

УДК 581.12

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Академик АН Армянской ССР В. О. Казарян, Г. В. Михаелян

**О суточной динамике азотного обмена в листьях древесных,
кустарниковых и травянистых растений**

(Представлено 2/XII 1985)

Суточная периодичность синтеза и накопления азотистых веществ в листьях привлекала внимание исследователей с давних времен. Однако до сих пор на этот счет нет единого мнения в связи с разноречивостью имеющихся данных (¹⁻³). Имеющиеся в литературе работы проводились на различных объектах и не преследовали цели изучения азотного обмена в эволюционном аспекте. Исследования А. В. Благовещенского (⁴), проведенные на семенах растений различных семейств, показали, что каждый вид может быть охарактеризован средней величиной содержания азота в семенах. При этом эта величина не зависит от непосредственно действующей на растение окружающей среды и связана с историческими условиями, эволюцией растения и его происхождением.

Исходя из того, что эволюция основных жизненных форм растений шла в направлении интенсификации жизнедеятельности, усиления корне-листового обмена (⁵), мы вправе допустить, что суточная амплитуда синтеза и транспорта ассимилятов из листьев травянистых форм должна быть гораздо больше, чем у кустарников или деревьев.

Это предположение в отношении количественного изменения форм азота в листьях в различные часы суток экспериментально проверено нами в 1984—1985 гг. у представителей указанных жизненных форм растений.

Объектом исследования служили растения из семейства Rosaceae, где имеются все переходные формы от древесного типа к травянистому. Растения выращивали в условиях Ереванского ботанического сада в глиняных вазонах. После достижения примерно одинаковой вегетативной мощности и высоты были взяты пробы для анализов. Все растения были взяты на первом году жизни. Из древесных были взяты следующие виды: яблоня обыкновенная (*Malus domestica* Borkh), черемуха обыкновенная (*Padus racemosa* (Lam) Gilib), вишня магалебская (*Cerasus mahaleb* (L.) Mill), слива домашняя (*Prunus domestica* L.), груша обыкновенная (*Pyrus communis* L.). Из кустарников: таволга Вангутта (*Spiraea vanhouttei* (Briot) Zbl.), шиповник обыкновенный (*Rosa canina* L.), пузыреплодник калинолистный (*Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim), ожина (*Rubus caesius* L.). Из травянистых: земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), черноголовник многобрачный (*Poterium*

polygamum Waldst. et. Kit), манжетка Гроссгейма (*Alchemilla grossheimii* Vur.), лапчатка прямая (*Potentilla recta* L.). Опыты проводили на зафиксированном листовом материале. Пробы были взяты в 6, 12, 18 и 0 ч суток. Определение форм азота проводили по методу Кельдаля (⁶). Содержание аминокислот — методом хроматографии на бумаге (⁷). Данные подвергали дисперсионному анализу по Д. А. Доспехову (⁸).

Содержание различных форм азота в листьях в различные часы суток (рис. 1) существенно колеблется у всех опытных растений. У

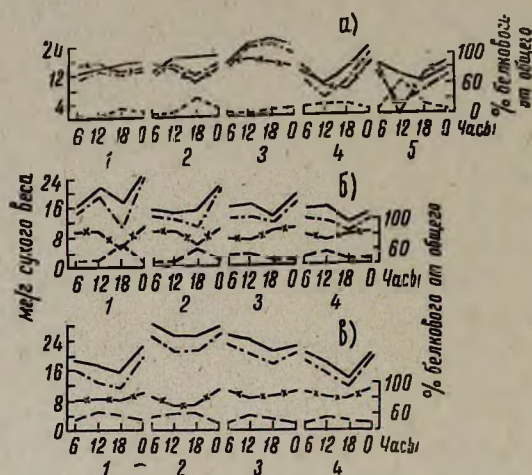


Рис. 1. Суточный ход количественного изменения форм азота в листьях древесных, кустарниковых и травянистых растений: —общий, —белковый; —небелковый —х—% белкового от общего. а: 1—слива, 2—черемуха, 3—яблоня, 4—вишня, 5—груша; б: 1—иповник, 2—пузыреплодник, 3—таволга, 4—ожина; в: 1—черноголовник, 2—лапчатка, 3—манжетка, 4—земляника

всех исследованных объектов колебания белкового азота ($HC_{05} = 1,96$ мг/г сух. веса, $F_{\phi} = 40,07$, $F_{05} = 3,23$) идентичны колебаниям содержания общего азота ($HC_{05} = 2,36$ мг/г сух. веса, $F_{\phi} = 5,02$, $F_{05} = 3,23$). При этом максимумы и минимумы колебания общего и белкового азота в основном приходятся на одни и те же часы. Однотипность этих колебаний, как отмечает Размаев (¹), свидетельствует, по-видимому, о немедленной транспортировке продуктов распада белков из мест их образования. Максимальное содержание общего и белкового азота приходится на ночное время. В отношении интенсивности включения азота в белковую фракцию следует указать, что кривая этого показателя идентична кривой изменения белкового азота. Как правило у всех жизненных форм уменьшение количества белкового азота сопровождается соответствующим увеличением небелковой формы. При этом содержание последней ($HC_{05} = 0,96$ мг/г сух. веса, $F_{\phi} = 15,12$, $F_{05} = 5,23$) также подвержено значительным колебаниям в течение суток. Несмотря на то, что для всех жизненных

форм максимальное содержание небелкового азота приходится на 12 или 18 ч, минимальное — на 6 или 0 ч суток, у всех объектов наблюдаются некоторые присущие им особенности накопления и оттока азотистых веществ. У вишни и груши обнаружены идентичные кривые суточной динамики общего и белкового азота. У сливы и черемухи содержание общего азота в листьях с 6 по 0 ч нарастает, в то время как белковый азот с 12 по 18 ч уменьшается и вновь возрастает в 0 ч. Среди древесных объектов исключение составляет яблоня, у которой содержание общего и белкового азота в 0 ч понижается.

Суточный ход изменения азотистых веществ у кустарников проходит несколько иначе: содержание общего азота у шиповника, таволги и ожины выражается двувершинной кривой с максимумами в 12 и 0 ч. У пузыреплодника с 6 по 18 ч идет уменьшение белковой фракции, затем наблюдается дальнейшее ее возрастание до 0 ч. Как правило, у всех кустарниковых форм ход синтеза белка усиливается с 18 ч. Об этом свидетельствует и процент белкового азота от общего. Так же как и у кустарников, у травянистых форм количество общего и белкового азота уменьшается в дневные часы и достигает максимума в ночное время. Следует отметить при этом, что у травянистых форм перемещение азотистых веществ из листьев днем осуществляется более интенсивно, в то время как у древесных форм в указанное время или не наблюдается перемещение, или же его активность менее выражена.

Более наглядно различия между жизненными формами демонстрируют «средние» кривые (рис. 2). Примечательно прежде всего то, что

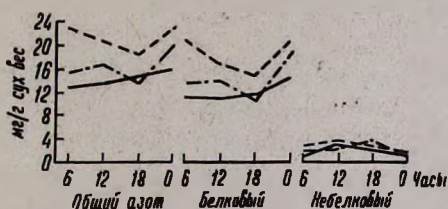


Рис. 2. Кривые по средним данным суточного хода изменения форм азота в листьях древесных (—), кустарниковых (— —) и травянистых (— — —) растений

количество исследуемых форм азота в листьях во все часы суток у травянистых форм гораздо больше, чем у деревьев. Кустарники занимают промежуточное положение.

Аналогичные различия обнаружены нами и в содержании свободных аминокислот в листьях (рис. 3). Изучение суточной динамики содержания этих соединений показало, что исследуемые объекты не различаются по характеру кривых содержания аминокислот. В листьях всех видов наблюдается одновершинный ход кривых. У всех растений количество аминокислот возрастает днем. При этом в каждой жизненной форме встречаются виды с максимумом содержания аминокислот в листьях в 12 (слива, груша, ожина, шиповник, черноголовник, манжет-

ка) или 18ч (черемуха, яблоня, вишня, пузыреплодник, таволга, земляника, лапчатка). У всех подопытных объектов обнаружены количественные различия, что хорошо видно на «средних» кривых (рис. 4).

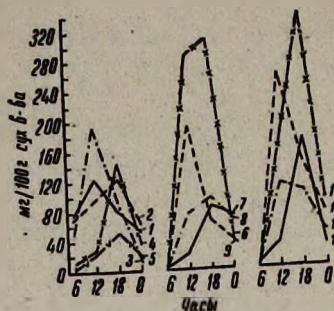


Рис. 3. Суточный ход количественного изменения аминокислот в листьях древесных, кустарниковых и травянистых растений: 1—слива, 2—черемуха; 3—яблоня; 4—вишня; 5—груша; 6—шиповник; 7—пузыреплодник; 8—таволга; 9—ожина; 10—черноголовник; 11—лапчатка; 12—манжетка; 13—земляника

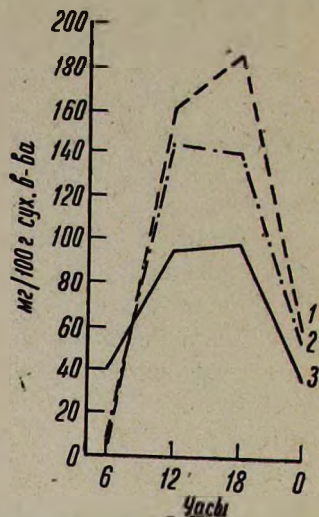


Рис. 5. Кривые (по средним данным) суточного хода количественного изменения аминокислот в листьях травянистых (1), кустарниковых (2) и древесных (3) растений

Наибольшее количество аминокислот ($\text{HCP}_{05}=45,26$ мг/100 г сух. веса, $F_{\phi}=14,82$, $F_{05}=3,23$) выявлено у травянистых форм, наименьшее у древесных.

Таким образом приведенные данные показывают, что в процессе длительной эволюции основных жизненных форм розоцветных происходили глубокие изменения в активности азотного обмена листьев в течение суток. При этом эволюционные преобразования растений, сопровождающиеся сокращением корне-листового расстояния и повышением уровня функциональной связи между листьями и корнями, привели к активации азотного обмена в листьях. Это выражалось в том, что у эволюционно более продвинутых форм (травянистых) выработалась способность к энергичному суточному поглощению и к наибольшему дневному синтезу белков и аминокислот в листьях и к более активной передаче их другим органам. В данном случае общая активность синтетической деятельности листьев травянистых форм следует рассматривать как один из физиологических показателей эволюционной их продвинутости по сравнению с кустарниками и древесными формами.

Институт ботаники
Академии наук Армянской ССР

Մառային, թփային և խոտային բույսերի տերևներում
ազոտային նյութափոխանակության մասին

Վերցված է Վարդազգիների ընտանիքին պատկանող 5 ծառային և 4-ական թփային և խոտային միևնույն հզորության և բարձրության բույսեր 0,6, 12 և 18 ժամերի տերևներում որոշվել է ազոտի տարբեր ձևերի պարունակությունը: Ցույց է տրված, որ էվոլյուցիայի ընթացքում ծառերից դեպի խոտային ձևերը ակտիվանում է օրվա ընթացքում բույսերի կողմից ազոտի կլանումը և նյութափոխանակությունը տերևներում:

Նզրակացություն է արվում այն մասին, որ խոտային ձևերի սինթետիկ գործունեության ընդհանուր ակտիվությունը պետք է դիտել որպես նրանց էվոլյուցիոն առաջխաղացման ֆիզիոլոգիական ցուցանիշներից մեկը թփերի կամ ծառերի համեմատությամբ:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Գ Ր Ա Կ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

- ¹ И. И. Размаев, Физиология растений, т. 14, в. 3 (1967). ² А. М. Алексеев, Н. А. Гусев, Т. М. Белкович, Изв. Казанского филиала АН СССР. Сер. биол. наук, в. 8 (1963). ³ С. М. Вартапетян, Ш. Ф. Онохина, ДАН СССР, т. 145, № 6 (1962). ⁴ А. В. Благовещенский, Биохимическая эволюция цветковых растений, Наука, М., 1966. ⁵ В. О. Казарян, Старение высших растений, Наука, М., 1969. ⁶ А. Н. Белозерский, Н. И. Проскуряков, Практическое руководство по биохимии растений, Советская наука, М., 1951. ⁷ Л. С. Маркосян, Изв. АН АрмССР. Сер. биол. и с.-х. наук, т. II, в. 2 (1958). ⁸ Б. А. Доспехов, Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных, Колос, М., 1972.