

В. О. КАЗАРЯН, А. Г. ГАСПАРЯН

О СУТОЧНОМ ИЗМЕНЕНИИ СОДЕРЖАНИЯ БЕЛКОВОГО АЗОТА В ЛИСТЬЯХ АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА РАЗЛИЧНЫХ ВЫСОТАХ

В высокогорных условиях, как правило, существует множество факторов, отрицательно влияющих на рост и развитие растений. Альпийский пояс характеризуется весьма коротким вегетационным периодом, резкими колебаниями температуры в течение суток, высокой интенсивностью освещения, богатого ультрафиолетовыми лучами и др. Эти неблагоприятные условия приводят к существенному подавлению роста и усилению карликовости представителей всех без исключения жизненных форм. Приспособление растений к таким быстро и ритмически изменяющимся, главным образом, температурным условиям среды связано с проявлением максимальной пластичности в отношении энзиматического превращения синтезирующихся в листьях веществ, направленных к повышению холодоустойчивости в ночные часы и обеспечению роста—в дневные.

Подобная наследственно приобретенная пластичность обменных реакций у альпийских растений, обусловленная длительным воздействием своеобразных метеорологических условий высокогорья, должна, разумеется, являться основной причиной их повышенной жизнедеятельности и плодovitости в более низменных и более жарких условиях существования. Многие альпийские травянистые представители, перенесенные начиная с 1960 г. с высокогорного Арагаца научными сотрудниками Ботанического института АН АрмССР А. А. Ахвердовым и Н. В. Мирзоевой на территорию Ереванского ботанического сада, показывают ежегодный энергичный рост, обильное и более затянутое цветение и плодоношение. Это обстоятельство, несомненно, свидетельствует о полной согласованности ритма их обмена веществ с условиями нового местобитания. Следовало ожидать, что одним из существенных физиологических показателей приспособляемости альпийских растений к новым условиям существования, в первую очередь, окажется ход белкового обмена, соответственного суточному колебанию температурных и иных факторов среды. Исходя из этого соображения, нами в вегетационных сезонах 1962 и 1963 гг. были проведены сравнительные исследования суточного хода количественного изменения азотистых веществ в листьях пяти альпийских травянистых видов по фенофазам: вегетации, цветения и плодоношения. При этом контрольная группа исследуемых растений была взята с горы Арагац (3250 м), другая—с альпинария Ботанического института АН АрмССР (1200 м), расположенного в зоне предгорной каме-

нистой полупустыни. В последнем случае растения ежегодно поливались дождеванием два раза, в утренние и вечерние часы, тогда как арагацкие экземпляры пользовались лишь атмосферными осадками.

В качестве объектов были взяты следующие виды: кисличник пружинистый (*Oxuria elatior* R. Br.), трехреберник приснежный (*Tripleurospermum subnivale* Pobed.), котовник коротколистный (*Nepeta brevifolia* C. A. M.), одуванчик (*Taraxacum stevenii* D. C.) и дороникум продолговатолистный (*Doronicum oblongifolium* D. C.).

Для проведения анализов с подопытных растений были взяты листья, которые фиксировались паром в аппарате Коха. Результаты анализов, являющиеся средними из 4-х определений, изображены в виде кривых. В первой из них (рис. 1) иллюстрируется суточный ход измене-

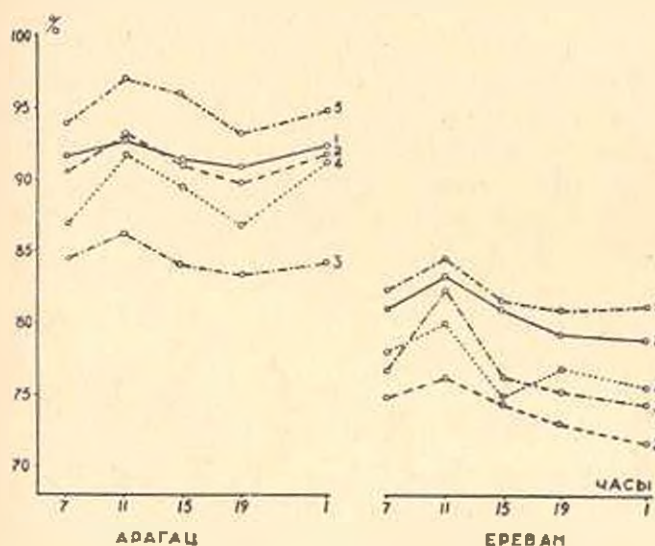


Рис. 1. Суточный ход изменения содержания белкового азота в листьях вегетирующих растений (в %, от общего азота): 1 — кисличник; 2 — трехреберник; 3 — котовник; 4 — одуванчик; 5 — дороникум.

ния содержания белкового азота в листьях вегетирующих растений. Количество этой формы азота, как наглядно видно, значительно больше у арагацских экземпляров, что свидетельствует о благоприятности высокогорных условий для образования и накопления белков как в процессе фотосинтеза, так и в ночные часы. Высокое содержание белкового азота в листьях альпийских растений установлено и другими авторами [4—6, 14—15].

Образование белков в листьях в ходе фотосинтеза установлено впервые В. В. Сапожниковым [17—18]. В дальнейшем с применением радиоактивного изотопа этот интересный факт подтвержден целым рядом исследователей [1—2, 13]. Было показано также, что в отличие от длинноволновых ультрафиолетовые лучи больше всего способствуют синтезу белков [9—7, 9—21]. Этим именно следует частично объяснить нали-

ние повышенного содержания белкового азота у растений высокогорий, где естественный свет богат коротковолновыми лучами.

Увеличение содержания белкового азота в ночные часы убеждает нас в существовании и другого фактора, способствующего синтезу белков. Это, по всей вероятности, пониженная ночная температура, механизм воздействия которой в данном процессе пока трудно объяснить.

Приведенные кривые одновременно показывают, что суточный ход изменения белкового азота существенно отличается у арагацских и ереванских индивидов. Максимальное содержание этой формы азота у тех и других обнаруживается в 11 часов дня, однако дальнейшее количественное изменение осуществляется различно. У ереванских растений убыль белкового азота протекает до часу ночи, у арагацских—до 19 часов. Эта тенденция, свойственная ереванским индивидам, как мы увидим в дальнейшем, проявляется во всех фенофазах развития.

Объяснение этого факта, по-видимому, следует искать в экологических особенностях полупустынной зоны. Вследствие повышенной температуры и быстрого наступления сухости в полуденные и вечерние часы летних месяцев подавляется синтез белков и усиливается их гидролиз, растворимые продукты которого существенно повышают содержание связанной воды в клетках листьев. Последнее было показано нами в другой серии опытов.

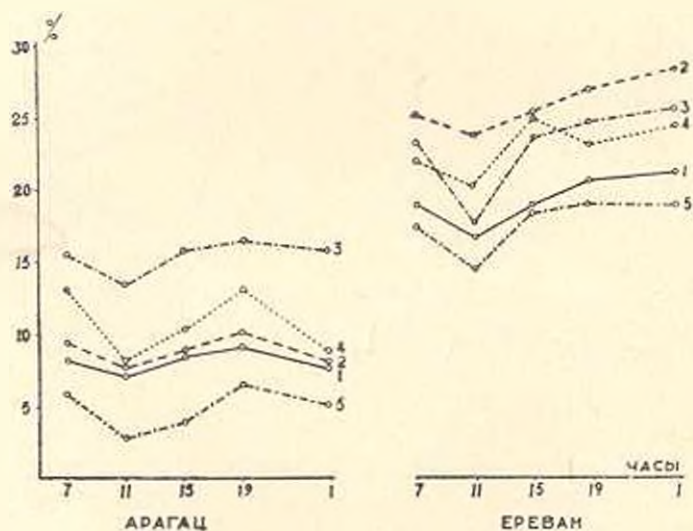


Рис. 2. Суточный ход изменения содержания небелкового азота в листьях вегетирующих растений. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Диаметрально противоположным является суточный ход изменения небелкового азота (рис. 2), что и следовало ожидать. Количество этой формы азота гораздо больше в листьях ереванских представителей, но его содержание все еще остается ниже белкового азота. Разница в содержании белкового и небелкового азота у арагацских растений несравненно больше. Так, например, содержание белко-

вого азота у последней группы растений колеблется в пределах 85—97% от общего азота, а небелкового 5—16, в то время как для ереванских растений колебания наблюдаются в пределах 78—80% и 17—27%. Этот факт вновь свидетельствует о том, что высокогорные условия способствуют интенсивному синтезу белков. С наступлением фазы цветения существенно изменяется характер суточной динамики содержания указанных форм азота в листьях. Содержание белкового азота (рис. 3) подвергается, с первого взгляда, совершенно необъяснимым изменениям в утренние часы. Начиная с 7 утра до 11 часов оно прогрессивно уменьшается, затем увеличивается до 15 или 19 часов и позднее вновь падает. Такое своеобразное колебание содержания белкового азота коррелируется с энергичным ростом цветков, происходящим у высокогорных растений в дневные часы. Формирование цветков в этих условиях обычно осуществляется примерно за 10—16 дней, что связано с расходом соответственного количества ассимилятов, в том числе и азотистых соединений.

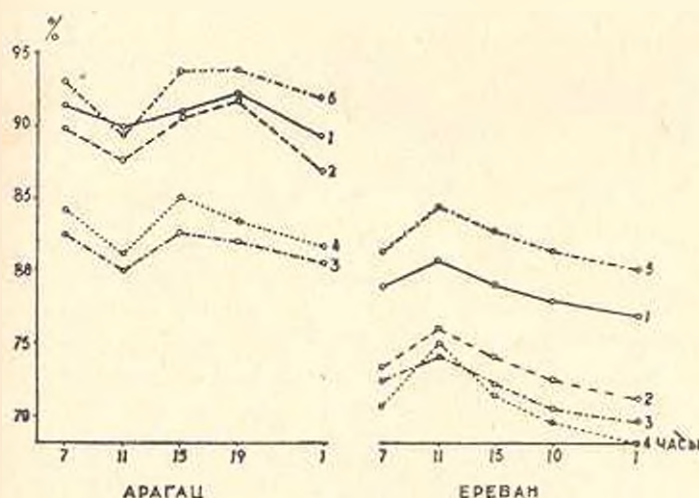


Рис. 3. Суточный ход изменения содержания белкового азота в листьях цветущих растений. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Этим, видимо, объясняется усиление гидролиза белков в листьях в утренние часы и перемещение их растворимых продуктов в растущие цветки, что продолжается до 15 или 19 часов (рис. 4). Следует также иметь в виду, что эти часы дня являются благоприятными в отношении водного режима растений для процессов роста. Вторая половина дня характеризуется более повышенной сухостью как воздуха, так и поверхностного слоя почвы.

Своеобразие суточного ритма роста высокогорных представителей по сравнению с растениями тех же видов, произрастающих в низменных зонах, показана целым рядом исследователей Е. Г. Кириллова и М. М. Тюрина [12], следя за ходом развития 4-х видов растений, произ-

растающих на Памире, установили, что их рост приурочивается, главным образом, к периоду от 8 до 12 часов дня, после чего постепенно подавляется.

У тропических растений, наоборот, по данным Шимпера и Фабера [23], рост происходит ночью. С другой стороны, установлено, что с наступлением генеративной фазы развития у травянистых растений усили-

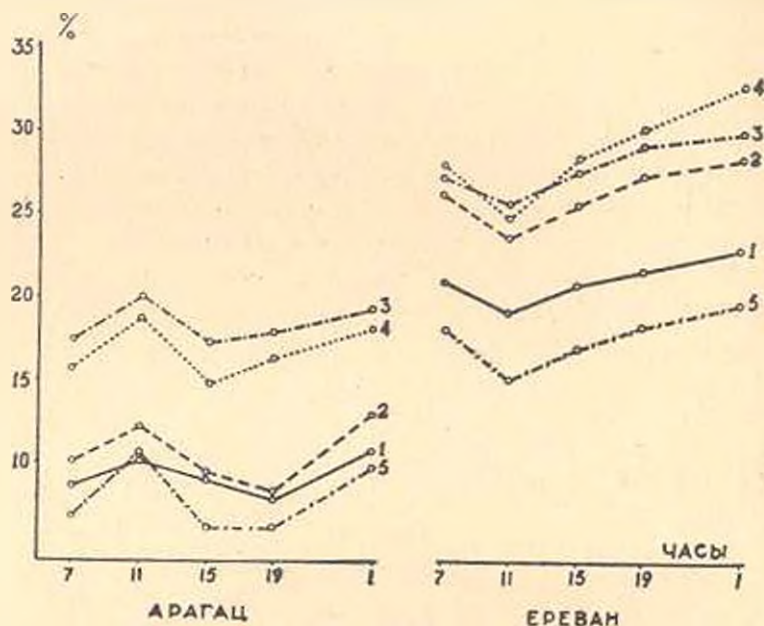


Рис. 4. Суточный ход содержания небелкового азота в листьях цветущих растений. Обозначения те же, что и на рис. 1.

вается гидролитическое действие ферментов листьев, приводящее к образованию большого количества растворимых компонентов, которые передвигаются к формирующимся бутонам и цветкам [11, 16, 19—23]. В этот период онтогенеза заметно уменьшается и сухой вес единицы площади листьев и усиливается отток ассимилятов из последних к цветкам [10]. Все эти данные убеждают нас в том, что убыль белкового азота и рост небелкового в листьях подопытных растений в утренние часы связаны с усилением ферментативного гидролиза и передачей образовавшихся метаболитов к энергично формирующимся цветкам.

Приведенные кривые характерны еще и тем, что наглядно показывают значительное увеличение белкового азота в листьях арагацских растений в темновом периоде суток, начиная от часа ночи до 7-ми утра. Это увеличение почти равноценно дневному накоплению белкового азота, осуществляющемуся в ходе фотосинтеза, начиная с 11 до 15 или 19 часов. Кривые, характеризующие дневной ход изменения этой формы азота, у ереванских индивидов совершенно иные. Увеличение содержания белков происходит до 11 часов утра, после чего наблюдается их убыль до часу ночи. Решающим условием для такого своеобразного хода изменения содержания белкового азота, видимо, является наступление сухости воздуха и почвы после 11 часов дня. В качестве приспособ-

бительной реакции усиливается гидролитическая направленность протеаз, в силу чего листья обогащаются растворимыми продуктами, в том числе и сахарами, вызывающими увеличение концентрации клеточного сока, следовательно, и повышение водоудерживающей способности листьев. Рост же цветков в условиях Еревана, в отличие от растений, произрастающих на г. Арагац, осуществляется в ночные часы, когда температурные условия более благоприятные и колеблются в пределах $16-18^{\circ}\text{C}$.

Подобная ритмика количественного изменения различных форм азота обнаружена Ньючером и др. [22]. Им экспериментально установлено уменьшение белкового азота в утренние часы и увеличение—в ночные. В отношении содержания растворимого азота наблюдалась противоположная картина. Несколько иные данные были получены в исследованиях С. М. Вартапетяна и Ш. Ф. Онохиной [3], проведенных с листьями черники и кипрея, произрастающих в условиях полярного круга, при круглосуточном освещении. Выяснено, что количество небелковой фракции азота возрастает в течение дня, в то время как белковый азот увеличивается в вечерние и ночные часы.

Для суточной динамики количественного изменения различных форм азота в фазе плодоношения получены данные, аналогичные фазе цветения (рис 5 и 6). Разница проявилась лишь в том, что общее содер-

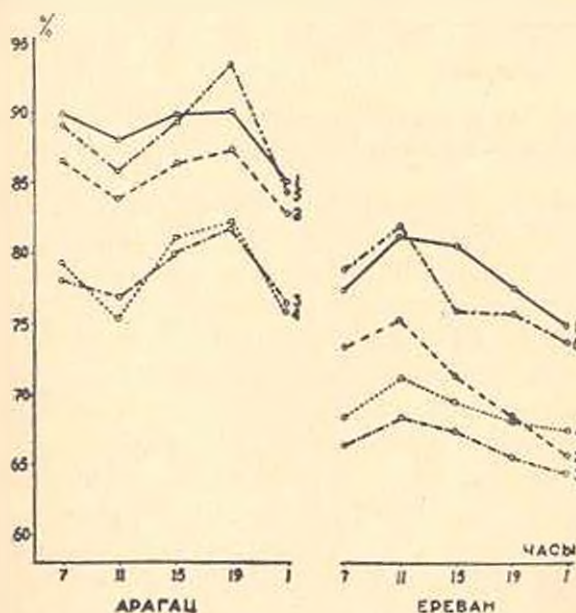


Рис. 5. Суточный ход содержания белкового азота в листьях плодоносящих растений. Обозначения те же, что и на рис. 1.

жание белкового азота в листьях всех опытных растений оказалось чуть ниже. Как правило, начиная с фазы вегетации происходит постепенное уменьшение белкового и небелкового азота в листьях, что видно из дан-

ных, приведенных в таблице. Ход количественного изменения общего азота по фазам в листьях альпийских растений менее энергичный, чем в таковых у ереванских особей. Эта тенденция более рельефно проявляется в отношении небелкового азота. По всей вероятности, тут решающее значение имеет обильность цветения и плодоношения. У расте-

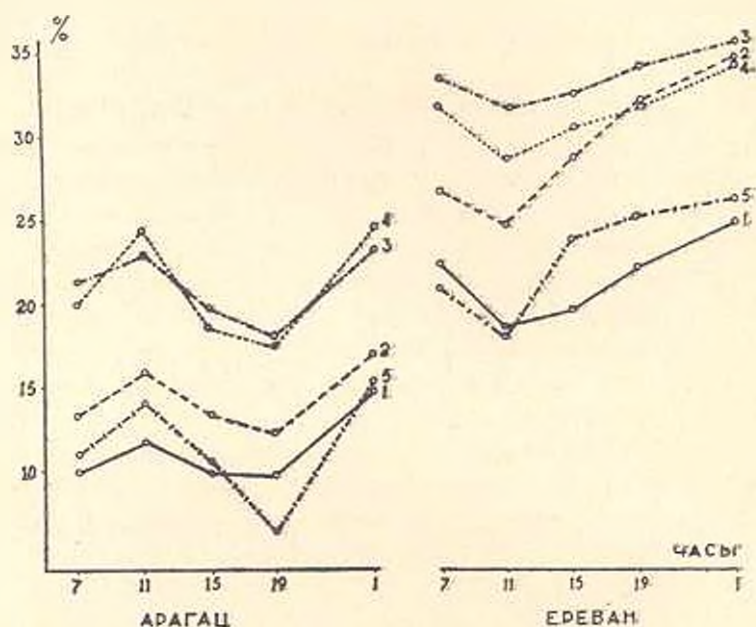


Рис. 6. Суточная динамика содержания небелкового азота в листьях плодоносящих растений. Обозначения те же, что и на рис. 1.

ний, произрастающих в Ереване, этот процесс осуществляется более бурно и требует более энергичного притока ассимилятов, в том числе и азотистых соединений, к растущим цветочным зачаткам.

Резюмируя полученные нами данные по суточной ритмике изменения различных форм азота в листьях одних и тех же альпийских растений, произрастающих в условиях высокогорья и низменности, мы прежде всего выявили высокое содержание белков в листьях растений, обитающих в высокогорной зоне. Общее содержание белков в листьях указанных растений даже в часы с наименьшим их количеством гораздо выше, чем у ереванских особей. Объяснение этого факта, как нам кажется, следует искать не только в положительном воздействии ультрафиолетовых лучей, которыми богат свет высокогорий. Второй существенной причиной высокого содержания белков в листьях альпийских растений является слабый рост последних, связанный с ночной пониженной температурой, зачастую опускающейся ниже нуля и высокой интенсивностью света, главным образом, коротковолнового. Ограниченный рост растений при интенсивном синтезе в листьях разнообразных ассимилятов и белков приводит к повышению содержания последних. Следовательно, неблагоприятные факторы высокогорья через ослабление роста способ-

Таблица 1

Содержание различных форм азота в листьях некоторых альпийских растений на разных фазах развития (в процентах на сухой вес)

Название растений	Место произрастания	Вегетация			Цветение			Плодоношение			Содерж. белк. азота от общего в %		
		общий	белковый	небелковый	общий	белковый	небелковый	общий	белковый	небелковый	вегетация	цветение	плодоношение
Кисличник	Арагац Ереван	4,22	3,87	0,35	3,40	3,11	0,29	3,03	2,70	0,33	91,7	91,5	89,1
		3,69	2,99	0,70	2,53	2,00	0,53	2,00	1,55	0,45	81,0	79,1	77,5
Ромашка	Арагац Ереван	3,21	2,91	0,30	2,47	2,22	0,25	2,10	1,82	0,28	90,7	89,9	86,7
		2,50	1,87	0,63	1,70	1,25	0,45	1,50	1,10	0,40	74,8	73,5	73,3
Котовник	Арагац Ереван	3,55	3,00	0,55	2,91	2,40	0,51	2,53	1,99	0,54	84,5	82,4	78,7
		3,01	2,31	0,70	2,37	1,72	0,65	1,73	1,15	0,58	76,7	72,6	66,5
Одуванчик	Арагац Ереван	3,02	2,60	0,42	2,22	1,87	0,35	1,98	1,58	0,40	86,1	84,2	79,8
		3,00	2,34	0,66	1,99	1,41	0,58	1,64	1,12	0,52	78,0	70,9	68,3
Дороникум	Арагац Ереван	3,07	2,89	0,18	2,20	2,05	0,15	1,57	1,40	0,17	94,1	93,2	89,2
		3,06	2,52	0,54	2,17	1,77	0,40	1,34	1,06	0,28	82,4	81,6	79,1

ствуют увеличению содержания белков и ассимилятов, в первую очередь в листьях, и тем самым повышают их выносливость к неблагоприятным факторам среды.

В ы в о д ы

1. Альпийские растения, обладая высокой пластичностью по отношению к суточной и сезонной ритмике колебания температуры среды в условиях высокогорий, проявляют столь же повышенную приспособляемость в низменных жарких условиях. Ее физиологическим выражением у одних и тех же растений может являться повышенное содержание белкового азота в листьях высокогорных индивидов, пониженное — у низменных.

2. Повышенный уровень содержания белков в листьях вегетирующих растений в условиях высокогорий обнаруживается в утренние и ночные часы, а у цветущих и плодоносящих растений — в ночные и вечерние. У растений, произрастающих в Ереванском ботаническом саду, характерно лишь наличие одного максимума содержания белкового азота, приуроченного к утренним часам.

3. Увеличение белкового азота в листьях растений, произрастающих в высокогорьях, следует рассматривать как приспособительную реакцию, направленную к повышению их холодоустойчивости.

4. По мере прохождения последовательных фаз фенофаза содержание белкового азота в листьях постепенно уменьшается. При этом указанная

убыль у ереванских особей происходит более энергично, чем у арагацских, что связано с обильностью их цветения и плодоношения.

Ботанический институт
АН АрмССР

Поступило 5.IV 1966 г.

Վ. Ն. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Ա. Գ. ԴԱՍԳԱՐՅԱՆ

**ՏԱՐԲԵՐ ԲԱՐՉՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐՈՒՄ ԱՆՈՂ ԱԼՊԻԱԿԱՆ ԲՈՒՅՍՆԵՐԻ ՏՆՐԵՎՆԵՐՈՒՄ
ՕՐՎԱ ԸՆԹԱՑՐՈՒՄ ՍՊԻՏԱԿՈՒՑԱՅԻՆ ԱՉՈՏԻ ՊԱՐՈՒՆԱԿՈՒԹՅԱՆ
ՓՈՓՈԽՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ**

Ա մ փ ո փ ո Վ

1962 և 1963 թվականների վեգետացիոն սեզոնների ընթացքում հեղինակները փորձել են ուսումնասիրել Արագած լեռան հարավային լանջի (3250 մ) և երևանի բուսարանական այգու (1200 մ) պայմաններում աճող մի շարք ալպիական բույսերի տերևներում օրվա ընթացքում ազդաի տարբեր ձևերի պարունակության փոփոխությունը:

Բիրոյիմիական անալիզների արդյունքները ցույց են տվել, որ Արագածում աճող բույսերի տերևները տվելի հարուստ են սպիտակուցային ազոտով: Ազոտի այդ ձևը բարձրլեռնային դոսում աճող բույսերի վեգետացիայի փուլում համեմատաբար զգալի է առավելության և դիչերվա ժամերին, իսկ ծաղկող ու պաղակալող բույսերի տերևներում՝ երկնայան և գիշերվա ժամերին: Մյուս կողմից էլ ցույց է տրված, որ ֆենոֆազերի անցման զուգահեռ սպիտակուցային ազոտի քանակի նվազումը շատ արագ է ընթանում երևանի բուսարանական այգում աճող բույսերի տերևներում:

Սպիտակուցային ազոտի զգալի պարունակությունը Արագածում աճող բույսերի մոտ հեղինակները դիտում են որպես հարմարողական ռեակցիա, ուղղված երանց ցրտադիմացկունության բարձրացման:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Андреева Т. Ф. ДАН СССР, т. 102, 165, 1955.
2. Андреева Т. Ф. и Плышневская Е. Г. ДАН СССР, т. 87, № 2, 1952.
3. Вартанпетян С. М. и Онохина Т. Ф. ДАН СССР, т. 145, 6, 1962.
4. Гребинский С. О. ДАН СССР, т. XXIV, 5, 1939.
5. Гребинский С. О. Биохимия, т. 6, в. 4—5, 1941а.
6. Гребинский С. О. ДАН СССР, т. 32, 4, 1941б.
7. Гребинский С. О. Успехи современной биологии, т. 18, в. 2, 1944.
8. Заленский О. В. Ботанический журнал, 4, т. 34, 1949.
9. Зайцева М. Г. Изв. отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, в. III, 1953.
10. Казарян В. О. ДАН Арм. ССР, т. 9, 5, 1948.
11. Казарян В. О. Стабильность развития и старения однолетних растений, Ереван, 1952.
12. Кириллова Е. Г. и Тюрина М. М. Проблемы ботаники, в. VII, 1965.
13. Ничипорович А. А. Тр. ин-та физиол. растений АН СССР, т. 8, в. 1, 1953.
14. Рейнус Р. М. Сообщения Тадж. ФАН СССР, в XXXI, 1951.
15. Рейнус Р. М. Тр. Бот. ин-та АН Тадж. ССР, т. XVIII, 1962.
16. Рубин Б. А. и Лутикова О. Т. ДАН СССР, т. 27, 1, 1941.

17. Сапожников В. В. Образование углеводов в листьях и передвижение их по растению. М., 1890.
18. Сапожников В. В. Белки и углеводы зеленых листьев, как продукты ассимиляции. Томск, 1894.
19. Спесакин Н. М. и Кобякова А. Биохимия, 7, 6, в. 1, 1941.
20. Смирнов А. Табаководение, Краснодар, 1933.
21. Popp H. B. Amer. Journ. of Botany, v. 15, 10, 1926.
22. Puchot O. W., Leavenworth C. S., Ginter W. D., Vickery H. B. Plant. Physiol., 22, 1947.
23. Schimper A. F. W. и P. C. Faber. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage Bd. 1 Jena, 1935.