

13. Чуйко Г. М. Причины межвидовых различий в устойчивости костистых рыб к действию фосфорорганических пестицидов / Современные проблемы водной токсикологии: Тез. Всерос. конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья (19–21 ноября 2002 г., Борок). – Борок, 2002. – С. 69.
14. Меньшикова Е. Б., Зенков Н. К. Антиоксиданты и ингибиторы радикальных окислительных процессов // Успехи соврем. биологии. – 1993. – № 4. – С. 442–455.
15. Кеня М. В., Лукаш А. И., Гуськов Е. П. Роль низкомолекулярных антиоксидантов при окислительном стрессе // Там же. – 1993. – **113**, № 4. – С. 456–470.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского
НАН Украины, Севастополь

Поступило в редакцию 05.03.2007

УДК 581.1:583.26

© 2007

В. І. Ємельянов, Н. М. Рашидов, П. О. Романенко, В. І. Сакада,
академік НАН України **Д. М. Гродзинський**

Здатність рослин проводити світло до ризосфери

Phaseolus vulgaris plants able to provide light to rhizosphere indirectly through their ground parts and roots. The results of our investigation evidence that a half of green light arrives to rhizosphere by the unknown mechanism with the help of the transformation of light energy from a higher power level to a lower one. Red light almost doesn't get into rhizosphere in the vegetation period, but has possibility to reach it after the disappearance of underground parts. 2 hours after irradiation of higher plants by a SOS dose of 50 Gy, light transfer to rhizosphere increases by at least 5 times.

Ґрунтові водорості знаходяться у складних взаємовідносинах з іншими організмами біоценозів — вірусами, бактеріями, грибами, рослинами, тваринами. Захищаючи ґрунт від ерозії, вони збагачують його азотом, різноманітними органічними речовинами, включаючи біологічно активні [1]. Зокрема, водорості застосовують при оцінці стану ґрунту, підвищенні його водоутримуючої здатності, у виробництві біологічних добрив на основі азотфіксаторів.

Завдяки дослідженням альгологів відомо, що водорості, значна частина яких є облигатними фотоавтотрофами, існують не лише у верхніх шарах ґрунту, а й зустрічаються на глибинах до кількох метрів [2]. При цьому вони не просто знаходяться у стані діаспор, а й активно там вегетують [3]. У середньому в 1 г верхнього шару ґрунту (≈ 2 см углиб) налічують 10^3 – 10^6 клітин різних видів водоростей [2]. Вони виявлені навіть на відстані 1700 м від входу в печеру [4]. Такі дані свідчать про те, що або водорості використовують готові органічні сполуки, або їх фотосинтетичний апарат здатний сприймати кванти світла навіть дуже малої інтенсивності.

Світло не може проникати глибоко в ґрунт. У світлому кварцовому піску з частинками 4–6 мм на глибину 2 см проникає лише 0,001% світла, а в дрібному піску з частинками 0,5–0,1 мм така кількість світла проникає лише на глибину 1 мм [5]. Таким чином, зона

проникнення прямого світла через ґрунт у найкращому випадку лімітується кількома міліметрами. При наявності тріщин глибина його проникнення може місцями сягати кількох сантиметрів.

Для забезпечення процесу фотосинтезу водоростям необхідно 0,1–0,04% інтенсивності денного світла [6]. Як уже зазначалось вище, світло такої інтенсивності здатне проникати в ґрунт на міліметрову глибину. Отже, кванти світла потрапляють до ризосфери на більш значні глибини іншим шляхом.

Дослідження ґрунтових альгологів показали, що кількість водоростей у безпосередній близькості з кореневими волосками рослин завжди вища, ніж у ґрунтових часточках, які не контактують з коренями [2]. Таким чином, вищі рослини (ВР) потенційно можуть забезпечувати світлом фотоавтотрофні водорості, тим самим підтримуючи їх активну вегетацію. Облігатні фотоавтотрофні водорості відділу Xanthophyta зустрічаються в будь-якому ґрунті та поширені майже в усіх широтах. У темряві вони здатні підтримувати свій гомеостаз протягом 60 діб, після чого колонії гинуть [7]. Це свідчить про наявність у товщі ґрунту достатньої кількості світла для підтримання їх фотосинтезу.

Для пояснення здатності фотоавтотрофних водоростей існувати під шаром ґрунту свого часу Феером та Френком [8] було запропоновано гіпотезу, за якою припускалось, що глибинні водорості можуть використовувати для фотосинтезу “невидиму” ультрафіолетову частину спектра. Але й досі ця гіпотеза не отримала експериментальних підтверджень.

Згідно з законом збереження речовини та енергії, ніщо в природі не відбувається “просто так”, а має свій енергетичний сенс. Проаналізована література дозволила нам зробити логічне припущення, що у ВР існує механізм, який забезпечує надходження світла в їх підземні частини, а світлочутливі клітини корневих волосків, можливо, є останньою ланкою в передачі квантів світла ґрунтовим водоростям.

Для перевірки даного припущення було розроблено модельну систему, яка дозволяє вивчати здатність ВР проводити кванти світла в кореневу систему.

Матеріали та об’єкт дослідження. Для проведення дослідів використовували 2–3-тижневі рослини квасолі (*Phaseolus vulgaris*) з повністю сформованим листям та кореневою системою. Кореневу систему квасолі в скляному лабораторному стакані поміщали в герметичну світлонепроникну камеру, після чого рослини піддавали дії штучного освітлення протягом 5–10 с з інтенсивністю 1000 лк. Штучне освітлення рослин здійснювали за допомогою галогенної лампи. Інтенсивність світла визначали люксометром при розташуванні його в безпосередній близькості з кроною на відстані ~ 50 см. Квасоллю освітлювали під різними кутами нахилу світла відносно лінії горизонту. Проникнення квантів світла в кореневу систему визначали за допомогою хемілюмінесцентного приладу ХЛМ 1С-01. Прилад складається з герметичної світлонепроникної камери з вмонтованим на дні ФЕМ-130 (фотоелектромножник, $\lambda = 200\text{--}650$ нм).

Для отримання характеристик проходження тих чи інших спектрів світла до ризосфери джерело світлового потоку обрамляли у світлофільтри червоного та зеленого кольору з довжиною хвилі пропускання 595–760 та 490–565 нм відповідно.

Результати дослідження та їх обговорення. Кореневу систему контрольних рослин квасолі поміщали в камеру та вимірювали фон, який становив у середньому $2,5 \cdot 10^{-15}$ лк, що відповідає рівню спонтанної хемілюмінесценції рослинних клітин [9]. Потім у камеру послідовно поміщали рослини та визначали їхню здатність проводити світло.

Квасоллю освітлювали при кутах нахилу світла 0° та 15° відносно лінії горизонту. При освітленні під кутом 0° інтенсивність світла на виході з кореневої системи становив

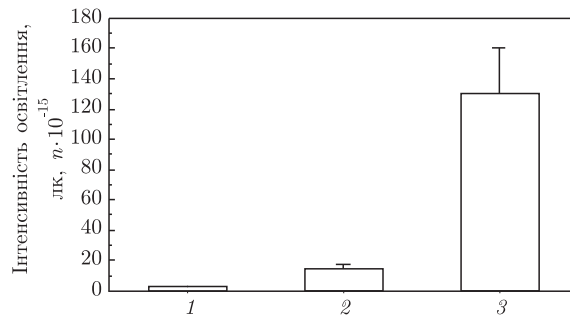


Рис. 1. Проходження світла через рослини до ризосфери: 1 — фон; 2 — освітлення рослин під кутом 0° ; 3 — освітлення рослин під кутом 15°

ла $1,4 \cdot 10^{-14}$ лк. Отримані результати майже на порядок вищі порівняно з фоновим значенням, що свідчить про беззаперечне проходження світла через кореневу систему квасолі до ризосфери. При освітленні під кутом 15° світлопровідність значно зростала та становила $1,3 \cdot 10^{-13}$ лк. Результати експерименту дозволяють зробити висновок, що надходження квантів світла до ризосфери залежить від кута освітлення рослин. При його зростанні їх здатність проводити світло через кореневу систему до ризосфери збільшується (рис. 1). Аналіз отриманих результатів також дозволив виявити оптимальний кут освітлення рослин для проведення подальших експериментів.

На наступному етапі роботи вивчали участь тих чи інших частин рослини в рецепції та трансдукції світлового сигналу до ризосфери. Для цього послідовно видаляли листя та кореневу систему і вивчали здатність проводити світло окремих органів рослини. Ціла рослина проводила через кореневу систему $1,3 \cdot 10^{-13}$ лк світла. При видаленні листків показники світлопровідності становили $2,5 \cdot 10^{-13}$ лк. Таке зростання кількості квантів світла може бути пояснено тим, що листя поглинало значну їх кількість. Отже, при декапітації листя у рослин квасолі кількість квантів світла, які продовжили свій шлях через стебло та корені, збільшувалась майже вдвічі. При видаленні кореня світлопровідність становила $8 \cdot 10^{-13}$ лк (рис. 2, а; табл. 1), тобто здатність проводити світло рослини без кореня зростала більш ніж у 3 рази порівняно з цілою рослиною. Це вказує на те, що при проходженні через кореневу систему відбувається істотне поглинання квантів світла, що, у свою чергу, свідчить про наявність у кореневій системі квасолі досить енергоємного механізму транспортування світла до ризосфери. Можливо, значна частина квантів при проходженні через корінь використовується рослинами для формування пропластидного апарату, пігментів, які, у свою чергу, здатні консервувати світлову енергію, накопичувати та використовувати її на більш

Таблиця 1. Світлопровідність рослин квасолі (*Phaseolus vulgaris*) та їхніх частин при інтенсивності освітлення 1000 лк, лк

Варіант експерименту	Проходження штучного світла, $n \cdot 10^{-13}$	Проходження червоного світла, $n \cdot 10^{-15}$	Проходження зеленого світла, $n \cdot 10^{-14}$
Ціла рослина	1,3	3,0	6
Стебло та корінь	2,5	3,0	6
Стебло і листя	8,0	6,5	11
Стебло	9,5	3,5	25
Корінь	17	13	22

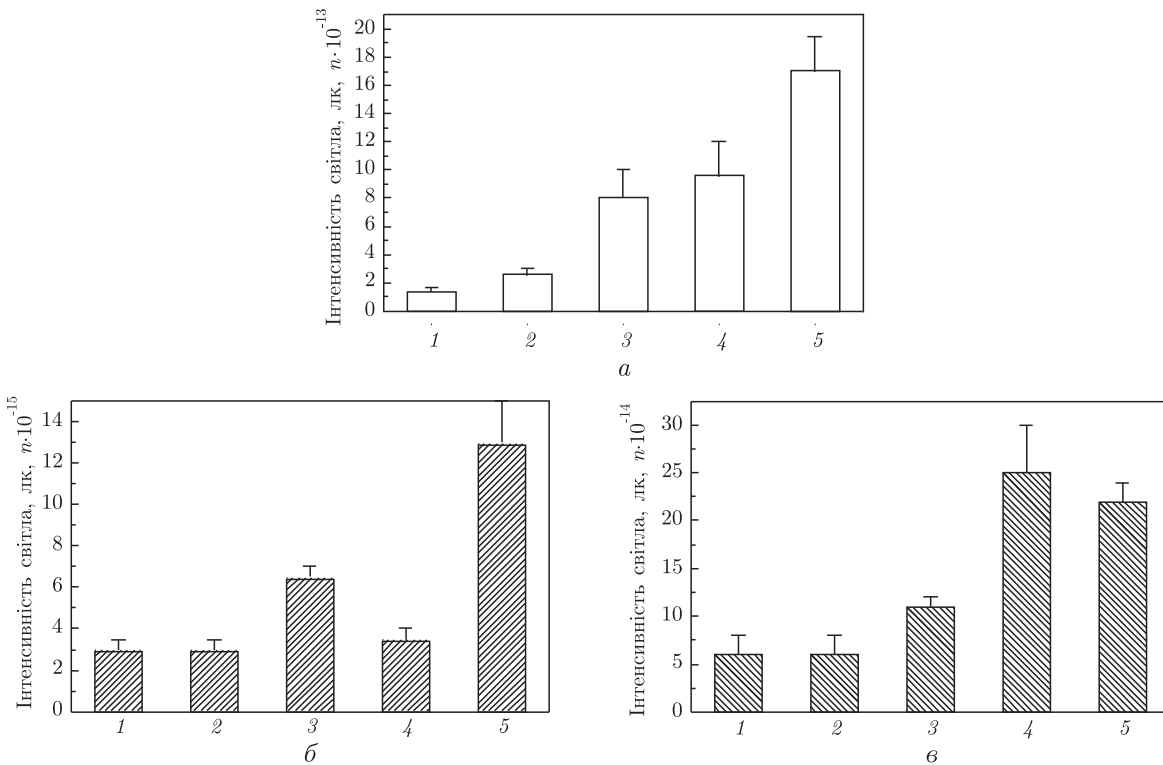


Рис. 2. Проходження штучного (а), червоного (б) і зеленого (в) світла через рослину та її окремі частини до ризосфери: 1 — ціла рослина; 2 — стебло з коренем; 3 — стебло з листям; 4 — стебло; 5 — корінь

пізніх етапах свого онтогенезу [9]. У такому випадку "втрати" світла в кореневій системі є необхідною умовою для нормального росту та розвитку рослин. Крім того, у коренях може існувати система передачі світла з використанням люмінесцентних компонент [10], де енергія світла може трансформуватися з більш високого енергетичного рівня на нижчий. На користь останнього припущення свідчать результати вивчення надслабкого сяйва у рослин [9]. Так, при збудженні рослин та їх частин ультрафіолетовим світлом з однаковою інтенсивністю ($\lambda = 366$ нм) виникала різнокольорова люмінесценція структур та тканин ВР. Кутикула випромінювала біле світло, епідерміс — яскраво-синє, флоєма — синє, ксилема — фіолетове та синьо-зелене. Не треба виключати також можливості співіснування обох механізмів або наявності третього.

При освітленні відокремленого стебла потік квантів зростав порівняно з цілою рослиною більш ніж у 7 разів і становив $9,5 \cdot 10^{-13}$ лк. Ізольований корінь при цьому був здатний проводити ще більше світла — $17 \cdot 10^{-13}$ лк. Стебло, таким чином, поглинає найбільшу частку направлено на нього світла. Це пов'язано, по-перше, з наявністю фотосинтетичного апарату в його зелених клітинах і, по-друге, з існуванням невідомого ще механізму опосередкованої трансформації світлової енергії.

Досить імовірно є те, що рослини проводять до ризосфери вузький спектр світла для підтримання гомеостазу фотосинтезуючих мікроорганізмів, які містять бактеріохлорофіл *a* з двома піками спектра поглинання в області 370 та 800 нм, та багатьох видів ґрунтових водоростей. У свою чергу, водорості, як зазначалось на початку роботи, збагачують ґрунт органічними сполуками, фіксують атмосферний азот та утримують вологу, що, безпереч-

но, сприяє росту та розвитку рослин. Тому досить логічним є “підкування” ВР про своїх “грунтових помічників”.

Для з’ясування питання про можливу трансформацію та модифікацію світла нами було проведено освітлення рослин та їх частин вибірковими вузькими спектрами світла.

При іррадіації цілих рослин квасолі червоним світлом значення світлопровідності були на рівні фонових — $3 \cdot 10^{-15}$ лк (рис. 2, б; табл. 1.), і майже не змінювались при видаленні листків. Подібну картину спостерігали в решті варіантів. Лише при освітленні ізольованого кореня значення світлопровідності зростали і становили $13 \cdot 10^{-15}$ лк. Отримані результати свідчать про те, що “зелені” частини рослини поглинають майже все червоне світло, а коренева система здатна проводити дуже невеличку його частку і тільки при відсутності у рослин фотосинтезуючих тканин. Таким чином, червоний спектр світла майже не потрапляє до ризосфери в період активної вегетації ВР.

При освітленні квасолі зеленим спектром світла світлопровідність становила $6 \cdot 10^{-14}$ лк (див. рис. 2, в; табл. 1.), що тільки в 2 рази менше, ніж у випадку освітлення рослини повним спектром. Таким чином, значна кількість зеленого світла продовжує свій шлях до ризосфери. Видалення листя у рослин квасолі не змінило показників світлопровідності через стебло та кореневу систему, що свідчить про відсутність поглинання даного спектра листям взагалі. Це пов’язано з наявністю в листках великої кількості хлорофілу, який, як відомо, відбиває зелене світло. При освітленні рослин без кореня світлопровідність збільшувалась до $11 \cdot 10^{-14}$ лк. Таким чином, майже половина квантів зеленого спектра світла при проходженні через стебло потрапляють “у пастку” і при цьому вони, можливо, стають жовтими або червоними, внаслідок чого може відбуватися їх поглинання клітинами стебла. Не виключено також, що кванти зеленого спектра частково відбиваються в оточуюче середовище. При освітленні окремого стебла світлопровідність становила $25 \cdot 10^{-14}$ лк, а при освітленні окремого кореня — $22 \cdot 10^{-14}$ лк. Кількісні показники світлопровідності та поглинання зеленого спектра кореневою системою та стеблом майже збігаються між собою, що дає нам підставу говорити про їх здатність поглинати та трансформувати майже однакові величини квантів цього спектра.

Наведені результати свідчать про те, що енергія зеленого світлового спектра в кореневій системі частково поглинається і, можливо, використовується, як зазначено вище, для формування пропластид та пігментного апарату. За даними В. А. Веселовського та Т. В. Веселової [9], спектр надслабкої хемілюмінесценції кореневої системи гороху займає широку область — від 400 до 700 нм, де виділяють три максимуми: 520, 590–640 і 680–700 нм, а це збігається з проміжком зеленої-червоної областей спектра. Такі результати нашої роботи на думку, що, скоріше за все, у рослин квасолі таки відбувається процес трансформації енергії квантів світла з більш високих енергетичних рівнів на нижчі. Але остаточна відповідь на питання проникнення/поглинання, трансформації тих чи інших вибіркових спектрів рослиною та її окремими частинами можлива лише у випадку детального аналізу всіх спектрів на виході з кореневої системи, що, безумовно, є завданням наших подальших досліджень. Д. Мандолі та В. Брігс [11] показали здатність етильованих паростків вівса та квасолі проводити через тканини зелене світло майже без енерговитрат. Світло при цьому поширювалось уздовж тканин шляхом внутрішнього відображення. Тканини при цьому функціонують як згущення оптичних волокон. Вони були здатні проводити когерентні світлові промені на відстань, як мінімум, 20 мм. Можливо, відсутність втрат світлової енергії в такому випадку пов’язана з наявністю в тканинах паростків великої кількості етилену, який може змінювати баланс іонів водню та кисню в цитоплазматичній та міжклітинній рідині клітин. Це,

у свою чергу, може забезпечувати більш ефективну світлопровідність і зумовлювати мінімальні втрати квантів при проходженні ними тканин. Етилен, як відомо, у великій кількості накопичується в паростках рослин у період їх проростання, при визріванні плодів, старінні рослин та при дії на ВР різноманітних стрес-факторів [12]. Не виключено, що накопичення етилену в тканинах може корелювати з їх світлопровідністю.

При різного роду стрес-діях на ВР, як вже згадувалось вище, підвищується рівень синтезу люмінесцентних речовин у клітинах [10, 13], внаслідок чого також може збільшуватись їхня світлопровідність. До них належать і захисні сполуки рослин, які з'являються у рослинних клітинах при дії на них різноманітних стрес-факторів біотичної та абіотичної природи. Це фенольні, флавоноїдні та ін. сполуки. Зростання вмісту цих речовин у рослинах призводить до накопичення в клітинах фітоалексинів та подальшого виникнення некротичних тканин. Нам відомі лише поодинокі публікації стосовно здатності біотичних еліситорів викликати хемолюмінесценцію в клітинах [14]. Але поки залишається невідомим, яким чином такі фактори впливають на світлопровідність ВР.

Для з'ясування даного питання нами досліджено здатність квасолі проводити світло при попередньому опроміненні рослин СОС дозою в 50 Гр за 2 год до вимірювань. Проходження світла при цьому зростало більше ніж у 5 разів і становило $7 \cdot 10^{-13}$ лк. Це нашттовхує на думку про існування механізму передачі стресового сигналу опосередковано, шляхом збільшення світлового потоку в напрямку ризосфери. Таке зростання світлопровідності, на наш погляд, може бути сигналом до перерозподілу поглинання світла рослинними клітинами надземної частини, що призводить до зменшення кількості продуктів фотосинтезу, змін у процесах фосфорилування та дефосфорилування білків, дерепресії відповідних генів захисних реакцій [15]. Тобто зменшення поглинання світла надземною частиною рослини сприяє зростанню світлового потоку в напрямку ризосфери та фактично може відповідати за зміни процесів біосинтезу в рослинному організмі. Не можна також виключати можливості конформаційних змін білкових та вуглеводних молекул, які знаходяться в цитоплазматичній та периплазматичній рідині. Під впливом іонізуючого опромінення в рослинах з'являються активні форми кисню, вільні радикали, які, у свою чергу, можуть забезпечувати посилений електронний транспорт квантів у різні частини рослини. Не виключена можливість взаємодії вільних радикалів з рецепторними ділянками плазматичної мембрани рослинних клітин [15]. У такому випадку збільшення величини світлового потоку може бути наслідком перебудови цих процесів у рослинному організмі як відповідь на стрес.

Враховуючи еволюційну здатність рослин мати універсальні механізми реакцій-відповідей для забезпечення свого захисту, було б досить цікавим вивчити світлопровідність ВР при дії на них різноманітних стресів. Можливо, це дозволить зрозуміти, що є першопричиною зростання світлового потоку через рослинний організм до ризосфери: зменшення поглинання квантів надземною частиною чи перебудова процесів біосинтезу внаслідок стресу. Вивчення природи речовин, що забезпечують трансдукцію світлового сигналу в рослинах, може наблизити нас до розуміння механізмів, які лежать в основі змін світлопровідності, та її ролі в онтогенезі ВР.

Таким чином, результати проведених досліджень дозволили зробити висновок, що ВР мають світлопровідну систему (світловоди), яка забезпечує трансформацію квантів світла через кореневу систему до ризосфери. Спектральний аналіз показав здатність $\sim 50\%$ квантів зеленого спектра потрапляти до ризосфери. Червоне світло майже не досягає ризосфери в період активної вегетації за рахунок поглинання його надземними фотосинтезуючими частинами рослин, але до деякої міри йому властиво проходити через кореневу систему при

відмиранні пагонів. При іонізуючому опроміненні рослин СОС дозою в 50 Гр світлопровідність до ризосфери зростала більш ніж у 5 разів, що може бути своєрідним сигналом для адекватної захисної відповіді рослин на стрес, але природа цього явища поки залишається не з'ясованою та потребує подальшого детального вивчення.

1. Костіков І. Ю., Романенко П. О., Демченко Е. М. та ін. Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 300 с.
2. Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. – Ленинград: Наука, 1969. – 229 с.
3. Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. – Москва: Наука, 1976. – 144 с.
4. Шарипова М. Ю. Водоросли карстовых пещер заповедника Шульган-Таш (Южный Урал, Россия) // Альгология. – 2001. – **11**. – С. 441–450.
5. Reisinger H. Znr. Systematic und Okologie alpiner Bodenalgae // Sterreich. Bot. Zeit. – 1964. – **111**. – P. 402–499.
6. Durrell L. W. Algae of Death Valley // Trans. Amer. Microsc. Soc. – 1962. – **81**. – P. 267–273.
7. Belcher J. H., Miller J. D. A. Studies on the growth on Xanthophyceae in pure culture. IV. Nutritional types amongst Xanthophyceae // Arch. Microbiol. – 1960. – **36**. – P. 219–228.
8. Feher D., Frank M. Untersuchungen über die Lichtökologie der Bodenalgae // II Arch. Microbiol. – 1939. – **10**. – P. 439–476.
9. Веселовский В. А., Веселова Т. В. Люминесценция растений. – Москва: Наука, 1990. – 200 с.
10. Kauss H. Callose synthesis // Membranes: Specialized Functions in Plants. – Guildford, UK: Bios Scientific Publishers, 1996. – P. 77–92.
11. Mandoli D. F., Briggs W. R. Optical properties of eliolated plant tissues // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1982. – **79**. – P. 2902–2906.
12. Biology and Biotechnology of Plant hormone Ethylene // Ed. by A.K. Kanellis, C. Chang, H. Kandle, D. Grierson. – Dordrecht; Boston; London: Kluwer, 1997. – 363 p.
13. Weissenböck G., Schnabl H., Sharf H., Sacsh G. On the properties of fluorescence compounds in guard and epidermal cells of *Allium cepa* L. // Planta. – 1987. – **171**. – P. 88–95.
14. Linder W. A., Hoffman Ch., Grisebach H. Rapid elicitor-induced chemiluminescence in soybean cell suspension cultures // Phytochemistry. – 1988. – **27**. – P. 2501–2503.
15. Тарчевский И. А. Сигнальные системы клеток растений. – Москва: Наука, 2002. – 298 с.

Інститут клітинної біології та генетичної
інженерії НАН України, Київ
Київський національний університет
ім. Тараса Шевченка

Надійшло до редакції 17.04.2007