

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. О. Казарян

О взаимоотношении интенсивности фотосинтеза и работы устьичного аппарата в факторостатных условиях

(Представлено академиком АН Армянской ССР В. О. Гулканяном 20/II 1964)

В предыдущих двух сообщениях (1, 2) было показано, что фотосинтез в факторостатных условиях подвергается определенным изменениям в течение суток. После дневного энергичного фотосинтеза всегда следует некоторая депрессия в ночные часы. Любопытно при этом, что у короткодневных форм депрессия выражается гораздо сильнее, чем у длиннодневных видов. С повышением же интенсивности света постепенно исчезает ночная депрессия фотосинтеза.

Подобный суточный ритм фотосинтетической продуктивности несомненно обусловлен наследственными особенностями растений, эволюровавшихся в различных географических широтах, поэтому его проявление имеет эндогенную природу. Наше предположение о непосредственной обусловленности фотосинтетической депрессии суживанием устьичных просветов не подтвердилось экспериментально. К тому же выяснилось, что часто даже при полном отсутствии фотосинтеза устьицы остаются открытыми, и, хотя не исключается доступ света и углекислого газа к зеленому листу, последний лишается способности использовать их для синтеза органических соединений. В другом случае, наоборот, нами был зафиксирован весьма энергичный фотосинтез у листьев с полужакрытыми устьицами.

Зависимость интенсивности фотосинтеза от работы устьичного аппарата с давних пор привлекала внимание исследователей. Рядом экспериментов был выявлен параллелизм между этими двумя процессами (3-5). В обстоятельных исследованиях Стальфельта (6) такая непосредственная связь между фотосинтезом и работой устьиц сильнее обнаруживалась при узких просветах. Во всех этих опытах, однако, непродолжительная световая экспозиция не приводила плазму хлорофиллоносных клеток к так называемой «усталости», с последующей депрессией фотосинтеза. При длительной световой экспозиции, которая влечет за собой ослабление фотосинтеза, следует ожидать нарушение корреляции между деятельностью устьиц и активностью фотосинтеза, обнаруженное Стальфельтом (7).

С целью выявления зависимости энергии фотосинтеза от интенсивности освещения и работы устьичного аппарата в факторостатных условиях и при более продолжительной световой экспозиции нами была поставлена серия опытов с растениями периллы, хризантемы, столовой свеклы и табака. Методика опытов заключалась в следующем.

Два супротивных или одноярусных листа в отдельности помещались в соответствующие светопроницаемые камеры инфракрасного поглотителя (ГИП-7). Свежий воздух, поступающий в одну из этих камер, обволакивая лист, переходил в инфракрасный поглотитель для учета количества поглощенного листом углекислого газа. С другого, находящегося в аналогичных условиях листа регулярно, через каждый час, брались отпечатки устьиц методом коллоидных пленок ⁽⁸⁾ для измерения ширины их просветов.

При такой постановке опыта влажность, поток воздуха, температура и интенсивность света в камерах были одинаковыми. Интенсивность освещения регулировалась изменением расстояния источника света (ртутная лампа мощностью в 500 вт) от поверхности листьев. Повторность определения фотосинтеза в среднем была трех-четырекратная (в отдельных случаях 7—8-кратная), а измерение ширины просветов устьичных щелей 40-кратное.

В первом опыте в качестве объекта были взяты короткодневные растения краснолистной периллы и крупноцветной хризантемы (сорт Монако), выращенные в больших глиняных вазонах в условиях естественного дня и находящиеся в фазе вегетации.

В период опыта растения непрерывно получали искусственный свет, интенсивностью 3000 люксов. Состояние устьиц определялось в ночные часы, имея в виду, что депрессия фотосинтеза приурочивается именно к этим часам ^(1, 2). Данные этого опыта приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Изменение интенсивности фотосинтеза ($\text{мг CO}_2/\text{кв. дм/час}$) и ширина устьичных просветов в ночные часы у периллы и хризантемы в факторостатных условиях

Часы опреде- ления	П е р и л л а			Х р и з а н т е м а		
	интенсив- фотосин- теза	ширина устьичных щелей в μ	удельный газообмен	интенсив. фотосин- теза	ширина устьичных щелей в μ	удельный газообмен
22	3,5	3,8	0,6	2,4	4,8	0,5
23	2,9	3,6	0,8	2,4	4,9	0,5
24	3,0	3,6	0,8	2,4	4,9	0,5
1	2,7	3,8	0,7	2,4	4,8	0,5
2	2,6	3,6	0,7	2,2	4,9	0,4
3	2,5	4,0	0,6	1,7	5,6	0,3
4	2,2	3,9	0,5	1,2	5,8	0,2
5	1,7	4,1	0,4	1,3	5,8	0,2
6	1,5	4,2	0,3	1,4	5,8	0,2
7	1,3	4,9	0,2	1,6	5,8	0,3
8	1,2	4,9	0,2	1,6	5,8	0,3
9	1,7	4,3	0,4	1,6	5,8	0,3

* Под термином удельный газообмен автором условно понимается
соотношение $\frac{\text{мг CO}_2/\text{кв. дм/час}}{\text{ширина устьиц в } \mu}$

Приведенные цифры показывают наличие некоторой связи между фотосинтетической депрессией и работой устьичных клеток. У периллы и хризантемы, начиная примерно с часа ночи до 8 час. утра, обнаруживается постепенное ослабление фотосинтеза параллельно с расширением устьичных просветов. В работах других авторов, исследовавших дневной ход фотосинтеза, в противоположность нашим результатам, приводятся данные о прямой зависимости интенсивности фотосинтеза от работы устьичного аппарата (⁴⁻⁵).

Полученные нами величины удельного газообмена листьев в различные часы опыта (количество поглощенного углекислого газа на 1 кв. см площади листа за час, приходящееся на единицу раскрытия устьичных щелей в %) показывают, что с усилением фотосинтетической депрессии интенсивность газообмена ослабляется.

Расширение устьичных щелей с наступлением фотосинтетической депрессии, по-видимому, следует рассматривать как компенсаторную реакцию листа, приводящую к усилению доступа углекислого газа в хлорофиллоносную ткань. Надо полагать, что с ослаблением активности поглощения CO_2 листьями требуется усиленный приток последнего к хлорофиллу для сохранения высокого уровня фотосинтеза. Исходя из этого, мы вправе допустить, что с повышением интенсивности света, влекущим за собой усиление фотосинтеза, не произойдет чрезмерное расширение устьичных щелей, то есть, в этом случае мы должны наблюдать параллельное повышение интенсивности света и фотосинтеза. Для выяснения этого вопроса нами был проведен другой опыт с длиннодневными растениями столовой свеклы и табака. На этот раз определения фотосинтеза и учет состояния устьиц производились в одном случае при 1500, в другом—15 000 люксах.

Как видно из приведенных данных (табл. 2), аналогично перилле и хризантеме в условиях слабой освещенности наблюдается некоторое расширение устьичных щелей по мере усиления депрессии фотосинтеза.

Однако эта тенденция не обнаруживается при свете высокой интенсивности, так как теперь исключается и ночная депрессия фотосинтеза. Далее выясняется, что параллельно с повышением интенсивности света в наибольшей степени изменяется энергия фотосинтеза: у свеклы активность фотосинтеза увеличивается в 2—3 раза; у табака—4—5 раз, хотя ширина устьичных щелей остается одинаковой или же изменяется очень слабо. Соответственно этому изменяется и уровень удельного газообмена. Если в условиях пониженной интенсивности света удельный газообмен у свеклы ниже единицы, то при повышенной интенсивности света он достигает больше двух. Указанная разница становится еще больше у табака. Таким образом, мы наглядно видим, что снижение интенсивности света компенсируется расширением устьичных щелей, а это приводит к увеличению потока углекислого газа. Отсутствие прямой зависимости между интенсивностью фотосинтеза и степенью раскрытия устьичных просветов при высокой интенсивности освещения показывает, что главными факторами, регулирующими дневную работу устьичных клеток в

Таблица 2

Изменение активности фотосинтеза ($\text{мг CO}_2/\text{кв.дм/час}$) и ширины устьичных просветов у листьев свеклы, табака в зависимости от интенсивности света

Часы опреде- ления	С в е к л а			Т а б а к		
	интенсив. фотосин- теза	ширина устьичных просветов в д	удельный газообмен	интенсив. фотосин- теза	ширина устьичных просветов в д	удельный газообмен
При интенсивности света в 1500 люкс						
22	2,1	—	—	7,2	4,6	1,5
23	2,1	4,4	0,5	7,2	4,6	1,5
24	2,4	4,8	0,5	6,9	4,8	1,4
1	2,5	4,2	0,6	6,8	4,4	1,4
2	2,6	4,2	0,6	5,6	5,2	1,1
3	2,3	5,0	0,4	5,2	5,4	0,9
4	1,8	6,4	0,3	4,1	5,3	0,9
5	1,6	6,6	0,2	4,9	5,4	0,9
6	0,8	8,0	0,1	4,9	5,4	0,9
7	0,6	8,7	0,7	4,8	5,4	0,9
8	0,7	8,4	0,8	4,8	5,4	0,9
9	1,0	6,2	0,2	4,9	4,9	1,0
При интенсивности света в 15000 люкс						
22	9,6	6,9	1,4	23,5	4,7	5,0
23	10,2	6,6	1,5	23,5	5,0	4,7
24	10,3	6,6	1,5	23,5	5,0	4,7
1	10,6	6,6	1,5	23,5	4,7	5,0
2	10,0	6,4	1,4	23,5	4,7	5,0
3	10,8	6,3	1,7	23,5	4,6	5,1
4	11,3	5,9	1,9	23,3	5,0	4,6
5	11,5	5,9	1,9	23,1	5,0	4,6
6	11,7	5,9	1,9	23,0	5,0	4,6
7	11,8	5,8	2,0	23,0	4,7	4,9
8	11,8	5,6	2,0	23,0	4,7	4,9
9	11,9	—	—	22,2	4,7	4,9

естественных условиях, являются в основном гидратация почвы, влажность воздуха, интенсивность освещения и другие условия, определяющие напряженность водного режима и, следовательно, энергию транспирации растений в целом.

Все эти данные приводят нас к следующим основным выводам.

1. В факторостатных условиях, но при низкой интенсивности и продолжительного воздействия света, параллельно с ночной депрессией фотосинтеза расширяются устьичные просветы. Это явление следует рассматривать как положительную реакцию листа, обеспечивающую усиление доступа углекислого газа к инактивированной (в смысле энергии фотосинтеза) хлорофиллоносной ткани.

2. С повышением интенсивности света устраняются ночная депрессия фотосинтеза и ритм деятельности устьичного аппарата. При этом ширина устьичных просветов не достигает предельных размеров и даже

в некоторых случаях бывает меньше, чем при низкой интенсивности света.

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР

Վ. Ն. ՂԱԶԱՐՅԱՆ

Հաստատուն գործոնների պայմաններում ֆոտոսինթեզի ակտիվության և հերձանցքային ապարատի աշխատանքի մասին

Նախկին մեր երկու աշխատանքներում ցույց է տրված, որ հաստատուն գործոնների պայմաններում ֆոտոսինթեզի ինտենսիվությունը ենթարկվում է փոփոխության: Գիշերվա ժամերին այն ապրում է որոշակի դեպրեսիա: Միաժամանակ պարզված է, որ նույնիսկ այդ ժամերին չնայած լույսի առկայության, ֆոտոսինթեզը լրիվ բացառվում է և տերևները թթվածնի փոխարեն արտադրում են ածխաթթու գազ, իսկ հերձանցքներն էլ շարունակում են մնալ բաց Մի այլ դեպքում ֆոտոսինթեզի բարձր ինտենսիվությանը համընկնում է հերձանցքների կիսաբաց դրությամբ:

Այս փաստերը մեզ բերել են այն եզրակացության, որ չնայած գրականության մեջ եղած տվյալների, հերձանցքների աշխատանքը միշտ չէ, որ համապատասխանում է ֆոտոսինթեզի մակարդակին: Նման տվյալներ ստացվում են հիմնականում ոչ տեական լուսակայման պայմաններում, որի շնորհիվ քլորոֆիլակիր քիչը դեռ շարունակում է ակտիվ գործել առանց «հոգնածության» նշանների:

Երկարատև լուսակայման ժամանակ ֆոտոսինթեզի դեպրեսիայի դրսևորումը հավանաբար նշան է ֆոտոսինթեզի և հերձանցքների ոչ կորելացված աշխատանքի: Այս հարցի պարզաբանման նպատակով մեր կողմից դրվել են մի շարք փորձեր կարճ օրվա պերիլայի և բրիզանթեմալի, երկար օրվա՝ ճակնդեղի և ծխախոտի վրա:

Փորձի ենթակա բույսերը աճեցվել են կապե ծաղկամաններում պահվելով բնական օրվա պայմաններում: Փորձերի ընթացքում նրանք տեղափոխվել են անընդհատ արհեստական լուսավորության պայմաններ, ֆոտոսինթեզի ինտենսիվությունը և հերձանցքների վիճակը որոշելու համար միևնույն յարուսի տերևներից մեկը տեղափոխվել է ինֆրակարմիր կլանիչի լուսաթափանց կամերայում նրա կողմից կլանված ածխաթթու գազի բանակի ուղղման նպատակով, իսկ մյուս տերևից ժամը մեկ անգամ փերցվել են հերձանցքների դրոշմներ կոտրղալ թաղանթի մեթոդով:

Կատարված փորձերի արդյունքները հեղինակին բերել են հետևյալ եզրակացությունների:

1. Հաստատուն օպտիմալ գործոնների և թույլ ինտենսիվության լույսի պայմաններում գիշերվա ժամերին ֆոտոսինթեզի անկման զուգահեռ լայնանում են հերձանցքների ճեղքերը: Այս փաստը հեղինակի կողմից դիտվում է, որպես ֆոտոսինթետիկ ակտիվությունը կորցրած քլորոֆիլակիր քիչների մեջ ածխաթթու գազի թափանցման ուժեղացման կոմպենսացման ռեակցիա:

2. Լույսի ինտենսիվության ուժեղացման շնորհիվ անհետանում է գիշերվա ժամերին նկատվող ֆոտոսինթեզի դեպրեսիան և հերձանցքային ապարատի աշխատանքի ուժգնությունը: Այդ պայմաններում հերձանցքների ճեղքերը չեն հասնում իրենց սահմանային չափության և նույնիսկ որոշ դեպքերում մնում են ավելի քիչ բացված վիճակում, քան այդ դիտվում է թույլ ինտենսիվության լույսի պայմաններում:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

¹ В. О. Казарян и В. А. Давтян, ДАН АрмССР, 37, 4, 1963. ² В. О. Казарян и В. А. Давтян, ДАН СССР (в печати). ³ Е. Дж. Маскелл, Proc. Roy. London, Ser. B 13, 1928. ⁴ В. А. Новиков, Журнал оп. агроном. Ю.—В., 81930. ⁵ Г. Дж. Нутман, Ann. Bot. N. S. 1, 1937. ⁶ М. Г. Стальфельт, Planta, 23, 1935. ⁷ М. Г. Стальфельт, Physiol. Plantarum, 14, 4, 1962. ⁸ Г. Х. Молотковский, ДАН СССР, 3, 9 (1935).