

УДК 535.37:631.547

## ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Академик АН Армянской ССР В. О. Казарян, С. А. Саркисян

Сверхслабое излучение интактных и изолированных  
листьев

(Представлено 2/IX 1987)

С первых дней открытия феномена длительного послесвечения (ПС) зеленых листьев (<sup>1</sup>) этот вопрос стал одним из важных аспектов исследования биофизических особенностей фотосинтетического аппарата ((<sup>2,3</sup>) и др.). Результаты подобных исследований дали возможность выявить характер метаболических и энергетических изменений в живой клетке зеленых растений. Одновременно установлено, что послесвечение листьев по своей природе является хемилюминесценцией, возникающей в ходе обратной рекомбинации промежуточных продуктов световой стадии фотосинтеза с молекулами хлорофилла (<sup>2</sup>). При этом, несмотря на сделанные попытки (<sup>3,4</sup>), не удалось выявить способность листа показать сверхслабое излучение (ССИ) после длительного его нахождения в условиях темноты.

Обычно интенсивность ПС изменяется по убывающей кривой, однако в наших опытах получены некоторые результаты, иллюстрирующие вспышки излучения света при нахождении листьев в темноте длительное время. Для выяснения причины подобной реакции листьев нами предприняты некоторые специальные опыты с отрезанными листьями периллы краснолистной (*Perilla pankinensis* (Lam.) S.), лимона (*Citrus Limonia* Osbeck), сорт Карчеванский, традесканции (*Tradescantia* S. P.), фиалки (*Saintpaulia ionantha* Wendl.) и конского боба (*Vicia faba* L.), выращенных в факторостатных условиях. Регистрация излучения листьев проводилась по разработанной нами методике (<sup>5</sup>).

В первом опыте мы попытались выявить влияние эффекта отрезания на интенсивность излучения листьев. Для этого произвели определение интенсивности ССИ и тех же листьев в интактном состоянии, а затем непосредственно после их изоляции. В обоих случаях определение производилось в часовых интервалах темноты. Полученные кривые (рис. 1) наглядно показывают, что у интактных листьев интенсивность излучения постепенно затухает. После отрезания листьев в темноте наблюдается сначала затухание излучения, как у контроля, а затем — вспышки: у лимона на 80—90-ой мин, у традесканции с 60-ой мин (продолжается до 120-ой мин), а у конских бобов — на 70—90-ой мин. Эффект отрезания листа, как мы видим, после некоторого времени инициирует вспышки излучения. Во всех проведенных нами опытах для листьев лимона и традесканции повторность наблюдаемой вспышки



излучения (пик) в темноте регистрировалась в пределах 70%, а для конских бобов—95%. В остальных случаях, если подобный пик не констатировался, регистрировалось в основном плато и последующее его снижение. В момент появления вспышки излучения относительный его

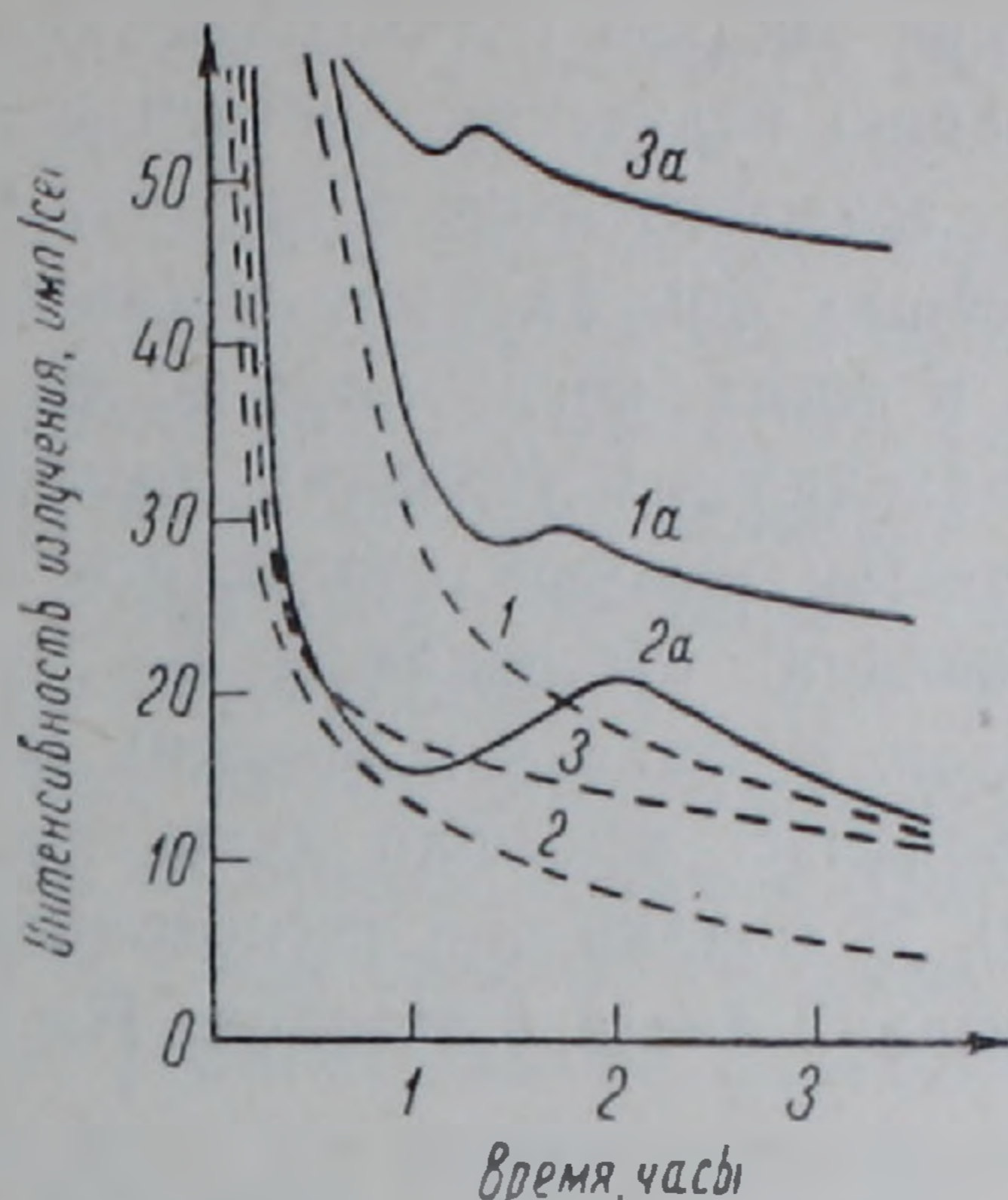


Рис. 1. Сверхслабое излучение интактных (1, 2, 3) и отрезанных (1а, 2а, 3а) листьев, соответственно, лимона, традесканции и конского боба

уровень составлял 162, 212, 305% по сравнению с контролем—для листьев лимона, традесканции и конских бобов, соответственно.

Учитывая, что при отрезании листа ухудшение его физиологического состояния прежде всего обуславливается нарушением водного режима (6·7), мы допускали, что изменения интенсивности излучения связаны именно с этим показателем. Исходя из этого, в следующем опыте отрезанные листья черешками погружали в 2 м раствор сахарозы для усиления водного дефицита. В таком состоянии производили исследование кинетики ССИ (рис. 2). Как мы видим, эффект водного

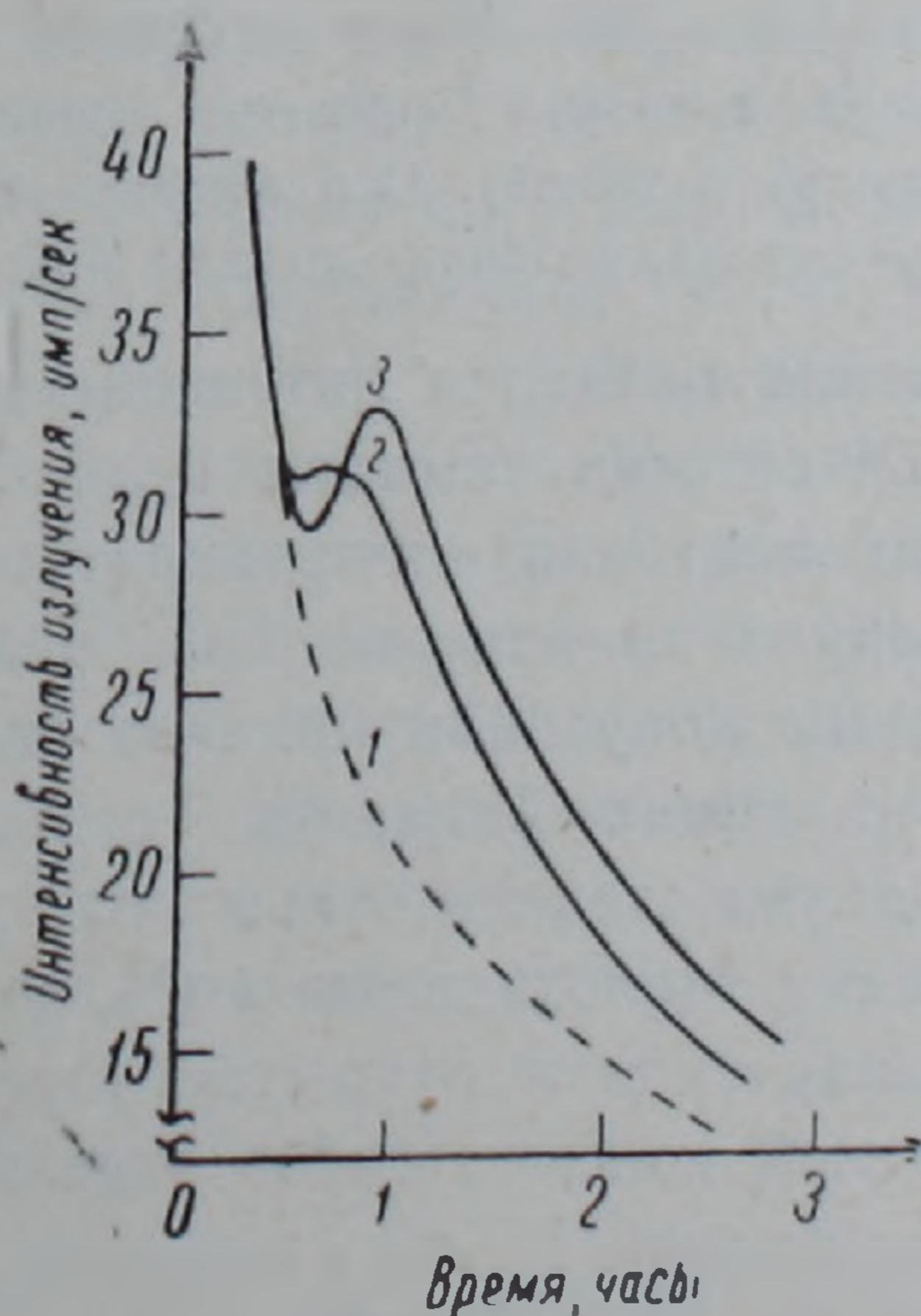


Рис. 2. Сверхслабое излучение листьев периллы: лист интактный (1), отрезанный (2), отрезанный и черешком погруженный в раствор сахарозы (3)



дефицита (выражающийся в 4—11% потери воды) на ССИ наблюдается в 30—60-минутном интервале, а интенсивность ССИ повышается примерно на 50%.

В описанных двух опытах отрезание листьев производилось за 2—3 мин до перенесения листьев в темновую камеру. При такой постановке опыта генерацию излучения листьев в темноте можно связать с влиянием света, воздействующего на лист в момент его отрезания. Однако в дальнейших опытах было установлено, что генерация излучения происходит и тогда, когда лист до его отрезания длительное время (до 17 ч) находился в условиях темноты. Так, например, в опытах с периллой, листья которой отрезались в условиях темноты, после 2, 3 и 4ч экспозиции наблюдалось 5—7 слабых вспышек излучения из 30 вариантов. У фиалки и конских бобов во всех повторных опытах регистрировались вспышки излучения более повышенной интенсивности (рис. 3). У фиалки они регистрировались на 50-ой мин (рис. 3,1а) после отрезания листа в темноте. На данном пике относи-

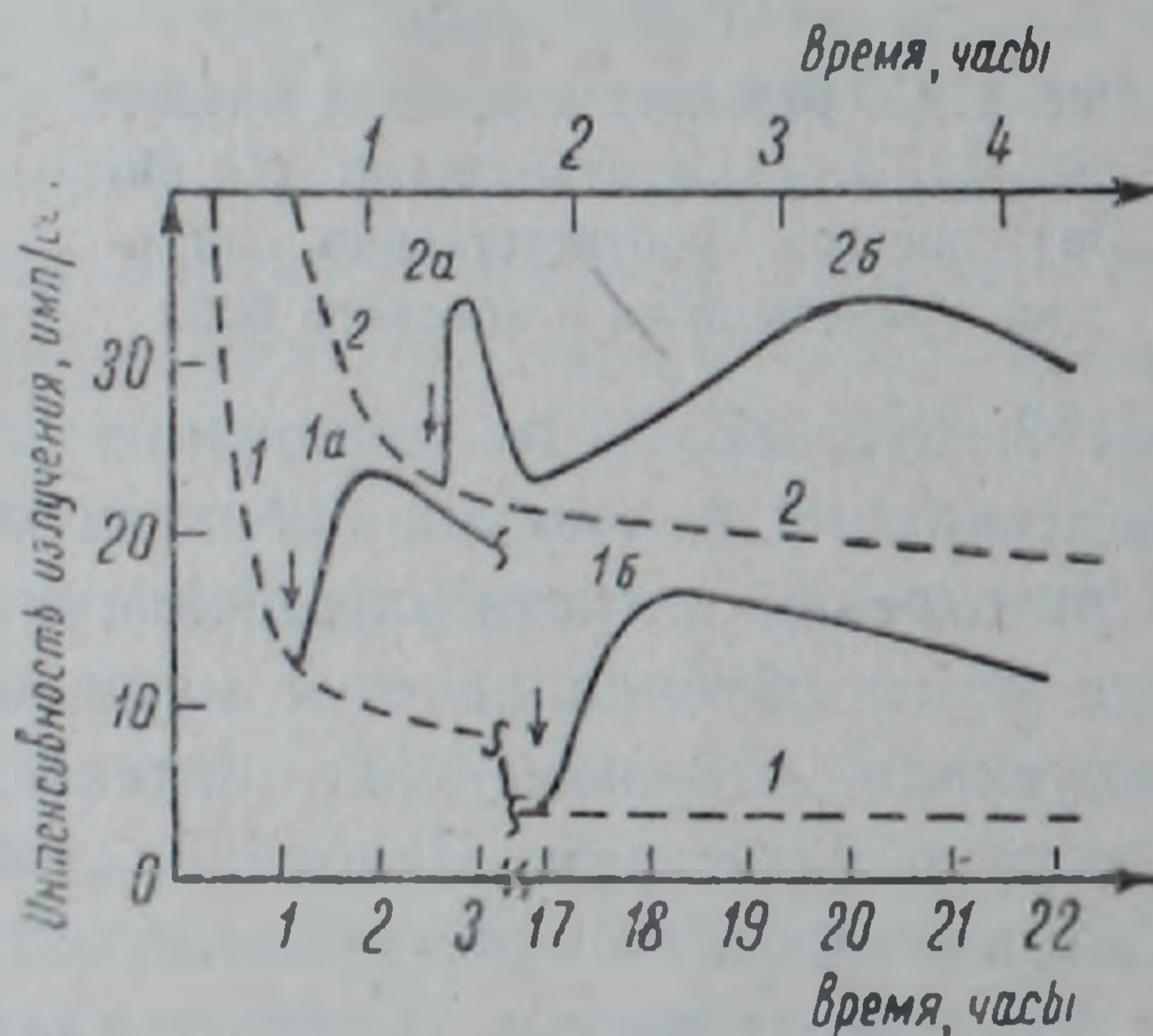


Рис. 3. Сверхслабое излучение интактных листьев фиалки (1) и конского боба (2). Стрелками показаны моменты отрезания (объяснение в тексте). Оси абсцисс: нижняя—фиалка, верхняя—конский боб.

тельный уровень излучения оказался интенсивнее в 2,4 раза. При отрезании листьев на 1020-ой мин темноты величина излучения по интенсивности превосходит контроль четырехкратно (рис. 3.1б).

Учитывая определенное влияние водного режима листьев на интенсивность излучения, мы допускали наличие связи между водонасыщенностью, работой устьичного аппарата и излучением листьев. В действительности, определив степень открытости устьиц листьев фиалки в темноте по методике Молотковского<sup>(3)</sup>, установили совпадение во времени вспышки излучения и открытости устьичных просветов.

У 17-дневных растений конских бобов отрезанию подвергались не листья, а побег (на расстоянии 15 см от листа). Отрезание вызывало мгновенную и сильную вспышку излучения, достигавшую максимального значения на 160—180-ой с после отрезания (рис. 3,2а). По истечении 15 мин последовала вторая вспышка излучения (рис. 3,2б), кото-



рая достигает максимума через 1,5--2 ч. Независимо от проявления первого пика (6 вспышек из 20 повторностей), второй наблюдался во всех опытах.

Известно, что послесвечение фотосинтезирующих тканей обычно регистрируется в интервале от наносекунд до нескольких минут (9). Однако имеются и сведения о регистрации ПС в часовом интервале темноты (10, 11). Исходя из этого, можно допустить влияние эффекта ПС на вспышки ССИ в первых двух опытах (рис. 1, 2). Такой эффект, видимо, связан с триггированием люминесценции хлоропластов (3). В этом случае мы вправе предположить, что приведенные пики излучения (рис. 1, 2) являются частным примером этого явления, возникающего в момент структурных перестроек хлоропластов (набухание—сжатие в ходе их обезвоживания).

Подобная трактовка не объясняет полностью ход ССИ листьев во времени, особенно при их отрезании после длительного нахождения в темноте. Дело в том, что кривые свечения отрезанных листьев имеют типичную для ферментативных реакций кинетику, когда скорость реакции замедляется со временем, а интенсивность возникающего излучения продолжает долгое время после пика оставаться на более высоком уровне (иногда более суток). Далее следует учесть, что в опытах с фаналкой и конскими бобами, листья которых отрезались после длительного их выдерживания в темноте, опять-таки наблюдаются сильные вспышки излучения. Допущение, что столь большая световая энергия сохраняется в листе и не используется даже спустя 17 ч после выдерживания в темноте, представляется необоснованным. Видимо, в данном случае имеем дело с физиологической адаптивной ответной реакцией листа в темноте, в процессе которой происходит повторная генерация каких-то промежуточных продуктов метаболизма, реакция которых с хлорофиллом инициируется излучением.

Открывание устьичных просветов листа после погружения их черешками в раствор сахарозы, видимо, сопровождается интенсификацией окислительного фосфорилирования, так как в основе открывания устьиц лежит усиленный синтез АТФ (12). Поэтому можно полагать, что наблюдаемое нами усиление свечения на первой фазе обезвоживания (сопровождающееся открыванием устьиц) происходит на фоне повышенного внутриклеточного энергетического уровня.

Полученные нами результаты и теоретические соображения дают основание полагать, что влияние триггирования послесвечения недостаточно для вспышки ССИ листьев в условиях темноты. По всей вероятности, вспышка ССИ обуславливается открыванием устьичных просветов, что приводит к интенсификации окислительных процессов в клетках зеленого листа, сопровождающихся генерацией таких промежуточных продуктов метаболизма, которые ответственны за интенсификацию ССИ в темноте.



Անվնաս և կտրված տերևների լուսարձակումը

Հինգ տեսակի բույսերի վրա հետազոտված են կանաչ տերևների գերթույլ լուսարձակման (ԳԹԼ) կինեստիկան և նրա փոփոխությունները տերևների կտրման ժամանակ: Վերջին դեպքում ի հայտ է բերված ԳԹԼ-ի ինտենսիվության ուժեղացում, որը ուղեկցվում է հերձանցքների բացմամբ: Կտրված տերևի կոթունը 2 մոլ սախարոզայի մեջ ընկղմելիս՝ մեծանում է ԳԹԼ-ի բռնկման և ինտենսիվությունը և ի հայտ գալու կրկնողությունը:

Ծնթադրվում է, որ մթության մեջ, այդ բույսերին ոչ յուրահատուկ հերձանցքների բացման ժամանակ, ակտիվանում են օքսիդացման պրոցեսները և առաջանում են նյութափոխանակության այնպիսի միջանկյալ արդյունքներ, որոնք մասնակցում են կանաչ տերևի մթնային ԳԹԼ-ին:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- <sup>1</sup> B. L. Strehler, W. A. Arnold, J. Gen. Physiol., v. 34 (1951). <sup>2</sup> Վ. Б. Рубин, П. С. Венедиктов, Физиология растений. т. 15, вып. 1 (1968) <sup>3</sup> Б. Н. Тарусов, В. А. Веселовский, Сверхслабые свечения растений и их прикладное значение, Изд-во МГУ, М., 1978. <sup>4</sup> Б. Н. Тарусов, Д. А. Джанумов, В. А. Веселовский и др., Физиология растений, т. 18, вып. 5 (1971). <sup>5</sup> В. О. Казарян, С. А. Саркисян, Биол. журн. Армении, т. 39, № 12 (1986). <sup>6</sup> П. С. Беликов, Л. Г. Абакимова, Изв. ТСХА, вып. 1, 1965. <sup>7</sup> П. С. Беликов, М. В. Моторин, Р. И. Невская, Изв. ТСХА, вып. 6, 1964. <sup>8</sup> Ф. Д. Сказкин, Е. И. Ловчиновская М. С. Миллер и др., Практикум по физиологии растений. Советская наука, М., 1958. <sup>9</sup> В. А. Веселовский, Т. В. Веселова, в кн.: Биохемилюминесценция, Наука, М., 1983. <sup>10</sup> Ю. А. Владимиров, Ф. Ф. Литвин, Биофизика, т. 4, вып. 5 (1959) <sup>11</sup> B. L. Strehler, Res. Photosynthesis. New York—London, Interscience, 1957. <sup>12</sup> С. А. Кубичек, Механизм устьичных движений в аспекте новых экспериментальных данных, Автореф. канд. дис., М., 1973.