

УДК 581.143+581.184.1

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Я. А. ДУДИНСКИЙ, В. И. МИРОНЮК

ОСОБЕННОСТИ ДЫХАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОКСИДАЗ В ЛИСТОВЫХ СОЧЛЕНЕНИЯХ ЗЛАКОВ

(Представлено академиком М. Х. Чайлахяном 31 VII 1972)

Листовые сочленения злаков представляют собой чрезвычайно оригинальные приспособления: они обладают способностью быстро реагировать на отклонения стебля от вертикального положения и с помощью ростовых реакций полностью или частично их ликвидировать.

Нет сомнения в том, что листовые сочленения должны иметь своеобразную структурную и биохимическую организацию, благодаря которой и создается основная физиологическая функция сочленений — поднятие стебля после полегания. Однако до сих пор об этой организации имеются весьма скудные и самые общие представления. Сравнительно полно изучена лишь анатомия и морфология сочленений (^{1, 2}), в то время как их ультраструктура и метаболизм еще никем, насколько нам известно, детально не исследовались.

В предыдущих работах мы показали, из чего и как развиваются сочленения (³) и какой ростовой процесс лежит в основе осуществления геотропических изгибов (⁴). Цель настоящей работы: 1) изучить динамику дыхания листовых сочленений злаков в различные периоды их жизни — приобретения (I период), максимальной готовности (II период), угасания и потери ростовой способности (III период); 2) изучить в сравнении интенсивность и особенности дыхания в листовых сочленениях, находящихся в состоянии максимальной ростовой готовности (II период) с интенсивностью дыхания близлежащих участков листовых влагалищ; 3) путем применения гистохимических методов изучить локализацию оксидазной активности в листовых сочленениях и определить степень биохимической, в частности ферментативной, гетерогенности их тканей.

Исследования проводились на листовых сочленениях овса (сорт Надежный), пшеницы (сорт Коллективная) и ячменя (сорт Ганна Лоосдорфская). Растения выращивали в полевых условиях. Интенсивность дыхания измеряли манометрическим методом Варбурга. Дыхание сочленений сравнивалось с дыханием прилегающих к ним оснований листовых влагалищ. Ингибиторы железосодержащих оксидаз — цианид калия (KCN, 10^{-4} M) и медьсодержащих оксидаз — диэтилдитиокарбамат натрия (ДДК-Na, 10^{-3} M) вводили в ткани методом вакууминfiltrации непосредственно перед измерением. Активность ферментов изучалась на свежих нефиксированных срезах. Активность цитохромоксидазы определяли методом Ода и др., сукцинатдегидрогеназы — методом Нахласа и др., пероксидазы — методом Гомори и Вашбурна (⁵), каталазы — с помощью сильно разведенной перекиси водорода (⁶). Об уровне активности цитохромоксидазы, сукцинатдегидрогеназы и пероксидазы судили по количеству образующихся в клетках продуктов ферментативных реакций — окрашенных соединений, а каталазы — по интенсивности выделения пузырьков кислорода разлагаемой каталазой перекиси. При изучении каталазы фотографирование невозможно из-за обильного образования пузырьков кислорода. Чтобы точнее определить места каталазной активности, мы сначала ориентировали срезы под микроскопом, наводили на резкость и только после этого нано-

силы канью перекиси. Проводя тут же наблюдения, можно довольно точно выявить очаги наибольшей каталазной активности.

Результаты измерения интенсивности дыхания показаны на рис. 1 и в табл. 1. Расчеты приведены к различным единицам — на 1 г сырого и сухого вещества, на 1 мг (а на графике для удобства на 10 мг) белка. Поскольку дышащей субстанцией выступает протопласт клетки, основное вещество которого составляют белки, наиболее правильно, на наш взгляд,

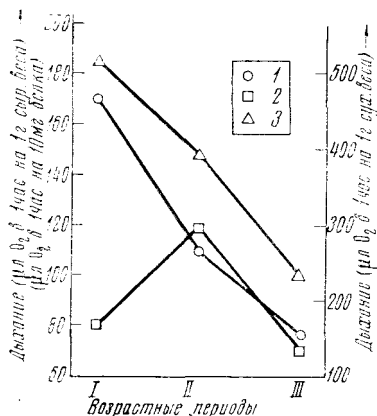


Рис. 1. Интенсивность дыхания листовых сочленений овса различного возраста и функциональной способности. 1 — расчет на 1 г сырого вещества, 2 — расчет на 10 мг белка, 3 — расчет на 1 г сухого веса

отражают действительность расчеты на белок. Исходя из этого, можно утверждать, что листовые сочленения наиболее интенсивно дышат тогда, когда они обладают наивысшей геотропической чувствительностью и ростовой активностью (рис. 1). Неуклонное же снижение интенсивности дыхания по мере увеличения возраста сочленений, если расчет произвести на единицу сырого и сухого вещества, можно истолковать, по-видимому, как следствие изменений в соотношении между различными компонентами, составляющими сырое и сухое вещество сочленений, прежде всего между компонентами протопласта (НК, белками), клеточных оболочек и вакуолярного сока. Кстати, точно такая же закономерность была установлена ранее при изучении интенсивности дыхания в зонах интеркалярного роста (7).

Сравнительное изучение интенсивности дыхания в листовых сочленениях в период максимальной функциональной способности (II период) показало, что в это время они дышат намного интенсивнее, чем прилегающие к ним участки оснований листовых влагалищ (табл. 1). Особенно четко выступают эти отличия при расчете данных на белок: ткани листовых сочленений потребляют в 2—3 раза больше кислорода, чем ткани влагалищ. Возможно, это обусловлено необходимостью постоянно иметь резерв энергии для осуществления сочленением ростовой реакции и поднятия полегшего стебля во время осуществления геотропического изгиба.

Применение ингибиторов позволило обнаружить одну важную особенность дыхательного процесса листовых сочленений. Она состоит в том, что дыхание сочленений подавляется KCN и ДДК-Na значительно сильнее, чем

Таблица 1

Интенсивность дыхания листовых сочленений (мкл O₂ в 1 час)

Растения	На 1 г сырого вещества		На 1 г сухого вещества		На 1 мг белка	
	сочленение	влагалище	сочленение	влагалище	сочленение	влагалище
Овес	113,3	83,5	420,1	257,4	12,8	5,8
Ячмень	151,6	148,5	737,9	503,4	18,6	6,0
Пшеница	205,7	173,4	823,9	602,9	25,1	8,1

дыхание влагалищ (табл. 2). По-видимому, состояние дыхательной системы, в частности ее конечного звена, связанного с деятельностью терминальных оксидаз, несколько иное, чем во влагалищах.

Наконец, интересные данные получены нами по вопросу о биохимической гетерогенности тканей сочленений. Гистохимическое изучение пока-

зало, что активность ферментов далеко не везде одинакова и там, где одни ферменты очень активны, другие малоактивны. Только распределение цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы дает почти одинаковую картину. Цитохромоксидаза и сукцинатдегидрогеназа наиболее активны в эпидермальном и субэпидермальном слоях, колленхиме, флоэме, ксилемной паренхиме, крахмалоносном влагалище, 3—4 поверхностных слоев внутренней стороны сочленения, примыкающей в стебле к междоузлию (рис. 2).

Активность же пероксидазы совпадает с этими ферментами лишь частично. Как и цитохромоксидаза и сукцинатдегидрогеназа, она очень активна в собственно проводящем пучке (без колленхимы), в клетках, которые полукольцом, со стороны крахмалоносного влагалища, окружают ксилемную паренхиму проводящего пучка. Она активна также в расширенной части крахмалоносного влагалища и верхней (противоположной к проводящему пучку) части колленхимы. Но в отличие от цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы пероксидаза также очень активна в междучковой паренхиме и той части основной паренхимы, которая расположена ближе к эпидермису (рис. 3).

В отношении каталазы достоверно точно нам удалось установить лишь то, что она наиболее активна в колленхиме. Здесь перекись водорода разлагается настолько интенсивно, что из-за этого невозможно выявить другие, если таковые имеются, менее активные очаги сосредоточения каталазы, так как пузырьки выделяющегося кислорода быстро покрывают срез сплошным слоем.

Понять связь обнаруженной нами неоднородности клеток и тканей по их ферментативной активности с функцией сочленений пока трудно. Она

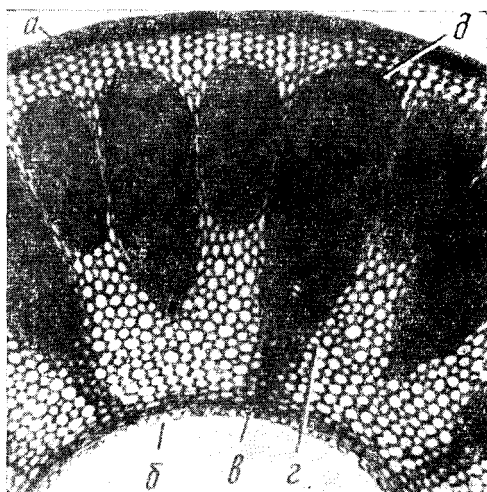


Рис. 2. Распределение активности цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы в листовом сочленении овса (поперечный срез, 44,4 $\times$). а — внешняя сторона сочленения (эпидермис и субэпидермальный слой); б — внутренняя сторона сочленения (3—4 поверхностных слоя клеток); в — крахмалоносное влагалище; г — проводящий пучок; д — колленхима

Таблица 2

Влияние ингибиторов на дыхание сочленений и влагалищ (мл O_2 в 1 час)

Объекты	Контроль			Цианистый калий (10^{-4} М)			Диэтилдитиокарбамат натрия (10^{-3} М)		
	на 1 г сырого вещества	на 1 г сухого вещества	на 1 мг белка	на 1 г сырого вещества	на 1 г сухого вещества	на 1 мг белка	на 1 г сырого вещества	на 1 г сухого вещества	на 1 мг белка
Сочленение	102,4	386,3	12,6	59,6	225,7	7,3	70,4	266,8	8,7
Влагалище	76,8	225,9	6,1	52,4	154,1	4,2	53,6	157,7	4,9

будет постепенно выясняться, по мере дальнейшего изучения метаболизма листовых сочленений.

Обобщая полученные данные, можно прийти к заключению о наличии высокой напряженности кислородного обмена в листовых сочленениях

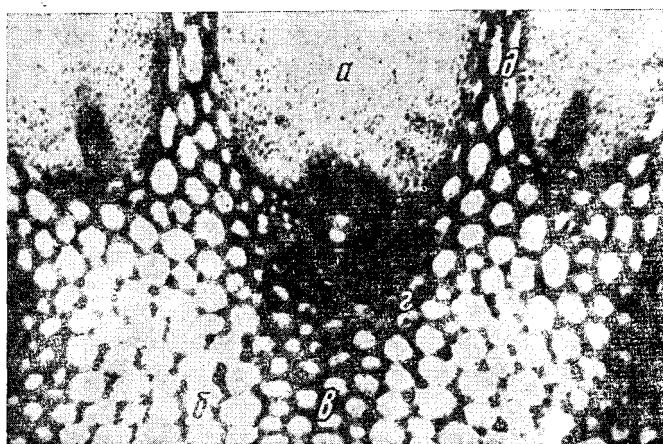


Рис. 3. Распределение активности пероксидазы в листовом сочленении овса (поперечный срез, 240X). *а* — колленхима, *б* — основная паренхима, *в* — крахмалоносное влагалище; *г* — проводящий пучок; *д* — межпучковая паренхима

злаков и о преимущественной локализации ферментативной активности в области проводящих пучков и крахмалоносного влагалища. По-видимому, между каждым проводящим пучком и непосредственно примыкающим к нему крахмалоносным влагалищем существует теснейшая связь, имеющая прямое отношение к геотропическому изгибу сочленения.

Институт ботаники
Академии наук УССР
Киев

Поступило
14 VII 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. Lehmann. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 24, 185 (1906). ² К. Эсау, Анатомия растений, М., 1969. ³ Я. А. Дудинский, Т. А. Миколенко, ДАН, 194, № 6, 1445 (1970). ⁴ Я. А. Дудинский, ДАН, 195, № 1, 232 (1970). ⁵ М. Берстоп, Гистохимия ферментов, М., 1965. ⁶ Л. И. Джапаридзе, Практикум по микроскопической химии растений, М., 1953. ⁷ А. А. Медведев, Я. А. Дудинский, К. М. Ситник, Укр. бот. журн., 27, № 5, 630 (1970).