

Сухова Е.М., Ратницына Д.А., Сухов В.С.

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, г. Нижний Новгород, Россия
n.catherine@inbox.ru

Фотосинтез является важным энергетическим процессом растений, необходимым для превращения солнечной энергии в энергию химических соединений. При этом фотосинтез находится в центре метаболических процессов, и его активность во многом определяет успешный рост и развитие растения. Воздействие на растения неблагоприятных абиотических и биотических типов стрессоров угнетает фотосинтез. При этом интересно, что ответ фотосинтеза на действие стрессора может развиваться пространственно-неоднородно. Особый интерес представляет собой исследования неоднородности развития ответа в пределах листа растения. В частности, такая неоднородность может возникать при неоднородном освещении растения или воздействия стрессора, например засухи. Одним из возможных механизмов возникновения неоднородности является изменение активности устьиц, чувствительных к действию стрессоров. Изменение активности газообмена должно непосредственно отразиться на интенсивности ассимиляции и процессов в электрон-транспортной цепи. В текущей работе мы провели теоретический анализ влияния плотности устьиц на неоднородность фотосинтетического ответа на действие света и сопоставили их с экспериментальными данными.

Материалы и методы

Математическая модель фотосинтезирующего листа

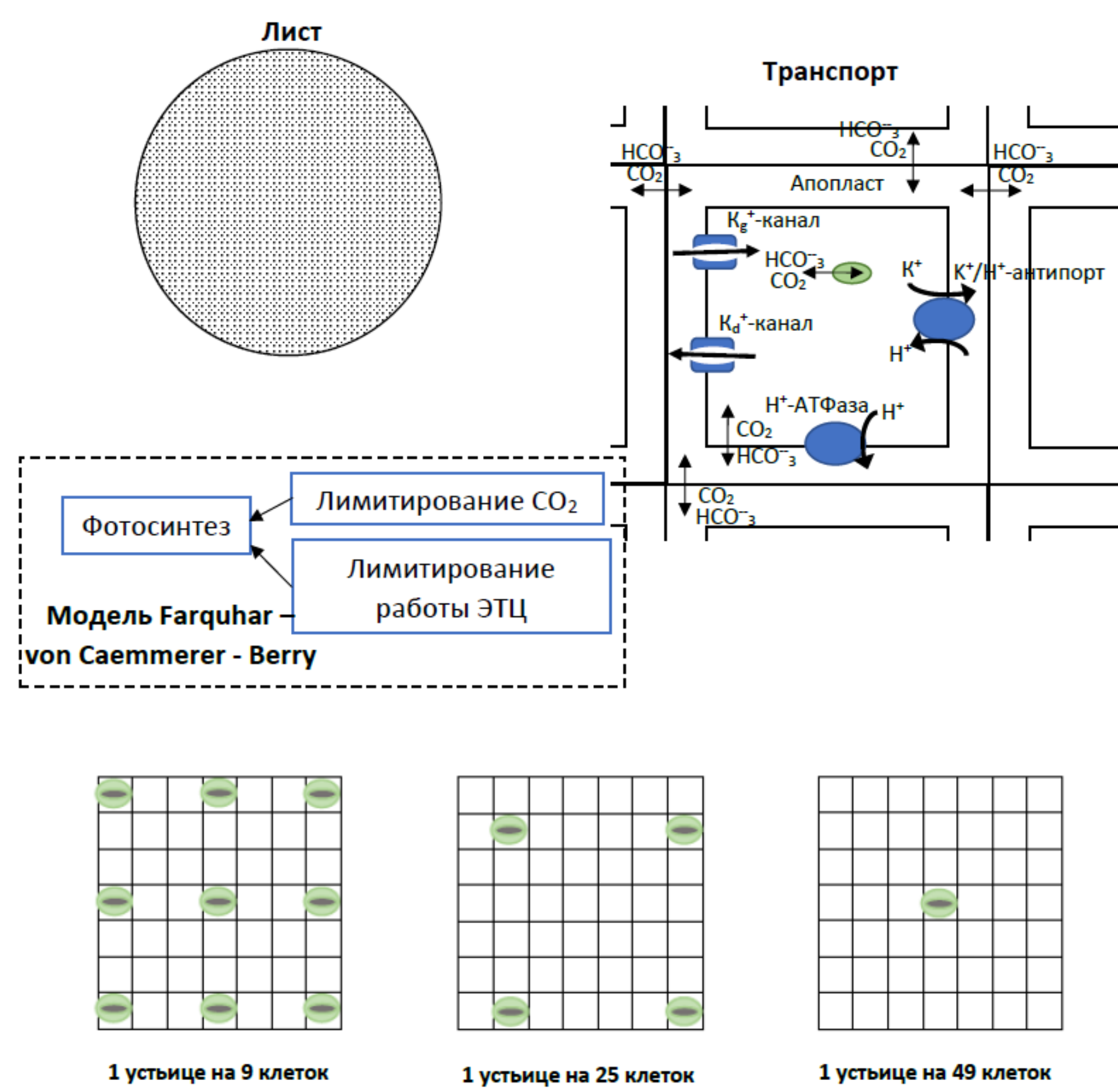


Рис. 1. Схема математической модели листа, включающая описание ассимиляции CO₂, газообмена, диффузии ионов и CO₂ в апопласте, ионный обмен через плазматическую мембрану

Ионный транспорт

$$J_{H^+ - ATPase} = A_{ATP} A_{BL} \frac{k_{+1}k_{+2} - k_{-1}k_{-2}}{k_{+1}k_{+2} + k_{-1}k_{-2}}$$

$$A_{ATP} = \frac{K_{cyl}[ATP]}{K_{ATP} + [ATP]}, \quad A_{BL} = \frac{A_{BL}BL}{BL + K_{BL}} + \frac{Light}{Light + BL}$$

$$J_k = \frac{P_k P_{max} u (K_{in} - K_{out} \exp(-u))}{1 - \exp(-u)}$$

$$J_{ant} = \text{ant}(K_{in} H_{out} - K_{out} H_{in})$$

$$E_m = \frac{g_K E_K + g_H E_H}{g_K + g_H}$$

$$g_K = \frac{F(J_{K^+} + J_{K^+})}{E_m - E_K}, \quad g_H = \frac{F(J_{H^+} - ATPase)}{E_m - E_H}$$

Буферные свойства компартментов и диффузия ионов и углекислого газа

$$K_{out} = \frac{K_K H_{out} K_{out}^{\Sigma}}{K_H H_{out}^{\Sigma} + K_K H_{out}}$$

$$H_{in} = \frac{(H_{in}^{\Sigma} - B_{in}^{\Sigma} - K_H)}{2} + \sqrt{\frac{(H_{in}^{\Sigma} - B_{in}^{\Sigma} - K_H)^2 + 4K_H H_{in}^{\Sigma}}{2}}$$

$$H_{out} = \frac{-K_H H_{out}^{\Sigma} (B_{out}^{\Sigma} - H_{out}^{\Sigma} - K_{out}^{\Sigma} - K_K) + \sqrt{(K_H H_{out}^{\Sigma} (B_{out}^{\Sigma} - H_{out}^{\Sigma} - K_{out}^{\Sigma} - K_K))^2 + 4K_K K_H^2 H_{out}^{\Sigma} (B_{out}^{\Sigma} - H_{out}^{\Sigma})}}{2K_K (B_{out}^{\Sigma} - H_{out}^{\Sigma})}$$

$$\frac{dr}{dt} = aD(r_1 - r_2) \quad P_{CO_2} = \frac{1}{1 + 10^{pH - pK}}$$

Ассимиляция CO₂ (модель Farquhar – von Caemmerer – Berry)

$$A = \min(W_c, W_j) \frac{C - \Gamma}{C} - R_s$$

$$W_c = \frac{V_{max} CO_2}{CO_2 + K_c (1 + \frac{O_2}{K_o})}$$

$$W_j = \frac{J}{4 + \frac{8\Gamma}{CO_2}}$$

$$j = \frac{I + J_{max}}{2\theta} - \frac{\sqrt{(I + J_{max})^2 - 4\theta I J_{max}}}{2\theta}$$

$$V_{phr} = \frac{A\Gamma}{CO_2}$$

$$ATP = \frac{\beta_{ATP} K_{cons} (R_s + \alpha)}{\beta_A + \alpha \beta_A + ATP_{\Sigma}}$$

Экспериментальный блок

проводили с использованием 2-3-недельных растений гороха. Растения выращивали в вегетационной комнате при световом режиме 16/8 ч и температуре 24 °C. Активность фотосинтетического ответа измерялась с использованием приборов Imaging-PAM-M и GFS-3000 (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Германия).

Результаты

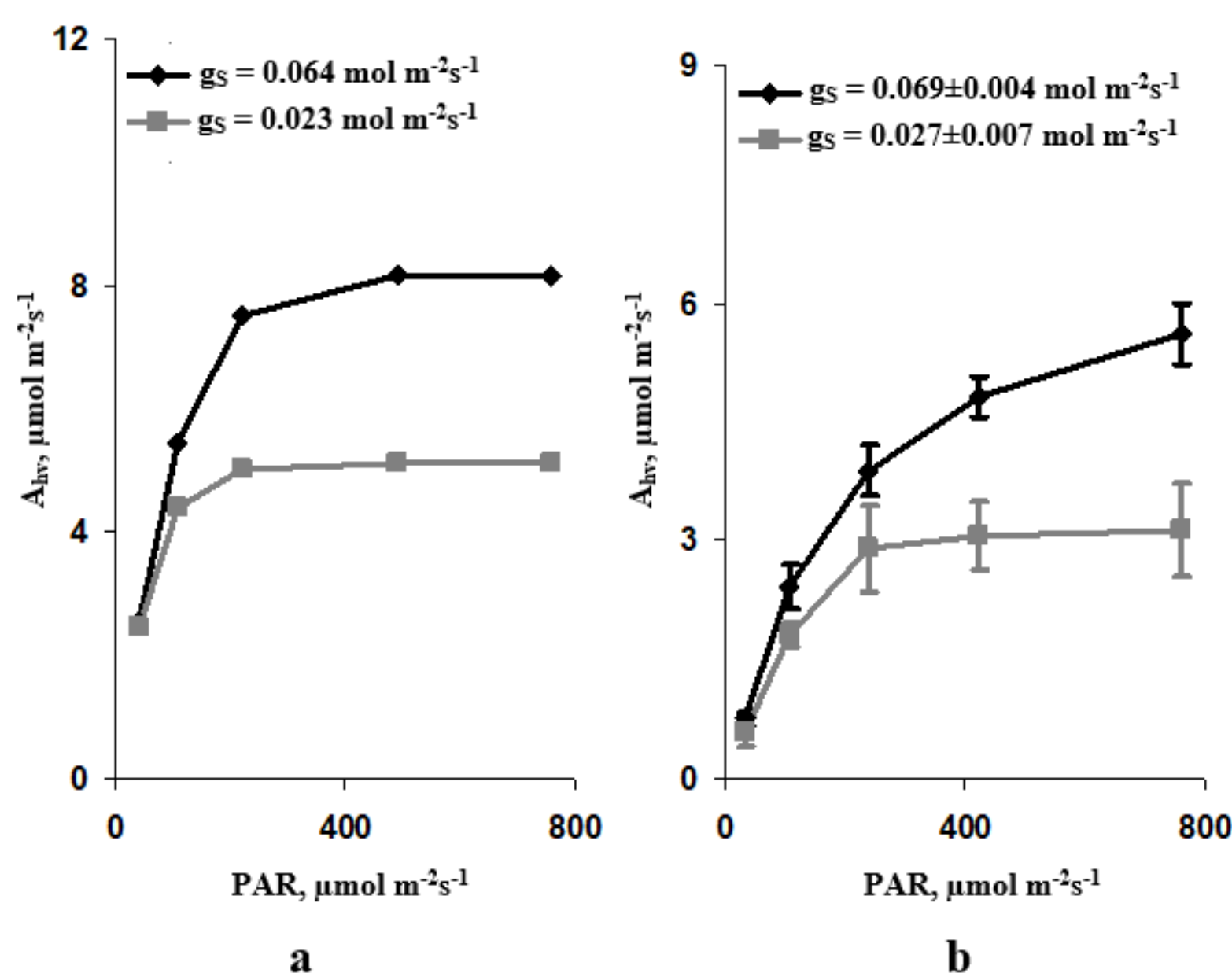


Рис. 2. Рассчитанные на основе модели (а) и экспериментальные (б) световые зависимости ассимиляции CO₂ (A_{net}) при различной проводимости устьиц для CO₂ (g_s).

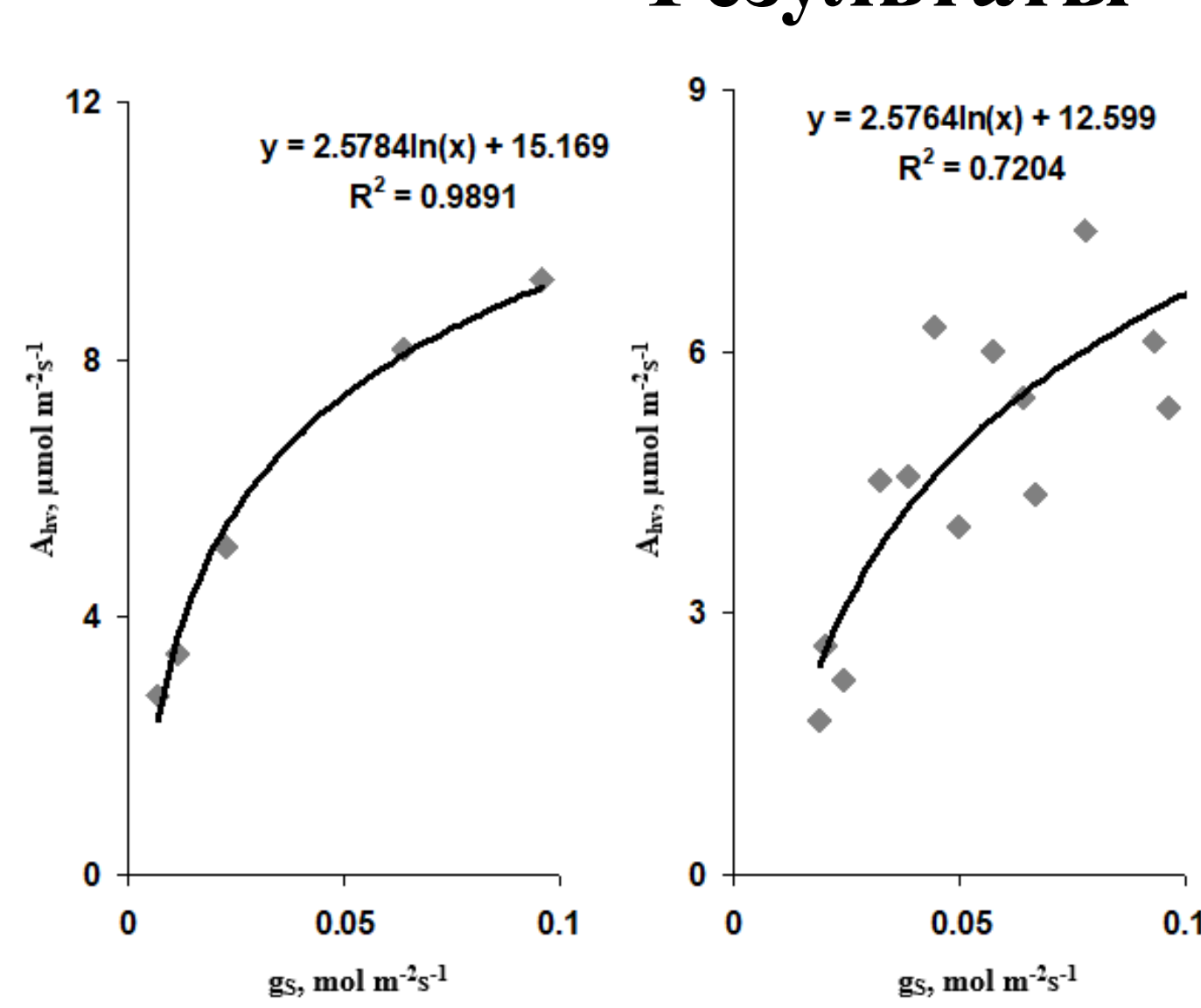


Рис. 3. Рассчитанные на основе модели (а) и экспериментальные (б) диаграммы рассеяния ассимиляции CO₂ (A_{net}) и проводимости устьиц для CO₂ (g_s) при освещении растений светом с интенсивностью 758 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

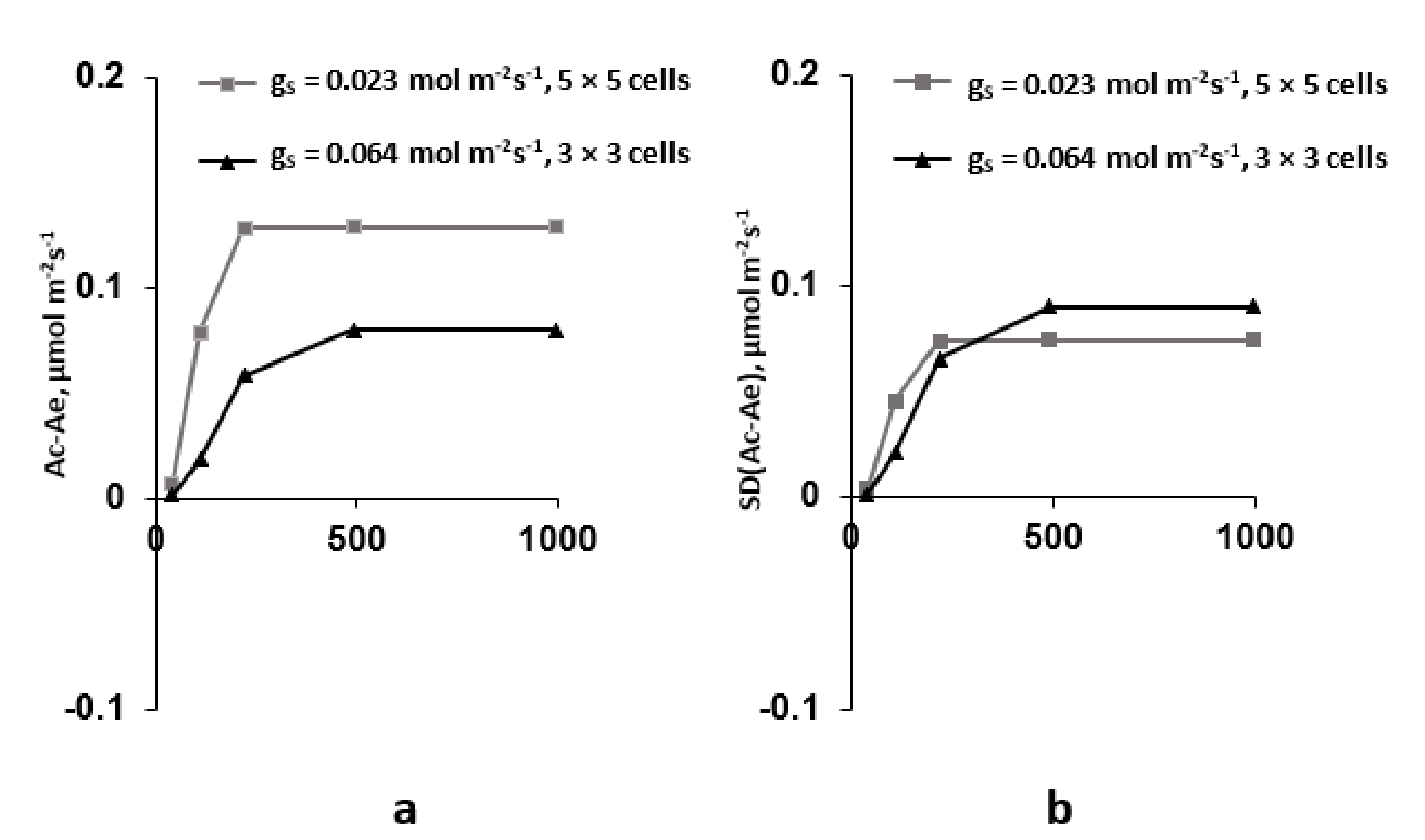


Рис. 4. Различия между ассимиляцией в центре листа (A_c) и с краю (A_e), симулированные моделью (а) световые кривые для $A_c - A_e$ при различной плотности устьиц; (б) световые кривые для стандартного отклонения между величинами ассимиляции в центральной и крайних участках модели листа (SD) при различной плотности устьиц (1 устьице на 9 или 25 клеток).

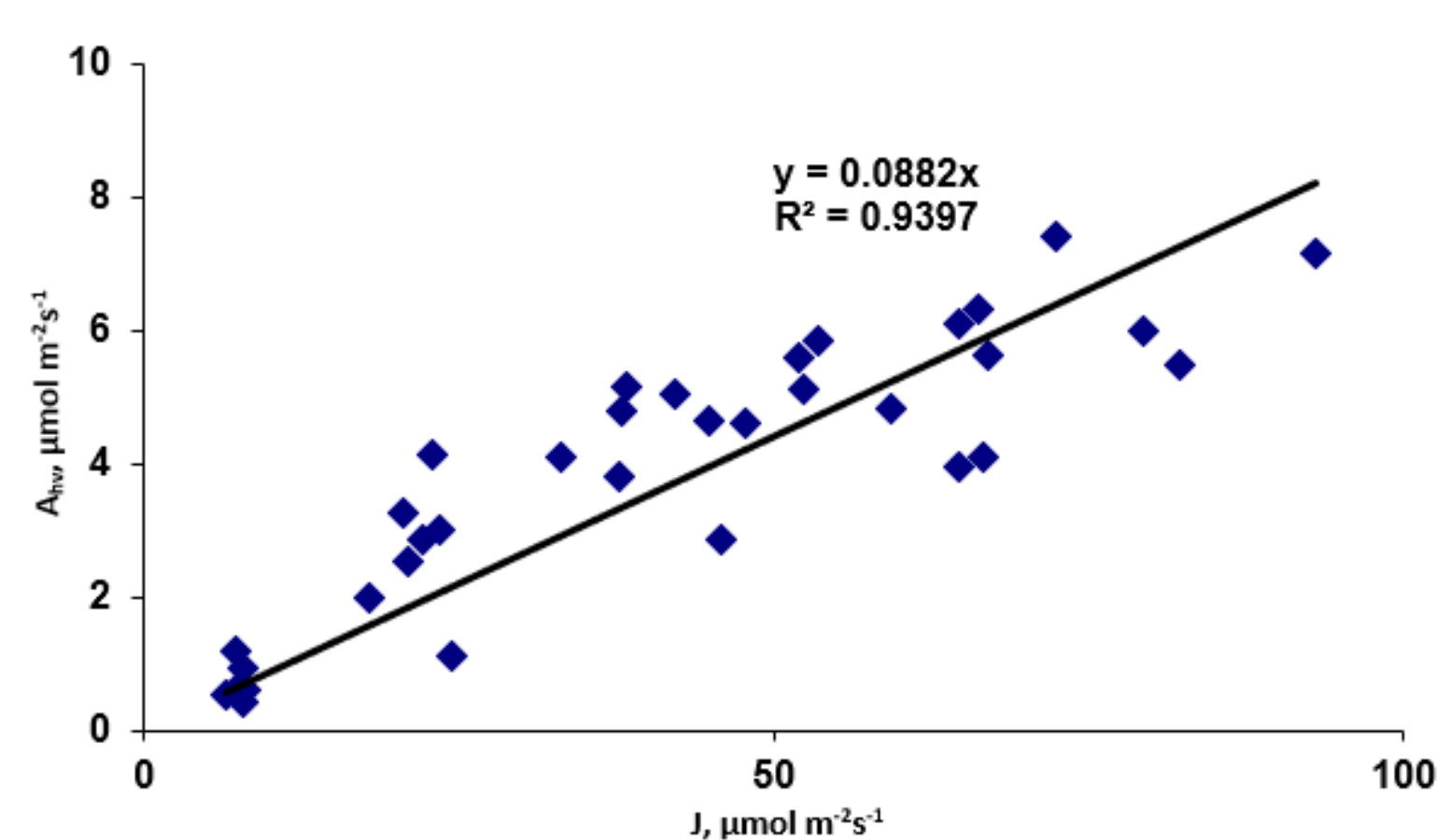


Рис. 5. Связь между светондуцированной ассимиляцией (A_{net}), измеренной с помощью газоанализатора GFS-3000, и потоком электронов через электрон-транспортную цепь хлоропластов (J), оцененного на основе данных Dual-PAM флуориметра.

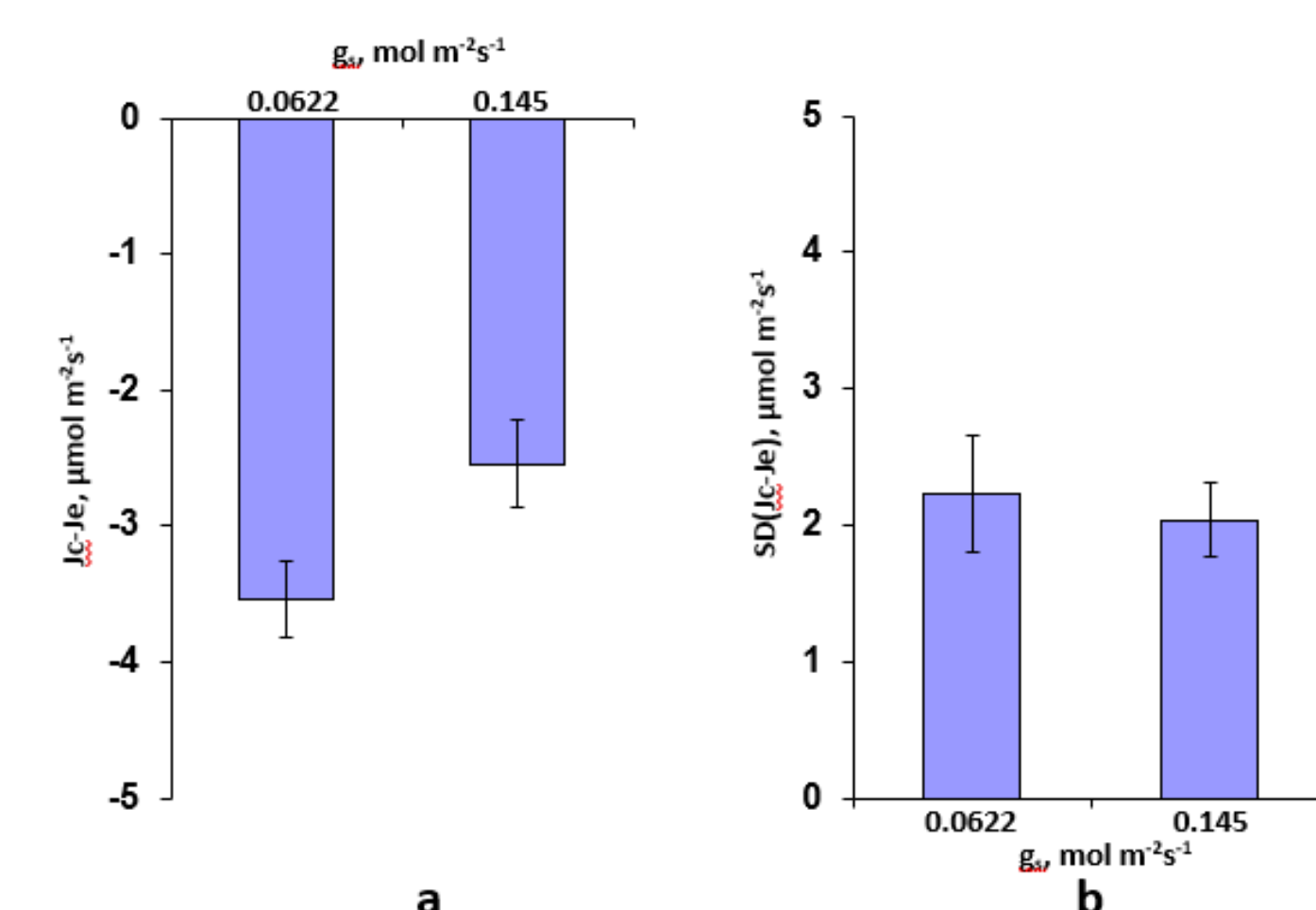


Рис. 6. Экспериментальный анализ влияния устьичной проводимости для CO₂ на различия потоков электронов в центре (J_c) и с краю (J_e) листа. (а) влияние различной проводимости устьиц для CO₂ на $J_c - J_e$; (б) влияние различной проводимости устьиц для CO₂ на стандартное отклонение между исследованными величинами J (SD). *, $p < 0.05$.

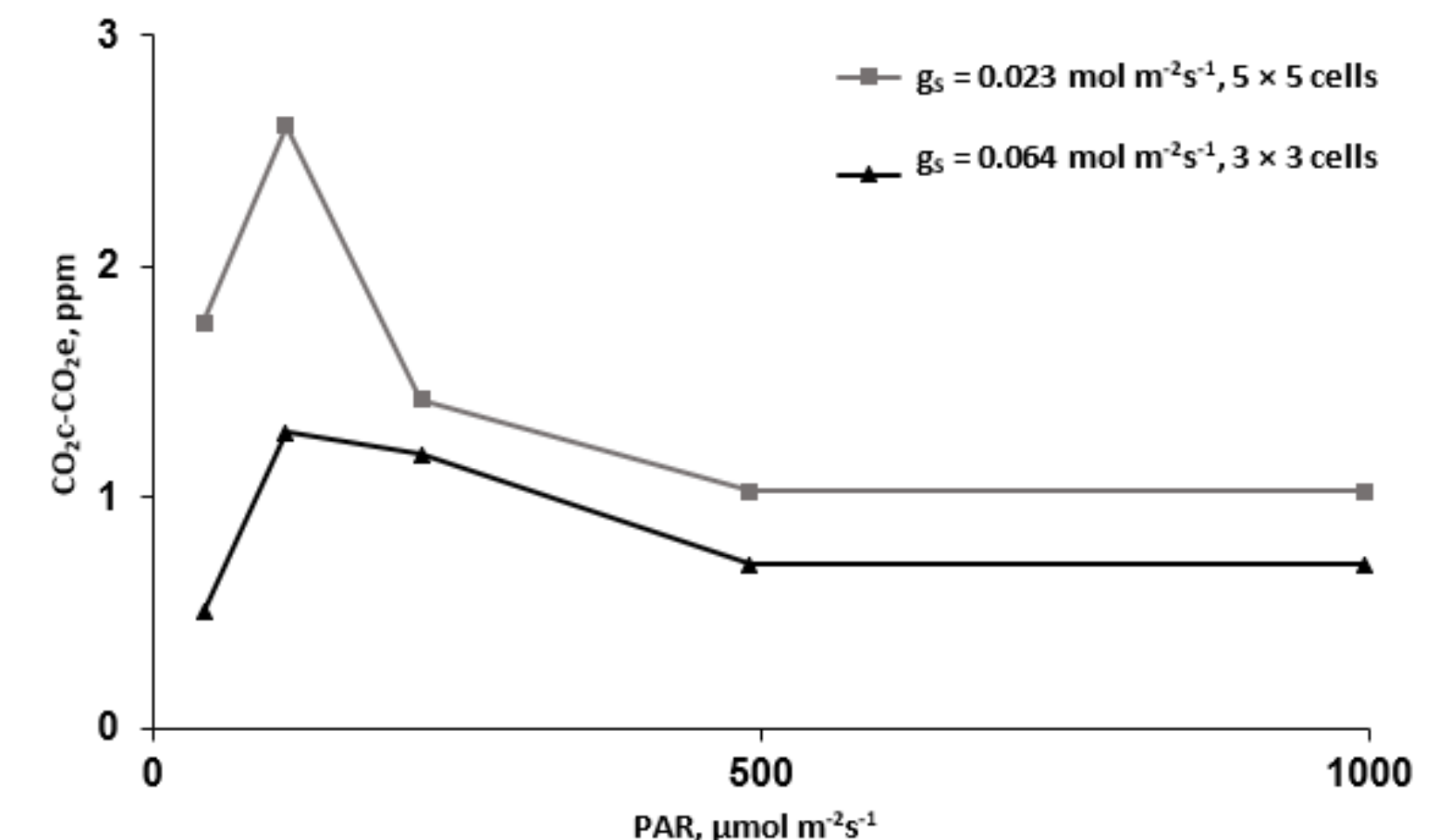


Рис. 7. Световые кривые, симулированные моделью, для разницы содержания CO₂ в хлоропластах в центре (CO_{2,c}) и с краю листа (CO_{2,e}) при различной плотности устьиц (1 устьице на 9 или 25 клеток).

Выводы

- Модель показала сильную логарифмическую связь между ассимиляцией и проводимостью устьиц, которая была аналогична связи, наблюдаемой в экспериментах.
- Различия активности ассимиляции между центром и краем листа имели вид кривой насыщения в зависимости от интенсивности фотосинтетически-активного света.
- Снижение плотности устьиц увеличивало разность ассимиляции между центром и краем листа, а также разброс между этими величинами, что качественно подтверждалось экспериментальными данными.
- Разность содержания углекислого газа внутри хлоропластов между центром и краем листа увеличивалась при снижении плотности устьиц.