

О ЗНАЧЕНИИ КОРНЕЙ В РЕГУЛЯЦИИ АЗОТНОГО ОБМЕНА ЛИСТЬЕВ В СВЯЗИ С ИХ ВОЗРАСТОМ И ЯРУСНЫМ РАСПОЛОЖЕНИЕМ

Повышенная жизнедеятельность листьев или растений в целом на том или ином этапе онтогенеза обуславливается непрерывным и обильным снабжением надземных органов корневыми метаболитами [1]. Однако с увеличением возраста растений общая жизнедеятельность листьев существенно снижается, к тому же последние постепенно отдаляются от корневой системы. В силу этого ухудшается снабжение корней ассимилятами и физиологически активными веществами, что, в свою очередь, приводит к подавлению физиолого-биохимических процессов, происходящих в растении [1—8]. Подобная взаимообусловленность выявлена и в отношении активности обменных реакций, протекающих в корнях и в листьях [9].

В настоящее время установлено, что возрастные изменения, будучи по своей природе необратимыми, сказываются в первую очередь на общей жизнедеятельности листьев [1, 9—13].

На основании имеющихся литературных данных установлено также, что высокая корнеобеспеченность способствует усилению не только интенсивности фотосинтеза, синтеза хлорофилла или ферментов, но и нуклеиновых кислот, а последние, в свою очередь, обеспечивают синтез белков [1, 14—16].

Корневая система участвует и в процессах переаминирования поступающих из листьев аминокислот, с образованием качественно новых соединений. Отсутствие корней приводит к усилению регрессивного обмена азота до образования аммиака [17]. Этим именно объясняется энергичное пожелтение и отмирание листьев при их изоляции от растений, тогда как укорененные листья, даже при погружении в дистиллированную воду, сохраняют жизнедеятельность достаточно долгое время [18]. Все эти факты свидетельствуют о том, что одним из внутренних факторов, влияющих на метаболизм растений, является жизнедеятельность корневой системы.

Цель опытов заключалась в выявлении степени участия корней в регуляции азотного обмена в листьях растений. Опыты в этом направлении были проведены нами на некоторых многолетних растениях. При этом имелось в виду, что на азотный обмен растений должны оказывать существенное влияние как удаленность листьев от корневой системы, так и их собственный возраст [1, 9, 17—18].

В качестве объектов были использованы растения тополя пирамидального (*Populus pyramidalis* L.), клена американского (*Acer negundo* L.) и сосны крючковатой (*Pinus hamata* L.).

Пробы для анализов брались из листьев верхнего и нижнего ярусов, а также разновозрастных веточек (1, 2, 3, 4 год) однолетних ветвей сосны.

Определения проводились непосредственно после взятия образцов (I группа) и спустя 8 дней после помещения листьев с черешками, а

хвой с веточками в дистиллированную воду (II группа). У всех вариантов определяли содержание разных форм азота, сумму свободных аминокислот и амидов.

Приведенные данные (табл. 1) наглядно показывают, что у обоих видов растений содержание общего азота в листьях верхних ярусов значительно больше, чем в нижних, что объясняется его оттоком из нижних стареющих листьев к более молодым [19—20].

Убыль содержания общего азота в листьях нижних ярусов сопровождается уменьшением его белковой формы. Так, если в листьях нижних ярусов тополя пирамидального содержание белкового азота у первой группы по сравнению с верхним ярусом уменьшалось в 2,1, а у клена американского в 1,8 раза, то после изоляции, т. е. при отсутствии корней, соответственно снижалось в 3,1 и 4 раза. Это явление может быть объяснено тем, что увеличение возраста листьев приводит к более сильному подавлению синтеза белка. Кроме того это уменьшение сопровождается увеличением содержания небелкового азота. Видимо, при отсутствии корней, смещение азотного обмена идет в сторону гидролиза.

Таблица 1

Изменение содержания различных форм азота в листьях тополя пирамидального и клена американского в зависимости от ярусного расположения (мг/г сухого вещества)

Объекты	Расположение листьев по ярусам	Дни изоляции	Формы азота			% белкового азота от общего
			Общий	Небелковый	Белковый	
Тополь пирамидальный	Верхний	I VIII	40,33±0,60 30,18±0,41	4,95±0,24 6,92±0,29	35,98±0,60 23,26±0,51	87,9 77,1
	Нижний	I VIII	26,06±0,33 24,26±0,46	9,27±0,24 13,15±0,30	16,79±0,19 11,11±0,33	64,4 45,4
Клен американский	Верхний	I VIII	27,44±0,00 20,76±0,26	2,94±0,00 3,67±0,00	24,50±0,00 17,09±0,29	89,2 82,2
	Нижний	I VIII	19,25±0,14 14,40±0,00	5,88±0,00 7,84±0,30	13,37±0,44 6,56±0,24	69,4 45,5

Об этом свидетельствуют и данные, полученные на растениях сосны крючковой (табл. 2).

Как видно из приведенных данных, в зависимости от возраста веточки, содержание как общего, так и белкового азота в них значительно уменьшается, что более наглядно проявляется после их изоляции. В содержании небелкового азота обнаружена противоположная картина: количество его заметно увеличивается в хвое веточки четырехлетнего возраста, что указывает на энергичный гидролиз белков.

Для правильной оценки результатов этих опытов, необходимо сопоставление их с данными по изменению содержания аминокислот и аммиака в листьях подопытных растений.

Приведенный цифровой материал (табл. 3) указывает прежде всего на существенное различие в содержании свободных аминокислот в листьях разных ярусов. Общая сумма свободных аминокислот в

Таблица 2

Изменение содержания различных форм азота в хвое веточки сосны
крючковой в зависимости от возраста (мг/г сухого вещества)

Возраст веточки (лет)	Дни изоляции	Формы азота			% белкового азота от общего
		Общий	Небелковый	Белк. вый	
1	I VIII	24,50±0,00	3,59±0,25	20,91±0,23	85,3
		21,23±0,24	5,09±0,25	16,14±0,40	76,3
2	I VIII	20,06±0,22	5,59±0,00	14,57±0,23	72,6
		16,13±0,40	6,30±0,00	9,83±0,41	60,9
3	I VIII	15,50±0,40	7,20±0,00	8,30±0,40	53,5
		14,47±0,48	7,30±0,18	7,17±0,41	49,5
4	I VIII	11,13±0,05	8,06±0,04	3,07±0,42	27,6
		9,57±0,25	8,53±0,02	1,04±0,03	17,6

листьях тополя верхнего яруса, по сравнению с нижним, выше у первой группы в 2,2 раза, а у клена—в 1,1 раза, что, вероятно, связано с усилением ростовых процессов. Повышение содержания аминокислот и особенно амидов более ярко проявляется после изоляции листьев—через 8 дней, что можно объяснить, с одной стороны, усилением распада азотсодержащих веществ в связи с ухудшением жизнедеятельности листьев, а с другой—замедлением вовлечения высвобожденных аминокислот в обменные процессы из-за отсутствия корней.

Таблица 3

Изменение содержания свободных аминокислот и амидов в листьях
тополя пирамидального и клена американского в зависимости от ярусного
расположения (мг/г сухого вещества)

Аминокислоты	О Б Ъ Е К Т Ы							
	Тополь пирамидальный				Клен американский			
	Д Н И И З О Л Я Ц И И							
	I	VIII	I	VIII	I	VIII	I	VIII
	Верхний ярус		Нижний ярус		Верхний ярус		Нижний ярус	
Лизин	0,02	0,04	0,01	0,05	0,02	0,14	—	0,10
Гистидин	—	—	—	—	0,04	0,12	0,06	0,17
Аргинин	0,03	0,13	0,04	0,08	0,12	0,12	—	0,09
Аспарагин	1,74	5,41	0,35	2,98	—	—	—	—
Глутамин	1,42	7,58	0,77	5,36	1,53	1,94	0,83	1,26
Аспарагиновая к-та	0,69	3,85	0,25	3,84	0,33	0,58	0,36	0,42
Серин+глицин	0,15	0,25	0,10	0,28	0,15	0,26	0,22	0,20
Глутаминовая к-та	0,57	0,74	0,26	0,19	0,16	0,35	0,54	0,41
Треонин	0,01	0,35	0,02	0,16	0,08	0,02	0,05	0,03
Аланин	0,04	0,38	0,06	0,45	0,14	0,19	0,15	0,14
Пролин	++	++	++	++	++	++	+	+
Метионин+Валин	—	2,60	—	1,81	0,02	0,28	0,10	0,07
Фенилаланин	0,11	0,19	0,37	0,14	—	—	—	—
Лейцины	0,09	1,84	0,07	1,23	0,03	0,04	0,13	0,10
Общая сумма	4,87	21,36	2,30	14,57	2,62	4,04	2,44	2,99
Сумма амидов	3,16	12,99	1,12	8,34	1,53	1,94	0,83	1,26

Аналогичные закономерности выявлены и в отношении амидов. Содержание последних в листьях верхних ярусов тополя пирамидального после изоляции, по сравнению с началом опыта, увеличивалось в 4,1 раза, а в листьях нижних ярусов—в 7,4 раза, что можно объяснить более интенсивным распадом белковых веществ.

Подобная же тенденция наблюдается и в хвое веток сосны различного возраста.

Распад белков в нижних зрелых листьях на фоне ослабления процессов синтеза должен привести, по всей вероятности, к накоплению продуктов распада, среди которых некоторые соединения, в том числе аммиак, могут обладать токсическим действием и явиться причиной самоотравления листьев или растений в целом [17, 21].

В этом отношении наши опыты показали (табл. 4), что содержание аммиака в листьях верхних ярусов, по сравнению с нижним, у тополя понижалось в 1,8 раза, у клена—в 2,7 раза, а после изоляции, соответственно—в 3,6 и 4 раза. Это явление можно объяснить тем, что в верхних молодых листьях продукты распада легко ассимилируются и поэтому не накапливаются в заметном количестве, а в нижних, стареющих листьях, наоборот, накапливаются в значительных количествах, что и приводит к высыханию листьев [22].

Таблица 4

Изменение содержания аммиачного азота в листьях тополя пирамидального и клена американского в зависимости от ярусного расположения (мг/г сырого вещества)

Объекты	Расположение листьев по ярусам	Содержание аммиака			
		Д Н И И З О Л Я Ц И И			
		I		VIII	
		мг	%	мг	%
Тополь пирамидальный	Верхний	0,011±0,001	100,0	0,027±0,000	100,0
	Нижний	0,020±0,003	181,9	0,098±0,001	362,9
Клен американский	Верхний	0,006±0,000	100,0	0,016±0,002	100,0
	Нижний	0,016±0,002	266,6	0,064±0,003	400,0

Причина подобного хода изменения содержания аммиака в листьях различных ярусов связана с ухудшением условий жизнедеятельности последних. При наличии активно функционирующих корней осуществляются нормальный синтез и обновление белков в листьях и других надземных органах, а образовавшиеся продукты азотного обмена возвращаются к корням для переработки и повторного использования [17].

В этом аспекте интересные данные получены на растениях сосны крючковой (табл. 5).

Результаты этого опыта показывают, что содержание аммиака в хвое веток 1-го года значительно меньше, чем 4-го. Из данных этой таблицы следует также, что через 8 дней после изоляции веточки, в хвое всех вариантов накопление аммиака резко увеличивается, в связи с отсутствием корней.

Согласно полученным данным можно заключить, что одним из главных внутренних факторов, обеспечивающих энергию роста и функциональную активность листьев является жизнедеятельность корней. Корни активно участвуют в метаболизме веществ, поступающих из

Изменение содержания аммиачного азота в хвое сосны крючковатой в зависимости от возраста веточки (мг/г сырого вещества)

Возраст веточки (лет)	Д Н И И З О Л Я Ц И И			
	I		VIII	
	мг	%	мг	%
1	$0,012 \pm 0,001$	100,0	$0,029 \pm 0,002$	100,0
2	$0,033 \pm 0,000$	193,5	$0,053 \pm 0,000$	182,7
3	$0,046 \pm 0,001$	350,0	$0,077 \pm 0,002$	265,5
4	$0,057 \pm 0,001$	475,0	$0,099 \pm 0,004$	341,3

листьев. Переработанные в корнях метаболиты вновь возвращаются в листья, обеспечивая обновление хлорофилла, нуклеиновых кислот, белков и др. (23). При отсутствии корней прерывается их связь с листьями, и промежуточные продукты азотного обмена расщепляются до аммиака.

Գ. Ե. ՎԱՐԴԱՆՅԱՆ

ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ ՆՇԱՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ԱՉՈՏԱՅԻՆ ՆՅՈՒԹԱՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ԿԱՐԳԱՎՈՐՄԱՆ ԳՈՐԾՈՒՄ ԿԱՊՎԱԾ ՆՐԱՆՑ ՀԱՍՆԱԿԻ ԵՎ ՀԱՐԿԱՅԻՆՈՒԹՅԱՆ ՀԵՏ

Ուսումնասիրվել է տարբեր հասակի և հարկի տերևներում ազոտի տարբեր ձևերի, ամինաթթուների և ամիդների պարունակությունը՝ նրանց մեկուսացումից առաջ և հետո:

Հաստատվել է, որ տերևների հասակի մեծացման հետ նրանցում պակասում է ընդհանուր և սպիտակուցային ազոտի քանակը, ավելանում է արտազատվող ամիակի պարունակությունը: Տերևների մեկուսացումը բերում է ազոտային նյութափոխանակության ուժեղացմանը, որի հետևանքով կուտակվում են բավականին մեծ քանակությամբ ամինաթթուներ, ամիդներ և ամիակային ազոտ:

Նշվակացվում է, որ արմատները կատարում են չափազանց կարևոր ֆունկցիա տերևների ազոտային փոխանակության արգասիքների վերամշակման գործում:

ЛИТЕРАТУРА

1. Казарян В. О. Старение высших растений. Изд. Наука, М., 1969.
2. Сабинин Д. А. Физиология развития растений. Изд. АН СССР, М., 1963.
3. Сухоруков К. Т., Новоселова А. Н. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, т. 13, № 4, 1952.
4. Целыникер Ю. Л. В кн.: «Проблемы экологии и физиологии лесных растений», Л., 1963а.
5. Целыникер Ю. Л. Физиол. раст., т. 10, в. 3, 1963б.
6. Birsecka H., Cheskes M. J., Goldstein J. J. Exp. Bot. 30. № 116, 1979.
7. Cohen Abe S., Popovic Rodovan B., Zalik Soul. Plant physiol., 64, № 5, 1979.

8. Frydman Rosolia B., Frydman Benjamin „Plant Physiol.“. 63, № 6, 1979.
9. Казарян В. О., Давтян В. О. Биол. ж. Арменин, т. 19, № 1, 1966.
10. Казарян В. О., Авунджян Э. С. ДАН АрмССР, т. 25, № 5, 1956.
11. Казарян В. О., Даниелян Т. С. Биол. ж. Арменин, т. 30, № 11, 1977.
12. Рубин Б. А., Сисакян Н. М. ДАН СССР, т. 25, № 4, 1939.
13. Frank. В. „Planta“. 44. № 4, 1954.
14. Геворкян И. А. В сб.: «Онтогенез высших растений». Изд. АН АрмССР, Ереван, 1970.
15. An. Moll Antje Heerkloss Barbara „Biochem. and Physiol. Plant.“ 173. № 3. 1978.
16. Spence J. A. „Photosynthetic“. 5. № 4. 1976.
17. Казарян В. О., Вартанян Г. Е. Биол. ж. Арменин, т. 30, № 10, 1977.
18. Казарян В. О., Абрамян А. Г., Вартанян Г. Е. Биол. ж. Арменин, т. 24, № 12, 1971.
19. Альтергот В. Ф. В сб.: «Физиологические механизмы адаптации и устойчивости растений». Изд. Наука, Сибирское отделение, Новосибирск, 1972.
20. Hardwic K. K. Woolhouse H. W. „New Phytologist“, 66, № 4, 1967.
21. Альтергот В. Ф. Тр. Ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. I, вып. 2, 1937.
22. Клиг Е. Г., Силева М. Н. Бюлл. Главн. бот. сада, вып. 7, 1950.
23. Казарян В. О., Вартанян Г. Е. Физиол. раст., т. 26, в. 4, 1979.