

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Л. БЕЛЛ

**ЗАВИСИМОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ ЛУЧИСТОЙ ЭНЕРГИИ ЛИСТЬЯМИ
ОТ ФОТОСИНТЕЗА**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 28 I 1952)

Имеющиеся в настоящее время скудные данные по вопросу о зависимости количества лучистой энергии, поглощаемой листом, от интенсивности фотосинтеза носят противоречивый характер и не позволяют сделать определенных заключений ни о самом существовании эффекта, ни тем более об его величине или зависимости от различных факторов (1-4). Между тем, этот вопрос имеет не только методическое значение, но и представляет определенный интерес для понимания механизма использования световой энергии зелеными растениями.

Существенно отметить, что в тех немногочисленных работах (1, 2), в которых упомянутая зависимость была обнаружена, использовались тепловые приемники энергии — болометры и термостолбики. Между тем, эти приборы могли быть чувствительны к небольшим изменениям температуры, всегда возникающим при изменении интенсивности фотосинтеза (из-за различной степени деградации световой энергии в тепловую). Не исключено, что это обстоятельство было ответственным за кажущуюся зависимость поглощения от фотосинтеза, обнаруженную в этих работах. С другой стороны, при использовании в качестве приемника селенового фотоэлемента, слабо чувствительного к температурным изменениям, никакой зависимости поглощения от фотосинтеза не было обнаружено (4).

Чтобы исключить возможное влияние температурных эффектов на изучаемое явление, в настоящей работе мы также применяли селеновый фотоэлемент. Для опытов использовались листья кукурузы, выращенной в лаборатории под люминесцентными лампами белого света. Возраст растений колебался от 1 до 2 мес. Как правило, использовались молодые листья верхнего яруса, которые отрезались под водой за 2—3 часа до начала опыта.

Опытный лист и фотоэлементы помещались в вакуумный эксикатор. В нижнюю часть последнего наливалась вода, в которую опускалось основание листа. Верхняя часть эксикатора отделялась от нижней плоской чашкой, опиравшейся на внутренний выступ в эксикаторе. На этой чашке помещалась подставка, служившая для укрепления фотоэлементов и для фиксации положения листа. Для впуска света в эксикатор крышка последнего была заменена плоским стеклянным диском. В боковое отверстие эксикатора вставлялась резиновая пробка, через которую были пропущены стеклянные трубочки для впуска и выпуска газа, а также провода, присоединяемые к фотоэлементам. Эксикатор находился в термостате с небольшим окошком в верхней стенке. Температура термостата поддерживалась при $24^{\circ} \pm 1^{\circ}$.

Лист облучался светом от кинолампы 110 в, 750 вт. Напряжение от сети стабилизировалось электромагнитным стабилизатором и затем трансформировалось и поддерживалось при необходимом значении при помощи автотрансформатора с плавной регулировкой. Свет собирался конденсором, в качестве которого использовалась стеклянная колба с проточной водой. Для устранения оставшихся ближних инфракрасных и части красных лучей, не поглощаемых хлорофиллом, ставилась кювета с раствором CuSO_4 (пропускание начиная с 670 м μ). За кюветой помещались диафрагма и соответствующие стеклянные светофильтры. При помощи линзы и зеркала изображение диафрагмы отбрасывалось на лист.

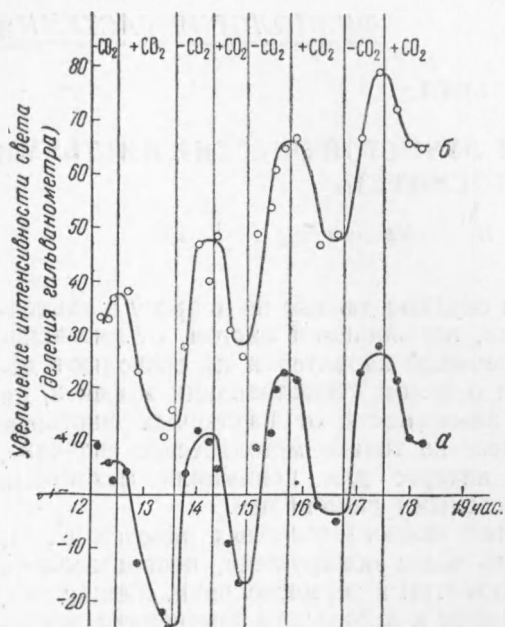


Рис. 1

Интенсивность отраженного света учитывалась фотоэлементом, помещенным над листом, причем чувствительная поверхность была обращена к листу. В центре этого фотоэлемента вырезано отверстие диаметром в 10 мм. Расстояние фотоэлемента от листа и его чувствительность таковы, что при отражении света от белого диска из MgO , помещенного на место листа, показания оказались равными показаниям, получающимся при падении пучка на второй фотоэлемент, используемый для измерения интенсивности проходящего света. Фотоэлектрическая эдс обеих фото-

элементов измерялась на обычной компенсационной схеме с чувствительным гальванометром.

Основные измерения сводились к определению интенсивности проходящего света и суммарной интенсивности проходящего и отраженного (или просто отраженного) света при наличии в эксикаторе воздуха, обогащенного CO_2 (7—10%), и воздуха, освобожденного от CO_2 путем непрерывного пропускания через поглотители с раствором NaOH (30%).

На рис. 1 показана типичная кривая, полученная в одном из опытов. Эта кривая была получена путем кратковременного облучения листа синим светом (шоттовский светофильтр ВГ-7, 1 мм). Время облучения колебалось от 5 до 10 сек., необходимых для производства отсчета. Компенсация эдс фотоэлемента производилась только в начале опыта, и в дальнейшем отмечалось положение зайчика гальванометра на шкале. На рис. 1 по оси ординат и приведены эти отсчеты по гальванометру. Сравнение кривых а и б, относящихся, соответственно, к проходящему свету и сумме проходящего и отраженного света, показывает, что средние амплитуды колебаний показаний гальванометра для обеих кривых практически одинаковы, что указывает, что количество отраженного света практически не зависит от содержания CO_2 , т. е. от интенсивности фотосинтеза. Этот вывод подтверждается рядом других подобных опытов. Таким образом, для суждения о характере изменения поглощенного света достаточно привести данные для проходящего света.

В табл. 1 приведены средние значения изменения относительной интенсивности проходящего света $\Delta T/T$, определенные на основе кри-

Таблица 1

№ опыта	Спектральный состав падающего света	Интенсивность, эрг/см ² · сек	Экспозиция	$\Delta T/T$, %
1	630—670 ¹	23000	Непрерывн.	3,3±1,5
2	630—670 ¹	23000	"	3,1±1,4
3	570—670 ²	66000	"	2,2±0,2
4	570—670 ²	66000	"	2,2±0,9
5	570—670 ²	66000	5—10 сек.	1,4±0,4
6	420—670 ³	185000	5—10 "	5,5±1,9
7	420—670 ³	185000	5—10 "	3,1±1,0
8	350—600 ⁴	75000	5—10 "	2,9±0,6
9	350—600 ⁴	75000	5—10 "	4,2±0,7

¹ Светофильтр RG-2 (2 мм). ² OG-2 (2 мм). ³ GG-3 (2 мм). ⁴ BG-7 (1 мм).

вых, подобных кривой рис. 1. Всего таких кривых было снято около 30. Приведенные ошибки — средние арифметические.

Вообще говоря, индукционные эффекты фотосинтеза могли влиять, а быть может, и полностью вызвать те изменения показаний, которые наблюдаются при кратких периодах облучения. Однако, как видно из табл. 1 (ср. опыты 1—4 и 5—9), совершенно аналогичные результаты получаются и при непрерывном облучении листа. Это важное обстоятельство также доказывает, что наблюдаемый эффект не вызывается образованием продуктов фотосинтеза (крахмала) ⁽⁵⁾ или изменением содержания хлорофилла*.

Независимость знака изменения фотоэлектрической эдс от длины волны (см. табл. 1) показывает, что эти изменения, повидимому, не обусловлены сдвигом кривой поглощения листа. Подобный сдвиг в принципе мог бы вызвать изменение показаний гальванометра, так как селеновый фотоэлемент является селективно чувствительным приемником лучистой энергии (с максимумом чувствительности приблизительно при 600 м μ).

Наблюдаемое явление не обусловлено флуоресценцией. Это доказывается следующими опытами. Если закрыть фотоэлемент, находящийся под листом, синим светофильтром, не пропускающим красные лучи флуоресценции, и облучать лист белым светом, то получается обычный эффект. Если же фотоэлемент закрыть красным светофильтром, пропускающим флуоресцентное излучение листа, и облучить последний синим светом, то практически не наблюдается никакого изменения показаний гальванометра; при замене же синего фильтра вторым красным фильтром опять наблюдается обычный эффект. Следует, наконец, упомянуть, что контрольные опыты, поставленные с мертвыми листьями, показали, что нет корреляции между содержанием CO₂ и изменением показаний гальванометра.

Все эти факты позволяют утверждать, что увеличение интенсивности фотосинтеза сопровождается увеличением количества лучистой энергии, поглощаемой листом, причем относительная величина этого изменения $\Delta A/A \times 100$ порядка 0,6% (считая $\Delta T/T \times 100 = 3\%$, $\Delta A = \Delta T$ и $T = 0,2 A$, A — поглощенный свет, T — проходящий свет).

Это явление получает простое объяснение, если предположить, что:

- 1) коэффициент поглощения света у невозбужденной молекулы хлоро-

* При непрерывном облучении обычно наблюдается в течение 2—3 час. постепенное увеличение поглощения, обусловленное (судя по потемнению листа в месте облучения) дополнительным образованием хлорофилла. На это общее изменение накладываются описываемые небольшие изменения поглощения, зависящие от содержания CO₂.

филла значительно больше, чем у возбужденной молекулы, и 2) в присутствии CO_2 отвод энергии возбуждения хлорофилла происходит быстрее (за счет образования соответствующего акцептора энергии), чем в отсутствие CO_2 . Другими словами, предполагается, что при фотосинтезе эффективное время жизни возбужденного состояния хлорофилла меньше его естественной длительности. При этих условиях эффективное число молекул хлорофилла, способных поглощать свет, будет больше в фотосинтезирующем листе, чем в нефотосинтезирующем, что и объясняет увеличение поглощения при фотосинтезе.

Исходя из такого представления, можно грубо оценить нижний предел естественной длительности возбужденного состояния хлорофилла по формуле

$$\tau \sim \frac{N_{\text{хлор}}}{nA} \frac{\Delta T}{T}.$$

Здесь $N_{\text{хлор}}$ — средняя концентрация молекул хлорофилла, отнесенная к 1 см^2 поверхности листа; A — количество света (в эргах), поглощаемого в 1 сек. 1 см^2 листа; n — число квантов, заключенных в 1 эрге поглощенного света, и $\Delta T/T$ — относительное изменение количества проходящего света. По нашим измерениям, среднее значение $N_{\text{хлор}}$ для использованных нами листьев равно $2,1 \cdot 10^{16}$ молекул/ см^2 . Принимая $A = 100\,000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек.}$, $n = 3 \cdot 10^{11} \text{ эрг}^{-1}$ (зеленые лучи) и $\Delta T/T = 3 \cdot 10^{-2}$, получим $\tau \sim 0,02 \text{ сек.}$

В заключение автор пользуется случаем выразить благодарность проф. А. А. Ничипоровичу за непрерывный интерес к работе и обсуждение полученных результатов, а также Н. П. Воскресенской за ряд практических советов.

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

Поступило
26 I 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ К. Пурневич, Зап. Киев. об-ва естеств., 23, 37 (1913). ² E. Detlefsen, Arb. Bot. Inst. Würz., 3, 534 (1888). ³ A. Ursprung, Ber. Deut. Botan. Ges., 36, 122 (1918). ⁴ Н. Н. Овчинников, ДАН, 59, № 6 (1948). ⁵ E. Rabinowitsch, Photosynthesis, 2, 683, 1951.