

УДК 581.13.035:633.854.78

## КИНЕТИКА ПОГЛОЩЕНИЯ ПОДСОЛНЕЧНИКОМ ВОДЫ И ИОНОВ ПИТАТЕЛЬНЫХ СОЛЕЙ ПОСЛЕ РЕЗКОЙ СМЕНЫ СВЕТОВЫХ УСЛОВИЙ

Е. Е. КРАСТИНА

(Лаборатория физиологии растений)

Условия освещения влияют на функциональную активность не только надземных органов, но и корневой системы. При этом, как правило, поглощающая функция корней тем выше, чем интенсивнее облучение [11, 15, 17, 20—23]. Этот внешний фактор влияет и на соотношение поглощаемых растением ионов. При снижении интенсивности облучения сильнее всего тормозится поглощение магния, тогда как поступление кальция иногда даже усиливается [2, 4, 9]. Оно также зависит от спектрального состава света, что хорошо проявляется в опытах с этиолированными проростками [12, 13].

Большинство авторов связывают роль света в рассматриваемом процессе с фотосинтезом и оттоком ассимилятов в корни [1, 5—7, 11, 16, 19]. Некоторые результаты исследований [1] дают право предположить, что усиление транспирации и транспорта воды на свету способствует увеличению интенсивности поглощения растениями не только воды, но и минеральных элементов. Стимуляцию поглощающей функции корней через несколько минут после включения света или резкого повышения его интенсивности считают ответной реакцией на фотоиндуцированный сигнал электрической природы, распространяющийся от листьев к корневой системе. Но это явление отсутствует при постепенном повышении интенсивности облучения, вызывающем такую стимуляцию только через несколько часов, когда усиливается транспорт ассимилятов из листьев в корни [6, 10].

Интенсивность любой функции организма сильно зависит от контролирующего ее фактора в том случае, если последний находится в минимуме. Поэтому можно предположить, что ухудшение световых условий больше повлияет на поглощение ионов растениями, выращенными при недостаточной интенсивности облучения и имеющими низкую обеспеченность корней продуктами фотосинтеза. Для проверки этого предположения определялась кинетика поглощения ионов питательных солей и воды в течение 6—8 ч после резкой смены света на темноту или снижения интенсивности света у растений, предварительно выращенных при разных световых условиях.

### Методика

Подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) сорта Смена выращивался в водной культуре на питательной смеси Кюпа (0,2 и 0,5 нормы соответственно в первую и следующие недели) в сосудах емкостью 3 л по 5 растений. Опыты 1 и 2 проведены в марте и апреле 1981 г. в вегетационной камере, где поддерживалась температура 20° и имелось дополнительное к естественному освещению от ламп ДРЛФ-400 с 6 до 22 ч, опыт 3 — в июле 1981 г. при естественных температуре и освещении в защищенных от осадков сетчатых камерах.

В фазе трех пар настоящих листьев (через 18, 19 и 15 дней от всходов соответ-

ственно в опытах 1, 2 и 3) растения сначала выдерживали 1 ч на опытном питательном растворе при одинаковых световых условиях, а затем переносили на такой же раствор, но в разные условия освещения: 1 — контроль — естественное освещение, 2 — сниженная в 4 раза интенсивность облучения; 3 — темнота. В каждом варианте было 4 сосуда (всего 20 растений). Интенсивность облучения в контрольном варианте в опытах 1, 2 и 3 составляла соответственно 9—10 клк, 10—20 и 30—32 клк. В варианте 2 она равнялась 2,3 клк, 2,5—4,0 и 7—8 клк.

Начало экспозиции 10 ч. утра.

В опытах 1 и 3 концентрация питательного раствора была одинаковой (0,2 нормы смеси Кнопа), смена раствора производилась через 2 ч, продолжительность экспозиции — 8 ч. В опыте 2 концентрацию всех ионов, кроме кальция, уменьшали в 2 раза (0,1 нормы смеси Кнопа), а содержание кальция — в 10 раз. Раствор меняли через каждый час, продолжительность экспозиции 6 ч. Объем питательного раствора во всех опытах — 250 мл на 5 растений.

В конце экспозиции растения убирали, вы-

сушивали, взвешивали для определения массы отдельных органов. Поглощение элементов минерального питания определяли по их убыли из питательного раствора и рассчитывали на 1 г сухой массы корней. Содержание нитрата определяли по методу Гранваль-Ляжу, калия — на пламенном фотометре, фосфата — по методу Кирсанова, кальция и магния — объемным трилометрическим методом. На рисунках вертикальными линиями обозначена НСР для 5% уровня значимости.

## Результаты

Поглощение подсолнечником элементов питания и воды в значительной степени зависело от условий проведения опыта.

В опыте 1, в котором растения выращивали при невысокой освещенности, снижение последней в 4 раза и тем более помещение их в темноту привели к заметному уменьшению поглощения воды, нитрата, калия и фосфата уже в первые 2 ч. При этом прекратилось поглощение магния; только поступление кальция не отличалось существенно от контроля (рис. 1). При увеличении экспозиции отрицательное влияние сниженной интенсивности света и темноты на поглощение подсолнечником нитрата, калия и особенно фосфата усиливалось, через 4 ч ослаблялось и поглощение кальция. При снижении освещенности (вариант 2) поглощение магния отмечалось только в один из 2-часовых интервалов, а при помещении растений в темноту (вариант 3) магний не поглощался или даже выделялся в раствор в течение всей экспозиции.

Суммарно за 8 ч растения 2-го варианта поглотили в 2 раза меньше воды и калия, чем в контроле, на 40% меньше нитрата и фосфата, на 71% — магния. Еще сильнее тормозилось поглощение ионов и воды подсолнечником в темноте (таблица).

Поглощение кальция и магния растениями имеет конкурентный характер, что подтвердилось и в опытах с подсолнечником в условиях нашей лаборатории [8]. Поэтому в опыте 2 для ослабления конкуренции с магнием и соответственно для усиления поглощения последнего подсолнечником концентрация кальция в опытном растворе была снижена. Предполагалось, что в данном случае растения не будут выделять магний в раствор при ухудшении световых условий.

Результаты опыта 2 оказались несколько неожиданными. Снижение концентрации кальция в растворе оказало сильное влияние на поглощение подсолнечником не только кальция и магния, но и фосфата. За 1-й час у растений всех вариантов отмечалось выделение в раствор кальция и фосфата; оно ослабилось во 2-й час и прекратилось в 3-й час от начала экспозиции. Затем растения перешли к поглощению указан-

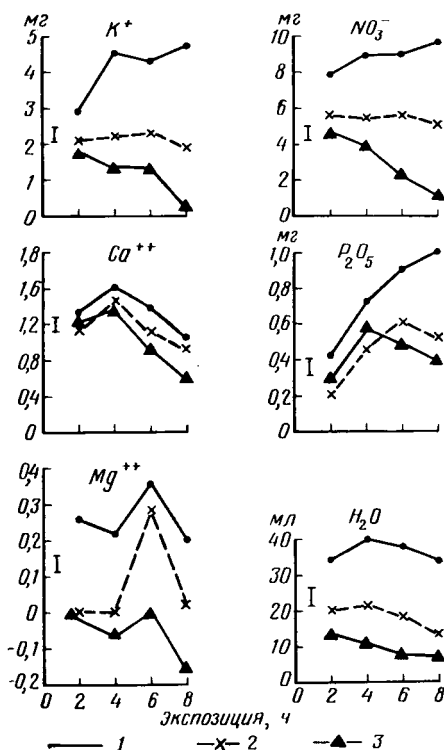


Рис. 1. Кинетика поглощения подсолнечником макроэлементов и воды в опыте 1 (мг или мл на 1 г сухой массы корней).

1, 2 и 3 — варианты опыта.

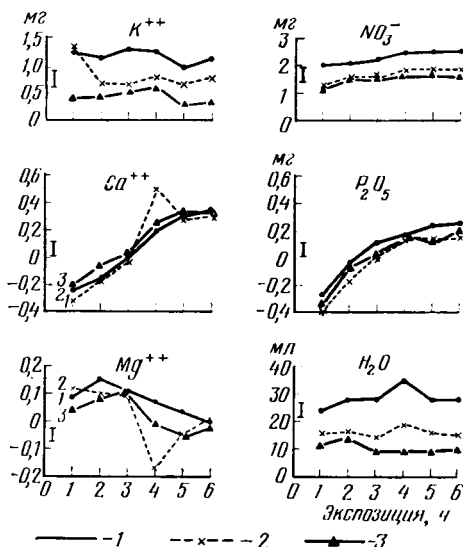


Рис. 2. Кинетика поглощения подсолнечником макроэлементов и воды в опыте 2.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ли растения всех вариантов. Но затем опытные растения начали выделять его в раствор. Этот момент совпал с переходом растений от выделения кальция к его поглощению. В указанное время контрольные растения тоже ослабили поглощение магния, но не выделяли его в раствор. В целом по опыту отмечена высокая отрицательная корреляция между поглощением кальция и магния ( $r = -0,81$ ). Следовательно, наблюдавшееся в опыте 1 выделение магния находящимися в темноте растениями проявилось и в опыте 2, но только позже, когда растения восстановили способность поглощать кальций из раствора. Более того, в опыте 2 указанное явление имело место и у растений, помещенных в условия низкой интенсивности света. За 6 ч поглощение магния в вариантах 2 и 3 составило соответственно 26 и 33% от контроля (таблица).

Уже с первых часов экспозиции опытные растения поглощали меньше нитрата, калия и воды, чем контрольные, но указанный эффект не усиливался во времени (рис. 2). Суммарно за 6 ч растения вари-

ных ионов (рис. 2). В данных условиях минерального питания обнаружена высокая положительная корреляция между поглощением кальция и фосфата ( $r = +0,90$ ). Аналогичная зависимость отмечена также в работах [3, 14, 18]. Тем не менее пока еще не ясны причины этой зависимости.

Световые условия оказали относительно слабое влияние на поглощение (и выделение) кальция подсолнечником. В варианте 2 растения сильнее выделяли фосфат в первые 2 ч и слабее его поглощали в последующие часы, чем в контроле; в сумме за 6 ч значение этого показателя было отрицательным (рис. 2, таблица). В темноте поглощение фосфата растениями отличалось от контрольного в меньшей степени.

Интересные результаты получены и по кинетике поглощения магния. В первые 3 ч магний поглоща-

Суммарное поглощение подсолнечником макроэлементов и воды при разных световых условиях

Вариант	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K	Ca	Mg	H <sub>2</sub> O, мл
	мг					
Опыт 1, экспозиция 8 г						
1	35,3±1,9	3,0±0,26	16,5±1,4	5,4±0,6	1,05±0,06	146±6,6
2	21,7±0,5	1,8±0,15	8,5±0,2	4,6±0,1	0,30±0,07	72±1,9
3	12,1±1,2	1,8±0,11	4,6±0,2	4,2±0,2	-0,22±0,05	39±0,6
Опыт 2, экспозиция 6 г						
1	13,9±1,3	0,48±0,20	6,9±0,5	0,46±0,11	0,46±0,02	172±6,7
2	10,2±0,4	-0,10±0,14	4,9±0,5	0,62±0,05	0,12±0,02	98±4,3
3	9,2±0,4	0,07±0,15	2,5±0,14	0,70±0,07	0,15±0,04	61±2,2
Опыт 3, экспозиция 8 г						
1	63,7±2,2	5,4±0,2	19,1±0,9	4,1±0,2	2,01±0,14	252±20
2	67,2±3,0	4,8±0,2	20,2±1,4	4,1±0,2	2,28±0,10	198±10
3	49,8±0,9	3,2±0,3	11,7±0,8	3,0±0,2	1,63±0,14	108±2

анта 2 поглотили нитрата и калия соответственно на 27 и 29 % меньше контроля, а варианта 3 — на 34 и 64 %.

Таким образом, результаты опытов 1 и 2 показали, что растения, выращенные при относительно невысокой облученности, быстро изменяют скорость поглощения ионов и воды при резком ухудшении световых условий.

Изменение условий освещенности оказало значительно меньшее влияние на функциональную активность корней подсолнечника, выращенного при солнечном летнем освещении в опыте 3. В варианте 2 в первые 2 ч у растений не отмечено достоверных различий с контролем по поглощению фосфата и калия, у них даже усилилось поглощение нитрата и кальция, только магний и воду они поглощали слабее. Следовательно, резкое ухудшение световых условий не изменило в первые часы общую поглощающую активность корней, но сдвинуло соотношение между поступлением отдельных элементов. Первоначальное ослабление поглощения магния не усиливалось во времени (рис. 3). Однако в конце экспозиции эти растения поглощали меньше нитрат, фосфат и кальций.

Растения варианта 3 в течение всей экспозиции уступали контрольным по интенсивности поглощения калия, нитрата, фосфата и воды. Поглощение ими кальция было ниже, чем в контроле, в течение 6 ч, а затем оно усилилось и сравнялось с контролем.

Видимо, это связано с тем, что к концу экспозиции резко затормозилось поглощение конкурирующего катиона — магния (рис. 3). Находящиеся в темноте растения в этом опыте в отличие от опыта 1 не выделяли магний в питательный раствор, а поглощали его в течение всей экспозиции.

Суммарное за всю экспозицию поглощение макроэлементов подсолнечником в варианте 2 достоверно не различалось с контролем, а в варианте 3 было меньше, но не так значительно, как в опыте 1 (таблица). Особенно сильные различия между двумя опытами отмечены по влиянию темноты на поглощение растениями нитрата, калия и магния.

Таким образом, анализ кинетики поглощения ионов питательных солей и воды подсолнечником в течение 6—8 ч после резкой смены световых условий в дневной период суток показал, что корневая система быстро реагирует на данный внешний фактор, при этом у нее происходят количественные или качественные изменения поглощающей функции. Характер и степень реакции корней зависят от исходного (или контрольного) уровня облученности растений. При низкой исходной облученности снижение последней в 4 раза вызывает угнетение поглощения растениями нитрата, фосфата, калия и особенно магния. При высокой исходной облученности такое воздействие вызывает сначала только сдвиг в соотношении поглощаемых ионов, но суммарное за всю экспозицию (8 ч) поступление макроэлементов не изменяется. Смена света на темноту в дневной период суток оказывает отрицательное воздействие на поглощающую функцию корней в обоих случа-

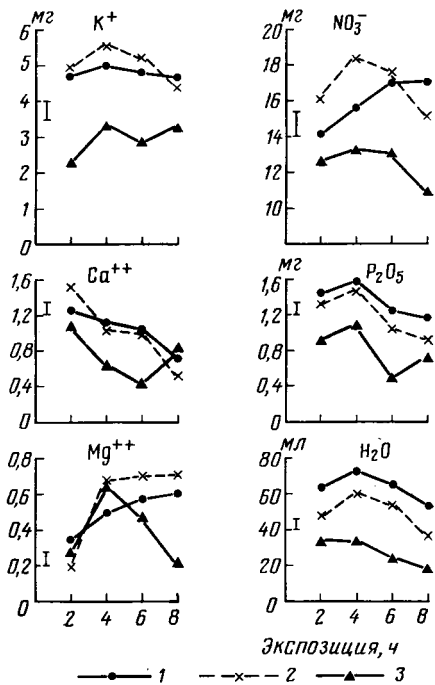


Рис. 3. Кинетика поглощения подсолнечником макроэлементов и воды в опыте 3.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ях, но оно проявляется сильнее у растений, выращенных при более низкой интенсивности света.

Полученные результаты подтвердили выдвинутое предположение о зависимости реакции корней на смену световых условий от исходного уровня последних. Они также согласуются с общепризнанным положением о том, что роль света в поглощении ионов растениями связана с образованием ассимилятов и их флоэмным транспортом в корни. Полученные результаты показывают, что информация о смене световых условий передается от побегов в корни быстрее, чем изменяется обеспеченность корней ассимилятами. Об этом свидетельствуют изменения поглощающей функции корней уже в первые 1—2 ч после смены световых условий. Возможно, роль сигнала играет изменение скорости ксилемного транспорта воды, так как поглощение последней растениями быстро снижается при ухудшении световых условий и тем более в темноте. Но характер ответной реакции на этот сигнал зависит от обеспеченности корней необходимыми для их функций субстратами.

### Выводы

1. Поглощающая функция корней подсолнечника изменяется уже через 1—2 ч после изменения интенсивности облучения в дневной период суток.

2. Характер реакции корней на снижение интенсивности облучения зависит от исходного уровня освещенности. При низком и высоком уровнях облученности растений в предшествующий период соответственно происходят торможение поглощения всех макроэлементов или только сдвиг в соотношении поглощаемых ионов в первые часы экспозиции.

3. Наибольшее влияние указанные факторы оказывают на поглощение подсолнечником магния, наименьшее — на поглощение кальция.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Влияние света и ассимиляции углекислоты листьями на поглощательную деятельность корневой системы растений. — В сб.: Роль минер. элементов в обмене веществ и продуктивности растений. М.: Наука, 1964, с. 205—210. — 2. Громыко О. И. Влияние освещенности на поглощение подсолнечником кальция, калия и магния. — Докл. ТСХА, 1967, вып. 124, с. 151—155. — 3. Гунар И. И., Листова М. П., Петров-Спирidonov А. Е. Поглощение фосфатов и сульфатов проростками ячменя при варьировании отношения К:Са в растворе. — Изв. ТСХА, 1970, вып. 4, с. 3—9. — 4. Красина Е. Е., Пал И. Влияние температуры и интенсивности освещения на поглощение кукурузой минеральных элементов. — Докл. ТСХА, 1962, вып. 79, с. 107—113. — 5. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. — 6. Маслоброд С. Н., Земшман А. Я., Семин В. С., Степанов К. И., Лысков В. Н. О двух механизмах поступления фосфора в растение при световом воздействии. — В сб.: Пробл. фотоэнергетики растений. Кишинев: Штинца, 1975, вып. 3, с. 171—181. — 7. Ничипорович А. А., Чень Инь. Фотосинтез и поглощение элементов минерального питания и воды корнями растений. — Физиол. растений, 1959, т. 6, вып. 5, с. 513—521. — 8. Пандей М. Поглощение и накопление К, Са, Mg растениями при увеличении концентрации одного из катионов в среде. — Изв. ТСХА, 1971, вып. 6, с. 11—18. — 9. Петров-Спирidonov А. Е., Ради А. Ф. Влияние температуры и освещенности на поглощение и распределение зольных элементов в растениях. — Докл. ТСХА, 1963, вып. 89, с. 260—267. — 10. Степанов К. И., Маслоброд С. Н., Земшман А. Я., Лысков В. Н., Семин В. С. Функциональная роль фотондуцированной электрической реакции в процессе поглощения растениями на свету минеральных элементов из почвы. — В сб.: Пробл. фотоэнергетики растений. Кишинев: Штинца, 1974, с. 145—152. — 11. Хуан Вэй Хань. Влияние некоторых внешних факторов на поглощение растениями элементов минерального питания. — Автореф. канд. дис. М., 1961. — 12. Шупилова Г. А. Поглощательная деятельность корней при освещении растений светом различного спектрального состава. — В сб.: Биол. и биофиз. Томск, 1974, с. 132—137. — 13. Шупилова Г. А. Изучение некоторых сторон взаимосвязи листового и корневого питания растений под влиянием света различного спектрального состава. — Вопр. биол. Томск, 1977, с. 130—134. — 14. Bizid A. — C. r. Acad. Sci., 1975, D 280, N. 5, p. 609—612. — 15. Chen T. M., Ries S. K. — Can. J. Bot., 1969, vol. 47, p. 341—343. — 16. Frossard Y. S. — Ann. agron., 1976, vol. 27, N 4, p. 435—445. — 17. Hillmark W. B., Huffaker R. C. — Physiol. Plant, 1978, vol. 44,

p. 147—152. — 18. Leggett Y. E., Gal-  
loway R. A., Gauch H. G. — Plant Phy-  
siol., 1965, vol. 40, N 5, p. 897—902. —  
19. Massimino D., Andre M., Ri-  
chaud C., Daguene A., Massimi-  
no Y., Vivoli Y. — Physiol. Plant, 1981,  
vol. 51, N 1, p. 150—155. — 20. Panta-  
nelli E. — Landwirtsch., Jahrb., 1905,  
Bd 34, S. 665—683. — 21. Sasakiwa H.,

Yamamoto Y. — Plant Physiol., 1978,  
vol. 62, p. 665—669. — 22. Veen B. W.—  
J. Exp. Bot., 1977, vol. 28, p. 1389—1398.—  
23. Weißmann H. — Zeitschr. Pflanze-  
nähr., Düngung, 1925, Bd 4, Abt. B,  
S. 153—155.

*Статья поступила 11 ноября 1983 г.*

#### SUMMARY

Sunflower (*Helianthus annuus* L.) was grown under low and high intensity of illumination (10-20 thousand lux and summer daylight). Plants at the stage of three leaf pairs were studied to determine absorption kinetics of water and nitrate, phosphate, potassium, calcium and magnesium ions during 6-8 hours after 4 times reduction of illumination intensity and light-to-darkness change in the daytime. Root absorbing function change occurred during the first 1-2 hours. With plants grown under low illumination intensity the reduction of the latter slowed down the absorption of nutrition salts and water ions during the whole exposition. However, with plants grown under high illumination intensity such an impact only changed the proportion of absorbed ions during the first hours and had no influence on their total absorption during the whole exposition. The second group of plants had the higher ion absorption level in the darkness than the first group.