

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Академик АН УССР Н. Г. ХОЛОДНЫЙ и А. Г. ГОРБОВСКИЙ

**ВЛИЯНИЕ  $\beta$ -ИНДОЛИЛ-УКСУСНОЙ КИСЛОТЫ НА ФОТОСИНТЕЗ**

Гетероауксин, или  $\beta$ -индолил-уксусная кислота,—вещество, получившее за последние годы широкую известность благодаря его замечательной физиологической активности. Общеизвестно его действие на рост клеток высших растений и на различные явления морфогенеза. Имеются указания (правда, довольно противоречивые), что дыхание, движение протоплазмы и некоторые другие функции растительной клетки испытывают заметные изменения под влиянием очень слабых растворов гетероауксина. Недавними исследованиями Митчелл и Гэмнера (1) установлено, что  $\beta$ -индолил-уксусная кислота при известных условиях может усиливать накопление сухого вещества в листьях и других органах зеленых растений. Авторы основывают этот вывод на опытах с молодыми декапитированными растениями фасоли (*Phaseolus vulgaris*), у которых на поверхность среза верхней части стебля наносилась ланолиновая паста, содержащая гетероауксин. Такие растения через несколько дней сравнивались с контрольными, также декапитированными, но снабженными ланолиновой пастой без гетероауксина. Оказалось, что опытные растения (получавшие гетероауксин) в течение трех дней накапливали почти в два раза больше сухого вещества, чем контрольные, несмотря на то, что они находились в совершенно одинаковых с ними внешних условиях и имели листовую поверхность таких же размеров.

Митчелл и Гэмнер не останавливаются на вопросе о ближайших причинах установленного ими интересного факта. Наиболее вероятное объяснение его заключается в предположении, что в их опытах гетероауксин проникал из пасты, наложенной на поверхность среза, в зеленые листья опытных растений и каким-то образом усиливал их ассимиляционную деятельность.

В пользу этого предположения говорят опыты, поставленные нами летом и осенью 1938 г. с целью выяснить, как отражается на фотосинтезе срезанных листьев введение в их листовую пластинку слабых растворов  $\beta$ -индолил-уксусной кислоты. Эти опыты были однако задуманы и поставлены без какой бы то ни было связи с упомянутым выше исследованием Митчелл и Гэмнера, с которым мы познакомились значительно позже. Исходной точкой наших опытов были более старые данные В. Н. Любименко и О. А. Щегловой (2), изучавших влияние поранений листовой пластинки на интенсивность фотосинтеза. Как известно, эти авторы пришли к выводу, что механическое повреждение живых тканей

листа путем его продырявливания вызывает повышение энергии фотосинтеза. Этот эффект обнаруживается не сразу: вначале наблюдается ослабление ассимиляции и только спустя некоторое время начинается подъем кривой фотосинтеза, достигающего максимальной величины спустя 3, 5 и даже 6 дней после ранения листа.

Любименко и Щеглова не дали углубленного физиологического анализа описанного ими явления. Они удовлетвоались выводом, что фотосинтез представляет собой «процесс раздражимости» и зависит от физиологического состояния протоплазмы, изменяющегося под влиянием самых разнообразных внешних факторов. Естественно однако поставить вопрос, какие же именно изменения возникают в протоплазме клеток листа под влиянием механических повреждений и каким образом эти изменения отражаются на процессе фотосинтеза.

Со времени классических исследований Г. Габерляндта (1913—1923 гг.) мы знаем, что заживление ран у высших растений сопровождается накоплением в прилегающих тканях особых веществ, обладающих свойствами гормонов.

Эти вещества, химическая природа которых до сих пор еще не выяснена, по своему физиологическому действию на растительную клетку имеют несомненно много общего с так называемыми ростовыми гормонами растений—ауксином и гетероауксином.

Если принять во внимание, что максимальный подъем энергии фотосинтеза у поврежденных листьев по данным Любименко и Щегловой совпадает с периодом заживления ран, а иногда даже следует за ним, то само собой напрашивается мысль, что в основе этих на первый взгляд столь разнородных явлений лежит одна и та же причина и что ее нужно искать в действии на протоплазму физиологически активных веществ, возникающих или накапливающихся около пораненных участков и оттуда проникающих в соседние неповрежденные ткани листа. Эти соображения и привели нас к попытке исследовать действие различных фотогормонов на фотосинтез.

Для опытов брались листья сирени, тополя, жасмина, конопли, гортензии и других растений. На одном и том же экземпляре выбиралась пара листьев, по возможности одинаковых в отношении возраста, размеров, положения на стебле и условий освещения. Эти листья срезались (под водой) и помещались в две стеклянные камеры сконструированного акад. Е. Ф. Вотчалом<sup>(3)</sup> прибора для определения интенсивности ассимиляции. При этом нижние концы листовых черешков погружались в раствор Кнопа. Через камеры при помощи аспираторов протягивался обычный, не обогащенный углекислотой воздух со скоростью 500 см<sup>3</sup> в минуту. Верхние стороны листьев освещались двумя одинаковыми лампами по 250 или 500 W, установленными по одной над каждой камерой на расстоянии 45 см от этих последних. Для предохранения камер от нагрева над ними устанавливался щит из картона и асбеста с вырезами в местах расположения листьев; кроме того лампы в течение всего опыта были погружены в стеклянные полукруглые ванны с проточной водой. В некоторых опытах водой охлаждалась и верхняя поверхность камеры.

Для поглощения углекислоты служили поглотители системы акад. А. А. Рихтера. Так как поглотительная способность их зависит от качества впаянных в трубки стеклянных фильтров, то с помощью предварительных опытов был подобран набор поглотителей, дающих одинаковые цифры для количества поглощенной углекислоты при просасывании через них с равной скоростью определенного объема воздуха. При этих опытах разница получалась только в десятых долях мг.

В каждом опыте участвовало три поглотителя: два—для определения количества углекислоты в воздухе, прошедшем через камеры с листьями, и один—для учета содержания  $\text{CO}_2$  в наружном воздухе.

Интенсивность ассимиляции выражалась в миллиграммах углекислоты, разложенной в течение одного часа  $1 \text{ дм}^2$  листовой поверхности.

Схема большинства наших опытов была такова. Два свежесрезанных листа помещались в камеры, и определялось количество углекислоты, разложенной ими в течение 100—110-минутной экспозиции. Затем листья извлекались из камер, погружались черешками в раствор Кнопса и оставлялись на рассеянном свете или в темноте на несколько часов. После этого производилось второе определение количества разлагаемой ими углекислоты в течение 100—110 минут при тех же условиях, как и в первый раз. Эти два определения давали возможность судить об энергии фотосинтеза взятых для опыта листьев.

По окончании второго определения один из листьев (контрольный) погружали черешком снова в раствор Кнопса, другой (опытный)—в такой же раствор, но с добавлением некоторого количества  $\beta$ -индолилуксусной кислоты. В опытах 1938 г. мы применяли только две концентрации этого вещества: 1 мг и 10 мг на 1 л кноповского раствора. Листья находились в растворах несколько часов, а затем их опять помещали в камеры для определения интенсивности ассимиляции. Обычно после этого третьего определения листья снова оставались на более или менее продолжительное время вне камер погруженными в те же растворы, а затем они еще раз экспонировались в камерах. Иногда предельвалось несколько таких последовательных определений для сравнения энергии фотосинтеза опытного и контрольного листа.

Опишем вкратце два типичных опыта, поставленных по этой схеме со слабыми растворами гетероауксина (1:1 000), с коношлей и гортензией.

**К о н о п л я.** Стебель с листьями срезан и поставлен в водопроводную воду. Через 7 часов с него взяты два листа и погружены черешками в кноповский раствор на 2,5 часа. Затем оба листа помещены в камеры прибора, расположенного в глубине комнаты, против северо-западного окна, и освещены сверху двумя лампами по 250 W каждая. Верхняя поверхность камер охлаждалась проточной водой; температура воздуха внутри камер в течение всех описанных в этом опыте определений колебалась от  $23^{\circ}.6$  до  $24^{\circ}.6$ . Экспозиция 110 минут.

При первом определении один лист (I) обнаружил интенсивность ассимиляции 10.00, другой (II)—12.10\*. Затем оба листа оставлены на 2 часа в кноповском растворе. Второе определение дало такие величины:  $i_I = 9.6$ ,  $i_{II} = 12.9$ .

После этого 1-й лист помещен в кноповский раствор с гетероауксином (1:1 000), 2-й—просто в кноповский раствор. В этих растворах листья стояли всю ночь (9 час.), а затем помещены в камеры на 110 мин. при прежнем освещении. На этот раз  $i_I$  оказалось равным 19.24,  $i_{II} = 14.73$ .

В течение последующих четырех часов листья оставались погруженными в те же растворы. Затем вновь определена интенсивность ассимиляции при прежних условиях. 1-й лист дал 18.0, 2-й—13.8.

Спустя 30 часов, в течение которых листья находились в тех же растворах, произведено последнее определение:  $i_I = 2.1$ ,  $i_{II} = 14.83$ .

**Г о р т е н з и я.** Срезанные листья на 2,5 часа погружены черешками в кноповский раствор, а затем перенесены в камеры. Для освещения применены лампы в 500 W. Экспозиция 107 мин.;  $i_I = 4.6$ ,  $i_{II} = 3.0$ .

\* В дальнейшем для сокращения мы будем обозначать соответствующие величины так:  $i_I$ ,  $i_{II}$ .

Второе определение—через 10 час., в течение которых оба листа находились в растворе Кнопа; из них 8 час.—в темноте. Экспозиция 107 мин. при тех же условиях освещения и температуры;  $i_I = 5.1$ ,  $i_{II} = 3.34$ .

После этого лист I на 15.5 час. был погружен в раствор Кнопа с гетероауксином (1:1 000), II—на такой же срок просто в кноповский раствор. Все это время листья находились в темноте. Новое определение дало:  $i_I = 14.88$ ,  $i_{II} = 2.14$ .

Поставленные нами опыты позволяют сделать следующие выводы.

Гетероауксин при введении его в ткани зеленого листа в виде очень слабого раствора (1:1 000) вызывает временное усиление фотосинтеза, достигающее довольно значительной величины: 100—200%. При более продолжительном воздействии этого раствора иногда следует за наблюдающимся вначале подъемом энергии фотосинтеза падение ее ниже нормального уровня. Листья, погруженные на несколько часов в раствор индол-уксусной кислоты более высокой концентрации (10 : 1 000), в наших опытах не обнаруживали ни заметного подъема, ни снижения интенсивности ассимиляции.

Усиление энергии фотосинтеза под влиянием механических повреждений листа можно повидимому свести к накоплению в поврежденных листьях активных веществ (фитогормонов), действующих на процесс ассимиляции подобно гетероауксину.

Лаборатория физиологии растений.  
Академия Наук УССР.  
Киев.

Поступило  
15 I 1939.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> J. W. Mitchell a. Ch. L. Hamner, *Botan. Gazette*, **99**, 569 (1938).  
<sup>2</sup> V. N. Lubimenko u. O. A. Stschieglova, *Planta*, **18**, 383 (1932).   <sup>3</sup> А. М. Кекух, *Журнал ин-та ботаники АН УССР*, **16** (24) (1938).