

Е. П. ДУБОВАЯ

**ОСОБЕННОСТИ ПОСТУПЛЕНИЯ С¹⁴-АССИМИЛЯТОВ
В ЭТИОЛИРОВАННУЮ ВЕРХУШКУ РАСТЕНИЙ СОИ**

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 16 X 1969)

Известно, что процесс ассимиляции атмосферного углерода и его метаболические превращения в зеленых органах растений тесно связаны между собой (1-3) и в сильной степени зависят от условий освещения (4-6). Свет значительно ускоряет метаболические процессы, связанные с образованием клеточных структур. Есть также данные о стимулирующем влиянии света на отток продуктов фотосинтеза из листьев (7-12). В то же время в исследованиях Беликова (13, 14) наблюдалось полное прекращение оттока С¹⁴-ассимилятов из освещенных листьев сои к затемненным. По данным Аронова (15), в случае затемнения части листа сои метка поступала из освещенных участков в затемненные. Аналогичные результаты были получены авторами (16) в опытах с растениями фасоли. Неодинаковые результаты, полученные исследователями (13, 14) и (15, 16) при изучении одного и того же вопроса, вероятно, можно объяснить различными методическими подходами авторов к исследованию физиологических процессов.

В настоящей работе мы попытались изучить некоторые закономерности поступления ассимилированного при фотосинтезе меченого углерода (С¹⁴) из листьев в верхушечную почку растений сои, которая находилась в различных условиях освещения. Верхушечная почка оказалась весьма удобным объектом для изучения данного вопроса. Как показали наши исследования (17), она имеет едва выраженную фотосинтетическую способность и питается за счет ассимилятов, вырабатываемых листьями.

Известно, что верхушечная почка обычного нормально развивающегося растения содержит некоторое, весьма незначительное, количество хлорофилла, роль которого остается пока мало изученной. Поскольку почка фактически является гетеротрофным органом, питающимся за счет ассимилятов, вырабатываемых листьями в процессе фотосинтеза, можно было предположить, что содержащийся в ней хлорофилл аккумулирует энергию, необходимую для метаболического превращения поступающих в нее ассимилятов. Следовало ожидать, что, лишив почку хлорофилла, мы тем самым лишим ее способности активно включать поступающий к ней углерод в составные компоненты клеток и тканей, что в значительной мере ослабит процесс поступления в почку ассимилятов.

Таким образом, возникла логическая необходимость провести настоящие исследования с частично этиолированными растениями сои (этиоляция верхушки и прилегающего к ней участка стебля). Контролем служили растения с зеленой верхушкой. Когда растения (выращенные на полной питательной смеси Гельригеля в песчаной культуре) достигли фазы трех полностью развитых настоящих листьев, на их верхушки одели черные колпачки из светонепроницаемой фотобумаги и выдерживали в таком состоянии в течение 8 дней. Под влиянием затемнения развивалась полностью этиолированная сильно удлиненная верхушка с прилегающим участком стебля, также полностью этиолированным. Иногда под колпачком развивался этиолированный лист 4-го яруса.

Непосредственно перед началом введения метки колпачки снимали и растения экспонировали в атмосфере радиоактивной углекислоты ($C^{14}O_2$) в течение 20 мин. на свету по методике Заленского и др. (18). Часть из них фиксировали сразу после экспозиции. Остальные растения затемнялись, т. е. полностью исключались условия, способствующие зеленению этиолированной верхушки, и фиксировались через 4 часа после экспозиции.

Таблица 1

Включение C^{14} в зеленые органы растений сои в процессе фотосинтеза (активность — имп. за 100 сек. на 1 г сырого вещества)*

	Активность водно-спиртораств. фракции	Сахара		Аминокислоты		Органические к-ты	
		имп.	%	имп.	%	имп.	%
Листья 1-го яруса	841180	746470	88,6	62290	7,3	32420	3,8
Листья 2-го яруса	528960	417910	79	45240	8,5	65810	12,4
Листья 3-го яруса	487835	409345	83	48430	9,9	30060	6
Черешки	131140	105560	79	8350	6,3	17230	13

* Фиксация растений сразу после экспозиции с $C^{14}O_2$.

Зафиксированные в этиловом спирте отдельные органы растений подвергались затем радиохимическому анализу. Предварительной экстракцией из растительного материала выделяли следующие фракции органических веществ: водно-спиртовую и нерастворимую в спирте и воде. В первой из них при помощи ионообменных смол проводилось разделение свободных аминокислот, сахаров и органических кислот. Из водно-спирторастворимой фракции путем последовательного гидролиза соответствующими ферментами выделяли фракцию крахмала и фракцию белка.

Вероятно, нам следовало бы проверить фиксацию $C^{14}O_2$ этиолированной верхушкой на свету, т. е. ее ассимиляционную способность. Однако в опытах исследователей (19) было обнаружено начало выделения кислорода этиолированными проростками овса лишь после 90-минутного их освещения. Максимальный уровень фотосинтеза наблюдался только после 6—7 час. освещения, когда отношение хлорофиллов а и b приблизилось к норме. Аналогичные результаты были получены в опытах Смита (20).

Исходя из приведенных литературных данных, можно полагать, что в наших опытах ассимиляция $C^{14}O_2$ этиолированной верхушкой в процессе фотосинтеза при 20-минутной экспозиции на свету фактически отсутствовала и что накапливаемый ею меченый углерод поступал из листьев в процессе оттока.

Не исключена также фиксация $C^{14}O_2$ этиолированной верхушкой в процессе карбоксилирования. Эту величину следовало бы также учитывать. Но предыдущие наши исследования (17) показали весьма низкую ассимиляционную способность верхушечной почки (в 5—6 раз ниже, чем листья). В опытах наблюдалось также непрерывное (в течение суток) нарастание активности верхушки за счет притока C^{14} -ассимилятов из листьев.

Результаты биохимических анализов полученных образцов показали (табл. 1), что среди веществ водно-спирторастворимой фракции основная масса ассимилированного при фотосинтезе меченого углерода включается во фракцию сахаров (79—88%) (за 100% здесь принимается сумма активностей трех основных фракций, входящих в водно-спирторастворимую фракцию). Было также обнаружено, что с увеличением возраста листа баланс включения метки в отдельные метаболиты сдвигается в сторону увеличения содержания C^{14} во фракции углеводов и значительного уменьшения во фракции аминокислот и особенно органических кислот. В течение 4 час. после экспозиции наблюдалось интенсивное поступление меченых ассимилятов в верхушку стебля и молодые развивающиеся листья

верхнего яруса (табл. 2). Как и за время экспозиции, метка включалась преимущественно во фракцию сахаров (64—100%).

Значительное влияние на поступление и метаболизм накапливаемых верхушечной почкой C^{14} -ассимилятов оказала этиоляция последней вместе с прилегающим к ней участком стебля. Поступление меченого углерода в этиолированную верхушку замедлялось более чем в 5 раз по сравнению

Таблица 2

Включение C^{14} в зеленые и этиолированные органы растений сои в процессе оттока (активность — имп. за 100 сек. на 1 г сырого вещества)*

	Активность водно-спирт. фракции	Сахара		Аминокислоты		Органические к-ты	
		имп.	%	имп.	%	имп.	%
Листья 3-го яруса зеленые	168055	104485	62,15	20430	12,5	43140	25,7
Листья 4-го яруса этиолированные	30870	26345	85,40	4525	14,6	0	0
Верхушечная почка этиолированная	49468	46600	94,20	2868	5,8	0	0
Верхушечная почка зеленая (контроль)	254100	169021	64,00	50179	19	41897	17
Стебель верхн. этиолированный	15125	15125	100	0	0	0	0
Стебель нижн. зеленый	75694	63204	83,5	3669	4,85	8824	11,65

*Фиксация растений через 4 часа после экспозиции с $C^{14}O_2$.

с его накоплением в зеленой почке (см. табл. 2). Характерно, что метка в этиолированной верхушечной почке и прилегающем участке стебля (также этиолированном) включалась преимущественно в сахара. Так, например, содержание C^{14} во фракции сахаров этиолированного участка стебля составляло 100%, тогда как во фракцию органических кислот и аминокислот метка совершенно не включалась (см. табл. 2).

В зеленом участке стебля активность фракции сахаров составляла 83,5%, активность фракции аминокислот и органических кислот 4,85 и 11,65% соответственно. В этиолированной верхушке основная масса активности накапливалась во фракции сахаров (94,2%), незначительное количество — во фракции аминокислот (5,8%). Включения метки во фракцию органических кислот на протяжении 4 час. после экспозиции не было обнаружено. В зеленой верхушечной почке метка распределялась следующим образом: во фракции сахаров 64%; во фракции аминокислот и органических кислот 19 и 17% соответственно (см. табл. 2).

Из табл. 3 можно видеть, что этиолированная верхушка отличается активным включением метки во фракцию крахмала и полным отсутствием поступления C^{14} во фракцию белка. В зеленой почке соотношение между этими двумя компонентами сдвигается в сторону максимального включения метки во фракцию белка и минимального — во фракцию крахмала.

Отсутствие синтеза белка в этиолированной верхушке, вероятно, можно объяснить тем, что в надземных органах растений, как зеленых, так и этиолированных, способных в нормальных световых условиях образовывать хлорофилл, белоксинтезирующие системы могут включать в белок аминокислоты, возникшие в результате фотосинтетического метаболизма, а не использовать для этой цели углеводы, притекающие из других органов. Что касается обильного образования крахмала в этиолированной верхушке, то, по-видимому, его синтез служит для уменьшения общей концентрации незрасходованного в клетке сахара, так как белоксинтезирующие системы сильно заторможены, а приток C^{14} -ассимилятов из листьев преимущественно в виде сахаров продолжается.

Итак, в результате проведенных исследований были выяснены суще-

ственные различия в обмене веществ этиолированной и зеленой верхушек растений сои. В зеленой верхушке преобладает метаболизм фотосинтетический. Из притекающих в нее углеводов образуются органические кислоты и аминокислоты, синтезируются белки и подавлен синтез крахмала.

В отсутствие хлорофилла в верхушке (при этиоляции) C^{14} -ассимиляты поступают к ней из листьев значительно медленнее, чем к зеленой, и их превращение сильно заторможено. Тормозится включение метки в органические кислоты и аминокислоты, полностью подавлен синтез белка.

Таблица 3

Включение C^{14} в зеленые и этиолированные органы растений сои в процессе фотосинтеза и оттока (активность — имп. за 100 сек. на 1 г сырого вещества)

	Активность водно-спиртовой фракции		Время фиксации раст. после экспозиции с $C^{14}O_2$, час.
	гидролизат крахмала	гидролизат белка	
Листья 1-го яруса зеленые	22830	13634	0
Листья 2-го яруса зеленые	13724	9529	
Листья 3-го яруса зеленые	15426	6058	
Черешки листьев	7433	0	
Листья 3-го яруса зеленые	21455	7295	
Листья 4-го яруса частично этиолированные	3725	2125	
Верхушечная почка зеленая	9294	34380	4
Верхушечная почка этиолированная	34360	0	
Верхний участок стебля этиолированный	3361	2428	
Нижний участок стебля зеленый	3250	5658	

Из полученных результатов можно, вероятно, заключить, что поступление продуктов фотосинтеза из листьев в точки роста — активный физиологический процесс, скорость которого определяется интенсивностью протекания в этих центрах процессов метаболизма, скоростью включения ассимилированного при фотосинтезе углерода в составные элементы клеточных структур. Однако эти предположения требуют еще детального экспериментального изучения.

Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность проф. Д. М. Гродзинскому за помощь и внимание при выполнении экспериментальной части работы и оформлении статьи.

Институт физиологии растений
Академии наук УССР
Киев

Поступило
15 X 1969

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ О. В. Заленский, Бот. журн., 42, № 11; 1674 (1957). ² О. В. Заленский, Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 202 (1961). ³ А. Л. Курсанов, Взаимосвязь физиологических процессов в растении, Изд. АН СССР, 1960. ⁴ Х. В. Дилев, Л. А. Филиппова и др., Эксп. бот., сер. 4, в. 15, 3 (1962). ⁵ Л. А. Филиппова, Эксп. бот., сер. 4, в. 16, 165 (1963). ⁶ Т. А. Глаголева, Н. С. Мамушина, О. В. Заленский, Бот. журн., 50, № 2, 173 (1965). ⁷ С. Г. Ваклинова, Н. Г. Доман, Б. А. Рубин, Физиол. раст., 5, в. 6, 516 (1958). ⁸ Д. М. Гродзинский, Научн. тр., № 2, Укр. Инст. физиол. раст., 1959, стр. 53. ⁹ Е. Я. Ермолаева, Эксп. бот., сер. 4, в. 13, 46 (1959). ¹⁰ R. Thaine, Stella L. Ovenden, J. S. Turner, Austral. J. Biol. Sci., 12, № 4, 349 (1959). ¹¹ Stella L. Thrower, Austral. J. Biol. Sci., 15, № 4, 629 (1962). ¹² H. Jones, I. E. Eagles, Ann. Bot., 26, № 104, 505 (1962). ¹³ И. Ф. Беликов, Физиол. раст., 2, в. 4, 354 (1955). ¹⁴ И. Ф. Беликов, ДАН, 120, № 4, 904 (1958). ¹⁵ S. Aronoff, Plant Physiol., 30, № 2, 184 (1955). ¹⁶ H. Wanner, R. Wachofen, Planta, 57, H. 5, 53 (1961). ¹⁷ К. П. Біленко, Укр. бот. журн., 20, № 6, 45 (1963). ¹⁸ О. В. Заленский, О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский, Методы применения радиоактивного углерода для изучения фотосинтеза, Изд. АН СССР, 1955. ¹⁹ J. G. Blaauw-Jansen, G. Komen, I. V. Thomas, Biochim. et biophys. acta, 5, 179 (1950). ²⁰ I. N. Smith, Plant Physiol., 29, 1—2, 113 (1954).