

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Н. П. ВОСКРЕСЕНСКАЯ

**ЗНАЧЕНИЕ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА
ДЛЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО ОБРАЗОВАНИЯ ВЕЩЕСТВ**

(Представлено академиком А. И. Опарным 15 X 1953)

Изменения в обмене веществ листьев, наблюдаемые при освещении растений светом разного спектрального состава, по современным представлениям, должны возникать уже в первичном синтезе органического вещества — фотосинтезе (1). Ранее (2, 3) нам удалось наблюдать значительные различия для накопления углеводов, белков и органических кислот в листьях некоторых растений при освещении их в течение 5—6 час. коротковолновыми (400—575 м μ) и длинноволновыми (580—720 м μ) лучами. В первом случае образовалось значительно меньше, чем во втором, углеводов и больше белков и органических кислот. Однако методика постановки опытов (их длительность) не позволяла сделать окончательного вывода, как скоро начинаются эти различия и чем они объясняются: неодинаковым ходом фотосинтеза в этих условиях или происходящими за 5—6 час. освещения листьев вторичными превращениями образованного при фотосинтезе вещества, в частности, может быть, углеводов.

В настоящей работе сделана попытка при помощи C^{14} проследить в динамике, начиная с первых минут фотосинтеза, распределение активности в углеводах и белках листьев при освещении последних светом разного спектрального состава.

Объект исследования — листья подсолнечника, выращенные в естественных условиях освещения. Перед опытом срезанные листья в течение 15—16 час. выдерживались в темноте. В качестве источника минерального азота в листья вводился методом вакуум-инfiltrации 0,01 М раствора KNO_3 . Для каждого срока экспозиции на красном и синем свете употреблялись половинки одного листа. Опыты проводились в стеклянных, замкнутых ртутью камерах. Содержание общей CO_2 в камерах 3%, $C^{14}O_2$ — 0,003 от общего количества CO_2 . Источники освещения — ртутные лампы высокого давления ИГАР-2 (коротковолновая часть спектра) и лампы накаливания с жидким светофильтром $K_2Cr_2O_7$ (длинноволновая). Интенсивность освещения подбиралась таким образом, чтобы фотосинтез в обоих участках спектра был одинаков. Подбор освещенностей, обеспечивающих одинаковый фотосинтез, проводился на основании измерения величины фотосинтеза по методу Варбурга, на красном и синем свете различной интенсивности.

После экспозиции с C^{14} листья фиксировались кипячением их в воде в течение 2 мин. Растертый листовый материал центрифугировался, после чего исследовалось распределение активности между центрифугатом и остатком. При этом было установлено, что весь радиоактивный изотоп углерода в листьях подсолнечника за время от 5 сек. до 5 мин. практически целиком сосредоточен в воднорастворимых веществах, что соответ-

ствуется имеющимся по этому вопросу литературным данным (4). Спектральный состав света за 5 мин. практически не влиял на распределение активности между воднорастворимыми и нерастворимыми веществами (см. табл. 1).

Вышеуказанные обстоятельства позволили в дальнейшем проводить работу только с фракцией воднорастворимых веществ. Эта фракция могла

Таблица 1

Распределение C^{14} между воднорастворимой фракцией и остатком на красном и синем свете (удельная активность в имп·мг/мин)

Продолжит. экспозиции	Воднорастворимая фракция		Остаток	
	красн. свет	синий свет	красн. свет	синий свет
5 сек.	37	101	—	2
30 "	74	78	3	1
3 мин.	1036	932	55	—
5 "	1706	1636	103	90

содержать: воднорастворимые белки, углеводы, кислоты, основания. Белки осаждались уксуснокислым свинцом. Так как вместе с белком могли осаждаться некоторые органические кислоты, мы называем осадок белком условно.

Промытый белок при помощи сероводорода освобождался от свинца, переходя при этом в раствор. Очищенный от осадка сернистого свинца раствор белка упаривался, и активность его определялась на торцовом счетчике при помощи пересчетной установки Гейгера — Мюллера.

Фильтрат, оставшийся после осаждения белка, пропускаться через обменники, которые адсорбировали соединения, обладающие кислыми и основными свойствами. В растворе оставались нейтральные вещества (углеводы). Активность углеводов, так же как и белков, измерялась непосредственно. Что касается активности веществ, адсорбированных на обменниках, то она определялась по разности: общая активность воднорастворимых веществ минус сумма общей активности углеводов и белков.

Таблица 2

Распределение C^{14} в воднорастворимых веществах

Условия освещения	Экспозиция в сек.	Общ. активн. водн. фракц.		Белковая фракция			Углеводная фракция			Активность адсорбир. обменниками		Отношение белок : углевод
		уд. акт.	общ. на 20 см ²	уд. акт.	общ. на 20 см ²	% от общ. акт.	уд. акт.	общ. на 20 см ²	% от общ. акт.	общ. на 20 см ²	% от общ. акт.	

О п ы т № 1

Синий свет	5	46	772	60	366	47,4	7	47	6,1	359	46,5	7,78
	30	166	3071	270	1250	40,7	39	284	9,2	1537	50,0	4,41
	90	482	9400	362	1701	18,0	194	1067	11,3	6634	70,6	1,59
	180	1524	27432	1136	6248	22,7	791	4386	16,0	16798	61,2	1,42
Красный свет	5	42	705	53	323	45,8	8	53	7,5	329	46,7	6,09
	30	197	3880	316	1664	43,1	36	263	7,0	1943	50,1	6,12
	90	704	13728	367	1724	12,5	268	1474	10,7	10530	76,7	1,16
	180	2014	26252	1013	5571	15,1	2979	18171	50,1	12510	34,8	0,30

О п ы т № 2

Синий свет	5	54	1026	73	408	39,8	0	0	0	618	60,2	—
	30	127	2504	247	1309	52,3	15	93	3,7	1099	43,9	14,07
	90	677	12186	400	2880	23,6	239	1386	11,4	7920	65,0	2,07
	180	1885	33930	1115	7470	22,01	976	6832	20,1	19628	57,8	1,09
Красный свет	5	32	608	75	420	69,1	3	15	2,5	173	28,4	28,0
	30	107	1979	316	1422	71,8	24	148	7,5	409	20,7	9,63
	90	826	14868	675	4860	32,7	353	2047	13,8	7961	53,5	2,33
	180	1779	32022	721	4830	15,1	2054	14378	44,9	12814	40,0	0,30

В табл. 2 представлены данные по распределению C^{14} между воднорастворимыми веществами в листьях подсолнечника на красном и синем свете. Наряду с данными об удельной и общей активности даны относительные величины — процент радиоактивного углерода, сосредоточенного в данной фракции, по отношению к общей активности воднорастворимых веществ. Это дает возможность нагляднее, чем при сравнении только общей и удельной активности, проследить ход распределения C^{14} для обоих участков спектра, так как, несмотря на выравнивание фотосинтеза, в поглощении C^{14} иногда наблюдались различия. Например, в опыте № 1 (табл. 2) поглощение листом C^{14} шло гораздо более интенсивно в условиях освещения длинноволновыми, нежели коротковолновыми лучами.

Активность белковой фракции в первые 30 сек. фотосинтеза составляла около половины (опыт № 1), а иногда и до 70% (опыт № 2) всего усвоенного листом C^{14} . Каких-либо закономерных различий в течение этого времени для красного и синего света не замечено. К 90 сек. обнаружилось резкое уменьшение процента активности, сосредоточенной в белке, так как активность белка во времени возрастала в меньшей степени, чем общая активность всех воднорастворимых веществ. Иными словами, увеличение общей активности воднорастворимых веществ происходило в это время, главным образом, за счет увеличения активности веществ небелкового характера. В последние 1,5 мин. опыта интенсивность накопления C^{14} в белке вновь возрастает, что приводит к стабилизации процента активности в этой фракции, а иногда и к увеличению его. К этому же времени скорость накопления C^{14} в белке становится различной для красного и синего света. Во втором случае для обоих опытов и удельная и общая активность выше. Особенно резкие различия в удельной активности белка на красном и синем свете получены для опыта № 2, где скорость поступления C^{14} в лист для обоих участков спектра была практически одинакова.

Активность углеводной фракции в первые 30 сек. невелика, особенно в опыте № 2. Существенное ее увеличение начинается с 90 сек., однако и в это время она остается во много раз ниже, чем активность белка. После 1,5 мин. фотосинтеза активность углеводов на красном свете резко, на синем в гораздо меньшей степени, увеличивается. В опыте № 2 некоторые различия для синего и красного света наблюдаются даже при 30 сек. экспозиции.

Как видно из данных табл. 2, в первые 90 сек. фотосинтеза практически весь C^{14} распределялся между фракцией веществ, адсорбируемых обменниками и белками. После 90 сек. относительная активность этих веществ падала в большей степени на красном свете. Что за 5 сек. произошло образование белка в количестве до 60—70% по отношению ко всей усвоенной листом углекислоте фотосинтеза, предположить трудно. Таким образом, в первые секунды, очевидно, мы имели дело с карбоксилированием активных групп белка⁽⁵⁾. Так как скорость этого процесса обуславливается емкостью белка, т. е. количеством активных групп, способных к карбоксилированию, то с увеличением времени она должна уменьшаться. Поэтому к 90 сек. и наблюдается резкое падение процента C^{14} , сосредоточенного в белке. Затем падение прекращается, так как, очевидно, включается новый процесс — образование белка.

О начале синтеза свидетельствует значительное увеличение общей и удельной активности белка, в большей мере для синего света. Наряду с карбоксилированием свободных групп белка, очевидно, происходит и восстановительное карбоксилирование свободных кислот с образованием, скорее всего, как следует из литературных данных⁽⁶⁾, фосфоглицериновой кислоты. При дальнейших превращениях последней могут образоваться фосфорные эфиры сахаров, а также фосфорсодержащие ки-

слоты. Этим обстоятельством можно объяснить накопление C^{14} на обменниках в первые моменты фотосинтеза. Одновременно с активным образованием углеводов активность на обменниках падает.

Таким образом, в кратковременных опытах с применением C^{14} удалось установить влияние спектрального состава света на первичный синтез веществ. Распределение активности между углеводами, белками, а также веществами, адсорбированными на обменниках, было резко различно на красном и синем свете, причем изменение активности всех фракций начиналось практически одновременно. Однако, как показывают опыты, различия в действии света выявились не с начала опыта, а через некоторый промежуток времени: иногда после 30 сек., иногда после 1,5 мин. освещения. Последнее обстоятельство говорит о том, что действие света состоит не во влиянии его на первичную фотохимическую реакцию — получение активного водорода, а во влиянии на дальнейший ход превращения промежуточного продукта.

Причин, обуславливающих различия в распределении C^{14} по фракциям, в разных условиях освещения может быть несколько. Во-первых, энергия кванта синего света почти вдвое больше красного. Значит, избыток энергии, не потребленный в фотоакте фотосинтеза и деградирующий в клетку в виде тепла, в синих лучах значительно больше, чем в красных. Во-вторых, кроме хлорофилла, деятельного в обоих участках спектра, энергия синих лучей дополнительно поглощается каротиноидами, а также флавиновыми системами. Поэтому в коротковолновой части спектра может осуществляться ряд вторичных фотохимических реакций. Известно, например, что на физико-химические свойства плазмы клеток (7), а также на скорость ряда процессов (фотоокисление, дыхание, фототаксис) (8, 9) коротковолновый свет оказывает специфическое действие. Изменение этих процессов, безусловно, влияет на внутриклеточный режим и, следовательно, может подавлять одни и активировать другие ферментные системы, участвующие в темновых реакциях фотосинтеза. Поэтому, очевидно, превращение промежуточного продукта совершается различно на красном и синем свете. В первом случае условия таковы, что способствуют большому образованию углеводов; в другом — веществ, адсорбируемых обменниками, и белков.

Суммируя полученные данные, мы можем сказать, что изменение характера обмена веществ в листе обусловлены неодинаковой работой фотосинтетического аппарата растений в различных условиях освещения.

Весьма вероятно поэтому, что резкие различия в ходе роста, развития и формообразования растений при освещении их светом разного спектрального состава в первую очередь обязаны изменениям в направлении первичного синтеза веществ. Исследования этого вопроса представляют значительный интерес.

В заключение приношу глубокую благодарность проф. А. А. Ничипоровичу за ценные указания и руководство работой.

Поступило
8 VI 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. А. Ничипорович, Тр. ИФР АН СССР, 8, в. II (1953). ² Н. П. Воскресенская, ДАН, 86, № 2 (1952). ³ Н. П. Воскресенская, Тр. ИФР АН СССР, 8, в. I (1953). ⁴ Н. Г. Доман, ДАН, 86, № 2 (1952). ⁵ Л. А. Незгорова, ДАН, 79, № 3 (1951). ⁶ Е. Рабинович. Фотосинтез, 1951. ⁷ Y. Virgin Hemming, *Physiologia Plantarum*, 5, № 4 (1952). ⁸ E. Y. Rabinowitch, *Photosynthesis*, 7, 1, N. Y., 1951.