

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ^{14}C -АССИМИЛЯТОВ В РАСТЕНИЯХ С РАЗЛИЧНОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИЕЙ ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНОЙ СИСТЕМЫ

© 2018 Г.Н. Табаленкова

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, г. Сыктывкар

Статья поступила в редакцию 25.10.2018

Изучено распределение и использование ^{14}C - фотоассимилятов у травянистых столонообразующих растений *Stachys sieboldii* Mig. и *Ajuga reptans* L. Установлено, что основной акцептирующей зоной *S. sieboldii* являются диатропные побеги, которые образуют мощные аттрагирующие центры, куда транспортируются продукты текущего фотосинтеза из листьев и ассимиляты из мест временного депонирования. Рост плагиотропных побегов *A. reptans* обеспечивают ассимиляты из материнской розетки. Показано, что для *S. sieboldii* и *A. reptans* характерна высокая скорость использования ассимилятов, что связано с процессами формирования подземных и надземных побегов и позволяет растениям в короткий период образовывать большие клоны.

Ключевые слова: столонообразующие растения, ^{14}C -ассимиляты, донорно-акцепторные отношения, стахис Зибольда, живучка ползучая.

Работа выполнена в рамках темы «Физиология и стресс-устойчивость фотосинтеза растений и пойкилогидрических фотоавтотрофов в условиях Севера» (№ГР АААА - А17-117033010038-7)

Рост растений в значительной степени определяется обменом углерода, поскольку большую долю сухого вещества растительного организма составляет именно этот элемент. Одним из главных факторов, регулирующих фотосинтетическую функцию а, следовательно, определяющим рост растений являются взаимоотношения между производящими и потребляющими ассимиляты органами. У разных морфотипов растений направленность потоков фотоассимилятов зависит от уровня их синтеза в листьях и от аттрагирующей активности отдельных органов, т.е. от донорно-акцепторных отношений. Концепция донорно-акцепторных связей во многом способствовала формированию представлений о растении как целостной системы. В процессе реализации морфогенетической программы роста и развития в растении происходит изменение соотношения экспортно-импортной функции органов, т.е. происходит перестройка донорно-акцепторных связей [11, 12]. Эти процессы, как правило, пространственно разделены, и роль связующего звена между ними выполняет транспорт [8]. Ассимиляты, образованные в процессе фотосинтеза, перемещаются к потребляющим тканям, которые связаны либо с активными ростовыми зонами или выполняют функцию запасящих органов. В результате меняется интенсивность и направ-

*Табаленкова Галина Николаевна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений.
E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru*

ность транспорта ассимилятов. Однако влияние эпигенеза на фотосинтез не является односторонним, а во многом определяется условиями внешней среды. Подавление фотосинтеза при неблагоприятных внешних условиях ограничивает процессы роста и отложения в запас [11, 12]. В случае ингибирования транспорта ассимилятов или процессов утилизации продуктов фотосинтеза в акцепторных зонах наблюдается метаболическая репрессия фотосинтеза и как результат накопление в хлоропластах глюкозы и крахмала [4, 8, 11, 17]. В зависимости от скорости утилизации продуктов фотосинтеза в акцепторных зонах изменяется градиент концентрации осмотически активных веществ между донором и акцептором [2,3]. В модели [16] показано, что дифференциальное развитие акцептирующих тканей зависит от общего пула резервов ассимилятов и скорости их утилизации. Чем быстрее используются ассимиляты в акцепторных зонах, тем выше вероятность их получения. Распределение и использование углерода в течение жизненного цикла исследовано в основном для культурных растений, у которых транспорт ассимилятов направлен в хозяйственно ценные органы: колосья, клубни, корнеплоды [5,14, 9, 10]. В меньшей степени изучен этот вопрос для многолетних растений [13], особенно для видов, образующих большие клоны. Большую часть биомассы растений такой жизненной формы составляют надземные или подземные стелющиеся побеги, которые являются основным резервом углерода.

Цель работы: оценить вклад отдельных органов растений в ассимиляцию углерода, исследовать динамику распределения и использования углерода у столонообразующих растений стахиса Зибольди (*Stachys siboldii* Mig.) и живучки ползучей (*Ajuga reptans* L.).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на растениях *Stachys siboldii* и *Ajuga reptans*, выращенных в условиях коллекционного питомника. *Stachys siboldii* — травянистое столонообразующее растение сем. *Lamiaceae*, размножается клубнями, которые формируются на столонах. В природе встречается в тропических и субтропических горных районах Китая. Как лекарственное и овощное растение выращивается в некоторых европейских странах, а также в Китае, Японии и Монголии.

Ajuga reptans — многолетнее травянистое растение со стелющимися и укореняющимися побегами сем. *Lamiaceae* — вид широко распространенный в Европе. В культуру введен в качестве декоративного почвопокровного растения [7]. Характерной чертой *S. siboldii* и *A. reptans* является хорошо выраженная способность к вегетативному размножению, которое у *S. siboldii* осуществляется за счет развития подземных диатропных, у *A. reptans* — надземных плагитропных побегов. В условиях Севера семенное размножение у *S. siboldii* практически отсутствует, а у *A. reptans* играет второстепенную роль.

Растения *S. siboldii* выращивали из клубней при площади питания 50x50 см. Растения *A. reptans* выращивали из перезимовавших прикорневых розеток, которые высаживали на делянки конце апреля — начале мая. Об интенсивности ассимиляции углерода отдельными органами судили по их удельной радиоактивности после экспозиции растений в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$. Растения *S. siboldii* экспонировали в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ в фазу бутонизации. Изучение ассимиляционной способности и распределение ^{14}C у растений *A. reptans* проводили в два этапа: в первом опыте в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ экспонировали растения, с плагитропными побегами, во втором — молодые имматурные растения без побегов. Меченую углекислоту генерировали из $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ при добавлении 0.1 н раствора HCl . Начальная концентрация CO_2 в камере составляла 0.09%. Оба вида выдерживали в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ в течение 20 мин. под прозрачной камерой. Пробы для анализа отбирали через 1 ч, 1, 3, 10, 30 и 40 суток после экспозиции. В каждую пробу входило 2 растения. Повторность 4-кратная. Растения разделяли по органам, фиксировали в сушильном шкафу при температуре 105°C, затем досушивали при 70°C. Удельную

радиоактивность (УА) порошка определяли на альфа-бета радиометре УМФ-1500 Д (Россия) в 5-6 кратной повторности. Убыль радиоактивности из листьев в результате транспорта ассимилятов вычисляли с учетом затрат на дыхание согласно методике [4]. По величине УА и соотношению масс органов рассчитывали количество метки в растениях. Относительную радиоактивность органов рассчитывали как процент от общего количества ^{14}C в растении и от первоначально ассимилированного количества углерода. У *S. siboldii* оценивали включение ^{14}C в белки, свободные аминокислоты, сахара и остаточную фракцию [6,18]. Для этого каждую фракцию доводили до определенного объема, из которого 0.5-1 мл вносили во флаконы со сцинтилляционной жидкостью и просчитывали на счетчике «Бета-1» (Россия), повторность пяти-шестикратная. Стандартная ошибка для радиологического анализа 5 -10%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ассимиляция $^{14}\text{CO}_2$ и распределение ^{14}C -ассимилятов в растениях *S. siboldii*. *S. siboldii* относится к растениям с высокой скоростью роста надземных и подземных органов. Ассимиляция $^{14}\text{CO}_2$ происходит в основном листьями, на долю которых приходилось около 90% ассимилированного углерода. Несмотря на высокую долю стеблей, их активность в расчете на растение была довольно низкой и составляла всего около 7% от радиоактивности целого растения (рис.1), что значительно ниже, чем в злаковых травах [6,14]. Слабая ассимиляционная способность стеблей, по-видимому, обусловлена сильной опушенностью и низким содержанием в них зеленых пигментов. Из листьев ^{14}C быстро транспортировался в подземную часть растений, где уже через 1 ч после экспозиции в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ отмечалось свыше 7% метки. Интенсивный отток ассимилятов в подземные органы в первые часы после экспозиции растений в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ наблюдалось нами и для рапунтика сафлоровидного [14]. Спустя сутки около 10% ^{14}C - ассимилятов оттекало из листьев в стебли и подземные органы *S. siboldii*. Через трое суток в листовых пластинках оставалось 50% ассимилированного углерода, около 30% находилось в стеблях и свыше 20% в подземных органах.

Через 30 суток при достаточно низкой удельной активности относительное содержание ^{14}C в листьях составляло около 50% от целого растения (рис.1). Это связано с постоянным новообразованием ассимиляционной поверхности и свидетельствует о высокой аттрагирующей способности молодых листьев. В стеблях количество ^{14}C - ассимилятов через 10 суток после экспозиции уменьшилось более чем в 3 раза

(рис.1). Следовательно, у *S. siboldii* продукты фотосинтеза не депонируются в стеблях, как показано для некоторых растений [1,15], а используются на формирование активно растущей надземной и подземной биомассы. Длинный световой день, характерный для условий Севера, способствовал образованию мощной надземной массы. Площадь листьев одного растения *S. siboldii* в фазу цветения составляла около 2 дм². В этот же период начинался интенсивный рост подземных побегов и образование столонов, т.е. распределение ¹⁴C в системе целого растения в этот период обусловлено конкуренцией за ассимиляты формирующихся столонов, и вновь образующихся надземных боковых побегов. Сокращение длины дня и понижение температуры воздуха в первой декаде августа приводило к торможению роста надземных органов и усилению аттрагирующей способности подземных побегов, где сосредотачивалось свыше 40% ¹⁴C, из них половина находилась в столонах (рис.1). Следовательно, с ростом столонов и началом формирования клубней изменялась направленность транспорта, ассимиляты, образованные в

процессе фотосинтеза, перемещались к активно растущим запасующим органам.

Включение ¹⁴C в метаболиты биомассы растений *S. siboldii*. Фракционирование позволяет получать информацию об участии ¹⁴C в синтезе и обновлении основных компонентов биомассы. На рисунке 2 представлены данные по включению и распределению ¹⁴C в метаболиты листьев. Как видно из рисунка, через 1 ч после экспозиции, основная часть (более 50%) ассимилированного листьями углерода находилась в сахарах, значительная доля была сосредоточена в свободных аминокислотах. Через сутки доля ¹⁴C в свободных аминокислотах снижалась более чем в 3 раза и возрастала в белках. Следовательно, основная часть аминокислот, образованных в процессе фотосинтеза, в первые сутки после экспозиции растений в атмосфере ¹⁴CO₂, использовалась для синтеза белка (рис. 2).

На протяжении последующих суток доля ¹⁴C в аминокислотах и белках изменялась незначительно и составляла соответственно 5-8% и 35-38% от содержания ¹⁴C в листьях. Сразу после экспозиции, в сахарах сосредотачивалось свы-

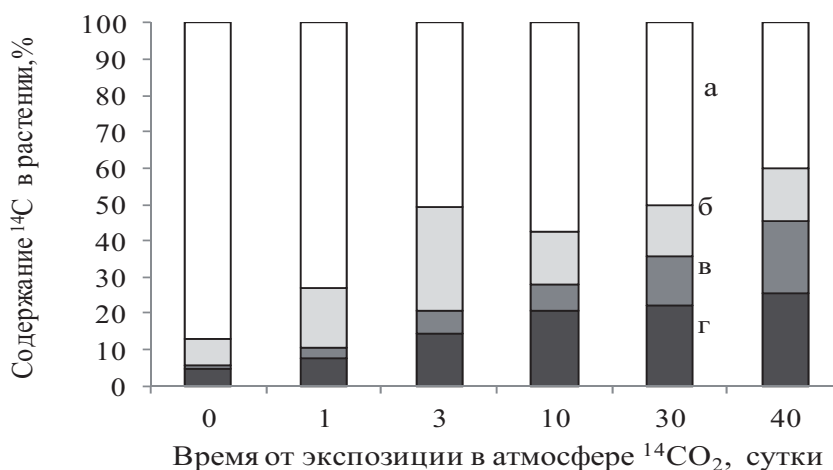


Рис. 1. Распределение ¹⁴C в биомассе растений *S. siboldii*:
а, б, в, г – листья, стебли, столоны, корни + базальная часть побега

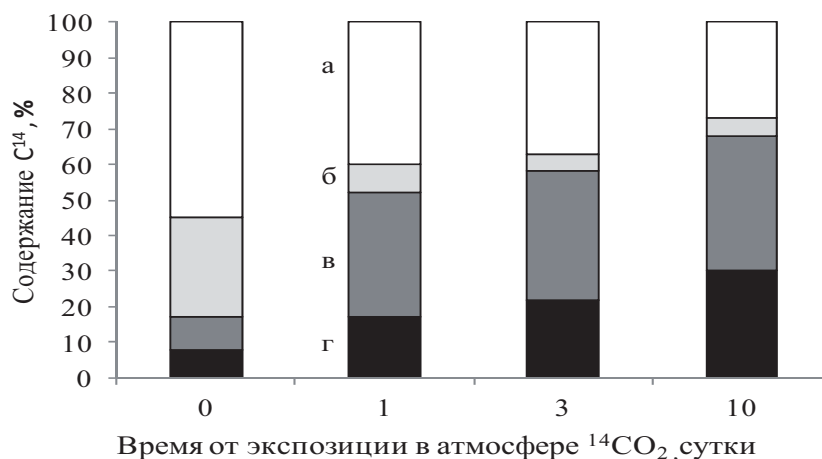


Рис. 2. Распределение ¹⁴C во фракциях листьев *S. siboldii*:
а, б, в, г – сахара, аминокислоты, белки, остаточная фракция, % от содержания ¹⁴C в листьях

ше 50% ^{14}C . Сахара активно транспортировались из листьев в акцепторные органы клубни. Через 10 сут. в листьях оставалось около 27% сахаров, значительная доля находилась в проводящих тканях – стеблях (37%) и в запасящих органах – клубнях (32%). Углерод постепенно включался в остаточную фракцию, состоящую в основном из структурных компонентов биомассы (деградирующие соединения белковой природы, структурные углеводы, клетчатка и т.п.) [18]. На 10 сут. доля ^{14}C в остаточной фракции составляла до 30% от общего содержания в листьях (рис. 2).

Ассимиляция $^{14}\text{CO}_2$ и распределение ^{14}C - ассимилятов в растениях *A. reptans*. При экспонировании в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ растений *A. reptans* (опыт 1) значительная доля около 50%, образовавшихся в процессе фотосинтеза ассимилятов, локализовалась в листьях материнской розетки (рис. 3). При этом основная часть $^{14}\text{CO}_2$

ассимилировалась зрелыми листьями, удельная активность которых в 2 раза выше, чем у старых (перезимовавших) и молодых листьев. Удельная активность листьев плагиотропных побегов была на порядок ниже, чем материнской розетки, что свидетельствует об их низкой ассимиляционной способности. Однако благодаря тому, что в среднем одно растение образует до 20 побегов, образующих значительную биомассу, на их долю приходилось до 30% ассимилированного углерода от целого растения (рис.3). Доля корней в растениях *A. reptans* не велика (корни/побеги = 0.12), но их удельная активность сопоставима с удельной активностью листьев, что позволяет предположить наличие быстрого оттока ассимилятов в подземные органы. Доля ^{14}C в корнях составляла 10- 15% от содержания ^{14}C в целом растении и мало изменялась в течение эксперимента (рис.3).

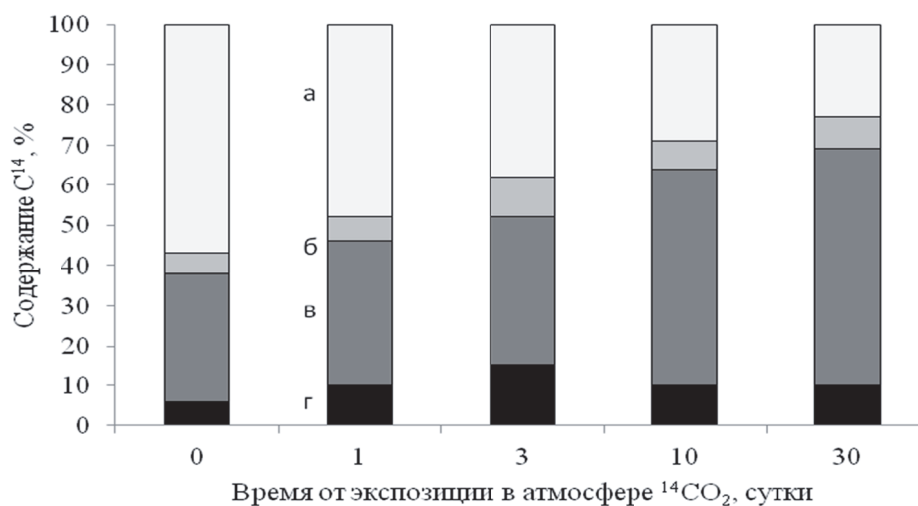


Рис. 3. Распределение ^{14}C в биомассе растений *A. reptans* (опыт 1):
а, б, в, г – листья материнской розетки, соцветия, плагиотропные побеги (стебель+лист), корни,
(доля от содержания ^{14}C в целом растении, %)

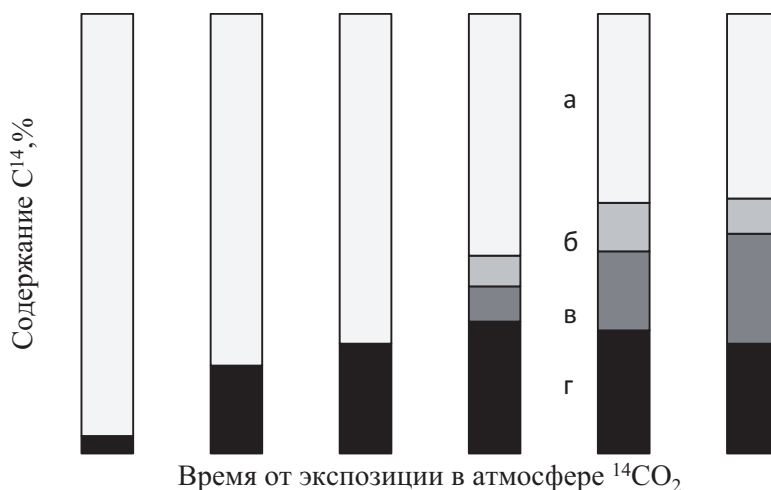


Рис. 4. Распределение ^{14}C в биомассе растений *A. reptans* (опыт 2):
а, б, в, г – листья материнской розетки, соцветия, плагиотропные побеги (стебель+лист), корни,
(доля от содержания ^{14}C в целом растении, %)

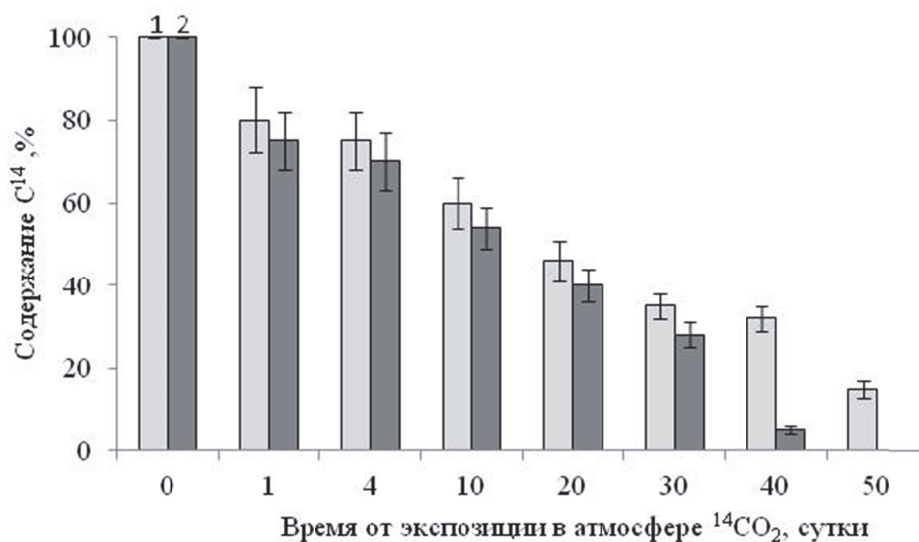


Рис. 5. Содержание ^{14}C в биомассе растений *A. reptans* (1) и *S. siboldii* (2) после ассимиляции в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ (доля от первоначальной радиоактивности,%)

Плагитропные (надземные) побеги в растениях *A. reptans* развиваются из почек в пазухах нижних хорошо развитых листьев розетки [7]. Для выяснения роли материнской розетки в их образовании, мы экспонировали в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ растения до начала формирования плагитропных побегов (опыт 2). Согласно полученным данным, образование плагитропных побегов происходит в основном за счет использования ассимилятов материнской розетки.

В пользу такого предположения говорит тот факт, что на протяжении 50 суток, удельная активность и доля ^{14}C в материнской розетке постепенно снижалась, в корнях изменялась незначительно, а в плагитропных побегах возрастала с 7 до 30% (рис.3). Следует отметить, что распределение ^{14}C - ассимилятов по плагитропным побегам неравномерна, чем раньше был сформирован побег, тем выше его удельная активность, т.е. аттрагирующая способность этих побегов выше.

Полученные данные позволяют оценить во времени убыль ^{14}C - ассимилятов из растений *S. siboldii* и *A. reptans* в течение вегетации. За сутки растения теряли около 20% ^{14}C . В последующие 10 суток количество ^{14}C снижалось и через месяц в растениях оставалось 30 -35% ассимилированного углерода. Через 40 дней ассимиляты практически полностью используются растениями *S. siboldii*, а в растениях *A. reptans* остается еще свыше 30% ^{14}C от первоначальной радиоактивности (рис. 5).

Это объясняется тем, что для роста плагитропных побегов и формирования биомассы у *A. reptans* требуется значительно меньше ассимилятов, чем для образования мощной биомассы у *S. siboldii*. Расчет показал [4], что за первые сутки на дыхание расходовалось до 16%, на транспорт около 12% ассимилированного углерода. Соотношение транспортных и дыхательных затрат

составляло 0,8, т. е. доля радиоактивности приходящаяся на транспорт ассимилятов сопоставима с тратами на дыхание.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ распределения и использование ассимилированного углерода растениями *Stachys siboldii* и *Ajuga reptans* показал, что направленность транспортных потоков ^{14}C - ассимилятов связана с высокой акцептирующей активностью диатропных у *S. siboldii* и плагитропных побегов у *A. reptans*. На их формирование используются продукты текущего фотосинтеза из листьев и ассимиляты из мест временного депонирования. Наличие высокой акцептирующей способности, вероятно связано с функциональной особенностью плагитропных и диатропных побегов, которые выполняют основную репродуктивную функцию. Высокая скорость роста вегетативных побегов плагитропных у *A. reptans* и диатропных у *S. siboldii* обуславливает высокую конкурентоспособность и выживаемость видов при отсутствии семенного размножения и позволяет растениям в короткий период образовывать большие клоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алиев Д.А. Транспорт и распределение ^{14}C - ассимилятов у генотипов пшеницы, различных по фотосинтетическим признакам и урожайности / Д.А. Алиев, С.Х. Керимов, А.А. Джангиров, А.А. Ахмедов // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 1. С. 57-61.
2. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.:Изд-во СПбГУ. 2004. 421 с.
3. Гамалей Ю.В. Роль тонопласта клеток мезофилла в определении русла загрузки флоэмы. К 30-летию исследований загрузки флоэмы // Физиология растений. 2007. Т. 54. №1. С. 5-14.

4. Глаголева Т.А., Чулановская М.В. Фотосинтетический метаболизм и транспорт ассимилятов у С4-галофитов Араратской долины // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 3. С. 399-408.
5. Гладун И.В., Карпов Е.А. Образование ассимилятов и их распределение после цветения между метелкой и вегетативными органами у риса // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 5. С. 728-733.
6. Головки Т.К. Физиология продуктивности райграса однолетнего / Т.К. Головки, С.В. Куренкова, Г.Н. Табаленкова, О.В. Лавриненко, В.А. Безносиков. Сыктывкар, 1992. 127 с.
7. Дымова О.В., Тетерук Л.В. Физиологическая и популяционная экология неморальных травянистых растений на Севере. Екатеринбург, УрО РАН. 2000. 144 с.
8. Курсанов А.А. Транспорт ассимилятов в растении. М., Наука, 1976. 646 с.
9. Кириций Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. Киев. Логос. 2004. 192 с.
10. Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Морфофизиология клубнеобразующих растений. СПб., Наука. 2001. 208 с.
11. Мокронос А.Т. Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений // Физиология фотосинтеза / Под ред. А.А. Ничипоровича. М., 1982. С. 235-250.
12. Мокронос А.Т., Гавриленко В.Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М., МГУ, 1992. 320 с.
13. Пьянков В.И., Яшков М.Ю., Ламанов А.А. Транспорт и распределение ассимилятов и структура донорно-акцепторных отношений у дикорастущих видов среднего Урала // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 4. С. 578-586.
14. Табаленкова Г.Н., Головки Т.К. Продукционный процесс культурных растений в условиях холодного климата. СПб, 2010. 231 с.
15. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М., Наука, 1987. 192 с.
16. Ganeshiaiah K.H. Development of sinks as an autocatalytic feedback process: A test using the asymmetric growth of leaves in *Mestha* (*Hibiscus cannabinus* L.) / K.H. Ganeshiaiah, R. Vasudeva, R. Shaanker // *Ann. Bot.* 1995. V. 76. № 1. P. 71-77.
17. Morcuende R. Long - and short term effects of decreased sink demand on carbohydrate levels and photosynthesis in wheat leaves / R. Morcuende, P. Perez, R. Martinezcarrasco, I.M. Delmolino, L. Delapunte // *Plant, Cell and Environment*. 1996. V. 16. № 10. P. 1203-1209.
18. Ryle G.J.A., Povell C.E. The utilization of recently assimilated carbon in graminaceous plants // *Ann. Biol.* 1977. V. 77. P. 145-153.

DISTRIBUTION AND USING OF ^{14}C – ASSIMILATES IN PLANTS WITH DIFFERENT MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL ORGANIZATION OF SINK-SOURCE SYSTEM

© 2018 G.N. Tabalenkova

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the RAS, Syktyvkar

The distribution and use of ^{14}C - photoassimilates in perennial herbaceous stoloniferous plants *Stachys sieboldii* and *Ajuga reptans* were studied. The general patterns of changes in sink- source relations during the vegetative growth were established. It was shown that the directionality of the carbon transport flows in *S. sieboldii* and *A. reptans* is related to the growth of underground and above-ground shoots of renewal. This contributes to the formation of large clones that causes high competitiveness and survival of species.
Keywords: stoloniferous plants, ^{14}C – assimilates, sink- source relations, Stachys sieboldii, Ajuga reptans.