

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Академик А. Л. КУРСАНОВ, М. В. ТУРКИНА и И. М. ДУБИНИНА

**ПРИМЕНЕНИЕ ИЗОТОПНОГО МЕТОДА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ
ДВИЖЕНИЯ САХАРОВ В РАСТЕНИИ**

Ранее выполненные исследования (1-5) привели нас к заключению, что передвижение органических веществ в растении не связано с механическим перетеканием растворов по ситовидным трубкам или со свободной диффузией растворенных веществ, как полагали прежде (6-8), а возникает в результате физиологической деятельности всего организма растения и прежде всего в результате напряженного и своеобразного обмена веществ проводящих клеток флоэмы. Руководствуясь этой точкой зрения, мы продолжали наши исследования, углубившись, с одной стороны, в изучение состава и обмена веществ сосудисто-волокнистых пучков, с другой же, стараясь найти способы для непосредственного наблюдения за движением органических соединений в проводящей системе.

В настоящем сообщении приводятся данные, характеризующие движение сахаров в сосудисто-волокнистых пучках сахарной свеклы, и описывается способ, позволяющий при помощи меченого углерода (C^{14}) непосредственно наблюдать за скоростью и направлением движения ассимилятов в растении.

Опыты проводились с растениями сахарной свеклы сорт Уладовка 752, которые выращивались в полевых условиях или в больших вазонах, наполненных землей. Начиная со второй половины августа и до конца сентября, т. е. в период наиболее интенсивного накопления сахарозы в корнях, мы извлекали из листовых черешков и из средних жилок сосудисто-волокнистые пучки, быстро фиксировали их сухим жаром или кипящим спиртом и анализировали на содержание сахарозы и редуцирующих сахаров. Производя такие определения в различные часы суток, мы надеялись этим путем установить состав и количество сахаров, движущихся из листьев в корень. Полученные результаты оказались, однако, несколько неожиданными, показав, что количество и относительный состав сахаров в проводящих путях почти не изменяются на протяжении суток, хотя в тот же период количество сахаров в листовых пластинках претерпевает значительные изменения. Результаты одного из таких опытов представлены на рис. 1.

Из рис. 1 видно, что в данном опыте, проводившемся уже осенью, в первой половине суток происходил отток сахаров из листовых пластинок; начиная же с 19 час. и до 7 час. утра следующего дня, несмотря на темный период, наблюдалось вновь накопление сахаров в листовых пластинках, что могло происходить лишь вследствие обратного движения сахаров из корня и черешков к листьям. Такие «колебательные» перемещения ассимилятов нередко наблюдаются у сахарной свеклы в конце вегетации первого года и свидетельствуют, повидимому, о завершении процесса сахаронакопления. Каковы бы ни были, впрочем, причины такого своеобразного перемещения сахаров, мы можем констатировать, что, несмотря на то, что за 24 часа через проводящую систему такого листа поток сахаров прошел сперва в одном, а затем в обратном на-

правлении, общее содержание сахаров в сосудисто-волокнистых пучках, а также и соотношение между сахарозой и моносахарами оставались все это время почти неизменными. Особенно устойчивым оказался при этом уровень простых сахаров (ϵ) сахароза же (δ) проявила небольшие коле-

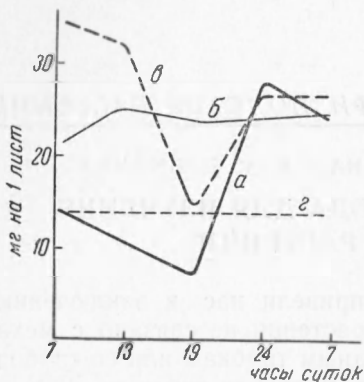


Рис. 1. Суточная динамика сахаров в мезофилле листовой пластинки и в проводящих путях черешка сахарной свеклы (сентябрь). *a, б* — сахароза; *в, г* — моносахара. *a, в* — листовые пластинки; *б, г* — проводящие пути

бания, далеко, однако, непропорциональные изменениям, происходящим в листовых пластинках. Вполне аналогичная картина наблюдалась нами и в других опытах, в которых, несмотря на различные по срокам и общим размерам передвижки ассимилятов, содержание сахаров в сосудисто-волокнистых пучках оставалось практически неизменным. Таким образом, эти данные показали, что для наблюдений за движением сахаров в растениях метод прямого анализа содержимого сосудисто-волокнистых пучков мало пригоден.

Поэтому в дальнейшей работе мы пользовались меченой сахарозой, полученной нами при подкормке листьев сахарной свеклы $C^{14}O_2$ и выделенной через несколько дней после этого из корней таких растений в кристаллическом виде. 1% раствор меченой сахарозы, радиоактивность которого соответствовала 8800 имп/мин на 1 мл, инфильтрировался прямо на растении в листовые пластинки 80-дневной сахарной свеклы, выращенной в больших вегетационных сосудах с землей. После инфильтрации листовые пластинки обмывались водой, и все растение, без расчленения на части, выставлялось на открытый воздух, где вследствие транспирации межклетники быстро освобождались от заполнявшей их воды. По истечении 5 мин. после инфильтрации и далее, с различными промежутками времени, с таких растений брались пробы листьев, из которых быстро извлекались сосудисто-волокнистые пучки, делившиеся по длине на 3 части, соответствующие средней жилке листовой пластинки верхней части листового черешка и основанию черешка. Такие пучки быстро растирались с небольшим количеством воды, полученная суспензия наносилась на диски и после высушивания испытывалась на радиоактивность в торцовом счетчике. Результаты одного из таких опытов представлены в табл. 1.

Из этих данных видно, что уже через 5 мин. после инфильтрации листовых пластинок меченой сахарозой изотоп явственно обнаруживается в проводящих путях, верхней части черешка, а через 15 мин. он достигает и основания черешков.

Так как длина листовых черешков составляла у этих растений в среднем 18 см, мы приходим к заключению, что скорость движения сахаров из листовых пластинок в корень составляет в этот период у

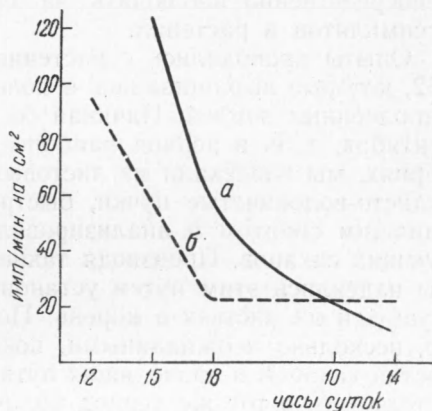


Рис. 2. Исчезновение C^{14} из листовых пластинок сахарной свеклы, инфильтрированных меченой сахарозой. *a* — опыт 5 IX; *б* — опыт 27 IX

сахарной свеклы около 70—80 см/час, благодаря чему продукты ассимиляции, образовавшиеся в листовых пластинках, уже через 15 мин. оказываются в корне. Такое движение во много раз превосходит допустимую скорость перетекания растворов по плазмодесмам ситовидных трубок, а тем более свободную диффузию веществ, что еще раз указывает на метаболический характер переноса молекул в проводящей системе.

Из той же табл. 1 видно, что в проводящих путях средней жилки листа количество меченого сахара продолжает нарастать до 30 мин., после чего «волна» его снова постепенно спадает, вероятно, вследствие ухода части инфильтрированного сахара из листовой пластинки. Аналогичная картина наблюдается и в

ниже расположенных участках пучков (в черешке) с той лишь разницей, что здесь, как и следовало ожидать, поток меченых сахаров проходит несколько позднее, обнаруживая свой максимум через 90 мин.

Попытки обнаружить в первые часы после инфильтрации изотоп в паренхиме листового черешка, окружающего сосудисто-волокнистые пучки, не привели к положительным результатам. Это указывало на то, что сахара движутся из листьев в корень строго по сосудисто-волокнистым пучкам и не выходят в сколько-нибудь заметных количествах в окружающие ткани черешка.

Сопоставляя все эти результаты с данными предыдущих опытов (см. рис. 1), мы приходим к заключению, что сахара быстро проходят по сосудисто-волокнистым пучкам из листьев в корень или обратно, но не изменяют общего уровня сахаров в проводящей системе. Такой вывод важен для дальнейшего выяснения природы движения веществ, так как он

показывает, что движение осуществляется в пучках не волнообразно, а основано скорее на принципе «проталкивания», при котором вещество приходит в движение одновременно по всей длине проводящей системы без нарушения постоянства и непрерывности градиента концентрации. Подобный вывод хорошо согласуется и с теоретическими расчетами П. Афанасьева (9).

Более длительные наблюдения за меченой сахарозой, инфильтрированной в листья сахарной свеклы, не отделенные от растения, показали, что окончание оттока наступает обычно лишь через 6 и более часов, о чем можно судить по падению радиоактивности листовых пластинок (см. рис. 2). При этом обращает на себя внимание тот факт, что в период продолжающегося роста корня и накопления сахарозы (опыт 5 IX) опустошение листьев происходит значительно более полно, чем в

Таблица 1

Движение сахаров, меченных C^{14} , по проводящим путям сахарной свеклы (концентрация изотопа дана в имп/мин на 100 мг свежего веса сосудисто-волокнистых пучков)

Участки проводящих путей	5 мин.	15 мин.	30 мин.	90 мин.	180 мин.
Средняя жилка	—	267	379	330	305
Верх черешка	80	144	159	224	162
Основание черешка	0	28	59	144	119

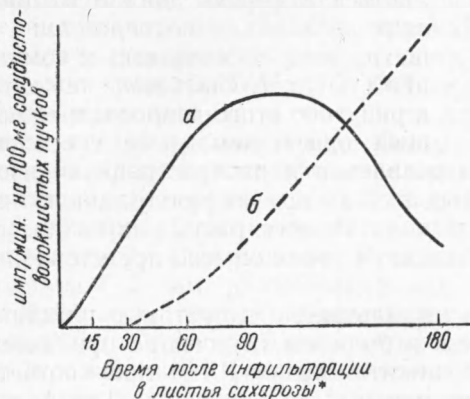


Рис. 3. Движение меченых сахаров, инфильтрированных в листовые пластинки, по проводящим путям черешков сахарной свеклы. а — на целом растении; б — в отдельных листьях

конце вегетации (опыт 27 IX), когда более 20% введенного сахара остается в листовых пластинках. Такой результат позволяет яснее понять физиологическую картину конца сахаронакопления у свекловицы.

Движение сахаров в свекловичном растении тесно связано не только с обменом веществ самих проводящих тканей (3), но и с деятельностью всего организма. В частности, отделение листьев от корня замедляет движение сахаров по проводящим путям листовых черешков (рис. 3 б), а удаление листовых пластинок еще более ослабляет этот процесс. Характерно также, что меченые сахара, движущиеся по сосудисто-волокнистым пучкам, не выделяются наружу при погружении черешков срезанными концами в воду, хотя при этом обычно наблюдается скопление изотопа у перерезанных концов (см. рис. 3).

Такой результат приводит к заключению, что сахара переносятся в растении не свободно текущим раствором, как думали прежде (7), а сохраняют при движении прочную связь с протоплазмой проводящих клеток, деятельность которых и определяет перемещение молекул в том или ином направлении.

Таблица 2

Сравнительная скорость движения по проводящим путям сахарной свеклы C^{14} при инфильтрации в листовые пластинки сахарозы* или смеси простых сахаров* (через 60 мин. после инфильтрации)

Участок проводящей ткани	Сахароза		Моносахара	
	Оп. 1	Оп. 2	Оп. 1	Оп. 2
Средняя жилка	932	555	319	367
Основание черешка	296	421	156	189

Вопрос о формах движущихся сахаров не может пока считаться решенным. В частности, широко распространенное мнение о том, что в сахарной свекле из листьев в корень движутся простые сахара, подвергается в последнее время серьезным сомнениям (10). Чтобы ближе подойти к решению этого вопроса, мы провели описанным выше способом

сравнительные определения скорости появления и распространения изотопа углерода в сосудисто-волокнистых пучках при инфильтрации в листовые пластинки равных по своей радиоактивности растворов сахарозы или смеси простых сахаров. Результаты двух таких опытов представлены в табл. 2.

Из данных табл. 2 видно, что при инфильтрации в листовую пластинку сахарозы C^{14} значительно быстрее и в большем количестве проникает и распространяется в сосудисто-волокнистых пучках, чем при соответствующем обогащении листа смесью меченых моносахаров. Такой результат показывает, что сахароза или, во всяком случае, какой-то легко образующийся из нее продукт более приспособлены к передвижению в растении, нежели свободная глюкоза и фруктоза. В пользу этого говорят и прямые определения сахаров (см. рис. 1), которые показали, что в сосудисто-волокнистых пучках свеклы сахароза значительно преобладает над монозами.

Эти факты необходимо иметь в виду при дальнейшем изучении механизма передвижения сахаров в растении, что потребует прямых определений природы движущихся компонентов.

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР

Поступило
29 X 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Курсанов, М. Запрометов, ДАН, 68, 1113 (1949). ² А. Курсанов, М. Запрометов, ДАН, 69, 89 (1949). ³ А. Курсанов, М. Туркина, ДАН, 84, 1073 (1952). ⁴ А. Курсанов, М. Туркина, ДАН, 85, 649 (1952). ⁵ А. Курсанов, Бот. журн., 37, 585 (1952). ⁶ O. Curtis, Ann. of Bot., 39, 583 (1925). ⁷ E. Münch, Die Stoffbewegungen in d. Pflanzen, Jena, 1930. ⁸ H. Dixon, Proc. Roy. Soc., ser. B, 125, 1 (1938). ⁹ П. Афанасьев, Усп. сов. биол., 34, 328 (1952). ¹⁰ А. Курсанов, О. Павлинова, Биохимия, 17, 446 (1952).