

В. О. КАЗАРЯН, Н. В. БАЛАГЕЗЯН

ПАРТИКУЛЯЦИЯ—ОСНОВНАЯ ПРИЧИНА СТАРЕНИЯ И ОТМИРАНИЯ МНОГОЛЕТНИХ СТЕРЖНЕКОРНЕВЫХ ТРАВ

Одним из важнейших для практики и теории вопросов проблемы онтогенеза растений является физиологическая природа старения. Как теория стадийности, разработанная Т. Д. Лысенко [9], так и теория циклического старения и омоложения Н. П. Кренке [6] не раскрывают физиологическую природу старения и отмирания. Согласно представлениям одного из авторов настоящего сообщения В. О. Казарян [5]), индивидуальное развитие и старение растений рассматривается как обострение и нарастание внутренних взаимопротивоположных процессов жизнедеятельности, а также чередование главных для отдельных периодов онтогенеза противоречий. При этом последним и решающим для жизненного цикла противоречием, разрешение которого приводит к непосредственному отмиранию растений, является противоречие между процессами отмирания и обновления. С необратимым превалированием процессов отмирания над обновлением наступает старение и отмирание растений.

Эти два противоречивых, но единых процесса, присущих надземным и подземным органам и тканям, свойственны всем жизненным формам растений. Они проявляются с раннего периода онтогенеза, а в дальнейшем, развиваясь, принимают взаимоисключающую форму. Эта закономерность обстоятельно изучена у древесных форм П. Г. Шиттом [12, 13, 14], Н. П. Кренке [7], Е. И. Гусеной [3], у кустарниковых и полукустарниковых форм—П. Г. Шиттом [13, 14], нами [В. О. Казарян [4, 5)], а у многолетних травянистых форм—В. Р. Вильямсом [1] и С. П. Смельовым [11].

У стержнекорневых трав противоречие между обновлением и отмиранием в надземной сфере начинается с первого года жизни и усиливается с наступлением цветения и плодоношения. В этом случае взамен плодоносящих и отмирающих побегов всегда образуются новые молодые. Хотя последние в большинстве случаев переходят к плодоношению и отмирают в течение годового цикла развития, тем не менее на восходящей ветви онтогенетической кривой число вновь формирующихся побегов бывает больше, чем отмирающих. Нарастание числа указанных выше метамерных органов осуществляется неравномерно. После временного численного их уравнивания постепенно устанавливается необратимое преобладание отмирающих побегов над обновляющимися.

Противоречивость процессов обновления и отмирания проявляется также и в сфере метамерных частей и внутренних тканей корневой системы. Развитие и разрешение этого противоречия осуществляется следующим образом: как известно, стержневой корень молодых растений покрыт множеством боковых корней с неодинаковой продолжительностью жизни. По мере старения материнского растения главный корень, начиная с головки, постепенно оголяется. Параллельно с этим образуются новые корневые разветвления, отходящие от нижних ярусов корня. В силу этого всасывающая зона стержневого корня значительно удаляется от транспирирующей системы. Таким образом, в верхних зонах главного корня происходит отмирание боковых его разветвлений, а из тканей нижних ярусов отрастают новые молодые всасывающие корни, выполняющие в дальнейшем основную функцию поглощения минеральных элементов и воды.

Процессы обновления и отмирания протекают и в области внутренних тканей стержневого корня: вначале происходит постепенная потеря функций, а затем, отмирание клеток и тканей, расположенных во внутренней зоне корня. Отмирание в сфере внутренних тканей главного корня связано со старением и высыханием генеративных побегов. Наступление репродуктивной фазы хотя и не приводит к непосредственному отмиранию растений в целом, но не проходит бесследно. Как правило, плодущие побеги после отмирания оставляют мертвую поверхность в зоне отхождения от корневой шейки, через которую в дальнейшем проникает гниль, которая из года в год расширяется в корневых тканях, вызывая впоследствии партикуляцию главного корня.

Партикуляция впервые описана Ностом [15], затем Г. Высоцким [2], а более обстоятельно О. Н. Радкевичем и Л. Н. Шубиной [10]. Сущность указанного явления, согласно данным этих авторов, заключается в расчленении корневой шейки, а затем и всего корня на отдельные части (партикулы). Наблюдения, проведенные нами на люцерной и клевере красным, показывают, что партикуляция стержневого корня начинается со второго года жизни, после отмирания главного, плодущего побега, оставляющего мертвую поверхность в месте отхождения его от корневой шейки (рис. 1). След мертвого очага побега с наступлением весенних влажных дней начинает гнить, а по бокам появляются новые побеги, которые приводят к наращиванию общей вегетативной мощности растений. У 3—4-летних растений мертвый очаг головки корня заметно разрастается и углубляется параллельно с увеличением вегетативной мощности корня и числа побегов. В дальнейшие годы мертвый очаг расширяется, приводя к утончению наружные живые стенки корня. Дуло постепенно принимает воронкообразную форму, расширенной частью направленной вверх (рис. 2).

Вместе с этим постепенно хиреют вновь формирующиеся побеги, хотя их число продолжает увеличиваться. Все эти изменения приводят, в первую очередь, к инактивации функций тканей центральной части



Рис. 1. Растения люцерны второго и третьего года жизни. В центре куста остатки отмерших тканей генеративных побегов.



Рис. 2. Образование воронкообразного дупла в корневых тканях люцерны.

главного корня в отношении накопления запасных ассимилятов и перемещения воды и минеральных элементов. Проведенные нами определения общего количества углеводов и азотистых веществ показали, что с возрастом указанная выше функция центральной зоны стержневого корня прогрессивно ослабляется.

В этих опытах образцы корней для анализа были взяты в марте [17 III], когда растения еще находились в периоде зимнего покоя. После выкапывания корней из почвы, они тщательно промывались, затем удалялись все боковые разветвления и кора стержневого корня, и брались соответствующие пробы. С помощью острого ланцета соскабливался тоненький слой в одном случае с наружной поверхности, в другом — из внутренней паренхимы главного корня. Взятые ткани в отдельности подвергались анализу, с целью выяснения различий в содержании запасных ассимилятов в наружных и внутренних тканях корней разновозрастных растений люцерны. Данные этих анализов приводятся ниже (табл. I).

Таблица 1

Содержание азотистых веществ и углеводов в тканях центральной и периферийной зоны паренхимы корней люцерны различного возраста

Возраст растений в годах	Корневые ткани, изы- тые для анализа	Азот в % на сухой вес			Сахара в % на сухой вес		
		общий	белко- вый	небел- ковый	сумма	нераствори- мые полиса- хариды	сумма раствори- мых сахаров
3	периф.	1,64	0,97	0,66	5,65	3,82	1,83
	центр.	1,90	0,99	0,91	6,14	3,99	2,15
8	периф.	3,86	2,36	1,50	5,07	1,34	3,74
	центр.	2,76	1,47	1,29	3,53	1,61	2,21

Приведенные цифры наглядно показывают, что по мере старения корня увеличивается разница между количеством запасных ассимилятов, содержащихся в клетках паренхимы, расположенных во внутренних и периферийных частях корней. У молодых корней основным местонахождением запасных ассимилятов служат паренхимные клетки центральной зоны корня. В результате их старения и отмирания, эта функция переходит к соответствующим клеткам, расположенным в периферийной части корня. Так, например, если у молодого трехлетнего корня количество общего азота в его периферийных тканях составляет 1,64%, а в центральных—1,9, то у старого корня эти величины составляют соответственно 3,86 и 2,76%.

Примерно та же картина наблюдается и в отношении изменения общего содержания углеводов в соответствующих клетках. Это, в конечном счете, следует рассматривать как доказательство того, что у возрастно старых корней, вследствие расширения дупла и усиления загнивания центральной его части, ткани, окружающие мертвый очаг, отмирают, переставая тем самым выполнять свою функцию—накопление запасных ассимилятов.

Подобная разница в содержании запасных ассимилятов в клетках

Таблица 2

Содержание различных форм азота в периферийных и внутренних тканях корней люцерны разного возраста

Возраст расте- ний в годах	Корневые ткани, подвергшиеся анализу	Азот в % на 1 г сухого вещества		
		общий	белко- вый	небел- ковый
2-летние	периферийные	2,56	1,46	1,10
..	центральные	1,90	0,74	1,16
8-летние	периферийные	3,26	1,86	1,40
..	центральные	1,76	0,60	1,16

паренхимы корня, расположенных в различных по глубине частях, проявляется главным образом в верхней части корня—у его головки, где образуется дупло. В корневых тканях нижних ярусов наблюдается обратная картина (табл. 2).

Как следует из данных таблицы, периферийные ткани стержневого корня нижних ярусов всегда содержат больше азота, чем цен-

тральные ткани. Столь же интересные данные были получены при определении содержания различных форм азота в корневых тканях верхних и нижних ярусов разновозрастной люцерны (табл. 3).

Таблица 3
Количественное изменение разных форм азота в
корневых тканях люцерны различного возраста

Возраст корней в годах	Ярусность корневых тканей, под- вергнутых анализу	Азот в % на сухой вес		
		общий	белко- вый	небел- ковый
Корни II года	верхний	2,50	1,44	1,06
	нижний	2,20	1,18	1,02
IV	верхний	2,30	1,43	0,87
	нижний	1,84	1,27	0,57
VI	верхний	2,24	1,41	0,83
	нижний	2,30	1,48	0,82
VIII	верхний	2,36	1,19	1,17
	нижний	2,65	1,49	1,16

Данные табл. 3 показывают, что по мере старения растений наблюдается общая тенденция уменьшения как общего, так и белкового азота в тканях корней верхних ярусов и увеличения их в тканях нижних ярусов.

Подобные изменения в количествах общего и белкового азота, обнаруживающиеся в корневых тканях различных ярусов, по мере возрастного изменения растений, следует рассматривать как наглядный показатель наиболее энергичного старения тканей, расположенных ближе к головке корня, по сравнению с тканями морфологически нижних ярусов.

Другим показателем старения стержневого корня является постепенная потеря его функции по сравнению с функцией боковых корней. Проявление подобной тенденции у главных корней люцерны нами обнаружено при сопоставлении общего содержания различных форм азота в тканях главных и боковых корней. Определения производились зимой (10. XII. 55), с целью получения более точных данных о функциональной активности разновозрастных корней, какместилищ запасных ассимилятов (табл. 4).

Приведенные данные показывают, что с возрастом материнского растения постепенно ослабляется основная роль главного корня какместилища запасных ассимилятов. Параллельно с этим усиливается указанная выше функция у боковых корней, заменяющих материнское. Это особенно наглядно видно из данных, показывающих количественное изменение белкового азота, который гораздо лучше других форм азота свидетельствует об общей активности корней в отношении накопления запасных ассимилятов. С увеличением возраста стержневого корня содержание белкового азота в нем прогрессивно уменьшается, а в боковых корнях постепенно увеличивается. Это хорошо доказы-

вается цифрами последней графы, показывающими изменение величины соотношения белкового и общего азота. По мере старения главного корня указанная величина постепенно уменьшается, в то время как

Таблица 4
Изменение содержания азотистых соединений в главных
и боковых корнях возрастно различных растений люцерны

Возраст растений	Корень, подвергну- тый анализу	Количество азота в мг на 1 г сухого вещества			
		общий	белко- вый	небел- ковый	соотношение белкового азота к общему
2-летние	главный	26,40	7,15	19,25	0,27
	боковой	30,80	6,61	24,16	0,21
4-летние	главный	22,40	11,88	10,12	0,53
	боковой	18,40	7,53	10,87	0,40
6-летние	главный	22,80	10,30	12,50	0,40
	боковой	16,00	12,68	14,32	0,52
8-летние	главный	21,40	8,03	13,37	0,32
	боковой	29,60	13,45	16,12	0,45

у боковых корней она, наоборот, увеличивается. В связи с прогрессивной потерей общей функции главного корня с возрастом в его тканях уменьшается, в первую очередь, содержание белкового азота, что иллюстрировано данными табл. 5.

Таблица 5
Уменьшение содержания азотистых веществ
в корнях люцерны различного возраста (17 III 59)

Возраст растений	Количество азота в мг на 1 г сухого вещества			Соотношение белкового азота к общему
	общий	белко- вый	небел- ковый	
2 года	22,20	20,73	1,47	0,92
4 .	19,90	16,67	1,22	0,83
6 .	17,70	9,82	7,87	0,55

Как видим, по мере увеличения общего возраста растений уменьшается и содержание азотистых веществ в них, а более энергично — белковый азот. Так, например, если убыль количества общего азота у корней 6-летних растений (по сравнению с молодыми, 2-летними) составляет 20,3%, к общему азоту, то убыль белкового азота в корнях этих же растений составляет 52,7%, т. е. больше чем вдвое. Уменьшение содержания белкового азота является, главным образом, показателем падения общей активности корней, как вместилница запасных ассимилятов.

Данные о содержании белкового азота и углеводов в корнях еще недостаточны для составления полного представления об общей функциональной активности корней, так как основная функция последних, в конечном счете, заключается в поглощении минеральных элементов, воды и передаче их надземным органам.

В отношении изменения поглотительной способности корней нами были получены данные в опытах с применением радиоактивного изотопа фосфора.

В качестве фосфорной соли был взят фосфорно-кислый натрий с меченым фосфором. Всасывающие корни, взятые с возрастными различными растений, после тщательной очистки дистиллированной водой были помещены в слабый раствор фосфорно-кислого натрия с меченым фосфором в течение 20 м. После удаления нижних концов корня, погруженных в радиоактивный раствор, и затем высушивания определялась их радиоактивность (табл. 6). Опыты проводились в 5-кратной повторности

Таблица 6
Изменение поглотительной способности корней липеры
к фосфору в связи с возрастным старением растений

Возраст растений	Общая радиоактивность в имп, мин	Падение радиоактивности в %
Корни 2-летних растений	1073.4	100
• 4-летних растений	361.2	33.6
• 8-летних растений	171.6	14.6

Данные табл. 6 наглядно показывают, что с возрастом стержневого корня сильно подавляется поглотительная способность его всасывающих разветвлений в отношении фосфора. Ослабление поглотительной способности корневых разветвлений к минеральным элементам (в данном случае к фосфору) связано, в первую очередь, с ослаблением поступления пластических веществ из надземных органов к корням, в результате чего ослабляется и общая жизнедеятельность последних. Это было показано нами в опыте, целью которого являлось установление поглотительной активности этих корней в отношении пластических веществ (глюкоза и гликокол). В этом опыте, удалив с главных корней его всасывающие разветвления, затем очистив и промыв дистиллированной водой, мы их в отдельности по двум группам погружали на 20 мин. в 0.1 мол. л раствора глюкозы и гликокола. Контрольная группа корней находилась в дистиллированной воде. После этого корни вновь промывались и высушивались. В результате определения общей суммы азота и углеводов получены следующие данные (табл. 7).

Таблица 7

Поглотительная способность всасывающих корней люцерны к глюкозе и гликоколу

Возраст растений, с которых были взяты корни	Варианты	Общая сум- ма сахаров в мг на 1 г сухого ве- щества	Азот в мг на 1 г су- хого веще- ства	Поглотительная способность в мг на 1 г сухого ве- щества	
				глюкоза	азот гли- кокола
Корни 1-летних растений	контроль опытные	149,45	16,1	22,11	0,4
		171,56	16,4		
Корни 8-летних растений	контроль опытные	146,29	22,60	113,67	2,85
		259,96	22,45		

Эти данные интересны тем, что показывают различную потребность корней растений в пластических веществах, определяющую общую энергию их роста и жизнедеятельность. Всасывающие корни молодых растений поглощают ассимиляты в 5 раз больше, чем аналогичные корни старых растений. Конечно, трудно связать подобное различие с активностью поглощения питательных веществ с одной лишь потребностью растений в последних. По-видимому, здесь имеет немаловажное значение и общая поглотительная поверхность, в частности, число корневых волосков на взятых корнях. Хотя мы пытались подобрать более или менее идентичный в этом отношении материал для анализа, но в действительности же могла иметь место и разница между общим числом корневых волосков. Несмотря на эту небольшую погрешность опыта, результаты этих анализов показывают явное понижение поглотительной способности корней по мере увеличения их общего возраста.

Основная причина падения общей жизнедеятельности корневой системы в конечном счете связана с усилением партикуляции стержневого корня и со старением растения в целом.

Партикуляция корня у люцерны, как показывают наши наблюдения, осуществляется тремя последовательными фазами:

1. *Фаза образования дупла в центральной зоне головки стержневого корня*. Эта фаза, как мы уже отметили, начинается с образования мертвой поверхности на головке корня в результате отмирания генеративных побегов. В дальнейшем, ткани центральной части головки отмирают и разрушаются. В результате побегов замещения возникают меристематические очаги, расположенные по краям воронкообразной головки корня.

2. *Фаза образования партикулярного разветвления*. Последняя следует за фазой образования дупла в центральной зоне головки корня. Разветвление происходит в результате расширения мертвого очага в центральной зоне корня, вследствие чего образующиеся побеги возобновления расчленили головку корня. Многие из этих боковых побегов в дальнейшем превращаются в многолетние и даже укореняются. Разветвление осуществляется потому, что при ежегодной пере-

зимовке растений, как установил П. Н. Лисицын [8], происходит некоторое укорачивание стержневого корня и втягивание его в почву, что является приспособительной реакцией защиты почек роста головки корня от вымерзания. В ходе укорачивания корня его головка значительно углубляется в почву, где имеются более благоприятные условия для перезимовки. Ежегодное повторение этого процесса у корней приводит к тому, что боковые побеги значительно углубляются в почву в зоне их отхождения от головки корня. Благодаря этому плодоносные побеги отмирают не полностью: нижняя часть остается жизнедеятельной и, будучи плотно прижатой к земле, обладая определенным запасом ассимилятов, не отмирает (рис. 3). С началом нового вегетационно-



Рис. 3. Образование партикулярного разветвления от головки корня лициеры.

го сезона спящие почки, расположенные по данной части побегов, пробуждаются и развиваются, в результате чего возникают новые меристематические очаги возобновления.

3. Фаза расчленения стержневого корня. Расчленение корня происходит в основном под влиянием двух факторов. Один из них заключается в усилении процесса отмирания центральной зоны корня, постепенно доходящего до более нижних ярусов. Второй фактор,

способствующий расчленению корня, связан со скручиванием образовавшихся верхушечных его члеников, вследствие неравномерного их роста по радиальному направлению. Всегда корневые членики, находящиеся на питании вегетативно развитого побега, утолщаются более интенсивно по сравнению с теми члениками, которые питаются от менее развитых побегов. Это приводит к вращению членика корня в сторону самого мощного его побега, под определенным углом.

Индивидуализация члеников корня способствует также и образованию новых корней от них. В этом случае значение главного корня в питании заднего членика отодвигается на задний план (рис. 4). В результате стержневой корень подвергается еще большему разрушению.



Рис. 4. Расчленение стержневого корня на самостоятельные партикулы.

Партикуляция у люцерны иногда приводит к увеличению числа особей, т. е. фактически способствует проявлению одного из способов вегетативного размножения, но не спасает растение от неминуемой смерти. Два основных взаимопротивоположных процесса — отмирание и обновление корня — при этом еще больше усиливаются, при явном превалировании первого над вторым. Прогрессивное старение и полное отмирание растений связано именно с разрешением этого противоречия, осуществляющимся путем необратимого преобладания процессов отмирания над обновлением как в корневой сфере, так и у растений в целом.

Վ. Ն. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Ն. Վ. ԲԱԼԱԳՅԱՆ

 ՊԱՐՏԻԿՈՒԼՅԱԿԱՆ ՈՐՓԵՍ ԱՌԱՆՅՐԱՐՄԱՏՅԱՆ ԲԱԶՄԱՄՅԱ ԽՈՏԱՐՈՆՅԱՆԻ
 ՆԵՐԱՅՈՒՄԱՆ ԵՎ ՄԱՀԱԴՈՒՄԱՆ ՊԱՏՃԱՌԻ

II. մ ի ո ի ու մ

Բազմամյա խոտաբույսերի մոտոցենեզի ներքին գլխավոր հակասու-
 թյուններից մեկը, որի լուծումն անմիջապես տանում է գիպի նրանց մերա-
 դումը և մահը, դա արմատային հյուսվածքների մահացման և վերականգնման
 հակասութունն է: Այդ հակասության սրումն սկսվում է նրանից, որ առանց-
 քային արմատի գլխիկի ներքին հյուսվածքները մահանում են առաջուց-
 ներից փակը: Դրա հետևանքով արմատալիկը մահատալիս է, իսկ
 զարակուրտին բազմամյա հյուսվածքներ: Բույսերի մերացման այս շրջանում
 գլխավոր արմատը զգալի չափով կորցնում է իր ֆունկցիան որպես օրգա-
 նական նյութերի կլանման և պաշարային ախմիլլանների կուտակման օրգան:

Հեղինակների կողմից կատարված անալիզները և հետադրությունները
 ցույց են տվել, որ առանցքարմատային բույսերի մահացումը կապված է
 երանց գլխավոր արմատի ստորափուլացիայի հետ: Վերջինիս ուժեղացման
 հետևանքով արմատի հյուսվածքների մահացման պրոցեսներն սկսում են
 առանձնահարար դերակոչել վերականգնման պրոցեսները, զրանով իսկ
 լուծվում է արմատային հյուսվածքների մահացման և վերականգնման հա-
 կասությունը և վրա է հասնում բույսերի մահը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Вильямс В. Р. Общее земледелие. Изд. Новая деревня, 1927.
2. Вьюцкий Г. П. Ереня культ. физ. очерк. Гр. биро по прикл. бот., т. 8, 1915.
3. Гусева Е. И. Биологический метод изучения закономерностей роста и плодотворности пшеницы и др. плодовых растений. Гр. ин-та физ. растений, им. К. А. Тимирязева, т. 7, вып. 2, 1951.
4. Казарян В. О. Биологические особенности развития и старения кустарниковых и полукустарниковых форм. Научн. тр. Ер. ун-та, сер. биол. н., вып. 7, 1958.
5. Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван, 1959.
6. Кренке Н. П. Теория механического старения и омоложения растений. С.-х. изд. 1910.
7. Кренке Н. П. Регенерация растений. Изд. АН СССР, 1950.
8. Лисицын П. П. Вопросы биологии красного клевера. С.-х. изд. 1947.
9. Лисицын П. П. Теоретические основы кропиализации. Сельхозгиз, 1936.
10. Ратневич О. Н. и Шубина Л. П. Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетпак-Дала. Гр. ЦУ, сер. 8, вып. 1, 1955.
11. Сметов С. П. Биологические основы луговодства. Сельхозгиз, 1947.
12. Шнитт П. Г. Введение в агрохимику плодородия. Сельхозгиз, 1936.
13. Шнитт П. Г. Биологические основы агрохимии плодородия. Сельхозгиз, 1952.
14. Шнитт П. Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. Сельхозгиз, 1959.
15. Jost L. Botan. Zeit., № 28--30, 1890.