

УДК 581.1, 582.951.1

В. О. КАЗАРЯН, Т. В. ТАНГАМЯН

О ЗАТУХАНИИ СПОСОБНОСТИ ВОССТАНОВЛЕНИЯ УДАЛЕННЫХ НАДЗЕМНЫХ ЧАСТЕЙ И РОСТА КОРНЕЙ В СВЯЗИ С КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЕМ КАРТОФЕЛЯ

Исследовали способность восстановления утраченных надземных частей и изменения корнеобеспеченности листьев картофельного растения при их скашивании на разных фазах развития. Показано, что с переходом растений к формированию клубней постепенно ослабляется как регенерационная способность, так и рост корней. При обрезке надземных органов на ранних фазах развития вся жизнедеятельность растений направляется на восстановление утраченных фотосинтезирующих органов и продление тем самым индивидуальной жизни. На поздних же фазах развития синтезирующиеся и имеющиеся в надземных частях и корнях ассимиляты расходуются главным образом на формирование органов вегетативного воспроизводства теперь уже для сохранения филогенеза.

Всякое нарушение целостности растений, как правило, прямо или косвенно влияет на корнелистовую корреляцию, и для изучения природы последней нередко прибегают к фитотехническим приемам [3—6, 9, 13 и др.]. Так, например, при исследовании поведения обрезанных растений показано, что, спустя некоторое время, вновь восстанавливается прежнее корнелистовое отношение [6].

Клубневые растения, в отличие от представителей других жизненных форм, в отношении проявления этой способности должны существенно отличаться, так как с формированием органов вегетативного и полового воспроизводства, являющихся основными полярно расположенными центрами расходования ассимилятов, резко подавляется развитие вегетативной сферы. Поэтому имеется полное основание полагать, что восстановление утраченных частей (вследствие обрезки) должно осуществляться с неодинаковой силой в разные периоды онтогенетического развития. На поздних фазах вряд ли можно ожидать восстановления прежнего корнелистового отношения в связи с энергичным расходом ассимилятов на формирование клубней [10] и, следовательно, подавления роста корней [7]. Ослабление метаболической деятельности корней на данном периоде онтогенеза растений [9] следует, видимо, рассматривать как следствие перемещения из них запасных ассимилятов на образование и рост клубней.

С целью экспериментальной иллюстрации указанных предположений, а также выявления характера изменения корнеобеспеченности листьев по фазам развития растений при обрезке были поставлены опыты с картофелем сорта Лорх.

Материал и методика. Растения выращивались в удобренной и смешанной с песком почве, чтобы иметь возможность с легкостью выкапывать корни, клубни и столоны из почвы и определять их сухой вес. В каждом опыте было взято такое число растений, чтобы обеспечить десятикратную повторность. Полученные данные являются средними из них.

В первом опыте обрезались надземные части растений перед клубнеобразованием, в фазах бутонизации, цветения и опадения цветков. При этом у растений одних вариантов была проведена однократная обрезка, у других—многократная, число которой, разумеется, уменьшалось по мере приближения к фазе опадения цветков в связи с ослаблением возможности восстанавливать утраченные части. Учет регенерационной способности (сухого веса вновь появившихся частей) проведен после опадения цветков контрольных растений (табл. 1).

Таблица 1

Восстановление удаленных надземных органов у растений картофеля, находящихся на разных фазах развития

Фаза развития в момент удаления надземных частей	Однократное удаление			Периодическое удаление		
	дата удаления	новообразованные органы, г	новообразованные органы, % от контроля*	число обрезки	новообразованные органы, г	новообразованные органы, % от контроля
Вегетация	18.V	127,9	79,5	5	4,2	2,6
Бутонизация	5.VI	14,3	8,8	6	2,7	1,7
Цветение	15.VI	10,2	6,3	3	1,6	1,0
Начало опадения цветков	24.VI	1,52	0,9	2	0,9	0,6
Полное опадение цветков	9.VII	0	0,0	1	0,0	0,0

* Сухой вес надземных органов контрольных растений составляет в среднем 160,9 г.

Результаты и обсуждение. Как показывают приведенные данные, высокая способность восстанавливать удаленные надземные органы проявляется перед клубнеобразованием. Общая масса вновь сформированных органов на данной фазе составляет 79,5% от удаленных. В последующих фазах это свойство постепенно ослабляется, а в период полного опадения цветков оно исчезает полностью.

Указанная тенденция более наглядно проявилась у растений, подвергшихся периодическому удалению надземных частей. В этом случае новообразование в основном осуществлялось за счет запасных ассимилятов корней. После каждой обрезки использовались имеющиеся в них ассимиляты для формирования новых листьев, что привело к полному истощению и отмиранию корней (табл. 2).

Приведенные данные наглядно показывают, что реакция корневой системы оказалась разной при однократной или многократной обрезках.

В случае однократной обрезки меньше всего по общей массе изменяются корни растений, находящихся в фазе вегетации. Уменьшение су-

ного веса вследствие удаления надземных органов на данной фазе составляло лишь 12,9%. С наступлением бутонизации убыль корней в сухом весе достигала от 35,3 до 48,4%.

Таблица 2
Сухой вес полярно расположенных органов картофеля после одно- или многократного удаления надземных частей на разных фазах развития

Фаза развития в момент удаления надземных частей	Сухой вес корней, г*		Сухой вес клубней, г**	
	однократное удаление	периодическое удаление	однократное удаление	периодическое удаление
Вегетация	2,30	0,30	43,0	0,0
Бутонизация	1,55	0,90	12,3	10,3
Цветение	1,70	1,20	22,0	19,9
Начало опадения цветков	1,57	1,68	50,5	36,8
Полное опадение цветков	1,60	1,65	51,6	38,1

* Сухой вес корней контрольных растений в среднем составлял 2,64 г.

** Сухой вес клубней контрольных растений в среднем составлял 76,8 г.

При периодическом же удалении надземных органов сокращение массы корней оказалось более значительным у растений, находящихся в фазах вегетации и бутонизации, тогда как у онтогенетически более подвинутых индивидов корни почти не уменьшались в весе. Этот факт объясняется тем, что на последних фазах онтогенеза исключается способность восстановления утраченных частей.

Примерно аналогичная картина была обнаружена в отношении формирования и роста новых клубней. На ранних фазах развития способность образовать клубни оказалась более слабо выраженной в связи с тем, что основная масса внутритканевых ассимилятов была использована для формирования надземных частей, главным образом листьев. На поздних же фазах развития наблюдалось ослабление способности восстанавливать утраченные надземные органы, но усилилось клубнеобразование. В данном случае проявилась неодинаковая реакция растений, находящихся на разных фазах развития, на этот фитотехнический прием. Если на ранних фазах происходило восстановление нормального корнелистового отношения и тем самым продлевание собственной жизни, то на поздних фазах из-за отсутствия этой возможности растение формирует новые клубни, теперь уже для сохранения жизни кленового потомства. Примерно такая приспособительная реакция обнаруживается у однолетних растений, которые, по данным Сукачева [12], ускоряют наступление цветения и плодоношения в жестких условиях борьбы за существование. Многолетние растения при таких условиях не переходят к цветению, но проявляют высокую жизненность и долго остаются жизнедеятельными.

Сравнение сухого веса корней у последних двух групп растений при однократном и многократном удалении подземных органов с первого взгляда приводит к парадоксальным результатам. У той и другой групп:

не обнаруживается заметного различия в сухом весе корней, тогда как следовало бы ожидать существенного уменьшения их веса при неоднократной обрезке надземных органов. Но учитывая, что у этой группы образовалось меньше клубней (соответственно 36,8 и 38,1 г), а надземные органы вовсе не восстанавливались (табл. 1), становятся более или менее ясными причины сохранения основной массы корней. В данном случае мы вправе допустить, что либо имеющиеся у них ассимиляты не могли быть израсходованы на образование клубней и надземных органов, либо существенная часть указанных корней оказалась мертвой.

Многokратное удаление надземных органов, как мы убедились, не препятствует мобилизации имеющихся в корнях ассимилятов для формирования клубней, хотя на разных фазах онтогенетического развития это свойство проявляется неодинаково. Следует полагать, что при периодическом скашивании стеблей эта особенность растений не исчезает, хотя можно также допустить, что в этом случае имеющиеся в стеблях ассимиляты должны расходоваться на образование листьев, для продления общей жизни растений. С целью уточнения этих предположений в следующем опыте мы, начиная с фазы начала и массовой бутонизации, производили периодическое удаление листьев (по мере их появления) и, спустя 44 дня, определили сухой вес корней и столонов (табл. 3). При этом были взяты два контрольных варианта: один—перед скашиванием растений, другой—спустя 44 дня.

Таблица 3

Рост подземных органов картофеля при непрерывном удалении надземных частей

Фаза	Варианты	Сухой вес, г		
		корней	столонов	клубней
Начало бутонизации	Контроль	0,77	1,30	3,86
	Спустя 44 дня после непрерывного удаления листьев	0,28	1,32	8,31
	Контроль	0,57	1,42	53,5
Массовая бутонизация	Контроль	3,27	1,20	12,0
	Спустя 44 дня после непрерывного удаления листьев	1,84	1,25	35,0
	Контроль	3,23	1,33	233,0

Как наглядно показывают приведенные данные, с начала появления первых бутонов непрерывное удаление листьев привело к существенному уменьшению массы корней (2,7 раза) и к увеличению веса клубней (2,1 раза). У II контроля в течение 44 дней имели место лишь незначительная убыль сухого веса корней (26,0%) и увеличение урожая клубней (13,9 раза). В данном случае периодическое удаление листьев заметно влияло лишь на развитие корневой системы, тогда как клубни продолжали расти главным образом за счет запасных ассимилятов стеблей и корней.

Удаление листьев в фазе массовой бутонизации и начала цветения

привело к еще большему уменьшению массы корней (1,7 раза), но более сильному росту клубней (2,8 раза). Это уже свидетельствует о том, что в фазе массовой бутонизации стебли более богаты ассимилятами и к тому же замедляется формирование новых листьев (это было видно в ходе проведения опыта).

Далее, начиная с фазы массовой бутонизации, рост корней почти прекращается. Вся жизнедеятельность растений направляется лишь на формирование новых клубней. На данной фазе развития за 44 дня масса клубней увеличилась в 6,6 раза, разумеется, главным образом за счет ассимилятов, поступающих из листьев, которые в этот период онтогенеза проявляют максимальную фотосинтетическую деятельность [1, 2, 11 и др.].

Если исходить из положения о том, что интенсивность роста и общая продуктивность растений в основном определяются общей функциональной активацией корней, главным образом их всасывающей и метаболической поверхностями, то мы вправе заключить, что для поднятия урожайности картофеля нужно прибегнуть к приемам, способствующим развитию корней до начала клубнеобразования (окучивание, сравнительно глубокая посадка семенников и др.). С наступлением периода образования клубней подавляется развитие вегетативных органов, в том числе и корневой системы. Это положение иллюстрируется данными следующей таблицы, где приведены результаты по изменению площади листьев и массы растений, в том числе и коэффициента корнеобеспеченности растений по фазам развития (табл. 4). В этом опыте определение корнеобеспеченности произведено на 30-й день после удаления надземных органов.

Таблица 4

Корнеобеспеченность у картофеля, подвергнутого удалению надземных органов (скашивание) до начала клубнеобразования

Фаза развития, при которой проведено определение	Варианты	Листья, дм ²	Сухой вес корней, г	Корнеобеспеченность листьев	Сухой вес клубней, г
Вегетация	контроль	7,51	0,52	69,2	0,0
Начало цветения	контроль	107,44	2,70	25,1	19,9
Начало цветения	скашивание	99,26	1,52	15,3	5,6
Массовое опадение цветков	контроль	144,19	2,30	15,9	76,8
Массовое опадение цветков	скашивание	48,83	2,16	44,2	43,0

Как свидетельствуют приведенные в таблице цифры, раннее скашивание, проводимое в фазе начала цветения, стимулирует энергичное формирование новых листьев, общая поверхность которых за месяц достигает таковой у контрольных растений. Но противоположно листьям, корни обрезанных растений за указанное время существенно уменьшались в весе (в 1,8 раза). Убыль сухой массы корней объясняется как отмиранием некоторой доли активных разветвлений, так и перемещением имеющихся в них ассимилятов для формирования новых листьев. Обрезка надземных частей в фазе массового опадения цветков приводит к слабому восстановлению утраченных частей и потере веса корней.

Вновь сформировавшиеся листья у этой группы растений составляют 33,8% от таковых контрольных индивидов, в то время как сухой вес корней остается почти на первоначальном уровне. Отсюда следует, что, начиная с фазы опадения цветков, корни перестают получать новые ассимиляты, к тому же не располагают таковыми для передачи клубням.

В связи с таким своеобразным изменением массы корней и листьев изменяется и коэффициент корнеобеспеченности листьев опытных растений. Эта величина оказывается больше всех у растений I группы контроля, затем II, а меньше всех у III группы. У обрезанных же растений наибольшей корнеобеспеченностью отличаются листья последней группы.

В отношении же общей урожайности опытных индивидов картина несколько иная. У растений, подвергнутых скашиванию в период начала цветения клубни почти не образуются, так как вся жизнедеятельность направляется на восстановление утраченных частей. В связи со слабой восстановительной способностью существенно уменьшается и масса клубней у растений последней группы, хотя процесс клубнеобразования продолжается и после скашивания растений. Таким образом, как мы убеждаемся, при обрезке надземных органов на ранних фазах развития вся жизнедеятельность растений направляется на восстановление утраченных частей для продления индивидуальной жизни, а на поздних фазах — на образование новых клубней для продолжения филогенеза.

Обобщая полученные данные, мы вправе констатировать, что скашиванием надземных органов картофеля установлено постепенное ослабление способности восстанавливать утраченные части и усиливать формирование клубней по мере наступления высших фаз онтогенетического развития. Пока растения не проявляют готовности к плодоношению, при удалении надземных органов они бурно восстанавливаются. Но как только растения проявляют готовность к формированию клубней, взамен восстановления утраченных частей, мобилизуются внутренние возможности для образования наибольшего числа органов вегетативного воспроизводства. В этом отношении рост корней более ограничен, он продолжается до бутонизации, тогда как надземные органы развиваются дальше. Ограниченность роста корней обуславливается главным образом наступлением клубнеобразования. Дело в том, что ассимиляты, передвигающиеся в акропетальном направлении, расходуются главным образом на формирование клубней, которые являются более активными центрами расходования ассимилятов, нежели корни. В связи с этим с переходом к бурному плодоношению корни также принимают участие в образовании и росте клубней, мобилизуя имеющиеся в них запасные питательные вещества для этого процесса. В связи с этим на данном этапе развития существенно уменьшается коэффициент корнеобеспеченности растений в целом.

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Տ. Վ. ԹԱՆԿԱՄՅԱՆ

ԿԱՐՏՈՑԻԼԻ ՊԱԼԱՐԱԳՈՅԱՑՄԱՆ ԿԱՊԱԿՑՈՒԹՅԱՄԲ ՀԵՌԱՑՎԱԾ
ՎԵՐԵՐԿՐՅԱ ՄԱՍԵՐԻ ՎԵՐԱԿԱՆԳՆՄԱՆ ԵՎ ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ ԱՃՄԱՆ
ԹՈՒԼԱՑՄԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ուսումնասիրվել է կարտոֆիլի հեռացված վերերկրյա մասերի վերականգրման և արմատների աճման ակտիվության անկումը՝ կապված օնտոգենետիկ զարգացման ֆազերի անցման հետ: Ապացուցվել է որ պալարագոյացմանը զուգահեռ թուլանում է բույսերի ռեգեներացիոն հատկությունը և արմատների աճը: Բույսերի հնձումը օնտոգենեզի վաղ շրջանում նպաստում է հեռացված մասերի վերականգնմանը և դրանով իսկ երկարում է նրանց կյանքը: Զարգացման հետագա շրջաններում, վերերկրյա մասերի հեռացման դեպքում, բույսերի մեջ եղած պաշարային սննդանյութերը ծախսվում են պալարների առաջացման վրա, դրանով իսկ նպաստելով ֆիլոգենեզի պահպանմանը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Горбунова Г. С. Тр. Бот. ин-та им. Л. В. Комарова АН СССР, сер. 4, экспер. бот., 11, 1956.
2. Казарян В. О. Стадийность развития и старения однолетних растений, Ереван, 1952.
3. Казарян В. О., Авунджян Э. С. и Карапетян К. А. ДАН АрмССР, 26, 3, 1958.
4. Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений, Ереван, 1959.
5. Казарян В. О., Есаян Г. С. Изв. АН АрмССР, биол. науки, 14, 2, 1961.
6. Казарян В. О., Давтян В. А. Биологический журнал Армении, 19, 1, 1966.
7. Казарян В. О., Давтян В. А. Биологический журнал Армении, 20, 11, 1967.
8. Казарян В. О. Старение высших растений, изд. Наука, 1969.
9. Казарян В. О., Чилингарян А. А. Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 18, 1972.
10. Казарян В. О., Тангамян Т. В. Биологический журнал Армении, 25, 9, 1972.
11. Катунский В. М. Изв. АН СССР, биол. науки, 1939.
12. Сукачев В. Н. ДАН СССР, 30, 8, 1941.
13. Шитт П. Г., Метлицкий З. А. Плодоводство, изд. Сельхозгиз, 1940.