

Н. Е. ЗАКАРЯН

ВЛИЯНИЕ СВЕТА РАЗЛИЧНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ НА МЕТАБОЛИЗМ ХЛОРОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ ПЕЛАРГОНИУМА

Образование и накопление пигментов в растениях, как известно, определяется как спектральным составом света, так и его интенсивностью. Исследования влияния света различной напряженности на накопление хлорофилла [2, 5—7, 9, 10] показали существование оптимального предела освещения в отношении процесса зеленения. Установлено также, что этот предел находится ниже интенсивности полного дневного освещения и имеет довольно большой диапазон (неодинаковый для растений различных систематических групп). Эта закономерность является подтверждением ранее выдвинутого предположения Н. А. Монтеверде и В. Н. Любименко [10] о существовании верхнего и нижнего порогов зеленения.

Несмотря на наличие большого числа научных экспериментов, свидетельствующих о сравнительно небольшом количестве хлорофилла в условиях крайне низкой и крайне высокой интенсивностей освещения, причины этого явления в настоящее время еще не раскрыты. Это, видимо, можно объяснить либо угнетением синтеза пигментов в данных условиях освещения, либо разрушением пигментов, стимулируемым этими условиями. Разрешение данного вопроса должно сопровождаться параллельным изучением обеих сторон метаболизма пигментов—синтеза и распада.

Чтобы наблюдать разрушение молекул, естественно, нужно иметь дело со взрослыми, накопившими уже достаточное количество пигмента растениями. Изучение же синтеза молекул у взрослых растений возможно при изучении процесса обновления. С другой стороны, в оптимальных условиях освещения могло бы произойти некоторое накопление пигмента, что поставило бы нас перед трудностью дифференцировать первичный синтез и синтез при обновлении. Поэтому в целях устранения накопления хлорофилла в каких-либо количествах мы имели дело не с целыми растениями, а с отделенными от них листьями.

Изучение метаболизма изолированных листьев имеет определенный интерес. Как известно из работ ряда исследователей [3, 4, 8, 15], для нормального роста и жизнедеятельности наземной части растения она постоянно должна находиться в состоянии корелляции с корневой системой. Только при поступлении из корневой системы в листья необходимых соединений неминерального характера возможно их беспрепятственное функционирование.

Исследуя метаболизм белков в изолированных листьях, Чибнел [14] и Мотес [17] показали усиление в них распада белка. Однако незначительный синтез также имел место. Согласно Ракузену и Аронову [16] в изолированных листьях сохраняется способность к синтезу аминокислот, включение же их в белки падает.

В связи с этим возникает интерес изучить характер метаболизма хлорофилла в листьях при полном исключении на них влияния корневой системы и всего растения в целом. Объектом исследования явилось сравнительно теневыносливое растение пеларгонiums.

Источником света в наших опытах служили четыре лампы накала (мощностью в 500 w) и четыре трубки дневного освещения (мощностью в 25 w). Листья черешками погружались в стеклянные стаканчики с водой, которые помещались в отдельные светонепроницаемые камеры с окошечками из органического стекла. Газообмен в камере обеспечивался вентиляцией воздуха. Для опыта подбирались 20 листьев почти одинаковой величины и возраста. Опыты проводились в следующих вариантах: освещенность в 700, 1600, 3400 и 7000 лк. Интенсивность освещения в камере регулировалась количеством слоев бумаги. Листья освещались в течение 8 дней с круглосуточным световым периодом. По истечении 8 дней они переносились в специальные камеры (объем 6 дм³) для экспонирования в атмосфере C¹⁴O₂, где и оставлялись в течение 29 час. в условиях 100 μ Si, когда целью опыта являлось определение обновления пигментов, и 2 часа в условиях 30 μ Si при определении фотосинтеза. При экспонировании в камере листья обеспечивались одинаковой для всех вариантов освещенностью в 5000 лк. На 4, 6, 8 и 10 день опыта определялось количество пигментов, а после экспонирования в атмосфере C¹⁴O₂ определялась также общая радиоактивность ткани и удельная активность хлорофилла «а». Фиксация растительного материала проводилась горячим спиртом. Экстрагировались листья ацетоном, после чего разделялись трехкратным хроматографированием на бумаге (Ленинградская № 2) в смеси различных растворителей.

Полученные данные (рис. 1) позволяют отметить, что в изолированных листьях происходит сильное разрушение хлорофилла «а», причем темп разрушения в первые 4 дня после удаления листьев от растения довольно высок, а в последующие дни заметно падает. Интенсивное разрушение пигмента в первый период опыта, видимо, связано с резким нарушением корелляции листьев с корневой системой и с остальными частями растения. Надо полагать, что в этот период происходит частичная перестройка хлорофиллоносного аппарата листьев и в первую очередь ее ферментативной системы. Ослабление же темпа разрушения пигментов с днями должно быть является результатом некоторой адаптации листьев к условиям опыта.

Необходимо отметить значительную разницу количества хлорофилла в условиях различной интенсивности освещения. Так, в крайних условиях интенсивности света (700 и 7000 лк.) наблюдается резкое уменьшение содержания хлорофилла «а». При средней интенсивности содержа-

ние ее изменяется в меньшей степени, а в случае 1600 лк представляет кривую, отражающую незначительные изменения в его содержании.

Таким образом, во всех взятых нами условиях освещения наблюдается уменьшение количества хлорофилла «а». Однако причины данного явления этими определениями не вскрываются, ибо они отражают только суммарный эффект двух сторон процесса обновления — синтеза и распада. Чтобы ближе подойти к разрешению этого вопроса возникает необходимость изучения интенсивности процесса обновления, т. е. интенсивности синтеза новых молекул пигмента.

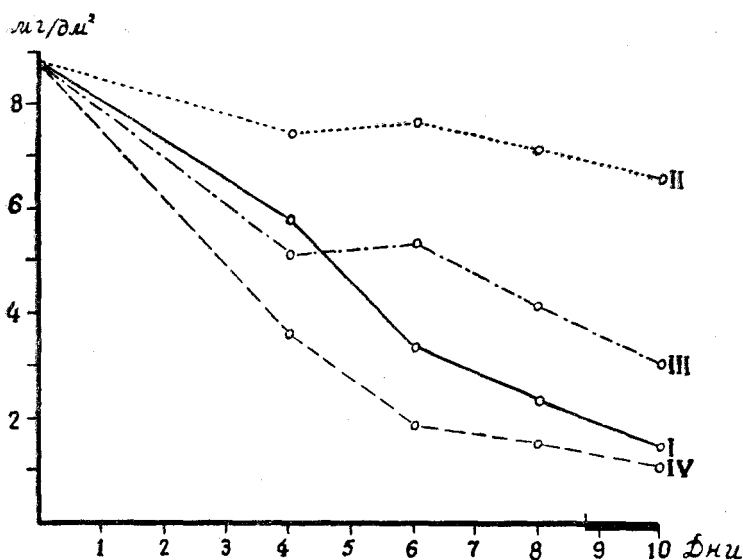


Рис. 1. Изменение содержания хлорофилла «а» в условиях различной интенсивности освещения, I—700 лк., II—1600 лк., III—3400 лк., IV—7000 лк.

После 29-часового пребывания подопытных листьев в атмосфере $C^{14}O_2$ определялась радиоактивность пигментного препарата. Далее, на основании полученных данных, высчитывалась удельная активность в имп/мин. на 1 мг С хлорофилла.

Таблица 1
Удельная радиоактивность углерода хлорофилла «а» в листьях пеларгонiums в зависимости от интенсивности освещения

Освещенность в люксах	Количество пигмента в мг	Радиоактивность в имп/мин	Количество углерода в мг	Радиоактивность в имп/мин на 1 мг С хлорофилла
7000	0,76	619	0,56	1105,4
3400	0,90	421	0,66	637,9
1600	0,70	120	0,52	230,8
700	0,42	47	0,31	151,6

Как показывают данные табл. 1, параллельно понижению интенсивности освещения уменьшается удельная активность хлорофилла «а».

Если значения уд. активности, обнаруженные нами при максимальной интенсивности освещения (7000 лк.), принять за 100%, то в условиях освещения 3400 лк. она будет составлять 57%, 1600 лк.—20,9% и, наконец, при минимальной освещенности (700 лк.)—14,7%.

На основании этих данных еще нельзя сделать какого-либо заключения об обновлении пигментов в различных условиях освещения, так как количество хлорофилла в опытных листьях в момент измерения радиоактивности было не одинаковым. Поэтому большую радиоактивность в варианте с максимальной интенсивностью освещения можно объяснить малым количеством пигмента и, наоборот, относительно низкую радиоактивность при понижении освещения (1600 лк.)—большим количеством пигмента, т. е. можно полагать, что происходило разбавление радиоактивности неодинаковым количеством нерадиоактивных (старых) молекул пигмента, и на единицу количества хлорофилла, таким образом, падала различная радиоактивность. Исходя из этого, для определения интенсивности обновления в различных условиях освещения возникает необходимость удельную активность выразить (условно) в постоянном количестве данного пигмента. За постоянное мы принимали то количество пигмента, которое было обнаружено в подопытных листьях до начала опыта. Вычисления интенсивности обновления проводились по следующей формуле:

$$\text{И. обн.} = \frac{\text{У. акт.}}{\text{Х. исх.} / \text{Х. п. о.}},$$

где И. обн.—удельная активность при неизменном количестве пигмента.

У. акт.—удельная активность (радиоактивность препарата в имп/мин. на 1 мг С хлорофилла).

Х. исх.—количество хлорофилла до опыта.

Х. п. о.—количество хлорофилла на 10-й день опыта.

Последствие различной напряженности освещения на интенсивность обновления хлорофилла «а» отражено на графике (рис. 2).

Необходимо отметить, что в срезанных листьях пеларгоннума всех вариантов опыта происходило обновление молекул пигмента. Это свидетельствует о сохранении изолированными листьями способности к синтезу молекул хлорофилла даже на 10 день после нарушения их связи с корневой системой. Синтез хлорофилла в таких условиях, нужно полагать, осуществляется за счет продуктов распада пигментов в листьях и за счет продуктов фотосинтеза.

Результаты наших исследований также показали, что скорость обновления сильно зависит от интенсивности освещения. Наименьшая интенсивность обновления обнаруживается в случае 700 лк. Далее с увеличением освещения до 3400 лк. интенсивность обновления возрастает в 8,5 раз. В варианте же с наибольшей освещенностью (7000 лк.) обнов-

ление хлорофилла значительно меньше по сравнению с предыдущим вариантом (3400 лк.).

Таким образом, как показывают полученные данные, последствие света различной интенсивности в процессе обновления выражается по-разному. Должно быть в течение 8 дней экспозиции в различных условиях освещения в листьях происходят внутренние изменения, охваты-

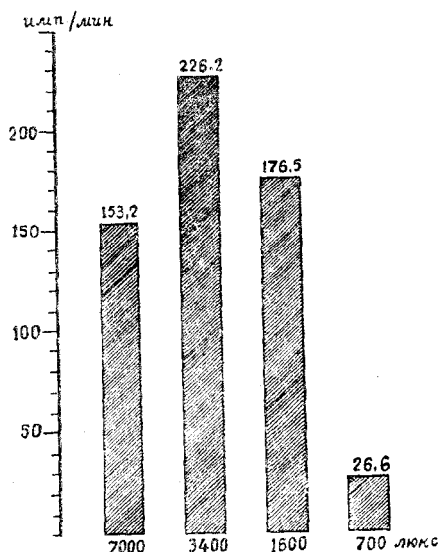


Рис. 2. Последствие различной освещенности на интенсивность обновления хлорофилла «а» в листьях пеларгонии.

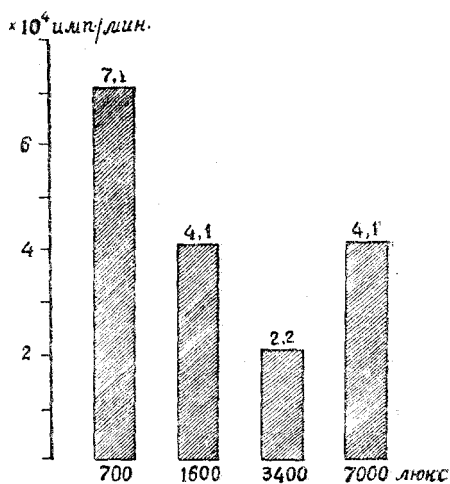


Рис. 3. Последствие различной освещенности на общую радиоактивность листа.

вающие также системы, непосредственно или косвенно участвующие в метаболизме зеленых пигментов. Причем, характерная для каждой интенсивности освещения реакция сохраняется и после перенесения листьев в одинаковые условия освещения.

Как показывают результаты наших исследований (рис. 3), наибольшая общая радиоактивность ткани у срезанных листьев пеларгонии обнаруживается при минимальных условиях освещения (700 лк.). Параллельно с увеличением освещения до 3400 лк. общая радиоактивность ткани понижается, а при 7000 лк. наблюдается некоторое ее увеличение. Оптимум освещения в отношении фотосинтеза для пеларгонии в данных условиях опыта, таким образом, находится около 700 лк.

Для наглядности сравнения и объяснения полученных данных мы свели их к одной схеме (рис. 4).

На данной схеме отражены: интенсивность обновления хлорофилла «а» (в имп./мин.), содержание пигмента на 8-й день опыта, разрушение пигмента на 8-й день опыта; общая радиоактивность ткани (в имп./мин.) и условия освещения (в лк.).

Схема позволяет заключить, что листья пеларгонии и после удаления их от растения сохраняют способность к метаболическому превра-

щению пигментов. Довольно интенсивному разрушению хлорофилла, как правило, во всех вариантах опыта сопутствует синтез молекул, уступающий ему по интенсивности.

Совершенно своеобразно на темп метаболических превращений хлорофилла влияет режим интенсивности освещения. Выражается это свое-

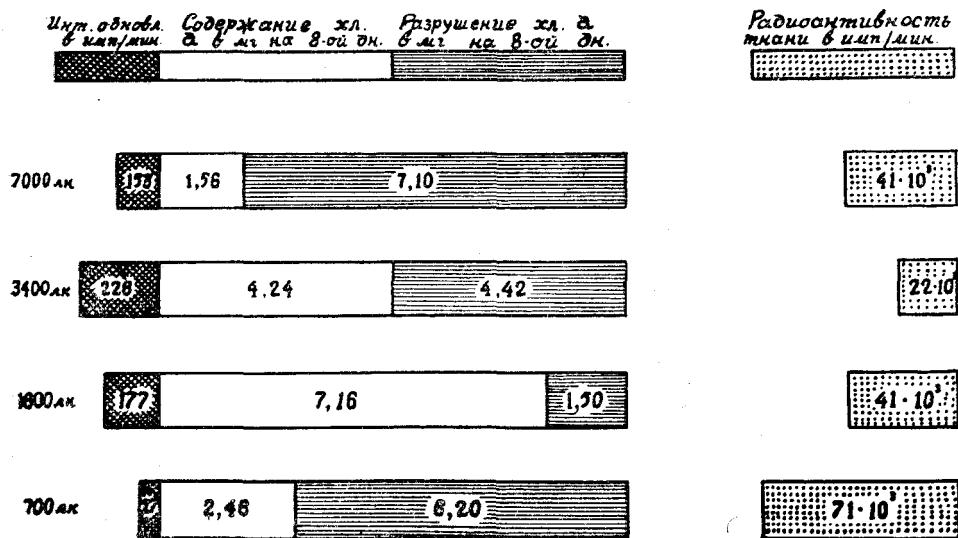


Рис. 4. Схематическое изображение метаболических превращений хлорофилла „а“ в различных условиях интенсивности освещения.

образие в соотношении интенсивностей двух сторон метаболизма, что, в свою очередь, определяет различия в количественном содержании пигмента. Минимальное содержание пигмента в крайних условиях освещения (700 и 7000 лк.) объясняется как угнетением синтеза новых молекул, что наиболее характерно для низкой освещенности, так и интенсивным разрушением, проявляющимся в большей степени в случае максимальной интенсивности света. Соотношение обеих сторон метаболизма резко изменяется в условиях 3400 лк. Синтез в этих условиях значительно стимулируется, что сочетается с понижением уровня распада. Освещенности в 1600 лк. соответствует более низкий уровень метаболизма.

Таким образом, наиболее благоприятной для метаболизма и, в частности, для обновления является освещенность в 3400 лк. Благоприятное влияние казалось бы несколько пониженной интенсивности света в нашем опыте объясняется, видимо, тем, что подопытное растение пеларгонииума является относительно теневыносливым растением, оптимальные пределы освещения процесса зеленения которого лежат значительно ниже (4—5 тыс. лк.), чем у светолюбивых растений (10 тыс. лк.) [1].

При сравнении показателей общей удельной активности ткани со значениями интенсивности обновления нетрудно заметить четко выраженную обратную пропорциональность между указанными процессами по вариантам опыта. Так, наивысшей общей активности ткани (71×10^3) соответствует минимальное значение обновления (26,5 имп/мин.). По

мере повышения освещения до 3400 лк. интенсивность фотосинтеза понижается, а обновление увеличивается. В условиях же 7000 лк. вновь наблюдается некоторое увеличение фотосинтеза и уменьшение обновления.

Отмеченная закономерность подтверждает выдвинутое А. А. Шлыком [11—13] новое представление об отсутствии прямой связи между фотосинтезом и биосинтезом хлорофилла.

Ботанический институт

АН АрмССР, лаборатория физиологии

Поступило 12.VIII 1966 г.

Ն. Ն. ԶԱՔԱՐՅԱՆ

ԼՈՒՅՍԻ ՏԱՐԲԵՐ ԻՆՏԵՆՍԻՎՈՒԹՅԱՆ ԱՋԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԱՐԱԳՆԱՆՈՏԻ ՏԵՐԵՎՆԵՐՈՒՄ ՔԼՈՐՈՖԻԼԻ ՄԵՏԱԲՈԼԻԶՄԻ ՎՐԱ

Ա. մ. փ. ո. փ. ո. լ. մ.

Ներկայումս հայտնի է, որ բույսի քլորոֆիլի կուտակման համար գոյություն ունի լուսավորության ինտենսիվության օպտիմալ սահման, որը, սակայն, տարբեր բույսերի համար հաստատուն մեծություն չէ: Լուսավորվածության ստորին և վերին սահմանի պայմաններում տերևների մեջ սովորաբար կուտակվում է նվազագույն չափի քլորոֆիլ, որի պատճառները դեռևս մնում են չպարզաբանված:

Այդ նպատակով հեղինակը աշխատել է բնորոշել մի կողմից քլորոֆիլի սինթեզման, մյուս կողմից նրա քայքայման ինտենսիվությունը 7000, 3400, 1600 և 700 լյուքս լուսավորվածության պայմաններում: Քլորոֆիլի պարունակության ավելացումից խուսափելու նպատակով հետազոտությունները կատարվել են արագլախոտի բույսից անջատված հասուն տերևների վրա: Տերևները բաժանվել են 4 խմբի և 8 օր անընդհատ ենթարկվել են համապատասխան լուսավորության պայմաններին: Այդ շրջանում ուսումնասիրվել է քլորոֆիլի պարունակության փոփոխությունը, իսկ փորձի վերջում ռադիոակտիվ C^{14} -ի ներդրման ինտենսիվությունը նրա մոլեկուլում, ինչպես նաև տերևի քնդհանուր ռադիոակտիվությունը որպես ֆոտոսինթեզի ցուցանիշ:

Փորձերը ցույց են տվել, որ արագլախոտի տերևներում քլորոֆիլի մետաբոլիկ փոխարկման (սինթեզման և քայքայման) ընդունակությունը պահպանվում է բույսից այն մեկուսացնելիս, նույնիսկ 10 օր հետո: Եզրային լուսավորվածության 7000 և 700 լյուքսի պայմաններում քլորոֆիլը տերևների մեջ ավելի փնտենալով է քայքայվում և համեմատաբար ավելի թույլ է սինթեզվում: Այդ պատճառով նշված պայմաններում քլորոֆիլի պարունակությունը խիստ նվազում է: 3400 լյուքսի պայմաններում քլորոֆիլի քայքայման ինտենսիվությունը նախորդ տարբերակի նկատմամբ խիստ նվազում է և, չնայած նրա ավերակային վիճակին, ինտենսիվությունը զգալիորեն ավելանում է, այնուամենայնիվ այդ երկու կողմերը չեն հավասարակշռվում: Հետևանքը լինում է այն, որ այս զեպքում նույնպես զգալիորեն նվազում է քլորոֆիլի պարունակությունը: Ավել-

լի թույլ լուսավորվածության պայմաններում (1600 էլուքս), շնայած որ քլորոֆիլի վերականգնման ինտենսիվությունը մասամբ ընկնում է, սակայն քլորոֆիլի քանակը համարյա մնում է անփոփոխ, որովհետև իրատ արգելակվում է նրա քայքայման պրոցեսը:

Հետաքրքրական է, որ տերևի ընդհանուր ակտիվությունը տարբեր լուսավորության պայմաններում հակադարձ համեմատական է քլորոֆիլի վերականգնման ինտենսիվությանը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алпатова Э. Ф. Сб. тр. по агроп. физ., вып. 9, 1962.
2. Вакула В. С. ДАН БССР, 6, 9, 1962.
3. Власюк П. А. Тез. докл. съезда Всес. бот. общ., 1957.
4. Германова В. Ф. Проблемы фотосинтеза. Изд. АН СССР, 1959.
5. Годнев Т. Н., Судник Н. С. Физиол. раст., 2, 4, 1955.
6. Кахнович Л. В. ДАН БССР, 4, 12, 1960.
7. Кахнович Л. В. ДАН БССР, 7, 1, 1962.
8. Лященко И. Ф. и Лященко И. И. Физиология растений, 4, 6, 1957.
9. Милько Е. С. Микробиология, 32, 4, 1963.
10. Монтеверде Н. А., Любименко В. Н. Изв. Им. АН, 4 сер., 5, 1, 1911.
11. Шлык А. А. Метод меченых атомов в изучении биосинтеза хлорофилла, Минск, 1956.
12. Шлык А. А., Гаполенко В. И. и др. Физиология растений, 7, 6, 1960.
13. Шлык А. А. Докл. Ташкентской конференции по мирному использованию атомной энергии, Ташкент, АН УзССР, 1961.
14. Ghibnall A. C, New Phytol., 53, 1, 1954.
15. Nent F. W. Plant Physiol., 13, 55, 1938.
16. Racusen D. W. and Aronoff S. Arch biochem, biophys, 51, 68, 1954.
17. Mothes A. Chem geol. and biol., 5, 24, 1956.