

В. О. КАЗАРЯН и А. А. ЧИЛИНГАРЯН

О ВЛИЯНИИ ОБРЕЗКИ НА СКОРОСТЬ ИЗМЕНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИСТЬЕВ ТОПОЛЯ

Непосредственное и основное влияние обрезки надземных органов растений проявляется в изменении общей массы активных корней и поверхности листьев в пользу первых. Но поскольку функциональная активность листьев определяется главным образом поглотительной и метаболической деятельностью корней [1—4], то обрезка надземных органов оказывает весьма положительное влияние на интенсификацию процессов жизнедеятельности листьев и растения в целом. Улучшается водный режим [5—6], повышается фотосинтетическая активность [7—10 и др.], нарастает количество хлорофилла и ослабляется прочность его связи с белком [4] и пр.

В перечисленных выше исследованиях различные физиологические показатели листьев определялись по истечении длительного срока (вплоть до 1—2 лет) после обрезки, хотя известно, что последняя вызывает непосредственное увеличение корнеобеспеченности листьев в период активного роста. Это приводит к повышению жизнедеятельности растений. Проведенные нами опыты с сосной обыкновенной [11] показали, что эффект обрезки (или удаление части листьев) проявляется уже через два часа после этой операции. Данный факт дает основание полагать, что активация жизнедеятельности листьев обусловлена улучшением их снабжения водой, минеральными элементами, а самое главное—разнообразными метаболитами.

Однако, если в первые дни после обрезки листья снабжаются пасокой обильно, то в дальнейшем, в связи с сокращением общей листовой поверхности, коррелятивно ослабляется поступление в корни листовых ассимилятов. Действительно, экспериментально установлено, что восстановление прежнего уровня корне-лиственной функциональной корреляции после обрезки осуществляется, с одной стороны, ослаблением жизнедеятельности корневой системы, с другой—усилением роста и функциональной активности листьев [4]. Однако энергия восстановления указанной корреляции должна зависеть от различных внешних и внутренних факторов. Из внутренних, несомненно, важным является глубина проводимой обрезки, видовые особенности растения, его возраст, корне-листовое расстояние и т. д. В настоящем сообщении приведены данные о влиянии глубины обрезки на скорость изменения некоторых физиологических показателей 10-летних растений тополя Шинкина.

Два из подобранных нами для опыта деревьев были оставлены в качестве контроля, а у четырех деревьев, попарно взятых, путем обрезки удалялось соответственно примерно 25% и 50% общего числа листьев. Первая проба листьев одного и того же яруса для анализов была взята от контрольных деревьев в день обрезки, а остальные пробы—спустя

2, 6 и 12 дней, но со всех опытных деревьев. Одновременно с взятием проб производились определения активности фотосинтеза у листьев тех же ярусов контрольных и опытных растений. Повторность всех определений была четырехкратная. Определялись интенсивность фотосинтеза по методике Чатского и Славика [12], содержание хлорофилла в листьях по спектрофотометру [13], содержание различных форм воды по Маринчику [14], общего и белкового азота микрометодом Кель-Далья [15] и углеводов микрометодом Хагедорн Пенсена по схеме Кизеля [16].

Приведенные в табл. 1 данные активности фотосинтеза в связи с обрезкой различной глубины наглядно показывают, что интенсификация фотосинтеза связана, с одной стороны, с глубиной обрезки, с другой—

Таблица 1

Динамика активности фотосинтеза у тополей Шишкина
по различным срокам после проведения обрезки

Варианты	Фотосинтез в $\text{м}_2\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{час}$			
	перед обрезкой	после обрезки спустя		
		2 дня	6 дней	12 дней
Контрольные деревья	4,72	4,62	4,75	4,72
Обрезка 25% побегов	4,72	7,63	7,68	6,13
Обрезка 50% побегов	4,72	9,12	9,13	7,88

со сроками определения. Наибольшая активация ассимиляции двуокиси углерода листьями наблюдается на второй день после обрезки. Этот уровень фотосинтеза сохраняется до 6-го дня, после чего наблюдается некоторое ослабление. Это обстоятельство свидетельствует о том, что корневая система сохраняет общий уровень жизнедеятельности довольно длительное время и при наличии меньшей листовой поверхности.

Интересными оказались также данные о влиянии глубины обрезки на активацию фотосинтеза. При удалении 25% листьев фотосинтез на второй день после обрезки повышался в 1,6 раза, а при удалении 50% листьев—в 2 раза. Этот факт свидетельствует о более высокой потенциальной способности растений ассимилировать углекислоту, чем мы констатируем в обычных исследованиях. Отсюда мы вправе логически заключить, что растение, формируя большее количество листьев, не в состоянии обеспечить высокую их фотосинтетическую активность. Вместе с тем мы располагаем данными, подтверждающими существенную роль корневой системы в обеспечении активной жизнедеятельности листьев, в том числе фотосинтеза [16—18]. Следовательно, корреляция массы и функциональной активности листьев и корней не столь совершенна, как следовало ожидать исходя из принципа целостности растительного организма. Вероятно, процесс листообразования протекает более активно, чем корнеобразование, но функциональная деятельность листьев отстает от таковой у корней. В этом мы должны видеть лишь проявление приспособительной реакции, имея в виду, что парастание числа листьев является единственным условием обеспечения синтеза органических соединений для роста, в том числе образования корней. Кроме того, листья эту основную функцию выполняют лишь в светлом периоде суток, к тому же в неодинаковых условиях освещения (в полдень сильного, утром и вечером слабого), тогда как корни функционируют целые сутки, но с некоторой ритмикой [19—21] и др.].

Оказались весьма интересными и данные, касающиеся изменения содержания хлорофилла и его связи с белком в листьях опытных растений (табл. 2). Общее содержание хлорофилла изменялось по односторонней кривой как у контрольных, так и у деревьев, обрезанных на 25%. При этом максимум количества хлорофилла в одном случае обнаруживался на 2-й день после проведения обрезки, в другом—после 6-го дня обрезки. В дальнейшем его содержание уменьшается, но не так уж заметно. У растений III группы, в результате глубокой обрезки тенденция количественного изменения хлорофилла оказалась иной. Максимальное содержание констатировано на 2-й день обрезки, второй максимум—на 12-й день. В отношении изменения прочности связи хлорофилла с белковолипидным комплексом получены несколько иные данные.

Таблица 2
Изменение содержания хлорофилла и прочности его связи с белком по различным срокам после обрезки деревьев

Варианты	Дни определения	Хлорофилл в мг на 1 г сухого вещества		
		общий	извлечение 60%-ным ацетоном	извлечение ацетоном в % от общего
Контроль	Перед обрезкой	5,70	0,70	12,2
	На 2-й день после обрезки	5,84	0,73	12,5
	На 6-й день после обрезки	6,09	0,76	12,5
	На 12-й день после обрезки	5,99	0,76	12,5
Обрезка 25% побегов	Перед обрезкой	5,70	0,70	12,2
	На 2-й день после обрезки	8,47	0,97	11,5
	На 6-й день после обрезки	8,78	0,71	8,1
	На 12-й день после обрезки	7,52	0,94	12,5
Обрезка 50% побегов	Перед обрезкой	5,70	0,70	12,2
	На 2-й день после обрезки	6,96	0,70	10,1
	На 6-й день после обрезки	4,76	0,47	9,9
	На 12-й день после обрезки	5,23	0,68	13,0

При этом у растений как поверхностно, так и глубоко обрезанных наиболее слабая связь белка с хлорофиллом обнаруживается перед обрезкой, а в дальнейшем сравнительно усиливается до 6-го дня обрезки. Это, видимо, обусловлено некоторым ослаблением корневой деятельности, приводящим к ухудшению снабжения листьев минеральными веществами и разнообразными метаболитами, необходимыми для усиленного обновления хлорофилла и, следовательно, ослабления его связи с белком. Специальными опытами установлено, что упрочение связи хлорофилла с белком происходит даже при уменьшении частоты полива [17]. Причины этого, разумеется, заключаются в ослаблении поглотительной и метаболической деятельности корней.

На 12-й же день после обрезки, как видим, заметно увеличивается процент хлорофилла, извлеченного 60%-ным ацетоном, что, очевидно, является результатом энергичной мобилизации запасных ассимилятов и передачи их к корням. В силу этого повышается и функциональная их активность.

Содержание же хлорофилла, как показывают приведенные цифры, наиболее заметно увеличивается у деревьев, обрезанных на 25%, хотя этого следовало ожидать лишь у растений, подверженных глубокой обрезке. Последняя, как нам кажется, вызывая энергичное восстановление утраченных частей (отрастанием спящих почек и образованием

новых приростов), не способствовала новообразованию молекул хлорофилла в оставшихся листьях. У растений, обрезанных по 25%, вся корневая деятельность была направлена на повышение функциональной активности листьев, в том числе на усиление синтеза белков. Такая тенденция более или менее заметно проявилась у обрезанных растений до второго срока взятия проб, в дальнейшем не наблюдалась убыль содержания хлорофилла у растений как слабо, так и глубоко обрезанных.

Своеобразно изменялось содержание различных форм воды в листьях обрезанных растений (табл. 3).

Таблица 3

Изменение содержания различных форм воды в листьях растений по различным срокам после проведения обрезки

Варианты	До обрезки			На 2-й день после обрезки			На 6-й день после обрезки			На 12-й день после обрезки		
	общая	свободная	связанная	общая	свободная	связанная	общая	свободная	связанная	общая	свободная	связанная
Контроль	55,90	33,95	21,95	58,53	27,26	31,27	60,00	35,17	24,83	61,73	35,26	26,47
Обрезка 25%	"	"	"	58,57	31,59	26,99	62,02	43,45	18,57	60,84	39,83	21,01
Обрезка 50%	"	"	"	57,64	36,57	21,07	53,25	45,46	17,79	63,40	42,44	20,96

Приведенные данные убеждают нас в том, что одним из внутренних факторов активации жизнедеятельности листьев обрезанных деревьев оказалась более высокая их оводненность. Обрезка 25% длины ветвей через 2 дня привела к существенному увеличению свободной воды и уменьшению коллоидносвязанной. При этом сильнее всего изменилось содержание не общей воды, а свободной ее формы. На 2-й день после обрезки в содержании общей воды листьев контрольных растений и обрезанных на 25% не обнаруживалась разница, тогда как свободная вода у последних увеличилась на 16,8%. Соответственно уменьшалось и количество связанной воды. На 6-й день после обрезки эти различия увеличились, доходя до 23,5%. Столь же интересна дальнейшая тенденция количественного изменения свободной и связанной воды. На 12-й день определения, казалось бы, содержание свободной воды должно было еще больше увеличиться, однако выявлена обратная картина. Нарастание содержания данной формы воды в листьях обрезанных растений по сравнению с контрольными составляло 12,9%, т. е. намного меньше, чем это имело место на 6-й день определения. Аналогичная тенденция, но выраженная более рельефно, обнаружена у растений, обрезанных на 50%. Объяснение этого факта следует, как нам кажется, искать в изменениях активации функциональной корреляции между корнями и листьями.

При искусственном нарушении отношения массы корней и листьев коррелятивное восстановление последнего осуществляется прежде всего интенсификацией жизнедеятельности тех метамеров, число которых было уменьшено [1]. В данном случае усиливается передвижение из корней в надземные органы не только разнообразных метаболитов, но и запасных ассимилятов. В силу этого, даже до некоторой степени ослабляется и жизнедеятельность корней. Именно в связи с этим на 12-й день корни оказались не в состоянии обеспечить нормальное снабжение листьев водой, минеральными элементами и их метаболитами, что привело к значительному уменьшению свободной воды в листьях.

Соответственные изменения были обнаружены и в содержании общего и белкового азота в листьях опытных растений (табл. 4).

Таблица 4
Изменение содержания азота (в мг на 1 г сухого вещества) в листьях растений по различным срокам после обрезки

Варианты	До обрезки			После обрезки спустя								
				2 дня			6 дней			12 дней		
	общий	белко- вый	небел- ковый	общий	белко- вый	небел- ковый	общий	белко- вый	небел- ковый	общий	белко- вый	небел- ковый
Контроль	17,76	13,61	4,15	16,37	11,78	4,59	15,86	12,71	3,15	16,26	13,35	2,91
Обрезка 25% по- бегов	17,76	13,61	4,15	19,04	16,06	2,98	18,41	15,55	2,36	19,45	16,01	3,44
Обрезка 50% по- бегов	17,76	13,61	4,15	19,11	16,49	2,62	19,56	17,18	2,38	20,42	16,73	3,69

Прежде всего, обнаружен постепенный прирост общего азота, и это увеличение у растений, обрезанных на 50%, было больше, чем у обрезанных, на 25%. Содержание же небелкового азота в листьях тех и других вариантов оставалось почти постоянным. Это дает основание заключить, что увеличение общего азота осуществлялось в основном за счет прироста белковой его формы, что свидетельствует о повышении жизнедеятельности листьев.

Активация синтеза белков обнаружена у древесных растений в результате улучшения деятельности корней и образования придаточных корней [4]. Такие растения, в отличие от контрольных, лишенных придаточных корней, показывали к тому же интенсивный рост и фотосинтез. Такая повышенная жизнедеятельность растений, как показали специальные анализы, была обусловлена высокой поглотительной и метаболической деятельностью корневой системы в целом.

Своеобразными оказались изменения содержания углеводов в листьях опытных растений (табл. 5). Удаление части листьев вызывало

Таблица 5
Изменения содержания углеводов в листьях обрезанных растений по различным срокам после обрезки (в% на сухой вес)

Варианты	Дата взятия проб	Растворимые сахара	Нерастворимые углеводы			Общая сумма
			крахмал	гемипеллюлоза	сумма	
До обрезки	20/VIII	13,35	5,66	6,20	11,86	25,21
Контроль	22/VIII	13,60	5,84	6,73	12,67	26,27
Обрезка 25% листьев	22/VIII	13,03	6,24	7,08	13,32	26,35
Обрезка 50% листьев	22/VIII	14,40	7,18	7,98	15,16	29,56
Контроль	26/VIII	10,63	5,14	7,09	12,23	22,86
Обрезка 25%	26/VIII	10,74	6,50	7,11	13,61	24,35
Обрезка 50%	26/VIII	14,23	8,96	7,24	16,20	30,43
Контроль	1/IX	11,63	5,02	6,00	11,02	22,65
Обрезка 25% л.	1/IX	12,48	6,06	7,43	13,49	25,97
Обрезка 50% л.	1/IX	13,70	8,59	7,58	16,17	29,87

увеличение содержания в них как растворимых, так и нерастворимых углеводов. При этом начиная со 2-го дня после обрезки наблюдалось постепенное увеличение содержания углеводов в листьях с максимумом у растений с обрезкой до 50%. На 6-й день количество указанных ассимилятов в листьях контрольных растений и обрезанных на 25% заметно уменьшается и этот уровень сохраняется до 12-го дня.

Как правило, при обрезке ветвей в зависимости от сроков и ее глубины изменяется реакция растения на нарушение массы корней и листьев и активность функциональной корреляции между ними. Так, например, если обрезка производится в период бурного роста растений, то через некоторое время многие спящие почки, отрастания развиваются в листоносные метамеры и восстанавливается прежнее корне-лиственное отношение. Если же обрезка производится во второй половине вегетационного сезона, когда растения подготавливаются к зиме, то взамен развития спящих почек усиливается жизнедеятельность листьев. В это время, как показали приведенные данные, ослабляется перемещение синтезирующихся ассимилятов из листьев. Дело в том, что к концу вегетационного периода синтезирующиеся ассимиляты передвигаются к очагам их откладывания к запасающей паренхиме и коре. Однако в связи с тем, что при обрезке часть ветвей удаляется и соответственно сокращается объем запасающей паренхимы, значительно ослабляется и перемещение ассимилятов из листьев. Вследствие этого наблюдается значительное увеличение содержания углеводов в листьях. Некоторое ослабление фотосинтеза листьев на 12-й день после обрезки, видимо, связано с этим обстоятельством (табл. 1).

Обобщая полученные данные, можно сформулировать следующие основные выводы:

1. Обрезка растений различной глубины вызывает энергичную, но неравномерную активацию фотосинтеза и образования хлорофилла. Наибольшее усиление фотосинтеза имеет место при глубокой обрезке, а содержание хлорофилла — при средней обрезке.

2. Аналогично активации фотосинтеза наибольшее содержание углеводов в листьях обнаруживается при глубокой обрезке.

3. Обрезка существенно влияет на общее содержание различных форм воды и азота в листьях, вызывая увеличение количества свободной воды и белкового азота. Максимальное возрастание содержания последних отмечено при более глубокой обрезке.

ЛИТЕРАТУРА

1. Казарян В. О. и Давтян В. А. Биол. журн. Армении, 19, № 1, 1966.
2. Казарян В. О. и Давтян В. А. Биол. журн. Армении, 20, № 11, 1967.
3. Казарян В. О. и Давтян В. А. Физиол. раст., 14, 5, 1967.
4. Казарян В. О. Старение высших растений, изд. «Наука», 1969.
5. Казарян В. О. Физиол. основы онтогенеза раст., Ереван, 1959.
6. Казарян В. О. и Есаян Г. С. Изв. АН Арм. ССР, биол. науки, 14, № 2, 1961.
7. Коссович Н. Л. Лесное хоз. и лесозэксплуат., № 10, 1936.
8. Изюминский П. П. Записки Харьковск. с.-х. ин-та, 10 (47), 1955.
9. Стоев К. Д. и Лилов В. И. Физиол. раст., 3, № 2, 1956.
10. Казарян В. О., Авунджян Э. С. и Карапетян К. А. ДАН Арм. ССР, 26, № 3, 1958.
11. Казарян В. О., Давтян В. А. и Шагинян А. К. Биол. журн. Армении, 22, № 2, 1969.
12. Чатский И. и Славик Б. *Biologia plantarum*, 2(2), 1960.

13. Годнев Т. Н. Строение хлорофилла и методы его количественного определения, Минск, 1952.
14. Маринчик П. Е. В сб.: «Биол. основы орошаемого землед., изд. АН СССР, 1957.
15. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практич. руководство по биохим. раст., М., 1951.
16. Казарян В. О. и Давтян В. А. Биол. журн. Армении, 19, № 1, 1966.
17. Казарян В. О. и Давтян В. А. Биол. журн. Армении, 20, № 1, 1967.
18. Казарян В. О. и Давтян В. А. Физиол. раст., 14, 5, 1967.
19. Бюнинг Э. Ритмы физиол. процессов, М., 1961.
20. Трубецкова Д. М. Уч. запис. Моск. гос. ун-та, вып. 4 (биол.), 1935.
21. Казарян В. О., Абрамян А. А., Габриелян Г. Г. Биол. журн. Армении, 19, № 6, 1966.

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ և Ա. Ա. ԶԻՆԻԳԱՐՅԱՆ

ԷՏՄԱՆ ԱԶԳԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԲԱՐԻԵՆՈՒ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ՈՐՈՇ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՑՈՒՑԱՆԻՇՆԵՐԻ ՎՐԱ

Բույսերի վրա էտման ազդեցությունը պարզելու համար հաճախ ուսումնասիրությունները տարվել են էտումից բավականին ժամանակ (նույնիսկ մեկ-երկու տարի) անցնելուց հետո: Մինչդեռ, ինչպես ցույց են տվել որոշ աշխատանքներ, էտման ազդեցությունը բույսերի կենսագործունեության վրա ի հայտ է գալիս շատ կարճ ժամանակամիջոցում: Դա նշանակում է, որ էտումից հետո անմիջապես բարելավում է տերևների մատակարարումը արմատների նյութափոխանակության արգասիքներով, հանքային նյութերով և ջրով, տերևների արմատաապահովվածության մեծացման շնորհիվ:

Մեր բույսերի արմատատերեային կորեկացված կապի էտից հետո վերականգնումը, ինչպես ցույց են տվել հատուկ փորձերը, իրականացվում է մի կողմից արմատային սիստեմի կենսագործունեության թուլացման, մյուս կողմից էլ՝ տերևների քանակի ավելացման և ֆիզիոլոգիական ակտիվության ուժեղացման ճանապարհով: Նշված կորեկացիայի վերականգնման արագությունը, անկասկած, կապված է ինչպես բույսի տեսակային, կամ հասակային առանձնահատկությունների, այնպես էլ էտման խորության հետ: Հաշվի առնելով այս հանգամանքը, մեր կողմից էտվել են Շիշկինի բարդենու տասը տարեկան ծառերը, մի դեպքում հեռացնելով տերևների 25%, իսկ մյուս դեպքում՝ 50%-ը: Այնուհետև ուսումնասիրվել են տերևների մի շարք ֆիզիոլոգիական ցուցանիշներ էտումից 2, 6 և 12 օր հետո: Կատարված ուսումնասիրությունները հեղինակներին բերել են հետևյալ եզրակացությունների.

1. Բույսերի էտումը առաջ է բերում ֆոտոսինթեզի և քլորոֆիլի սինթեզի անհավասար ուժեղացում: Եթե ֆոտոսինթեզի ամենամեծ ակտիվությունը ի հայտ է գալիս ավելի խոր էտման դեպքում, ապա քլորոֆիլի բարձր պարունակությունը որոշվում է միջին խորության էտի պայմաններում:

2. էտման խորությունը էական ազդեցություն է թողնում նաև տերևներում ջրի և ազոտի տարբեր ձևերի պարունակության վրա: Նշված ցուցանիշների ամենաբարձր մակարդակը հայտնաբերվում է համեմատաբար խոր էտման դեպքում:

3. Տարբեր խորության էտ կատարելու դեպքում նկատվում է շաքարների անհավասար ավելացումը: Ինչպես և ֆոտոսինթեզի ակտիվությունը, շաքարների ամենաբարձր պարունակությունը նկատվում է ավելի խոր էտման դեպքում: