

Н. В. БАЖАНОВА, А. Г. ГЕВОРКЯН, Д. А. ОГАНЕСЯН

РЕАКЦИИ ВЗАИМОПРЕВРАЩЕНИЯ КСАНТОФИЛЛОВ У ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ

Световая и темновая реакции взаимопревращения ксантофиллов довольно подробно изучены [4, 8, 12—25], однако в этом вопросе еще много неясного и неисследованного.

Например, нам неизвестны работы, выполненные в данном направлении на высокогорных растениях. Между тем, растения высокогорий представляют особый интерес для физиологических исследований, поскольку находятся в необычных условиях произрастания (пониженное атмосферное давление, повышенное солнечное излучение с интенсивной ультрафиолетовой радиацией, резкие суточные колебания температуры). В этих условиях они выдерживают более суровые испытания, чем на равнинах, поэтому тип растений, сложившийся в данных динамических условиях, наделен большей гибкостью и разнообразием приспособлений.

К единичным работам [5, 7, 9], посвященным вопросам накопления зеленых и желтых пигментов у высокогорных растений, относится и наше первое сообщение [2], в котором была изучена динамика количественного накопления хлорофиллов и ксантофиллов в онтогенезе растений альпийской и субальпийской зон высокогорий Армении.

Целью настоящей работы было проследить за ходом световой и темновой реакций взаимопревращений ксантофиллов и влиянием освещения двух интенсивностей на прохождение первой реакции у высокогорных растений.

Для анализов использовали листья шести видов растений субальпийской зоны и четырех видов альпийских ковров. Листочки с растений собирались в дневное время (в 15—16 час.), из них создавались усредненные пробы весом в 2 г, помещались в воду и выдерживались в темноте в течение 2—3 час.

В качестве контроля использовалась исходная навеска, которая сразу же после темноты фиксировалась. Две другие навески помещались в осветительную установку при комнатной температуре (20—22°C). Источником освещения служила лампа ЗН-8 мощностью 500 ватт. Экспозиция на свету, при интенсивности освещения в 3 тыс. лк и в 35 тыс. лк, длилась 10 мин, после чего одна проба (световая) шла на анализ, другая помещалась в темноту на один час и считалась темновым вариантом.

Пробы фиксировались спиртом с ацетоном в объемном соотношении 1 : 3. Дальнейшее разделение и количественное определение пигментов проводилось по методике Сапожникова с сотр. [11].

В первой серии опытов изучалась степень прохождения световой и темновой реакций взаимопревращения лютеина и виолаксантина у растений субальпийских и альпийских лугов.

Производился расчет абсолютного количества каждого ксантофилла в отдельности, а затем высчитывался процент увеличения или уменьшения одного из пигментов по отношению к своему контролю, что и служило показателем прохождения световой реакции.

Результаты этих опытов сведены в табл. 1, 2, 3. В первых двух таблицах—растения, у которых зафиксирован нормальный, двусторонний (по лютеину и виолаксантину) ход световой и темновой реакций, в третьей—растения с нарушенным ходом этих реакций.

Таблица 1

Эффективность световой реакции взаимопревращения ксантофиллов
у растений субальпийской и альпийской зон
(количество пигментов рассчитано в мг на г свежего веса листьев)

Виды растений	Пигменты	Варианты				% измене- ния каждо- го пигмента
		исходный Л+В		световой Л+В		
Субальпийская зона						
1. <i>Betonica grandiflora</i> W.	Л	0,091	0,140	0,177	0,208	Л>90
	В	0,049		0,031		В<36
2. <i>Trifolium bordzilowskyi</i>	Л	0,132	0,235	0,188	0,272	Л>43
A. Grossh.	В	0,103		0,084		В<20
3. <i>Alchimilla caucasica</i> Bus.	Л	0,107	0,197	0,148	0,220	Л>40
	В	0,090		0,072		В<20
4. <i>Betonica orientalis</i> L.	Л	0,076	0,130	0,095	0,122	Л>26
	В	0,054		0,027		В<50
5. <i>Myosotis alpestris</i> Schmidt.	Л	0,086	0,127	0,100	0,137	Л>16
	В	0,041		0,037		В<10
6. <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	Л	0,160	0,234	0,169	0,210	Л>5
	В	0,074		0,041		В<45
Альпийская зона						
7. <i>Carum caucasicum</i> (M. B.) Boiss.	Л	0,101	0,175	0,125	0,171	Л>24
	В	0,074		0,046		В<38
8. <i>Cirsium esculentum</i> C. A. May	Л	0,058	0,088	0,075	0,091	Л>13
	В	0,030		0,016		В<47
9. <i>Taraxacum steveni</i> (Spr) DC.	Л	0,080	0,120	0,090	0,103	Л>12
	В	0,040		0,013		В<68

Если у одного и того же вида растений, взятого в разные сроки, характер прохождения этих реакций был одинаковый, то их средняя величина помещалась в одну из таблиц; если же степень прохождения световой и темновой реакций менялась, то данные заносились в разные таблицы по срокам взятия проб.

Рассматривая цифровой материал таблиц, можно сказать, что картина их взаимопревращений в листьях весьма неоднородна.

В табл. 1 представлены 9 видов растений, у которых был зафиксирован двусторонний ход световой реакции, как по увеличению количества лютеина, так и по достоверному уменьшению содержания виолакс-

сантина. Однако сбалансированных реакций ни в одном из представителей этих растений обнаружить не удалось.

У альпийских групп при прохождении световой реакции проявляется тенденция более глубокого сдвига в сторону уменьшения виолаксантина, чем в сторону увеличения лютеина.

В табл. 2 включено 5 растений с нормальным, ненарушенным ходом темновой реакции.

Таблица 2

Нормальный ход темновой реакции взаимопревращения ксантофиллов
у высокогорных растений
(количество пигментов рассчитано в мг на г свежего веса листьев)

Виды растений	Пигменты	Варианты				% измене- ния каждо- го пигмента
		световой Л+В		темновой Л+В		
Субальпийская зона						
1. <i>Betonica grandiflora</i> W.	Л	0,177	0,208	0,141	0,201	Л<20
	В	0,031		0,060		В>50
2. <i>Trifolium bordzilowskyi</i>	Л	0,133	0,200	0,126	0,209	Л<5
A. Grossh.	В	0,067		0,083		В>24
3. <i>Alchimilla caucasica</i> Bus.	Л	0,148	0,220	0,119	0,205	Л<20
	В	0,072		0,086		В>21
Альпийская зона						
4. <i>Carum caucasicum</i> (M. B.)	Л	0,130	0,179	0,117	0,190	Л<10
Boiss.	В	0,049		0,073		В>50
5. <i>Cirsium esculentum</i> C. A. May	Л	0,080	0,101	0,059	0,087	Л<27
	В	0,021		0,028		В>13

В табл. 3 включены растения, у которых отмечено нарушение прохождений световой и темновой реакций. Взаимопревращение ксантофиллов у этих растений как бы прошло наполовину. Так, при прохождении световой реакции в одном случае увеличивалось количество лютеина при том же содержании виолаксантина (растения №№ 1, 2, 5), в других случаях уменьшалось содержание виолаксантина и оставалось постоянным количество лютеина (растения №№ 4, 8). Иногда характер изменений этой реакции выражался в одновременном увеличении или уменьшении количества лютеина и виолаксантина (растения №№ 3, 6, 7, 9).

Нарушение нормального хода световой реакции в зеленых растениях обычно наблюдалось при исследовании в изолированных хлоропластах [8], при изучении становления этой реакции на этиолированных проростках [10], при освещении зеленых листьев монохроматическим (красным) светом [6].

Случаи нарушения прохождения данной реакции в наших условиях опыта, где ни один из вышеуказанных факторов не применялся, вероятно, можно объяснить используемой интенсивностью освещения (35 тыс. лк), которая для светолюбивых растений не является оптимальной.

Принцип изменений хода темновой реакции фактически тот же (табл. 3, внизу). У растений № 1 и № 6 сохраняется световой уровень

Таблица 3

Нарушение цикла прохождения световой и темновой реакций
у высокогорных растений
(количество пигментов рассчитано в мг на г свежего веса листьев)

Виды растений	Пигменты	Варианты			% изме- нения каждого пигмента			
		исходный Л+В	световой Л+В	темновой Л+В				
Световая реакция								
Субальпийская зона								
1. Veratrum lobélianum Bernh	Л	0,013	0,023	0,022	Л>70			
	В	0,010		0,011	В=			
2. Trifolium bordzilowskyi	Л	0,100		0,133	Л>33			
A. Grossh.	В	0,069	0,169	0,067	В=			
3. Myosotis alpestris schmidt.	Л	0,075		0,108	Л>44			
	В	0,031	0,106	0,042	В>35			
4. Alchimilla caucasica Bus.	Л	0,023		0,020	Л=			
	В	0,014	0,037	0,008	В<43			
Альпийская зона								
5. Carum caucasicum (M. B.)	Л	0,070		0,080	Л>14			
Boiss.	В	0,020	0,090	0,020	В=			
6. Taraxacum steveni (Spr.)	Л	0,084		0,077	Л<8			
DC.	В	0,058	0,142	0,025	В<57			
7. Cirsium esculentum C. A.	Л	0,090		0,080	Л<10			
May	В	0,040	0,130	0,021	В<48			
8. Alchimilla caucasica Bus.	Л	0,110		0,110	Л=			
	В	0,099	0,209	0,063	В<46			
9. Taraxacum steveni (Spr.)	Л	0,093		0,103	Л>10			
DC.	В	0,056	0,149	0,042	В>25			
Темновая реакция								
Субальпийская зона								
1. Betonica orientalis L.	Л			0,095	1,122	0,120	0,157	Л>20
	В			0,027		0,037		В>73
2. Alchimilla caucasica Bus.	Л			0,158		0,059		Л<62
	В			0,043	0,201	0,039	0,098	В<18
3. Trifolium bordzilowskyi	Л			0,188		0,118		Л<35
A. Grossh.	В			0,084	0,272	0,075	0,193	В<10
4. Veratrum lobelianum Bernh.	Л			0,169		0,133		Л<20
	В			0,040	0,209	0,036	0,199	В<9
5. Myosotis alpestris Schmidt	Л			0,108		0,088		Л<20
	В			0,042	0,150	0,025	0,113	В<40
Альпийская зона								
6. Taraxacum steveni (Spr.)	Л			0,090		0,100		Л>11
DC.	В			0,013	0,103	0,040	0,140	В>200
7. Carum caucasicum (M. B.)	Л			0,080		0,050		Л<38
Boiss.	В			0,020	0,100	0,020	0,070	В=
8. Alchimilla caucasica Bus.	Л			0,110		0,095		Л<14
	В			0,063	0,173	0,065	0,160	В=

лютеина при возрастании виолаксантина. У остальных растений субальпийской зоны (№№ 2—5) снижение лютеина до темнового уровня не сопровождалось количественным увеличением виолаксантина.

Нарушение нормального хода темновой реакции превращения ксантофиллов нами фиксировалось гораздо чаще по сравнению с наруше-

нием световой. Учитывая большую чувствительность темновой реакции к температурному фактору [3], частое нарушение ее нормального хода, вероятно, можно связать с резкими перепадами температур на местах произрастания данных растений.

Таким образом, можно констатировать, что световая и темновая реакции взаимопревращения ксантофиллов проходят у всех исследованных нами высокогорных растений. Однако мы столкнулись с нарушением нормального хода реакций, причем эти нарушения у различных растений выражены по-разному. По всей вероятности, эти реакции иногда удастся зафиксировать на каком-то промежуточном звене в цикле их превращений. Дальнейшее изучение нарушения их у высокогорных растений позволит выяснить, какие именно каротиноиды являются промежуточными при превращениях двух основных ксантофиллов на свету и в темноте.

Во второй серии опытов представлялось интересным проследить за изменением содержания лютеина и виолаксантина в зависимости от приспособления растений к условиям светового режима. О ходе свето-

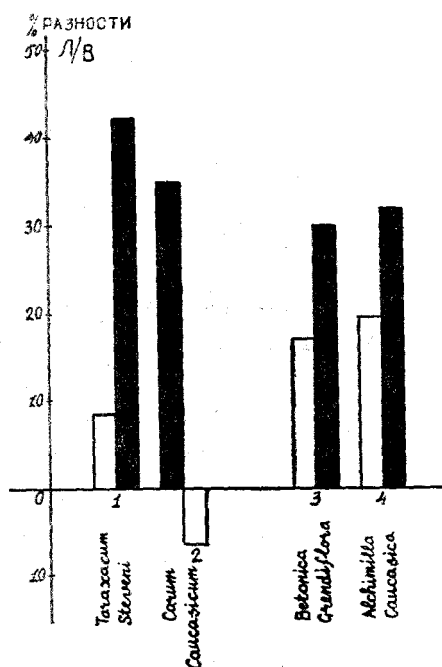


Рис. 1. Влияние различной интенсивности освещения на прохождение световой реакции у некоторых видов растений субальпийской и альпийской зон. По оси ординат — разность процентного содержания между лютеином и виолаксантином. Светлые столбики — разность процентного содержания между лютеином и виолаксантином у растений, освещенных при 3 тыс. лк. Темные столбики — то же при интенсивности освещения в 35 тыс. лк. Слева — альпийские виды. Справа — субальпийские виды.

вой реакции судили по разности процентного содержания между лютеином и виолаксантином (при постоянстве суммы этих пигментов, принятой за 100%), которая увеличивается на свету и уменьшается в темноте.

Было исследовано четыре вида растений, различно относящихся к свету, и испытаны две интенсивности освещения—3 тыс. лк и 35 тыс. лк. Из представителей субальпийской зоны были выбраны наиболее теневыносливые растения, а из альпийских ковров можно было взять любой вид, так как все они являются светолюбивыми.

Результаты представлены на рис. 1. Наши данные позволяют считать, что у обеих групп растений усиление интенсивности освещения неизбежно влечет за собой и изменения в степени прохождения световой реакции в сторону ее увеличения.

На опытных растениях была отмечена определенная закономерность в их поведении по отношению к освещению различной интенсивности. Альпийские виды, как более светолюбивые, на слабый свет или вообще не реагируют (растение № 2) или эффект световой реакции весьма незначителен (растение № 1). При освещении листьев этих растений светом высокой интенсивности происходит резкий подъем в ходе световой реакции с увеличением процентного соотношения между лютеином и виолаксантином.

У субальпийских растений при интенсивности освещения в 35 тыс. лк также наблюдается более эффективный ход световой реакции, чем при слабой интенсивности (3 тыс. лк), однако разница между вариантами не столь велика.

Подобные результаты были получены на листьях чая, собранных с периферии и глубины куста [1]. В глубине кроны у теневыносливых листьев световое «насыщение» наступает раньше, чем у листьев с периферии куста. Последние, произраставшие при полном солнечном освещении, более требовательны к свету.

Полученные нами предварительные данные показывают, что не только содержание хлорофиллов [2], но и отношение реакции взаимопревращения ксантофиллов к свету, по-видимому, может являться показателем светолюбия или теневыносливости растений.

Институт агрохимических проблем
и гидропоники АН АрмССР

Поступило 30.V 1968 г.

Ն. Վ. ԲԱԺԱՆՈՎԱ, Ա. Գ. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ, Զ. Ա. ՀՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ

ԲԱՐՁՐԱԼԵՌՆԱՅԻՆ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՔՍԱՆՏՈՖԻԼՆԵՐԻ ՎԵՐԱՓՈԽԱՐԿՄԱՆ
ՌԵԱԿՑԻԱՆԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հեղինակներն ուսումնասիրել են քսանտոֆիլների վերափոխարկումը լույսի տարբեր ինտենսիվության և մթության պայմաններում:

Ցույց է տրված, որ լույսի և մթության ազդեցության տակ լյուտեինի և վիոլաքսանտինի վերափոխարկումը տեղի է ունենում բոլոր ուսումնասիրված բարձրալեռնային բույսերի մոտ:

Սակայն, միաժամանակ հայտնաբերված է, որ լույսի և մթնոլթյան ազդեցության պայմաններում խախտվում է այդ ռեակցիայի նորմալ ընթացքը:

Նկատված է, որ Հայաստանի սուբալպիական և ալպիական գոտիների բույսերի քսանտոֆիլների վերափոխարկման լուսային էֆեկտը կապված է այդ բույսերի հարմարողականության հետ նրանց գոյության տարբեր պայմաններում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. А дейшвили Н. И. Автореферат канд. диссертации. Тбилиси, 1966.
2. Бажанова Н. В., Геворкян А. Г., Оганесян Д. А. Биологический журнал Армении, 10, 78—82, 1968.
3. Бажанова Н. В., Подинов В. С., Сапожников Д. И. Сб. исследования по фотосинтезу, 7, 19—26, 1967.
4. Бажанова Н. В., Сапожников Д. И. ДАН СССР, 151, 12—19, 1963.
5. Восканян В. Е. Автореферат канд. диссертации, Ереван, 1968.
6. Маслова Т. Г., Попова И. А. Физиология растений, т. 16, в. 1, 106, 1969.
7. Попова И. А. Бот. журнал, 43, 11, 1958.
8. Попова И. А., Бажанова Н. В., Сапожников Д. И. Ботанический журнал, т. 49, 859, 1964.
9. Попова И. А. Сб. Проблемы ботаники, т. 9, 379—390, Фрунзе, 1967.
10. Попова О. Ф. Автореферат канд. диссертации, Л., 1969.
11. Сапожников Д. И. (отв. ред.) Сб. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследований. Наука, 1964.
12. Сапожников Д. И. Биохимия и биофизика фотосинтеза, Наука, 190, 1965.
13. Сапожников Д. И. Научный совет по проблемам фотосинтеза, Наука, 299, 1967.
14. Сапожников Д. И. Успехи современной биологии, т. 64, в. 2 (5), 248—267, 1967.
15. Сапожников Д. И., Красовская Т. А., Маевская А. Н. ДАН СССР, 113, в. 2, 165, 1957.
16. Сапожников Д. И., Красовская Т. А., Маевская А. Н. Проблемы фотосинтеза, Из-во АН СССР, 169, 1959.
17. Сапожников Д. И., Маевская А. Н., Красовская Т. А., Приалгайская Н. А., Турчина В. С. Биохимия, 24, 1, 1959.
18. Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Бажанова Н. В. и др. Экспериментальная ботаника, 15, 53, 1962.
19. Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Бажанова Н. В. Биохимия, 30, в. 5, 1055, 1965.
20. Calvin M. Nature 4495, 176, 1957.
21. Dorough C. D. & Calvin M. J. Amer. Chem. Soc., 73, 1951.
22. Hager A. Planta (Berl.) 74, 148—172, 1967.
23. Lee K. H., Yamamoto H. Y. Photochem. and Photobiol. 7, 101, 1968.
24. Yamamoto H. I., Nakayama T., Chichester C. Arch. Biochem. and Biophys. 97, 168, 1962.
25. Thomas J. B. Bioch. et Biophys. Acta, 5, 2, 186—196, 1950.