

УДК 577.355

Р. Г. ГОНЧАРИК, В. П. ДОМАНСКИЙ, Н. В. КОЗЕЛ

ВЛИЯНИЕ CO₂ В ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЯХ НА ЭЛЕКТРОННЫЙ ТРАНСПОРТ В ФОТОСИСТЕМЕ 2

Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, rusgon@mail.ru

(Поступила в редакцию 20.12.2012)

Введение. Современные растения произрастают при значительно более низкой концентрации основного субстрата фотосинтеза – диоксида углерода, чем их исторические предшественники в эпоху возникновения фотосинтеза на нашей планете [1]. К этому приспособлена их ферментная система и структура фотосинтетического аппарата, обеспечивающая концентрирование углекислоты у места ее связывания. По данным В. А. Чеснокова (цит. по [2]), в высших растениях при атмосферной концентрации CO₂ около 0,03 % интенсивность фотосинтеза составляет почти половину от максимальной. По другим данным [1], у высших растений интенсивность фотосинтеза растет вплоть до концентрации CO₂ в 0,1 % и ингибируется при 1%-ной концентрации, а у зерновых культур этот порог еще выше. Если бы скорость фотосинтеза лимитировалась только пропускной способностью ферментной системы, то эта скорость при повышении концентрации субстрата продолжала бы монотонно возрастать, в пределе стремясь к максимуму. Но это не происходит, так как CO₂ является не только субстратом фотосинтеза, но и выполняет некоторую регуляторную роль, включая механизмы ингибирования фотосинтеза [4].

Влияние концентрации CO₂ на скорость фотосинтеза изучалась и ранее, причем не только на цикл фиксации углерода (цикл Кальвина), где он является субстратом, но и на фотосинтетическую электрон-транспортную цепь, где он может выполнять регуляторную роль. Эти работы изложены, например, в обзоре [3], где исследователи оперировали в основном значениями концентрации CO₂, близкими к физиологическим. Однако авторы [4] обнаружили, что у проростков пшеницы фотосинтез несколько снижается, судя по нескольким показателям, при повышении концентрации CO₂ до 1 %, имея максимум при 0,1–0,2 %.

Авторами настоящей работы обнаружено, что при существенном превышении физиологических значений концентрации CO₂ наблюдается явление ингибирования фотосинтеза, не укладывающееся в рамки описанных ранее представлений. Причем его можно наблюдать и при более низких концентрациях – от 0,2 до 1 %, что примерно соответствует диапазону ингибирования у [4]. Просто в этом случае оно выглядит не так ярко и может маскироваться другими эффектами.

Цель данной работы – исследование воздействия повышенных концентраций углекислого газа на показатели кривых индукции флуоресценции хлорофилла. Метод индукции флуоресценции исчерпывающе изложен в работе [5].

Объекты и методы исследования. В качестве объектов исследования использовали зеленые листья 7-дневных проростков ячменя *Hordeum vulgare* L., выращенных в режиме 14 ч света (освещенность 4000 лк) и 10 ч темноты при температуре +23 ± 1 °С и при относительной влажности воздуха 64 ± 5 %. Растения освещали белыми люминесцентными лампами Philips TL-D36W/765. Для регистрации кривых индукции флуоресценции хлорофилла использовали экспериментальную установку, собранную в Институте биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси [6]. Для интерпретации результатов листья ячменя подвергали воздействию ингибитора фотосистемы 2 (ФС2) диурона – 3-(3,4-дихлорфенил)-1,1-диметилмочевины (ДХММ)

и ингибитора фосфорилирования NaF. Листья ячменя выдерживали на соответствующих растворах в течение 3 ч.

Результаты и их обсуждение. Исходя из простейшей модели фотосинтеза, можно было бы ожидать, что увеличение концентрации CO_2 в воздухе приведет к стимуляции его потребления в цикле Кальвина, увеличению оттока электронов из электрон-транспортной цепи и к падению уровня флуоресценции хлорофилла из-за усиления тушащих свойств акцептора электронов в ФС2. Эксперимент, однако, показывает, что дело обстоит несколько иначе (рис. 1, а). Снижение интенсивности флуоресценции наблюдается только в первый момент времени, затем оно сменяется ростом, снова падением и только через несколько минут устанавливается его значение, приблизительно соответствующее тому, что сказано ранее. Это явление описано в литературе и объясняется дисбалансом скоростей реакций в цикле Кальвина при резкой смене концентрации субстрата [7]. Существует и математическая модель, его описывающая [8]. В данной статье оно обсуждаться не будет, данные приведены только для сравнения с последующими экспериментами.

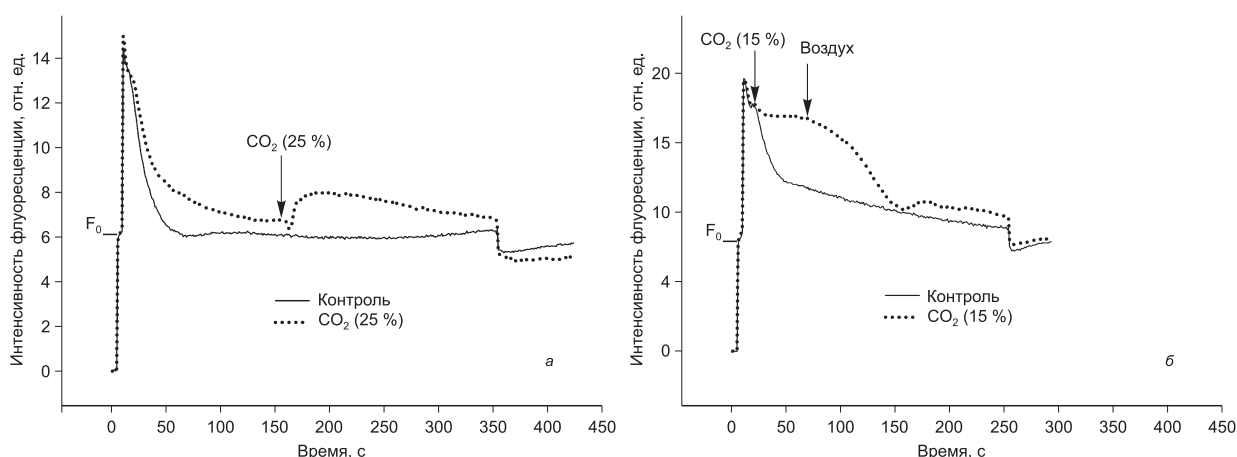


Рис. 1. Кривые индукции флуоресценции хлорофилла листьев ячменя, подвергнутых резкому повышению концентрации углекислого газа: а – повышение концентрации CO_2 происходит после установления стационарного уровня флуоресценции, б – повышение концентрации CO_2 происходит через несколько секунд после включения актиничного света. F_0 – начальный (темновой) уровень флуоресценции

Суть же обсуждаемого явления состоит в том, что если подействовать на растение повышенной концентрацией CO_2 в более ранние моменты времени после включения актиничного света, то уменьшения интенсивности флуоресценции не наблюдается вовсе, есть только ее прирост. На рис. 1, б показан ход индукционной кривой флуоресценции при подаче повышенной концентрации CO_2 (15 %) через несколько секунд после включения актиничного света. Видно, что уровень флуоресценции при действии CO_2 значительно выше, чем в контроле. Поскольку общепринятым является мнение, что в данный период времени ферменты цикла Кальвина еще не работают (нуждаются в активации), ясно, что он не является ответственным за это превышение.

Из данных, представленных на рис. 1, б, можно заключить, что CO_2 некоторым образом ингибирует перенос электрона в ФС2, что замедляет или предотвращает установление стационарного состояния электрон-транспортной цепи.

Это замедление установления стационарного состояния наблюдается и при значительно более низких концентрациях CO_2 . На рис. 2 изображена индукционная кривая переменной флуоресценции листа ячменя в среде с изменяемой концентрацией CO_2 . Видно, что замедление тушения флуоресценции наблюдается уже при самой малой из использованных концентраций CO_2 . Обращает на себя внимание и положение второго максимума на индукционной кривой, который обычно приписывают моменту активации цикла Кальвина [9], он также смещается вправо. Это означает, что целый ряд процессов в электрон-транспортной цепи, в том числе и в фотосистеме 1 (ФС1) [10], испытывает задержку, возрастающую с повышением концентрации CO_2 .

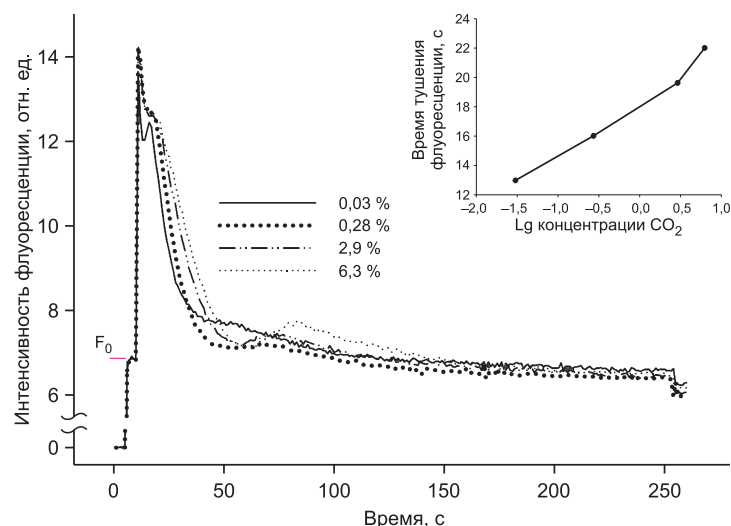


Рис. 2. Кривые индукции флуоресценции хлорофилла листьев ячменя при различных концентрациях CO_2 в среде. На вставке – концентрационная зависимость в логарифмическом масштабе концентраций

Для проверки предположения об ингибирующем действии высоких концентраций CO_2 на электронный транспорт сравнили его действие с действием ингибитора электронного транспорта в ФС2–0,1 мМ ДХММ. Опыт показывает (рис. 3) качественно сходное действие CO_2 и ингибитора электронного транспорта с одним важным исключением. Если ДХММ увеличивает и переменную компоненту флуоресценции и F_0 – интенсивность флуоресценции до подачи актиничного света, “подтягивая” их к максимальному уровню, то CO_2 действует только на переменную часть флуоресценции, оставляя F_0 неизменной. Это означает, что ингибирующее действие CO_2 возникает только на свету, в то время, как ДХММ разобщает электрон-транспортную цепь химически, безотносительно к тому, функционирует ли она.

Ингибирование такого рода можно объяснить, если предположить, что ингибируется не перенос электрона, а перенос светособирающего комплекса. Поскольку в период падения уровня флуоресценции (после достижения ею максимального значения) наблюдается миграция светособирающего комплекса ФС2 в направлении ФС1, выравнивающая интенсивность возбуждения обеих ФС, мы предположили, что CO_2 ингибирует именно этот процесс. При таком действии CO_2 перераспределения возбуждения в пользу ФС1 не будет, но будет иметь место повышенная флуоресценция ФС2. Причем наблюдаться это явление должно именно на свету. Как мы видим на рис. 2 и 3, именно это и происходит.

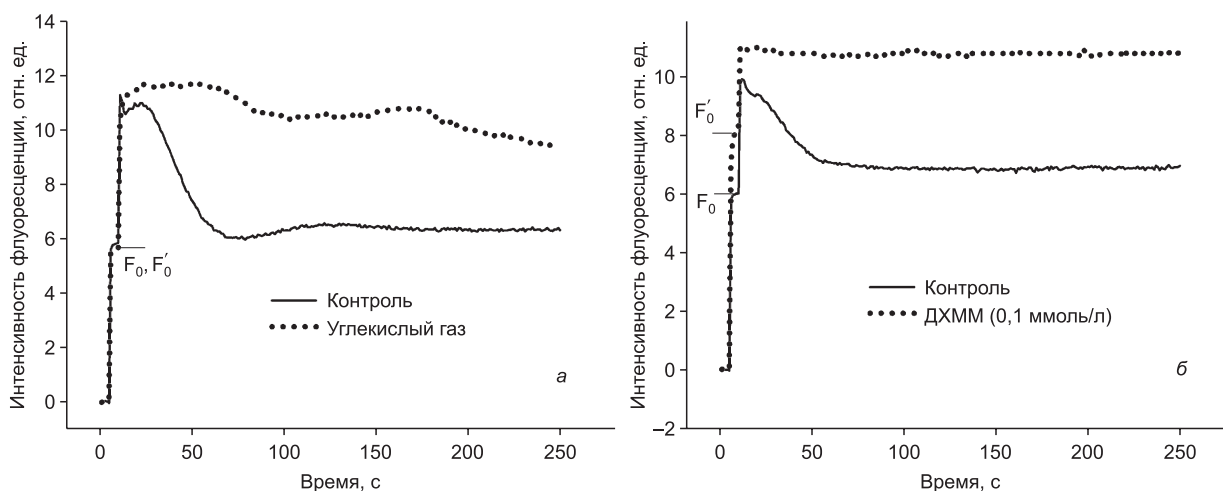


Рис. 3. Кривые индукции флуоресценции хлорофилла листьев ячменя: а – лист в искусственной газовой среде, содержащей CO_2 , б – лист, инкубированный на 0,1 мМ растворе ДХММ (диурона) в течение 3 ч

Известно, что NaF разобщает фосфорилирование, а вместе с этим и миграцию светособирающего комплекса. На рис. 4, а показано поведение индукционной кривой флуоресценции, когда CO₂ подавался одновременно с актиничным светом, а затем приблизительно через 1,5 мин атмосфера сменялась на воздушную, на рис. 4, б – те же кривые для листьев, инкубированных на 100 мМ NaF. Видно исчезновение эффекта CO₂ на фоне общего повышения уровня флуоресценции как для обработанного, так и не подвергнутого действию CO₂ листа ячменя. При этом уровень F₀ остался неизменным в результате действия ингибитора NaF.

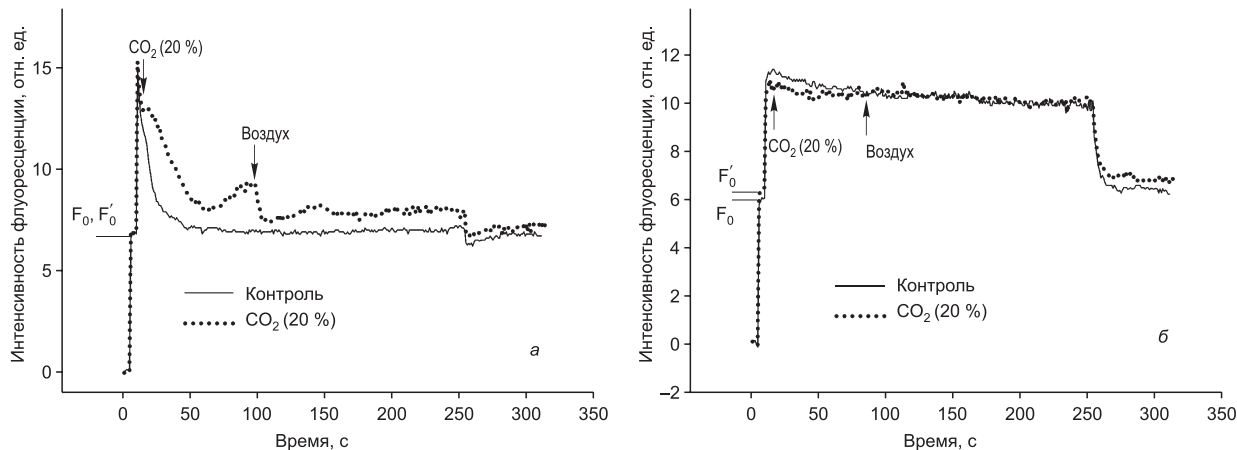


Рис. 4. Кривые индукции флуоресценции хлорофилла листьев ячменя, подвергнутых резкому повышению концентрации CO₂ в среде: а – листья, инкубированные на воде, б – листья, инкубированные на растворе NaF (100 мМ) в течение 3 ч

Закключение. По совокупности проведенных экспериментов можно заключить, что CO₂ действует подобно ингибитору фосфорилирования NaF, предотвращая миграцию светособирающего комплекса от ФС2 к ФС1. Это является одним из механизмов ингибирования фотосинтеза при высоких концентрациях диоксида углерода и может ограничивать фотосинтез при выращивании растений в среде с повышенной концентрацией CO₂.

Литература

1. Якушкина Н. И., Бахтенко Е. Ю. // Физиология растений. М., 2004. С. 186.
2. Полевой В. В. // Физиология растений. М., 1989. С. 484.
3. Govindjee, Van Rensen J. J. S. // BBA. 1978. Vol. 505. P. 183–213.
4. Reuveni J., Bugbee B. // Annals of Botany. 1997. Vol. 80. P. 539–546.
5. Корнеев Д. Ю. // Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. Киев, 2002. С. 188.
6. Гончарик Р. Г., Доманский В. П. // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. 2011. № 2. С. 69–72.
7. Walker D. A., Sivak M. N., Prinsley R. T. u др. // Plant Physiol. 1983. Vol. 73. P. 542–549.
8. Horton P., Nickholson H. // Photosynthetic Research. 1987. Vol. 12. P. 129–143.
9. Krause G. H., Weis E. // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1991. Vol. 42. P. 313–349.
10. Knaff D. B. // Physiologia Plantarum. 2000. Vol. 110, N 2. P. 309–313.

R. G. GONCHARIK, V. P. DOMANSKII, N. V. KOZEL

EFFECT OF CO₂ IN HIGH CONCENTRATIONS ON ELECTRON TRANSPORT OF PHOTOSYSTEM 2

Summary

The action of carbon dioxide on electron transport of photosystem 2 was shown to be similar to that of inhibitor of phosphorylation sodium fluoride, which prevents migration of light harvesting complexes from photosystem 2 to photosystem 1.