POSTĘPY NAUK ROLNICZYCH
nr 3 (93) 1965

MARIA WARCHOŁOWA
Instytut Uprawy, Nawożenia i Gleboznawstwa — Puławy
Pracownia Fizjologii Żywienia Roślin

ROLA MAGNEZU W FOTOSYNTEZIE

Według obecnych poglądów rolę magnezu w fotosyntezie należy rozpatrywać z dwóch niezależnych punktów widzenia i dopiero na tej podstawie można wyciągnąć ogólne wnioski na temat jego znaczenia w tym procesie. Jeden z nich, ogólnie znany, dotyczy występowania tego pierwiastka jako elementu strukturalnego cząsteczki chlorofilu, drugi natomiast wiąże się z oddziaływaniem magnezu na fotosyntezę, niezależnie od jego obecności w zielonym barwniku. Te dwa punkty widzenia oczywiście nie wykluczają się nawzajem; współcześni badacze przyjmują bowiem zgodnie, że funkcje Mg^{++} w procesie asymilacji CO_2 nie ograniczają się tylko do jego udziału w powstawaniu chlorofilu, lecz wiele przemawia za tym, że oprócz tego spełnia on w fotosyntezie jeszcze inną rolę.

Ogólnie znanym objawem niedoboru magnezu jest występowanie chlorozy na liściach roślin. Zjawisko to należy tłumaczyć zahamowaniem syntezy chlorofilu, spowodowanym brakiem tego pierwiastka. Na zależność pomiędzy zaopatrzeniem roślin w magnez a zawartością zielonego barwnika w ich komórkach zwrócono uwagę już przed wielu laty. I tak Mamelli w 1915 r. wykazał na glonach oraz kilku gatunkach roślin wyższych, że ilość wyekstrahowanego z ich komórek chlorofilu jest wprost proporcjonalna do zawartości w nich magnezu.

Należałoby tutaj krótko wspomnieć, że wyjaśnienie budowy chlorofilu oraz znaczenia magnezu dla jego syntezy zawdzięczamy badaniom Willstättera i Stolla oraz Leona Marchlewskiego. Marchlewski pracował nad tym zagadnieniem przez szereg lat na przełomie XIX i XX w. i wiadomości na ten temat zebrał w obszernej monografii wydanej w 1908 r. Jako pierwszy zwrócił on uwagę na podobieństwo budowy chlorofilu i części barwnej hemoglobiny krwi czyli hemu. Ponadto wyodrębnił dwa rodzaje zielonego barwnika i dla jednej z nich zaproponował nazwę neochlorofilu a dla drugiej allochlorofilu. Zostały one następnie przez Willstättera i Stolla (1913) nazwane chlorofilami *a* i *b*. Ci ostatni wykazali również, że centralną pozycję w cząsteczce chlorofilu zajmuje magnez.

W późniejszych latach okazało się, że oprócz chlorofilu *a* i *b* istnieją

jeszcze inne jego odmiany, a mianowicie chlorofil *c*, mało jeszcze poznany, występujący w okrzemkach i brunatnicach, chlorofil *d* — w krasnorostach oraz tzw. bakteriochlorofil — w bakteriach purpurowych. Wprawdzie różnią się one od chlorofili *a* i *b* tylko niewielkimi szczegółami budowy, ale skutkiem tego pochłaniają światło o innych długościach fali. Jednakże wszystkie zawierają magnez w swojej cząsteczce.

Według najnowszych badań Aronoffa (1963), prowadzonych z zastosowaniem ^{28}Mg, magnez wbudowany w cząsteczkę chlorofilu nie ulega już wymianie w starszych liściach roślin. Natomiast w liściach młodych, jeszcze rosnących, może się on wymieniać z innymi jonami Mg^{++}. Autor określał radioaktywność chlorofili *a* i *b* z poszczególnych liści tytoniu, mierząc ilość impulsów, i stwierdził, że była ona największa w liściach najmłodszych, co wskazywało, że najintensywniej zachodziła w nich wymiana uprzednio wbudowanego magnezu na ^{28}Mg. W miarę starzenia się liścia liczba impulsów wyraźnie malała i w najstarszych wymiany tej nie udało się już wykryć (tabela 1). Ponadto z tabeli 1 wynika, że magnez chlorofilu *a* łatwiej ulega wymianie aniżeli magnez chlorofilu *b*.

Tabela 1

Wbudowanie ^{28}Mg do chlorofilu a i b w odciętych częściach nadziemnych tytoniu. Aronoff (1963)

Nr liścia *	Chlorofil	Imp./min./g chlorofilu
1	*a*	27 200
	b	0
2	*a*	20 5000
	b	5 800
3	*a*	1 910
	b	0
4	*a*	390
	b	0
5	*a*	0
	b	0
6	*a*	0
	b	0

* Liście numerowane kolejno; nr 1 oznacza liść najmłodszy.

Analizy roślin rosnących w różnych warunkach oświetlenia wykazały, że nieco inne jest rozmieszczenie magnezu w roślinach etiolowanych w porównaniu z rosnącymi przy pełnym świetle dziennym (Rissmann, 1930). Podczas gdy u roślin rosnących w ciemności gromadzi się on głównie w korzeniach i łodydze, to na świetle ulega szybkiemu przemieszczeniu się do liści i zostaje zużyty do syntezy chlorofilu. Według

Gilberta (1950), niedobór magnezu w środowisku odżywczym roślin pociąga za sobą zahamowanie syntezy zielonego barwnika, przy jednoczesnym nagromadzaniu się prekursorów chlorofilu, prawdopodobnie protoporfiryny.

Jak wiadomo, chlorofil zgromadzony jest w organellach komórkowych zwanych chloroplastami, a ściślej biorąc w jeszcze mniejszych utworach znajdujących się w chloroplastach, tzw. granach. Według Romanczuka (1958), odpowiednie zaopatrzenie roślin w magnez, oprócz dodatniego wpływu na syntezę chlorofilu, przedłuża także okres biologicznej aktywności chloroplastów. Potwierdzałyby to badania Stockinga i Onguna (1962), którzy oznaczając rozmieszczenie magnezu w komórce roślinnej znaleźli duże jego ilości w chloroplastach, a mianowicie u tytoniu 72%, a u fasoli — 48% ogólnej jego zawartości w liściach.

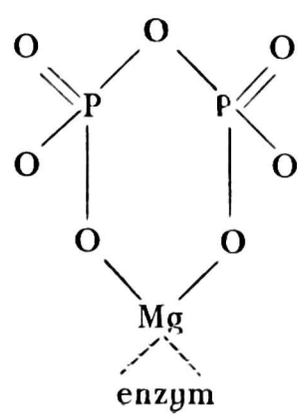
Z drugiej jednak strony znaleziono, że tylko niewielkie ilości magnezu, w stosunku do jego ogólnej zawartości w roślinie, wbudowane są w chlorofil. Według Poppa (1936) i Michaela (1941) stanowią one 20%, według Nealesa (1956) — 15—20%, natomiast według Jouisa (1960) — tylko 10% ogólnej ilości magnezu pobranego przez roślinę. Michael wykazał ponadto, że ten udział magnezu wbudowanego w chlorofil zwiększa się w warunkach jego niedoboru i może wówczas sięgać 30% ogólnej zawartości Mg w organizmie roślinnym. Można stąd wnioskować, że przy niedostatecznym zaopatrzeniu w ten składnik pokarmowy roślina zużywa procentowo większą jego ilość do budowy zielonego barwnika. Jednakże według Zimmermanna (1947), w roślinie musi istnieć pewien określony stosunek pomiędzy całkowitą zawartością Mg a jego ilością związaną w chlorofilu. Autor twierdzi, że ogólna zawartość magnezu powinna kilkakrotnie przewyższać jego ilość związaną w chlorofilu, co zapobiega rozpadowi zielonego barwnika.

Ponieważ chloroplasty zawierają stosunkowo dużo magnezu, natomiast tylko niewielkie jego ilości wbudowane są w chlorofil, wydawało się prawdopodobne przypuszczenie, że spełnia on jeszcze jakąś inną funkcję w procesie fotosyntezy. Zagadnieniu temu poświęcono stosunkowo wiele uwagi, ale początkowo poglądy autorów na temat mechanizmu działania Mg^{++} nie były zgodne. Warburg i Krippahl (1954) przypuszczali, że może on służyć jako przenosiciel tlenu powstającego w reakcji świetlnej. Kennedy (1940) zakładał, że przy braku magnezu ulega zahamowaniu reakcja ciemna fotosyntezy (tzw. reakcja Blackmana) czyli przyłączenie CO_2 do akceptora, które może zachodzić bez udziału światła. Stosował on światło przerywane w postaci krótkich błysków, przy czym obserwował, że w warunkach deficytu Mg intensywność fotosyntezy spadała o 16,5%, a jeżeli tę samą

ilość światła zastosował w formie jeszcze krótszych błysków, spadek natężenia fotosyntezy po wykluczeniu Mg wynosił 56,3%. Według tego autora, krótki okres ciemności przy niedoborze magnezu nie jest wystarczający dla przeprowadzenia reakcji Blackmana.

Wysunięto następnie przypuszczenie, że rola magnezu w fotosyntezie polega być może na aktywowaniu enzymów biorących udział w tym procesie. Jednakże Hill (1937) i Pirson (1951) opierając się na wynikach swoich doświadczeń sądzili, że nie ma podstaw do twierdzenia, aby jony Mg^{++} brały bezpośredni udział w aktywacji układów enzymatycznych fotosyntezy. Autorzy hodując glony *(Ankistrodesmus)* na pożywkach o różnych poziomach magnezu wykazali, że po wykluczeniu tego składnika asymilacja CO_2 ulegała zahamowaniu, jednakże po wprowadzeniu soli magnezu do takiej hodowli powrót intensywności fotosyntezy do normalnego poziomu wymagał dłuższego okresu czasu. Według Pirsona brak Mg^{++} oddziałuje tu tylko pośrednio, poprzez hamowanie syntezy związków niezbędnych dla budowy plastydów.

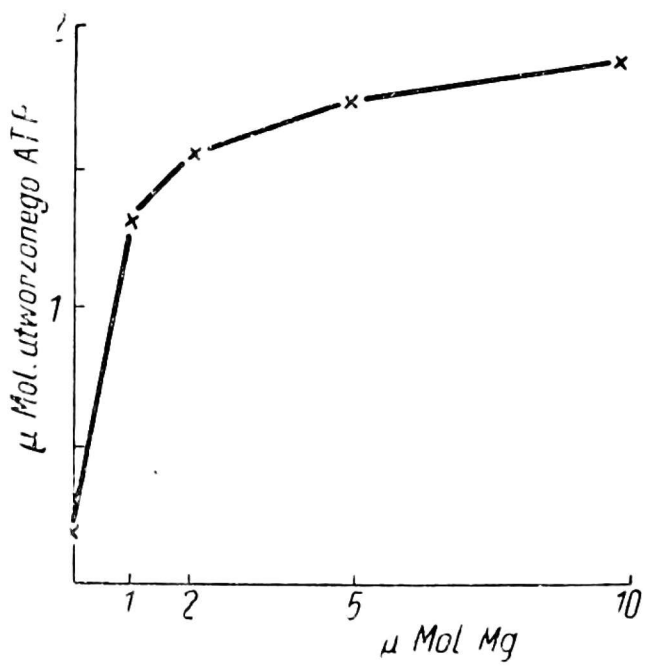
Do innych wniosków doszli natomiast Fleischer (1935) i Bukatsch (1942). W doświadczeniach prowadzonych na glonach *(Chlorella)* oraz na roślinach wyższych wykazali, że niedobór magnezu w środowisku odżywczym pociąga za sobą ograniczenie intensywności fotosyntezy wówczas, gdy zawartość chlorofilu pozostaje jeszcze, praktycznie biorąc, niezmieniona, a więc, że w takich warunkach fotosynteza wcześniej ulega zahamowaniu, aniżeli następuje redukcja ilości zielonego barwnika. Już Fleischer sugerował wówczas, że przyczyną tego zahamowania może być zakłócony przebieg fosforylacji. Założenie to znalazło potwierdzenie w późniejszych badaniach, gdy okazało się, że jon Mg^{++} stymuluje aktywność niektórych enzymów związanych z przenoszeniem wysokoenergetycznych reszt fosforylowych (McElroy i Nason 1954, Calvin 1954, Nason 1958). Według Calvina mechanizm aktywacji przez jon Mg^{++} polega na jego zdolności do tworzenia połączeń chelatowych pomiędzy ADP lub ATP i enzymem. Nason twierdzi, że pirofosforanowa struktura tych nukleotydów posiada zasadnicze znaczenie dla powstawania tego typu połączeń, przy czym ich budowę przestrzenną przedstawia według następującego schematu:



Nason (1958)

Mengel (1961) omawiając funkcje magnezu w roślinach przytacza wyniki badań, według których obecność magnezu jest wymagana dla powstawania akceptora CO_2 w procesie fotosyntezy, którym jest rybulozodwufosforan (RuDF). Jak wiadomo, odtwarzanie się RuDF zachodzi poprzez cały szereg reakcji w tzw. cyklu pentozowym, magnez natomiast odgrywa rolę aktywatora w ostatnim etapie tego cyklu, a mianowicie przy przenoszeniu jednej reszty fosforylowej z ATP na rybulozomonofosforan (RuMF), co prowadzi do powstania rybulozodwufosforanu.

Okazało się również, że nie tylko ta reakcja w procesie fotosyntezy aktywowana jest przez Mg^{++}. Wielu autorów podaje bowiem, że obecność tego jonu niezbędna jest także dla przebiegu fosforylacji świetlnej. Tutaj rola Mg^{++} polega na stymulacji wbudowywania fosforu nieorganicznego w cząsteczkę ADP z utworzeniem ATP kosztem energii świetlnej pochłoniętej przez chlorofil (Whatley i in., 1955; Avron i Jagendorf, 1959; Jagendorf i Avron, 1959; Mudd, 1959; Arnon, 1960; Kandler, 1960). W badaniach nad *Rhodopseudomonas spheroides* (Grosse, 1963) okazało się, że w miarę zwiększania stężenia Mg^{++} w środowisku zewnętrznym następował wzrost estryfikacji fosforu i powstawanie ATP (rys. 1).



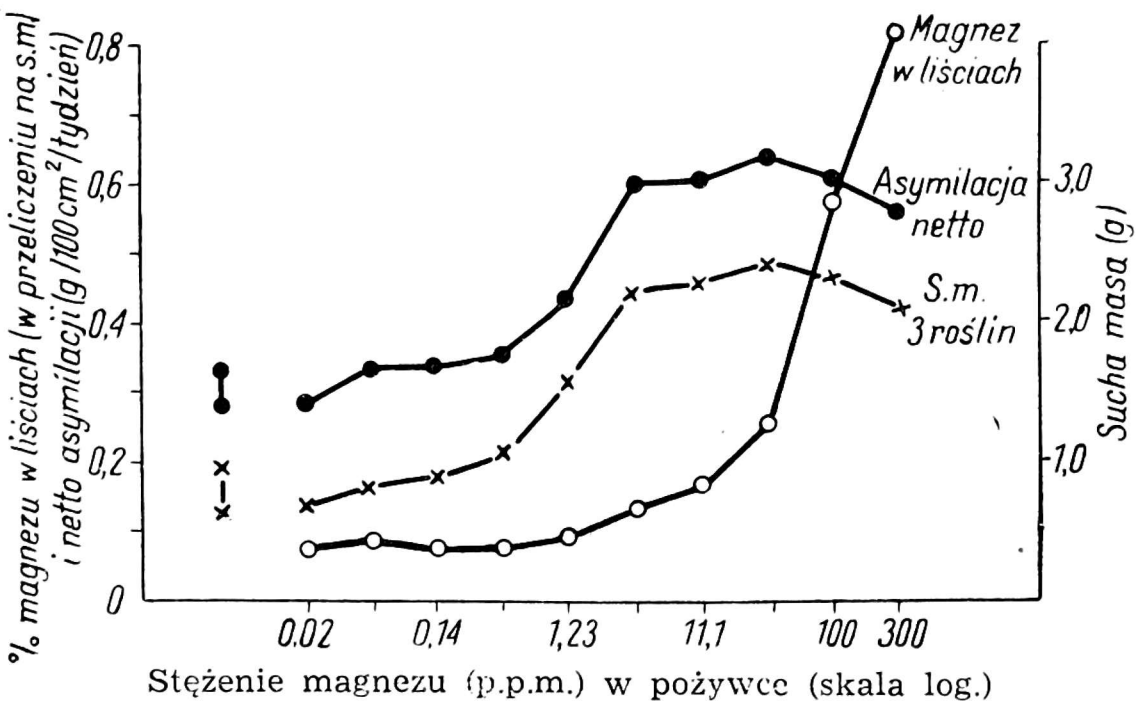
Rys. 1. Wpływ magnezu na powstawanie ATP w bezkomórkowych wyciągach *Rhodopseudomonas spheroides*. Grosse (1963)

Według Kandlera schemat tej reakcji wygląda następująco:

$$\text{P nieorg.} + \text{ADP} + \text{światło} \xrightarrow[\text{Mg}^{++}\ \text{FMN i in.}]{\text{chloroplasty}} \text{ATP}$$

Ciekawe badania nad wpływem magnezu na fosforylację świetlną prowadził Mudd (1959) na chloroplastach wyizolowanych z liści szpinaku. Badał on wpływ różnych stężeń Mg^{++} na ten proces przy różnych poziomach ADP, który to związek jest, jak wiadomo, akceptorem nieorganicznego fosforu w procesie fosforylacji świetlnej. Okazało się, że szybkość reakcji była największa, gdy stosunek Mg/ADP wynosił 2. Autor wyciągnął stąd wniosek, że nie tylko stężenie magnezu, ale i ilość obecnego ADP są odpowiedzialne za właściwy przebieg fosforylacji fotosyntetycznej, a więc, że zachodzi ona z optymalnym natężeniem tylko przy pewnym określonym stosunku magnezu do adenozynodwufosforanu. Ponadto wykazał on, że intensywność tego procesu wzrasta wraz ze stężeniem magnezu tylko do pewnego poziomu, powyżej którego dalsze zwiększanie zawartości Mg^{++} już nie wywiera wpływu.

Z oddziaływaniem magnezu na fotosyntezę wiąże się jego wpływ na plon roślin oraz na produkcję związków organicznych. I tak Neales (1955) badał na jęczmieniu zależność pomiędzy wysokością dawki tego składnika a produkcją masy roślinnej. Stwierdził, że wraz ze wzrostem poziomu Mg^{++} w środowisku odżywczym zwiększała się jego zawartość w roślinach, a jednocześnie następował wzrost asymilacji netto oraz suchej masy roślin (rys. 2).



Rys. 2. Wpływ magnezu na asymilację netto i plon suchej masy roślin jęczmienia. Neales (1955)

Nowotnówna (1937), Vladymirow i in. (1945), Szugar (1956) i wielu innych badaczy podają, że zawartość cukrów w burakach cukrowych zależy, między innymi, od ich zaopatrzenia w magnez. Według Szugara stosowanie nawożenia tym składnikiem w warunkach polowych po-

wodowało wzrost zawartości cukrów w ich korzeniach o 1,0—1,5%. Szugar (1956) oraz Werner (1959) stwierdzili ponadto obniżenie ilości skrobi w bulwach ziemniaka przy niedoborze magnezu.

Ogólnie biorąc, rola magnezu w fotosyntezie sprowadza się z jednej strony do jego udziału w budowie chlorofilu, z drugiej zaś spełnia on rolę aktywatora pewnych etapów tego procesu. W szeregu reakcji składających się na fotosyntezę znamy dotychczas dwie, których natężenie związane jest z obecnością magnezu. Należą do nich: fosforylacja świetlna, to znaczy wbudowanie na świetle nieorganicznego fosforu w wysokoenergetyczne związki z utworzeniem ATP, oraz ostatni etap cyklu pentozowego, a mianowicie przemiana rybulozomonofosforanu w rybulozodwufosforan, który jest akceptorem CO_2 w fotosyntezie, a równocześnie prekursorem kwasu fosforoglicerynowego (KFG).

Na podkreślenie zasługuje ponadto jeszcze inna, wielokrotnie obserwowana zależność pomiędzy zasobnością środowiska odżywczego w magnez a pobieraniem fosforu i jego przemieszczaniem w roślinach. Okazało się, że w warunkach deficytu Mg^{++} pobieranie fosforu ulega silnemu ograniczeniu oraz następuje zahamowanie jego translokacji, co prowadzi do pewnych nieprawidłowości w jego rozmieszczeniu w roślinie (Truog i in. 1947, Jacob 1958, Gärtel 1959). Biorąc pod uwagę niezmiernie doniosłą rolę fosforu w fotosyntezie (patrz: Mieczyńska — „Rola fosforu w fotosyntezie") należy przypuszczać, że i pod tym względem działanie magnezu, jakkolwiek tylko pośrednie, nie jest bez znaczenia dla tego procesu.

LITERATURA

1. Arnon D. J.: Handbuch der Pflanzenphysiologie V., I. s. 773—829; Springer Verlag, Berlin, 1960.
2. Aronoff S.: Plant Physiol., 38, s. 628—631; 1963.
3. Avron M., Jagendorf A. T.: J. Biol. Chem., 234, s. 967—972; 1959.
4. Bukatsch F.:Jb. wiss. Bot, 90, s. 293—334; 1942.
5. Calvin M.: Chelation and catalysis. The mechanism of enzyme action., s. 221—244; Symposium McCollum Pratt Inst., W. D. McElroy, B. Glass, Baltimore, John Hopkins Univ. Press., 1954.
6. Fleischer W.: J. Gen. Physiol., 18, s. 573—597; 1935.
7. Gärtel W.: Landw. Forsch., Sonderheft 13, s. 45—50; 1959.
8. Gilbert S. G.: Abstracts Am. Soc. Plant. Physiol., Sept. 1950.
9. Grosse W.: Flora (Jena) 153, s. 157—193; 1963.
10. Hille J. C. van: Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., C 40, s. 3—7; 1937.
11. Jacob A.: Magnesium the fifth major plant nutrient. Staples, London, 1958.
12. Jagendorf A. T., Avron M.: Arch. Biochem. Biophys., 80, s. 246—257; 1959.
13. Jouis E.: Bull. Engrais, 432, s. 152—153; 1960.
14. Kandler O.: Ann. Rev. Plant Physiol., 11, s. 37—54; 1960.
15. Kennedy S.: Amer. J. Bot., 27, s. 68—73; 1940.

16. Mamelli E.: Atti R. Acad. Lincei., 24, s. 755—760; 1915, cyt. wg Zimmermann M.: Soil Sci., 63, s. 1—12; 1947.
17. Marchlewski L.: Chemie des Chlorophylls. Braunschweig, 1908.
18. McElroy W. D., Nason A.: Ann. Rev. Plant Physiol., 5, s. 1—30; 1954.
19. Mengel K.: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Gustav Fischer Verlag, Jena, 1961.
20. Michael G.: Bodenkunde und Pflanzenern., 25, s. 65—120; 1941.
21. Mudd J. B.: Nature 183, s. 900—901; 1959.
22. Nason A.: Soil Sci., 85, s. 63—77; 1958.
23. Neales T. F.: Nature 175, s. 429—430; 1955.
24. Neales T. F.: Nature 177, s. 388—389; 1956.
25. Nowotnówna A. (Nowotny-Mieczyńska A.): Gaz. Cukrown. 81, s. 430—434; 1937.
26. Pirson A., Tichy C., Wilhelmi G.: Planta 40, s. 199—233; 1951.
27. Popp M.: Die Düngewirkung der Magnesia, Landw. Versuchstat. 124, s. 129—152; 1936.
28. Rissmann R.: Planta 9, s. 195—245; 1930.
29. Romanczuk P. S.: Fizjoł. Rast. 5, s. 400—408; 1958.
30. Szugar J. A.: Fizjoł. Rast. 3, s. 32—35; 1956.
31. Stocking C. R., Ongun A.: Amer. J. Bot. 49, s. 284—289; 1962.
32. Truog E., Goates R. J., Gerloff G. C., Berger K. C.: Soil Sci., 63, s. 19—25; 1947.
33. Vladimirov A. K.: Soil Sci., 60, s. 377—385; 1945.
34. Warburg O., Krippahl E.: Angew. Chemie, 66, s. 493—496; 1954.
35. Werner W.: Die Wirkung einer Magnesiumdüngung zu Kartoffeln. Kartoffelbau, X Jahrgang, 1959.
36. Whatley F. R., Allen M. B., Arnon D. I.: Biochem. Biophys. Acta, 16, s. 605—606; 1955.
37. Willstätter R., Stoll A.: Untersuchungen über das Chlorophyll. Springer Verlag, Berlin, 1913.
38. Zimmermann M.: Soil Sci., 63, s. 1—12; 1947.