

В. О. КАЗАРЯН, Т. С. ДАНИЕЛЯН

О ВЛИЯНИИ ВОЗРАСТА ЛИСТЬЕВ НА МЕТАБОЛИЗМ КОРНЕЙ

Изучалось количественное содержание различных форм углеводов, азота, фосфора, аминокислот и активность окислительных ферментов в корнях растений подсолнечника с различными в возрастном отношении листьями. Делается вывод, что поглотительная и метаболическая активность корней зависит от возраста листьев-доноров. Молодые листья активизируют жизнедеятельность корней, а старые—ослабляют.

С появлением корневой системы и разделением функции между листьями и корнями жизнедеятельность растений осуществляется таким образом, что различные синтетические и иные процессы одной полярной системы протекают с участием метаболических продуктов другой. При подобной функциональной зависимости любые изменения, происходящие в органах одной из полярных систем, не могут не сказаться на жизнедеятельности другой. Так, например, установлено, что различные фотопериоды, воспринимаемые листовой поверхностью, через обменные реакции влияют на жизнедеятельность корневой системы [1—4]. Аналогичное влияние оказывают корни на листовой аппарат при дифференцированном внесении в почву минеральных элементов [5—7]. Эти данные дают возможность полагать, что одним из внутренних факторов, существенно влияющих на метаболическую деятельность корней, должен быть возраст листьев.

Возрастные изменения, будучи по своей природе необратимыми, сказываются в первую очередь на общей жизнедеятельности листьев. В силу этого, видимо, ухудшается снабжение корней ассимилятами и физиологически активными соединениями, что должно привести к ослаблению поглотительной и метаболической деятельности корней. Подобное состояние корней путем обратной связи влияет на листья, ускоряя наступление возрастных изменений. Для подтверждения этого предположения нами в течение 1975—1977 гг. ставились опыты с подсолнечником.

Материал и методика. Растения подсолнечника выращивались в глиняных вазонах с садовой почвой в условиях оранжерей. После образования на них 10 листьев растения делились на 3 группы. I группа была взята в качестве контроля. На растениях II группы оставлялись 5 нижних, III группы—5 верхних листьев, остальные удалялись. Все молодые, вновь образующиеся листья также регулярно удалялись. Спустя 15 дней корни опытных и контрольных растений тщательно отмывались от почвы, фиксировались паром и высушивались в термостате при 60°C.

В корнях определялось содержание различных форм углеводов, фосфора, азота, свободных аминокислот и амидов, а также активность окислительных ферментов. Количественное определение углеводов проводилось по схеме Кизели, микрометодом Ха-

гедорна-Иенсена [8], различных форм азота—методом Кьельдаля [8], аминокислот—методом тонкослойной хроматографии на целлюлозе, описанным ранее [9], фосфорных соединений—методом Лоури и Лопеса [10] в модификации Хонда [11], активности пероксидазы и полифенолоксидазы—методом Самнера и Гессинга [12] в модификации Авуиджяна [13], активности каталазы—методом Баха и Опарина [8].

Результаты и обсуждение. Применение вышеописанного фитотехнического приема, с помощью которого создавался дифференцированный режим питания корней ассимилятами, в одном случае снабжаемыми старыми листьями, а в другом—молодыми, приводит к значительным различиям в содержании метаболитов в корневой системе.

Данные о содержании различных форм углеводов в корнях подсолнечника (табл. 1) показывают, что наименьшее количество всех форм исследуемых соединений обнаруживается в корнях контрольных растений. В корнях же растений лишь со старыми листьями сумма

Таблица 1

Содержание различных форм углеводов в корнях растений подсолнечника с различными в возрастном отношении листьями (мг на 1 г сух. веса)

Варианты опыта	Формы углеводов							
	редуцирующие сахара	сахароза	дисахариды типа мальтозы	сумма растворимых сахаров	крахмал	гемцеллюлоза	сумма нерастворимых углеводов	общая сумма углеводов
Контрольные растения	37,3± 1,35	29,0± 0,95	12,2± 1,00	78,5	21,3± 2,08	89,6± 2,20	110,9	189,
Растения со старыми листьями	52,6± 1,74	38,6± 1,17	16,6± 0,00	110,8	25,4± 1,70	91,4± 1,31	116,8	227,6
Растения с молодыми листьями	88,4± 1,66	59,9± 1,30	29,0± 1,21	177,3	28,6± 1,59	95,7± 1,16	124,3	301,6

как растворимых, так и нерастворимых углеводов возрастает, а наибольшего значения эти показатели достигают у растений с молодыми листьями. Так, например, в I опытном варианте возрастание суммы растворимых сахаров, по сравнению с контролем, составило 41,1, общей суммы углеводов—20,1%. Во втором варианте опыта эти показатели соответственно составляли 138,6 и 59,2%. Нетрудно заметить, что именно растворимые сахара претерпевают наибольшие изменения в корнях под действием дефолиации. Например, содержание редуцирующих сахаров повышается в 1,4 раза у растений со старыми и в 2,4 раза—у растений с молодыми листьями.

Следовательно, молодые, интенсивно растущие листья, будучи более активными в отношении фотосинтетической деятельности [14—16] и обладая большим запасом углеводов, направляют их в корни в большем количестве, чем старые листья. Это согласуется также с данными Циммермана [17], показавшего, что при старении листьев и утра-

те ими фотосинтетической активности содержание углеводов во флоэме растений резко падает.

Известно, что с возрастом в растительных тканях уменьшается содержание белка и общее содержание азота. Этот факт убедительно и многократно показан как на отдельном листе, так и при сравнении листьев различных ярусов [15, 18—21].

Значительные расхождения в содержании форм азота обнаружались также в корнях растений подсолнечника, снабжаемых ассимилятами от разновозрастных листьев (рис. 1). При сравнении показателей опытных вариантов можно заметить, что если они мало расходятся по содержанию общего азота в корнях, то по количеству небелковой и белковой фракций, наоборот, различаются значительно. Небелкового азота в корнях растений со старыми листьями было в 1,9 раз больше, чем в корнях растений с молодыми, в то время как в содержании белковой формы наблюдалась обратная закономерность (во II опытном варианте белкового азота было больше в 1,2 раза). В результате отношение белковый азот/общий азот было гораздо выше в корнях растений с молодыми листьями, что является свидетельством высокой синтетической активности их корневой системы.

О коррелятивном влиянии различных в возрастном отношении листьев на корневую систему свидетельствуют и результаты определения содержания аминокислот в ней (табл. 2).

Таблица 2

Содержание аминокислот и их амидов в корнях растений подсолнечника с разновозрастными листьями (мг на 1 г сух. веса)

Аминокислоты	Варианты		
	контрольные растения	растения со старыми листьями	растения с молодыми листьями
Лизин	0,31	0,38	0,45
Гистидин	0,23	0,29	0,40
Аргинин	0,75	0,77	0,83
Аспарагин	следы	0,18	0,79
Глутамин	0,20	0,51	1,42
Аспарагиновая кислота	0,41	0,45	0,55
Серин + глицин	0,36	0,36	0,41
Глутаминовая кислота	0,59	0,64	0,73
Аланин	0,85	0,98	0,90
Треонин	0,24	0,29	0,35
Тирозин	0,15	0,35	0,28
Метионин + валлин	0,13	0,17	0,23
Лейцин	0,33	0,33	0,37
Сумма аминокислот	4,55	5,70	7,71

Оказалось, что корни дефолированных растений богаче аминокислотами, чем таковые контрольных индивидов. При этом наибольшая сумма аминокислот зафиксирована в корнях подсолнечника, у которого оставлены молодые листья. Так, если в I варианте опыта разница

между контрольными и опытными растениями составляла 25,3%, то во II варианте она возрастала до 69,2%.

Интересные данные были получены в отношении содержания в корнях амидов. Если у контрольных растений они встречались в следовых (аспарагин) или в незначительных количествах (глютамин), то у опытных их содержание резко возрастало, особенно во II варианте. Повышенное содержание амидов в молодых растущих листьях отмечено и в работах ряда авторов [22, 23].

Как известно, физиологическая роль амидов заключается не только в обезвреживании аммиака, но и в том, что они служат для образования дикарбоновых аминокислот, необходимых для переаминирования. Следовательно, синтез аминокислот и реакции переаминирования как в корнях, так и в молодых растущих листьях [24—26], питающих их, протекают интенсивнее.

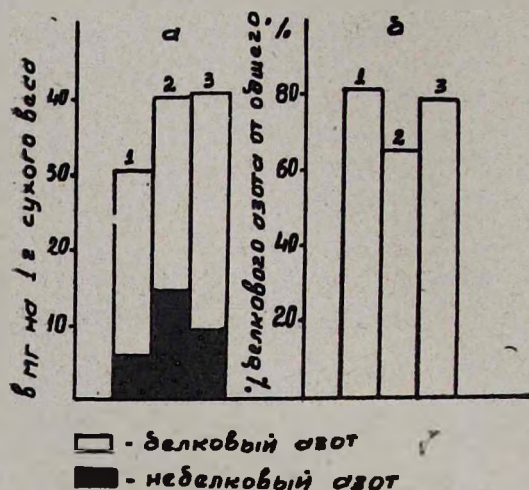


Рис. 1. Изменение содержания азота (а) и процент белкового азота от общего (б) в корнях подсолнечника с разновозрастными листьями. 1. Контрольные растения. 2. Растения со старыми листьями. 3. Растения с молодыми листьями.

Таким образом, среди опытных вариантов большую корневую активность в отношении азотистых соединений проявляют растения с молодыми листьями, о чем свидетельствует возрастание содержания белковой фракции и сопряженное с ним увеличение фонда свободных аминокислот как исходных продуктов для синтеза белка.

Уровень метаболической активности корневой системы характеризуется также соотношением содержания общего и органического фосфора в ней. Как следует из рис. 2, на содержание фосфорных соединений в корнях подсолнечника возраст листьев оказывает значительное влияние. Сравнение двух групп частично дефолированных растений выя-

вило наибольшие различия во фракции органического фосфора: у растений с молодыми листьями его было на 28,3% больше, чем у растений со старыми листьями. Соответственно и отношение органический фосфор/общий фосфор было выше у этой группы растений. Это свидетельствует о более интенсивном синтезе фосфорорганических соединений в корнях, связанных с молодыми листьями.

Между фосфорным и углеводным обменом растений, как известно, существует тесная взаимосвязь [27, 28], что обнаружено и в наших опытах (табл. 1 и рис. 2). Молодые листья, снабжая корни большим количеством ассимилятов, обуславливают более активное поступление фосфора в корневую систему и его интенсивное превращение в органическую форму.



Рис. 2. Изменение содержания фосфора (а) и процент органического фосфора от общего (б) в корнях подсолнечника с разновозрастными листьями. 1. Контрольные растения. 2. Растения со старыми листьями. 3. Растения с молодыми листьями.

Данные рис. 1 и 2, по сути дела, раскрывают еще и другой аспект влияния возраста листьев на жизнедеятельность корней. Сравнивая количество общего азота и фосфора в корнях опытных растений, легко можно констатировать, что указанные элементы достигают максимума в корнях растений с молодыми листьями. Это обстоятельство, несомненно, свидетельствует о положительном влиянии молодых листьев на поглотительную деятельность корней в результате более активного снабжения последних листовыми ассимилятами [29, 30].

Одним из показателей возрастного и онтогенетического состояния растений является изменение ритмики окислительно-восстановительных

процессов, в чем исключительную роль играют ферменты живой клетки, в частности каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы.

Работами многочисленных исследователей показано прогрессивное уменьшение активности каталазы [31—33] и полифенолоксидазы [15, 34, 35] по мере старения листьев. Активность пероксидазы, напротив, достигает максимума в стареющих тканях [15, 31, 36].

Основываясь на концепции о корреляционных отношениях процессов жизнедеятельности растений, мы проследили за ходом влияния возраста листьев на активность этих ферментов в корневой системе подсолнечника (табл. 3).

Таблица 3

Активность окислительных ферментов в корнях растений подсолнечника с разновозрастными листьями

Варианты	Ферменты		
	каталаза, мл 0,01 н KMnO ₄	пероксидаза, мг пурпургал- лина на 1 г ацетонового осадка в 1 час	полифенолоксида- за, мг пурпургал- лина на 1 г ацето- нового осадка в 1 час
Контрольные растения	7,32±0,11	242,61±1,32	6,17±0,30
Растения со старыми листьями	7,20±0,09	358,90±1,09	6,56±0,27
Растения с молодыми листьями	11,06±0,03	244,15±0,97	10,23±0,21

Приведенные данные наглядно свидетельствуют о том, что изменения в активности всех трех ферментов в корнях зависят от возраста листьев. Если корни растений со старыми листьями почти не отличаются от контрольных в отношении активности каталазы и полифенолоксидазы, то в корнях II опытной группы наблюдается довольно значительное повышение активности этих ферментов (каталазы—в 1,51 раз, полифенолоксидазы—в 1,66 раз).

Следует отметить, что высокая активность каталазы обычно присуща тканям с повышенной интенсивностью синтетических процессов, а при угнетении биосинтеза и роста растений вследствие каких-либо неблагоприятных условий она заметно падает [37]. Это положение подтверждается и нашими экспериментами. Как мы убедились, интенсификация различных биосинтетических процессов в корнях, получающих питание от молодых листьев, коррелирует с повышением активности каталазы в этих органах.

Обратная зависимость между возрастом листьев и активностью фермента в корнях обнаружена в отношении пероксидазы: старые листья, по сравнению с молодыми, способствуют повышению пероксидазной активности в 1,47 раз. Из полученных нами данных наглядно видно, что более высокая пероксидазная активность обнаруживается в корнях растений со старыми листьями. Таким образом, результаты проведенных опытов показывают, что чем выше активность окислительных ферментов в листьях, тем выше она в корнях.

Согласно новой концепции, старение высших растений начинается с возникновения и усиления корневой недостаточности [38], которая приводит к ускорению наступления возрастных изменений, в первую очередь, у листьев. Старые же листья, как мы убедились, ухудшают жизнедеятельность корней. Таким образом, старение как процесс постепенного нарушения целостности растений начинается именно с взаимно отрицательного влияния корней и листьев. Если в ранние периоды онтогенеза это взаимовлияние является положительным и играет существенную роль в повышении общей жизнедеятельности и усилении роста, то после определенного возрастного оптимума оно становится отрицательным и необратимым, обуславливая старение растений.

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 15.VII. 1977 г.

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Տ. Ս. ԴԱՆԻԵԼՅԱՆ

ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ ՆՅՈՒԹԱՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ՀԱՍՏԱԿԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է արևածաղկի արմատներում ածխաջրերի, ազոտի, ֆոսֆորի տարբեր ձևերի, ապա ամինաթթուների քանակական պարունակությունը տարբեր հասակի տերևների առկայության դեպքում: Պարզվել է, որ երիտասարդ տերևներ ունեցող բույսերի արմատները պարունակում են ավելի մեծ քանակությամբ ածխաջրեր, ազոտական և ֆոսֆորական միացություններ, քան հասակով ծեր տերևներ ունեցող բույսերի արմատները: Կատալազայի և պերօքսիդազայի ակտիվությունը նույնպես ավելի բարձր է երիտասարդ տերևներ ունեցող բույսերի արմատներում, մինչդեռ պերօքսիդազայի ակտիվությունը նրանց մոտ ավելի ցածր է:

Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ արմատների կլանող և նյութափոխանակային ակտիվությունը կախված են տերևների հասակից: Երիտասարդ տերևները նպաստում են արմատների կենսագործունեության ակտիվացմանը, իսկ ծերերը՝ թուլացմանը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Казарян В. О., Авунджян Э. С. ДАН АрмССР, 4, 20, 1955.
2. Мокроносов А. Т., Иванова Л. В., Зольникова В. П. Физиол. раст., 6, 2, 1959.
3. Pavlov P. Докл. с.-х. акад. (НРБ), 5, 3, 1972.
4. Даниелян Т. С. Биологический журнал Армении, 29, 12, 1976.
5. Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. М., 1940.
6. Мосолов И. В., Лапицина А. Н. Физиол. раст., 11, 1, 1964.
7. Давтян В. А. Автореф. канд. дисс., Ереван, 1967.
8. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., 1951.

9. Даниелян Т. С. Тр. бот. ин-та АН АрмССР, 20, 1977.
10. Lowry O. H., Lopez J. A. J. Biol. Chem., 168, 3, 1946.
11. Honda S. T. Plant Physiol., 31, 1, 1956.
12. Samner J. B., Gjessting E. C. Arch. Biochem., 2, 1943.
13. Авунджян Э. С. Изв. АН АрмССР, 12, 10, 1959.
14. Singh B. N., Lal K. N. Ann. Bot., 49, 5, 1935.
15. Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван, 1959.
16. Smillie R. M. Plant Physiol., 37, 1962.
17. Zimmerman M. H. In: The Physiology of Forest Trees, 1958.
18. Portsmouth G. B. Ann. Bot., N. S., 1, 2, 1937.
19. Frank H. Planta, 44, 114, 1954.
20. Клячко Н. Л. Физиол. раст., 15, 4, 1968.
21. Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М., 1969.
22. Brunel-Capelle G. Physiol. veget., 5, 2, 1967.
23. Карапетян К. А. Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 18, 1972.
24. Nelson C. D., Clauss H., Mortimer D. C., Gorham P. R. Plant Physiol., 36, 1961.
25. Андреева Т. Ф. Фотосинтез и азотный обмен листьев. М., 1969.
26. Radua P., Morales C., Serrano M. An edafol. y agrobiol., 28, 9--10, 1969.
27. Казарян В. О., Авунджян Э. С., Габриелян Г. Г. ДАН АрмССР, 20, 5, 1955.
28. Анисимов А. А., Фузина Е. К., Лиховидова Е. В. Сб. Углеводы и углеводный обмен. М., 1962.
29. Helder R. J. Acta Bot. Neerl., 1, 1952.
30. Humphries E. C. Ann. Bot., 20, 1956.
31. Щербаков А. П. Тр. ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 6, 1, 1948.
32. Казарян В. О. Стадийность развития и старения однолетних растений. Ереван, 1952.
33. Vlana M. J. Port. acta biol., A13, 1--4, 1973 (1974).
34. Mache R. Physiol. veget., 5, 4, 1967.
35. Миндадзе Р. К., Соболева Г. А., Попов В. Р. и др. Прикл. биохим. и микробиол., 9, 2, 1973.
36. Farkas-Riedel L. Acta Bot. Acad. scient. hung., 13, 3--4, 1967.
37. Туркова Н. С. Дыхание растений. М., 1963.
38. Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969.