

УДК 581.132

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Ю. ВИЛЬ, А. ЛАЙСК, В. ОЯ, Т. ПЯРНИК

**СТИМУЛИРУЮЩЕЕ ДЕЙСТВИЕ КИСЛОРОДА НА ФОТОСИНТЕЗ**

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 2 VIII 1971)

У растений, ассимилирующих  $\text{CO}_2$  через цикл Кальвина, установлено ингибирование фотосинтеза кислородом (<sup>1-3</sup>). Показано, что величина этого эффекта зависит, помимо других факторов, от концентрации  $\text{CO}_2$  (<sup>4</sup>). Ингибирующее действие сильнее при малых концентрациях  $\text{CO}_2$  и уменьшается с ее повышением. Принято, что при концентрациях  $\text{CO}_2$ , насыщающих фотосинтез, ингибирующее действие кислорода исчезает и фотосинтез становится нечувствительным к кислороду. Возможные механизмы этих явлений обсуждаются (<sup>1, 5, 6</sup>).

Однако мы обнаружили, что в среде с повышенным содержанием  $\text{CO}_2$  в некоторых условиях (сильный свет, высокоактивный фотосинтетический аппарат) ингибирование фотосинтеза не только исчезает, но заменяется даже стимуляцией. Такой эффект кислорода был обнаружен у обоих исследованных нами видов растений — осины и фасоли.

Использовались листья осины (*Populus tremula*), растущей в естественных условиях. Лист срезали под водой и помещали в листовую камеру трехканальной газовой системы для исследования фотосинтеза (<sup>7</sup>). Регистрацию газообмена проводилась при помощи инфракрасных газоанализаторов. На рис. 1, 2 изображена запись временного хода скорости фотосинтеза для двух листьев (1 и 2), различающихся по способности к ассимиляции  $\text{CO}_2$ . После установления стационарной скорости фотосинтеза при 0,03%  $\text{CO}_2$  и 21%  $\text{O}_2$  при высокой интенсивности света воздух, проходящий через камеру, заменяли азотом, содержащим 0,8%  $\text{O}_2$  и 0,03%  $\text{CO}_2$ . В этих условиях у обоих листьев наблюдался эффект Варбурга. На 7-й мин. записи листовую камеру переключали на высокую концентрацию  $\text{CO}_2$  (0,2%). Наблюдался типичный для переходного периода «пик», за которым следовало повышение скорости фотосинтеза до нового стационарного уровня. Замена воздуха на азот при данной концентрации  $\text{CO}_2$  действовала на листья 1 и 2 по-разному: у листа с меньшей скоростью ассимиляции фотосинтез ускорялся, у листа, обладающего более активной системой ассимиляции, — замедлялся. В обоих случаях эффект оказался обратимым. На рис. 1 можно видеть, что положительное действие кислорода на фотосинтез наблюдалось только при высоких интенсивностях света. При снижении последних оно исчезало и заменялось эффектом Варбурга.

Опыты, проведенные при помощи  $\text{C}^{14}\text{O}_2$  с листьями фасоли, убеждают нас в том, что найденный эффект — стимуляции фотосинтеза кислородом — не является каким-нибудь аппаратным артефактом или специфическим свойством листьев осины. В этих опытах диски из листьев 14-

Таблица 1

Скорость истинного фотосинтеза ( $P$ ) и светового дыхания ( $R$ ) дисков из листьев фасоли (нг  $\text{CO}_2$  на 1  $\text{cm}^2 \cdot \text{сек}$ ) \*

Концентрация $\text{O}_2$ в среде, %	$P$	$R$	$R/P$ (%)	Эффект Варбурга (% от $P$ 1% $\text{O}_2$ )
21	52,78	1,98	3,8	27,7
1	72,97	0,97	1,3	

\* Интенсивность света 3,8 мвт/см<sup>2</sup>, концентрация  $\text{CO}_2$  0,15%.

дневных растений фасоли (*Phaseolus vulgaris*) помещали в многоканальную экспозиционную камеру для исследования фотосинтеза<sup>(8)</sup>, выдерживали до получения стационарного состояния фотосинтеза в среде с  $\text{C}^{12}\text{O}_2$  (0,2%) и затем переключали камеру на 15 сек. на  $\text{C}^{14}\text{O}_2$  той же концентрации. После этого диски фиксировались в кипящем этаноле. По суммарной радиоактивности экстракта и дисков рассчитывали скорость фотосинтеза. На рис. 2, 1, 2

приведены световые кривые фотосинтеза при 0,2%  $\text{CO}_2$  в среде с 21 и 1%  $\text{O}_2$ . Каждая точка представляет собой среднюю скорость фотосинтеза 6 дисков диаметром 24 мм. Кривая 3 рис. 2 изображает зависимость эф-

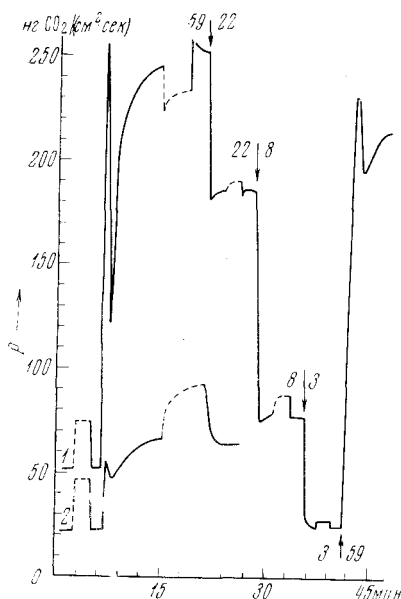


Рис. 1

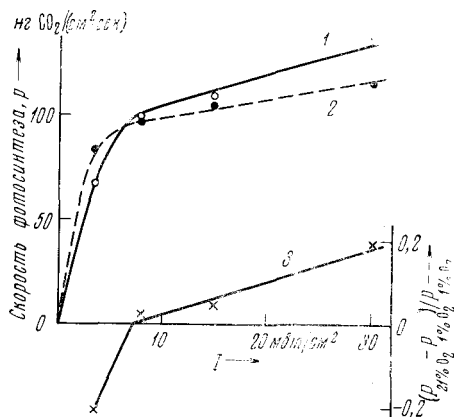


Рис. 2

Рис. 1. Запись интенсивности газообмена  $P$  двух листьев осины (1 и 2). Сплошная линия — в воздухе с 21%  $\text{O}_2$ , пунктирная — в азоте с 0,8%  $\text{O}_2$ . Стрелки над кривой 1 — моменты изменения интенсивности света в мвт/см<sup>2</sup>; коэффициент ФАР 0,8

Рис. 2. Световые кривые фотосинтеза фасоли при 0,2%  $\text{CO}_2$  в воздухе с 21%  $\text{O}_2$  (1) и в азоте с 1%  $\text{O}_2$  (2). 1 — интенсивность света (мвт/см<sup>2</sup>). 3 — отношение  $(P_{21\% \text{O}_2} - P_{1\% \text{O}_2}) / P_{1\% \text{O}_2}$

фекта кислорода от интенсивности света. Как и в опыте, описанном выше, с увеличением интенсивности света эффект Варбурга исчезает и заменяется стимулирующей фотосинтеза кислородом.

В следующем опыте мы определяли параллельно истинную скорость фотосинтеза и скорость светового выделения  $\text{CO}_2$  у листьев фасоли при интенсивностях света, где обнаруживался эффект Варбурга. Используемый метод описан ранее<sup>(9)</sup>. Результаты этого опыта, приведенные в табл. 1, показывают, что при высокой концентрации  $\text{CO}_2$  фотодыхание имеет малое значение и им нельзя объяснить эффект Варбурга.

Следовательно, эффект Варбурга может быть обусловлен действием кислорода или на электронтранспортную цепь (э.т.ц), или на ферменты, участвующие в восстановлении  $\text{CO}_2$ . По-видимому, исходя из этих двух возможностей, нужно искать объяснения не только эффекта Варбурга, но и обнаруженной нами стимуляции фотосинтеза кислородом.

Можно предполагать, что как количество, так и соотношение фотосинтетических АТФ и НАДФ-Н<sub>2</sub> зависит одновременно от интенсивности света и концентрации кислорода. В таком случае противоположный эффект  $\text{O}_2$  на слабом и сильном свете можно объяснить следующим образом. При низких освещенностях, соответствующих восходящей части световой кривой, ассимиляция  $\text{CO}_2$  наиболее сильно лимитируется образованием восстановителя. Кислород, отвлекая электроны от э.т.ц, подавляет вос-

становление НАДФ и тем самым регенерацию акцептора  $\text{CO}_2$ . При переходе на световое плато у листьев с малым фотосинтезом становится лимитирующими энзиматические реакции, имеющие сравнительно низкий потенциал. В то же время у листьев с интенсивным фотосинтезом энзиматический аппарат настолько активен, что даже на сильном свете их фотосинтез лимитируется не активностью энзимов, а тем, что использована вся мощность фотохимических реакций. Возникает вопрос, в чем заключается в таком случае стимулирующее действие кислорода. Возможно, что, становясь акцептором электрона в условиях дефицита НАДФ<sup>+</sup> <sup>(10)</sup> (нуклеотид максимально восстановлен), кислород способствует дополнительному образованию АТФ через псевдоциклическое фотофосфорилирование, наблюдающееся *in vivo* преимущественно при высоких интенсивностях света <sup>(11)</sup>. Ускорение ассимиляции  $\text{CO}_2$  в результате увеличения поставки АТФ, без изменения уровня восстановителя, возможно в том случае, если регенерация акцептора  $\text{CO}_2$  ускоряется за счет подавления выхода углерода из цикла Кальвина через гексозофосфаты. Одновременно должен ускоряться выход углерода через фосфоглицериновую кислоту до ее восстановления в триозы.

Другая гипотеза для объяснения различного эффекта кислорода при лимитирующих и насыщающих интенсивностях света предполагает наличие в цикле Кальвина двух энзимов, противоположно реагирующих на кислород. Имеются данные о подавлении кислородом активности фосфорибулокиназы <sup>(12)</sup>. Это может объяснить разницу подъема световых кривых. Однако отсутствие эффекта Варбурга при высоких интенсивностях света указывает на то, что, по-видимому, не этот энзим определяет насыщение фотосинтеза. Данных об активировании (прямом или косвенном) кислородом какого-нибудь энзима цикла пока не имеется. В то же время более высокий уровень насыщенного светом фотосинтеза в воздухе, по сравнению с азотом, показывает, что именно такой энзим мог бы определять высоту светового плато у листьев с высоким фотосинтетическим потенциалом.

Вполне возможно также, что истинное объяснение механизма стимуляции фотосинтеза кислородом, достигающей 10—20% от ассимиляции, представляет собой синтез двух представленных гипотез.

Авторы выражают благодарность Н. П. Воскресенской за чтение рукописи и полезные замечания.

Институт экспериментальной биологии  
Академии наук ЭССР  
Харку

Поступило  
22 VII 1971

Институт физики и астрономии  
Академии наук ЭССР  
Тарту

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> J. S. Turner, E. G. Brittain, *Biol. Rev.*, **37**, 130 (1962). <sup>2</sup> O. Björkman, *Physiol. plantarum*, **19**, 618 (1966). <sup>3</sup> I. Hesketh, *Planta*, **76**, 371 (1967). <sup>4</sup> P. A. Jolliffe, E. B. Tregunna, *Plant Physiol.*, **43**, 902 (1968). <sup>5</sup> W. A. Jackson, R. J. Volk, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **21**, 385 (1970). <sup>6</sup> A. Laisk, *Proc. IBP/PP Technical Meeting Trèbon* 14—21 Sept. 1969, 1970, p. 295. <sup>7</sup> А. Х. Лайск, В. М. Оя, Всесоюз. совещ. по унификации методов и приборов для массовых измерений интенсивности фотосинтеза, Пушкин, Тез. докл. Всесоюз. н.-п. инст. растениеводства им. Н. И. Вавилова, Л., 1970, стр. 66. <sup>8</sup> О. Ф. Кээрберг, Т. Р. Пярник, там же, 61. <sup>9</sup> Т. Р. Пярник, О. Ф. Кээрберг, там же, 105. <sup>10</sup> Y. Mathieu, M. Miginiac-Maslow, R. Remy, *Biochim. et biophys. acta*, **205**, 95 (1970). <sup>11</sup> U. Heber, *Biochim. et biophys. acta*, **180**, 302 (1969). <sup>12</sup> E. Latzko, R. Garnier, M. Gibbs, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **39**, 1140 (1970).