

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. О. Казарян

Об онтогенетическом изменении направления передвижения
ассимилятов в черешках листьев

(Представлено академиком АН Армянской ССР Г. Х. Бунатяном 18/III 1961)

Направление передвижения пластических веществ в растениях, как правило, определяется наличием, с одной стороны, полярно растущих систем, с другой — органами, синтезирующими или содержащими эти вещества. При удалении растущих органов, как установлено нами (¹), направление передвижения ассимилятов в стебле становится лябильным и градиент их ритмически перемещается с одного его конца в другой. Этот факт показывает, что клетки флоэмы способны перемещать пластические вещества как в восходящем, так и в нисходящем направлении. Кроме того, экспериментально установлено, что флоэма способна перемещать ассимилянты во встречном направлении (^{2,3})

Указанные особенности флоэмы стебля, однако, не должны быть свойственны проводящей системе листьев, роль которых заключается в синтезе ассимилятов и передаче их в акропетальном направлении — к растущим частям растений. Будет наиболее вероятным предполагать, что в различные периоды онтогенеза листьев направление передвижения ассимилятов в них хотя изменяется, но всегда остается одностороннее: в период роста — базипетальным, на последующих фазах развития — акропетальным.

Для уточнения этого предположения нами в 1957—1958 гг. были проведены серии опытов с различными растениями применением радиоактивного гликокола с целью определения направления передвижения ассимилятов в черешках листьев.

Срезанные черешки листьев погружались различными концами в раствор радиоактивного гликокола на 10 мин. По истечении этого срока находившиеся в растворе кончики удалялись, а черешки переносились во влажный эксикатор на 30 мин. Затем брались небольшие отрезки от концевых участков и определялась их радиоактивность. О направлении передвижения радиоактивного гликокола мы судили по градиенту его распределения во взятых отрезках.

В первом опыте нами было определено направление передвижения гликокола во влагищах листьев, взятых с растений ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.), находящейся на различных фазах развития (табл. 1).

Цифровые данные наглядно показывают изменение направления передвижения ассимилятов и характер этого движения в зависимости от наступления отдельных фаз развития как самого растения, так и листьев. В

Таблица 1

Направление передвижения радиоактивного гликокола во влагищах листьев ежи сборной, находящейся на разных фазах развития

Фаза развития растений и состояние листа		Каким концом был погружен в гликокол	Радиоактивность концевых участков листьев в имп/мин, на 1 мг сух. веществ.		Соотношение радиоактивности концевых участков влагища листьев	Направление передвижения гликокола во влагищах листьев
растение	лист		верхний	нижний		
Кушение	Растущий	верхний	940	686	0,03	Основание-верхушка
		нижний	27	447		
Стрелкование	Не растущий	верхний	53	769	10,6	Верхушка-основание
		нижний	619	1603		
Колошение	.	верхний	163	231	4,2	.
		нижний	787	826		
Созревание семян	.	верхний	79	337	5,8	.
		нижний	1581	1581		

период интенсивного роста листьев, направление перемещения ассимилятов во влагищах оказалось базипетальным, в то время как с наступлением трубкования растений — акропетальным.

Столь же интересны данные, характеризующие онтогенетическую изменчивость величины соотношения радиоактивности концевых участков влагища листьев, погруженных в радиоактивный гликокол морфологически верхним концом. Как выясняется, наиболее интенсивное передвижение гликокола из листьев обнаружено в фазе стрелкования растений (10,6). При колошении эта величина существенно уменьшается (4,2), а в период созревания семян увеличивается (5,8). Подобная изменчивость оттока ассимилятов из листьев, по существу, является отражением общей физиологической их активности в отношении синтеза ассимилятов и передачи их к развивающимся семенам. Аналогичная изменчивость оттока ассимилятов из листьев наблюдается и в течение суток

В следующем опыте была определена поглотительная способность листовых черешков. С этой целью последние, взятые с различных по онтогенетической продвинутости растений, были погружены в 0,5% гликокол на 20 мин., а затем было определено содержание общего азота в концевых участках черешков (табл. 2).

Приведенные данные наглядно показывают изменение как направления перемещения ассимилятов в листовых черешках, так и адсорбционную способность последних к гликоколу по фазам развития растений. С наступлением фазы образования семян направление передвижения гликокола в

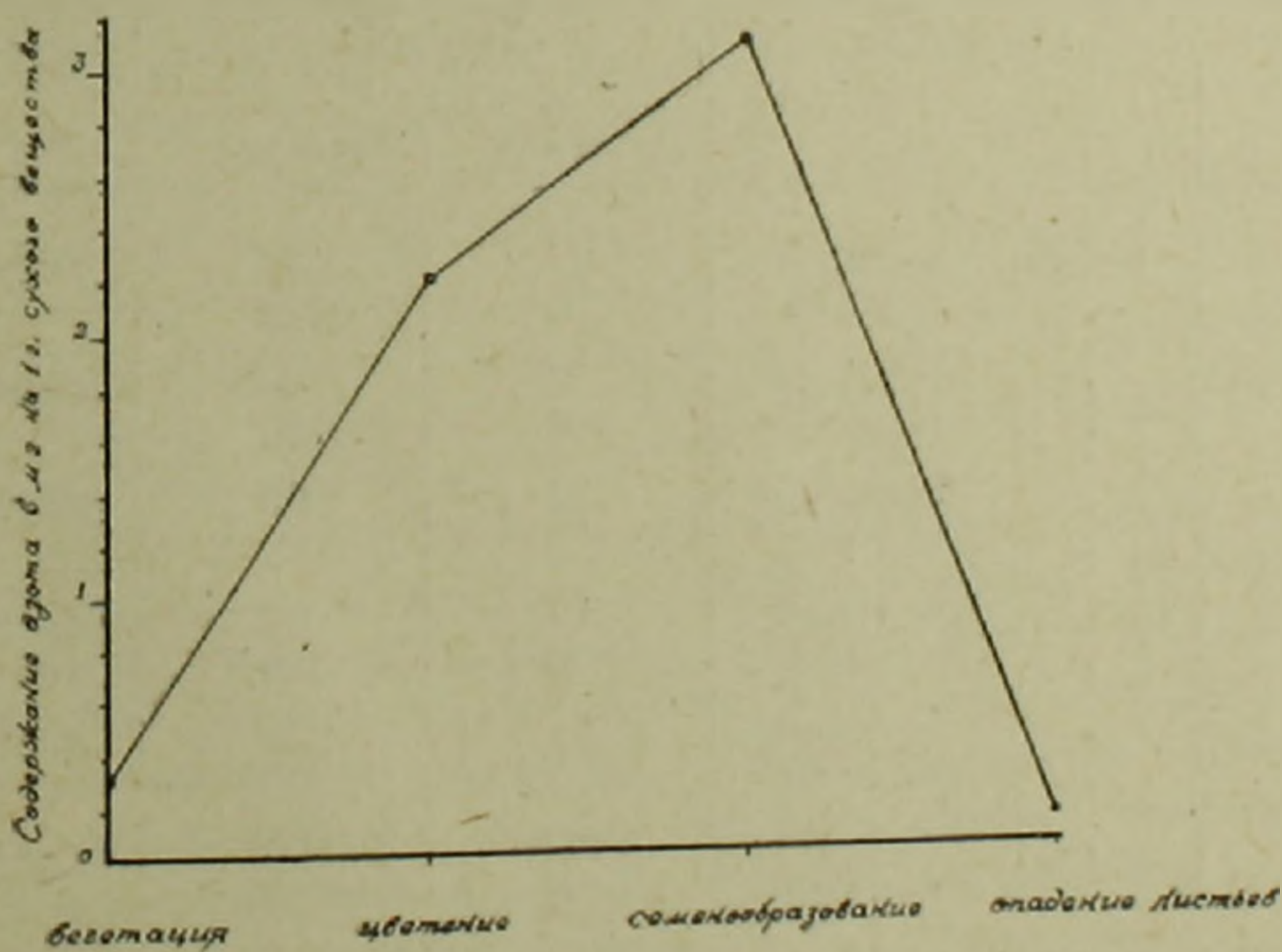
черешках становится устойчивым акропетальным. Даже при одночасовом погружении черешков в раствор морфологически нижним концом, в клетки флоэмы верхних ярусов не поступает гликокол. Наибольшую адсорбционную активность проявляют листовые черешки, взятые с семенообразующих растений, которые вместе с этим показывают наивысшую фотосинтетическую активность на данном этапе онтогенеза (¹⁰).

Таблица 2

Содержание общего азота в листовых черешках краснолистной периллы, находящихся на разных фазах развития

Фаза развития	Каким концом погружен в раствор гликокола	Содержание азота в мг на 1 г сух. вещества в тканях		Направленность передвижения гликокола в черешках
		морфолог. верхний конец	морфолог. нижний конец	
Вегетация	нижний	1,4	0,45	Безипетальное
	верхний	—2,8	—3,8	
Цветение	нижний	1,28	1,92	Акропетальное
	верхний	—0,72	0,93	
Образование семян	нижний	1,87	7,61	Акропетальное
	верхний	1,32	6,07	
Полное созревание	нижний	0,0	0,32	Акропетальное
	верхний	0,0	0,64	

Для более точного представления о характере изменения поглотительной способности клеток флоэмы листовых черешков, в зависимости от фазы развития растений в целом, были проведены опыты с периллой краснолистной. На этот раз черешки были погружены в 0,5-процентный ра-



Фиг. 1.

створ гликокола морфологически верхним концом на 1 час. После удаления находящихся в растворе кончиков, определялось общее количество азота в черешках.

Как следует из приведенной кривой (фиг. 1), максимальную адсорбционную способность (3,12 мг) показали опять таки черешки листьев се-

многообразующих растений, минимальную — черешки опавших листьев (0,12 мг).

Результаты этих опытов косвенно свидетельствуют о том, что черешки старых листьев постепенно теряют способность передачи ассимилятов в базипетальном направлении. Это положение более наглядно иллюстрировано в другом опыте, проведенном с опавшими листьями ряда древесных и травянистых растений (табл. 3).

Приведенные данные наглядно показывают, что в черешках опавших листьев направление передвижения ассимилятов необратимо акропетальное. Этим объясняется отсутствие радиоактивного гликокола в тканях морфологически верхнего конца, при погружении черешков в раствор другим концом. В случае обратного погружения поглощенный клетками флоэмы гликокол полностью передвигается в акропетальном направлении.

Этот факт следует рассматривать как результат повышенной адсорбционной способности клеток флоэмы нижних ярусов, по сравнению с верхними, что приводит к одностороннему передвижению гликокола. Такое объяснение природы передвижения ассимилятов по флоэме стеблей впервые дано А. Л. Курсановым (11-12). Однако в дальнейшем установлено, что в стеблевых черенках направление передвижения ассимилятов оказывается лябильным и градиент ассимилятов ритмически перемещается из одного конца в другой (1).

Таблица 3

Направление передвижения радиоактивного гликокола в черешках опавших листьев ряда травянистых и древесных растений

Название растений	Каким концом погружен в раствор гликокола	Радиоактивность концевых участков черешка 1 мг сухого вещества		Направление передвижения гликокола в листе
		верхний	нижний	
Гополь белый	морфол. верхний	27	45	лист-черешок
	нижний	0	122	
Клен ясенелистный	верхний	2	49	лист-черешок
	нижний	0	126	
Гледичия	верхний	32	69	лист-черешок
	нижний	0	79	
Перилла краснолист.	верхний	16	68	лист-черешок
	нижний	0	330	
Колеус	верхний	61	228	лист-черешок
	нижний	0	596	
Герань	верхний	2	20	лист-черешок
	нижний	0	79	

Одностороннее передвижение ассимилятов в черешках опавших листьев свидетельствует о ярусной разнокачественности клеток флоэмы в отношении адсорбционной способности. Прогрессивное нарастание указанной способности от нижних ярусов листового черешка к верхним, в сущности, можно рассматривать как показатель потери их жизнеспособности, осуществляющейся в ходе старения листьев.

Все эти данные приводят нас к следующим выводам.

1. В листовых черешках направление передвижения ассимилятов изменяется с наступлением последовательных фаз развития как самого листа, так и растения в целом. В период интенсивного роста листьев главное направление передвижения ассимилятов базипетальное, с наступлением последующих фаз развития — акропетальное.

2. Интенсивность перемещения ассимилятов в листовых черешках изменяется по фазам развития растений. Максимальная — обнаруживается в фазе цветения, минимальная — в период созревания семян.

3. По фазам развития изменяется также и адсорбционная способность клеток флоэмы листовых черешков к гликоколу. Наибольшую адсорбционную способность проявляют черешки листьев семенообразующих растений, наименьшую — черенки опавших листьев.

4. Акропетальное передвижение ассимилятов в черешках опавших листьев следует рассматривать как показатель ярусной разнокачественности клеток флоэмы, т. е. ослабление потери адсорбционной способности клеток в направлении от нижних ярусов к верхним, что связано с их старением.

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР

Վ. Ն. ՂԱԶԱՐՅԱՆ

Տերևակոթուններում ասիմիլյասների տեղաշարժման ուղղության օճադեցնեթիվական փոփոխության մասին

Էքսպերիմենտալ եղանակով ցույց է տրված, որ ցողունային կոթոններում պլաստիկ նյութերի շարժման ուղղությունը միակողմանի է, որ նրանց գրադիենտը ուղիղ կերպով փոխվում է մեկ ծայրից մյուսը (1), կան նաև տվյալների այն մասին, որ ֆլոեմայի պլաստիկ նյութերը կարող են շարժվել և հանդիպական ուղղությամբ (2, 3):

Ցողունի ֆլոեմայի այդ անսովորական ուղղությունները հավանաբար չպետք է տարածվեն տերևակոթունների մազանման անոթների վրա, քանի որ տերևների դերը կայանում է օրգանական նյութերի սինթեզի և նրանց միակողմանի տեղափոխման մեջ: Ամենահավանական ենթադրություններից մեկը կարող է կայանալ նրանում, որ տերևներում՝ ի տարբերություն ցողունների, օրգանական նյութերի շարժումը միակազմանի է, աճման շրջանում՝ բազիպետալ, իսկ հետագա ֆազերում՝ ակրոպետալ:

Այս ենթադրությունը էքսպերիմենտալ եղանակով հաստատելու նպատակով մեր կողմից կատարվել են մի շարք փորձեր, նպատակ ունենալով որոշելու օրգանական նյութերի շարժման ուղղությունը տերևների աճման, ինչպես և մայրական բույսերի զարգացման տարբեր ֆազերում: Փորձերի արդյունքները հեղինակին բերել են հետևյալ եզրակացությունների:

1. Տերևակոթունում ասիմիլյատների շարժման ուղղությունը փոխվում է կապված՝ ինչպես տերևի, այնպես էլ մայրական բույսերի զարգացման ֆազերի հետ: Տերևի աճման շրջանում օրգանական նյութերի շարժման պլաստիկ ուղղությունը բազիպետալ է, իսկ ծաղկումից հետո այն դառնում է անվերադարձ ակրոպետալ:

2. Տերևներից օրգանական նյութերի տեղափոխման մաքսիմալ ինտենսիվությունը հայտնաբերվում է բույսերի ծաղկման, իսկ մինիմալը՝ սերմերի հասունացման ֆազերում:

3. Բույսերի զարգացման տարբեր ֆազերում փոխվում է նաև տերևակոթունների ֆլոեմայի ադսորբցիոն ունակությունը օրգանական նյութերի հանդեպ: Ամենամեծ ադսորբցիոն ունակությունը ցույց են տալիս սերմակալող, ամենափոքրը՝ ծերացող և թափվող տերևների կոթունները:

4. Թափվող տերևների կոթուններում նյութերի շարժման ակրոպետալ ուղղությունը պայմանավորված է ֆլոեմայի բջիջների յարուսային տարրակոթյամբ, որը տանում է դեպի նրանց ազոտը ցիտոն ունակության աստիճանական թուլացմանը գազաթից դեպի հիմք, որը կապված է տերևի ծերացման հետ:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Գ Ր Ա Կ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

¹ В. О. Казарян, ДАН АрмССР, XXIII, 5 (1961). ² С. И. Энград, Bot. gaz., 100, 1938. ³ С. Л. Чэн, Amer. Journ. Bot., 38, 1950. ⁴ В. В. Сапожников, Образование углеводов в листьях и передвижение их по растению. М., 1890. ⁵ В. А. Чесноков и Е. И. Базырина, Изв. АН СССР, 6, 1930. ⁶ О. А. Гречухина, Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., 64, 1935. ⁷ О. А. Гречухина, Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., 65, 1936. ⁸ Д. В. Гудал, Annales Bot., 10, 40, 1946. ⁹ О. Биддольф, Amer Journ. Bot., 28, 1941. ¹⁰ В. О. Казарян, Стадийность развития и старения однолетних растений, Ереван, 1952. ¹¹ А. Л. Курсанов и М. И. Запролитова, ДАН СССР, 69, 1949. ¹² А. Л. Курсанов, „Бот. журнал“, 5, 3, 1952.