

О ВЛИЯНИИ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА НА ОБМЕННЫЕ РЕАКЦИИ ЛИСТЬЕВ КАЛАНХОЕ В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНЫХ ФОТОПЕРИОДОВ

Свет у аутотрофных растений осуществляет двоякую функцию: возбуждает высокоэнергетические реакции фотосинтеза, а также оказывает регуляторное действие на все процессы жизнедеятельности растений. Свет является внешним сигналом, посредством которого осуществляется взаимодействие генома с окружающей средой. Поэтому изучение природы фоторецепторов, образование первичных продуктов и путей передачи последних в каналы эндогенной регуляции являются одной из важнейших задач фоторегулирования.

Известно, что биосинтез хлорофилла, развитие структуры хлоропласта—светозависимые процессы [1, 2]. Большинство из них подчиняется регуляции красным—дальним красным светом, и поэтому фоторецептором регуляторного действия света на биосинтез хлорофилла считается фитохром [3—5]. Однако результаты ряда исследований, проведенных в последующие годы, свидетельствуют об участии в регуляции биосинтеза хлоропластов фоторецепторов, возбуждаемых синим светом [6]. При этом, показано, что последний, по сравнению с красным, способствует увеличению как белков, так и хлорофилла, чего не могло быть, если бы на синем свету фоторегуляция биосинтеза осуществлялась только с помощью фитохрома. Многие изучения, проводимые в этом направлении [1, 3, 7, 8], показывают устойчивые различия в метаболизме зеленых растений, выращиваемых длительное время на красном и синем свету. Они выражаются в том, что у растений на синем свету содержание белков, нуклеиновых кислот, а также нуклеопroteinов в клетке значительно больше, чем на красном. Это, видимо, свидетельствует об активации синим светом всего белоксинтезирующего аппарата и увеличения энергетических возможностей клетки.

В настоящей работе мы в качестве основной схемы изучения избрали сравнение воздействия красного (660 нм—КС), дальнего красного (730 нм—ДКС) и синего (450 нм—СС) света на динамику хлорофилла, азота и нуклеиновых кислот в краях и срединной части листьев растений в ходе вегетативного воспроизводства. Биологической моделью для изучения служило растение *Kalanchoe daigremontiana* L. Каланхое является типичным представителем группы длиннокоротко-дневных растений. На длинном дне оно (14 ч) размножается вегетативным путем, а при перенесении на короткий (8 ч)—переходит к цветению. Вегетативное размножение каланхое происходит при помощи выводковых почек, формирующихся по краям листа в выемках из суперидермальной ткани [9]. Опыты Хованской [10], а также наши длительные наблюдения [11] показали, что образование выводковых почек происходит только в условиях длинного дня в выемках листьев. При отрезании краев, через определенное время появляется слабая изрезанность, однако без вторичного формирования выводковых почек. Эти данные косвенно свидетельствуют о физиологической разноразличности различных участков листа, проявляющийся в обменных

реакциях и, следовательно, в активности синтеза важнейших структурных компонентов живой клетки.

Исходя из вышеизложенного, мы полагали, что свет различного качества, возбуждая или инактивируя фотореакции, может регулировать отдельные звенья обмена веществ в разных участках листа (выемках, краях, средней части), способствуя, таким образом, образованию специфических метаболитов и физиологически активных веществ, что влияет в конечном счете на морфогенез растений.

С этой целью подопытные растения каланхое предварительно выращивались (до появления 6—8 пар листьев) на естественном свете в условиях короткого дня. С начала закладки опыта растения переносились в специальные камеры, освещенные различными источниками освещения. Свет, падавший на растения, выравнивался по количеству квантов и переводился в единицы физиологически активного излучения по таблице Клешина в эрг/см² на 1 люкс [12]. Подопытные растения получали соответственно 6,14 и 25 длинных (14 ч) и коротких (8 ч) дней. Контролем служили растения, находившиеся в условиях естественного освещения. Изучение различных форм хлорофилла проводилось по методу Осиповой [13] с дальнейшим спектрофотометрированием на СФ—26 по Mackinney [14], определение азота—микрометодом Кельдаля [15], нуклеиновых кислот—по Цаневу и Маркову [16], с обработкой материала по Шмидту и Тангаузеру [17].

Результаты изучений показали следующую картину: на длинном дне содержание общего хлорофилла как в краях (рис. 1), так и в средней части листа (рис. 2) повышается. При этом, как видно из кривых, наибольшее увеличение имеет место в условиях красного и синего света, а на дальнем красном свете—значительно понижается. Весьма примечательно, что содержание связанного хлорофилла увеличивается, достигая максимума на 14-й день, что, на наш взгляд, можно объяснить тем, что молекулы его, связываясь с белком, приобретают определенную устойчивость. О критическом состоянии листьев каланхое в условиях длинного дня, где идет формирование выводковых почек, свидетельствует значительное понижение процента хлорофилла, достигающее на 14-й день изучений наименьшей величины. Необходимо отметить, что в этот период количество как общего, так и свободного хлорофилла значительно возрастает. Нам думается, что уменьшение процентного соотношения общего и свободного хлорофилла также говорит в пользу ускоренного синтеза хлорофилла. На коротком же дне наблюдается иная картина: содержание обеих форм хлорофилла увеличивается без заметных подъемов и спадов как в краях (рис. 3), так и в средней части (рис. 4) листьев. Процент свободного хлорофилла от общего также нарастает, что свидетельствует о нормальной вегетации листьев каланхое. Однако заслуживает внимания тот факт, что наибольшее содержание хлорофилла наблюдается в условиях длинного и короткого дня при воздействии синим светом. Видимо, это связано с активацией в данных условиях белоксинтезирующего аппарата.

Для экспериментального подтверждения этого предположения нами проводилось изучение динамики общего и белкового азота в листьях каланхое под воздействием спектрального состава света. Результаты исследований, приведенные на рис. 5, 6 показали определенный параллелизм в динамике белкового азота и связанного хлорофилла. Как явствует из кривых, в краях листьев каланхое в условиях длинного дня (рис. 5, 1) наблюдается увеличение как общего, так и белкового азота в ходе формирования выводковых почек. При этом, максимальной величины достигает их содержание под воздействием синих лучей, минимальной—дальних красных. В средней части листа (рис. 6, 1) наблюдается

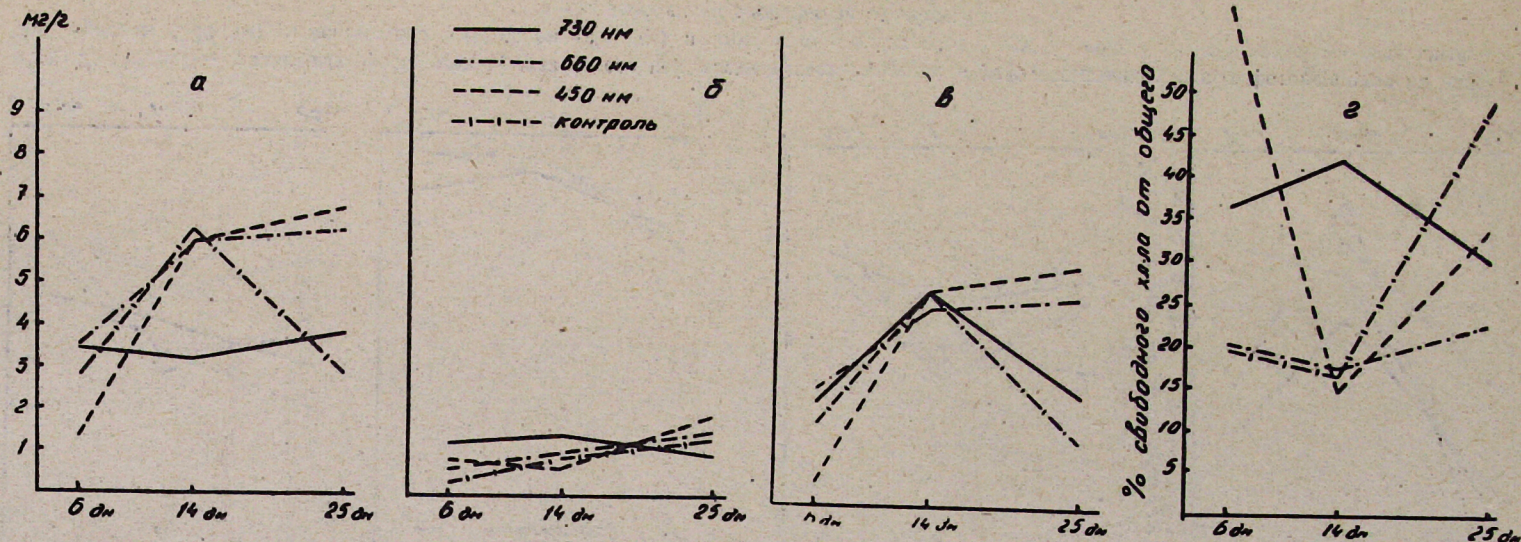


Рис. 1. Динамика различных форм хлорофилла в краях листьев каланхоэ в условиях длиннодневных фотопериодов на дальнем красном (730 нм), красном (660 нм), синем (450 нм) и естественном (контроль) свете: а—общий, б—свободный, в—связанный, г—%, свободного хлорофилла от общего.

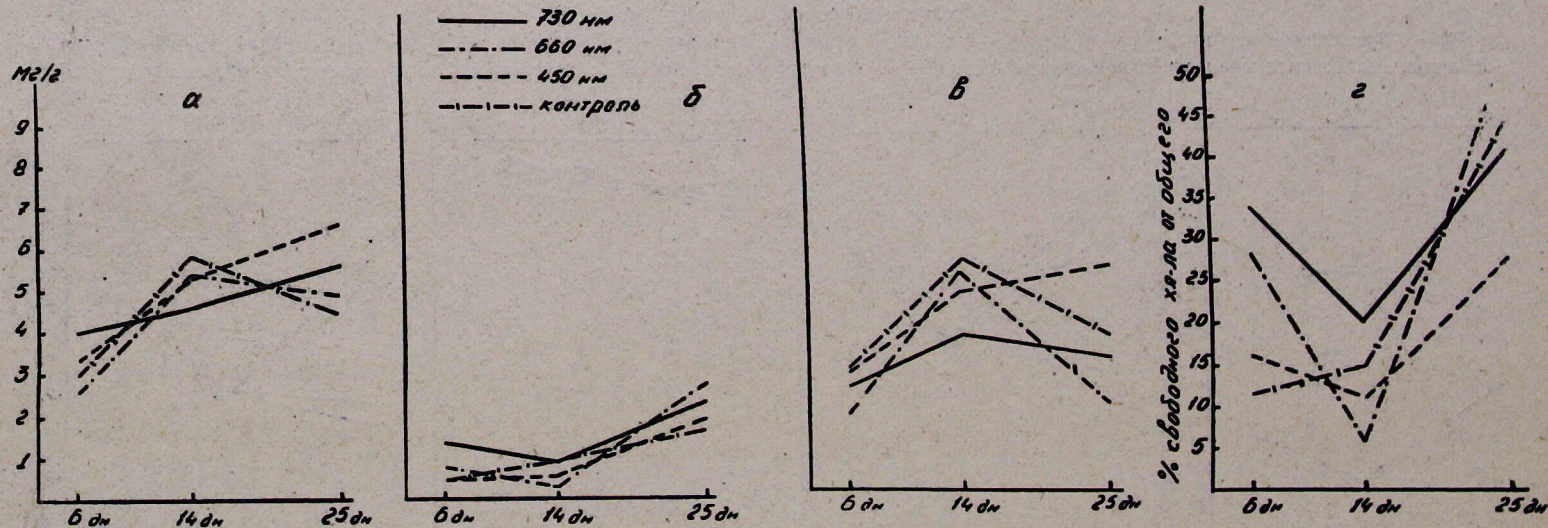


Рис. 2. Динамика различных форм хлорофилла в средней части листьев каланхоэ в условиях длиннодневных фотопериодов на дальнем красном (730 нм), красном (660 нм), синем (450 нм) и естественном (контроль) свете: а—общий, б—свободный, в—связанный, г—% свободного хлорофилла от общего.

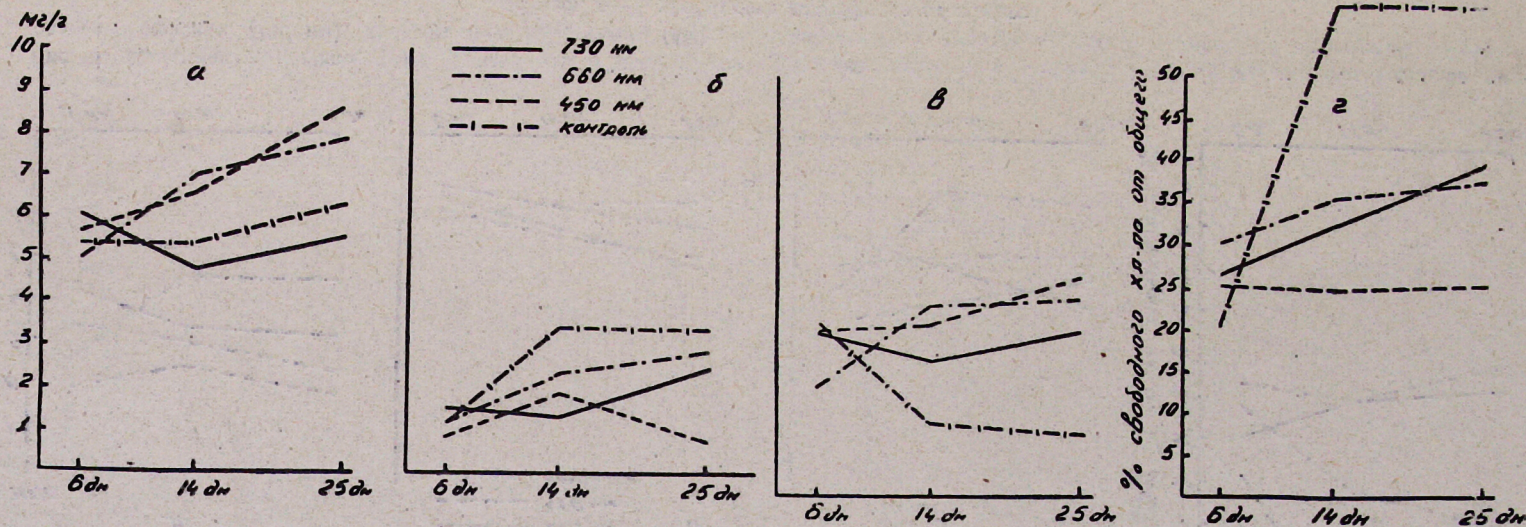


Рис. 3. Динамика различных форм хлорофилла в краях листьев каланхое в условиях короткодневных фотопериодов на дальнем красном (730 нм), красном (660 нм), синем (450 нм) и естественном (контроль) свете.

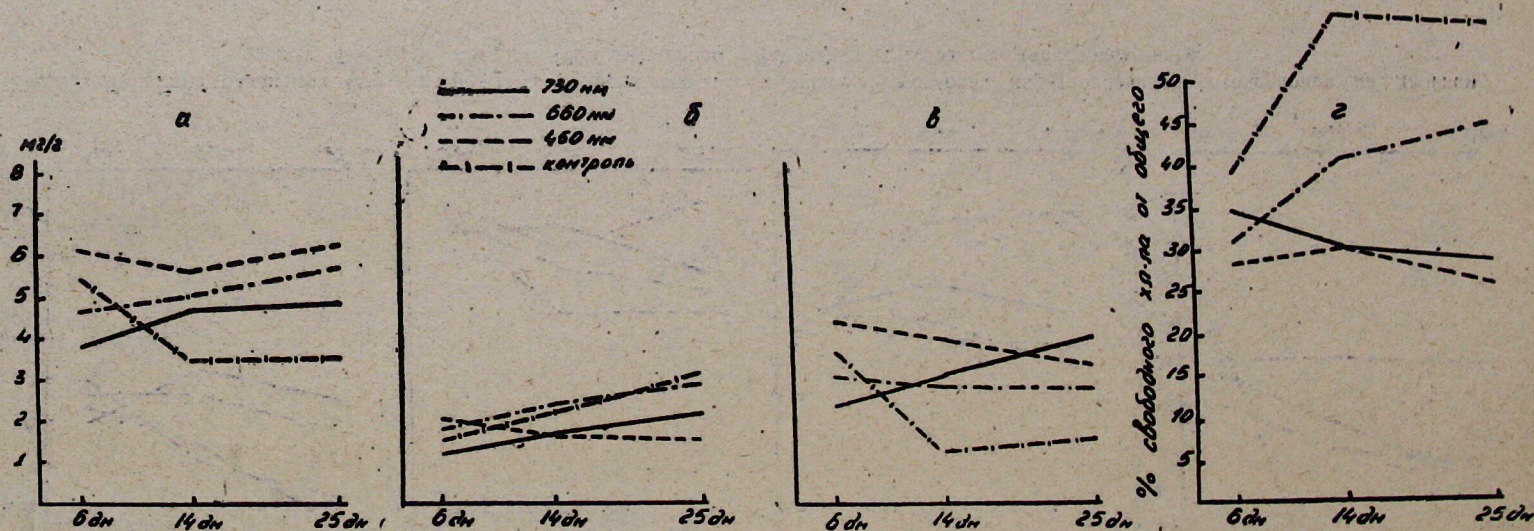


Рис. 4. Динамика различных форм хлорофилла в средней части листьев каланхоэ в условиях короткодневных фотопериодов на дальнем красном (730 нм), красном (660 нм), синем (450 нм) и естественном (контроль) свете: а—общий, б—свободный, в—связанный, г—% свободного хлорофилла от общего.

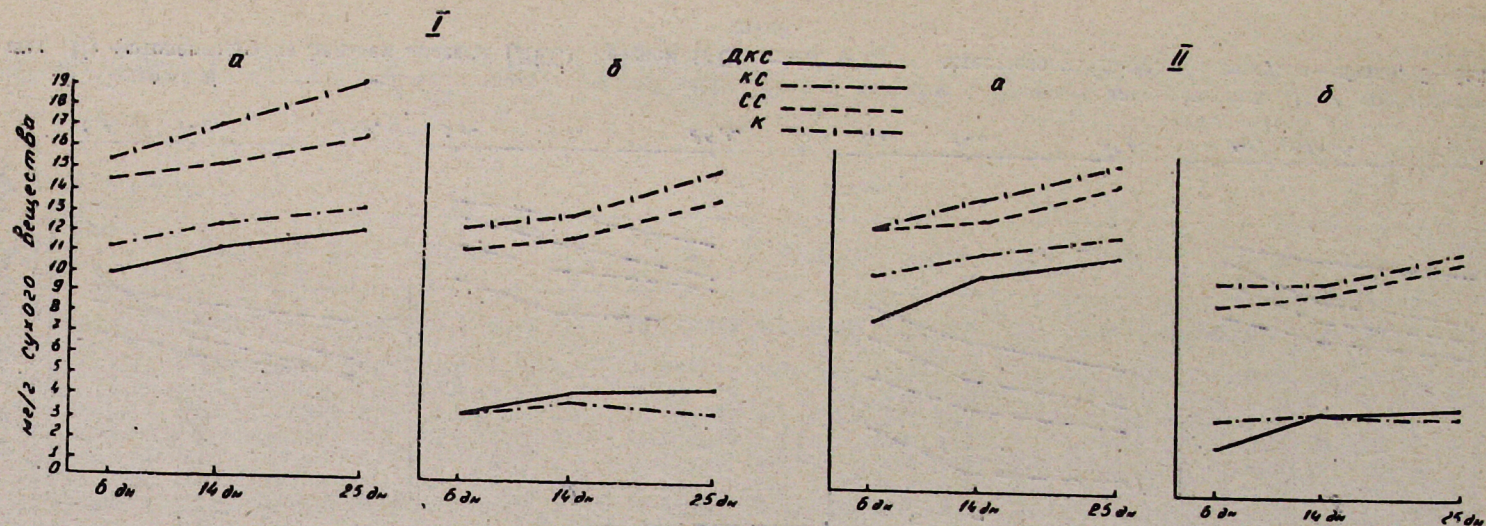


Рис. 5. Содержание общего и белкового азота в краях листьев каланхоэ в условиях длиннодневных (I) и короткодневных (II) фотопериодов на дальнем красном (ДКС), красном (КС), синем (СС) и естественном (контроль) свету: а—общий, б—белковый.

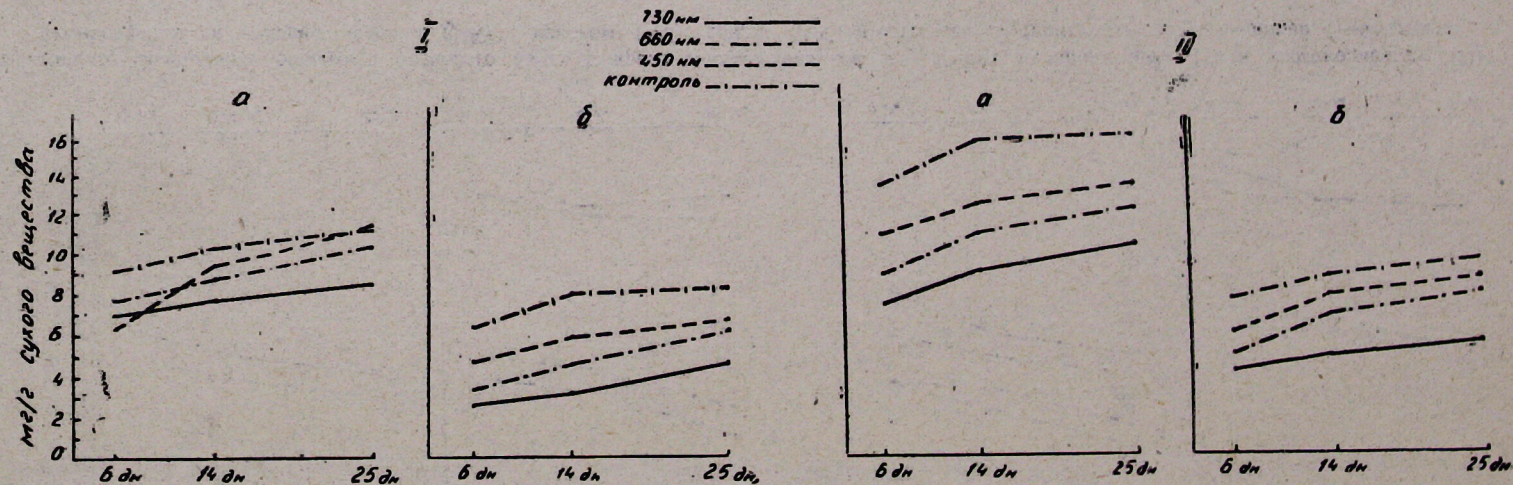


Рис. 6. Содержание общего и белкового азота в средней части листьев каланхое в условиях длиннодневных (I) и короткодневных (II) фотопериодов на дальнем красном (ДКС), красном (КС), синем (СС) и естественном (контроль) свету: а—общий, б—белковый.

Таблица 1

Содержание пуклеиновых кислот в краях листьев каланхое в условиях длиннодневных и короткодневных фотопериодов на дальнем красном, красном, синем и естественном свету (мг/г сухого в-ва)

Варианты опыта	Фотопериодический режим	5 дней				14 дней				25 дней			
		M±m											
		РНК	ДНК	Сумма	РНК/ДНК	РНК	ДНК	Сумма	РНК/ДНК	РНК	ДНК	Сумма	РНК/ДНК
ДКС	Длинный день	12,2±0,11	4,1±0,05	16,3±0,16	3,1	15,1±0,09	5,1±0,01	20,2±0,10	3,0	17,3±0,07	5,6±0,01	22,9±0,08	3,1
КС	Короткий	9,8±0,09	2,2±0,07	12,0±0,16	4,4	11,6±0,09	4,2±0,09	15,8±0,18	2,8	12,5±0,03	4,6±0,09	17,1±0,12	2,7
	Длинный	14,0±0,13	4,2±0,03	18,2±0,16	3,3	15,8±0,05	5,1±0,03	20,9±0,08	3,1	17,9±0,12	5,4±0,12	23,3±0,24	3,3
СС	Короткий	10,8±0,09	3,0±0,01	13,8±0,1	3,6	12,4±0,12	4,5±0,1	16,9±0,22	2,7	13,8±0,15	5,1±0,13	18,9±0,28	2,7
	Длинный	17,0±0,14	5,0±0,05	22,0±0,19	3,4	21,2±0,19	6,8±0,1	28,0±0,21	3,1	23,0±0,09	7,0±0,03	30,0±0,12	3,3
Контроль	Короткий	12,0±0,05	4,1±0,07	16,1±0,12	2,9	14,0±0,07	5,6±0,07	19,6±0,14	2,5	16,0±0,08	7,1±0,08	23,1±0,16	2,2
	Длинный	19,2±0,13	5,8±0,1	25,0±0,24	3,3	23,8±0,17	7,0±0,01	30,8±0,18	3,4	26,0±0,15	7,2±0,12	33,2±0,27	3,6
	Короткий	13,5±0,07	5,0±0,09	18,5±0,16	2,7	16,1±0,11	6,0±0,06	22,1±0,17	2,7	17,2±0,08	7,0±0,05	34,2±0,13	2,5

Таблица 2

Содержание нуклеиновых кислот в средней части листьев каланхое в условиях длиннодневных и короткодневных фотопериодов на дальнем красном, красном, синем естественном свете (мг/г сухого в-ва)

Варианты опыта	Фотопериодический режим	5 дней				14 дней				25 дней			
		M±m											
		РНК	ДНК	Сумма	РНК/ДНК	РНК	ДНК	Сумма	РНК/ДНК	РНК	ДНК	Сумма	РНК/ДНК
ДКС	Длинный день	12,0±0,05	3,3±0,02	15,3±0,07	3,6	11,5±0,15	3,8±0,03	15,3±0,18	3,0	11,0±0,05	3,8±0,1	13,8±0,06	2,9
КС	Короткий	8,5±0,11	2,7±0,09	11,2±0,2	3,2	12,2±0,09	4,1±0,05	16,3±0,14	3,0	13,0±0,14	4,8±0,05	17,8±0,19	2,7
	Длинный	13,0±0,05	3,9±0,03	16,9±0,08	3,3	10,5±0,05	3,8±0,03	14,3±0,08	2,8	10,5±0,08	3,7±0,14	14,2±0,16	2,8
	Короткий	10,0±0,09	4,0±0,11	14,0±0,2	2,5	12,5±0,09	4,3±0,1	16,8±0,1	2,9	13,0±0,09	4,8±0,02	17,6±0,11	2,7
СС	Длинный	15,0±0,13	4,1±0,05	19,1±0,18	3,7	12,5±0,09	3,8±0,12	16,3±0,21	3,3	12,1±0,05	4,4±0,12	16,5±0,17	2,7
	Короткий	12,0±0,09	4,0±0,11	16,0±0,1	3,0	13,3±0,15	4,9±0,05	18,2±0,2	2,7	14,2±0,12	5,5±0,09	19,7±0,21	2,6
Контроль	Длинный	16,5±0,09	5,0±0,04	21,5±0,13	3,3	14,0±0,13	4,9±0,03	18,9±0,16	2,9	13,0±0,09	4,9±0,03	17,9±0,12	2,6
	Короткий	13,2±0,15	4,5±0,04	17,7±0,19	2,9	14,9±0,03	5,3±0,06	20,2±0,09	2,8	16,1±0,08	5,8±0,06	21,9±0,14	2,8

незначительное понижение количества обеих форм азота, видимо, за счет перемещения свободной его формы к краям листа, где образуются выводковые почки. В условиях же короткого дня, как в краях (рис. 5, II), так и в его средней части (рис. 6, II), наблюдается незначительное увеличение указанных форм азота именно, как нам думается, за счет накопления его свободной формы.

Как известно, связь нуклеиновых кислот с формообразовательными процессами у растений проявляется в том, что образованию клеточных структур, сложных гистологических комплексов и новых органов почти всегда предшествует накопление в этих местах нуклеиновых кислот. Этим и объясняется тот факт, что деление клеток и связанный с ним последующий этап морфогенеза осуществляются через нуклеиновый обмен. И, действительно, в наших экспериментах изучение динамики нуклеиновых кислот в ходе формирования почек под воздействием красных, дальних красных и синих лучей явилось наглядным подтверждением этого. Как явствует из данных таблиц 1 и 2, содержание РНК и ДНК в краях, где идет формирование выводковых почек, увеличивается; в средней же части листа наблюдается их постепенное уменьшение. Под воздействием синих лучей, а также в условиях естественного освещения нами выявлено наибольшее накопление нуклеиновых кислот в краях листьев. В условиях же короткого дня и в краях, и в средней части листа идет постепенное увеличение количества нуклеиновых кислот в ходе вегетации. Характерным в поведении нуклеиновых кислот в ходе дифференциации выводковых почек являются изменения в соотношении РНК/ДНК. Как известно, старение тканей сопровождается падением соотношения этих величин [18].

Результаты наших исследований показали, что в условиях длинного дня, где идет дифференциация тканей, наблюдается смещение соотношения нуклеиновых кислот в пользу РНК, причем под воздействием синих лучей эта величина достигает наибольшего числа, а на дальнем красном—наименьшего. Увеличение величины отношения РНК/ДНК свидетельствует об обновлении меристематической ткани в ходе дифференциации.

Таким образом, приведенные результаты наших исследований показывают определенную взаимосвязь в метаболизме и формообразовательных процессах у зеленых растений, выращенных на красном и синем свете. Эта взаимосвязь выражается в том, что синтез хлорофилла, белков и нуклеиновых кислот наиболее высок у растений на синем свете, что свидетельствует о активации в указанных условиях всего белоксинтезирующего аппарата, непосредственно участвующего в формообразовательных процессах.

Ի. Ա. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ

ԼՈՒՅՍԻ ՍՊԵԿՏՐԱԼ ԿԱԶՄԻ ԵՎ ՖՈՏՈՊԵՐԻՈՂԻԿ ՌԵԺԻՄԻ ԱԶՂԵՅՈՒԹՅՈՒՆԸ
ԿԱԼԱՆՈՒՄԻ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ՆՅՈՒԹԱՓՈՆԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ուսումնասիրվել է կարմիր, հեռավոր կարմիր և կապույտ ճառագայթների ազդեցությունը քլորոֆիլի, ազոտի, ազոտի տեսակների և նուկլեինաթթուների պարունակության վրա: Պարզվել է, որ այդ նյութերի սինթեզը նկատելիորեն բարձր է կապույտ լույսի ազդեցության տակ, որը վկայում է սպիտակուց սինթեզող ապարատի ակտիվացման մասին: Ենթադրվում է, որ կալանխոսի նյութափոխանակության լուսակարգավորումը իրականանում է ոչ միայն

ֆիտոքրոմի մանակցությամբ, այլև որիշ սպեցիֆիկ ֆոտոսինթետիկները,
որոնք գործում են կապույտ ճառագայթների սահմաններում:

ЛИТЕРАТУРА

1. Воскресенская Н. П. Фоторегуляторные аспекты метаболизма растений. Тимирязевские чтения, 38, Изд-во Наука, 1979.
2. Красновский А. А. Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений. М., Наука, 1975.
3. Воскресенская Н. П., Нечаева Е. П. Физиология растений, 14, 299, 1967.
4. Mohr H. Lectures on photomorphogenesis. Springer Verlag, 1972
5. Borthwick H. Phytochrome Mitrakos (Ed.) Shropshire, Acad. Press, 1972, p. 3.
6. Воскресенская Н. П., Нечаева Е. П., Власова М. П., Ничипорович А. А. Физиология растений, 15, 890, 1968.
7. Воскресенская Н. П. Физиология растений, 18, 5, 1971.
8. Воскресенская Н. П., Ошамарова И. С., Крылова А. В. ДАН СССР, 182, 1443, 1968.
9. Чайлахян М. Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений. М.—Л., с. 16, 1958.
10. Хованская Н. В. Сб. трудов по агрономической физике, вып. 21, с. 91, 1970.
11. Казарян В. О., Геворкян И. А. ДАН СССР, т. 264, № 5, 1982.
12. Леман В. М. Курс светокультуры растений. М., Высшая школа, с. 27, 1976.
13. Осипова О. О. ДАН СССР, 57, 8, 1947.
14. Maskipney J. Journ. Biol. Chem., 140, № 1, 1958.
15. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений, Госиздат, Советская наука, М., 1951.
16. Цанев Р. Г., Марков Г. Г. Биохимия, 25, 1, 1956.
17. Schmidt J., Thannhauser S. Biol. Chem., 161., 1, 1945.
18. Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. Госиздат, Высшая школа, с. 103, 1959.