

УДК 581.1:632.1

ВЛИЯНИЕ ЗАСОЛЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЭТИОЛИРОВАННЫХ ПРОРОСТКОВ ФАСОЛИ ПРИ ПЕРЕНОСЕ ИХ НА СВЕТ

Л. А. Филатова, М. Г. Кусакина, И. Н. Якушева

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Изучались особенности фотосинтетических процессов у этиолированных проростков фасоли при смене условий освещения и влияние засоления на эти процессы.

Ключевой функцией зеленого растения является фотосинтез, обеспечивающий энергетическое состояние клеток и снабжающий их интермедиатами и пластическими веществами. Жизнеспособность растений, их устойчивость определяются в первую очередь тем, насколько слаженно протекают биохимические и физиологические процессы фотосинтеза, каков запас их прочности, какова лабильность этих процессов и способность исправлять возникающие неполадки. А избыточное засоление – это один из распространенных природных и антропогенных факторов, воздействие которого вынуждены испытывать зеленые растения.

Как сказывается это воздействие на разных сторонах фотосинтетической деятельности, как изменяется скорость синтеза участвующих в этом процессе пигментов, особенно если растения находятся в темноте, а затем переносятся на свет – получить ответ на эти и другие вопросы – цель наших опытов с молодыми растениями фасоли.

Для проведения эксперимента семена фасоли после замачивания помещали для набухания и прорастивания в темноту на отстоянной водопроводной воде, а через 4 суток после проклевывания этиолированные проростки переносили на свет и распределяли по вариантам:

- 1) контроль – отстоянная водопроводная вода;
- 2) 0,20 % раствор хлористого натрия;
- 3) 0,38 % раствор сернокислого натрия.

Осмотическое давление растворов 0,14 МПа.

Анализы проводились в 4 срока: на 4-й (1-й срок), 6-й (2-й срок), 8-й (3-й срок) и 10-й (4-й срок) дни после начала освещения.

Количественное определение зеленых пигментов проводилось спектрофотометрическим методом, интенсивность фотосинтеза определялась по методу Ф.З. Бородулиной. Для определения активности хлорофиллазы гомогенат растительной ткани, содержащий 40–60% органического раствори-

теля, инкубировали с последующим учетом количества хлорофиллида, образовавшегося за время инкубации. Прочность связи хлорофилла с белком определяли по степени извлечения хлорофилла при низких и высоких концентрациях ацетона в петролейном эфире (Гавриленко, 2003).

Основными фотосинтетически деятельными компонентами листьев растений являются зеленые пигменты – хлорофиллы *a* и *b*. Оптические свойства и фотохимическая активность хлорофиллов определяются химической структурой их молекул, позволяющей поглощать солнечную энергию и использовать ее для биосинтеза органических веществ.

Условия среды, в первую очередь свет, оказывают сильное влияние на функциональную активность растений, что отражается на их пигментном аппарате. Содержание и соотношение пигментов определяются многими внешними и внутренними факторами, действие которых интегрируется в активности двух процессов – биосинтеза и деградации пигментов (Дымова, Головкин, 2007).

В наших опытах (рис. 1) перенос растений из темноты на свет сопровождался повышением концентрации зеленых пигментов по мере роста растений. Причем количество хлорофилла *a* возрастало в большей степени, чем хлорофилла *b* у растений всех вариантов. При этом наблюдалось значительное снижение биосинтеза молекул пигментов в присутствии солей, особенно хлорида натрия, по сравнению с контролем.

Одни авторы (Лапина, Попов, 1970) отмечают снижение содержания хлорофилла в листьях культурных растений под действием хлоридного засоления, другие (Удовенко, 1977) – повышение содержания хлорофилла *a* и некоторую стабильность содержания хлорофилла *b*. Они связывают изменение количества хлорофилла со степенью солеустойчивости растений, а также с качеством и количеством засоления субстрата.

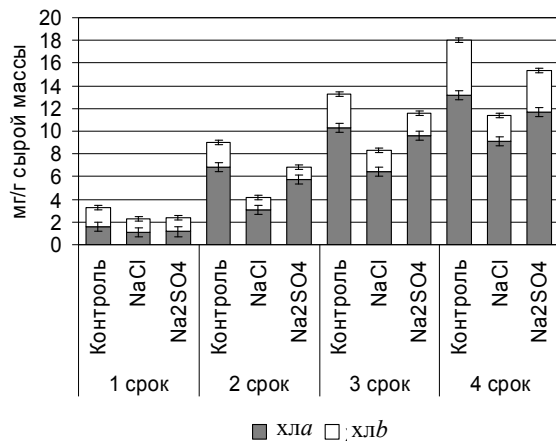


Рис. 1. Содержание зеленых пигментов в листьях фасоли

В наших опытах в присутствии сульфата натрия накопление хлорофилла *b* в большей степени отстает от накопления его в контроле, чем хлорофилла *a*, что может свидетельствовать о большей уязвимости фотосистемы II. При хлоридном засолении в равной степени страдают системы, ответственные за синтез обоих зеленых пигментов.

Образование новых молекул хлорофилла происходит в особых локусах пластиды и осуществляется полиферментными комплексами, которые называются хлорофилл-синтетазой. Одним из компонентов хлорофилл-синтетазной системы является хлорофиллаза – фермент, завершающий в реакции этерификации формирование молекулы хлорофилла *a* из хлорофиллида и фитола (Fang et al., 1998).

Реакция обратима. В условиях *in vitro* проявляется гидролитическая функция фермента: хлорофиллаза расщепляет хлорофиллы с образованием соответствующих хлорофиллидов и свободного фитола (Чупахина, 2000).

Изменение активности хлорофиллазы можно рассматривать как ответную реакцию растения на воздействие внешних условий (засоление, условия освещения), так как при этом изменяется направленность действия ферментов, определяющих соотношение процессов синтеза и гидролиза (Сивцев и др., 1973).

В условиях засоления происходит снижение содержания хлорофилла, что в первую очередь обусловлено увеличением гидролитической активности хлорофиллазы (Пономарева и др., 1971).

В наших опытах (рис. 2) в начале эксперимента активность хлорофиллазы у растений засоленных вариантов, особенно сульфатного, была ниже, чем в контроле. Ко 2-му сроку происходит снижение скорости присоединения фитола к предшественнику хлорофилла как в опытных, так и в контрольном вариантах. В процессе дальнейшего роста растений в вариантах засоленного фона отмечается повышение активности хлорофиллазы, в то время как в контроле – снижение. К концу исследований эта тенденция сохраняется, и к 4-му сроку

в контроле отмечена самая низкая активность этого фермента, в то время как при засолении хлоридом натрия она самая высокая.

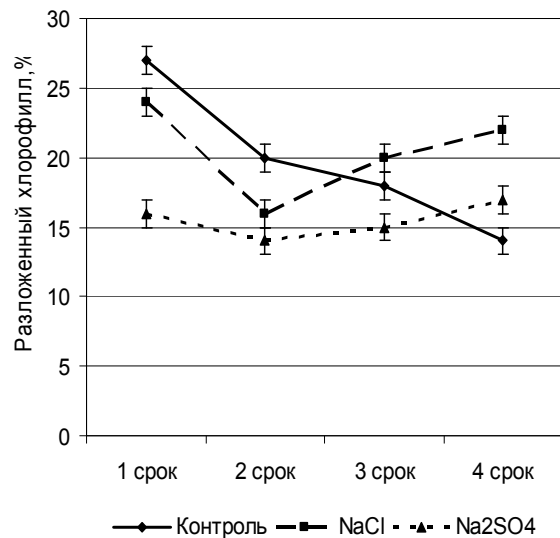


Рис. 2. Активность хлорофиллазы в листьях фасоли

Аналогичные изменения активности хлорофиллазы наблюдал М.В. Сивцев с сотрудниками (1973) в опытах с растениями томата. Авторы отмечают, что одной из причин, вызывающих повышение активности хлорофиллазы при засолении, могут быть диамины, накапливающиеся в этих условиях.

С.Я. Мининберг и Л. Зу (1973) снижение скорости присоединения фитола к хлорофиллиду при повышенных концентрациях солей связывают с более благоприятными условиями pH в тканях для гидролитического действия фермента. Именно этим обстоятельством мы объясняем некоторую обратную зависимость в наших опытах между активностью хлорофиллазы и накоплением хлорофилла.

Хлорофилл в хлоропластах находится в связанном с белком состоянии. При спектральных исследованиях обнаружены менее прочная мономерная и более прочная агрегированная формы (Чупахина, 2000).

Наши опыты (рис. 3) показали, что с увеличением времени воздействия засоления происходит возрастание разницы в содержании слабо- и прочносвязанных форм хлорофилла в контроле и опытных вариантах, что, вероятно, говорит о разрушающем действии солей на белок, причем в большей степени такое влияние оказал хлорид натрия.

С.А. Пономарева и др. (1971) также отмечают, что в условиях хлоридного засоления снижается прочность связи хлорофилла с белково-липидным комплексом.

С.Я. Мининберг и Л. Зу (1973) в экспериментах с листьями фасоли получили данные, которые показывают, что слабое сульфатное и хлоридное за-

солесение способствует упрочнению связи пигмент-белкового комплекса. Авторы предполагают, что белки предохраняют хлорофилл от разрушения и стабилизируют комплекс под действием засоления. При повышении концентрации солей прочность связи уменьшается.

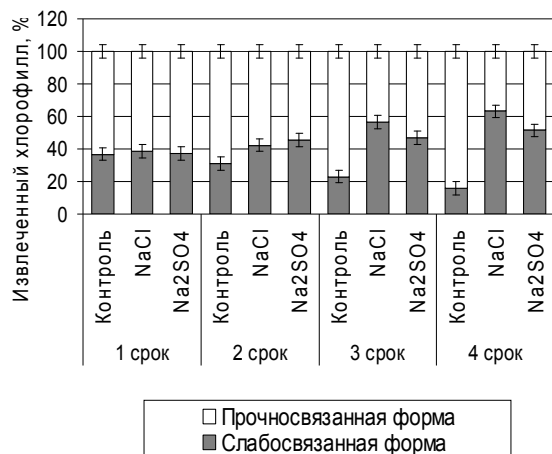


Рис. 3. Прочность связи хлорофилл-белковых комплексов в листьях фасоли

Следствием всех зафиксированных нами изменений при переносе этиолированных проростков на свет и при воздействии на них засоления явились сдвиги в ходе процесса фотосинтеза.

Фотосинтетическая деятельность растений зависит от многих внешних факторов, и главные из них – условия освещения, наличие углекислого газа, температура окружающей среды, водоснабжение и минеральное питание. Факторы внешней среды, воздействуя на отдельные реакции фотосинтеза, вызывают изменение активности фотосинтетического аппарата в целом, что в конечном итоге определяет общую продуктивность растений.

В условиях почвенного засоления фотосинтез претерпевает существенные изменения в результате токсического и осмотического влияния солей. При этом при прямом воздействии избыточного засоления на фотосинтетические процессы происходят и другие изменения обмена веществ, в частности, водного режима.

В наших опытах (рис. 4) при смене режима освещения у контрольных растений наблюдалось устойчивое нарастание интенсивности фотосинтеза. Иная закономерность выявлена у растений в солевых вариантах: в 1-й срок наблюдений у них была обнаружена тенденция к снижению интенсивности фотосинтеза по сравнению с растениями в контроле. При этом действие сульфата натрия более выражено, чем хлорида.

Повреждающее действие избытка солей на процесс фотосинтеза обусловлено нарушениями ультраструктуры компонентов хлоропласта, вызывающих глубокие и разносторонние изменения метаболизма. По данным Л.П. Лапиной и Б.А. Попова (1970), при осмотическом давлении раствора хлорида натрия, равного 2.9 атм., у части хлоропластов

в клетках мезофилла гороха отмечается нарушение внешней мембраны, изгибание ламелл, разрушение гран и другие неблагоприятные явления.

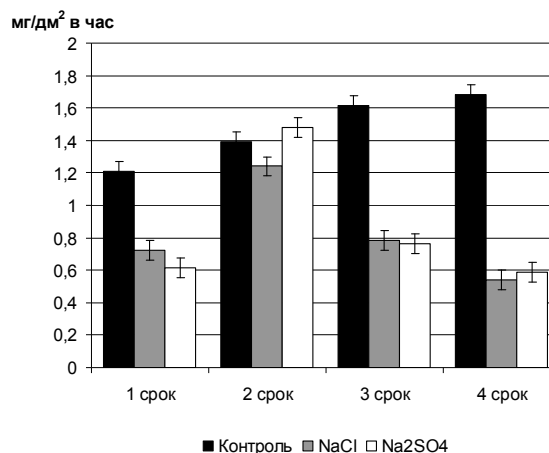


Рис. 4. Интенсивность фотосинтеза у молодых растений фасоли

Ингибирующее действие сульфата на фотофосфорилирующую активность хлоропластов Л.П. Лапина и Б.А. Попов (1970) связывают с разобщающим влиянием сульфат-ионов.

По мнению Г.В. Удовенко (1977), после некоторого первоначального снижения интенсивность фотосинтеза растений засоленного фона в дальнейшем выравнивается с интенсивностью в контроле, что свидетельствует о приспособительных перестройках физиологических функций организма к новым, экстремальным условиям.

Данная закономерность отмечается во 2-й срок и в наших опытах: в варианте с сульфатом натрия фотосинтетическая деятельность близка к контрольной и даже немного превосходит её, хотя в варианте с хлоридом натрия сохраняется некоторое незначительное отставание. К 3-му и 4-му срокам резко снизилась интенсивность фотосинтеза в засоленных вариантах, по сравнению с контрольным.

Известно, что в процессе адаптации растение проходит два этапа: быстрый первичный ответ (стресс-реакция) и значительно более длительный этап, в процессе которого образуются новые, более надежные и более эффективные защитные механизмы, ответственные за протекание онтогенеза в условиях длительного действия стрессора. Если стрессовое воздействие превышает защитные возможности организма, то развивается повреждение и может наступить гибель (Пахомова, 1995).

Таким образом, полученные результаты показывают, что при переносе растений из темноты на свет в условиях засоления интенсивность фотосинтеза существенно снижается, что обусловлено уменьшением количества зеленых пигментов, повышением гидролитической активности хлорофиллазы и ослаблением прочности связи хлорофилл-белковых комплексов.

Библиографический список

- Гавриленко, В.Ф.* Большой практикум по фотосинтезу / В.Ф. Гавриленко, Т.В. Жигалова; ред. И.П. Ермаков. М.: Академия, 2003. 254 с.
- Дымова, О.В.* Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания / О.В. Дымова, Т.К. Головки // Физиол. растений. 2007. Т. 54, № 1. С. 47–53.
- Лапина, Л.П.* Влияние NaCl на фотосинтетический аппарат томатов / Л.П. Лапина, Б.А. Попов // Физиол. растений. 1970. Т. 17, вып. 3. С. 580–583.
- Мининберг, С.Я.* Влияние засоления и подкормки микроэлементами на состояние пигментов и активность хлорофиллазы в листьях фасоли / С.Я. Мининберг, Ле Зу // Физиол. и биохим. культ. растений. 1973. Т. 5, вып. 2. С. 187–190.
- Пахомова, В.М.* Основные положения современной теории стресса и неспецифический адаптационный синдром у растений // Цитология. 1995. Т. 37, № 1/2. С. 66–75.
- Пономарева, С.А.* Влияние хлористого натрия на пластидные пигменты листьев томатов / С.А. Пономарева, Д.Ф. Проценко, М.В. Сивцев // Физиол. растений. 1971. Т. 18, вып. 2. С. 404–408.
- Сивцев, М.В.* Активность хлорофиллазы в листьях томатов под влиянием засоления и гербицида / М.В. Сивцев, С.А. Пономарева, Е.А. Кузнецова // Физиол. растений. 1973. Т. 20, вып. 1. С. 62–65.
- Удовенко, Г.В.* Солеустойчивость культурных растений / Г.В. Удовенко. М.: Колос, 1977. 213 с.
- Чухаина, Г.Н.* Физиологические и биохимические методы анализа растений: практикум / Г.Н. Чухаина; Калинингр. ун-т. Калининград, 2000. 59 с.
- Fang, Z.* Chlorophyllase Activities and Chlorophyll Degradation During Leaf Senescence in Non-Yellowing Mutant and Wild Type of *Phaseolus vulgaris* L. / Z. Fang, J.C. Bouwkamp, T. Solomos // J. Exp. Bot. 1998. Vol. 49, № 320. P. 503–510.

Поступила в редакцию 15.06.2008

Influence of salinity on photosynthetic indexes of etiolated germs of bean when carrying them on light

L.A. Filatova, M.G. Kusakina, I.N. Yakusheva

Features photosynthetic processes of etiolated germs of bean were studied when change the conditions of the illuminations and influence of salinity on these processes.