

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Академик А. А. РИХТЕР, К. Т. СУХОРУКОВ и Л. А. ОСТАПЕНКО

СОСТОЯНИЕ ЛИСТА И ФОТОСИНТЕЗ

В предыдущих сообщениях (1—4) были изложены результаты исследований ассимиляционной способности листа, проведенные в Лаборатории фотосинтеза АН СССР. В результате исследований было выявлено, что фотосинтез, по способности ассимилировать CO_2 при постоянстве внешних условий, достигает уже на ранних фазах развития листа некоторой постоянной величины, которая сохраняется и дальше вне зависимости от роста растения и развития.

В настоящем сообщении излагаются результаты исследований зависимости между состоянием листа и его ассимиляционной способностью.

Накопление ассимилятов в листе и ассимиляция CO_2 . Накопление продуктов фотосинтеза, как считается довольно твердо установленным, задерживает процесс дальнейшего усвоения углекислоты и может приводить к полному прекращению процесса. Колебания интенсивности фотосинтеза в течение дня часто ставятся в связь с накоплением ассимилятов и быстротой их оттока из листа (7). На вопрос о том, как быстро и глубоко сказывается прекращение оттоков ассимилятов на ассимиляционную способность листа, мы попытались ответить через постановку следующего опыта.

Листья цветущего подсолнечника (*Helianthus annuus*) 9, 10 и 11 VIII подвергались кольцеванию через наложение на черешок ватного жгута, смоченного хлороформом до полного убивания клеток под жгутом. Для сохранения нормального положения листа были применены механические держалки. В течение всего опыта листья сохраняли нормальный тургор. Часть листьев подвергнута полному затемнению через светонепроницаемые крышки.

То же самое было сделано и с листьями подсолнечника, у которого были удалены цветочные корзинки («обезглавлены») в период их образования. Через промежутки 39, 66 и 95 часов проведен учет накопления (в кольцеванных) или оттока (в затененных) ассимилятов по изменению сухого веса площади листа; параллельно определена ассимиляция CO_2 при постоянстве внешних условий, как делалось раньше. Результаты определений даны в табл. 1 и 2.

Как видно, обезглавление вызвало заметные отклонения в физиологии листа. У нормальных растений накопление ассимилятов задерживало синтез органических веществ (до 50% начального в промежутке 66—95 часов). У обезглавленных растений накопление ассимилятов, наоборот, повышало синтез веществ в листе (до 875% от исходного в тот же промежуток времени). Оттоки проходили также различно. У нормальных растений, как и следовало ожидать, они падают при затенении, достигая 30% от величины начальных в промежутке 66—95 часов. У обезглавленных оттоки нарастают, достигая к промежутку затенения 66—95 часов 318% от начального.

Таблица 1

Накопление и отток ассимилятов при кольцевании и затемнении

Растения	вес 100 см ² исходн. пло-щади в г	0—39 час.		39—66 час.			66—95 час.			
		вес 100 см ² пло-щади в г	привес за 1 час в мг/дцм ²	отток за 1 час в мг/дцм ²	вес 100 см ² пло-щади в г	привес за 1 час в мг/дцм ²	отток за 1 час в мг/дцм ²	вес 100 см ² пло-щади в г	привес за 1 час в мг/дцм ²	отток за 1 час в мг/дцм ²
Цветущие	0,4771	0,5225	12 100%	26 100%	0,5480	9 75%	25 96%	0,5658	6 50%	8 30%
Не цветущие (обезглавлены)	0,6651	0,6794	4 100%	11 100%	0,7572	29 725%	23 209%	0,8609	35 875%	35 318%

Таблица 2

Фотосинтез и дыхание при кольцевании и затемнении *Helianthus annuus* (в мг CO₂/час. дцм²)

Растения	Лист	Фотосинтез в часах	39 час.		66 час.		95 час.	
			фото-синтез	дыха-ние	фото-синтез	дыха-ние	фото-синтез	дыха-ние
Цветущие	Окольцован	11,05	10,36	3,02	9,56	3,27	9,58	2,96
	Закрыт		7,78	1,77	7,96	3,02	8,29	2,52
Не цветущие (обезглавлены)	Окольцован	11,10	12,43	5,31	12,99	6,55	10,57	4,36
	Закрыт		8,97	2,98	8,41	2,31	8,36	2,06

Нарушение связи между частями растения (удаление цветов) вызывает значительные изменения в способности листа накапливать ассимиляты и отводить их в другие органы. В описанном случае обезглавливание придало листу большую пластичность. Можно отметить, что часовое накопление ассимилятов и отток в среднем (промежуток 39—66 час.) количественно близки между собой. Ассимиляционная способность листа при задержке в нем ассимилятов изменялась незначительно у тех и других растений, но отекание ассимилятов при длительном затенении явно снижало ее. Пока трудно установить, что депрессировало ассимиляцию CO₂ — длительное ли затенение или отток веществ, необходимых для фотосинтетической деятельности пластид.

Возраст листа и ассимиляционная способность. Как сообщалось ранее (4), уже на ранних фазах развития листа последний начинает показывать ассимиляционную способность, длительно и устойчиво сохраняющуюся на одной и той же высоте в дальнейшем его развитии.

До сего времени остается мало выясненным, как отражается старение листа на физиологии его ассимиляционного аппарата. Willstätter и Stoll (5) исследовали листья различного возраста с явными признаками возрастных различий по окраске и подожению на побегах; у молодых и старых наблюдалась сниженная ассимиляция углекислоты сравнительно с вполне развитыми листьями среднего возраста.

В табл. 3 приводятся результаты наших определений ассимиляционной способности двух возрастов — возраст полного развития и возраст появления первых внешне улавливаемых признаков старения по окраске.

Возраст листа и ассимиляционная способность

Название растения	Молодой лист			Старый лист		
	место листа на стебле	фотосинтез	дыхание	место листа на стебле	фотосинтез	дыхание
<i>Helianthus annuus</i>	28	11,88	4,45	9	8,51	1,89
<i>Cucumis sativus</i>	13	12,70	4,03	4	11,70	2,43
<i>Vicia faba</i>	10	8,35	1,95	4	5,92	1,68
<i>Zea Mays</i>	10	14,60	3,38	4	13,60	3,48
<i>Nicotiana rustica</i>	10	11,70	4,31	2	4,92	1,40
<i>Beta vulgaris</i>	14	8,91	2,43	3	7,76	2,09
<i>Solanum lycopersicum</i>	12	9,42	3,12	6	7,76	1,70
<i>Lactuca sativa</i>	18	11,09	2,13	6	8,86	1,43
<i>Cucurbita Pepo</i>	30	13,95	5,98	11	9,45	2,33

С появлением признаков старения ассимиляционная способность листа падает.

Содержание антоциана в листе и фотосинтез. Для выявления связи между содержанием антоциана в листе и ассимиляцией углекислоты были взяты листья антоциановой и безантоциановой формы столовой свеклы и листья *Perilla* sp. с растений различных фаз развития; у периллы ко времени цветения содержание антоциана заметно возрастает. Данные определения приведены в табл. 4.

Таблица 4

Фотосинтез и антоциан в листе

Название растения	Цвет листа	Фотосинтез	Дыхание
<i>Beta vulgaris (esculenta)</i>	Норм. зеленый	8,79	1,33
	Темнокрасный	8,29	1,72
<i>Perilla</i> sp.	Красно-зеленый	6,77	1,34
	Темнокрасный	6,03	1,15

Приведенные цифры заставляют согласиться с Willstätter и Stoll ((5), стр. 142), что содержание антоциана в листе не влияет непосредственно на его ассимиляционную способность.

Ассимиляционная способность листа в течение дня. Изучение дневного хода фотосинтеза проводилось многими исследователями, преимущественно на растениях в их естественном произрастании (6). Полученные результаты свидетельствуют о сложной зависимости фотосинтеза от воздействий на растение различных факторов среды. Имеется ли дневная периодичность в фотосинтезе, вытекающая из свойств ассимилирующего растения или его ассимиляционного аппарата, остается неясным; выяснению периодичности придавал большое значение С. П. Костычев (8), считая этот вопрос важным для развития теории фотосинтеза.

Ниже мы приводим (табл. 5) результаты определений ассимиляционной способности листа в течение дня у подсолнечника, табака и кукурузы.

Если пренебречь незначительными колебаниями в цифрах, вызванными погрешностями метода, то можно сказать, что ассимиляционная способность листа в течение дня остается без изменений.

Повидимому, только некоторые факторы способны изменять ассимиляционную способность листа; из разобранных выше явное

Таблица 5

Ассимиляционная способность листа в течение дня

Дата определения	Часы пробы	<i>Helianthus annuus</i>		<i>Zea Mays</i>		<i>Nicotiana rustica</i>	
		фото- синтез	дыхание	фото- синтез	дыхание	фото- синтез	дыхание
24 VIII	7	9,95	2,36	6,69	1,44	8,93	2,20
25 VIII	9	12,66	4,23	9,05	2,15	9,58	2,63
24 VIII	10	11,40	3,51	8,15	2,25	10,65	2,50
23 VIII	12	9,20	3,61	8,15	1,61	9,83	2,30
24 VIII	13	9,45	3,58	6,91	2,87	11,23	3,71
25 VIII	14	11,75	4,21	8,34	1,57	11,46	3,49
23 VIII	16	12,56	3,42	7,53	1,69	10,28	2,30
24 VIII	17	10,80	2,93	8,67	2,26	10,38	2,71
25 VIII	19	11,65	3,68	7,78	1,68	9,33	1,83

влияние оказали длительное затемнение и внешне проявленное старение листа.

Лаборатория фотосинтеза
Академии Наук СССР

Поступило
9 XI 1944

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ А. А. Рихтер, К. Т. Сухоруков, Л. А. Остапенко, ДАН, XLV, № 6 (1944). ² Они же, ДАН, XLVI, № 4 (1945). ³ Они же, ДАН, XLVI, № 1 (1945). ⁴ Они же, ДАН, XLVI, № 7 (1945). ⁵ R. Willstätter u. A. Stoll, Untersuch. über die Assimilation der Kohlensäure, Berlin, 1918. ⁶ В. Н. Любищенко, Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире, 1945. ⁷ С. П. Костычев с сотр., Planta, 1, Н. 5 (1926); 2, Н. 1 (1926). ⁸ С. П. Костычев, Planta, 13, Н. 4 (1931).