

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное агентство по образованию  
Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова

**О.А. МАРКАЕВ**

# **ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

**ФОТОСИНТЕЗ И СВЕТ**

*Текст лекций*

*Рекомендовано  
Научно-методическим советом университета  
для студентов специальности Биология*

Ярославль 2005

УДК 581.1+574  
ББК Е 573я73  
М 25

*Рекомендовано  
Редакционно-издательским советом университета  
в качестве учебного издания. План 2005 года*

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор кафедры  
физиологии растений биологического факультета МГУ  
им. М.В. Ломоносова Ю.В. Балнокин;  
кафедра ботаники Московского педагогического  
государственного университета

**Маракаев, О.А.** Экологическая физиология растений :  
М 25 фотосинтез и свет : Текст лекций / О.А. Маракаев ;  
Яросл. гос. ун-т. – Ярославль: ЯрГУ, 2005. – 95 с.  
ISBN 5-8397-0373-7

Представлены сведения о фотосинтезе как основном процессе жизнедеятельности растений. Приведена литература для расширения и углубления представлений по эколого-физиологическим и биохимическим аспектам фотосинтеза.

Курс лекций предназначен для студентов 5 курса, обучающихся по специальности 011600 Биология («Экологическая физиология растений», блок СД), очной и заочной форм обучения.

Ил. 22. Табл. 2. Библиогр.: 53 назв.

УДК 581.1+574  
ББК Е 573я73

**ISBN 5-8397-0373-7**

© Ярославский  
государственный  
университет, 2005  
© О.А. Маракаев, 2005

# Введение

Экологическая физиология растений – важнейшее направление современной фитофизиологии, рассматривающее процессы жизнедеятельности растительных организмов во взаимосвязи с условиями среды. Это относительно молодое и активно развивающееся направление возникло на стыке двух наук – физиологии растений и экологии. Вопросы взаимодействия растений со средой обсуждаются в настоящее время в самых разнообразных аспектах. При этом выделяются два основных подхода. В первом – *физиологическом* – основное внимание уделяется рассмотрению отдельных функций растительного организма (фотосинтеза, дыхания, водного обмена, минерального питания, роста и др.) на фоне изменяющихся экологических факторов. Во втором – *экологическом* – обсуждается действие различных факторов среды (света, температуры, газового состава и др.) на функциональные особенности растений. Первый и второй подходы являются взаимодополняющими и позволяют наиболее адекватно оценить физиологическое состояние растения в нестабильной среде.

В рамках настоящего курса лекций рассмотрен один из важнейших вопросов экологической физиологии растений – экология фотосинтеза, а именно регулирование фотосинтетической функции светом. Фотосинтез – уникальный процесс на нашей планете, являющийся основой для жизни всех гетеротрофных организмов – от бактерий до человека. Он состоит в способности растений синтезировать органические соединения из неорганических с одновременным запасанием энергии света в энергию химических связей. Фотосинтез обуславливает космическую и планетарную роль зеленых растений, состоящую в накоплении органической массы, обеспечении постоянства содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере, устранении парникового эффекта, накоплении в атмосфере кислорода, необходимого для дыхания гетеротрофных и автотрофных организмов, образования озонового экрана.

Под *экологией фотосинтеза* понимают зависимость интенсивности и продуктивности фотосинтеза от факторов внешней среды – света, концентрации  $\text{CO}_2$ , температуры, водного режима, содержания элементов минерального питания и др. В естественных условиях фотосинтетическая функция испытывает действие целого комплекса экологических факторов, каждый из которых может изме-

няться. Влияние экзогенных факторов реализуется через конкретные механизмы, сопряженные с многочисленными фотофизическими, фотохимическими и энзиматическими реакциями фотосинтеза. Познание этих механизмов дает возможность понять основные закономерности и оптимальные условия функционирования фотосинтетического аппарата как целостной системы. Способность фотосинтетических процессов адаптироваться к условиям среды является решающей для жизнедеятельности растения.

Свет играет особенно важную роль в жизнедеятельности растений и занимает центральное место в регуляции фотосинтеза. Именно энергия света является движущей силой фотосинтеза и запасается в продуктах его реакций. Свет обусловил появление и развитие царства растений, так как используется растительными организмами в процессе питания как источник энергии. Растения в ходе длительной эволюции максимально приспособились для поглощения света и его использования. Действие светового фактора определяет количественные и качественные параметры фотосинтеза на всех уровнях его формирования – организменном, органном, тканевом, клеточном и молекулярном.

В настоящем курсе лекций приведены современные сведения об особенностях организации фотосинтетического аппарата, формировании хлоропластов и пигментных систем, световых и темновых реакциях фотосинтеза при различных световых режимах. Эти стороны влияния света на фотосинтез друг с другом связаны и взаимообусловлены. Их раздельное рассмотрение вызвано лишь удобством изложения материала. Приведенные данные характеризуют изменчивость структурных и функциональных основ фотосинтеза растений. Они раскрывают лабильность фотосинтетической функции растений, показывают ее уникальные адаптационные возможности. Фотосинтетические реакции растений протекают при изменении трех основных характеристик света – интенсивности, спектрального состава и продолжительности. В соответствии с этим механизмы физиологического ответа на изменение каждого параметра освещенности рассмотрены по отдельности.

## Список сокращений

АДФ	- аденозин-5-дифосфат
АТФ	- аденозин-5-трифосфат
ИК	- инфракрасная радиация
ИЛП	- индекс листовой поверхности
К-5-Ф	- ксилулозо-5-фосфат
лк	- люкс
НАД	- никотинамидадениндинуклеотид
НАДФ	- никотинамидадениндинуклеотидфосфат
ПВК	- пировиноградная кислота
РДФ	- рибулозо-1,5-дифосфат
Р-5-Ф	- рибозо-5-фосфат
Ру-5-Ф	- рибулозо-5-фосфат
РЦ	- реакционный центр
СДФ	- седогептулозо-1,7-дифосфат
СКП	- световой компенсационный пункт
ССК	- светособирающий комплекс
С-7-Ф	- седогептулозо-7-фосфат
ТПФ	- тиаминпирофосфат
УФ	- ультрафиолетовая радиация
Фд	- ферредоксин
Ф <sub>н</sub>	- фосфат неорганический
ФАД	- флавинадениндинуклеотид
ФАР	- фотосинтетически активная радиация
ФГА	- фосфоглицериновый альдегид
ФГК	- фосфоглицериновая кислота
ФГлу	- фосфоглюконовая кислота
ФДА	- фосфодиоксиацетон
ФДФ	- фруктозо-1,6-дифосфат
ФЕП	- фосфоенолпировиноградная кислота
ФМН	- флавинмононуклеотид
ФС I	- фотосистема I
ФС II	- фотосистема II
Ф-6-Ф	- фруктозо-6-фосфат
ЦК	- центральный комплекс
ЩУК	- щавелевоуксусная кислота
ЭТЦ	- электронтранспортная цепь
Э-4-Ф	- эритрозо-4-фосфат
PQ	- пластохинон
Q	- коэнзим Q (убихинон)

# Глава 1. Фотосинтез и интенсивность света

Интенсивность – количественная характеристика света. Она измеряется с помощью люксметра. Этот прибор воспринимает свет фотоэлементом и показывает значения освещенности в люксах (лк). Измеренная с помощью люксметра интенсивность света в подлеске над поверхностью почвы может составлять порядка 420, в средней части крон лиственных деревьев – 10 700, у верхушек крон – 44 400 лк. Величину общей радиации выражают также в калориях на единицу площади в единицу времени. Для этого используют актинометр и специальные таблицы. При высоте Солнца  $40 - 50^\circ$   $1 \text{ лк} = 5,7 \cdot 10^{-6} \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$  (в границах длин волн 380 – 710 нм).

В среднем лист поглощает 80% энергии фотосинтетически активных лучей солнечного спектра, остальные лучи отражаются или пропускаются листовой пластинкой (рис. 1). На фотосинтез при интенсивном освещении расходуется 1,5 – 2%, а при более низкой освещенности – до 10% поглощенной энергии. Остальные 90 – 99% поглощенной листом энергии переходят в тепловую энергию, тратятся на транспирацию и другие процессы.

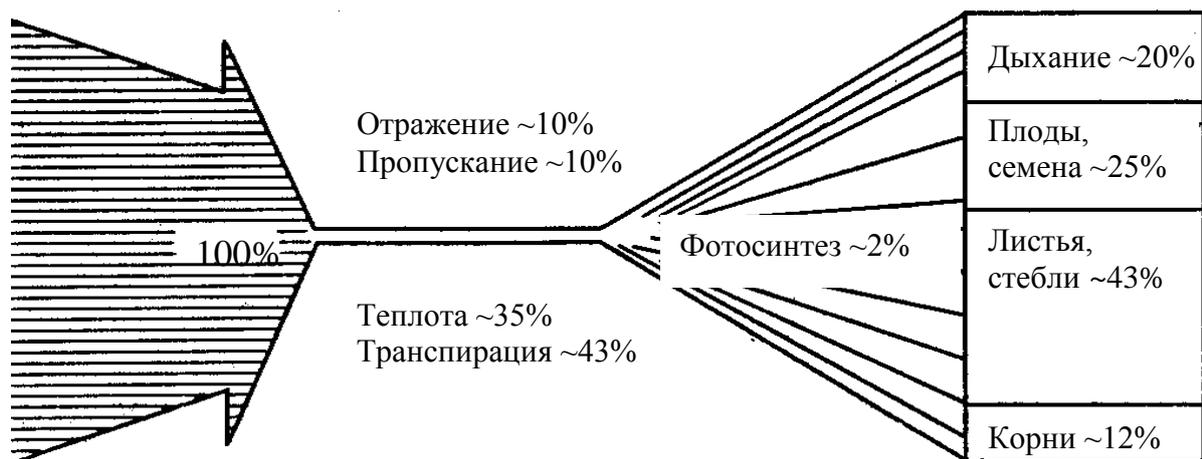


Рис. 1. Энергетический баланс листа и распределение продуктов фотосинтеза (McNale, 1971, с изменениями)

*Световое довольствие* ( $L$ ) – часть полного солнечного света, получаемого растением в данном местообитании, выражается в процентах от полной освещенности. Световое довольствие характеризует относительную или специфическую потребность данного вида в свете. Для светового довольствия можно выделить кардинальные точки –  $L_{\min}$ ,  $L_{\max}$  и  $L_{\text{opt}}$ . По уровню светового довольствия традиционно различают три экологические группы растений – световые (гелиофиты, или светолюбые), теневыносливые и теневые (сциофиты, или тенелюбы).

**Световые виды** – встречаются почти исключительно на открытых местообитаниях, их световое довольствие  $L_{\text{opt}}$  составляет примерно 100%. К этой группе относятся виды пустынь, тундр и высокогорий, однолетники и многолетники каменистых и рудеральных местообитаний, осыпей, окраин дорог, большинство культивируемых растений открытого грунта, многие гидрофиты с надводными частями. В лесной зоне деревьями-гелиофитами являются растения первого яруса. Кроме того, в эту группу входят виды открытых мест, где нет сомкнутого растительного покрова, например мать-и-мачеха *Tussilago farfara*. К светолюбивым растениям принадлежат батат *Ipomoea batatas*, береза *Betula pendula*, дуб *Quercus robur*, кокосовая пальма *Cocos nucifera*, кукуруза *Zea mays*, лиственница *Larix sibirica*, подсолнечник *Helianthus annuus*, табак *Nicotiana tabacum*, яблоня *Malus domestica* и др. Однако некоторые световые виды способны расти в слабо затененных условиях. Поэтому среди них можно выделить *факультативные гелиофиты* – виды, лучше растущие при некотором затенении, и *облигатные гелиофиты* – виды, которые не могут расти при затенении.

**Теневыносливые виды** – могут расти при полном дневном свете, но несколько лучше развиваются при некотором затенении. Их  $L_{\max}$  всегда равно 100%, а  $L_{\min}$  в зависимости от видовой принадлежности может находиться на разном уровне. Примерами таких растений являются: бузина *Sambucus racemosa*, бук *Fagus sylvatica*, герань луговая *Geranium pratense*, ежа *Dactylis glomerata*, ель *Picea abies*, ковыль *Stipa pennata*, очиток *Sedum acre*, фасоль *Phaseolus vulgaris*, шалфей *Salvia pratensis*. Из тропических растений к этой группе относятся: какао *Theobroma bicolor*, кола *Cola nitida*, кофе *Coffea arabica* и др. Теневыносливы также мно-

гие комнатные растения, например плющ *Hedera helix*. Способность теневыносливых растений «углубляться» в тень зависит от многих причин. Она выше у цветущих экземпляров, ниже – у нецветущих. Культурные растения могут переносить наибольшее затенение, поскольку в посевах они испытывают меньшее влияние конкуренции.

**Теневые виды** – в естественных условиях не растут на полном свету. Их  $L_{\max}$  всегда меньше 100%, а  $L_{\min}$  всегда ниже, чем у теневыносливых видов. Это: ветреница *Anemone nemorosa*, вороний глаз *Paris quadrifolia*, герань лесная *Geranium sylvaticum*, кислица *Oxalis acetosella*, майник *Majanthemum bifolium*, недотрога *Impatiens noli-tangere*, хохлатка *Corydalis cava*, чина *Lathyrus vernus*, яснотка *Lamium maculatum* и др. К теневым видам относят также комнатное растение аспидистру *Aspidistra elatior*. По способности расти на свету или в тени среди сциофитов различают *факультативные* и *облигатные* виды. Сциофиты иногда находятся в подавленном состоянии на полном свету, так как не могут быстро синтезировать хлорофилл. Свет разлагает основной фотосинтетический пигмент, и растение остается зеленым только в том случае, если образует столько нового хлорофилла, сколько его разложилось. Важно также, что теневые растения на полном свету очень быстро теряют воду в процессе транспирации и вынуждены закрывать устьица, а это прекращает фотосинтез и ведет к их голоданию.

Растения могут произрастать в сильно затененных местах, где для фотосинтеза доступно менее 1% интенсивности солнечного света. Однако ни один лист не способен эффективно функционировать в широком динамическом диапазоне интенсивностей света от 1 до 100%. Изменения, возникающие у растений в ответ на действие высоких уровней освещения, называют *фото-*  
*морфозом*, или *гелиоморфозом*. Структурно-функциональные приспособления растений к световому режиму формируют их специфический *гелиопластический облик*.

## 1.1. Фотосинтетический аппарат

*Фотосинтетический аппарат* – совокупность материальных структур, с помощью которых осуществляется фотосинтез в растении. Иногда в это понятие вкладывают не структурный, а биохимический смысл. При этом под фотосинтетическим аппаратом понимают в первую очередь набор ферментов, осуществляющих цепь реакций фотосинтеза, и связанных с ними тонких клеточных структур.

Для выполнения фотосинтеза, являющегося основной функцией зеленого растения, в ходе длительной эволюции был сформирован специальный орган – лист. Особенности его палисадного и губчатого мезофилла, межклетников, проводящих и покровных тканей подчинены наиболее эффективному течению процесса фотосинтеза. Анатомия листа подвергается существенным адаптивным перестройкам при изменении различных параметров освещенности. Адаптация фотосинтетического аппарата включает также характеристику физиолого-генетических закономерностей биогенеза хлоропластов, их структурной организации и химического состава, взаимоотношений с другими функциональными структурами клетки.

В связи с этим проблема структурно-функциональной адаптации фотосинтетического аппарата к разной интенсивности света будет рассмотрена на двух основных уровнях – на уровне листа как органа фотосинтеза и на уровне хлоропластов, где целиком сосредоточен весь механизм фотосинтеза.

**Лист.** Площадь листовой пластинки зависит от видовой принадлежности растения и обусловлена уровнем освещенности. Усиление интенсивности света приводит к некоторому увеличению средней площади листа и числа листьев на растении. Однако очень высокая интенсивность света вызывает торможение роста площади листа, несмотря на более высокую продуктивность фотосинтеза в этих условиях. Так, при высокой освещенности площадь и длина листа злаков меньше, а толщина и ширина – больше, чем при низкой освещенности. Изменение площади листьев на одно растение при выращивании в условиях с различной ин-

тенсивностью света имеет такую же закономерность, что и изменение среднего размера листа.

Размер и число клеток в мезофилле листа, их поверхность, насыщенность хлоропластами и пигментами также меняются в зависимости от условий освещения. При низкой интенсивности света формируется лист, имеющий клетки меньших размеров. Одновременно меняется направленность растяжения клеток палисадного мезофилла, что обуславливает изменение их формы в процессе роста листа. При сильном освещении листовая пластинка становится толще в результате увеличения размеров клеток палисадной ткани и числа слоев клеток мезофилла. Например, световой лист сирени *Syringa vulgaris* толще и клетки его палисадного мезофилла длиннее, чем у листа в затененных условиях (рис. 2).

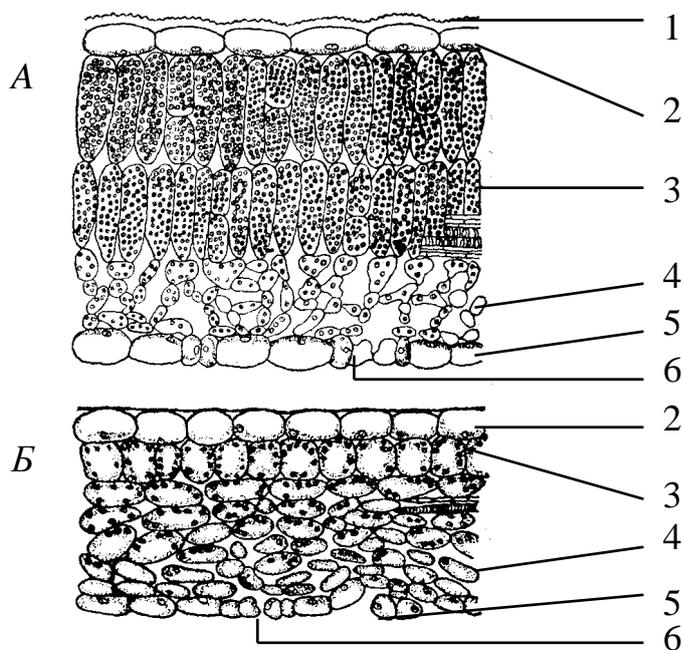


Рис. 2. Поперечные срезы светового (А) и теневого (Б) листьев сирени *Syringa vulgaris*: 1 – кутикула; 2 – верхняя эпидерма; 3 – палисадный мезофилл; 4 – губчатый мезофилл; 5 – нижняя эпидерма; 6 – устьице (Шенников, 1950)

Последствия различий в интенсивности освещения особенно заметны на структуре и функциях световых и теневых листьев. **Световые листья** имеют более толстую кутикулу, толстостенную эпидерму, наиболее развитые механические элементы. Ино-

гда они блестящие, отражающие свет, покрыты восковым налетом или густо опушены. Различия в формировании эпидермы решающим образом определяют поглощение света. Клетки паренхимы светового листа резко дифференцированы на палисадный и губчатый мезофилл, палисадная ткань иногда формируется не только под верхней эпидермой, но и под нижней. Устьиц у световых листьев на единицу поверхности больше, сеть жилок гуще, что обуславливает высокую интенсивность их транспирации. **Теневые листья** – более тонкие, со слабо выраженной кутикулой или вовсе лишены ее, не блестящие, без опушения, с небольшим количеством механических элементов. Палисадный мезофилл отсутствует или очень слабо отличается от губчатого мезофилла. Наиболее выступающие листья растений имеют характер световых, в то время как листья у основания ветвей по своим анатомо-морфологическим особенностям соответствуют теневым.

Возрастание числа клеток в единице поверхности листа и их размеров при усилении интенсивности света существенно увеличивает ассимиляционную поверхность листа в целом. Так, у листа сахарной свеклы *Beta vulgaris* при сравнительно низких интенсивностях света поверхность клеток обычно в 16 – 20 раз превышает поверхность листа. У листьев же при большей обеспеченности светом превышение составляет 40 – 65 раз. Это обстоятельство способствует более полному поглощению световой энергии при возможном сокращении площади листа. Факт увеличения относительной поверхности и объема мезофилла в листе, а также толщины листа при повышении интенсивности света очень важен, поскольку существует корреляция между анатомическими изменениями в листе, фотосинтезом и темновым дыханием.

Показателями активности фотосинтетического аппарата служат также уровень накопления массы сухого вещества и **удельная поверхностная плотность листа** – отношение его массы (г) к площади (дм<sup>2</sup>). Эти параметры характеризуют оптические свойства аппарата фотосинтеза, обуславливающие полноту поглощения световой энергии. Увеличение интенсивности радиации повышает как процент массы сухого вещества в листьях, так и их удельную поверхностную плотность. Однако темпы прироста массы сухого вещества в листьях выше при низкой освещенности, что свидетельствует об увеличении эффективности исполь-

зования растениями энергии света. Объяснением этого факта является разрыв между результатами работы фотосинтетического аппарата, скоростью использования ассимилятов на ростовые процессы и возрастающей мощностью светового потока. При низкой интенсивности света эффективность образования 1 мг сухой массы растения довольно высока, но суммарное количество ассимилятов невелико и не может обеспечить интенсивный рост всего растения.

В экологическом отношении важнейшее значение имеет ***индекс листовой поверхности*** (ИЛП), или leaf area index (LAI). Это отношение суммарной листовой поверхности фитоценоза (одного растения) к поверхности занимаемой им площади. ИЛП подчеркивает тесную связь между пропусканием потока световой энергии растительным сообществом и размером оптически деятельной поверхности листьев, приходящейся на единицу площади растительного покрова. Значение этого коэффициента при сплошном покрытии почвы может варьировать в широких пределах (табл. 1). Однако надо иметь в виду, что сильное увеличение листовой поверхности вызывает загущение насаждений, то есть их затенение, а отсюда – и снижение суммарного фотосинтеза.

Таблица 1

***Оптимальная листовая поверхность***

<i>Растительный массив</i>	<i>Индекс листовой поверхности</i>
Луга	7 – 11
Клевер	5,4
Картофель	3,4
Овес	2,3
Дуб	3,0
Береза	2,0
Сосна	7 – 10
Ель	12,0

**Пластиды.** Интенсивность света оказывает многостороннее действие на структуру, функцию и биохимический состав хлоропластов. При высоком уровне освещения формируется лист, имеющий большое количество мелких хлоропластов в клетках палисадного и губчатого мезофилла. Значительно увеличивается число хлоропластов в единице площади листа и в листе, что обусловлено увеличением числа паренхимных клеток. В клетках теневых листьев хлоропластов меньше, но они крупнее. Минимальное число хлоропластов в клетке регулируется ядром, а образование дополнительного их количества регулируется светом при росте клетки в фазу растяжения. Для деления хлоропластов и образования оптимального их числа в клетке нужен свет определенной интенсивности. Число хлоропластов в клетке может возрасти в течение светового и темнового периодов, в то время как размер отдельного хлоропласта увеличивается в течение светового периода и уменьшается в темноте.

Разные виды растений различаются по числу и размерам хлоропластов, что часто коррелирует с образованием сухого вещества. Так, у настурции *Tropaeolum majus* число хлоропластов на  $1 \text{ см}^2$  листа составляет 3,8 млн, а сухое вещество ( $\text{г}/\text{м}^2$  листовой поверхности за 10 ч) – 4,5; у фасоли *Phaseolus multiflorus* – 2,8 млн и соответственно 3,2; у клещевины *Ricinus communis* – 5,0 млн и 5,3; у подсолнечника *Helianthus annuus* – 4,7 млн и 5,6. Число хлоропластов на  $1 \text{ см}^2$  листа варьирует от 2 до 90 млн. Много пластид в листьях ксерофитов аридных пустынь, растущих в условиях высокой интенсивности света: у астрагала хивинского *Astragalus chiwensis* – 89 млн, у осоки вздутой *Carex rostrata* – 72 млн. Следует отметить, что изменение толщины листа, количества клеток и хлоропластов в  $1 \text{ см}^2$  листовой пластинки у растений под влиянием различной интенсивности света в условиях полного искусственного освещения происходит в основном за счет палисадного мезофилла, аналогичные показатели в губчатом мезофилле практически остаются без изменений. В условиях естественного режима освещения интенсивность света вызывает изменения во всем мезофилле.

Известно, что только за счет наружных мембран хлоропластов, без учета их внутренней структуры, каждая единица площади листа увеличивает свою фотоактивную поверхность в опти-

мальных условиях освещения в 10 – 15 раз. Увеличение ее так же, как и количества хлоропластов в листе, обуславливает возрастание поглощающей поверхности для прямых лучей, попадающих на лист, и тем более для лучей, рассеиваемых гетерогенной системой клеток тканей листа. При этом вероятность поглощения света отдельным хлоропластом увеличивается. Наиболее фотосинтетически активным считается хлоропласт с ламеллярной системой, уплотненной за счет увеличения числа тилакоидов в гранах и гран в хлоропластах при высокой упорядоченности структурных элементов внутри пластид (рис. 3). Для листьев с такими хлоропластами характерна максимальная интенсивность фотосинтеза и накопление высокоэнергетических соединений.



*Рис. 3. Ламеллярная система хлоропласта  
(Гавриленко и др., 1986)*

При пониженных интенсивностях света количество гран, тилакоидов в гранах и межгранных ламеллах наиболее высокое. Эти условия замедляют развитие мембран, в наибольшей степени способствуют формированию доступных реакционных центров и рациональному расположению компонентов электронтранспорт-

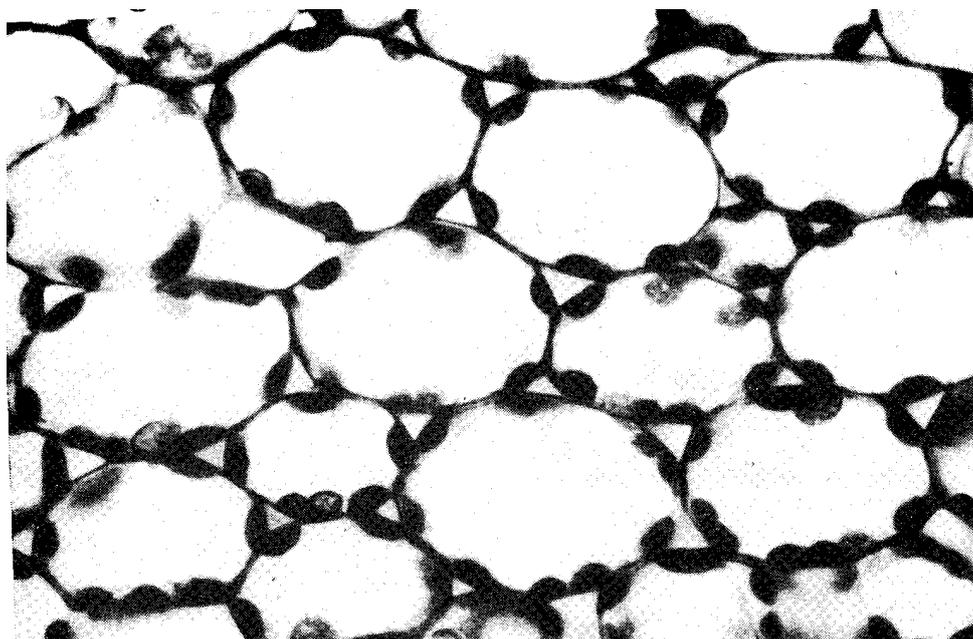
ной цепи (ЭТЦ) на мембранах ламелл и тилакоидов, что обуславливает эффективное использование света низкой интенсивности. При сильном освещении образуются хлоропласты с меньшим количеством гран и тилакоидов в них. Изменение размеров хлоропластов в основном происходит за счет увеличения их длинной оси, что влечет за собой увеличение числа ламелл на пластиду и, в свою очередь, сопровождается накоплением числа гран в хлоропласте и ламелл в грани.

Для хлоропластов пшеницы *Triticum aestivum* при высокой интенсивности света показано формирование обеих фотосистем (ФС I и ФС II), при низкой – одной фотосистемы (ФС I). При уменьшении освещенности меняется также взаимное расположение молекул белков, липидов и пигментов. Эти сдвиги оказывают существенное влияние на ход фотосинтеза и его интенсивность.

Известна способность хлоропластов *in vivo*, изолированных хлоропластов и даже их фрагментов к структурным перестройкам при воздействии фотосинтетически активного света. При освещении хлоропласты уже через несколько минут начинают уменьшаться в объеме, становясь более плоскими – дисковидными. Тилакоиды и граны сдвигаются и уплотняются. Фотоиндуцируемое сокращение хлоропластов объясняется возникновением трансмембранных протонных градиентов и изменением электрического потенциала мембран хлоропластов. Сжатие хлоропластов сопровождается транспортом протонов внутрь тилакоидов, что приводит к подкислению их внутренней полости до рН 5,0 – 5,5 и одновременному подщелачиванию стромы хлоропласта от рН 7,0 в темноте и до рН 8,0 на свету. Вход ионов  $H^+$  в тилакоиды сопровождается выходом из них в строму  $Mg^{2+}$ ,  $K^+$  и воды. Определенная степень сжатия хлоропласта необходима для эффективной работы электронтранспортной цепи и для ее сопряжения с образованием АТФ. Сокращенные пластиды обладают более высоким уровнем фотосинтетической активности, оцениваемой по ассимиляции углекислоты, восстановлению НАДФ<sup>+</sup> и синтезу АТФ.

Интенсивность света влияет на биохимический состав хлоропластов. С усилением мощности светового потока в хлоропластах огурцов *Cucumis sativus* и гороха *Pisum sativum* увеличивается содержание общего кислоторастворимого фосфора, фосфолипидов и сахарофосфатов. Изменения в содержании этих соединений

связаны с фотохимической активностью формирующихся хлоропластов. Независимо от интенсивности света для хлоропластов характерно уменьшение содержания белка по мере старения, что свидетельствует о качественных изменениях в белково-пигментном комплексе. Однако снижение уровня освещенности приводит к формированию хлоропластов с меньшим содержанием белка. Увеличение интенсивности света вызывает повышение в хлоропластах уровня нуклеиновых кислот – РНК и ДНК и понижение отношения РНК/ДНК, что сказывается на структуре и функции фотосинтетического аппарата.



*Рис. 4. Скопление хлоропластов на внутренней поверхности клеточных стенок у клевера *Trifolium pratense* (Гавриленко и др., 1986)*

Мощность и направление светового потока определяют расположение хлоропластов в клетках мезофилла (рис. 4). На сильном свете хлоропласты проявляют отрицательный фототаксис – они уходят от света, скапливаются на боковых стенках клеток палисадного мезофилла и располагаются параллельно к падающим лучам. На слабом свете у хлоропластов проявляется положительный фототаксис, они располагаются в клетках равномернее и перпендикулярно к падающим лучам. Предполагают, что освещенный хлоропласт меняет свое положение в клетке с помощью сократительных белков, связанных с наружной мембраной хло-

ропласта и взаимодействующих с сократительными белками цитоплазмы. Существенным является и то, достаточен ли объем клетки и размер боковых стенок, чтобы хлоропласты могли расположиться на этих стенках. Поэтому всегда сохраняется определенная пропорциональность между объемом клетки и числом хлоропластов. Светозависимые изменения положения хлоропластов в клетках влияют на поглощение света листом.

Таким образом, под действием света разной интенсивности происходят изменения фотосинтетического аппарата, влияющие на поглощение световой энергии листом и поступление в клетки углекислого газа. Увеличение освещенности приводит к формированию толстых листьев с высоким уровнем массы сухого вещества, имеющих выраженные покровы, резкую дифференциацию на палисадный и губчатый мезофилл, большое число устьиц и проводящих элементов. Их клетки содержат много мелких хлоропластов с небольшим количеством гран и тилакоидов, высоким уровнем фосфорных соединений и нуклеиновых кислот. Уменьшение интенсивности света вызывает образование тонких листьев с небольшим количеством мелких клеток и способных быстро накапливать сухое вещество. Эти листья характеризуются слабыми различиями между палисадным и губчатым мезофиллом, меньшим развитием механических элементов. Их клетки имеют небольшое количество крупных хлоропластов с хорошо развитой системой внутренних мембран и меньшим содержанием белка. Эти адаптационные перестройки способствуют улучшению количественного баланса поглощенной энергии у растений при низких и высоких интенсивностях света. Они обеспечивают сохранение относительной стабильности и структурно-функциональное равновесие фотосинтетического аппарата в условиях меняющегося светового режима.

## **1.2. Пигментные системы**

Пигментные системы являются первичными акцепторами световой энергии и участвуют в важнейших стадиях фотосинтеза. Они ответственны за поглощение энергии света в фотофизической стадии, осуществляют процесс преобразования энергии в

фотохимических реакциях и являются важнейшими компонентами электронтранспортной цепи фотосинтеза. Главная функция пигментов состоит в поглощении энергии света. В связи с этим существенным является вопрос о взаимодействии внешней энергии – энергии фотона и фоторецепторной системы. Источником энергии в фотосинтезе служит электромагнитное излучение видимой области спектра в интервале длин волн от 380 до 740 нм (или 400 – 800 нм). Это так называемая *фотосинтетически активная радиация* (ФАР).

Для более полного поглощения энергии света растения создали в процессе эволюции мощную систему фоторецепторов, поглощающих практически весь доступный диапазон энергий, которые могут быть использованы в фотосинтезе. Пигментные системы водорослей и высших растений представляют в основном два типа химических структур:

1) тетрапирролы – хлорофиллы (магнийпорфирины) и фикобилины;

2) полиизопреноиды – каротиноиды.

Основными фотосинтетическими пигментами, поглощающими световую энергию, являются хлорофиллы, добавочными – каротиноиды. Огромное разнообразие известных в настоящее время пигментов достигается за счет:

1) небольших модификаций боковых группировок в молекуле магнийпорфиринов – хлорофиллы *a, b, c, d, e*;

2) серии спектрально-различных нативных форм пигментов, образующихся при взаимодействии одной и той же химической структуры с белковыми и липидными компонентами мембран хлоропластов.

Известно более 10 различных нативных форм хлорофилла *a* (661, 670, 678, 683 – основные формы и ряд более длинноволновых) и более 100 различных представителей каротиноидов. Последние различаются по структуре концевых групп молекулы, содержанию кислорода, пространственной конфигурации молекулы пигмента, числу двойных связей в молекуле. В результате на основе лишь двух типов химических структур создается многокомпонентная фоторецепторная система, что обеспечивает эффективное поглощение энергии света и высокую эффективность процессов миграции энергии.

Спектральная гетерогенность пигментного фонда хлоропластов имеет большое физиологическое значение, поскольку это расширяет диапазон используемой энергии, активизирует процессы ее миграции в фотохимические центры и облегчает процессы адаптации растений к условиям освещения. Рядом исследований установлено также, что прочность связи пигментов с белками коррелирует с функциональной активностью фотосинтетического аппарата. Механизм образования комплексов включает электростатические, координационные и гидрофобные взаимодействия основных функциональных групп в молекуле хлорофилла (С = О, Mg, фитол) с аминокислотными остатками мембранных белков.

Связь пигментов с белками имеет важное эколого-физиологическое значение для эффективного использования энергии света в процессе фотосинтеза:

1. Стабильная связь пигментов с белками обеспечивает определенные межмолекулярные расстояния между молекулами пигментов и их взаимную ориентацию в светособирающем комплексе (ССК), что определяет высокую эффективность поглощения и миграции энергии.

2. Условия микроокружения в белковой глобуле создают устойчивые спектральной формы, расширяющие диапазон поглощаемой пигментами энергии.

3. Связь с белком создает возможность регуляции активности поглощения и распределения энергии пигментами при изменении их ориентации вследствие изменения конфигурации белков под влиянием рН, ионной силы, фосфорилирования белков и других факторов.

В настоящее время выделено четыре главных хлорофилл-белковых комплекса – ЦК I, ССК-1, ЦК II и ССК-2 (рис. 5). Каждая из двух фотосистем, представляющая отдельную структурную единицу, имеет свой пигментированный *центральный комплекс* (ядро фотосистемы), включающий 50 – 60 молекул хлорофилла *a*, пигмент (P<sub>680</sub> и P<sub>700</sub>) реакционного центра (РЦ) с донором и акцептором электронов и *светособирающий комплекс* – пигментированный антенный комплекс с хлорофиллами *a*, *b* и каротиноидами. Современные экспериментальные данные позволяют считать, что ФС I и ФС II пространственно разделены. Так, светособирающий комплекс ФС I расположен в мембранах тила-

коидов стромы, в краевых неспаренных участках тилакоидов гран, граничащих со стромой, в то время как светособирающий комплекс ФС II локализован в спаренных мембранах тилакоидов гран.

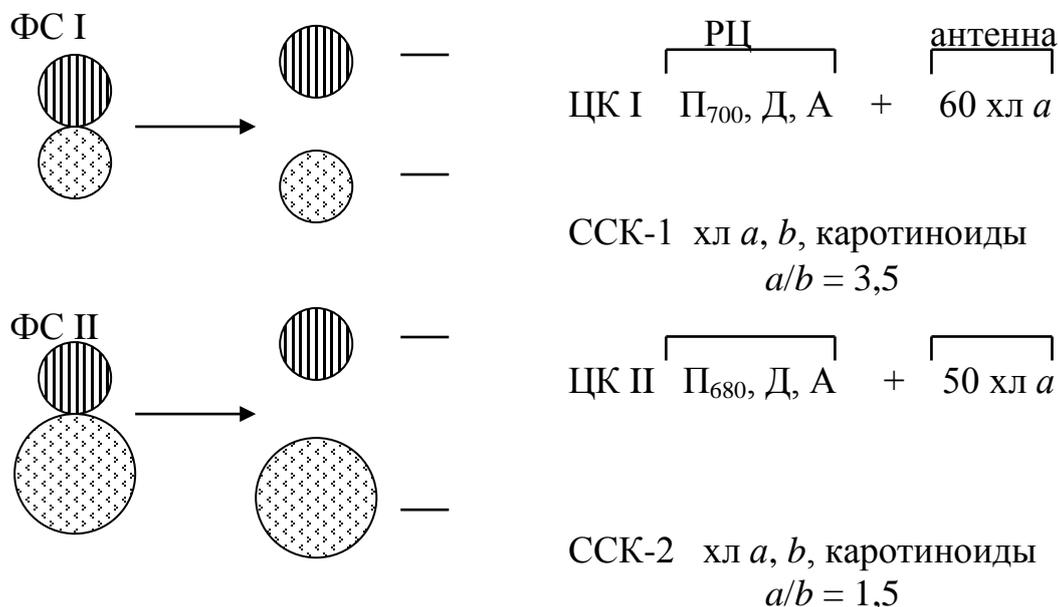


Рис. 5. Основные типы хлорофилл-белковых комплексов (Мокроносков, Гавриленко, 1992)

Световой режим выступает одним из определяющих факторов в процессе синтеза пигментов в листьях растений. Увеличение интенсивности света вызывает возрастание содержания хлорофилла в листе. В процессе зеленения этиолированных листьев растений можно выделить три основные стадии накопления хлорофилла (рис. 6).

I стадия включает фотохимическое превращение протохлорофиллида в хлорофиллид (рис. 7). При высокой освещенности эта реакция заканчивается в несколько секунд. Акцептором световой энергии является сам протохлорофиллид, образовавшийся в предшествующий темновой период. Его превращение в хлорофиллид и последующие формы пигмента требует двух фотохимических стадий. Они индуцируются монохроматическим светом  $h\nu_1$  и  $h\nu_2$  – 650 и 680 нм:

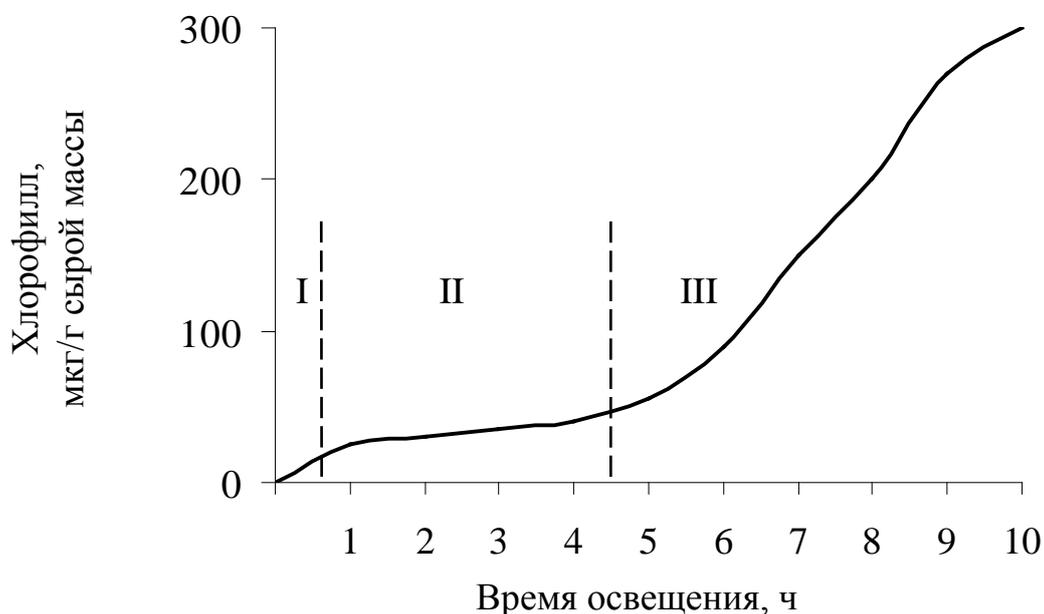
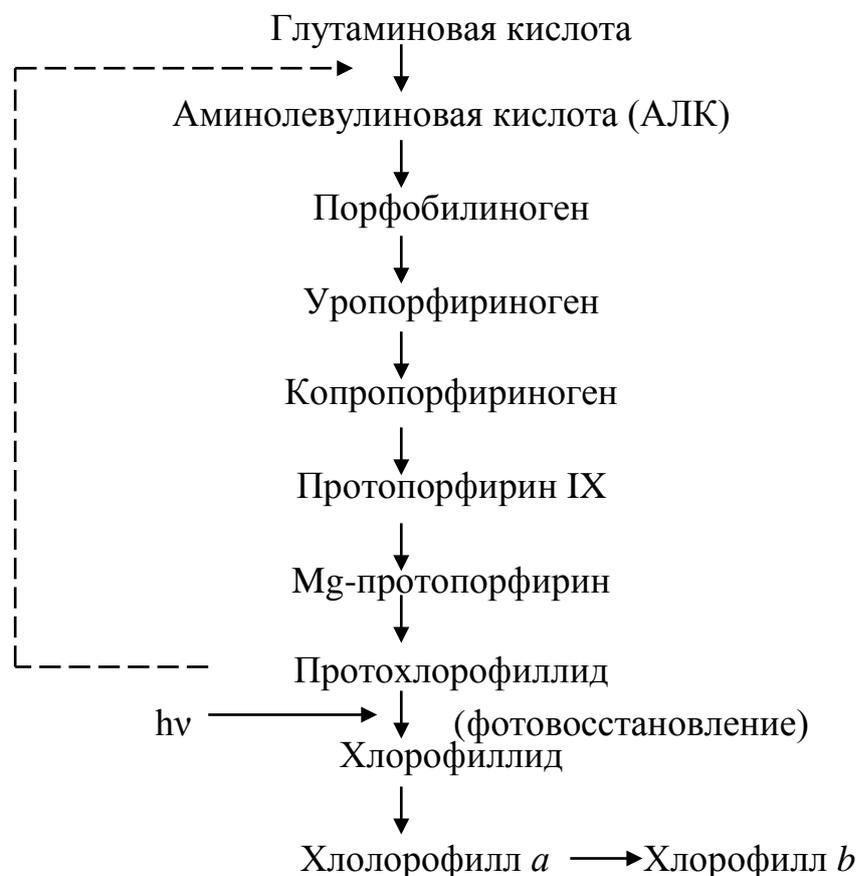


Рис. 6. Стадии накопления хлорофилла в процессе зеленения (Мокроносков, Гавриленко, 1992, с изменениями)

II стадия представляет собой своеобразную лаг-фазу. Она характеризуется очень медленным увеличением содержания хлорофилла – прирост остается малозаметным в течение 3 – 4 часов. Длительность лаг-фазы зависит от температуры, действия различных соединений, видовой принадлежности растений, их возраста. Исследования показали, что лаг-фаза в накоплении хлорофилла может быть устранена или значительно сокращена действием прерывистого света или предварительного кратковременного освещения листьев. На основании этого было высказано предположение, что лаг-фаза является результатом блокирования ключевого фермента – АЛК-синтетазы (рис. 7).

Протохлорофиллид действует как корепрессор в системе, связанной с образованием ферментного белка. По мере увеличения концентрации протохлорофиллида увеличивается его репрессирующее действие, и после достижения определенного уровня синтез протохлорофиллида прекращается. Световой импульс, индуцируя превращение протохлорофиллида в хлорофиллид, де-

блокирует систему синтеза фермента. При дальнейшем освещении скорость ресинтеза протохлорофиллида возрастает, что приводит к увеличению накопления хлорофилла.



*Рис. 7. Основные стадии биосинтеза хлорофилла*

III стадия характеризуется быстрым накоплением хлорофилла и продолжается от 24 до 48 часов. После некоторого периода освещения накопление хлорофилла резко активизируется, что связано с активным состоянием фитохромной системы, непрерывной регенерацией протохлорофиллида и превращением его в хлорофиллид. Этими процессами обеспечиваются новообразование ферментов и высокая активность АЛК-синтетазы. Возможно также формирование новых центров биосинтеза пигментов – специальных локусов в мембране хлоропластов, где локализована вся полиферментная система биосинтеза хлорофилла. В процессе формирования структур хлоропластов частицы, содержащие центры биосинтеза хлорофилла, встраиваются в тилакоидные мембраны. На их основе идет быстрое формирование полноценных фотосинтетических единиц, необходимых для нормального

функционирования фотосинтетического аппарата. Первыми формируются комплексы ФС I и позднее – комплексы ФС II. Координация сложной системы процессов биосинтеза хлорофилла в клетке осуществляется за счет взаимодействия механизмов метаболического, генетического и фитохромного контроля.

Процессы новообразования пигментов и формирование новых центров биосинтеза протекают в хлоропластах постоянно, весь фонд хлорофилла в растении постоянно обновляется. Это происходит не только на ранних стадиях зеленения в молодых листьях, но и в старых, закончивших рост. Процесс обновления пигментов включает полный распад старых молекул хлорофилла и синтез новых молекул. В нормальных зеленых листьях в течение суток обновляется до 10% пигментов. Физиологическое значение процессов обновления хлорофилла состоит в обеспечении содержания в хлоропластах разных метаболических форм пигментов, необходимых для нормального функционирования фотосинтетического аппарата. При новообразовании хлорофилла обновляется и весь хлорофилл-белковый комплекс, где молодая молекула хлорофилла связана метаболически более активным белком. Это повышает функциональную активность комплекса и предотвращает старение фотосинтетического аппарата.

Адаптированные к различной интенсивности света растения имеют разное содержание хлорофилла в листьях. В.Н. Любименко более чем на 600 видах показал, что листья теневыносливых растений содержат повышенное количество хлорофилла по сравнению со светолюбивыми. Даже один и тот же вид растения на свету содержит 1,5 – 3 мг хлорофилла на 1 г листовой пластинки, а в тени – 4 – 6 мг/г. Это характеризует степень адаптации растений к различным условиям освещения и определяет неодинаковую потенциальную активность фотосинтетической системы. Однако интенсивность фотосинтеза не связана непосредственно с количеством хлорофилла. Между тем, для характеристики фотосинтеза используется показатель *ассимиляционного числа*. Это отношение количества поглощенного углекислого газа к количеству хлорофилла, содержащегося в листе. Очень часто содержание хлорофилла определяет *энергетический выход*, или *энергетическую эффективность фотосинтеза*, – это отношение количества энергии, запасенной в виде энергии химических связей, к

общему количеству энергии, поглощенной растением за определенное время.

Содержание хлорофилла в хлоропласте находится в обратной зависимости от мощности светового потока и от количества пластид в единице площади листа. Так, низкая интенсивность света вызывает увеличение числа молекул хлорофилла в хлоропластах. Число молекул хлорофилла в хлоропласте пшеницы *Triticum aestivum* колебалось от 356 до 633 млн в зависимости от световых условий, при которых формировался фотосинтетический аппарат. Число *фотосинтетических единиц* – комплексов пигментов, сопряженных с реакционными центрами, изменялось от 1 до 2 млн. Максимальное их количество в расчете на хлоропласт формируется при относительно низкой интенсивности света. В условиях интенсивного освещения образуются более мелкие фотосинтетические единицы, что характерно для высокоактивных систем.

Соотношение хлорофиллов *a/b* при повышении интенсивности света увеличивается, а при понижении – уменьшается. Так, у горчицы *Sinapis alba* в условиях сильного освещения соотношение хлорофиллов *a* и *b* составляет 3,6, а соответствующее соотношение хлорофилла и каротина равно 3,7. В контрольной группе растений *Sinapis alba* на слабом свету соотношение хлорофиллов *a* и *b* равно 3,0, а хлорофилла и каротина – 4,8. Уменьшение интенсивности света влечет за собой снижение отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* и понижает уровень каротиноидов. Имеются также данные о более высоком содержании окисленной формы каротиноидов – ксантофиллов в листьях растений, приспособленных к меньшей интенсивности освещения. Эти сдвиги отражают адаптационные возможности пигментной системы при меняющихся световых условиях и дают возможность полагать, что в условиях различной освещенности образование отдельных пигментов идет с разной скоростью.

Важным показателем является не только содержание основного фотосинтетического пигмента – хлорофилла, но и прочность его связи с белково-липидным комплексом хлоропластов. Фонд хлорофилла состоит из нескольких форм, обладающих разными спектральными свойствами и различной устойчивостью к действию физических и химических факторов. Легкоизвлекаемая форма хлорофилла обогащена вновь образованными молекулами и

представляет собой весьма лабильную фракцию, менее устойчивую к действию факторов. Молодые молекулы хлорофилла легче разрушаются при воздействии ультразвука, легко феофитинизируются, быстро разрушаются хлорофиллазой, выцветают на свету. Они локализируются группами и первое время энергетически изолированы от каротиноидов. Затем их локализация меняется, они отделяются от фермента, начинается перенос энергии от каротиноидов на хлорофилл. Образующийся хлорофилл *b* остается тесно связанным с молекулами хлорофилла *a*, что обеспечивает эффективную миграцию энергии от хлорофилла *b* к хлорофиллу *a*. В этом комплексе пигментов быстро накапливаются длинноволновые формы пигментов, необходимые для нормальных процессов энергетического взаимодействия и формирования фотосинтетических единиц и их реакционных центров.

В опыте с горохом *Pisum sativum* показано, что повышение интенсивности света способствует увеличению содержания лабильной формы как хлорофилла *a*, так и хлорофилла *b*. При этом доля прочносвязанной формы преобладает над лабильной и изменяется в меньшей степени. Однако хлорофилл *a* в различных условиях светового режима может быть менее прочно связан с белками и липидами, чем хлорофилл *b*. Увеличение хлорофиллов *a*, *b* и (*a* + *b*) в единице площади листа обусловлено ростом количества молодой, метаболически активной формы хлорофилла, обеспечивающей наряду с другими условиями активную работу фотосинтетического аппарата растений.

Таким образом, интенсивность света регулирует процесс образования фотосинтетических пигментов, что влияет на формирование оптических свойств листа. Растения приспособляются к поглощению максимального количества фотосинтетически активной радиации с помощью гетерогенного пигментного фонда хлоропластов. Свет вызывает процесс зеленения этиолированных листьев за счет возрастания содержания хлорофилла. С увеличением уровня освещенности уменьшается количество молекул пигмента в отдельных хлоропластах и повышается содержание лабильной формы хлорофиллов *a* и *b*. Низкая интенсивность света вызывает увеличение числа молекул хлорофилла в отдельных хлоропластах и понижает индекс отношения хлорофиллов *a/b*. В

листьях теневыносливых растений содержание хлорофилла выше по сравнению со светолюбивыми видами. Свет различной интенсивности является весьма действенным фактором регуляции формирования пигментных систем растений.

### 1.3. Световые реакции

Световые реакции фотосинтеза включают фотофизическую и фотохимическую стадии – процессы поглощения энергии света молекулой пигмента, переход ее в возбужденное состояние, процессы миграции энергии возбуждения в комплексе пигмент-липопротеидных структур хлоропласта и преобразование энергии в фотохимических реакционных центрах. Поглощенная энергия света является движущей силой потока электронов в цепи от донора к акцептору против термодинамического градиента. В остальных участках цепи электроны идут по термодинамически выгодному пути – по градиенту окислительно-восстановительного потенциала. Поток фотонов индуцирует поток электронов в цепи, а реакционный центр осуществляет сопряжение потока энергии и потока электронов. В настоящее время функционирование электронтранспортной цепи (ЭТЦ) рассматривается в рамках Z-схемы (рис. 8).

Различают нециклический и циклический транспорт электронов. При нециклическом транспорте молекулы  $P_{680}^*$  в ФС II, возбужденные энергией, эквивалентной двум квантам коротковолнового красного света, последовательно отдают электроны на феофитин (Фф), пластохиноны ( $Q_A$  и  $Q_B$ ), пул липидорастворимых молекул пластохинона (PQ), железосерный белок ( $FeS_R$ ), цитохром *f*, пластоцианин (Пц). При возбуждении  $P_{700}$  в реакционном центре ФС I энергией, эквивалентной двум квантам длинноволнового красного света, электроны захватываются мономерной формой хлорофилла *a* ( $A_1$ ) и последовательно передаются железосерным белкам ( $A_2$  и  $AB$ ), ферредоксину (Фд) и НАДФ-оксидоредуктазе с ФАД в качестве кофактора. Редуктаза восстанавливает НАДФ<sup>+</sup>. Особенности нециклического транспорта электронов являются: 1) участие ФС I и ФС II; 2) образование кислорода в результате фотолиза воды; 3) аккумуляция энергии в виде НАДФ·Н и АТФ.

При циклическом транспорте возбужденные молекулы  $P_{700}^*$  последовательно отдают электроны на  $A_1$ ,  $A_2$ , АВ, Фд, PQ, цитохром  $b_6$ ,  $FeS_R$ , цитохром f, Пц и  $P_{700}$ . Для циклического транспорта электронов свойственно: 1) участие лишь ФС I; 2) отсутствие фотолиза воды; 3) аккумуляция энергии только в виде АТФ.

При движении электронов от  $P_{680}^*$  ( $-0,8$  В) до  $P_{700}$  ( $+0,4$  В) освобождается энергия, используемая для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата. Фосфорилирование АДФ с образованием АТФ в процессе фотосинтеза называется *фотосинтетическим фосфорилированием* или *фотофосфорилированием*.

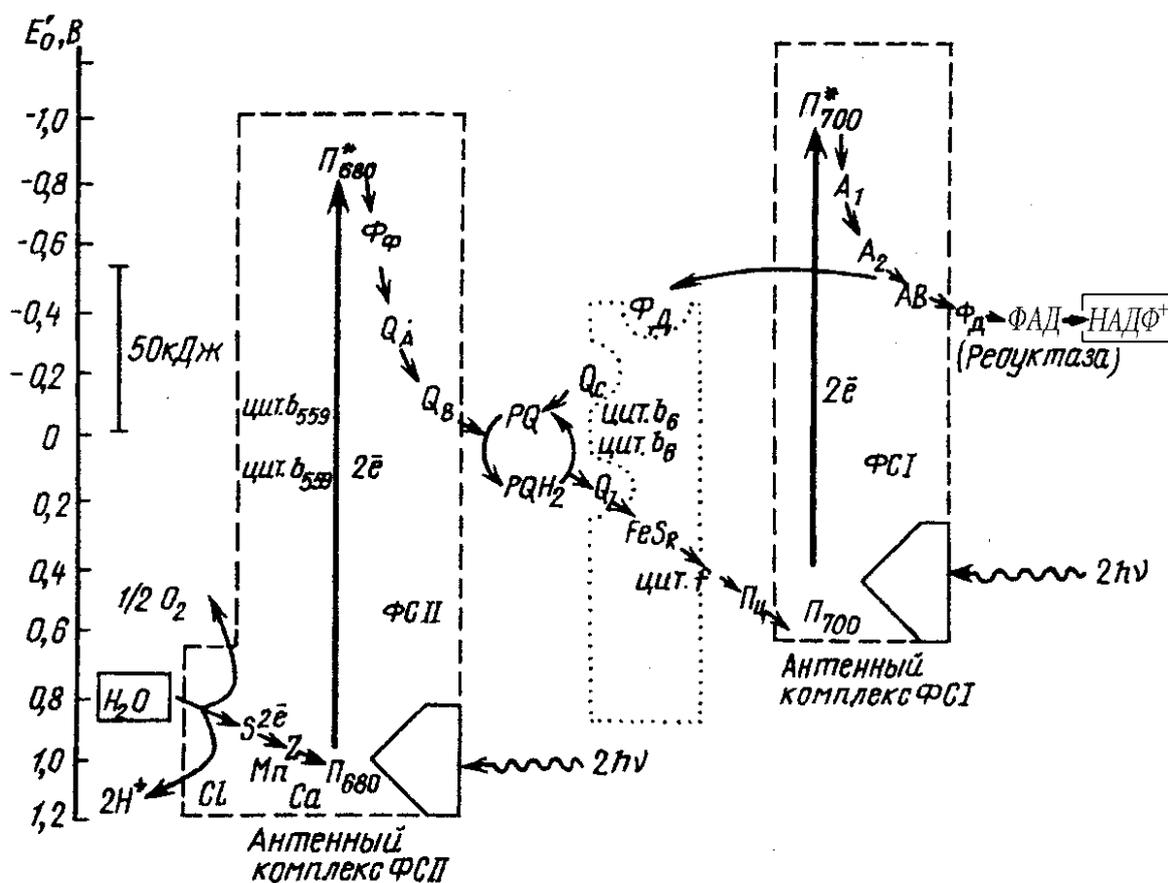


Рис. 8. Схема нециклического и циклического транспорта электронов при фотосинтезе (Z-схема)

Основу Z-схемы составляют три главных положения:

- 1) источником кислорода фотосинтеза служит вода;
- 2) признание двухквантовой природы фотосинтеза. Современная система предполагает необходимость двухкратного поглощения энергии для переноса электрона от  $H_2O$  ( $+0,8$  В) к  $НАДФ^+$  ( $-0,32$  В);

3) две фотосистемы, осуществляющие две фотохимических реакции, работают сопряженно и последовательно.

Известны следующие модели энергетического взаимодействия двух фотосистем:

1. Теория «пакетов» предполагает, что каждый из двух реакционных центров имеет свой собственный светособирающий комплекс. Оба реакционных центра изолированы друг от друга и энергетически не взаимодействуют.

2. Теория «перелива» включает представление о том, что два типа фотохимических центров имеют единую светособирающую антенну и конкурируют за энергию возбуждения. Происходит перелив энергии к открытой ловушке I или II.

3. Модель, предполагающая для каждого из двух фотохимических центров небольшие «фокусирующие» антенны, структурно связанные с общей светособирающей антенной. Специальный регуляторный механизм обеспечивает приток к реакционному центру I или II. Показано участие в этом процессе ионов магния и натрия, влияние которых обусловлено действием ионов на конформационное состояние мембран тилакоидов.

4. Механизм распределения энергии возбуждения между двумя фотосистемами, связанный с обратимым фосфорилированием и дефосфорилированием белков ССК II специфическими протеинкиназами. При освещении хлоропластов в ЭТЦ индуцируется поток электронов, восстанавливающий пул хинонов. Образующиеся при этом восстановленные молекулы активируют протеинкиназы, которые при участии  $Mg^{2+}$  и АТФ осуществляют фосфорилирование белков ССК II.

Свет прямо воздействует на интенсивность потока электронов, изменяет ЭТЦ фотосинтеза. При освещении сначала включается нециклический транспорт электронов. По мере увеличения скорости электронного потока и насыщения электронных пулов часть электронов переключается на образование циклических потоков. Переключение связано с восстановлением переносчиков, занимающих ключевое положение в ЭТЦ (например, ферредоксин), и изменением их конфигурации. Адаптация к различным интенсивностям света обеспечивается эффективным поглощением энергии при низких уровнях освещения и сбросом избыточной энергии при высокой освещенности. К числу таких механизмов

относится процесс обратимого фосфорилирования белков светособирающих комплексов, который контролирует относительное поперечное сечение поглощающих систем ФС I и ФС II. Показано, что фотосинтетический электронный транспорт у светолюбивых растений интенсивнее, чем у теневыносливых видов. Скорость и направленность транспорта электронов характеризуют приспособительную реакцию растений к световым условиям.

Изменение интенсивности света действует на фотохимические реакции хлоропластов. При увеличении интенсивности светового потока и скорости транспорта электронов возрастает активность фотовосстановления НАДФ<sup>+</sup> и синтеза АТФ. Скорость образования НАДФ·Н активизируется в большей степени, чем синтез АТФ. Это приводит к некоторому снижению отношения АТФ/НАДФ·Н при увеличении освещенности. Уменьшение интенсивности света вызывает снижение активности фотофосфорилирования. Считается, что при освещении до 1000 лк в фотофосфорилировании наблюдается «лаг-фаза», после чего до 20 000 лк фосфорилирование возрастает.

Закономерности изменения активности реакции Хилла, состоящей в разложении воды с выделением кислорода изолированными хлоропластами под действием света в присутствии акцепторов электронов (2,6-дихлорфенолиндофенола, феррицианида, бензохинона и др.), совпадают с закономерностью синтеза АТФ. При усилении мощности светового потока наблюдается увеличение фотохимической активности изолированных хлоропластов. Активность реакции Хилла и фотофосфорилирования существенно влияют на функцию листа, так как скорость фотохимических реакций может ограничивать интенсивность фотосинтеза даже при насыщающих интенсивностях света.

В опытах показано, что при высоком уровне освещения скорость восстановления НАДФ<sup>+</sup> хлоропластами в 2,0 – 2,5 раза выше, чем хлоропластами при более низкой освещенности. Это связано с тем, что в первом случае формируется ЭТЦ большей емкости. Она содержит больше таких переносчиков электронов, как цитохром *f*, цитохромы группы *b*, пластохиноны при расчете на единицу хлорофилла. Следовательно, процесс образования энергии происходит более интенсивно в хлоропластах растений, выросших при оптимальных величинах интенсивности света.

В ряде работ исследовано влияние экстремальных условий освещения на протекание фотофизических и фотохимических процессов. При освещении растений светом необычно высокой интенсивности может наступать *фотоингибирование*. Оно проявляется при недостаточной скорости транспорта электронов для обеспечения использования энергии короткоживущего промежуточного продукта, образовавшегося в РЦ при поглощении света. Фотоингибирование происходит также в условиях нормального освещения при ингибировании реакций оттока излишней поглощенной энергии. Транспорт электронов может блокироваться при недостатке подходящих акцепторов электронов, действии дополнительных стрессовых факторов – понижении температуры, снижении водного потенциала, закрывании устьиц и др. Фотоингибирование часто наблюдается у теневых листьев при длительном их нахождении на свету насыщающей интенсивности. Это явление наиболее выражено у сциофитов, чем у гелиофитов.

В опытах с использованием мощных лазерных источников света показано, что световые импульсы, поглощаемые ФС I, значительно изменяют ряд фотохимических реакций – снижаются содержание  $P_{700}$ , скорость восстановления НАДФ<sup>+</sup> и фотофосфорилирования. Эти изменения являются следствием необратимого повреждения реакционного центра ФС I. Защитные механизмы против фотоингибирования при высокой интенсивности света включают активируемые светом электронтранспортные и сопряженные с ними эффекты – формирование циклических потоков вокруг ФС II, виолаксантиновый цикл (трансмембранная система хлоропластов, включающая взаимопревращения ряда гидроксид- и эпоксипроизводных каротиноидов), а также процессы дезактивации возбужденных состояний. Условия чрезмерно высокого освещения ингибируют фотосинтетические реакции, что приводит к уменьшению общей продуктивности растений.

Таким образом, интенсивность света оказывает различное действие на фотофизические и фотохимические реакции фотосинтеза. С увеличением освещенности нециклический транспорт электронов переключается на образование циклических потоков, что позволяет сбрасывать избыточную энергию. У световых растений скорость транспорта электронов выше по сравнению с те-

невыми видами. Это связано с содержанием и соотношением фотосинтетических пигментов, размерами антенного комплекса, компонентами электронтранспортной цепи, и др. Высокая интенсивность света увеличивает активность синтеза НАДФ·Н и АТФ при пониженном отношении АТФ/НАДФ·Н. Свет очень высокой интенсивности может вызывать фотоингибирование, связанное с невозможностью эффективного использования поглощенной энергии. Это явление в большей степени свойственно теневым растениям. Механизмы приспособления к различным интенсивностям света включают процессы распределения, использования и диссипация поглощенной энергии. Адаптация фотофизических и фотохимических стадий к изменению режима освещения определяет характер темновых реакций фотосинтеза.

## 1.4. Темновые реакции

Темновые реакции фотосинтеза связаны с процессами фиксации  $\text{CO}_2$ , в которых используется «ассимиляционная сила» молекул АТФ и НАДФ·Н. Определение интенсивности фотосинтеза проводят газометрическим методом по уменьшению количества углекислого газа в замкнутой камере с листом. Однако параллельно с фотосинтезом идет процесс дыхания, во время которого выделяется  $\text{CO}_2$ . Поэтому получаемые результаты дают представление об интенсивности *наблюдаемого фотосинтеза*. Для определения интенсивности *истинного фотосинтеза* нужно сделать поправку на дыхание. В связи с этим перед опытом по учету интенсивности фотосинтеза определяют в темноте интенсивность дыхания клеток, а потом уже интенсивность наблюдаемого фотосинтеза. Затем количество  $\text{CO}_2$ , выделенного при дыхании, прибавляют к количеству  $\text{CO}_2$ , поглощенного на свету. При этом полагают, что интенсивность дыхания клеток на свету и в темноте одинакова. Однако в принципе эти поправки не могут дать оценку истинного фотосинтеза по двум причинам: 1) при затенении листа исключается не только истинный фотосинтез, но и фотодыхание; 2) так называемое темновое дыхание в действительности зависит от света.

Зависимость интенсивности фотосинтеза от уровня освещенности графически представляют в виде *световой кривой*, или

кривой насыщения (рис. 9). На оси абсцисс отмечают интенсивность света в долях от полной освещенности, а на оси ординат – интенсивность фотосинтеза, выражаемую через поглощение  $\text{CO}_2$ , выделение  $\text{O}_2$  или накопление сухого вещества. Впервые световые кривые фотосинтеза были получены в 1884 году отечественным физиологом растений К.А. Тимирязевым (1843 – 1920).

Данные о действии «белого» света на фотосинтетическую ассимиляцию  $\text{CO}_2$  показывают, что интенсивность фотосинтеза сначала резко возрастает при усилении освещения (рис. 9). Это отражает угол наклона восходящей части световой кривой к оси абсцисс. Затем наступает момент, когда дальнейший рост освещенности не увеличивает фотосинтеза и кривая достигает плато. Этот уровень характеризует **световое насыщение фотосинтеза** – освещенность, при которой достигается максимальная в данных условиях интенсивность фотосинтеза.

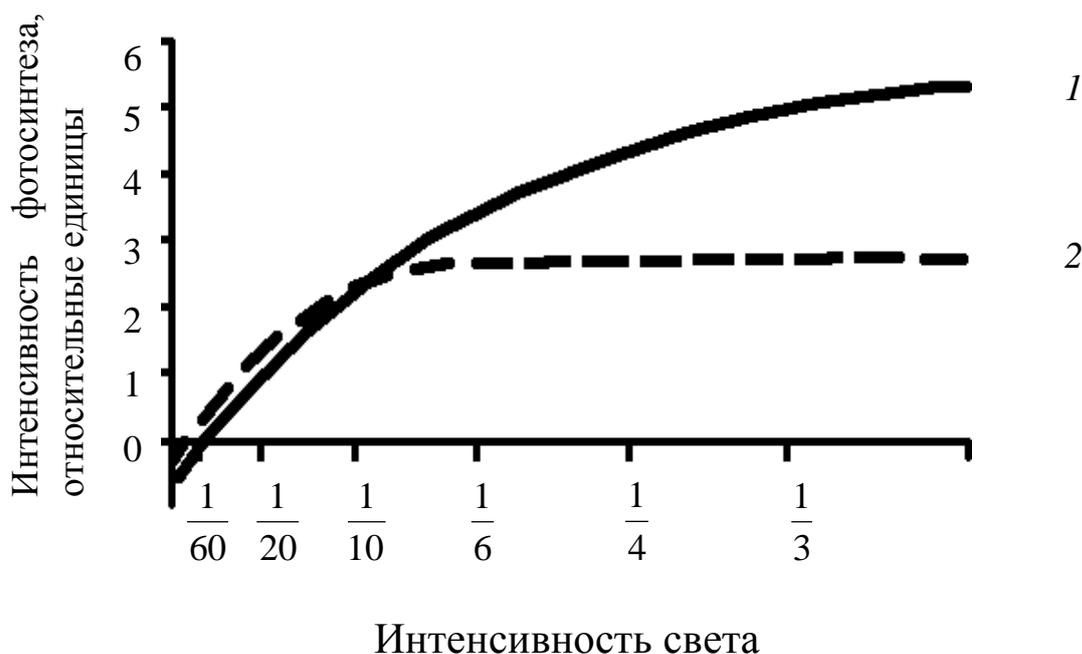


Рис. 9. Световые кривые светолюбивого (1) и теневыносливого (2) растений: 1 – жерушник *Rorippa amphibia*, 2 – кислица *Oxalis acetosella* (Культивасов, 1982)

Прямая зависимость скорости фотосинтеза от притока энергии имеет место только при низких интенсивностях света. Угол наклона световой кривой характеризует скорость фотохимических реакций, эффективность использования света растением, со-

держание хлорофилла. Чем больше угол наклона кривой, тем активнее система использует энергию света. По углу наклона линейного участка можно вести приближенные расчеты расхода квантов на восстановление моля  $\text{CO}_2$ . Угол наклона световой кривой обычно больше у теневых и теневыносливых растений. Эти виды приспособлены к условиям слабого освещения, имеют хорошо развитую пигментную систему, что позволяет им активнее использовать низкие интенсивности света.

Интенсивность фотосинтеза в области насыщающего света характеризует мощность систем поглощения и восстановления  $\text{CO}_2$  и определяется ферментативными процессами, концентрацией углекислоты в среде. Чем выше расположена кривая в области насыщающих интенсивностей света, тем более мощным аппаратом поглощения и восстановления  $\text{CO}_2$  обладает система. Уровень плато кривой соответствует максимальной величине фотосинтеза и определяет продуктивность растения при достаточном освещении. Однако этот показатель очень сильно колеблется при отклонении погодных условий, изменениях температуры, концентрации  $\text{CO}_2$ , минерального питания и др. Световое насыщение сформированных листьев достигается при более высоких значениях интенсивности в отличие от молодых листьев. При постоянстве факторов определенный уровень фотосинтеза поддерживается до тех пор, пока высокая интенсивность освещения не вызовет повреждения фотосинтетического аппарата и не начнется уменьшение ассимиляции  $\text{CO}_2$ .

У светолюбивых растений световые кривые фотосинтеза при повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  и оптимальном сочетании других факторов могут не иметь плато. Они образуют почти прямые или несколько загибающиеся линии, идущие вверх. Поглощение  $\text{CO}_2$  у световых видов будет увеличиваться до тех пор, пока интенсивность света не станет равной полному солнечному освещению (рис. 9). Для многих светолюбивых растений максимальная (100%) интенсивность фотосинтеза отмечается при освещенности, достигающей половины от полной солнечной, которая является насыщающей.

У теневых видов световые кривые постепенно выходят на плато (рис. 9). Причем, чем меньше интенсивность света, при которой наступает перегиб кривой, тем более теневынослив вид. И

наоборот, чем в более теневых условиях произрастает растение, тем меньшим интенсивностям света соответствует переход в плато. У теневыносливых растений, например кислицы *Oxalis acetosella*, поглощение углекислого газа увеличивается лишь при малой интенсивности света – 1/10 полного солнечного освещения, а затем увеличение освещенности не только не вызывает ускорения фотосинтеза, но даже может его тормозить.

У растений в тени интенсивность фотосинтеза может составлять 1/3 интенсивности фотосинтеза на открытых, хорошо освещенных местах. Причиной этого считают: 1) низкую активность РДФ-карбоксилазы, от которой зависят начальные этапы усвоения углекислого газа; 2) снижение содержания растворимого белка в листьях. Активность РДФ-карбоксилазы является показателем, характеризующим потенциальные возможности фотосинтеза растений при их адаптации к различным условиям, в том числе и к интенсивности света. С повышением концентрации CO<sub>2</sub> уровень плато теневыносливых видов возрастает, а перегиб смещается в сторону повышенных освещенностей.

Мезофитам умеренных широт для светового насыщения фотосинтеза требуется 20 000 – 30 000 лк, что соответствует использованию света на 2 – 3%. Их световое насыщение наступает при 1/4 полного солнечного освещения. Древесным растениям для светового насыщения фотосинтеза необходимо от 10 000 до 40 000 лк, а некоторым высокогорным растениям Памира – 60 000 лк и выше. В то же время для фотосинтеза теневыносливых растений достаточно 2000 – 4000 лк, а печеночному мху маршанции *Marchantia polymorpha* – 1000 лк. Фотосинтетический аппарат растений приспособлен к использованию очень незначительных освещенностей. Так, например, глубокоководные водоросли могут использовать свет  $1 \cdot 10^{-7}$  полной освещенности.

Световые кривые растений в зависимости от условий их произрастания могут уклоняться в сторону теневыносливости или светолюбия. Так, если фасоль *Phaseolus vulgaris* выращивать в лаборатории при освещенности, равной 1/10 полного дневного света, то свойства листьев уклоняются в сторону теневыносливых растений – световое насыщение наблюдается при более слабом освещении. Аналогичная картина выявлена и для светолюбивого растения – лебеды *Atriplex triangularis*. Следовательно, теневы-

носливые растения могут быть генетически теневыносливыми или приобрести это свойство, если они выращивались при малой освещенности.

$C_3$ - и  $C_4$ -растения существенно различаются по зависимости процесса фотосинтеза от интенсивности света (рис. 10). Сравнение хода кривых показывает, что наибольший уровень фотосинтеза  $C_4$ -растений проявляется при высоких уровнях освещенности. У  $C_4$ -растений (кукуруза *Zea mays*, сахарный тростник *Saccharum officinarum*, сорго *Sorghum saccharatum*) в обычных природных условиях световые кривые не имеют светового насыщения. Очевидно, это связано с большей активностью ФЕП-карбоксилазы по сравнению с РДФ-карбоксилазой при сильном освещении. Так, сахарный тростник продолжает увеличивать интенсивность фотосинтеза при возрастании интенсивности света до 60 000 лк и более, что соответствует использованию 5 – 6% солнечной радиации. Возможно, что у сахарного тростника световое насыщение отсутствует лишь в полевых условиях и вызывается затенением листьями друг друга. Однако при средней освещенности  $C_4$ -растения также имеют большую интенсивность фотосинтеза, чем  $C_3$ -растения.

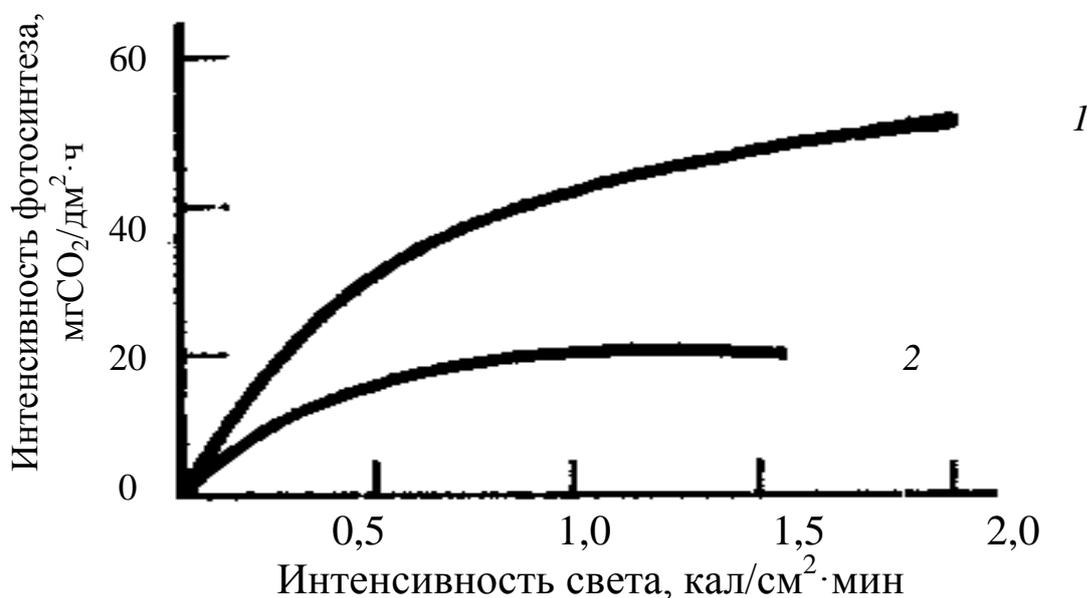
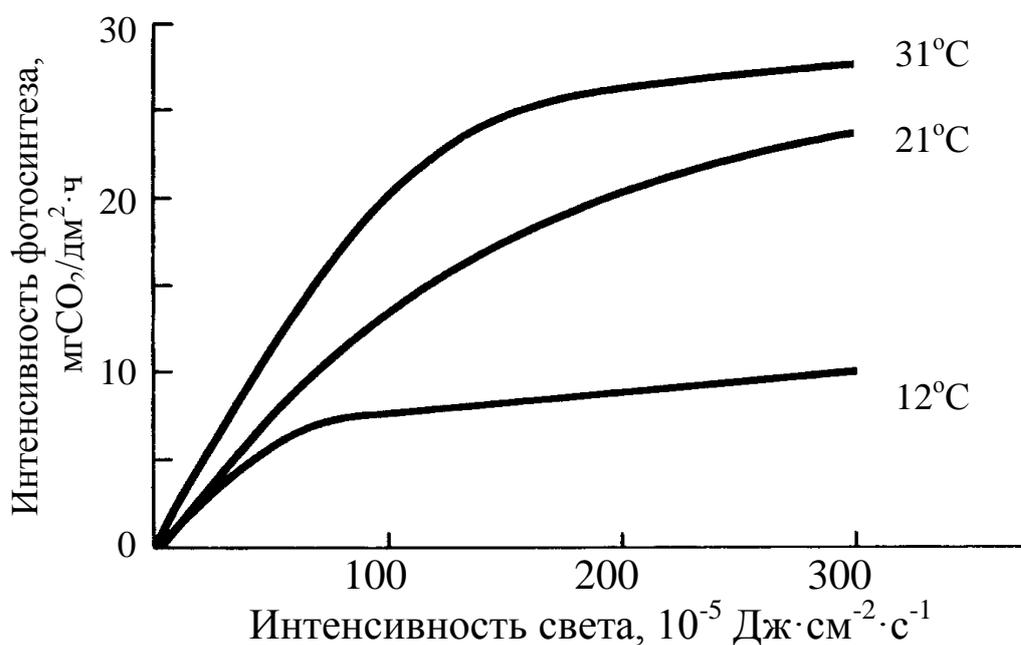


Рис. 10. Кривые светового насыщения  $C_4$ - (1) и  $C_3$ -растений (2):  
1 – кукуруза *Zea mays*, 2 – клевер *Trifolium pratense*  
(Ничипорович, 1973)

Растения хорошо адаптированы к световому режиму мест обитания. Листья световых и теневых видов достигают приблизительно одинаковой эффективности использования солнечной энергии в пределах тех интенсивностей света, которые обычно преобладают в соответствующих местообитаниях. Вероятно, именно эта эффективность, а не максимально возможная скорость поглощения  $\text{CO}_2$  определяет конкурентоспособность растений в фитоценозе. При этом растения в природе испытывают на себе действие многих факторов среды одновременно, из которых одни влияют на световые, а другие – на темновые реакции фотосинтеза. Например, при низких температурах ( $12^\circ\text{C}$ ) повышение интенсивности света становится малоэффективным (рис. 11). При более высоких температурах увеличение освещенности приводит к возрастанию интенсивности фотосинтеза. Эта картина имеет место при достаточном количестве  $\text{CO}_2$  в воздухе. Температурный оптимум у растений с  $\text{C}_3$ -типом фотосинтеза лежит в пределах  $25 - 35^\circ\text{C}$ .



*Рис. 11. Взаимовлияние интенсивности света и температуры на фотосинтез (Полевой, 1989)*

Повышение концентрации  $\text{CO}_2$  с увеличением освещенности приводит к возрастанию интенсивности фотосинтеза (рис. 12). Если увеличивать интенсивность света и сохранять содержание углекислого газа на низком уровне, то после достижения уровня

освещенности, при котором в единицу времени будет восстанавливаться весь поглощенный хлоропластами  $\text{CO}_2$ , дальнейшее увеличение интенсивности фотосинтеза станет невозможным. Световая кривая будет параллельна оси абсцисс. Если увеличить содержание  $\text{CO}_2$  в воздухе, то перелом кривой произойдет при большей интенсивности света. Таким образом, при малой концентрации углекислого газа интенсивность фотосинтеза не зависит от освещенности, световое насыщение в этих условиях наступает раньше. При малой интенсивности света фотосинтез не зависит от концентрации  $\text{CO}_2$ . Чем меньше освещенность, тем скорее наступает световое насыщение. Кривые на рисунке 12 показывают, что как освещенность, так и концентрация  $\text{CO}_2$  могут ограничивать фотосинтез.

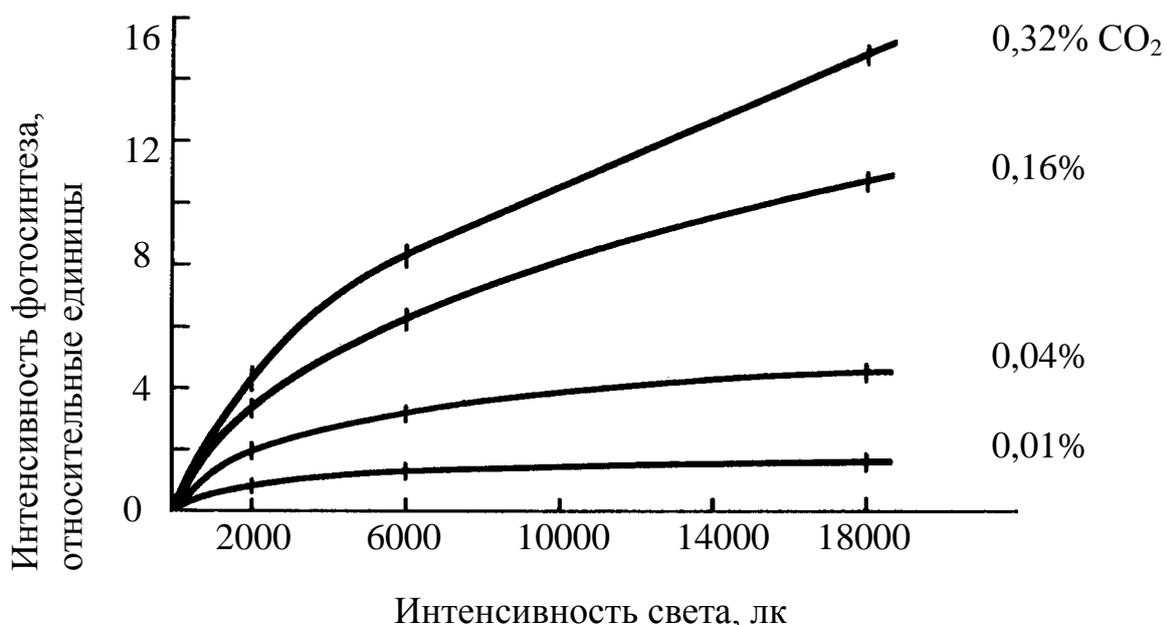


Рис. 12. Взаимовлияние интенсивности света и концентрации  $\text{CO}_2$  на фотосинтез (Рубин, Гавриленко, 1977)

Световой компенсационный пункт (СКП) – минимальный уровень освещения, при котором интенсивность поглощения углекислоты в процессе фотосинтеза равна интенсивности ее выделения в процессе дыхания. Эту характеристику называют также *компенсационной точкой*, *точкой компенсации* или *компенсационным освещением*. При низкой интенсивности света начало све-

товой кривой расположено ниже оси абсцисс, что свидетельствует о выделении в этих условиях  $\text{CO}_2$  (рис. 9). При определенной освещенности наступает момент пересечения кривой с осью абсцисс – количество  $\text{CO}_2$ , выделенного при дыхании, сравнивается с количеством поглощенной углекислоты. С повышением освещенности преобладает фотосинтез – потребление  $\text{CO}_2$ . Только при интенсивности света выше СКП устанавливается положительный баланс углерода. Минимальная интенсивность света, при которой возможен фотосинтез, различается у растений разных экологических групп.

Положение светового компенсационного пункта определяется генотипом растения и зависит от соотношения фотосинтеза и темнового дыхания. Установление величины точки компенсации необходимо при изучении баланса органического вещества растений. Этот показатель указывает на границу между запасанием, обуславливающим возможность роста, и расходом органического вещества. Световая компенсационная точка обычно определяется при 0,03%  $\text{CO}_2$  и температуре 20 °С. Если концентрация углекислого газа в атмосфере постоянная, световая компенсационная точка сильно зависит от изменений температуры, что связано со сдвигами в интенсивности дыхания. Увеличение темнового дыхания ведет к возрастанию значения СКП. Улучшение снабжения углекислотой и водой смещает компенсационную точку влево – в сторону меньшей освещенности, старение листа – увеличивает ее.

Компенсационная точка у  $\text{C}_4$ -растений расположена ниже, чем у  $\text{C}_3$ -растений. Значение СКП различается у теневыносливых (составляет примерно 1% от полного света) и светолюбивых растений (около 3 – 5% от полного света), и даже у разных листьев одной кроны. В слишком густых посадках нижние листья редко достигают точки компенсации. Так, в плотной посадке вики *Vicia faba* 38% поверхности листьев каждого растения находятся в зоне или ниже точки компенсации. Для теневых листьев бука *Fagus sylvatica* световой компенсационный пункт составляет 150 – 200 лк, а для световых листьев – 500 – 700 лк. Сравнительные значения точек компенсации и светового насыщения для растений разных экологических групп представлены в таблице 2.

**Влияние интенсивности света на фотосинтез (Larcher, 1978)**

<i>Группа растений</i>	<i>Компенсационное освещение, клк</i>	<i>Световое насыщение, клк</i>
<b><i>Травянистые</i></b>		
Светолюбивые	1 – 2	50 – 80
Теневыносливые	0,2 – 0,5	5 – 10
<b><i>Древесные</i></b>		
Световые листья	1 – 1,5	25 – 50
Теневые листья	0,3 – 0,6	10 – 15
<b><i>Высшие водные</i></b>	< 1 – 2	(5) 10 – 30

Факторы, влияющие на световые кривые, можно разделить на две группы – факторы «слабого» и «сильного» света, то есть на такие, которые проявляются только на слабом или на сильном свете (на плато). К первой группе относят факторы, которые в первую очередь способствуют световым реакциям и тем самым выполняют ограничивающую функцию при слабом свете – концентрация фотосинтетически активных и неактивных пигментов, структура листьев, спектральный состав света. Факторы второй группы влияют главным образом на темновые реакции и их действие обнаруживается только при сильном свете – концентрация ферментов и субстратов, температура, поступление  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ . При высоких, насыщающих интенсивностях света начинает проявляться ограничивающее действие темновых, энзиматических реакций.

Действие света на состояние системы фотосинтетического метаболизма углерода реализуется через изменение соответствующих эндогенных факторов (рис. 13). Основными из них являются:

- активность и содержание участвующих в процессе ферментов;
- концентрация исходного субстрата (углекислого газа) в центрах карбоксилирования;
- концентрация конечных продуктов фотосинтеза.

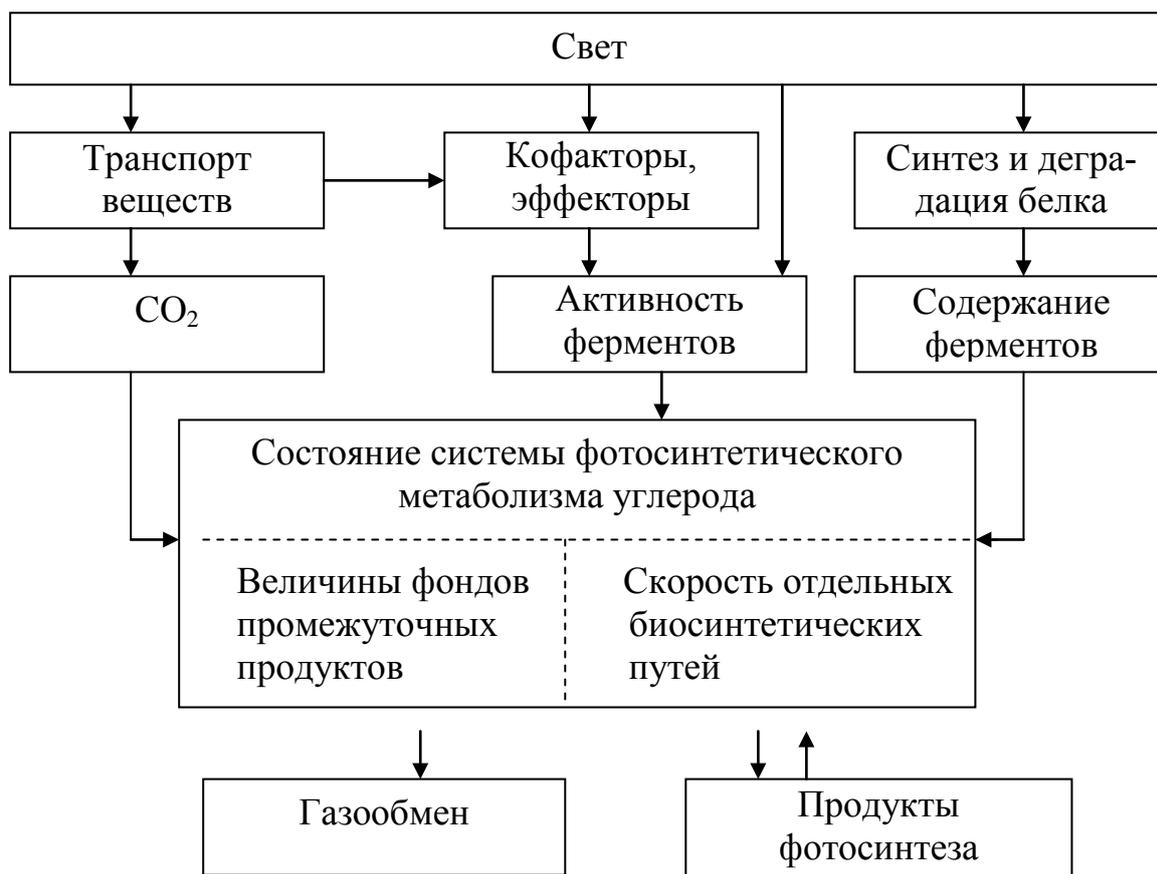


Рис. 13. Регуляторное действие света на фотосинтетический метаболизм углерода (Кээрберг, 1975)

**Активность ферментов.** Системы эндогенного регулирования фотосинтетического метаболизма включают возможность быстрой и легкообратимой регуляции активности ферментов как прямым, так и косвенным действием света. В системе фотосинтетического метаболизма углерода существует множество реакций, скорость которых зависит от условий освещения (рис. 14).

**Прямое действие света** на активность ферментов фотосинтетического метаболизма углерода может происходить в следующих случаях:

I. *Фермент содержит хромофорную группу, играющую роль фоторецептора.* Например, гликолатоксидаза – ключевой фермент гликолатного пути метаболизма углерода (фотодыхание) – имеет в качестве кофермента флавинмоноклеотид (ФМН), ингибируемый слабым синим светом. Прямое ингибирующее действие этого света отмечено также для транскетолазы, малатдегидрогеназы и амилазы (рис. 14). Сенсibilизатором для всех этих ферментов является флавинмоноклеотид (ФМН). Ингиби-

рование флавиновых ферментов начинается с перехода под действием света молекулы ФМН в триплетное возбужденное состояние, которое характеризуется высокой химической активностью. Затем возможны два механизма:

1) ФМН в триплетном состоянии вступает в реакцию с апоферментом и захватывает у него электроны. Вследствие этого апофермент переходит в неактивное окисленное состояние. Например, за счет окисления сульфгидрильных групп с образованием дисульфидных связей. По такому механизму происходит инактивация на свету гликолатоксидазы и транскетолазы;

2) ФМН в триплетном состоянии вступает во взаимодействие с кислородом. В результате этой реакции образуется перекись кофермента или синглетное возбужденное состояние кислорода. Перекись и синглетный кислород являются, в свою очередь, сильными окислителями фермента. Посредством синглетного кислорода инактивируется амилаза.

Параллельное функционирование обоих описанных механизмов обнаружено у малатдегидрогеназы. Возможность и величина проявления регуляторного действия света определяются рядом условий. Так, степень ингибирования гликолатоксидазы светом уменьшается с увеличением концентрации субстрата реакции – гликолевой кислоты. Тушители возбужденного состояния ФМН – хиноны и кислород устраняют ингибирование гликолатоксидазы светом. Таким образом, клетка не всегда способна к реализации светового импульса.

*II. Несветочувствительный фермент находится в тесном контакте с хромофорной группировкой.* При этом между хромофорной группой и ферментом могут возникать как прочные химические, так и нековалентные связи. Например, НАД-киназа – фермент, ответственный за превращение у высших растений НАД в НАДФ, является несветочувствительным. Быстрое обратимое изменение активности этого фермента на свету (660 нм) обусловлено его связью с фитохромом и ассоциацией образовавшегося комплекса с мембраной.

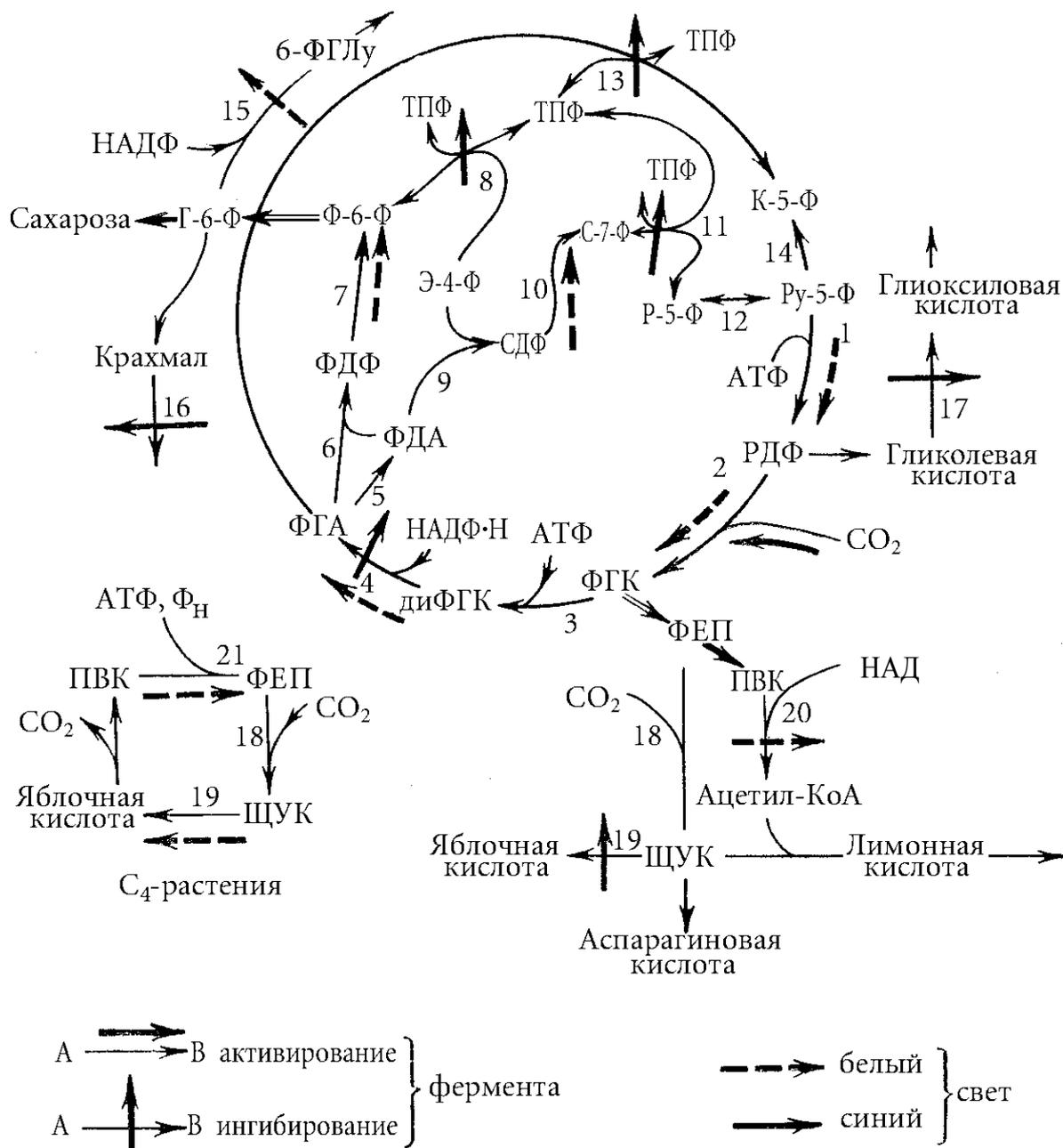


Рис. 14. Локализация светочувствительных реакций в системе фотосинтетического метаболизма углерода (Кээрберг, 1975, с изменениями)

ФГК – 3-фосфоглицериновая кислота; ФЕП – фосфоенолпировиноградная кислота; диФГК – 1,3-дифосфоглицериновая кислота; ФГА – 3-фосфоглицериновый альдегид; ФДА – фосфодиоксиацетон; Э-4-Ф – эритрозо-4-фосфат; ФДФ – фруктозо-1,6-дифосфат; Ф-6-Ф – фруктозо-6-фосфат; Г-6-Ф – глюкозо-6-фосфат; СДФ – седогептулозо-1,7-дифосфат; С-7-Ф – седогептулозо-7-фосфат; К-5-Ф – ксилулозо-5-фосфат; Ру-5-Ф –

рибулозо-5-фосфат; P-5-Ф – рибозо-5-фосфат; РДФ – рибулозо-1,5-дифосфат; ТПФ – тиаминпирофосфат; 6-ФГлу – 6-фосфоглюконовая кислота; ПВК – пировиноградная кислота; ЩУК – щавелевоуксусная кислота.

Реакции катализируют следующие ферменты: 1 – фосфорибулокиназа; 2 – рибулозодифосфаткарбоксилаза; 3 – фосфоглицераткиназа; 4 – триозофосфатдегидрогеназа; 5 – триозофосфатизомераза; 6 – альдолаза; 7 – дифосфатаза; 8 – транскетолаза; 9 – альдолаза; 10 – дифосфатаза; 11 – транскетолаза; 12 – рибозофосфатизомераза; 13 – транскетолаза; 14 – эписмераза; 15 – глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа; 16 – амилаза; 17 – гликолатоксидаза; 18 – фосфопируваткарбоксилаза; 19 – малатдегидрогеназа; 20 – пируватдегидрогеназа; 21 – пируватфосфатдикиназа.

Основной карбоксилирующий фермент фотосинтеза – РДФ-карбоксилаза также не содержит хромофорных групп. Однако его фоторегуляция происходит в широкой области ФАР и ближнем УФ. В механизме активации РДФ-карбоксилазы участвует светочувствительный низкомолекулярный фактор – хлорогеновая кислота. Она взаимодействует с аллостерическим центром РДФ-карбоксилазы, вызывает структурную перестройку субъединиц фермента и активирует его. По некоторым данным, РДФ-карбоксилаза может подвергаться и прямой активации светом. Максимумы спектра действия активации фермента находятся при 325 (основной), 550 и 750 нм, минимумы – при 450 и 700 нм. Предполагается, что в световой активации фермента участвует низкомолекулярный (мол. вес 4000 – 8000), термостабильный белковый компонент, названный светоактивирующим фактором – light activating factor (LAF).

***Косвенное действие света*** на активность ферментов реализуется через изменение конформации мембран, поскольку многие хромофорные молекулы клетки встроены в них. Вследствие этого меняется внутренняя среда клетки – величина pH, ионный состав, энергетические возможности. Косвенное действие света происходит также через изменение концентрации различных кофакторов (низкомолекулярных веществ небелковой природы, обуславливающих активность ферментов) и эффекторов (ингибиторов и активаторов скорости ферментативной реакции) ферментов, а также путем изменения скорости синтеза и деградации молекул фермента.

*Механизмы косвенного действия света* на активность ферментов фотосинтетического метаболизма углерода можно объединить в три группы:

I. *Изменение концентрации ионов и рН.* Индукция на свету фотосинтетического переноса электронов вызывает накачивание протонов из стромы хлоропластов в тилакоиды и выход ионов  $Mg^{2+}$  из тилакоидов в строму. Это приводит к повышению рН и концентрации ионов  $Mg^{2+}$  в области стромы, где локализовано большинство реакций фотосинтетического метаболизма углерода. Показано, что фиксация  $CO_2$  изолированными хлоропластами практически не обнаруживается при рН ниже 7,2, но достигает максимальных значений при рН 8,0. Причина этого заключается в изменении активности ряда ферментов, имеющих оптимум рН в слабощелочной среде. Для рибулозофосфаткиназы оптимум рН – 7,9, дегидрогеназы ФГА – 7,8, фруктозодифосфатазы – от 7,5 до 8,5. Поскольку активность РДФ-карбоксилазы (рН от 7,5 до 8,0) сильно возрастает при одновременном увеличении концентрации ионов  $Mg^{2+}$  и рН, описанные светоиндуцируемые изменения в транспорте ионов могут быть ответственны за световую регуляцию этого фермента. Предполагается, что аналогичный механизм лежит в основе регуляции активности фруктозодифосфатазы. Повышение рН стромы при освещении хлоропласта приводит к значительному связыванию  $CO_2$  в виде  $H_2CO_3$  и накоплению  $HCO_3^-$ , из которого  $CO_2$  освобождается с помощью карбоангидразы перед карбоксилированием РДФ.

II. *Изменение концентрации аллостерических эффекторов ферментов.* К числу эффекторов, концентрация которых подвергается быстрым светоиндуцируемыми изменениям, принадлежат метаболиты, участвующие в фотохимических реакциях фотосинтеза –  $\Phi_n$ , АДФ, АТФ, НАДФ·Н, ферредоксин. Наиболее детально действие этих соединений исследовано у НАДФ-специфичной триозофосфатдегидрогеназы (рис. 14). Активность этого фермента быстро (в течение 20 минут) возрастает на свету. Показано, что этот процесс не связан с синтезом нового белка, а обусловлен аллостерической активацией фермента со стороны АТФ и НАДФ·Н. Из этого следует, что возрастание активности фермента на свету может быть объяснено увеличением в хлоропластах концентрации НАДФ·Н и АТФ, образующихся в фотохимиче-

ской стадии фотосинтеза. В рассматриваемую группу следует отнести также ферменты цикла  $C_4$ -дикарбоновых кислот – пируватфосфатдикиназу и малатдегидрогеназу, которые подвергаются быстрой обратимой активации светом. Предполагается, что механизм активации этих ферментов состоит в обратимом восстановлении дисульфидных связей. К этой группе ферментов принадлежат также фосфорибулокиназа и фруктозодифосфатаза. НАДФ·Н необходим для восстановления ФГК до ФГА и для образования яблочной кислоты из ЩУК. Не исключена возможность, что посредством АТФ регулируется и активность РДФ-карбоксилазы. АТФ участвует в фотофосфорилировании рибулозо-5-фосфата и ФГК, а также в реакциях, связанных с синтезом сахарозы и крахмала.

III. *Изменение энергетического режима клетки.* Согласно этому механизму основными действующими факторами являются окисленные пиридиннуклеотиды, выступающие в качестве акцепторов электронов для некоторых дегидрогеназ. В эту группу ферментов следует отнести пируватдегидрогеназу, катализирующую окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты, скорость которого подавляется светом (рис. 14). Акцептором электронов для этого фермента является НАД. На свету реакции фотосинтетического переноса электронов индуцируются, и концентрация окисленных форм пиридиннуклеотидов резко уменьшается. В результате этого электроны не могут быть переданы к НАД и фермент переходит в полностью восстановленное неактивное состояние. Возможно, что по такому же механизму происходит инактивация на свету глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, акцептором электронов для которой является НАДФ.

Быстрые ответные реакции активности ферментов на свет легкообратимы при устранении возбуждения фоторецептора, образовании фотопродукта или его переходе в неактивное состояние. Быстрая регуляция метаболизма растений с помощью света является важным приспособлением к меняющимся условиям освещения. Прежде всего, к смене дня и ночи, регулирующей переход с автотрофного на гетеротрофный тип питания. Эта регуляция важна также при выборе в постоянно меняющихся условиях дневного освещения альтернативных путей метаболизма, наиболее соответствующих световому режиму.

Медленное регулирование светом фотосинтетического метаболизма может быть связано с изменениями в биосинтезе ферментов на генном уровне. Считается, что каждая дифференцированная клетка содержит полный набор генов, которые могут быть разделены на четыре функциональных типа по отношению к свету:

1) активные гены, транскрибирующиеся одинаково как в присутствии света, так и без него;

2) потенциально активные гены, активирующиеся при определенных условиях освещения;

3) репрессивные гены, которые инактивируются при определенных условиях освещения;

4) неактивные гены, не транскрибирующиеся ни в темноте, ни на свету в конкретной стадии развития растения.

Свет может регулировать считывание генетической информации. В этом механизме участвует фоторецептор, который может входить в состав репрессора или каким-то образом контактировать с ним. Поглощение света провоцирует конформационные изменения в молекуле репрессора и изменяет возможности считывания информации с определенного участка ДНК. При этом влияние света может быть связано с непосредственным действием на генном уровне или опосредовано первично возникающими под влиянием света изменениями в метаболизме.

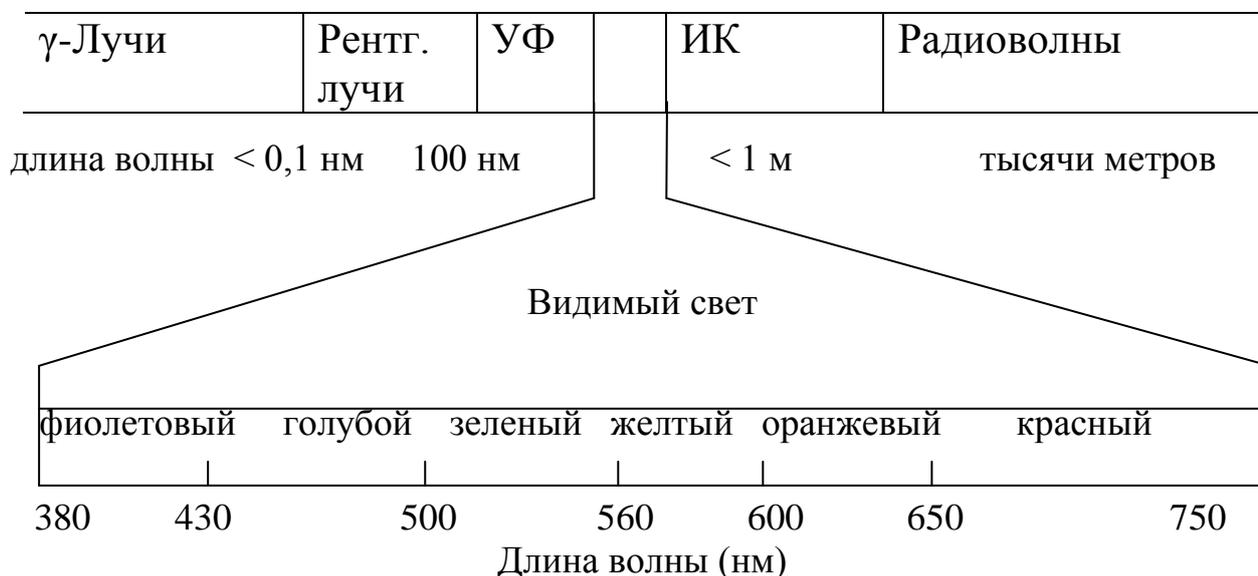
**Продукты фотосинтеза.** Интенсивность света может прямо воздействовать на способ ассимиляции  $\text{CO}_2$ . При низком уровне освещения (около 2000 лк) образуются преимущественно вещества неуглеводной природы – органические и аминокислоты, белки. При высокой интенсивности света главную часть конечных продуктов фотосинтеза составляют углеводы – сахароза и др. Кроме того, на качественный состав продуктов фотосинтеза влияет резкий переход «темнота – свет» и обратно. Сначала после включения света высокой интенсивности образуются преимущественно неуглеводные продукты из-за недостатка НАДФ·Н и АТФ и лишь через некоторое время – углеводы. И наоборот, после выключения света листья не сразу теряют способность к фотосинтезу, так как в течение нескольких минут в клетках остается запас АТФ и НАДФ·Н. После выключения света сначала тормозится синтез углеводов и лишь потом – органических и амино-

кислот. Основная причина этого состоит в том, что торможение превращения ФГК в ФГА и через него в углеводы происходит раньше, чем торможение превращения ФГК в ФЕП и через него в аланин, малат и аспартат (рис. 14). Для перехода от ФГК к аланину не требуется энергии восстановления, но для превращения ФГК в ФГА энергии оказывается достаточно только при высокой интенсивности света (более 4000 лк).

Таким образом, анализ световой кривой фотосинтеза дает информацию о характере работы фотохимических систем и ферментативного аппарата, а также важные сведения об экологических особенностях вида. Параметры световых кривых могут существенно меняться в зависимости от видовой принадлежности, экологической группы, стадии развития растения, и др. Действие света на систему фотосинтетического метаболизма углерода осуществляется через изменение ряда важнейших эндогенных факторов – концентрации  $\text{CO}_2$  в центрах карбоксилирования, накопления конечных продуктов фотосинтеза. К их числу принадлежит регуляция ферментативной активности, реализуемая путем прямых (хромофорные группы) и косвенных (рН, ионный состав, энергетический режим) механизмов. Они обеспечивают быстрый физиологический ответ при изменении условий освещения. Медленные механизмы регуляции фотосинтетического метаболизма связаны с изменениями в биосинтезе ферментов на генном уровне.

## Глава 2. Фотосинтез и спектральный состав света

Спектральный состав – качественная характеристика света. Биосфера получает солнечную радиацию с длинами волн примерно от 0,29 до 3 мкм. Более коротковолновая радиация поглощается озоном в верхних слоях атмосферы и кислородом воздуха, а граница в области длинных волн зависит от содержания в воздухе водяного пара и двуокиси углерода. Около 40 – 45% излучаемой солнечной энергии приходится на область от 380 до 720 нм (рис. 15). Эту часть спектра мы воспринимаем как видимый свет. Пигменты хлоропластов поглощают излучение примерно между 380 и 740 нм. Эту область называют **фотосинтетически активной радиацией** (ФАР). К области ФАР со стороны более коротких волн примыкает ультрафиолетовая радиация (УФ), а со стороны более длинных волн – инфракрасная радиация (ИК).



*Рис. 15. Спектр электромагнитного излучения с учетом поглощаемой растениями части (Рейвн и др., 1990)*

Физиологическая реакция растений на действие света различного спектрального состава может быть различной, что проявляется в изменении формирования ассимиляционных тканей, скорости фотосинтеза, направленности метаболизма углерода.

## 2.1. Фотосинтетический аппарат

Солнечная радиация может отражаться от поверхности листа, поглощаться и оказывать физиологическое действие или проходить через лист. Отражение, поглощение и пропускание радиации листом – процессы избирательные. Они зависят от длины волны и особенностей листа – свойств поверхности и анатомо-морфологических характеристик.

Отражение листьями перпендикулярно падающей радиации в большей степени наблюдается в инфракрасной области – 70%, а в области ФАР – в среднем только 6 – 12%. Зеленый свет отражается сильнее (10 – 20%), оранжевый и красный – наиболее слабо (3 – 10%). Отражение ультрафиолетовой радиации листьями незначительно – не более 3%.

Поглощение ФАР листьями происходит интенсивно благодаря пигментам хлоропластов. При прохождении через лист радиация ослабевает, так что количество энергии, получаемое последовательными слоями клеток, экспоненциально уменьшается. УФ в основном задерживается уже эпидермисом, так что в более глубокие ткани листа проникает только 2 – 5% УФ-радиации. Эпидермис служит эффективным УФ-фильтром для ассимиляционной поверхности. Инфракрасные лучи в области до 2000 нм поглощаются слабо, а в области длинноволновой тепловой радиации (более 7 000 нм) – почти полностью (97%).

Пропускание света листьями зависит от особенностей их строения и толщины. Мезоморфные листья пропускают 10 – 20% солнечных лучей, очень тонкие листья – до 40%, а толстые и жесткие листья могут быть совсем непроницаемыми для радиации. Наибольшая светопроницаемость отмечается в тех частях спектра, для которых велика и отражающая способность – в зеленой и особенно в ближней инфракрасной областях. Поэтому прошедшая через листву радиация богата лучами с длиной волны около 500 и больше 800 нм.

**Лист.** Поглощение ФАР листом зависит от его оптических свойств, определяемых как анатомо-морфологическими особенностями, так и биохимическим составом. В свою очередь разные участки солнечного спектра формируют листья, различающиеся по ряду характеристик – изменяется объем и поверхность клеток, число клеток палисадного и губчатого мезофилла. От количества клеток и их размеров зависят внутренняя поверхность и толщина листа, что может определять различную интенсивность фотосинтеза. При длительном выращивании растений на синем или красном свете происходят изменения в структуре и функциональной активности фотосинтетического аппарата.

Максимальное количество клеток в единице площади листа отмечено у растений при воздействии «белого» света (включающем синюю, желтую и красную области спектра), несколько меньше – красного. Однако репликация клеток листа особенно усиливается на красном свете. Причем на красном свете формируются листья более тонкие, на синем свете – более толстые. Растяжение клеток как палисадного, так и губчатого мезофилла в большей степени стимулирует «белый» и синий свет, чем красный и желтый. Объем мезофилла листа при разном качественном составе света компенсируется увеличением либо числа клеток, либо их размеров. Высокий уровень адаптационной способности растений при изменении качества света вызывает накопление примерно равного количества сухого и сырого вещества в единице площади листа.

На синем свете формируется более устойчивый к старению фотосинтетический аппарат. Красный свет возбуждает механизм, препятствующий активности некоторых ферментов и этим ускоряет старение аппарата фотосинтеза. Старение листьев на красном свете сопровождается накоплением в них фенольных соединений, что может приводить к инактивации ферментов в результате их связывания с фенолами или их предшественниками. Однако накопление фенолов в листьях растений на красном свете может быть не причиной, а следствием изменений, вносимых этим светом.

Свет разного спектрального состава формирует листья с различной потенциальной возможностью, компенсируя уменьшение одних показателей увеличением других. Это позволяет фотосинтетическому аппарату сохранять скорость реакций на достаточно

высоком уровне. Однако нельзя утверждать, что при любой длине волны света все возможности развития листьев реализуются полностью. При близких значениях накопления массы, удельной поверхностной плотности листа свет разного спектрального состава формирует растения с различной площадью листа и количеством листьев. Это определяется в первую очередь влиянием качества света на процессы роста и развития, что в итоге сказывается на фотосинтетической продуктивности растений.

**Пластиды.** Спектральный состав света меняет насыщенность единицы площади листа хлоропластами, что определяется как их числом в клетке, так и количеством клеток в единице площади ассимиляционных тканей.

При действии «белого» света формируются хлоропласты, превосходящие по размерам хлоропласты листьев растений, адаптированных к более узким участкам спектра ФАР. Число хлоропластов в единице площади листа при этом увеличивается, что обусловлено возрастанием количества клеток в листовой паренхиме. На синем свете размеры хлоропластов близки к величинам, полученным при воздействии «белого» света. *Фотоактивная поверхность листа* – поверхность хлоропластов на  $1 \text{ см}^2$ , сформированного на синем свете больше по сравнению с выращенным на красном. При этом практически нет изменений поверхности хлоропластов в расчете на одну клетку. Красный свет формирует более мелкие хлоропласты, что способствует увеличению поверхности наружных мембран хлоропластов. При воздействии красного света наблюдается некоторое увеличение числа хлоропластов в клетках палисадного и губчатого мезофилла в расчете на  $1 \text{ см}^2$  ткани листа по сравнению с действием синего света.

Объем отдельного усредненного хлоропласта больше в ассимиляционных тканях листьев, адаптированных к синему и «белому» свету, чем к красному и желтому. Объем хлоропластов в единице поверхности листа при действии красного и синего света находится в одних и тех же пределах. Данная компенсация объема фотосинтетических мембран регулируется, с одной стороны, числом и размерами хлоропластов, с другой – количеством ассимиляционных клеток. Это можно рассматривать как адаптивные

механизмы, направленные на устойчивость фотосинтетического аппарата в условиях разного качества света.

Все участки спектра формируют мембранную систему хлоропластов, но имеются и специфические особенности в зависимости от качества света. На синем свете хлоропласт имеет равномерно расположенную мембранную систему, в которой плотно упакованные граны соединены четкими ламеллами гран, чего не наблюдается при формировании хлоропласта на красном свете. Строма хлоропласта отличается высокой электронной плотностью. Структура хлоропластов растений с синего света стабильна в широком диапазоне возраста листа. Она во многом сходна со структурой хлоропластов растений, выращенных на сильном «белом» свете, и коренным образом отличается от таковой для растений, выращенных на красном свете.

Хлоропласты растений с красного света имеют менее четко выраженную структуру гран. Упаковка ламелл в гране отличается рыхлостью. Крайние ламеллы в гране уже у очень молодых листьев имеют тенденцию к набуханию. Строма сосредоточена в центре хлоропласта, по периферии наблюдаются электронно-прозрачные области. Для хлоропластов на красном свете характерна нестойкость, тенденция к прогрессирующему с увеличением возраста листа набуханию гранных и в особенности межгранных ламелл, их разрушению. При длительном воздействии красного света наблюдаются признаки дегградации хлоропластов – набухает и повреждается мембранная система и строма хлоропласта, в то время как даже у стареющих листьев на синем свете не обнаруживается нарушения ультраструктуры хлоропластов.

Считается, что на уровне генетического контроля действие света на развитие хлоропласта осуществляется через систему *фитохрома* (греч. *phyton* – растение и *chroma* – краситель). Однако имеются данные о регуляции биосинтеза белков хлоропласта фоторецепторами, специфичными к действию синего света. Установлено, что спектр действия сжатия хлоропластов близок (но не идентичен) спектру поглощения хлорофиллов. Причем у свежевыделенных пластид наиболее активен свет, поглощаемый хлорофиллом *b* или ФС II (660 нм), а у старых хлоропластов – ФС I (690 нм).

Спектральные характеристики света оказывают различное действие на биохимический состав хлоропластов. Содержание фосфолипидов в хлоропластах увеличивается под действием «белого», синего и красного света. Их уровень к моменту старения хлоропластов достигает значительной величины по сравнению с первоначальной. Содержание нуклеиновых кислот – РНК и ДНК выше в хлоропластах растений, выращенных на синем свете, чем у хлоропластов растений на красном свете. В зависимости от качества света меняется и соотношение РНК/ДНК. Под действием красного света уменьшается синтез рРНК пластид, но увеличивается уровень накопления полисахаридов. На синем свете в хлоропластах существенно увеличивается содержание структурных белков. Так, при зеленении проростков гороха *Pisum sativum* на синем свете наблюдается более быстрое формирование гран, чем на красном. Это связано с активацией синим светом как биосинтеза белков, так и хлорофилла. Высокое содержание хлорофилла у растений, зеленеющих на синем свете, коррелирует с большим числом проламеллярных тел, что является результатом их новообразования. Синий и красный свет меняют активность хлоропластов, оцениваемую как по их фотохимической активности, так и по интенсивности фотосинтеза.

Таким образом, спектральный состав света определяет важнейшие анатомо-морфологические характеристики листьев, а также влияет на ультраструктуру, онтогенез и функциональную нагрузку хлоропластов. Синий свет вызывает растяжение клеток и способствует формированию толстых листьев, устойчивых к старению. При этом в клетках образуется небольшое число крупных, с плотно упакованными гранами хлоропластов, содержащих повышенный уровень нуклеиновых кислот, цитоплазмических и структурных белков, хлорофилла. Красный свет стимулирует деление клеток и образование быстро стареющих тонких листьев. Формируемые на красном свете в большом количестве мелкие хлоропласты отличаются рыхлостью упаковки ламелл в гранах, пониженным уровнем рРНК и высоким содержанием полисахаридов. Качество света влияет на процесс формирования аппарата фотосинтеза, но в конечном итоге формируется ассимиляционная система, имеющая относительно равные параметры. Достигается

это различными путями – изменением морфологии клеток листа и хлоропластов, их числа и размеров, биохимического состава. Все это подтверждает довольно большую динамичность фотосинтетического аппарата растений и свидетельствует о его широких адаптационных способностях при изменении спектрального состава света.

## 2.2. Пигментные системы

Свет, поступающий в мезофилл листа, активно поглощается фотосинтетическими пигментами. Пики в спектре поглощения листьев соответствуют максимумам поглощения света хлорофиллами и каротиноидами (рис. 16). Для хлорофиллов группы *a* в красной области спектра они составляют в пределах 660 – 663 нм и в синей – 428 – 430 нм, для хлорофилла *b* – соответственно в пределах 642 – 644 нм и 452 – 455 нм. Для каротиноидов максимумы поглощения характеризуются двумя полосами в фиолетово-синей и синей области от 400 до 500 нм. Количественные характеристики поглощения света интактными листьями существенно отличаются от соответствующих показателей для хлорофилла в растворе. Эти различия объясняются тем, что молекулы хлорофилла организованы в плотные хлорофилл-белковые комплексы и эффективная длина пути света через лист оказывается гораздо большей из-за многочисленных актов рассеяния.

Разный спектральный состав света вызывает неодинаковое накопление пигментов в листьях растений, что связано с изменением содержания как хлорофиллов *a* и *b*, так и каротиноидов. Имеются противоречивые данные о разном влиянии света одной и той же волны на синтез и содержание пигментов в листьях, о преимуществе активности синего, а в других случаях – красного света для синтеза хлорофилла. Неоднозначность сведений может быть связана как с использованием различных объектов исследования, так и разных источников света с неодинаковой мощностью светового потока.

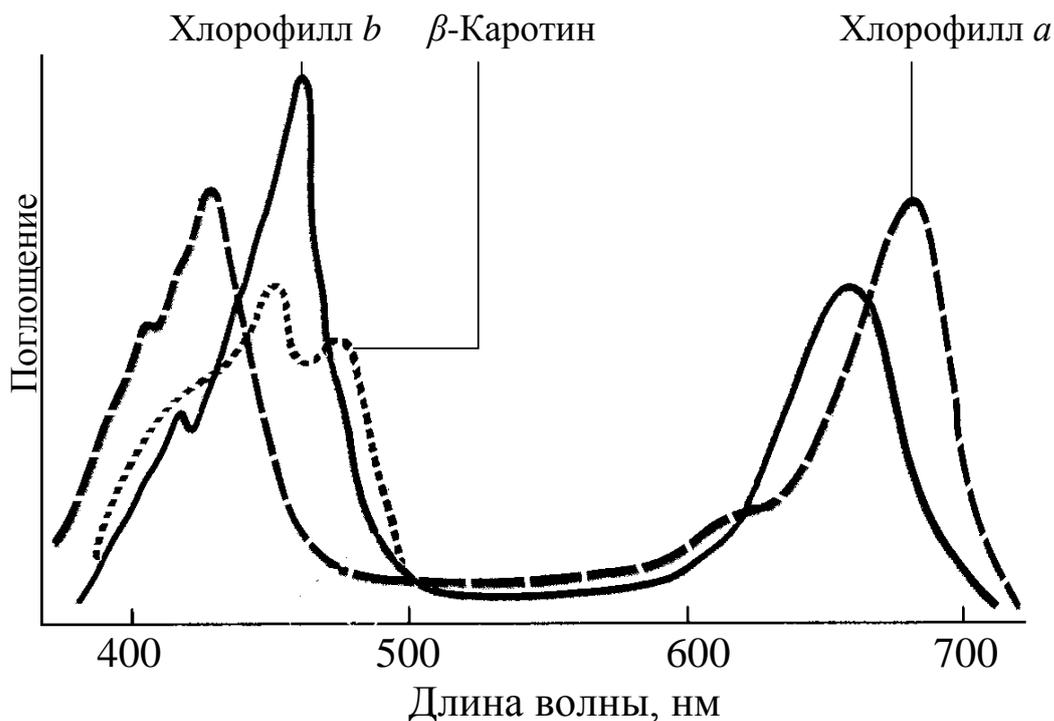


Рис. 16. Спектры поглощения пигментов хлоропластов (Полевой, 1989)

Считается, что качество света оказывает на общее содержание хлорофилла меньшее влияние, чем интенсивность света. Под действием света любой длины волны формируется лист и хлоропласт с достаточным содержанием и оптимальным соотношением пигментов для осуществления фотосинтетической функции. В природных условиях для большинства видов высших растений имеющееся в листьях содержание хлорофилла обеспечивает практически одинаковое поглощение энергии света, особенно для синей и красной области. Следовательно, содержание хлорофилла в листьях не может являться фактором, определяющим эффективность фотосинтеза по спектру. Только в очень молодых листьях концентрация хлорофилла ниже насыщающей. Однако это существенно для эффективности фотосинтеза только при очень низкой интенсивности света.

Данные литературы свидетельствуют, что не все растения реагируют одинаково на качество света в отношении накопления хлорофилла. Так, у периллы *Perilla* уменьшение содержания хлорофилла обнаружено на синем свете, у табака *Nicotiana tabacum* – на красном. Образование хлорофилла у проростков ячменя *Hordeum vulgare* первые два дня после выставления на свет практиче-

ски одинаково для красного и синего света. В последующие два дня накопление хлорофилла проходит значительно быстрее на синем свете. Для проростков озимой и яровой пшеницы *Triticum aestivum* показано, что через 5 дней выращивания на красном и синем свете содержание хлорофилла было ббльшим на синем свете для обеих форм. Через 10 дней для озимой пшеницы оно стало выше на красном свете, а для яровой по-прежнему оставалось выше на синем свете. Особенности реакции растений связаны с различиями в метаболизме, активацией синим светом некоторых ферментных систем, условиями минерального питания и др.

При воздействии синего света наблюдается некоторое увеличение содержания хлорофилла в единице площади листа, что обусловлено изменением уровня хлорофилла в хлоропласте и зависит от числа хлоропластов в расчете на единицу площади ассимиляционной поверхности. Число молекул хлорофилла в хлоропласте гороха *Pisum sativum* в условиях синего света равно 995 млн, а под воздействием красного – 738 млн. Относительно близкие значения содержания хлорофилла ( $a + b$ ) получены для листьев, адаптированных к синему и белому свету. Снижение уровня хлорофилла в единице площади листа в большей степени выражено при действии света, имеющего максимум излучения в желтой области спектра. В зависимости от спектрального состава света проявляются особенности и по содержанию хлорофилла в хлоропласте, единице объема и поверхности хлоропластов.

В общем фонде хлорофилла при воздействии синего света увеличивается содержание лабильной формы пигмента, что может быть связано с усилением его новообразования по сравнению с действием красного света. Однако при воздействии синего света увеличивается содержание и прочносвязанной формы хлорофилла. Это позволяет рассматривать синий свет как фактор, способствующий быстрому закреплению вновь образованных молекул хлорофилла. В результате увеличивается количество не только различных форм, но и общее содержание хлорофиллов  $a$  и  $b$  в листьях растений на синем свете. При воздействии красного света доля лабильной формы хлорофиллов  $a$  и  $b$  в листьях уменьшалась и составляла 26%, тогда как при воздействии синего света она равна 45%. Это свидетельствует о действии разного спектрального состава на липопротеидный комплекс мембран

хлоропластов. Изменение соотношения хлорофиллов *a* и *b* под влиянием качества света исследовано недостаточно. Существенные сдвиги в пользу накопления хлорофилла *b* на синем свете наблюдаются не всегда.

Качественный состав пигментов меняется в зависимости от спектральных характеристик света и у низших растений. На глубине 34 м в морях и океанах полностью исчезают красные лучи, на глубине 177 м – желтые, на глубине 322 м – зеленые и, наконец, на глубину свыше 500 м не проникают даже синие и фиолетовые лучи. В связи с таким изменением качественного состава света в верхних слоях морей и океанов обитают преимущественно зеленые водоросли, глубже – сине-зеленые и еще глубже – водоросли с красной окраской. Это явление называется **хроматической плементарной адаптацией** водорослей. По мере увеличения глубины водоема у водорослей происходит повышение содержания бурых пигментов (фукоксантин), у наиболее же глубоководных красных водорослей – красных пигментов (фикоэритрин). У красных водорослей отношение фикоэритрин/хлорофилл оказывается тем больше, чем глубже они обитают в водоеме. Экспериментально показано, что если культуру сине-зеленой водоросли *Oscillaria sancta* выращивать на свету разного спектрального состава, то у нее развивается дополнительная (плементарная) окраска. При освещении зеленым светом водоросли становятся оранжево-красными, а при действии красных лучей – зелеными. Явление хроматической адаптации свойственно как для низших, так и высших растений. У последних оно проявляется в эффективном использовании для фотосинтеза тех лучей спектра, в которых было выращено растение. Эта зависимость показана для элодеи *Elodea canadensis*, мха *Fontinalis* и других высших растений.

Наряду с фотосинтетическими пигментами в растительных тканях содержатся дополнительные рецепторы красного (*фитохром*) и синего (*флавины, порфирины, криптохром, птерины, пластохиноны*) света, с участием которых индуцируются реакции фотоморфогенеза. Содержание этих фоторецепторов в растительных тканях очень мало, поэтому количество энергии, необходимое для их насыщения, на несколько порядков ниже, чем требуется для фотосинтеза. Считается, что красный свет действу-

ет на растение через активную форму фитохрома. Синий свет через возбуждение пигмента, имеющего максимум поглощения в этой области спектра, оказывает регуляторное действие на морфогенез и метаболизм растений независимо от фитохрома. Получены данные, подтверждающие участие фитохрома в качестве контролирующего пигмента. Создание активно функционирующего аппарата фотосинтеза обеспечивается присутствием в световом потоке синих лучей спектра, в противном случае формируется малоактивный хлоропласт как в отношении фотохимических реакций, так и в отношении активности ферментов метаболизма углерода.

Таким образом, свет разного спектрального состава влияет на содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в листьях растений. В свою очередь формирующиеся пигментные системы обеспечивают эффективное поглощение и использование разнокачественной энергии света в процессе фотосинтеза. Действие синего света может вызывать увеличение содержания хлорофилла ( $a + b$ ) в листьях по сравнению с красным светом. Синий свет стимулирует накопление лабильной и прочносвязанной форм хлорофиллов  $a$  и  $b$ , а красный – способствует уменьшению лабильной формы хлорофиллов в листьях. Эти процессы сопровождаются изменением свойств липопротеидного комплекса хлоропластов в зависимости от качественных характеристик света. Приспособление пигментных систем к спектральному составу света наглядно демонстрирует явление хроматической комплементарной адаптации.

### 2.3. Световые реакции

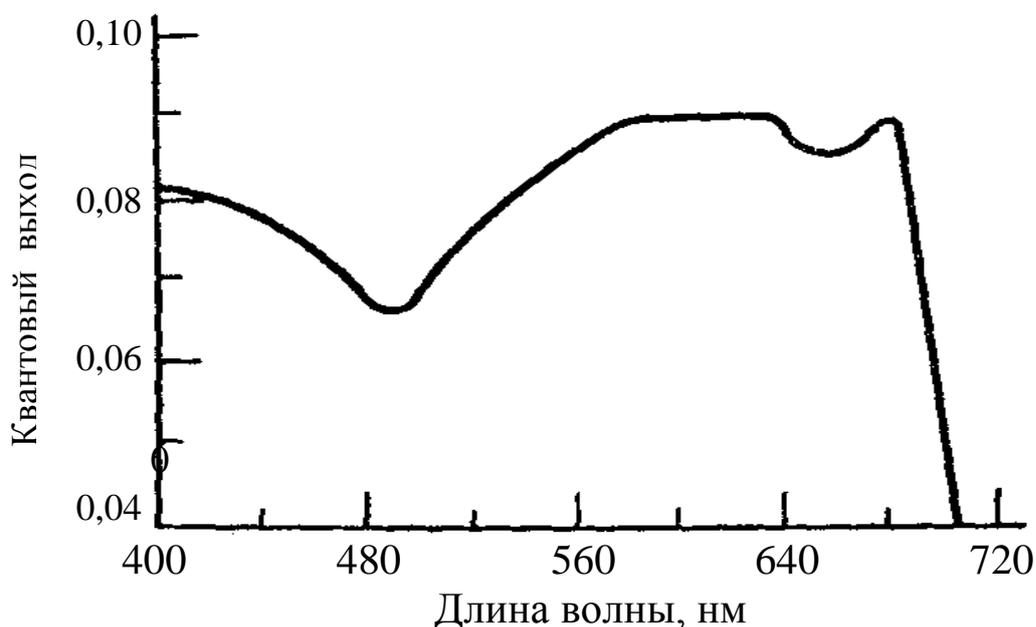
Эффективность превращения световой энергии в химическую характеризует *квантовый выход фотосинтеза*. Квантовый выход ( $\phi$ ) – это отношение числа ассимилированных молекул  $\text{CO}_2$  или выделенных молекул  $\text{O}_2$  к числу поглощенных квантов энергии:

$$\phi = \frac{n\text{CO}_2 \text{ (или } n\text{O}_2\text{)}}{nh\nu}.$$

Квантовый выход фотосинтеза меньше единицы. Поэтому часто используется величина, обратная квантовому выходу – *квантовый расход*:

$$N = \frac{1}{\phi} .$$

Квантовый расход показывает, сколько квантов света должно быть поглощено растением для ассимиляции одной молекулы  $\text{CO}_2$  или выделения одной молекулы  $\text{O}_2$ . При определении квантовых выходов по спектру необходимо учитывать, что фотореакция происходит только при достаточной для преодоления энергетического барьера данной реакции энергии кванта. Фотосинтез может осуществляться в длинноволновой области спектра с квантами энергии около 40 ккал. Все коротковолновые активные в фотосинтезе лучи обладают, следовательно, избыточной (не используемой в фотоакте фотосинтеза) энергией. Поэтому при выравнивании света по квантам энергия в коротковолновом участке спектра должна быть значительно выше.



*Рис. 17. Кривая квантового выхода фотосинтеза (Мокроносков, Гавриленко, 1992)*

Анализ кривой квантового выхода фотосинтеза в зависимости от длины волны показывает, что он имеет близкие и довольно высокие значения в диапазоне длин волн 580 – 680 нм (рис. 17). В

сине-фиолетовой части спектра (400 – 490 нм), поглощаемой наряду с хлорофиллами также и каротиноидами, квантовый выход заметно снижается. Это связано с менее продуктивным использованием энергии, поглощаемой каротиноидами. В дальней красной области спектра (более 680 нм) квантовый выход резко снижается.

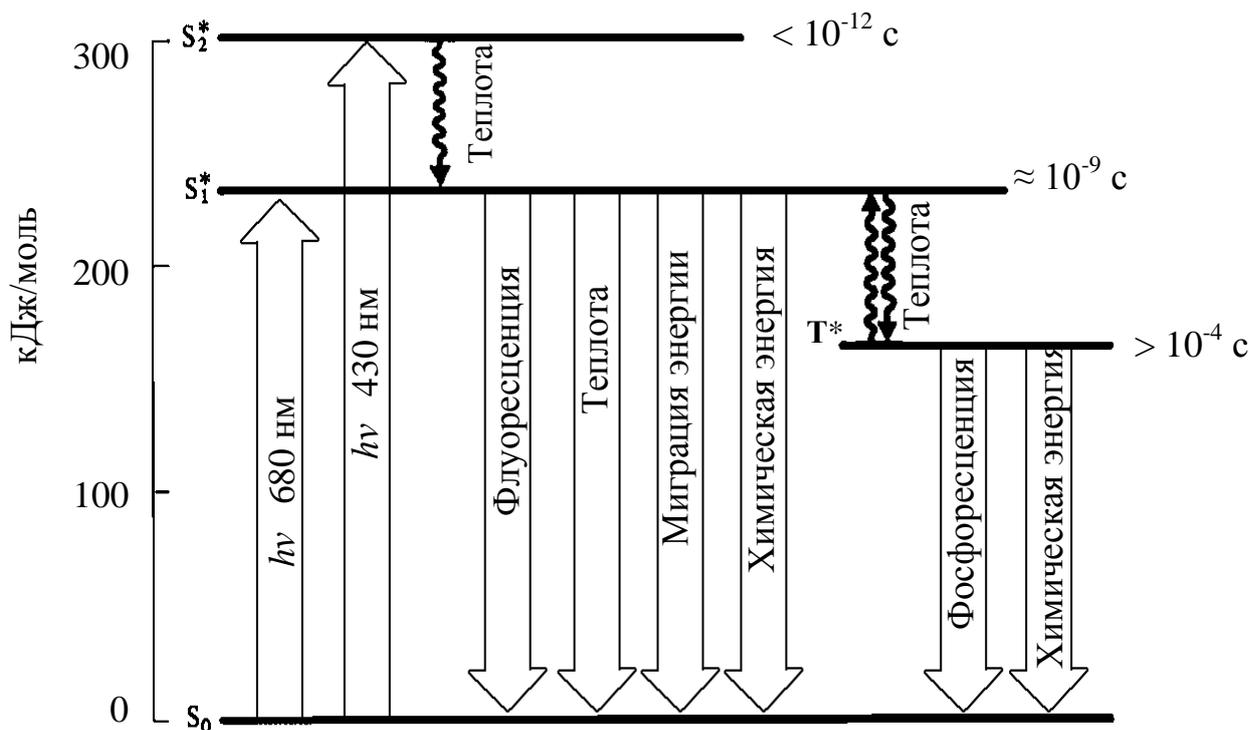


Рис. 18. Энергетические состояния молекулы хлорофилла и различные пути использования энергии электронного возбуждения (Полевой, 1989)

Энергия 1 кванта красного света (680 нм) равна  $\sim 41$  ккал/моль и вполне достаточна для перехода молекулы хлорофилла на первый синглетный уровень возбуждения  $S_1^*$  (рис. 18). Затем эта энергия целиком может быть использована на фотохимические реакции. Энергия же 1 кванта синего света (430 нм) выше и составляет  $\sim 65$  ккал/моль. Поглотив квант синего света, молекула хлорофилла переходит на более высокий уровень синглетного возбуждения  $S_2^*$ , и эта излишняя энергия превращается в теплоту при переходе молекулы в состояние  $S_1^*$ . Энергия 1 кванта красного света примерно эквивалентна энергии

перехода окислительно-восстановительного потенциала системы от  $E'_0 = +0,8$  В до  $E'_0 = -0,8$  В (рис. 8). Энергия 1 кванта инфракрасных лучей уже недостаточна для фотоокисления воды.

Эффективность использования в фотосинтезе света разного спектрального состава пропорциональна не количеству энергии квантов, а числу квантов. Исходя из суммарного уравнения фотосинтеза:



для образования 1 моля глюкозы нужно 686 ккал, следовательно, для ассимиляции 1 моля  $\text{CO}_2$  нужно  $\frac{686}{6} = 114$  ккал. Минимальный квантовый расход при освещении красным светом, исходя из энергии его квантов, равен  $\frac{114}{41} = 3$ , а в действительности расходуется 8 – 10 квантов. Следовательно, использование красного света на ассимиляцию 1 моля  $\text{CO}_2$  составляет  $\frac{114 \cdot 100}{41 \cdot 8} = 34\%$ , а синего  $\frac{114 \cdot 100}{65 \cdot 8} = 22\%$ . Таким образом, красные лучи для процесса фотосинтеза наиболее эффективны по сравнению с синими.

Определение максимального квантового выхода фотосинтеза возможно только на линейном участке световой кривой (рис. 9). Именно в этих условиях будет максимально эффективна фотохимическая работа фотосинтетического аппарата. Квантовый выход в зоне, близкой к насыщению, уменьшается. Однако даже на восходящем участке световой кривой имеются два неравнозначных для эффективности фотосинтеза отрезка – около компенсационного пункта фотосинтеза и выше. Это означает, что эффективность фотосинтеза, следовательно, и квантовый выход могут меняться даже в пределах незначительного участка световой кривой.

Предполагается, что в любом участке спектра ход световой кривой соответствует описанной выше картине и что уровень фотосинтеза на плато одинаков для всех длин волн света (рис. 9). Однако имеются данные, опровергающие это положение. Так, у пшеницы *Triticum aestivum* на белом свете были обнаружены наиболее высокие показатели фотосинтеза по сравнению с любым «цветным» светом по всей длине световой кривой. Положе-

ние световых кривых для красного света было выше, чем для любого другого цветного света. Наиболее низкое положение световых кривых получено для области 470 нм.

Для светолюбивых растений (кукуруза *Zea mays*, подсолнечник *Helianthus annuus*, табак *Nicotiana tabacum*) световая кривая фотосинтеза на синем свету находится ниже по сравнению с красным. Для теневого вида аспидистры *Aspidistra elatior* при низких освещенностях интенсивность фотосинтеза на красном свету выше, чем на синем. Кривая фотосинтеза достигает плато на красном свету при пониженном уровне освещения ( $20 \cdot 10^3$  эрг/см<sup>2</sup>) в отличие от синего света ( $80 \cdot 10^3$  эрг/см<sup>2</sup>). Однако фотосинтез аспидистры на плато для синего света почти вдвое выше, чем для красного. Для теневыносливого растения – плюща *Hedera helix* плато фотосинтеза получено только на синем свете (около  $80 \cdot 10^3$  эрг/см<sup>2</sup>). На красном свету плато может быть обнаружено в районе этих же интенсивностей или несколько ниже. Эти данные указывают на более благоприятное использование тенелюбами (аспидистра и плющ) синего света.

Таким образом, у растений, выросших на белом свету, световая кривая фотосинтеза в красных лучах всегда располагается выше, чем в синих (при одинаковом количестве падающих квантов). Низкая физиологическая эффективность синих лучей в районе слабых освещенностей может быть связана с активированием этими лучами дыхательных систем клетки. Отношение к синему и красному свету при более высокой интенсивности освещенности определяется степенью светолюбия растений. Так, у теневыносливых растений физиологическая эффективность синих лучей выше, чем для светолюбивых. Это особенно проявляется в районе светового насыщения фотосинтеза, где для некоторых растений обнаружен наибольший фотосинтез на синем свету по сравнению с красным.

Реакция Хилла представляет собой модель первичных фотохимических стадий фотосинтеза и в целом по отношению к специфическим ингибиторам, различным физическим и химическим факторам ведет себя сходно с процессами фотосинтеза. Ее активность у хлоропластов пшеницы *Triticum aestivum* на белом и синем свету характеризуется приблизительно одинаковой скоростью. У хлоропластов растений на красном свету активность ре-

акции наполовину меньше, что скорее обусловлено не изменением пигментного состава, а нарушением синтеза белков, входящих в фотосинтетическую цепь переноса электронов. Отсутствие различий активности реакции Хилла для растений на белом и синем свете может указывать на ведущую роль синего света в оптимизации условий функционирования цепи переноса электронов, поскольку белый свет включает и синий участок спектра.

При действии синего света активность реакции Хилла в молодых и старых листьях выше, чем при действии красного света. В то же время уровень активности реакции Хилла в старых листьях ниже на 40 – 50% по сравнению с молодыми независимо от спектрального состава света. Разница в действии длины световой волны сохраняется как при низкой, так и при более высокой интенсивности. Воздействие синего и красного света на активность фотофосфорилирования наиболее четко проявляется при высоких интенсивностях, но не при насыщающих. При световом насыщении различия в фотохимической активности хлоропластов при действии синего и красного света нивелируются. Величина активности реакции фотофосфорилирования меняется в зависимости от времени инкубации хлоропластов, количества хлорофилла и видовой принадлежности растений.

Организация ЭТЦ хлоропластов растений на красном и синем свете различается по эффективности миграции энергии к реакционным центрам фотосистем. Синий свет регулирует фотосинтетический перенос электрона, сопряженный с фотофосфорилированием, а также процесс восстановления НАДФ<sup>+</sup>. На синем свете активность фотовосстановления НАДФ<sup>+</sup> повышается почти в два раза по сравнению с активностью этой реакции на красном свете. Причиной этого может быть разная скорость переноса электрона между ФС I и ФС II. Лимитирующим фактором переноса электрона между двумя фотосистемами при действии красного света является недостаток пластоцианина и активность цитохромов. Синий свет оказывает регуляторное действие на состояние цитохромов фотосинтетической цепи переноса электрона. Увеличение активности реакций переноса электронов в хлоропластах на синем свете связано с активным участием в этом процессе ФС II, чего не наблюдается под воздействием красного света.

Предполагают, что красный свет активирует ФС I. Это приводит к образованию АТФ в процессе циклического фотофосфорилирования и в свою очередь стимулирует синтез полисахаридов. Циклическое фотофосфорилирование происходит с помощью хлорофилла *a*. Поэтому процесс активно протекает в области 700 нм, где свет поглощается длинноволновой формой хлорофилла *a*. Для листьев вики *Vicia faba* показано, что «дополнительный» синтез АТФ в красном свете приводит к повышенному накоплению сахарозы по сравнению с тем, которое происходит при синем свете.

Спектральный состав света влияет на газообмен растений. При воздействии на растение синего света может происходить значительное усвоение энергии света без соответствующего выделения кислорода. Запасание энергии красной области спектра и газообмен полностью сопряжены. Спектральная зависимость нециклического фотофосфорилирования указывает на его связь с реакцией выделения кислорода, для этой реакции необходимо участие хлорофилла *b*. Высказано предположение, что изменением интенсивности синего света можно регулировать фотосинтетические процессы, в том числе и скорость фотоокисления воды. Последняя определяется скоростью переноса электронов между фотохимическими системами хлоропластов.

Таким образом, квантовый выход фотосинтеза на красном свете выше, поскольку его энергия может быть целиком использована на фотохимические реакции в отличие от энергии синих лучей. Свет разного спектрального состава выступает регулятором скорости движения электрона по ЭТЦ и средством управления фотохимической активностью хлоропластов. Действие синего света может приводить к увеличению нециклического фотофосфорилирования и восстановления НАДФ<sup>+</sup> с участием в этом процессе ФС II, а также использованию энергии света без выделения кислорода. Красный свет способен вызывать уменьшение активности реакции Хилла и активировать ФС I, что приводит к образованию АТФ в процессе циклического фотофосфорилирования. Эти изменения позволяют растениям реализовывать потенциальные возможности световых реакций фотосинтеза в условиях разного качественного состава света.

## 2.4. Темновые реакции

Качество света оказывает сложное и разностороннее влияние на темновые реакции фотосинтеза. Меняется интенсивность процесса, оцениваемая по накоплению массы, поглощению  $\text{CO}_2$  и выделению  $\text{O}_2$ , ферментативная активность, характер образующихся продуктов, и др.

**Спектр действия** – это зависимость эффективности химического (биологического) действия света от длины его волны. Спектр действия фотосинтеза определяют путем измерения величины ответной реакции на воздействие светом узких участков спектра при одинаковой интенсивности падающего света. К.А. Тимирязев (1869) впервые показал, что максимум фотосинтеза (ассимиляции  $\text{CO}_2$ ), как и максимум поглощения света хлорофиллом, соответствует красным лучам. Позднее Т.В. Энгельман (1882) обнаружил, что спектр действия фотосинтеза имеет второй максимум – в сине-фиолетовой области и минимум – в зеленых лучах. Кривая зависимости интенсивности фотосинтеза от длины волны падающего света при выровненном числе квантов представлена на рисунке 19. Она имеет два выраженных максимума – в красной и синей части спектра, аналогичных максимумам поглощения хлорофиллов и каротиноидов.



Рис. 19. Спектр действия фотосинтеза:  
1 – спектр поглощения, 2 – относительная интенсивность фотосинтеза (Мокроносов, Гавриленко, 1992)

**Физиологическая эффективность** различных участков света для фотосинтеза ( $Q$ ) – это отношение интенсивности фотосинтеза в данном участке спектра ( $\Phi$  – данная область спектра) к интенсивности фотосинтеза в красной области спектра ( $\Phi$  – красная область спектра). Интенсивность света разных участков спектра, как и при определении спектров действия фотосинтеза, должна быть уравнена по энергии или по падающим квантам. Физиологическая эффективность фотосинтеза в данных лучах следующая:

$$Q_{\lambda} = \frac{\Phi_{\lambda} \text{ данные лучи}}{\Phi_{\lambda} \text{ красные лучи}}.$$

Интенсивность фотосинтеза в разных участках спектра неодинакова. Основные различия в ходе световых кривых фотосинтеза заключаются в том, что у растений с синего света значительно больше линейный, восходящий участок световой кривой фотосинтеза, вследствие этого световое насыщение фотосинтеза наступает при более высоких интенсивностях света, чем у растений на красном свете (рис. 20). Это обстоятельство позволяет растениям с синего света эффективнее использовать на фотосинтез свет высоких интенсивностей. Такие данные получены как для  $C_3$ -, так и для  $C_4$ -растений. Скорость фотосинтеза быстро и значительно увеличивается при добавке небольшого количества (20% от насыщения красного света) синего света к красному. Повидимому, это связано с регуляторным действием синего света на фотохимическую стадию фотосинтеза.

Изучение влияния света разного спектрального состава на фотосинтез в листьях ячменя *Hordeum vulgare* показало, что интенсивность процесса уменьшалась в ряду синий – зеленый – красный свет. У световых кривых фотосинтеза листьев бадана *Bergenia crassifolia* и серпухи *Serratula coronata* плато светового насыщения понижалось в направлении синий – красный – белый – зеленый свет. Это было справедливо как для молодых, так и для взрослых листьев. В работе с растениями перца *Piper nigrum* была показана максимальная интенсивность фотосинтеза для листьев на синем свете с последовательным его уменьшени-

ем после выращивания на сине-красном (25% синего света), белом, красном и зеленом свету.

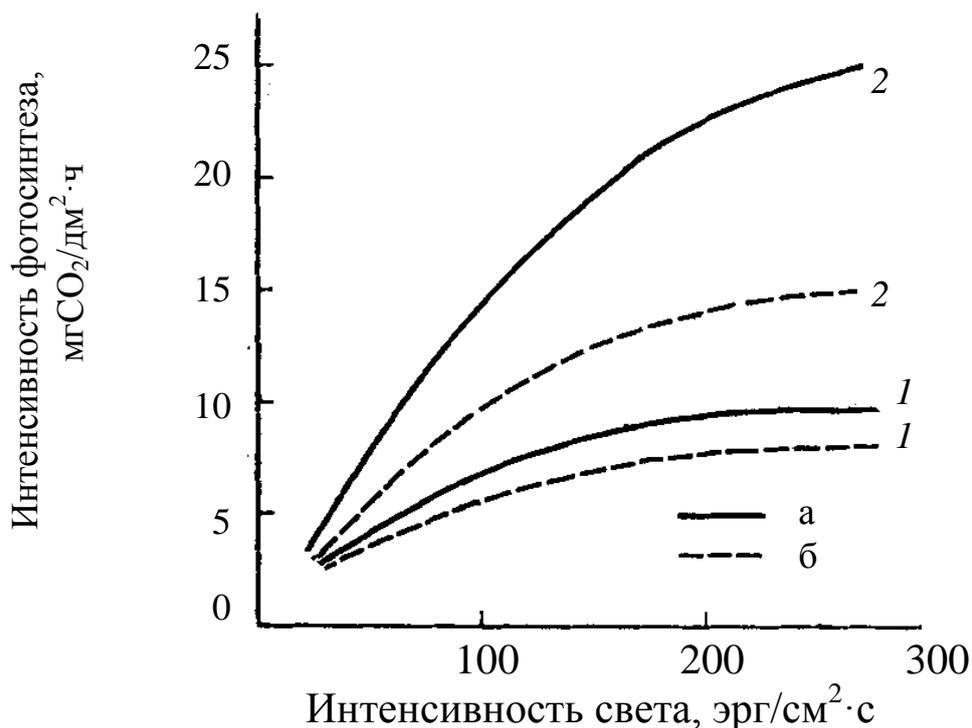


Рис. 20. Световые кривые фотосинтеза растений, выращенных на красном (1) или синем свете (2): а – бобы *Faba vona*, б – кукуруза *Zea mays* (Воскресенская, 1975)

Потенциальная активность фотосинтеза в пересчете на единицу площади листа картофеля андигенум *Solanum andigenum* на синем свету более высокая, чем на красном. Отчасти это связано с влиянием спектрального состава света на морфогенез фотосинтетического аппарата, которое привело к существенному увеличению удельной поверхностной плотности листьев на синем свету по сравнению с красным светом. В пересчете на единицу веса листа картофель в условиях красного света характеризуется более высокой интенсивностью фотосинтеза, чем в условиях синего света. Такая зависимость потенциального фотосинтеза растений от качества света может быть обусловлена четкой спектральной зависимостью их морфогенеза – на красном свету они характеризуются малым ростом фотосинтезирующей листовой поверхности.

Фотосинтез хвойных растений на красном свету в сравнении с синим выше на 10%. При выращивании элодеи *Elodea canadensis*

*sis* на красном и синем свете, выровненном по энергии, для фотосинтеза более эффективным оказался тот свет, на котором выращивалось растение. Для подсолнечника *Helianthus annuus* и кукурузы *Zea mays*, выросших при затенении, синий и красный свет оказался практически одинаково эффективным. В то же время для растений, выращенных при полном солнечном освещении, красный свет давал более высокий фотосинтез.

Известно, что длительное воздействие синего света вызывает аномалии в ростовых процессах растений, но не приводит к их гибели. Однако длительное воздействие красного света на растения некоторых видов нередко приводит к ингибированию фотосинтеза и их гибели. Более активная общая ассимиляция  $\text{CO}_2$  на синем свете обусловлена активирующим его действием на процессы электронного транспорта и на темновые реакции углеродного цикла.

**Активность ферментов.** Показано регулирующее действие света разного спектрального состава на активность ферментов фотосинтетического превращения углерода (рис. 14). У растений на синем свете обнаружена более высокая активность РДФ-карбоксилазы, глицеральдегид-фосфатдегидрогеназы, гликолатоксидазы и глиоксилатаминотрансферазы. Эти изменения активности ферментов связаны с активирующим действием синего света на синтез белков *de novo*. Известно также активирующее действие кратковременного освещения красным светом и обратимость этого действия последующей вспышкой дальнего красного света для многих ферментов фотосинтетического метаболизма углерода, локализованных как в хлоропласте, так и вне его – РДФ-карбоксилазы, триозофосфат-дегидрогеназы, ФЕП-карбоксилазы, рибулозофосфатизомеразы, гликолатоксидазы и глиоксилатредуктазы.

Активность РДФ-карбоксилазы у  $\text{C}_3$ -растений – бобов *Faba bona*, ячменя *Hordeum vulgare*, гороха *Pisum sativum* и ФЕП-карбоксилазы у  $\text{C}_4$ -растений – кукурузы *Zea mays* отличается для растений на красном и синем свете в 2 – 2,5 раза в пользу синего света. Это увеличение связано с индукцией дополнительного биосинтеза этих ферментов. Однако степень увеличения активности РДФ-карбоксилазы в 2 – 2,5 раза не соответствует возрастанию фотосинтеза под влиянием синего света, оно всегда значи-

тельно меньше. Этот факт может быть связан с тем, что активность триозофосфатдегидрогеназы – фермента восстановительной стадии цикла Кальвина – в данном случае является фактором, который определяет скорость реакций, а следовательно, – величину ассимиляции  $\text{CO}_2$ .

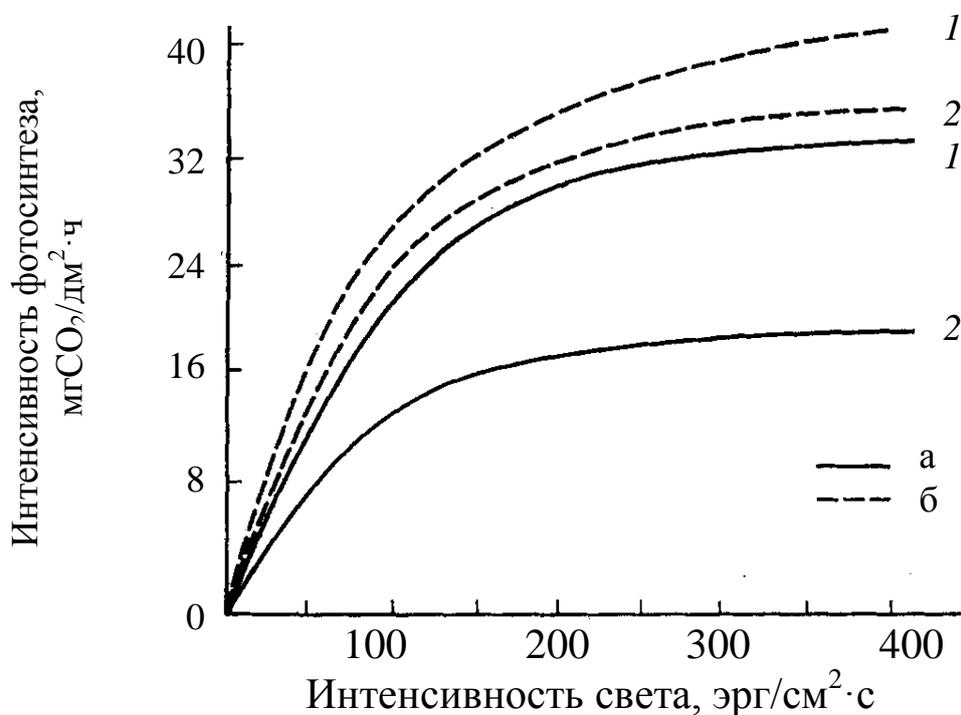


Рис. 21. Возрастная зависимость фотосинтеза растений, выращенных на синем (1) и красном свете (2): а – старый лист, б – молодой лист (Воскресенская, 1975)

Если выращивание растений на синем свете резко увеличивало активность РДФ-карбоксилазы, то разница в активности триозофосфатдегидрогеназы для растений с красного и синего света была значительно меньше. Всегда наблюдался разрыв в активизирующем действии синего света на активность РДФ-карбоксилазы и триозофосфатдегидрогеназы. Лимитирующим фактором для активности триозофосфатдегидрогеназы может являться ингибирование на синем свете образования НАДФ·Н, играющего роль кофермента. Возможными причинами этого служат усиленное образование НАД·Н, отвлечение фотосинтетически образованного электрона на восстановление  $\text{O}_2$  или же повторное окисление кислородом образованного НАДФ·Н.

При увеличении возраста листа различия в активности фотосинтеза и ферментов становятся особенно существенными у растений с красного света. Активность РДФ-карбоксилазы и фотосинтез листьев разного возраста у бобов *Faba bona* на синем свете практически не различаются (рис. 21). У выращенных на красном свете старых листьях фотосинтез, активность РДФ-карбоксилазы и общее содержание белка в два раза меньше, чем у молодых листьев.

Величина фонда гликолевой кислоты, образуемой в процессе фотодыхания, в листьях высших растений на синем свете ниже, чем на красном. Наиболее вероятной причиной этого явления следует считать стимулирующее действие синего света на реакцию карбоксилирования РДФ. По современным представлениям, гликолевая кислота образуется в оксигеназной реакции из РДФ. В этой реакции, катализируемой РДФ-карбоксилазой, углекислый газ и кислород выступают в качестве конкурирующих субстратов. Причем соотношение скоростей реакций карбоксилирования и образования гликолевой кислоты зависит не от активности фермента, а от соотношения концентраций углекислого газа и кислорода в центрах карбоксилирования. Поэтому можно предполагать, что синий свет каким-то образом ускоряет приток углекислого газа в центры карбоксилирования. В результате этого повышается отношение  $CO_2 : O_2$  и, следовательно, замедляется образование гликолевой кислоты. Аналогичные сдвиги отмечаются при повышении концентрации  $CO_2$  во внешней среде. Следовательно, обнаруживается тесная взаимосвязь между увеличением под влиянием синего света возможностей первичного карбоксилирования РДФ с участием РДФ-карбоксилазы и образованием гликолата.

Для ферментов гликолатного пути – гликолатоксидазы и гликолатаминотрансферазы установлено одинаковое увеличение активности при выращивании растений на синем свете. Это указывает, что практически весь глиоксилат, образуемый из гликолата с участием гликолатоксидазы, подвергается аминированию до глицина:



На синем свете гликолатный путь (фотодыхание) служит для метаболизма разнообразных соединений, которые образуются на базе гликолата, а не является простой потерей ассимилированного углерода в виде  $\text{CO}_2$  за счет окисления глиоксилата.

**Продукты фотосинтеза.** Выращенные на синем и красном свете растения существенно различаются по составу продуктов фотосинтеза. При выравнивании синего и красного света по квантам, то есть при одинаковых для фотохимической стадии условиях освещения, наблюдается следующая картина. Синий свет уже через несколько секунд экспозиции активирует включение  $^{14}\text{C}$  в неуглеводные продукты – аминокислоты и органические кислоты, главным образом в аланин, аспартат, глутамат, малат и цитрат, в более поздние сроки, через минуты, – во фракцию белков. Образование всех фосфорных эфиров сахаров и свободных углеводов при этом ингибируется. Красный свет при коротких экспозициях вызывает включение  $^{14}\text{C}$  во фракцию растворимых углеводов и при минутных – в крахмал. При этом на красном и синем свете при минутных экспозициях специфика распределения радиоактивности внутри группы углеводов между сахарозой, глюкозой и олигосахарами не обнаружена. Подавляющее количество радиоактивных углеводов было представлено сахарозой для красного и синего света. Необходимо отметить, что распределение радиоактивности по фракциям зависит от видовых особенностей, физиологического и онтогенетического состояния растений.

Максимум активации включения углерода  $^{14}\text{C}$  в аминокислоты и малат приходится на 458 – 480 нм и совпадает с максимумом активации синим светом биосинтеза белка. У растений на синем свете содержание белков, органических и аминокислот в клетке всегда существенно больше, чем у растений на красном свете. Эта особенность метаболизма растений является общей для самых разнообразных объектов – зеленых и красных водорослей, высших споровых и семенных растений, видов с  $\text{C}_3$ - и  $\text{C}_4$ -путями ассимиляции  $\text{CO}_2$ . Она сохраняется при различных концентрациях  $\text{CO}_2$  и неодинаковой интенсивности света. Активация синим светом включения метки в органические и аминокислоты отмечена даже при небольшой добавке этого света к красному.

Однако у изолированных хлоропластов различий в образовании крахмала на синем и красном свете не обнаружено.

Ускоренное образование органических и аминокислот на синем свете может происходить по причине инактивации триозофосфатдегидрогеназы (рис. 14). В результате подобной инактивации замедляется восстановление ФГК до триоз. Это приводит к увеличению стационарного фонда ФГК и, следовательно, к более интенсивному ее использованию в синтезе  $C_3$ - и  $C_4$ -кислот. Возможность данного механизма регуляции подтверждает тот факт, что в спектре действия активации НАДФ-специфичной триозофосфатдегидрогеназы наблюдается минимум в синих лучах – 440 – 480 нм. Ускорение синтеза  $C_4$ -кислот можно объяснить также стимуляцией синим светом активности фосфопируваткарбоксилазы. Возможно, что в этом случае происходит не активация существующих молекул фермента, а индукция светом биосинтеза фермента.

Эффект синего света сохраняется некоторое время в других условиях освещения, например на красном свете. Поэтому очевидно, что влияние синего света на метаболизм имеет низкое световое насыщение, не зависит от присутствия красных лучей и обладает последействием. Для метаболических эффектов синего света необходимо присутствие в среде кислорода. В атмосфере азота разница в метаболизме на красном и синем свете существенно меняется за счет того, что резко сокращаются возможности образования с участием ФЕП-карбоксилазы малата и аспартата. Следовательно, действие синего света на метаболизм может быть опосредовано его влиянием на кислородный режим клетки на уровне карбоксилирования ФЕП и образования дикарбоновых кислот.

Причиной быстрого старения листьев на красном свете является уменьшение общего содержания белка, а также накопление фенольных соединений. Активация биосинтеза фенолов на красном свете может быть связана с увеличением доли сахаров среди продуктов фотосинтеза. Поскольку исходным субстратом для синтеза фенолов по шикиматному пути является промежуточный продукт цикла Кальвина – эритрозо-4-фосфат. Накопление в листе фенолов может приводить к инактивации ферментов вследствие их связывания с фенолами или их предшественниками. Фе-

нольные соединения известны как ингибиторы образования АТФ. Ингибирование активности ферментов фотосинтетического метаболизма продуктами фотосинтеза, в данном случае фенолами, может быть одним из механизмов в саморегулировании фотосинтеза.

Таким образом, качество света влияет на интенсивность процесса фотосинтеза, активность ферментов фотосинтетического метаболизма и характер образующихся продуктов. Наибольшее физиологическое значение для активности фотосинтеза имеют синяя и красная области спектра. При этом фотосинтез растений на синем свете выше, чем на красном. Это связано с изменением ферментативной активности в разных условиях освещения. У растений на синем свете обнаружена более высокая активность многих ферментов метаболизма углерода, в том числе РДФ-карбоксилазы. Показано, что на синем свете замедляется образование гликолевой кислоты в процессе фотодыхания, а сам гликолатный путь становится необходим в первую очередь для метаболизма разнообразных соединений, образующихся из гликолата. На синем свете по сравнению с красным светом в листьях растений дополнительно образуются неуглеводные продукты – аминокислоты, органические кислоты и белки. Возрастные особенности фотосинтеза проявляются в большей степени у растений, выросших на красном свете.

## Глава 3. Фотосинтез и продолжительность светового периода

Продолжительность светового периода действует на светозависимые процессы двух типов – *фоторегуляторные*, воспринимаемые в основном фитохромом и пигментами синего света, и *фотосинтетические*, с пластидными пигментами в качестве фоторецепторов. Эти аспекты влияния продолжительности освещения на растение тесно переплетаются друг с другом. Так, изменения фотосинтеза могут отразиться на энергетическом и субстратном снабжении морфогенетических процессов. В свою очередь, изменения интенсивности и направленности процессов роста и развития могут повлиять на характер запроса растущих органов на ассимилянты и как следствие – на процесс фотосинтеза. Кроме того, фоторегуляторные реакции, воздействуя на морфогенез листа, его клетки, пластиды, а также на функционирование фотосинтетических систем, приводят к четким изменениям количественной и качественной сторон фотосинтеза.

В фоторегуляторных процессах свет выполняет не энергетическую, а сигнальную функцию – осуществляет регуляцию фотодвижений (фототаксисы, фототропизмы, фотонастии), фотоморфогенеза и фотопериодизма. **Фотоморфогенез** – это зависимые от света процессы роста и дифференцировки растений. В ходе фотоморфогенеза в соответствии с генотипом растение приобретает форму, которая оптимальна для поглощения света в конкретных условиях обитания. **Фотопериодизмом** называется реакция растения на длину световых и темновых периодов, дня и ночи, а *фотопериодом* – закономерное чередование светлого и темного периодов суток.

Фотопериодические группы растений выделяют по реакции зацветания в ответ на длину дня:

**Нейтральные** растения – не обладают фотопериодической чувствительностью (горох *Pisum sativum*, гречиха *Fagopyrum es-*

*culentum*, подсолнечник *Helianthus annuus*, хлопчатник *Gossypium hirsutum*).

**Длиннодневные** растения – зацветают при длине дня больше определенной для каждого вида критической длины (вереск *Calluna vulgaris*, лен *Linum usitatissimum*, овес *Avena sativa*, пшеница *Triticum aestivum*, рожь *Secale cereale*, рудбекия *Rudbeckia sp.*, салат *Lactuca sativa*, свекла *Beta vulgaris*, табак *Nicotiana tabacum*, тимофеевка *Phleum pratense*, укроп *Anethum graveolens*, ячмень *Hordeum vulgare*).

**Короткодневные** растения – зацветают при наличии длительного темного периода выше критической величины (дурнишник *Xanthium strumarium*, конопля *Cannabis sativa*, кукуруза *Zea mays*, перилла *Perilla sp.*, просо *Panicum isachnoides*, рис *Oryza glaberrima*, соя *Glycine hispida*, томат *Lycopersicon esculentum*, фасоль *Phaseolus vulgaris*, хризантема *Chrysanthemum sp.*).

**Длинно-короткодневные** растения – быстрее зацветают при пребывании сначала на длинном, а затем на коротком дне (бриофиллум *Bryophyllum crenatum*, топинамбур *Helianthus tuberosus*, цеструм *Cestrum nocturnum*).

**Коротко-длиннодневные** растения – быстрее зацветают при выращивании сначала на коротком, а затем на длинном дне (клевер *Trifolium repens*, колокольчик *Campanula medium*).

Реакция растений на длину дня проявляется лишь в том случае, если фотопериодическому воздействию подвергается зеленый фотосинтезирующий лист. Изменения фотосинтеза являются следствием реакции растений на фотопериод, возникающей за счет специфических рецепторов и регуляторных механизмов, непосредственно не связанных с фотосинтезом. Степень воздействия продолжительности светового периода на фотосинтетические процессы растений зависит от их видовой принадлежности и требовательности к длине светового периода.

### 3.1. Фотосинтетический аппарат

Формирование фотосинтетического аппарата практически полностью зависит от света. Изменение элементов структуры листа как органа фотосинтеза в первую очередь отражает адаптированность к меняющимся световым условиям, в том числе и к различной продолжительности светового периода.

**Лист.** В зависимости от продолжительности освещения меняется число клеток листа и их параметры – диаметр, объем и поверхность. У растения длинного дня – ячменя *Hordeum vulgare* клетки максимальных размеров формируются при 16-часовом фотопериоде. Увеличивается также число клеток в единице ассимиляционной поверхности. Эти изменения приводят к увеличению толщины хлоренхимы листа. Для поглощения световой энергии толщина листа играет важную роль, определяя длину оптического пути. При сокращении фотопериода менее 16 часов аппарат листа не достигает своих потенциальных возможностей, приобретает признаки, не характерные для нормальной структуры листа. Восстановление фотосинтетического аппарата наступает при оптимальных условиях фотопериода – освещение в течение 16 часов. Листья злаковых культур достигают максимальной площади на фоне относительно невысокого уровня освещения и при большой длине дня. Это обусловлено увеличением числа и размеров клеток. Для картофеля *Solanum tuberosum* показано, что при длинном дне максимальная площадь листьев на один куст в разных опытах составляет 0,5 – 1,5 м<sup>2</sup>, при коротком дне – только 0,2 – 0,5 м<sup>2</sup>.

**Пластиды.** Насыщение единицы поверхности листа хлоропластами определяется продолжительностью светового периода. В листьях растений длинного дня число хлоропластов достигает максимальных значений при 16-часовом фотопериоде. Количество хлоропластов в единице ассимиляционной поверхности возрастает при 16-часовом фотопериоде практически вдвое по сравнению с 4-часовым. При увеличении светового периода формируются хлоропласты с большими размерами, объемом и поверхностью. Максимально развитая фотоактивная поверхность хлоро-

пластов в единице площади листа наблюдается у растений с 12- и 16-часовым фотопериодом. Сокращение продолжительности светового периода менее 16 часов вызывает уменьшение объема хлоропластов в клетке. Это подчеркивает существенное влияние длины светового периода на число и размеры хлоропластов в отдельных клетках и в ассимиляционной поверхности листа. Суммарная площадь сечения хлоропластов в клетке также меняется в зависимости от длительности светового периода, достигая максимальных величин при 16-часовом и минимальных – при 4-часовом фотопериоде. Это может быть свидетельством большей развитости и потенциальной активности фотосинтетического аппарата. Хлоропласты, сформированные при разной продолжительности светового периода, различаются по фотохимической активности и по уровню содержания сухого вещества.

Таким образом, изменение длительности периода освещения определяет морфофункциональные характеристики фотосинтетического аппарата. Сокращение светового периода вызывает уменьшение числа и морфометрических параметров клеток, а также количества хлоропластов в клетках листа. Объем и поверхность хлоропласта закономерно возрастают при увеличении длительности освещения независимо от его уровня. Эти перестройки фотосинтетического аппарата в ответ на изменение продолжительности светового периода проявляются в различной степени у растений разных фотопериодических групп, что позволяет им наиболее эффективно использовать энергию света.

### 3.2. Пигментные системы

Длина светового периода в существенной степени влияет на накопление фотосинтетических пигментов. Известно, что синтез пигментов контролируется реакцией фотоморфогенеза через функционирование фитохромной системы. С изменением светового периода накопление хлорофиллов  $a$ ,  $b$  и  $(a + b)$  в листьях растений проявляет зависимость от их фотопериодической группы. В листьях короткодневных – соя *Glycine hispida*, фасоль *Phaseolus vulgaris* и нейтральных растений – подсолнечник *Helianthus annuus* содержание хлорофилла достигает максимальных ве-

личин при 10-часовом дне. Увеличение продолжительности до 12 и 14 часов снижает содержание хлорофилла. У растений длинного дня – овес *Avena sativa*, ячмень *Hordeum vulgare* содержание хлорофиллов  $a$ ,  $b$  и  $(a + b)$  возрастает с увеличением фотопериода, достигая максимальных значений при 14-часовом световом периоде. При этом концентрация хлорофилла в хлоропласте в зависимости от длительности светового периода меняется в меньшей степени, что можно рассматривать как адаптивную реакцию фотосинтетического аппарата в ответ на сокращение светового периода. Максимальное накопление хлорофилла  $a$  положительно коррелирует с оптимальными для цветения фотопериодами, в то время как по хлорофиллу  $b$  четкой зависимости для растений различных фотопериодических групп – перилла *Perilla*, рудбекия *Rudbeckia*, гречиха *Fagopyrum* не отмечено.

У растений картофеля *Solanum andigenum* при разных вариантах продолжительности светового периода прослеживается односторонняя возрастная кривая содержания хлорофилла с максимумом, наблюдающимся у репродуктивных растений. При этом в условиях короткого дня содержание хлорофилла было меньшим, чем в условиях длинного дня. Отмечается также тенденция к уменьшению величины соотношения хлорофиллов  $a/b$  на коротком дне по сравнению с длинным днем. Это служит косвенным указанием на изменение соотношения светособирающих комплексов ФС I и ФС II, происходящее в листьях картофеля под влиянием фотопериодического воздействия. Продолжительность светового периода влияет также на соотношение лабильной и прочносвязанной форм хлорофилла. Уменьшение светового периода до 4 – 8 часов приводит к увеличению лабильной формы хлорофилла, что свидетельствует о формировании фотосинтетических мембран с различной степенью связи пигмента в белково-липидном комплексе.

Продолжительность темного и светового периодов играет определенную роль в процессах метаболизма фотосинтетических пигментов. Кроме того, содержание пигментов в листе не остается постоянным на протяжении суток. Оно меняется в зависимости от условий освещенности и физиологического состояния растения. В полдень, когда солнечный свет содержит максимум коротковолновых лучей высокой интенсивности, увеличивается

содержание хлорофиллов и каротиноидов. В зеленых листьях на свету происходят также взаимопревращения ксантофиллов. В утренние и вечерние часы снижается количество лютеина или зеаксантина, то есть ксантофиллов, которые содержат гидроксильные группы, и повышается содержание виолаксантина – ксантофилла, содержащего как гидроксильные, так и эпоксидные группы. При этом сумма основных каротиноидов остается постоянной.

Таким образом, изменение фотопериода приводит к определенным сдвигам в пигментном фонде листьев растений разных фотопериодических групп. Растения длинного дня накапливают в листьях высокий уровень хлорофиллов при увеличении светового периода, растения короткого дня – при его уменьшении. Меняется содержание и соотношение основных и добавочных фотосинтетических пигментов, а также уровень их лабильной и прочно-связанной форм. В течение суток происходят взаимопревращения разных групп пигментов, вызванные изменением количественных и качественных характеристик света.

### **3.3. Световые и темновые реакции**

Продолжительность светового периода вызывает изменения в световых и темновых стадиях фотосинтеза. В условиях короткого и длинного дня выявлены различия в активности ФС I и ФС II у растений с неодинаковыми типами фотопериодической реакции. Найдены характерные изменения в активности реакционных центров ФС I и ФС II при переходе длиннодневного растения табака *Nicotiana tabacum* от ювенильного состояния к взрослому. По мере увеличения экспозиции освещения возрастает фотохимическая активность хлоропластов, подтверждением этого служит увеличение активности реакции Хилла.

Характерным и устойчивым признаком реакции картофеля *Solanum tuberosum* на короткий день является усиление фотосинтеза на 20 – 40% по сравнению с растениями на длинном дне. Такая фотопериодическая экспрессия фотосинтеза проявляется при любом способе расчета – на площадь, массу или хлоропласт. Сокращение длительности фотосинтеза на коротком дне, связанное с уменьшением светового периода за счет утренних и вечерних

часов, полностью компенсируется усилением фотосинтеза в дневные часы. Поэтому суточная фотосинтетическая продуктивность единицы листовой поверхности при разных фотопериодах оказывается весьма близкой. Аналогичная компенсация фотосинтеза в суточном цикле показана на растениях обеих фотопериодических групп – салате *Lactuca*, перилле *Perilla*, дурнишнике *Xanthium*, выращиваемых на длинном и коротком дне. Выравнивание суточной продуктивности листьев при разных фотопериодах показывает, что фотосинтетическую продуктивность растений нельзя объяснить только разной продолжительностью светового периода.

Экспрессию фотосинтеза коротким днем, присущую растениям с разными типами фотопериодической реакции, можно связать с неодинаковой скоростью экспорта ассимилятов из хлоропластов и листа. На коротком дне этот показатель в 1,3 – 2,0 раза больше, чем на длинном дне. Поэтому вероятность ингибирования фотосинтеза конечными продуктами реакций больше на длинном дне. Различия в скорости транспорта ассимилятов обеспечиваются большей аттрагирующей (англ. *attractive* – притягательный, привлекательный) способностью растущих клубней на коротком дне, что может быть связано с высокой гормональной активностью тканей в этих условиях. Кроме того, реакция на фотопериод существенно изменяет функциональную активность единичного хлоропласта, что достигается индукцией РДФ-карбоксилазы на коротком дне.

Продолжительность светового периода неоднозначно влияет на интенсивность фотосинтеза в зависимости от фазы развития и направленности морфогенетических процессов у растений. Показано, что у молодых растений картофеля *Solanum andigenum* потенциальная интенсивность фотосинтеза на длинном дне превышала таковую на коротком дне. Иная картина наблюдалась у взрослых и стареющих растений. В этот период наиболее высокой интенсивностью фотосинтеза отличались растения, находившиеся в условиях короткого дня на синем свете, то есть в условиях, особенно сильно стимулирующих процесс образования и рост клубней. На красном свете в условиях короткого дня наблюдали более раннее и интенсивное старение растений, что, очевидно, и

обусловило в этом варианте резкое падение потенциальной активности фотосинтеза в поздние сроки развития.

Интенсивность фотосинтеза зависит от скорости изменения светового режима. Если освещенность уменьшается или увеличивается медленно, то и интенсивность фотосинтеза соответственно постепенно снижается или растет. Однако при быстром чередовании света и темноты интенсивность фотосинтеза изменяется непрямолинейно. После включения света интенсивность фотосинтеза сначала увеличивается, затем падает и далее вновь растет до определенного предела, соответствующего данной освещенности. Этот феномен получил название *индукционного эффекта*. Считается, что после включения света акцептор  $\text{CO}_2$  – рибулозодифосфат – быстро расходуется и требуется некоторый период, в течение которого образуются новые молекулы этого вещества. Индукционные эффекты зарегистрированы при переходе от сильного к слабому свету, от длинноволнового к коротковолновому.

**Продукты фотосинтеза.** Качественный набор ассимилятов, образуемых при разных фотопериодах, одинаков. Однако при количественной оценке обнаруживается преобладание синтеза углеводов – сахарозы и крахмала у растений на коротком дне. У растений на длинном дне увеличена доля углерода, используемого на альтернативных путях метаболизма – аминокислоты, оксикетокислоты и белки. Достаточно двух короткодневных фотопериодов, чтобы резко индуцировать включение  $^{14}\text{C}$  в углеводный канал метаболизма. Усиленный синтез сахарозы на коротком дне сопряжен с очень интенсивным транспортом ассимилятов из листа и быстрым использованием их в процессе роста запасующих органов. В результате относительно малая доля продуктов фотосинтеза используется на формирование листьев. Короткий день ускоряет старение растений и вызывает более раннее прекращение фотосинтетической деятельности.

**Дневной ход фотосинтеза.** В умеренном климате при достаточном обеспечении растений водой ход фотосинтеза в основном соответствует изменению освещенности. Начинаясь утром, с восходом солнца, фотосинтез достигает максимума в полуденные часы, а затем постепенно снижается к вечеру, прекращаясь с за-

ходом солнца. В жарком климате к полудню при максимальной освещенности вследствие большой потери воды наблюдается снижение фотосинтеза. Оно тем больше, чем выше температура, и иногда даже оказывается ниже компенсационной точки. К вечеру при снижении нагрева интенсивность фотосинтеза увеличивается. Кривая дневного хода фотосинтеза получает при этом двухвершинный характер с более высоким максимумом утром и менее высоким к вечеру. Например, у сахарного тростника *Saccharum officinarum* первый максимум отмечается между 8 и 10 ч, а второй – между 14 и 16 ч. В середине дня интенсивность фотосинтеза составляет 20 – 50% ее величины в утренние часы. Подобные двухвершинные кривые характерны для дневного хода фотосинтеза и растений умеренной зоны (рис. 22).

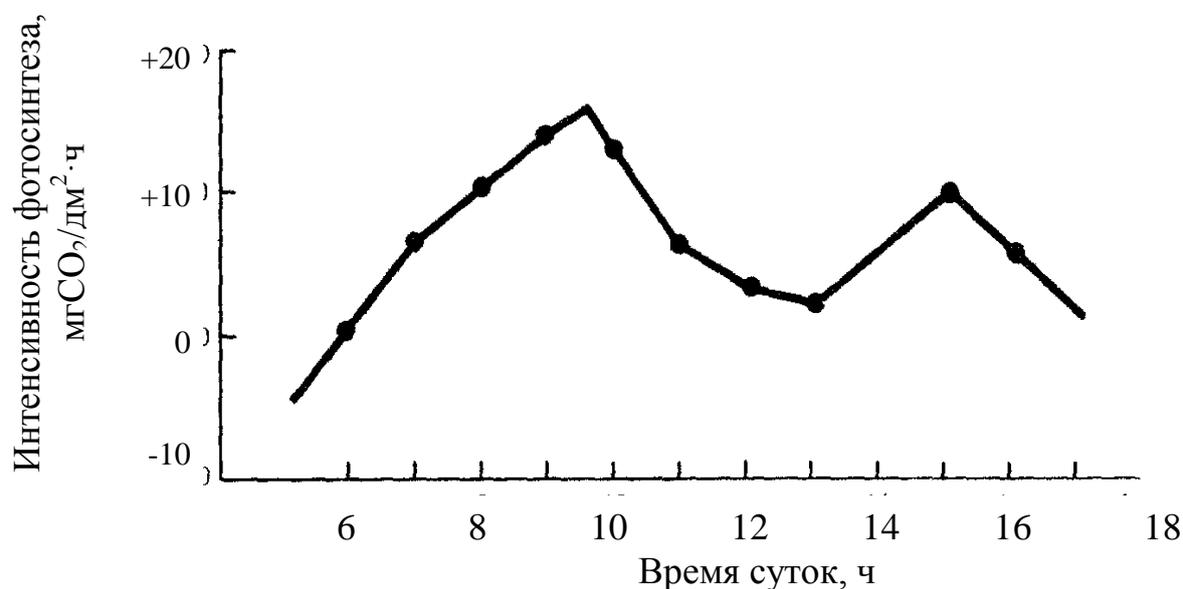


Рис. 22. Суточный ход интенсивности фотосинтеза у листьев яблони *Malus domestica* (Полевой, 1989)

О.В. Заленский изучал дневной ход фотосинтеза у картофеля *Solanum tuberosum*, выращиваемого на разной высоте над уровнем моря. Оказалось, что только в условиях равнины дневной ход фотосинтеза у картофеля приближается к одновершинной кривой, то есть более или менее следует за изменением интенсивности света и температуры. На высоте 2300 м кривая дневного хода фотосинтеза двухвершинна, видна полуденная депрессия, а на

высоте 2800 м в полуденные часы обнаруживается даже преобладание дыхания над фотосинтезом. На высоте 3800 м удается зарегистрировать видимый фотосинтез только в утренние часы. Причем в этот короткий период скорость фотосинтеза в отдельные часы может достигать рекордно больших значений.

Причины полуденной депрессии фотосинтеза самые разнообразные – перегрев листа, обезвоживание, переполнение клеток ассимилятами, закрытие устьичных щелей, и др. Как химическая реакция фотосинтез требует для своего нормального течения непрерывного оттока ассимилятов. Часть сахаров превращается в крахмал в хлоропластах и выводится из сферы реакции. Но если полностью устранить влияние ассимилятов растению не удастся, интенсивность фотосинтеза уменьшается. Перегрев листа солнечными лучами в особенно жаркие дни может снижать фотосинтез и одновременно повышать интенсивность дыхания, что приводит к выделению листьями  $\text{CO}_2$  на свету. Следовательно, в этом случае большая освещенность оказывает отрицательное влияние. Поэтому в тропических широтах у ряда сельскохозяйственных культур (кофе *Coffea arabica*, сахарный тростник *Saccharum officinarum*) продуктивность фотосинтеза оказывается больше не в ясные, а в пасмурные дни.

На характер дневного хода фотосинтеза влияют и другие причины. Например, предварительное воздействие определенного фотопериода. Растения, выращиваемые длительное время при чередовании света и темноты разной продолжительности, после перенесения их в условия непрерывного освещения в течение нескольких суток сохраняли ритмичность фотосинтеза, характерную для подготовительного периода. Разные виды проявляют неодинаковую ритмичность фотосинтеза. В условиях постоянного освещения в течение суток у пшеницы *Triticum aestivum* фотосинтез идет с постоянной скоростью. У фасоли *Phaseolus vulgaris* – в течение нескольких суток в астрономическую ночь интенсивность фотосинтеза была меньше, чем в астрономический день. Следовательно, растения фасоли сохраняли наследственно закрепленные суточные ритмы.

Таким образом, увеличение длины дня вызывает повышение фотохимической активности хлоропластов, снижение интенсивности фотосинтеза в дневные часы, уменьшение скорости экспорта ассимилятов из хлоропластов и листа, ингибирование активности РДФ-карбоксилазы, стимулирование включения углерода в аминокислоты, органические кислоты и белки, а также торможение старения растений. При этом суточная фотосинтетическая продуктивность листа в условиях длинного и короткого дня существенно не различаются. Компенсаторная интенсификация фотосинтетической функции происходит на всех уровнях – от формирования высокоактивного хлоропласта, оптимизации пигментной системы и высокой углеводной направленности углеродного метаболизма до интенсивного ближнего и дальнего транспорта ассимилятов и отложения веществ в запас. Действие фотопериода на интенсивность фотосинтеза зависит от фазы развития и направленности морфогенетических процессов у растений.

## Заключение

В определении процесса фотосинтеза заложена ведущая роль света как необходимого фактора для осуществления сложнейшей системы световых и темновых реакций. Суть фотосинтеза – запасаение энергии света в энергию химических связей. Мощность светового потока, его спектральный состав и продолжительность освещения регулируют фотосинтез на разных уровнях организации этого процесса.

На организменном уровне эффективное улавливание и поглощение световой энергии обеспечивается максимальным развитием фотоактивной поверхности отдельных листьев, увеличением их числа и формированием большой фотосинтезирующей площади листьев на единицу занимаемой растением поверхности почвы. Листья большинства растений за счет роста растяжением клеток в черешке или работы тургорных механизмов в листовых сочленениях способны медленно поворачиваться к свету, формируя «листовую мозаику». Эти приспособления обеспечивают наилучшие условия для фотосинтеза.

Органный уровень при адаптации растений к световым условиям связан с изменениями в структурной и физиолого-биохимической организации листа. Пластинчатая форма листа обеспечивает наибольшую поверхность на единицу объема ткани, что создает наилучшие условия для поглощения  $\text{CO}_2$  и улавливания света. Появление беловатой окраски или антоциановых пятен, формирование волосков на поверхности листовой пластинки определяет уровень отражения, поглощения и пропускания световой энергии. Степень развития кутикулы, эпидермиса, устьиц, мезофилла, межклетников и проводящих пучков в листе меняется в зависимости от характера освещения и влияет на процесс фотосинтеза. Особенности светового режима могут приводить к ксероморфным изменениям листа, либо способствовать формированию мезоморфного типа листьев. Эти анатомо-морфологические изменения основаны на происходящих в листе функциональных перестройках в ответ на действие света.

На тканевом уровне важнейшие приспособления к световому режиму происходят в мезофилле листа, где осуществляется фотосинтез. Палисадная ткань, обращенная к свету, содержит наибольшую часть всех хлоропластов листа и выполняет основную работу по ассимиляции  $\text{CO}_2$ . Клетки губчатого мезофилла связаны друг с другом более рыхло из-за больших межклетников, обеспечивающих газообмен. Число слоев клеток мезофилла в существенной степени зависит от параметров освещения. Листья на ярком свете имеют, как правило, более развитый палисадный мезофилл. При этом он часто располагается по обеим сторонам листа, а губчатая ткань сильно редуцирована или совсем отсутствует. Характер формирующегося мезофилла определяет степень использования энергии света в процессе фотосинтеза.

Клеточный уровень формирования фотосинтеза определяется состоянием хлоропластов, дифференциация которых из бесцветных пластид происходит именно под влиянием света. Их число в клетке, объем, ламеллярная структура, общая поверхность и биохимический состав меняются в зависимости от количественных и качественных характеристик освещенности. Овальная форма пластид, способность хлоропластов к делению и фототаксису обеспечивают эффективное поглощение и использование света в клетках. На мембранах хлоропластов происходят световые реакции фотосинтеза, в их строении осуществляются регулируемые светом биохимические процессы трансформации углерода. Изменение фотоактивной поверхности хлоропластов определяет оптические свойства листа и, следовательно, фотосинтетическую продуктивность.

На молекулярном уровне адаптация фотосинтеза к световым условиям возможна благодаря перестройкам в фотохимически активных мембранах хлоропластов, представленных тилакоидами гран и тилакоидами стромы. Они обеспечивают поглощение света молекулами хлорофилла *a* с участием дополнительных пигментов – хлорофилла *b*, каротиноидов, фикобилинов, и трансформацию энергии света в химическую энергию АТФ и восстановленного НАДФ·Н. Световой режим определяет характер взаимодействия между локализованными в мембранах многокомпонентными белковыми комплексами – светособирающим, комплексами фотосистем I и II, цитохромным и АТФазным. Ус-

ловия освещенности оказывают существенное влияние на содержание и соотношение фотосинтетических пигментов, на скорость транспорта электронов, на формирование, свойства и функционирование ламелл хлоропластов.

Таким образом, реализация фотосинтетической функции в целом растении при постоянно меняющихся условиях освещенности определяется сложной системой кооперативных связей фотосинтеза на всех уровнях его формирования. Использование и преобразование световой энергии является интегральным процессом, так как адаптация к свету представляет собой комплексный процесс, включающий анатомо-морфологические и физиолого-биохимические изменения. Фотосинтез растений проявляет широкие возможности, обеспечивающие его лабильность в процессе приспособления к различным условиям освещения. Это свидетельствует о пластичности фотосинтетической функции, ее способности адаптироваться к различным параметрам светового режима.

## Рекомендуемая литература

### *Основная*

Беликов П.С., Дмитриева Г.А. Физиология растений. – М.: Изд-во РУДН, 1992. – 248 с.

Гавриленко В.Ф., Гусев М.В., Никитина К.А., Хоффманн П. Избранные главы физиологии растений. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 440 с.

Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. – 204 с.

Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. – М.: Мир, 1983. – 552 с.

Кахнович Л.В. Фотосинтетический аппарат и световой режим. – Минск: Изд-во БГУ, 1980. – 144 с.

Кефели В.И. Фотоморфогенез, фотосинтез и рост как основа продуктивности растений. – Пушкино, 1991. – 133 с.

Комиссаров Г.Г. Фотосинтез: физико-химический подход. М.: Едиториал УРСС, 2003. – 224 с.

Культиасов И.М. Экология растений. – М.: Изд-во МГУ, 1982. – 384 с.

Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. – М.: Наука, 1976. – 647 с.

Лархер В. Экология растений. – М.: Мир, 1978. – 384 с.

Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н., Тихонович И.А., Ходжайова Л.Т., Шишкова С.О. Генетика развития растений. – СПб.: Наука, 2000. – 539 с.

Медведев С.С. Физиология растений. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. – 336 с.

Мокроносков А.Т., Гавриленко В.Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 320 с.

Мокроносков А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 196 с.

Полевой В.В. Физиология растений. – М.: Высшая школа, 1989. – 464 с.

Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. – 240 с.

Протасова Н.Н. Свет как фактор регуляции фотосинтеза и роста растений // Рост растений и дифференцировка. – М.: Наука, 1981. – С. 245 – 253.

Рубин Б.А., Гавриленко В.Ф. Биохимия и физиология фотосинтеза. – М., 1977. – 328 с.

Физиология фотосинтеза / Под ред. А.А. Ничипоровича. – М.: Наука, 1982. – 318 с.

Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений / Под ред. А.Л. Курсанова, Н.П. Воскресенской. – М.: Наука, 1975. – 254 с.

Фотосинтез: В 2 т. / Под ред. Говинджи. – М.: Мир, 1987. 728 с. и 460 с.

Фотосинтетический аппарат и факторы его регуляции / Под ред. Л.В. Кахнович. – Минск: Изд-во БГУ, 1983. – 160 с.

Юсуфов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. – М.: Высшая школа, 1996. – 225 с.

## *Дополнительная*

### **Введение**

Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. – М.: Наука, 2000. – 135 с.

Лебедева Т.С., Сытник К.М. Пигменты растительного мира. – Киев: Наукова думка, 1986. – 88 с.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. Т. 1. – М.: Мир, 1990. – С. 95 – 111.

Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений. – М.: Логос, 2001. – 223 с.

### **Глава 1**

Баславская С.С. Фотосинтез. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – 352 с.

Везицкий А.Ю., Щербаков Р.А. Взаимопревращение хлорофиллов *a* и *b*, синтезированных в этиолированных и постэтиолированных проростках ржи из экзогенных хлорофиллидов *a* и *b* // Физиология растений. 2002. – Т. 49, № 5. – С. 678 – 683.

Кошкин Е.И., Нестерова С.М., Третьяков Н.Н. Особенности адаптации фотосинтетического аппарата сортов кукурузы к разной облученности // Физиология растений. 1991. – Т. 38, вып. 6. – С. 1075 – 1084.

Литвин Ф.Ф. Звалинский В.И. Адаптация фотосинтеза к факторам внешней среды // Физиология растений. 1991. – Т. 38, вып. 2. С. 318 – 326.

Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Войцеховская О.В. Взаимодействие фотосинтеза и дыхания у одноклеточных водорослей и  $C_3$ -растений // Физиология растений. 1997. – Т. 44, № 3. – С. 449 – 461.

Новичкова Н.С., Романова А.К., Маслов А.И. Фотосинтез и азотфиксация клевера лугового в разных условиях освещенности и азотного питания // Физиология растений. 1994. – Т. 41, № 3. – С. 344 – 349.

Расулов Б.Х. Световая регуляция реакции карбоксилирования рибулозо-1,5-бисфосфата в интактных листьях хлопчатника // Физиология растений. 1991. – Т. 38, вып. 6. – С. 1066 – 1074.

Трусова В.М., Молчанов М.И. Пигмент-липид-белковые комплексы ФС II тилакоидных мембран хлоропластов бобов в условиях фосфорилирования светособирающего комплекса // Физиология растений. 1992. – Т. 39, вып. 5. – С. 887 – 894.

Фомин А., Ладыгин В.Г., Семенова Г.А. Накопление пигментов и формирование ультраструктуры хлоропластов в процессе зеленения этиолированных растений ряски // Физиология растений. 1991. – Т. 38, вып. 4. – С. 667 – 673.

Mohr H. Control of chloroplast development by light // 5<sup>th</sup> Int. Congr. Photosynth. Halkidiki, 1980. Abstr. – P. 385.

Nobel P.S., Hartsock T.L. Development of leaf thickness for *Plectranthus parviflorus* – influence of photosynthetically active radiation // *Physiol. plant.* 1981. – V. 51, № 2. – P. 163 – 166.

Prioul J.-L., Brangeon J., Reyss A. Interaction between external and internal conditions in the development of photosynthetic features in a grass leaf. 1. Regional responses along a leaf during and after low-light or high-light accumulation // *Plant Physiol.* 1980. – V. 66, № 4. – P. 762 – 769.

## Глава 2

Воскресенская Н.П. Фотосинтез и спектральный состав света. – М.: Наука, 1965. – 311 с.

Гапоненко В.И., Николаева Г.Н., Куперман Н.И. Симбатность между метаболизмом хлорофилла, фотосинтезом и ассимиляционными числами у растений, выросших на красном и синем свете // Докл. АН БССР, 1981. – Т. 25, № 3. – С. 269 – 272.

Карначук Р.А., Протасова Н.Н., Головацкая И.Ф. Рост растений и содержание гормонов в зависимости от спектрального состава света // Рост и устойчивость растений. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 71 – 81.

Литвин Ф.Ф., Звалинский В.И. Зависимость фотосинтеза от интенсивности и длины волны света и проблема хроматической и нехроматической адаптации // Физиология растений. 1991. – Т. 38, вып. 4. – С. 629 – 640.

Тихомиров А.А., Лисовский Г.М., Сидько Ф.Я. Спектральный состав света и продуктивность растений. – Новосибирск: Наука, 1991. – 168 с.

Ушакова С.А., Волкова Э.К., Шалаева Е.Е., Тихомиров А.А. Фотосинтез, дыхание и продуктивность ценоза редиса, выращенного на красном и синем свете // Физиология растений. 1992. – Т. 39, вып. 3. – С. 488 – 494.

Anni H., Akoyunoglou G. The effect of blue and red light on the development of the photosynthetic units during greening of etiolated bean leaves // 5<sup>th</sup> Int. Congr. Photosynth. Halkidiki, 1980. Abstr. – P. 19.

## Глава 3

Вийль Ю.А., Пярник Т.Р. Быстрая регуляция активности рибулозо-1,5-бифосфаткарбоксилазы/оксигеназы при переходе свет – темнота – свет // Физиология растений. 1992. – Т. 39, вып. 4. – С. 741 – 747.

Волотовский И.Д. Фитохром – регуляторный фоторецептор растений. – Минск: Наука и техника, 1992. – 167 с.

Гукасян И.А., Константинова Т.Н., Чистякова Л.В., Аксенова Н.П. Влияние длины дня и спектрального состава света на ультраструктуру клеток палисадной паренхимы картофеля // Физиология растений. 1994. – Т. 41, № 1. – С. 29 – 35.

Крекуле Я. Фотопериодическая регуляция цветения: типы сигналов и их роль // Физиология растений. 1997. – Т. 44, № 1. – С. 138 – 145.

Чайлахян М.Х., Макеев А.В., Аксенова Н.П., Константинова Т.Н., Мокроносов А.Т. Действие длины дня и спектрального состава света на морфогенез и фотосинтез растений картофеля *Solanum andigenum* (Juz. Et Buk.) // Физиология растений. 1992. – Т. 39, вып. 2. – С. 216 – 223.

Casal J.J. Phytochromes, cryptochromes, phototropin: photoreceptor interactions in plants // Photochem. Photobiol. 2000. – Vol. 71, № 1. – P. 1 – 11.

Whitelam G.C., Patel S., Devlin P.F. Phytochromes and photomorphogenesis in Arabidopsis // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Boil. Sci., 1998. – Vol. 29. – P. 1445 – 1453.

# Приложение

## Единицы измерения

Калория (кал), или грамм-калория – количество тепла (или энергии), необходимое для повышения температуры 1 г воды на 1 °С (от 14,5 до 15,5 °С).

Килокалория (ккал или Кал) = 1000 кал.

Джоуль (Дж) =  $10^7$  эрг; 1 эрг равен работе, которую производит сила в 1 ньютон на пути в 1 метр; соответственно 981 эрг – работа, совершаемая при поднятии веса 1 г на высоту 1 см против силы земного тяготения.

Килоджоуль (кДж) = 1000 Дж; 1 Дж = 0,239 кал;

1 кал = 4,186 Дж.

Люкс (лк) – освещенность поверхности площадью 1 м<sup>2</sup> при световом потоке падающего на нее излучения, равном 1 люмену (лм).

1 лк =  $5,7 \cdot 10^{-6}$  кал·см<sup>-2</sup>·мин<sup>-1</sup> (в границах длин волн 380 – 710 нм).

1 сантиметр (см)	= 1/100 метра (м)	= 0,4 дюйма
1 миллиметр (мм)	= 1/1000 м	= 1/10 см
1 микрометр (мкм)	= 1/1 000 000 м	= 1/10 000 см
1 нанометр (нм)	= 1/1 000 000 000 м	= 1/10 000 000 см
1 ангстрем (Å)	= 1/10 000 000 000 м	= 1/100 000 000 см

или

$$1 \text{ м} = 10^2 \text{ см} = 10^3 \text{ мм} = 10^6 \text{ мкм} = 10^9 \text{ нм} = 10^{10} \text{ Å}.$$

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....	3
Список сокращений.....	5
Глава 1. Фотосинтез и интенсивность света.....	6
1.1. Фотосинтетический аппарат .....	9
1.2. Пигментные системы .....	17
1.3. Световые реакции.....	26
1.4. Темновые реакции.....	31
Глава 2. Фотосинтез и спектральный состав света.....	48
2.1. Фотосинтетический аппарат .....	49
2.2. Пигментные системы .....	54
2.3. Световые реакции.....	58
2.4. Темновые реакции.....	65
Глава 3. Фотосинтез и продолжительность светового периода .	74
3.1. Фотосинтетический аппарат .....	76
3.2. Пигментные системы .....	77
3.3. Световые и темновые реакции.....	79
Заключение.....	85
Рекомендуемая литература.....	88
Приложение. Единицы измерения.....	93

Учебное издание

**Маракаев Олег Анатольевич**

**Экологическая физиология растений**

Фотосинтез и свет

*Текст лекций*

Редактор, корректор А.А. Антонова  
Компьютерная верстка И.Н. Ивановой

Подписано в печать 23.06.2005 г. Формат 80×64/16.  
Бумага тип. Усл. печ. л. 5,58. Уч.-изд. л. 4,0.  
Тираж 90 экз. Заказ № .

Оригинал-макет подготовлен  
редакционно-издательским отделом ЯрГУ.

Ярославский государственный университет  
150000 Ярославль, ул. Советская, 14

Отпечатано  
ООО «Ремдер» ЛР ИД № 06151 от 26.10.2001  
г. Ярославль, пр. Октября, 94, оф. 37 тел. (0852) 73-35-03

