

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. О. Казарян и Г. Г. Габриелян

О роли феллодермы в передвижении пластических
веществ у растений

(Представлено Г. Х. Бунятыном 28. XI. 1956)

Внимание исследователей с давних пор привлекало наличие хлорофилла в стеблях непосредственно под эпидермой и пробковой тканью, в глубоко залегающих паренхимных клетках, сердцевинных лучах, в камбии, даже в сердцевине. Зеленые пластиды встречаются и в нераспустившихся лепестках, зародышах и эндосперме семян и плодах (1-6). По мнению Денеке (7) хлорофилл паренхимных клеток древесины и сердцевины является „неассимилирующим“, в то время как пластиды, находящиеся в коровой паренхиме, участвуют в ассимиляции. М. Н. Моисеева (8) приписывает этим хлоропластам способность как накапливать и передавать питательные вещества в сосуды, так и синтезировать ростовые вещества. Другие авторы (9) предполагают, что они участвуют в гидролизе крахмала и передаче его семенам. В противоположность этим взглядам Е. П. Гюббенет (2) считает, что хлорофилл стеблей является запасным веществом. А. А. Рихтер и др. (9), проводя опыты со стеблями подсолнечника, установили весьма слабое проникновение атмосферной углекислоты в ткани стеблей. На основании этого они предполагали, что роль хлорофилла стебля заключается в ассимиляции внутритканевой углекислоты. А. Л. Курсанов (10) экспериментально установил, что хлорофилл, находящийся под кожицей молодых плодов, участвует в процессах ассимиляции углекислоты. В последующей работе (11) Курсанов и сотрудники, показывая использование почвенной углекислоты растением, основная часть которой поглощается зелеными пластидами стебля, высказывают предположение, что пластиды, ассимилируя углекислоту, поступающую через корни, снабжают клетки флоемы кислородом, необходимым для их дыхания. В отношении же хлорофилла незрелых плодов томата эти авторы (12) установили, что роль зеленых пластид состоит в ассимиляции избыточной внутритканевой углекислоты и продуцировании кислорода.

Наличие значительного количества хлорофилла в феллодерме разновозрастных ветвей древесно-кустарниковых форм несомненно связа-

но с выполнением присущей ей роли—фотосинтеза в стеблях. Однако тот факт, что эпидермальная ткань побегов и ветвей не формирует устьиц, уже свидетельствует о том, что основная функция феллодермы не связана с ассимиляцией атмосферной углекислоты, хотя незначительное количество углекислоты может проникать в феллодерму и через чечевички. Это обстоятельство уже подсказывает, что фотосинтетическая деятельность феллодермы должна быть связана в основном с использованием внутритканевой углекислоты.

Исходя из этого, можно предполагать, что источником углекислоты в данном случае является не корневая система, а клетки флоэмы, которым свойственно энергичное дыхание. С целью экспериментальной иллюстрации этого предположения нами был проведен ряд опытов в вегетационном сезоне 1955 г., некоторые из которых излагаются ниже.

В первой серии опытов мы произвели анализ внутритканевых газов черенков, зеленых стеблей георгины и листовых черенков шток-розы (*Althaea rosea*), предварительно выдержанных 16 и 24 часа в условиях темноты и света. Срезывая стебельные черенки, мы сразу покрывали их тонким слоем густой смазки из вазелина, парафина и резинового клея с целью полной изоляции стебля от атмосферного воздуха как через эпидермис, так и через срезанные концы.

По истечении этого срока стебельные черенки были перенесены в вакуумную камеру внутритканевого газанализатора, сконструированного нами (13), и после выкачивания внутритканевых газов производилось определение процентного соотношения CO_2 и O_2 в них.

Таблица 1

Количественное изменение кислорода и углекислоты в стеблевых тканях георгины и листовых черенках шток-розы, выдержанных 8 часов в условиях темноты и света

Объекты анализа	Условия опыта	Колич. внутритканевого газа в мл	Продолжительность светового или темного воздействия в ч.	Количество внутритканевой углекислоты и кислорода в ‰		Соотношение углекислоты к кислороду
				углекислота	кислород	
Георгина—стебель	свет	2,9	16	12,41	17,93	0,69
	темнота	2,9	16	20,68	10,34	2
Шток-роза—листовой черенок	свет	2,9	24	12,41	15,86	0,74
	темнота	2,9	24	22,05	5,5	4

Сопоставляя приведенные цифровые данные, полученные в опытах с листовыми и стеблевыми черенками в связи с воздействием темноты и света, мы убеждаемся, что, в действительности, в световых условиях в зеленых тканях стеблей и листовых черенках количество кислорода значительно увеличивается за счет убыли углекислоты. В условиях же темноты, наоборот, увеличивается углекислота за

счет уменьшения кислорода. Такое изменение количественного соотношения углекислоты и кислорода можно объяснить лишь деятельностью феллодермы, основная функция которой заключается в ассимиляции углекислоты и выделении кислорода.

Этот вывод подтверждается в следующих опытах, где применением радиоактивной углекислоты и гликокола удалось иллюстрировать эту роль феллодермы. При этом сначала мы попытались выяснить вопрос о том, который из двух источников углекислоты (атмосферный или внутритканевый) является основным для ассимиляционной деятельности феллодермы? С этой целью нами были взяты небольшие зеленые стебельки двулетних побегов ивы, ясеня и клена американского. В одном случае, раскрывая наружную поверхность феллодермы, удаляли эпидермис и пробковую ткань; в другом случае, удаляя флоему, вскрывали внутреннюю поверхность. В качестве контроля были взяты неповрежденные черенки. Затем все образцы были помещены в светонепроницаемую камеру с $C^{14}O_2$, и оставлены в условиях света в течение двух часов. После этого определялась радиоактивность феллодермы (табл. 2).

Таблица 2

Интенсивность поглощения $C^{14}O_2$ клетками феллодермы стеблей в зависимости от наличия или удаления примыкающих к ней тканей

Название объекта	Радиоактивность феллодермы в имп/мин на 1 см кв пл.					
	контр. (стебель) без поврежден.	стебель без эпидермиса и пробковой ткани	кора стебля с эпидермисом пробковой ткани, феллодермы и флоемы	кора стебля без флоемы (эпидермис, пробковая ткань, феллодерма)	феллодерма и флоема	феллодерма
Ива	6,5	135	34	282	233	426
Ясень	6	35	29	37	246	495
Клен	28	55	138	228	303	619

Данные табл. 2 наглядно показывают, что в качестве основного источника для фотосинтеза клетки феллодермы используют не атмосферную углекислоту, а внутритканевую. Это видно из того, что при снятии эпидермальной и пробковой ткани, феллодерма поглощает весьма незначительное количество радиоактивного $C^{14}O_2$. Она энергичнее ассимилирует $C^{14}O_2$ с внутренней поверхностью, как при наличии флоемы, так и при удалении последней. В этом случае флоема как бы препятствует проникновению окружающего $C^{14}O_2$ в клетки феллодермы. Это обстоятельство уже свидетельствует об эволюционной приспособленности феллодермы к поглощению внутритканевой углекислоты со стороны клеток флоемы, которые, как видно, являются источником углекислоты.

Полученные данные хотя показывают наличия процесса ассимиляции

внутриканевой углекислоты, но наглядно не подтверждают, что последняя выделяется именно клетками флоемы. Это обстоятельство было показано в следующем опыте, проведенном с побегами грецкого ореха. На этот раз небольшие черенки стебля длиной 5 см были разделены на тонкие пластинки в продольном направлении, так что вместе с неповрежденной корой с внутренней стороны сохранился тоненький слой древесины. Морфологические нижние концы взятых черенков очищались от феллодермы и древесины. Флоема с паренхимными клетками коры оставлялась. Затем черенки погружались в раствор радиоактивного гликокола морфологическим нижним концом, выдерживались в нем по соответствующим группам 120 и 15 мин. После этого они были разделены на 2 варианта. Один вариант был оставлен в условиях света, другой — в условиях темноты на 24 часа. По истечении этого срока с подопытных черенков была снята феллодерма и определена ее радиоактивность. Проводя этот опыт, мы предполагали, что клетки флоемы, будучи обогащены гликоколом, должны проявлять интенсивное дыхание, и выделенная при дезаминировании радиоактивная углекислота в условиях света должна ассимилироваться клетками феллодермы, в условиях же темноты она должна поступать во внешний воздух, в связи с исключением фотосинтеза.

Приведенные в табл. 3 данные анализов подтвердили это предположение.

Выделенная в условиях света при дыхании клетками флоемы углекислота в основном была поглощена ассимилирующими клетками

Таблица 3

Переход выделенной флоемой при дезаминировании $C^{14}O_2$ в клетки феллодермы ореха грецкого в зависимости от условий освещения

Продолжительность радиоактивного гликокола	Условия опыта	Радиоактивность феллодермы в имп/мин. на 1 г. сух. вещества	Во сколько раз превышает радиоактивность феллодермы, получившей свет по сравнению с темновым вариантом
120 мин.	свет	528	24
	темнота	22	—
15 мин.	свет	87	23,25
	темнота	3,7	—

феллодермы, в то время как аналогичные клетки темнового варианта в результате отсутствия света не имели этой возможности. Этим самым доказывается, что основным источником углекислоты для ассимиляционной деятельности феллодермы является выделяемый при дыхании флоемы углекислый газ.

Этот опыт, как уже косвенно упомянуто, одновременно показывает, что гликокол, поступая в клетки флоемы, дезаминируется там,

используясь в качестве дыхательного материала, выделяя радиоактивную углекислоту.

Не останавливаясь на других опытах, давших сходные результаты, и считая убедительными приведенные данные, иллюстрирующие роль феллодермы как органа ассимилирующего внутритканевую углекислоту, мы теперь можем более или менее ясно обрисовать роль этой ткани в процессах передвижения пластических веществ через флоему.

Согласно данным Курсанова и сотрудников (15, 16), а также нашим (17), передвижение ассимилятов в растениях осуществляется в результате интенсивного дыхания флоемы. При исключении доступа кислорода к клеткам этой ткани, они перестают выполнять эту весьма необходимую для растений функцию. Флоема, будучи расположена во внутренней части стебля, всегда нуждалась бы в углероде, если бы не находилась вблизи феллодермы, основной ролью которой является именно ассимиляция выделенной при дыхании клетками флоемы углекислоты и снабжение взамен кислородом.

На основании этих данных становится совершенно ясной необходимость существования зеленой ткани, расположенной под поверхностным слоем ветвей и старых побегов и стеблей древеснокустарниковых форм, часто доходящей до корневой шейки. У многих травянистых и кустарниковых форм эта ткань, богатая зелеными пластидами, окружает вплотную все сосудо-волоконистые пучки, непрерывно сопровождая их. Это и является основным фактором энергичного и непрерывного передвижения пластических веществ по этим путям.

Таким образом, все эти данные показывают, что флоема, осуществляя передвижение пластических веществ и в связи с этим проявляя интенсивное дыхание, выделяет вредный для живых тканей углекислый газ. Клетки же феллодермы, будучи богатыми хлорофиллом, ассимилируют этот газ и выделяют кислород для нормального функционирования как флоемных, так и других клеток стебля. Одновременно, в результате ассимиляции внутритканевой углекислоты синтезируются углеводы, восстанавливая тем самым тот убыток в пластических веществах, которые расходуются клетками флоемы в качестве дыхательного материала.

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР

Վ. Զ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ ԵՎ Գ. Գ. ԳԱԲՐԻԵԼՅԱՆ

**Բույսերի մեջ պլաստիկ նյութերի օարժման պրոցեսում
Ֆելոգերմալի դերի մասին**

Գիտնականներին շատ վաղուց է հետաքրքրել բույսերի ցողուններում կանաչ պիգմենտների ներկայությունը:

Դրանցից մի շարք հետազոտողներ այն կարծիքն են հայտնել, որ ցողունային բլորոֆիլը չի մասնակցում ածխաթթվի ասիմիլյացիային, այլ կատարում է ուլիչ ֆունկցիա: Նուրսանովը ցույց տալով հողից ածխաթթվի յուրացումը բույսերի կողմից, որի մի մասը յուրացվում է ցողունում, ենթադրում է, որ ցողունի կանաչ պլաստիդները կլանելով արմատներից բարձրացող ածխաթթուն փոխարեն արտադրում են թթվածին, որը ծախսվում է ֆլոեմայի բջիջների շնչառության պրոցեսում:

Անկասկած ցողունի կանաչ պլաստիդները նույն հիմնական ֆունկցիան են կատարում, ինչ տերևների բլորոֆիլը: Սակայն ցողունի էպիդերմիսի մոտ հերձանցքների բացակայությունը բերում է այն ենթադրության, որ ցողունի կանաչ պլաստիդները որպես ասիմիլյացիայի աղբյուր կարող են օգտագործել միայն ներհյուսվածքային ածխաթթուն, որը անջատվում է ֆլոեմայի, ինչպես և մյուս ցողունային բջիջների կողմից նրանց շնչառության ժամանակ:

Ըստ դրականության մեջ եղած տվյալների, ֆլոեմայի հիմնական ֆունկցիան պլաստիկ նյութերի տեղափոխումն է կապված նրա ինտենսիվ շնչառության հետ, որի համար անհրաժեշտ է թթվածին: Վերջինս պետք է որ մատակարարվի ֆլոեմայի բջիջների կողմից:

Կատարելով մի շարք փորձեր ծառային և խոտային բույսերի ցողունների հետ ցույց է տրվում, որ երբ ցողունային կտրոնները պահում ենք լույսի և մթության պայմաններում և ապա կատարում նրանց ներհյուսվածքային զազերի ծովալային անալիզը ստացվում են ոչ միանման տվյալներ: Այն ցողունները որոնք պտնվել են լույսի պայմաններում ավելի քիչ ածխաթթու զազ են պարունակում, քան մթության պայմաններում գտնվող ցողունները: Թթվածնի պարունակության տեսակետից ստացվում է հակառակ պատկերը: Այս փաստը ցույց է տալիս, որ լույսի պայմաններում ցողունների մեջ ընթանում է ածխաթթվի ասիմիլյացիայի, հետևաբար և թթվածնի արտադրման պրոցես, որը կապված է նրանց մեջ եղած կանաչ պլաստիդների կենսագործունեության հետ:

Մյուս փորձերում կիրառելով սաղիոակտիվ ածխաթթու և գլիկոկոլ ցույց է տրվում, որ իրոք ֆլոեմայի բջիջների շնչառության հետևանքով արտադրված սաղիոակտիվ ածխաթթուն լույսի պայմաններում ասիմիլյացվում է ֆելոդերմայի կանաչ պլաստիդների կողմից, մինչդեռ մթության պայմաններում այն չի անցնում պլաստիդներին:

Այս փորձերը հեղինակին բերում են այն եզրակացության, որ բույսերի ցողուններում եղած կանաչ պլաստիդները լույսի պայմաններում ասիմիլյացիայի են ենթարկում ֆլոեմայի բջիջների շնչառության ժամանակ արտադրված ածխաթթու զազը, փոխարենը այդ բջիջներին մատակարարելով թթվածին, նրանց շնչառության համար, առանց որի չի կարող իրականանալ պլաստիկ նյութերի շարժումը բույսերի մեջ:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- ¹ В. Г. Александров и М. И. Савченко, Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР, 1, 2, (1950).
- ² Е. П. Гюббенет, Растение и хлорофилл., Изд. АН СССР, (1951).
- ³ М. Н. Мусеева, ДАН СССР, 41, 9, (1945).
- ⁴ С. Я. Соколов, „Бот. журн.“, 38, 5, (1953).
- ⁵ К. Санио, Jahrb. Wissensch. Bot, 2, (1860).
- ⁶ В. О. Казарян и Э. С. Авунджян, ДАН СССР, 101, 1, (1955).
- ⁷ К. Денеке, Jnuyg. Diss, Bonn., (1880).
- ⁸ В. Г. Александров и О. Г. Александрова, „Бот. журн.“ 28, 6, (1943).
- ⁹ А. А. Рихтер, К. Т. Сухорукова и Л. А. Остапенко, ДАН СССР, 46, 9, (1945).
- ¹⁰ А. Л. Курсанов, Planta, 22, (1934).
- ¹¹ А. Л. Курсанов, Н. Н. Крюкова и Б. Б. Вартапетян, ДАН СССР, 85, 4, (1952).
- ¹² А. Л. Курсанов и Б. Б. Вартапетян, „Физиол. растений“, 3, 3 (1956).
- ¹³ В. О. Казарян, Изв. АН Армянской ССР, сер. биол. 22 (1946).
- ¹⁴ А. Л. Курсанов и М. В. Туркина, ДАН СССР, 94, 5 (1952).
- ¹⁵ А. Л. Курсанов, „Бот. журн.“ 37, 5 (1952).
- ¹⁶ А. Л. Курсанов, Применение изотопов в технике, биологии и сельском хозяйстве, Тр. АН СССР (1955).
- ¹⁷ В. О. Казарян, Н. Е. Закарян и Н. В. Балагезян, Изв. АН Армянской ССР, сер. биол. 9, 10, (1956).