

УДК 581.183:631.811.3

ДВИЖЕНИЕ ЛИСТЬЕВ ФАСОЛИ ПРИ СИЛЬНОМ УМЕНЬШЕНИИ КОНЦЕНТРАЦИИ КАЛИЯ В ЛИСТОВЫХ ПОДУШЕЧКАХ

Е. Е. КРАСТИНА, А. С. ЛОСЕВА

(Лаборатория искусственного климата)

Никтинастические движения листьев растений связаны с изменением тургорного давления в клетках листовых подушечек (сочленений). Однако механизм, регулирующий эти изменения, еще не вполне изучен. Одни исследователи отводят ведущую роль в этом регулировании ионам K^+ [6], другие — ионам Cl^- и органическим кислотам [5], третьи считают, что в данном процессе участвуют ионы Ca^{++} [4].

В литературе имеется много сведений о том, что во время движения листа изменяется внутриклеточное содержание K в разных частях сочленения, т. е. происходит перераспределение ионов K^+ между дорзальной и вентральной сторонами сочленения [7—14]. При этом содержание Na и Ca в отдельных участках сочленения не меняется [8, 14]. Авторы всех указанных работ отмечают ведущее участие ионов K^+ в механизме движения листьев.

У многих видов растений никтинастические движения листьев сохраняются в константных условиях среды, т. е. имеют циркадный ритм, который контролируется биологическими часами. Представляют интерес данные о том, что резкое повышение концентрации K в транспирационном токе вызывает сдвиг фаз в циркадном ритме движения листьев фасоли [3]. Это в совокупности с отмеченными выше представлениями об участии K в механизме самого движения листьев побудило нас исследовать влияние дефицита калия на циркадный ритм движения листьев фасоли. Можно было предположить, что острый дефицит K окажет отрицательное влияние на сам процесс движения листьев и на его циркадный ритм.

Результаты наших предыдущих опытов оказались неожиданными [2]. У растений, выращенных на питательной смеси без солей калия, сохранялась способность к циркадным движениям листьев. У них по сравнению с контрольными (на полной по составу питательной смеси) был ослаблен вегетативный рост, резко снижалась концентрация K во всех органах, но повышалась концентрация Ca и Mg . Однако мы не определяли содержания K в моторных тканях листа — сочленениях. Не имея данных об этом, мы не могли исключить возможность того, что у дефицитных по K растений концентрация его в сочленениях не снижается в значительной степени в период, предшествующий повреждению пластинок листьев (когда нами определялось движение листьев фасоли). Поэтому в следующих опытах, результаты которых рассматриваются ниже, мы определяли параллельно циркадный ритм движения листьев и содержание K в сочленениях у растений, испытывающих недостаток в этом элементе.

Методика работы

Как и в предыдущих опытах, объектом исследований была фасоль обыкновенная сорта Латвия 800. Растения выращивали при люминесцентном освещении, фотопериоде 16 ч и температуре 20°. Проросшие семена высаживали в кристаллизаторы с водопр-

водной водой. Через 7 дней растения, находящиеся в фазе разворачивания супротивных листьев, пересаживали в сосуды с питательными смесями: контрольные на полную по составу (но разведенную в 2 раза) питательную смесь Кнопа, опытные — на питательную смесь, из которой были исключены соли калия (нитрат, фосфат и хлорид калия), а эквивалентное количество азота и фосфора внесено с фосфатом и хлоридом аммония.

В предыдущих опытах [2] питательные смеси готовили на водопроводной воде. Анализ такой воды показал, что в ней содержится 2,5 мг К на 1 л. Это, естественно, ослабляло дефицит К в опытных растениях. Поэтому в последующем мы готовили питательные смеси (и контрольную, и опытную) в одних случаях на водопроводной воде, а в других — на дистиллированной. Благодаря указанному приему нам удалось получить одновозрастные растения с разной степенью дефицита К.

Для выращивания использовали литровые сосуды. Питательные растворы меняли через 7 дней. Всего было проведено 3 опыта. В 1-м растворы готовили на водопроводной воде, во 2-м — на дистиллированной, а 3-й опыт включал варианты с обоими способами приготовления питательной смеси. В опытах 1 и 2 в каждом варианте было по 60 растений. Такое большое количество их было необходимо для того, чтобы получить

достаточную массу сочленений для анализа на содержание К.

Через 9—13 дней после высаживания растений на питательные смеси изменяли световой режим: вместо 16-часового дня давали непрерывный свет. Это делалось с той целью, чтобы ритм движения листьев был свободным (контролировался только биологическими часами). Движение листьев начинали определять через 3 сут от начала непрерывного освещения в опыте 1 и через 2 сут — в опытах 2 и 3. Продолжительность определения составляла 1,5 сут. Показания (угол между черешком и главной жилкой супротивного листа) снимали через каждый час, в каждом варианте у 20 листьев — в опытах 1 и 2, у 10 листьев — в опыте 3.

После определения ритма движения листьев растения расчленили по органам. Сочленения вырезали у супротивных листьев, 1-го и 2-го тройчатых листьев. К этому времени 3-й тройчатый лист полностью разворачивался только у контрольных растений. В высушенных образцах с тройной повторностью определяли содержание К. Использовали уксуснокислые вытяжки из растительных проб (настаивание в 2%-ном растворе уксусной кислоты в течение суток). В вытяжках определяли К на пламенном фотометре.

Данные о движении листьев фасоли представлены в виде кривых, которые отражают изменение во времени величины угла между черешком и главной жилкой супротивного листа (в среднем по варианту).

Результаты

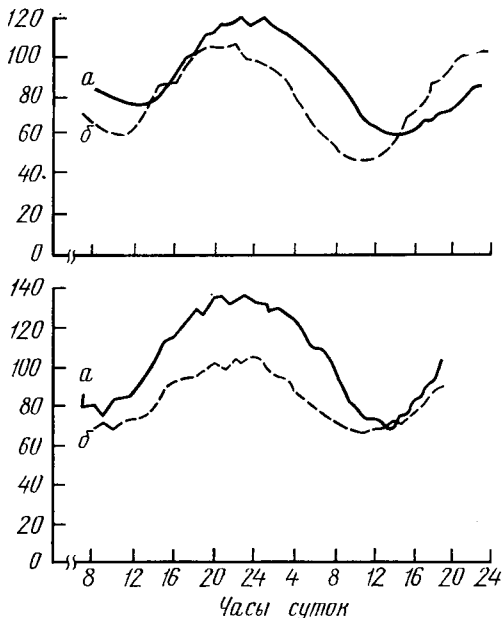


Рис. 1. Циркадный ритм движения супротивных листьев фасоли в опыте 1 (вверху) и в опыте 2.

а — полная питательная смесь; б — смесь без К.

В опыте 1, в котором питательные смеси готовили на водопроводной воде, были воспроизведены результаты предыдущих опытов по движению листьев фасоли в условиях дефицита К [2]. У опытных растений не только сохранялась способность к циркадным движениям листьев, но и амплитуда колебаний в ритме не отличалась от контроля (рис. 1). Период ритма движения у листьев опытных растений был несколько короче, чем у контрольных, что приводило к некоторому сдвигу фаз ритма. Дефицит К проявлялся в угнетении роста и вегетативного развития фасоли. Опытные растения имели меньше тройчатых листьев (в конце опыта у них разворачивался 3-й тройчатый лист, а у контрольных — 4-й) и меньшую вегетативную массу (0,81 г на 1 растение против 1,29 г в контроле). Пластинки листьев у первых еще не имели сильных повреждений.

Содержание калия в растениях (мг на 1 г сухой массы)

Органы растений	Опыт 1		Опыт 2	
	контроль	смесь без солей К	контроль	смесь без солей К
Супротивные листья:				
пластинки	37,8	8,3	37,1	5,0
черешки	83,6	7,3	84,6	4,6
сочленения	83,0	13,0	68,0	6,2
1-й + 2-й тройчатые листья:				
пластинки	45,6	11,0	37,6	9,0
черешки	93,5	15,5	87,1	6,6
сочленения	77,0	26,1	52,9	8,9
3-й тройчатый лист (весь)	44,6	23,1	45,6	17,7
Стебель	65,8	8,3	59,8	6,6
Корни	64,1	15,6	50,8	11,5

В опыте 2 дефицит К проявился у фасоли скорее и в более сильной степени, чем в опыте 1. Поэтому пришлось начать определение ритма на 3 дня раньше. К концу опыта у растений, не получающих калийного питания, супротивные и 1-й тройчатый листья имели некротические пятна, некоторые из них теряли тургор и засыхали. Для определения ритма движения листьев были выбраны растения с относительно лучшим состоянием листьев. Тем не менее 12 листьев из 20 утратили способность к циркадным движениям (имели лишь незначительные по амплитуде колебания с коротким периодом). У остальных опытных листьев сохранялся циркадный ритм движения, но его амплитуда колебаний была меньше, чем в ритме контрольных растений (рис. 1).

Естественно, что в обоих опытах дефицит К вызывал уменьшение концентрации этого элемента по сравнению с контролем во всех органах опытных растений, особенно в стеблях и черешках листьев. Анализ подтвердил данные визуальных наблюдений об усилении калийного голодания растений в случае использования для питательных растворов дистиллированной воды вместо водопроводной. В опыте 2 по сравнению с опытом 1 во всех органах фасоли, выращенной без внесения солей К в питательную смесь, была более низкой концентрация К (табл. 1).

Наибольший интерес представляют данные о содержании К в сочленениях супротивных листьев, движение которых фиксировалось в наших опытах. В обоих опытах исключение солей калия из среды приводило к уменьшению концентрации К в сочленениях листьев, особенно супротивных, наиболее старых листьев, но в опыте 2 это было выражено значительно сильнее. В сочленениях листьев, сохранивших способность к циркадным движениям, концентрация К снизилась в 6,4 раза по сравнению с контролем (с 83 до 13 мг на 1 г), у поврежденных и имеющих затухающий ритм движения листьев — в 11 раз (6,2 мг против 68 мг на 1 г).

На основании полученных данных еще нельзя определенно сказать, что является причиной затухания циркадного ритма движения листьев фасоли при сильном дефиците калия: уменьшение ли концентрации К в сочленениях листьев ниже критической величины или общее нарушение физиологических функций листьев в условиях острого дефицита К. В пользу второго предположения свидетельствовало визуально наблюдаемое повреждение пластинок тех листьев, у которых затухал циркадный ритм движения.

Ранее нами было установлено, что острый дефицит азота и особенно фосфора тоже вызывает затухание циркадного ритма движения листьев фасоли, который восстанавливается после перевода растений на пол-

Накопление сухой массы в среднем на 1 растение при дефиците К

Органы	Смесь на водопроводной воде		Смесь на дистиллированной воде	
	контроль	без К	контроль	без К
Супротивные листья, г	0,26	0,26	0,29	0,19
Тройчатые листья, г	0,98	0,53	0,77	0,27
Стебель, г	0,50	0,29	0,46	0,13
Корни, г	0,26	0,23	0,29	0,12
Все растение:				
г	2,00	1,31	1,81	0,72
% к контролю	100	66	100	40

ную по составу питательную смесь [1]. Этот прием мы решили использовать в опыте 3, если в каком-нибудь из опытных вариантов будет зафиксировано затухание ритма движения листьев.

В опыте 3 было четыре варианта: 1 — полная питательная смесь, приготовленная на водопроводной воде; 2 — смесь без солей К на водопроводной воде; 3 — полная смесь на дистиллированной воде; 4 — смесь без солей К на дистиллированной воде. Движение супротивных листьев фасоли начали определять через 15 дней после пересадки проростков на питательные смеси, когда у растений варианта 4 начали проявляться признаки повреждения листьев. В варианте 2 у опытных растений не было таких признаков.

Следует отметить, что приготовление питательной смеси на водопроводной воде сказывалось положительно на росте даже контрольных растений. Об этом можно судить по массе растений варианта 1, которая была больше, чем у растений варианта 3, где смесь полного состава готовили на дистиллированной воде (табл. 2). Еще больше различались по сухой массе растения вариантов 2 и 4: величина этого показателя равнялась соответственно 66 и 40 % от контроля.

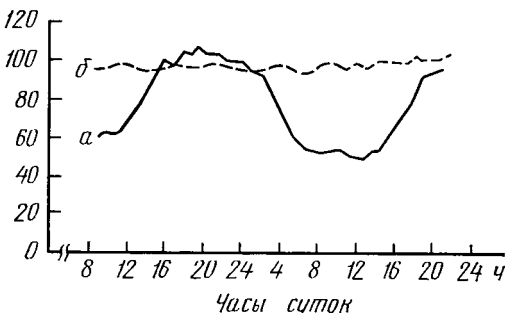
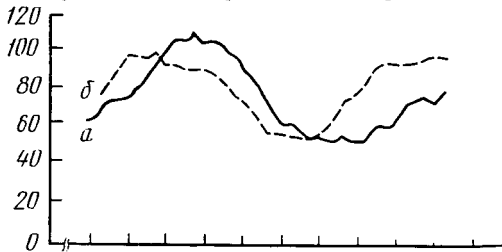


Рис. 2. Циркадный ритм движения супротивных листьев фасоли в опыте 3.

Вверху — питательная смесь на водопроводной воде; внизу — на дистиллированной. Обозначения те же, что на рис. 1.

При определении ритма движения листьев фасоли в вариантах 1 и 2 были получены такие же результаты, как и в опыте 1 (рис. 2). Дефицит К, создававшийся в варианте 2, еще не влиял на способность супротивных листьев фасоли к циркадным движениям. В ритме этих растений амплитуда колебаний была сходна с контролем, а длина периода несколько уменьшалась, что вызывало сдвиг фаз.

В варианте 4 (более сильный дефицит К) у всех растений отсутствовало движение листьев (рис. 2). При таких же условиях минерального питания часть растений еще сохраняла способность к циркадным движениям листьев в опыте 2, в котором возраст растений во время определения

ритма был меньше (на 4 дня) и листья были слабее повреждены.

При переводе растений варианта 4 на полную смесь (через сутки после начала определений) движение листьев не восстановилось, хотя несомненно, что испытывающие дефицит К растения при внесении этого элемента в среду должны были быстро поглощать его. Полученные результаты свидетельствуют в пользу того, что причиной отсутствия движения листьев у растений варианта 4 явилось необратимое нарушение функций листа, а не снижение концентрации К в сочленениях. Когда листья фасоли еще сохраняют физиологические функции, даже сильное снижение концентрации К в сочленениях (опыт 1) не влияет на способность листьев к циркадным движениям.

Следовательно, высказанное нами ранее [2] сомнение относительно ведущей роли К в механизме движения листьев и участия ионов K^+ в механизме биологических часов не снимается после проведения описанных в данной статье опытов. Во всяком случае резкое снижение концентрации К в моторных тканях листа — сочленениях не вызывает задержания циркадного ритма движения листьев фасоли, если их пластинки не имеют серьезных повреждений.

Выводы

При остром дефиците К у фасоли обыкновенной сохраняется циркадный ритм движения (в условиях непрерывного освещения и постоянной температуры), если пластинки листьев не имеют сильного повреждения (некроз, засыхание участков листа). Устойчивость циркадного ритма таких растений не связана с сохранением на уровне контроля концентрации К в моторных тканях — листовых подушечках (сочленениях). Уменьшение концентрации К в сочленениях супротивных листьев фасоли более чем в 6 раз еще не отражалось на способности этих листьев к циркадным движениям.

ЛИТЕРАТУРА

1. Крастина Е. Е., Лосева А. С. Изменения циркадного ритма движения листьев фасоли при остром дефиците азота, фосфора и магния. — Изв. ТСХА, 1972, вып. 2, с. 3—11. — 2. Крастина Е. Е., Лосева А. С. Устойчивость циркадного ритма движения листьев фасоли при исключении калия из питательного раствора. — Изв. ТСХА, 1978, вып. 2, с. 9—15. — 3. Bünning E., Moser I. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1973, vol. 70, N 12, Part 1, p. 3387—3389. — 4. Campbell N. A., Thomson W. W. — Plant Physiol., 1977, vol. 60, N 4, p. 635—639. — 5. Gradmann D. — J. Theor. Biol., 1977, vol. 65, N 3, p. 597—599. — 6. Hastings D. F., Gutknecht J. — J. Theor. Biol., 1978, vol. 73, N 2, p. 363—365. — 7. Kiyosawa K., Tanaka H. — Plant a. Cell Physiol., 1976, vol. 17, N 2, p. 289—298. — 8. Maver W. E. — Z. Pflanzenphysiol., 1977, Bd 83, N 2, S. 127—135. — 9. Satter R. L., Galston A. W. — Sci., 1971, vol. 174, N 4008, p. 518—520. — 10. Satter R. L., Geballe G. T., Applewhite P. B., Galston A. W. — J. Gen. Physiol., 1974, vol. 64, N 4, p. 413—430. — 11. Satter R. L., Geballe G. T., Galston A. W. — J. Gen. Physiol., 1974, vol. 64, N 4, p. 431—442. — 12. Satter R. L., Marinoff P., Galston A. W. — Amer. J. Bot., 1970, vol. 57, N 8, p. 916—926. — 13. Satter R. L., Schrempe M., Chaudhri J., Galston A. W. — Plant Physiol., 1977, vol. 59, N 2, p. 231—235. — 14. Scott B. I. H., Gulline H. F., Robinson G. R. — Austral. J. Plant Physiol., 1977, vol. 4, N 2, p. 193—206.

Статья поступила 28 июня 1979 г.

SUMMARY

Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) was grown on complete nutrient mixture with the exception of potassium, at 20° and with photoperiod of 16 hours. With potassium deficiency its concentration in plants, including pulvinus, was greatly reduced. However, in such plants the circadian rhythm of leaf movements did not change if their blades were not yet greatly damaged (necrosis, drying).