

В. О. КАЗАРЯН, П. А. ХУРШУДЯН, К. А. КАРАПЕТЯН

О ВНУТРЕННИХ ФАКТОРАХ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ЗАТУХАНИЯ РОСТА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Одной из важнейших задач, стоящих перед физиологами растений, является познание внутренних условий роста и управление ими. Этот кардинальный для жизнедеятельности растений процесс зависит как от внешних, так и внутренних факторов. В настоящее время накоплен огромный фактический материал, раскрывающий сущность влияния множества внешних условий на рост растений, на основании чего предложен ряд эффективных приемов интенсификации этого процесса. Вопреки существующим данным о природе влияния внешних факторов на рост, весьма скудны наши знания о внутренних причинах онтогенетического ослабления роста растений, произрастающих даже в благоприятных для жизнедеятельности условиях.

Существующие представления относительно стадийных или возрастных изменений клеток верхушечной меристемы, приводящих к затуханию роста растений [8, 14], оказались недействительными [4, 3]. Несостоятельность подобных утверждений заключается в том, что затухание роста и старение растений в них рассматривается как следствие ослабления жизнеспособности клеток верхушечной меристемы, которые будто формируют органы и ткани с пониженной физиологической активностью. При этом обходят общеизвестный и широкоиспользуемый в сельскохозяйственной практике прием размножения растений исключительно черенками. Последние, взятые с любого яруса возрастного старого дерева, после укоренения развиваются в самостоятельные индивиды с такой же повышенной жизнеспособностью, как и растения от посева семян. Кроме того, в этих концепциях старение допускается для тех клеток, которые в ходе деления сохраняют онтогенетическую молодость, с чем и связана непрерывность жизни на земле.

В ходе онтогенеза высших растений активность основных процессов жизнедеятельности, как правило, изменяется одновершинной кривой. Восходящая ветвь ее соответствует периоду интенсификации роста, нисходящая — ослаблению этого процесса и прогрессивному усилению отмирания метамерных органов и корне-стеблевых тканей. Как показывает ряд наблюдений в природе и результаты специальных опытов, по мере увеличения общего возраста растений затухание роста и усиление процессов отмирания связаны с ослаблением функциональной деятельности корневой системы.

Согласно данным, полученным за последние 2—3 десятилетия, корни, будучи одним из основных метаболических органов, поглощая из

почвы минеральные элементы, подвергают многие из них метаболическому превращению, направляя к наземным органам разнообразные аминокислоты [7, 12, 16], ферменты [10, 11], участвующие в синтезе хлорофилла [17, 18], нуклеиновые кислоты, липиды, белки [9, 19], стимуляторы роста и др. соединения. Теперь уже этим объясняются результаты опытов Вента [23], Де Роппа [24, 25], Мирошниченко [15], Гупало [1] и др., показывающих отрицательное влияние удаления корней проростков на рост последних. Точно также подавляется рост деревьев при сильном повреждении или обрезке корней. В результате формирования массы активных корневых разветвлений рост вновь возобновляется.

Нетрудно привести соответствующие факты для иллюстрации положения о том, что после определенного возрастного оптимума постепенное затухание роста растений связано с возникновением и усилением корневой недостаточности, неспособностью корневой системы обеспечить наземные органы, главным образом листья, необходимым количеством воды, минеральных элементов и разнообразных метаболитов для нормального роста.

Морфологическим проявлением корневой недостаточности является, по сравнению с предыдущими годами, необратимое ослабление роста растений, произрастающих в благоприятных условиях. Усиление указанной недостаточности приводит к постепенному превалированию процессов отмирания над новообразованием в сфере листоносных метамеров (побегов). К подобному убеждению приводят нас некоторые наблюдения в природе и результаты специальных опытов. По подсчетам одного из авторов настоящего сообщения [2], на старом дереве лоха (*Elaeagnus angustifolia*) 60—70% побегов текущего прироста отмирают в конце первого вегетационного сезона. Предполагая, что отмирание таких побегов (у молодых деревьев число их во много раз меньше, а у 2—3-х летних растений оно вовсе отсутствует) связано с корневой недостаточностью, у некоторых деревьев путем скучивания мы вызвали образование придаточных корней от основания скелетных ветвей и ствола. С этой целью нижняя часть последнего и скелетных ветвей была засыпана землей. С образованием придаточных корней усилился рост и резко сократилось число отмирающих в конце вегетационного сезона побегов (у контрольных оно составляло 65%, у окученных—14%).

Результаты этого опыта свидетельствуют о том, что основной причиной массового отмирания годовалых приростов и затухания роста старых неокученных деревьев являлось ослабление общей корневой активности. Многие сорные травы отличаются поразительной жизненностью лишь потому, что каждый надземный побег, отходящий от междоузлия корневища, формирует собственную корневую систему. По тщательным подсчетам Крауса, на одном растении пырея имелось 33 корневища, общей длиной 2168 см. Корневища некоторых злостных сорных трав достигают длины в 500 м [13], продолжая при этом энергичный рост и ветвление.

Массовым укоренением ствола на высоте 6 м нам удалось возобновить энергичный верхушечный рост старого тополя пирамидального. Для стимулирования образования придаточных корней вокруг ствола на 4-х столбах высотой в 6 м, закрепленных в грунте, был собран большой деревянный ящик емкостью в 2 м². Заполнив последний почвой и регулярно поливая, удалось вызвать образование большого числа придаточных корней (рис. 1). Это привело к существенному усилению роста растений и фотосинтетической активности листьев более чем в 3,3 раза.

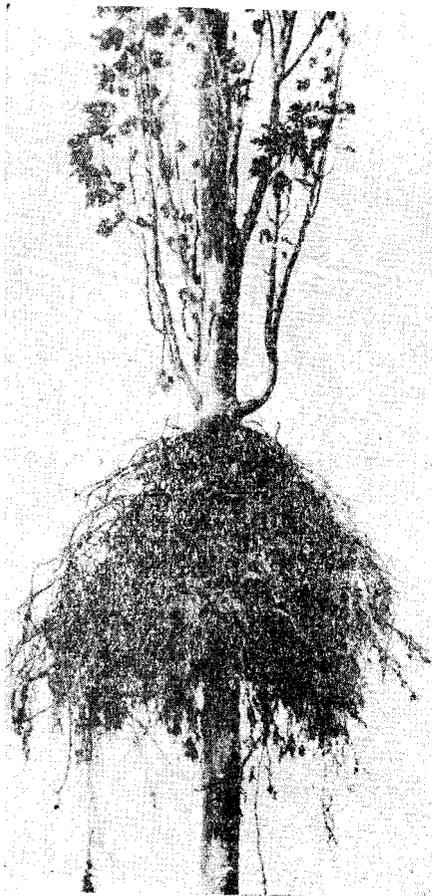


Рис. 1. Укоренение тополя пирамидального применением воздушного отводкования.

получили интересные данные, показывающие весьма положительную роль придаточных корней для активации роста и фотосинтеза этих деревьев (табл. 1).

Приведенные в таблице данные показывают, что деревья с развитыми придаточными корнями по всем показателям роста и активности фотосинтеза в среднем в два раза преобладали у контрольных растений. Это обстоятельство следует рассматривать как результат наличия мощной корневой системы, обладающей повышенной поглотительной и мета

Аналогичное явление мы обнаружили в ходе экспедиционных исследований искусственного лесонасаждения севанских почвогрунтов. Вследствие наличия постоянных ветров наблюдается накопление песка и повышение его уровня до 6 и более метров на отдельных участках. Произрастающие на этих небольших территориях 15-летние ивы и тополя по общей мощности и высоте преобладают над таковыми, обитающими на других почвогрунтах.

Раскопав влажный песок вокруг стволов, мы обнаружили массу придаточных корней, отходящих от толстых стволов и скелетных ветвей по всей их длине. Интенсивный рост указанных деревьев обусловлен именно этим обстоятельством, тогда как контрольные экземпляры показывали суховершинность.

Определяя некоторые дендрологические показатели роста и активность фотосинтеза по Чатскому и Славику [21], мы

Таблица 1
Некоторые показатели роста и активности фотосинтеза контрольных
и с придаточными корнями деревьев

Растения	Варианты	Высота в м	Средний прирост за 1964 г. в см		Размеры листьев (длина и ширина в мм)	Фотосинтез в мг CO ₂ (час/дм ²)
			общий	белковый		
Ива золотистая	контроль	4,80	18,4		34×10	5,6
	с придаточными корнями	10,11	43,2		61×14	12,26
Тополь китайский	контроль	7,50	25,4		51×30	6,42
	с придаточными корнями	12,10	44,0		75×44	11,72

болической активностью. Для убеждения в этом нами было определено содержание аминокислот белкового и общего азота по Къельдалю в корнях подопытных деревьев.

Обычно более полное представление о синтетической активности корней составляется при анализе пасоки. Поскольку нам не удалось получить пасоку из этих растений, анализу подвергались активные корни. При этом определялось как содержание общего и белкового азота (табл. 2), так и аминокислот (табл. 3) в них.

Таблица 2
Количество белкового и небелкового азота в корнях контрольных
подопытных деревьев тополя

Растения	Варианты	Корни	Азот в % от сухого веса			Соотношение белкового азота к небелковому
			общий	белковый	небелковый	
Ива золотистая	контроль	материнские	0,441	0,238	0,203	1,1
	с придаточными корнями	придаточные	1,036	0,728	0,308	2,0
Тополь китайский	контроль	материнские	0,581	0,351	0,230	1,5
	с придаточными корнями	придаточные	0,766	0,476	0,290	1,6

Полученные данные показывают, что придаточные корни у обеих пород отличаются повышенным содержанием белкового азота, с чем связан их энергичный рост. Многие всасывающие корни достигли метра длины, не дав ни одного бокового разветвления. Весьма характерные данные об интенсивном росте корней и подземных органов деревьев с придаточными корнями были получены в отношении содержания аминокислот (табл. 3). Определение их количества с помощью бумажной хроматографии [4] показало, что придаточные корни отличаются более активной метаболической деятельностью. Об этом свидетельствует вдвое

Таблица 3

Содержание аминокислот в корнях ивы золотистой и тополя китайского
(в мг на 1 г сухого вещества)

Аминокислоты	Корни (придаточные) сученных деревьев	Корни (материнские) контрольных деревьев
Цистин-цистеин	36,10	19,17
Аспарагин	264,45	48,35
Гистидин+глутамин	47,06	59,67
Аргинин	106,65	43,45
Серин	20,40	18,83
Глицин	58,41	42,48
Глутаминовая кислота	22,08	14,20
Аланин	56,00	30,05
Тирозин	42,03	49,43
Валин	23,92	3,44
Лейцины	11,06	5,53
Сумма	688,15	344,62

большее содержание аминокислот в указанных корнях подопытных деревьев по сравнению с материнскими контрольных растений.

Благодаря наличию столь большой массы активно функционирующих корней эти деревья достигли вдвое большей высоты, чем одновозрастные контрольные индивиды. В данном случае основным внутренним фактором подавления роста контрольных растений явилась корневая недостаточность. Этот вывод подтвердился результатами аналогичного опыта, проведенного со старыми отмирающими кустарниками снежно-плодника (*Symphoricarpos albus*) и полыни (*Artemisia procera*). У каждого вида из двух одинаковых по возрасту кустов один оставляли в качестве контроля, а другой подвергали окучиванию. Осенью 1964 г. сверху на куст надели деревянный ящик без дна и крышки высотой 80 см, который засыпался землей таким образом, чтобы над почвой осталось лишь несколько полувysохших верхушек центральных осей высотой в 5—6 см. В дальнейшем подопытные кусты регулярно поливались. Спустя 3—4 недели после весеннего пробуждения почек наблюдалось существенное усиление их роста на свободных от земли верхушках осей. Через 3—4 мес. побеги, отрастающие из этих почек, достигли почти таких же размеров, как главные оси контрольных кустов. При раскопке почвы обнаружено массовое укоренение всех осей, верхушки которых так энергично развивались (рис. 2). Определение сухого веса активных корней и площади листьев контрольных и опытных растений показало, что у последних на каждую ось и на единицу площади листьев приходится несравненно меньше всасывающих корней (у снежноплодника в 3,0, а у полыни—3,2 раза). Вследствие этого центральные оси контрольных кустов высохли, а выжившие росли слабо. Верхушки укоренившихся кустов энергично росли благодаря образованию большой массы активно функционирующих придаточных и наличия материнских корней. В действи-

тельности, определение содержания белкового и общего азота и сумма аминокислот в корнях этих растений показали наличие существенной разницы между ними (табл. 4).

Наибольшее содержание белково-азота обнаруживается в придаточных корнях, характеризующихся интенсивным ростом, в связи с чем у них оказалось меньшее количество аминокислот. Однако, если пересчет произвести на корневую систему, приходящуюся на ось или на 100 листьев, то корни окученных растений окажутся во много раз активнее в отношении метаболической деятельности, поскольку рост их надземных органов обеспечивается придаточными и материнскими корнями совместно. Следовательно, бурный рост окученных кустов, наблюдаемый в течение 3—4 мес., мог происходить лишь при наличии огромной массы активно функционирующих корней.

Мощная и активно функционирующая корневая система окученных кустов обеспечивала интенсивный синтез белков и аминокислот в

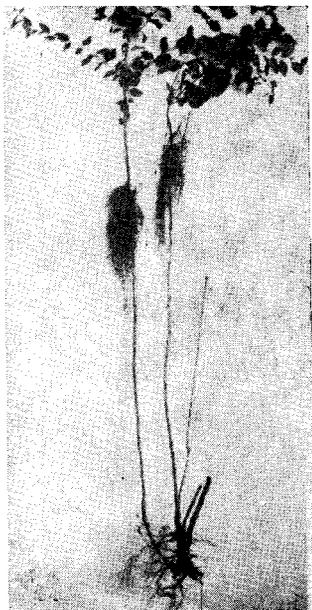


Рис. 2. Усиление верхушечного роста у центральных осей старого куста снежноплодника (*Symphoricarpos albus*) окучиванием.

Таблица 4
Содержание различных форм азота и аминокислот в корнях полыни и снежноплодника

Растения	Корни	Азот в % от сухого вещества			Сумма аминокислот в % от сухого вещества
		общий	белковый	небелковый	
Снежно-плодник	материнские контрольного растения	1,680	0,914	0,266	0,074
	придаточные окученных растений	1,904	1,535	0,269	0,061
	материнские окученных растений	1,036	0,445	0,591	0,115
Полынь высокая	материнские контрольного растения	1,848	1,149	0,699	0,296
	придаточные окученных растений	2,436	1,683	0,753	0,170
	материнские окученных растений	1,512	0,706	0,806	0,382

их листьях (рис. 3). Оба вида растений оказались богатыми как белковым азотом, так и аминокислотами. Общая сумма аминокислот в листьях окученных кустов оказывалась в два с половиной раза больше, чем у контрольных.

Приведенные данные показывают, что интенсивность роста и уровень процессов жизнедеятельности растений определяется, в первую очередь, общей мощностью активных корней, их поглотительной и метаболической деятельностью. В подтверждение этого положения можно привести и данные иного порядка. Экспериментально установлено, что

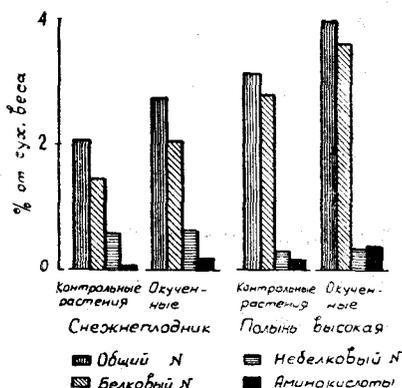


Рис. 3. Изменения содержания белкового и небелкового азота в листьях снежинки в зависимости от образования придаточных корней на центральных осях.

фотосинтетическая активность листьев непосредственно зависит от метаболической активности корней, которая у молодых растений намного выше. Далее выяснилось, что постепенное сокращение массы активных корней приводит к соответственному ослаблению фотосинтеза [5].

Исследуя изменение соотношения массы надземных органов и корневой системы у полевых культур, Станков [20] показал, что эта величина существенно изменяется по фазам развития растений. При наступлении каждой последующей фазы развития вес корней по сравнению с общей массой растений уменьшается. В фазе восковой спелости он достигает 16%, в результате чего ослабевают основные процессы жизнедеятельности. По данным же Шевелева [22], суточный прирост суданской травы прогрессивно увеличивается лишь до фазы цветения, а затем постепенно уменьшается. Вместе с этим, как показали наши опыты с периллой краснолистной [6], с наступлением цветения происходит полная мобилизация имеющихся в растениях ассимилятов и передача их к формирующимся цветкам и семенам. Вследствие этого исключается передача ассимилятов к корням, и двусторонний корне-лиственный обмен (корень \rightleftharpoons лист) сменяется односторонним (корень \rightarrow семя). Исключение роста и старение однолетников обуславливается именно этим обстоятельством [6].

Резюмируя приведенные выше данные, мы приходим к следующим основным выводам:

1. Онтогенетическое затухание роста растений является следствием возникновения и усиления корневой недостаточности, выражающейся в уменьшении общей массы активных корней и ослаблении их поглотительной и метаболической деятельности.

2. Образование придаточных корней применением окучивания или отводковывания приводит к увеличению как общей массы всасывающих корней, так и их поглотительной и метаболической активности, в связи с чем интенсифицируется рост растений и фотосинтетическая деятельность листьев.

Ботанический институт
АН АрмССР

Поступило 11.VI 1968 г.

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Պ. Ա. ԽՈՒՐՇՈՒԳՅԱՆ, Կ. Ա. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ

ԲԱՐՁՐԱԿԱՐԳ ԲՈՒՅԱԵՐԻ ԱՃՄԱՆ ՕՆՏՈԳԵՆԵՏԻԿԱԿԱՆ ՄԱՐՄԱՆ ՆԵՐՔԻՆ ԳՈՐԾՈՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Բույսերի ֆիզիոլոգիայի արդի հիմնական խնդիրներից մեկը այն հարցի պարզաբանումն է, թե ի՞նչ ներքին գործոնների հետևանքով է թուլանում բույսերի, գլխավորապես ծառա-թփային ձևերի աճը, կապված հասակային փոփոխությունների հետ:

Նրած պատկերացումները, որոնց համաձայն իբր բույսերի աճման էներգիայի նվազումը կապված է գազաթնային մերիսթեմայի բջիջների ստադիական կամ էլ հասակային փոփոխությունների հետ, չեն հաստատվել: Այն հանգամանքը, որ ծեր բույսի գազաթնային ճյուղից վերցված կտրոնը արմատակալելուց հետո տալիս է նույն հզորությունը բույս, ինչպես մայրականն է, արդեն ցույց է տալիս, որ մերիսթեմատիկ բջիջները բազմացման պրոցեսում պահպանում են իրենց սաղմնային վիճակը և չեն ենթարկվում ստադիական փոփոխության:

Մի շարք ծառային ու թփային տեսակների վրա մեր կատարած հատուկ ուսումնասիրությունները մեզ բերել են այն եզրակացության, որ բույսերի աճման անկումը նրանց օնտոգենեզի ընթացքում կապված է, այսպես կոչված, արմատային անբավարարության առաջացման և ուժեղացման հետ: Վերջինս ակտիվ արմատների ընդհանուր զանգվածի փոքրացման, նրանց ծծող և մետաբոլիկ ակտիվության անկման մեջ է: Երբ այս կամ այն եղանակով (բուկլից, օղային կամ հողային անդալիս) ցողունների և ճյուղերի վրա, առաջացնում ենք հավելյալ արմատներ, դրանով իսկ վերանում է արմատային անբավարարությունը: Այս դեպքում զգալի չափով ուժեղանում է բույսի վերերկրյա օրգանների աճը և տերևների ֆոտոսինթետիկ ակտիվությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гупалло П. И. Физиология растений, т. 7, вып. 1, 20, 1960.
2. Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений, Ереван, 1959.
3. Казарян В. О. Докл. Ереванского симпозиума по онтогенезу высших растений. Изд. АН АрмССР, 1966.
4. Казарян В. О., Авунджян Э. С., Карапетян К. А. АН АрмССР, т. 29, 3, 137, 1959.
5. Казарян В. О., Давтян В. А. Биологический журнал Армении АН АрмССР, т. 20, 11, 49, 1967.

6. Казарян В. О., Балагезян Н. В. Докл. АН СССР, т. 103, 2, 1955.
7. Колосов И. И., Ухина С. Ф. Физиология растений, т. I, вып. 1, 37, 1954.
8. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений. С.-х. гиз. 1940.
9. Кретович В. А., Евстигнеева З. Г., Асеева К. Б. и Савкина И. Г. Физиология растений, т. I, вып. 1, 1954.
10. Красильников Н. А. ДАН СССР, т. 87, 2, 309, 1952.
11. Купревич В. Ф. Сб. вопросы ботаники, т. I, 91, 1954.
12. Курсанов А. Л. Известия АН СССР, сер. биол., 6, 1957.
13. Ларин И. В. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. I, 1950.
14. Лысенко Т. Д. Теоретические основы агробиологии. С.-х. гиз, 1936.
15. Мирошниченко К. Г. ДАН СССР, т. 83, 6, 933, 1962.
16. Потапов Н. Г., Соловьева О. И. и Иванченко И. И. Тр. комиссии по ирригации. Изд. АН СССР, вып., 8, 1, 49, 1956.
17. Рубин Б. А. и Германова Б. Ф. ДАН СССР, т. 107, 5, 1956.
18. Рубин Б. А. и Германова Б. Ф. Успехи современной биологии, 43, 3, 1956.
19. Сабин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. Тимирязевские чтения, 1949.
20. Станков Н. З. Корневая система полевых культур, изд. «Колос», 1964.
21. Чатский И. и Славик Б. *Biologia plantarum*, 2 (2), 1960.
22. Шевелев И. Н. Тр. Вост. сер. Об. д/х опыт. ст. 34, 1927.
23. Went F. W. *Plant physiol.*, 13, 1, 1938.
24. De Ropp. *Annales of Bot.*, 10, 40, 1946.
25. De Ropp. *Annales of Bot.*, 11, 44, 1946.