

Н. В. БАЖАНОВА, А. Г. ГЕВОРКЯН

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА НА СВЕТОВУЮ И ТЕМНОВУЮ РЕАКЦИИ ПРЕВРАЩЕНИЯ КСАНТОФИЛЛОВ У ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ

В работах Сапожникова [5, 6] показано существование в пластидах зеленого растения индуцированных светом превращений ксантофиллов, получивших в последнее время название «виолаксантинового цикла». Только в стационарном состоянии листа световые и темновые реакции взаимопревращения ксантофиллов носят циклический характер. Незначительные изменения в состоянии листа вызывают нарушения в прохождении этих реакций, причем ход их не идентичен. Так, например, в интервале температур 2°C — 30°C ход световой реакции почти не нарушается [2, 3]. Иной характер носит зависимость темновой реакции от температуры: снижение ее ниже 15°C приводит к снижению интенсивности этой реакции, а при 2°C наступает полное торможение, которое, однако, является обратимым процессом [1, 8].

Экспериментальные поиски в области изучения влияния широкого интервала температур на взаимопревращение ксантофиллов оказались наиболее перспективными в крайних условиях обитания растений, в частности в высокогорных условиях.

Целью настоящей работы было установление температурных границ возможного хода световой и темновой реакций взаимопревращения гидро- и эпокси-ксантофиллов у растений, произраставших на различных высотах (г. Арагац—3200 м над ур. м; Семеновский перевал—2200 м над ур. м; Араратская долина—900 м над ур. м.).

В качестве объектов было взято четыре вида растений: крапива (*Urtica dioica* L.), клевер (*Trifolium Bord. A. grossh.*), манжетка (*Alchimilla caucasica* Buss.), одуванчик (*Taraxacum steveni* Spr. D. C.), обитаемые по зонам указанных высот.

Анализ пигментов производился по методике, разработанной Сапожниковым с сотр. [4]. Разница в содержании лютеина и виолаксантина между вариантами из 6—12 повторений статистически достоверна ($0,01 < p < 0,05$).

Чтобы охарактеризовать принадлежность указанных растений к группам светолюбивых или теневыносливых видов, мы определяли количественное содержание хлорофиллов «а» и «б» в их листьях в одну и ту

же фазу развития—фазу бутонизации. Данные, выраженные в мкг на г сырого веса, представлены в табл. 1.

Таблица 1

Количественное содержание хлорофиллов „а“ и „б“ в листьях растений, произрастающих на различных высотах

Виды растений	Количество хлорофиллов в листьях растений											
	Араратской долины				Семеновского перевала				горы Арагац			
	а	б	а+б	а/б	а	б	а+б	а/б	а	б	а+б	а/б
Клевер	1660± 60	650± 20	2310± 80	2,6	1200± 30	430± 20	1630± 50	2,8	1000± 50	390± 30	1390± 80	2,6
Манжетка	1540± 40	530± 40	2070± 80	3,4	1430± 40	440± 40	1870± 80	2,9	950± 30	320± 20	1270± 50	3,0
Одуванчик	1300± 30	420± 20	1720± 50	3,0	1070± 50	370± 20	1440± 70	2,9	680± 70	220± 10	900± 80	3,1
Крапива	1400± 100	500± 30	1900± 130	2,9	1400± 40	460± 60	1860± 100	3,0	1330± 50	400± 20	1730± 70	3,3

Из таблицы видно, что с продвижением в горы и соответствующим увеличением естественной интенсивности освещения количество хлорофиллов «а» и «б» в листьях растений уменьшается до 45—35%, что, в свою очередь, является показателем усиления степени светолюбия этих растений.

В дальнейшем исследовалось действие широкого интервала температур (—10°C—+50°C с перепадом в 5—10°C) с целью определить точки, при которых начинается световая реакция, ее температурный оптимум и зону повреждения, если таковая обнаруживается. Время световой экспозиции—10 мин; интенсивность освещения—60 тыс. лк.

Данные представлены на рис. 1.

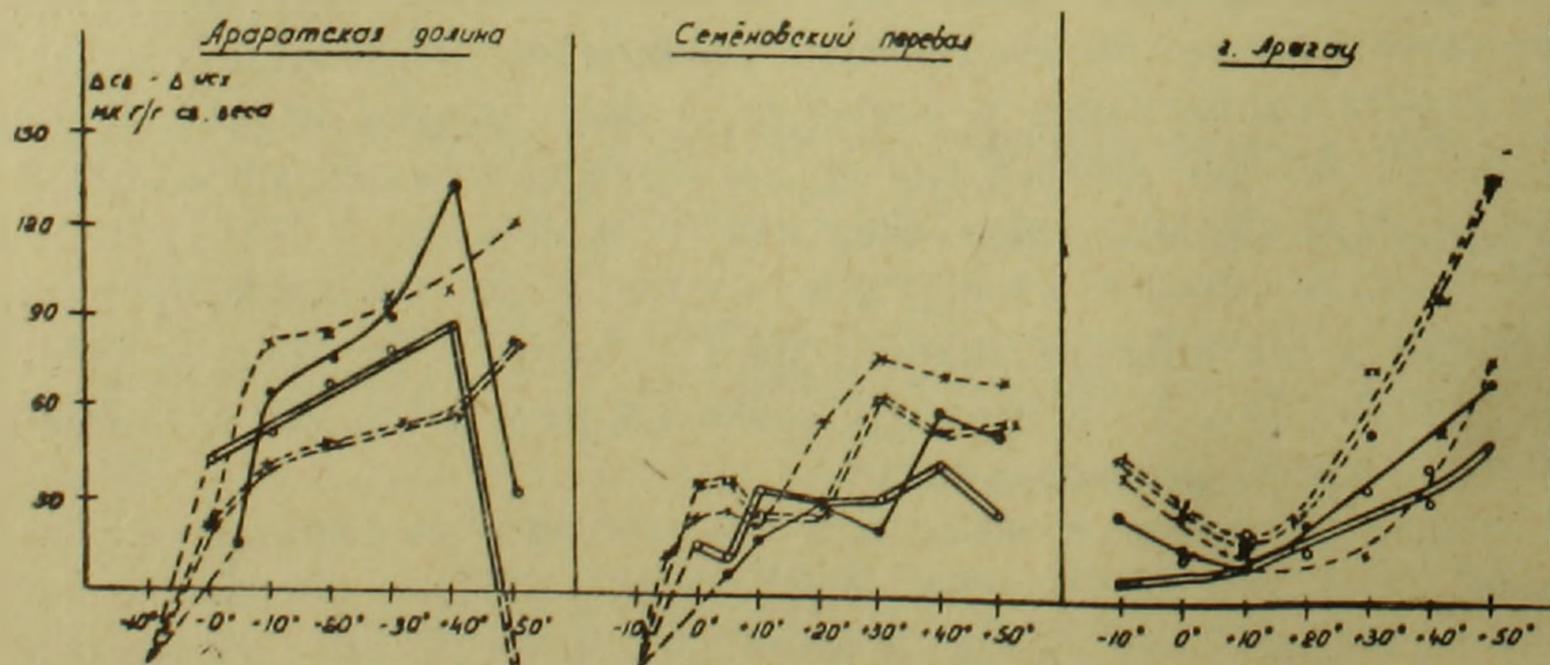


Рис. 1. Температурная зависимость хода световой реакции взаимопревращения ксантофиллов у растений, произрастающих на разных высотах. Сплошная линия—манжетка, двойная сплошная—одуванчик, пунктирная—клевер, двойная пунктирная—крапива. По оси абсцисс испытанные температуры.

Как видно, при прохождении световой реакции взаимопревращения ксантофиллов в листьях одних и тех же видов, произрастающих на различных высотах, минимальные, оптимальные и максимальные температуры неоднозначны и, по-видимому, обусловлены их экологическими особенностями.

Так, у растений Араратской долины начало световой реакции было зафиксировано при 0° — 5°C ; Семеновского перевала— 5°C — 5°C , в то время как у всех исследованных видов г. Арагац начало дезэпоксидации виолаксантина было отмечено при -10°C .

Температурный оптимум для прохождения световой реакции взаимопревращения ксантофиллов у этих растений также различен и, по-видимому, зависит не только от места обитания растений, но также от индивидуальных особенностей этих видов.

У манжетки и одуванчика, произрастающих в условиях Араратской долины и Семеновского перевала, максимальный эффект световой реакции достигался при 40°C . У этих видов на Араратской долине температура 50°C вызывала торможение дезэпоксидации виолаксантина, в то время как для крапивы и клевера она является оптимальной.

В условиях Семеновского перевала в листьях последних максимальный эффект световой дезэпоксидации виолаксантина достигался при 30°C .

Максимум световой реакции в листьях всех арагацких растений обнаруживался при 50°C .

Таким образом, у растений, произрастающих на г. Арагац, как более холодостойких, интервал температур, в пределах которого осуществлялось световое превращение виолаксантина в лютеин, более широкий, чем у растений Семеновского перевала и Араратской долины.

Для более ясного понимания характера закономерностей, лежащих в основе действия температуры на световую дезэпоксидацию виолаксантина, мы высчитали температурный коэффициент (Q_{10}) этой реакции.

У растений Араратской долины, как это видно из рис. 2 (слева), высокие значения температурного коэффициента были получены в преде-

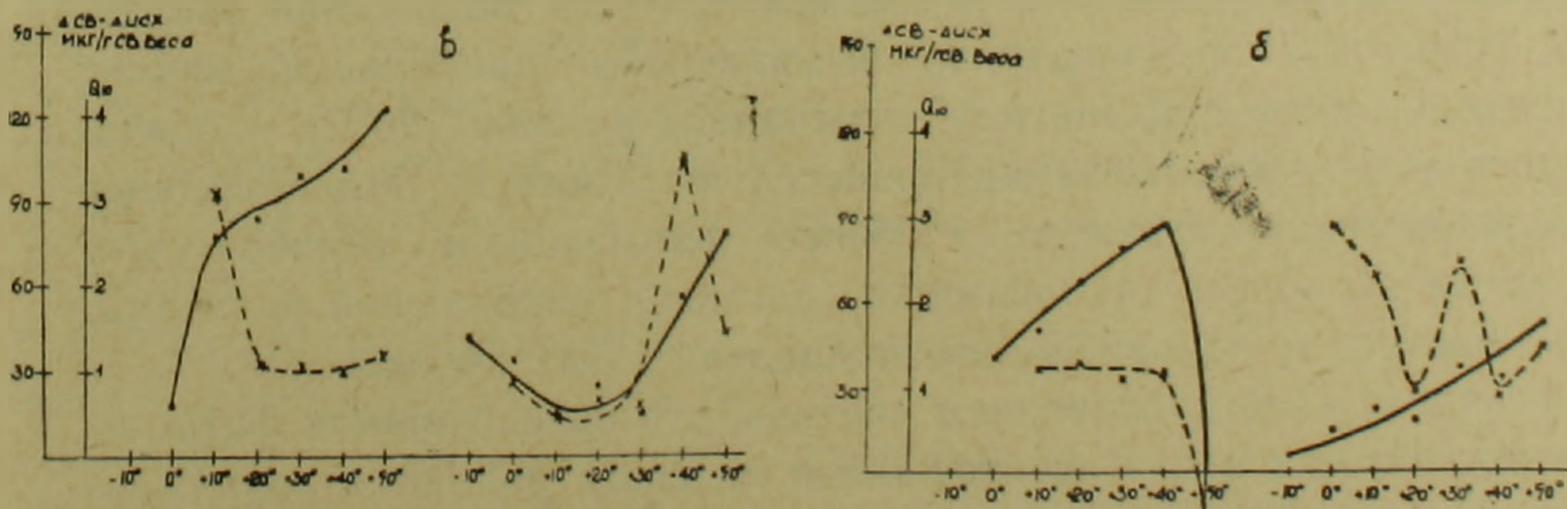


Рис. 2. Сопоставление величин световой реакции и Q_{10} при разных температурах у растений, произрастающих в условиях Араратской долины (слева) и г. Арагац (справа). Сплошная линия—ход световой реакции, пунктирная—температурный коэффициент (Q_{10}); а—в листьях манжетки, б—одуванчика, в—клевера, г—крапивы.

лах 10—20°C, где увеличение скорости световой реакции происходит согласно правилу Вант-Гоффа. При 20—40°C величина Q_{10} оставалась на одном уровне, в то время как интенсивность реакции продолжала заметно возрастать.

Возможно, ускорение световой дезэпоксидации виолаксантина в этих пределах уже не находится в прямой зависимости от температурного фактора.

В листьях арагацких растений (рис. 2 справа) с повышением температуры эта реакция особенно усиливается в области высоких температур, достигая максимума при 50°C. Величина Q_{10} оказалась наибольшей в интервале повышенных температур (20—40°C). Можно предположить, что в листьях этих растений при прохождении световой реакции свет играл главную лимитирующую роль только при крайних температурах (—10°C и 50°C).

При 20—40°C в световой дезэпоксидации виолаксантина уже преобладали ферментативные процессы, и, следовательно, повышение температуры ускоряло световую реакцию в той мере, в какой она активизировала фотоэнзиматические процессы, участвующие в данной реакции. Наша точка зрения находит подтверждение в высказанном ранее предположении [2] о том, что световое превращение виолаксантина является результатом двух типов реакций: фотохимических, не зависящих от температуры, и фотоэнзиматических, чувствительных к ее действию.

В работе Сапожникова и др. [7] была обнаружена линейная зависимость хода световой реакции взаимопревращения ксантофиллов и процесса фотосинтеза при изменении интенсивности освещения.

Базируясь на данных этих авторов, мы попробовали установить возможную корреляцию между процессом фотосинтеза и световой дезэпоксидацией виолаксантина в зависимости от воздействия различных температур.

С этой целью была проведена серия опытов на листьях клевера.

При сравнении интенсивности процесса фотосинтеза с каждым ксантофиллом в отдельности обнаружилась интересная закономерность.

При —5°C световая реакция шла только по лютеину. При 0°C начинался процесс фотосинтеза вместе с изменениями в содержании виолаксантина. Пороговая температура, вызывающая наибольший эффект дезэпоксидации по виолаксантину, отмечалась раньше (20°C) и совпала с началом интенсификации процесса фотосинтеза. Максимальное содержание лютеина сдвинуто к более повышенным температурам (40°C), когда и процесс фотосинтеза достигал наибольшей величины. При 50°C наступало одновременное подавление этих процессов.

Полученные данные позволяют считать, что интенсивность фотосинтеза и взаимопревращение ксантофиллов на свету являются сопряженными процессами, эффективность которых зависит не только от освещенности, но и от воздействия различных температур. Эти данные служат косвенным подтверждением участия ксантофиллов в одном из звеньев цепи реакций процесса фотосинтеза.

Учитывая высокую чувствительность темновой реакции к различным воздействиям, интересно было исследовать влияние широкого интервала

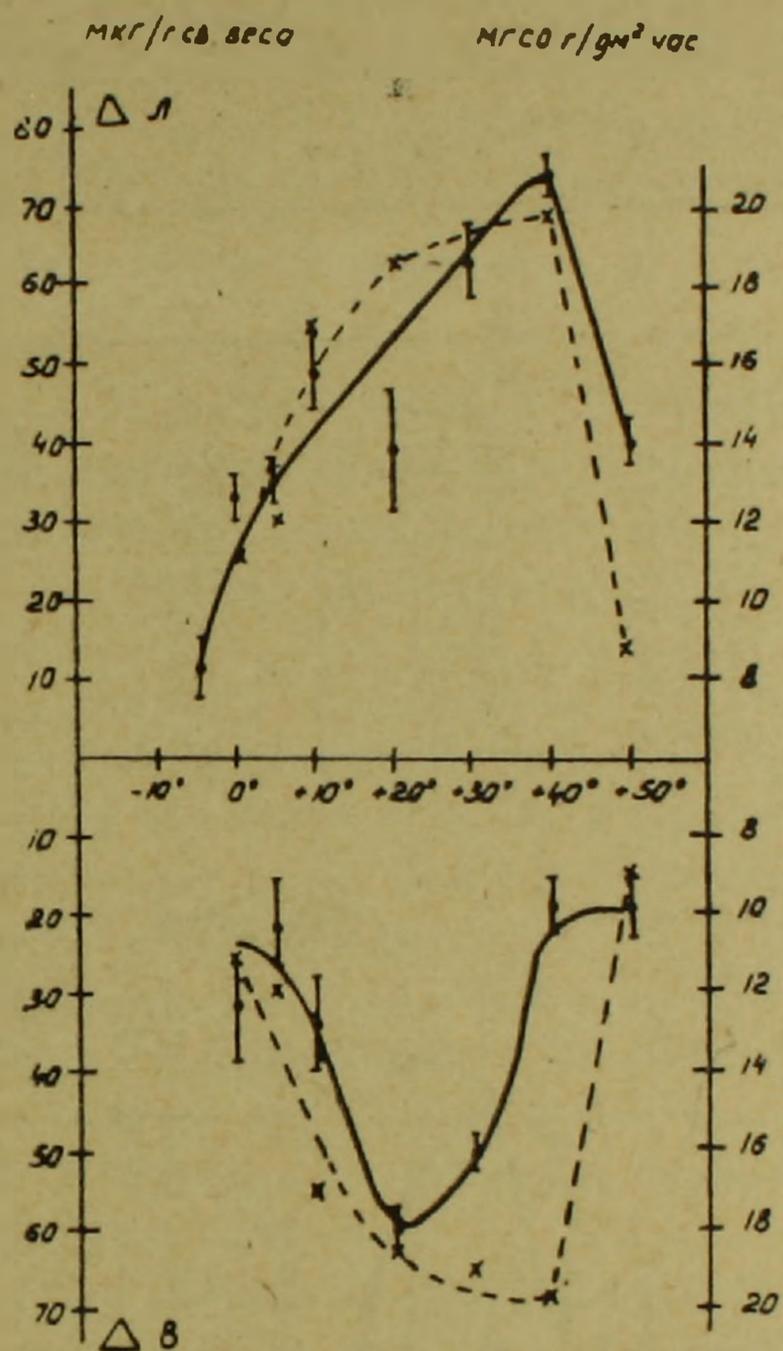


Рис. 3. Ход световой реакции взаимопревращения ксантофиллов и процесса фотосинтеза в зависимости от различных температур. Наверху—разность между лютеином световым и лютеином исходным; внизу—разность между виолаксантином исходным и виолаксантином световым (сплошная линия). Пунктирная линия—интенсивность процесса фотосинтеза.

положительных и отрицательных температур на обратный ход превращения лютеина в виолаксантин (табл. 2).

Как видно из таблицы, в листьях клевера при температурах $-10^{\circ}C$ и $-5^{\circ}C$ темновая эпоксидация не только тормозилась, но, наоборот, продолжало убывать количество виолаксантина, как при его световой дезэпоксидации.

Прямая реакция в темноте в условиях анаэробноза была также отмечена в работах Ямамото и др. [9].

Можно предполагать, что образующийся на свету активный «фотопродукт» продолжает действовать и в темноте (имея в виду полное торможение реакции эпоксидации при низких температурах), стимулируя дезэпоксидацию виолаксантина.

При сравнении световой, темновой реакций взаимопревращения ксантофиллов и процесса фотосинтеза (рис. 4) можно отметить, что тем-

Таблица 2

Влияние различных температур на темновую эпоксидацию лютеина в листьях клевера (данные представлены в мкг/г свежего веса)

Испытанные температуры	Л	В	Л+В	Δ Л	Δ В	
Исходная темновая комнатная температура 25°	140 \pm 6	94 \pm 8	234			
Световая комнатная температура 25°	176 \pm 10	50 \pm 7	226			
Темновые реакции	-10°	170 \pm 8	24 \pm 9	194	0	-26
	-5°	176 \pm 12	48 \pm 3	214	0	-12
	0°	176 \pm 12	48 \pm 6	224	0	0
	5°	173 \pm 10	53 \pm 10	226	0	0
	10°	150 \pm 8	69 \pm 5	219	26	19
	20°	127 \pm 13	80 \pm 5	207	49	30
	30°	136 \pm 6	78 \pm 5	214	40	28
	40°	135 \pm 8	58 \pm 5	193	41	0
50°	134 \pm 14	32 \pm 3	166	42	-18	

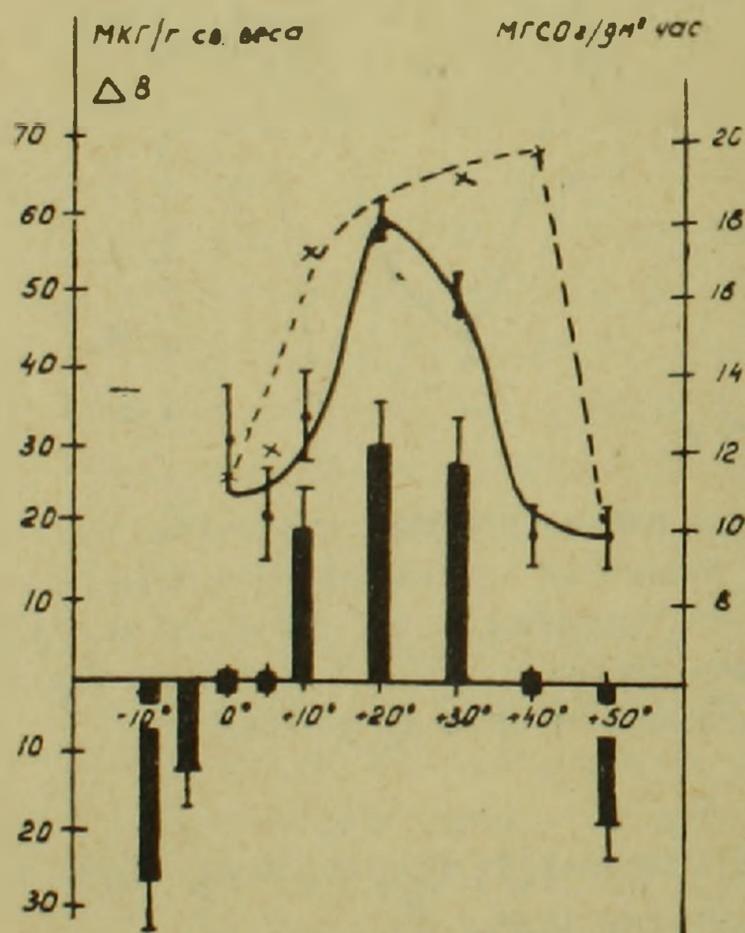


Рис. 4. Сравнительные данные хода световой, темновой реакций взаимопревращения ксантофиллов и процесса фотосинтеза в листьях клевера при различных температурах. По оси абсцисс—испытанные температуры, по оси ординат—дельта виолаксантина и процесса фотосинтеза. Пунктирная линия—интенсивность процесса фотосинтеза; сплошная—дельта виолаксантина в световой реакции; темные столбики—дельта виолаксантина в темновой реакции.

новая реакция превращения лютеина в виолаксантин наиболее чувствительна к воздействию различных температур и проходит нормально в довольно узких пределах (по виолаксантину 10°C—30°C). Световая дезэпоксидация и процесс фотосинтеза, как это указывалось выше, были зафиксированы в более широком интервале температур:—5°C до 50°C.

Таким образом, понижение или повышение температуры выше или ниже 10—30°C в какой-то степени ингибируют образование эпоксидных групп виолаксантина в листьях растений.

Полученные нами результаты показывают, что сбалансированный «переброс» эпоксидных группировок ксантофиллов происходит при вполне определенных температурных оптимумах, специфичных для представителей различных экологических групп высокогорных растений.

Институт агрохимических проблем и гидропоники

АН АрмССР

Поступило 26.X 1970 г.

Ն. Վ. ԲԱԺԱՆՈՎԱ, Ա. Գ. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ

ՋԵՐՄԱՍՏԻՃԱՆԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆՆԸ ԲԱՐՉՐԱԼԵՌՆԱՅԻՆ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՄՈՏ ՔՍԱՆՏՈՖԻԼՆԵՐԻ ՎԵՐԱՓՈՆԵԱՐԿՄԱՆ ՎՐԱ՝ ԼՈՒՅՍԻ ԵՎ ՄԹՈՒԹՅԱՆ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու մ

Մեր նպատակն է եղել հաստատել հնարավոր ջերմաստիճանի այն սահմանները, որտեղ տեղի են ունենում հիդրո- և էպոկսիքսանտոֆիլների վերափոխարկման ռեակցիաները լույսի և մթնոթյան ազդեցության տակ, տարբեր բարձրություններում աճող բույսերի մոտ:

Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ Արագած լեռան վրա աճող ցրտադիմացկուն բույսերի ջերմաստիճանային սահմանը, որի ընթացքում տեղի է ունենում քսանտոֆիլների լուսային փոխարկում, ավելի լայն է (—10°C մինչև 50°C), քան Սիմյոնովյան լեռնանցքի և Արարատյան դաշտավայրի բույսերի մոտ (5°C մինչև 40°C)։

Ենթադրվում է, որ վիոլակսանտինի լուսային վերափոխարկումը հանդիսանում է երկու տիպի ռեակցիաների՝ ֆոտոքիմիական, կախում չունեցող և ֆոտոէնզիմատիկ, զգայուն ջերմաստիճանի արդյունք:

Քսանտոֆիլների վերափոխարկման մթային ռեակցիան ավելի զգայուն է տարբեր ջերմաստիճանների ազդեցության նկատմամբ և կարող է նորմալ ընթանալ ավելի նեղ պայմաններում (10°C մինչև 30°C): Այս սահմաններից դուրս ջերմաստիճանի բարձրացումը կամ նվազումը խթանում է վիոլակսանտինի էպոկսիխամբերի առաջացմանը բույսերի տերևներում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бажанова Н. В., Сапожников Д. И. ДАН СССР, 151, 5, 1963.
2. Бажанова Н. В., Подиный В. С., Сапожников Д. И. Сб. Исследования по фотосинтезу, Душанбе, 1967.
3. Подиный В. С. Известия АН Латв. ССР, II, 82, 1966.
4. Сапожников Д. И. с сотр. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования, М.—Л., 1964.
5. Сапожников Д. И. Биохимия и биофизика фотосинтеза, 1965.
6. Сапожников Д. И. Успехи современной биологии, 64, 2, 1967.
7. Сапожников Д. И., Эйделман З. М., Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. Труды Бот. ин-та АН СССР, IV, 15, 1962.
8. Сапожников Д. И., Бажанова Н. В., Подиный В. С. Тезисы I Всесоюзного биохимического съезда, II, 221, 1964.
9. Yamamoto H. Y., Chang J. H., Athara M. S. Biochim. et biophys. acta, 141, 342 1967.