

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Э. С. Авунджян

К вопросу о причине листопада растений

(Представлено М. А. Тер-Каранетяном 4. V. 1958)

Как известно, до наступления осеннего опадения листьев в них происходит ряд глубоких физиологических изменений, которые ведут сначала к ослаблению, а затем к полному прекращению жизнедеятельности. На ход изменения жизнедеятельности листьев оказывает существенное влияние отток запасных пластических и конституционных веществ от них к различным органам.

Прямые опыты, проведенные с целью установления наличия оттока пластических веществ из листьев перед листопадом, проведены Комба (1) и Эшевенем (2). Комба, определяя количество сухого вещества и азота в листьях дуба и в других органах растений до и после опадения листьев, показал, что основная часть оттекающего из листьев азота обнаруживается в корнях. Перед этим Риппелем (3) получены количественные данные о медленно протекающем опорожнении листьев от соединений азота и переброске значительной части его из листьев к корням и стеблям, в то время как весной, при распускании листьев, наблюдается движение азотистых веществ в обратном направлении.

Для осуществления нормального оттока пластических веществ из листьев к различным органам растений прежде всего необходимо, чтобы они превращались в растворимые соединения. Суточная ферментативная ритмика как раз обеспечивает эту функцию листа. Однако, когда гидролитическая направленность ферментов необратимо преобладает над синтетической направленностью, то в этом случае из листьев передвигаются не только синтезированные в течение дня ассимиляты, но и часть запасных или конституционных веществ клеток листа. Это, по-видимому, и является основной причиной отмирания и опадения листьев. Следовательно, для увеличения продолжительности жизни листьев необходимо тем или иным путем предотвратить или, по крайней мере, сильно ослабить гидролиз и дальнейший отток конституционных веществ из них.

Согласно имеющимся, литературным данным (4-9), удаление генеративных органов растений приводит к повышению синтетической

активности ферментов в листьях, вследствие чего повышается их жизнеспособность. Но вопреки этому, в опытах с краснолистной периллой выяснилось, что растения, подвергшиеся дефлорации, показывают более ранний листопад, чем это наблюдается у контрольных растений. Исходя из этого нами в 1955 г. были поставлены специальные опыты с целью выяснения зависимости листопада от дефлорации (рис. 1). С этой целью у одной группы растений соцветия оставались, а у другой группы—удалялись. В дальнейшем наблюдения велись за сроками листопада (табл. 1).



Рис. 1. Наступление листопада у периллы в зависимости от удаления соцветий.

Данные этой таблицы показывают, что листья контрольных растений, носящих генеративные побеги, опадают позже, чем листья растений, у которых удалялись генеративные побеги.

В дальнейшем для выяснения природы преждевременного опадения листьев нами был проведен ряд биохимических анализов по определению разных форм углеводов и азота, а также общей суммы зольных элементов в листьях и стеблях. Данные этих анализов приведены в табл. 2 и 3.

Таблица 1
Сроки наступления листопада у периллы в зависимости от удаления соцветий

Варианты	Начало листопада	Конец листопада	Продолж. в днях
Контрольн. растения	19.I	3.III	45
Растения с удален. соцветиями	5.I	15.I	10

Как показывают данные табл. 2, листья и стебли растений с удаленными генеративными органами значительно богаче всеми видами сахаров. Так, в листьях и черешках подопытных растений сумма растворимых сахаров примерно на 77%, а общая сумма на 47% больше, по сравнению с сахарами, находящимися в опавших листьях контрольных растений. В стеблях же подопытных растений количество растворимых сахаров на 70%, а сумма сахаров на 30% больше, чем в стеблях контрольных растений. Интересно также отметить, что величина соотно-

Таблица 2

Количество различных форм углеводов в листьях и стеблях периллы
(в % на сухой вес)

Варианты	Органы растений, подвергшиеся анализу	Редук. сахара	Дисахариды	Сумма раств. сахаров	Нераств. сахара	Общ. сумма сахаров	Раств. нераств.
Контроль	Листья с черешк.	5,56	3,95	9,51	11,31	19,82	0,93
Растение с удален. соцветиями	"	7,60	9,26	16,86	12,11	29,01	1,39
Контроль	Стебель	4,0	2,90	7,20	10,67	17,88	0,67
Растения с удален. соцветиями	"	5,87	6,24	12,11	10,92	23,04	1,11

шения растворимых и нерастворимых сахаров почти в 1,5 раза больше в листьях подопытных растений, что указывает на большую гидролитическую активность ферментов в листьях дефлорированных растений.

Данные табл. 3, аналогично предыдущим, показывают, что в листьях и черешках, а также в стеблях азотистые вещества и зольные элементы содержатся в большем количестве у подопытных растений, чем у контрольных.

Таблица 3

Количество различных форм азотистых веществ и зольных элементов в листьях и стеблях периллы (в % на сухой вес)

Варианты	Органы растен., подверг. анализу	Небелк. азот	Белковый азот	Общий азот	Небелк. белков.	Сумма зольн. элемент.
Контроль	Листья с черешками	0,23	1,12	1,35	0,20	3,74
Раст. с удален. соцвет.	"	0,35	2,17	2,52	0,16	4,06
Контроль	Стебель	0,20	0,83	1,03	0,24	3,42
Раст. с удален. соцвет.	"	0,29	1,59	1,88	0,18	3,65

Эти данные, в сущности, дают нам возможность ближе подойти к выяснению природы опадения листьев осенью. Прежде всего выясняется, что листопад у растений с удаленными генеративными органами является не естественным, а вынужденным, так как в данном случае опадают листья, богатые пластическими веществами, что не наблюдается в естественных условиях.

Опадение листьев у подопытных растений, как показывают полученные данные, имело место в связи с исключением оттока пластических веществ из листьев, что привело к образованию отделяющего слоя в зоне отрыва листьев от побегов. Этот вывод нами был подтвержден более прямым опытом, проведенным с некоторыми тропиче-

скими деревьями, выращиваемыми в санжерее Ботанического института АН АрмССР. На побегах *Sileniae litoralis*, *Mallotus japonicus* и *Rosa chinensis* были отобраны по 4—5 листьев и проведены кольцевания на их черенках. Листья же, расположенные рядом, были оставлены в качестве контроля. Спустя 12—16 дней, началось массовое опадение всех окольцеванных листьев (рис. 2), хотя они были вполне жизнедеятельными и отличались большим содержанием пластических веществ и хлорофилла (табл. 4).

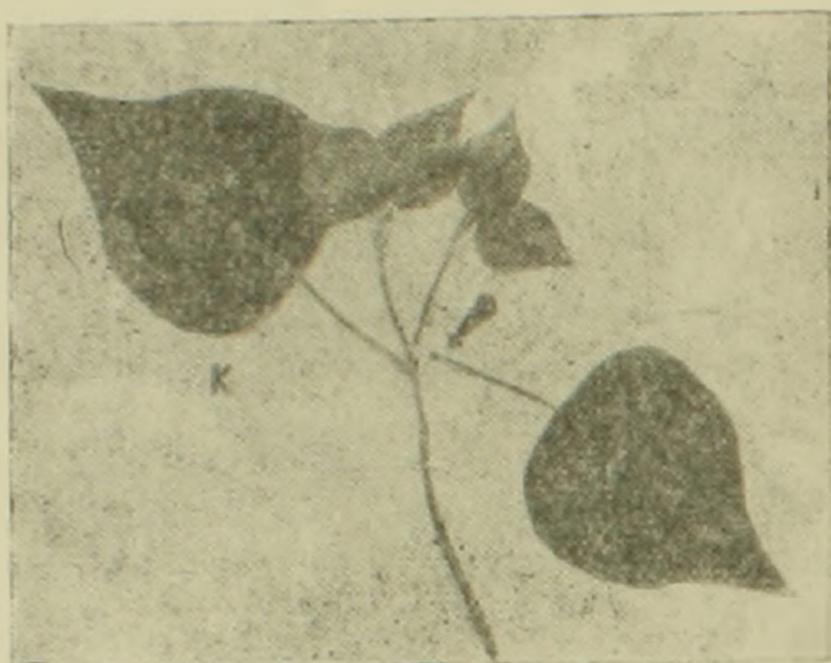


Рис. 2. Опадение листа у *Mallotus japonicus* вследствие кольцевания черенка.

Приведенный фотоснимок (рис. 2) и данные табл. 4 показывают, что опадение листьев, т. е. образование отделяющего слоя в зоне прикрепления листа к побегу, связано с прекращением оттока ассимилятов из листьев. Так, например, в окольцованных опадающих листьях содержание сахаров было примерно на 25% больше, чем в контрольных, неоппадающих

листьях. Таким образом, аналогично тому, как опадающие побеги у ряда древесных растений являются результатом прекращения передвижения ассимилятов из них к материнскому дереву (10), так и опадение листьев связано с прекращением передачи ассимилятов к побегу, от которого он отходит.

Осеннее опадение листьев, как известно, следует за полным опорожнением и, следовательно, прекращением оттока веществ из листьев. В нашем опыте также имело место прекращение оттока веществ, хотя листья были обогащены питательными веществами. Это уже сви-

Таблица 4

Количество углеводов и азотистых веществ в % на сухой вес у окольцованных и контрольных листьев *Seleniae litoralis*

Варианты	Сахара					Азот		
	редуц.	дисахариды	сумма расств. сах.	нераств. сахар	общая сумма	небелк.	белк.	общий
Окольцованные	18,7	1,23	19,23	32,70	52,63	0,70	1,64	2,34
Контроль	13,3	2,04	15,34	26,10	41,44	0,56	1,49	2,05

детельствует о том, что опадение листьев наступает лишь в тех случаях, когда они перестают снабжать остальные органы растений питательными веществами.

Однако другие авторы причины опадения листьев связывали с влиянием ростовых веществ, хотя имеющиеся данные часто противоречивы. Так, например, по мнению К. М. Гаврилова (11), причины образования отделяющего слоя перед листопадом связаны с накоплением в этой зоне В-гормона, в то время как, по мнению Г. Зединга (12), ростовые вещества, наоборот, задерживают образование этого слоя у листовых черешков. Этот факт уже свидетельствует о несостоятельности этих воззрений.

Ботанический институт Академии наук
Армянской ССР

Է. Ս. ՇԱՎՈՒՆՋՅԱՆ

Յուշերի տերևաթափի հարցի շուրջը

Մինչև աշնանային տերևաթափը, տերևների մոտ տեղի են ունենում մի շարք ֆիզիոլոգիական փոփոխություններ, որոնք սկսվում առաջացնում են կենսական պրոցեսների դանդաղեցում, իսկ նետադաշտում լլիվ դադարեցում: Տերևների կենսագործունեության փոփոխության վրա զգալի ազդեցություն է իրենցում ոչ միայն նրա սահնատային սննդանյութերի, այլև նրա կառուցվածքային նյութերի քայքայումը և նրանց հոսքը դեպի բույսի տարրեր մասերը: Մյուս կողմից էլ, պատճառով սննդանյութերի նորմալ հոսք տեղի է ունենում միայն այն դեպքում, երբ նրանք վեր են ածվում լուծվող միացությունների, որոնք հեշտությամբ տեղափոխվում են Այս կապակցությամբ, տերևների ծերացման և մահացման հիմնական պատճառներից մեկը պետք է համարել նրանց սահնատային և այնուհետև, կառուցվածքային նյութերի քայքայումն ու հոսքը դեպի ուրիշ մասեր:

Գրականության մեջ եղած մի շարք տվյալներից երևում է, որ բույսերի գեներատիվ հյուղերի հեռացման ճանապարհով կարելի է հասնել նրանց սինթեզող ընդունակության և բնդհանուր կենսագործունեության ուժեղացման: Մակայն միամյա կորմրատերև պերիլլայի հետ մի շարք փորձեր կատարելիս, վերև նշվածին հակառակ պարզվեց, որ ծաղկահատված բույսերի մոտ տերևաթափն սկսվում է անհամեմատ ավելի վաղ քան կոնտրոլ բույսերի մոտ: Այս երևույթի պատճառները պարզաբանելու նպատակով հեղինակի կողմից կատարված փորձերի արդյունքները ցույց են տալիս, որ կոնտրոլ բույսերի տերևները, համեմատած ծաղկահատված բույսերի տերևների հետ, թափվում են 2—3 շաբաթ ավելի ուշ, իսկ տերևաթափի տեղությունն առաջինների մոտ 5—6 անգամ ավելի երկար է:

Տերևների ժամանակից շուտ թափվելու պատճառներն ուսումնասիրելու նպատակով, հեղինակի կողմից կատարվեցին մի շարք քիմիական անալիզներ կոնտրոլ և փորձնական բույսերի տերևներում ու ցողուններում: Անալիզները (ածխածրատների, ազոտական միացությունների և մոխրային էլեմենտների քանակները) ցույց են տալիս, որ փորձնական տերևները, որոնց տերևներն ավելի շուտ են թափվում, պարունակում են ավելի մեծ քանակությամբ վերևում նշված նյութերից ինչպես տերևներում, այնպես էլ ցողուններում:

Հատուկ փորձով միաժամանակ պարզվել է, որ տերևակոթունների վրա օդակալատումներ կատարելով և դրանով իսկ դադարեցնելով պլաստիկ սննդանյութերի հոսքը տերևից դեպի մյուս աճող մասերը, նորից տեղի է ունենում տերևաթափ, չնայած տերևներն ավելի հարուստ են սննդանյութերով:

Այս տվյալները հեղինակին հիմք են տալիս ազնային տերևաթափի հարցի պարզարանմանը: Ամենից առաջ պարզվում է, որ ծաղկահատված բույսերի մոտ տերևաթափը ոչ թե բնական է, այլ հարկադիր, քանի որ տվյալը պեպբում թափվում են այնպիսի տերևներ, որոնք սննդանյութերով ազնային հարուստ են, քան բնական տերևաթափի ժամանակ րնկած տերևները: Ինչպես ցույց են տալիս ստացված տվյալները, փորձնական բույսերի մոտ տերևաթափ է տեղի ունենում տերևներից դեպի տարրեր օրգաններ կատարվող պլաստիկ սննդանյութերի հոսքի դադարեցման հետևանքով, մի բան որն իր հերթին տանում է տերևի հիմքում քաժանոց շերտի առաջացման:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- ¹ P. Комба, Rev. gen. bot. 1, 38, 1, 1927. ² P. Эшевен, 1927. Цит. по Сабинину, 1940. ³ A. Рунпель, Biochem. Ztschr. Bd. 113, 125, 1921. ⁴ К. Мотес, Planta, Bd, 1, 472, 1926. ⁵ В. Шумахер, Wiss. Bot. Bd. 73, 776, 1930. ⁶ Д. А. Смирнов, Минеральное питание растений, 1940. ⁷ В. О. Казарян, Стадийность развития и старения однолетних растений. Изд. АН АрмССР, Ереван, 1952. ⁸ Э. С. Авунджян, Изв. АН АрмССР, т. 7, № 7, 1954. ⁹ Э. С. Авунджян и Г. Г. Габриелян, Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, т. 10, 1955. ¹⁰ В. О. Казарян, Тр. Ер. гос. ун-та., сер. биол. (1957). ¹¹ К. М. Гаврилов, ДАН СССР, т. 23, № 7 (1939). ¹² Г. Г. Зединг, Ростовые вещества растений. Изд. ин. лит., М., 1955.

