

Е. И. ЕФИМЦЕВ, В. А. БОЙЧЕНКО, Ф. Ф. ЛИТВИН

**ФОТОИНДУЦИРОВАННОЕ ВЫДЕЛЕНИЕ ВОДОРОДА БАКТЕРИЯМИ,
ВОДОРОСЛЯМИ И ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ**

(Представлено академиком А. А. Базылем 5 XI 1974)

Проблема фотоиндуцированного выделения водорода при фотосинтезе (^{1, 2}) приобретает в последнее время не только теоретический, но и практический интерес (³). Однако даже феноменология процесса пока еще мало изучена. Насколько известно, световое выделение водорода обнаружено лишь у ряда бактерий и зеленых водорослей (^{1, 2, 4, 9}). Поэтому весьма актуален вопрос о распространенности этого явления у фотосинтезирующих организмов. Особый интерес имеет изучение быстрых первичных стадий процесса (которое затруднялось шероховатостью и малой чувствительностью применявшихся методов), их зависимость от внешних условий и связь с обменом O_2 .

Исследования проводились на установке для непрерывного амперометрического измерения скорости выделения (поглощения) H_2 и O_2 при монохроматическом освещении (⁴). Объект помещался в ячейку, заполненную раствором 0,05 M фосфатного буфера, 0,05 M KCl, pH 7,8. Для измерения

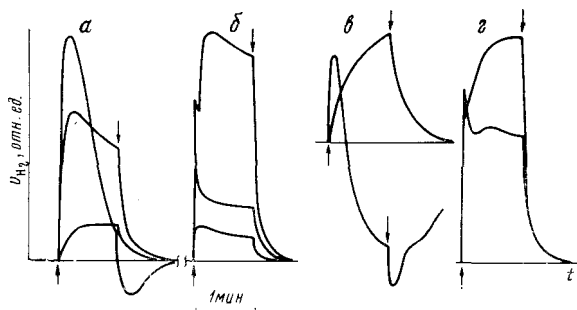


Рис. 1. Влияние интенсивности и длины волны света на кинетические кривые скорости обмена H_2 . а — *Chl. rupeoidosa*, газовая фаза — гелий, λ 680 нм, интенсивность снизу вверх: 10^{-5} , 10^{-4} и 10^{-3} Вт·см⁻²; б — *An. variabilis*, газовая фаза — воздух, λ 680 нм, интенсивность снизу вверх: $2 \cdot 10^{-6}$, $2 \cdot 10^{-5}$ и $2 \cdot 10^{-4}$ Вт·см⁻²; в — *Z. maus*, газовая фаза — воздух, λ 680 нм, верхняя кривая — 10^{-5} Вт·см⁻², нижняя кривая — 10^{-3} Вт·см⁻²; г — *An. variabilis*, газовая фаза — воздух, интенсивность 10^{-4} Вт·см⁻²; внизу λ 680 нм, сверху λ 620 нм

обмена H_2 использовался модифицированный метод, описанный ранее (^{6, 7}). Относительные скорости обмена H_2 и O_2 у данного объекта в ходе опыта измерялись с точностью 1–2%; при сравнении величины газообмена в разных опытах для одного и того же объекта отдельные измерения могли отклоняться в 2–3 раза от средних значений.

Эффекты фотоиндуцированного выделения H_2 у разных видов растений сопоставлены в табл. 1. Как видно, явление свойственно не только зеленым водорослям, но также синезеленым и другим типам водорослей и высшим растениям, хотя величина эффекта значительно варьирует. Кратковремен-

ная (1 час) темновая анаэробная адаптация резко увеличивала эффект только для некоторых видов.

Существенно, что высокоэффективное, анаэробное выделение H_2 у хлореллы (обозначаемое нами как тип I) на 2–3 порядка подавлялось в присутствии O_2 . Низкоэффективное выделение H_2 у высших растений и ряда

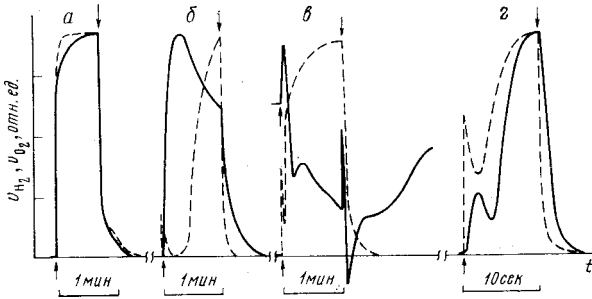


Рис. 2. Сопоставление кинетических кривых скорости обмена H_2 (сплошные линии) и O_2 (пунктир) при одинаковых условиях. а – *Rh. rubrum*, газовая фаза – воздух, λ 890 нм, $4 \cdot 10^{-5}$ Вт·см $^{-2}$; б – *Chl. pyrenoidosa*, газовая фаза – He + 1% CO_2 , λ 680 нм, $2 \cdot 10^{-4}$ Вт·см $^{-2}$; в – то же, газовая фаза – воздух + 1% CO_2 , λ 680 нм, $5 \cdot 10^{-4}$ Вт·см $^{-2}$; г – то же, газовая фаза – O_2 + 1% CO_2 , λ 650 нм, $5 \cdot 10^{-4}$ Вт·см $^{-2}$

водорослей (тип II) практически не угнетается кислородом. Оно по ряду признаков аналогично сохраняющемуся в аэробных условиях выделению H_2 у хлореллы.

Кинетические кривые выделения водорода показывают, что для этого процесса характерны индукционные явления, а форма кривых зависит от

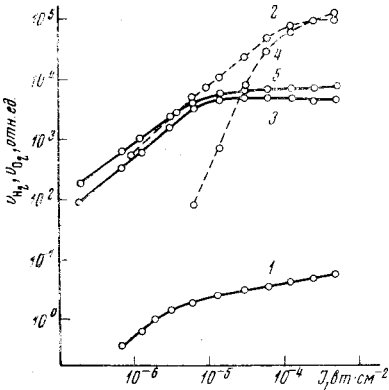


Рис. 3

Рис. 3. Влияние газового состава среды на световые кривые выделения H_2 (сплошные линии) и O_2 (пунктир) *Chl. pyrenoidosa*, λ 680 нм. 1, 2 – воздух + 1% CO_2 ; 3, 4 – He + 1% CO_2 ; 5 – He

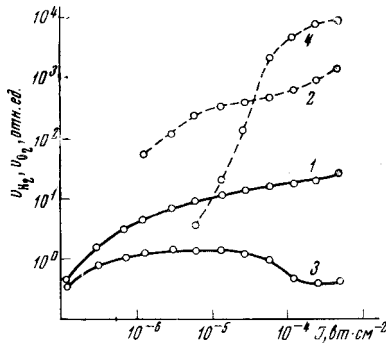


Рис. 4

Рис. 4. Световые кривые выделения H_2 (сплошные линии) и обмена O_2 (пунктир). 1, 2 – *Ap. variabilis*, λ 680 нм, газовая фаза – воздух + 1% CO_2 ; 3, 4 – *Z. maus*, λ 690 нм, газовая фаза – воздух + 1% CO_2

интенсивности и длины волны возбуждающего света и других условий (рис. 1, 2). Характерен «сдвиг по фазе» для кривых выделения H_2 и O_2 , что, возможно, говорит о конкуренции этих процессов. Для низкоэффективного выделения H_2 (тип II) кривые сходны у хлореллы и высших растений. В этих случаях быстрое увеличение скорости выделения H_2 сменяется ее уменьшением и затем переходом кривой в отрицательную область (возможно, вследствие подавления темнового выделения H_2).

Скорость выделения водорода у фотосинтезирующих организмов при насыщающих интенсивностях света

Объект	Условия культивирования	$v_{H_2}^*$ отн. ед.	
		анаэроб.	аэроб.
<i>Rhodospirillum rubrum</i>	Среда Молиша, 28°, 10 ³ лк, анаэробно	100	<1
<i>Synechocystis aquatilis</i>	Среда «С» Кратса — Майерса, 35°, 2·10 ³ лк, воздух	100	10
<i>Anabaena variabilis</i>	То же	10	10
<i>Prinnesim parwum</i>	Среда Гольдберга, 22°, естест. освещение, воздух	1	<1
<i>Neprochlor salina</i>	То же	1	<1
<i>Euglena gracilis</i>	Среда I Хатнера, 22°, естест. освещение, воздух	1	<1
<i>Platymonas viridas</i>	Среда Гольдберга, 22°, естест. освещение, воздух	1	<1
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	Среда Тамия, 30°, 10 ⁴ лк, воздух + 1% CO ₂	1000	1—10
<i>Elodea canadensis</i>	Речная вода, 22°, естест. освещение, воздух	1	<1
<i>Zea mays</i>	Почвенная культура, 22°, 10 ³ лк, воздух	1	<1
<i>Oryza sativa</i>	То же	1	<1
<i>Triticum aestivum</i>	» »	1	<1
<i>Phaseolus vulgaris</i>	» »	1	<1
<i>Spinacia oleraceae</i>	» »	1	<1

* Измерения проведены по пиковому значению скорости выделения H₂; 1 отн. ед. соответствует 10⁻¹⁵ мол. H₂ в секунду в расчете на 0,1 мл суспензии или 20 мм² листовой поверхности. При анаэробных условиях опыта газовая фаза — гелий, при аэробных — воздух.

Световые кривые выделения водорода измерены по пиковому значению скорости. Для хлореллы (рис. 3) в анаэробных условиях и в отсутствие CO₂ при низких интенсивностях света квантовый выход выделения H₂ весьма близок к выходу для кислорода (см. кривые рис. 3). По-видимому, весь электронный поток в этих условиях связан с выделением H₂. При высоких интенсивностях преобладает выделение O₂. Для аэробного эффекта (тип II) у хлореллы кривая H₂, измеренная по пиковому значению (рис. 3), не имеет выраженного насыщения.

У высших растений световая кривая (рис. 4) проходит через максимум, переходя в отрицательную область при высоких интенсивностях света (одно из объяснений — фотостимулированное подавление темного выделения H₂). Такой ход световой кривой наблюдается и для хлореллы (тип I и II), если измерения проводить по стационарному, а не пиковому значению скорости обмена H₂.

Полученные данные свидетельствуют о широком распространении явления выделения водорода у фотосинтезирующих организмов, хотя характер процесса может быть различным (тип I и II). Малая эффективность процесса в аэробных условиях, возможно, объясняется неэнзиматическим механизмом или же низкой активностью гидрогеназ, ответственных за выделение водорода, на что указывают опыты с хлоропластами⁽⁸⁾. Для объяснения процесса во всей сложности необходимо совместное изучение темновых и фотостимулированных процессов поглощения (выделения) водорода, кислорода и углекислого газа.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Институт фотосинтеза Академии наук СССР
Москва

Поступило
2 XI 1974

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ N. I. Bishop. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, v. 17, 185 (1966). ² C. T. Gray, *H. Gest. Science*, v. 148, 186 (1965). ³ In: *An Inquiry into Biological Energy Conversion. A Report on a Workshop Held at Gatlinburg, Tennessee, October 12-14, 1972.* ⁴ F. P. Healey, *Planta*, v. 91, 220 (1970). ⁵ Ф. Ф. Ливин, Хэ И-тань, Е. И. Ефимцев, *Физиол. раст.*, т. 12, 364 (1965). ⁶ С. А. Гуланян, *Научн. докл. выпш. школы, Биол. науки*, № 5, 126 (1971). ⁷ R. Wang, F. P. Healey, J. Myers, *Plant Physiol.*, v. 48, 108 (1971). ⁸ J. R. Benemann, J. A. Berenson *et al.*, *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* v. 70, 2317 (1973). ⁹ В. П. Ощепков, А. А. Красновский, *Физиол. раст.*, т. 21, 462 (1974).