

БИОФИЗИКА

Р. А. ГАСАНОВ, академик АН АзербССР М. Г. АБУТАЛЫБОВ

**СПЕКТР ДЕЙСТВИЯ ЭФФЕКТА ЭМЕРСОНА  
И ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ФОТОХИМИЧЕСКИХ ПИГМЕНТНЫХ СИСТЕМ  
ФОТОСИНТЕЗА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ В ИНДУКЦИОННОЙ ФАЗЕ**

Современные представления об участии в фотосинтезе нескольких самостоятельных фотохимических реакций, каждая из которых сенсибилизируется особой пигментной системой, базируются в основном на опытах Эмерсона с сотрудниками (<sup>1, 2</sup>) и на работах Блинкса, Френча и др. (<sup>3-5</sup>). Доказательства существования двух самостоятельных фотохимических пигментных систем были получены главным образом при спектральных исследованиях низших растений. Работы Литвина с сотрудниками (<sup>6-8</sup>) расширили наши представления о распространенности эффекта Эмерсона и Блинкса и указали на сходство фотохимических пигментных систем низших и высших растений. Более того, авторы указали на значительную сложность пигментной системы высших растений по сравнению с водорослями.

Сопоставление данных, полученных по спектрам действия фотосинтеза и эффекта Эмерсона, с результатами изучения нативных форм хлорофилла позволило ряду авторов полагать, что различные формы хлорофилла входят в различные пигментные системы и осуществляют специфические функции в процессе фотосинтеза (<sup>9-12</sup>). Согласно данным Красновского (<sup>13</sup>), в живой клетке существуют формы хлорофилла, различающиеся по степени агрегации и по фотохимической активности. Однако вопрос о природе и функции длинноволновых форм хлорофилла, поглощающих в области  $> 700 \text{ мкм}$ , пока еще остается невыясненным (<sup>14</sup>). Тем не менее следует отметить работы (<sup>15, 16</sup>), авторы которых указывают на роль длинноволнового света в выделении  $O_2$  фотосинтеза, а также работу (<sup>8</sup>), где показано, что в спектре действия эффекта Эмерсона в процессе зеленения обнаруживаются два длинноволновых максимума: 695—705 и 715—720 мкм.

В связи с этим, мы детально исследовали спектральную зависимость фотосинтеза в длинноволновой области. Измерения проводили на описанной ранее высокочувствительной установке для амперометрического определения скорости выделения  $O_2$ , сконструированной в нашей лаборатории и позволяющей исследовать (как в непрерывном режиме, так и по точкам) спектры действия фотосинтеза в области 400—800 мкм, регистрировать

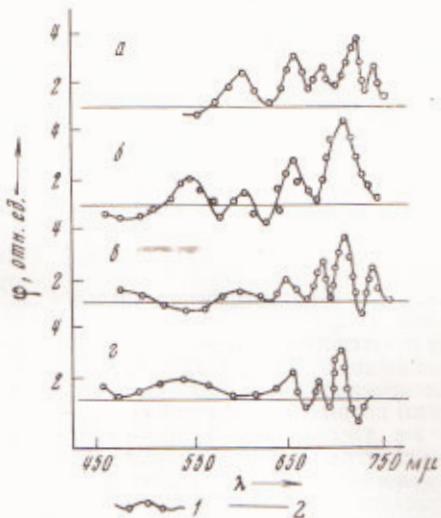


Рис. 1. Спектры действия эффекта Эмерсона при различном дополнительном освещении. 1 — квантовый выход при дополнительном освещении (а — 480; б — 670; в — 680 и г — 730 мкм); 2 — то же без дополнительного освещения

кинетику фотосинтеза при монохроматическом освещении низкой интенсивности, исследовать «хроматические переходы» и эффект Эмерсона и его спектры действия, изучать явления фотостимуляции дыхания с одновременной регистрацией спектров поглощения этих же объектов (17).

Измерения проводили на листьях элодеи и риса. Интенсивность монохроматического освещения во всех случаях подбиралась таким образом, чтобы получить одинаковый эффект.

Детальные исследования спектров действия эффекта Эмерсона показывают, что при некотором дополнительном освещении наряду с максимумами 650; 670; 680; 710—714 мкм появляется ясно выраженный максимум в области 730—735 мкм (рис. 1): он возникает при освещении в области поглощения каротиноидов и коротковолновой формы Хл  $a_{670}$  и отсутствует при освещении в области поглощения Хл  $a_{680}$  и Хл  $b$ .

Таким образом, в основе эффекта Эмерсона лежит взаимодействие различных пигментных фотохимических систем, которые включают каротиноиды, хлорофилл  $b$ , Хл  $a_{670}$ , Хл  $a_{680}$ , пигмент с максимумом 710—715 мкм, а также длинноволновый пигмент с максимумом 730—735 мкм.

Зависимость максимумов в спектре действия эффекта от длины волны дополнительного освещения свидетельствует о сложном характере взаимодействия пигментных систем фотосинтеза, не укладывающемся в рамки современных представлений о взаимодействии двух фотохимических систем фотосинтеза.

Величина постоянной времени установки 0,5—0,1 сек. позволила исследовать быстрые изменения скорости выделения кислорода при кратковременном освещении и при смене монохроматического освещения в индукционной фазе. Исследование при монохроматическом освещении подтвердили данные (9, 10)

Рис. 2. Кинетика выделения кислорода после кратковременного освещения листьев элодеи. А — «белый» свет низкой интенсивности (1 сек.); Б — монохроматический свет различной длины волн (1 — 650 мкм, 2 — 670 мкм, 1 сек.; 3 — 730 мкм, 4 сек.); В — спектр действия «темнового» выделения кислорода после монохроматического освещения  $\lambda > 700$  мкм. Светлые стрелки — включение света, темные — выключение. 1 деление самописца —  $2 \cdot 10^{-2}$  ма

о наличии двух типов индукционных кривых фотосинтеза листьев элодеи. Однако при кратковременном (1—4 сек.) освещении низкой интенсивности (меньше 100 эрг/см<sup>2</sup>·сек) отмечалось несколько типов кинетических кривых (рис. 2). Анализ кривой на рис. 2А, характеризующей изменения в выделении кислорода после 1 сек. освещения «белым» светом, показывает ее многокомпонентность. Наша попытка наблюдать изолированно компоненты, кратковременно возбуждая фотосинтез монохроматическим светом низкой интенсивности, привела к следующим результатам.

Кратковременное освещение  $\lambda < 670$  мкм (рис. 2Б) приводит к выбросу О<sub>2</sub> с последующим моментальным «затуханием». Под влиянием кратковременного освещения  $\lambda \geq 670$  мкм на кривой после выброса О<sub>2</sub> на спаде появляется четко выраженный горб. Под действием кратковременного освещения в дальней красной области обнаружено появление максимума на индукционной кривой после включения освещения, что, надо полагать, соответствует темновому выделению кислорода. Условия, при которых обнаруживается данный максимум, описаны нами ранее (18). Максимум в спектре действия этого эффекта лежит при 730—740 мкм.

Можно полагать, что наши данные говорят о существовании нескольких независимых процессов, связанных с выделением кислорода.

С целью выяснения закономерностей взаимодействия этих процессов мы исследовали «хроматические» переходы Блинкса. Смена монохроматического освещения, поглощаемого коротковолновой формой Хл а на монохроматическое освещение  $\lambda = 730 \text{ мкм}$  приводит к появлению минимума (рис. 3A) с последующим выходом на стационарный уровень. Темновой

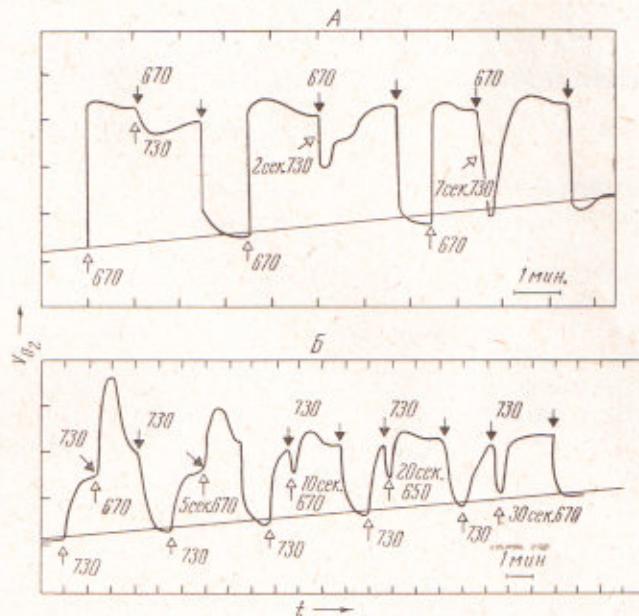


Рис. 3. Переходные процессы при смене длии волн действующего света и при изменении длительности темнового периода: *а* — 670 на 730 мкм; *б* — 730 на 670 мкм. Светлые стрелки — включение света; темные — выключение. Цифра у светлой стрелки — длительность темнового интервала

интервал в 1,5—2 сек. и более приводит к увеличению минимума; однако, как и ранее, наблюдается последующий выход на стационарный уровень. При изменении порядка переключения (рис. 3Б) на кривой возникает резкий максимум, интенсивность которого уменьшается с увеличением темнового интервала при смене освещения. При интервале 20 сек. максимум практически не появляется. Эти данные, на наш взгляд, характеризуют время жизни некоторого фоточувствительного комплекса, предшествующего выделению кислорода и образующегося под влиянием длинноволнового света, и указывают на определенную роль комплекса, образованного под влиянием длинноволнового света ( $\lambda = 730 \text{ мкм}$ ), в выделении кислорода.

Проведенные исследования, по-видимому, свидетельствуют о специфической функциональной активности длинноволновых форм пигмента, обнаруживаемых методами абсорбционной и люминесцентной спектроскопии в фотосинтезе, в частности в процессах, связанных с выделением кислорода.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова  
Академии наук АзербССР  
Баку

Поступило  
24 XII 1969

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> R. Emerson, C. M. Lewis, J. Gen. Physiol., 25, 579 (1942). <sup>2</sup> R. Emerson, E. Rabinowitch, Plant. Physiol., 35, 477 (1957). <sup>3</sup> L. R. Blinck, Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 46, 327 (1960). <sup>4</sup> К. С. Френч, Д. К. Фок, Механизм фотоп-

синтеза, Тр. V Международн. биохим. конгр., симп. 6, Изд. АН СССР, 1962, стр. 427.  
5 Е. В. Рабинович, там же. 6 Ф. Ф. Литвин, В кн. Биохимия и биофизика фотосинтеза, «Наука», 1965. 7 Ф. Ф. Литвин, Хэ И-тань, ДАН, 172, № 5, 1178 (1966). 8 Ф. Ф. Литвин, Хэ И-тань, Физиол. раст., 14, 2, 219 (1967). 9 С. S. French, J. S. Brown et al., Ann. Rep. of the Director Department of Plant Biology, Carnegie Inst., 1967—1968, p. 536. 10 W. A. Stamer, W. Z. Butler, Biochim. et biophys. acta, 153, 891 (1968). 11 Ф. Ф. Литвин, А. А. Красновский, ДАН, 117, № 1, 106 (1957). 12 Ф. Ф. Литвин, А. А. Красновский, ДАН, 120, № 4, 764 (1958). 13 А. А. Красновский, В кн. Механизм фотосинтеза, Изд. АН СССР, 1962. 14 Ф. Ф. Литвин, В. А. Синешеков, В кн. Молекулярная биофизика, «Наука», 1965. 15 P. Thibault, M. André, Guerin de Moutgaire et C. R., 267, 2140 (1968). 16 H. G. Lundegardh, Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 59, 293 (1968). 17 Р. А. Гасанов, Ф. Ф. Литвин, Матер. I Закавказской конференции по физиологии растений, 1967. 18 Р. А. Гасанов, Докл. АН АзербССР, 24, 12, 34 (1968).