

РОЛЬ СТЕБЛЕВОГО ХЛОРОФИЛЛА В ПЕРЕДВИЖЕНИИ ВОДЫ ПО КСИЛЕМЕ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

В. О. КАЗАРЯН, А. С. ОГАНЯН

Институт ботаники АН Армянской ССР, Ереван

Институт агрохимических проблем и гидрологии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — Исследовано влияние внутритканевого хлорофилла стебля некоторых травянистых растений на транспорт воды по ксилеме. Показано, что в результате фотосинтеза зеленых пластид в условиях света ткани стебля обогащаются кислородом, который, уславливая дыхание живых клеток ксилемы, ускоряет транспорт воды.

Բնօրինակը — Իսսledությունը վերաբերում է որոշ տեսիսի ծաղկավորող բույսերի կողմից իրենց ծաղկավորող ստեղծած կլորոփիլի ազդեցությանը ջրի տեղաշարժման վրա: Երևում է, որ արոմիտիզի արդյունքում կլորոփիլի կանաչ սյուսաստիղիկների ֆոտոսինթեզի շնորհիվ տեղանքում կուտակվում է օքսիգեն, որը սովորաբար արագացնում է ջրի տեղաշարժը:

Abstract — The influence of stalk intratissue chlorophyll of some grasses on the transport of water over xylem has been studied. It has been shown that in the result of photosynthesis on green plastids the tissues of stalk are dressed with oxygen under conditions of light, which rises the breathing intensity of living cells, speeds up the transport of water.

Ключевые слова: растения травянистые, хлорофилл, ксилема, транспорт воды, дыхание.

В фитофизиологической литературе с давних пор обсуждается вопрос о значении стеблевого хлорофилла в жизнедеятельности растений. Лишь в последние десятилетия выявлена его основная роль, заключающаяся в ассимиляции внутритканевой и поступающей через устьица или чечевички атмосферной углекислоты для обогащения кислородом стеблевых тканей, в первую очередь флоэмы, и обеспечения их активного дыхания [4—7, 10 и др.].

Среди стеблевых тканей наиболее интенсивным дыханием отличаются флоэма [8] и ксилема [11], которым необходимо много энергии для активации дальнего транспорта. Именно этим обусловлено высокое содержание нуклеотидов во флоэме и живых клетках ксилемы, имеющих исключительно важное значение для повышенного обмена веществ в клетках и аккумуляции энергии [9].

Высокое содержание кислорода в зоне проводящих элементов травянистых, как показали специальные опыты [5], существенно ускоряет транспорт ассимилятов по флоэме. По всей вероятности, кислород должен стимулировать и передвижение воды по сосудам ксилемы, благодаря ее непосредственному включению в процесс дыхания живых клеток указанной ткани [2]. Для экспериментального подтверждения этого предположения нами в 1984—1985 гг. были предприняты специальные исследования, результаты которых излагаются ниже.

Материал и методика. Объектом опытов служили молодые вегетирующие растения подсолнечника сорта Аврора, кукурузы сорта ВПР-156, паслена дольчатого (*Solanum laciniatum* L.). Растения выращивали как в 5-литровых пазухах с содовой почвой, так и в условиях открытой гравийной гидропоники на питательной смеси растворами* (1 кг на 1000 л воды) с микроэлементами [1].

Водопроводимость стеблевых отрезков опытных растений определяли с помощью аппарата, имитирующего корневое дыхание, который был сконструирован в лаборатории физиологии и анатомии растений Института ботаники АН АрмССР (рис 1).

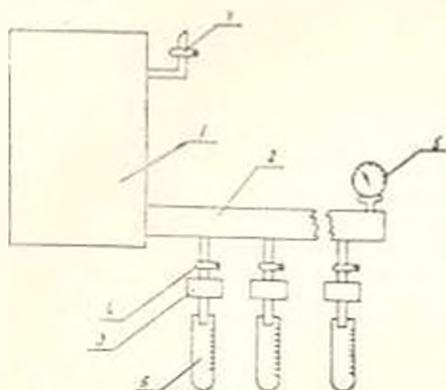


Рис 1. Схематическое изображение аппарата для определения водопроводимости сосудов ксилемы стеблевых отрезков растений

Аппарат состоит из следующих основных частей: 1—емкости для воды, 2—распределителя с 8 отводами, 3—держателей черешков, 4—кранов, 5—манометра, 6—градуированных пробирок и 7—края со штуцером для заправки воды. Держатель устроен так, чтобы при установке стеблей или черешков происходило надежное уплотнение, обеспечивающее прохождение воды исключительно через ксилемные сосуды. С этой целью шайба держателя сделана разъемной. Он состоит из втулки с наружной резьбой и накладной гайки с внутренней резьбой, заканчивающихся штуцером для градуированных пробирок. Внутри втулки устанавливается мягкая резиновая шайба с осевым отверстием, по величине близким к диаметру стебля или черешка. При затягивании накладной гайки резиновые шайбы плотно облегают черешок, обеспечивая надежное уплотнение. Через краник (7) емкость заправляется водой. В держателе вставляются отрезки стеблей, и накладная гайка затягивается легким усилием руки. После установки градуированных пробирок открываются краники (4) и засекается время. По истечении выбранного времени краники закрываются и производится замер жидкости в восьми пробирках. Для большей достоверности опыт производится многократно.

Количественное соотношение внутриклеточных газов в стеблевых отрезках определяли с помощью ртутного газоанализатора Казарьян [3]. Отрезки стеблей брали с одного и того же пруса.

Повторность опытов пяти-, шестнадцатая, данные обработаны статистически.

Результаты и обсуждение. На основании установленного положения об активном влиянии света на транспорт ассимилятов в стеблях

* Растворим—комплексное удобрение, аналог голландского удобрения кристаллина.

растений [5] мы допускаем, что в условиях освещения должен изменяться внутритканевой газовый состав в сторону увеличения содержания кислорода. В результате этого должно ускоряться и передвижение воды по стеблю и, следовательно, активироваться транспирация.

Для подтверждения этого предположения в первом опыте нижние зоны стеблей подсолнечника и кукурузы длиной 50—60 см очищали от листьев и выдерживали в условиях темноты (стебли заворачивали в светонепроницаемую бумагу) и света в течение 17 и 30 дней для получения разницы в содержании хлорофилла в стеблевых тканях.

По истечении указанных сроков небольшие отрезки стеблей из нижней зоны световой и темновой группы растений быстро переносили в камеру внутритканевого газоанализатора и в них определяли содержание кислорода и двуокиси углерода (табл. 1).

Таблица 1. Изменение O_2/CO_2 в стеблевых отрезках в зависимости от влияния света или темноты

Объекты	Условия опыта	Содержание хлорофилла, мг г сырой массы	Содержание, %		Отношение O_2/CO_2
			O_2	CO_2	
Подсолнечник	Свет 30 дней	0.126 ± 0.010	24.0 ± 0.5	16.3 ± 0.4	1.5
	Темнота 30 дней	0.054 ± 0.008	20.2 ± 1.7	29.0 ± 0.5	1.0
Кукуруза	Свет 17 дней	0.363 ± 0.018	29.8 ± 1.3	6.9 ± 1.0	4.3
	Темнота 17 дней	0.071 ± 0.022	16.6 ± 0.8	15.4 ± 1.1	1.0

Как следует из приведенных данных, при выдерживании стеблей контрольных растений на свету 17 и 30 дней существенно повышается содержание хлорофилла в стеблевых тканях. Отрезки стебля подсолнечника содержали в 1.5, а кукурузы—в 5.1 раза больше хлорофилла, чем в темноте. В соответствии с этим имели место значительные сдвиги в составе внутритканевых газов, на свету содержание кислорода (выделенного в процессе фотосинтеза хлорофиллоносными тканями стеблей) оказалось выше—у подсолнечника в 1,2, у кукурузы—в 1.7 раза.

Выявление разницы в составе внутритканевых газов в стеблях опытных растений позволило предположить, что в зависимости от содержания кислорода и, следовательно, интенсивности дыхания живых клеток клетки должны изменяться как скорость подачи воды из корней к листьям, так и интенсивность транспирации последних.

Для подкрепления этого предположения в следующем опыте были взяты растения подсолнечника, выращенные в вазонах. Кроме контрольного имелись два опытных варианта. В первом варианте нижнюю, лишенную листьев зону (длиной 60 см) стебля закрывали светонепроницаемой бумагой для исключения фотосинтеза хлорофиллоносных тканей, во втором—эту зону стебля плотно обертывали прозрачным пластиком для исключения газообмена через устьичные щели эпидермиса. 10 дней растения оставляли в таком состоянии для получения разницы в содержании хлорофилла в стеблевых тканях. Затем, взвесив

растения вместе с вазонами, их поливали одинаковым количеством воды и во избежание ее испарения вазоны покрывали тонким слоем парафина. Спустя 5 ч растения снова взвешивали, определяли количество транспирированной воды с единицы листовой поверхности (рис. 2).

Как видно из рис. 2, наиболее активно испарение осуществлялось растениями I группы, нижняя зона стеблей которых находилась на свету. Слабее всего транспирировали растения III группы, нижняя зона стеблей которых находилась в темноте и была лишена возможности фотосинтеза.

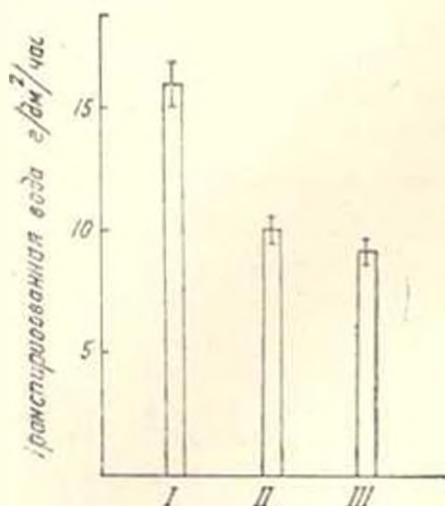


Рис. 2.

Рис. 2. Количество транспирированной воды опытных групп подсолнечника: I—контрольные растения, II—растения нижней зоны стеблей, которые были обернуты светонепроницаемой бумагой; III—растения нижней зоны стеблей, которые были плотно обернуты прозрачным пластырем.

Эти данные дали основание для предварительного заключения о том, что наличие хлорофилла в стеблевых тканях и ассимиляция ими двуокиси углерода на свету приводит к активации дыхания жи-

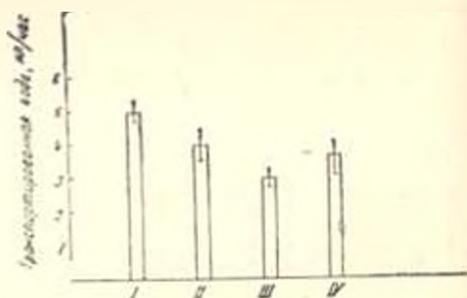


Рис. 3.

Рис. 3. Количество воды, проходящей через сосуды ксилемы стеблевых отрезков (водопроводимость) подсолнечника I, II, III и IV—группы подопытных растений, с которых были взяты стеблевые отрезки.

вых клеток ксилемы и, таким образом, к усилению подачи воды из корней к листьям. Для проверки этого предположения был поставлен другой опыт.

Были взяты также 2 группы растений подсолнечника, нижняя зона стеблей которых, как и в предыдущем опыте, находилась на свету или в темноте в течение 15 дней. Перед определением водопроводимости сосудов ксилемы стеблевых отрезков часть контрольных стеблей закрывали светонепроницаемой бумагой, а часть опытных оставляли на свету также 4 часа. Таким образом опыт имел следующие варианты: I—световая группа (контроль); II—световая группа отрезков стеблей, которые находились в темноте 4 ч; III—темновая группа (контроль); IV—темновая группа отрезков стеблей, которые находились 4 ч на свету. Затем у этих стеблевых отрезков (длиной 7 см) определяли водопроницаемость (рис. 3).

Как показывают результаты опыта, водопроводимость стеблей, находившихся в течение 15 дней в условиях света, была в 1,7 раза выше

аналогичного показателя стеблей, находившихся столько же дней в темноте.

Выявлены некоторые различия также у двух других групп растений, стеблевые отрезки которых перед определением водопроводимости 4 ч находились в условиях света или темноты. Даже такие небольшие экспозиции оказались достаточными для изменения газового состава стеблевых тканей, в результате чего изменилась активность работы клеточных сосудов.

Эти данные по сути дела показывают, что водопроводимость клетки определяется главным образом интенсивностью дыхания живых клеток, благодаря чему повышается и их функциональная активность (транспорт жидкости). Это положение было подтверждено в следующем опыте, проведенном на стеблях подсолнечника и паслена дольчатого.

С предварительно дефолированных стеблей опытных растений срезали небольшие отрезки, часть которых морфологически нижним концом погружали в воду, а другую часть—в раствор ПХМБ-На (5×10^{-3} М) на 45 мин для ингибирования дыхания клетки. После этого определяли водопроводимость стеблевых отрезков в течение 1 ч (рис. 4).

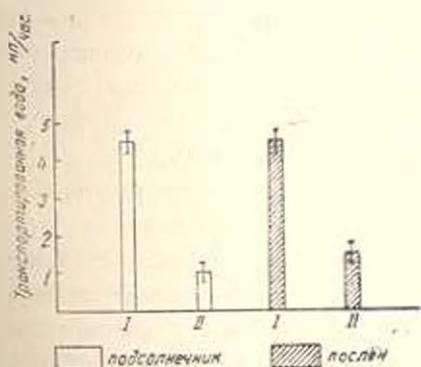


Рис. 4. Водопроводимость стеблевых отрезков подсолнечника в зависимости от влияния дыхательного ингибитора ПХМБ-На I—контроль; II—подверженные воздействию дыхательного ингибитора.

Как видно из приведенной диаграммы, разница в водопроводимости этих двух групп растений составляла 2,5—5,1 раза. Проявилось ингибирующее влияние раствора ПХМБ-На на дыхание живых клеток клетки и, следовательно, на их функциональную активность. Подтверждением этого вывода могут явиться результаты последнего опыта, в котором дефолированные стебли подсолнечника по группам были помещены на 24 ч в отдельные большие сосуды, наполненные в одном случае азотом, в другом—кислородом, в третьем—атмосферным воздухом (контроль). Сосуд, который был наполнен азотом, был перенесен в темноту для исключения фотосинтеза и выделения кислорода зелеными пластидами стебля. По истечении 24 ч с этих стеблей были взяты большие отрезки, у которых измеряли водопроводимость (табл. 2).

Как показывают полученные данные (табл. 2), водопроводимость всех групп растений заметно различается. Активность этого процесса в стеблевых отрезках, находившихся в кислороде, в 1,6 раза превышает таковую стеблей, выдержанных в азотной среде.

Таблица 2. Водопроницаемость сосудов стеблевых отрезков подсолнечника в зависимости от их предварительного (24-часового) выдерживания в условиях различной газовой среды

Варианты опыта	Количество транспортированной воды, мл	
	за 40 мин	за 80 мин
Растения в азотной среде	1.7±0.2	3.3±0.2
Растения в кислородной среде	2.8±0.4	4.7±0.4
Растения контрольные	3.2±0.3	5.1±0.8

Наиболее энергичную водопроницаемость имели контрольные стебельки, что обусловлено фотосинтетической деятельностью внутриклеточных зеленых пластинок, выделяющих кислород, который непосредственно включается в процесс дыхания живых клеток ксилемы.

Резюмируя вышесказанное, мы приходим к выводу, что роль стеблевого хлорофилла в транспорте воды по сосудам ксилемы, безусловно, существенна. Активно фотосинтезируя на свету, стеблевой хлорофилл обогащает ткани кислородом, повышающим интенсивность дыхания и жизнедеятельность живых клеток ксилемы, ответственных за дальний транспорт. Для передвижения жидкостей по ксилеме безразлична также окружающая растение газовая среда, обеспечивающая, с одной стороны, внутриклеточную фотосинтез стебля, с другой—поступление через устьица или чечевички кислорода к клеткам ксилемы.

Высокое содержание хлорофилла в стеблевых тканях, равно как и локализацию его вокруг сосудов ксилемы, преимущественно у травянистых растений по сравнению с представителями других жизненных форм, следует рассматривать как выражение эволюционной подвижности, проявляющейся в активном снабжении надземных органов корневыми продуктами и интенсификации в результате этого жизнедеятельности растений в целом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гидропоника. Справочная книга по химизации сельского хозяйства (под ред. В. М. Борисова). М., 364, 1980.
2. Зялагов А. А. Физиолого-геоморфологический аспект транспорта воды по растению. 136, М., 1984.
3. Казарян В. О. Изв. АН АрмССР, естественные науки, 4, 71—84, 1946.
4. Казарян В. О. Тр. Всесоюзного научно-технического конф. по применению радиоактивных и стабильных изотопов и излучение в народном хозяйстве. 92—97, М., 1958.
5. Казарян В. О., Оганян А. С., Георкян Г. А. Физиол. раст., 13, 1, 637—642, 1986.
6. Кецавадзе Э. Н. Автореф. докт. дисс., 77, Тбилиси, 1975.
7. Курсанов А. Л. Бол. журн., 37, 5, 585—593, 1952.
8. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении 646, М., 1976.
9. Павлинова О. А. Физиол. раст., 12, 606—617, 1965.
10. Рихтер А. А., Сухорукова К. Т., Остапенко Л. А. Докл. АН СССР, 16, 7, 329—331, 1945.
11. Ziegler H. Über die Afmung und den Stofftransport in den isolierten Leitbündeln der Bläststiele von *Meracleum munit-gazianum* Samml. et Lev. Planta, 51, 186—200, 1958.