

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Л. А. НЕЗГОВОРОВА

**О ТЕМНОВОЙ И СВЕТОВОЙ ФИКСАЦИИ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА  
РАЗНЫМИ РАСТЕНИЯМИ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 16 V 1951)

В науке широко распространен взгляд, что единственным прямым продуктом фотосинтеза являются углеводы. Однако существует мнение, что при фотосинтезе наряду с углеводами образуются белки и другие продукты неуглеводного характера (1-5). В. О. Таусон поставил под сомнение представление о том, что углеводы являются первыми продуктами фотосинтеза и промежуточными для образования всех остальных веществ, находящихся в растениях (6). По мнению А. А. Ничипоровича (?), при участии фотосинтетического аппарата растений создаются не только углеводы, но и другие жизненно важные соединения, причем соотношение между этими продуктами меняется в зависимости от качества, количества света, условий питания и физиологического состояния растений. Наряду с этим возникает предположение, что и специфика биохимических особенностей растений разных видов обуславливается не только особенностями вторичных превращений углеводов как единственных первичных продуктов, но и разнообразием первых продуктов фотосинтеза, специфичных в своем составе у растений разных типов. Иначе говоря, можно думать, что специфика биохимических особенностей разных растений в какой-то степени определяется на самых ранних этапах первичного образования органических веществ в результате деятельности фотосинтетического аппарата.

Целью настоящей работы было сравнение особенностей вхождения в цикл превращений  $C^{14}$  у разных растений в процессе темновой фиксации  $CO_2$  и фотосинтеза. Мы исследовали распределение радиоактивного изотопа углерода  $C^{14}$  в параллельных опытах на свету и в темноте. Методика работы заключалась в следующем. После экспозиции с  $C^{14}O_2$  листья фиксировались 85% этиловым спиртом, растирались и последовательно экстрагировались с обратным холодильником 85% этиловым спиртом (1 час), кипящей водой (2 часа), бензином (фракция до 100°, 30 мин.) и эфиром (30 мин.). Для удаления из спиртовой фракции бензино- и эфирорастворимых веществ она последовательно взбалтывалась в делительной воронке с бензином и эфиром. Все порции одноименных растворителей смешивались и рассматривались как одна фракция. Бензиновая фракция была темнозеленого, спиртовая — желтого, эфирная — бледножелтого цвета. Оказалось, что у разных видов растений абсолютно-сухой вес указанных фракций неодинаков, но у всех наибольший процент от сухого веса составляют нерастворимая (26—59%) и спиртовая (26—56%) фракции. Доля бензиновой и эфирной фракций не превышает 9%.

При определении содержания во фракциях радиоактивного углерода оказалось, что после экспозиции с  $C^{14}O_2$  как в темноте, так и на свету бензиновая и эфирная фракции почти не содержат  $C^{14}$  или содержат лишь следы его. Практически весь  $C^{14}$ , поглощенный листом, распределяется между следующими фракциями: 1) нерастворимый остаток, со-

державший в основном клетчатку, целлюлозу и нерастворимые в спирте белки; 2) фракция, извлекаемая кипящей водой, содержащая крахмал, декстрины, воднорастворимые сахара, белки и некоторые другие вещества. Белки листьев до настоящего времени мало изучены; в соке листьев содержатся небольшие количества альбуминов и глобулинов, а принадлежность большей части белков листьев к тому или иному типу — неясна. Поэтому присутствие белков можно допускать во всех изучаемых нами фракциях и особенно в нерастворимом остатке, поскольку большая часть белков листьев может быть извлечена только щелочью.

Так как наибольшая часть поглощенного изотопа  $C^{14}$  находилась в спиртовой фракции, то представляло интерес ее дальнейшее разделение. Спиртовая фракция подвергалась осаждению основным уксуснокислым свинцом, что должно было привести к осаждению белков. Так как мы не производили химического анализа получающегося таким образом осадка, мы называем эту фракцию белками условно. После осаждения белков сернокислой медью из раствора осаждались углеводы. Радиоактивность определялась в исходной спиртовой фракции, после осаждения из нее белков, а затем углеводов, а также в осажденных белках и углеводах. Данные удельной активности белковой и углеводной фракций рассматриваются как относительные из-за наличия в них примесей осадителей и из-за отсутствия количественных определений этих веществ. В представленных ниже таблицах приводятся результаты параллельных экспонирований листьев с изотопом в темноте и на свету, причем экспозиции были в темноте 20, 40 и 60 мин., на свету 20 мин.

В табл. 1 приведены данные удельной активности осадков белков и углеводов из спиртовой фракции. Как видно из табл. 1, в темноте  $CO_2$  фиксируется, главным образом, в веществах, находящихся в спиртовой фракции, и прежде всего в белках. На свету содержание  $C^{14}$  в этой фракции увеличивается (возможно, за счет фотосинтетического новообразования белков), но более сильному обогащению  $C^{14}$  подвергается фракция углеводов. Это говорит о том, что углеводы являются одними из основных, но не единственными продуктами фотосинтеза.

Таблица 1

Удельная активность белков и углеводов, осажденных из листьев различных растений

Растения	Темнота, $C^{14}O_2$ от $CO_2$ 0,14%						Свет, $C^{14}O_2$ от $CO_2$ 0,014%		Относит. увеличение активности на свету	
	20 мин.		40 мин.		60 мин.		20 мин.		белки	углеводы
	белки	углеводы	белки	углеводы	белки	углеводы	белки	углеводы		
Фасоль . . . . .	24	6	56	8	57	9	28	43	1,2	7,2
Конские бобы . . . . .	49	10	90	8	114	10	307	470	6,3	47,0
Клещевина . . . . .	89	5	123	5	138	8	242	87	2,7	17,4
Махорка . . . . .	87	5	86	8	88	6	330	132	3,8	26,4
Брюква . . . . .	59	6	80	12	99	10	554	413	9,4	68,8
Свекла сах. . . . .	101	14	117	4	124	2	407	208	4,0	14,8
Ваточник . . . . .	63	6	102	9	118	11	320	128	5,1	21,3
Кок-сагыз . . . . .	55	2	115	4	127	6	233	593	4,2	296,0

Относительное распределение изотопа во фракциях у различных растений различно, что, вероятно, указывает на различие путей фотосинтетического усвоения углерода у них.

Зная абсолютно-сухой вес фракций в единице листовой поверхности и удельную активность их, мы могли определить общее количество изотопа, фиксированного листом. Общее содержание изотопа в раствори-

мых углеводах и белках на единицу листовой поверхности рассчитывалось по данным общей активности спиртовой фракции, активности ее после осаждения белков, а затем углеводов (см. табл. 2).

Таблица 2

Содержание изотопа  $C^{14}$  в % от общего количества его, ассимилированного единицей листовой поверхности

Экспозиция	Фракция	Фасоль	Ваточник	Брюква	Махорка	Клеверна	Конские бобы	Кок-сага	Свекла сах.
В темноте 20 мин.	Нерастворимая . . . . .	3	4	5	5	8	5	1	3
	Водная . . . . .	36	20	19	10	8	5	5	1
	Раствор. углеводы . . . . .	5	2	4	2	2	4	0	2
	Белки . . . . .	51	73	70	82	76	77	93	92
	Проч. вещества . . . . .	5	1	2	2	6	9	1	2
	Общее количество изотопа в импульсах, принятое за 100% . . . . .	2735	8607	5013	7362	8056	4615	3231	6594
В темноте 40 мин.	Нерастворимая . . . . .	5	7	6	6	9	8	2	4
	Водная . . . . .	28	20	14	27	5	8	3	1
	Раствор. углеводы . . . . .	9	1	3	2	6	10	1	1
	Белки . . . . .	51	71	75	63	76	67	93	93
	Проч. вещества . . . . .	7	1	2	3	4	7	1	1
	Изотоп в % от количества, фиксированного за 20 мин. . . . .	138	143	168	128	176	131	234	124
В темноте 60 мин.	Нерастворимая . . . . .	6	6	6	6	13	26	2	5
	Водная . . . . .	31	19	13	41	3	6	2	1
	Раствор. углеводы . . . . .	8	1	2	1	3	14	0	1
	Белки . . . . .	49	73	76	51	77	47	92	93
	Проч. вещества . . . . .	6	1	1	2	4	7	2	1
	Изотоп в % от количества, фиксированного за 20 мин. . . . .	169	156	210	163	231	171	279	144
На свету 20 мин.	Нерастворимая . . . . .	21	14	23	27	38	12	5	9
	Водная . . . . .	29	22	18	20	18	8	6	19
	Раствор. углеводы . . . . .	18	10	7	15	10	48	7	5
	Белки . . . . .	29	38	51	36	31	29	67	52
	Проч. вещества . . . . .	3	16	1	2	3	3	15	15

Несмотря на то, что при увеличении экспозиции в темноте общее содержание изотопа значительно увеличивается, относительное его распределение по фракциям для каждого растения оказывается более или менее однотипным (за исключением махорки). Это позволяет говорить о специфике путей первичного вхождения углерода в цикл темнового его усвоения. Наибольший процент поглощенного в темноте изотопа осаждается с белковой фракцией. При экспозиции на свету относительное количество изотопа, осаждаемого с белковой фракцией, значительно меньше, а количество изотопа в нерастворимой и водной фракциях и растворимых углеводах больше, чем после экспозиции в темноте. Последнее полностью соответствует данным, представленным в табл. 1. При этом характерные особенности распределения все же сохраняются как при световом, так и при темновом усвоении. Так например, наибольшее количество  $C^{14}$  при темновой фиксации было сосредоточено в водной фракции у таких растений, как фасоль, ваточник, брюква, махорка. Наиболее высокие показатели по этой фракции имели эти растения и при усвоении  $C^{14}$  на свету. Наоборот, как в темновой, так и в свето-

вой фиксации наибольшее количество  $C^{14}$  у таких растений, как кокагаыз, свекла, сосредоточено в белковой фракции. Для конских бобов характерно высокое накопление  $C^{14}$  во фракции растворимых углеводов.

Так, исследование продуктов фотосинтеза листьев различного возраста показало, что при 20-минутной экспозиции на свету в молодых листьях больший процент изотопа спиртовой фракции осаждается с белками, меньший — с углеводами, а в старых листьях наблюдается обратная картина (см. табл. 3). Это позволяет говорить о том, что в молодых листьях синтез белков идет более интенсивно, чем в старых.

Таблица 3

Распределение изотопа в зависимости от возраста листа

Растения	% изотопа, осажденного из спиртовой фракции				Остаток изотопа после осаждения белков и углеводов	
	с белками		с углеводами		молодой	старый
	молодой	старый	молодой	старый		
Махорка . . . . .	87	56	10	39	3	5
Ваточник . . . . .	43	34	51	59	6	7
Кукуруза . . . . .	83	53	3	40	14	7
Сорго . . . . .	73	72	22	24	5	4

Таким образом, специфика путей усвоения  $CO_2$  характерна не только для разных растений, но и для различного физиологического состояния одних и тех же растений.

Приведенные данные позволяют предполагать, что характер продуктов фотосинтеза у растений различен и зависит как от условий процесса, так и от состояния и типа растений; в некоторой степени он предопределяется специфичностью видовых свойств живых белков с момента поглощения  $CO_2$  листом. В связи с этим можно напомнить, что органоиды фотосинтетического аппарата растений — хлоропласты — на 50—60% состоят из белков.

В заключение отметим, что в темноте  $CO_2$  фиксируется, главным образом, соединениями, осаждаемыми уксуснокислым свинцом и относящимися в основном к белкам; на свету идет синтез многих веществ, среди которых белки, вероятно, являются равноценным продуктом фотосинтеза.

Выражаю глубокую благодарность проф. А. А. Ничипоровичу за руководство работой.

Институт физиологии растений  
им. К. А. Тимирязева  
Академии наук СССР

Поступило  
14 V 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> В. В. Сапожников, Белки и углеводы зеленых листьев, как продукты ассимиляции, 1894. <sup>2</sup> Ф. И. Крашенинников, Накопление солнечной энергии в растениях, 1901. <sup>3</sup> В. И. Любименко, Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире, 1935. <sup>4</sup> К. Пуриевич, Исследования над фотосинтезом, 1913. <sup>5</sup> E. Godlewski, Zur Kenntnis der Eiweissbildung in den Pflanzen, Crakovie, 1903. <sup>6</sup> В. О. Тауссон, Изв. АН СССР, сер. биол., 3, 423 (1947). <sup>7</sup> А. А. Ничипорович, Вестн. АН СССР, 9, 101 (1950).