



Р.М. ФОМІШИНА, О.О. СИВАШ,
Т.О. ЗАХАРОВА, О.К. ЗОЛОТАРЬОВА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, МСП-1, 01001, Україна

РОЛЬ ХЛОРОФІЛАЗИ В АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО УМОВ ОСВІТЛЕННЯ

Ключові слова: пігменти, хлорофілаза, світлолюбні і тіньоллюбні рослини, цукровий буряк, первоцвіт, копитняк

В адаптації рослин до змінних умов освітлення задіяні різні біохімічні й анатомо-морфологічні механізми. Рослини, еволюційно пристосовані до високого (світлолюбні, геліофіти) або низького (тіньоллюбні, сциофіти) рівнів освітленості, відрізняються загальною площею листків, кількістю хлоропластів у них, вмістом і складом пігментів. Вивчення особливостей пігментного апарату рослин з різною толерантністю до світла має велике значення для з'ясування механізмів їх адаптації до умов навколишнього середовища, а також для розуміння еволюційних шляхів становлення фотосинтетичного апарату рослин.

За варіювання умов освітлення фотосинтетичний апарат (ФСА) рослин динамічно змінюється. В оперативному реагуванні ФСА задіяні так звані механізми нефотохімічного гасіння, пов'язані із запобіганням пошкодженню фотосинтетичного апарату за дії світла високої інтенсивності, основну роль серед яких відіграють світлоіндуковані переходи між віолоксантином і зеаксантином — т. з. ксантофіловий цикл [16, 26]. Відзначено, що інтенсивність реакцій перетворення ксантофілів корелює зі ступенем світлолюбності рослин.

Тривала адаптація рослин до світлових умов відбувається переважно за рахунок модифікації складу ФСА — змін вмісту світлозбирального пігмент-білкового комплексу (антени) та співвідношення фотосистем [21, 23]. Важливу роль при цьому відіграє варіювання активності ферментів фотосинтезуючих систем, відповідальних за синтез і деградацію нативних хлорофіл-вмісних комплексів.

Одним із таких ферментів є хлорофілаза (хлорофіл-хлорофілід-гідролаза 3.1.1.14), яка локалізована в обох фотосистемах [6] і бере участь у метаболізмі хлорофілу. Від активності ферменту залежать вміст хлорофілу, розкладання і накопичення пігменту. Катаболітичні властивості хлорофілази добре вивчені *in vitro*, тимчасом як її функціонування *in vivo* залишає цілий ряд питань. Встановлено, що в певні періоди вегетації рослин хлорофілазна активність підвищується, і це може бути пов'язано як з накопиченням, так і з катаболізмом хлорофілу. Наші попередні дослідження багатьох об'єктів із застосуванням різних методів [7—9] виявили кілька форм хлорофілази, які відрізняються ступенем зв'язку з фотосинтетичними мембранами. Активність ферменту залежала від його фракційної належності, була невисокою в мембранозв'язаному стані і підвищувалася в легкорозчинному стані. Виявлено зміни співвідношень фракцій хлорофілази протягом онтогенезу листків. Це дало підставу припустити, що активність ферменту регулюється за рахунок обернених змін міцності його зв'язку з мембранами [7, 9].

Мало вивченим дотепер залишається вплив умов освітлення на активність хлорофілази листків. Недостатньо досліджена хлорофілазна активність листків рослин різних екотипів, а також рослин з однаковим генотипом у разі їх вирощування в контрастних світлових умовах, що найкраще виявляє адаптаційні можливості виду.

Нашою метою було порівняльне вивчення активності ферменту, вмісту пігментів та їх співвідношення у рослин, які відрізняються за світло- і тіньювиривалістю, в умовах високої і низької інтенсивності світла. Реакцію рослин на світловий фактор оцінювали за 9-бальною шкалою Елленберга [13], згідно з якою найменший бал надається рослинам затінених місць, а найвищий — відкритих (освітлених).

Об'єкти та методи досліджень

Об'єктом досліджень були висадки і сянці цукрового буряка (*Beta vulgaris* L.) — 9 балів, первоцвіту (*Primula veris* L.) — 6 і копитняка (*Asarum europaeum* L.) — 3 бали за екологічною шкалою Елленберга. Їх вирощували в ґрунті у вегетаційних посудинах за умов природного освітлення і температури 22—23 °С. Вологість ґрунту підтримували на рівні 60 % від повної вологоємності. Після появи розвинених листків у висадків і сянців цукрового буряка та адаптації первоцвіту і копитняка після пересадки з природного середовища одну частину рослин поміщали на світло високої щільності потоку фотонів (300 мкмоль квантів/м²с),

іншу — в тінь (20 мкмоль квантів/м²с). Вміст пігментів (хлорофіл *a*, *b*, каротиноїди) визначали в ацетоновому екстракті пігментів на спектрофотометрі СФ-46 і розраховували за формулою Хольма—Веттштейна [3]. Для дослідження активності хлорофілази отримували препарат ферменту у вигляді ацетонового порошку. Субстратом слугував ацетоновий екстракт хлорофілу з листя кропиви. Активність хлорофілази визначали в 40 %-му ацетоні (рН 7,17) за методом О.Г. Судьїної [8] і розраховували за різницею в кількості хлорофілу *a* в контролі (субстрат без ферменту) і досліді (з ферментом). Аналізували розвинені листки середнього ярусу. Біохімічні дослідження проводили в 3—4-кратній повторності, результати обробляли статистично, стандартні відхилення не перевищували 5 %.

Результати досліджень та їх обговорення

У табл. 1 показано зміни вмісту пігментів та загальної активності хлорофілази в гомогенаті листків цукрового буряка, які протягом місяця росли за різного освітлення. Видно, що у листках як висадків, так і сіянців вміст хлорофілів *a*, *b* та загальна кількість пігментів (мг/г сухої маси) є значно вищими на світлі низької інтенсивності: концентрація зелених пігментів у листках висадків у 1,5—1,6, сіянців — 2,2—2,4 рази перевищує ці показники рослин, які вирощували за високого освітлення. Аналогічна закономірність простежується щодо вмісту каротиноїдів. У листках тінюваних рослин помітно зменшується співвідношення хлорофілів *a/b*, що свідчить про переважаюче накопичення Хл *b*, тобто вони мають велику пігментну антену та низьке співвідношення Хл *a/b* і навпаки. Важливою характеристикою пігментного апарату рослин є співвідношення між кількістю каротиноїдів та хлорофілом. У наших дослідях у листках рослин виявлено вище співвідношення каротиноїди/хлорофіл за умов світлового насичення. Вважають, що за високої інсоляції каротиноїди виконують переважно фотозахисну функцію, а за низької вони є додатковими світлозбиральними пігментами [1, 2, 32]. Одержані нами результати щодо вмісту пігментів та їх співвідношення узгоджуються з літературними даними, згідно з якими листя рослин в умовах обмеженої кількості світла, як правило, характеризуються вищим вмістом пігментів та світлозбиральних комплексів, нижчим співвідношенням хлорофілів *a/b*, ніж у рослин за умов високої інтенсивності світла [4, 10, 19, 21]. Вивчення активності хлорофілази виявило (табл. 1), що в листках рослин за низького освітлення відбувається значна активація ферменту. Так, тінювані рослини за цим параметром перевищували світлові варіанти в 1,6 (висадки) і 1,9 (сіянці) рази, тобто відзначена пряма залежність між вмістом пігментів та активністю хлорофілази. Раніше виявлено два максимуми активації хлорофілази протягом вегетації рослин та росту і дозрівання плодів [7, 11, 22, 30]. У листках та плодах молодих рослин, що ростуть і розвиваються паралельно зі збільшенням кількості хлорофілу, суттєво підвищується хлорофілазна активність, головним чином за рахунок слабозв'язаної фракції ферменту. Згодом, коли процес накопичення хлорофілу стабілізується, активність хлорофілази знижується. У разі деградації фотосинтетичного апарату

Таблиця 1. Вміст пігментів, їх співвідношення та активність хлорофілази в листках цукрового буряка за різних умов освітлення

| Варіант | Хл <i>a</i> | Хл. <i>b</i> | Σ <i>a+b</i> | Кароти- ноїди | Хл. <i>a/b</i> | Кар/ Хл | Активність хлорофілази, мг розкладеного хлорофілу <i>a</i> | |
|---------|-----------------|--------------|------------------------|------------------|-------------------|------------|---|------------|
| | мг/г сухої маси | | | | | | на г сухої маси | на мг Хл. |
| Висадки | | | | | | | | |
| Світло | 7,38±0,05 | 2,50±0,02 | 9,88 | 2,65±0,02 | 2,95 | 0,27 | 1,33±0,009 | 0,135±0,01 |
| Тінь | 10,87±0,07 | 4,13±0,10 | 13,28 | 3,51±0,03 | 2,63 | 0,26 | 2,18±0,11 | 0,164±0,08 |
| Сіянци | | | | | | | | |
| Світло | 4,02±0,08 | 1,48±0,008 | 5,50 | 1,52±0,02 | 2,72 | 0,27 | 0,84±0,03 | 0,153±0,05 |
| Тінь | 8,93±0,06 | 3,63±0,004 | 12,56 | 3,33±0,07 | 2,45 | 0,26 | 1,57±0,10 | 0,125±0,07 |

(старіння листків, температурний шок, водний дефіцит, засолення ґрунтів), коли домінують процеси розкладання хлорофілу, хлорофілаза знову активується. При цьому переважають легкорозчинні форми ферменту, що можна пояснити деградацією нативних структур хлоропластів, послабленням зв'язку ферменту з мембранами [5, 7, 8, 11].

Вища активність хлорофілази в тіньових рослинах відповідає вищому вмісту хлорофілів, що свідчить про її участь в оновленні фонду фотосинтетичних пігментів (табл. 1), оскільки метаболізація більшого пулу пігментів потребує вищої концентрації ферменту. Залежність активності ферменту від величини хлорофільного пулу добре виявляється в разі перерахунку активності на один моль пігменту. Дані, отримані таким чином, свідчать про швидший обмін пігменту за умов підвищеної інтенсивності світла [34]. Відмінність даних, отриманих при вивченні пігментного складу листків висадок цукрового буряка порівняно з листками сіянців, пов'язана, очевидно, з наявністю значного фонду запасних речовин у коренеплоді, які суттєво впливають на донорно-акцепторні відношення, що виявляється, зокрема, в невеликій різниці накопичених пулів хлорофілів у листків, сформованих за умов низької та високої інтенсивності світла (табл. 1).

У табл. 2 представлені дані про вміст пігментів та активність хлорофілази в листках первоцвіту, що протягом 2 тижнів (до фази цвітіння) росли за високого та низького освітлення. Показано, що концентрація зелених пігментів у затінених листках первоцвіту перевищувала цей показник світлових рослин удвічі, а каротиноїдів — в 1,7 раза. Співвідношення пігментів (Хл*a/b*, Кар/Хл) збільшується в умовах високого освітлення, тобто динаміка вмісту пігментів відповідає закономірності, виявленій у досліді з більш світлолюбним цукровим буряком. Однак активність хлорофілази у листках тіньових рослин первоцвіту зростала несуттєво (лише на 18 %). Крім того, вона була невисокою як на світлі, так і в тіні.

Таблиця 2. Вміст пігментів, їх співвідношення та активність хлорофілази в листках первоцвіту за різних умов освітлення

| Варіант | Хл <i>a</i> | Хл. <i>b</i> | Σ <i>a+b</i> | Кароти- ноїди | Хл. <i>a/b</i> | Кар/ Хл | Активність хлорофілази, мг розкладеного хлорофілу <i>a</i> | |
|---------|-----------------|--------------|------------------------|------------------|-------------------|------------|---|-------------|
| | мг/г сухої маси | | | | | | на г сухої маси | на мг Хл. |
| Світло | 7,11±0,10 | 3,08±0,02 | 10,19 | 2,66±0,002 | 2,30 | 0,26 | 0,45±0,01 | 0,044±0,001 |
| Тінь | 13,78±0,08 | 6,67±0,08 | 20,44 | 4,71±0,01 | 2,06 | 0,23 | 0,55±0,02 | 0,027±0,008 |

У дослідах з тіньюлюбним копитняком (табл. 3) використовували листки весняної генерації (травень) рослин. Виявлено, що вміст пігментів і активність хлорофілази в обох варіантах досліду (світло — тінь) змінювалися невеликою мірою. Так, у тіні кількість зелених пігментів була вищою лише на 15—18 %, каротиноїдів — на 14 %. Тіньові і добре освітлені рослини мало відрізнялися за співвідношенням хлорофілів *a/b*. Однак незвичним є трохи вище співвідношення хлорофілів *a/b* в особин копитняка, що росли за зниженої щільності потоку фотонів. Згідно з літературними даними [14, 25] можна припустити, що адаптація весняної генерації копитняка до зниженої інтенсивності світла відбувається за рахунок збільшення не світлозбиральної антени, а кількості фотосистем. З іншого боку, відомо, що рослинам, пристосованим як до світла, так і тіні, притаманна тенденція до істотної зміни співвідношення Хл *a/b*, ніж розповсюдженим лише на освітлених чи затінених ділянках [24]. Співвідношення Кар/Хл було вищим за підвищеного рівня потоку фотонів, що пояснюється світлозахисною функцією каротиноїдів. Аналогічні дані щодо вмісту пігментів та їх співвідношення отримано в експериментах з іншими тіньювиривалими рослинами при їх культивуванні в умовах високої інтенсивності світла [1].

Активність хлорофілази в листках копитняка майже однакова як на світлі, так і в тіні, однак трохи вища у світлових рослин. На підставі цього можна припустити, що у копитняка в умовах світлового насичення суттєво прискорюються процеси обміну хлорофільного пулу, внаслідок чого підвищується активність хлорофілази — реалізується її гідролітична дія. Отже, копитняк зберігає генетично закріплені ознаки тіньювиривального виду. Загалом слід зауважити, що активність хлорофілази у копитняка та первоцвіту була в декілька разів (2,5—4,0) нижчою, ніж у цукрового буряка.

Раніше ми встановили, що в об'єктів з низькою активністю хлорофілази значно переважає структурнозв'язана фракція ферменту і його активність пригнічена [7].

Відомо принаймні кілька причин, що зумовлюють перетворення хлорофілових пігментів. Насамперед пул хлорофілу, як і більшість компонентів клітини, підтримується динамічно, тобто пігменти постійно розпадаються і синтезуються як у стаціонарному стані рослин, так і в процесі накопичення та осінньої дегра-

Таблиця 3. Вміст пігментів, їх співвідношення та активність хлорофілази в листках копитняка за різних умов освітлення

| Варіант | Хл <i>a</i> | Хл. <i>b</i> | Σ <i>a+b</i> | Кароти- ноїди | Хл. <i>a/b</i> | Кар/ Хл | Активність хлорофілази, мг розкладеного хлорофілу <i>a</i> | |
|---------|-----------------|--------------|------------------------|------------------|-------------------|------------|---|-------------|
| | мг/г сухої маси | | | | | | на г сухої маси | на мг Хл. |
| Світло | 7,11±0,20 | 2,71±0,10 | 9,82 | 2,05±0,01 | 2,62 | 0,21 | 0,73±0,007 | 0,074±0,009 |
| Тінь | 8,70±0,10 | 3,20±0,10 | 11,9 | 2,35±0,02 | 2,72 | 0,19 | 0,65±0,01 | 0,055±0,006 |

дації хлорофілів [20]. З іншого боку, незважаючи на розвинуті механізми захисту від фотоінгібування, інактивацію ФСII *in vivo* відзначено при всіх світлових режимах — від лімітуючого до насичуючого [12, 27]. Відомо, що реакційний центр ФСII у середньому оновлюється після 10^6 — 10^7 циклів функціонування [28], інактивація ФСII залежить від розміру антени і прискорюється в разі її зростання [29]. Функціонування так званого хлорофільного циклу – системи реакцій взаємоперетворення хлорофілів (Хл*a* ↔ Хл*b*) — суттєво підвищує динаміку змін розміру світлозбиральної антени, характерним проявом якої є варіація співвідношення Хл*a/b* [17, 31].

У разі різноманітних стресів, зокрема біотичних, імовірність пошкодження фотосинтетичного апарату зростає внаслідок утворення вільних молекул хлорофілу, що потенційно небезпечно через його здатність до генерації активних форм кисню [15]. Захист від цих негативних процесів потребує швидкої деградації вивільнених молекул пігменту [18]. Первинною стадією процесів деградації хлорофілу є його гідроліз до хлорофіліду, тобто реакція, швидкість якої контролюється активністю хлорофілази.

У процесі адаптації рослин до умов освітлення відносно значення різних механізмів постійно змінюється залежно як від умов оточення, так і стадії розвитку. Домінування того чи іншого регуляторного механізму залежить також від екологічного типу рослинного організму, передусім генетично закріпленого ставлення до світлового фактора, який модулюється іншими чинниками. Наприклад, тіньюлюбні рослини, що повільно наростають, не потребують дуже динамічної зміни перетину поглинання фотосистем (площі, яка корелює із розміром світлозбиральної антени) і, відповідно, активного метаболізму пігментів. Аналогічні аргументи можна навести для рослин, що вегетують на відкритих місцях за умов нестачі вологи і мінеральних речовин, листки яких часто мають значне опушення або вкриті воскоподібними речовинами, котрі відбивають/розсіюють світло, і також повільно наростають.

Для більшості рослин за умов варіювання світлового чинника для стабільного енергозабезпечення клітини і запобігання фотоінгібуванню фотосинтезу, окрім швидкої дисипації надлишку енергії, потрібно ефективно змінювати перетин поглинання фотосистем. Еволюційне становлення хлорофільного циклу в світлозбиральній антені еукаріот, утвореній, на відміну від пігментної систе-

ми ціанобактеріального типу, виключно циклічними тетрапірольними сполуками, суттєво посилило роль хлорофілази, надавши їй виразну регуляторну функцію в процесі варіювання перетину поглинання фотосистем. Одним із параметрів, що визначили селекційні переваги хлорофілвмісної світлозбиральної антени, стала регуляторна гнучкість поглинання (захоплення) електромагнітного випромінювання [33]. У мінливих умовах світлового оточення найдієвішим і безпечним механізмом регуляції перерізу поглинання (розміру антен) фотосистем є зміна вмісту та співвідношення тетрапірольних пігментів. Функціонування хлорофільного циклу в цьому разі надає додаткової гнучкості процесу регуляції захоплення сонячного випромінювання.

Таким чином, порівняльне вивчення активності хлорофілази у рослин, різних за світло- і тіньовитривалістю, засвідчило, що хлорофілаза відіграє різну відносну роль в адаптивних процесах залежно від виду рослин. Висока активність хлорофілази у світлолюбних рослин, зокрема молодих листках цукрового буряка, свідчить про активну участь ферменту в метаболізмі хлорофілу, що підтримує великі перерізи поглинання фотосистем і забезпечує адаптацію до різних світлових режимів. У тіньлюбного копитняка, а також ранньовеgetуючого первоцвіту активність хлорофілази майже постійно є низькою, що свідчить про менші швидкість перетворення зелених пігментів і відносну роль хлорофілази в адаптації цих рослин до умов освітлення.

1. Дымова О.В., Головка Т.К. Адаптация к свету фотосинтетического аппарата теневыносливых растений (на примере *Ajuga reptans*) // Физиол. раст. — 1998. — **45**, № 4. — С. 521—528.
2. Ладыгин В.Г. Биосинтез каротиноидов в хлоропластах водорослей и высших растений // Физиол. раст. — 2000. — **47**, № 6. — С. 904—923.
3. Методы биохимического анализа растений. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. — 192 с.
4. Попова И.А., Маслова Т.Г., Попова Т.Ф. и др. Особенности фотосинтетического аппарата крапивы двудомной, произрастающей в различных световых условиях // Физиол. раст. — 1982. — **29**, № 6. — С. 1102—1108.
5. Пишбытко Н.Л., Колотуха Л.М., Жаворонкова Н.Б., Калашикова Л.Ф. Состояние фонда хлорофилловых пигментов в проростках ячменя разного возраста в условиях теплового шока и водного дефицита // Физиол. раст. — 2000. — **51**, № 1. — С. 20—26.
6. Судина Е.Г., Лозовая Г.И., Довбыш Е.Ф. и др. К вопросу о локализации хлорофиллазы в хлоропласте // Физиол. и биохим. культ. раст. 1973. — **5**, № 5. — С. 154—158.
7. Судьїна О.Г., Голод М.Г., Довбыш К.П., Байдулова-Бабко Т.Ю. Динаміка вмісту пігментів та хлорофілазної активності різних білкових фракцій в онтогенезі листка // Укр. ботан. журн. — 1976. — **33**, № 2. — С. 132—136.
8. Судьїна О.Г., Довбыш К.П., Голод М.Г., Фомішина Р.М. До питання про стан хлорофілази та її мінливість // Укр. ботан. журн. — 1975. — **32**, № 3. — С. 330—334.
9. Судьїна О.Г., Довбыш К.П., Фомішина Р.М., Донцова І.Г. Мембранна регуляція хлорофілазної активності в листі тютюну // Укр. ботан. журн. — 1988. — **45**, № 2. — С. 48—51.
10. Топчій Н.М., Сиваш О.О., Фомішина Р.М. Вплив світла різної інтенсивності та спектрального складу на пігментний апарат і функціональні характеристики хлоропластів гороху (*Pisum sativum* L.) // Укр. ботан. журн. — 2004. — **61**, № 5. — С. 91—98.
11. Фомішина Р.М. Вплив засолення на пігментний апарат цукрового буряку // Укр. ботан. журн. — 1978. — **35**, № 6. — С. 652—656.

12. Baroli I., Melis A. Photoinhibition and repair in *Dunaliella salina* acclimated to different growth irradiances // *Planta*. — 1996. — **198**, N 3. — P. 640—646.
13. Ellenberg H. Zeigerwerste der Gefasspflanze Mitteleuropes. — Göttingen: Golze, 1974. — 97 S.
14. Falkowsky P.G., Qwens T.G., Ley A.C., Mauzerall D. Effect of growth irradiance levels on the ratio of reaction centres in two species of marine phytoplankton // *Plant Physiology*. — 1981. — **68**, N 4. — P. 969—973.
15. Foyer C.H., Lelandais M., Kunert K.J. Photo-oxidative stress in plants // *Physiol.Plant.* — 1994. — **92**, N 2. — P. 696—717.
16. Horton P., Ruban A.V., Walters R.G. Regulation of light harvesting in green plants // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* — 1996. — **47**. — P. 655—84.
17. Ito H., Tanaka A. Determination of the activity of chlorophyll *b* to chlorophyll *a* conversion during greening of etiolated cucumber cotyledons by using pyrochlorophyll *b* // *Plant Physiol. Biochem.* — 1996. — **34**, N 1. — P. 35—40.
18. Kariola T., Brader G., Li J., Palva E.T. Chlorophyllase 1, damage control enzyme, affects the balance between defense pathways in plants // *The Plant Cell*. — 2005. — **17**, N 2. — P. 282—294.
19. Lichthenthaler H.K., Kuhn G., Prenzel U. et al. Adaptation of chloroplasts — ultrastructure and of chlorophyll-protein levels to high-light and low-light growth conditions // *Z. Naturforsch.* — 1982. — **37**, N 3. — P. 464—475.
20. Matile P., Hortensteiner S. Chlorophyll degradation // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* — 1999. — **50**. — P. 67—95.
21. Melis A. Dynamics of photosynthetic membrane composition and function // *Biochim. Biophys. Acta*. — 1991. — **1058**, N 1. — P. 87—106.
22. Minquez-Mosquera M.I., Gollardo-Guerrero L. Role of chlorophyllase in chlorophyll metabolism in olives cv. Gordal // *Phytochemistry*. — 1996. — **41**, № 3. — P. 691—697.
23. Murchie E.H., Horton P. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference // *Plant Cell Environ.* — 1997. — **20**, N 2. — P. 438—448.
24. Murchie E., Horton P. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to the light environment are dependent on the differential expression of the responses to altered irradiance and spectral quality // *Plant Cell Environ.* — 1998. — **21**, N 1. — P. 139—148.
25. Neale P.J., Melis A. Algal photosynthetic membrane complexes and the photosynthesis-irradiance curve: a comparison of light-adaptation responses in *Chlamydomonas reinhardtii* (Chlorophyta) // *J. Phycol.* — 1986. — **22**, N 3. — P. 531—538.
26. Niyogi K. Photoprotection revised: genetic and molecular approaches // *Annu Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* — 1999. — **150**. — P. 333—359.
27. Park Y.-I., Chow W.S., Anderson J. Light activation of functional photosystem II in leaves of pea grown in moderate light depends on photon exposure // *Planta*. — 1995. — **196**, N 2. — P. 401—411.
28. Park Y.-I., Chow W.S., Anderson J. Light activation of functional photosystem II and D1-proteinsynthesis in vivo are independent of the modulation of the photosynthetic apparatus by growth irradiance // *Planta*. — 1996. — **198**, N 2. — P. 300—309.
29. Park Y.-I., Chow W.S., Anderson J. Antenna Size Dependency of photoinactivation of Photosystem II in Light-Acclimated Pea Leaves // *Plant Physiol.* — 1997. — **115**, N 1. — P. 151—157.
30. Roca M., Minquez-Mosquera M.I. Involvement of chlorophyllase chlorophyll metabolism in olive varieties with high and low chlorophyll content // *Physiol. Plantarum*. — 2003. — **117**, N 2. — P. 459—466.
31. Rudiger W. Biosynthesis of chlorophyll *b* and the chlorophyll cycle // *Photosynthesis Research*. — 2002. — **74**, N 2. — P. 187—193.
32. Siefertmann-Harms D. The light-harvesting and protective functions of carotenoids in photosynthetic membranes // *Physiol. Plantarum*. — 1987. — **69**, N 3. — P. 561—568.
33. Syvash O.O., Zolotar'ova O.K. Changing of Sun luminosity in time and evolution of photosynthetic pigment composition // *Ukr. Botan. Journ.* — 2002. — **59**, N 6. — P. 655—665.

34. Vavilin D., Vermaas W. Continuous chlorophyll degradation accompanied by chlorophyllide and phytol reutilization for chlorophyll synthesis in *Synechocystis* sp. PCC 6803 // *Biochimica et Biophysica Acta*. — 2007. — 1767. — P. 920—929.

Рекомендує до друку
М.М. Мусієнко

Надійшла 13.02.2008

Р.Н. Фомишина, А.А. Сиваш, Т.О. Захарова, Е.К. Золотарева

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

РОЛЬ ХЛОРОФИЛЛАЗЫ В АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К УСЛОВИЯМ ОСВЕЩЕННОСТИ

Изучали активность хлорофиллазы, содержание пигментов и их соотношение у растений, которые отличаются отношением к свету. Объектами исследования были светлюбивая сахарная свекла (*Beta vulgaris* L.), ранневегетирующий первоцвет (*Primula veris* L.) и тенелюбивый копытень (*Asarum europaeum* L.), которые выращивали в условиях высокой и низкой интенсивности света. Показано значительное повышение активности хлорофиллазы в листьях сахарной свеклы, выращенной в тени, которое коррелировало с увеличением содержания хлорофилла в условиях низкой интенсивности света. У копытня и первоцвета такая закономерность выражена существенно слабее: активность хлорофиллазы у них в 2,5—4 раза ниже, чем у сахарной свеклы. Высокая активность хлорофиллазы у светлюбивых растений, в частности в молодых листьях сахарной свеклы, свидетельствует об активном метаболизме хлорофилла и участии фермента в адаптации к различным световым режимам. У копытня и первоцвета активность фермента ниже и слабо зависит от интенсивности действующего света, что свидетельствует о более медленном обороте зеленых пигментов и меньшей относительной роли хлорофиллазы в обеспечении адаптации к различным световым режимам.

К л ю ч е в ы е с л о в а: пигменты, хлорофиллаза, светлюбивые и тенелюбивые растения, сахарная свекла, первоцвет, копытень.

R.N. Fomishyna, O.O. Syvash, T.O. Zakharova, O.K. Zolotar'ova

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences, Kyiv

THE ROLE OF CHLOROPHYLLASE IN ADAPTATION OF PLANTS TO LIGHT REGIMES

Chlorophyllase activity, pigments content and pigment ratio in three plant species of different ecological groups were studied. The studied taxa were light-requiring sugar beet (*Beta vulgaris* L.), shade-enduring cowslip (*Primula veris* L.), and shade-requiring hazelwort (*Asarum europaeum* L.). Plants were grown at high or low light intensities. Chlorophyllase activity was significantly higher in sugar beet leaves. Variations of light intensities weakly influenced on the enzyme activity and pigment content in leaves of cowslip and hazelwort. Chlorophyllase activity in leaves of these plants was 2.5—4 times below than in the leaves of sugar beet.

A high level of chlorophyllase activity in the light-requiring sugar beet plants indicated more active chlorophyll metabolism and the enzyme participation in adaptation of plants to different light regimes. Low enzyme activity and its weak dependence on the light intensity during plant growing allow us to conclude that chlorophyllase plays a minor role in catabolism of green pigments in these plant species.

K e y w o r d s: pigments, chlorophyllase, light and shade plant, sugar beet, cowslip, hazelwort.