

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. О. Казарян, Г. Г. Габриелян и В. Ш. Агабабян

О связи между интенсивностью фотосинтеза и энергией
возобновления хлорофилла

(Представлено Г. Х. Бунятяном 11. III. 1957)

Зависимость фотосинтетической активности растений от условий внешней среды установлена с давних пор в физиологии растений. Кроме внешних условий, важным для энергии фотосинтеза являются и стадийное состояние (1-6), возраст растений и их листьев (6-10), скорость оттока ассимилятов (11-14), степень оводнения ассимиляционной ткани (5, 15, 17) и прочие.

Другим фактором, влияющим на интенсивность фотосинтеза, по косвенным данным, должно являться состояние хлорофиллоносного аппарата, непрерывно изменяющегося в ходе онтогенетического развития и возраста растений. В этом аспекте, в первую очередь, нужно принимать во внимание изменение прочности связи хлорофилла с белком (6, 18, 19) и его возобновляемость.

Возобновление молекул хлорофилла впервые экспериментально установлено Ру и Гюссоном (20), затем Турчиным, Гуминской и Плышевской (21). Вслед за этим Годневым и Шлыком (22) применением радиоактивного углекислого газа вновь иллюстрировано это свойство хлорофилла и на основании общей радиоактивности его даже произведены расчеты с целью установления времени, при котором осуществляется полное возобновление молекул хлорофилла *).

Исходя из имеющихся в современной физиологической литературе данных об онтогенетическом изменении, с одной стороны, количества хлорофилла (23-28), с другой — прочности связи хлорофилла с белком (6, 18, 19), мы предполагали, что в ходе онтогенеза должна изменяться также и энергия возобновления хлорофилла. При этом мы допускали, что онтогенетическая изменчивость фотосинте-

*) В настоящем сообщении мы не прибегали к таким расчетам, считая, что интенсивность возобновления хлорофилла можно так же выявить в сравнительных опытах, проводимых одновременно при одних и тех же условиях вне зависимости от количества и активности меченого углерода.

тической активности, в первую очередь, должна быть связана с возобновлением хлорофилла, как показателем общей его жизненности.

Опыты для выяснения вышеуказанных вопросов проводились следующим образом. Листья краснолистной короткодневной периллы, взятые из вегетирующих, цветущих и отцветающих растений, черешками погружали в воду, затем переносили в газометрическую камеру с радиоактивным углекислым газом, оставляя в ней в течение 64 часов, в условиях непрерывного света. По истечении этого срока листья размельчались и экстрагировались 90% ацетоном (25 мл на 25 кв. см листовой площади). Для разделения хлорофилла *a* и *b* были взяты 10 мл раствора и нанесены линейно на хроматографическую бумагу с помощью специально изготовленного быстровращающегося клиноста с барабаном. В качестве растворителя была взята смесь бензина, петролейного эфира и ацетона (10:2,5:2). Разделенные на бумаге пигменты были элюированы 90% ацетоном и высушены до получения кристаллического хлорофилла и определена радиоактивность его. Количество хлорофилла определялось перед выпариванием ацетоном с помощью фотоэлектроколориметра-нефелометра, применяя для хлорофилла *a* светофильтр 8, а для хлорофилла *b*—7. Кривая составлена по стандарту Вильштетера и Штолл (2°).

Кроме радиоактивности хлорофилла определялась также и общая радиоактивность листовых тканей, т. е. количество поглощенной листом радиоактивной углекислоты на единицу площади. С этой целью из подопытных листьев вырезывались небольшие кружочки с помощью тоненького пробочного сверла и после высушивания производили определения их радиоактивности. Полученные данные сведены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1

Количество хлорофилла *a* и *b* и радиоактивность листьев периллы, находящихся в фазе вегетации, цветения и отцветания

Фаза развития	Радиоактивность в имп/мин на 1 кв. дм лист. площ.	Количество хлорофилла в мг на 1 кв. дм площади листа			Ассимиляционное число радиоактивности*)
		хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	хлорофилл <i>a+b</i>	
Вегетация	92,100	2,46	0,81	3,27	28,162
Цветение	138,000	3,45	0,87	4,32	31,944
Отцветание	168,000	2,15	0,46	2,61	64,367

Эти данные прежде всего показывают, что не наблюдается прямой зависимости между количеством хлорофилла и поглощаемого листьями радиоактивного углекислого газа, что установлено еще

*) Ассимиляционным числом, как известно, принято называть отношение количества ассимилированной углекислоты к количеству хлорофилла. В данном же случае взамен этого общепринятого термина условно называем „ассимиляционное число радиоактивности“, где количество ассимилированной углекислоты выражено в имп/мин, а количество хлорофилла в мг на 1 кв. дм листовой площади.

раньше (30, 31, 32 и др.). Если до наступления фазы цветения имеет место увеличение как количества хлорофилла, так и фотосинтетической активности листа, то после фазы цветения наблюдается расхождение между этими двумя процессами. Теперь уже повышение фотосинтетической активности листа сочетается с уменьшением общего количества хлорофилла. Наглядным показателем этого является увеличение „ассимиляционного числа радиоактивности“, от 28. 162 (вегетация) до 64. 367 (отцветание), выражено в имп/мин, т. е. более чем в 2, 2 раза. Повышение интенсивности фотосинтеза, как показывают данные следующей таблицы (табл. 2), фактически связано с энергией возобновления хлорофилла.

Таблица 2

Изменение радиоактивности хлорофилла *a* и *b* по фазам развития растений

Фаза развития	Радиоактивность хлорофилла в имп/мин на 1 кв. дм листовой площади			Радиоактивность 1 мг хлорофилла в имп/мин		
	хлорофилла <i>a</i>	хлорофилла <i>b</i>	хлорофилла <i>a+b</i>	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	хлорофилл <i>a+b</i>
Вегетация	22	543	565	8,9	670,3	172,2
Цветение	127	646	773	36,8	742,5	178,9
Отцветание	139	652	791	40,2	1417,4	303,0

Величина соотношения общей радиоактивности хлорофилла к его количеству является наиболее характерным показателем энергии возобновления хлорофилла. Согласно этим данным, на каждый миллиграмм хлорофилла приходится различная радиоактивность в зависимости от фазы развития растений. При этом устанавливается, что возобновляемость молекул хлорофилла прогрессивно усиливается параллельно с наступлением фазы цветения и формирования семян при энергичном уменьшении общего количества хлорофилла. В данном случае уменьшение количества хлорофилла осуществляется не ослаблением, а усилением интенсивности его возобновления. Если на 1 мг хлорофилла в фазе вегетации приходится 172,2 имп/мин, то в фазе отцветания — 303 имп/мин.

Начиная с фазы вегетации до наступления цветения и закладки семян прогрессивно нарастает общая радиоактивность листовых тканей, свидетельствуя о повышении фотосинтетической активности листьев. Параллельно с этим усиливается и возобновление хлорофилла. Такую идентичность кривых энергии фотосинтеза и возобновления хлорофилла можно лишь рассматривать как показатель зависимости фотосинтетической активности листьев от возобновления хлорофилла.

В нашем опыте экспозиция, при которой листья подвергались непрерывному световому воздействию, составляла 64 часа. За этот срок возобновление молекул хлорофилла у всех групп растений проявля-

лось с различной интенсивностью. При такой постановке опыта, конечно, трудно получить более прямые данные, непосредственно показывающие скорость полного возобновления молекул хлорофилла, хотя вышеприведенные сравнительные данные безусловно свидетельствуют о различии в скорости возобновления хлорофилла листьев, взятых из растений, находящихся на различных фазах развития. В настоящее время этот вопрос изучается нами более детально.

Приведенные в таблице данные кроме этого показывают, что совершенно различна и интенсивность возобновления хлорофилла *a* и *b*. Наиболее энергично возобновляется хлорофилл *b* по сравнению с хлорофиллом *a*. В этом отношении весьма интересны данные, показывающие радиоактивность одного мг хлорофилла *a* и *b*. Радиоактивность единицы хлорофилла *b*, во всех фазах развития, в среднем более чем в 20 раз больше, чем радиоактивность хлорофилла *a*. Это обстоятельство по-видимому можно расценивать как доказательство того, что хлорофилл *b* является более активным пигментом, чем *a* и, во-вторых, что синтез хлорофилла *a* и *b* осуществляется различными путями.

Таким образом, все эти данные в конечном счете приводят нас к выводу о том, что изменение онтогенетического равновесия синтеза и распада хлорофилла в сторону превалирования последнего происходит не путем ослабления энергии возобновления молекул хлорофилла, а путем усиления его. В результате каждая единица хлорофилла по мере старения и наступления фазы окончательного распада проявляет максимальную фотосинтетическую активность. В этом и заключается сущность усиления общей жизнедеятельности хлорофилла — повышения фотосинтетической активности по мере уменьшения количества хлорофилла в фазе цветения и образования семян. Эта особенность жизнедеятельности растений характерна как для целого организма, так и для его отдельных органов и частей.

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР

Վ. Ն. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Գ. Գ. ԳՄՐՐԻԵԼՅԱՆ ԵՎ Վ. Շ. ԱՂԱԲԱԲՅԱՆ

Ֆոտոսինթեզի ակտիվության և քլորոֆիլի վերականգնման միջև եղած կապի մասին

Ինչպես հայտնի է բույսերի ֆոտոսինթեզի ակտիվությունը պայմանավորված է մի շարք արտաքին և ներքին գործոններով: Բացի այդ գործոններից, ըստ կողմնակի տվյալների, ֆոտոսինթեզի ինտենսիվությունը պետք է կախված լինի նաև քլորոֆիլակիթի ապարատի վիճակից, որը անընդհատ փոփոխվում է կապված բույսի օնտոգենետիկ զարգացման և հասակի հետ: Այդ կապակցությամբ առաջին հերթին պետք է նկատի ունենալ քլորոֆիլի և սպիրտակուցների միջև եղած կապի կայունություն փոփոխությունը և քլորոֆիլի վերականգնման ակտիվությունը:

Ելնելով այս ենթադրությունից, մեր կողմից կատարվել են փորձեր կարճ օրվա կարճատևերև պերիլլայի տերևների հետ նպատակ ունենալով պարզելու քլորոֆիլի վերականգնման փոփոխությունը օնտոգենետիկ զարգացման տարրեր ֆազերի անցման զուգահեռ, ինչպես և այդ պրոցեսի ու ֆոտոսինթետիկ ակտիվության միջև եղած կապը:

Փորձի համար վեգետացվող, ծաղկող և ծաղկաթափվող բույսերից վերցվել են միևնույն յարուսի տերևներ և տեղափոխվել դադումետրիկ կամերան վերջինս թողնելով մըշտական լույսի սակ 66 ժամ: Լույսային էքսպոզիցիայի ընթացքում կամերայի մեջ լցվել է որոշակի կոնցենտրացիայի սաղիտակաթիվ ածխաթթու զազ: Այնուհետև տերևների մի մասի մոտ որոշվել է նրանց հյուսվածքների սաղիտակաթիվները, իսկ մյուս մասից ստացվել է քլորոֆիլի ացետոնային լուծույթ և որոշվել ինչպես ընդհանուր, այնպես էլ քլորոֆիլ a-ի և b-ի քանակները ու սաղիտակաթիվները: Քլորոֆիլ a-ի և b-ի անջատումը կատարվել է բրոմոտոգրաֆիկ եղանակով:

Ստացված տվյալները, որոնք բերված են 1-ին և 2-րդ աղյուսակներում, ցույց են տալիս, որ քլորոֆիլի քանակի և ֆոտոսինթեզի ինտենսիվության միջև չկա ուղղակի կապ: Եթե մինչև ծաղկման ֆազան նկատվում է քլորոֆիլի քանակի և ֆոտոսինթեզի ինտենսիվության դուզահեռ աճ, ապա ծաղկաթափման ժամանակ ընդհակառակը՝ ֆոտոսինթեզի աճման դուզահեռ կրկնակի անգամ ընկնում է քլորոֆիլի քանակը: Ֆոտոսինթեզի ինտենսիվության բարձրացմանը համընկնում է քլորոֆիլի վերականգնման պրոցեսի ակտիվացմանը, որը պետք է զիտել որպես ապացույց այդ երկու պրոցեսների փոխադարձ պայմանավորվածությունը:

Քլորոֆիլի վերականգնման էներգիայի աճնալավ չափանիշը դա նրա սաղիտակաթիվների քանակի հարարերություն մեծությունն է: Աղյուսակ 2-ի տվյալների համաձայն զարգացման տարրեր ֆազերում յուրաքանչյուր մդ քլորոֆիլի վրա ընկած իմպուլսների թիվը խիստ փոփոխվում է: Ըստ որում պարզվում է, որ ծաղկման ֆազայում քլորոֆիլի քանակական անկման դուզահեռ ակտիվանում է նրա վերականգնման պրոցեսը: Այսպես օրինակ՝ եթե վեգետատիվ ֆազայում յուրաքանչյուր մդ քլորոֆիլին ընկնում է 172,2 իմպուլս/րոպե, ապա ծաղկման ֆազայում այդ թիվը մեծանում է երկու անգամ:

Միանման չէ նաև a և b քլորոֆիլների վերականգնման ինտենսիվությունը բույսերի զարգացման տարրեր ֆազերում: Համեմատաբար ավելի ինտենսիվ վերականգնվում է քլորոֆիլ b-ն, քան քլորոֆիլ a-ն: Այս հանգամանքը կարելի է գնահատել որպես ապացույց այն բանի, որ քլորոֆիլ b-ն հանդիսանում է ավելի ակտիվ պիգմենտ, քան քլորոֆիլ a-ն: Մյուս կողմից այս ցույց է տալիս, որ այդ պիգմենտների սինթեզը իրականացվում է տարրեր ճանապարհներով, շնայած մեկը մյուսի օքսիդացված ձևն է:

Այս բոլոր տվյալները վերջին հաշվով հեղինակներին բերում են այն եզրակացություն, որ քլորոֆիլի քանակական փոփոխությունը ընդհանում է նրա վերականգնման ինտենսիվության և կենսունակության բարձրացման եղանակով, որով և ուժեղանում է բույսի ֆոտոսինթետիկ ակտիվությունը:

ЛИТЕРАТУРА — Գ Ր Ա Կ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

1. В. Синг и К. Лал, *Ann. Bot.*, 49, 194, 1935.
2. В. М. Катунский, *Изв. АН СССР, Сер. биол.*, 1, 1939(a).
3. В. М. Катунский, *Сб.*, посв. В. Л. Комарову, 1939(б).
4. В. М. Катунский, *Сб. раб. по физ. раст. нам. Тимирязева*, 1941.
5. В. А. Бриллиант, *Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений*, 1949.
6. В. О. Казарян, *Стадийность развития и старения однолетних растений*, 1952.
7. И. Гувер и Ф. Густавсон, *Journ. gen. Phys.*, 10, 33, 1926.
8. Ф. Ричардс, *Ann. Bot.*, 48, 1934.
9. Б. Н. Макаров, *ДАН СССР*, 72, 1, 1950.
10. Б. Н. Макаров, *ДАН СССР*, 77, 3, 1951.
11. В. В. Сапожников, *Образование углеводов в листьях и передвижение их по растению*, 1890.
12. А. Л. Курсанов, *Planta*, 20, 3, 1933.
13. А. Г. Тоцевикова, *Т. Бот. ин-та АН СССР*, IV, 5, 1941.
14. В. А. Бриллиант, *Изв. гл. Бот. сада*, 24, 1925.
15. В. А. Бриллиант, *ДАН СССР*, 41, 1943.
16. А. М. Алексеев, *Бот. журнал СССР*, 20, 1935.
17. О. П. Осипова, *ДАН СССР*, 57, 4, 1947.
18. О. П. Осипова, *ДАН СССР*, 57, 8, 1947.
19. А. Ру и Гюссон, *C. R. Acad. Sci. Par.*, 235, 19, 1952.
20. Ф. В. Турчин, М. А. Гуминская и Е. Г. Плышевская, *Физиология растений*, 2, 3, 1955.
21. Т. Н. Годнев и А. А. Шлык, *Применение изотопов в технике, биологии и сельском х-ве*. Изд. АН, 1955.
22. В. Н. Любищенко, *Зап. А. Н. отд. физ. мат.*, 23, 1916.
23. А. Я. Кокин, *Тр. Лен. общ. ест.*, 54, 1924.
24. А. Я. Кокин, *Изв. гл. бот. сада*, 25, 4, 1928.
25. А. Е. Мурнек, *Res. Bull.*, 268, 1937.

²⁷ А. А. Зайцева, ДАН СССР, 25, 8, 1939. ²⁸ А. А. Зайцева, ДАН СССР, 27, 8, 1940.
²⁹ Вильштетер и А. Шталл, Untersuchungen über Chlorophyll, 1913. ³⁰ В. Н. Лю-
бищенко, Тр. СПб общ. естест., 41, 1910. ³¹ А. С. Оконенко, Н. М. Толмачев и
А. М. Кехух, Тр. научн. ин-та сельхоз-а, Киев, 2, 28. ³² О. А. Щеглова, Тр. БИН,
сер. IV, эксп. бот. 4, 1940.