

В. О. КАЗАРЯН, А. Г. АБРАМЯН, Г. Е. ВАРТАНЯН

О РОЛИ КОРНЕЙ В ПЕРЕРАБОТКЕ ПРОДУКТОВ АЗОТНОГО ОБМЕНА ЛИСТЬЕВ

За последние два десятилетия существенно расширились наши представления о роли корневой системы в жизнедеятельности растений. Установлено, что к числу важнейших функций активных корней относятся метаболическое превращение поглощенных ими минеральных элементов и передача надземным органам разнообразных аминокислот [12, 14, 16, 18 и др.], белков [9, 26], ферментов [10, 11, 23], фосфорорганических [8—13, 16—19], а также физиологически активных соединений [3, 22, 27, 28]. В связи с такой ролью корней теперь уже легко объяснимы внутренние причины интенсификации или затухания роста [7], активации фотосинтеза и других процессов жизнедеятельности листьев [4, 5, 7 и др.]. С этой функцией корней, несомненно, связано и длительное сохранение жизнедеятельности укорененных и погруженных корнями в дистиллированную воду листьев [7], в противоположность этому изолированные и неукорененные листья желтеют и отмирают весьма рано [2, 15], накапливая в черешках растворимый азот [24, 25]. Аналогичное явление наблюдается и при проведении кольцевого надреза на побегах ниже листьев [15].

Эти немногочисленные данные косвенно свидетельствуют о том, что задержка промежуточных продуктов обмена в листьях приводит к полному их распаду и подавлению их жизнедеятельности, а затем—отмиранию. При нормальной функциональной связи листьев с корнями последние, видимо, перерабатывают эти промежуточные соединения с образованием пригодных для жизнедеятельности листьев метаболитов. Подобное предположение впервые высказал Курсанов [13], но оно нуждается в экспериментальной проверке.

Опыты в этом направлении были проведены нами ранее [6] с некоторыми растениями, имеющими воздушные корни. Было показано, что изолированные от растений побеги с воздушными корнями в условиях исключения подачи воды и минеральных элементов живут несравненно дольше, чем без корней. Более интересными в этом отношении оказались результаты опыта с филодендронами (*Monstera deliciosa* Liemba). Последние, подрезанные с корневой шейки, носящие массу активно растущих воздушных корней, погружали в питательный раствор срезанным концом, у одной группы удаляя все корни, у другой—сохраняя их. Индивиды, лишённые воздушных корней, в этих условиях долго не выживали: листья сморщивались, желтели и отмирали. Растения же с воздушными корнями

ми сохраняли жизнедеятельность довольно продолжительное время, если регулярно подрезывался нижний конец стебля и обновлялся питательный раствор.

Положительное влияние воздушных корней на жизнедеятельность листьев установлено и в опытах с кустарниковым растением бирючиной (*Ligustrum vulgare* L.). На молодых растениях были оставлены по две одновозрастные и равноценные по мощности оси. Затем на них проводилось кольцевание чуть выше узла их отхождения, после чего на одну из осей верхней части кольцевого надреза наматывалась перлоновая губка, поддерживаемая непрерывно во влажном состоянии, для укоренения. В течение 20 дней на этих осях сформировалась масса корней, в связи с чем заметно усиливались рост и образование новых листьев (рис. 1, слева). У соседней контрольной оси, наоборот, наблюдалось сначала полное подавление роста, затем пожелтение и опадение листьев. На 58-й день кольцевания эти оси полностью оголялись, тогда как на осях с придаточными корнями даже появились новые более крупные листья.

Результаты этих опытов уже свидетельствуют о том, что при нарушении флоэмной связи листьев с корнями, или при отсутствии последних, образуются какие-то вредные вещества в листьях, которые вызывают их отмирание. Корни, видимо, предотвращают образование указанных соединений. К числу последних относится аммиак, являющийся конечным продуктом регрессивного превращения белковой молекулы [17]. В действительности, по данным Альтергота [1] и Хлебникова [20], при повышении температуры окружающей среды, вызывающей отмирание растений, в листьях обнаруживается довольно значительное количество аммиака. Однако в том случае, когда имеются соответствующие условия для обезвреживания аммиака, синтезируются амиды [15]. Отсюда мы вправе полагать, что у листьев окольцованных побегов сначала должно иметь место уменьшение содержания аминокислот и увеличение количества амидов, а затем выделение аммиака. Для подтверждения этого предположения нами были поставлены опыты с окольцованными и контрольными побегами сирени (*Syringa vulgaris* L.) и цестума (*Cestrum elegans* Schecht.).

В опытах с сиренью трехлетние растения, выращенные в вазонах с садовой почвой, разделялись на 2 группы: у одной было произведено кольцевание (3.IV.1968) выше корневой шейки, другая — оставлена в качестве контроля. Спустя 43 дня, когда наблюдалось увядание и сморщивание листьев (16.V.1968), было произведено определение содержания аминокислот и аспарагина в листьях методом бумажной хроматографии (рис. 2).

Как показывает приведенная диаграмма, окольцевание растений, исключаящее перемещение листовых ассимилятов и промежуточных продуктов белкового и нуклеинового обмена к корням, приводит к усилению распада белков и уменьшению содержания аминокислот (в 1,4 раза). Количество же аспарагина нарастает более чем в 2,6 раза. Когда же

удаляется часть корней, особых изменений в отношении общего содержания аминокислот не обнаруживается.

Более характерные данные были получены в опытах с вечнозеленым растением цестума, ветви которого очень хорошо укореняются во влаж-

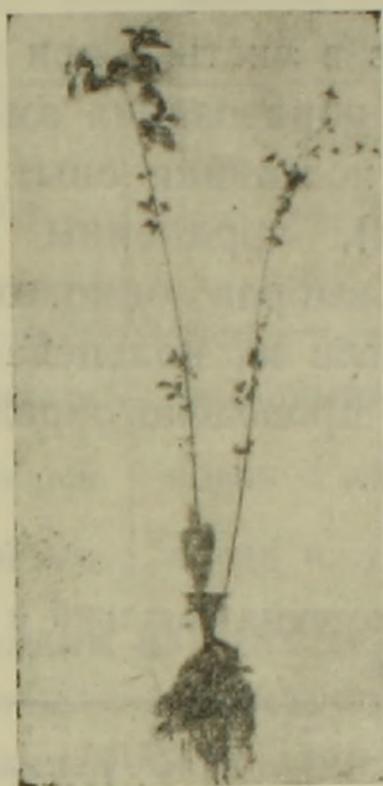


Рис. 1. Выживаемость листьев бирючины в связи с проведением кольцевания (справа) или наличием придаточных корней (слева).

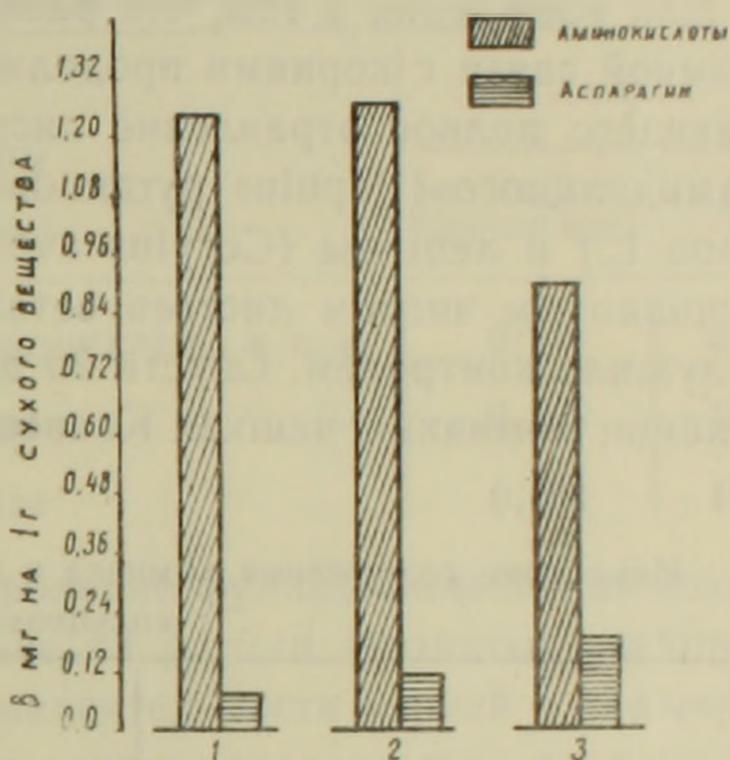


Рис. 2. Изменение содержания аминокислот и амидов в листьях сирени в зависимости от корнеобеспеченности (2) и окольцевания (3). Контроль (1).

ной среде. Кроме контрольных, мы брали также окольцованные и укорененные выше кольцевого надреза ветви, полагая, что в случае кольцевания в листьях данного побега должно уменьшаться содержание аминокислот, но увеличиваться — аспарагин, при образовании же придаточных корней — увеличиваться содержание аминокислот и уменьшаться аспарагин в листьях. Действительно, результаты этого опыта (рис. 3) показали, что содержание аминокислот в листьях окольцованных и укорененных

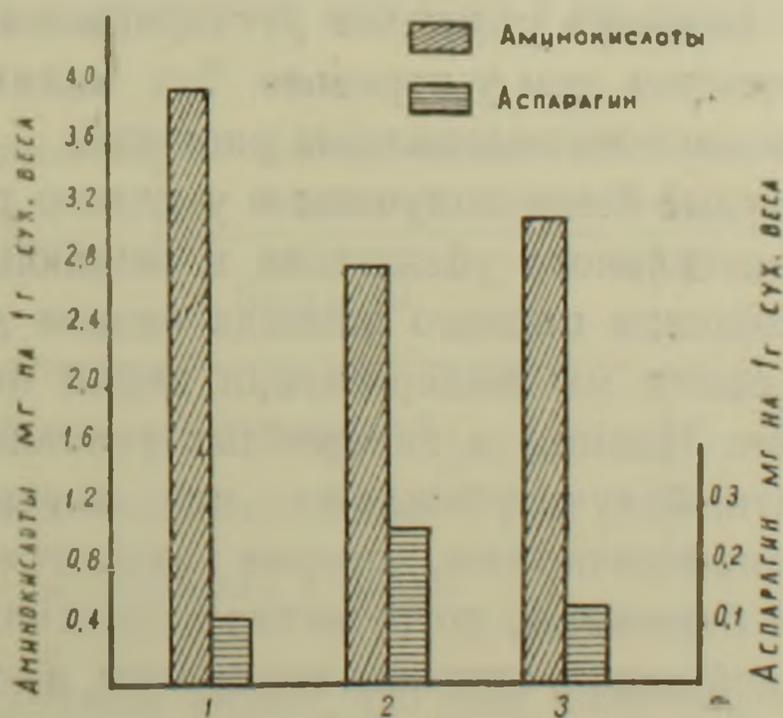


Рис. 3. Изменение содержания аминокислот и амидов в листьях цестума в зависимости от окольцевания (2) у укорененной окольцованной ветки (3). Контроль (1).

побегов по сравнению с контрольными соответственно уменьшилось на 30,1%. В отношении же аспарагина, наоборот, получены диаметрально противоположные данные: в окольцованных содержание его повысилось на 132%, а в укорененных—лишь на 19,5%, т. е. после укоренения произошло резкое падение аспарагина по сравнению с тем количеством его, что было обнаружено в листьях окольцованных ветвей.

Для убеждения в том, что распад белков в листьях при нарушении флоэмной связи с корнями продолжается до образования аммиака, вызывающего полное отравление листьев, мы поставили опыт. С тополя пирамидального (*Populus pyramidalis* Rozier), гордовины (*Viburnum lantana* L.) и лещины (*Corylus avellana* L.) выбрав одновозрастные и с одинаковым числом листьев ветви, подвергли их кольцеванию, часть их служила контролем. Спустя 20 дней было проведено определение содержания аммиака в чашках Конвея (табл. 1).

Таблица 1

Изменение содержания аммиака в листьях некоторых растений в связи с кольцеванием ветвей

Растения	Варианты	Аммиак	
		мг на 1 г сырого веса	%
Тополь пирамидальный	контроль	0,061	100,0
	кольцевание	0,094	157,4
Гордовина	контроль	0,049	100,0
	кольцевание	0,137	279,5
Лещина	контроль	0,049	100,0
	кольцевание	0,114	232,6

Как показывают приведенные данные, 20-дневное прекращение оттока листовых продуктов к корням привело к увеличению содержания аммиака в листьях. При этом обращает на себя внимание то обстоятельство, что выделение аммиака у листьев кустарниковых растений осуществляется более энергично, чем у деревьев. Тут, видимо, имеет значение и общая поверхность листьев подопытных растений.

Аналогичные данные были получены и у целого ряда других пород.

Для более обстоятельного убеждения в решающей роли корневой системы в предотвращении полного распада белков до аммиака в листьях в следующем опыте мы выдерживали корни бирючины японской (*Ligustrum japonicum* Maxim.) в анаэробных условиях для подавления их жизнедеятельности, будучи убеждены, что листья таких растений должны вести себя аналогично тем, которые находятся на окольцованных побегах. Часть осей бирючины, погруженная срезанным концом в сосуды с дистиллированной водой, служила контролем, и во избежание укоренения кора от нижних концов стеблей была удалена. Другую часть их в таких же условиях укореняли, а затем делили на две группы: одна из них корнями погружалась в сосуд с дистиллированной водой, которая еже-

дневно 3—4 раза обогащалась кислородом с помощью пульверизатора, другая — была погружена в сосуд с кипяченой, но охлажденной водой, покрытой жидким маслом. Спустя 20 дней было произведено определение содержания аммиака в листьях опытных ветвей (табл. 2).

Таблица 2

Влияние функциональной активности придаточных корней на выделение аммиака листьями бирючины

Группы	Варианты	Аммиак	
		мг на 1 г сырого веса	%
Неукорененная ось	срезанными концами погружается в воду	0,178	257,9
Укорененная ось	корни в анаэробной среде	0,105	152,0
Укорененная ось	корни в аэробной среде	0,069	100,0

Как видим из этих данных, ослабление функциональной активности корней оказало существенное влияние на распад азотистых соединений листьев до аммиака. Депрессия жизнедеятельности корней в анаэробных условиях, видимо, приводит к прекращению передвижения азотистых веществ листьев, вследствие чего они подвергаются полному распаду. Этот процесс еще больше усиливается в случае, когда изолированные ветви лишены придаточных корней.

В этом аспекте более характерные данные были получены в опытах с седумом (*Sedum rubrotinctum* R. T. Clausen). Были взяты 3 группы побегов, носящих одинаковое число листьев. Одна из них служила контролем и была лишена воздушных корней. Побеги II группы изолировались от материнского растения и помещались в сосуды без воды, затем в течение опыта у них регулярно удалялись воздушные корни. Побеги III группы, как и предыдущие, находились в сосудах с воздушными корнями, число которых в течение опыта становилось все больше. Спустя 27 дней определялось содержание аммиака в их листьях (табл. 3).

Таблица 3

Влияние воздушных корней изолированных побегов седума на содержание аммиака в листьях

Побеги	Варианты	мг на 1 г сырого веса	%
Неизолированный	без воздушных корней	0,024	100,0
Изолированный	без воздушных корней	0,055	229,1
Изолированный	с воздушными корнями	0,020	83,3

Из данных таблицы видно, что при наличии воздушных корней на побегах седума обнаруживается меньше аммиака в листьях, в связи с чем они сохраняют жизнедеятельность гораздо дольше, как это наблю-

далось и в наших ранних опытах [6]. При регулярном удалении воздушных корней усиливается выделение аммиака в листьях.

Примерно подобные данные были получены и в опытах с бирючиной японской. На этот раз кроме контрольной были взяты еще две группы ветвей: одни подвергались кольцеванию, у других после кольцевания стимулировалось образование корней выше кольцевого надреза. С формированием массы придаточных корней у ветвей последней группы было произведено определение содержания аммиака в листьях (рис. 4). Как видим, кольцевание ветвей привело к увеличению содержания аммиака в листьях, тогда как образование придаточных корней выше кольцевого надреза существенно ослабило выделение его.

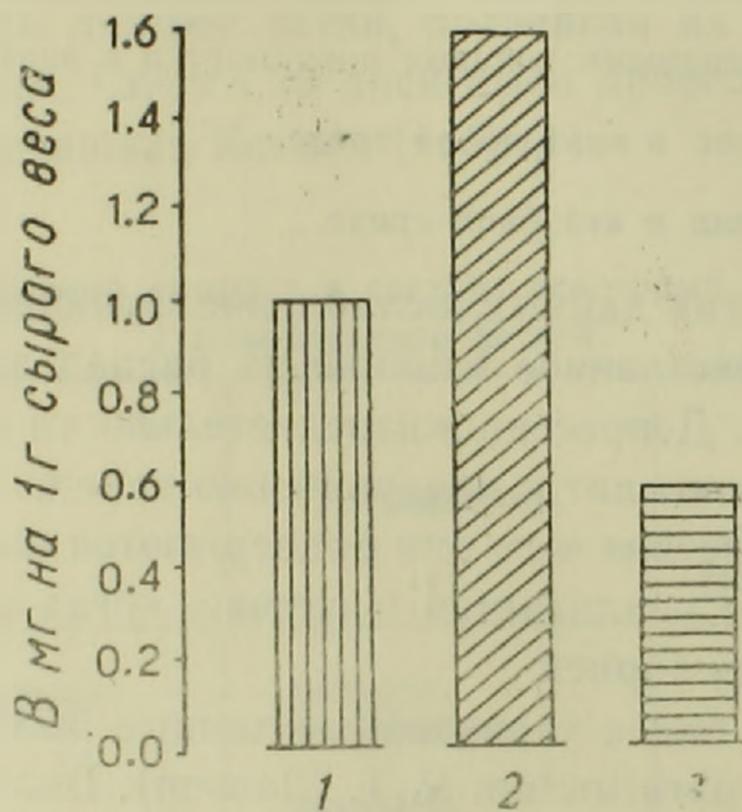


Рис. 4. Изменение содержания аммиака в листьях бирючины в зависимости от окольцевания (2) и укоренения окольцеванной ветки (3). Контроль (1).

Таким образом, все эти данные свидетельствуют о том, что при наличии придаточных корней промежуточные продукты азотистого обмена, поступая в клетки корней, подвергаются метаболической переработке с образованием необходимых для жизнедеятельности листьев соединений.

Изложенные данные дают основание полагать, что увеличение содержания аммиака в листьях окольцованных побегов является следствием задержки оттока ассимилятов и промежуточных продуктов гидролиза белков. Для уточнения этого предположения и выяснения роли физиологического состояния листьев в процессах выделения аммиака было определено его содержание у растений, находящихся на разных фазах развития, листья которых существенно отличаются как по физиологической активности, так и по энергии передачи к другим органам синтезирующихся в них ассимилятов.

В качестве опытных растений были взяты подсолнечник сорта Гигант-549, томат—Еревани-14 и кукуруза—Картули круги. Анализы проведены как у листьев срезанных непосредственно, так и спустя 3 и 8 дней после их выдержки черешками в воде. При этом мы исходили из того,

что у ранее срезанных листьев содержание аммиака должно быть гораздо больше вследствие усиления распада белков.

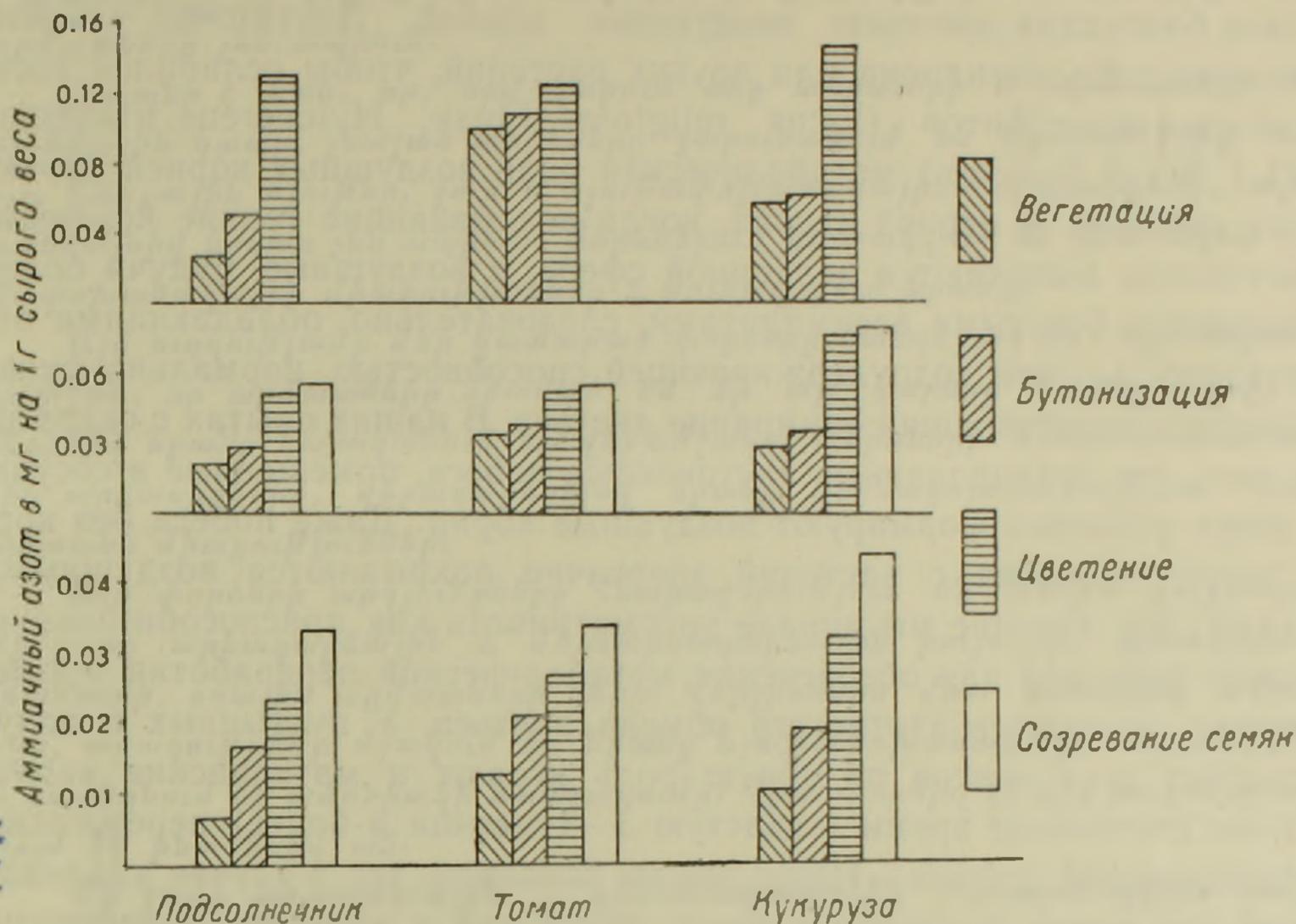
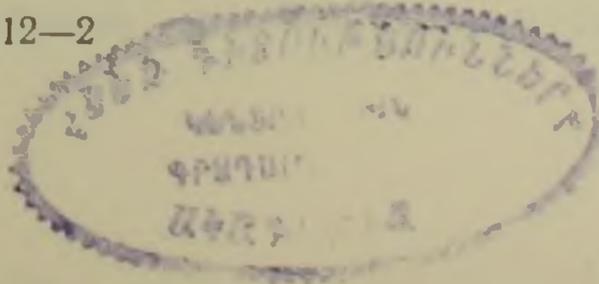


Рис. 5. Содержание аммиачного азота в листьях перед и после их изоляции с растением спустя один (I), три (III) и восемь (VIII) дней.

Полученные данные (рис. 5) показывают, что в ходе онтогенетического развития растений постепенно увеличивается содержание аммиака в листьях. Наибольшее количество его, как видим, обнаруживается не у цветущих растений, листья которых весьма активны в отношении синтеза и передачи к другим органам ассимилятов [9, 12, 14, 16, 18, 26 и др.], а у семенообразующих экземпляров, с листьями, обладающими активной гидролитической деятельностью белков. Вместе с тем выясняется, что по мере продления сроков выдержки изолированных листьев в условиях дистиллированной воды существенно возрастает содержание аммиака в них, а листья, взятые от семенообразующих растений, вследствие этого не живут даже 8 дней. Однако такие листья живут весьма долго после укоренения, если даже корни погружаются в дистиллированную воду. Таким образом, как мы убеждаемся, раннее отмирание изолированных листьев связано не с задержкой ассимилятов в них, имея в виду, что таковых больше в листьях цветущих или вегетирующих растений, а с задержкой промежуточных продуктов белкового распада, полный гидролиз которых приводит к выделению аммиака. Одна из функций корней заключается именно в метаболической переработке промежуточных продуктов белкового распада. У многих растений для этой цели даже формировались воздушные корни, смежные листьям.

Значение воздушных корней особенно существенно для интенсификации роста или длительного сохранения жизнедеятельности листьев у



целого ряда тропических растений. Многие лианы отличаются весьма энергичным ростом и достигают больших высот, неся огромную массу листьев благодаря наличию воздушных корней. Достаточно удалить последние у филодендрона или других растений, чтобы ослабился рост. У многих ксерофитов (*Ficus religiosa* Forsk, *Hylocereus triangulatis* (L.) Вг. et R. и др.) метаболическая роль воздушных корней проявляется особенно в период засухи, когда всасывающие тонкие корневые разветвления высыхают в подземной сфере, а воздушные, будучи более развитыми и богатыми ассимилятами, следовательно, обладающими относительно высокой водоудерживающей способностью, нормально функционируют, предотвращая отмирание листьев. В наших опытах с седумом показано, что изолированные листоносные побеги, помещенные в сосуды без воды, усиленно формируют воздушные корни. Даже побеги без корней после удаления с растений энергично покрываются воздушными корнями. Это явление мы вправе рассматривать как приспособительную реакцию растений для обеспечения метаболической переработки промежуточных продуктов азотистого обмена листьев. У пустынных и полупустынных суккулентов подобную роль играют и материнские корни, которые длительное время (зачастую 3—4 месяца и более) переживают крайний водный дефицит. Наши опыты показали, что в случае удаления корней они очень быстро отмирают, тогда как с корнями, лишенными доступа воды, выживают длительно. Видимо, в таких условиях корни нормально обеспечивают корне-листовой обмен, получая от листьев отходы метаболизма и подвергая их переработке. В подобной засушливой среде они получают из листьев и аммиак, включая его в состав аминокислот или амидов и транспортируя их в листья [21].

Обобщая результаты вышесказанных данных, мы вправе констатировать, что одна из важнейших функций корней заключается в метаболической переработке отходов обмена веществ надземных органов. В случае нарушения флоэмной связи между полярно расположенными метаболическими органами или отсутствия корней указанные отходы подвергаются полному распаду в листьях с выделением аммиака, который вреден для сохранения их жизнедеятельности.

Институт ботаники
АН Арм ССР

Поступило 10. VI 1971 г.

Վ. Ն. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Ա. Հ. ԱԲՐԱՀԱՄՅԱՆ, Գ. Ե. ՎԱՐԴԱՆՅԱՆ

ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ԱԶՈՏԱԿԱՆ ՆՅՈՒԹԱՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ԱՐԳԱՍԻՔՆԵՐԻ
ՎԵՐԱՄՇԱԿՄԱՆ ԳՈՐԾՈՒՄ ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ ԳԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո ս մ

Հայտնի է, որ արմատային սիստեմի կարևորագույն ֆունկցիաներից մեկն է կլանված հանքային նյութերի նյութափոխանակությանն է, որի շնորհիվ սինթեզվում և տերևներին է ուղարկվում բազմաթիվ միացություններ: Վերջիններիս մասնակցությամբ ապահովում է բույսերի աճը, տերևներում

բլորոֆիլի կազմավորումը և բոլոր կենսական պրոցեսների ուժեղացումը: Այդ է պատճառը, որ դժվար արմատակալող ընձյուղները կամ տերևները առանց արմատների չեն ապրում:

Հայտնի է նաև, որ, երբ կտրում ենք տերևների և արմատների միջև ֆլոեմային կապը, շնայած տերևները շարունակում են արմատներից ստանալ հանքային նյութեր, ջուր և նյութափոխանակային արգասիքներ, այնուամենայնիվ երկար չեն ապրում: Տերևներում կուտակվում են վնասակար նյութափոխանակային միացություններ և թունավորում նրանց:

Այս ուղղությամբ մեր կատարած փորձերը հանգեցրել են այն եզրակացության, որ արմատները օժտված են մի այլ կարևոր ֆունկցիայով, որի շնորհիվ նրանք կարողանում են վերամշակել տերևների նյութափոխանակային արգասիքները, վերադարձնելով նրանց կենսագործունեության համար պիտանի միացություններ:

Այս փորձերի արդյունքները հնարավորություն են տալիս բացատրելու մի շարք արևադարձային և մերձարևադարձային բույսերի, գլխավորապես լիանների, օդային արմատների դերը: Վերջիններս մոտ գտնվելով տերևներին, արագությամբ մշակում են նրանց նյութափոխանակային արգասիքները և կասեցնում են ամոնիակի առաջացումը: Դրա շնորհիվ էլ այդ բույսերը ունենում են ինտենսիվ աճ:

Մի շարք անապատային և կիսանապատային չորադիմացկուն բույսեր ամիսներով դիմանում են հողային չորությանը՝ արմատների վերը նշված ֆունկցիայի շնորհիվ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Альтергот В. Ф. Тр. ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, т. I, в. II, 1937.
2. Винокур Р. Л. ДАН СССР, 93, 2, 1953.
3. Дагис И. К. Тезисы докл. делег. съезда Всес. бот. об-ва, вып. 2. Изд. АН СССР, 1957.
4. Казарян В. О. и Давтян В. А. Биологический журнал Армении, 20, 1, 1967.
5. Казарян В. О. и Давтян В. А. Физиология растений, 14, вып. 5, 1967.
6. Казарян В. О., Абрамян А. Г. ДАН АрмССР, 47, 1, 1968.
7. Казарян В. О. Старение высших растений. «Наука», 1969.
8. Клечковский В. М. и Багаев В. Б. Докл. ТСХН, вып. 10, 1949.
9. Кретович В. Л., Евстигнеева З. Г., Асегва К. Б. и Савкина И. Г. Физиология растений, 6, вып. 1, 1959.
10. Купревич В. Ф. Вопросы ботаники, I, М.—Л., 1954.
11. Купревич В. Ф. и Щербакова Т. А. Почвенная энзимология, Минск, 1966.
12. Курсанов А. Л. Известия АН СССР, серия биол., 6, 1957.
13. Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. XX Тимирязевское чтение, изд. АН СССР, 1960.
14. Литвинов Л. С. Изв. биол. научн. исслед. ин-та Пермск. гос. ун-та, 5, 1927.
15. Некрасова Т. В. Физиология растений, 5, вып. 6, 1958.
16. Потапов Н. Г., Соловьева О. Н. и Иванченко И. И. Тр. комиссии по ирригации АН СССР, сер. биол., 2, 1936.
17. Прянишников Д. Н. Избранные сочинения, I, 1951.
18. Сабинин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. Тимирязевские чтения, IX, 1949.
19. Туева О. Ф., Самойлова С. А. ДАН СССР, 59, 3, 1948.
20. Хлебникова Н. А. Тр. Ин-та физиологии растений, т. I, вып. 2, 1937.
21. Цветкова И. и Воронина И. Тезисы докл. конференции по физиол. устойчивости растений. М., 1959.