

УДК 581.193

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИИ

Академик АН Армянской ССР В. О. Казарян, Р. С. Шахазизян

К вопросу о морфо-физиологических особенностях развития и отмирания корней различных по возрасту осей кустарников

(Представлено 30/XI 1979)

Одна из характерных особенностей онтогенеза типичных кустарников заключается в формировании чередующихся дочерних осей в направлении от центра к периферии. Хотя каждая из дочерних осей находится на питании корней материнской оси, она одновременно образует собственную придаточную корневую систему, обуславливающую повышенную корнеобеспеченность листьев и их энергичный рост (1). При таком обстоятельстве по мере увеличения числа периферийных осей постепенно усиливается корневая недостаточность для листьев материнской оси, что и рассматривается как причина преждевременного ее старения и отмирания (2).

Морфологически развитие отдельных осей выражается в усилении верхушечного роста и ветвления, тогда как старение проявляется сначала в образовании суховершинности, а затем в опускании зоны ветвления. По всей вероятности, подобные морфо-структурные изменения происходят и в онтогенезе корней отдельных осей. В действительности, тщательные раскопки корней показывают, что у молодых осей наиболее густо разветвленная зона размещается на терминальном, а у старых осей — базальном ярусах (рис. 1). Эти наблюдения дают основание полагать, что физиологическая активность корней старых материнских и молодых дочерних осей у одного и того же куста должна быть различной. По всей вероятности, у старых осей она выше у базальных, а у молодых — у терминальных корней. Цель данной работы заключалась в экспериментальной проверке этого предположения.

В качестве объекта для исследований были взяты кусты жимолости кавказской (*Lonicera caucasica* Pall.), произрастающие на территории Хосровского заповедника. Были подобраны растения, находящиеся на следующих возрастных этапах: период интенсивного роста центральных осей; период старения и отмирания центральных и формирования молодых периферийных осей различных порядков.

С целью выяснения физиологической активности корней материн-

ских и дочерних осей и взяты из них пробы для биохимических анализов. Растения раскапывали начиная от корневой шейки до терминальных разветвлений. Одновременно тщательно промывали корни слабой струей воды.

Для определения уровня общей жизнедеятельности активных (до 1 мм толщины) корней различных ярусов были взяты пробы от базальной, средней и терминальной зон скелетных образований, отходящих от старых и молодых осей. Образцы фиксировали на сухом горячем паре, затем высушивали в термостате до постоянного веса. Во

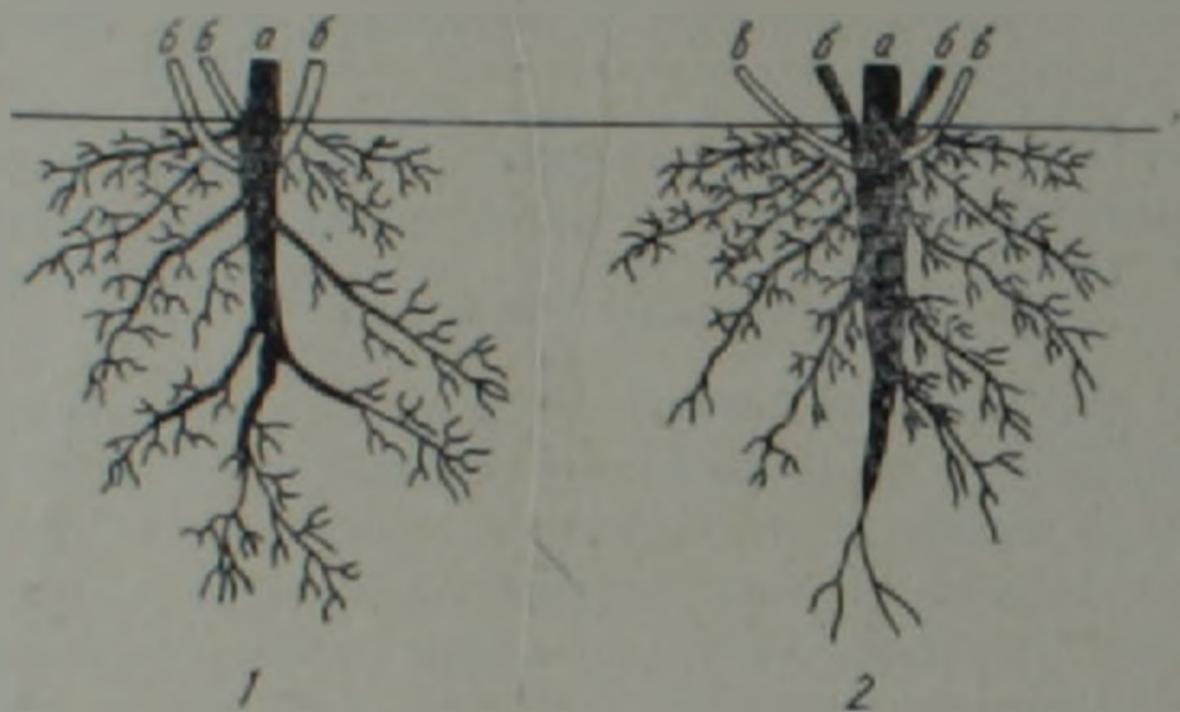


Рис 1 Архитектоника корневой системы молодого (1) и старого (2) куста, а—центральная ось, б—оси II порядка, в—оси III порядка

взятом материале определяли количество углеводов методом Хагедори-Иенсена по схеме Кизля (3), содержание форм азота микрометодом Къельдаля (3), фосфора — по Лоури и Лопесу (4), в модификации Хонда (5) и количество аминокислот методом бумажной хроматографии. Определение проводили в 4—8-кратных повторностях, полученные данные обработаны статистически. Наблюдается общая тенденция существенного отличия корней различных ярусов материнских и дочерних осей по содержанию общего и белкового азота (табл. 1). Количество нарастание этих форм азота у корней материнских осей молодых кустов имеет акропетальное направление, дочерних осей — базипетальное.

Диаметрально противоположная картина обнаружена у старого куста, но более показательна разница у корней дочерних осей II и III порядка. У осей II порядка, отличающихся в возрастном отношении от осей III порядка, максимальное содержание общего и белкового азота обнаруживается у активных корней среднего яруса. Это обстоятельство уже свидетельствует о том, что с возрастом осей направленность физиологической активности корней от акропетальной смещается к базипетальной, т. е. если у молодых осей она имеет акропетальное направление, то у старых — базипетальное. У средневозрастных осей ак-

тивными оказались корни, отходящие от центральной зоны скелетных образований

Таблица 1
Содержание форм азота (мг/г сухого веса) в разноврусных корнях, отходящих от старых и молодых осей жимолости кавказской

Куст	Корни	Ярусность взятых корней	Содержание азота			% белково- го азота от общего
			общего	небелкового	белкового	
Молодой	Материн- ской оси	Базальная	5.30±0.07	1.74±0.03	3.56±0.10	67.17
		Средняя	5.47±0.12	1.78±0.04	3.69±0.11	67.46
		Терминаль- ная	6.07±0.03	1.71±0.02	4.33±0.05	71.33
	Осей II по- рядка	Базальная	8.63±0.12	2.52±0.19	6.11±0.12	70.79
		Средняя	8.40±0.02	2.58±0.08	5.82±0.11	69.28
		Терминаль- ная	5.76±0.11	2.12±0.07	3.64±0.09	63.19
Старый	Материн- ской оси	Базальная	12.07±0.13	1.76±0.11	7.31±0.14	68.87
		Средняя	7.07±0.15	2.93±0.07	4.09±0.11	58.26
		Терминаль- ная	5.13±0.11	2.31±0.002	2.82±0.09	54.97
	Осей II порядка	Базальная	7.65±0.13	2.52±0.03	5.13±0.09	67.05
		Средняя	9.03±0.09	1.89±0.007	7.14±0.15	79.07
		Терминаль- ная	5.88±0.07	1.43±0.005	4.45±0.11	75.63
	Осей III порядка	Базальная	8.28±0.02	3.02±0.05	5.26±0.12	63.52
		Средняя	6.15±0.09	2.65±0.07	3.50±0.11	56.91
		Терминаль- ная	5.04±0.11	2.21±0.03	2.83±0.06	56.15

Таблица 2
Содержания форм фосфора (мг/г сухого веса) в разноврусных корнях, отходящих от старых и молодых осей жимолости кавказской

Куст	Корни	Ярусность взятых кор- ней	Содержание фосфора			% органи- ческого фосфора от общего
			общего	неоргани- ческого	органичес- кого	
Молодой	Материн- ских осей	Базальная	1.91±0.04	0.22±0.003	1.69±0.06	88.48
		Средняя	2.22±0.08	0.17±0.002	2.05±0.05	92.32
		Терминаль- ная	4.42±0.05	0.14±0.001	4.28±0.12	96.83
	Осей II порядка	Базальная	4.58±0.17	0.12±0.002	4.46±0.13	97.38
		Средняя	2.34±0.07	0.20±0.005	2.14±0.07	91.45
		Терминаль- ная	2.21±0.05	0.25±0.003	1.96±0.04	88.69
Старый	Материн- ских осей	Базальная	4.23±0.13	0.14±0.003	4.09±0.12	96.69
		Средняя	3.52±0.11	0.17±0.001	3.35±0.11	95.17
		Терминаль- ная	2.65±0.08	0.22±0.002	2.43±0.07	91.69
	Осей II порядка	Базальная	4.21±0.04	0.13±0.002	4.08±0.14	96.91
		Средняя	4.17±0.12	0.11±0.001	4.26±0.12	97.48
		Терминаль- ная	4.17±0.11	0.19±0.003	3.98±0.09	95.44
	Осей III порядка	Базальная	4.05±0.12	0.28±0.001	3.77±0.12	93.09
		Средняя	3.65±0.07	0.33±0.002	3.32±0.09	90.68
		Терминаль- ная	3.02±0.05	0.28±0.003	2.64±0.11	87.42

Аналогичное явление, иллюстрирующее уровень метаболической активности корней того или иного яруса, наблюдается и в отношении процента белкового азота от общего.

Учитывая, что содержание органической формы фосфора также характеризует уровень физиологической активности корней, в первую очередь метаболической, мы одновременно определяли содержание форм фосфора во всех взятых нами образцах (табл. 2).

Таблица 3

Содержание углеводов (мг/г сухого веса) в разноярусных корнях, отходящих от старых и молодых осей зимолости кавказской

Куст	Корни	Ярусность взятых корней	С о д е р ж а н и е		
			сахаров	крахмала	углеводов
Молодой	Материнской оси	Базальная	44.15±0.05	76.80±0.20	120.95±0.38
		Средняя	55.64±0.32	80.40±0.20	136.04±0.31
		Терминальная	58.61±0.24	80.10±0.25	138.71±0.25
	Осей II поряд- ка	Базальная	74.98±0.25	75.30±0.40	150.28±0.46
		Средняя	66.23±0.28	83.70±0.10	149.93±0.27
		Терминальная	61.02±0.24	81.00±0.11	142.62±0.30
Старый	Материнской оси	Базальная	99.69±0.24	75.00±0.18	174.69±0.30
		Средняя	89.39±0.20	70.12±0.21	159.51±0.27
		Терминальная	65.94±0.20	65.78±0.15	131.72±0.25
	Осей II по- рядка	Базальная	51.36±0.19	72.90±0.10	124.26±0.22
		Средняя	57.21±0.24	78.00±0.15	135.21±0.28
		Терминальная	53.23±0.22	70.50±0.16	123.73±0.27
	Осей III порядка	Базальная	64.15±0.21	69.00±0.13	133.15±0.25
		Средняя	62.92±0.19	64.16±0.18	127.18±0.26
		Терминальная	57.94±0.22	60.21±0.11	118.18±0.24

Как в первой таблице, так и здесь приведенные цифровые данные весьма наглядно свидетельствуют о различии в онтогенетическом смещении физиологической активности корней, отходящих от старых и молодых осей. Особенность количественных показателей форм фосфора заключается лишь в том, что в отличие от азота процент органического фосфора от общего всегда высок, что следует рассматривать как показатель более активного метаболизма этого минерального элемента в корневой системе.

Идентичные данные были получены и в результате определения содержания углеводов в корнях (табл. 3). Приведенные цифры, будучи аналогичными данными предыдущих таблиц, опять-таки свидетельствуют об общем состоянии корней. Если судить об активности корней по содержанию углеводов, то у молодых кустов активными следует считать терминальные корни материнских осей. У осей II порядка тех же кустов активными оказываются корни, отходящие непосредственно

от основания. У старых кустов общее содержание углеводов наиболее высокое у корней базального яруса как у материнской оси, так и у осей III порядка, тогда как у осей II порядка активными оказываются корни среднего яруса. Точно такая же картина обнаружена и в отношении белкового азота и органического фосфора.

Учитывая, что как один из показателей метаболической активности корней рассматривается синтез ими аминокислот, мы определяли их содержание в тех же разноярусных корнях (рис. 2).

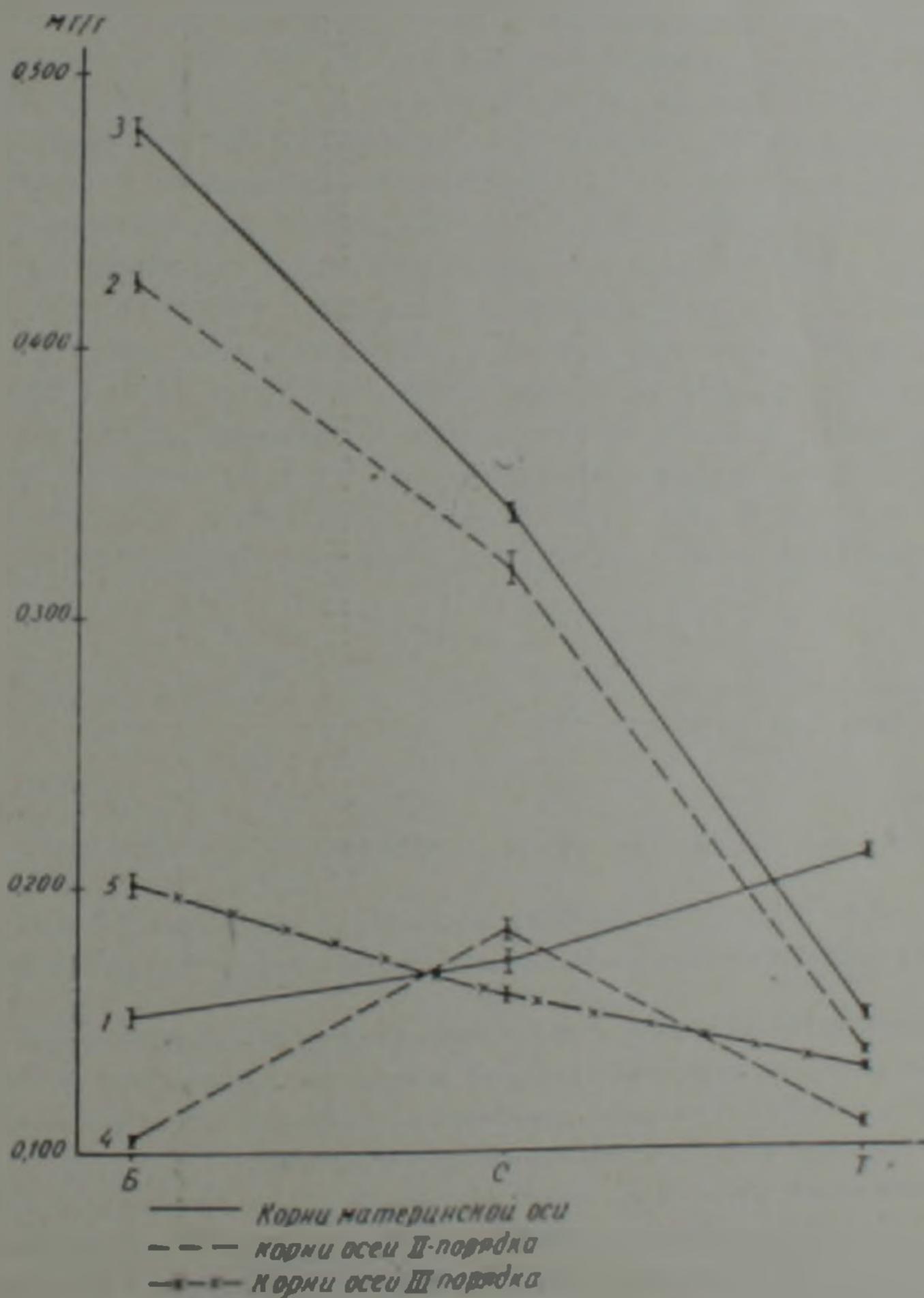


Рис. 2. Содержание свободных аминокислот в активных корнях базального (Б), среднего (С) и терминального (Т) молодых (1, 2) и старых (3-5) кустов жимолости кавказской

У материнских осей молодых кустов содержание аминокислот нарастает от базальных корней к терминальным, тогда как у корней осей II порядка наблюдается обратная картина: наименьшее количество аминокислот определяется у терминальных, наибольшее — у базальных корней. У старых кустов положение становится иным. У материнских (старых) осей содержание аминокислот нарастает от терминальных к базальным корням, а у осей II порядка наибольшее количество аминокислот обнаруживается у корней, отходящих от среднего яруса. У осей же III порядка обнаруживается такая же картина, как и у корней материнских осей.

Изложенные выше данные в конечном счете свидетельствуют с одной стороны о закономерном изменении архитектоники активных корней у разновозрастных кустов и осей, с другой — об их физиологической активности. При этом если у дренесных форм эта изменчивость с возрастом смещается от акропетального направления к базипетальному (6), то у кустарников подобная тенденция обнаруживается лишь у отдельных осей. У старых центральных осей проявляется такая же тенденция, как у старых деревьев, а у дочерних осей — как у молодых деревьев. Эти особенности корней в отношении локального старения отдельных осей по сути дела показывают, что онтогенез их протекает самостоятельно, хотя они вместе взятые и образуют целостное растение. С этой точки зрения совершенно прав В. Л. Комаров (7), утверждавший, что каждая ось у кустарников представляет собой более или менее самостоятельный индивид как целостная физиологическая система.

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР

Հայկական ՍՍՀ ԳԱ ակադեմիայի Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Ի. Ս. ՇԱՀԱԶԻՉՅԱՆ

Խիւրի տարրեր հասակի առանցքների արմատների զարգացման և մահացման մոլոֆո-ֆիզիոլոգիական առանձնահատկությունների հարցի մասին

Կատարված են ուսումնասիրություններ կովկասյան ցախակեռասի արմատային համակարգի արիտակտոնիկայի և տարրեր առանցքների ու հարկերի ակտիվ արմատների մեջ ազոտի, ֆոսֆորի, ածխաջրատների ձևերի ու ամինաթթուների քանակական փոփոխությունների վերաբերյալ:

Հաստատված են, որ մայրական ծեր առանցքների մոտ արմատային համակարգի էյուդավորությունը զարգանում է քաղիպետալ, իսկ դուստր առանցքների մոտ ակրոպետալ ուղղությամբ: Դրան զուգահեռ փոխվում է նաև ակտիվ արմատների ֆիզիոլոգիական ակտիվությունը ըստ հարկերի: Ծեր առանցքների մոտ ամենաակտիվ արմատները տեղաբաշխված են արմատավզիկի մոտ, երիտասարդ առանցքների մոտ՝ ծայրային գոնայում: Այս ցույց է տալիս, որ տարրեր առանցքների օնոգեննեզը բնթանում է ինքնուրույնաբար, շնայած նրանք միասին վերցրված կազմում են ամբողջական օրգանիզմ:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿՆԵՐԱՐԱՆ

- ¹ В. О. Казарян, Старение высших растений, «Наука», М., 1969 ² В. О. Казарян, А. Г. Гаспарян, Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биологии, т. 75 (11) (1970). ³ А. Н. Белозерский, Н. И. Проскуряков, Практическое руководство по биохимии растений, «Сов. наука», М., 1951. ⁴ О. Н. Lowry, I. H. Lips, Biological chem., 162, 3 (1946). ⁵ S. L. Hoidal, Plant Physiol., 31, 1(1956) ⁶ В. О. Казарян, Р. С. Шахазизян, ДАН Арм. ССР, т. 69, № 3 (1979). ⁷ В. Л. Комаров, Учение о виде растений, Изд-во АН СССР, М.—Л., 1940