

Рис. 2. Зависимости минимальной ширины области возбуждения вдоль оси самолокализации $f_{x \min}$ и соответствующего этому же моменту времени значения ширины вдоль перпендикулярного направления $f_y(\tau_{\min})$ от параметра нелинейности α

Заключение

Таким образом, в работе исследована конкуренция процессов самолокализации и делокализации нелинейных колебаний двумерной решетки в двух взаимно перпендикулярных направлениях на частоте, близкой к седловой точке дисперсионной поверхности. Найдены точные аналитические решения двух связанных

нелинейных дифференциальных уравнений для ширины области возбуждения по двум осям. Результаты аналитических расчетов подтверждаются и дополняются данными численного моделирования. В частности, получены формулы для минимальной ширины и времени самокомпрессии.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 96-02-18592) и Конкурсного центра фундаментального естествознания (грант 95-0-2.2-76).

Литература

1. Афраймович В. С., Некоркин В. И., Осипов Г. В., Шалфеев В. Д. Устойчивость структуры и хаос в нелинейных сетях синхронизации. Горький, 1989.
2. Pouget J., Remoissenet M., Tamga J.M. // Phys. Rev. 1993. **B47**, № 22. P. 14866.
3. Rainer Scharf, Bishop A.R. // Phys. Rev. 1991. **A43**, № 12. P. 6535.
4. Ведерко А. В., Дубровская О. Б., Марченко В. Ф., Сухоруков А. П. // Вестн. Моск. ун-та. Физ. Астрон. 1992. № 3. С. 4 (Moscow University Phys. Bull. 1992. № 3. P. 5).
5. Сухоруков А. П., Чурилова А. В. // Изв. РАН, сер. физ. 1996. **60**, № 12. С. 80.
6. Виноградова М. Б., Руденко О. В., Сухоруков А. П. Теория волн. М., 1990.
7. Градштейн И. С., Рыжик И. М. Таблицы интегралов, сумм, рядов и произведений. М., 1971.

Поступила в редакцию
09.12.96

ОПТИКА И СПЕКТРОСКОПИЯ

УДК 577.346

ПРИРОДА НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОГО ПИКА ТЕРМОГРАММ ЗАМЕДЛЕННОЙ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ЛИСТЬЕВ

А. В. Гуцин, А. К. Кукушкин

(кафедра биофизики)

Исследована связь между термограммами замедленной флуоресценции (ЗФ) и кривыми термолюминесценции (ТЛ) листьев высших растений. Показано, что низкотемпературный пик полосы А кривой ТЛ и первый пик термограмм ЗФ имеют одну природу.

Для исследования температурной зависимости активности фотосинтетического аппарата наряду с изучением термолюминесценции часто используют так называемый метод термограмм, основанный на регистрации флуоресценции (быстрой, замедленной) при непрерывном нагревании образца после предварительного охлаждения. Изучению термограмм быстрой флу-

оресценции и термолюминесценции (ТЛ) посвящено большое количество работ [1–3] и обзоров [4, 5]. Термограммы замедленной флуоресценции (ЗФ) исследованы намного меньше, а максимумы на термограммах ЗФ объясняются только на качественном уровне [6]. Поэтому нашей задачей было изучение низкотемпературного пика термограмм ЗФ с использованием данных по ЗФ и ТЛ.

Метод термограмм ЗФ является чувствительным инструментом для изучения структурно-функциональной целостности фотосинтетического аппарата и имеет большое прикладное значение. Например, по положению пиков можно судить о морозо- и засухоустойчивости растения [6]. Кроме того, метод ЗФ обладает преимуществом перед методами, основанными на регистрации быстрой флуоресценции. Он не содержит никаких ограничений на спектральный состав возбуждающего света, так как облучение образца и регистрация свечения разделены во времени. Эта особенность является преимуществом метода ЗФ при исследовании регуляции работы фотосинтетического аппарата растений, так как изучение влияния спектрального состава возбуждающего света на флуоресцентные характеристики листа дает дополнительную информацию о процессах, протекающих в фотосинтетических мембранах.

Целью данной работы является выяснение природы низкотемпературного пика термограмм ЗФ на основании корреляций между термограммами ЗФ миллисекундного диапазона и кривыми ТЛ у листьев высших растений. Результаты этой работы могут быть полезны для объяснения ЗФ, полученной в различных условиях, а также для развития прикладных аспектов этого метода.

Методика

В качестве объектов исследования использовали листья комнатного растения *Tradescantia fluminensis*. Измерение индукции ЗФ проводили с помощью собранной нами установки, в которой применено электронное стробирование ФЭУ [7]. Запись термограмм ЗФ проводили при непрерывном нагревании образца от -40 до 75°C после предварительного охлаждения и темновой адаптации в течение 10 мин. Скорости нагрева в областях температур $-40 \div 10^\circ\text{C}$ и $10 \div 75^\circ\text{C}$ были равны 11 и 7 град/мин соответственно. Используя фосфороскоп, образец облучали возбуждающим светом в течение 1,8 мс. Через 3,9 мс в течение 1,8 мс регистрировали свечение.

Запись кривых ТЛ проводили на установке, подробно описанной в работе [8]. Для создания стандартных условий образцы предварительно освещали в течение 1 мин и адаптировали к темноте при 24°C . Затем облучали в течение 2 мин при -30°C и охлаждали до -80°C . Кривую ТЛ регистрировали, нагревая образец со скоростью 19 град/мин.

В опытах ингибитор фотосинтеза — диурон — вводили в жилку листа при помощи шприца сразу же после отделения от стебля. Концентрация используемого раствора была равна 10^{-4} М.

Результаты и обсуждение

Для объяснения особенностей термограмм ЗФ мы использовали результаты наших экспериментов по ТЛ. Как уже указывалось, ТЛ посвящено большое количество работ, это явление хорошо исследовано [5].

Поэтому на основе полученных корреляций между ТЛ и термограммами ЗФ мы смогли объяснить природу низкотемпературного пика термограмм ЗФ.

Для выявления таких корреляций использовали ингибитор фотосинтеза — диурон, который, как было показано в ранее проведенных работах, блокирует перенос электрона от Q_A на Q_B [9] и переход $S_3 \rightarrow S_4$ кислородвыделяющего комплекса (КВК) [3].

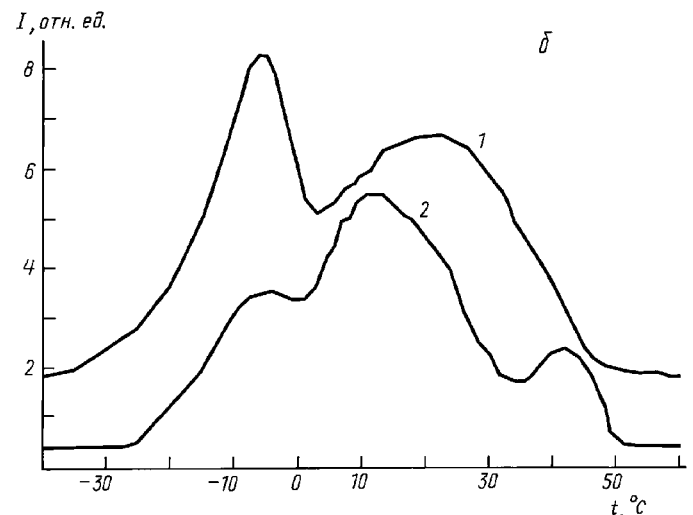
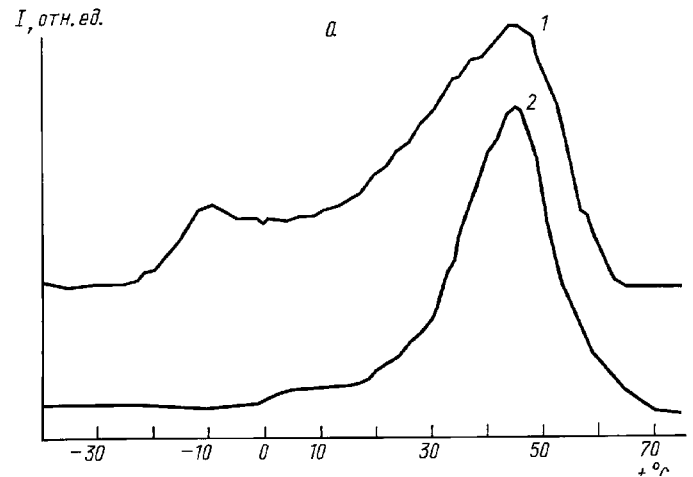


Рис. Термограммы замедленной флуоресценции (а) и кривые термолюминесценции (б) листьев традесканции: 1 — контроль, 2 — в присутствии диурона (10^{-4} М)

Результаты типичных экспериментов представлены на рисунке. Термограммы ЗФ необработанных образцов (рисунок а, кривая 1) имеют вид двувёршинных кривых. Первый пик обычно находится в области температур $-10 \div 0^\circ\text{C}$, а второй в области $43 \div 50^\circ\text{C}$. После обработки образца раствором диурона (10^{-4} М) первый пик на термограмме ЗФ полностью исчезает, а высота второго увеличивается на 10–15% (рисунок а, кривая 2). На кривых ТЛ контрольных образцов (рисунок б, кривая 1) можно выделить две полосы (А и В в терминологии [10]). Первая полоса высвечивается при $-30 \div 0^\circ\text{C}$, а вторая при $5 \div 45^\circ\text{C}$. Обработка образца раствором диурона (10^{-4} М) приводит к сужению по-

лосы A , уменьшению ее светосуммы, появлению пика D около 10°C и пика C около 40°C (рисунок, кривая 2).

Как было показано в работе [11], полоса A на кривой ТЛ состоит из двух пиков с разными температурами максимумов, которые находятся в областях $-20 \div 10^\circ\text{C}$ и $-10 \div 0^\circ\text{C}$. Более низкотемпературной компоненте соответствует рекомбинация зарядов $S_4-Q_A^-$, а другой $S_3-Q_A^-$. Диурон, в присутствии которого происходит накопление состояния S_3 из-за блокировки перехода $S_3 \rightarrow S_4$, по всей вероятности, подавляет низкотемпературную компоненту полосы A (рекомбинация зарядов $S_4 \rightarrow Q_A^-$). Исходя из этого, мы предполагаем, что низкотемпературный пик термограмм ЗФ, который также исчезает в присутствии диурона, является следствием рекомбинации зарядов между теми же переносчиками ($S_4 \rightarrow Q_A^-$).

У контрольных образцов появление низкотемпературного пика термограмм ЗФ связано с увеличением притока электронов к реакционному центру (РЦ) от системы донирования и активацией прямых реакций переноса, которое в свою очередь приводит к росту числа реакций обратного переноса. Происходит это, по-видимому, из-за того, что именно в области пика A начинает функционировать КВК. Подтверждением тому могут служить результаты работы [12], в которой было показано, что при понижении температуры до -10°C блокируется переход $S_4 \rightarrow S_0$, до -20°C — переход $S_3 \rightarrow S_4$ и далее — $S_2 \rightarrow S_3$ и $S_1 \rightarrow S_2$. Таким образом, при температурах ниже -10°C один или несколько переходов в КВК закрыты (а значит, нет притока электронов от системы донирования к РЦ), при более высоких температурах все переходы открыты и КВК начинает функционировать. Поэтому скорость притока электронов к РЦ от системы донирования резко возрастает именно в этой области температур. Это приводит к росту прямых реакций переноса и, следовательно, к возрастанию рекомбинации зарядов. В результате увеличивается выход ЗФ.

Описанные выше результаты говорят в пользу того, что ЗФ при низких температурах обусловлена рекомбинацией зарядов $S_4-Q_A^-$. Высокотемпературный пик термограмм ЗФ (см. рисунок), как мы предполагаем, появляется вследствие разрушения структурно-функциональной целостности фотосинтетического аппарата. Например, как указывает автор [13], это может быть обусловлено окислительными реакциями продуктов деструкции мембран хлоропластов при замораживании. Увеличение высокотемпературного пика в присутствии диурона можно объяснить, например, тем, что ингибитор усиливает деструкцию мембран как на акцепторной, так и на донорной сторонах ФС2. Скорее

всего процессы разрушения, обусловленные высокой температурой, в первую очередь идут в системе донирования. Известно, например, что в области $35 - 40^\circ\text{C}$ происходит потеря иона хлора КВК [14], стабилизирующего процессы разложения воды.

Таким образом, сравнение кривых ЗФ и ТЛ в совокупности с уже известными литературными данными позволило расширить наши представления об этих явлениях. Мы установили, что максимумы ЗФ на термограммах при разных температурах имеют разную природу. При низких температурах ЗФ вызывается рекомбинацией $S_4-Q_A^-$, при высоких — необратимыми изменениями структуры фотосинтетического аппарата. Низкотемпературная компонента полосы A высвечивается в миллисекундном диапазоне (из-за рекомбинации зарядов $S_4-Q_A^-$), а высокотемпературная компонента полосы A ($S_3-Q_A^-$), а также полосы B , D и C , не имеющие аналогов на термограммах ЗФ, по-видимому, высвечиваются в децисекундной и секундной областях [5].

Авторы благодарят Ф. П. А. Екобену и С. А. Кузнецову за помощь в работе.

Работа поддержана грантом «Университеты России».

Литература

1. Кузнецова Е. А. // Дис. ... канд. физ.-мат. наук. М. (МГУ), 1996.
2. Джавриян Д. М. // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Минск (Институт ботаники), 1991.
3. Demeter S., Rozsa Zs., Vaas I. // Biochim. et Biophys. Acta. 1985. **809**. P. 369.
4. Рубин А. Б., Кононенко А. А., Пащенко В. В. и др. // Итоги науки и техники. Сер. Биофизика. М., 1987. Т. 22. С. 1.
5. Иноу Й., Сибата К. // Фотосинтез / Под ред. Говинджи. М., 1987. Т. 1. С. 680.
6. Григорьев Ю. С., Моргуи В. Н., Гехман А. В., Гольд В. М. // Физиология растений. 1986. **33**. С. 15.
7. Синявский А. В. // Приб. и техн. эксперимента. 1986. № 2. С. 172.
8. Pliquet F., Solncev M. K. Thermolumineszenz biologischer Objecte. Leipzig, 1978. S. 38.
9. Velthuis B. R., Amesz J. // Biochim. et Biophys. Acta. 1974. **333**. P. 85.
10. Ichikawa T., Inoue Y., Shibata K. // Ibid. 1975. **408**. P. 228.
11. Солнцев М. К., Грибова З. П., Караваев В. А. // Физиология растений. 1989. **36**. С. 681.
12. Inoue Y., Shibata K. // Proc. 4th Intern. Congr. on Photosynthesis. 1977. P. 211.
13. Солнцев М. К. // Биофизика. 1995. **40**, № 2. С. 1959.
14. Бухов Н. Г., Джибладзе Т. Г., Каранетян Н. В. // Физиология растений. 1987. **34**. С. 435.

Поступила в редакцию
20.01.97