука", 1961.
- Севрова О.К. В сб.: Физиологические основы приемов повышения продуктивности и устойчивости растений в Сибири. Новосибирск, 1963.
- Сергеев Л.И., Сергеева К.А., Мельников В.К. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961.
- Серебряков И.Г. Учен.зап.Моск.пед.ин-та, т.19, в.1, 1951