

PHOTORESPIRATION

V. I. CHIKOV

No success in long-standing attempts to increase the productivity by suppressing photorespiration is demonstrated. The concept, according to which the photooxidative reactions are integral part of the processes which ensure plant productivity, is justified.

Показана безуспешность многолетних попыток исследователей повысить продуктивность растений с помощью подавления фотодыхания. Обоснована необходимость фотодыхания как неотъемлемой части продукционного процесса растения.

ФОТОДЫХАНИЕ

В. И. ЧИКОВ

Казанский государственный университет

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что дыхание – процесс поглощения кислорода и выделения углекислоты – свойственно как животным, так и растениям. Фотосинтез же – процесс, противоположный дыханию. В процессе фотосинтеза происходит выделение кислорода и поглощение углекислоты [1]. Осуществляется он в растениях, водорослях и фотосинтезирующих микроорганизмах. Процесс фотосинтеза сопровождается менее известными, так называемыми фотоокислительными процессами, которые протекают в противоположном фотосинтезу направлении и затрагивают как кислородный, так и углекислотный газообмен растения. Таким образом, одновременно с фотосинтезом (поглощением углекислоты и выделением кислорода) в листе происходит стимулируемое светом выделение углекислоты и поглощение кислорода. Назовем это фотодыханием, хотя по поводу названия у некоторых исследователей имеются разногласия.

Если интенсивность “темнового дыхания” обычно составляет 5–7% от фотосинтетического газообмена, то интенсивность фотодыхания – около половины. На протяжении 25–30 лет к этому явлению было приковано внимание многих физиологов. Кипели споры между представителями разных (иногда противоположных) точек зрения. И только в последние 5–10 лет начало складываться общепринятое представление об этом процессе.

ПРОЯВЛЕНИЕ ФОТОДЫХАНИЯ В ГАЗООБМЕНЕ РАСТЕНИЙ

Первые признаки фотодыхания обнаружены очень давно. Еще в 1920 году немецкий ученый Отто Варбург заметил [2], что интенсивность фотосинтеза водорослей повышается, если снизить концентрацию кислорода во внешней среде. Это означало, что одновременно с фотосинтезом происходят какие-то окислительные реакции, сопровождающиеся выделением CO_2 , снижающие фотосинтез (поглощение CO_2). Впоследствии это явление было названо эффектом Варбурга. С созданием высокочувствительной и быстродействующей аппаратуры (полярографы, инфракрасные опико-акустические газоанализаторы, масс-спектрометры) были обнаружены и другие проявления фотодыхания.

Фотодыхание хорошо заметно по газообмену листа при переходе от света к темноте. Если во время автоматического измерения интенсивности фотосинтеза по поглощению углекислоты прекратить освещение листа, то можно наблюдать характерную

кинетику газообмена. Осуществляется это следующим образом. Через герметичную прозрачную камеру с листом продувают воздух с естественной концентрацией углекислоты (0,03%). На свету в выходящем из листовой камеры воздухе будет наблюдаться сильное снижение концентрации углекислоты за счет фотосинтеза. Это и регистрируется на ленте самописец (рис. 1) как поглощение углекислоты – “кажущийся” фотосинтез. Почему кажущийся? Да потому, что реальное поглощение углекислоты гораздо интенсивнее, но оно занижено, так как одновременно происходит и выделение CO_2 . Наблюдающееся на свету активное поглощение углекислоты после выключения света прекращается [3], и перо самописца, быстро пересекая нулевой уровень газообмена (отсутствует как видимое поглощение, так и выделение CO_2), указывает на интенсивное выделение CO_2 (рис. 1).

Поскольку в темноте клетки листа дышат, то по логике в темноте постепенно должно установиться слабое выделение углекислоты, соответствующее темновому дыханию. Однако в действительности газоанализатор регистрирует иное: сразу после выключения света наблюдается значительно более интенсивное выделение углекислоты, чем спустя некоторое время, когда остается только темновое дыхание (см. рис. 1). Исследователи назвали это явление послесветовым выбросом углекислоты. Обычно он продолжается 3–5 минут. Интенсивное выделение углекислоты сразу после выключения света свидетельствует о наличии какого-то вещества, которое образуется на свету, но быстро окисляется в темноте. Подтверждением этого вывода был тот факт, что величина выброса зависела от продолжительности предварительного освещения фотосинтезирующего объекта, концентрации CO_2 , O_2 и других

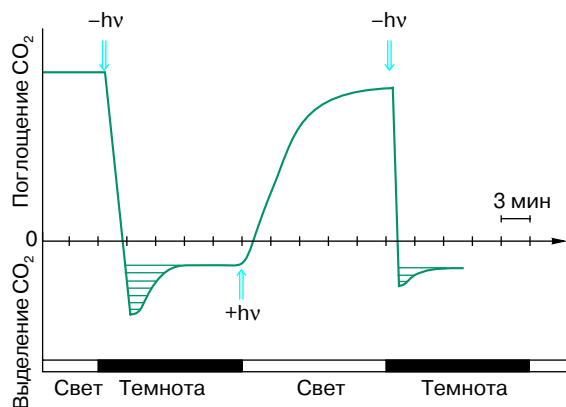


Рис. 1. Изменение CO_2 -газообмена листа после выключения и включения света (показано символами $-h\nu$ и $+h\nu$ соответственно). На оси ординат – интенсивность поглощения или выделения углекислоты. Заштрихованная часть – фонд окисляемых в клетке веществ после выключения света (см. текст).

условий. Количество этого окисляемого вещества соответствует на графике площади “послесветового выброса” CO_2 (заштрихованная часть на рис. 1). Если после того, как на диаграммной ленте был прописан “послесветовой выброс” и установилось темновое дыхание, снова включить свет и повторить процедуру с выключением света, то интенсивность фотосинтеза и повторного “выброса” станет зависеть от продолжительности освещения листа между двумя “выбросами” (см. рис. 1). Если повторное освещение будет очень коротким и окисляемого вещества накопится мало, то “выброса” углекислоты может не быть совсем.

Фотодыхание проявляется и при изучении зависимости интенсивности фотосинтеза от концентрации углекислоты. Лист, помещенный на свету в замкнутое пространство, начинает интенсивно поглощать из него углекислоту, и ее концентрация быстро понижается (рис. 2, кривая 1). Однако большинство видов растений не могут поглотить CO_2 до конца, так как одновременно с поглощением CO_2 происходит выделение его в ходе темнового дыхания и фотодыхания. Поэтому всегда остается определенный уровень содержания углекислоты, который растение не может поглотить. Концентрация углекислоты, при которой не наблюдается видимого фотосинтеза (отсутствует как поглощение, так и выделение углекислоты), называется углекислотным компенсационным пунктом (УКП). Обычно это концентрация около 5–10-тысячных объемных процентов. В зависимости от условий (температуры, освещенности, концентрации кислорода, уровня азотного питания, влагообеспеченности и др.) величина УКП бывает различной.

Интересно, что если камеру с листом продувать воздухом, не содержащим углекислоты, то в темноте будет выделяться CO_2 , образующаяся при дыхании. На свету же в этих условиях CO_2 будет выделяться из

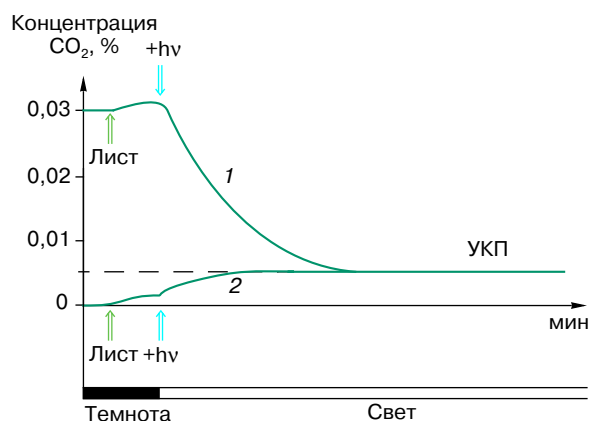


Рис. 2. Изменение концентрации CO_2 в замкнутом пространстве с листом в темноте и на свету. Исходная концентрация CO_2 : 1 – 0,03%, 2 – 0%.

листа с большей скоростью, равной сумме скоростей темного дыхания и фотодыхания (рис. 2, кривая 2). Это может продолжаться без особого ущерба для фотосинтезирующей клетки весьма долго, вероятно до исчерпания запасов сахаров в клетке. Но если лист будет помещен в атмосферу, не содержащую ни углекислоты, ни кислорода (например, в атмосферу азота), то освещение приведет (и чем более яркое, тем быстрее) к нарушениям в фотосинтетическом аппарате растения.

ХИМИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ УСВОЕНИЯ УГЛЕКИСЛОТЫ

Фиксация углекислоты. Необходимо отметить, что активное изучение фотодыхания осуществлялось в период, когда биохимический механизм усвоения углекислоты, так называемый цикл Кальвина–Бенсона, был уже известен [4]. С открытием этого цикла стал известен механизм связывания молекулы углекислоты и регенерации (воспроизведения) ее акцептора – рибулозобисфосфата (РБФ), первично присоединяющего CO_2 . О судьбе же отдельных участников этого процесса за пределами цикла восстановления CO_2 информации было мало. Представлялось, что в ходе фотосинтеза из CO_2 синтезируется сахароза, которая транспортируется к потребляющим продукты фотосинтеза органам (корням, плодам, точкам роста). В потребляющих органах из углерода сахарозы синтезируются самые разнообразные вещества, необходимые этим тканям. Было известно также, что фермент, катализирующий реакцию присоединения углекислоты, – самый распространенный в природе белок. Более половины растворимых белков в листе – это фермент, фиксирующий углекислоту, – рибулозобисфосфаткарбоксилаза. Так как первым продуктом усвоения CO_2 является трехуглеродное соединение – 3-фосфоглицериновая кислота (ФГК), то такой тип фотосинтеза в отличие от других был назван С-3 типом. С другим, С-4, типом фотосинтеза мы познакомимся ниже. Образовавшаяся ФГК затем восстанавливается до трехуглеродных сахаров (триозофосфаты), углерод которых, пройдя ряд превращений через различные фосфорные эфиры сахаров (ФЭС), используется частично для регенерации новой молекулы акцептора CO_2 (РБФ), а в основном на образование сахарозы – главного транспортного соединения в большинстве видов растений.

Необходимо напомнить, что процесс фотосинтеза состоит из двух стадий (рис. 3): световой стадии, включающей фотофизические и фотохимические реакции поглощения и запасания энергии кванта света, и темновой – реакции усвоения углекислоты. Результатом световой стадии (на рис. 3 затемненная часть) является образование сильного восстановителя – восстановленного никотинадениндинуклеотидфосфата (НАДФН) и богатого энергией вещества – аденозинтрифосфорной кис-

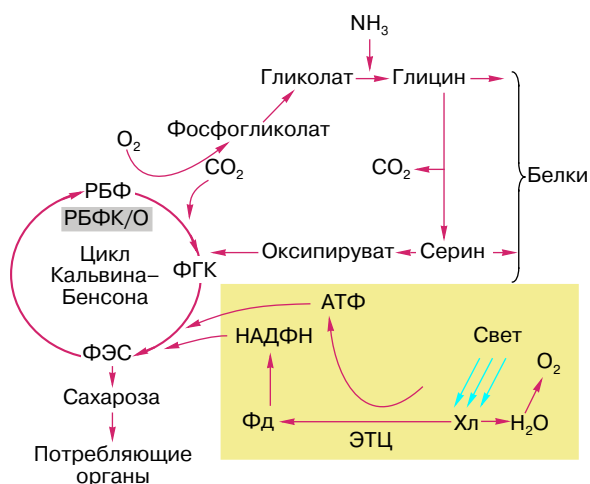


Рис. 3. Восстановительный и гликолатный фотосинтетические циклы. На желтом фоне – световая стадия фотосинтеза (фотохимические реакции хлоропластов). ЭТЦ – электрон-транспортная цепь хлоропластов; Хл – хлорофилл; Фд – ферредоксин; РБФ – рибулозобисфосфат; РБФК/О – рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа.

лоты (АТФ). Образующиеся в ходе световых фотохимических реакций НАДФН и АТФ называют еще “ассимиляционной силой” хлоропластов, так как именно эти вещества используются в ходе темновых биохимических реакций для ассимиляции CO_2 и образования сахаров. Образование “ассимиляционной силы” сопряжено с переносом электронов в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) хлоропластов, когда возбуждаемая квантами света молекула хлорофилла генерирует поток электронов по ЭТЦ от воды (которая разлагается с образованием кислорода) до НАДФ (рис. 3). В результате НАДФ восстанавливается, а в сопряженном с потоком электронов процессе фотофосфорилирования из аденозиндифосфата (АДФ) образуется АТФ. ЭТЦ состоит из множества последовательно связанных компонентов, различающихся по окислительно-восстановительному потенциалу.

Механизм связывания углекислоты. Как выяснилось, фермент, связывающий CO_2 , обладает двойственной функцией (рис. 4). Он может осуществлять как реакцию карбоксилирования (присоединения углекислоты к пятиуглеродному соединению – рибулозобисфосфату – с последующим образованием из промежуточного шестиуглеродного соединения двух молекул трехуглеродной ФГК), так и реакцию оксигенирования (присоединения молекулы кислорода с образованием уже только одной молекулы ФГК и одной молекулы двухуглеродного соединения – фосфата гликолевой кислоты). Соответственно и фермент этот обычно обозначают как РБФК/О (рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа).

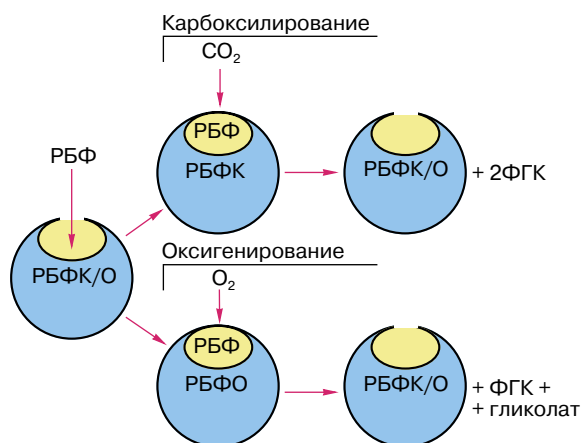


Рис. 4. Механизм осуществления карбоксилазной и оксигеназной реакции ферментом рибулозобисфосфаткарбоксилазой/оксигеназой (РБФК/О). РБФК – фермент в комплексе с РБФ и CO_2 . РБФО – фермент в комплексе с РБФ и O_2 .

Специальные исследования показали, что первоначально на активный центр фермента РБФК/О “садится” акцептор углекислоты РБФ, а затем может присоединиться либо CO_2 , либо O_2 и осуществляет либо реакцию карбоксилирования, либо оксигенирования (рис. 4). В результате между кислородом и углекислотой возникает конкуренция за активный центр фермента. Способность этого фермента связывать углекислоту значительно выше, чем кислород. Поэтому при естественных концентрациях этих газов в атмосфере (кислорода 21%, а углекислоты 0,03%) последняя имеет существенные преимущества и доля фотодыхания в фотосинтетическом газообмене листа в этих условиях составляет только 25–30%. Однако если концентрация углекислоты уменьшается, а кислорода увеличивается, то конкурентоспособность кислорода возрастает и роль фотодыхания в газообмене листа увеличивается. В экстремальной ситуации (полное отсутствие углекислоты при естественной концентрации кислорода) фотодыхание превышает фотосинтез, и в ходе измерения газообмена листа на свету наблюдается не поглощение, а выделение углекислоты (см. рис. 2, кривая 2). В действительности происходят как выделение, так и поглощение CO_2 и O_2 , так как одновременно идут оба процесса, но выделение интенсивнее поглощения.

Превращения гликолевой кислоты. Проведенные с помощью меченых атомов исследования дальнейшей судьбы фосфогликолата показали, что после удаления фосфатного остатка гликолевая кислота (гликолат) переносится из хлоропластов в цитоплазму, где в особых клеточных структурах (пероксиосомах и митохондриях) сначала окисляется до глиоксиловой кислоты, а затем путем аминирования превращается в аминокислоту глицин (рис. 3). В

митохондриях из двух молекул глицина образуется трехуглеродная аминокислота серин; при этом выделяется одна молекула углекислоты.

Реакции образования гликолата и его дальнейшего превращения протекают и в темноте. Поэтому после выключения света, когда процесс поглощения углекислоты и восстановления продуктов ее первичной фиксации прекращается, образование и метаболизм гликолата (при наличии уже синтезированного на свету РБФ) осуществляются без препятствий и углекислота, образующаяся в результате превращения глицина в серин, может еще выделяться из фотосинтезирующего объекта. Это и есть тот выброс CO_2 , который происходит после выключения света. На свету же CO_2 , выделяющийся при фотодыхании, снижает наблюдаемую интенсивность фотосинтеза, а при низких концентрациях углекислоты является причиной существования УКП.

Образующийся в ходе метаболизма гликолата серин либо используется в синтезе белков, либо, пройдя ряд биохимических реакций, превращается в фосфоглицериновую кислоту, которая на свету в листе, завершившем рост, обычно вовлекается в хлоропластах в фотосинтетический процесс восстановления с образованием сахаров [5]. Таким образом, как можно заметить на схеме (рис. 3), связанные с фотодыханием реакции образования и дальнейшего превращения гликолата позволяют обойти фотосинтетическую реакцию карбоксилирования в цикле Кальвина, при этом цикл может функционировать и без поглощения CO_2 . Это послужило основанием для возникновения первой и наиболее признанной гипотезы, объясняющей физиологический смысл существования фотодыхания.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ СУЩНОСТЬ ФОТОДЫХАНИЯ

Первоначально предполагалось, что роль фотодыхания заключается только в использовании продуктов световой фазы фотосинтеза в условиях отсутствия CO_2 . Если продукты световой фазы не могут быть использованы для восстановления углекислоты (отсутствие CO_2), то возникает фотодеструкция фотосинтетического аппарата. Попросту говоря, разрушаются определенные структуры хлоропластов, что приводит к их неспособности осуществлять процесс фотосинтеза. Наиболее благоприятные условия для фотодеструкции – высокая освещенность при отсутствии как кислорода, так и углекислоты [6]. Если в этих условиях в атмосфере, окружающей лист, появляется кислород, то срабатывает механизм образования гликолата. Но для этого необходима достаточно высокая (близкая к естественной) концентрация кислорода. Углерод гликолата (рис. 3), пройдя через цикл превращения до образования ФГК, частично выделяется в виде CO_2 и возвращается в цикл Кальвина, где обычным путем восстанавливается при использовании

“ассимиляционной силы” хлоропластов (НАДФН и АТФ).

В результате в ходе фотодыхания происходит частичное “сжигание” в фотодыхании сахаров, выделяется углекислота и расходуются продукты фотохимических реакций. Фотосинтетический аппарат как бы работает вхолостую (без поглощения внешней углекислоты), но при этом структуры хлоропластов сохраняются в работоспособном состоянии. Такая ситуация обычно возникает в условиях засухи, когда из-за дефицита влаги устьица, являющиеся основными каналами, пропускающими в лист углекислоту, а из листа пары воды (рис. 5), закрываются. В соответствии с этой концепцией фотодыхание, полезное в условиях засухи, становится вредным, паразитным процессом в оптимальных условиях.

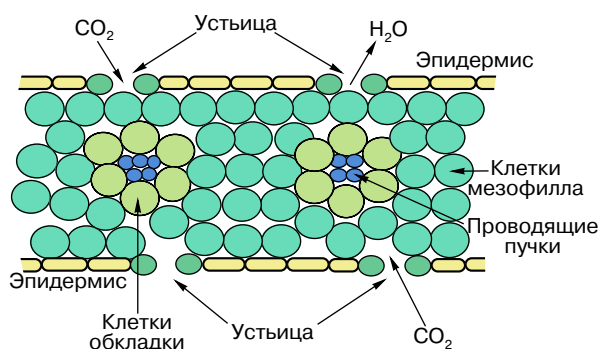


Рис. 5. Анатомия поперечного среза листа С-4 растения – кукурузы.

ПОИСК ПУТЕЙ СНИЖЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОДЫХАНИЯ С ЦЕЛЬЮ ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ

Обнаружение такого мощного процесса, снижающего скорость реального фотосинтеза, а значит, и продуктивность растений, привело к возникновению ряда направлений исследований, главной задачей которых было если не ликвидировать этот процесс, то максимально снизить его активность. Работы проводили по нескольким направлениям.

1. Получение мутантов и их исследование для поиска форм с дефектами в области биохимии фотодыхания.
2. Изыскание веществ, с помощью которых можно было бы заблокировать фотодыхание.
3. Поиск растений, имеющих пониженное фотодыхание.
4. Разработка и создание новых методов и методических подходов для более глубокого изучения самого явления фотодыхания.

Все эти направления интенсивно разрабатывались. Особенно активно шли работы в 60-х, 70-х и

первой половине 80-х годов. Были проведены многочисленные конференции, симпозиумы и рабочие совещания, посвященные этим вопросам. Однако приходится констатировать, что поставленная задача (повышение продуктивности за счет подавления фотодыхания) не была выполнена. И дело не в том, что не смогли решить какую-либо из возникших проблем, а в том, что эта задача не имела положительного решения. Но продолжим рассказ.

Получение мутантов, лишенных фотодыхания. В этом направлении была проделана большая работа, и такие формы получены [7]. У них действительно были заблокированы реакции, связанные с превращениями гликолата. В результате такие растения оказались нежизнеспособными при обычном содержании кислорода в среде и могли существовать только при пониженной его концентрации (менее 2%).

Поиск веществ, тормозящих превращения гликолата и фотодыхание. Это направление разрабатывалось очень интенсивно, так как подобные ингибиторы позволяли бы более глубоко изучить также сами процессы фотосинтеза и фотодыхания. Такие вещества были найдены (например, глицидиновая кислота) [7]. Растения, обработанные этим препаратом, меньше реагировали на снижение концентрации кислорода. В ряде случаев у них оказывался выше фотосинтез, но рост их был подавлен, и они имели низкую продуктивность.

Поиск растений, имеющих пониженное фотодыхание. В результате длительных поисков не удалось обнаружить среди растений С-3 типа фотосинтеза видов с пониженным фотодыханием, но был установлен факт существования растений с другим типом фотосинтеза. Оказалось, что по так называемому С-3 пути фотосинтеза усваивают углекислоту подавляющее большинство видов растений, но не все. Имеется группа растений, которая усваивает углекислоту по другому механизму. У этих растений используется другой акцептор углекислоты – трехуглеродное соединение фосфоенолпируват (ФЕП), а первичным продуктом усвоения углекислоты являются четырехуглеродные соединения.

В качестве первичного продукта фиксации углекислоты у этих растений выступает шавелевоуксусная кислота (ЩУК), но это соединение неустойчиво и быстро превращается в другое четырехуглеродное соединение. Обычно это либо яблочная кислота, либо аспарагиновая аминокислота. Поэтому этот тип фотосинтеза назвали С-4 типом (рис. 6). Таких растений оказалось более тысячи видов. Среди них обнаружены многие тропические злаки (в том числе кукуруза, сахарный тростник, сорго), семейство амарантовых и некоторые виды растений из других семейств. Были обнаружены растения и с промежуточным типом фотосинтеза, у которых в определенных условиях наблюдается С-3 фотосинтез, а в других (чаще всего в неблагоприятных, засушливых условиях) проявляется С-4 тип фотосинтеза. Открытие С-4

типа фотосинтеза сильно активировало разработку проблемы фотодыхания. Дело в том, что у С-4 растений явно выраженного фотодыхания не обнаруживалось. Растения С-4 типа могли успешно поглощать углекислоту и при очень низкой ее концентрации. У них был очень низкий УКП. При значительно более низкой концентрации у этих растений наблюдалось и насыщение фотосинтеза по CO_2 . Поиск желаемых видов с низким уровнем фотодыхания и высокой продуктивностью среди С-3 растений так и не увенчался успехом. Если и находили виды с низким фотодыханием, то их показатели по фотосинтезу и продуктивности были очень невысокие. Многие виды растений из С-4 типа обладают особой анатомией (рис. 5).

Специфика заключается в том, что у этих растений хлоропласты, содержащие хлорофилл, имеются не только в мезофилле листа (основная фотосинтезирующая ткань), но и в клетках так называемой обкладки, которые окружают сосуды флоэмы, транспортирующие продукты фотосинтеза из листа к потребляющим их органам. В клетках мезофилла этих растений (рис. 6) происходит усвоение CO_2 с образованием четырехуглеродных соединений (процесс карбоксилирования), которые затем переносятся в клетки обкладки.

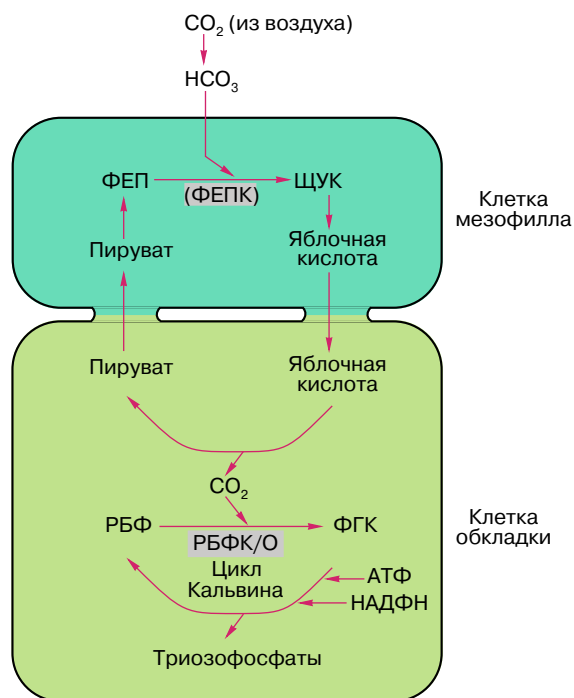


Рис. 6. Схема фотосинтеза С-4 типа. ФЕП – фосфоенолпировиноградная кислота, ЩУК – щавелевоуксусная кислота, ФЕПК – фосфоенолпируваткарбоксилаза, РБФК/О – рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа.

В клетках обкладки эти соединения (яблочная или аспарагиновая кислота) претерпевают декарбоксилирование (обратный карбоксилированию процесс – освобождение CO_2). Освободившаяся углекислота повторно усваивается уже с помощью РБФК, так как в клетках обкладки функционирует обычный цикл Кальвина–Бенсона. Из этого видно, что у растений с С-4 типом фотосинтеза разделены в пространстве процесс связывания углерода CO_2 и его восстановления до сахаров. В клетках мезофилла происходит поглощение CO_2 , а в клетках обкладки – его восстановление до сахаров, которые переходят в проводящие сосуды для экспорта к потребляющим их органам.

Связывание CO_2 в мезофилле происходит с помощью фосфоенолпируваткарбоксилазы, которая имеет большее сродство к CO_2 . Поэтому она может усваивать его даже при очень низких концентрациях. Поскольку продукт фиксации CO_2 (яблочная или аспарагиновая кислота) переносится в клетки обкладки путем активного транспорта через клеточные мембраны к клеткам обкладки, то происходит как бы закачка CO_2 в клетки обкладки. Здесь CO_2 усваивается по обычному механизму С-3 типа растений, но уже при повышенной концентрации CO_2 , образующегося при декарбоксилировании яблочной или аспарагиновой кислоты. Именно этим объясняется отсутствие видимого фотодыхания у С-4 растений, так как в зоне действия РБФК/О концентрация CO_2 значительно выше естественной и оксигенная реакция подавляется, хотя образование и метаболизм гликолата у этих растений существует.

Таким образом, ни одно из направлений в поиске путей снижения фотодыхания не дало положительного результата для повышения продуктивности растений. Более того, складывалось впечатление, что условия, подавляющие фотодыхание, снижают и продуктивность растений.

ФОТООКСИТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АССИМИЛЯТОВ В ЦЕЛОМ РАСТЕНИИ

Неудачи с поиском способа снижения фотодыхания и повышения таким путем продуктивности растений, однако, имели и положительное значение. Накапливался материал для осмысления роли этого процесса в регуляции обмена веществ не только хлоропласта, клетки, органа, но и целого растения. Возникали новые методы, новые подходы в анализе этого интересного феномена. Создавались новые высокочувствительные и быстродействующие газометрические приборы. Все это дало новые сведения не только о фотодыхании, но и о фотокислительных процессах в более широком смысле.

В процессе изучения фотосинтетического газообмена и метаболизма гликолата в различных условиях было обнаружено, что фотокислительные

процессы зависят от соотношения между массой образующихся продуктов фотосинтеза и емкостью потребляющих их органов, то есть от интенсивности экспорта продуктов из листа к потребляющим органам. Если уменьшали число плодовых органов растения путем удаления части цветков или плодов, то доля эффекта Варбурга в газообмене листа возрастала [8]. При этом большее количество поглощенного CO_2 расходовалось на синтез аминокислот, а не сахаров. В итоге большее количество продуктов фотосинтеза использовалось на рост самого листа. Таким образом, фотодыхание усиливается в условиях, когда образуется слишком много углеводов продуктов фотосинтеза, а транспортные системы и потребление сахарозы органами-акцепторами не могут справиться с их эвакуацией. В этих условиях “избыточные” сахара начинают окисляться с образованием аминокислот, используемых в самой ассимилирующей клетке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, фотофизические и фотохимические процессы находятся в строгой термодинамической связи с темновыми реакциями усвоения углекислоты. Если по каким-либо причинам возникают затруднения с использованием продуктов световой стадии фотосинтеза в темновых реакциях восстановления углекислоты или с потреблением уже образовавшихся сахаров, то усиливаются фотоокислительные процессы. В результате образуется не сахароза, а аминокислоты. Последние используются на ростовые процессы в самом листе, даже если рост листа завершился. Завершивший рост лист начинает вторично разрастаться. В наших опытах такой лист на хлопчатнике мог увеличиться в 2–3 раза. При этом гликолатный цикл становится менее замкнутым, так как образующиеся аминокислоты выводятся из цикла и участвуют в синтетических процессах.

Фотодыхание и метаболизм гликолата становятся особенно активными, если растения хорошо обеспечены минеральным азотом и происходит более активное использование продуктов гликолатного метаболизма в синтетических процессах. В этом и заключается физиологическое назначение фотодыхания и фотоокислительных процессов в более широком смысле. Фотоокислительные процессы

позволяют быстро и непосредственно из первых продуктов усвоения углекислоты получать исходные “кирпичики” для построения высокополимерных веществ не только углеводной (крахмал, клетчатка), но и белковой природы. А за это необходимо платить определенными потерями в виде CO_2 -фотодыхания.

Итак, в течение двух-трех десятилетий исследователи с целью повышения продуктивности растений пытались подавлять реакции, которые в сущности и являются составной частью продукционного процесса. Важную роль в изменении точки зрения на фотодыхание сыграли работы российских исследователей, и прежде всего А.А. Ничипоровича, который, признавая физиологическую целесообразность фотодыхания, не поддерживал идею о вредной роли этого явления для продуктивности растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высш. шк., 1989.
2. Warburg O. // *Biochem. Ztschr.* 1920. Bd. 2103. S. 5188.
3. Лайск А.Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания С-3 растений. М.: Наука, 1977.
4. Мецлер Д. Биохимия. М.: Мир, 1980. Т. 3.
5. Кэрберг О.Ф., Вишь Ю.А. Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982.
6. Simpson D.J., Bagar M.R. // *Austral. J. Plant Physiol.* 1976. V. 23. P. 575.
7. Зелитч И. // Физиология и биохимия культ. растений. 1976. Т. 28. С. 483.
8. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987.

* * *

Владимир Иванович Чиков, доктор биологических наук, профессор, руководитель лаборатории углеродного метаболизма Казанского института биологии Российской Академии наук. Область научных интересов: физиология и биохимия фотосинтеза, продукционные процессы растений. В течение ряда лет читает курс “Биохимия”, а также спецкурсы по “Физиологии и биохимии фотосинтеза” и “Биоэнергетике” в Казанском государственном университете. Автор более 140 научных работ, в том числе одной монографии и двух изобретений.