

В. О. Казарян, В. А. Давтян, И. А. Геворкян
А. А. Чилингарян

ИЗМЕНЕНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ЛИСТЬЕВ ПРИ УВЕЛИЧЕНИИ ИХ КОРНЕОБЕСПЕЧЕННОСТИ

Для усиления функциональной деятельности листьев, кроме агротехнических приемов, используются и фототехнические: обрезка, дефлорация, пинцировка и т.д. (1-4). В результате подобных операций изменяется отношение массы листьев к активным корням в пользу последних (5, 6), что способствует существенной активации жизнедеятельности листьев и росту растений в целом (7, 8). Повышение общей жизнедеятельности листьев, как нам кажется, не связано лишь с образованием молодых, в физиологическом отношении более активных листьев. Имеются данные и о положительном влиянии удаления молодых листьев на функционирование старых (9), что опять-таки осуществляется через увеличение корнеобеспеченности последних. Следовательно, мы вправе допустить, что сокращение числа листьев приводит к омоложению оставшихся нижележащих листьев и повышению их общей жизнедеятельности.

Для экспериментального подтверждения этого предположения были поставлены опыты с подсолнечником сорта Гигант-549, выращенным в больших сосудах Кирсанова с садовой почвой до появления 5 пар развитых листьев. После этого все растения разделялись на 4 группы, из которых первая служила контролем, а у остальных трех были оставлены соответственно одна, две и четыре пары нижних листьев, а за-

тем растения были декапитированы. У одной пары нижележащих листьев проводились определения поверхности по методу высечек (10), корнеобеспеченности — по Казаряну (11), содержания хлорофилла — по Маккини (12), нуклеиновых кислот — по Цаневу и Маркову (13) и активность фотосинтеза — по Чатскому и Славичу (14). Определения проводились непосредственно до хирургического воздействия и спустя 15 дней. Полученные данные из 3–5 определений обрабатывались статистически.

Изменение корне-листового соотношения под влиянием дефлорации наглядно показывает (табл. 1), что декапитация растений и временное предотвращение появления новых листьев привели к возобновлению поверхностного роста нижележащих старых листьев, который у контрольных не изменился. Наибольший поверхностный прирост листьев обнаружен у растений с одной парой листьев.

Более наглядным изменениям подверглась масса листьев. Если у контрольной группы растений в течение 15 дней имело место уменьшение сухого веса в связи с интенсивным верхушечным ростом растений, на что расходовались имеющиеся в нижних листьях ассимиляты, то у остальных групп растений наблюдалась обратная картина. Декапитация молодых растений привела к накоплению в листьях ассимилятов и тем самым — к увеличению сухого веса. В этом отношении наглядное увеличение наблюдается у растений с одной парой листьев.

Заметные изменения наблюдаются и в корневой системе растений. Как явствует из данных таблицы 1, масса корней при декапитации растений увеличивается пропорционально массе листьев. Действительно, в варианте, где оставлена 1 пара листьев, выявлен наименьший прирост корней. Однако коэффициент корнеобеспеченности у растений этого варианта наибольший. Так, если у контрольных растений в течение 15 дней наблюдалось увеличение коэффициента корнеобеспеченности в 1,04 раза, то у опытных растений — в 2,33 у растений с 1-ой парой листьев, 2,00 — с 2-мя парами листьев и 1,55 — с 4-мя парами листьев. Такое заметное нарастание коэффициента корнеобеспеченности в результате уменьшения числа листьев должно было привести к активации их жизнедеятельности, в первую очередь, к усилению синтеза хлорофилла. Опыты в этом направлении были проведены в двух вариантах: контроль — рас-

Таблица 1

Коэффициенты корнеобеспеченности у разных групп растений

Варианты	Время взятия проб	Сухой вес, г		Поверхность ² листьев, дм	Коэффициент ^х корнеобеспеченности листьев
		листьев	корней		
Контроль	В день декапитации	0,28 $\pm$ 0,01	0,44 $\pm$ 0,03	1,24 $\pm$ 0,06	140,1
	Спустя 15 дней	0,25 $\pm$ 0,01	0,79 $\pm$ 0,06	2,7 $\pm$ 0,06	145,8
Одна пара листьев	Перед декапитацией	0,31 $\pm$ 0,01	0,40 $\pm$ 0,03	1,24 $\pm$ 0,06	137,5
	Спустя 15 дней	0,55 $\pm$ 0,02	0,51 $\pm$ 0,02	1,59 $\pm$ 0,08	320,7
Две пары листьев	Перед декапитацией	0,31 $\pm$ 0,02	0,38 $\pm$ 0,03	1,29 $\pm$ 0,05	131,5
	Спустя 15 дней	0,36 $\pm$ 0,04	0,54 $\pm$ 0,01	1,36 $\pm$ 0,15	262,1
Четыре пары листьев	Перед декапитацией	0,34 $\pm$ 0,01	0,43 $\pm$ 0,03	1,38 $\pm$ 0,06	153,5
	Спустя 15 дней	0,40 $\pm$ 0,03	1,00 $\pm$ 0,06	1,59 $\pm$ 0,11	238,6

^х Коэффициент корнеобеспеченности во всех вариантах высчитан с учетом всех листьев.

тения, у которых были оставлены все листья, и опытный вариант, у которых была оставлена лишь одна пара нижележащих листьев (табл. 2).

Как показывают приведенные данные, повышение корнеобеспеченности способствовало существенному усилению синтеза хлорофилла у растений дефлорированной группы, тогда как у листьев контрольных индивидов наблюдалась обратная картина. Убыль общего содержания хлорофилла в течение 15 дней у контрольных индивидов связана с интенсивным образованием новых листьев на вершине растений, приводящим к распаду хлорофилла в нижележащих листьях и перемещению их подвижных компонентов во вновь сформировавшиеся. Подобное явление обнаружено и у феллодермы древесных в период весеннего распускания почек. Зимой клетки феллодермы богаты хлорофиллом, но при распускании почек его содержание постепенно уменьшается (16).

Более своеобразные данные были получены в отношении содержания хлорофилла "а" и "б". В листьях контрольных растений за 15 дней количество хлорофилла "б" уменьшилось гораздо значительнее (в 1,7 раза), нежели "а" (в 1,3 раза).

У опытных растений наблюдалась обратная картина: за этот же период значительно увеличился как хлорофилл "а", так и "б", но гораздо больше последний. Прирост же общего хлорофилла составлял 32,6%.

Для полного представления характера изменения, происходящего с молекулами хлорофилла в нижележащих листьях контрольных и декапитированных растений, проводилось определение прочности связи хлорофилла с липопротеидным комплексом листа (рис. 1).

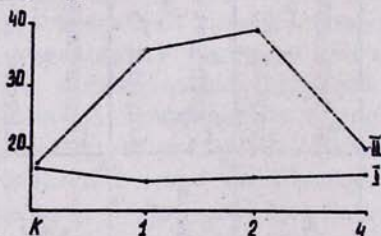


Рис. 1. Кривые изменения прочности связи хлорофилла с липопротеидным комплексом листьев контрольных (к) и декапитированных растений с одной (1), двумя (2) и четырьмя (4) парами листьев. 1—в день декапитации; П—спустя 15 дней.

Таблица 2

Содержание хлорофилла в нижележащих листьях контрольных и декапитированных растений подсолнечника

Варианты	Время взятия проб	Хлорофилл, мг/г сухого веса листьев			
		"a"	"б"	"a" + "б"	$\frac{"a"}{"б"}$
Контроль	В день декапитации	5,32±0,07	4,09±0,02	9,41±0,13	1,3
	Спустя 15 дней	4,06±0,20	2,38±0,05	6,44±0,09	1,7
Одна пара листьев	Перед декапитацией	5,06±0,09	4,19±0,14	9,25±0,16	1,2
	Спустя 15 дней	5,94±0,15	6,33±0,09	12,27±0,20	0,9

Как мы видим, в листьях в день декапитации прочность связи хлорофилла с липопротеидным комплексом у растений всех вариантов почти одинаковая (кривая 1). Спустя 15 дней в тех же листьях наблюдается резкое изменение этого показателя (кривая 2). При этом у листьев контрольных растений в связи с усиленным разрушением хлорофилла (табл. 2) прочность несколько ослабляется. У растений, носящих одну пару листьев, это проявляется более существенно, достигая максимума у растений с двумя парами листьев. В данном случае высокий коэффициент корнеобеспеченности способствует усиленному обновлению молекул хлорофилла, более слабо связанных с липопротеидным комплексом листа.

Повышенный коэффициент корнеобеспеченности оказывает существенное влияние и на другие процессы, происходящие в листьях, в частности, на образование нуклеиновых кислот, что является характерным показателем процесса омоложения. Определение содержания нуклеиновых кислот в нижележащих листьях опытных групп растений выявило весьма интересную картину (табл. 3).

В нижележащих листьях контрольных растений спустя 15 дней после декапитации существенно уменьшается содержание нуклеиновых кислот, тогда как у остальных групп наблюдается обратная картина. В результате декапитации максимальное увеличение нуклеиновых кислот обнаруживается у растений опытного варианта с одной парой листьев. По мере увеличения числа листьев, разница в содержании нуклеиновых кислот непосредственно перед декапитацией и спустя 15 дней уменьшилась. В листьях растений II варианта эта разница составляла 95,9%, в листьях III варианта — 45,7%, а у последнего — 12, 12,1%. В отношении РНК эти показатели гораздо выше, что свидетельствует о более выраженной изменчивости содержания рибонуклеиновой кислоты в зависимости от коэффициента корнеобеспеченности листьев. Это было установлено ранее в опытах с тополем пирамидальным (16).

Столь существенное нарастание содержания нуклеиновых кислот в старых нижележащих листьях в результате декапитации верхушки и увеличения тем самым их корнеобеспеченности, свидетельствует об их омоложении. Это положение более наглядно подтвердилось при определении активности фотосинтеза тех же листьев (табл. 4).

Таблица 3

Содержание нуклеиновых кислот в листьях подопытных растений
подсолнечника

Варианты	Время взятия проб	Нуклеиновые кислоты, мг% сухого вещества		
		РНК	ДНК	РНК + ДНК
Контроль	В день декапитации	16,41±0,32	8,18±0,27	24,59±0,43
	Спустя 15 дней	8,10±0,12	3,0±0,08	11,1±0,50
Одна пара листьев	В день декапитации	17,08±0,49	8,44±0,35	22,52±0,6
	Спустя 15 дней	32,85±0,65	11,25±0,75	44,1±0,99
Две пары листьев	В день декапитации	16,69±0,47	8,33±0,19	25,02±0,5
	Спустя 15 дней	26,47±0,93	10,0±0,35	36,47±0,9
Четыре пары листьев	В день декапитации	16,65±0,23	8,28±0,24	24,93±0,33
	Спустя 15 дней	19,14±0,84	8,82±0,39	27,96±0,92

Таблица 4

Интенсивность фотосинтеза нижележащих листьев у опытных и контрольных растений подсолнечника (усл. опыта: - 31°C, освещенность - 4000люкс)

Варианты	Время определения	Фотосинтез	
		мг CO_2 / дм ² / час	%
Контроль	В день декапитации	9,1 $\pm$ 0,24	100
	Спустя 15 дней	3,2 $\pm$ 0,11	35,1
Одна пара листьев	В день декапитации	9,3 $\pm$ 0,22	100
	Спустя 15 дней	18,8 $\pm$ 0,29	202,1

Приведенные в таблице цифры с большой выразительностью показывают, что фотосинтетическая активность листьев находится в прямой зависимости от коэффициента их корнеобеспеченности.

У листьев контрольных растений спустя 15 дней после первого определения, когда на верхушке появились новые молодые листья, а активность фотосинтеза в нижележащих листьях существенно ослаблялась (в 3 раза), тогда как в листьях опытного варианта за этот же период, в результате декапитации растений - повышалась в два раза.

Анализ приведенных экспериментальных данных наглядно показывает, что физиологическое состояние листьев обуславливается в первую очередь тем, насколько они обеспечены водой, минеральными элементами и разнообразными метаболитами, поступающими из корней. Энергичное пожелтение и отмирание нижележащих листьев при интенсивном верхушечном росте и увеличении общего их числа следует рассматривать лишь как следствие постепенного уменьшения количества корневых продуктов, поступающих в указанные листья. Неравномерность же распределения корневых метаболитов между листьями обусловлена возрастом и их месторасположением на растении. Молодые и верхушечные листья, будучи более активными, поглощают больше корневых продуктов и проявля-

ют более повышенную физиологическую активность, чем нижележащие старые. При удалении верхушки растений продукты корневой деятельности перемещаются к оставшимся нижележащим листьям, которые в результате ряда коренных внутренних изменений существенно омолаживаются, повышая общую физиологическую активность и продолжительность жизни. С этой точки зрения роль корней в процессе омоложения старых органов и метамеров, является основной в жизнедеятельности растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шитт П. Г., Метлицкий З. А. Плодоводство, 1940.
2. Казарян В. О., Авунджян Э. С. и Карапетян К. А. ДАН Арм. ССР, т. 26, № 3, 1958.
3. Казарян В. О., Есаян Г. С. Изв. АН Арм. ССР, биол. науки, 14, № 2, 1961.
4. Казарян В. О., Чилингарян А. А. Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР, т. 18, 1972.
5. Казарян В. О., Физиологические основы онтогенеза растений. Изд. АН Арм. ССР, 1959.
6. Казарян В. О., Давтян В. А., Биол. журнал Армении, т. 19, № 1, 1966.
7. Казарян В. О., Давтян В. А. Биол. журнал Армении, 20, 11, 1967.
8. Казарян В. О. Старение высших растений. "Наука", 1969.
9. Казарян В. О., Давтян В. А., Шагинян А. К. Биол. журнал Армении, 22, 9, 1969.
10. Ничипорович А. А., Строганова А. Е., Чмора С. Н., Власова М. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М., 1961.
11. Казарян В. О. Доклады Ереванского симпозиума по онтогенезу высших растений, Ереван, 1966.
12. Mackinney G., Journ. Biol. Chem., 1940, 11, 1958.
13. Цанев Р. Г., Марков Г. Г. Биохимия, 25, 1, 1960
14. Чатский Н. и Славик Б. Biol. plantarum, 2(2), 1960.

15. Казарян В. О. и Авунджян Э. С. ДАН СССР, т. 101, № 1, 1955.

16. Геворкян И. А. Онтогенез высших растений (сообщения Ереванского симпозиума), изд. АН Арм. ССР, 1970.