

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. Н. ЖОЛКЕВИЧ

**ПРИМЕНЕНИЕ МЕЧЕНОГО УГЛЕРОДА В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ
ДЛЯ НАБЛЮДЕНИЙ ЗА ПЕРЕДВИЖЕНИЕМ АССИМИЛЯТОВ***(Представлено академиком А. Л. Курсановым 26 III 1954)*

Недавно А. Л. Курсановым и его сотрудниками ⁽²⁾ был разработан метод непосредственного наблюдения за движением ассимилятов с помощью меченого углерода. Применение изотопов для дальнейшего изучения движения органических веществ в растении представляется исключительно перспективным ⁽¹⁾.

В данном сообщении излагаются полученные при помощи радиоактивного углерода C^{14} результаты наблюдений за передвижением ассимилятов у пшеницы в полевых условиях *.

Опытным объектом служила яровая пшеница сорта Черноколоска остистая, листьям которой давалась подкормка меченой углекислотой $C^{14}O_2$. Затем определялось как скоро и в каком количестве ассимиляты, содержащие C^{14} , накапливаются в колосе.

Для полевых опытов с меченой углекислотой был изготовлен прибор (см. рис. 1), схему устройства которого предложил А. Л. Курсанов. Этот прибор, в рабочем состоянии герметически замкнутый, состоит из двух частей — камеры для листа А — цилиндрической стеклянной трубки длиной около 28 см и диаметром 1,8 см — и реакционного сосуда Б, представляющего двурогую колбу

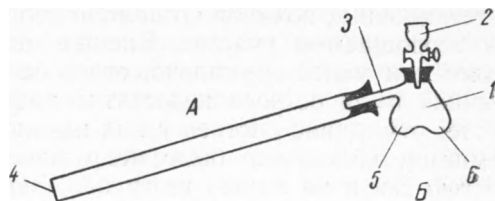


Рис. 1

1 объемом около 10 мл. В верхней части колбы имеется круглое отверстие диаметром 1,3 см, которое закрывается резиновой пробкой с вставленной в нее полусферической воронкой 2, снабженной крапом. Посредством удлиненного отростка 3 колба — через резиновую пробку — присоединяется к камере для листа. Лист вводится в камеру через отверстие 4. Он проходит между половинками разрезанной на две части корковой пробки. Поверхность пробки, соприкасающаяся с листом, покрывается пластилином. После того как лист введен в камеру, пробка плотно вставляется в отверстие 4, и щель в месте разреза пробки, а также край отверстия в месте соприкосновения пробки со стенкой камеры тщательно обмазываются пластилином. Общий объем прибора около 75 мл.

Углекислый газ получался следующим образом. В один из отростков 5 двурогой колбы помещалась навеска углекислого бария, взятая с таким

* Работа проводилась летом 1953 г. на Энгельской опытно-мелиоративной станции (Саратовская область) в составе руководимой проф. Н. С. Петинным экспедиции Института физиологии растений АН СССР, ставившей своей задачей изучение физиологических основ высокой продуктивности орошаемых культур.

расчетом, чтобы максимально возможная концентрация CO_2 , включая C^{14}O_2 , в приборе не превышала 3% по объему, а C^{14}O_2 составляло бы 0,1% от общего количества CO_2 (всего BaCO_3 20 мг, в том числе 2 мг $\text{BaC}^{14}\text{O}_3$ со степенью обогащения 3,48 мк на 1 г). В другой отросток б наливался 1 мл концентрированной молочной кислоты. Затем верхнее отверстие закрывалось. Путем осторожного встряхивания молочная кислота приводилась в соприкосновение с углекислым барьером. Начиналось постепенное выделение углекислого газа. В целях облегчения диффузии CO_2 камера закреплялась (при помощи металлического штатива с лапкой) в наклонном положении. По окончании 20-минутной экспозиции в реакционную колбу через воронку с краном вводилось 8 мл 30% раствора едкого калия — для поглощения оставшегося углекислого газа. Через 10 мин. лист освобождался из камеры. Для защиты от прямого солнечного света применялся экран. Благодаря этому подвядания листа, а также запотевания камеры не наблюдалось ни разу. Опыты проводились в утренние часы (8—10 часов).

Для суждения о ходе передвижения ассимилятов определялось содержание радиоактивного углерода как в колосьях, так и в самих листьях, получавших подкормку. Колосья срезались через определенные промежутки времени после «кормления» листьев (через 15 мин., 1, 3, 4, 24 час.). От каждого листа, получавшего C^{14}O_2 , брались две пробы: одна — сразу после окончания «кормления», другая — одновременно со взятием пробы колоса. Составлялись они из симметрично расположенных участков средней части листовой пластинки. Сопоставление этих двух проб дает представление о ходе освобождения листа от ассимилятов. Фиксировался опытный материал в сушильном шкафу при 115° в течение 15 мин., затем высушивался при 105° . Возможное при такого рода фиксации разрушение карбонатов не представляло опасности, поскольку нас интересовала судьба органических соединений, содержавших C^{14} . Перед растиранием материал увлажнялся. Полученная кашица наносилась на латунные диски, и препараты высушивались до постоянного веса. Радиоактивность определялась на торцовом счетчике.

Как обычно в весьма характерные для Заволжья засушливые годы, погода стояла исключительно жаркая, сухая. Засуха нарастала с каждым днем. Несмотря на такие неблагоприятные условия, проведение трех вегетационных поливов позволило собрать урожай 17 ц/га против 1,4 ц/га на неорошаемом участке. Внешне поливные растения, развивавшиеся более или менее нормально, очень сильно отличались от растений, страдавших из-за острого недостатка воды. Последние намного отстали в росте; отмирание листьев у них началось рано и проходило ускоренными темпами; колошение было недружное — у многих растений колос полностью так и не вышел из трубки. Зерно получилось щуплое. При столь резких различиях в размерах урожая и во внешнем облике поливной и неполивной пшеницы вполне законно было бы ожидать больших изменений также и в физиологической деятельности растений. Полученные данные подтверждают правильность такого предположения.

Как можно заключить из приведенных в табл. 1 результатов нескольких опытов, на поливном участке листья значительно быстрее и полнее освобождаются от образующихся из меченой углекислоты ассимилятов, чем при отсутствии поливов. Вместе с тем, накопление меченого углерода в колосе начинается у поливной пшеницы раньше и осуществляется интенсивнее, нежели у растений неполивных. Заметные количества C^{14} у поливной пшеницы, например, открываются в колосе через 3—4 часа после «кормления» листьев, тогда как при отсутствии орошения ткани колоса за это же время не обнаруживают никаких признаков радиоактивности.

Если считать, что связывание меченой углекислоты может в известной мере служить показателем ассимиляционной способности, то в таком слу-

чае можно также прийти к выводу, что листья орошаемой пшеницы не только лучше снабжают колос питательными веществами, но и более энергично образуют их в процессе фотосинтеза (см. табл. 1). Этот факт интересно сопоставить с давно уже установленным положением об ослаблении фотосинтеза при засухе (4-7).

Таблица 1

Передвижение радиоактивного углерода из листьев в колос в зависимости от условий водоснабжения

Фаза развития. Дата опыта	Ярус листа, получав- шего С ¹⁴ O ₂	Продолжительность опыта в часах	Вариант	Содержание С ¹⁴ в имп/мин., рассчитанное на сухой вес целого органа			Содержание С ¹⁴ в листе на 1 мг сух. веса имп/мин. сразу после окончания "кормления"	
				Л и с т				
				сразу после окончания "кормле- ния"	после окончания опыта	$\frac{д}{е}$		колос
а	б	в	г	д	е	ж	з	и
Цветение 18 июня	6	4	Неполивн. Поливн.	— —	— —	— —	0 189	— —
Цветение 19 июня	7	24	Неполивн. Поливн.	140 000 574 310	55 680 93 060	2,51 6,17	1 237 1 736	3 500 5 221
Формирование зерна 25 июня	7	3	Неполивн. Поливн.	30 400 651 420	30 000 456 940	1,01 1,42	0 95	760 5 922
Налив зерна 7 июля	8	24	Неполивн. Поливн.	284 600 1 178 210	139 480 386 430	2,04 3,05	1 280 56 425	7 115 10 711

Полученные данные позволяют наглядно охарактеризовать работу листа в зависимости от условий водоснабжения. Нетрудно заметить, что лист поливного растения работает гораздо эффективнее, чем лист растения, страдающего от засухи: его синтетическая способность выше, а освобождение от ассимилятов совершается значительно быстрее и полнее. Своевременное удаление продуктов ассимиляции, естественно, создает благоприятные предпосылки для беспрепятственного протекания фотосинтеза, устраняя опасность столь нежелательного «перекорма» листьев (4, 7-9). Эти особенности работы листа поливного растения составляют, бесспорно, один из решающих факторов обеспечения высокой продуктивности.

Освобождение листьев от ассимилятов зависит, конечно, не только от скорости передвижения, но и от интенсивности дыхания. В наших опытах, однако, листья неорошаемой пшеницы дышали энергичнее, чем листья поливных растений. Следовательно замедление освобождения листьев от ассимилятов при отсутствии поливов было связано именно с задержкой оттока.

Отмеченные различия в ходе передвижения продуктов фотосинтеза никак нельзя отнести за счет разницы в расстоянии, которое требовалось пройти ассимилятам от листа до колоса, так как это расстояние у поливной пшеницы оказалось в несколько раз большим, чем у неполивной.

Исходя из того представления, что передвижение веществ не связано с механическим перетеканием растворов по ситовидным трубкам или со свободной диффузией, а является результатом активной жизнедеятельности (2, 3, 12), причину названных различий следует искать в физиологических особенностях растений. Определенную роль должны также

играть изменения анатомической структуры: как известно, в условиях орошения увеличивается проводящая система, обеспечивающая движение ассимилятов — флоэма (⁶, ¹⁰, ¹¹).

В заключение отметим, что описанный метод сравнительно легко позволяет вести прямые наблюдения в полевых условиях за направлением движения ассимилятов — за их распределением и перераспределением в тканях и органах. Он дает, например, возможность выявить роль отдельных листьев в формировании урожая, установить изменения скорости и интенсивности передвижения ассимилятов в онтогенезе растения. С помощью данного метода можно охарактеризовать ассимиляционную способность, а также скорость освобождения листьев от продуктов фотосинтеза. Подобного рода несложный прием наблюдения может быть использован (после соответствующего видоизменения устройства камеры для листа применительно к особенностям различных растений) при изучении продуктивности сельскохозяйственных культур в зависимости от их сортовых особенностей и проводимых агротехнических мероприятий.

Автор приносит глубокую благодарность акад. А. Л. Курсанову и Н. П. Воскресенской за ценные советы при проведении данной работы.

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

Поступило
4 III 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Л. Курсанов, Вестн. АН СССР, № 12 (1953). ² А. Л. Курсанов, М. В. Туркина, И. М. Дубинина, ДАН, 93, № 6 (1953). ³ А. Л. Курсанов, Ботан. журн., 37, № 5 (1952). ⁴ Н. А. Максимов, Избр. работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. 1, Изд. АН СССР, 1952. ⁵ Н. С. Петин, ДАН, 18, № 1 (1938). ⁶ Н. С. Петин, Физислогия орошаемой яровой пшеницы. Диссертация, 1947. ⁷ С. В. Тагеева, Уч. зап. Саратовск. унив., 15, в. 6 (1941). ⁸ А. Л. Курсанов, Planta, 20, 535 (1933); *ibid.*, 22, 240 (1934). ⁹ С. П. Костычев, Физиология растений, 1, 1937. ¹⁰ Н. С. Петин, Г. А. Зак, ДАН, 18, № 1 (1938). ¹¹ Н. С. Петин, В. Л. Бровцына, Л. Д. Прусакова, Сборн. Орошение с.-х. культур в центр.-черноз. полосе РСФСР. № 1 (1952). ¹² Д. А. Сабинин, Минеральное питание растений, Изд. АН СССР, 1940.