

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. О. Казарян и Э. С. Авунджян

Об онтогенетическом изменении фотосинтетической активности листьев древесных растений

(Представлено М. А. Тер-Карпетяном 1. VII. 1957)

Одним из внутренних условий изменения фотосинтетической активности растений, как известно, являются процессы генеративного развития. Согласно существующим экспериментальным данным (1-8 и др.), по мере наступления фазы цветения прогрессивно интенсифицируется фотосинтетическая деятельность растений. После же цветения вновь ослабляется этот процесс.

Фотосинтетическая активность листьев изменяется и в связи с возрастом последнего. При этом в молодом возрасте лист проявляет сравнительно повышенную фотосинтетическую активность, чем в старом возрасте (4, 8, 10). Такое изменение ассимиляционной деятельности листьев, согласно нашим данным (11), тесно связано с активностью обновления хлорофилла. При энергичном обновлении, что всегда имеет место в фазе цветения, повышается и фотосинтетическая его деятельность.

Все эти опыты преимущественно были проведены над травянистыми растениями, не достигающими значительных размеров. Древесные же формы в этом отношении крайне отличаются в связи с продолжительностью жизни и достижением огромных размеров, в результате чего создаются внутренние затруднения для проявления нормальной жизнедеятельности (12). Прежде всего увеличивается расстояние между двумя полярными жизнедеятельными системами—листьями и корнями, вызывающее ослабление их функции. Далее, в связи с увеличением мощности кроны и ярусности листьев усиливается и водный дефицит, а также ксероморфность, что в первую очередь влияет на жизнедеятельность верхушечных листьев. На основании этих данных мы предполагали, что с увеличением общей вегетативной мощности деревьев должна изменяться фотосинтетическая активность их листьев. Это предположение нами было экспериментально иллюстрировано в опытах с применением радиоактивного $C^{14}O_2$ в вегетативном сезоне 1956 г. в период экспедиционных обследований.

С различных по общей вегетативной мощности и возрасту растений удалялись небольшие ветки, сразу погружались в воду нижни-

ми срезанными концами и переносились в полевую лабораторию. Затем листья, погрузив черенками в воду, переносили в газометрическую камеру $C^{14}O_2$, оставляя в ней в течение одного часа в условиях электрического освещения. С целью выравнивания общей площади опытных листьев вырезывались из них кружочки вместе с черенками непосредственно с основания листовой пластинки с помощью небольшого пробочного сверла. Этим мы определяли фотосинтетическую активность одних и тех же участков листовой пластинки, имея в виду, что разные участки одного и того же листа проявляют неодинаковую фотосинтетическую (¹²) и ферментативную (¹⁴) активность.

С целью идентификации условий для всех подопытных вариантов определение фотосинтетической активности листьев производилось одновременно. В этом случае оказались одинаковыми как интенсивность света и температурные условия, так и общая активность даваемого радиоактивного углекислого газа (30 μ c). После световой экспозиции все листовые образцы были сняты из газометрической камеры и фиксированы. Затем, после полного высушивания были произведены определения их радиоактивности, данные о которых приводятся ниже (табл. 1).

Таблица 1

Фотосинтетическая активность разноярусных листьев бука и дуба различных возрастов

Название породы	Возр. в год	Ярусное расположение листьев	Радиоакт. листьев в имп/мин на 1 см ² площади	Фотосинт. активн. в %	Средн. активн. для листьев всех ярусов
Б у к	250	верхний	70	9,2	27,4
		средний	195	25,7	
		нижний	359	47,4	
Б у к	45	верхний	485	64,0	85,2
		средний	695	91,8	
		нижний	757	100	
Д у б	400	верхний	94	24,6	30,4
		средний	119	31,3	
		нижний	135	35,4	
Д у б	35	верхний	205	53,8	77,4
		средний	293	78,5	

Эти данные являются весьма существенными для иллюстрации прогрессивного падения фотосинтетической активности листьев по мере возрастного старения и увеличения общих размеров деревьев. Достаточно лишь сравнить фотосинтетическую активность листьев верхних или нижних ярусов у возрастно старых и молодых деревьев, чтобы убедиться в наличии значительного расхождения в активности этих процессов в зависимости от вегетативной мощности деревьев.

Весьма интересны данные, характеризующие среднюю для всех ярусов фотосинтетическую активность листьев у возрастно старых и молодых деревьев. Как у бука, так и у дуба возрастно молодые деревья показывают в 2,5—3 раза больше фотосинтетической активности, чем возрастно старые.

Эти данные можно объяснить двояко, или же с позиции теории кренкевского возрастного изменения⁽¹⁵⁾, которое по сути дела является абстрактным понятием и ничего не дает для понимания сущности возрастных изменений, или же в связи с различием в вегетативной мощности подопытных деревьев, ибо, как мы уже отметили раньше, деревья большой вегетативной мощности проявляют весьма слабый обмен веществ.

С целью выяснения главной причины изменения фотосинтетической активности деревьев различного возраста и вегетативной мощности нами проводился другой опыт. На этот раз определялась фотосинтетическая активность листьев одновозрастных дубов, но, в одном случае, семенного, в другом—порослевого происхождения. Таким образом, в этом опыте растения по вегетативной мощности были примерно одинаковыми, но отличались совершенно различными общими возрастными. Данные этих определений приводятся в табл. 2.

Таблица 2

Фотосинтетическая активность листьев дуба семенного и порослевого происхождения

Происхождение дерева	Возр. в год. (примерно)	Ярусность взятых листьев	Радиоактивн. листьев в имп/мин на 10 см ² площ.*	Изменение радиоакт. в %	Средняя радиоактивн. для листьев нижнего и верхнего яруса в %
Семенное	13	верхний	181	62,6	80,7
		нижний	288	98,9	
Семенное	72	верхний	102	35,3	16,7
		нижний	158	30,1	
Поросл. 1 поколен.	10	верхний	190	65,0	82,5
		нижний	289	100	
• • •	78	верхний	83	28,7	14,6
		нижний	175	60,5	
Поросл. 2 поколен.	9	верхний	199	68,7	80,1
		нижний	265	91,6	
• • •	75	верхний	73	25,2	41,3
		нижний	166	57,4	

Данные этой таблицы весьма наглядно показывают, что фотосинтетическая активность листьев не связана с общим возрастом, а проявляется в зависимости от вегетативной мощности дерева. В этом опыте все молодые деревья, вне зависимости от того, являются ли они порослевого или семенного происхождения, почти имели одинаковую

* Активность C¹⁴O₂ составляла 5μс

вегетативную мощность. Примерно одинаковой мощностью обладали и все старые деревья. Сравнение величины среднего процента радиоактивности листьев верхних и нижних ярусов в этом отношении гораздо лучше подтверждает этот вывод, так как все молодые и старые деревья по отдельности проявляют примерно одинаковую фотосинтетическую активность. Этот факт одновременно следует рассматривать как показатель глубокого омоложения деревьев при переходе к порослевому возобновлению леса. В результате порослевые деревья приближаются к семенным одновозрастным деревьям в отношении активности проявления процессов жизнедеятельности.

В другом опыте мы попытались выяснить изменение фотосинтетической активности листьев обрастающих, энергично растущих побегов возрастно старых и суховершинных дубов по сравнению с листьями скелетных, подавленных в росте ветвей. При этом мы предполагали, что эти обрастающие ветки, хотя расположены на старых и дряхлых деревьях, но в силу высыхания крупных скелетных ветвей они должны проявлять интенсивную жизнедеятельность.

Подбирая соответствующие суховершинные деревья, носящие как живые скелетные ветви, так и многочисленные жировые побеги, покрывающие весь ствол, производилось определение фотосинтетической активности их листьев, данные о которых сведены в табл. 3.

Приведенные цифровые данные наглядно показывают, что листья жировых побегов проявляют значительно больше фотосинтетической активности, чем листья скелетных ветвей. Фотосинтетическая активность листьев самого нижнего водяного побега в шесть раз

Таблица 3

Фотосинтетическая активность различных листьев возрастно старого суховершинного дуба восточного

Ветки, с которых взяты листья	Высота взятых побегов в м	Радиоактивность в имп/мин на 1см ² площади*	Радиоактивность в %	Средняя радиоакт. в % для листьев трех ярусов
Скелетная ветка	25,5	219	15,8	21,3
	15,0	321	23,1	
	6,0	349	25,1	
Обрастающий побег	20,0	516	37,1	35,4
	13,0	822	59,9	
	2,0	1389	100	

превышает активность листьев верхушечных скелетных ветвей. Этот факт является подтверждением того, что все водяные побеги в силу обильного снабжения водой и минеральными элементами проявляют активную жизнедеятельность, аналогично молодым деревьям.

* Активность C¹⁴O₂ составляла 30 мс

Резюмируя результаты приведенных опытов, мы приходим к выводу, что фотосинтетическая активность листьев в первую очередь определяется вегетативной мощностью данного дерева, а не общим возрастом растений. Увеличение общей вегетативной мощности растений приводит к возникновению ряда внутренних противоречащих тенденций, в силу чего резко подавляются процессы жизнедеятельности. При переходе к порослевому возобновлению или же при наступлении суховершинности и отмирания возрастно старых крупных ветвей, дерево омолаживается, стимулируя тем самым формирование молодых энергично растущих побегов, проявляющих весьма активную жизнедеятельность.

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР

Վ. Ն. ՂԱԶԱՐՅԱՆ ԵՎ Է. Ս. ՇՍՎՈՒՆՋՅԱՆ

Ծառային բույսերի ֆոտոսինթետիկ ակտիվության օճուղեցեւիկական փոփոխության մասին

Բազմաթիվ հետազոտութիւններից պարզված է, որ բույսի ֆոտոսինթետիկ ակտիվութիւնը խիստ փոխվում է կապված դեներատիվ զարգացման պրոցեսների հետ: Բացի դրանից տերևների այդ ունակութիւնը կապված է նաև նրանց հասակի հետ: Հասակով ծեր տերևներն ավելի թույլ ֆոտոսինթետիկ հատկութիւն են ցույց տալիս, քան երիտասարդ տերևները:

Այդ բոլոր փորձերը մեծ մասամբ կատարված են խոտային բույսերի հետ, որոնք չեն հասնում մեծ չափերի: Ծառային բույսերն այս տեսակետից խիստ տարբերվում են իրենց երկարակեցութեամբ և չափերի մեծութեամբ: Ծառերի վեգետատիվ հզորութեան մեծացումը մեծ չափով ազդում է նրանց կենսական պրոցեսների ակտիվութեան վրա, կապված ինչպես ջրային դեֆիցիտի ուժեղացման, այնպես էլ հանքային սննդառութեան և ընդհանուր նյութափոխանակութեան հետ:

Այս բոլորից ելնելով մենք ենթադրել ենք, որ բույսերի ընդհանուր վեգետատիվ հզորութեան մեծացման գուրահետ պետք է որ իջնի ֆոտոսինթետիկ ինտենսիվութիւնը, ըստ որում վերջինս հիմնականում հավանաբար պետք է սլայմանավորված լինի ոչ թէ ընդհանուր հասակով, այլ բույսի վեգետատիվ հզորութեամբ: Կատարված փորձերը, որի մասնակ ֆոտոսինթետիկ ակտիվութիւնը որոշվել է նրանց կողմից կլանված $C^{14}O_2$ -ի քանակով, հեղինակներին բերել են հետևյալ եզրակացութիւնների:

1. Ծառերի տերևների ֆոտոսինթետիկ ակտիվութիւնը փոքրանում է նրանց հասակի և վեգետատիվ մասսայի մեծացման գուրահետ:
2. Նույն հասակի շիվային և սերմնային ծաղում ունեցող ծառերի ֆոտոսինթետիկ ակտիվութիւնը մոտավորապես հավասար է:
3. Հասակով մեծ ծառերի զաղաթների չորացման հետևանքով առաջացած բնային երիտասարդ ճյուղերի տերևները ցույց են տալիս շատ ավելի բարձր ֆոտոսինթետիկ ակտիվութիւն, քան առանցքային ծեր ճյուղերի տերևները: Այս հանդամանքն ասպացույց է այն բանի, որ առանցքային մեծ ճյուղերի մահացումը երիտասարդացման պրոցես է:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

¹ В. М. Катунский, Изв. АН СССР* (сер. биол.) № 5, 1939. ² В. М. Катунский, Юбил. сб. В. Л. Комарова, 1939. ³ В. М. Катунский, Сб. раб. по физ. раст. пам. Тимирязева, 1941. ⁴ М. Томас и Г. Хилл, Plant Physiol., 12, 1937. ⁵ О. Бодэ, Jahrb. Wiss. Bot., 89, 1940. ⁶ И. Нагутти, Jap. Journ. of Bot. 11, 1941. ⁷ Е. В. Лебединцева, Тр. БИИ.

ср. IV, 3, 1938. ⁹ В. О. Казарян, Стадийность развития и старения однолетних растений, изд. АН АрмССР, 1952 ⁹ В. Синг и М. Лал. *Ann. of Bot.*, 49, 1935. ¹⁰ Е. Картелеери, *Jahrb. Wiss., Bot.*, 82, 1935. ¹¹ В. О. Казарян, Г. Г. Габриелян и В. Ш. Агабян. ДАН АрмССР, XXIV, 5 (1957). ¹² В. О. Казарян, *Изв. АН АрмССР* (сер. биол. и с.-х. наук), 10, 4, 1957. ¹³ В. А. Мухина, *Тр. БИН*, 4, 11, 1956. ¹⁴ Н. М. Сисакян, Биохимия обмена веществ, изд. АН АрмССР, 1954. ¹⁵ Н. П. Кренке, Теория циклического старения и омоложения растений, 1940.

