

О РОЛИ ВОЗДУШНЫХ КОРНЕЙ ИЗОЛИРОВАННЫХ ЛИСТЬЕВ КАЛАНХОЕ

В. О. КАЗАРЯН, В. А. ДАВТЯН, Р. С. ШАХАЗИЗЯН,
Г. В. МИХАЕЛЯН, А. А. ОВСЕПЯН

Институт ботаники АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — Показано, что в начальный период своего развития воздушные корни изолированных листьев каланхоэ способствуют усилению их жизнедеятельности. После же формирования выводковых почек жизнедеятельность воздушных корней направляется на их развитие, в результате чего материнский лист отмирает.

Անոտացիոն — Հանդիսանում է, որ կալանխոեի մեկուսացված տերևների գրա շտաբացող աղային արմատները իրենց զարգացման սկզբնական շրջանում նպաստում են այդ տերևների կենսաառնությունների ուժեղացմանը: Նշված արմատներին կից տերևաբողբոջների առաջացումից նետո աղային արմատների կենսաառնությունների ուղղվում է տերևաբողբոջների զարգացմանը, որի նետնանքով մայրական տերևները մահանում են:

Abstract — It has been revealed that in the first period of their growth the aerial roots of kalanchoe isolated leaves favour the viability of these leaves. After brood buds growth the vital activity of aerial roots is directed to their development, in the result of which the maternal leaf dies.

Ключевые слова: каланхоэ, выводковые почки, фотосинтез, стимуляторы, ингибиторы.

Установлено, что окоренение изолированных листьев существенно активизирует их общую жизнедеятельность: усиливается синтез хлорофилла [3], белков [3, 4], фотосинтез, дыхание [8, 16] и др. Дело в том, что благодаря корнеобразованию изолированный лист становится целостным организмом (т. е. простейшей моделью растения [1]), который приобретает таким образом способность давать начало новому вегетативному поколению.

Образование воздушных корней у листьев каланхоэ перистого обычно предшествует формированию выводковых почек. Корни, видимо, не только способствуют закладке выводковых почек, но и усилению жизнедеятельности самих листьев. Наблюдения показывают, что при регулярном удалении воздушных корней формирования выводковых почек не происходит, и ускоряется старение листа. При регулярном же удалении выводковых почек лист с воздушными корнями продолжает нормальную жизнедеятельность. Интенсивное старение листа осуществля-

ется и при наличии на нем корней и выводковых почек. Это обстоятельство наводит на мысль о том, что в онтогенезе воздушных корней следует различать два качественно различных периода: до появления выводковых почек, когда их деятельность направлена на поддержание жизни изолированного листа, и после формирования выводковых почек, когда они как метаболические органы служат исключительно для обеспечения роста выводковых почек. Иначе говоря, придаточные корни придают целостность как самостоятельному организму, сначала изолированному листу, затем выводковым почкам. В последнем периоде материнский лист становится лишь источником снабжения нового молодого поколения разнообразными трофическими соединениями. Для экспериментальной проверки этого положения, а также выявления причин потери обратной связи корней с изолированным листом нами проведены опыты, результаты которых изложены ниже.

Материал и методика. Объектами исследований служили изолированные листья жалапхое (*Kalanchoe pinnatifida* (Lam.) S. Kurz.). Для окоренения из среднего яруса растений изолировались листья примерно одинаковой поверхности и черенками помещались в воду (из расчета 250 мл на каждый листовой черенок). Спустя неделю после появления корешков в выемках листьев черенки были перенесены в 0,25 н раствор Кнопа, где они оставались до конца опыта. Во избежание изменения концентрации питательного раствора и развития на нем микроорганизмов каждые 5 дней его заменяли свежим раствором.

Физиологические показатели листьев определяли в день их изоляции (13/X), спустя неделю (20/X), через неделю после появления корешков (4/XI), в период формирования 2—3 (26/XI) и 4—5 (28/I следующего года) листочков на выводковых почках. Поверхность листьев на выводковых почках определяли методом контур, интенсивность фотосинтеза—методом половинки, чистую продуктивность фотосинтеза—по прибавлению сухих веществ [2], содержание хлорофилла и прочность его связи с липопротеидным комплексом (ЛПК)—по Осиповой [13] со спектрофотометрированием по Маккини [17], общую и рабочую поверхность корней—по Колосову [10] с некоторым видоизменением [5], активность стимуляторов и ингибиторов роста—методом тонкослойной хроматографии [9]. Повторность определений 8-кратная.

Результаты и обсуждение. Наблюдения за динамикой биометрических показателей изолированных листьев не выявили особых изменений в их общей поверхности (табл. 1).

Таблица 1. Изменение биометрических показателей изолированных листьев жалапхое ($M \pm m$)

Показатели	Дата определения				
	13.X	20.X	4.XI	26.XI	28.I
Поверхность, см ²	42,6 $\pm$ 1,25	43,5 $\pm$ 0,83	44,6 $\pm$ 1,58	43,1 $\pm$ 1,75	45,3 $\pm$ 1,83
Сухая масса, мг	369 $\pm$ 7,98	328 $\pm$ 6,51	245 $\pm$ 7,40	245 $\pm$ 9,94	188 $\pm$ 4,27
Сухая масса 1 дм ² листа, мг	866,2	754,0	549,3	568,4	415,0

С появлением развитых воздушных корней (4/XI) и погружением их в питательный раствор имело место заметное увеличение сухой массы листа. Нарастание массы листа сочеталось с заметными количест-

венными сдвигами в различных формах хлорофилла и увеличением процента слабо связанной с ЛПК формы хлорофилла (рис. 1), что обычно рассматривается как показатель фотосинтетической активности зеленых пигментов в целом [4, 14]. И действительно, определение интенсивности фотосинтеза листьев и указанные сроки показало, что в период от 4 до 26 XI имела место заметная активация этого основного процесса

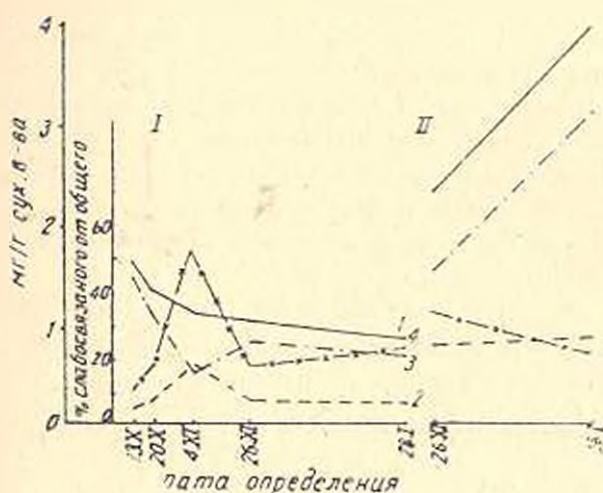


Рис. 1. Изменение содержания различных форм хлорофилла в изолированных листьях (I) и выводковых почках (II) каланхое перистого. 1—Общий хлорофилл, 2—слабосвязанный хлорофилл, 3—прочносвязанный хлорофилл, 4—% слабосвязанного от общего

жизнедеятельности листа (рис. 2). С появлением выводковых почек активность его постепенно ослабевала. Аналогичная закономерность была выявлена в отношении чистой фотосинтетической продуктивности (рис. 3).

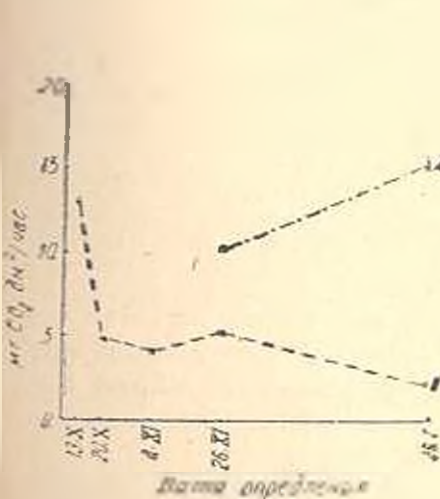


Рис. 2.

Рис. 2. Изменение интенсивности фотосинтеза изолированных листьев (1) и выводковых почек (2) каланхое перистого.

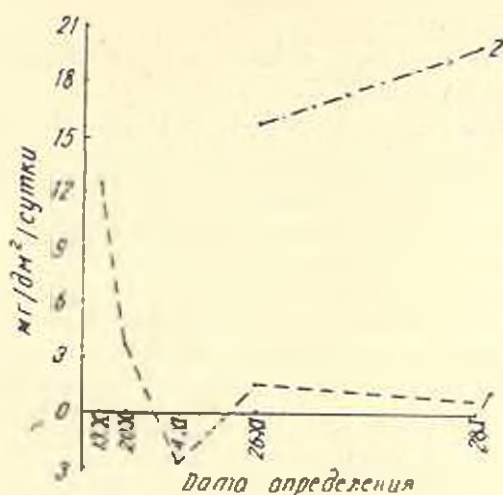


Рис. 3.

Рис. 3. Изменение чистой фотосинтетической продуктивности изолированных листьев (1) и выводковых почек (2) каланхое перистого.

Эти данные наглядно свидетельствуют о положительном влиянии выводковых корней на жизнедеятельность изолированных листьев, как это установлено и в других работах [2]. Однако это влияние длится недолго. Как только появляются выводковые почки, заметно уменьшается масса изолированных листьев, что и свидетельствует о потере значения корней для повышения их жизнедеятельности, с одной стороны, и об изменении их деятельности в направлении интенсификации роста выводковых почек—с другой. В данном случае с формированием выводковых почек и переключением жизнедеятельности корней изолированный лист физиологически перестает быть целостным организмом, таковым теперь становятся выводковые почки. Вследствие этого лист становится лишь донором для воздушных корней, снабжающим их разнообразными трофическими соединениями. Роль же воздушных корней ограничивается метаболическими превращениями этих веществ, которые поступают как из изолированного листа, так и из питательного раствора. Синтезированные ими качественно новые соединения полностью переходят к энергично развивающемуся выводковым почкам (табл. 2). Однако даже при таких благоприятных обстоятельствах не все

Таблица 2. Динамика изменения биометрических показателей выводковых почек ($M \pm m$)

Показатели	Дата определения	
	26. XI	28. I
Число листьев, шт.	2,3	4,4
Поверхность листьев, см ²	0.41 ± 0.03	6.75 ± 0.57
Сухая масса листьев, мг	3.22 ± 0.14	54.55 ± 2.95
Общая поглотительная поверхность корней, дм ²	0.34 ± 0.01	3.17 ± 0.21
Рабочая поглотительная поверхность корней, % рабочей поглотительной поверхности корней от общего	0.23 ± 0.01	1.43 ± 0.06
	67.7	45.1
Поглотительная активность корней, мг/10 мин	0.0064	0.0133
Сухая масса корней, мг	5.1 ± 0.03	35.13 ± 1.87
Коэффициент корнеобеспеченности листьев, мг/дм ²	1243.9	520.4
Общая поглотительная поверхность корней		
Поверхность листьев	82.8	47.0
Рабочая поглотительная поверхность корней		
Поверхность листьев	56.1	21.2

выводковые почки продолжают нормально развиваться, многие из них отстают в росте и опадают. Наблюдения показывают, что в период между 26/XI и 28/I общее число выводковых почек сократилось в 2 раза. При этом оказалось, что недоразвитие выводковых почек началось с прекращения роста корней.

В специальных опытах нами была удалена часть корней нормально развивающихся деток. Вследствие этого через некоторое время они отрывались от листа и опадали. За два месяца (с 26/XI по 28/I), в результате существенного увеличения массы воздушных корней, появления

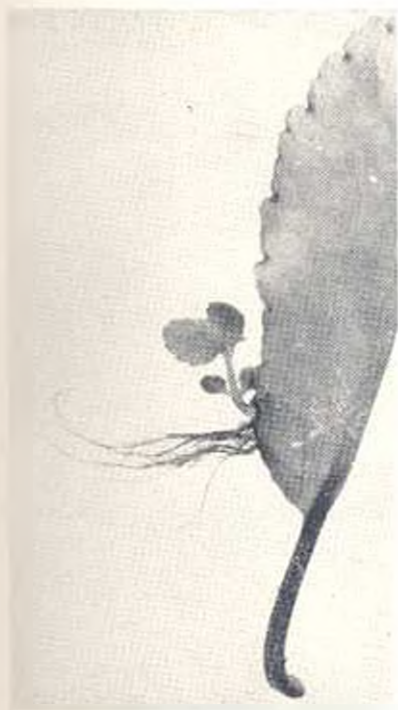


Рис. 4. Рост выводковых почек на иницированных листьях каланхоэ перистого: слева—26/XI, справа—28/I.

новых молодых листочков, активации синтеза хлорофилла, фотосинтеза и увеличения чистой фотосинтетической продуктивности развивающихся выводковых почек (рис. 4) последние достигали крупных размеров, и материнский лист утрачивал общую жизнедеятельность. Это явление, когда материнский лист утрачивает аттрагирующую способность, так нам кажется, связано с формированием нового меристематического очага—выводковой почки, обладающей весьма выраженным аттрагирующим свойством. Передвижение ассимилятов в растениях, как известно, определяется наличием акцептора и источника. Источником служат фотосинтезирующие листья, паренхима и другие запасные ткани, клубни, луковицы и т. д. Акцептирующую роль играют все меристематические очаги, богатые физиологически активными соединениями. Исследования последних показали, что в период распускания выводковых почек (26/XI) подавляющая часть обнаруженных в изолированных листьях пьтен обладает стимуляторной активностью (рис. 5).

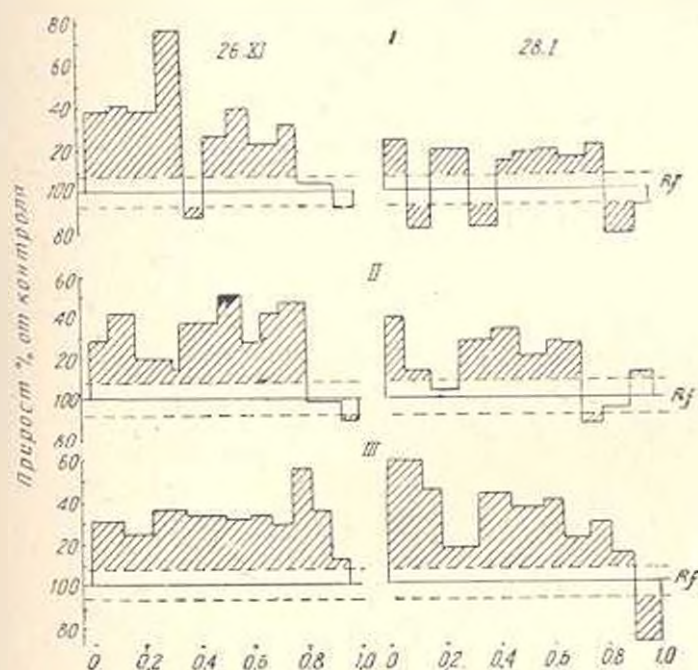


Рис. 5. Гистограммы активности стимуляторов и ингибиторов роста в изолированных листьях (I), корнях (II) и выводковых почках (III) каланхоэ перистого.

Лишь в зонах с Rf 0,13 и 0,97 обнаружена незначительная ингибиторная активность. В конце же опыта (28/I), когда ткани изолированных листьев отмирали, активность стимуляторов резко снизилась, а в области с Rf 0,18, 0,41, 0,92 появились вещества, задерживающие рост coleoptилей соответственно на 18,3, 17,4 и 23,2%. В результате общая стимуляторная активность падала в 2,17, а ингибиторная возрастала в 3,73 раза.

Аналогичные изменения происходили также и в корневой системе, однако гораздо умереннее, чем в материнских листьях: активность стимуляторов роста падала в 1,41, а ингибиторов возрастала в 1,18 раз.

В исследованиях Казаряна и Геворкян [6, 7] показано, что ткани краев листьев бриофиллума особенно богаты трофическими и гормональными веществами, которые интенсивно используются при росте выводковых почек. Следует полагать, что подобная локализация физиологически активных соединений присуща и листьям каланхоэ, благодаря чему выводковые почки растут с их краев с прогрессирующим увеличением массы листо-стеблевых органов и корневой системы.

Интенсивный рост выводковых почек при снижении уровня стимуляторов в изолированных листьях свидетельствует о том, что коррелятивная связь между ними нарушена. В данном случае решающим внутренним фактором, определяющим усиленный рост выводковых почек, вероятно, являлось упрочение связи их листо-стеблевых органов с корневой системой. Как видно из приведенной гистограммы, в последних в начальном периоде роста обнаружены соединения только стимуляторного характера, а затем, хотя и появилось одно пятно (R_i 0,98) с ингибирующей способностью на 28%, тем не менее общая активность стимуляторов почти не менялась (всего на 6%). Для энергичного роста выводковых почек решающее значение имело также формирование активной в метаболическом отношении мощной корневой системы, которая обеспечивает большой прирост надземной части черешков [5].

Изложенные выше данные убеждают в том, что в функциональном аспекте в жизнедеятельности воздушных корней изолированных листьев каланхоэ следует различать два качественно различных периода.

I период охватывает время от появления корешков до формирования выводковых почек, когда роль воздушных корней ограничивается метаболической реутилизацией промежуточных продуктов азотного обмена, как это установлено в отношении воздушных корней других растений [4, 11], и синтезом необходимых трофических и гормональных веществ для обеспечения нормальной жизнедеятельности изолированных листьев. Благодаря этому изолированные листья активизируют жизнедеятельность: усиливается синтез хлорофилла (рис. 1), фотосинтез (рис. 2) и повышается чистая продуктивность последнего (рис. 3).

Второй период начинается с формирования выводковых почек и продолжается до конца их онтогенеза. Биполярный обмен между корнями и листом сменяется однопольным: лист—корни—выводковые почки. В результате, с одной стороны, усиливается дезинтеграция процессов жизнедеятельности изолированного листа, с другой—рост выводковых почек. Корни выполняют две качественно различные функции. Подвергая метаболическому превращению поступающие из изолированного листа продукты распада, они снабжают растущие почки необходимыми трофическими и физиологически активными соединениями. В то же время они продолжают функционировать как органы метаболической реутилизации промежуточных продуктов азотного обмена самих листочков. При удалении корней прекращается роль выводковых почек, а в дальнейшем усиливается процесс старения и отмирания.

Такая односторонняя связь—материнский лист—воздушный корень—выводковая почка,—по всей видимости, связана с таким же односторонним усилением градиента аттрагирующей роли указанных орга-

лов. Максимальную аттрагирующую функцию несут листочки выводковых растений, которые богаты физиологически активными соединениями, затем корни, являющиеся очагом синтеза кининов. Материнский лист, бедный указанными соединениями, не обладает аттрагирующей способностью.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гродзинский А. М., Гродзинский Л. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев, 591, 1973.
2. Дубровицкий Н. Н. Регенерация и возрастные изменения растений. 230, М., 1961.
3. Казарян В. В. Докл. АН СССР, 42, 5, 304—308, 1966.
4. Казарян В. О. Старение высших растений, 314, М., 1969.
5. Казарян В. О., Абрамян А. Г., Габриелян Г. Г. Биолог. ж. Армении, 19, 6, 3—8, 1966.
6. Казарян В. О., Геворкян И. А. Докл. АН СССР, 264, 5, 1276—1280, 1982.
7. Казарян В. О., Геворкян И. А. Биолог. ж. Армении, 18, 2, 99—101, 1981.
8. Казарян В. О., Дадян В. А. Биолог. ж. Армении, 20, 11, 19—35, 1967.
9. Кефели В. Н., Турецкая Р. Х. Методика определения регуляторов роста и терби-
ндов. 20, М., 1966.
10. Колосов И. Н. Поглощительная деятельность корневых систем растений. 385, М., 1962.
11. Курсанов А. Л. Физиол. раст., 2, 3, 271—276, 1955.
12. Ничипорович А. А., Строгонова Л. Е., Чморо С. Н., Власова М. П. Фотосинте-
тическая деятельность растений в посевах. 136, М., 1961.
13. Осипова О. П. Докл. АН СССР, 37, 8, 799—801, 1947.
14. Титова Н. В. Автореф. канд. дисс., 20, Кишинев, 1972.
15. Турецкая Р. Х., Поликарпова Ф. Я., Кефели В. Н., Коф. Э. М., Кутима И. Н.
Физиол. раст., 23, 1, 67—75, 1976.
16. Hemphries E. C., Thorne G. A., Ann Bot. N. S., 24, 111, 391—400, 1964.
17. MacGillivray G. J. Biol. Chem., 140, 315, 1941.

Поступила 3.1 1986 г.

Биолог. ж. Армении, т. 39, № 6, стр. 463—470, 1986

УДК 581.192.6.

ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РЕЗЕРВА ЭКОСИСТЕМЫ МЕТОДОМ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

С. М. СЕМЕНОВ, Г. А. ТОНОЯН

Ереванский государственный университет, кафедра высшей математики

Аннотация — Рассматривается концепция экологического резерва экосистемы в отношении возможного антропогенного воздействия, в первую очередь загрязнения атмосферы сернистым газом в околорезном и глобальном масштабах. Приводится математическая модель прироста древостой и дается ориентировочная оценка экологического дефицита уровня загрязнения атмосферы SO_2 .