

Б. В. КОРЖ

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ФОТОСИНТЕЗЕ И ДЫХАНИИ ЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ИМПУЛЬСНОГО ОСВЕЩЕНИЯ

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 29 IX 1975)

Фотосинтетический газообмен зеленых растений при импульсном освещении впервые описан в работе (¹), где показано, что зеленые растения в этих условиях способны более эффективно, чем при непрерывном освещении, использовать лучистую энергию солнца. В последующих экспериментах различных авторов (²⁻⁹) был проведен более тщательный анализ этих результатов. Однако инерционность регистрирующих приборов и инерционность газообмена растений исключали возможность прямого измерения скоростей фотосинтеза или дыхания в условиях импульсного освещения в период световой или темновой экспозиции. В таких опытах газообмен в условиях импульсного освещения выражали выходом фотосинтеза в течение одного цикла, состоящего из единичной световой и темновой экспозиции. Это не позволяло однозначно интерпретировать полученные экспериментальные данные. В результате, несмотря на мнение отдельных авторов (^{8, 9}), вопрос о характере прохождения процессов фотосинтеза и дыхания при импульсном освещении нельзя считать окончательно решенным. В данной работе излагаются основы нового (¹⁰) безынерционного способа измерения газообмена при импульсном освещении и приводятся некоторые результаты проведенных экспериментов.

Видимый газообмен зеленых растений в условиях импульсного освещения за один цикл $P_u t_n$ может быть описан следующим уравнением:

$$(v_c - v_R) t_c - v_T t_T - X + U = P_u t_n. \quad (1)$$

Данное уравнение включает газообмен растений в течение светового периода $(v_c - v_R) t_c - X$, где v_c — истинная скорость ассимиляции CO_2 , v_R — скорость дыхания на свету, t_c — время световой экспозиции, X — индукционные потери, и газообмен в темноте: $-v_T t_T + U$, где v_T — скорость дыхания, t_T — время темновой экспозиции, U — послесветовое поглощение CO_2 в темноте; $t_n = t_c + t_T$.

Если провести опыт, состоящий из нескольких серий импульсного освещения, у которых различное время световой экспозиции и постоянное для всех серий время темновой экспозиции, то $P_u t_n$ будет изменяться линейно по уравнению типа $\alpha x + b = y$, где α соответствует в уравнении (1) $v_c - v_R$, x соответствует t_c , b соответствует $-v_T t_T - X + U$, $y = P_u t_n$. Если построить график зависимости $P_u t_n$ от времени световой экспозиции t_c , то экстраполированием прямой в нуль световой экспозиции на оси ординат можно получить точку $b = -v_T t_T - X + U$. Такое линейное изменение $P_u t_n$ в уравнении (1) возможно при условии постоянства и независимости $v_c - v_R$ от длительности световой экспозиции, если минимальная длительность этой экспозиции больше времени индукции фотосинтеза.

Для определения скоростей дыхания в период темновой экспозиции в условиях импульсного освещения, по найденной экстраполированием величине b , необходимо учесть поправку на переходные процессы фотосинтеза. Возможны два случая: 1) $X = U$, тогда $b = -v_T t_T$, $v_T = -b/t_T$, и 2) $X \neq U$.

Исключить переходные процессы во втором случае можно, если провести две серии опытов, у которых время темновой экспозиции t_{τ_1} и t_{τ_2} при $t_{\tau_1} < t_{\tau_2}$. Экстраполированием получим

$$\begin{aligned} b_1 &= -v_{\tau} t_{\tau_1} - X_1 + U_1, \\ b_2 &= -v_{\tau} t_{\tau_2} - X_2 + U_2. \end{aligned} \quad (2)$$

Если различие между t_{τ_1} и t_{τ_2} невелико, то можно считать, что $X_1 \simeq X_2$, $U_1 \simeq U_2$. При условии, что длительность t_{τ_1} больше времени после-светового поглощения CO_2 , скорость дыхания в темноте в условиях импульсного освещения определится из системы уравнений (2) без влияния переходных процессов по формуле

$$v_{\tau} = (b_2 - b_1) (t_{\tau_1} - t_{\tau_2})^{-1}. \quad (3)$$

Можно показать, что скорость истинного поглощения (с поправкой на дыхание на свету) в момент световой «вспышки» в условиях импульсного освещения можно рассчитать по формуле

$$v_c = (v_{\tau} + P_u) (t_{\tau}/t_c + 1). \quad (4)$$

При этом считается, что скорости дыхания в короткие темновые экспозиции в условиях импульсного освещения и скорости дыхания на свету примерно одинаковы, т. е. $v_{\tau} \simeq v_R$.

Объектом исследования являлись проростки кукурузы ВИР-44 (фаза 3—4 листа) и фасоли сорта Rotomac (второй настоящий лист). Растения выращивали в контролируемых условиях, температура $20 \pm 2^\circ$, интенсивность освещения $1,6 \cdot 10^5$ эрг/см²·сек, фотопериод 14 час. Скорости CO_2 -газообмена измеряли на и.-к. газоанализаторе «Irga» в закрытой газовой системе при естественной концентрации CO_2 и O_2 . Опыты проводили на целых листьях с использованием камеры-прищепки (¹¹), в которой поддерживалась температура листа $20 \pm 1^\circ$, интенсивность освещения $2,30 \pm 0,04 \cdot 10^5$ эрг/см²·сек. Импульсное освещение задавалось шторкой, легко навешенной на камеру-прищепку и управляемой двумя ждущими мультивибраторами. Последовательность определения газообмена была следующей. После 30—40 мин. предварительного освещения (в открытой газовой системе) помещенного в камеру-прищепку листа в течение 2—3 мин. в закрытой газовой системе проводили измерение газообмена при непрерывном освещении, а затем в течение 1,0—1,5 мин. при импульсном освещении. После этого систему продували атмосферным воздухом и измерения повторяли в той же последовательности.

Результаты проведенных экспериментов представлены на рис. 1, 2.

Опыты показали, что фотосинтетический CO_2 -газообмен в условиях импульсного освещения за один цикл $P_u t_n$ изменяется линейно от времени световой экспозиции t_c (рис. 1). Экстраполирование $P_u t_n$ в нуль световой экспозиции дает точку на оси ординат, лежащую ниже нуля, т. е. в условиях импульсного освещения в темновой промежуток преобладает противоположный фотосинтезу процесс. В опытах Кока (⁶) на клетках хлореллы при длительности темновой экспозиции 0,4 сек. аналогичная прямая экстраполируется в точку на оси ординат, лежащую выше нуля.

Это указывает на продолжение фотосинтетического выделения кислорода в темноте. В результате, сравнивая наши опыты и опыты Кока, можно заключить, что имеется принципиальное различие в характере прохождения процессов фотосинтеза при импульсном освещении по CO_2 - и O_2 -газообмену. Таким образом, гипотеза Цвета (¹³) о связи продолжающегося фотосинтетического газообмена в темноте с люминесценцией хлорофилла, очевидно, справедлива только для газообмена по кислороду.

Как показали наши опыты, более эффективное использование лучистой энергии зелеными растениями по CO_2 -газообмену при импульсном освеще-

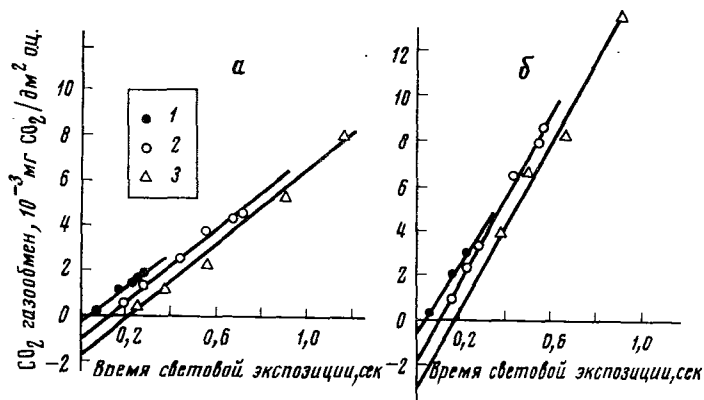


Рис. 1. Зависимость скорости видимого CO_2 -газообмена за один цикл (о.д.) $P_{\text{вт}}$ от времени световой экспозиции. а — фасоль (время темновой экспозиции: 1 — 0,21 сек., 2 — 0,73 сек., 3 — 1,48 сек.); б — кукуруза (время темновой экспозиции: 1 — 0,21 сек., 2 — 0,58 сек., 3 — 1,03 сек.)

нии обусловлено П-образным всплеском фотосинтетического поглощения CO_2 в момент световой вспышки (рис. 2). Например, скорости П-всплеска у листьев фасоли более чем на 40% превышают скорости фотосинтетического поглощения CO_2 при непрерывном освещении. При этом стационарные значения скоростей П-всплеска (значения v_c) устанавливаются за время, согласно рис. 1, меньшее 0,05 сек.

На относительно быстрое прекращение фотосинтетической ассимиляции CO_2 в темноте в условиях импульсного освещения указывает зависимость скорости дыхания в темноте от времени темновой экспозиции (рис. 2). Продолжение фотосинтетической ассимиляции в темноте должно было уменьшить скорости дыхания при сокращении времени темновой экспозиции, что в опытах на листьях фасоли и кукурузы не наблюдается, так как $X \approx U$. Например, у листьев фасоли при уменьшении темновой экспозиции от 0,7 до 0,2 сек. дыхание почти не изменяется и равно $6,6 \pm 1,1$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$. У листьев кукурузы скорости выделения CO_2 продолжают незначительно возрастать и при темновой экспозиции 0,2 сек. достигают максимальных значений $9,7 \pm 1,1$ мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}$. Установившиеся скорости фотосинтеза при непрерывном освещении не изменяются коротким импульсным освещением (рис. 2), поэтому приравнивание скоростей дыхания в темновые экспозиции длительностью 0,2—0,7 сек. к скоростям дыхания на свету при импульсном и непрерывном освещении можно считать вполне оправданным при точности определения 5—10%. Скорости дыхания на свету у листьев фасоли и обычно не измеряемые другими методами скорости выделения CO_2 на свету у листьев кукурузы (возможно результат декарбоксилирования малата ⁽¹²⁾) примерно в 3 раза выше скоростей темнового дыхания, измеренного после 30 мин. темноты (рис. 2).

Представляет интерес и другой результат — независимость скоростей П-всплеска от длительности экспозиций 0,4—1,5 сек. (рис. 2). Косвенно аналогичные результаты получены и другими авторами ^(8, 9). Независимость скоростей П-всплеска от указанной длительности темновых экспозиций можно объяснить тем, что при импульсном освещении прекращение освещения останавливает только фотохимические процессы фотосинтеза, связанные с синтезом АТФ и НАДФ- H_2 , тогда как темновые процессы синтеза акцептора CO_2 могут продолжаться. Если темновой промежуток достаточен для накопления в избытке акцептора CO_2 или его предшественника (время темновой экспозиции более 0,2 сек.), то в момент световой «вспышки» скорости поглощения CO_2 скачком примут новый, более высокий, стационарный уровень, который лимитируется уже фотохимическими процессами, связанными с синтезом АТФ и НАДФ- H_2 , интенсивность кото-

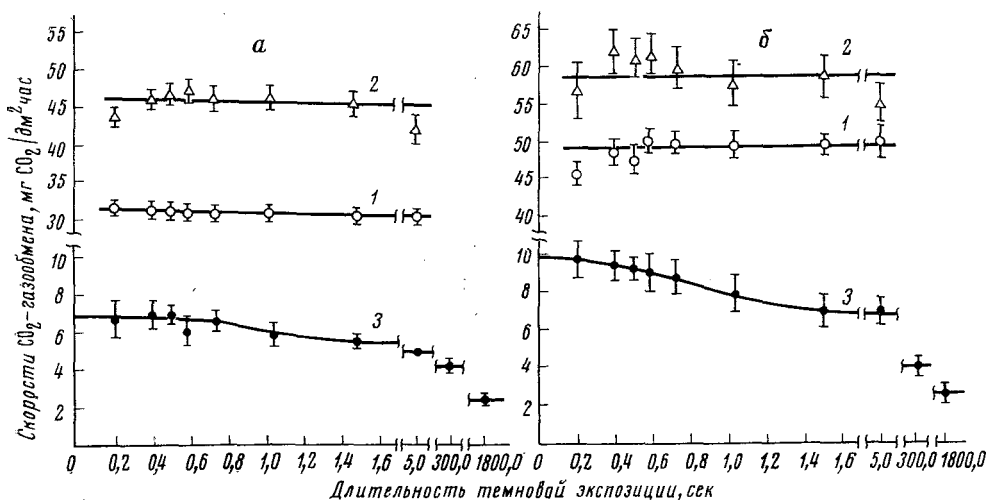


Рис. 2. Скорости фотосинтетического и дыхательного CO₂-газообмена. а — фасоль, б — кукуруза. Истинные скорости фотосинтетического поглощения CO₂: 1 — при непрерывном освещении; 2 — в условиях импульсного освещения в момент световой вспышки — П-всплеск (каждая точка — среднее 25–30 определений); 3 — скорости дыхания при различных длительностях темновых экспозиций. Дыхание в темновые экспозиции 5 и 30 мин. определялось прямым измерением выделения CO₂ в темноте (каждая точка — среднее 5–7 определений)

рых в некоторых пределах (до 1,5 сек.) не зависит от длительности темновых экспозиций (рис. 2).

Отсутствие послесветового поглощения CO₂ и наличие П-всплеска при импульсном освещении не подтверждает современных представлений по данному вопросу (^{8, 9}). Послесветовое поглощение CO₂ в настоящее время считается доказанным возрастанием выхода на вспышку фотосинтеза при увеличении темновой экспозиции до 0,2 сек. (^{2, 4, 7}) и прямыми измерениями поглощения ¹⁴C после освещения (^{14, 15}). Увеличение выхода фотосинтеза на вспышку при увеличении темновых экспозиций до 0,2 сек., как уже отмечалось выше, может быть связано в указанных опытах с возрастанием количества акцептора CO₂, который, как и при непрерывном освещении, продолжает лимитировать скорости ассимиляции CO₂. Опыты же с ¹⁴C проводились с использованием непрерывного освещения, при котором АТФ и НАДФ-Н₂ могут находиться в избытке и обеспечивать непродолжительное фотосинтетическое поглощение CO₂ в темноте.

Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук
им. В. И. Ленина
Ленинград

Поступило
24 IX 1975

ЛИТЕРАТУРА

- ¹ H. T. Brown, F. Escombe, Proc. Roy. Soc. B, v. 76, 29 (1905).
- ² A. A. Puxter, Изв. Акад. наук, № 12, сер. VI, 857 (1914).
- ³ O. Warburg, Biochem. Zs., B. 103, 188 (1920).
- ⁴ R. Emerson, W. Arnold, J. Gen. Physiol., v. 15, № 4, 391 (1932).
- ⁵ B. A. Бриллиант, Т. А. Крупникова, Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. IV, в. 9, 77 (1953).
- ⁶ B. Kok, Biochim. et biophys. acta, v. 21, 245 (1956).
- ⁷ T. Lumry, J. D. Spikes, H. Eyring, Ann. Rev. Plant Physiol., v. 5, 271 (1954).
- ⁸ Е. Рабинович, Фотосинтез, т. 3, М., 1959, стр. 271.
- ⁹ О. Хур, Фотосинтез, М., 1972, стр. 230.
- ¹⁰ В. В. Корж, Авт. свид. № 337096, Бюлл. изобр., № 15 (1972).
- ¹¹ В. В. Корж, Тез. докл. Всесоюз. совещ. по унификации методов и приборов для массовых измерений интенсивности фотосинтеза, Л., 1970, стр. 48.
- ¹² П. А. Колесников, Усп. совр. биол., т. 47, в. 3, 362 (1959).
- ¹³ M. Tswett, Zs. phys. Chem., B. 76, 413 (1911).
- ¹⁴ A. A. Benson, M. Calvin, Ann. Rev. Plant Physiol., v. 1, 25 (1950).
- ¹⁵ H. Gaffron, E. W. Fager, Ann. Rev. Plant Physiol., v. 2, 87 (1951).