

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Н. П. ВОСКРЕСЕНСКАЯ

**О ЗНАЧЕНИИ КАТИОНА КАЛИЯ ДЛЯ ФОТОСИНТЕЗА**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 3 X 1947)

Изучение непосредственного действия элементов минерального питания растений на интенсивность фотосинтеза начато недавно (5, 10-12, 14). Механизм этого процесса почти не изучен (1, 2, 10).

Настоящая работа преследовала цель — выяснить влияние калия, кальция и натрия при кратковременном воздействии на интенсивность фотосинтеза. Опытный объект — 20-дневные растения ячменя, сорт «Винер», выращенный в водной культуре на питательной смеси Гельригеля. Введение исследуемых катионов в виде растворов хлористых солей в отрезок листа площадью в 3 см<sup>2</sup> производилось методом вакуум-инфильтрации. После освобождения межклетников от воды (через 20—25 мин.) отрезок листа поступал на определение фотосинтеза. Контроль — лист, инфильтрованный дистиллированной водой. Интенсивность фотосинтеза определялась манометрическим методом Варбурга (3) при 25° С и освещении 17 000 люкс. Отрезок листа помещался в круглый, плоский сосудик с параллельными стенками объемом 16—17 см<sup>3</sup> на сеточку, над источником углекислоты (буфер «Варбурга» № 9). Продолжительность опыта 3—4 часа. Так как интенсивность дыхания составляла всего 1—2 мг СО<sub>2</sub> на 1 дцм<sup>2</sup> листовой поверхности в час, фотосинтез приводится без поправок на дыхание. Оказалось, что раствор NaCl, 0,1 М и ниже при кратковременном воздействии не изменяет интенсивности фотосинтеза. СаCl<sub>2</sub> в той же концентрации снижает ее, а КСl значительно увеличивает.

Получив, таким образом, для нашего объекта подтверждение положительного действия калия на интенсивность фотосинтеза, установленное ранее рядом исследователей (1, 4, 9), мы считали далее необходимым проверить постоянство этого действия в зависимости от обеспечения растений калием во время выращивания. Для этого ячмень выращивался при различных дозировках калия: «постоянный дефицит» — 1/50 нормы калия 20 дней, «временный дефицит» — 1/50 нормы калия в течение 10 дней перед опытом, и, наконец, полная норма калия все время выращивания. Содержание калия по вариантам в листьях, взятых на определение фотосинтеза, оказалось следующим: контроль 6,06 мг, временный дефицит 2,39 мг, постоянный дефицит 0,48 мг на 1 г свежего веса. В последнем случае наблюдались признаки резкого калийного голодания — пожелтение нижних листьев, уменьшение веса листа, его площади, в жаркие дни быстрая потеря тургора. Интенсивность фотосинтеза по отношению к растениям полной питательной смеси была снижена на 20—25%.

Растения, выращенные на полной норме калия, при инъекции в лист КСl повышали интенсивность фотосинтеза в первые же замеры на

25—30% по сравнению с контролем (инъекция листа водой). В продолжение опыта эта разница увеличивалась вследствие более быстрого падения фотосинтеза у контроля.

Типичный случай изменения фотосинтеза при инъекции калия в листья растений «полной нормы калия» представлен на рис. 1. У растений «временного дефицита» калия фотосинтез также увеличивался при инъекции KCl. В варианте «постоянного дефицита» была получена обратная картина: в этом случае инъекция KCl (даже 0,005 M) не только не дала повышения фотосинтеза, но в отдельных случаях даже снизила его против контроля (рис. 2).

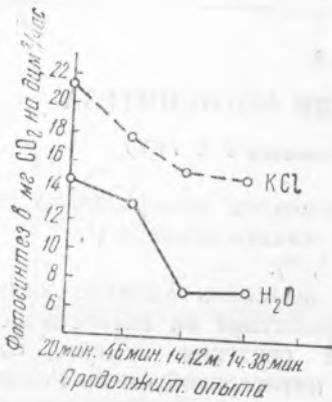


Рис. 1. Действие KCl на интенсивность фотосинтеза ячменя. «Полная питательная смесь»



Рис. 2. Действие KCl на интенсивность фотосинтеза ячменя. «Постоянный дефицит» калия

Проведенное нами определение воднорастворимых углеводов (\*) (методом Бертрана) в 4 и 5-х листьях растений по всем 3 вариантам калийного питания показало, что у растений «временного дефицита» калия количество редуцирующих сахаров увеличивается по сравнению с растениями «полной питательной смеси» с 50 до 75 мг на 1 г сухого вещества, а количество сахарозы уменьшается с 137 до 112 мг, что свидетельствует о замедлении синтеза дисахаров. Общая сумма воднорастворимых углеводов не меняется. При «постоянном дефиците» снижается по сравнению с полной нормой калия как количество моноз — с 50 до 32,5 мг, так и общая сумма воднорастворимых углеводов — с 187 до 142,5 мг. Совершенно очевидно, что недостаток калия в растении приводит к падению в листе ферментативного синтеза углеводов. Положительное действие инъекции калия на интенсивность фотосинтеза обнаружено нами для второго и третьего вариантов питания калием, т. е. при наличии в растении значительной суммы воднорастворимых углеводов, и именно — моноз. Из данных ряда авторов (6, 13, 15) следует, что значительное количество воднорастворимых углеводов в листе является фактором, ограничивающим интенсивность фотосинтеза. В то же время есть косвенные указания на то, что калий способствует полимеризации моносахаров (6). Поэтому мы предполагаем, что в наших опытах калий увеличивал интенсивность фотосинтеза, ускоряя перевод моноз в дисахара и тем самым сдвигая реакцию в сторону дальнейшего образования гексоз. В случае постоянного дефицита калия избытка ассимилятов в листьях растений не наблюдалось (вследствие низкого фотосинтеза).

В дальнейшем, при повторении опытов, мы наблюдали в ряде случаев отсутствие положительного действия KCl не только на голодавших во время выращивания растениях, но и на росших на полной пи-

тательной смеси. Лишь через 1—1,5 часа разница между контролем и опытом достигала 5—10%. Как показало многократное повторение опытов, эти результаты получались на растениях, выращенных в период дождливой погоды, которой изобиловало лето 1945 г. Очевидно, в этом случае при резком падении фотосинтеза (из-за недостатка освещения) в листе не создавалось избытка первичных продуктов фотосинтеза углеводного типа — моноз. В такие листья была инъецирована глюкоза (0,1 М). Введение ее резко снизило интенсивность фотосинтеза — с 19,6 до 12,2 мг CO<sub>2</sub> на 1 дцм<sup>2</sup> листовой поверхности в час, что свидетельствовало об угнетающем действии на фотосинтез избытка моноз. При совместном введении в лист раствора KCl 0,01 М и глюкозы 0,1 М падение фотосинтеза было значительно меньше (с 19,8 до 18,2 мг).

В 1946 г. были поставлены опыты с искусственным затенением. Опытные растения завешивались 4 слоями марли, что снижало интенсивность освещения в 5 раз. Контрольные растения, выросшие при обычном дневном освещении, положительно реагировали на инъекцию KCl, увеличивая фотосинтез, затененные же не дали повышения. Увеличение в листьях затененных растений количества моноз путем введения глюкозы снизило фотосинтез; при совместной инъекции калия и глюкозы падение фотосинтеза значительно уменьшалось (табл. 1).

Таблица 1

Затененные растения. Влияние на фотосинтез совместного введения глюкозы 0,1 М и KCl 0,01 М (фотосинтез в мг CO<sub>2</sub> на 1 дцм<sup>2</sup> в час)

Без введения глюкозы				С введением глюкозы			
Время начала замеров фотосинтеза	H <sub>2</sub> O	KCl	% контролю	Время начала замеров фотосинтеза	H <sub>2</sub> O + глюкоза	KCl + глюкоза	В % к контролю
14 ч. 21 м. . . . .	18,8	19,0	101	17 ч. 52 м. . . . .	11,4	14,9	130
14 ч. 45 м. . . . .	18,8	19,9	105	18 ч. 20 м. . . . .	14,2	17,2	121
				18 ч. 42 м. . . . .	13,4	14,3	106

Определение воднорастворимых углеводов показало, что у затененных растений количество моносахаров почти вдвое меньше, чем у незатененных: 18,8 против 33,7 мг на 1 г сухого веса. Значительно ниже была у них и общая сумма воднорастворимых сахаров (52 и 71 мг). При введении в листья затененных растений глюкозы совместно с калием происходил усиленный синтез сахарозы. Необходимо отметить, что введение калия в листья растений, выращенных на нормальной питательной смеси и обычно дающих при введении KCl увеличение фотосинтеза, уже через короткий промежуток времени (2—3 часа) резко снижает количество моноз (что, очевидно, и приводит к увеличению фотосинтеза) и увеличивает содержание дисахаров. В этом случае при инъекции воды содержание в листе моноз составляло 32,4 мг, сахарозы — 88,3 мг, при инъекции KCl моноз — 22,5 мг, сахарозы — 118,9 мг.

Известно, что количество воднорастворимых углеводов в листе меняется в течение суток. В ранние утренние часы оно минимально, к полудню достигает максимума (8). Естественно было ожидать, что в наших опытах действие калия на фотосинтез будет поэтому различно в ранние утренние часы и в полдень. Оказалось (табл. 2), что действие калия при инъекции его в 6 час. утра отрицательно, в то время как в полдень положительно.

Таблица 2

Изменение фотосинтеза при введении калия в зависимости от содержания в листе углеводов (фотосинтез в мг CO<sub>2</sub> на 1 дцм<sup>2</sup> в час)

Время начала замеров фотосинтеза	Листья срезаны в 6 ч. 30 м		Фотосинтез в % к контролю	Время начала замеров фотосинтеза	Листья срезаны в 12 ч. 50 м.		Фотосинтез в % к контролю
	H <sub>2</sub> O	KCl			H <sub>2</sub> O	KCl	
7 ч. 35 м.	22,5	19,4	86,2	13 ч. 48 м.	21,1	23,6	111,8
7 ч. 58 м.	22,5	18,7	83,1	14 ч. 11 м.	21,0	23,7	112,8
8 ч. 20 м.	22,0	18,8	85,4	14 ч. 32 м.	20,3	23,1	113,7
8 ч. 42 м.	21,1	18,0	85,3	15 ч. 17 м.	16,5	18,8	114,0

Таким образом, различные подходы к решению поставленной задачи дали согласные результаты. Мы констатировали положительное действие калия на интенсивность фотосинтеза в тех случаях, когда имелось повышенное содержание моноз в листе, при отсутствии же избытка моноз положительное действие калия было минимальным или не наблюдалось вовсе. Мы приходим к выводу, что роль калия в фотосинтезе косвенна и заключается в устранении, путем конденсации, избытка моноз, тормозящих фотосинтез.

Причины отрицательного действия кальция на фотосинтез можно искать в уплотняющем действии его на плазму и уменьшении вследствие этого ее проницаемости для газов. Замедленное поступление CO<sub>2</sub> к хлоропластам и ухудшение газообмена вообще, очевидно, и приводило в наших опытах к снижению фотосинтеза.

Автор пользуется случаем выразить глубокую благодарность Л. А. Иванову, под руководством которого выполнена настоящая работа.

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

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> С. С. Баславская, А. З. Михайлова и З. М. Шведская, Тезисы доклада на Всесоюз. конфер. по фотосинтезу, 1946. <sup>2</sup> В. А. Бриллиант, Сов. бот., 15, № 2, 75 (1947). <sup>3</sup> O. Warburg, Biochem. Z., 100, 230 (1919). <sup>4</sup> А. Р. Кизель, Практич. руководство по биохимии растений, 1934. <sup>5</sup> Д. А. Комиссаров, Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 1, в. 2 (1937). <sup>6</sup> А. Л. Курсанов и М. Н. Казакова, Сборн. работ по биохимии сектора ЦИНС, 1, в. 12 (1933). <sup>7</sup> Ю. К. Кудзин и Е. Н. Шустова, Вестн. с.-х. науки, агротехника, № 3 (1940). <sup>8</sup> E. C. Miller, J. Agricult. Research, 27, 10 (1924). <sup>9</sup> Д. Н. Насонов и В. Я. Александров, Усп. совр. биол., 16, в. 6 (1943). <sup>10</sup> A. Pirson, Z. f. Bot., 31, Н. 4/5 (1937). <sup>11</sup> A. Pirson, Die Ernährung der Pflanze, 36, Н. 3 (1940). <sup>12</sup> А. А. Рихтер и Н. Г. Васильева, ДАН, 30, № 7 (1941). <sup>13</sup> С. В. Тагеева, Уч. зап. Саратовск. ин-та, 15, сер. биол., 112 (1941). <sup>14</sup> Г. П. Устенко, ДАН, 32, № 9 (1941). <sup>15</sup> М. Н. Чрелашвили, Экспер. ботаника, в. 5 (1940).