

УДК 581.13

А.В. ВЕРЕТЕННИКОВ

Воронежская государственная лесотехническая академия

Веретенников Анатолий Васильевич родился в 1929 г., окончил Ленинградскую лесотехническую академию, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и физиологии растений Воронежской государственной лесотехнической академии. Имет более 150 научных трудов в области физиологии древесных растений, клеточной и генетической инженерии. Член международных организаций ИЮФРО и ФЕОФР.



ОТТОК ^{14}C -ФОТОАССИМИЛЯТОВ ИЗ СЕМЯДОЛЕЙ ВСХОДОВ ЯСЕНЯ ЗЕЛЕНОГО ПРИ РАЗЛИЧНОМ РЕЖИМЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Установлено, что наибольшее воздействие на транспорт и распределение фотоассимилятов оказывает голодание всходов ясеня по кальцию, магнию и азоту.

It is found out, that starvation of green ash sprouts in calcium, magnesium and nitrogen exerts the biggest effect on transport and distribution of photo-assimilators.

Известно, что отток фотоассимилятов и их распределение по растению, наряду с фотосинтезом, дыханием и почвенным питанием, в значительной степени определяет продуктивность и устойчивость растений к неблагоприятным внешним воздействиям. Несудивительно поэтому пристальное внимание ученых к выяснению механизма ближнего и дальнего транспорта ассимилятов, природе передвигающихся по флоэме веществ и их превращений и утилизации на различные процессы метаболизма и рост растений, в том числе древесных [6, 7, 9, 10, 13 и др.].

На травянистых растениях показано, что исключение из питательного раствора азота и особенно калия вело к задержке оттока продуктов фотосинтеза [2, 3, 5, 9 и др.]. По данным Т.Ф. Андреевой и В.М. Персанова [1], недостаток фосфора первоначально сказывался на направленности транспорта фотоассимилятов, а затем и на его количественной стороне. Другие авторы дают иную интерпретацию воздействия азотного и фосфорного голодания на транспорт и распределение продуктов фотосинтетической деятельности растений [7, 12 и др.].

В связи с изложенным важно было исследовать влияние условий минерального питания на отток и распределение фотоассимилятов у древесных растений с гипокотиллярным прорастанием на герминальном наиболее критическом этапе их жизни.

Наши исследования* проведены на всходах ясеня зеленого в лабораторных условиях. Семена этой древесной породы эндосперм содержащие и имеют тонкие схожие с листом семядоли. Прорастание семян надземное гипокотиллярное. Растения выращивали в песчаной культуре при температуре 22...24 °С, освещенности 7...10 клк и относительной влажности воздуха 44...47 %.

Опытные растения получали питательный раствор Кнопа половинной концентрации с добавлением всех абсолютно необходимых микроэлементов, контрольные – чистую воду. В другой серии опытов исключали из полной питательной смеси (ППС) тот или иной макроэлемент.

Транспорт и распределение фотоассимилятов исследовали радиометрическим методом с использованием $^{14}\text{CO}_2$ [5]. Освещенность в момент введения метки в семядоли была равна 16,2 клк, температура воздуха 25 °С. Для изучения лаг-периода в оттоке фотоассимилятов из семядолей всходов одну часть растений в количестве 10 экземпляров после 30-минутной экспозиции в смеси обычной и меченой углекислоты сразу же фиксировали кипящим этанолом, вторая и третья оставались при обычных условиях еще на 1 и 2 ч соответственно и только по истечении этого времени их фиксировали указанным способом. Корневую систему растений после аккуратного извлечения из песка покрывали смоченной в воде фильтровальной бумагой. Зафиксированный материал различных частей всходов высушивали при температуре 60 °С, растирали в специальном боксе. После этого навески радиоактивных порошков помещали под торцовый счетчик радиометрической установки УМФ-1500.

Исследования показали (табл. 1), что во всех случаях количество меченых продуктов фотосинтеза семядолей было большим у опытных растений, за исключением семядолей вне ассимиляционной камеры у 7-суточных всходов. Особенно сильная аттрагирующая способность проявилась у первичных и переходных листьев и эпикотиля в 3-недельном возрасте всходов, когда разница в активности опытных и контрольных растений в пользу первых составила 200...500 %. Отчетливый лаг-период наблюдался у семядолей контрольного варианта у недельных всходов. Проявление лаг-периода связано с менее выраженной аттрагирующей способностью различных частей всходов контрольного варианта в связи с ослаблением ростовых процессов. Подобная картина наблюдалась у древесных растений при воздействии других стрессов на рост [4, 11, 13 и др.]. Достаточно четкими были различия между сравниваемыми вариантами как сразу после введения семядолей в меченую углекислоту, так и через 2,5 ч.

* В экспериментальной работе принимала участие асп. Фам Тхи Ань Хонг.

Таблица 1

Возраст всходов, дн.	Часть всходов	Отток и распределение ^{14}C -фотоассимилятов, имп./мин на 1 мг сухой массы, при экспозиции, ч		
		0	1	2
7	Подкормленные семядоли	$214,45 \pm 5,87$	$137,62 \pm 4,62$	$129,43 \pm 5,79$
		$175,86 \pm 13,46$	$162,37 \pm 8,15$	$174,41 \pm 9,67$
	Семядоли вне камеры	$18,05 \pm 1,25$	$20,15 \pm 1,19$	$28,26 \pm 1,18$
		$30,56 \pm 1,39$	$34,93 \pm 2,82$	$36,85 \pm 1,32$
	Гипокотиль	$8,76 \pm 0,72$	$15,11 \pm 0,98$	$15,46 \pm 0,96$
		$5,58 \pm 0,74$	$14,34 \pm 0,97$	$17,97 \pm 0,86$
Корни	$4,32 \pm 0,74$	$6,73 \pm 0,84$	$15,48 \pm 1,22$	
21	Подкормленные семядоли	$3,81 \pm 0,79$	$6,59 \pm 0,59$	$9,88 \pm 0,61$
		$241,61 \pm 9,31$	$226,04 \pm 7,83$	$206,90 \pm 10,36$
	Семядоли вне камеры	$132,97 \pm 3,72$	$71,18 \pm 1,98$	$64,04 \pm 0,78$
		$26,03 \pm 0,43$	$35,04 \pm 0,95$	$38,00 \pm 1,13$
	Первичные листья	$9,24 \pm 0,68$	$12,38 \pm 1,29$	$15,87 \pm 0,54$
		$21,27 \pm 1,17$	$21,93 \pm 1,00$	$40,72 \pm 1,20$
	Эпикотиль	$9,32 \pm 0,58$	$11,60 \pm 0,15$	$19,50 \pm 0,71$
		$24,04 \pm 0,85$	$37,34 \pm 0,89$	$52,71 \pm 2,34$
	Гипокотиль	$4,50 \pm 0,95$	$5,53 \pm 0,97$	$11,24 \pm 1,20$
		$7,90 \pm 1,07$	$19,91 \pm 1,32$	$20,55 \pm 0,84$
	Корни	$3,70 \pm 0,29$	$9,59 \pm 0,66$	$11,81 \pm 0,80$
$4,04 \pm 0,28$		$7,18 \pm 0,59$	$8,45 \pm 0,48$	
42	Подкормленные семядоли	$3,64 \pm 0,81$	$4,73 \pm 0,73$	$5,74 \pm 0,79$
		$179,19 \pm 6,72$	$172,69 \pm 5,96$	$188,80 \pm 7,12$
	Семядоли вне камеры	$153,43 \pm 2,82$	$137,37 \pm 1,78$	$75,16 \pm 1,10$
		$23,65 \pm 0,62$	$33,32 \pm 0,87$	$34,13 \pm 1,45$
	Первичные листья	$16,83 \pm 1,03$	$17,51 \pm 1,68$	$20,38 \pm 0,82$
		$25,90 \pm 1,14$	$35,44 \pm 0,86$	$35,79 \pm 0,55$
	Переходные листья	$15,10 \pm 0,84$	$26,73 \pm 1,20$	$29,63 \pm 0,69$
		$15,69 \pm 1,33$	$26,72 \pm 0,72$	$31,07 \pm 0,98$
	Эпикотиль	$8,89 \pm 1,14$	$12,28 \pm 0,82$	$17,26 \pm 1,95$
		$12,40 \pm 0,39$	$15,34 \pm 0,58$	$16,41 \pm 0,59$
	Гипокотиль	$4,02 \pm 0,64$	$6,36 \pm 0,38$	$10,69 \pm 0,78$
		$5,74 \pm 0,76$	$9,92 \pm 0,16$	$15,36 \pm 0,83$
	Корни	$7,30 \pm 0,42$	$6,87 \pm 1,32$	$9,44 \pm 0,55$
		$5,43 \pm 0,38$	$8,71 \pm 0,22$	$9,04 \pm 0,73$
		$3,48 \pm 0,33$	$6,28 \pm 0,77$	$6,96 \pm 0,95$

Примечание. В числителе данные опыта; в знаменателе – контрольные.

Относительный отток из подкормленных $^{14}\text{CO}_2$ семядолей в каждом варианте отдельно, как правило, выше у контрольных растений в более старшем возрасте. Так, у 3-недельных всходов через 2,5 ч после введения метки в опытном варианте в корни оттекло 4,1, а в контрольном 8,9 %, в гипокотиль соответственно 9,8 и 18,2 %, в первичные ли-

стья 19,6 и 30,4 % и т.д. Это связано с «эффектом разбавления», ибо у опытных растений фитомасса различных частей была существенно больше, чем у контрольных.

Не менее существенно было получить информацию о воздействии недостатка того или иного элемента на транспорт и распределение меченых соединений (табл. 2). Даже относительная доля фотоассимилятов, оттекающих из семядолей всходов ясеня зеленого, при отсутствии в питательной среде отдельных макроэлементов во всех аттрагирующих частях оказалась значительно меньшей по сравнению с контролем. У 3-недельных всходов особенно сильное воздействие на отток оказал недостаток магния и кальция, у 6-недельных – кальция, азота и серы. Вопреки сложившемуся мнению [2, 3, 5, 9 и др.] голодание по калию оказало меньшее влияние. Возможно, это связано с особенностями структуры и функций донора фотоассимилятов, а именно зеленеющих на свету семядолей, по сравнению с настоящими листьями. Затруднительно пока объяснить и более мощное поглощение $^{14}\text{CO}_2$ всходами на питательном растворе без кальция. Отсутствие в среде того или иного макроэлемента вместе с замедлением притока фотоассимилятов в одну часть всхода стимулировало приток в другую. У 3-недельных всходов голодание по азоту стимулировало накопление меченых продуктов в корнях, а по сере – в гипокотылях всходов; у 6-недельных всходов это проявилось в исключении из питательной среды фосфора и калия, что способствовало большему притоку фотоассимилятов в эпикотиль сравнительно с вариантом полного набора макроэлементов.

Таблица 2

Часть всходов	Отток и распределение ^{14}C -фотоассимилятов, %						
	ППС	-N	-P	-K	-Ca	-Mg	-S
3-недельные всходы							
Подкормленные семядоли*	241,6	118,3	192,3	203,2	280,4	205,5	170,8
Первичные листья	8,8	13,7	10,6	14,0	7,1	6,7	6,6
Эпикотиль	9,9	3,0	3,6	5,7	5,0	9,4	5,9
Гипокотиль	3,3	3,3	3,3	2,5	3,0	0,8	4,5
Корни	1,7	3,3	1,5	1,1	1,1	1,0	1,0
6-недельные всходы							
Подкормленные семядоли*	179,2	131,9	133,2	178,1	261,6	125,8	151,2
Первичные листья	14,5	12,5	15,5	10,0	3,3	10,2	13,1
Переходные листья	8,7	6,6	7,1	6,6	6,0	5,9	7,0
Эпикотиль	6,9	5,5	9,9	7,3	3,2	5,9	2,4
Гипокотиль	3,2	2,3	4,0	2,7	2,6	4,4	1,7
Корни	3,0	1,8	2,5	3,0	1,1	2,3	1,6

* Показатели для подкормленных семядолей даны в единицах имп./мин на 1 г сухой массы и приняты за 100 %.

Эти результаты свидетельствуют о возможности регулировать процесс транспорта продуктов фотосинтеза, изменяя условия минерального питания.

Можно предположить, что если в питательном растворе нет отдельных макроэлементов, то в растениях тормозится синтез фитогормонов и, как следствие, новообразование элементов структуры, т. е. рост, а вместе с этим аттрагирующая способность тканей и органов растительного организма. Возможно также, что некоторые из элементов минерального питания выступают в транспорте по флоэме как вторичные месессоры органических веществ. Таким образом, настоящая работа позволила получить новую информацию о воздействии условий минерального питания на транспорт и распределение фотоассимилятов из семян долей всходов ясеня зеленого и поставила ряд вопросов для дальнейшего исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1]. Андреева Т.Ф., Персанов В.М. Влияние фосфорного голодания на фотосинтетическую активность листьев, отток и использование ассимилятов в связи с ростом и продуктивностью растений // Тр. Биол. - почв. ин-та ДВ НЦ АН. - 1973. - С. 179 - 185. [2]. Анисимов А.А. Действие сульфата аммония на передвижение ассимилятов у сахарной свеклы // Физиол. раст. - 1965. - Т.12. - С. 179 - 186. [3]. Анисимов А.А. Факторы, определяющие интенсивность и направление транспорта ассимилятов в разных условиях минерального питания // Тр. Биол. - почв. ин-та ДВ НЦ АН. - 1973. - Т. 20. - С. 204 - 208. [4]. Веретенников А.В., Кузьмин Ю.И. Транспорт, распределение и потребление ^{14}C -ассимилятов у сосны обыкновенной при различном водном режиме торфяной почвы // Лесоведение. - 1977. - № 3. - С. 34 - 41. [5]. Вознесенский В.Л., Семихатова О.А., Заленский О.В. Методы изучения фотосинтеза и дыхания растений.- М.; Л.: Наука, 1965.- 306 с. [6]. Катанина М.С., Анисимов А.А. Состав транспортируемых ассимилятов в связи с условиями азотно-фосфорного питания растений // Физиол. раст. - 1974. - Т. 21. - С. 1212 - 1216. [7]. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растениях. - М.: Наука, 1976. - 647 с. [8]. Юшков П.И. Постфотосинтетическое распределение углерода-14 у сосны обыкновенной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.- Свердловск, 1970. - 19 с. [9]. Ahrens J.R., Reid C.P.P. Distribution of ^{14}C -labelled metabolites in mycorrhizal and nonmycorrhizal lodgepole pine seedlings // Can. J. of Bot. - 1973. - Vol. 51, N 5. - P. 1029 - 1035. [10]. Crafts A.S., Crisp C.E. Phloem transport in plants.- San Francisco: Freeman W.N. and Company, 1971. - 481 p. [11]. Lippu J. Patterns of dry matter partitioning and ^{14}C -photosynthate allocation in 1,5-Year-old scots pine seedlings // Silva Fennica.- 1994. - Vol. 28 (3). - P. 145 - 153. [12]. Nelson C.D. The production and translocation of photosynthate - ^{14}C in conifers // Formation of wood in forest Trees.- N.Y. - London: Acad. Press, 1964. - P. 243 - 257. [13]. Watson B.F. The influence of low temperature on the rate of translocation in the phloem of *Salix viminalis* L. // Ann. of Bot. - 1975. - Vol. 39.- P. 889 - 900. [14]. Zimmerman M.H. Long distance transport // Pl. Physiol. - 1974. - Vol. 54. - P. 472 - 479.