

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Л. А. НЕЗГОВОРОВА

**ДИНАМИКА ПОГЛОЩЕНИЯ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА
ЛИСТЬЯМИ РАСТЕНИЙ В ТЕМНОТЕ И НА СВЕТУ**

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 19 VIII 1953)

Продолжая изучение процесса фотосинтеза и темновой фиксации, начатое нами в 1950 г., мы исследовали их в динамике. Как и в предыдущих работах (¹⁻³), мы интересовались в темновом процессе, главным образом, той частью углекислого газа, которая фиксируется листьями в органически связанной форме, образование которой, по литературным данным, представляет процесс карбоксилирования. А. Л. Курсанов, Н. Н. Крюкова и М. И. Пушкарева (⁴) исследовали процесс поглощения CO_2 корнями растений и фиксацию его в органических соединениях и нашли, что около 90% меченого углерода находится в растении в органически связанной форме при полном отсутствии света. Подобно этому, в настоящем исследовании мы интересовались не только количеством органически фиксированного листом CO_2 , но и общим количеством неорганического CO_2 , поглощенного листом из воздуха.

В целях постоянства состава изучаемых фракций листа, исключения влияния возраста растений и условий выращивания, опыты проводились с первыми (после семядолей) листьями фасоли, сорт Оливковый, который выращивался в ящиках, при круглосуточном освещении белыми люминесцентными лампами. Во всех опытах с изотопом камера, в которой экспонировались листья, содержала 3% углекислого газа, 0,01 доля которого включала радиоактивный углерод C^{14} . После экспозиции, соответствующей схеме опыта, фиксация и фракционирование материала проводились в основном по ранее принятой нами схеме (²). Отличие заключалось лишь в замене водного экстрагирования солевым (10% NaCl). Данные всех опытов представлены в расчете количества изотопа (в импульсах), содержащегося во фракциях из 100 cm^2 листьев. К этой же единице приведено и общее поглощение изотопа листом.

Из результатов, представленных в табл. 1, видно, что в темноте, так же как и на свету, идет непрерывная фиксация углекислого газа в органически связанной форме. Обращает на себя внимание, что характер распределения углерода в исследованных нами фракциях в темноте и на свету одинаков, отличаясь лишь величиной абсолютных показателей. Это позволяет предположить, что поглощение углекислого газа в темноте и на свету происходит во всех фракциях одновременно и независимо, что соответствует возможности одновременного карбоксилирования различных по растворимости веществ, по нашему мнению, белкового характера, что подтверждается данными А. М. Кузина, В. М. Мереновой и Я. В. Мамуля (⁵) о фиксации изотопа углерода, поступающего в корни растений, главным образом в белковой фракции.

Анализируя данные табл. 1, интересно отметить, что при сравнении интенсивности фиксации углекислого газа в темноте и на свету соотношение этих процессов изменяется закономерно: чем меньше экспозиция,

Таблица 1

Динамика поступления и распределения изотопов углерода
(тыс. импульсов на 100 см² листьев)

	30 сек.	1 мин.	2 мин.	4 мин.	6 мин.	10 мин.	15 мин.
В темноте							
Спиртовая . . .	28,6	36,6	54,7	88,7	110,5	146,3	186,8
Солевая	3,7	8,1	9,4	17,0	38,6	62,3	63,8
Щелочная . . .	0,06	0,17	0,29	0,4	0,38	1,2	1,6
Нераствор. . .	0	0	0	0	0,02	0,14	0,19
Общее поглощ.	32,4	44,9	64,4	106,1	149,5	209,9	252,4
В %	100	138	198	327	462	648	780
На свету							
Спиртовая . . .	48,5	104,6	310,2	635,4	1094,6	1882,7	3005,5
Солевая	17,9	21,0	95,2	170,2	319,4	476,3	596,9
Щелочная . . .	0,57	4,7	9,4	16,5	18,4	77,8	87,4
Нераствор. . .	0	0	0,13	1,7	34,2	55,9	141,6
Общее поглощ.	67,0	130,3	414,9	823,8	1466,6	2492,7	3831,4
В %	100	195	619	1230	2190	3720	5720
Поглощ. в темноте в % к поглощ. на свету . . .	48,3	34,3	15,5	12,8	10,0	8,4	6,5

тем больше отношение темновой фиксации CO₂ к его усвоению на свету. Это справедливо не только для целого листа, но и для распределения углерода по фракциям. Таким образом, чем меньше экспозиция, тем больше необходимость темнового контроля.

Данные о количестве углекислого газа, которое вообще поглощается листьями растений в темноте, в литературе немногочисленны и не лишены противоречий⁽⁶⁾. Полностью учесть весь углекислый газ, поглощаемый листьями в темноте, не всегда возможно, даже пользуясь методом меченых атомов, так как большая часть его представлена неорганически связанным углекислым газом, освобождающимся из листа уже при фиксации и растирании материала. С целью выяснения вопроса, насколько велико количество CO₂, связываемое листом в темноте в неорганической форме, и используется ли он в синтезе органических веществ, мы провели опыты, в которых листья экспонировались в камере с меченым углекислым газом в темноте в течение 5 мин., а затем переносились в камеру с эквивалентным содержанием обычного углекислого газа, в одном случае в темноту, в другом — на свет. Результаты этих опытов представлены в табл. 2.

Из данных табл. 2 можно видеть, что со временем неорганически связанный в темноте углекислый газ используется для синтеза как на свету, так и в темноте. Количество неорганически связанного углекислого газа, поглощенного за 5 мин. в темноте, во много раз превышает количество его, найденное в исходном варианте, фиксированном сразу после экспозиции с изотопом. Данные табл. 2 подтверждают предположение о том, что одинаковый характер распределения углерода в темноте и на свету говорит об одновременной связи углекислого газа при темновой фиксации с несколькими акцепторами, а поэтому уже темновая фиксация углекислого газа может быть одним из факторов разнообразия продуктов фотосинтеза. Для того чтобы проследить, как пойдет процесс при более продолжительных экспозициях, были проведены опыты, аналогичные 4 и 5, в кото-

Таблица 2

Динамика усвоения изотопа углерода, поглощенного в темноте (тыс. импульсов на 100 см² листьев)

	Исходн. содерж.	1 мин.	2 мин.	4 мин.	6 мин.	10 мин.	15 мин.
В темноте							
Спиртовая	38,1	52,0	67,0	81,7	110,0	120,9	139,3
Солевая	5,6	9,1	10,3	13,8	20,1	25,9	41,8
Щелочная	1,6	1,9	2,5	2,9	3,0	3,1	2,6
Нераствор.	0,08	0,17	—	0,2	0,4	0,4	0,58
Общее поглощ.	45,4	63,2	79,8	98,6	133,5	150,3	184,3
В %	100	139	176	218	294	331	406
На свету							
Спиртовая	38,1	150,9	198,1	426,2	660,8	808,7	774,1
Солевая	5,6	12,9	12,1	114,0	245,0	256,8	293,2
Щелочная	1,6	7,6	11,3	18,6	25,0	75,7	147,1
Нераствор.	0,08	0,77	1,0	11,6	30,5	53,2	90,8
Общее поглощ.	45,4	172,2	222,5	570,4	961,3	1194,4	1305,2
В %	100	379	486	1260	2120	2630	2870
Поглощ. в темноте в % к поглощ. на свету	—	36,7	35,9	17,3	13,9	12,6	14,1

рых максимальная продолжительность экспозиции на свету была 4, а в темноте 14 час. Данные этих опытов показывают, что в темноте лист не успевает ассимилировать данный ему предварительно изотоп даже в течение 14 час.; на свету же этот процесс кончается через 40 мин., и с этого времени наблюдается уменьшение содержания изотопа во всех фракциях. Поэтому динамика фиксации углерода в темноте при сравнении с ассимиляцией на свету имеет своеобразный характер: до 40 мин. экспозиции процент темновой фиксации по отношению к световой уменьшается от 67 до 11, а затем, к 4 час. увеличивается до 31.

На основании полученных данных можно предполагать, что в фотосинтезе растения используют не только углекислый газ окружающей атмосферы, но и тот, который поглощен в ночные часы и находится в листьях в виде резерва. Это вполне согласуется с данными (4, 5, 7, 8) об усвоении в процессе фотосинтеза углекислого газа, поступающего в растение через корневую систему. С этой точки зрения различия в дневном ходе фотосинтеза у разных растений при равных условиях влажности, освещения и содержания CO₂ в воздухе можно объяснить неодинаковой способностью растений к поглощению углекислого газа в ночные часы и из почвы.

На основании полученных результатов можно было предполагать, что при еще более коротких экспозициях и меньшей интенсивности света показатели фиксации углекислого газа в темноте и на свету будут приближаться друг к другу. Для проверки этого предположения мы провели опыты с экспозицией листьев в камере с изотопом в темноте и на свету различной интенсивности: слабый свет 500 вт — лампа накаливания на расстоянии 60 см, и сильный свет 500 вт — зеркальная лампа на расстоянии 25 см с экраном из проточной воды. Данные этих опытов, представленные в табл. 3, ясно подтверждают, что чем меньше интенсивность света

и меньше экспозиция, тем больше показатели интенсивности ассимиляции углекислого газа на свету приближаются к показателям фиксации его в темноте. При увеличении интенсивности света относительное содержание изотопа в спиртовой фракции уменьшается, а синтез веществ в других фракциях увеличивается.

Таблица 3

Динамика поглощения изотопа углерода в темноте и на свету различной интенсивности

Условия		5 сек.	30 сек.	1 мин.	2 мин.	10 мин.	20 мин.
Темнота	{ Спиртовая	7,9	17,2	33,1	51,4	97,9	231,4
	{ Общее погл.	9,6	19,2	36,6	63,1	118,8	341,6
Сильный свет	{ Спиртовая	10,3	31,4	108,3	380,4	1774,9	5983,7
	{ Общее погл.	17,8	42,1	126,0	504,1	3525,5	11986,7
Слабый свет	{ Спиртовая	8,5	26,7	94,2	28,5	923,3	2942,4
	{ Общее погл.	10,7	36,4	107,2	306,9	1931,2	4402,9
Поглощ. в темноте в % к поглощ. на сильн. свету		53,8	45,7	29,1	12,5	3,4	2,8
Поглощ. в темноте в % к поглощ. на слаб. свету		89,5	52,9	34,1	20,6	6,1	7,7

Полученный нами экспериментальный материал далек от того, чтобы удовлетворительно разрешить сложный вопрос темновой фиксации CO_2 , но в нем наглядно устанавливается большая емкость листа при поглощении углекислого газа в темноте, причем показывается, что количество CO_2 , фиксируемого в органически связанной форме в темноте, в 20—30 раз меньше того, которое одновременно поглощается листом и находится в нем в неорганически связанной форме. Углекислый газ, фиксированный листом в темноте, претерпевает и дальнейшие превращения, сущность и физиологическое значение которых требуют еще дополнительного изучения.

Фиксация углекислого газа в органически связанной форме на различных веществах в темноте допускает возможность последующего многообразия продуктов фотосинтеза. Для того чтобы эта возможность превратилась в действительность, необходим свет.

Чем меньше экспозиция и интенсивность света, тем меньше различия в интенсивности ассимиляции углекислого газа на свету и фиксации его в темноте, причем различия не только в общем поглощении, но и в распределении углерода по фракциям. Это дает нам основание говорить о необходимости темнового контроля при работе с короткими экспозициями, широко принятыми при изучении первичных продуктов фотосинтеза, при повышенном содержании углекислого газа в атмосфере.

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

Поступило
7 VII 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. А. Незговорова, ДАН, 79, № 3, 537 (1951). ² Л. А. Незговорова, ДАН, 85, № 6, 1387 (1952). ³ Л. А. Незговорова, ДАН, 86, № 4, 853 (1952). ⁴ А. Л. Курсанов, Н. Н. Крюкова, М. И. Пушкарева, ДАН, 88, № 5, 937 (1953). ⁵ А. М. Кузин, В. И. Меренова, Я. В. Мамуль, ДАН, 85, № 3, 645 (1952). ⁶ Е. Рабинович, Фотосинтез, ИЛ, 1951. ⁷ А. Л. Курсанов, А. М. Кузин, Я. В. Мамуль, ДАН, 79, № 4, 658 (1951). ⁸ Г. К. Самохвалов, Новое об углеродном питании растений, Харьков, 1952.