

В. О. Казарян

О природе старения высших растений*

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР А. Л. Тахтаджяном 11/II 1965)

Существующая в биологической литературе концепция о старении растений как «стадийном» или старческом изменении клеток верхушечной меристемы, приводящем к затуханию жизнедеятельности и отмиранию организма⁽¹⁾, опровергнута множеством фактов⁽²⁾. Последние, наоборот, свидетельствуют об онтогенетической молодости меристематических клеток конусов нарастания независимо от ярусного месторасположения их на растении.

Не соответствует реальным фактам также воззрение, считающее старение процессом расходования потенциальной жизнеспособности в результате последовательного образования конуса нарастания и производных от него органов и тканей⁽³⁾. Достаточно напомнить, что укорененные черенковые растения, происходящие от любого яруса дерева, способны достигать вегетативной мощности и долговечности, соответствующей материнскому растению.

Специальные эксперименты, наблюдения в природе и многие известные факты побудили иначе подойти к проблеме старения растений. Разрабатываемые нами представления о физиологической сущности старения обоснованы многочисленными экспериментальными данными, а также теоретическим анализом некоторых биологических особенностей высших растений.

Первая из указанных особенностей заключается в асинхронном образовании, развитии и старении метамерных органов и стеблевых тканей. Отмирание отдельных органов и элементов живых тканей наблюдается с ранних периодов онтогенеза, хотя растение продолжает усиливать вегетативный рост. Старение тех или иных частей связано с двумя обстоятельствами: с неравномерным изменением внутреннего режима жизнедеятельности указанных частей и тканей в ходе онто-

* В данном сообщении изложены ведущие положения подготовляемой автором монографии «Онтогенетическое затухание корне-лиственной связи (старение высших растений)».

генеза и с постепенным нарушением координации и нарастании числа надземных и подземных метаболических органов.

Следующая особенность растений—биполярная ориентация клеток и органов, т. е. полярность. Главным и наиболее ярко выраженным морфологическим ее проявлением, как известно, является образование функционально и структурно различных метамеров: листьев и корней на противоположных концах общей оси. В ходе индивидуального развития постепенно увеличивается, с одной стороны, число листьев и всасывающих корней, с другой—расстояние между ними.

Третьей особенностью, присущей всему живому, является целостность, осуществляющаяся корреляцией и координацией всех процессов органов и частей растения. Основным условием ее проявления и, следовательно, обеспечения развития подавляющего большинства высших растений является корне-листовая функциональная связь. Корни, согласно множеству экспериментальных данных, полученных за последние два-три десятилетия, являются теми всасывающими и метаболическими органами, которые непрерывно передают к надземной системе, кроме воды и минеральных элементов, разнообразные метаболиты (аминокислоты, амиды, продукты нуклеинового обмена, белки, органические соединения фосфора, ферменты и др. соединения), необходимые для формирования и роста листьев, синтеза хлорофилла и белков. Листья же обеспечивают корни ассимилятами и физиологически активными соединениями для их роста и нормальной жизнедеятельности.

Эти основные черты перечисленных трех особенностей высших растений подсказывают непосредственный подход к пониманию сущности старения растений. Для их онтогенетического развития, как отмечено выше, характерны две противоположные тенденции: с одной стороны нарастание общего числа полярно расположенных метамеров (всасывающих корней и листьев), с другой—прогрессивное увеличение в результате биполярного верхушечного роста расстояния между листьями и корнями. Дело в том, что увеличение числа полярно расположенных метамеров в ходе индивидуального развития растений обусловлено соответствующим усилением функциональной связи между ними. Последняя, однако, не может непрерывно интенсифицироваться параллельно с увеличением расстояния между листьями и корнями. Это обстоятельство, как будет показано в дальнейшем, является одним из главных внутренних факторов, вызывающих ослабление обмена веществ между корнями и листьями древесных форм. Прекращение верхушечного роста или же асинхронное отмирание отдельных полярно расположенных метамеров у древесных растений после определенного вегетативного развития является результатом ослабления функциональной связи между листьями и всасывающими корнями по сравнению с их мощностью, т. е. нарушением корреляции между корнями и листьями и их общей поверхностью. У других жизненных форм растений ослабление корне-листовой связи обуславливается иными внутренними факторами: наступлением генеративного развития, отмиранием эле-

ментов проводящей системы и др. Во всех случаях подавление роста последующие за ним старение и отмирание растений обуславливаются затуханием этой связи.

Из всего изложенного логически следует, что старение растений представляет собой процесс онтогенетического затухания корне-лиственной связи. Процесс этот выражается с одной стороны в координированном необратимом уменьшении количества поступающих в листья воды, минеральных элементов и корневых метаболитов, в параллельном ослаблении питания корней ассимилятами и физиологически активными веществами, с другой стороны — в уменьшении массы листьев и всасывающих корней.

Первым наиболее наглядным показателем наступления старения является ослабление роста—сокращение, прежде всего числа листовых метамеров и всасывающих корней. Следует учесть, что каждая почка, подобно семенам, обладает потенциальной способностью развиваться в нормальное растение. Одной из существенных причин недоразвития и отмирания множества почек на любом древесном или кустарниковом растении является возникновение и усиление корневой недостаточности, выражающейся в понижении поглотительной и метаболической активности по сравнению с теми требованиями, которые предъявляют листья и растущие почки. Дальнейшее ослабление корневой активности у древесных растений вызывает сначала отмирание отдельных метамеров, а затем суховершинность и постепенное высыхание скелетных ветвей в направлении от верхушки к корневой шейке.

У травянистых форм корневая недостаточность начинается с наступлением цветения и плодоношения, в связи с чем исключается поступление ассимилятов к корневой системе. Последняя в силу этого прекращает рост, а затем всасывающую и поглотительную деятельность. Указанная недостаточность приводит с другой стороны к ослаблению синтеза нуклеиновых кислот и белков в процессе фотосинтеза. Это обстоятельство, в свою очередь, оказывает подавляющее влияние на вегетативный рост. Основным продуктом листового синтеза в данном периоде онтогенеза являются углеводы, которые поступают главным образом в корни для усиления их роста и повышения функциональной активности. Несмотря на это, прежний уровень корневой активности не восстанавливается. Значительная доля этих сахаров расходуется по пути их передвижения на формирование элементов проводящих систем, а другая часть, поступающая в корни, не может обеспечить интенсивный рост, всасывающую и метаболическую деятельность последних.

Время возникновения и темпы усиления корневой недостаточности являются одним из характерных показателей сравнительной долговечности растений. Виды, у которых корневая недостаточность ощущается рано, отличаются меньшей долговечностью. Развитие этой тенденции у тех или иных форм определяется также величиной соотношения общей массы надземной и корневой системы. У растений, обладающих, по сравнению с надземными органами, мощной корневой системой,

указанная недостаточность наступает поздно и усиливается более медленно. Такие формы, как правило, показывают большую продолжительность жизни даже в неблагоприятных условиях существования (растения-подушки, спалерные растения и др.).

Ниже приводится перечень основных внутренних факторов, приводящих к онтогенетическому затуханию корне-лиственной связи (старение) у разнообразных растительных форм.

1. *Увеличение расстояния между листьями и корнями.* Онтогенетическое развитие растений характеризуется прежде всего нарастанием числа листоносных метамеров, корневых разветвлений и увеличением расстояния между указанными активно функционирующими метаболическими системами. Экспериментально установлено, что у древесных форм по мере отделения листьев от корней ослабляется функциональная связь между ними: увеличиваются расходы ассимилятов по пути их передвижения на формирование проводящих элементов и на дыхание последних, уменьшается скорость их передвижения, затрудняется поднятие поглощенной корнями воды к листьям и т. д. Вследствие всего этого коррелятивно сокращается общая площадь листьев и всасывающая поверхность корней.

2. *Усиление водного дефицита у вновь появляющихся верхушечных листьев.* Одним из показателей ярусной разнокачественности листьев, как известно, является усиление их ксероморфности. Развитие этого свойства приводит к увеличению водного дефицита, что сильнее проявляется у древесных форм. Установлено, что у мощных деревьев, растущих даже во влажной почве, наблюдается закрывание устьичных просветов в полудневные часы, вследствие наступления водного дефицита. Последний, кроме того, вызывает ослабление или подавление процесса деления меристематических клеток растущих почек. Таким образом, перемещение основной листовой массы к более верхним ярусам вызывает ослабление общей фотосинтетической продуктивности и роста растений через усиление ксероморфности и водного дефицита. Слабая деятельность листьев и сокращение их массы в свою очередь ухудшают корневое питание.

3. *Ухудшение внутренних условий образования элементов проводящих систем и их функционирование.* Проводящие ткани — ксилема и флоэма — в течение жизненного цикла растений непрерывно отмирают и обновляются. В ксилеме отмирают внутренние слои древесины, обновляющимися же частями являются ежегодно образующиеся периферийные кольца. В сфере флоэмы, наоборот, отмирают периферийные, и обновляются внутренние, смежные с камбием слои. Таким образом, молодые и более жизнедеятельные элементы проводящих тканей всегда возникают с обеих сторон активно функционирующего камбия, и отмирают расположенные дальше от него элементы. В ходе онтогенетического развития число жизнедеятельных слоев проводящих тканей сокращается по мере уменьшения общей поверхности листьев и всасывающих корней, что коррелятивно подавляет их функциональную связь.

У стержнекорневых травянистых и кустарничковых форм корне-листовая связь ослабляется вследствие сгнивания тканей корневой шейки. Последнее, как известно, связано с отмиранием плодущих побегов, оставляющих на корневой шейке мертвую поверхность, через которую впоследствии проникает гниль, образуя очаг разложения. В дальнейшем, по мере увеличения числа отмирающих побегов и увеличения в связи с этим мертвой поверхности на шейке корня и расширения очага разложения, значительно сокращаются живые флоэмные и ксилемные ткани. Развитие этой тенденции в конце-концов приводит к партикуляции куста, а затем полному его отмиранию.

4. *Наступление цветения и плодоношения.* Этот кардинальный для жизнедеятельности и филогенеза растений процесс оставляет глубокий отпечаток на ходе обменных реакций, осуществляющихся во всех органах и тканях. У древесных и кустарниковых растений с наступлением поры массового плодоношения резко подавляется рост надземных органов и корневой системы. Вследствие ежегодного расходования огромной массы ассимилятов на образование цветков и плодов существенно ухудшается снабжение корней ассимилятами, вызывая тем самым ослабление их роста и метаболической деятельности. Это обстоятельство, в свою очередь, подавляет рост надземных органов. Непосредственным следствием обильного плодоношения является ослабление обмена веществ между корнями и листьями.

Затухание корне-листовой связи у однолетников резко усиливается после плодоношения. Генеративное развитие вызывает нарушение би-полярного распределения ассимилятов вследствие прекращения передвижения их к корневой системе. Последняя, не получая ассимиляты, сама направляет к цветкам и плодам вместе с корневыми метаболитами содержащиеся в ней пластические вещества. Цветение и семенообразование у однолетников приводит с другой стороны к прекращению формирования новых листоносных метамеров, так как все отрастающие почки развиваются в цветки.

5. *Переход активной корне-листовой связи от главной оси к осям замещения у кустарников и полукустарников.* Одной из характерных черт этих жизненных форм является энергичное кущение с ранних периодов онтогенеза и ограниченный верхушечный рост осей. Кроме того, каждая ось замещения, независимо от того, возникает ли она от угла кущения, от корней или плагиотропных подземных побегов, формирует собственную корневую систему, хотя и остается связанной с корнями материнской оси. При такой структуре куста связь корневой системы центральных осей с собственными листьями со временем становится значительно слабее, чем с листьями смежных осей замещения, что ускоряет старение материнских осей. Таким образом, по мере появления новых боковых осей (индивидов) и перехода активной корне-листовой связи от материнских к осям замещения усиливается старение последних.

6. *Ухудшение условий развития и функционирования полярно расположенных метамеров в онтогенезе растений.* У ряда жизнен-

ных форм в ходе онтогенеза по мере прогрессивного увеличения числа листоносных метамеров и всасывающих корней в ограниченном жизненном пространстве усиливается расхождение между требованиями и наличием соответствующих условий для роста и нормального функционирования полярных метамеров. При таких условиях многие из них отмирают, не достигая нормальной величины, а другие значительно подавляются в жизнедеятельности. Угнетение функционирования корней или листьев вследствие чрезмерного увеличения их числа в ограниченном жизненном пространстве особенно ярко проявляется у плотнокустовых злаков, у ряда многоосных кустарников и полукустарников.

У названных жизненных форм новые побеги или оси замещения и отходящие от них корни образуются от узла кушения. В силу этого на небольшом жизненном подземном или надземном пространстве со временем появляется множество идентичных метамеров (листьев и корней), между которыми обостряется борьба за условия существования. Наиболее угнетенные из них отмирают в раннем периоде онтогенеза, что приводит к соответственному ослаблению корне-листовой связи у материнского куста в целом. Искусственно отделенные побеги с собственными корнями, пересаженные на новое место, за короткий срок достигают значительной мощности и живут дольше материнского куста.

Существуют и другие причины затухания корне-листовой связи, свойственные тем или иным небольшим группам растений. Они играют существенную роль только в старении указанных форм. Для каждой жизненной формы растений характерны те или иные из рассмотренных выше основных факторов онтогенетического затухания корне-листовой связи.

У одних форм решающим для старения является увеличение расстояния между листьями и корнями и им не свойственна партикуляция, у других основную роль играет наступление генеративного развития или проявляется партикуляция.

Существует множество видов среди высших растений, у которых по той или иной причине редуцированы листья, функцию которых выполняют зеленые стебли (кактус и др.) или взамен корней функционируют ризоиды (мхи, псилотумы и др.) Это обстоятельство, однако, не исключает высказанные нами представления о физиологической сущности их старения. Последнее у этих растений, подобно всем остальным корне-листо-стеблевым формам, наступает вследствие ослабления функциональной связи между ассимилирующей тканью и подземными всасывающими и метаболическими органами.

Новая концепция о старении растений одновременно дает возможность понять биологическую сущность омоложения. В противоположность старению омоложение заключается в изоляции от материнского растения специализированных органов размножения или частей, способных формировать листья и корни. Этот процесс по сути дела является актом омоложения как для отделяющейся части, так и для ма-

теринского организма в целом. Разница заключается лишь в степени омоложения. Отделяющаяся часть омолаживается более глубоко в силу того, что корне-листовая связь у нее устанавливается и интенсифицируется заново, а у материнского организма она усиливается соответственно мощности удаленной части. С этой точки зрения омоложение поросли от срубленного пня более глубокое, чем омоложение обрубанных деревьев (2).

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР

Վ. Ն. ԳԱԶԱՐՅԱՆ

Քարճարգ բույսերի ծերացման բնույթի մասին

ժամանակակից բիոլոգիայում, ինչպես հայտնի են, դեռ չեն մշակված բույսերի ծերացման հիմունքները, իսկ եղած պատկերացումներն էլ հերքվում են բազմաթիվ տվյալներով:

Հեղինակի կողմից վերջին մի քանի տարիների ընթացքում հավաքված են մեծ քանակությամբ փաստական մատերիալներ, ինչպես և դրված են մի շարք փորձեր և կատարված են բազմաթիվ բիոքիմիական անալիզներ, որոնց հիման վրա տրվում են նոր պատկերացումներ բարձրակարգ բույսերի ծերացման ֆիզիոլոգիական բնույթի մասին, այն դիտելով որպես բույսերի արմատատերևային ֆունկցիոնալ կապի ռետոդենետիկական մարման պրոցես: Տվյալ հաղորդումը հանդիսանում է հեղինակի կողմից պատրաստվող բարձրակարգ բույսերի ծերացման լուծյանը նվիրված մենագրության հիմնական տեսական դրույթների շարադրումը:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Ի Ր Ա Կ Ա Ն Ի Թ Յ Ի Ն

¹ Т. Д. Лысенко, Агробиология, Сельхозгиз, 1948. ² В. О. Казарян, Физиологические основы онтогенеза растений, Ереван, 1949. ³ Н. А. Кренке, Теория циклического старения и омоложения растений, Сельхозгиз, 1940.

