

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р



ТИМИРЯЗОВСКИЕ ЧТЕНИЯ

XXXVII

О. В. ЗАЛЕНСКИЙ

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ
ФОТОСИНТЕЗА

1977



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Тимирязевские чтения. XXXVII

Олег Вячеславович Заленский

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
ИЗУЧЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА

3 июня 1976 г.

*Утверждено к печати
Ордена Трудового Красного Знамени
институтном физиологии растений им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР*

Редактор издательства Г. Н. Антик
Технический редактор А. П. Чистякова
Корректор Л. Б. Жиркоборская

Сдано в набор 13/VI 1977 г. Подписано к печати
20/IX 1977 г. Формат 80 × 90^{1/16}. Бумага № 2.
Печ. л. 3^{1/2} = 3,5 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 3,91.
Изд. № 6852. Тип. зак. № 472. М-26501. Тираж 2150.
Цена 40 коп.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ИМ. К. А. ТИМИРЯЗЕВА

О. В. ЗАЛЕНСКИЙ

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ
ФОТОСИНТЕЗА

Доложено

на тридцать седьмом ежегодном

Тимирязевском чтении

3 июня 1976 г.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД 1977

Президиум Академии наук СССР
постановил проводить научные чтения, посвященные памяти
выдающегося русского биолога К. А. Тимирязева,
ежегодно 3 июня, в день рождения ученого

УДК 581.132

Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. (Тимирязевские чтения, XXXVII). Заглавный О. В. Л., «Наука», 1977. 56 с.

Рассматриваются итоги эколого-физиологических исследований фотосинтеза растений естественных экосистем и проблемы его взаимоотношений с дыханием. У растений биомов тундр и пустынь сравниваются дневные и сезонные изменения фотосинтеза, его дневная продуктивность и зависимость фотосинтеза от света и температуры, а также ассимиляционная деятельность растений пустынь, имеющих различные типы фиксации и метаболизма углерода. Анализируются проблемы взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием на уровнях газообмена, метаболизма и энергетики. Лит. — 124 назв., ил. — 16, табл. — 8.

Ответственный редактор

акад. А. Л. Курсаков

Выдающийся физиолог растений, тонкий экспериментатор и глубокий теоретик, К. А. Тимирязев считал главной областью своих исследований процесс фотосинтеза, космическую роль которого он подчеркивал в своих трудах.

Он учил нас, исследуя жизненные явления, ставить вопросы и работать так же четко, с теми же точными методами, как работают физики и химики. Вместе с тем он был ботаником широкого профиля, идеи которого вдохновляли и вдохновляют исследователей разных направлений этой науки. Свидетельством тому являются темы Тимирязевских чтений.

Мне, представителю Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, занимающемуся изучением эколого-физиологических аспектов фотосинтеза, очень близки идеи К. А. Тимирязева и, в частности, его призыв «исследовать совокупную жизнь растений». К. А. Тимирязев широко понимал процесс фотосинтеза и в своих исследованиях старался не отрывать его от других процессов жизнедеятельности растений, так как целью всех его творческих исканий было понять жизнь растения. Я надеюсь, что на примере нашей работы я сумею показать, как современные исследователи фотосинтеза идут по тому пути, который намечил К. А. Тимирязев.

В этой лекции, посвященной некоторым эколого-физиологическим аспектам проблемы фотосинтеза, после краткого введения, в котором описываются особенности наших исследований, я сначала остановлюсь на географических и эколого-физиологических закономерностях изменений интенсивности фотосинтеза. Далее я попытаюсь сравнить особенности фотосинтеза у растений двух

21006-636 БЗ-8-18-77
3 056(02)-77

© Издательство «Наука», 1977 г.

контрастных по условиям существования биомов — жарких пустынь и арктических тундр, а также затронуть вопрос о дыхании растений различных ботанико-географических зон. Специальное внимание я уделю также вопросам ассимиляционной деятельности растений пустынь, имеющих различные типы фиксации и метаболизма углерода. Наконец, во второй половине лекции я останюсь на результатах экспериментальных исследований очень важной эколого-физиологической проблемы — взаимоотношений между фотосинтезом и дыханием.

ВВЕДЕНИЕ

Позвольте привлечь ваше внимание к выдающимся по своему интересу эколого-физиологическим аспектам проблемы фотосинтеза. В наше время, когда под влиянием роста населения и индустриального прогресса подчас катастрофически нарушаются естественные экосистемы, исследования, необходимые для рациональной организации поверхности Земли в новых условиях, приобретают важнейшее теоретическое и практическое значение. Фотосинтез же, как известно, является материальной и энергетической базой эволюционного процесса.

Эколого-физиологические исследования фотосинтеза растений естественных наземных экосистем, перед которыми, с нашей точки зрения, сейчас открывается блестящее будущее, по существу были начаты в первой четверти этого столетия. Нельзя не упомянуть с чувством глубокой признательности имена выдающихся основоположников этих исследований — В. Н. Любименко, Л. А. Иванова, С. П. Костычева, Лондгольда, Бойсен-Менсена, Гарднера, Штокера и Писека. Исследования эколого-физиологических аспектов фотосинтеза значительно расширились в связи с проведением Международной биологической программы, которая активизировала пользующиеся сейчас широкой известностью работы, проводимые в этом направлении в СССР (А. А. Ничипорович, О. В. Заленский, Ю. С. Насыров, Ю. Л. Цельникер, И. Л. Захарьянц и др.), в США (Мунд, Бьерман, Тизен и др.), в Австралии (Писек, Транквиллини, Лархер, Мозер), в ФРГ (Ланге, Шулльце, Кох и др.) и в других странах.

Исследования в рассматриваемом направлении были начаты нами еще в 1939 г. на Памирской биологической станции Таджикского филиала АН СССР; затем они были продолжены и развиты в Лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Общей задачей работ, которые рассматриваются в дальнейшем изложении, является изучение особенностей асимметричной деятельности растений наземных естественных экосистем растительного мира. В отличие от значительно полнее изученных «искусственных» экосистем (посевы сельскохозяйственных культур), исследование которых ведется в нашей стране под руководством А. А. Ничипоровича, знания о фотосинтезе абортивных растений естественных экосистем еще крайне ограничены. Вместе с тем естественные экосистемы и входящие в них растения имеют ряд уникальных особенностей. К ним относятся колоссальный генетический потенциал видов, населяющих эти экосистемы, огромный диапазон условий, в которых они существуют, часто иные принципы регулирования процессов жизнедеятельности и продуктивности. Как известно, растения наземных естественных экосистем дают более 90% годичной продукции органического вещества (Latsher, 1975).

Развитие работ эколого-физиологического направления требовало разработки новых подходов как в организации исследований, так и в выборе показателей определений и методов работ. В связи с этим подчеркнуты особенности проводимых нами работ. К ним относятся: организация исследований в сравнительно-географическом плане, подбор объектов исследований, позволяющий изучать пути адаптации и диапазон изменчивости фотосинтеза, использование комплекса показателей, характеризующих фотосинтез, и ряда методов его изучения, включая тесно связанные с газообменом реакции метаболизма, а так же стремление совместно исследовать эколого-физиологические аспекты фотосинтеза и дыхания. Тесная связь фотосинтеза не только с разнообразными факторами внешней среды, но и с другими процессами жизнедеятельности растительных организмов неоднократно подчеркивалась в работах В. Н. Любименко, В. А. Бриллиант, Д. А. Сабина, А. Л. Курсанова, А. А. Ничипоровича и других. Следует отметить, что для современных работ эколого-физиологического направления характерна ярко выраженная тенденция объединить в единое целое изучение фотосинтеза, дыхания и роста растений и зависимости этих процессов от различных факторов внешней среды.

Кроме того, мы всегда стремились сочетать измерения, проводимые в естественных условиях обитания, с более детальными исследованиями уже в лабораторных условиях, где можно углубиться в разные уровни организации этих процессов и тем самым приблизиться к пониманию их механизма. К настоящему времени нами собран сравнимый между собой материал по определению различных показателей фотосинтеза (а в некоторых случаях и дыхания) в ряде ботанико-географических областей нашей страны: 1) тундры Центрального Таймыра и острова Врангеля, 2) южные степи и северные пустыни Центрального Казахстана, 3) жаркие песчаные пустыни Средней Азии (Юго-Восточные Каракумы), 4) пояс холодных высокогорных пустынь и субнивальной крио-

фильной растительности континентальных высокогорий Памира. Кроме того, начиная с 1970 г. ведутся реконсоцировочные исследования фотосинтеза растений сухих и пустынных степей Монгольской Народной Республики, главным образом в Гоби (Булан-самон).

Проведение таких исследований оказалось возможным благодаря тому, что Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР на протяжении ряда лет организует экспедиционные и стационарные исследования растительного покрова различных ботанико-географических зон. В этих комплексах исследованных физиологии растений имеют уникальные возможности работать совместно с геоботаниками и систематиками, оказывающими необходимую помощь при выборе видов растений, репрезентативных для различных биомов. По аналогичной программе в различных высотных поясах Таджикистана и в Кызылкумах под руководством Ю. С. Насырова и И. Л. Захарьянца работали сотрудники Института биологии и физиологии растений АН Таджикской ССР и Института ботаники АН Узбекской ССР.

Среди перисогенных ботанико-географических областей особенно интересны, с нашей точки зрения, экстремальные условия существования растений — экосистемы тундр и пустынь. Поэтому в дальнейшем изложении я сосредоточу внимание на результатах исследования именно этих биомов.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ МАКСИМАЛЬНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ НАБЛИЖАЕМОГО И ИСТИННОГО ФОТОСИНТЕЗА

Изучение географических и эколого-физиологических закономерностей изменения максимальной интенсивности фотосинтеза имеет своей целью в первом приближении выяснить, различаются ли отдельные виды растений по величине этого показателя, какова степень этих различий и в каких условиях, а также среди каких групп многообразного растительного мира можно найти виды, обладающие высокой или низкой асимметричной способностью. По отношению к лабильным физиологическим процессам, к числу которых прежде всего относятся фотосинтез, дыхание, транспирация, разрешение этих вопросов представляет собой далеко не простую задачу. Хотя Буссенго, Вильгеттер и Шроль, В. Н. Любименко и другие предполагали, что каждый вид имеет свою специфическую максимальную интенсивность фотосинтеза, доказать это предположение до настоящего времени было очень трудно. Последующими работами было выяснено, что под влиянием изменений светового режима, водоснабжения, минерального питания, возраста листьев и многих других внешних и внутренних факторов различия в максимальной интенсивности фотосинтеза у растений одного вида часто оказываются не менее значительными, чем раз-

личия, наблюдаемые между разными видами. Существует также мнение, что интенсивность фотосинтеза разных видов растений в различных климатических условиях в среднем является одинаковой (Heath, Stegou, 1938; Захарьин и др., 1971). Это мнение основано на том, что низкая концентрация углекислоты в естественном воздухе может существенно нивелировать потенциальные различия в интенсивности фотосинтеза.

Остановимся на характеристике тех показателей, которые были использованы нами при изучении индивидуальных различий процесса фотосинтеза у разных видов растений. Как известно, величина интенсивности наблюдаемого фотосинтеза характеризуется общей газообмен CO_2 в основном являющийся результатом поглощения этого газа при фотосинтезе и его выделения в процессе дыхания.

В естественных условиях можно также определить и другой важный показатель — потенциальную интенсивность истинного фотосинтеза. Для этого надо использовать меченую углекислоту в концентрации, насыщающей фотосинтез, и сократить время экспозиции так, чтобы меченый углерод практически не выделялся в процессе дыхания. Очень важно подчеркнуть два обстоятельства, придающие большой интерес определенным величинам истинного фотосинтеза при коротких экспозициях в насыщающих концентрациях меченой углекислоты. Во-первых, это практически полное устранение влияния выделения углекислоты дыхания. Во-вторых, при повышенном содержании углекислого газа во внешней атмосфере около листа и в межклеточниках создается большой градиент концентрации CO_2 . При этом на процессе ассимиляции почти перестают оказывать или оказывают малое влияние диффузионные сопротивления, ограничивающие скорость поступления CO_2 (устьичное, межклеточное, растворения, переноса от стенок клеток к хлоропластам и др.). Благодаря этому при повышенных концентрациях CO_2 в несколько раз возрастает интенсивность фотосинтеза. Уменьшение влияния диффузионных сопротивлений особенно значительно при измерениях истинного фотосинтеза при оптимальных значениях других факторов.

Известно, что все основные внешние факторы, действующие на фотосинтез (свет, температура, условия водоснабжения и др.), кроме углекислоты, в естественных условиях в принципе могут достигать своих оптимальных значений. Поэтому из измерений потенциальной интенсивности истинного фотосинтеза, производимых на протяжении всего вегетационного периода того или иного вида, с большей или меньшей вероятностью можно найти его максимальную величину. Этот показатель представляет интерес, поскольку характеризует потенциальные возможности фотосинтеза, зависящие не столько от внешних условий, сколько от собственных тому или иному виду скоростей метаболических реакций, структуры хлоропластов и других генетически обусловленных особенностей. Действительно, изучение одноименных видов растений

в разных районах их ареала, имеющих совершенно разные комплексы внешних условий, показало очень большое постоянство величин максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза, свойственной тому или иному виду (Загенский, 1963).

Переходим теперь к результатам этих исследований. В табл. 1, составленной по данным Дархера (Larcher, 1975), другим источником и результатам наших измерений, приведены величины максимальной интенсивности наблюдаемого фотосинтеза у растений различных ботанико-географических зон, растений, принадлежащих к разным жизненным формам, и растений, имеющих различные пути фотосинтетического метаболизма углерода. Расматривая эту таблицу, прежде всего необходимо отметить, что при естественной концентрации углекислоты в воздухе в растительном мире имеется весьма значительная дифференциация по этому показателю. Во всех климатических поясах и во всех свойственных им ботанико-географических областях имеются виды с низкой и высокой интенсивностями наблюдаемого фотосинтеза. В зависимости от видовых особенностей растений величина этого показателя изменяется в 20—25 раз. Большая дифференциация между видами хорошо видна также по диапазону величин интенсивности наблюдаемого фотосинтеза растений севера, высокогорий и пустынь, данные о которых более подробно представлены в табл. 2.

При сравнении растений разных жизненных форм оказывается, что у многих травянистых интенсивность наблюдаемого фотосинтеза более высока, чем у деревьев, хотя в пределах каждой группы жизненных форм также отмечаются значительные различия между составляющими их видами.

Из древесных форм роста максимальную интенсивность фотосинтеза (до 30 мг CO_2 /г сухого веса · ч) имеют листопадные деревья и кустарники, распространенные в лесной и степной областях умеренного пояса. У вечнозеленых деревьев и кустарников, включая хвойные, а также у вечнозеленых полкустарничков, обитающих в весьма различных климатических условиях, не найдено видов с максимальной интенсивностью фотосинтеза, превышающей 25 мг CO_2 /г сухого веса · ч. Папоротники, мхи и лишайники имеют очень низкую интенсивность фотосинтеза (до 4 мг CO_2 /г сухого веса · ч). Однако в пределах ветловых растений влияние фотосинтеза на интенсивность фотосинтеза выявляется слабо. Анализ видов, взятых из различных семейств, показывает, что в каждом из них имеются виды как с более высокой, так и с более низкой интенсивностью наблюдаемого фотосинтеза. Несмотря на это в некоторых семействах, например у бобовых, злаковых, зонтичных, гречишных, наряду со слабо ассимилирующими видами встречаются виды, отличающиеся особо высокой интенсивностью фотосинтеза.

Максимальная величина интенсивности фотосинтеза определенным образом связана с продуктивностью активной вегетации растений. Виды с коротким вегетационным периодом обычно имеют

Таблица 1
Максимальные интенсивности наблюдаемого фотосинтеза растений

	Mr CO ₂ в час на	
	дм ²	г сухого веса
Зоны		
Тропики	1—10	—
Крайний Север	2—30	2—40
Высокогорья	4—40	—
Умеренный пояс	1—25	—
Жаркие пустыни	4—58	4—50
Жизненные формы		
Травы (кроме злаков)	4—50	10—80
Кустарники (Арктика, высокогорья, пустыни)	4—20	4—20
Деревья:		
листопадные	5—25	10—30
вечнозеленые	3—20	5—25
хвойные	4—15	3—18
Папоротники, мхи, лишайники	0.5—5	0.3—4
Тип метаболизма		
C ₄ -растения	50—80	60—140
C ₃ -растения (культурные)	20—40	30—60
CAM-растения:		
на свежy	3—20	0.3—2
в темноте	10—15	1—1.5

Таблица 2
Интенсивность наблюдаемого фотосинтеза растений Крайнего Севера, высокогорий и пустынь

Районы работ	Число видов	Mr CO ₂ в час на		Авторы
		дм ²	г сухого веса	
Крайний Север	24	5—16	3—33	Швецова, Воанесенский, 1970; Zelenksy et al., 1972
Подуостров Таймыр	24	4—27	6—30	Герасименко, Заген-ский, 1973
Остров Врангеля	24	8—31	11—37	Tieszen, 1973
Аляска	2	—	7—15	Mayo et al., 1973
Остров Деон	26	2—10	2—16	Johansson, 1974; Skre, 1975
Остров Скандинавского подуострова				

Таблица 2 (продолжение)

Районы работ	Число видов	Mr CO ₂ в час на		Авторы
		дм ²	г сухого веса	
Высокогорья	40	4—40	—	Глаголева, Филиппова, 1965
Памир	7	—	9—35	Moser, 1973
Альпы:				
тундра	3	1—4	2—4	Larcher, 1963
хвойные на границе леса	25	7—25	1—8	Nadley, Bliss, 1964; Scott, Billings, 1964; Billings et al., 1965
Северная Америка:				
тундра высокогорная	5	6—20	4—43	Stocker, 1972; Lange, Schilze, 1972
Сахара	9	3—40	4—40	Hellmuth, 1971a, 1971b
Западная Австралия	20	11—52	4—60	Воанесенский, 1974
Каракумы	14	5—18	4—17	Слемнев, Волд, 1974
Тоби (Монголия)				

более высокие максимальные интенсивности фотосинтеза по сравнению с длительно вегетирующими видами, хотя и из этой закономерности имеется ряд исключений.

Принято считать, что величина максимальной интенсивности фотосинтеза тесно связана с путями фотосинтетического метаболизма углерода. C₄-растения вследствие их способности «концентрировать» CO₂ в клетках обкладок имеют более высокую интенсивность наблюдаемого фотосинтеза по сравнению с C₃-видами. Однако об этом будет сказано дальше. Максимальная интенсивность наблюдаемого фотосинтеза у CAM-растений значительно ниже, чем у растений с другими типами метаболизма. Вместе с тем интенсивность темновой фиксации CO₂ у них может приближаться к величинам наблюдаемой интенсивности фотосинтеза или даже превышать их.

Результаты исследований максимальной интенсивности истинного (потенциального) фотосинтеза оказались вполне аналогичны описанным выше. Во всех ботанико-географических зонах также имеются виды с низкой и с высокой потенциальной интенсивностью фотосинтеза и различия между видами, распространеными в разных зонах, могут быть невелики.

Если сравнить величины наблюдаемой и потенциальной интенсивности фотосинтеза, то видно, что концентрация углекислоты в атмосфере больше, чем все другие внешние факторы, постоянно

ограничивает реальную интенсивность фотосинтеза растений в природе: интенсивность фотосинтеза всех растений при насыщающей концентрации углекислоты увеличивается в 2—10 раз по сравнению с наблюдаемой в естественном воздухе (табл. 1 и 3).

Таблица 3

Максимальные интенсивности потенциального фотосинтеза растений

Зона	Мг. CO ₂ в час на	
	дм ²	г сухого веса
Арктика	30—150	20—190
Высокогорья	40—160	10—210
Субарктика	10—120	30—210
Темнохвойная тайга	10—50	20—90
Степи	15—105	10—125
Пустыни	10—120	20—190

Изложив общие закономерности изменений максимальных интенсивностей фотосинтеза растений в различных ботанико-географических зонах, в дальнейшем мы ограничимся сравнительным анализом данных, полученных в двух крайних, контрастных по условиям биомов — пустынях и тундрах. Это сравнение важно для более глубокого понимания диапазона адаптации растений к свету, температуре и другим факторам.

ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ ПУСТЫНЬ И АРКТИЧЕСКИХ ТУНДР

Рассмотрим такие показатели, как дневные и сезонные изменения фотосинтеза, дневную продуктивность этого процесса и его зависимость от света и температуры.

Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза

Как известно, дневные изменения интенсивности фотосинтеза определяются совокупностью внешних и внутренних факторов, среди которых прежде всего следует назвать интенсивность освещения, температуру и состояние водного режима. В литературе описаны самые разнообразные кривые дневных изменений фотосинтеза: одновершинные, двухвершинные, многовершинные и т. д. В очень многих исследованных в дневные часы авторы наблюдали депрессию фотосинтеза, часто переходящую в выделение углекислоты на свету. Однако выяснилось, что многие случаи выделения CO₂ на свету, так же как и глубокая дневная депрессия фотосинтеза, связаны с несовершенством методики измерений, главным

образом с перепреванием листьев в листовых камерах. В дальнейшем, с разработкой методики измерений фотосинтеза в естественных условиях, число исследований, в которых описывалась глубокая дневная депрессия, переходящая к выделению CO₂, значительно уменьшилось. Дневная депрессия фотосинтеза сравнительно редко отмечается только в очень суровых условиях существования растений, например у растений арктических тундр (Lange, Schilze, 1972; Терасименко, Загленский, 1973). Дневную депрессию фотосинтеза пустынных растений обычно объясняют закрытием устьиц и увеличением других сопротивлений диффузии CO₂.

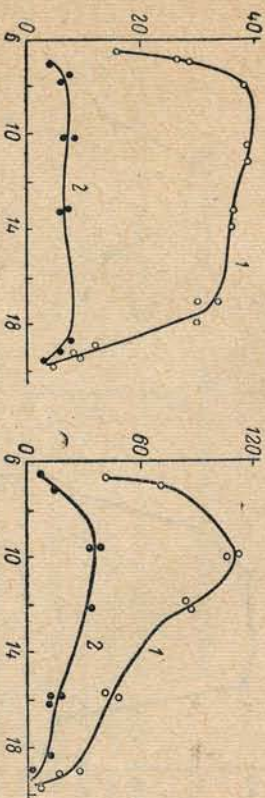


Рис. 1. Дневные изменения интенсивности фотосинтеза у *Halodule arbutifolia*. (Юго-Восточные Каракумы, 2.6.65).

Рис. 2. Дневные изменения интенсивности фотосинтеза у *Smilix tirkessiana*. (Юго-Восточные Каракумы, 28.5.67).

1 — потенциальная интенсивность фотосинтеза; 2 — наблюдаемая интенсивность фотосинтеза; по оси абсцисс — часы суток; по оси ординат — интенсивность фотосинтеза, мг CO₂/г сухого веса · ч.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Однако даже в очень напряженных внешних условиях многие растения могут сохранять высокую интенсивность фотосинтеза в течение всего дня. Многочисленные измерения интенсивности наблюдаемого фотосинтеза у разнообразных растений жаркой пустыни Юго-Восточных Каракумов не обнаружили достоверных случаев выделение CO₂ или глубокой дневной депрессии этого процесса.

Полученные кривые дневных изменений интенсивности наблюдаемого и потенциального фотосинтеза можно разделить на два типа. Первый из них — плосковершинный — характерен для длительно вегетирующих (с апреля по ноябрь) деревьев и кустарников. Как видно из рис. 1, фотосинтез у таких растений продолжается с одинаковой интенсивностью от 8 до 18 часов в условиях очень высокой инсоляции и сильного повышения температуры во второй половине дня (до 38°). У второй группы растений, к которой принадлежат травы и некоторые полкустарники, характеризирующиеся высокой интенсивностью фотосинтеза, дневной максимум этого процесса наступает утром или в полдень (рис. 2).

Описанный характер дневных изменений фотосинтеза говорит о том, что ряд структурных и метаболических особенностей растений пустынь обеспечивает им устойчивую способность осуществлять фотосинтез в условиях крайне напряженного режима факторов внешней среды.

Форма кривой суточных изменений потенциальной интенсивности фотосинтеза в условиях острова Врангеля определяется главным образом погодными условиями. Ведущим фактором здесь являются изменения интенсивности освещения. В дни со сплошной облачностью и туманом кривая потенциальной интенсивности фотосинтеза имеет куполообразную форму (рис. 3, 4). При устойчивой

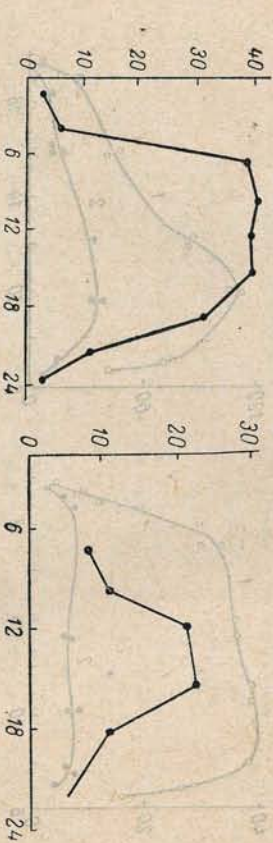


Рис. 3. Дневные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза у *Cladonia arctica*. (Остров Врангеля, 30.7.71).

Рис. 4. Дневные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза у *Saussurea tilesii*. (Остров Врангеля, 17.8.72).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

погоде могут наблюдаться резкие колебания интенсивности фотосинтеза. При ясной погоде характер дневных изменений фотосинтеза различается у видов с разной степенью светолюбия. Дневной максимум потенциальной интенсивности фотосинтеза у наиболее светолюбивых видов приурочен к самым светлым часам дня. Только у некоторых растений острова Врангеля потенциальная интенсивность фотосинтеза в естественных условиях в дневные часы безоблачных дней достигает плато светового насыщения, а максимум наступает при освещенности меньшей, чем наибольшая дневная (Терасименко, Загенский, 1973).

Сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у пустынных растений более или менее равномерные. Они зависят от особенностей онтогенеза исследуемого вида. У эфемеров и эфемероидов с наиболее коротким вегетационным периодом максимальные интенсивности фотосинтеза отмечены в конце марта—середине апреля, что обычно совпадает с началом плодоношения (*Perula litvinoviana*, *Saxifraga phyllodes* и др.). У растений, заканчивающих активную вегетацию в начале лета, сезонный максимум фотосинтеза наблюдается перед наступлением летнего покоя, несмотря на то что многие из них (например, *Smilax tikhkensis*) в это

время частично сбрасывают листья. Наконец, у длительно вегетирующих деревьев и кустарников сезонный максимум интенсивности фотосинтеза наблюдается в середине июня, т. е. в самом начале жаркого и сухого периода. К осени интенсивность фотосинтеза постепенно снижается.

Сезонные изменения фотосинтеза у арктических растений проявляются в снижении его интенсивности в начале и в конце периода вегетации, когда обитающие здесь растения нередко подвержены заморозкам, осенью сочетающимся с пониженной освещенностью. Максимум фотосинтеза отмечается в наиболее благоприятный период поллярного лета, когда большинство растений цветет, а некоторые находятся в фазе плодоношения.

Суточная продуктивность фотосинтеза

Перейдем к результатам исследований суточной продуктивности фотосинтеза. И в тундрах и в пустынях наблюдается значительная дифференциация суточной продуктивности фотосинтеза у видов, распространённых в этих столь контрастных биомех (табл. 4). Степень этой дифференциации аналогична описанной ранее для максимальных величин наблюдаемой интенсивности фотосинтеза.

Т а б л и ц а 4
Суточная продуктивность фотосинтеза растений Крайнего Севера и пустынь

Районы работ	Число видов	Мг. CO ₂ в сутки на		Авторы
		дм ²	г сухого веса	
Крайний Север				
Апатиты	5	67—138	—	Костычев и др., 1930
Таймыр	7	4—145	9—310	Швецова, Вознесенский, 1970
Альска	4	11—296	—	Tieszen, 1972, 1973, 1975
Остров Врангеля	3	122—208	103—209	Терасименко, Загенский, 1973
Остров Девон	2	13—62	—	Mayo et al., 1973
Абиско (Швеция)	2	13—26	—	Rosswall et al., 1975
Пустыни				
Сахара	19	10—60	4—130	Stocker, 1970, 1971
Западная Австралия	8	10—110	10—50	Nel-Smith, 1971a
Каракумы	3	74—200	—	Костычев, Кардо-Сивоая, 1930
	20	90—270	55—420	Вознесенский, 1974
Гоби (Монголия)	14	28—162	33—130	Слеменев, Волд, 1974

Среди изученных пустынных растений резко выделяются две группы видов: с большой величиной максимальной продуктивности фотосинтеза (200—400 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{день}$) и с продуктивностью 100 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{день}$ и менее. К первой группе относятся растения, активно вегетирующие только в весеннее время, ко второй — виды, не прекращающие вегетацию в течение всего теплого вегетационного периода. При расчете продуктивности фотосинтеза за весь вегетационный период оказывается, что как у видов с короткой вегетацией и большой интенсивностью, так и у длительно вегетирующих растений с невысокими значениями этих показателей годовая продуктивность фотосинтеза одинакова (Вознесенский, 1977). Высокая суточная продуктивность фотосинтеза у растений Крайнего Севера, имеющих короткий вегетационный период, достигается за счет непрекращающегося в течение непрерывного полярного дня фотосинтеза. Из данных Тищенко (Tjessel, 1975), проводившего массовые измерения наблюдаемой интенсивности фотосинтеза на Аляске (табл. 5), хорошо видно, что в июле фотосинтез осуществляется круглые сутки. Начиная с середины августа сокращается число часов с положительным углекислотным газообменом.

Таблица 5
Число часов с положительным газообменом CO_2 в течение суток у растений мыса Барроу

Виды	Дата экспериментов											
	июль						август					
<i>Carex aquatilis</i>	5	15	16	17	18	22	23	24	24	24	21	22
<i>Duroia fischeri</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eriogonum angustifolium</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Salix pulchra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	24	24	22	21	22	24	24	24	21	21	22	18
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18

Таким образом, несмотря на значительный разброс данных, полученных разными авторами, в общем как в тундре, так и в пустынных максимальная суточная продуктивность фотосинтеза оказывается довольно близкой.

Приведенные выше данные об изменениях максимальных величин интенсивности фотосинтеза, о характере его суточного и сезонного хода и дневной продуктивности привели к необходимости более углубленного анализа причин, определяющих описанные изменения. Одним из путей такого анализа является исследование зависимости фотосинтеза от определяющих его внешних факторов. Из этих факторов для арктических и пустынных растений особенно важны свет и температура.

Зависимость фотосинтеза от интенсивности света

Многочисленные измерения зависимости фотосинтеза от света, проведенные в Каракумах и в Арктике при естественной и насыщающей концентрации углекислоты, показали следующее: у большинства растений пустынь насыщение наблюдаемого фотосинтеза светом происходит при очень высокой освещенности (около 100×10^3 лк), довольно близкой к максимальной интенсивности сол-

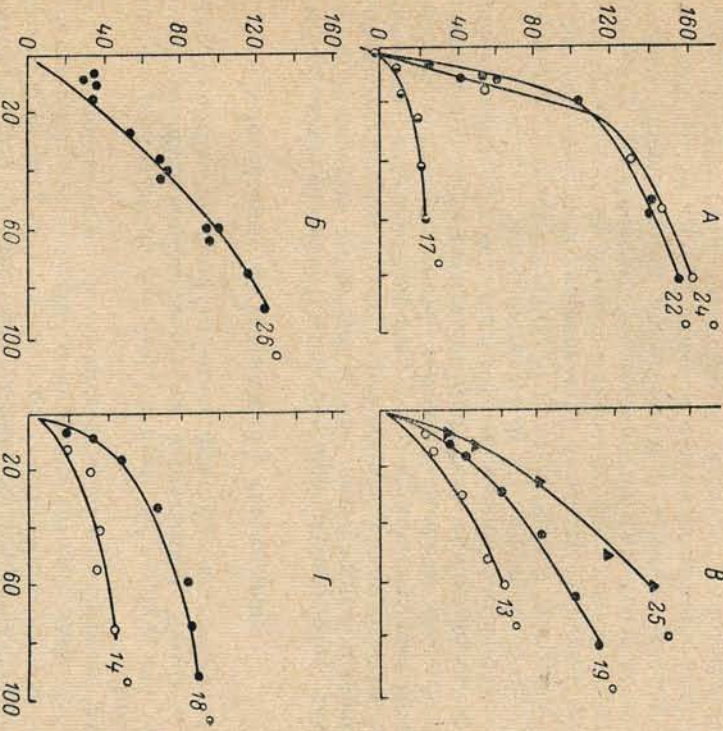


Рис. 5. Световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза арктических растений при разной температуре (на А для температуры 17° приведена интенсивность наблюдаемого фотосинтеза). (Остров Врангеля).

А — *Saussurea tilasi*; Б — *Lagotis minor*; В — *Asplenium trichomanes*; Г — *Saxifraga hirculus*; по оси абсцисс — освещенность, тыс. лк; по оси ординат — интенсивность фотосинтеза, мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухого веса ч.

нечной радиации, характерной для Каракумов. Вместе с тем здесь имеются виды, у которых насыщение наблюдаемого фотосинтеза светом наступает примерно при $30 \cdot 10^3$ лк. Световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза не имеют плато насыщения даже при максимальных интенсивностях освещения. Все это свидетельствует не только о высоком светолюбии, но и об исключительно высокой светостойчивости ассимиляцион-

ного аппарата растений пустынь. Для того чтобы уменьшить неблагоприятные воздействия высокой солнечной радиации и связанное с этим перегревание, у них выработался ряд приспособлений, таких как опущение листьев, их большая отражательная способность, вертикальное расположение ассимиляционных побегов и др.

Интересно, что и среди растений острова Врангеля, где преобладают облачность и частые туманы, есть крайне светлюбивые виды, у которых отсутствует насыщение потенциального фотосинтеза даже при освещенности порядка $100 \cdot 10^3$ лк. Из рис. 5 видно, что световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза сильно изменяются при повышении температуры. Угол наклона световых кривых у арктических растений более крутой, чем у растений пустынь. Поэтому при низкой освещенности, например при $20 \cdot 10^3$ лк, потенциальная интенсивность фотосинтеза составляет у них примерно $1/3$ от максимальной.

Способность осуществлять фотосинтез при низкой освещенности хорошо видна из анализа зависимости наблюдаемой интенсивности этого процесса от света. Световые кривые наблюдаемой интенсивности фотосинтеза при $20-30 \cdot 10^3$ лк близки к области насыщения. Итак, у растений пустынь и у растений Арктики имеются не только большие потенциальные, но и реальные возможности осуществлять фотосинтез в очень широком диапазоне светового режима.

Зависимость фотосинтеза от температуры

Сравнительное изучение температурной зависимости фотосинтеза в столь контрастных по своим температурным условиям зонах, как жаркие пустыни и Арктика, представляет значительный интерес.

Результаты исследований показали, что в естественных условиях растения пустынь способны осуществлять фотосинтез в очень широкой зоне температур — от 5 до $45-50^\circ$. Однако у некоторых видов выделение CO_2 начинает превышать ее ассимиляцию при $40-45^\circ$, а иногда даже при $30-35^\circ$. Верхняя температурная граница истинного фотосинтеза достигает 55° , т. е. таких температур, которые никогда не встречаются в естественных условиях. Таким образом, у растений пустынь фотосинтез как процесс имеет «запас прочности» примерно в 10 градусов. На рис. 6—8 приведены три примера температурных кривых фотосинтеза: первый из них для вида, принадлежащего к группе C_3 -растений (*Stimulia tirkistanii*), второй — к группе афиллиных кустарников с принадами суккулентности (*Naloxylon arbutum*) и третий (*Arctida karelinii*) — к группе C_4 -видов. Сравнение этих кривых показывает, что C_4 -растения не имеют никаких преимуществ перед растениями других групп, поскольку верхняя температурная граница как наблюдаемого, так и истинного фотосинтеза у всех этих видов примерно одинакова.

Возник вопрос, при каких температурах интенсивность фотосинтеза достигает своих оптимальных значений. Выяснилось, что у большинства растений Каракумов наблюдаемая интенсивность фотосинтеза достигает оптимальных значений при температуре $20-30^\circ$, а потенциальная — при $25-35^\circ$. Более высокое положение оптимума потенциальной интенсивности фотосинтеза, по-видимому,

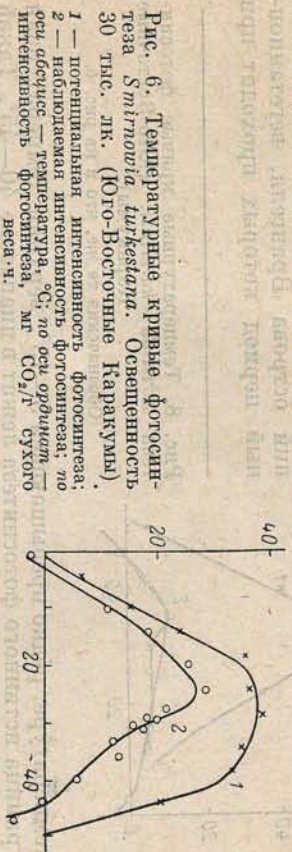


Рис. 6. Температурные кривые фотосинтеза *Stimulia tirkistanii*. Освещенность 30 тыс. лк. (Юго-Восточные Каракумы).
1 — потенциальная интенсивность фотосинтеза; 2 — наблюдаемая интенсивность фотосинтеза; по оси абсцисс — температура, $^\circ\text{C}$; по оси ординат — интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/L сухого веса $\cdot \text{ч}$.

связано с повышением концентрации CO_2 . У некоторых растений зона температур, при которых фотосинтез достигает близких к оптимальным значениям, бывает очень широкой (у белого саксага, например, примерно 30°). При наступлении жары оптимум фотосинтеза некоторых видов сдвигается на $10-12^\circ$ в область более высокой температуры (Вознесенский и др., 1970).

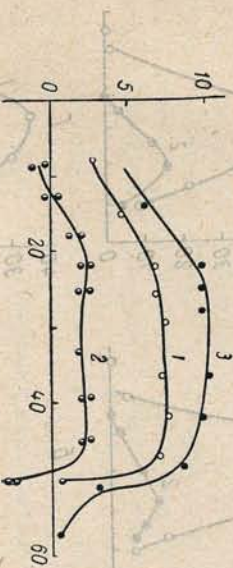


Рис. 7. Температурные кривые фотосинтеза. (Юго-Восточные Каракумы).

1 — *Naloxylon arbutum* (потенциальная интенсивность); 2 — *Artemisia tridentata* (наблюдаемая интенсивность); 3 — *Calligonum caput-medusae* (потенциальная интенсивность); остальные обозначения те же, что и на рис. 6.

Сравнивая параметры температурной зависимости фотосинтеза у растений пустынь и Арктики, можно сказать, что некоторые из этих параметров могут значительно сдвигаться в связи с условиями обитания растений (Герасименко, 1973). Как видно из рис. 9, оптимум наблюдаемой интенсивности фотосинтеза у растений Арктики наступает при температуре $10-20^\circ$. Нижняя температурная граница лежит несколько ниже 0° , а верхняя — около 30° . Точно так же у них смещено положение оптимума и верхняя температурная граница потенциального фотосинтеза: температурный

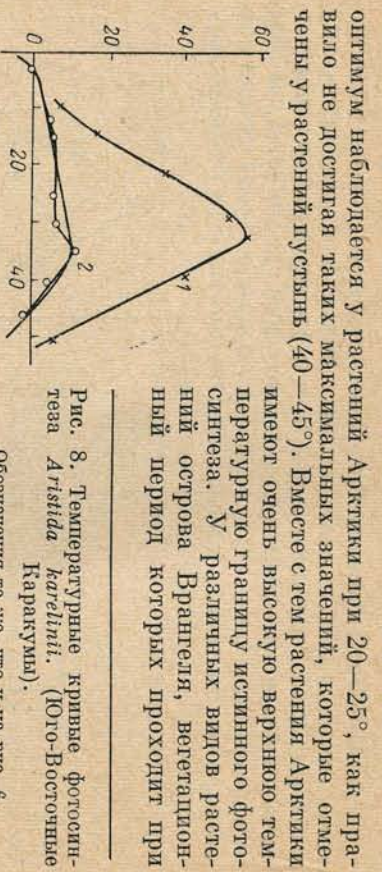


Рис. 8. Температурные кривые фотосинтеза *Arctostaphylos uva-ursi* (Юго-Восточные Каракумы).

Обозначения те же, что и на рис. 6.

температуре, редко превышающей 5—15°, верхняя температурная граница истинного фотосинтеза лежит в диапазоне 40—45°. Такой высокой температуры на острове Врангеля никогда не бывает.

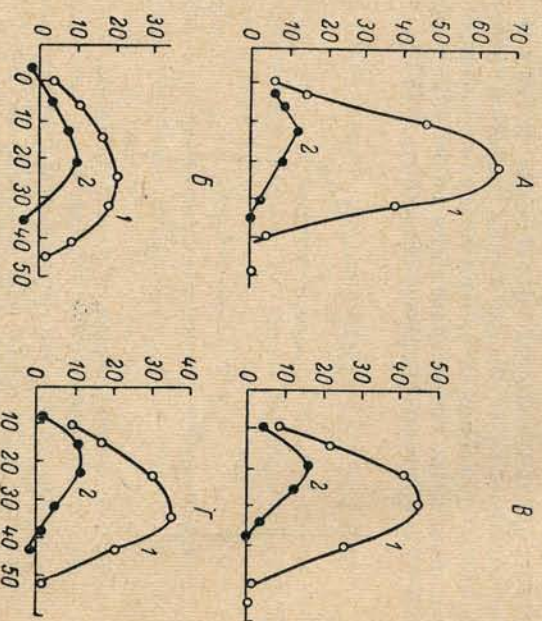


Рис. 9. Температурные кривые фотосинтеза у арктических растений. Овещенность 30 тыс. лк. (Остров Врангеля).

А — *Salix arctica*; В — *Artemisia frigida*; В — *Primitia ischidactylorum*; Г — *Oxytropis ischidactylorum*; остальные обозначения те же, что и на рис. 6.

Таким образом, исследованием температурной зависимости фотосинтеза растений пустынь и Арктики обнаружили весьма широкий диапазон температуры, в котором может происходить этот процесс. Фотосинтез может осуществляться при более высокой

температуре, чем температура обитания растений в пустыне и особенно в Арктике. Высокое положение верхней температурной границы фотосинтеза, т. е. его теплоустойчивость, может быть связано с рядом механизмов, намечаемых при исследованиях при- чин теплового повреждения растений (Александров, 1975).

О ДЫХАНИИ РАСТЕНИЙ ТУНДРЫ И ПУСТЫНЬ

Одновременно с изучением фотосинтеза нами исследовалось дыхание растений Арктики, высокогорий и пустынь. Для различных видов каждой из этих зон найден широкий размах величины интенсивностей дыхания. Так же как и для фотосинтеза, отмечено отсутствие корреляции между величиной интенсивности дыхания и систематическим положением вида. Так, внутри одного семейства можно встретить виды, интенсивность дыхания которых различается в 2—3 раза. Следует отметить, что для растений пустынь в большинстве случаев выявлена связь между интенсивностью дыхания и ритмичкой развити: растения, переходящие в генеративную фазу весной, имеют, как правило, большую интенсивность дыхания (Semikhatova, Алексеева, 1972).

Для сравнения интенсивности дыхания растений различных ботанико-географических зон удобно пользоваться показателем, называемым дыхательной способностью. Он обозначает интенсивность дыхания, измеренную при одинаковой температуре, в условиях, близких к оптимальным (Семихатова, 1968).

Сравнение дыхательной способности арктических видов с дыхательной способностью растений других климатических областей (Памира, Ленинградской области) показало, что арктические виды обладают большей дыхательной способностью (как при низких — 10°, так и при повышенных температурах — 20—25°). Этот вывод сделан при сравнении экспериментальных данных, полученных на весьма отдаленных в систематическом отношении видах и на близкородственных.

Сопоставление скорости дыхания растений при той температуре, которая характерна для вегетационного периода данной климатической зоны (10° для арктических растений и 20° для растений умеренной зоны), подтвердило справедливость предположения, высказанного еще Штокером (Stocker, 1935): интенсивность дыхания растений разных зон оказалась практически одинаковой (Иванова, Васильковский, 1976).

В разных ботанико-географических зонах (Арктике и пустыне) исследовалась температурная зависимость дыхания растений-эпифитов. Показано, что по форме температурных кривых и величинам Q_{10} растения тундрового и пустынного биома не отличаются друг от друга, а также от растений умеренной зоны. В то же время реакция растений на высокую температуру (теплоустойчивость дыхания), о которой судили по положению точки критической температуры, оказалась различной у растений разных клима-

тических зон (Семихатова и др., 1976). Так, критическая температура дыхания растений Арктики ниже по сравнению с таковой растений других зон и лежит в области 35—40°; примерно такие же величины критических температур показывают растения Пампы (35—40°); больше величины (40—47°) обнаружены у пустынных эфемеров и эфемероидов и травянистых растений умеренной зоны (42—48°). Для длительно вегетирующих растений пустыни, жизнедеятельность которых протекает во время жаркого периода, были получены еще более высокие величины (50—54°) (Захарьянц и др., 1971).

Большинство изученных пустынных растений оказалось специально изменять величину критической температуры с повышением температуры окружающей среды. Летом она повышается, а осенью падает. Однако некоторые виды отличались меньшей пластичностью: величина критической температуры дыхания у них уже в начале вегетационного периода равнялась 50° и не изменялась в сезоне. Такие виды встречались как среди многолетних, так и однолетних растений (Семихатова, Алексеева, 1972). Результаты этих исследований показывают, что изменения интенсивности и температурной зависимости дыхания растений различных ботанико-географических зон аналогичны закономерностям, выявленным при изучении фотосинтеза.

Исследование световых и температурных кривых фотосинтеза, а также интенсивности дыхания растений Крайнего Севера и жарких пустынь показало, что большую дневную продуктивность фотосинтеза обеспечивает высокая приспособленность к специфическим суровым условиям обитания этих растений. Растения пустынь характеризуются светобойем и способностью к ассимиляции при высоких температурах, связанной с их высокой теплоустойчивостью. Арктические растения могут осуществлять фотосинтез в широком диапазоне освещенности. Кроме того, для них характерен сдвиг всех параметров температурной зависимости газообмена в область низкой температуры (Zalensky, 1975).

АССИМИЛЯЦИОННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ ПУСТЫНЬ

С РАЗНЫМИ ТИПАМИ ФИКСАЦИИ И МЕТАБОЛИЗМА УГЛЕРОДА

Перейдем теперь к другому аспекту эколого-физиологического изучения фотосинтеза. Рассмотрим особенности ассимиляционной деятельности растений пустынь, имеющих различный тип фиксации и метаболизма углеводов, ассимилированной в процессе фотосинтеза.

Несомненно, что одной из самых увлекательных идей, выдвинутых в наше время в экологической физиологии и биохимии растений, является всем известная гипотеза о C_4 -растениях (Hatch, Slack, 1970; Photosynthesis and Photorespiration, 1971). Ценность этой гипотезы заключается в том, что она объединила некоторые во-

просы филогении, распространения, адаптации, анатомического строения растений с особенностями фотосинтеза и фотодыхания. Вследствие этого гипотеза о C_4 -растениях приобрела более общее значение, по-новому поставив вопросы взаимоотношения между структурными особенностями и функциональной деятельностью растительных организмов.

Это привело к интенсификации исследований ассимиляционной деятельности C_3 -, C_4 -растений и САМ (тип метаболизма, характерный для *Crassulaceae*), о чем свидетельствует все возрастающий поток публикаций. Эволюционно более молодые C_4 -растения не вполне определенного «тропического» происхождения, первично фиксирующие CO_2 через ФЭП-карбоксилазу и обладающие механизмом концентрирования CO_2 ; как предполагается, имеют ряд преимуществ по сравнению с C_3 -видами (Vogelmann, 1971; Zelitch, 1971; Troughton, 1975; Ludlow, 1976). Они лучше адаптированы к жаркому сухому климату, имеют более интенсивный фотосинтез, более экономно расходуют воду и т. п. В связи с этим особенностями, а также потому, что у них отсутствует фотодыхание, считается, что они значительно более продуктивны, чем C_3 -растения.

Совершенно особое место в этом отношении занимают САМ-растения. Как известно, некоторые из них, например кактусы, в условиях очень сильного недостатка влаги фиксируют CO_2 в ночные часы через ФЭП-карбоксилазу с образованием малата, когда у них открыты устьица и идет транспирация (Kluge, 1972, 1976; Black, 1973). Днем, во время сильной засухи, у этих растений закрываются устьица, практически прекращается транспирация и поглощение CO_2 из воздуха. Накопленный ночью малат декарбоксилируется, а образующаяся при этом андроненная углекислота используется для образования метаболитов цикла Кальвина и крахмала.

C_3 -, C_4 -растения, а также суккуленты различаются по ряду признаков (Black, 1973, и др.), таких как анатомическое строение, интенсивность фотосинтеза, эффект Варбурга, фотодыхание, активность карбоксилирующих ферментов, величина изоопной дискриминации, величина углекислотного компенсационного пункта и др. Эти признаки исследовались нами у растений жаркой пустыни. Выяснилось, что по анатомическому строению ассимилирующих органов растения Каракумов можно разделить на три группы (см. табл. 7): 1) виды с обычным строением мезофилла (C_3 -растения); 2) своеобразная группа видов, например саксаул, у которых функцию листа выполняет суккулентные ассимилирующие побеги; под эпидермисом по периферии побега у них располагаются два слоя ассимилирующих клеток: верхний слой палисадной паренхимы и нижний слой округлых клеток хлороплахимы. Клетки нижнего слоя по ультраструктуре хлоропластов подобны клеткам обкладки проводящего пучка C_4 -видов (Вознесенская, 1976); ниже этого слоя идет слой водоносной ткани;

3) виды, имеющие специфические клетки обкладок, характерные для C_4 -растений.

Основное ядро флоры и растительного покрова Каракумов составляют виды, принадлежащие к первым двум группам. Из C_4 -растений в районе наших работ встречено только 4 вида, причем один из них (*Synodon dactylon*) является заносным. В пустынях Северной Америки и Чили, как это показано в работе Муни (Mooney et al., 1974), также встречаются лишь несколько C_4 -видов; в основном флора этих пустынь представлена C_3 - и САМ-растениями. Поэтому нельзя считать доказанным, что во всех случаях C_4 -растения доминируют в жарких и засушливых условиях, т. е. что они лучше, чем C_3 -виды, адаптированы к этим условиям. По показателям, характеризующим фотосинтез, тоже нельзя сказать, что C_4 -растения имеют определенные преимущества по сравнению с C_3 -видами. Максимальная наблюдаемая интенсивность фотосинтеза некоторых C_3 -растений в Каракумах равна таковой C_4 -видов или даже выше, чем у них. Такие же данные встречаются в литературе. При повышенной концентрации углекислоты фотосинтез у C_4 -растений возрастает так же, как у C_3 -видов. Как уже упоминалось, эти группы видов мало различаются и по положению верхних температурных границ фотосинтеза (Вознесенский и др., 1970), поэтому трудно считать, что они лучше адаптированы к повышенной температуре.

Исследование первых продуктов фотосинтеза показало, в соответствии с литературными данными, что у C_3 -растений метка C^{14} раньше всего обнаруживается в продуктах цикла Кальвина, тогда как у C_4 -растений — в малате и аспаргате (Гедемов, 1973).

Большой интерес представляет вторая из выделенных нами групп видов растений — афилльные кустарники с суккулентными ассимиляционными побегами. Эти виды, из которых типичными являются саксаул, имеют низкую интенсивность фотосинтеза и первыми продуктами фиксации CO_2 у них являются C_4 -кислоты. У этих растений также наблюдаются сильные суточные изменения pH клеточного сока, характерные для видов типа САМ. Определения темновой фиксации CO_2 в ночные часы показали, что она происходит с малой интенсивностью и составляет около 1% от фотосинтеза. Может быть, это объясняется сравнительно неблагоприятными условиями водного режима в районе Ренгетка (Юго-Восточные Каракумы).

При любезной помощи сотрудников Всесоюзного нефтяного геолого-разведывательного института Э. Д. Прасолова и В. А. Лобкова у растений Юго-Восточных Каракумов с различным типом метаболизма углерода была определена величина изотопной дискриминации C^{13}/C^{12} (‰). Как известно, этот показатель сейчас очень широко используется для разделения растений на C_3 -, C_4 - и САМ-типы (Troughton et al., 1974). У C_3 -растений величина дискриминации изменяется от —22 до —34‰, у C_4 -растений от —11 до —19, а у САМ-растений от —13 до —34‰. В нашей

стране, насколько нам известно, такие определения проводятся впервые. По величине изотопной дискриминации C^{13}/C^{12} саксаул, вероятно, относится к C_4 -растениям:

	$\delta C^{13}, \text{‰}$
<i>Aristida karelinii</i>	—12.5
<i>Haloxylon persicum</i>	—11.8
<i>Smilowia turkestanica</i>	—25.0

Теперь мы останавливаясь на результатах некоторых наших исследований фотодыхания и зависимости фотосинтеза от концентрации O_2 .

По литературным данным, интенсивность фотодыхания у C_3 -растений составляет 20—50 и даже 70% от количества CO_2 , ассимилированной во время фотосинтеза.

Исследования фотодыхания у растений с различными типами метаболизма, могут проводиться на разных уровнях, а именно: по углекислому и кислородному газобою, по субстратам фотодыхания и их локализации в специальных структурах клеток и по ферментным системам, участвующим в этом процессе. Все эти подходы имеют большие методические трудности. Особенно много затруднений в интерпретации результатов исследования фотодыхания возникает, когда оно изучается на уровне газообмена, поскольку этот процесс по газобою противоположен фотосинтезу. В нашей работе на свету и в темноте изучалось выделение $C^{14}O_2$, введенной в листья в ходе предшествующего фотосинтеза (Плагиева и др., 1972). Остановимся более подробно на методике исследований фотодыхания по выделению меченой углекислоты. Применяя этот метод, необходимо обращать особое внимание на выбор экспозиции для опытов с листьями в атмосфере $C^{14}O_2$. При длительной экспозиции относительно большую метку приобретают субстраты темновой дыхания, поэтому выделение $C^{14}O_2$ может быть результатом двух одновременно идущих процессов: фотодыхания и темнового дыхания геотерофитных тканей листа. При очень коротких экспозициях относительно увеличивается количество рыхлосвязанной, еще не восстановленной при фотосинтезе углекислоты, что искажает истинную картину выделение на свету той меченой $C^{14}O_2$, которая образовалась в результате фотодыхания.

В ряде опытов, проведенных в нашей лаборатории, было показано, что при коротких экспозициях в $C^{14}O_2$ в листьях остаются некоторые количества невосстановленной рыхлосвязанной углекислоты. Так, например, если фотосинтез листьев (осина, береза, полное солнечное освещение) продолжается 1 мин., а затем на 1.5 мин. их помещают в обычный воздух, радиоактивность захваченного листа за эти 1.5 мин. увеличивается в 3—4 раза, а при экспозиции с $C^{14}O_2$, равной 4 мин., — только в 1.2—1.8 раза. Таким образом, наличие рыхлосвязанной углекислоты очень

важно учитывать при интерпретации результатов измерений фотодыхания по выделению меченой углекислоты из листьев.

В опытах, проведенных в Каракумах, для уменьшения возможного выделения рыхлообвязанной углекислоты листья после трехминутного фотосинтеза в $C^{14}O_2$ оставались еще минуту при естественной концентрации $C^{12}O_2$. Оказалось, что количество $C^{14}O_2$, выделенной за 10 мин., у всех видов растений невелико и не превышает, как правило, 5% от ассимилированной ранее в процессе фотосинтеза CO_2 . Следовательно, интенсивность фотодыхания у пустынных растений различий оказалась невысокой. Не было отмечено и принципиальных различий между C_3 - и C_4 -растениями. У большинства растений количество CO_2 , выделявшейся на свету, по сравнению с выделявшейся в темноте (коэффициент С/Т) было меньше, но у некоторых из изученных C_3 -растений выделение CO_2 на свету было больше, чем в темноте (табл. 6).

Т а б л и ц а 6
Выделение $C^{14}O_2$ на свету и максимальная интенсивность видимого фотосинтеза у растений Юго-Восточных Каракумов

Виды	Наилучшее фото-клеточное отношение	Интенсивность фотосинтеза, мг CO_2 на сухую массу в час	Выделено $C^{14}O_2$ за 10 мин. в % от ассимилированного углерода		Коэффициент С/Т
			на свету	в темноте	
<i>Salsola richteri</i>	—	18	0.2	5.2	0.04
<i>Nolopylon arbutum</i>	—	12	0.04	0.4	0.1
<i>Aristida kotschyi</i>	+	52	0.7	2.8	0.2
<i>Calligonum serot-medusae</i>	—	12	0.8	2.4	0.3
<i>Notanmolia nitida</i>	—	25	1.9	4.3	0.4
<i>Albaea setoformis</i>	—	7	2.5	4.1	0.6
<i>Eremosartem fasciatum</i>	—	5	0.4	0.7	0.6
<i>Astragalus pasciflorus</i>	—	22	2.7	3.7	0.7
<i>Heliotropium argusoides</i>	—	24	2.7	3.5	0.8
<i>Convolvulus divaricatus</i>	—	27	4.2	4.0	1.0
<i>Atriplex dimorphastris</i>	+	—	4.8	4.8	1.0
<i>Eriodera strobilacea</i>	—	4	2.6	2.6	1.0
<i>Ammodendron conollyi</i>	—	20	3.2	3.2	1.0
<i>Smilaxia typhelata</i>	—	39	4.7	2.9	1.6
<i>Senecio subdentatus</i>	—	60	6.8	4.2	1.6

Исследования влияния разной концентрации кислорода на выделение углекислоты показало, что при низком содержании кислорода выделение $C^{14}O_2$ снижается в несколько раз по сравнению с вариантом при естественной концентрации этого газа. Интересно, что реакция на изменение концентрации кислорода отмечена также и у C_4 -растений.

Как известно, при повышении концентрации O_2 в атмосфере в процессе фотосинтеза у C_3 -растений наблюдается накопление гликолевой кислоты. Именно это соединение рассматривают как

специфический субстрат фотодыхания, и через гликолевую кислоту углерод выводится из основного восстановительного русла, что в конечном счете приводит к снижению интенсивности видимого фотосинтеза (Zeileh, 1971, 1975). Эти вопросы как на газообменном, так и на метаболическом уровне углубленно исследуются также в Лаборатории фотосинтеза Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева (Vostkenskaja et al., 1970; Чморо и др., 1975) и эстонскими физиологами (Вярк и др., 1970; Вийль и др., 1972; Лайск, Оя, 1972; Лайск, 1977).

Несмотря на огромный поток информации многие вопросы, касающиеся зависимости видимого фотосинтеза от кислорода, остаются еще неясными.

Кроме фотодыхания мы исследовали влияние различного содержания кислорода на кинетику фиксации $C^{14}O_2$ у растений, различающихся по типу метаболизма (Глаголева и др., 1976). Использование в опытах достаточно коротких экспозиций (от 3 до 180 сек.) приближало нас к определению истинной скорости фотосинтеза и давало возможность проследить влияние кислорода на первичные этапы карбоксилирования. У всех исследованных растений фиксация $C^{14}O_2$ была пропорциональна времени. У C_3 -видов обнаружено обычное ингибирование фотосинтеза кислородом. Важно отметить, что у C_4 -растений также отмечалась реакция на изменение концентрации кислорода — их фотосинтез стимулировался повышенной концентрацией кислорода, т. е. наблюдался «антиаффе́кт» Варбурга.

Зависимость фотосинтеза от содержания кислорода изучалась в разных условиях — при низкой и насыщающей фотосинтез концентрациях углекислоты, а также при разной интенсивности освещения (Глаголева и др., 1975; Чморо и др., 1976). В табл. 7 представлены величины отношения интенсивности фотосинтеза при низкой концентрации кислорода к интенсивности фотосинтеза при его естественной концентрации в разных условиях опытов. Как видно, из данных этой таблицы, у C_3 -растений максимальная величина ингибирования фотосинтеза кислородом проявляется при низком содержании CO_2 (0.04%) и слабой освещенности (20 тыс. лк).

Интересная реакция на кислород была обнаружена у C_4 -растений: у нескольких видов в условиях низкого содержания углекислоты, независимо от интенсивности света, фиксация $C^{14}O_2$ была больше в условиях естественного содержания кислорода — «антиаффе́кт» Варбурга. В то же время у *Atriplex dimorphastris*, другого представителя C_4 -растений, при низкой освещенности обнаруживался обычный эффект Варбурга, а при насыщающей интенсивности света наблюдалась, напротив, стимулирующая фотосинтеза кислородом.

У растений, имеющих признаки суккулентного строения ассимилирующих побегов, при использовании различных кон-

Таблица 7
 Величина эффекта Варбурга при равной концентрации CO_2
 и разной интенсивности света

Группа растений	Виды	Над- поч- ные клетки объема 100 лнк	Освещенность, тыс. лк			
			CO_2 , %			
			0,04	0,5	0,04	0,5
C_3 -растения	<i>Cheporoditum thirale</i>	—	150	80	20	20
	<i>Livkuella ampa</i>	—	80	10	30	—
	<i>Smirnowia tyrkestana</i>	—	50	20	30	0
	<i>Heliotropium arguzioides</i>	—	50	20	30	20
	<i>Astragalus racifugus</i>	—	30	20	20	20
	<i>Ammodendron socoloffi</i>	—	30	20	20	20
	<i>Comobulus korolkowii</i>	—	30	20	30	10
	<i>Senecio subdentatus</i>	—	30	20	30	0
	<i>Haloxylon aphyllum</i>	—	0	0	0	0
	<i>H. persicum</i>	—	0	0	0	0
Афилиные кустарники	<i>Salsola richteri</i>	—	0	0	0	0
	<i>Aristida karvelinii</i>	+	-40	-30	-30	-20
	<i>A. repnala</i>	+	-30	-30	-30	-20
	<i>Atriplex dimorphostegia</i>	+	40	30	-30	-30
	<i>Cynodon dactylon</i>	+	-30	-30	—	—
C_4 -растения						

центрации углекислоты и интенсивности света не было отмечено реакции на кислород.

Обнаруженное изменение знака реакции фотосинтеза на кислород (рис. 10) ставило вопрос о механизме действия кислорода на метаболизм у C_3 - и C_4 -растений, поскольку оно могло означать, что кислород действует не только на гликолатный путь, но и на другие звенья фотосинтетического метаболизма. Действительно, данные по метаболизму C^{14} позволили расширить представления о местах действия кислорода на отдельные реакции фотосинтеза. Так, у *Cheporoditum thirale* (C_3 -растения, у которого более 60% метки представлено продуктами цикла Кальвина) снижение концентрации кислорода до 1% в условиях слабой освещенности резко увеличивает включение углерода в 3- и 6-углеродные соединения. При этом метка C^{14} в ФЛГ увеличивается в 12 раз, в монофосфатах сахаров — в 2—3 раза, в аланине — в 3—7 раз.

Таким образом, именно эти соединения цикла Кальвина, несущие основную метку, оказываются ответственными за величину фиксации C^{14}O_2 в целом. Если повысить интенсивность света (до 120 тыс. лк), то фиксация C^{14}O_2 при 21% O_2 возрастает в 4 раза, а при 1% O_2 — только в 1,5 раза. Это приводит к тому, что стиратся различия между вариантами как по общей фиксации C^{14}O_2 , так и по включению углерода в C_3 - и C_6 -соединения. Эти данные дают основание сделать вывод, что кислород оказывает ингибирующее действие в условиях слабой освещенности на реакции вос-

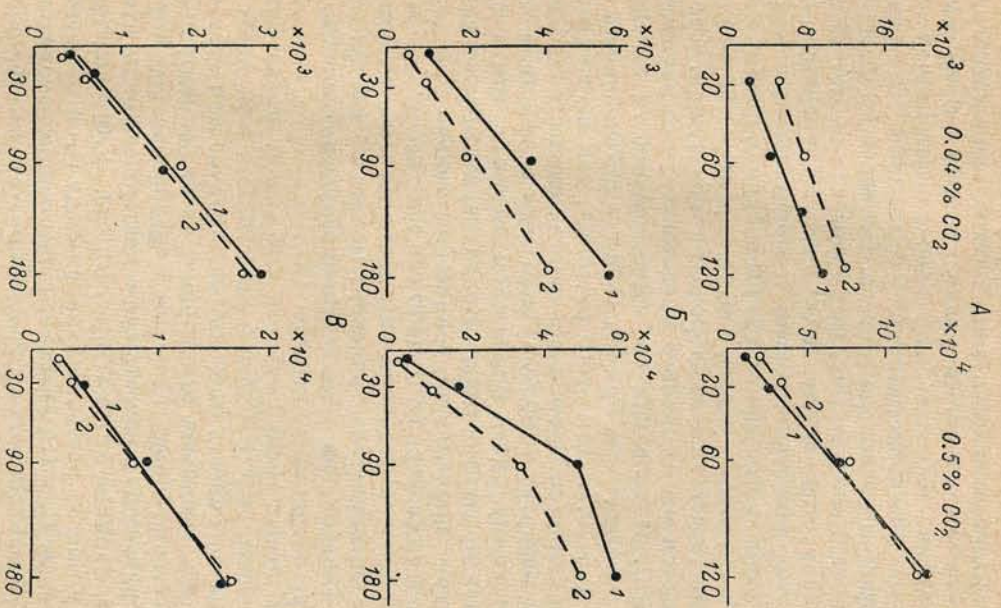


Рис. 10. Влияние кислорода на фиксацию C^{14}O_2 при различных экспозициях. Освещенность 100 тыс. лк. (Юго-Восточные Каракумы).

А — *Smirnowia tyrkestana* (C_3 -растение); В — *Aristida karvelinii* (C_4 -растение); С — *Haloxylon aphyllum* (растение с признаками сумкнуленного строения ассимилирующих органов); Д — фиксация C^{14}O_2 в атмосфере с 21% O_2 ; 1 — то же в атмосфере с 1% O_2 ; по оси абсцисс — вквал, сек., по оси ординат — радиоактивность растительного материала, имп/мин.

стандовления. Что касается оксигеназной функции РДФ-карбок-сиглазы, то у исследованных нами C_3 -растений она вряд ли велика, поскольку радиоактивность метаболитов гликолатного пути не превышает 3—4% от общей радиоактивности материала.

Иная картина наблюдается у саксауга (*Haloxylon aphyllum*), у которого не отмечается различий в фиксации $C^{14}O_2$ в зависимости от концентрации кислорода в среде. Основное количество C^{14} сосредоточено в малаге — 50% и аспаргате — 40%. В условиях 1% O_2 ингибируется включение C^{14} в эти соединения и, наоборот, стимулируется включение метки в продукты цикла Кальвина (в первую очередь фосфорные эфиры сахаров), аланин и крахмал. Таким образом, у саксауга, вероятно, проявляется различие по направленности действия кислорода на оба цикла. Это хорошо прослеживается и у типичного представителя C_4 -растений — *Atrichia karelinii*. В условиях слабой освещенности отношение интенсивности фотосинтеза при 1% O_2 к его интенсивности при 21% составляет 0,5—0,7. Для этого растения, так же как и для саксауга, характерно включение основного количества C^{14} в малагу — 40—50% и аспаргат — 40%. Общий эффект действия кислорода обусловлен стимуляцией включения метки в эти соединения. Что касается продуктов цикла Кальвина, то положительный эффект Варбурга проявляется у аристиды только при увеличении экспозиции в атмосфере $C^{14}O_2$ (180 сек.). Относительно места действия кислорода на фотосинтез C_4 -растений можно лишь предположить, что он влияет на транспорт малага из клеток мезофилла в клетки обкладок, на пируваткиназную активность, а также на этапы регенерации акцептора CO_2 .

Подводя итоги, можно сказать, что между показателями, характеризующими C_3 - и C_4 -растения, такими как анатомическое строение, интенсивность фотосинтеза, наличие или отсутствие фотодыхания и зависимость этих процессов от концентрации кислорода, существуют более сложные и разнообразие взаимоотношения по сравнению с известными в настоящее время. Новые данные (Huber, Sankhla, 1976; Winter, Lüttge, 1976) свидетельствуют о том, что у многих растений баланс между C_4 - и C_3 -метаболизмом (а также между C_3 и CAM) может существенно изменяться в ходе онтогенеза, в зависимости от условий роста и минерального питания, а также под влиянием биорегуляторов. Это придает всей проблеме связи между структурными и функциональными особенностями растений еще больший интерес.

Из приведенного выше анализа географических и эколого-физиологических закономерностей изменений фотосинтеза, а также из сравнения ряда показателей, характеризующих этот процесс у растений, распространяющихся в экстремальных условиях биомов жарких пустынь и арктических тундр, можно сделать следующие заключения.

Несмотря на очень большие различия в максимальных интенсивностях фотосинтеза, наблюдаемые во всех богатинко-гео-

графических зонах, изучение его дневных и сезонных изменений, суточной продуктивности и зависимости от света и температуры обнаружило высокую степень адаптации ассимиляционной деятельности растений к разнообразным условиям обитания. Существует ряд механизмов, обеспечивающих относительную стабильность дневных изменений фотосинтеза и его суточной продуктивности на протяжении онтогенеза тех или иных видов. Многие из этих механизмов стабилизации фотосинтеза, например таких как способность осуществлять его в широком диапазоне изменений света и температуры, вероятно, являются генетически детерминированными (Насиров, 1975). Таким образом, фотосинтез, так же, как и другие процессы, лежащие в основе жизнедеятельности растений (например, дыхание и эмбриогенез), хорошо защищены от неблагоприятных внешних воздействий. Это обеспечивается существованием ряда регуляторных механизмов, оперирующих на разных уровнях организации растений (от биохимического до молекулярного).

Важнейшим условием, обеспечивающим относительно стабильность фотосинтеза и других основных процессов жизнедеятельности в условиях экологического стресса, является их репарация после повреждения. Предполагается, что репарация структур и функций — это энергозависимые процессы, использующие фотосинтез и дыхание как источники энергии и субстрата. Поэтому углубленное исследование функциональных взаимоотношений между фотосинтезом и дыханием представляет особенный интерес для анализа многих эколого-физиологических аспектов фотосинтеза.

ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ

Как уже указывалось, исследование эколого-физиологического аспекта фотосинтеза дает большую информацию для постановки вопросов о механизме самого процесса фотосинтеза, а также для выяснения его связи с другими процессами жизнедеятельности растений.

В настоящее время выявляются все больше оснований рассматривать фотосинтез не только как процесс накопления сухого вещества за счет легко доступной для растений энергии солнечного света, но прежде всего как комплексный физиологический и биохимический процесс, тесно связанный с рядом других метаболических реакций. Это значит, что мы должны принимать во внимание влияние фотосинтетической активности на регулирование метаболических реакций, от которых зависит клеточная активность и рост. Вместе с тем вопрос о взаимоотношениях между фотосинтезом и другими метаболическими процессами изучен значительно меньше, чем основные реакции самого фотосинтеза.

Из всех процессов клеточного метаболизма наиболее тесно связанным с фотосинтезом, по-видимому, является дыхание. Уже

В самой принципиальной организации этих процессов можно отметить большое сходство: например, общность исходных и конечных продуктов газообмена, общность или аналогичность промежуточных метаболитов и ферментов, принимающих участие в их образовании, аналогичность структурной, химической и физической организации системы транспорта электронов, осуществляющей окислительное и фотосинтетическое фосфорилирование. Как известно, два последних процесса являются важнейшими поставщиками энергии, обеспечивающими биосинтез ассимилирующих клеток зеленых растений.

Однако несмотря на отмеченные аналогии фотосинтез и дыхание осуществляются в разных, пространственно разобщенных оргanelлах клетки. В связи с этим возникли вопросы, какие взаимоотношения существуют между фотосинтезом и дыханием и каково их отношение к непрерывно идущим сложным процессам биосинтеза и жизнедеятельности ассимилирующих клеток, являются ли фотосинтез и дыхание двумя независимыми процессами, одновременно идущими на свету, как это недавно было принято считать в классической физиологии растений, или они могут взаимозаменять друг друга, так, что в реакциях биосинтеза в качестве источника энергии используется или химическая энергия дыхательных субстратов, или электромагнитная энергия света. Естественно, что помимо общего ответа на эти вопросы особый интерес представляет исследование механизмов этих взаимоотношений.

Так как фотосинтез и дыхание являются сложными, комплексными процессами жизнедеятельности растений, исследования взаимоотношений между ними также должны вестись комплексно, т. е. в различных аспектах, до известной степени отражающих разные уровни организации растительных организмов.

Среди аспектов, используемых при изучении взаимоотношений между фотосинтезом и дыханием, могут быть названы следующие: изучение взаимоотношений фотосинтетического и дыхательного газообмена (CO_2 и O_2), отражающих наиболее интегральные связи между расматриваемыми процессами на уровне организма, органа, ассимилирующей клетки;

изучение взаимоотношений между хлоропластами и другими частями клетки, имеющее своей целью выяснить локализацию образующихся при фотосинтезе дыхательных субстратов и скорость передвижения метаболитов из хлоропласта на свету и в темноте;

изучение взаимоотношений метаболитов и ферментных систем, принимающих участие в процессах фотосинтеза и дыхания; изучение энергетических взаимоотношений между дыханием и фотосинтезом, т. е. взаимоотношений, существующих между окислительным и фотосинтетическим фосфорилированием.

Перечисленные аспекты взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием на протяжении последних десяти лет исследовались

в Лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Далее мы приводим основные результаты этих исследований и обобщение их.

Газообмен

Прежде всего мы ставили своей целью изучение классического вопроса — влияет ли свет на интенсивность дыхания ассимилирующих органов растений.

На свету, параллельно с фотосинтезом, возможно функционирование обратных по направлению газообмена процессов — фотодыхания и темнового дыхания. Однако, как уже отмечалось в литературе, расчленение на отдельные составляющие суммарного газообмена на свету представляет большие методические трудности. Подчеркнем еще, что возможность реассимиляции выделяющейся в процессе дыхания углекислоты, углекислотный газообмен гетеротрофных тканей и наличие изотопного эффекта чрезвычайно осложняют изучение взаимосвязи между указанными процессами в количественном выражении, а также затрудняют интерпретацию получаемых данных. Имея это в виду, мы все же произвели попытку оценки составляющих газообмена. Как было показано выше на примере пустынных растений, роль фотодыхания в общем газообмене на свету относительно мала, поэтому мы считали целесообразным рассмотреть вопросы взаимосвязи только фотосинтеза и темнового дыхания, «оставляя за скобками» вопросы фотодыхания. Относительно влияния света на темновое дыхание на уровне газообмена существует, как известно, три точки зрения: темновое дыхание стимулируется светом, не изменяется под влиянием света и, наконец, ингибируется светом. Среди разнообразных подходов, применяемых для исследования этой проблемы, метод с использованием $C^{14}O_2$ оказался наиболее перспективным, поэтому в нашей работе большинство опытов проведено именно с C^{14} .

Об интенсивности процессов газообмена на свету у листьев, предварительно ассимилировавших $C^{14}O_2$, можно судить по выделению $C^{14}O_2$ во внешнюю среду, по потере радиоактивности растительными тканями и по изменению удельной активности газовой смеси в замкнутой системе. В нашей лаборатории с использованием первых двух подходов было показано, что выделение $C^{14}O_2$ на свету меньше, чем в темноте. Пример опыта такого рода приведен на рис. 11, где представлена запись изменения величин радиоактивности в замкнутой камере, после того как в нее поместили листья, предварительно ассимилировавшие $C^{14}O_2$ (5 мин. при 0.05% CO_2). На свету увеличение радиоактивности в камере происходит значительно медленнее, чем в темноте.

Существенно, что в опытах такого рода выделение CO_2 на свету можно четко зарегистрировать лишь по прибыли C^{14} в газовой фазе. Потери C^{14} в материале обнаружить не удается.

Иллюстрацией этому служат результаты опытов, проведенных на памирском растении *Astragalus chadjanensis* (рис. 12). Мелкие листья этого растения, позволившие работать с большой средней пробой, после ассимиляции $C^{14}O_2$ переносились в открытую систему без меченой углекислоты. Различия между пробами даже на этом, хорошо выровненном материале не позволили выявить потерю листьями радиоактивности. В то же время убывль радиоактивности в темноте достаточно велика и наблюдается сразу после выключения света. Несовпадение результатов, полученных по выделению C^{14} в воздух и по радиоактивности листьев, по-видимому, можно

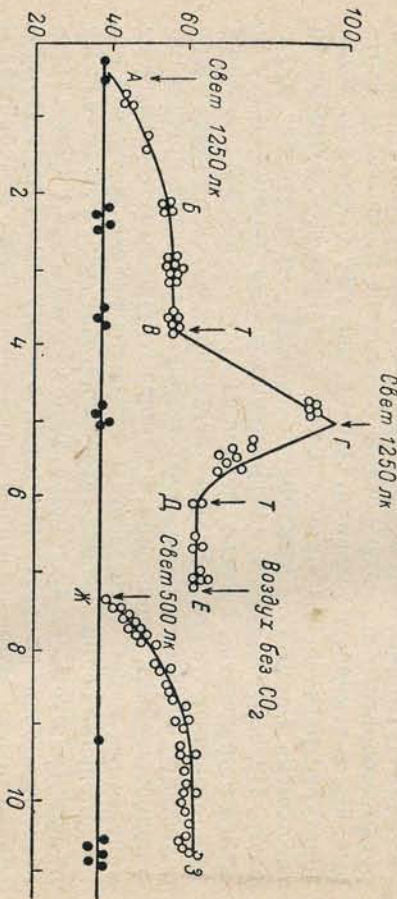


Рис. 11. Изменение на свету и в темноте содержания $C^{14}O_2$ в воздухе замкнутой камеры с высечками из листьев даярджанши, предварительно ассимилировавших радиоактивную углекислоту (5 мин.).

Орехами времени АБ, ВВ, ЖЗ — на свету, ВГ, ДЕ — в темноте (Т); по оси абсцисс — продолжительность опыта, часов; по оси ординат — содержание $C^{14}O_2$ в воздухе камеры, мг/мин.

объяснить двумя причинами. Во-первых, чувствительность метода при определении радиоактивности газа гораздо выше, чем при определении радиоактивности листьев. Во-вторых, в листе может присутствовать рыхло связанная углекислота, которая на свету восстанавливается, повышая радиоактивность листа. Этот факт, как уже указывалось, имеет значение для анализа явлений газообмена. Интересно, что скорость выделения $C^{14}O_2$ из листьев в темноте максимальна сразу после выключения света и постепенно снижается во времени (Филиппова, 1963). В дальнейшем это позволило прийти к заключению, что надыхание прежде всего расходуется «мгновенно», тогда что образованные при фотосинтезе субстраты (Филиппова и др., 1964).

Возвращаясь к интерпретации данных по выделению $C^{14}O_2$ из листьев в темноте и на свету, необходимо напомнить, что лист высших растений — сложно устроенный орган, состоящий не только из ассимилирующих, но также и из лишней хлорофилла гетеротрофных клеток. Поэтому реально наблюдаемая в опытах

разная степень подавления выделения CO_2 дыхания на свету объясняется не только существенно взаимоотношением между фотосинтезом и дыханием, но и особенностями строения ассимилирующих органов растения (соотношением между количеством и пространственным расположением автотрофных и гетеротрофных клеток) и условиями, в которых производится измерение (интенсивность света, температура).

В качестве примеров, подтверждающих это положение, можно привести результаты следующих опытов (Вознесенский, 1964, 1968). У листа конского шавеля углекислотный конденсационный пункт (УКП) при интенсивности света 2 тыс. лк составляет

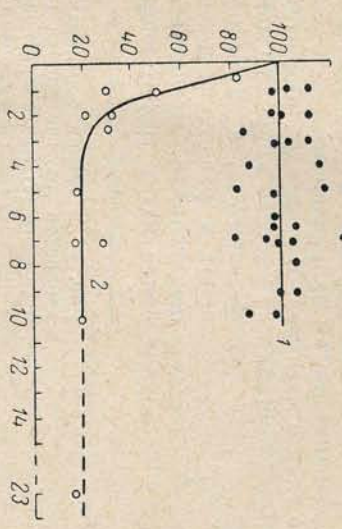


Рис. 12. Изменение радиоактивности листьев *Astragalus chadjanensis* на свету (1) и в темноте (2) после фотосинтетического поглощения меченой углекислоты.

На оси абсцисс — время (часы) после введения $C^{14}O_2$ в течение 40 мин. при концентрации CO_2 1% и удельной активности 0,5 мкюри/л CO_2 , % от свежих листьев — радиоактивность листьев, % от свежих, полученной сразу после введения метки.

60 ррм. При затенении половинной площади такого листа (что имитирует увеличение массы гетеротрофных тканей) уровень УКП возрастает в 3 раза. У кукурузы (C_4 -растение), обладающей большой интенсивностью фотосинтеза, концентрация CO_2 на уровне УКП около 1 ррм и вследствие наличия гетеротрофных тканей никогда не опускается до нулевых значений. С другой стороны, у суспензии хлореллы (типичного представителя C_3 -растений), где все клетки автотрофны, при оптимальной освещенности в отдельных случаях отмечались нулевые значения УКП.

В связи с приведенными данными следует сделать заключение, что само понятие УКП является скорее экологическим, характеризующим особенности организации ассимилирующих органов и клеток, и его уровень, отличный от нулевых концентраций углекислоты, при исследовании на листьях растений не может служить доказательством одновременного осуществления процессов фото-

синтеза и дыхания в ассимилирующих клетках. Поэтому величина УСП не может быть надежным критерием для характеристики различий между C_3 - и C_4 -растениями.

Внутриклеточный транспорт ассимилятов

Одной из форм взаимосвязи фотосинтеза и дыхания, как уже отмечалось, является транспорт углеродных соединений из хлоропластов к дыхательным центрам клетки. Если виды транспортных соединений изучены к настоящему времени достаточно подробно (Хебер, 1972), то вопрос о факторах, определяющих скорость этого процесса, менее ясен. Сотрудниками нашей лаборатории было принято исследование в этом направлении.

Несколько слов о методике. В этих экспериментах с помощью $C^{14}O_2$ в интактных листьях или клетках хлореллы метят продукты фотосинтеза, а затем объекты помещают в различные экспериментальные условия. Исследуется распределение метки между хлоропластами и

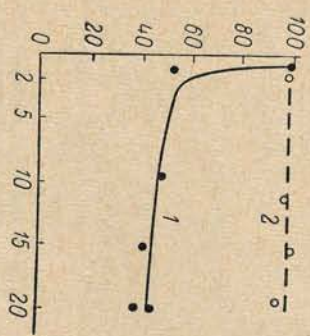


Рис. 13. Изменение радиоактивности хлоропластов (1) после кратковременного фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$. По оси абсцисс — время, мин.; по оси ординат — радиоактивность хлоропластов, % от радиоактивности клеток.

остальными компонентами клетки, причем хлоропласты выделяются в неводные среды (Филиппова, 1967).

При исследовании передвижения ассимилятов из хлоропластов у гороха (рис. 13) было обнаружено, что на свету за 30 сек. около 50% меченого углерода может оттекать из хлоропластов в цитоплазму. В темноте этот процесс происходит значительно медленнее и достоящее уменьшение радиоактивности хлоропластов можно заметить только после более длительных экспозиций (Филірова, Zelenkii, 1969). Возник вопрос, чем можно объяснить быстрый транспорт ассимилятов на свету? По-видимому, фотосинтез в данном случае является не только поставщиком ассимилятов, но и источником энергии для осуществления их активного транспорта из хлоропластов.

Для проверки предположения, что энергия фотофосфорилирования используется для передвижения ассимилятов из хлоропластов, были предприняты опыты на хлорелле с выключением разных типов фотофосфорилирования. Оказалось, что в условиях подавления нециклического потока электронов (варианты в атмосфере гелия или с диуроном) транспорт ассимилятов из хлоропластов ослабляется и появления метки в цитоплазме не наблюдается (табл. 8). Вместе с тем в контроле, когда нормально

Влияние подавления нециклического фотофосфорилирования на транспорт ассимилятов из хлоропластов в клетках хлореллы

Условия опыта	Радиоактивность на 1 г сухого веса клеток			
	клетки	хлоропласты	цитоплазма	% от радиоактивности клеток
Контроль: 15 мин. на свету в 10% CO_2	1192	1057	125	11
15 мин. на свету в атмосфере гелия	937	937	0	0
15 мин. на свету + диурон	620	620	0	0

осуществлялся фотосинтез за счет немеченой CO_2 , передвижение ранее ассимилированного меченого углерода в цитоплазму было достаточно сильно выражено.

На основании этих опытов можно прийти к заключению, что перенос метаболитов через мембрану хлоропласта на свету у хлореллы происходит за счет энергии нециклического фотофосфорилирования (Филиппова и др., 1973). Аналогичные данные о роли этого типа фотофосфорилирования в транспорте веществ в клетку в проводящие пучки были получены у высших растений (Plaut, Reinhold, 1969; Бровченко, Рябушкина, 1972). В темноте исключение окислительного фосфорилирования с помощью динитрофенола также привело к замедлению транспорта ассимилятов из хлоропластов у гороха (Филиппова, Зеленский, 1971). Это еще раз свидетельствует о том, что перенос веществ через мембрану хлоропластов является энергозависимым процессом. Данные показывают, что митохондрии могут быть поставщиками энергии для процессов, протекающих в хлоропластах. Это указывает на тесную связь между хлоропластами и митохондриями как органами, в которых осуществляется фотосинтез и дыхание. Таким образом, в исследовании влияния фотосинтеза на дыхание нельзя упускать из виду и возможность влияния дыхания на регуляцию фотосинтеза.

Энергетика фотосинтеза in vivo

Прежде чем перейти к дальнейшему, более интегральному рассмотрению механизмов взаимосвязи фотосинтеза и дыхания, рассмотрим некоторые вопросы фотофосфорилирования in vivo, которые пока мало исследованы. Особенно важным представляется нам до сих пор почти не изученный экологический аспект этой проблемы.

Теоретически можно допустить участие на свету нециклического, циклического, псевдоциклического фотофосфорилирования, а также окислительного фосфорилирования в снабжении энергией различных процессов в растительной клетке.

Литературные данные позволяют предположить, что окислительное фосфорилирование не вносит существенного вклада в энергетику ассимилирующих клеток (Kandler, 1955; Neber et al., 1964; Urbach, Simonis, 1964; Kandler, Tanner, 1966). Аналогичные данные были получены в условиях наших опытов при работе с хлорогеллой (Глаголева, Загненский, 1966). Псевдоциклическое фотофосфорилирование, являющееся разновидностью нециклического, мы не будем рассматривать, так как до сих пор нет достаточных доказательств его функционирования *in vivo* (Raven, 1970). Рассмотрим, как оценивается вклад циклического и нециклического фотофосфорилирования в энергетику интактной ассимилирующей клетки.

Как известно, исследование фотофосфорилирования интактных клеток встречается большие методические трудности. Ввиду отсутствия прямых методов разрабатываются и используются косвенные, основанные на определении скорости различных энергетических процессов. В результате разработки в нашей лаборатории двух разных тестов для характеристики фотофосфорилирования *in vivo* — биосинтеза крахмала из эндогенных меченых предшественников (Глаголева, Загненский, 1966) и фотосенсибилизации глюкозы (Чудановская, Загненский, 1970) представлялась возможность оценить относительную значимость отдельных источников энергии в интактной клетке при меньшей интенсивности фотосинтеза. А priori можно допустить, что в разных условиях для осуществления фотосинтеза значимость циклического и нециклического фотофосфорилирования меняется. Экологический аспект в исследованных фотофосфорилирования *in vivo* мало разработан, хотя и является одним из интереснейших вопросов в общей проблеме фотофосфорилирования. Исследования в этом направлении могут помочь приблизиться к пониманию хода процессов разных типов фотофосфорилирования в естественных условиях местобитания у растений, когда меняется напряженность внешних факторов, прежде всего интенсивность света и температура.

Для оценки относительной скорости циклического и нециклического фотофосфорилирования *in vivo* мы использовали различные способы разделения двух фотосистем, известные из литературы: селективные ингибиторы, включение CO_2 из воздуха, атмосферу гелия и дальний красный свет. Так, в условиях разной температуры и интенсивности света изучалось включение C^{14} из эндогенных предшественников в крахмал — при функционировании обоих типов фотофосфорилирования (на ближнем красном — 670 нм) и только циклического фотофосфорилирования (на дальнем красном — 714 нм) (Glagoleva et al., 1972).

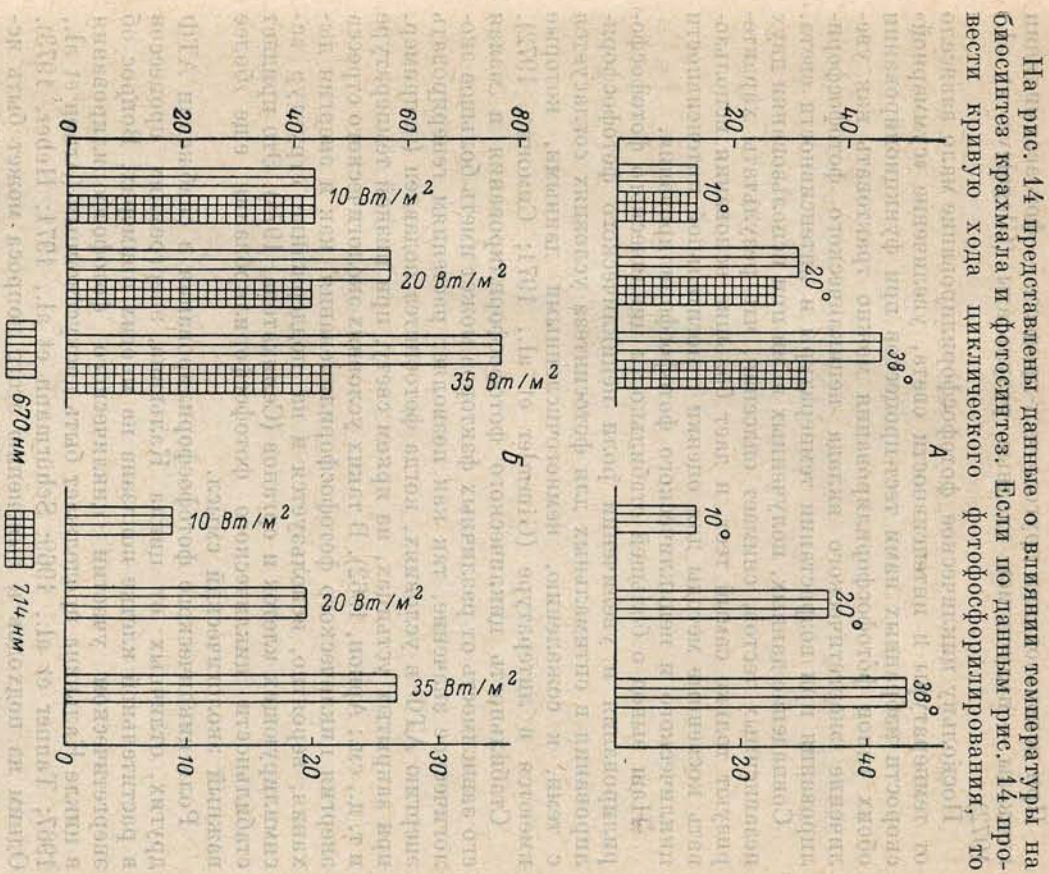


Рис. 14. Влияние температуры (А) и интенсивности света (В) на биосинтез крахмала и фотосинтез на ближнем (670 нм) и дальнем (714 нм) красном свете у хлорогеллы.

По оси ординат: свет — включение C^{14} в крахмал, отн. ед.; стрелка — интенсивность фотосинтеза, мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухого веса, ч.

видно, что эта кривая приближается к плато при повышении температуры за 20° , а при увеличении интенсивности света доходит уже при $10 \text{ Bm}/\text{M}^2$. Вместе с тем ход суммарного процесса (отражающего работу обоих типов фотофосфорилирования) сходен с ходом кривой фотосинтеза.

При использовании другого тест-процесса — фотосенсибилизации глюкозы — получились сходные результаты (Slagoleva et al., 1972).

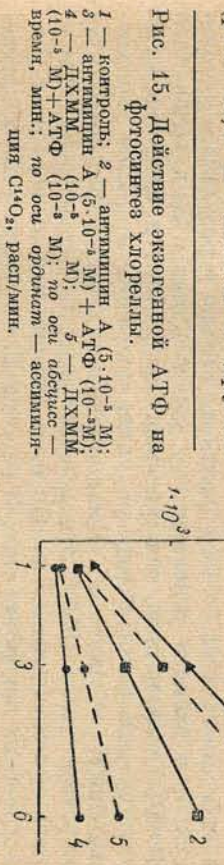
Поскольку циклическое фотофосфорилирование мало зависело от температуры и интенсивности света, увеличение «суммарной» скорости избранных нами тест-процессов при функционировании обоих типов фотофосфорилирования можно трактовать как увеличение энергетического вклада нециклического фотофосфорилирования при возрастании температуры и интенсивности света. Сравнение данных, полученных нами при использовании двух независимых тестов, снимает опасения, что результаты характерны только для самых тест, и дает большие основания использовать косвенные методы для оценки относительной интенсивности циклического и нециклического фотофосфорилирования.

Наш вывод о большей стабильности циклического фотофосфорилирования и увеличении роли нециклического фотофосфорилирования в оптимальных для фотосинтеза условиях согласуется с теми, к сожалению, немногочисленными данными, которые имеются в литературе (Gimmler et al., 1971; Симонис, 1972). Стабильность циклического фотофосфорилирования и малая его зависимость от различных факторов может иметь большое экологическое значение, так как позволяет растениям генерировать энергию АТФ в условиях, когда фотосинтез подавлен (например, при закрытых устьицах, на ярком свете, при низкой температуре и т. д., см.: Арнон, 1962). В таких условиях экологического стресса энергия циклического фотофосфорилирования, как и энергия дыхания, вероятно, используется и на поддержание структур ассимилирующих клеток и органов (Семихатова, 1974). Это придает стабильности циклического фотофосфорилирования еще более важный экологический смысл.

Роль циклического фотофосфорилирования в снабжении АТФ других, отличных от цикла Кальвина, энергетических процессов в растительной клетке показана на многих примерах. Вопрос об энергетическом участии циклического фотофосфорилирования в цикле Кальвина продолжает быть дискуссионным (Арнон et al., 1967; Tanner et al., 1969; Schlupman et al., 1971; Neber, 1973). Одним из подходов к выяснению этого вопроса может быть использование экзогенной АТФ. Опыты с экзогенной АТФ могут служить имитацией циклического фотофосфорилирования, при котором синтез АТФ не сопровождается образованием восстановителя. Работа такого рода была выполнена в лаборатории Арнона на изолированных хлоропластах. Полученные данные позволяют авторам прийти к выводу об участии АТФ циклического фотофосфорилирования в цикле Кальвина (Schlupman et al., 1971). Целью нашей работы было исследование роли циклического фотофосфорилирования в цикле Кальвина на интактных клетках хлороеллы. В предварительных опытах была подобрана концентрация АТФ и условия, при которых она вызывает стимуляцию фото-

синтеза (АДФ, как оказалось, такого действия не вызывала). Стимуляция под влиянием экзогенной АТФ наблюдается только при сниженной интенсивности фотосинтеза — на слабом свете (2 тыс. лк), когда фотохимические реакции, в частности генерация АТФ, ограничивают скорость фотосинтеза.

Сниженной интенсивности фотосинтеза можно достигнуть и другим способом — использованием селективных ингибиторов, например ингибитора циклического потока электронов и сопряженно с ним циклического фотофосфорилирования — антимицина А. При снижении интенсивности фотосинтеза на 40% под влиянием антимицина А (в концентрации 5·10⁻⁵ М) можно наблюдать почти полное восстановление фотосинтетической ассимиляции С¹⁴О₂ с помощью экзогенной АТФ (10⁻³ М) (рис. 15). В опытах с другим



ингибитором — диуроном, который при концентрации 10⁻⁵ моль вызывал почти 80%-е подавление фиксации С¹⁴О₂, «образной» фотосинтеза под влиянием АТФ было меньше. Повышение фотосинтетической ассимиляции С¹⁴О₂ под влиянием экзогенной АТФ предполагается за счет усиления прохождения углерода через цикл Кальвина. Прямые доказательства участия циклического фотофосфорилирования в этом процессе могут быть получены при изучении действия экзогенной АТФ на метаболиты цикла Кальвина.

Приведенные выше подходы к исследованию фотофосфорилирования in vivo намекают возможные пути для дальнейших исследований не только разных типов фотофосфорилирования, но и взаимосвязей между фотосинтезом и дыханием.

О механизмах связи фотосинтеза и дыхания

До сих пор рассматривались экспериментальные данные по взаимосвязи фотосинтеза и дыхания в различных аспектах исследования этой проблемы. Теперь разрешите мне высказать некоторые гипотетические соображения, касающиеся возможных механизмов взаимодействия этих двух процессов.

Тот факт, что на свету происходит уменьшение выделения СО₂, уже свидетельствует о влиянии фотосинтеза на дыхание. В самом

просто случае можно допустить, что выделяемая в дыхании угле-кислота реутилизируется в процессе фотосинтеза или, другими сло-вами, что фотосинтез «перехватывает» CO_2 до ее выделения из-листа. Однако взаимоотношения фотосинтеза и дыхания не огра-ничиваются сферой газообмена и их механизм значительно слож-нее простого реутилизации CO_2 . Действительно, оргanelлы, осу-ществляющие фотосинтез и дыхание (т. е. хлоропласты и мито-хондрии), участвуют в одних и тех же «обширных» процессах: могут обеспечивать белковый синтез, передвижение веществ и другие виды работ. В настоящее время можно считать установленным, что хлоропласты дают энергию, «строительные блоки» и восстановитель на общие клеточные нужды, которые в темноте обеспечиваются целиком за счет процессов темнового окисления, т. е. дыхания (Рубин, 1973).

Остановимся на доказательствах того, что фотосинтез может поставлять в клетку «строительные блоки» для производства работ. Если раньше твердо считали, что все «строительные кир-пичи» для синтеза белка образуются только в результате окисли-тельного распада углеводов, то уже начиная с 50-х годов идея В. В. Спюжникова, что углеводы не являются единственными продуктами фотосинтеза, получила экспериментальное подтвер-ждение в работах А. А. Ничипоровича и его сотрудников (Ничи-порович, 1955, 1958). Эти исследования особенно интересны в био-логических экспериментах. В работах Т. Ф. Андреевой (Андреева, 1969), Фогта (Fogel, 1956), Видвелла (Vidwell et al., 1955; Vidwell, 1963) и других было показано, что на свету происходит более ин-тенсивное включение C^{14} в белки, причем активизировалось вклю-чение не только C^{14} , но и N^{15} . Это является доказательством стимуляции светом синтеза белков de novo. В опытах на хлорелле, выполненных в нашей лаборатории, также исследовалась дина-мика включения C^{14} в белки (Глаголева и др., 1965). Оказалось, что уже при относительно коротких экспозициях метка обнаружива-лась и в геминеллозолах и в белках. В работах Партье (Parthier, 1964) опыты не ограничивались целой клеткой, а было проведено ее разделение на хлоропласты и митохондрии. При этом было по-казано, что в процессе фотосинтеза образуются не только белки хлоропластов, но метка включается и в белки митохондрий. Что касается аминокислот, то хотя в последние годы высказывались предположения о преимущественном образовании некоторых из них через продукты цикла Кребса (Naven, 1972), нельзя не отметить, что существуют убедительные доказательства фото-синтетической природы тех же соединений (Vassham, Kirk, 1964; Aash, Heber, 1967; Kirk, Leech, 1972).

Роль фотосинтеза как поставщика «строительных блоков» включает также биосинтез структурных полисахаридов, например клетчатки. К сожалению, имеется значительно меньше экспери-ментальных данных такого рода, поскольку исследователи, вля-

девшие техникой изотопного анализа, чаще всего увлекались возможностью проследить путь углерода на первых этапах его восстановления при фотосинтезе. Однако в исследованиях Морти-мера и Виллама (Mortimer, Wulam, 1956) было показано, что ме-ченая целлюлоза образуется в листьях сахарной свеклы уже при коротких экспозициях и включение метки продолжается очень интенсивно, если растения перенести из C^{14} в C^{12} . Еще раньше включение метки в целлюлозу на свету наблюдали и мы в опытах на папирусных растениях (Заленский, 1954).

Таким образом, фотосинтез дает в клетку субстраты для мно-гих процессов биосинтеза.

Вторым условием, необходимым для осуществления работы в клетке, является энергия. Хорошо известно, что энергия, гене-рируемая в процессах фотофосфорилирования, может быть ис-пользована не только на восстановление CO_2 , но и на другие про-цессы вне хлоропластов.

Третьим условием, необходимым для выполнения общеклеточ-ной работы, является генерация восстановителя. Снабжение клетки восстановителем, генерируемым хлоропластом, понятие сложнее, так как хорошо установлена компартаментация пиридиннуклео-тидов. Однако сейчас постулируется члечный механизм внутри-клеточного переноса восстановительного эквивалента (Stocking, Latson, 1969; Heber, 1974). Таким образом, пластические вещества, восстановитель и энергетические ресурсы, которые в темноте по-ставляются за счет дыхания, на свету обеспечиваются фотосин-тезом. Существовало, что за счет дыхания и за счет фотосинтеза осуществляется одна и та же работа: синтез веществ, необходимых для роста и поддержания структуры, передвижение ассимилятов, транспорт ионов, различные виды движения и т. д. Под влиянием света активность этих процессов может существенно увеличиться: хорошо известны индуцируемые светом синтезы отдельных фер-ментных белков, ускорение движения пропонилазы и т. д.

Попытаемся оценить количественный вклад фотосинтеза в об-щеклеточную работу. Если условно рассчитывать этот вклад по количеству АТФ, то можно сказать, вслед за Равеном (Naven, 1972), что он составляет 20% от суммарного количества АТФ, генерируемого при фотосинтезе. Если оценивать вклад фото-синтеза в обмен пиноплазмы по углеводу, то, согласно литературу-ным данным и данным, полученным в нашей лаборатории, он может достигать 50% и более (Heber, Willenbrink, 1964; Филипова, Заленский, 1967). Фотосинтез в клетках листьев в нормальных условиях в 8—10 раз превышает интенсивность дыхания. Следова-тельно, на свету возможность для осуществления общеклеточной работы существенно увеличивается.

Посмотрим теперь, как это скажется на процессе дыхания. Как известно, у закончившей рост клетки интенсивность ды-хания ограничена фосфаг-акцеллаторным контролем. Сущность этого регуляторного механизма заключается в следующем. Скорость

потока электронов по дыхательной цепи лимитируется скоростью более медленных реакций фосфорилирования. В том случае, когда образующаяся в реакциях окислительного фосфорилирования АТФ не используется на нужды клетки и, следовательно, не происходит регенерации акцептора (АДФ), скорость прохождения электронов по дыхательной цепи резко (в 2—10 раз) снижается. Такая ситуация, по-видимому, и возникает на свету, когда общеклеточная работа в значительной степени выполняется за счет фотосинтеза.

Следовательно, именно количество работы, т. е. потребление энергии в различных энергоемких процессах клетки, определяет скорость дыхания. На свету большую часть работы в клетке «берет на себя» фотосинтез, а на долю дыхания остается меньше работы, что неизбежно приведет к его торможению. Смысл такого переклочения источников общеклеточной работы, по-видимому, заключается в том, чтобы в клетке не тратился на свету запас ранее накопленных ассимилянтов.

Таким образом, можно предположить, что причиной торможения дыхания на свету является конкуренция между фотосинтезом и дыханием за работу, а механизмом или орудием, подавляющим дыхание, является фосфат-акцепторный контроль.

Представление о том, что фотосинтез подавляет дыхание, само по себе не ново (см.: Загелский, 1961). Возможность воздействия на дыхание образующимся в процессе фотосинтеза субстратов и особенно АТФ отмечали многие авторы (Неберг et al., 1964; Ред, 1970). При этом, однако, чаще рассматривается не процесс дыхания в целом, а его отдельные составляющие: гликолиз, цикл Кребса, дыхательная цепь.

Мысль о торможении гликолиза на свету возникла еще из первых работ, выполненных в лаборатории Калвина (Venon, Calvin, 1950), показавших, что на свету нет окисления пирувата. Позже Кандлер и сотрудники обнаружили на хлорелле при смешивании темноты на свет быстрое уменьшение содержания ФГК и ингибировали это как ингибирование светом гликолиза (Kandler, Haberger-Liesenkötter, 1963). В 70-е годы идея торможения гликолиза светом получила убедительное подтверждение в работах по анаэробному гликолизу, выполненных в лаборатории Кандлера на клетках спендесмуса. Авторы предполагают, что механизмом ингибирования гликолиза на свету является подавление со стороны образовавшейся при фотофосфорилировании АТФ — активности ключевого фермента — фосфофруктокиназы (Hirt et al., 1971; Hirt, Tapner, 1971). Существенно подчеркнуть, что экспериментальные данные, явившиеся основанием для этих предположений, были получены на ассимилирующих клетках одноклеточных водорослей при нормально функционирующем ассимиляционном аппарате. Торможение гликолиза должно повлечь за собой уменьшение скорости реакций цикла Кребса и всех последующих звеньев процесса дыхания.

Прямому изучению влияния света на цикл Кребса посвящены специальные работы (Sharman, Graham, 1974; Степанова, Баранова, 1972; Степанова, Шумилова, 1974; Тарчевский, 1975, и др.). В этих работах делается заключение, что цикл Кребса функционирует на свету в листьях высших растений. Для листа в целом этот вывод справедлив. Действительно, как уже упоминалось выше, лист — это гетерогенная система, содержащая не только ассимилирующие, но и гетеротрофные ткани. В гетеротрофных тканях, а особенно в проводящих пучках, дыхание на свету может идти даже с большей скоростью за счет усиленного притока ассимилянтов, как это было показано в работах лаборатории А. Д. Курсанова (Гуркина, Дубинина, 1954). В связи с этим желательно исследовать влияние света на дыхание на более простых объектах, не имеющих гетеротрофных тканей.

Попытка выяснить, происходит ли на свету в ассимилирующих клетках реакции цикла Кребса, делалась в нашей лаборатории на одноклеточной водоросли хлореллы. Для этого использовалась меченая глюкоза, даваемая экзогенно клеткам хлореллы. Оказалось, что продукты окисления глюкозы — органические кислоты и аминокислоты — метятся в процессе фотосинтеза глюкозы, однако в очень незначительной степени. Это свидетельствовало о резком торможении дыхательных превращений глюкозы на свету. Следует отметить, что метка из глюкозы-С14 могла попасть в органические кислоты и аминокислоты в условиях наших опытов за счет бактериального загрязнения, так как использовалась нестерильная культура хлореллы (Чугановская, 1974). Следующим этапом нашей работы будет использование стерильной культуры хлореллы для определения степени подавления цикла Кребса на свету.

Одна из интересных попыток такой оценки была предпринята Равеном (Raven, 1972). В основу его оригинального подхода был положен расчет (по данным Тамбия) количества синтезируемых на свету и в темноте веществ, предшественники которых образуются в цикле Кребса. К таким веществам относятся образующиеся через ацетил-коэнзим А жиры, аминокислоты глютаматного семейства и включающие их белки, а также порфириновые соединения (хлорофилл), предшественником которых является сукцинат. В итоге Равен приходит к выводу, что цикл Кребса на свету оперирует со скоростью, близкой к скорости в темноте (75—100%). Однако нельзя не отметить условности основного положения, на котором автор строит расчеты, поскольку перечисленные выше соединения имеют несколько путей биосинтеза (на это указывал и сам Равен).

Таким образом, приведенные выше данные свидетельствуют о том, что гликолиз на свету подавляется, а степень подавления фотосинтезом цикла Кребса еще ждет количественной оценки.

Что касается влияния фотосинтетического образования АТФ на окислительное фосфорилирование, то, как уже указывалось,

в литературе высказывалась мысль о торможении окислительного фосфорилирования на свету вследствие конкуренции за АДФ с более мощным процессом — фотофосфорилированием (Heber et al., 1964).

В последнее время в регуляции реакций дыхания большая роль отводится соотношению компонентов аденилатной системы. На рис. 16 мы попытались схематически изобразить места возможного действия фотосинтеза на реакции дыхательного обмена. Эти воздействия могут осуществляться через аденилатную систему, т. е. через приток АТФ из хлоропластов или с помощью «подтока» метаболитов, образованных в процессе фотосинтеза. Например, «подток» магната, образованного при фотосинтезе, может привести к увеличению цитрата, а это в свою очередь тормозит активность фосфофруктокиназы и, следовательно, образование пирувата в гликолизе. На основании существующих в настоящее время представлений о механизмах регуляции дыхания можно предположить и другие возможности подавления дыхания на свету.

Однако кратко рассмотренные возможные механизмы подавления дыхания ассимилирующих клеток на свету основываются на представленных, возникших в последние годы в молекулярной биологии и биохимии. Эти представления предполагают необходимость транспорта метаболитов (или их эквивалентов), являющихся субстратами, восстановителями или поставщиками энергии для синтетических процессов не только между клеточными органолами, но и между различными клетками и тканями растений. Различные механизмы их транспорта интенсивно исследуются в настоящее время. Вместе с тем представления о «свободном» транспорте веществ находятся в известном противоречии с данными о компартиментации многочисленных одновременно совершающихся метаболических реакций и с представлениями о весьма тонкой регуляции ферментов при незначительных изменениях не только концентрации, но даже соотношений метаболитов, особенно компонентов аденилатного цикла. Поэтому с точки зрения физиолога, более привлекательным является представление о регуляции физиологических процессов, основанное на более общих критериях. По отношению к взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием таким критерием является участие этих процессов в общеклеточной работе (см.: Raven, 1976).

Относительно количественной стороны вопроса можно сказать заранее, что полного подавления дыхания фотосинтезом, очевидно, вызвать не может, так как у митохондрий (как и у других органола) есть также затраты энергии на «собственные нужды», в частности на поддержание структуры, которые несомненно обеспечиваются самими этими органолами.

Кроме того, необходимо подчеркнуть, что степень подавления дыхания фотосинтезом, по-видимому, прежде всего зависит от того, какую работу должна выполнять клетка, а это определяется, в частности, ее способностью к росту. Поэтому связь фотосинтеза

и дыхания у клеток разного возрастного состояния является интересной задачей дальнейших исследований. Итак, на свету, когда в ассимилирующих тканях протекает фотосинтез, их дыхание подавлено. Однако степень этого подавления,

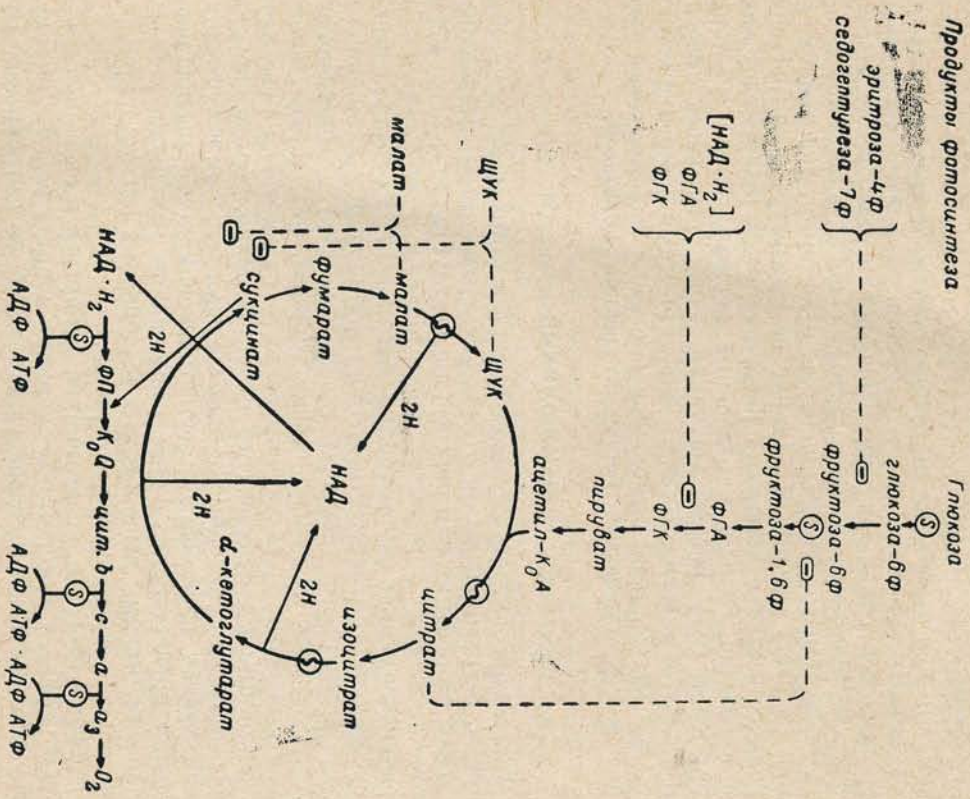


Рис. 16. Механизмы регуляции дыхательных превращений глюкозы.

Пунктирные линии — регуляция метаболитами (тире в овале — ингибитор); S в кружке — пункты регуляции соотношением аденинтрифосфатов.

вероятно, значительно колеблется в зависимости от физиологического состояния растения и экологической обстановки. Важнейшей задачей в настоящее время является количественный подход к исследованию фотосинтеза и дыхания, и, как я пытался показать,

путем для этого может быть оценка количества работы у ассимилирующих тканей и количества поступающих из хлоропластов пластических и энергетических ресурсов.

Какой физиологический смысл заключается в факте подавления фотосинтезом дыхания? Этот смысл можно увидеть, во-первых, в том, что при освещении на нужды клетки не тратятся с трудом накапливаемые ассимиляты и потребности клетки обеспечиваются «даровая» солнечная энергия. Подобное переклещивание источников «выгодную» возможность. Во-вторых, подавление дыхания на свету оказывает влияние на продуктивность растения. В количественном отношении в расчете на целое растение это влияние невелико. Однако в отдельные периоды жизни растения, например в фазу ранней вегетации, когда решающее значение для продуктивности растения имеет быстрый темп нарастания листовой массы, даже небольшая экономия пластического материала может оказывать весьма и весьма значимой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, при изучении экологии фотосинтеза возникают вопросы, затрагивающие не только «поверхностные», феноменологические стороны этого процесса, но и «глубинные», касающиеся взаимоотношений с другими проявлениями жизнедеятельности и требующие тонких лабораторных исследований на всех уровнях — от субклеточного (взаимоотношения митохондрий и хлоропластов) до организменного (вопросы продуктивности) и биосферного. Экология не только ставит вопросы, но и предоставляет пути их выяснения, поскольку вскрыть взаимосвязи различных процессов или физиологических явлений можно, только варьируя их соотношения, экспериментально изменяя условия. Естественная экологическая обстановка и естественное видовое разнообразие растений предоставляют такие возможности изменения условий, которые немалыми даже в самых изощренных опытах с применением ультрасовременных фитотронов.

Подводя итоги, я позволю себе вернуться к сказанной мною вначале фразе, в которой я подчеркнул широту задач и высокую информативность экологического исследования фотосинтеза. При изложении фактического материала я старался иллюстрировать и доказывать это положение. Теперь позволяете более конкретно, чем это сделано в начале этого Тимирязевского чтения, сформулировать смысл и задачи эколого-физиологического направления исследований.

Эколого-физиологические исследования фотосинтеза необходимы прежде всего для понимания механизма расщепляемого процесса, включая его метаболические основы и его отношения к другим процессам жизнедеятельности растений. В сущности говоря, изучение механизма фотосинтеза невозможно без подлуче-

ния новой информации о действии на него факторов среды и других процессов жизнедеятельности, которую можно извлечь из экологической физиологии.

Исследование генотипических и фенотипических изменений за-висимости фотосинтеза от света, концентрации CO_2 , температуры, водного режима и других факторов весьма важно для селекции растений по показателям их ассимиляционной деятельности. В этом плане эколого-физиологические исследования очень важны для выяснения факторов, влияющих на биологическую продуктивность растений и ее динамику. В связи с этим следует отметить то немаловажное обстоятельство, что прогресс работ по математическому моделированию продуктивного процесса в настоящее время ограничивается именно недостаточной изученностью эколого-физиологических характеристик основных составляющих этого процесса.

Эколого-физиологическое направление исследований фотосинтеза важно и в практическом и в теоретическом отношении, так как фотосинтез является весьма чувствительным индикатором реакции растений на различные воздействия. Подходя к фотосинтезу с таких позиций, мы получаем важную для ботаники характеристику самих растений. Исследования такого рода позволяют лучше понять пути адаптации как самого процесса фотосинтеза, так и растений в целом к комплексу ведущих факторов внешней среды, определить степень их пластичности или консервативности, а также соответствия отношения фотосинтеза к внешним факторам — современным условиям существования отдельных видов.

В итоге эколого-физиологических работ мы получаем информацию, характеризующую роль различных растений в материально-энергетических процессах, осуществляемых в экосистемах. Мы получаем информацию, позволяющую понять, как функционируют те или иные экосистемы в различных биомсах, как происходит регуляция их работы, как в них осуществляется космический процесс накопления органического вещества, за счет которого существует все полезное, все прекрасное и все живое на нашей планете. И если Тимирязев, с присущим ему юмором, изображал фотосинтез своего времени как человека, сидящего в четырех стенах и сосредоточенно рассматривающего огурец, то мне кажется, что будущее поколение будет видеть фотосинтез человека, смело пересекающим материки, проникающим в сокровенные тайны связи растений с его естественной средой.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Д., «Наука», 1973: 1—329.
Андреева Т. Ф. Фотосинтез и азотный обмен листьев. М., «Наука», 1969: 1—197.
Арнон Д. Хлоропласты и фотосинтез. — В кн.: Структура и функции фотосинтетического аппарата. М., ИЛ, 1962: 181.
Бровченко М. И., Рябушкин Н. А. Вероятность сопряжения выхода сахаров из клеток мезофилла в свободное пространство с энергией фотофосфорилирования. — Физиол. раст., 1972, 19: 946.

- Видль Ю. А., Лайск А., Оя В., Пярник Т. Стимулирующее действие кислорода на фотосинтез. — ДАН СССР, 1972, 204, 5: 1289.
- Вознесенская Е. В. Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов семейства *Cheporadaceae*. — Бот. журн., 1976, 61, 3: 342.
- Вознесенский В. Л. Исследование углекислотных кривых газообмена растений в области низких концентраций CO_2 . — Физиол. раст., 1964, 11, 6: 974.
- Вознесенский В. Л. Об углекислотном компенсационном пункте газообмена у растений. — Бот. журн., 1968, 53, 5: 586.
- Вознесенский В. Л. Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания в полевых условиях. Л., «Наука», 1971: 1—52.
- Вознесенский В. Л. Средняя наблюдаемая интенсивность фотосинтеза растений Юго-Восточных Каракумов. — Тез. докл. У делегатов съезда Всес. бот. общ., Киев, 1973: 115.
- Вознесенский В. Л. Интенсивность, динамика и адаптационные особенности углекислотного газообмена растений жарких пустынь (на примере Юго-Восточных Каракумов). Дисс. на соиск. учен. ст. докт. биол. наук. Л., 1974. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР.
- Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений (Юго-Восточные Каракумы). Л., «Наука», 1977: 1—256.
- Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.—Л., «Наука», 1965: 305.
- Вознесенский В. Л., Рейнус Р. М., Заленский О. В. Влияние температуры на фотосинтез пустынных растений в Каракумах. — Прол. озерн. пустынь, 1970, 5: 21.
- Вярг Э., Кэаберг О., Кэаберг Х., Пярник Т. Исследование гликолатного пути ассимиляции углерода в листьях фасоли. — Изв. АН ЭССР, Биология, 1970, 19, 1: 3.
- Гедеров Т. Пути первичной фиксации CO_2 у растений Юго-Восточных Каракумов. — Тез. докл. У делегатов Всес. бот. общ., Киев, 1973: 119.
- Герасименко Т. В. Зависимость фотосинтеза от температуры у растений туяры о. Врангеля. — Бот. журн., 1973, 58, 4: 493.
- Герасименко Т. В., Заленский О. В. Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1973, 58, 11: 1655.
- Глаголева Т. А., Заленский О. В. Об особенностях ассимилирующих клеток *Sphellova rugenoidosa* Chlck. — Бот. журн., 1966, 51, 12: 1683.
- Глаголева Т. А., Мамушина Н. С., Заленский О. В. Метаболизм углевода C^{14} у *Sphellova rugenoidosa* Chlck. на свету и в темноте. — Бот. журн., 1965, 50, 2: 172.
- Глаголева Т. А., Мокроносов А. Т., Заленский О. В. Влияние кислорода на фотосинтез и метаболизм у растений Юго-Восточных Каракумов. — Тез. докл. Всес. совещ. «Газометрическое исследование фотосинтеза и дыхания растений». Тарту, 1976: 29.
- Глаголева Т. А., Рейнус Р. М., Мокроносов А. Т., Заленский О. В. Выделение углекислоты на свету и проблема фотодыхания пустынных растений. — Бот. журн., 1972, 57, 9: 1097.
- Глаголева Т. А., Рейнус Р. М., Мокроносов А. Т., Заленский О. В. Влияние кислорода на фотосинтез и фотодыхание распылных пустынь Юго-Восточных Каракумов. — Бот. журн., 1975, 60, 7: 927.
- Глаголева Т. А., Филиппова Л. А. Особенности фотосинтеза растений в условиях Памира. — В кн.: Проблемы ботаники. Л., «Наука», 1965: 120.

- Заленский О. В. Фотосинтез растений в естественных условиях. — В кн.: Вопросы ботаники. М., Изд-во АН СССР, 1954: 61.
- Заленский О. В. Исследования связи между дыханием и фотосинтезом листьев растений. — Изв. АН СССР, 1961, сер. биол., 2: 202.
- Заленский О. В. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей. — Тр. Памирск. биол. ст., 1963, 1: 53.
- Захарьянц И. Л., Набер Л. Х., Фазилова С., Агексеева Л. Н., Ошанина Н. П. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. Ташкент, «Фан», 1971: 262.
- Иванова Т. И., Васильковская М. Д. Дыхание растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1976, 61, 3: 324.
- Костычев С. П., Вазырина Е. Н., Чесноков В. А. Суточный ход фотосинтеза при неаходящем солнце в полярной зоне. — Изв. АН СССР, 1930, 7, 7: 599.
- Костычев С. П., Кардо-Сысоева Е. К. Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. — Изв. АН СССР, 1930, 7, 6: 467.
- Лайск А. Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений. М., «Наука», 1977: 1—193.
- Лайск А., Оя В. Математическая модель фотосинтеза и фотодыхания листа. II экспериментальная проверка. — В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., «Наука», 1972: 362.
- Насыров Ю. С. Фотосинтез и генетика хлоропластов. М., «Наука», 1975: 1—143.
- Насыров Ю. С., Логинов М. А. Потенциальный фотосинтез и коэффициент использования солнечной энергии растениями Таджикистана. — В кн.: Потенциальная интенсивность и продуктивность фотосинтеза растений Таджикистана. Душанбе, «Дониш», 1962/1963: 3.
- Ничипорович А. А., Световое и углеводное питание растений — фотосинтез. М., Изд-во АН СССР, 1955: 1—284.
- Ничипорович А. А. О разнообразии продуктов фотосинтеза и о физиологическом его значении. — В кн.: Физиология растений. Агробиология. Повноедение. М., Изд-во АН СССР, 1958: 56.
- Рубин В. А. Фотосинтез и эволюция биоэнергетических процессов. — В кн.: Современные проблемы фотосинтеза. М., Изд-во МГУ, 1973: 44.
- Семихатова О. А., Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. — Бот. журн., 1968, 53, 8: 1069.
- Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре. Л., «Наука», 1974: 1—111.
- Семихатова О. А., Иванова Т. И., Лепина Г. Д., Васильковская М. Д. Воздействие температуры на дыхание растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1976, 61, 6: 848.
- Симонис В. Фотофосфорилирование in vivo. (Методы, условия, изменчивость). — В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., «Наука», 1972: 75.
- Слепнев Н. Н., Болд Д. О фотосинтезе растений пустыни Гоби в Монголии. — Бот. журн., 1974, 59, 8: 1129.
- Степанова А. М., Баранова А. А. Влияние света на обмен органических кислот в листьях ревеня и табака. — Биохимия, 1972, 39, 3: 520.
- Степанова А. М., Шумилова А. А. Исследование функционирования гликолитического пути окисления глюкозы в зеленых листьях на свету. — Биохимия, 1974, 39, 5: 929.
- Тарчевский И. А. Влияние условий на распределение C^{14} среди продуктов фотосинтеза. — В кн.: Реактивность фотосинтетического аппарата. Казань, изд. Казанского ун-та, 1975: 54.
- Туркина М. В., Дубинина И. М. Некоторые особенности дыхательной системы сосудисто-волокнистых пучков. — ДАН СССР, 1954, 95, 1: 199.

Филиппова Л. А. Исследование дыхания листьев на свету при помощи меченой углекислоты. — Тр. Бот. инст. АН СССР, 1963, сер. IV. Экспер. бот., 16: 165.

Филиппова Л. А. О методах выделения хлоропластов в водную среду. — Физiol. раст., 1967, 14, 6: 1107.

Филиппова Л. А., Вознесенский В. Л., Богаткина В. Ф. Об использовании в дыхании продуктов фотосинтеза. — Физiol. раст., 1964, 11, 2: 43.

Филиппова Л. А., Заленский О. В. О интруклегочной локализации органических веществ, образованных в процессе фотосинтеза, их участия в дыхании. — Бот. журн., 1967, 52, 8: 1158.

Филиппова Л. А., Заленский О. В. Внутриклеточный транспорт ассимилятов при ингибировании окислительного фосфорилирования. В кн.: Биохимия и биология фотосинтеза. Иркутск, изд-во Сибирск. отл. АН СССР, 1971: 183.

Филиппова Л. А., Мамушина Н. С., Заленский О. В. Влияние интенсивности света на отток ассимилятов из хлоропластов у *Chlorella pyrenoidosa* Chick. — Бот. журн., 1973, 58, 11: 1528.

Хебер У. Взаимодействие в системе хлоропласт-клетка. — В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., «Наука», 1972: 266.

Чмоград С. Н., Слободская Г. А., Ничипорович А. А. О возможности фотосинтеза и фотодыхания у растений с различной активностью фотосинтетического аппарата. — Физiol. раст., 1975, 22, 6: 1101.

Чмоград С. Н., Слободская Г. А., Ничипорович А. А. Ингибирование углекислотного обмена у C_3 - и C_4 -растений ксилородом в условиях высокой концентрации CO_2 . — Физiol. раст., 1976, 23, 5: 885.

Чудановская М. В. Метаболизм поглощенной глюкозы- C^{14} у хлореллы на свету и в темноте при разной температуре. — Бот. журн., 1974, 59, 9: 1329.

Чудановская М. В., Заленский О. В. Светозависимое поглощение глюкозы как показатель фотосинтетической активности. В кн.: Методы исследования фотосинтеза. Путино, 1970: 141.

Шведова В. М., Вознесенский В. Л. Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра. — Бот. журн., 1970, 55, 1: 66.

Асч Н. Г., Хебер У. Compartimentierung von Aminosäuren in der Blattzelle. — Z. Pflanzenphysiol., 1967, 57: 317.

Arnold D. I., Tsujimoto H. Y., Meswain B. D. Ferrodoxin and photosynthetic phosphorylation. — Nature, 1967, 214: 256.

Vashtam J. A., Kirik M. Photosynthesis of amino acids. — Biochim. biophys. acta, 1964, 90: 553.

Venson A. A., Calvin M. The path of carbon in photosynthesis. VII. Respiration and photosynthesis. — J. Exp. Bot., 1950, 1: 63.

Bidwell R. G. S. Pathways leading to the formation of amino acids and amides in leaves. — Canad. J. Bot., 1963, 41, 12: 1623.

Bidwell R. G. S., Krotkov G., Reed G. V. The influence of light and darkness on the metabolism of radioactive glucose and glutamine in wheat leaves. — Canad. J. Bot., 1955, 33, 2: 189.

Billings W. D., Clebsch E. E. C., Moore H. A. Photosynthesis and respiration rates of Rocky Mountain alpine plants under field conditions. — Amer. Midl. Natur., 1966, 75: 34.

Bjorkman O. Comparative photosynthetic CO_2 exchange in higher plants. — In: Photosynthesis and photorepiration. New York—London—Sidney, Wiley Interscience, 1971: 18.

Black C. C. Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO_2 uptake. — Annual Rev. Plant Physiol., 1973, 24: 253.

Схарман Е. А., Грахам Д. The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. — Plant Physiol., 1974, 53, 6: 879.

Филіппова Л. А., Заленский О. В. Intracellular localization of assimilates and their utilization in the process of respiration. — Photosynthetica, 1969, 3 (2): 104.

Fog G. E. Photosynthesis and formation of fats in a diatom. — Ann. Bot., 1956, new ser., 20, 78: 265.

Gerasimenko T. V., Zalenskij O. V. Diurnal and seasonal dynamics of photosynthesis in plants of Wrangel Island. — In: International tundra Biome, September, USA. Tundra Biome Center. Univ. of Alaska, Fairbanks, 1974: 1.

Gimmler H., Neimann S., Filman I., Urbach W. Photophosphorylation and photosynthetic $C^{14}O_2$ -fixation in vivo. II. Comparison of cyclic and non-cyclic photophosphorylation with photosynthetic $C^{14}O_2$ -fixation during the synchronous life cycle of *Ankistrodesmus braunii*. — Z. Pflanzenphysiol., 1971, 64: 358.

Glagoleva T. A., Chulanovskaya M. V., Zalenskij O. V. Bioenergetics of the assimilating cells of *Chlorella pyrenoidosa* Chick. II. Relation of cyclic and noncyclic photophosphorylation to photosynthetic CO_2 fixation. — Photosynthetica, 1972, 6: 354.

Hadley E. B., Bliss L. C. Energy relationships of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. — Ecol. Monograph., 1964, 34: 331.

Hatch M. D., Slack C. R. Photosynthetic CO_2 -fixation pathways. — Annual Rev. Plant Physiol., 1970, 21: 141.

Heath O., Grogory F. The constancy of the mean net assimilation rate and its ecological importance. — Ann. Bot., 1938, new ser., 2: 811.

Heber U. Stoichiometry of reduction and phosphorylation during illumination of intact chloroplasts. — Biochim. biophys. acta, 1973, 305: 140.

Heber U. Metabolic exchange between chloroplasts and cytoplasm. — Annual Rev. Plant Physiol., 1974, 25: 393.

Heber U., Santarius K., Urbach W., Ulrich W. Intracellular Transport von C^{14} und paz-markierten Intermediärprodukten zwischen der Chloroplasten und dem Cytoplasma und seine Folgen für die Regulation des Stoffwechsels. — Z. Naturforsch., 1964, 19b: 576.

Heber U., Willenbrink I. Sites of synthesis and transport of photosynthetic products within the leaf cell. — Biochim. biophys. acta, 1964, 82: 313.

Hellmuth E. O. Eco-physiological studies on plants in arid and semiarid regions in Western Australia. III. Comparative studies on photosynthesis, respiration and water relations of ten arid zone and two semi-arid zone plants under winter and late summer climatic conditions. — J. Ecol., 1971a, 59, 1: 225.

Hellmuth E. O. Eco-physiological studies on plants in arid and semiarid regions in Western Australia. V. Heat resistance limits of photosynthetic organs of different seasons, their relation to water deficits and all sap properties and the regeneration ability. — J. Ecol., 1971b, 59, 2: 365.

Hirt G., Tanner W. Regulation of glycolysis by light in *Scenedesmus*. — In: Proc. II Intern. Congr. on Photosynthesis Res. Stresa, Italy. Hague, 1971: 1989.

Hirt G., Tanner W., Kandler O. Effect of light on the rate of glycolysis in *Scenedesmus obliquus*. — Plant. physiol., 1971, 47, 6: 841.

Huber W., Sanhlan N. C_4 pathway and regulation of the balance between C_4 and C_3 metabolism. — In: Water and Plant Life. Berlin—Heidelberg—New York, Springer-Verlag, 1976: 335.

Jackson W. A., Volk R. I. Photorepiration. — Annual Rev. Plant Physiol., 1970, 21: 385.

Johansson L. G. Photosynthetic rates of some vascular plants on a subarctic mire at Storöden. — IBP Swedish Tundra Biome Project Tech. Rep., 1974, 16: 145.

Kandler O. Über die Beziehungen zwischen Phosphathaushalt und Photosynthese. III. Hemmungsanalyse der lichtabhängigen Phosphorylierung. — Z. Naturforsch., 1955, 10b : 38.

Kandler O., Haberler-Liesenkötter I. Über die Zusammenhang zwischen Phosphathaushalt und Photosynthese. — Z. Naturforsch., 1963, 18b : 718.

Kandler O., Tanner W. Die Photoassimilation von Glucose als Indikator für die Lichtphosphorylierung in vivo. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1966, 79 : 48.

Kirk P. R., Leech R. M. Amino acid biosynthesis by isolated chloroplasts during photosynthesis. — Plant Physiol., 1972, 50 : 228.

Kluge M. Der CO₂-Austausch der Sukkulenteen. Biochemische Grundlagen einer ökologischen Anpassung. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1972, 8, 7/8 : 411.

Kluge M. *Crassulaceae* acid metabolism (CAM): CO₂ and water economy. — In: Water and Plant Life. Berlin—Heidelberg—New York, Springer-Verlag, 1976 : 313.

Lang O. L., Schulze E. D. Eco-physiological investigations in the Negev desert. I. The relationship between transpiration and net photosynthesis measured with mobile field laboratory. — In: Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. L., «Nauka», 1972 : 57.

Larcher W. Die Eignung abgeschnittener Zweige und Blätter zur Bestimmung der Assimilationsvermögens. — Planta, 1963, 60, 1 : 1.

Larcher W. Physiological plant ecology. — Berlin—Heidelberg—New York, Springer-Verlag, 1975 : 77.

Ludlow M. M. Ecology of C₄ grasses. — In: Water and Plant Life. Berlin—Heidelberg—New York, Springer-Verlag, 1976 : 364.

Mayo I. M., Despain D. C., Zinderen Bakker E. M. van. CO₂ assimilation by *Dryas integrifolia* on Devon Island north-west territories. — Canad. J. Bot., 1973, 51 : 581.

Moonen H., Trouhon J. H., Berry J. A. Arid climate and photosynthetic systems. — Ann. Rep. Carnegie Inst. Wash., 1974, 73 : 793.

Mortimer D. C., Wylam C. B. The incorporation of C¹⁴ into the polysaccharides of sugar beet leaf during photosynthesis and subsequent dark metabolism. — Plant Physiol., 1956, Suppl., 31 : XXXIII.

Moser W. C. Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station «Hoher Nebelkogel» (1384 m). — In: Ökosystemforschung. Berlin, Springer-Verlag, 1973 : 204.

Parthier B. Proteinsynthese in grünen Blättern. II. Aminosäure-Inkorporation in die Proteine subzellularer Strukturen in Abhängigkeit von physiologischen Zustand der Blätter (Blattalter). — Flora, 1964, 154, 1 : 230.

Photosynthesis and Photorespiration. New York—London—Sidney, Wiley Interscience, 1971.

Plaut Z., Reinhold Z. Concomitant photosynthesis implicated in the light effect on translocation in bean plants. — Austr. J. Biol. Sci., 1969, 22 : 1105.

Raven J. A. The role of cyclic and pseudocyclic photophosphorylation in photosynthetic ¹⁴CO₂ fixation in *Hydrodictyon africanum*. — J. Exp. Bot., 1970, 21, 66 : 1.

Raven J. A. Endogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis. I. Occurrence of the dark respiratory pathways in illuminated green cells. — New Phytol., 1972, 71 : 227.

Raven J. A. Division of labour between chloroplast and cytoplasm. — In: The intact chloroplast. Elsevier/North-Holland Biomed. Press, 1976 : 403.

Ried A. Energetic aspects of the interaction between photosynthesis and respiration. — In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1970 : 231.

Roswall T., Flower-Ellis J. G. K., Johansson L. G., Jonsson S., Ryden B. E., Sorensen M. Stordalen (Abisko), Sweden. Production processes. — In: Structure and function of tundra ecosystems. Ecol. Bull. (Stockholm), 1975, 20 : 265.

Schürmann P., Buchanan B. B., Arnold I. Role of cyclic photophosphorylation in photosynthetic carbon dioxide assimilation by isolated chloroplasts. — In: Proc. II Intern. Congr. on Photosynthesis Res. Stress, Italy. Hague, 1971, 2 : 1283.

Scott D., Billings W. D. Effects of environmental factors on standing crop and productivity of an alpine tundra. — Ecol. Monograph, 1964, 34 : 243.

Semikhatova O. A., Alekseeva L. N. The aims and results of research on respiration of Central Asian desert plants. — In: Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. L., «Nauka», 1972 : 42.

Simonis W., Urbach W. Photophosphorylation in vivo. — Annual Rev. Plant Physiol., 1973, 24 : 89.

Skre O. CO₂ exchange in Norwegian tundra plants studied by infrared gas analyzer technique. — In: Fennoscandian tundra ecosystems. I. Plants and microorganisms. Berlin—Heidelberg—New York, Springer-Verlag, 1975 : 183.

Stocker O. Assimilation und Atmung Westivanischer Tropen Bäume. — Planta, 1935, 4, 3 : 402.

Stocker O. Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara. I. Regengrüne und Immergrüne Bäume. — Flora, 1970, 159, 6 : 539.

Stocker O. Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara. II. Wechselgrüne, rutenzweig und stammstokulent Bäume. — Flora, 1971, 160, 5 : 445.

Stocker O. Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara. III. Kleinsträucher, Stauden und Gräser. — Flora, 1972, 161, 1/2 : 46.

Stocking O. R., Larson S. A chloroplast cytoplasmic shuttle and the reduction of extraplastid NAD. — Biochem. Biophys. Res. Commun., 1969, 37, 2 : 278.

Tanner W., Löffler M., Kandler O. Cyclic photophosphorylation in vivo and its relation to photosynthetic CO₂-fixation. — Plant Physiol., 1969, 44 : 422.

Tieszen L. L. CO₂ exchange in the alaskan arctic tundra — measured course of photosynthesis. — In: International tundra Biome, July, USA. Tundra Biome Center, Univ. of Alaska, Fairbanks, 1972 : 1.

Tieszen L. L. Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: field light intensity and temperature responses. — Arctic and alpine research, 1973, 5, 1 : 239.

Tieszen L. L. CO₂ exchange in the alaskan arctic tundra: seasonal changes in the rate of photosynthesis of four species. — Photosynthetica, 1975, 9, 4 : 376.

Tieszen L. L., Wieland N. K. Physiological Ecology of Arctic and Alpine Photosynthesis and Respiration. — In: Physiological adaptation to the environment. Intext Publ. Group, New York, 1974 : 157.

Trouhon J. H. Photosynthetic mechanisms in higher plants. — In: Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge—London—New York—Melbourne, Cambridge Univ. Press, 1975 : 357.

Trouhon J. H., Card K. A., Hendy C. H. Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants. — Ann. Rep. Carnegie Inst. Wash., 1974, 73 : 768.

Urbach W., Simonis W. Inhibitor studies on the photophosphorylation in vivo by unicellular algae (*Ankistrodesmus*) with antimycin A, HOQNO, salicylaldehyde and DCMU. — Biochem. Biophys. Res. Commun., 1964, 17 : 39.

Yoskressenskaja N. P., Will J. A., Grishina G. S., Pärnik T. R. Effect of oxygen concentration and light intensity on the distribution of labelled carbon in photosynthesis products in bean plants. — *Photosynthetica*, 1970, 4, 1: 1.

Winteler K., Lüttge O. Balance between C₃ and CAM Pathway of Photosynthesis. — In: *Water and Plant Life*. Berlin—Heidelberg—New York, Springer-Verlag, 1976: 323.

Zalenskij O. V. Potential photosynthesis of Central Asian desert plants. — In: *Photosynthesis and productivity in different environments*, Cambridge—London—New York—Melbourne, Cambridge Univ. Press, 1975: 129.

Zalenskij O. V., Shvetsova V. M., Voznesenskij V. L. Photosynthesis in some plants of Western Tajik. — In: *Tundra Biome*. Proc. IV Intern. Meeting, Stockholm, Ed. F. E. Wielgolaski and Th. Rosswal, 1972: 182.

Zelitch I. Photosynthesis, photorespiration, and plant productivity. — New York—London. Acad. Press, 1971: 1—347.

Zelitch I. Pathways of carbon fixation in green plants. — *Annual Rev. Biochem.*, 1975, 44: 123.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Географические и эколого-физиологические закономерности изменений максимальной интенсивности наблюдаемого и истинного фото- синтеза	7
Фотосинтез растений пустынь и арктических тундр	12
Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза	12
Суточная продуктивность фотосинтеза	15
Зависимость фотосинтеза от интенсивности света	17
Зависимость фотосинтеза от температуры	18
О дыхании растений тундр и пустынь	21
Ассимиляционная деятельность растений пустынь с разными типами фиксации и метаболизма углерода	22
Фотосинтез и дыхание	31
Газообмен	33
Внутриклеточный транспорт ассимилятов	36
Энергетика фотосинтеза <i>in vivo</i>	37
О механизмах связи фотосинтеза и дыхания	41
Заключение	48
Литература	49