

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Академик А. Л. КУРСАНОВ и М. В. ТУРКИНА

К ВОПРОСУ О ФОРМАХ ПОДВИЖНЫХ САХАРОВ В ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЕ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

В настоящее время становится все более вероятным, что проводящие ткани растений являются активными участниками в процессе передвижения органических веществ и что именно в них осуществляются те биохимические процессы, которые обуславливают самое движение (1-4). Исходя из этого, мы наметили ряд исследований по обмену веществ проводящих тканей.

В настоящем сообщении приводятся данные, характеризующие углеводный состав и некоторые ферментные системы сосудисто-волокнистых пучков сахарной свеклы, главным образом в связи с вопросом о формах движущихся сахаров. Для выяснения отличительных особенностей сосудисто-волокнистых пучков мы производили параллельно с анализами проводящих путей на тех же растениях аналогичные исследования листовых пластинок и паренхимы листовых черешков после удаления из них проводящих путей.

Методом распределительной хроматографии на бумаге было прежде всего установлено, что во всех названных тканях простые сахара представлены глюкозой и фруктозой, а дисахара — сахарозой, которые в сумме составляют подавляющую часть углеводного запаса сахарной свеклы. Поэтому в дальнейшем главное внимание было сосредоточено на этой группе сахаров. Кроме того, в проводящих тканях было обнаружено и небольшое количество крахмала.

Для количественного определения сахаров сосудисто-волокнистые пучки извлекались из листовых черешков, быстро фиксировались кипящим 96% этанолом и повторно экстрагировались 82% этанолом при 80°. Спирт отгонялся в вакууме при 35°, и в остатке после разбавления его водой и очистки определялись по Бертрану редуцирующие сахара и сахароза (последняя после обработки части экстракта препаратом дрожжевой инвертазы). Аналогичным образом исследовались и другие ткани свекловичного растения. Определения, проводившиеся в августе 1951—

1952 гг., показали довольно сходные результаты, которые могут быть представлены следующими средними цифрами (см. табл. 1).

Как видно из табл. 1, общая концентрация сахаров в проводящих пу-

Таблица 1

Содержание сахаров в различных тканях свекловичного растения (в мг на 10 г свежего веса)

Ткани	Моносахара	Сахароза	Сумма сахаров	Крахмал
Листовая пластинка . .	55	23	78	19,8
Черешки (без проводящих путей)	280	18	298	—
Проводящие пути . . .	143	297	440	18,6
Корень	32	1038	1070	—

тях значительно, выше, чем в других тканях листа, а в корне в свою очередь выше, чем в проводящих путях. Это позволяет сделать заключение, что передвижение сахаров у сахарной свеклы из клеток листовой паренхимы в проводящую систему, а из этой последней в ткани корня совершается против градиента концентрации сахаров и, следовательно, не может рассматриваться как результат простой диффузии их.

Очевидно, что такое передвижение может быть осуществлено лишь в результате физиологической деятельности проводящей системы и должно сопровождаться значительной затратой энергии. Свойственное сосудисто-волокнистым пучкам интенсивное дыхание ⁽¹⁾ и их способность еще более активизировать этот процесс в присутствии сахарозы ⁽²⁾ показывают, что проводящая система растений хорошо приспособлена к несению подобного рода активной функции.

Сахара в проводящих путях существенно отличаются и по своему составу. Из табл. 1 видно, что среди сахаров в сосудисто-волокнистых пучках сахарной свеклы преобладает сахароза, в то время как в других частях листа значительно преобладают монозы. Это различие не учитывалось обычно прежними исследователями, которые на основании валового анализа листовых черешков сахарной свеклы приходили к выводу, что основными сахарами являются здесь монозы и что, следовательно, они и составляют подвижную форму углеводов этого растения ⁽⁵⁾. Преобладание сахарозы в проводящих путях является весьма характерным и устойчивым признаком свойственным сахарной свекле, так же как и многим другим растениям ^(6, 15).

Таблица 2

Содержание сахаров в различных тканях листа сахарной свеклы (в мг на 1 лист)

Ткани	‰ ткани в листе	Моносахара		Сахароза	
		в мг	в ‰ от суммы	в мг	в ‰ от суммы
Целый лист	100	175,5	100	50,2	100
Листовая пластинка	55,2	27,0	15,4	16,5	32,8
Черешок	34,4	136,7	77,8	10,1	21,4
Проводящие пути	10,4	11,8	6,8	23,6	45,8

Таким образом, по значительному преобладанию сахарозы углеводный состав сосудисто-волокнистых пучков сахарной свеклы скорее напоминает состав корня, нежели листовых пластинок. Картина распределения сахаров в различных тканях листа выступает нагляднее при пересчете этих величин на один лист (вместе с листовым черешком).

Из табл. 2 видно, что на долю проводящих путей в листе сахарной свеклы приходится лишь около 10% от общего веса листа. Однако несмотря на это, до 46% всей сахарозы листа сосредоточено именно здесь, что позволяет предполагать наличие избирательной абсорбции сахарозы сосудисто-волокнистыми пучками (табл. 2). В противоположность этому паренхима листового черешка является главным аккумулятором простых сахаров и концентрирует в себе более 76% их запаса в листе. Таким образом, ткани паренхимы черешка и пронизывающие их сосудисто-волокнистые пучки как бы противоположны по составу сахаров, что свидетельствует о строгой разграниченности их функций и специализированности обмена (см. табл. 1). Высокое содержание сахарозы в проводящей системе может объясняться или синтезом ее из моноз в проводящих клетках, или же избирательной абсорбцией сахарозы из ассимилирующих тканей.

Для того чтобы ближе разобраться в этом вопросе, мы поставили ряд дополнительных опытов, в которых подкармливали в течение 5 мин. листовые пластинки сахарной свеклы (без отделения их от растения) меченой углекислотой ($C^{14}O_2$). После этого листовые пластинки и сосу-

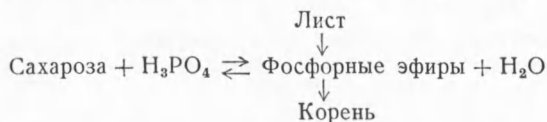
дисто-волокнистые пучки, извлеченные из черешков, подвергались исследованию на содержание радиоактивных сахаров. Для этого указанные ткани экстрагировались этанолом, экстракты очищались при помощи ионообменных смол (катионит СБС и анионит ММГ-1) и подвергались исследованию на сахара методом распределительной хроматографии на бумаге. Пятна, соответствующие сахарозе, глюкозе и фруктозе, экстрагировались 80% этанолом, экстракты выпаривались и испытывались на радиоактивность в торцовом счетчике.

Опыты показали, что после 5-минутной экспозиции на свету радиоактивный углерод обнаруживается в листовой пластинке сахарной свеклы, главным образом, в составе сахарозы (см. табл. 3), что позволяет считать сахарозу первым свободным сахаром, возникающим в процессе фотосинтеза в листьях сахарной свеклы. Простые же сахара, обычно преобладающие в листе, возникают, видимо, лишь вторично, в результате гидролитического расщепления сахарозы. Такой вывод согласуется и с представлениями Кальвина и Бэнсона (8), к которым они пришли на основании опытов с одноклеточными водорослями.

Из данных табл. 3 видно также, что через 5 мин. после начала фотосинтеза в сосудиisto-волокнистых пучках, извлеченных из черешка, уже обнаруживается значительное количество меченой сахарозы, в то время как радиоактивные монозы в этот период еще отсутствуют в проводящей системе. Эти данные, согласующиеся с нашими прежними опытами (3), дают возможность заключить, что сахароза или какой-то легко образующийся из нее продукт избирательно абсорбируются из мезофилла клетками проводящей ткани.

В результате этого значительная часть сахарозы, возникающей в процессе фотосинтеза, еще до того как она успеет инвертироваться в клетках листовой паренхимы, оказывается сконцентрированной в проводящих путях, по которым и совершается ее передвижение к корню. Такой вывод совпадает с результатами более ранних работ, вышедших из нашей лаборатории (2, 3), а равно и с выводами А. Оканенко (9) и А. Вильяма (7).

Если исходить из допущения, что передвижение органических веществ совершается в растениях, подобно передвижению минеральных веществ, в форме ионов, то нетрудно прийти к мысли, что подвижным компонентом в ситовидных трубках должна быть не сама сахароза, а ее фосфорный эфир или фосфорные эфиры простых сахаров, на которые она легко распадается и вновь образуется ферментативным путем (13):



В таком случае роль сахарозы в проводящих путях должна состоять не в передвижении, а в поддержании постоянства концентрации движущегося компонента, что может явиться важным условием, определяющим направление и скорость передвижения. Постоянное присутствие в сосудиisto-волокнистых пучках фосфорилированных сахаров, количество которых составляет по нашим наблюдениям у сахарной свеклы около 15 мг на 1 г сухого веса, делает такое допущение вполне вероятным.

Таблица 3

Содержание меченых сахаров в листовой пластинке и в сосудиisto-волокнистых пучках сахарной свеклы после 5-минутной подкормки C^{14}O_2 (в имп/мин на 1 г свежего веса)

Ткани	Глюкоза	Фруктоза	Сахароза
Листовая пластинка . . .	3100	6350	29600
Проводящие пути (из нижнего конца черешка) . .	Следы	Следы	993

Определения инвертазы* (по расщеплению сахарозы) крахмальной фосфорилазы (по синтезу амилозы из глюкозо-1-фосфата) и фосфатазы (по отщеплению неорганического фосфата от Na-глицерофосфата), проведенные нами в сосудисто-волокнистых пучках и других тканях листа, показали, что инвертаза проводящих путей мало активна по сравнению с инвертазой в черешках и особенно в листовых пластинках (табл. 4). Это сближает проводящие пути с корнем сахарной свеклы, который отличается, как известно, низкой активностью инвертазы⁽¹⁰⁾. Можно поэтому заключить, что в проводящих тканях условия для сохранения сахарозы в неинвертированном состоянии более благоприятны, чем в листовой паренхиме и в тканях черешка, и что, следовательно, основной путь превращения сахарозы в сосудисто-волокнистых пучках не является гидролитическим. В то же время фосфорилаза, ранее обнаруженная в корнях и в листьях сахарной свеклы⁽¹¹⁾, оказалась весьма активной и в проводящих путях (табл. 4), что характеризует эти последние как

Таблица 4

Активность некоторых ферментов в тканях листа сахарной свеклы (на 1 г свежего веса за 2 часа)

Ткани	Инвертаза (в мг глюкозы)	Фосфорилаза (в мг фосфора)	Фосфатаза (в мг фосфора)
Листовая пластинка	38,6	257	6600
Проводящие пути	7,4	231	7000
Листовые черешки	15,8	42	5000

ткани с интенсивным углеводно-фосфорным обменом.

Наконец, фосфатаза, действие которой может выражаться как в гидролитическом отщеплении фосфорной кислоты от фосфорных эфиров, так и в переносе остатков фосфата с одного органического акцептора на другой⁽¹²⁾, присутствует в проводящих путях в весьма активном состоянии и превосходит даже активность фосфатазы в листовых пластинках (табл. 4). На высокую ферментативную активность проводящих тканей некоторых древесных растений указывается и в работе В. Ф. Купревича⁽¹⁴⁾.

Таким образом, высокая активность фосфорилазы и фосфатазы в проводящих путях сахарной свеклы указывает на большие потенциальные возможности этих тканей осуществлять процессы фосфорилирования, дефосфорилирования, а также, вероятно, и трансферирования фосфорных остатков, что может иметь отношение как к чисто энергетической стороне деятельности этих тканей, так и к механизму передвижения сахаров, если последнее связано с ионным состоянием движущихся компонентов.

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

Поступило
8 II 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Л. Курсанов, М. В. Туркина, ДАН, 84, 1073 (1952). ² А. Л. Курсанов, М. В. Туркина, ДАН, 85, 649 (1952). ³ А. Л. Курсанов, М. В. Туркина, И. М. Дубинина, ДАН, 93, № 6, 1115 (1953). ⁴ М. В. Туркина, И. М. Дубинина, ДАН, 95, № 1, 199 (1954). ⁵ Н. Colin, Rev. gen. Botan., 23, 289, 321, 263 (1946). ⁶ T. Mason, E. Maskell, Ann. of Bot., 17, 167 (1928). ⁷ A. Wilham, Arch. de l'Inst. Bot. (Univers. de Liège, Belgique), 18, 1 (1948). ⁸ M. Calvin, A. Benson, Science, 109, 140 (1949). ⁹ А. Оканенко, Диссертация, Киев, 1946. ¹⁰ А. И. Опарин, Н. Н. Дьячков, Тр. ЦИНС, в. 1, 5 (1928). ¹¹ А. Л. Курсанов, О. А. Павлинова, Биохимия, 13, 378 (1948). ¹² B. Axelrod, J. Biol. Chem., 172, 1 (1948). ¹³ А. Л. Курсанов, Бот. журн., 37, 585 (1952). ¹⁴ В. Ф. Купревич, Бот. журн., 34, № 6 (1949). ¹⁵ H. Wanner, Ber. Schweiz. Bot. Ges., 63, 162 (1953).

* В определении активности ферментов принимала участие И. М. Дубинина.