



УДК 577.355.7

Влияние обезвоживания на фотосинтетическую активность пойкилогидровых растений, определенную с помощью регистрации замедленной флуоресценции

А. В. Гранин

Иркутский государственный университет, Иркутск

E-mail: gran@biof.isu.ru

Аннотация. В работе рассматриваются закономерности реакции фотосинтетического аппарата на обезвоживание пойкилогидровых растений, отличающихся по устойчивости к водному дефициту. Предложено использование пойкилоксерофитных растений в качестве объекта для изучения механизма фотосинтетического окисления воды методами регистрации замедленной флуоресценции, радиоспектроскопии и рентгеноструктурного анализа.

Ключевые слова: замедленная флуоресценция, клеточный метаболизм.

По способности выносить обезвоживание растения делят на две большие группы: пойкилогидровые и гомеогидровые [11]. Первые почти не регулируют свой водообмен при потере воды до воздушно-сухого состояния, а вторые – регулируют. Гомеогидровые растения не способны переносить глубокого обезвоживания и в большинстве случаев существуют при неблагоприятных условиях в активном состоянии, тратя энергию на поддержание и сохранение высокой обводненности своих тканей [2]. В противоположность гомеогидровым, пойкилогидровые растения реагируют на наступление засухи быстрой потерей воды. Клетки этих растений не имеют каких-либо особенностей, способствующих защите от испарения или регулирования воды.

Среди пойкилогидровых растений есть мезофитные и ксерофитные организмы. Первые, как и гомеогидровые, к которым относятся большинство высших растений, не переносят сильного обезвоживания, а вторые могут существовать при крайне низкой влажности и при критическом недостатке воды переходят в анабиотическое состояние – криптобиоз. В нашей работе мы выбрали в качестве объекта исследования пойкилогидровые растения: пойкилогифиты (*Atrichum undulatum*), пойкиломезофиты (*Mnium affine*) и пойкилоксерофиты (*Funaria hygrometrica*, *Neckera crispa*).

В настоящее время в многочисленных исследованиях показано, что фотосинтез – чувствительная к водному дефициту физиологическая функция растений.

Как полагают, ингибирование фотосинтеза осмотическим стрессом не является следствием нарушения какой-либо одной фотосинтетической реакции, а есть результат, по крайней мере, двух реакций электронного транспорта и ассимиляции CO_2 , а степень ингибирования фотосинтеза зависит от условий эксперимента и степени интактности хлоропластов. Следовательно, по-прежнему остаются актуальными попытки анализировать изменения первичных фотосинтетических процессов на интактных объектах.

Мы полагали, что сопоставление закономерностей первичных фотохимических процессов у пойкилоксерофитных и пойкиломезофитных растений в условиях водного стресса должно расширить представления о механизмах устойчивости и функционирования фотосинтетического аппарата в условиях недостаточного водоснабжения организма.

Целью настоящей работы было исследование причин торможения фотосинтеза при обезвоживании тканей растений, отличающихся по устойчивости к водному дефициту.

Для анализа фотохимических реакций у этих двух групп растений мы использовали современный биофизический метод, основанный на регистрации замедленной флуоресценции (ЗФ) фотосинтезирующих тканей.

Явление замедленной флуоресценции (ЗФ) присуще всем фотосинтезирующим организмам. ЗФ представляет собой затухающее во времени излучение в красной области спектра после пре-

кращения облучения растения светом. Оно возникает в результате обращения первичных фотохимических стадий фотосинтеза. Интенсивность ЗФ пропорциональна количеству реакционных центров (РЦ) фотосистемы 2 (ФС2) в состоянии с разделенными зарядами.

Анализ таких параметров ЗФ, как кинетика затухания в миллисекундной и секундной временных областях, индукционные кривые, зависимость свечения от температуры интенсивности возбуждающего света, позволяют судить о функционировании акцепторной и донорной стороны ФС2, оценивать скорость электронного транспорта между ФС2 и ФС1 и состояние системы фотофосфорилирования [1, 3, 5].

Сравнительный анализ параметров ЗФ листьев мезофитных и ксерофитных мхов показал, что в условиях водного дефицита у обоих видов в первую очередь ингибируются функции фотосинтетической электронно-транспортной цепи. При нарастании водного дефицита нециклический электронный транспорт продолжает падать и одновременно уменьшается АТФ-синтезная активность, что приводит к падению фотосинтетической активности. Последняя у мезофитных мхов становится равной нулю при достижении влажности порядка 60 %, в то время как у ксерофитных мхов она сохраняется и при 20–30% влажности. Электронный транспорт нарушается как с акцепторной, так и с донорной стороны участков электронно-транспортной цепи ФС2, однако у ксерофитных мхов донорный участок повреждается в значительно меньшей степени и сохраняет свою активность до глубокой степени обезвоживания (20–30% остаточной влажности). Фотореакционный центр ФС2 не разрушается после обезвоживания листьев до воздушно-сухого состояния.

На основании сравнения индукционных фаз ЗФ в присутствии диурона и спектров флуоресценции при температуре жидкого азота сделан вывод о более активном циклическом электронном транспорте у пойкилоксерофитов по сравнению с пойкиломезофитами. Предположена важная роль этого свойства для ксерофитных мхов – переносить неблагоприятные условия существования.

При полном увлажнении термостабильность фотосинтетических мембран ксерофитных и мезофитных мхов приблизительно одинакова. У мезофитных мхов в начале обезвоживания термостабильность возрастает, а при потере более 10 % воды быстро падает. У ксерофитных мхов при обезвоживании термостабильность фото-

синтетических мембран возрастает и поддерживается вплоть до 20%-ной влажности.

У пойкилоксерофитов при значительном обезвоживании наблюдается частичное обратимое разрушение фотосинтетической электронно-транспортной цепи, но, по-видимому, сохраняются электроно-транспортные процессы на донорной стороне ФС2, функции которой постепенно восстанавливаются после увлажнения объекта.

Тот факт, что ФС2 и связанная с ней система фотосинтетического окисления воды у пойкилоксерофитов не разрушается при обезвоживании и легко восстанавливает свои функции после увлажнения, может позволить использовать пойкилоксерофиты для изучения этого процесса *in vivo*.

За последнее время в исследованиях строения биохимической системы окисления воды достигнут несомненный успех, механизм этого процесса остается малоизученным и пока не поддается высокоэффективному искусственному воспроизведению, что во многом связано со сложностью этой системы и чрезвычайно низкой её устойчивостью при попытках выделения из хлоропластов [6–8].

Используя пойкилоксерофиты в качестве объекта для изучения механизма фотосинтетического окисления воды, можно с помощью регистрации ЗФ оценивать кинетику затухания окисленных форм марганцевого комплекса так называемые S-состояния [10], энергию активации ЗФ, по которой можно судить об энергии запасаемой в окислитель-восстановительной паре участников рекомбинационного процесса; радиоспектроскопия и рентгеноструктурный анализ могут дать информацию о количестве и состоянии воды в водоразлагающем комплексе и о его структуре.

Литература

1. Веселовский В. А. Люминесценция растений / А. В. Веселовский, Т. В. Веселова. – М. : Наука, 1990. – 200 с.
2. Генкель П. А. Основные пути изучения физиологии засухоустойчивости растений / П. А. Генкель // Физиология засухоустойчивости растений. – М. : Наука, 1971. – С. 5–27.
3. Гранин А. В. Исследование реакции фотосинтетического аппарата пойкиломезофитов пойкилоксерофитов на обезвоживание : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. В. Гранин. – Минск, 1985. – 24 с.
4. Гранин А. В. Влияние азотнокислой ртути на фотосинтетическую активность *Eloдея canadensis*, определенной с помощью регистрации замедленной

флюоресценции / А. В. Гранин, А. В. Шевченко // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2006. – № 2 (48). – С. 29–31

5. Гранин А. В. Метод замедленной флуоресценции в оценке активности фотосинтетического аппарата / А. В. Гранин // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2003. – № 7. – С. 98

6. Климов В. В. Окисление воды и выделение молекулярного кислорода при фотосинтезе / В. В. Климов // Соросовский образовательный журн. – 1996. – № 11. – С. 9–12.

7. Рубин А. Б. Первичные процессы фотосинтеза / А. Б. Рубин // Соросовский образовательный журн. – 1997. – № 10 – С. 79–84.

8. Тихонов А. Н. Трансформация энергии в хлоропластах – энергообразующих органеллах растительной клетки / А. Н. Тихонов // Соросовский образовательный журн. – 1996. – № 4. – С. 24–32.

9. Фотосинтез : в 2 т. / под ред. Говинджи. – М. : Мир, 1987.

10. Lavorel J. Luminescence / J. Lavorel // Bioenergetics of Photosynthesis / ed. Govindjee. – New York : Academic, 1975. – P. 23–317

11. Walter H. Die Rydratur der pflanzen und ihre pbsylogiache-okologische Bedeutung H. / Walter. – Jena: Verl. Gustav Fischer, 1931.

Influencing of dehydration on photosynthetic activity poikilohydrovie of plants definite with the help of registration of a delayed fluorescence

A. V. Granin

Irkutsk State University

Abstract. In activity are esteemed of regularity of reacting of the photosynthetic vehicle on dehydration poikilohydrovie of plants distinguished on stability (immunity) to a water deficit. Usage poikiloxerofite of plants is offered as object for analysis of the gear of photosynthetic oxidation of water by methods of registration of a delayed fluorescence, radio spectroscopy and X-ray crystallographic analysis.

Key words: a delayed fluorescence, cell-like metabolism.

*Гранин Александр Владимирович
Иркутский государственный университет
663003, г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5
кандидат биологических наук
доцент кафедры физико-химической биологии
тел.: (395 2) 24–18–70, факс (395 2) 24–18–55
E-mail: gran@biof.isu.ru*

*Granin Aleksandr Vladimirovitch
Irkutsk State University
664003, Irkutsk, 5, Sukhe-Batora St.
Ph.D. in Biology, ass. prof, Department of Physical
and Chemical Biology
phone: (3952) 24–18–70, fax: (3952) 24–18–55
E-mail: gran@biof.isu.ru*