

УДК 581.132

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Б. И. ГУЛЯЕВ

ОСОБЕННОСТИ ГАЗООБМЕНА CO₂ У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 27 X 1972)

В настоящее время внимание исследователей привлекает группа растений из некоторых видов тропических злаков, семейств амарантовых, маревых и др., отличающихся от остальных растений более интенсивным (при нормальной концентрации CO₂) фотосинтезом, близким к нулю дыханием на свету (что многие исследователи рассматривают как причину их более высокого фотосинтеза) и углекислотной компенсационной точкой менее 5 мл/л (1-5). Растения этой группы имеют низкие насыщающие концентрации CO₂, большой температурный коэффициент фотосинтеза и фотосинтез их почти не зависит от концентрации O₂ (6). Биохимические исследования показали (7-9), что для этих растений характерны низкая активность гликолатного пути, высокая активность фосфоэнолпируват (ФЭП)-карбоксилазы и наличие специализированных клеток мезофилла и обкладки проводящих пучков, выполняющих различные функции в цикле восстановления CO₂, в котором путь C-4-дикарбоновых кислот предшествует циклу Кальвина. Для краткости назовем растения этой группы C-4-растениями, а остальные — C-3-растениями.

Цель предлагаемой работы — рассмотреть причины, обуславливающие различия в газообмене этих двух групп растений. Исследованы фотосинтез, диффузионные сопротивления листа и дыхание на свету при насыщающей интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР) (0,55 кал/см²·мин) и оптимальной температуре, а также определен температурный коэффициент фотосинтеза в пределах 20-25° у кукурузы как представителя C-4-растений и у сахарной свеклы как представителя C-3-растений. Фотосинтез и дыхание измеряли инфракрасоанализатором типа 0А 5501, транспирацию (для расчетов устьичного сопротивления) — термоспихометром. Расчеты диффузионных сопротивлений листа производили по формулам

$$\Phi = (C_a - C_c) / (R_a + R_s + R_m + R_c), \quad (1)$$

$$\Phi = C_i / (R_m + R_c), \quad (1a)$$

где R_a, R_s, R_m, R_c — сопротивления: прилистового слоя, устьиц, мезофилла и сопротивление карбоксилированию, C_a, C_i и C_c — концентрация CO₂ над листом, в межклетниках и в акцепторе (при расчетах принимали C_c = 0).

Таблица 1

Диффузионные сопротивления (сек/см) и температурный коэффициент фотосинтеза листьев сахарной свеклы и кукурузы (R_a=1,0)*

Виды растений	R _{g0}	R _{sc}	R _m + R _c	20-25° C		R _m	R _c	τ _m	τ _x
				Q	Q _m				
Сахарная свекла, I _a	1,0	6,0	7,8	1,04	1,23	6,2	2,6	30	30
Кукуруза, II _a	1,1	11,2	3,0	1,24	1,26	0,2	2,8	30	—
III	—	—	36,0	—	—	—	—	—	—

* R_{g0} и R_{sc} — сопротивления устьиц при нормальной и насыщающей концентрациях CO₂.

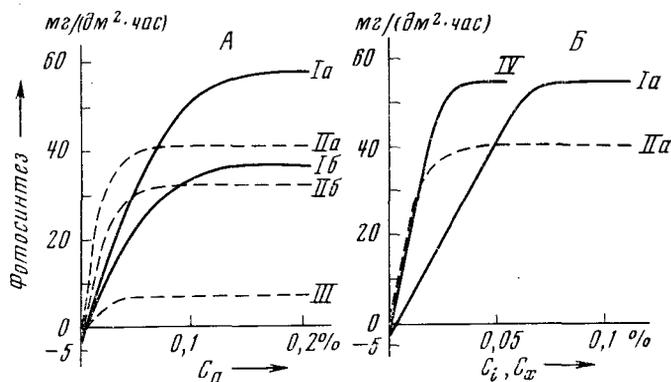


Рис. 1. Зависимость фотосинтеза сахарной свеклы и кукурузы от концентрации CO₂ над листом, C_a (А), в межклетниках листа, C_i, и возле хлоропластов, C_x (Б). I_a и I_б — сахарная свекла, II_a и II_б — кукуруза (индексы а и б относятся к измерениям соответственно от 6 VII и 18 VIII); III — кукуруза, выращенная при недостатке света (осенью), IV — сахарная свекла, зависимость фотосинтеза от C_c (по измерениям от 6. VII). Растения выращены в вегетационных сосудах при 1 норме NPK и 70% влажности почвы. Посев произведен 25 IV; кукурузы III — 12 IX

Согласно рис. 1, при насыщающей интенсивности света и оптимальной температуре для кукурузы нормальная концентрация CO₂ в атмосфере (0,03%) близка к насыщающей (0,06%): в пределах 0,03–0,06% фотосинтез ее возрастает всего на 20%; в то же время фотосинтез сахарной свеклы в пределах 0,03–0,14% CO₂ повышается в 2–3 раза, превышая фотосинтез кукурузы. Насыщающая концентрация CO₂ в межклетниках составляет около 0,03% для кукурузы и 0,06% для свеклы. Различия в фотосинтезе этих растений при C_a ≤ 0,03%, по данным табл. 1, обуславливается тем, что у кукурузы значительно меньше сопротивление (R_m + R_c), чем у свеклы, а значения R_s у них практически равны.

Чтобы получить выражение для расчета R_c, рассмотрим формулу (1а). Зависимость фотосинтеза от температуры определяется в основном температурным коэффициентом сопротивления R_c, поэтому формулу (1а) можно представить в виде

$$\Phi_2 = C_i / Q(R_m + R_c) \text{ или } \Phi_2 = C_i / (R_m + Q_m R_c),$$

где Q_m и Q — температурные коэффициенты сопротивления R_c и наблюдаемого фотосинтеза (возможным влиянием дыхания на фотосинтез пренебрегаем). Из этих выражений получим

$$R_{c1} = (R_m + R_c)_1 / \left(1 + \frac{Q_m - Q}{Q - 1}\right), \quad (2)$$

где Q = C_{i1}(R_m + R_c)₂ / C_{i2}(R_m + R_c)₁, а Q_m = Φ_{m1} / Φ_{m2}; индексы 1 и 2 относятся соответственно к верхнему и нижнему значениям температуры, Φ_m — интенсивность фотосинтеза при насыщающих концентрациях CO₂.

Значения Q_m в пределах 20–25° у изучаемых растений близки, существенно отличаются и сопротивления R_c (табл. 1), однако у кукурузы сопротивление R_m → 0, а у свеклы R_m ≫ R_c. Таким образом, фотосинтез сахарной свеклы при C_a ≤ 0,03% ограничивается большим сопротивлением мезофилла. Условие R_m → 0 может означать лишь то, что в клетках С-4-растений реакции карбоксилирования локализованы не в хлоропластах, а в цитоплазме. Это подтверждается данными о включении C¹⁴O₂ в отдельные клеточные структуры (¹⁰, ¹¹) и данными микрорадиоавтографии (¹²). Различная длина пути (в жидкой фазе внутри клетки) молекул CO₂ к акцептору у рассматриваемых групп растений, определяющая концентрацию CO₂ вблизи поверхностей карбоксилирования, очевидно является основной причиной различий в скорости фиксации ими углекислоты

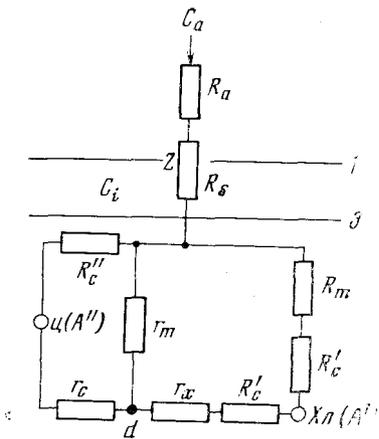


Рис. 2. Схема диффузионных сопротивлений листа. 1 — поверхность листа, 2 — устьица, 3 — поверхность клеточной стенки, $X_l(A')$ и $\Pi(A'')$ — центры карбоксилирования с акцептором РДФ в хлоропласте и ФЭП — в цитоплазме, где концентрация CO_2 $C_c = 0$; d — центр декарбоксилирования (митохондрия или пероксисома). Прочие обозначения см. в тексте

клетникам (r_m) и хлоропластам (r_x) и коэффициенты рефиксации CO_2 , выделяемой при дыхании.

Для С-3-растений (примем $R_c'' \rightarrow \infty$) при $C_a = 0$

$$d_b = d(r_x + R_c) / (r_m + r_x + R_c); \quad (3)$$

при углекислотной компенсационной точке (Γ) можно написать:

$$d_{b\Gamma} = \Gamma(R_m + R_c), \quad (4)$$

$$d_{b\Gamma} = d(r_x + R_c) / (r_m + r_x + R_m + R_c), \quad (5)$$

где d_b и $d_{b\Gamma}$ — наблюдаемое дыхание на свету при $C_a = 0$ при $C_a = \Gamma$. Если принять $r_m = r_x = R_m = 2R_c$, то по формулам (3) и (5) $d_{b\Gamma} = 0,43d$ и $d_b = 0,60d$, однако для сахарной свеклы $d_b \approx d_{b\Gamma}$ (табл. 2); это может иметь место при $r_x / R_m > 5$ и при любом соотношении сопротивлений r_m и r_x , но $d_b = d$ (т. е. отсутствие рефиксации при фотосинтезе) может быть только при $r_m = 0$. Наиболее вероятно, что $r_m \approx r_x$, и при $r_x / R_m = 10$ $d_b \approx d_{b\Gamma} \approx 0,5d$.

Для С-4-растений (примем $R_c' \rightarrow \infty$) при $C_a = 0$ $d_b = r_c / (r_m + r_c)$, а при Γ $d_{b\Gamma} = r_c(r_m + r_c + R_c)$. Так как у этих растений CO_2 , выделяемая при дыхании, диффундирует через ФЭП в цитоплазме, то $r_c < R_c$ и при достаточной концентрации ФЭП-ферментного комплекса CO_2 дыхания полностью рефиксируется ($r_c = 0$). Только в неблагоприятных условиях, когда снижается концентрация акцептора и возрастает r_c , часть молекул CO_2 «проскакивает» в межклетники мимо акцептора. Резкое увеличение Γ наблюдали, например, в работе (14) при снижении влажности листа; наблюдалось это и в нашем опыте (см. рис. 1 и табл. 2). Очевидно, можно приближенно принять, что $r_c = R_c - R_{c_0}$, где R_{c_0} — значение сопротивления R_c в благоприятных условиях. Отсутствие «выброса» CO_2 у С-4-растений можно объяснить тем, что ФЭП сохраняет способность к фиксации CO_2 в течение нескольких минут после выключения света (15). Углекислота, которая может выделяться клетками обкладок, где по существующим данным ((7, 8, 16) и др.) локализован главным образом пентозофосфатный цикл и, кроме того, происходят процессы декарбоксилирования аспартата и малата (7) (при $C_a = 0$ они незначительны), очевидно, улавливается окружающими их клетками мезофилла.

при низких ее парциальных давлениях в воздухе. В клетках С-4-растений, по-видимому, происходит быстрый активный транспорт CO_2 в форме оксало-ацетата и аспартата (7) из цитоплазмы в пластиды клеток мезофилла и обкладок, в то время как в клетках С-3-растений CO_2 диффундирует к хлоропластам пассивно, по градиенту концентрации.

На рис. 2 построена схема диффузионных сопротивлений листа, исходя из представления, что в клетках большинства растений в различном соотношении функционируют 2 акцептора CO_2 (13): ФЭП и рибулезодифосфат (РДФ), причем ФЭП локализован в цитоплазме. Ассимиляцию CO_2 в этом случае можно рассматривать как сумму ассимиляции через акцепторы ФЭП (Φ_ϕ) и РДФ (Φ_p)

$$\Phi = \Phi_\phi + \Phi_p = \frac{C_i}{R_c''} + \frac{C_i}{R_c' + R_m},$$

причем $R_c = R_c' R_c'' / (R_c' + R_c'')$.

Оценим величины диффузионных сопротивлений от центров декарбоксилирования (митохондрии, пероксисомы) к меж-

Таблица 2

Углекислотная компенсационная точка (Γ), дыхание (в мг/дм²·час) на свету и в темноте (d_n) растений сахарной свеклы и кукурузы при $t_{cl} = 30^\circ$

Виды растений	Γ , $\mu\text{л/л}$	d_b	$d_b\Gamma$	d	d_n	C' ($\mu\text{л/л}$) при d	
						3,0	6,0
Сахарная свекла, I _a	44	3,3	3,1	6,6	3,2	250	125
Кукуруза, II _a	0	0	0	—	3,5		
III	30	2,1	—	—	—		

Примечание. C' — значение C_a , при котором и выше которого происходит полная рефиксация CO_2 , выделяемая при дыхании; расчет по формуле: $\frac{C_d - C_i}{r_m} / \frac{C_d}{r_x}$ при $r_m = r_x = 30$, где C_d — концентрация CO_2 возле центров декарбоксилирования.

Таким образом, представление о том, что реакции карбоксилирования у С—4-растений происходят в цитоплазме, позволяет объяснить ряд закономерностей их газообмена: большой угол наклона углекислотной кривой, большой температурный коэффициент фотосинтеза и отсутствие видимого дыхания на свету. Меньший фотосинтез при насыщающих концентрациях CO_2 у этих растений обусловливается меньшей пропускной способностью цикла С—4-дикарбоновых кислот по сравнению с пентозофосфатным.

Имеющиеся в литературе данные позволяют также высказать предположение, что эффект «Варбурга» связан в основном с влиянием концентрации O_2 на соотношение Φ_p и Φ_f (на путь З-ФГК \rightarrow ФЭП), в пользу чего свидетельствует происходящее с уменьшением концентрации O_2 увеличение температурного коэффициента фотосинтеза и угла наклона углекислотной кривой⁽⁶⁾, уменьшение дыхания на свету и исчезновение «выброса» CO_2 ^(1, 3, 5), а также данные биохимических исследований⁽¹⁷⁾.

Таким образом, путем изучения газообмена CO_2 и диффузионных сопротивлений представителей С—3 (сахарная свекла)- и С—4 (кукуруза)-растений установлено, что более высокий фотосинтез при низких концентрациях CO_2 , большой температурный коэффициент фотосинтеза и отсутствие видимого дыхания на свету у кукурузы обусловлено близким к нулю сопротивлением мезофилла, по-видимому, благодаря локализации реакций карбоксилирования в цитоплазме, в то время как сопротивления карбоксилированию у этих растений почти одинаковы, а при концентрации CO_2 свыше 0,06% фотосинтез выше у свеклы. Оценены коэффициенты рефиксации CO_2 , выделяемой при дыхании.

Институт физиологии растений
Академии наук УССР
Киев

Поступило
27 X 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ M. L. Forrester, G. Krotkov, C. D. Nelson, *Plant Physiol.*, **41**, 422 (1966).
² J. D. Hesketh, *Crop Sci.*, **3**, 493 (1963). ³ D. N. Moss, *Crop Sci.*, **6**, 351 (1966).
⁴ J. Zelith, P. R. Day, *Plant Physiol.*, **43**, 1838 (1968). ⁵ W. A. Jackson, R. J. Volk, *Ann. Rev. of Plant Physiol.*, **21**, 385 (1970). ⁶ S. Akita, A. Miyasaka, J. Murata, *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, **38**, 507 (1969). ⁷ Ю. С. Карпилов, Тр. Молд. н.-и. инст. орош. земл. и овощей, **11**, в. 3, спецвыпуск (1969). ⁸ M. D. Nath, C. R. Slack, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **21**, 141 (1970). ⁹ H. P. Kortschak, C. E. Hartt, C. O. Burr, *Plant Physiol.*, **40**, 209 (1965). ¹⁰ C. W. Balory et al., *Biochem. and Biophys. Res. Commun.*, **37**, 828 (1969). ¹¹ Н. И. Магомедов, В. А. Чесноков, Биохимия и биофизика фотосинтеза, Иркутск, 1971, стр. 134. ¹² Ю. С. Карпилов, И. А. Приступа и др., Тр. Молд. н.-и. инст. орош. земл. и овощей, **11**, в. 3, 25 (1970). ¹³ Д. А. Бассем, М. Калвин, Тр. V Международн. биохим. конгр., симп. 6, Механизм фотосинтеза, Изд. АН СССР, 1962, стр. 300. ¹⁴ Z. Glinka, M. Y. Katchanský, *J. Bot.*, **19**, 533 (1970). ¹⁵ Ю. С. Карпилов, Тр. Молд. н.-и. инст. орош. земл. и овощей, Кишинев, **11**, в. 3, 46 (1970). ¹⁶ J. A. Berry, W. J. S. Downton, E. B. Tregunna, *Canad. J. Bot.*, **48**, 777 (1970). ¹⁷ N. P. Voskresenskaya, G. A. Willet al., *Photosynthetica*, **4**, № 1 (1970).