Доклады Академии наук СССР
1955. Том 103, № 3

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Л. Н. БАБУШКИН

О СВЯЗИ ФОТОТАКСИСА ХЛОРОПЛАСТОВ С ФОТОСИНТЕЗОМ

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 7 II 1955)

Хлоропласты как носители хлорофилла и других пигментов, а также ферментов составляют основу аппарата фотосинтеза. Вопрос о связи фототаксиса хлоропластов с фотосинтезом давно привлекал внимание ученых. Зенн ([1]) в своей монографии подвел итоги изучения роли хлорофилла для фототаксиса хлоропластов. Изучение роли хлорофилла показало, что хлоропласты этиолированных растений имеют очень малую способность к ассимиляции углекислоты и способны двигаться лишь под влиянием сильного солнечного света. Осенние листья, у которых хлорофилл разрушен, не способны к ассимиляции углекислоты, и хлоропласты у них не способны к фототаксису. Зависимость фототаксиса от наличия хлорофилла в хлоропластах позволила многим исследователям придти к выводу о том, что между фототаксисом и фотосинтезом есть прямая связь. Однако Зенн ([1]), Фёркель ([2]) и др. вынуждены были оставить мысль о связи фототаксиса с фотосинтезом, так как активный для фотосинтеза красный свет не вызывает фототаксиса, фототаксис хлоропластов осуществляется только при действии синего света. Следовательно, спектр фотосинтеза не совпадает со спектром фототаксиса. Между тем нами получены новые факты, подтверждающие предположение о наличии связи между фототаксисом и фотосинтезом.

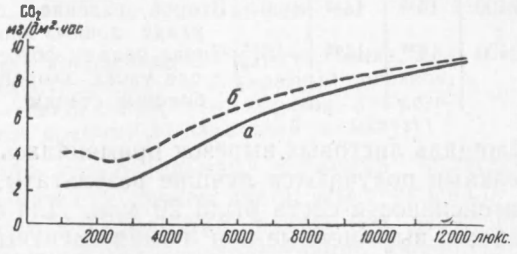


Рис. 1. Сравнение фотосинтеза листьев одного растения с разным значением I_1 (табак, сорт Верблюд-687). *а* — верхний лист, $I_1 =$ $= 132$ эрг / см²·сек; *б* — нижний лист, $I_1 =$ $= 66$ эрг / см²·сек

Изучая точную огибающую спектра фототаксиса хлоропластов, мы обнаружили пять максимумов фототаксиса, которые соответствуют максимумам поглощения и хлорофилла и каротиноидов ([3]).

Мы также изучали фотосинтез у растений с известной характеристикой фототаксиса, т. е. мы предварительно измеряли интенсивность монохроматического синего света ($\lambda = 436$ мμ) I_1, при которой хлоропласты, перемещаясь навстречу свету, занимают полностью переднюю стенку клетки, а также измеряли интенсивность синего света I_2, при которой хлоропласты начинают уходить с передней стенки клетки на боковые стенки ([4]). Даже листья одного и того же растения имеют разные характеристики. Сначала мы изучали световые кривые фотосинтеза у листьев одного и того же растения с разными значениями I_1. Все опыты показали, что чем ниже значение I_1, тем выше световая кривая фотосинтеза. В качестве примера можно привести сравнение листьев табака сорта Верблюд-687 (см. рис. 1).

Затем мы изучали фотосинтез на синем свете ($\lambda =$ 436 мμ) при ин-

тенсивностях света, соответствующих I_2, т. е. когда хлоропласты начинают уходить с передней стенки, а также при интенсивности синего света, когда хлоропласты начинают уходить со дна клетки. Во всех опытах снимались световые кривые. Ход фотосинтеза изучался манометрическим методом Варбурга и с использованием $C^{14}O_2$.

Таблица 1

Ход фотосинтеза на синем свете ($\lambda = 436$ мμ) (опыт № 25, $T = 23{,}1°$) (I_2 для хлоропластов передней стенки = 1000 эрг/см² · сек. I_1 для хлоропластов дна клетки = 1800 эрг/см² · сек)

Интенсивность света в эрг/см²·сек	Начало экспозиции (часы, мин.)	Конец экспозиции (часы, мин.)	Показания манометра	Примечание
0	11^{15}	11^{35}	— 5,5	Опред. дыхания
740	12^{10}	12^{30}	+ 2	
960	12^{35}	12^{55}	+ 6	
1100	12^{59}	13^{19}	+ 2,5	Первое падение, соответств. уходу хлоропластов с передней стенки
1460	13^{23}	13^{43}	+ 7,5	
1340	13^{48}	14^{08}	+17	
2400	14^{12}	14^{32}	+ 6	Второе падение, соответств. уходу донных хлоропластов.
2400	14^{33}	14^{53}	+18,5	Снова подъем фотосинтеза после ухода хлоропластов на боковые стенки

Всего было сделано около 50 опытов. Сначала мы применяли манометрический метод. Опыты проводились с буферным раствором Варбурга № 7. В качестве осветителя применялась лампа ИГАР-2 со светофильтром BG-12. В части опытов использовалась лампа ПРК-2. Интенсивность света изменялась набором сеток. Площадь листовых вырезок применялась от 6 до 12 см². С большими вырезками получаются лучшие результаты. Время экспозиции при каждой интенсивности света было 20 мин. Для опытов использовались растения табака, выращенные под люминесцентными лампами (2000 люксов) для того, чтобы компенсационный пункт фотосинтеза был как можно ниже. Типичные результаты, полученные манометрическим методом, см. в табл. 1 и на рис. 2.

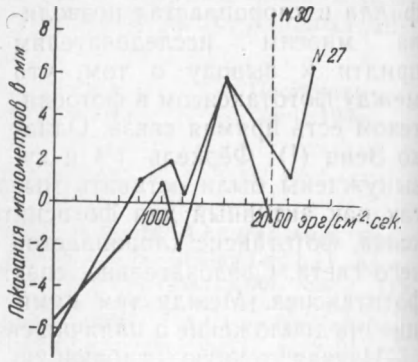


Рис. 2. Ход фотосинтеза на синем свете ($\lambda = 436$ мμ). I_2 для хлоропластов передней стенки 1100 — 1150 эрг / см²·сек; I_2 для хлоропластов дна клетки 1600—1650 эрг/см²·сек

В опытах получается точное совпадение интенсивности синего света, при которой происходит падение фотосинтеза, с I_2 характеристики фототаксиса, т. е. с интенсивностью света, при которой хлоропласты начинают уходить от сильного света. Второе падение фотосинтеза соответствует интенсивности синего света, при которой хлоропласты уходят со дна клетки. За падением фотосинтеза следует подъем, даже при постоянной интенсивности света. Эти подъемы фотосинтеза соответствуют уходу хлоропластов на боковые стенки. Совпадение ухода хлоропластов с падением фотосинтеза, а затем совпадение последующего подъема фотосинтеза с моментом, когда хлоропласты уйдут на боковые стенки, являются важными фактами, указывающими на связь фототаксиса хлоропластов с фотосинтезом.

Мы также показали опытным путем, что падение фотосинтеза является первичным процессом, а движение хлоропластов вторичным. Для этого мы использовали $C^{14}O_2$ со временем экспозиции 3 мин. За это время хлоропласты не успевают уйти с передней стенки клетки. Для применения $C^{14}O_2$ использовалась специальная камера, в которой создава-

лась концентрация $C^{14}O_2$ и CO_2 от 0,063 до 0,03% (по объему). В камере имеется ванна с 50 см³ буферного раствора № 7, в которую вводилось 132 μк из расчета 0,6 μк на 1 мг CO_2 (см. рис. 3).

Ванна с буферным раствором имеет механизм для взбалтывания, состоящий из железного поплавка, электромагнита и реле времени. Поплавок делает 17 качаний в минуту, причем буферный раствор взбалтывается.

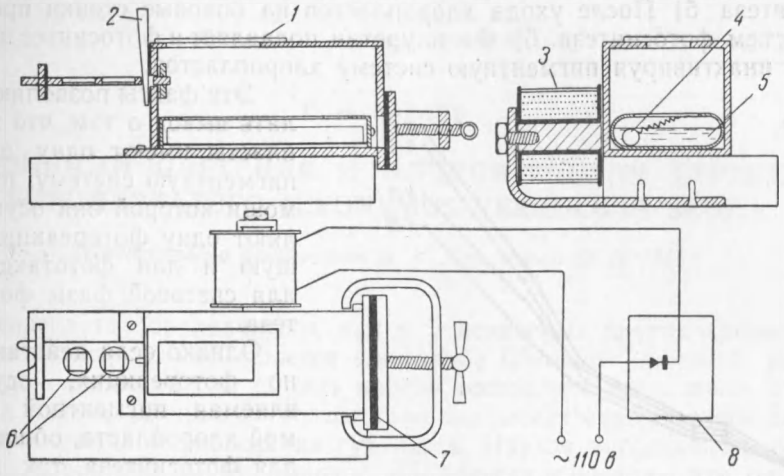


Рис. 3. Схема установки для применения $C^{14}O_2$. *1* — стекло, *2* — клин для запирания, *3* — электромагнит, *4* — железный поплавок, *5* — буферный раствор, *6* — гнезда для листовых вырезок, *7* — резиновая прокладка, *8* — реле времени (17 замыканий в минуту)

Поскольку нас интересовала относительная величина вхождения $C^{14}O_2$ в зависимости от интенсивности синего света, мы учитывали результат экспозиции в импульсах в 1 мин. над фоном без дальнейших пересчетов. Из этих же соображений мы непосредственно просчитывали листовые вырезки после фиксации, наклеивания и подсушивания. В опытах применялись листовые вырезки диаметром 18 мм, которые вырезались для опыта из одного листа. Растения перед опытом подготавливались так, чтобы хлоропласты находились на передней стенке и на дне клетки. Для одного опыта требовалось 5 вырезок: четыре для экспозиции при разных интенсивностях света и одна — для темнового контроля. После экспозиции листовые вырезки помещались на 50—60 сек. в сушильный шкаф при температуре 105°. Затем вырезки наклеивались на латунные пластинки при помощи силикатного клея. Вырезки каждого опыта досушивались вместе. При просчитывании вырезок на счетчике использовалась диафрагма диаметром 16 мм, которая накладывалась на вырезки. Точность счета активности вырезок соответствовала 5%. Результаты некоторых опытов приведены на рис. 4. Эти опыты также показали падение фотосинтеза при интенсивностях синего света, соответствующих уходу хлоропластов на боковые стенки. Эффект падения фотосинтеза меньше, чем при манометрическом методе. Правда, эти методы мало сравнимы. Манометрическим методом измерялся фотосинтез во времени у одной и той же вырезки листа при разных интенсивностях света. При использовании $C^{14}O_2$ экспозиция была трехминутная и при каждой интенсивности света бралась другая листовая вырезка.

Мы изучали также действие фенилуретана на фототаксис. Оказалось, что фенилуретан подавляет фототаксис пропорционально времени действия паров фенилуретана на лист. Фенилуретан действует на световую фазу фотосинтеза ([5], [6]).

Таким образом, в настоящее время имеются следующие факты, указывающие на связь фототаксиса хлоропластов с фотосинтезом: 1) Фотосинтез и фототаксис прекращаются у хлоропластов при разрушении хло-

рофилла. 2) Изучение спектра действия фототаксиса в коротковолновой части показывает на участие в фототаксисе как хлорофилла, так и каротиноидов. 3) Существует корреляция между значениями I_1 характеристики фототаксиса и ходом световой кривой фотосинтеза при сравнении листьев одного и того же растения, но имеющих разное значение I_1. 4) Уход хлоропластов от сильного синего света совпадает с падением фотосинтеза. 5) После ухода хлоропластов на боковые стенки происходит подъем фотосинтеза. 6) Фенилуретан подавляет и фотосинтез и фототаксис, инактивируя пигментную систему хлоропластов.

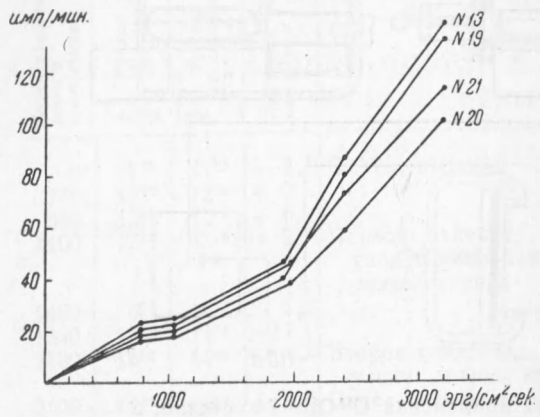


Рис. 4. Зависимость вхождения $C^{14}O_2$ от интенсивности синего света ($\lambda = 436$ мμ). $I_2 = 920 \div 980$ эрг / см^2·сек

Эти факты позволяют сделать вывод о том, что хлоропласты имеют одну единую пигментную систему, при помощи которой они осуществляют одну фотореакцию, общую и для фототаксиса и для световой фазы фотосинтеза.

Однако если действительно фотореакция, осуществляемая пигментной системой хлоропласта, общая как для фотосинтеза, так и для фототаксиса, то почему красный свет не может вызвать фототаксиса? Единственным логическим допущением, которое может разрешить это противоречие, является допущение о том, что сами продукты фотореакции на синем и красном свете неодинаковы по своим свойствам.

Продукты, образующиеся на синем свете, вызывают фототаксис, а продукты, образующиеся на красном свете, не вызывают его, точно так же как на синем свете вязкость протоплазмы у хлорофиллоносных растений изменяется, а на красном свете не изменяется. Различие в действии синего и красного света на вязкость протоплазмы является подтверждением допущения о разнокачественности продуктов световой фазы фотосинтеза. Самый новый и обширный материал по действию синего света на вязкость протоплазмы получен Виржином ([7-10]). Все исследователи, в том числе и Виржин, при обсуждении природы действия синего света на вязкость протоплазмы отнесли механизм действия синего света исключительно за счет веществ самой протоплазмы. Они отвергали фотосинтез по той причине, что красный свет не способен изменять вязкость протоплазмы.

Мы предполагаем, что световая фаза фотосинтеза обусловливает как изменение вязкости протоплазмы, так и явление фототаксиса хлоропластов. Различия действия красного и синего света заключаются в разнокачественности продуктов световой фазы фотосинтеза на синем и красном свете.

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

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

Поступило
7 II 1955

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] G. Senn, Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren, Leipzig, 1908. [2] S. H. Voerkel, Planta, 21 (1934). [3] Л. Н. Бабушкин, ДАН, 103, № 2 (1955). [4] Л. Н. Бабушкин, ДАН, 102, № 6 (1955). [5] Е. Р. Рабинович, Фотосинтез, ИЛ, 1951, стр. 330—332. [6] Л. Н. Бабушкин, Физиология растений, 2, № 2, 297 (1955) [7] H. Virgin, Physiologia Plantarum, 4, 255 (1951). [8] H. Virgin, ibid., 5, 4 (1952). [9] H. Virgin, Ann. Rev. of Plant Physiology, 4 (1953). [10] H. Virgin, Physiologia Plantarum, 7, F. 2 (1954).