

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Р. И. ФЛОРОВ

**О СВЯЗИ ВОЗНИКАЮЩЕЙ ЭНТРОПИИ В ЛИСТОВОЙ СИСТЕМЕ
РАСТЕНИЙ С ФОСФОРИЛИРУЮЩИМ И СВОБОДНЫМ
ОКИСЛЕНИЕМ**

(Представлено академиком А. И. Опариным 14 VIII 1969)

Вопрос об энергетической эффективности дыхания и сейчас привлекает большое внимание, хотя исследование его продолжается уже целое столетие. Как отмечает О. А. Семихатова⁽¹⁾, лишь в последние годы очерчивается принципиальная возможность количественной оценки энергетической эффективности дыхания клеток посредством включения меченых атомов неорганического фосфора P_{32} в молекулу АТФ.

В настоящей работе сделана попытка определить связь между энергетической эффективностью дыхания и энтропией, возникающей в листовой системе растений. Имея в виду, что существует по меньшей мере тесная пропорциональная зависимость между затратой ассимилятов в процессе дыхания в листовой системе и возникающей в ней энтропией^(2, 3), такая связь нам кажется вполне реальной.

Для решения этой задачи мы использовали накопленный экспериментальный материал различных авторов в отношении зависимости свободного окисления и фосфорилирующего окисления от температуры (^(1, 4-6) и др.) и влажности организма и среды, а также наши исследования относительно зависимости роста фитоценозов (лесные насаждения) от возникающей в их листовой системе энтропии.

Согласно данным Ю. Г. Молотковского и В. Ф. Альтергота, цитированным О. А. Семихатовой, высокая температура оказывает на дыхание такое же влияние, как и ДНФ. С другой стороны, вычисленный В. Ф. Альтерготом коэффициент синтетической продуктивности проростков оказался при 22° более высоким, чем при 38°.

В работах О. А. Семихатовой и Т. М. Бушуевой и И. Н. Андреевой и Е. П. Курковой, также цитированных О. А. Семихатовой, было показано, что при высокой температуре фосфорилирующее окисление митохондрий подавляется очень сильно, причем связывание неорганического фосфора снижается, вследствие чего отношение Р/О уменьшается. При значительном повышении температуры фосфорилирующее окисление полностью прекращается и продолжается только свободное окисление. Подобные результаты получили также О. А. Семихатова, Т. М. Бушуева и Г. Н. Никulina при нагревании изолированных митохондрий*.

Особенный интерес представляют опыты В. П. Скулачева⁽⁴⁾, который исследовал соотношение между свободным и фосфорилирующим окислением в мышцах и печени стриженных голубей, содержащихся в продолжение 1/2 часа при температуре -15° и при разнице температур организма и окружающего воздуха в 57°. При этом обнаружено сильное пониже-

* При первоначальном нагревании целых растений и последующем изолировании митохондрий фосфорилирующее окисление в опытах О. А. Семихатовой не подавлялось. Однако автором не указана температура после нагревания растений, продолжительность изолирования митохондрий и температура в это время, а также температура при определении коэффициента Р/О.

ние скорости фосфорилирования и отношения Р/О в скелетных мышцах и не замечено никакого изменения в печени. Как будет показано ниже, эти различия очень важны.

С. А. Нейфах и Е. П. Здродовский, цитированные В. П. Скулачевым⁽⁴⁾, показали, что при включении ДНФ в организме наступает быстрое повышение теплопродукции и температуры тела, продолжающееся несколько часов.

С другой стороны, как отмечают Б. А. Рубин и Е. М. Ладыгина⁽⁷⁾, с нарастанием водного дефицита тканей увеличивается рассеяние энергии, а количество свободной энергии, которая аккумулируется во внутренних процессах, уменьшается^(3, 6). Кроме того, на основе анализа экологических материалов нами установлено, что оптимальный рост лесных насаждений получается, когда температурная разница лист — воздух пренебрежимо мала, т. е. когда водоснабжение растений оптимально, транспирация происходит беспрепятственно.

Как видно из сделанного обзора, более высокая температура повышает свободное и уменьшает фосфорилирующее окисление, а также отношение Р/О. И, наоборот, повышение свободного окисления посредством включения в организм разобщающих ядов повышает теплопродукцию и температуру организма. С другой стороны, нарастание водного дефицита в тканях тоже повышает свободное окисление и уменьшает отношение Р/О.

Однако наибольший интерес представляет показанный в опытах В. П. Скулачева⁽⁴⁾ факт повышения свободного окисления и уменьшение отношения Р/О не при повышении температуры, а при ее понижении. Это парадоксальное на первый взгляд явление имеет с термодинамической точки зрения принципиальное значение. Согласно законам термодинамики стационарных необратимых процессов, рассеяние энергии происходит только при наличии градиентов в данной системе — температурных, влажностных и других. Очевидно, повышение свободного окисления и понижение отношения Р/О в скелетных мышцах голубей в опытах В. П. Скулачева обусловлено наличием температурной разницы между скелетными мышцами и воздушной средой в 57°*. Можно полагать, что и в опытах других авторов истинная причина повышения свободного окисления при повышении температуры заключается в наличии температурных градиентов между подопытным материалом и средой, но эти градиенты авторами не отмечены. С другой стороны, даже повышение свободного окисления при повышении водного дефицита в тканях необходимо связывать с наличием температурных градиентов между листом и воздухом, потому что с водным дефицитом в тканях температура листьев увеличивается на свету больше, чем температура тургорных листьев; а опыты в работах^(5, 6) проведены в оранжерейных условиях. Ясно, что при понижении влажности почвы в этих условиях днем температура листьев будет повышаться.

Как видно, все данные говорят о том, что свободное окисление связано с наличием теплообмена между организмом и средой. Биологическое значение теплообмена, однако, простирается до определенной температурной границы вверх, выше которой появляются патологические изменения в протоплазме — образование ядовитых веществ или коагуляция, и вниз — до прекращения вегетации растений по причине прекращения дыхания листьев.

Связь свободного окисления с температурными градиентами в случае гомойотермных организмов сама собой понятна⁽⁴⁾. Увеличение температурных градиентов при понижении температуры воздушной среды вызывает усиление свободного окисления, для компенсации затраты тепла и поддержания постоянной температуры организма. Это, как можно легко убедиться, невозможно получить на основе фосфорилирующего окисления, потому что в этом процессе рассеяние энергии меньше.

* Отсутствие понижения Р/О в печени объясняется, вероятно, отсутствием температурного градиента во внутренних областях организма голубя.

В случае растений повышение свободного окисления при нарастании водного дефицита в тканях днем на свету является следствием повышения температуры листьев по сравнению с температурой воздуха.

На основе этих связей и имея в виду, что возникающая в листовой системе энтропия выражает величину дыхания, представляется возможным свободное окисление определить следующим образом:

$$T\sigma_{\text{св}} = P\Delta T / T, \quad (1)$$

где $T\sigma_{\text{св}}$ — скорость свободного окисления в кал/см²·мин, P — теплообмен лист — воздух в кал/см²·мин, ΔT — разность температур листа и воздуха, T — средняя абсолютная температура лист — воздух.

Логическим следствием этих рассуждений является связь фосфорилирующего окисления с наличием градиентов упругости водяного пара на уровне устьиц листьев и в свободном воздухе, т. е. на основе влагообмена между листом и воздухом. Эти градиенты при данной температуре листьев и воздуха и данной влажности воздуха имеют самую большую величину, когда водоснабжение листьев оптимально и транспирация происходит беспрепятственно. Наши экологические данные об оптимальном росте лесных насаждений при хорошем водоснабжении, т. е. при отсутствии температурной разницы между листом и воздухом, и, следовательно, при отсутствии свободного окисления, показывают именно это. Может быть именно в связи фосфорилирующего окисления с влагообменом между листьями и воздухом и заключается смысл мысли В. И. Палладина о том, что дыхание идет «мокрым путем» (7). Следовательно, на этой основе возможно выразить величину фосфорилирующего окисления следующим образом:

$$T\sigma_{\text{ф}} = LE\Delta q, \quad (2)$$

где $T\sigma_{\text{ф}}$ — скорость фосфорилирующего окисления в кал/см²·мин, LE — теплота, израсходованная для транспирации в кал/см²·мин, Δq — разность между удельной влажностью воздуха на уровне устьиц и в свободном воздухе в г/г.

Общее окисление тогда будет:

$$T\sigma = P\Delta T / T + LE\Delta q. \quad (3)$$

Имея в виду, что оптимальная величина отношения P/O приблизительно равна $2,5 \div 3,0$ (4), можно, используя термический эквивалент O и зная величину $T\sigma$, вычислить и фосфорилирование.

На основе изложенного можно сделать следующие предварительные выводы:

1. Фосфорилирование должно уменьшаться как при наличии водного дефицита в тканях в сухом воздухе, так и при наличии тургора, но в условиях очень влажного воздуха, так как в обоих случаях возникновение энтропии в листовой системе на основе влагообмена мало.

2. При большом дефиците влажности воздуха, но при поддержании беспрепятственной транспирации листьев и температурной разнице между листом и воздухом, близкой к нулю, фосфорилирование должно быть максимальным, а свободное окисление минимальным, близким к нулю. При таких условиях энергетическая эффективность дыхания должна быть максимальной.

3. Для растений днем более эффективно фотофосфорилирование, потому что при нем не расходуется дыхательный субстрат. Поэтому дыхание в дневных условиях должно быть минимальным и с максимальной энергетической эффективностью. Это достигается посредством минимальной скорости возникающей энтропии, на основе влагообмена при минимальной температурной разнице между листом и воздухом, при хорошем водоснабжении, беспрепятственной транспирации и высокой влажности воздуха. На практике эти условия создаются дождеванием.

4. Начало вегетации растений необходимо связывать с началом фосфорилирующего окисления, т. е. с появлением энтропии на основе влагообмена между соответствующими органами растений и воздухом. Соответственно с концом вегетации следует связывать прекращение возникновения энтропии на основе влагообмена, когда разница между упругостью водяного пара на уровне устьиц будет равняться упругости водяного пара в свободном воздухе.

Высший лесотехнический институт
София, Болгария

Поступило
3 VII 1969

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ О. А. Семихатова, Методы оценки энергетической эффективности дыхания растений, «Наука», 1967. ² Р. П. Флоров, ДАН, 179, № 3 (1968). ³ Р. П. Флоров, Ж. В. Стоянов, ДАН, 183, № 5 (1969). ⁴ В. П. Скулачев, Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи, Изд. АН СССР, 1962. ⁵ В. Н. Жолкевич, Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита, «Наука», 1968. ⁶ Л. Х. Гордон, А. А. Бичурина, ДАН, 183, № 3 (1968). ⁷ Б. А. Рубин, М. Е. Ладыгина, Энзимология и биология дыхания растений, М., 1966.