

И. Е. ЗАКАРЯН

МЕТАБОЛИЗМ ХЛОРОФИЛЛА В ЛИСТЬЯХ ТАБАКА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ЯРУСНОГО РАСПОЛОЖЕНИЯ

Еще в начале XX века многочисленными экспериментами [4] было показано, что верхние и нижние листья отличаются своими анатомо-морфологическими признаками. Последующими исследованиями было обнаружено большое различие в физиологическом аппарате листьев разного яруса. Физиолого-биохимическая разнокачественность листьев разного яруса проявляется в деятельности фотосинтетического аппарата [3, 4, 8], ферментативной деятельности [6, 9, 12], в содержании пигментов [1, 2], а также в химическом составе листьев [7, 10] и во многих других процессах.

В этом отношении значительный интерес представляет вопрос метаболических превращений хлорофилла листьев разного яруса в связи с онтогенетическим состоянием растения, тем более, что он не затронут в литературе. Разрешение этой задачи становится возможным при изучении интенсивности процесса обновления молекул хлорофилла, что является основным показателем их метаболизма. Однако с целью получения более полной картины изменений в обмене хлорофилла, мы сочли необходимым наряду с изучением процесса обновления определять количество пигментов, а также активность фермента хлорофиллазы, участвующей в одном из звеньев метаболической цепи хлорофилла.

Опыты проведены в лаборатории физиологии растений Ботанического института АН АрмССР. Объектом исследования был табак — растение с ярко выраженной ярусностью и обильной листвой. Все листья по длине стебля были разделены на три яруса (верхний, средний, нижний). Пробы для анализов брались параллельно из всех трех ярусов. Определения проводились в фазе вегетативного роста (12 листьев), бутонизации и цветения.

При определении обновления пигментов листья помещались в специально изготовленную камеру для экспонирования в атмосфере $C^{14}O_2$, где и оставлялись в течение 29 часов в условиях 100 микрокури. После экспонирования листья фиксировались горячим паром и экстрагировались ацетоном. Разделение пигментов производилось трехкратным хроматографированием на бумаге (Ленинградская-2) в смеси различных растворителей. Радиоактивность пигментного препарата измерялась счетчиком Гейгера-Мюллера. Активность фермента хлорофиллазы определялась по Судьиной [11].

Таблица 1
Количество пигментов в листьях табака в зависимости от яруса их расположения
(выражено в мг на 1 г сырого веса)

Фаза развития	Ярус	a	b	a+b	$\frac{a}{b}$	X	K	K+X
Вегетация	верхний	1,12	0,43	1,55	2,6	0,16	0,06	0,22
	средний	1,17	0,48	1,65	2,5	0,24	0,09	0,33
	нижний	0,84	0,55	1,39	1,5	0,21	0,09	0,30
Бутонизация	верхний	1,60	0,48	2,08	3,3	0,23	0,08	0,31
	средний	1,94	0,56	2,50	3,5	0,30	0,12	0,42
	нижний	1,00	0,36	1,36	3,0	0,28	1,13	0,41
Цветение	верхний	2,10	0,77	2,87	3,0	0,29	0,11	0,40
	средний	1,82	0,50	2,32	3,6	0,18	0,07	0,25
	нижний	0,80	0,30	1,10	2,6	0,19	0,09	0,28

При анализе данных табл. 1 обнаруживается, что в фазе вегетации содержание зеленых пигментов (a+b) преобладает в среднем ярусе. При переходе растений в фазу бутонизации это соотношение сохраняется с некоторым увеличением содержания пигментов. В период же цветения характер распределения суммы зеленых пигментов между ярусами резко изменяется: наименьшим содержанием пигментов отличаются уже листья нижнего яруса, а наибольшим — верхнего. Наши данные по табаку показали, что более старые нижние листья отличаются минимальным содержанием зеленых пигментов, что сохраняется в течение всего периода вегетации. Аналогичная закономерность выявлена и при исследовании других растений [1].

Хлорофилл «а» распределяется по ярусам в течение онтогенеза, подобно сумме зеленых пигментов. В изменениях же хлорофилла «b» по ярусам на разных фазах развития какой-либо закономерности нет. Что касается желтых пигментов, то количественное распределение их по ярусам и изменение по фазам развития почти не отличается от зеленых пигментов.

Таблица 2
Активность хлорофиллазы в листьях табака в зависимости от ярусного их расположения (выражено в процентах разложенного хлорофилла на 1 г сырого веса листа)

Фазы развития	Ярус	По хлорофиллу	
		a	b
Вегетация	верхний	30,1	13,4
	средний	32,6	15,0
	нижний	25,0	12,6
Бутонизация	верхний	32,7	14,7
	средний	33,7	16,2
	нижний	25,4	13,0
Цветение	верхний	29,6	12,2
	средний	34,0	13,0
	нижний	22,0	13,2

Одновременно нами исследовалась деятельность фермента хлорофиллазы (табл. 2). Анализы показали, что для листьев разного яруса характерна различная активность фермента.

В то же время нужно отметить, что в период индивидуального развития растений изменения в активности фермента незначительны (не превышают 3,4% разложенного хлорофилла). В изученных нами первых двух фазах как по активности фермента, так и по количеству хлорофилла высокими показателями отличаются листья среднего яруса. В период же цветения параллелизма между указанными показателями по ярусам не отмечается и объясняется это тем, что хлорофиллаза листьев среднего яруса в фазе цветения сохраняет свою прежнюю высокую активность.

Таблица 3

Удельная радиоактивность хлорофилла «а» в листьях табака в зависимости от ярусного их расположения

Фазы развития	Ярус	Количество пигмента в мг	Радиоактивность в имп./мин.	Количество углерода в мг	Радиоактивность в имп./мин. 1 мг С хлорофилла «а»
Начало бутонизации	верхний	0,80	700	0,59	1186
	средний	0,60	87	0,44	197
	нижний	0,68	45	0,50	90
Массовое цветение	верхний	1,25	250	0,92	270
	средний	0,97	165	1,72	229
	нижний	1,00	130	0,74	175

Таким образом, активность хлорофиллазы заметно меняется в зависимости от возраста листа, на что указывает также Спронвал [9]. Разница между ярусами особенно резко выделяется при сравнении данных по удельной активности хлорофилла «а» и каротина. Определение удельной активности пигментов в листьях разного яруса проводилось в двух периодах — после завершения фазы вегетации (начало бутонизации) и в фазе массового цветения. В изученных нами фазах наблюдается аналогичная закономерность изменчивости удельной активности хлорофилла по ярусам.

Включение C^{14} в молекулу хлорофилла «а» происходит наиболее интенсивно в листьях верхнего яруса. В листьях же, расположенных в среднем и нижнем ярусе, включение радиоактивного углерода в пигмент ослабевает соответственно уменьшению яруса (табл. 3).

Однако если закономерность распределения удельной активности хлорофилла «а» в фазе цветения сохраняется, то этого нельзя сказать в отношении каротина. В данной фазе минимум активности у последнего обнаруживается в среднем ярусе. Это говорит о различном темпе включения C^{14} в каротин в зависимости от расположения листьев на растении (табл. 4).

А. А. Шлык [13], сравнивая обновление хлорофилла «а» в разных частях растения роголистника, обнаруживает наибольшую скорость

Таблица 4

Удельная радиоактивность каротина в листьях табака в зависимости от их ярусного расположения

Фазы развития	Ярус	Количество пигмента в мг	Радиоактивность в имп/мин.	Количество углерода в мг	Удельная радиоактивность в имп/мин. на 1 мг С каротин
Ботанизация	верхний	0,35	1885	0,31	6061
	средний	0,68	1244	0,60	2073
	нижний	1,11	776	0,99	784
Массовое цветение	верхний	1,00	981	0,89	1102
	средний	1,80	712	1,61	442
	нижний	0,90	570	0,80	713

включения C^{14} (35 имп/мин.) в молекулу пигмента в верхней части растения и уменьшение включения его по мере перехода от верхней части к средней (23 имп/мин.) и, далее, к нижней (15 имп/мин.). Установленная им для роколистника закономерность распределения радиоактивности по ярусам в нашем опыте отмечается и для табака.

Для иллюстрации метаболизма хлорофилла «а» в листьях разного яруса данные приведены на графике (рис. 1). Из рис. видно, что по срав-

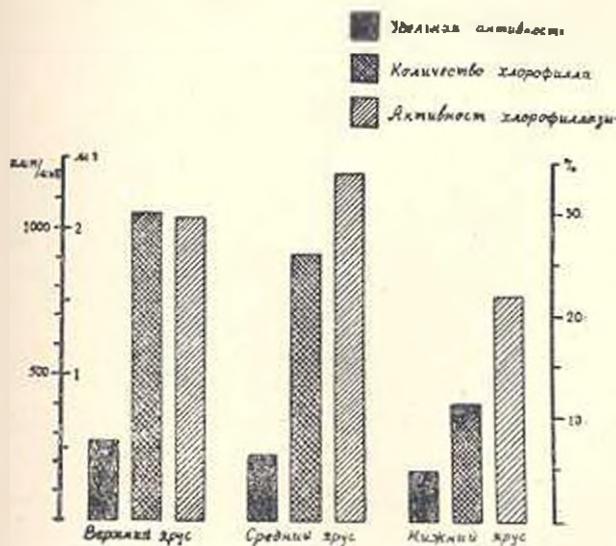


Рис. 1. Некоторые показатели метаболизма хлорофилла «а» в листьях различного яруса растений табака в фазе цветения.

нению с остальными ярусами меньшему количеству хлорофилла «а» в нижнем ярусе соответствует минимальная активность хлорофиллазы и удельная активность хлорофилла «а». Относительно небольшое количество пигмента, вероятно, можно объяснить низким уровнем его метаболизма в этих листьях. Закономерное же возрастание количества хло-

рофилла в верхнем ярусе должно быть обусловлено интенсификацией двух других процессов.

Возвращаясь вновь к анализу данных табл. 3, отражающей обновление хлорофилла «а», нетрудно заметить, что при переходе растений к цветению происходит сглаживание удельной активности хлорофилла по ярусам. Причем оно происходит как за счет уменьшения радиоактивности верхнего яруса, так и постепенного увеличения среднего и нижнего. Это можно объяснить, очевидно, тем, что растение при наступлении цветения всей своей деятельностью мобилизуется для формирования репродуктивных органов. Имеющиеся пластичные вещества, в том числе продукты распада хлорофилла, являются строительным материалом и источником энергии при формировании элементов цветка. В этот ответственный для жизни растений период листья стремятся обеспечить необходимыми метаболитами формирование цветковых органов, и сохранить основную функцию зеленого листа — его фотосинтетическую деятельность. Результаты наших исследований по интенсивности фотосинтеза подтверждают такое предположение (рис. 2).

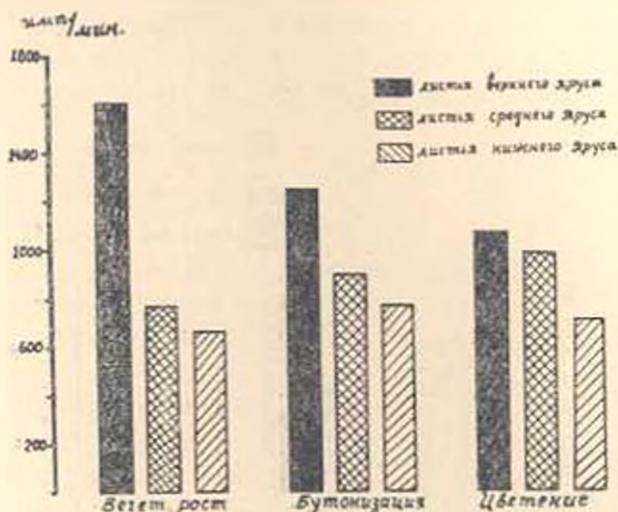


Рис. 2. Изменение общей радиоактивности листьев различного яруса по фазам развития растения табака.

Как показывает график (рис. 2), если в первой из изученных нами фаз на верхний ярус приходится вдвое большая радиоактивность, чем на средний и нижний ярус, то в период цветения это соотношение меняется; по общей радиоактивности ткани разница между ярусами относительно сглаживается.

Ն. Ե. ԶԱՔԱՐՅԱՆ

ՆԱԱԽՈՏԻ ՏԵՐԵՎՆԵՐՈՒՄ ՔԼՈՐՈՅԻԼԻ ՄԵՏԱԲՈԼԻԶՄԻ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ՝ ԿԱԽՎԱԾ ՆՐԱՆՑ ՀԱՐԿԱՅԻՆ ԳԻՐԲԻՑ

Ա մ փ ո փ ու մ

Բույսերի անհատական դարձացման բնթացքում տեղի է ունենում ֆիզիոլոգիական ակտիվ գոտու տեղափոխություն, որը սլայմանավորված է մետամեր օրգանների նորառաջացմամբ և ծերացմամբ:

Տերևների ֆիզիոլոգիական ակտիվության փոփոխությունը առաջին հերթին արտահայտվում է նրանց հիմնական ֆունկցիայի—ֆոտոսինթեզի ակտիվության մեջ, որի ներքին էությունը առայժմ դեռ սլարզաբանված չէ: Այս տեսակետից մեծ հետաքրքրություն է ներկայացնում բլորոֆիլի մետարուլիզմի ուսումնասիրությունը՝ կախված տերևների հասակից և բույսի ֆիզիոլոգիական վիճակից:

Այդ հարցի պարզաբանման նպատակով ծխախոտի բույսերի տարբեր հարկի տերևներում (ստորին, միջին և վերին) հեղինակի կողմից որոշված է բլորոֆիլի պարունակությունը, վերջինիս մոլեկուլի մեջ ռադիոակտիվ ածխածնի ներդրման ինտենսիվությունը և բլորոֆիլազայի ակտիվության փոփոխությունը բույսի անհատական դարձացման տարբեր շրջաններում (վեգետացիայի, կոկոնակալման և ծաղկման):

Փորձերը ցույց են տվել, որ տարբեր հարկի տերևների միջև նշված ցուցանիշների տեսակետից ամենախիստ տարբերություն նկատվում է վեգետացիայի շրջանում: Ծաղկմանը տեղեկիս տերևների միջև նման տարբերությունը մասամբ հարթվում է ի հաշիվ մի կողմից, ստորին հարկի տերևների ֆունկցիայի ակտիվացման, մյուս կողմից՝ վերին հարկի ակտիվ տերևների զօրծունեության որոշ չափի արգելակման շնորհիվ:

Հեղինակը այդ երևույթը բացատրում է նրանով, որ բույսի ծաղկման պատասխանատու շրջանում բլոր օրգանների զօրծունեությունը մոբիլիզացվում է՝ մի կողմից սլանալանիու օրգանների ֆունկցիոնալ բնդունակությունը, մյուս կողմից՝ ապահովելու ծաղկի առաջացման համար անհրաժեշտ մետարուլիտներով: Ըստ երևույթին ծաղկման շրջանում բույսը մեծ պահանջ է ցուցաբերում նաև բլորոֆիլի տրոհման սրբոլուկտների նկատմամբ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

- 1 Браунт А. В., Дереняко В. Г., Паплова И. П. и Тагеева. Бюфизика, 2, 6, 1957.
- 2 Горбунова Г. С. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, экпер. бот. 11, 1956.
- 3 Добрунов Д. П. Изменение физиологических признаков в онтогенезе растений. Алма-Ата, 1956.
- 4 Жданова Л. П. Физиология растений, 3, 446, 1956.
- 5 Залунский В. Р. Изв. Киевского политехнического института, 1, 1904.
- 6 Курсанов А. П. и Брюшкова К. А. Биохимия, 5, 2, 1940.
- 7 Макенявич Е. А., Окаменко А. С. и Бахир А. И. Изв. АН СССР (сер. биол.), 6, 20, 1955.
- 8 Пиллов В. П. ДАН СССР, 22, 9, 1939.

9. Сисакян Н. М. и Рубин Б. А. Биохимия, 9, 6, 1954.
10. Смирнов А. И. Табаководение 3, Всесоюз. ин-т табачной промышленности, Краснодар, 1933.
11. Судьина Е. Г. Труды Одесского государственного университета Мещникова том 148, сборник молодых ученых, выпуск III, 1958.
12. Туркова Н. С. Вестник МГУ, 9, 1955.
13. Шлык А. А., Гапоненко В. И., Прудникова И. В., Кудренко Г. В., Ляхнович Я. П., Казер В. Л. Физиология растений, 7, 6, 1960.
14. Sironval C. *Physiol. Plantarum* 3, 7, 1954.