Исследования по светоимпульсной стимуляции растений показывают, что световые нефотосинтетические реакции в семенах, пыльце и клубнях являются источником не только повышения урожайности, но и наследственной изменчивости растений. Это указывает на то, что использование солнечной энергии растениями возможно не только через фотосинтез\* Поэтому приобретает большой интерес вопрос о возможности запасания световой энергии нефотосинтезирующими органами растений. Однако в какой форме происходит такое запасание еще неизвестно.

Растительный объект, облученный фотоимпульсами, отличается от необлученного более высоким уровнем потенциальной энергии, которая в данном случае определяется запасенной солнечной энергией. Отсюда вопрос об энергетической величине светоимпульсного эффекта должен решаться не столько дозой световой энергии, направленной на объект концентратором, скольгко величиной поглощенной и запасенной световой энергии. В зависимости от энергии световых импульсов и времени их действия светоимпульсный эффект может быть разным и в какой-то степени служить отражением использованной световой энергии. Вопрос о возможности запасания световой энергии не фотосинтетическими органами представляется одним из принципиальных вопросов всей проблемы светоимпульсной стимуляции растений.

Большая плотность энергии во время импульса, широта спектра и сама имлульсность концентрированного солнечного света обусловливают широту охвата возбуждаемых фоторецепторов и высокую плотность возбужденных состояний. В этом специфичность светоимпульсного облучения и его действия на растительные объекты. Изменением интенсивности и спектрального состава ИКСС достигаются разные уровни плотности возбужденных состояний.

Наличие в разных не фотосинтетцческих органах различных фоторецепторов (фитохром, госсигтол, меланины, антоцианы, светочувствительные белки и Т.Д.) выдвигает вопрос нефотосинтетического использования световой энергии до уровня актуальной проблемы современной биологии.

**1.Светозависимая электpическая pеакция pастительных клеток и тканей**

Впервые светозависимую биоэлектрическую реакцию pастений обнаружил в 1925 г. Waller. Он изучил несколько десятков видов растений и установил, что все растения реагируют на включение света. Светоиндуцированные электрические реакции регистрировались не только в листьях, но и в других органах растения, содержащих хлорофилл. В определенных условиях различные растения отвечали на включение света однотипными реакциями, хотя форма этих реакций могла иметь существенные видовые различия. Другие типы воздействий (например, колебания температуры, изменения газового состава среды, механические стимулы) не могли вызвать электрическую реакцию, инициируемую включением света. Чувствительность клеток листа к световому воздействию превосходит его чувствительность к любым другим факторам внешней среды. Для возникновения электрического ответа достаточно 5%-ного изменения исходной освещенности. На рис. 64 показана электрическая реакция листьев бобов и кукурузы в ответ на включение света мощностью 0,5 вт/м2 , полученная в экспериментах Рыбина с сотр. Освещение вызывает многофазный (как правило, трехфазный) переходный процесс, начинающийся с отклонения БЭП листа в область положительных значений. Амплитуды трех фаз реакции обозначены как Еc1, Еc2 и Еc3. (Индекс "с" означает что параметр относится к реакции на включение света. Для обозначения аналогичных параметров электрической реакции в ответ на выключение света используют индекс "т"). При варьировании интенсивности освещенности изменяется амплитуда всех трех фаз реакции, однако число колебаний и их полярность, как правило, не меняются.

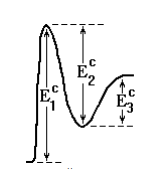


Рисунок 1 Электрическая реакция листьев растений в ответ на включение света

Изменение электрических характеристик листа при освещении, механизм светозависимой биоэлектрической реакции связаны прежде всего с фотоактивацией пигментных систем. На спирогире к моменту деления удалось собрать хлоропласты в одной из половинок клетки таким образом, что после деления одна из дочерних клеток содержала хлоропласты, а другая нет. Светоиндуцированные колебания электрических потенциалов обнаруживались только в клетке, которая содержала хлоропласты. У фото- синтетических мутантов, содержащих белые клетки, электрическая реакция на освещение не регистрировалась. Наиболее эффективным было воздействие монохроматическим светом, совпадающим с максимумами поглощения хлорофиллов, содержащихся в I и II фотосистемах. Было обнаружено два максимума (в красной и синей части спектра), наиболее эффективных для индукции светозависимой электрической реакции. Коротковолновый максимум у всех трех фаз реакции (Еc1, Еc2 и Еc3) совпадал и составлял 435 нм. Положение же максимума в красной части спектра для каждой из трех фаз электрической реакции отличалось и регистрировалось соответственно на длинах волн 680, 710 и 650 нм.

Были выделили две компоненты электрической реакции на свет. Одна из них, формирующая первую позитивную волну, имела спектральный максимум 680 нм и подавлялась диуроном. Другая, связанная с негативацией потенциала листа, оказалась нечувствительной к диурону и имела спектральный максимум на длине волны 710 нм. Обработка кофактором циклического фотофосфорилирования феназинметасульфатом при подавлении ДХММ II фотосистемы вызывала повышение амплитуды 2-й фазы (Еc 2) электрической реакции растения на свет. Поэтому можно предположить, что 1-й компонент реакции (Еc 1) связан с участием II фотосистемы, а 2-й компонент (Еc 2), вероятно, является результатом активации светом I фотосистемы.

Изучение светозависимой биоэлектрической реакции с помощью микроэлектродной техники показало, что изменение мембранного потенциала клетки при освещении и затенении носит 2-3 фазный характер и продолжается 20-40 мин. Освещение в большинстве случаев вызывает деполяризацию (в течение 2-3 мин) мембранного потенциала, за которой следует гиперполяризация (10-15 мин), сменяющаяся фазой перехода в нормальное световое состояние. По сравнению с темнотой, на свету зеленая клетка обычно находится в гиперполяризованном состоянии, при этом мембранный потенциал может достигать достаточно больших значений. Так, например, Лялин при варьировании уровня освещенности и рН у клеток элодеи зарегистривал мембранный потенциал -400 мВ. У обычных клеток потенциал покоя варьирует от -160 до -200 мВ.

**Одним из ярких примеров высокой лабильности ПП у высших растений является фотоэлектрическая реакция (ФЭР), которая представляет собой колебательные изменения потенциала плазматической мембраны, развивающиеся у фотосинтезирующих тканей растения при переходах от темноты к освещению (ТС-реакция) и от освещения к темноте (СТ-реакция) (Рис. 1.2).Изучение особенностей ФЭР показало, что величина фотоиндуцированной реакции, а также последовательность и выраженность различных фаз ответа зависят от интенсивности и спектра возбуждающего света. На основании сравнительного анализа ФЭР, возникающих при действии**

ФАКТОРЫ, МОДИФИЦИРУЮЩИЕ ЭЛЕКТРОГЕНЕЗ КЛЕТОК ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ В ПОКОЕ   
Электрогенез клеток высших растений в покое весьма лабилен и чутко реагирует на действие факторов как экзогенного (температура, свет и др.), так и эндогенного (фитогормоны и др.) происхождения.   
Возникающие при этом изменения Ег„ достаточно многообразны и могут рассматриваться как регуляторные и приспособительные реакции.

Световой фактор наряду с температурным относится к числу основных экзогенных модуляторов электрической активности высших растений. Под влиянием освещения Егт зеленых клеток обычно   
переходит на новый, более энергизованный стационарный уровень, что связано с возрастанием метаболической компоненты Егт на   
величину фотоиндуцированного Ер, возникающего при участии электрогенного Н+-насоса плазмалеммы. Переход Ет от темнового стационарного состояния к фотоиндуцированному имеет ряд закономерностей, общих для клеток большинства исследованных видов высших растений. В частности, при включении света процесс гиперполяризации развивается, как правило. не сразу, а спустя этап кратковременной деполяризации, амплитуда которой варьирует от нескольких милливольт до нескольких десятков милливольт.

Сходным образом реагирует ЕТт и на ступенчатообразное увеличение уровня освещенности клеток. При выключении действующего света последовательность изменений Ег„ оказывается, как правило, обратной: этап кратковременной гиперполяризации сменяется деполяризацией, в результате которой Егт возвращается на темновой уровень. Помимо рассмотренной выше весьма типичной кинетики фотоиндуцированных изменений Егт клеток высших растений, в литературе описаны случаи и иного реагирования потенциала на действие света. В частности, на моторных клетках листовых подушечек фасоли было показано развитие в ответ на освещение синим светом (461 нм) стойкой деполяризации, а при выключении света — гиперполяризации до исходного темнового уровня. При этом ход изменений Егт сопровождался возникновением осцилляций.

О причинах возможных различий в ответах Егт клеток высших   
растений на действие света судить с достаточной определенностью пока весьма трудно. Тем не менее уже сейчас представляется ясным, что характер фотоиндуцированной реакции Егт может зависеть от   
интенсивности действующего света, его спектрального состава, а также функциональной принадлежности клеток. В этой связи неизбежно возникает вопрос о механизмах действия света на Е^ растительных клеток.

По своей природе фотоиндуцированные изменения Егт клеток высших  
растений обнаруживают тесную связь с фотосинтезом. На это указывает, в частности, наличие угнетающего эффекта на вызванные   
светом реакции Е^ со стороны ингибиторов фотосинтетической ЭТЦ   
(диурон и др.) и разобщителей фотофосфорилирования (тентоксин). Другим убедительным свидетельством в пользу связи между фотоиндуцированными изменениями Е?т и фотосинтезом может быть сходство их спектров действия.

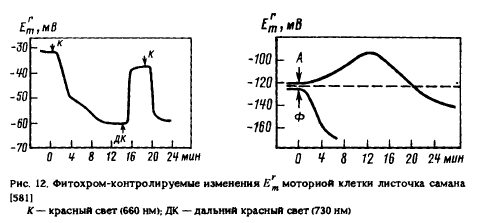
В рамках представлений о связи фотоиндуцированных изменений Е?т с фотосинтезом одним из наиболее вероятных источников энергии для генерации фотоиндуцированной "надстройки" Ет может быть названо нециклическое фотофосфорилирование. Об этом свидетельствуют результаты ингибиторного анализа. Что касается этапа кратковременной деполярилизации сразу после включения света или после ступенчатообразного увеличения его интенсивности, то ее возникновение может быть удовлетворительно объяснено на основе модели, связывающей потенциал плазмалеммы и фотосинтез. Согласно этой модели, свет индуцирует поглощение протонов во внутреннем пространстве тилакоидов, куда протоны переходят через тилакоидную мембрану из стромы хлоропластов. Убыль протонов в строме приводит, в свою очередь, к их импорту через оболочку хлоропласта и увеличению pH цитоплазмы. Фотоин-дуцированное увеличение pH цитоплазмы как промежуточное звено рассматриваемой последовательности событий было экспериментально продемонстрировано с помощью pH-чувствительных микроэлектродов на клетках ряда высших растений. Подщелачивание цитоплазмы вызывает, очевидно, снижение активности электро-генного Н+-насоса плазмалеммы, что реализуется в деполяризации мембраны.

Изложенное выше показывает, каким образом протекание фотосинтеза в хлоропластах способно через модуляцию активности электрогенного Н+- насоса плазмалеммы влиять на Е гт клетки, обусловливая его фотоиндуцированные изменения. Следует, однако, учитывать, что это, судя по всему, не единственно возможный путь связи фотоиндуцированных изменений Егт с фотосинтезом. Так, на примере клеток харовой водоросли нителлопсис было установлено, что фотоэлектрический сигнал функциональных мембран хлоропластов, генерируемый ЭТЦ, вносит непосредственный вклад в фотоиндуцированный ответ потенциала плазмалеммы. Быстрый фотоэлектрический сигнал "хлоропластного" прохождения удалось отчетливо зарегистрировать на плазмалемме в опытах с тентоксином, с помощью которого были устранены гораздо более медленные и значительные фотоиндуцированные изменения Егт в сторону гиперполяризации. Зарегистрированный сигнал имел кинетику и форму фотоэлектрического ответа одиночного хлоропласта, угнетался диуроном и восстанавливался при последующем внесении в среду кофактора фотосистемы I — МФМС, причем со значительным увеличением амплитуды, как и в случае опытов на одиночном хлоропласте. Все это однозначно свидетельствовало о том, что сигнал на плазмалемме отражал фотоэлектрическую реакцию функциональных мембран хлоропласта. Это явление, обнаруженное у водоросли, по-видимому, должно иметь место и у высших растений. По некоторым данным, также полученным на клетках ряда харофитов [80, 413], определенный вклад в Егт, измеряемый между цитоплазмой клетки и внешней средой, и его фотоиндуцированные изменения может вносить, помимо плазмалеммы, так называемая хлоролемма — непрерывная мембрана, расположенная, вероятно, между иммобилизованным слоем хлоропластов и движущейся цитоплазмой. Тем не менее, поскольку сведения о наличии хЛоролеммы продолжают оставаться, судя по всему, весьма дискуссионными даже для водорослей, актуальность учета возможного участия этой гипотетической мембраны в фотоиндуцированных изменениях Е гт у высших растений сегодня, очевидно, невелика.

Тесная связь фотоиндуцированных изменений Егт клеток высших растений с фотосинтезом не исключает контроля над ними со стороны других возможных механизмов. Так, фотоиндуцированные изменения Е?т, запускаемые в красной и синей областях спектра, могут быть опосредованы реакциями с участием таких клеточных пигментов, как фитохром и флавопротеид.

***Фитохром*** — билипротеиновый пигмент, локализованный, по-видимому, во многих местах клетки, в том числе и в плазмалемме. Стабильная в темноте форма фитохрома поглощает красный свет с длиной волны 660 нм и способна переходить в результате этого акта вдругую форму — с длиной волны поглощения 730 нм. Эта более длинноволновая форма фитохрома является физиологически активной и контролирует значительное число фотоморфогенетических реакций. Было показано, что при последовательном освещении клеток светом 660 и 730 нм их биоэлектрическая активность претерпевает заметные изменения. Как видно из рис. 2, где приведена фотоиндуцированная реакция Егт моторной клетки листочка самана, при 660 нм имеет место гиперполяризация клетки, а при 730 нм — деполяризация.

Повторное использование света вновь вызывало гиперполяриэацию, причем с гораздо более значительной скоростью, чем в первом случае. То обстоятельство, что указанные изменения Е?т протекали при длинах волн



поглощения света фитохромом, дает основания рассматривать их как фи тохром-контрол ируемые.

Пигмент флавопротеид. как полагают, наряду с фитохромом также регулирует определенные фотоморфометрические реакции растений, но при действии синего света. Вполне правомерно в этой связи считать, что изменения ЕТт наблюдаемые под влиянием синего света, например в моторных клетках листовых подушечек фасоли и предшествующие по времени двигательным актам, являются звеном в цепи реакций, запускаемых флавопротеидом. Нельзя, однако, исключать здесь и возможное участие фитохрома, так как обе его формы способны поглощать помимо красного в определенной мере и синий свет.

Итак, фотоиндуцированные изменения Е?т клеток высших растений весьма неоднозначны по своей природе и как следствие — форме. В значительной степени эти изменения связаны с модуляцией активности электорогенного Н+-насоса плазмалеммы при участии фотосинтеза, в то же время фотоэлектрический ответ плазмалеммы может быть опосредован и иными механизмами. Это следует учитывать при анализе фотоэлектрических реакций, вызванных комплексным белым светом.