

В. О. КАЗАРЯН и Ж. М. АКОПОВА

ВЛИЯНИЕ КОРНЕВЫХ МЕТАБОЛИТОВ НА ФОТОСИНТЕЗ
И ОБРАЗОВАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА В ЛИСТЬЯХ

Главнейшим условием сохранения целостности высших растений, как известно, является корне-лиственная функциональная корреляция. Онтогенетическое ее усиление обуславливает интенсификацию роста и общей жизнедеятельности растений [1—3], тогда как затухание указанной корреляции приводит к старению и отмиранию [4]. Отсюда следует, что активность функционирования одних органов зависит от работы противоположно расположенных метамеров. Следовательно, уровень физиологической активности листьев определяется жизнедеятельностью корней и наоборот. Однако корни передают листьям не только воду и минеральные элементы, но и разнообразные метаболиты: аминокислоты [5—7], белки [8], ферменты [9], физиологически активные соединения [10] и др. Выявление роли этих веществ в жизнедеятельности листьев является весьма существенным для понимания физиологической природы корне-лиственной функциональной корреляции. В настоящем сообщении сделана попытка выяснить степень влияния корневых метаболитов на фотосинтез, синтез хлорофилла, а также прочность его связи с белково-липидным комплексом у изолированных листьев. В качестве объектов исследования взяты растения кукурузы (сорт Картули-круги), тыквы (сорт Мозолевская 10), кабачков (Ереванские 3), подсолнечника (сорт Гигант 549), томата (сорт Ереван 14).

В опытах использована—в одном случае пасока, собранная с растений, находящихся на различных фазах онтогенеза, имея в виду, что уровень фотосинтетической деятельности зависит от фаз развития [11—15], в другом—дистиллированная вода и смесь минеральных элементов. Кроме того, испытывалось влияние пасоки одного растения на активность фотосинтеза других видов с целью выяснения вопроса о существовании специфичности влияния пасоки. Проведены также испытания активности влияния пасоки, собранной в различные часы и сутки после срезки стебля. Для определения интенсивности фотосинтеза использовался аппарат Чатского и Славика [16] в условиях одинаковой освещенности, влажности и тока воздуха.

В первом опыте свежесрезанные листья были погружены черешками на ночь в испытываемые растворы. В 12 часов следующего дня их переносили в условия искусственного освещения 4000 люкс и спустя 1 час определяли интенсивность фотосинтеза (табл. 1).

Приведенные данные наглядно показывают, что фотосинтетическая активность изолированных листьев находится в прямой зависимости от качественного состава поступающего в листовые пластинки питательного раствора. При этом максимальная фотосинтетическая активность обнаружена у листьев, погруженных черешками в пасоку. Следующее место занимают листья того же яруса, погруженные срезанными кончиками черешков в полную питательную смесь. В среднем разница фото-

Фотосинтетическая активность изолированных листьев
в условиях различных питательных растворов (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{час}$).

Объекты	Фаза развития	В а р и а н т ы			
		дистиллированная вода	полная питательная смесь	питательная смесь без микроэлементов	пасока данного растения
Кукуруза	Вегетация	7,4	24,8	12,6	26,2
	Цветение	10,2	25,0	15,4	29,5
Тыква	Вегетация	8,4	23,7	8,8	28,8
	Цветение	9,4	14,8	12,0	24,2
Подсол- нечник	Бутонизация	5,8	15,2	10,3	24,1
Томат	Цветение	7,1	20,0	11,4	29,2

синтетической активности листьев, получающих указанные растворы, составила 35,5%. Весьма существенным оказалось также влияние микроэлементов. Исключение их из питательной смеси привело к резкому подавлению ассимиляционной деятельности. Общая фотосинтетическая активность листьев при этом была ниже в 1,7 раза. В литературе имеются данные, показывающие положительное влияние отдельных микроэлементов на фотосинтез растений [17—19]. В этих опытах микроэлементы давались растениям через корневую систему в качестве удобрения и, следовательно, многие из них подвергались химическим превращениям и перемещались к листьям в виде разнообразных метаболитов, влияние которых на жизнедеятельность растений более эффективно. В нашем же опыте изолированные листья использовали их в виде ионов, которые также оказали существенное влияние на фотосинтез.

Положительное влияние пасоки на фотосинтез, видимо, связано главным образом с ее богатой ферментативной системой: достаточно упомянуть, что в пасоке растений выявлено более чем 24 фермента [9], которые участвуют во всех процессах жизнедеятельности листьев, в первую очередь в синтезе хлорофилла [20—23]. Для проверки этого предположения мы в следующем опыте испытали влияние на изолированные листья как свежей пасоки того же и другого вида растений, так и пасоки, лишенной ферментов нагреванием при 55°C.

Полученные данные (табл. 2) показывают, что в процессах активации фотосинтеза весьма существенна роль ферментов пасоки. Это видно из того, что при даче листьям пасоки, лишенной ферментов, фотосинтез ослаблялся от 1,5 до 5 раз.

Приведенные данные одновременно показывают, что не существует специфичности влияния пасоки на фотосинтез: пасока растений другого вида оказывает столь же эффективное влияние на активацию фотосинтеза, как и собственная. У первых четырех видов растений влияние собственной пасоки на фотосинтез оказалось несколько сильнее, чем влияние чужой пасоки, но у томата получен противоположный эффект: пасока кукурузы оказала более сильное положительное влияние на фотосинтез листьев томата, чем собственная пасока. Этот факт трудно приписать лишь ферментативной деятельности пасоки кукурузы. Видимо, тут выявилась роль и других метаболитов, а также минеральных веществ пасоки, количество которых, по всей вероятности, отличалось от таковых в пасоке томата.

Таблица 2

Влияние пасоки чужого растения и лишенной ферментов на фотосинтез изолированных листьев (в мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{час}$).

Объекты	Фаза развития растений, с которых взяты листья	Пасока данного растения		Пасока чужого растения
		свежая	нагретая	
Кукуруза	вегетация	26,2	13,2	25,8 (подсолнечник)
	цветение	29,5	16,6	25,5 (подсолнечник)
Тыква	цветение	28,8	8,7	12,2 (кабачки)
Кабачки	цветение	24,2	13,5	13,0 (тыква)
Подсолнечник	бутонизация	24,1	15,0	21,1 (тыква)
Томат	цветение	29,2	5,7	35,2 (кукуруза)

Таким образом мы видим, что для активации фотосинтеза существенную роль играет, в первую очередь, качество самой пасоки. Однако известно, что качественный состав пасоки одного и того же растения изменяется и в зависимости от сроков сбора ее после срезания, как это было показано в отношении аминокислотного состава [24]. Это обстоятельство уже дает основание полагать, что влияние пасоки, полученной из растений в различные сроки сбора, на фотосинтез должно быть неодинаковым. Проведенные с этой целью опыты с тыквой дали подтверждающие данные (табл. 3). Опыт проведен в условиях освещения 4000 люкс.

Таблица 3

Влияние пасоки различных сроков сбора на фотосинтез изолированных листьев тыквы

Экспозиция листа в растворе в мин.	Фотосинтез (в мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{час}$) листьев, погруженных черешками в пасоку различных сроков сбора			
	0—2	2—4	4—6	6—24
10 минут	29,3	29,3	28,5	21,7
30 минут	35,9	30,7	28,5	18,0
60 минут	25,5	25,0	24,0	18,0
120 минут	18,8	18,8	18,7	14,2

Как видим, максимальную фотосинтетическую активность показывают листья, погруженные срезанными концами черешков в пасоку, собранную в течение первых двух часов после срезки растения. Пасока, взятая в более поздние сроки, по эффективности влияния на фотосинтез менее активна. Во всех четырех вариантах экспозиции в среднем ослабление фотосинтеза при даче листьям пасоки, собранной через 6 часов от начала сбора, по сравнению с пасокой, взятой за первые два часа сбора, составляет 2,4 мг CO_2 .

Наблюдается также существенная разница в зависимости от экспозиции изолированных листьев в пасоке. По мере увеличения сроков выдержки листьев в пасоке ослабляется эффективность ее влияния на

фотосинтез. Разница между активностью фотосинтеза листьев, находящихся в пасоке, собранной в различные часы сбора, для всех вариантов составляет в среднем 10,2 мг CO_2 . Такое резкое ослабление эффекта действия пасоки на фотосинтез по мере увеличения периода выдержки черешков листьев в ней, видимо, связано с инактивацией ферментов.

В последнем опыте мы попытались выявить изменение содержания хлорофилла и прочности его связи с липо-протеидным комплексом у изолированных листьев, также погруженных черешками в пасоку на 1 час. В этом опыте листья были срезаны в 11 час. утра и сразу же черешками погружены в водопроводную воду. По истечении 30 минут их переносили в пасоку, собранную за первые и вторые сутки сбора, а также за первые сутки сбора, но после 5-дневного хранения в холодильнике с добавлением тимола. После часовой выдержки листьев в пасоке производили определение содержания хлорофилла по методу Маккиннона [25].

Полученные данные (табл. 4) наглядно показывают, что на содержание хлорофилла оказывают влияние прежде всего сроки сбора пасо-

Таблица 4
Влияние пасоки, полученной за I и II сутки сбора и после 5-дневного хранения на образование хлорофилла и прочности его связи с белком

№ п.п.	Наименование растения	Фаза развития	Сроки сбора пасоки	Сроки выдержки пасоки	Хлорофилл в мг/г сухого вещества			% слабосвязанного от общего
					слабо-связанный	прочносвязанный	общий	
1	Кукуруза	метелкование	дистил. вода	—	0,04	2,75	2,79	1,44
2	"	"	I сутки	без выдержки	0,44	5,65	6,09	7,22
3	"	"	II сутки	"	0,11	3,63	3,74	2,86
4	"	"	I сутки	5 суток	0,11	3,42	3,53	3,22
5	молочная	спелость	дистил. вода	—	0,05	2,80	2,85	1,75
6	"	"	I сутки	без выдержки	0,47	5,76	6,23	7,54
7	"	"	II сутки	"	0,18	5,54	5,72	3,07
8	"	"	I сутки	5 суток	0,31	5,90	6,21	5,02

ки. Когда испытывается пасока первых суток сбора, то существенно активизируется синтез хлорофилла, пасока же, собранная на вторые сутки сбора, когда начинается голодный обмен корневой системы опытных растений, влияет на образование хлорофилла весьма слабо. Так, например, в фазе метелкования разница в содержании общего хлорофилла в листьях растений, получивших пасоку I и II суток сбора, составляла 2,35 мг, а в фазе молочной спелости—0,51. Из этих цифр следует, что в фазе молочной спелости усиливается образование хлорофилла даже при даче листьям пасоки вторых суток сбора. В данном случае мы вправе констатировать, что качественная разница между пасокой I и II суток сбора у растений в фазе метелкования гораздо больше, чем в фазе молочной спелости. Это обстоятельство более наглядно при испытании влияния пасоки I суток сбора, но выдержанной в течение 5 суток в холодильнике. Такая пасока, полученная из растений, находящихся в фазе метелкования, по сравнению с дистиллированной водой очень слабо активизирует образование хлорофилла. В фазе

же молочной спелости такая пасока уже является весьма активной в отношении синтеза хлорофилла.

Оказалось весьма существенным различие и в отношении прочности связи хлорофилла с липо-протеидным комплексом в зависимости от качества даваемой листьям пасоки. При даче пасоки I суток сбора существенно ослабляется прочность связи хлорофилла с белком, наряду с увеличением содержания первого. Следовательно, пасока I суток сбора оказывается весьма активной как для синтеза, так и обновления хлорофилла. Даже при выдержке такой пасоки в холодильнике в течение 5 суток не теряется ее активность и в этом отношении.

Подобные отличия активности влияния пасоки на синтез хлорофилла опять-таки связаны с ее ферментативной деятельностью. Для того чтобы убедиться в этом, в последнем опыте, проведенном с томатом в фазе созревания плодов, мы, кроме свежесобранной пасоки, испытывали также пасоку с убитыми ферментами и полную питательную смесь. В качестве контроля служили листья того же яруса, взятые с растения для анализа непосредственно перед опытом.

После одночасовой экспозиции, т. е. погружения черешков изолированных листьев в указанные растворы, определялись содержание хлорофилла и прочность его связи с белком (табл. 5).

Таблица 5
Содержание хлорофилла и прочность его связи с белком у изолированных листьев, погруженных на час черешками в различные растворы

Варианты	Хлорофилл в мг на 1 г сухого вещества			% слабосвязанного хлорофилла от общего
	слабо связанный	прочно связанный	общий	
Контроль	1,08	5,60		
Свежая пасока	1,46	5,84	6,68	16,2
Пасока без ферментов	0,96	4,94	7,30	20,0
Полная питательная смесь	1,08	5,18	5,90	16,3
			6,26	17,2

Из приведенных цифр наглядно видно, что наибольшее количество хлорофилла обнаружено в листьях, погруженных черешками в свежесобранную пасоку. Затем следуют листья, непосредственно взятые с растения. Листья же, погруженные черешками в пасоку с убитыми ферментами или в питательную смесь, отличаются уменьшенным содержанием хлорофилла. Следовательно, эти два раствора не стимулировали образование хлорофилла. Свежесобранная пасока одновременно способствовала ослаблению прочности связи хлорофилла с липопротеидным комплексом листа в результате, вероятно, энергичного образования новых молекул хлорофилла, еще не успевших связаться с липопротеидным комплексом. В условиях же питательного раствора некоторое уменьшение прочности связи хлорофилла с белком, по всей вероятности, было связано с усилением разрушения хлорофилла, которое выражается прежде всего ослаблением прочности связи их молекул с белком.

Обобщая полученные данные, мы прежде всего приходим к убеждению, что одним из существенных внутренних условий активации фотосинтеза и образования хлорофилла в листьях является метаболическая деятельность корней. Даже изолированные листья, которые обычно после некоторой кратковременной активации фотосинтеза показывают длительную его депрессию [26—27], под влиянием собственной или

чужой пасоки за один час существенно усиливают этот процесс. Такое положительное влияние пасоки на фотосинтез, как показано специальными опытами, обуславливается ее ферментной системой. В пользу этого предположения говорит тот факт, что пасока с убитыми ферментами не активизирует фотосинтез. Влияние такой пасоки оказывается более слабым, чем действие смеси минеральных элементов. Далее устанавливается, что пасока, выделенная в различные часы сбора после декапитации, оказывает неодинаковое положительное влияние на фотосинтез. Наиболее активной оказывается пасока, собранная в течение первых двух часов сбора, что уже свидетельствует о качественном различии между пасоками, собранными в различное время после декапитации растений.

Положительное влияние пасоки проявляется и в активации синтеза хлорофилла и ослаблении прочности его связи с белком. При этом, как и в отношении фотосинтеза, также выявляется определенная разница в активности пасоки, собранной в течение I и II суток. Пасока, выделенная за I сутки, гораздо активнее стимулирует образование хлорофилла и сильнее ослабляет прочность его связи с белком. В этом опять-таки существенную роль играют ферменты пасоки, так как при их инактивации резко ослабляется синтез хлорофилла и усиливается прочность его связи с липопротеидным комплексом листа.

ЛИТЕРАТУРА

1. Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиол. процессов в раст. Тимирязевское чтение, XX, 1960.
2. Казарян В. О. Доклады Ереванского симпозиума по онтогенезу высших раст., Ереван, 1966.
3. Казарян В. О., Хуршудян П. А. и Карапетян К. А. Биол. журн. Армении, 21, № 11, 1958.
4. Казарян В. О. Старение высших растений, изд. «Наука», 1969.
5. Литвинов Л. С. Изв. биол. НИИ Пермского-гос. ун-та, № 5, 1927.
6. Колосов И. Н. и Ухина С. Ф. Физиол. раст., 1, 1954.
7. Кулаева О. Н., Силина Е. И. и Курсанов А. Л. Физиол. раст., 4, 6, 1957.
8. Кретович В. Л., Евстигнеева З. Г., Асеева К. Б. и Савкина И. Г. Физиол. раст., 6, 1, 1959.
9. Купревич В. Ф. и Щербакова Т. А. Почвенная энзимология, Минск, 1966.
10. Kende H. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 53, 1302, 1965.
11. Казарян В. О. Стадийность развития и старения одиолетних раст., Ереван, 1932.
12. Казарян В. О. Физиол. основы онтогенеза раст., Ереван, 1959.
13. Бузовер Ф. Я. Сб.: «Проблемы фотосинтеза», Изд. АН СССР, 1959.
14. Бажанова Н. В. Сб.: «Проблемы фотосинтеза», Изд. АН СССР, 1959.
15. Казарян В. О., Авунджян Э. С. ДАН АрмССР, 25, 3, 1957.
16. Чатский и Славик Б. Biol. Plantarum, 2(2) 1960.
17. Школьник М. Я., Сааков В. С. Физиол. раст., 11, 5, 1964.
18. Ничипорович А. А. и Чень-Инь. Физиол. раст., 6, 5, 1959.
19. Казарян В. О., Давтян В. А. Физиол. раст., 14, 5, 1967.
20. Рубин Б. А. и Германова В. Ф. ДАН СССР, 107, № 5, 1956.
21. Рубин Б. А. и Германова В. Ф. Успехи современ. биол., 45, вып. 3, 1958.
22. Рубин Б. А. и Германова В. Ф. ДАН СССР, 124, № 4, 1959.
23. Рубин Б. А. и Германова-Гавриленко В. Ф. ДАН СССР, 135, № 2, 1960.
24. Бекмухамедова Н. Б. Физиол. раст., 10, 2, 1963. *

25. Маккиней (MacKinney) 1941.
26. Беликов П. С. и Малофеев В. М. Изв. Тимиряз. с-х. акад., 1, 1968.
27. Малофеев В. М., Авакимова Л. Г. Изв. Тимиряз. с-х. акад., 2, 1969.

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ և Ժ. Մ. ԱՆՈՊՈՎԱ

ԱՐՄԱՏԱՅԻՆ ՄԵՏԱԲՈԼԻՏՆԵՐԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ՖՈՏՈՍԻՆԹԵԶԻ ԵՎ ՔԼՈՐՈՖԻԼԻ ԱՌԱՋԱՑՄԱՆ ՎՐԱ

Ժամանակակից ֆիտոֆիզիոլոգիայի տվյալների համաձայն տերևների առաջացումը և նրանց կենսագործունեությունը կապված է արմատային սիստեմի կլանող և նյութափոխանակային ֆունկցիայի հետ: Արմատները տերևներին են ուղարկում ջուր, հանքային նյութեր և բազմաթիվ նյութափոխանակային արգասիքներ (ամինաթթուներ, սպիտակուցներ, ֆերմենտներ և այլ ֆիզիոլոգիական ակտիվ նյութեր): Փորձերը կատարվել են եգիպտացորենի, դդումի, տոմատի և դդմիկի վրա, հեղինակները եկել են այն եզրակացության, որ ֆոտոսինթեզի իրականացման և ակտիվացման ներքին կարևորագույն գործոնների թվին են պատկանում արմատային մետաբոլիտները: Նշված դրական ազդեցությունը հիմնականում կապված է արմատաշյուրի ֆերմենտային սիստեմի հետ, ընդ որում, օրվա տարբեր ժամերին ստացված արմատաշյուրը հավասարաբարժեք ազդեցություն չի ունենում ֆոտոսինթեզի վրա: Արմատային մետաբոլիտները դրական ազդեցություն են ունենում նաև քլորոֆիլի սինթեզի, ինչպես և վերջինիս ու սպիտակուցների միջև եղած կապի ամրության վրա: Ֆոտոսինթեզի վրա բարձր ակտիվություն ցուցաբերող արմատաշյուրը նպաստում է նաև քլորոֆիլի սինթեզին և նրա ու սպիտակուցների միջև եղած կապի թուլացմանը: