

ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОХИМИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ИЗОЛИРОВАННЫХ ХЛОРОПЛАСТОВ ЛИСТЬЕВ ОТ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

А. Г. АБРАМЯН, А. В. АРУСТАМЯН

Изучалась зависимость фотохимической активности хлоропластов (ФХА) листьев от функции корневой системы растений. Установлено закономерное падение ФХА хлоропластов листьев при удалении корневой системы и ее усиление при повышении корнеобеспеченности листьев. Показано также положительное действие пасоки корневой системы на ФХА листьев.

Ключевые слова: ФХА, пасока, хлоропласты, корневая система.

После установления Сабининым [6] метаболической функции корневой системы в литературе накопилась большая информация об участии корней в росте и жизнедеятельности целостного растения. Эти данные обобщены в монографиях Сытника [7] и Казаряна [3].

Целостность растительного организма обеспечивается коррелятивными связями органов и тканей на различных уровнях, среди которых ведущее место занимает корне-лиственная функциональная связь [3]. Суть последней заключается во взаимном снабжении полярно расположенных органов—корней и листьев—необходимыми метаболитами, обеспечивающими их нормальное функционирование. В частности, многочисленными опытами установлена прямая коррелятивная зависимость активности фотосинтеза листьев от функционального состояния корней [3]. Однако фотосинтез представляет собой сложный комплекс последовательно протекающих процессов. Исходя из этого, мы задались целью выяснить, в какой степени первые этапы фотосинтеза, а именно мобилизация электронов воды и восстановление НАДФ, обусловлены функцией корней. С этой целью была использована способность изолированных хлоропластов листьев восстанавливать ряд соединений при освещении, получившая название «реакции Хилла» или фотохимической активности хлоропластов (ФХА).

Материал и методика. Выделение и определение ФХА хлоропластов производили по методике Гавриленко с сотр. [2] и Лапиной, Бекмухамедовой [4].

Для выделения хлоропластов использовали среду—0,4 М сахараза и 0,01 М KCl в 0,06 М фосфатном буфере, pH 7,7. В реакционной смеси хлоропластов содержание хлорофилла равнялось 50—100 МКг. В качестве восстановителя использовался феррицианид калия (K_3Fe/CN)₆. Световая экспозиция инкубационной среды равнялась 5 мин, освещение—лампой накаливания мощностью 200 ватт. Фотохимическую актив-

ность выражали изменением оптической плотности D_{420} за 1 ч на 1 мг хлорофилла. Оптическую плотность определяли на спектрофотометре СФ-4. Все процедуры выполнялись в холодной комнате при температуре 0—+2°. Пасоку получали сбором выделений из пеняка в течение 18 ч, с 17 до 10 ч утра следующего дня.

Результаты и обсуждение. В первых опытах мы задались целью выяснить участие корневой системы в ФХА хлоропластов листьев.

В первом опыте растения периллы в фазе 3—4 пар листьев откапывали и делили на две группы. У одной группы удаляли корневую систему, а вторая служила контролем. Обе группы ставили в питательный раствор на 3 сут., затем определяли ФХА хлоропластов листьев.

Во втором опыте у растений периллы в фазе бутонизации изолировали листья верхних ярусов, которые ставили черешками в водопроводную воду на 4 сут., затем определяли ФХА хлоропластов. Контролем служили листья с материнских растений.

Таблица 1
Зависимость ФХА хлоропластов листьев периллы от наличия корней

Схема опыта	ФХА хлоропластов	
	единиц	%
Растения с корнями	1,970	100,0
Растения без корней	1,114	56,5
Листья с растений	10,8	100,0
Листья 4 сут. в воде	9,0	83,3

Как видно из табл. 1, отсутствие корней и, следовательно, поступления корневых метаболитов привело к заметному снижению ФХА хлоропластов листьев.

В следующем опыте, также с периллой, мы изменили корнеобеспеченность листьев путем частичного их удаления. У одной группы растений удалили 50% листьев, у другой—80%; таким образом, корнеобеспеченность оставшихся листьев по сравнению с контрольными увеличили соответственно в 2 и 5 раз.

Таблица 2
Зависимость ФХА хлоропластов листьев периллы от корнеобеспеченности

Схема опыта	Варианты	ФХА хлоропластов	
		единиц	%
Удаление 50% листьев	контроль	1,440	100,0
	опыт	1,824	126,6
Удаление 80% листьев	контроль	1,428	100,0
	опыт	2,160	151,2

Как видно из (табл. 2), увеличение корнеобеспеченности листьев приводит к повышению фотохимической активности хлоропластов.

В аналогичных опытах на растениях подсолнечника и томата были получены результаты, сходные с вышеприведенными.

Был поставлен также опыт для выявления динамики ФХА хлоропластов в связи с нарушением корне-лиственной связи.

Изолированные листья растений томата и периллы ставились в воду на 2, 4 и 9 сут., после чего определялась ФХА (табл. 3).

Таблица 3

Динамика ФХА хлоропластов листьев томата и периллы через 2, 4 и 9 суток после изоляции

Объекты	Варианты	ФХА хлоропластов листьев					
		Через 2 сут.		Через 4 сут.		Через 9 сут.	
		единиц	%	единиц	%	единиц	%
Томат	интактные	3,84	100,0	3,60	100,0	2,82	100,0
	изолированные	3,24	84,3	2,88	80,0	1,92	68,0
Перилла	интактные	2,16	100,0	—	—	2,88	100,0
	изолированные	1,68	77,7	—	—	1,92	63,0

Результаты этого опыта показывают, что после изоляции листьев ФХА хлоропластов со временем падает. Надо полагать, что в процессе фотохимической реакции расходуются какие-то метаболиты, поступающие из корневой системы. Для уточнения этого предположения были поставлены опыты, результаты которых показали, что ФХА укорененных в воде листоносных побегов и изолированных листьев периллы, получающих в течение 5 сут. только воду, заметно ниже, чем у листьев материнских растений (табл. 4). В то же время при пребывании укорененных побегов в течение 5 сут. в питательном растворе ФХА листьев повышается почти на 20%. Из этих данных следует, что ФХА листьев

Таблица 4

ФХА листьев периллы в связи с укоренением и минеральным питанием

Варианты	ФХА хлоропластов за 1 ч на 1 мг хлорофилла	
	единиц	%
Материнские растения	12,60	100,0
Укорененные листоносные побеги, 5 сут. в воде	9,12	72,5
Изолированные листья, 5 сут. в воде	10,28	80,0
Укорененные листоносные побеги, 25 сут. в воде	5,04	100,0
Укорененные побеги, 25 сут. в воде + 5 сут. в пит. р-ре	6,00	119,0

обусловлена не наличием корней, а их способностью превращать элементы минерального питания в необходимые метаболиты.

Таким образом, проведенные исследования показали наличие прямой корреляции между функциональным состоянием корней и ФХА листьев. Поэтому логично предположить, что фактор, влияющий на ФХА листьев, содержится в пасоке и поступает в листья вместе с ней.

Исходя из этого, следующим этапом работы было изучение влияния пасоки на ФХА изолированных листьев.

В первых опытах изучалось влияние пасоки на ФХА листьев при кратковременной и продолжительной экспозиции в пасоке, а также непосредственно после изоляции.

Опыты проводились по следующей схеме. 1. Изолированные листья периллы ставились срезанными концами черешков в воду, затем часть из них перепосилась в пасоку на 1,5 ч. Кроме того, изолированные хлоропласты листьев, находившихся 6 сут. в воде, инкубировались 20 мин в пасоке.

2. Одна группа изолированных листьев томата держалась в воде 1 ч, другая непосредственно после изоляции ставилась в пасоку на 1 ч, кроме того, изолированные хлоропласты листьев, простоявших в воде 1 ч, инкубировались в пасоке 30 мин. В обоих опытах контролем служили листья с материнских растений. Результаты опытов (табл. 5) по-

Таблица 5

Влияние пасоки на ФХА листьев томата и периллы

Объекты	Варианты	ФХА хлоропластов за 1 ч на 1 мг хлорофилла	
		единиц	%
Перилла	Контроль	16,92	100,0
	Листья в воде 6 сут	11,43	67,3
	Листья в воде 6 сут. — 1,5 ч в пасоке	10,92	64,4
	Хлоропласты в пасоке 20 мин	12,48	75,0
Томат	Контроль	3,00	100,0
	Листья в воде 1 ч	3,36	112,0
	Листья в пасоке 1 ч	3,60	120,0
	Хлоропласты в пасоке 30 мин	3,12	104,0

казали, что при продолжительной изоляции листьев (6 сут.) ФХА хлоропластов сильно падает, и 1,5-часовая экспозиция таких листьев в пасоке никакого эффекта не оказывает. В то же время пасока непосредственно на хлоропласты оказывает некоторое положительное влияние.

В следующем опыте наблюдается иная картина. Часовая изоляция листьев практически не оказывает отрицательного влияния на ФХА, даже отмечается некоторое ее повышение, влияние же пасоки непосредственно после изоляции листьев проявляется в заметном усилении ФХА хлоропластов.

Эти данные позволяют предположить, что при длительной изоляции в листьях расходуются факторы, поступившие из корней, вследствие чего ФХА постепенно снижается до очень низких уровней, и даже 1,5-часовая экспозиция не может ее восстановить.

С другой стороны, одночасовая изоляция не снижает ФХА. Здесь наблюдается даже некоторая стимуляция, что, видимо, является защитной реакцией на стрессовое состояние. Кроме того, в листьях, по-видимому, имеется некоторый запас корневых метаболитов, которые обеспечивают в первые часы после изоляции продолжение основных функций листьев на нормальном уровне. По крайней мере, в отношении фотосинтеза и транспирации такие данные имеются [1, 5]. Некоторое повышение ФХА изолированных хлоропластов при инкубации 20—30 мин в пасоке прямо указывает на наличие в ней активирующего фактора.

Сходные данные получены в аналогичных опытах с подсолнечником, где пасока после двухсуточной изоляции листьев не оказывала положительного действия, а при непосредственном действии повышала ФХА у изолированных листьев почти на 50%.

Во всех этих опытах листья держались в пасоке 30—60 мин, поэтому интересно было выявить эффект более продолжительного действия пасоки. С этой целью в одном из опытов с подсолнечником изолированные листья в течение 5 сут. держались в воде. Затем часть из них переносилась в пасоку на 15 ч. Результаты этого опыта показали, что по сравнению с контролем ФХА листьев, находившихся 5 сут. в воде, снизилась на 20%, а последующее содержание в пасоке в течение 15 ч способствовало полному ее восстановлению, и даже некоторому повышению. Аналогичный опыт был поставлен с растениями периллы и табака (табл. 6). Как видно из этих данных, продолжительное действие пасоки стимулирует ФХА листьев.

Таблица 6

Влияние продолжительного действия пасоки на ФХА листьев периллы и табака

Объекты	Варианты	ФХА хлоропластов за 1 ч на 1 мг хлорофилла	
		единиц	%
Перилла	Контроль	7,56	100,0
	Листья в воде 7 суток	4,80	63,5
	Листья в воде 7 суток + 17 ч в пасоке	6,86	90,6
Табак	Контроль	6,48	100,0
	Листья в воде 7 суток	3,84	59,2
	Листья в воде 7 суток + 24 ч в пасоке	5,52	85,2

Таким образом, можно заключить, что даже после длительного изоляции листьев, когда последние в течение 5—10 дней не получают корневых метаболитов, пасока восстанавливает ФХА хлоропластов листьев.

Более вероятным было предполагать, что фактор, поступающий с

пасоккой, представляет собой продукт белковой природы, возможно фермент.

Для выяснения этого предположения было поставлено несколько опытов, где изолированные листья ставились черенками в кипяченую и

Таблица 7

Изменение ФХА листьев томата в связи с кипячением пасоки

Варианты	ФХА хлоропластов за 1 ч на 1 мл хлорофилла	
	единиц	%
Листья в воде	5,40	100,0
Листья в пасоке	3,84	71,1
Листья в кипяченой пасоке	1,92	38,4

некипяченую пасоку. Предполагалось, что после 5-минутного кипячения все ферменты пасоки инактивируются.

В первом опыте листья томата изолировались и ставились на 90 мин в одном случае в дистиллированную воду (контроль), во втором— в пасоку, в третьем— в кипяченую пасоку (табл. 7). Как видно из данных таблицы, кипяченая пасока не только не повышает ФХА, но, возможно, и ингибирует ее. Некипяченая пасока в данном случае также не оказывает на ФХА положительного действия, однако здесь, видимо, проявляется артефакт в связи с кратковременной экспозицией. Как уже отмечалось, при изоляции листьев в первые часы отмечается заметное повышение ФХА, с последующим ее снижением. При нахождении в воде. Действие же пасоки имело обратный характер. Поэтому было поставлено два опыта с растениями томата и подсолнечника, с более продолжительным действием пасоки.

В обоих случаях изолированные листья ставились в дистиллированную воду на 1 сут. и затем часть из них переносилась в кипяченую, а другая— некипяченую пасоку на 18 ч. Контрольные листья оставались в воде (табл. 8).

Таблица 8

Изменение ФХА листьев томата и подсолнечника в связи с кипячением пасоки

Объекты	Варианты	ФХА хлоропластов за 1 ч на 1 мг хлорофилла	
		единиц	%
Томат	листья в воде	2,16	100,0
	листья в пасоке, 17 ч	4,08	190,0
	листья в кипяченой пасоке, 17 ч	2,64	124,0
Подсолнечник	листья в воде	9,60	100,0
	листья в пасоке, 17 ч	19,39	202,0
	листья в кипяченой пасоке, 17ч	11,0	114,0

Результаты этих опытов показали, что при продолжительном влиянии пасоки ФХА изолированных листьев усиливается. Кипяченая па-

сока резко теряет свое активирующее свойство, следовательно, фактор, содержащийся в пасоке, белковой породе и, вероятнее всего, является ферментом. Возможно также поступление с пасокой других соединений, положительно влияющих на ФХА листьев. Во всяком случае некоторое увеличение ФХА, наблюдаемое при подаче кипяченой пасоки (табл. 8), указывает на такую возможность.

Таким образом, результаты проведенных исследований позволяют прийти к заключению, что существует определенная прямая зависимость между ФХА хлоропластов листьев и метаболической активностью корневой системы. Основная роль в осуществлении фотохимической реакции листьями, по-видимому, принадлежит соединениям белковой природы, поступающим с пасокой.

Институт ботаники АН Армянской ССР

Поступило 24.III 1980 г.

ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ԱՆՋԱՏ ՔԼՈՐՈՊԼԱՍՏՆԵՐԻ ՖՈՏՈՔԵՄԻԱԿԱՆ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ԿԱԽՎԱԾՈՒԹՅՈՒՆԸ ԱՐՄԱՏԱՅԻՆ ՍԻՍՏԵՄԻ ՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԼ ՎԻՃԱԿԻՑ

Ս. Հ. ԱՐԱՆՅԱՆ, Ա. Վ. ԱՐԱՍՏԱՄՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է տարբեր բույսերի տերևներից անջատված քլորոպլաստների ֆոտոքեմիական ակտիվության (ՖՔԱ) կախվածությունը արմատային սխտամի ֆունկցիայից: Բազմաթիվ փորձերով ցույց է տրվել, որ քլորոպլաստների ՖՔԱ-ն նկատելիորեն իջնում է, երբ վատանում է տերևների արմատաապահովվածությունը, հատկապես երբ հեռացվում են արմատները: Պարզվել է նաև արմատահյուսքի դրական ազդեցությունը տերևների ՖՔԱ-ի վրա:

Երակացվում է, որ գոյություն ունի ուղղակի կոռելյացիոն կապ արմատների ֆունկցիոնալ վիճակի և տերևների քլորոպլաստների ՖՔԱ-ի միջև:

THE DEPENDENCE OF THE PHOTOCHEMICAL ACTIVITY OF ISOLATED CHLOROPLASTS OF LEAVES ON THE FUNCTIONAL CONDITION OF ROOT SYSTEM

A. H. ABRAMIAN, A. V. ARUSTAMIAN

The dependence of the photochemical activity of isolated chloroplasts PCA of leaves on the function of root system of plants has been studied. The regular fall of PCA of chloroplasts of leaves under the removal of root system and its intensification at the increase of root maintenance of leaves is established. The positive effect of the bleeding sap of roots or the PCA of leaves has also been shown.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Беликов П. С., Молофеев В. М. Изв. ТСХА, 1, 1968.
2. Гавриленко В. Ф., Лодыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. М., 1975.
3. Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969.
4. Лапина Л. П., Бекмухамедова С. А. Физиол. раст., 16, вып. 4, 638—642, 1969.
5. Малафеев В. М., Авакимова Л. Г. Изв. ТСХА, 2, 1962.
6. Сабинин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. IX Тимирязевские чтения АН СССР, 1948. М.—Л., 1949.
7. Сытник К. М. Физиолого-биохимические основы роста растений. Киев, 1966.