

УДК 581.132

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Ю. ВИЙЛЬ, А. ЛАЙСК, В. ОЯ, Т. ПЯРНИК

СТИМУЛИРУЮЩЕ ДЕЙСТВИЕ КИСЛОРОДА НА ФОТОСИНТЕЗ

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

У растений, ассимилирующих CO_2 через цикл Кальвина, установлено ингибирование фотосинтеза кислородом (1-3). Показано, что величина этого эффекта зависит, помимо других факторов, от концентрации CO_2 (4). Ингибирующее действие сильнее при малых концентрациях CO_2 и уменьшается с ее повышением. Принято, что при концентрациях CO_2 , насыщающих фотосинтез, ингибирующее действие кислорода исчезает и фотосинтез становится нечувствительным к кислороду. Возможные механизмы этих явлений обсуждаются (1, 5, 6).

Однако мы обнаружили, что в среде с повышенным содержанием 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 (7). Регистрация газообмена проводилась при помощи инфракрасных газоанализаторов. На рис. 1, 1,2 изображена запись временного хода скорости фотосинтеза для двух листьев (1 и 2), различающихся по способности к ассимиляции CO_2 . После установления стационарной скорости фотосинтеза при 0,03% CO_2 и 21% O_2 при высокой интенсивности света воздух, проходящий через камеру, заменяли азотом, содержащим 0,8% O_2 и 0,03% CO_2 . В этих условиях у обоих листьев наблюдался эффект Варбурга. На 7-й мин. записи листовую камеру переключали на высокую концентрацию 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 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 C^{14}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 CO_2 на 1 $\text{cm}^2\text{-сек}$) *

Концентрация O_2 в среде, %	P	R	R/P (%)	Эффект Варбурга (% от P при 21% O_2)
21	52,78	1,98	3,8	27,7
1	72,97	0,97	1,3	

* Интенсивность света 3,8 мвт/см², концентрация CO_2 0,15%.

дневных растений фасоли (*Phaseolus vulgaris*) помещали в многоканальную экспозиционную камеру для исследования фотосинтеза (8), выдерживали до получения стационарного состояния фотосинтеза в среде с C^{12}O_2 (0,2%) и затем переключали камеру на 15 сек. на C^{14}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% CO_2 в среде с 21 и 1% O_2 . Каждая точка представляет собой среднюю скорость фотосинтеза 6 дисков диаметром 24 мм. Кривая 3 рис. 2 изображает зависимость эф-

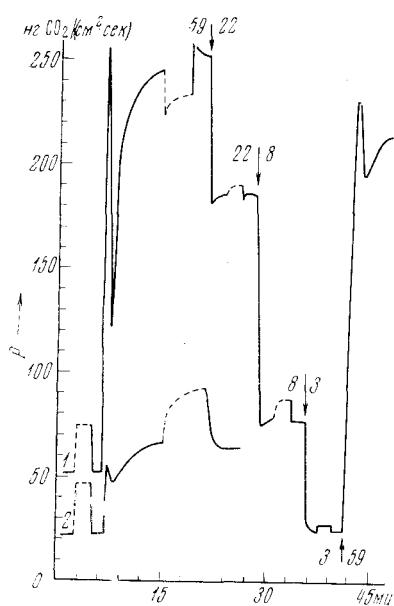


Рис. 1

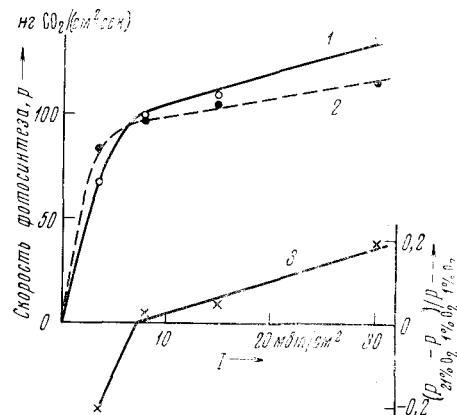


Рис. 2

Рис. 1. Запись интенсивности газообмена P двух листьев осины (1 и 2). Сплошная линия — в воздухе с 21% O_2 , пунктирная — в азоте с 0,8% O_2 . Стрелки над кривой 1 — моменты изменения интенсивности света в $\text{мвт}/\text{см}^2$; коэффициент ФАР 0,8. Рис. 2. Световые кривые фотосинтеза фасоли при 0,2% CO_2 в воздухе с 21% O_2 (1) и в азоте с 1% O_2 (2). 1 — интенсивность света ($\text{мвт}/\text{см}^2$). 2 — 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 стимуляцией фотосинтеза кислородом.

В следующем опыте мы определяли параллельно истинную скорость фотосинтеза и скорость светового выделения CO_2 у листьев фасоли при интенсивностях света, где обнаруживался эффект Варбурга. Использованный метод описан ранее (9). Результаты этого опыта, приведенные в табл. 1, показывают, что при высокой концентрации 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 энзимы, участвующие в восстановлении 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- H_2 зависит одновременно от интенсивности света и концентрации кислорода. В таком случае противоположный эффект O_2 на слабом и сильном свету можно объяснить следующим образом. При низких освещенностях, соответствующих восходящей части световой кривой, ассимиляция CO_2 наиболее сильно лимитируется образованием восстановителя. Кислород, отвлекая электроны от э.т.ц., подавляет вос-

становление НАДФ и тем самым регенерацию акцептора CO_2 . При переходе на световое плато у листьев с малым фотосинтезом становятся 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⁽¹⁰⁾ (нуклеотид максимально восстановлен), кислород способствует дополнительному образованию АТФ через псевдоциклическое фотофосфорилирование, наблюдающееся *in vivo* преимущественно при высоких интенсивностях света⁽¹¹⁾. Ускорение ассимиляции CO_2 в результате увеличения поставки АТФ, без изменения уровня восстановителя, возможно в том случае, если регенерация акцептора 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 фосфорибулokinазы⁽¹²⁾. 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

- ¹ J. S. Turner, E. G. Brittain, Biol. Rev., **37**, 130 (1962). ² O. Björkman, Physiol. plantarum, **19**, 618 (1966). ³ I. Hesketh, Planta, **76**, 371 (1967). ⁴ P. A. Jolliffe, E. B. Tregunna, Plant Physiol., **43**, 902 (1968). ⁵ W. A. Jackson, R. J. Volk, Ann. Rev. Plant Physiol., **21**, 385 (1970). ⁶ A. Laisk, Proc. IBP/PP Technical Meeting Trébon 14—21 Sept. 1969, 1970, p. 295. ⁷ A. X. Лайск, В. М. Оя, Всесоюзн. совещ. по унификации методов и приборов для массовых измерений интенсивности фотосинтеза, Пушкин, Тез. докл. Всесоюзн. н.-п. инст. растениеводства им. Н. И. Вавилова, Л., 1970, стр. 66. ⁸ О. Ф. Кэрберг, Т. Р. Пирник, там же, **61**. ⁹ Т. Р. Пирник, О. Ф. Кэрберг, там же, **105**. ¹⁰ Y. Mathieu, M. Miginias-Maslow, R. Remy, Biochim. et biophys. acta, **205**, 95 (1970). ¹¹ U. Heber, Biochim. et biophys. acta, **180**, 302 (1969). ¹² E. Latzko, R. Gagnier, M. Gibbs, Biochem. Biophys. Res. Commun., **39**, 440 (1970).