

УДК 581.132.581.17

## О РАСХОДЕ ВОДЫ И НАКОПЛЕНИИ СУХИХ ВЕЩЕСТВ РАЗНОЯРУСНЫМИ ЛИСТЬЯМИ РАСТЕНИЙ

В. О. КАЗАРЯН, В. А. ДАВТЯН, Р. Г. АРУТЮНЯН, Р. С. ШАХАЗИЗЯН

На растениях дурнишника, имеющих по одной паре листьев верхнего, среднего или нижнего ярусов, а также изолированных листьях подсолнечника тех же ярусов изучались расход воды и накопление сухих веществ. Установлено, что накопление сухих веществ в разноярусных листьях возрастает в акропетальном направлении, а расход воды — в базипетальном, что свидетельствует о повышенной транспирационной продуктивности листьев верхнего яруса.

*Ключевые слова:* разноярусные листья, сухие вещества, расход воды.

Физиологическая разнокачественность листьев различных ярусов выражается в первую очередь в их неодинаковой транспирационной способности [5, 9] и фотосинтетической активности [4, 12]. Подобное различие обусловлено прежде всего тем, что к верхушечным молодым листьям поступает больше воды, корневых метаболитов и минеральных элементов, где они энергично включаются в процессы синтеза хлорофилла, белков, нуклеиновых кислот и других жизненно важных структурных элементов живых клеток [7]. Таким образом, интенсивность процессов синтеза и обновления у верхушечных листьев обеспечивает повышенный ход двух сопряженных процессов — транспирации и фотосинтеза. Нижерасположенные листья, будучи топографически ближе к корням, хотя и больше обеспечены влагой [8], но транспирируют и фотосинтезируют менее активно. Подобное поведение полярно расположенных листьев в осуществлении указанных процессов не дает основания вынести определенное представление о преимуществах листьев тех или иных ярусов в отношении транспирационного коэффициента. Теоретически можно допустить более высокую продуктивность у листьев верхних ярусов, учитывая онтогенетическую их молодость и активную связь с корнями. Однако для убеждения в подобном допущении требуются соответствующие экспериментальные данные. С этой целью нами предприняты настоящие исследования.

*Материал и методика.* Объектом исследований служили растения дурнишника (*Xanthium strumarium* L.) и подсолнечника (*Helianthus annuus* L.), выращенных в 4-литровых вазонах с садовой почвой.

В начале бутонизации у дурнишника удаляли листья, оставляя по одной паре на верхнем (I вариант), среднем (II вариант) и нижнем (III вариант) ярусах. Спустя неделю тщательно выкапывали из почвы корни, промывали и на 24 ч погружали в стеклянные сосуды с 1 нормальным азированным раствором Прянишникова (в соотношении 10:1 к объему корней) при температуре воздуха 23—25° и освещении 4 тыс. люкс.

У подсолнечника же листья указанных ярусов срезали и после определения их поверхности и сухого веса на 2 ч черешками погружали в тот же питательный раст-

вор при тех же условиях. После экспозиции в указанных условиях определяли интенсивность фотосинтеза—методом Чатского и Славика [11] и расход воды—весовым методом [10]. О количестве накопленных сухих веществ в листьях судили на основании разницы в их содержании до и после погружения корней растений (или черешков листьев) в питательный раствор. Повторность определений—8-кратная.

*Результаты и обсуждение.* Определение расхода воды разноярусными листьями дурнишника и подсолнечника, вопреки имеющимся литературным данным [5], выявило сравнительно повышенную транспирационную активность листьев нижних ярусов (табл. 1).

Таблица 1  
Расход воды разноярусными листьями дурнишника и подсолнечника ( $M \pm m$ )

Варианты	Расход воды (мл) на		
	1 растение или лист	1 дм <sup>2</sup> листа	1 г сух. л-ва листа
дурнишник (целостные растения)			
I	18,35±0,80	11,53±0,62	30,77±1,78
II	15,85±0,97	13,43±0,46	34,55±1,21
III	13,43±0,17	16,56±1,12	37,36±1,34
подсолнечник (изолированные листья)			
I	1,16±0,03	1,38±0,06	3,89±0,09
II	1,34±0,07	1,05±0,05	2,68±0,12
III	1,10±0,01	1,09±0,07	2,68±0,06

Подобная активация в водообмене нижерасположенных листьев, видимо, связана с нарушением прежней корнелистовой корреляции вследствие частичной дефолиации растений. Учитывая, что у изолированных листьев подсолнечника в транспирационном отношении активными оказались листья верхних ярусов, как это свойственно воздушным листьям нормально растущих растений, мы предположили, что после частичной дефолиации существенно изменился коэффициент корнеобеспеченности оставленных на растениях листьев в пользу нижерасположенных.

Определение некоторых биометрических показателей растений дурнишника (табл. 2) выявило причины повышенной транспирационной активности растений, имеющих листья нижнего яруса.

Таблица 2  
Биометрические показатели растений дурнишника ( $M \pm m$ )

Варианты	Листья			Сухая масса корней, мг	Коэффициент корнеобеспеченности, мг/дм <sup>2</sup>
	поверхность, см <sup>2</sup>	сухая масса, мг	сухая масса 1 дм <sup>2</sup> , мг		
I	159,1±10,1	596,3±41,9	374,5±15,3	874±32,5	549,3
II	118,2±6,4	458,3±35,6	388,2±20,4	998±34,7	844,3
III	81,1±6,8	359,5±34,3	443,3±16,0	935±29,8	1152,9

Как показывают приведенные данные, в результате частичной дефолиации постепенно возрастает сухая масса корней и длины по-

верхности листьев в базипетальном направлении. В связи с этим повышается корнеобеспеченность нижележащих листьев. Следовательно, убыль массы корней более существенна у растений I варианта. Дело в том, что листья различных ярусов являются докорами разных органов: листья верхнего яруса — верхушечных растущих почек-акцепторов, листья же нижних ярусов — корней [1, 2]. В связи с этим корни растений I варианта оказались обедненными ассимилятами. Кроме того, для энергичного восстановления массы утраченных листьев и нормального корнелиствого соотношения часть запасных ассимилятов корней направляется к верхушечным меристематическим очагам для образования новых листьев взамен удаленных, как это показано на примере подсолнечника [7].

Сопоставление данных о сухой массе единицы поверхности ( $1\text{ см}^2$ ) листа и общей массы корней показывает, что убыль первой сопровождается уменьшением таковой у корней, т. е. массы полирных органов изменились строго коррелятивно. При этом корнеобеспеченность листьев возрастала в базипетальном направлении. Следовательно, одной из причин повышенной транспирационной активности нижележащих листьев является высокая их корнеобеспеченность. Как установлено ранее, повышенная корнеобеспеченность растений способствует более быстрому насыщению листьев водой и ее расходу [3, 6]. При изоляции листьев подсолнечника наблюдалась обратная картина в отношении транспирационного расхода воды. Преимущество в расходовании воды принадлежало листьям верхнего яруса как ксероморфным и молодым и, следовательно, физиологически активным.

После учета расхода воды разноярусными листьями мы определяли накопление сухих веществ листьями исследуемых растений для уточнения отношения израсходованной воды к прибавке сухой массы, т. е. чтобы выяснить количество воды, транспирированной с одного  $\text{дм}^2$  поверхности при накоплении единицы сухого вещества листьев.

Таблица 3  
Накопление сухих веществ (мг) в разноярусных листьях дурнишника и подсолнечника при экранировании в питательном растворе ( $M-m$ )

Варианты	Сухая масса листьев после экранирования	Прибавка сухих веществ		
		на 1 растение или лист	на $1\text{ дм}^2$ листа	на 1 г сухого вещества листа
дурнишник (целостные растения)				
I	655,1±56,9	53,8±1,70	36,96	98,61
II	499,6±31,2	41,0±1,91	34,69	89,36
III	386,8±28,7	27,3±1,63	33,66	75,94
подсолнечник (изолированные листья)				
I	317,1±7,4	19,5±0,45	23,20	65,50
II	512,0±12,7	12,7±0,90	9,96	25,43
III	417,5±12,0	7,0±0,45	6,94	17,05

Как показывают приведенные в табл. 3 данные, в этом аспекте более активными оказались листья верхнего яруса. Нижние же проявили весьма слабую способность к увеличению сухой массы. В резуль-

тате листья верхнего яруса дурнишника накопили в 1,43 раза больше сухих веществ, чем листья среднего, и в 2,15 раза больше листьев нижнего яруса. У подсолнечника эти показатели составляли 1,53 и 2,64 соответственно. Несомненно, подобное различие в синтетической активности разноярусных листьев определяется в первую очередь их ассимиляционной деятельностью.

Для подтверждения этого положения нами определялась фотосинтетическая активность разноярусных листьев опытных растений (рис.).

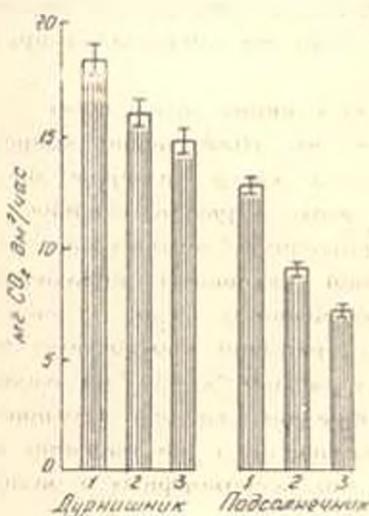


Рис. Интенсивность фотосинтеза листьев верхнего (1), среднего (2) и нижнего (3) яруса дурнишника

Как видим, у обоих видов повышенной фотосинтетической активностью отличались верхушечные листья, с той лишь разницей, что у изолированных листьев подсолнечника активность этого процесса в целом оказалась гораздо ниже. Это обстоятельство, разумеется, связано с тем, что листья дурнишника пользовались корневыми метаболитами, тогда как листья подсолнечника были лишены этой возможности.

Как известно, прирост сухого вещества в единицу времени и на единицу площади листьев в соевом раз меньше количества транспирированной воды [9]. Тут сказывается влияние множества факторов, определяющих зависимость фотосинтеза от водного режима (видовая особенность растений, фаза развития, степень обезвоживания, экологические условия и др.). Мы попытались эту особенность фотосинтеза определить у разноярусных листьев.

Приведенные в табл. 4 данные, ха-

Таблица 4

Отношение транспирированной воды к приросту сухой массы у разноярусных листьев дурнишника и подсолнечника. %

Варианты	Вода прироста сухой массы	Варианты	Вода прироста сухой массы
дурнишник (целые растения)		подсолнечник (изолированные листья)	
I	312,0	I	59,5
II	386,6	II	105,5
III	492,0	III	157,7

актеризующие транспирационную потерю воды при синтезе 1 г сухого вещества, оказались неодинаковыми как в зависимости от ярусности листьев, так и от их площади от растений. Эти цифры наглядно показывают преимущество верхушечных листьев в отношении активности фотосинтеза при минимальном расходе воды за единицу времени. Верху-

шечные листья. обычно обладаая ксероморфной структурой, проявляют повышенную транспирационную способность и, несмотря на это, для синтеза одного грамма сухого вещества расходуют меньше воды.

Такая активность в отношении общей физиологической продуктивности несомненно связана с их возрастом. Листья верхнего яруса, как показали специальные исследования, отличаются также повышенной поглотительной активностью в отношении разнообразных метаболитов и элементов минерального питания, поступающих из корней. Непосредственная связь между фотосинтезом и поступающими в листья разнообразными продуктами корневой деятельности установлена нами еще раньше [7].

Изложенные выше экспериментальные данные наглядно иллюстрируют повышенную транспирационную продуктивность как интактных, так и изолированных листьев верхних ярусов.

Институт ботаники АН Армянской ССР

Поступило 26 VII 1983 г.

### ՄԻՋՅԱՆԻՆԻ ՏԱՐԻՆԻ ՀԱՐԿԻՆԻ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ՋՐԻ ԽԱՆՍԻ ԵՎ ՉՈՐ ԵՅՈՒԹՅԱՆ ԿՈՒՏԱԿՈՄԱՆ ՄԱՍԻՆ

Վ. Շ. ԴԱՅՈՒՐՅԱՆ, Վ. Ա. ԴԱՎԻՅԱՆ, Ի. Ն. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ, Բ. Ս. ՇԱՀԱԶԻԶՅԱՆ

Վերին, միջին կամ ներքին հարկերի տերևներ կրող դառնափուշի բույսերը, ինչպես նաև արեածաղկի նույն հարկերի մեկուսացված տերևները համապատասխանաբար 1 օր և 2 ժամ ընկղմվել են 1 նորմալանոց Պրյանիշնիկովի լուծույթի մեջ: Պարզվել է, որ շոր նյութերի կուտակումը տերևներում աճում է ակրոպետալ, իսկ ջրի ծախսը՝ բազիպետալ ուղղությամբ:

Այդ պատճառով ծախսված ջրի հարաբերությունը կուտակված շոր նյութերի նկատմամբ նվազել է ներքին հարկի տերևներից դեպի վերինը: Այդ փաստը վկայում է վերին հարկի տերևների տրանսպիրացման ավելի բարձր արդյունավետության մասին:

### ON THE EXPENDITURE OF WATER AND ACCUMULATION OF DRY MATTERS BY DIFFERENT TIER LEAVES OF PLANTS

V. O. KAZARIAN, V. A. DAVTYAN, R. H. HARUTIUNYAN,  
R. S. SHAHAZIZYAN

The upper, middle and lower tier leaves of *Xanthium strumarium* L., as well as the isolated leaves of *Helianthus annuus* L. of the same tiers have been kept in one N-solution of Pryanishnikov for a day and 2 hours. It has turned out that the accumulation of dry matters increases in the acropetal direction and the expenditure of water—in the basipetal direction, which indicates the rise of transpirational activity of the leaves from upper tiers.

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Беликов И. Ф. Физiol. раяс. 2, 4. 354—357, 1955.
2. Беликов И. Ф. Тр. Бюл.—почв. ин-та (Владивосток), 20, 1, 154—160, 1973

3. Гезалян М. Г. В сб. Онтогенез высших растений (собщ. Ереванского симп.), 292—298. Ереван, 1970
4. Дорохов Б. Л. В кн. Физиология сельскохозяйственных растений. 10, 177—211, М., 1968
5. Зиденский В. Р. Изв. Саратовск. с/х ин-та. 1, 1, 13—16, 1923
6. Казарян В. О., Гезалян М. Г. Докл. АН АрмССР. 16, 4, 195—199, 1958
7. Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969
8. Максимов Н. А. Красносельская-Максимова Т. А. Тр. Петроградск. об-ва естествоиспыт., 53, 1923
9. Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. 1, М., 1952
10. Скалкин Ф. Д., Лопчиновская Е. И., Миллер М. С., Амичен В. В. Практикум по физиологии растений. М., 1958
11. Чатский И., Салихи Б. *Bull. plantarum*, 2 (-), 107—112, 1909
12. Goodall D. W. *Ann. of Bot.* 10, 40, 305—316, 1946

«Биолог в Армении», т. XXXVII, № 4, 1984

УДК 633.14.582

## ВИДОВОЙ СОСТАВ РОДА *SECALE* L. И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ЛОКАЛИЗАЦИЯ РАЗНОВИДНОСТЕЙ ДИКИХ ВИДОВ ЕГО В АРМЕНИИ

Г. А. МАТЕВОСЯН, И. А. ГАНДИЛЯН

Разработана новая ботаническая система рода *Secale* L. Получены новые данные о географической локализации разновидностей диких видов ржи в 12-ти флористических зонах Армянской ССР. Выделены 11 новых разновидностей, в том числе 9 в пределах вида *S. cavilovii* Groschb. и 5 — *S. montanum* Guéss.

*Ключевые слова:* систематика ржи, географическая локализация разновидностей, новые разновидности *Secale*.

Уточнение систематического состава рода *Secale* L. в Армянской ССР теснейшим образом связано с правильной систематикой его и общим.

В предыдущих работах [5—9] на основании последних данных о ржи, наших сборов и в результате просмотра гербарных материалов различных научных учреждений была предложена новая видовая классификация.

При разработке новой классификации за основу принималась вавилонская концепция вида [3]. Учтены также новейшие интегрированные системы рода *Secale* L. [10—12, 14—16], и если мнение о количестве видов совпадает с мнением указанных авторов, то в некоторых названиях и понимании объема отдельных видов имеются расхождения.

Так как основные доводы в пользу предлагаемой нами видовой дифференциации опубликованы [7—9], здесь приводим только конспект этой классификации (табл. 1).

Помимо данных ранее проведенных исследований, приводятся результаты ряда научных экспедиций (1980—83 гг.) для сбора новых ма-