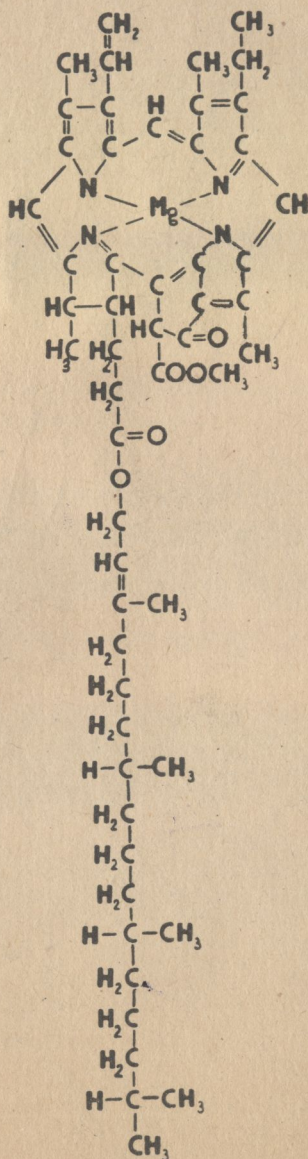


Фотосинтез

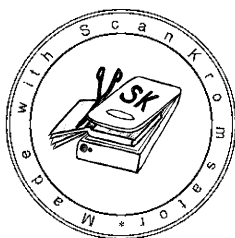


Н. Н. ОВЧИННИКОВ, Н. М. ШИХАНОВА

ФОТОСИНТЕЗ

ПОСОБИЕ ДЛЯ УЧИТЕЛЕЙ

**ИЗДАТЕЛЬСТВО «ПРОСВЕЩЕНИЕ»
Москва 1972**



Scan AAW

Овчинников Н. Н. и Шиханова Н. М.

0-35 Фотосинтез. Пособие для учителей. М., «Просвещение», 1972.

160 с. с илл.

Книга «Фотосинтез» рассказывает о распространенном в природе процессе, обеспечивающем в больших масштабах превращение простых неорганических веществ (углекислого газа и воды) в органические соединения, которые служат первоисточником пищи и энергии для самых различных живых организмов, в том числе и для человека. В книге описаны современные исследования и достижения в области фотосинтеза, показано важное значение изучения этого процесса.

ВВЕДЕНИЕ

При любой попытке понять, на чем базируется жизнь на нашей планете, мы всякий раз возвращаемся к проблеме фотосинтеза. Все проявления жизни на Земле так или иначе, прямо или косвенно связаны с фотосинтетической деятельностью растений. В конечном счете от нее зависит и благосостояние человеческого общества.

Фотосинтез — очень распространенный в природе процесс, обеспечивающий в больших масштабах превращение простых устойчивых неорганических веществ (в первую очередь углекислого газа и воды) в органические соединения, которые служат первоисточником пищи и энергии для самых различных живых существ, в том числе и для человека.

История развития учения о фотосинтезе, или воздушном питании растений, насчитывает более двухсот лет. Еще в 1753 г. гениальный русский ученый М. В. Ломоносов в трактате «Слово о явлениях воздушных» пришел к выводу о том, что растения строят свое тело из окружающего их воздуха, поглощенного при помощи листьев. По существу, это явилось научным предсказанием фотосинтеза, который был открыт примерно через двадцать лет английским химиком Д. Пристли (1771), голландским врачом Я. Ингенхаузом (1779) и швейцарским ученым Ж. Сенебье (1782). Исследования этих ученых дополняли друг друга, так как касались разных сторон фотосинтеза, без изучения совокупности которых невозможно было бы понять его сущность.

Хотя открытие воздушного типа питания и относится к XVIII столетию, сам термин «фотосинтез» (от греч. *фотос* — свет и *синтез* — соединение) появился значительно позже, примерно через сто лет. Он быстро получил широкое распространение благодаря правильному ото-

бражению своеобразной роли зеленых растений, которая заключается в их способности улавливать световую энергию и превращать ее в химическую энергию органических веществ, образующихся за счет соединения углекислого газа и воды с выделением молекулярного кислорода. Фотосинтез является уникальным, единственным в своем роде процессом природы, благодаря которому зеленые растения могут запастись огромные количества энергии солнечного света в форме органических веществ, богатых потенциальной химической энергией. В связи с этим К. А. Тимирязев, внесший очень большой вклад в изучение углеродного питания растений, совершенно справедливо указывал на то, что «едва ли какой процесс, совершающийся на поверхности Земли, заслуживает в такой степени внимания, как тот, еще далеко не разгаданный процесс, который происходит в зеленом листе, когда на него падает луч солнца»¹.

И действительно, по мере изучения этого процесса все глубже выявляется его исключительное значение для расцвета жизни на Земле. Не удивительно поэтому, что раздел о фотосинтезе, давно уже по праву занимающий одно из центральных мест в физиологии растений, превратился в важнейшую проблему современного естествознания. Можно надеяться, что успешное ее решение обеспечит резкий подъем экономики и благосостояния всего человечества.

Значение познания фотосинтетической функции растений как нельзя лучше охарактеризовано выдающимся советским физиологом растений академиком А. Л. Курсановым. Огромные успехи, достигнутые в этой области за последнее десятилетие, позволяют, по его мнению, предвидеть грядущий век световой энергии, который будет, вероятно, более могучим по своим энергетическим возможностям, чем век атомный.

Весьма показательно, что значимость данной проблемы хорошо понимают не только ученые, непосредственно работающие в этой области. Всемирно известный физик Фредерик Жолио-Кюри считал, что подлинный переворот в энергетике наступит только тогда, когда удастся осуществить массовый синтез молекул, аналогич-

¹ К. А. Тимирязев. Избр. соч., т. I. М., Сельхозгиз, 1948, стр. 257.

ных хлорофиллу или даже более высокого качества. Для того чтобы достигнуть этой цели, необходимо, как полагал Ф. Жолио-Кюри, прежде всего подробно изучить процесс фотосинтеза.

Основная цель изучения природы фотосинтеза и его механизма заключается в воспроизведении реакций синтеза органических веществ с помощью искусственных промышленных установок и, что самое главное, в разработке эффективных методов резкого повышения продуктивности растений, особенно сельскохозяйственных, на базе лучшего использования ими солнечной энергии, количества которой в природе не исчерпаемы. Работы этого главного направления теснейшим образом связаны с такими злободневными проблемами, как поддержание баланса органических веществ в природе и обеспечение полноценного питания для всего человечества, новообразование горючих ископаемых и др. Наряду с этим ведутся исследования, направленные на разрешение узкоспециальных задач, например использование фотосинтетической функции растений для биологической очистки воздуха больших городов, очистки сточных вод и др. В связи с развитием космонавтики стали изучать возможность использования зеленых растений для регенерации воздуха и обеспечения человека пищей при длительных космических полетах и при посадке на другие планеты.

Эти задачи привлекают теперь внимание не только биологов, но и физиков, биохимиков, биофизиков и др. Совместные работы ученых разных специальностей, ведущиеся с применением новых методов исследования, таких, как электронная микроскопия, дифференцированное центрифугирование, бумажная хроматография, методы радиоактивных изотопов, уже дали значительные результаты. И недалек тот день, когда вся последовательность физических и химических процессов, лежащих в основе фотосинтеза, будет хорошо изучена.

Особенно широкий размах комплексные работы приняли в последние два десятилетия, в результате чего было получено много сведений, имеющих исключительно важное теоретическое и практическое значение. Помимо быстрого темпа накопления экспериментальных данных, характерной особенностью современного этапа изучения фотосинтеза является то, что на базе нового фактически-

го материала приходится довольно часто менять многие установившиеся представления, в частности о структуре хлоропластов, пигментных системах, химизме реакций.

Большой вклад в разработку проблемы фотосинтеза внесли за последнее время советские ученые Т. Н. Годнев, А. А. Ничипорович, А. Н. Теренин, А. А. Красновский, А. Ф. Клешнин, А. Л. Курсанов, А. А. Шлык, О. П. Осипова и ряд других, о которых будет упоминаться при изложении соответствующих разделов, а также зарубежные ученые: Дж. А. Бассем, М. Кальвин, Д. Арнон, Б. Кок, Р. Парк, Дж. Смит, Л. Богорад и другие.

РОЛЬ ФОТОСИНТЕЗА В ПРИРОДЕ И В ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА

Космическая роль зеленого растения. Всемирно известный русский физиолог растений К. А. Тимирязев одним из первых обратил внимание на исключительно важную, поистине космическую роль зеленого растения и на протяжении всей своей научной деятельности стремился глубоко раскрыть и обосновать его значение как посредника между Солнцем и Землей, между живой и неживой природой. По образному выражению К. А. Тимирязева, растение — это истинный Прометей, похитивший огонь с неба. Такое на первый взгляд неожиданное сравнение с могучим Прометеем — героем древнегреческих легенд, который согласно мифу похитил огонь с неба у богов и научил людей пользоваться им, основано на том, что зеленое растение способно улавливать энергию солнечного луча и запасать ее в органических веществах, образующихся при фотосинтезе.

К. А. Тимирязев постоянно стремился возможно ярче и нагляднее показать роль фотосинтеза как процесса усвоения солнечной энергии для жизни на Земле вообще и для деятельности человека в частности. В одной из публичных лекций, прочитанных еще в 1875 г., вот как красочно он описал превращения солнечной энергии в организме человека:

«Когда-то, где-то на землю упал луч солнца, но он упал не на бесплодную почву, он упал на зеленую былинку пшеничного ростка, или, лучше сказать, на хлорофилловое зерно. Ударяясь о него, он потух, перестал быть светом, но не исчез... В той или другой форме он вошел в состав хлеба, который послужил нам пищей. Он преобразился в наши мускулы, в наши нервы. И вот теперь атомы углерода стремятся в наших организмах вновь соединиться с кислородом, который кровь разносит во все концы нашего тела. При этом луч солнца, таившийся

в них в виде химического напряжения, вновь принимает форму явной силы. Этот луч солнца согревает нас. Он приводит нас в движение. Быть может, в эту минуту он играет в нашем мозгу»¹.

С этими высказываниями очень созвучны образные слова известного индийского ученого Д. Ч. Бозе, относящиеся к 1924 г.: «Когда мы стоим у камина с пылающим углем, мы греемся на солнышке каменноугольной эпохи».²

Да, основным источником энергии для человека было и до сих пор остается зеленое растение, поглощающее солнечные лучи и консервирующее их в виде угля, нефти и горючих газов, запасы которых и поныне являются кладовой Солнца.

В начале XX в. концепция о космической роли растений стала общепризнанной. Приведем некоторые данные, которые помогут составить представление о поистине космических масштабах фотосинтеза, коренным образом преобразующего лик нашей планеты.

В ранние геологические периоды теплый и влажный климат, а также относительно высокое содержание CO_2 в атмосфере Земли содействовали пышному расцвету фотосинтезирующих растений с сильным преобладанием процессов новообразования органических веществ над их распадом. При этом все большее количество углерода из CO_2 воздуха переходило в состав органических веществ, которые затем в течение длительного времени превращались в залежи каменного угля, нефти, торфа, почвенного перегноя и т. п. За многие миллионы лет, прошедших с момента появления зеленых растений на Земле, накопились огромные запасы углерода, входящего в состав различных ископаемых, а также в состав всех живых организмов и их остатков. Эти запасы достигают, по приблизительным подсчетам, $6 \cdot 10^{15}$ т. Причем, только в таких горючих ископаемых, как каменный уголь, нефть и газы, запас углерода составляет, по последним и, вероятно, не полным еще сведениям, около десяти тысяч миллиардов тонн (10^{13} т).

Кроме того, космическая роль зеленого растения заключается в существенных изменениях условий жизни

¹ К. А. Тимирязев. Избр. соч., т. I. М., Сельхозгиз, 1957, стр. 165.

² D. Ch. Bose. Physiology of photosynthesis. London, 1924, стр. 46.

на Земле, приведших в свою очередь к возникновению новых форм самой жизни. С появлением и расселением фотосинтетиков происходило изменение состава атмосферы, она постепенно обеднялась углекислым газом и вместе с тем обогащалась молекулярным кислородом, в результате чего бескислородные, или иначе, анаэробные, условия сменились аэробными. В настоящее время в атмосфере Земли имеется около 20% свободного кислорода, необходимого для дыхания большинства живых организмов. По подсчетам А. А. Ничипоровича, фактическое содержание свободного кислорода в атмосфере, равное $1,5 \cdot 10^{15}$ т, весьма близко к тому количеству, которое должно выделяться при образовании огромных запасов восстановленного углерода ($6 \cdot 10^{15}$ т), накопившихся на Земле благодаря деятельности фотосинтетиков. Это может служить одним из доказательств того, что практически весь свободный кислород нашей атмосферы имеет биологическое происхождение.

От состава атмосферы (в частности, от содержания в ней CO_2) в большой степени зависят, в свою очередь, тепловой режим и климатические условия. Ведь атмосферная углекислота вместе с парами воды поглощает инфракрасные (тепловые) лучи, испускаемые Землей, и таким образом задерживает тепло, которое наша планета рассеивает в космос. Некоторые ученые считают, что одна из важнейших причин изменения климатических условий — образования ледников и значительного похолодания — как раз и заключается в обеднении атмосферы углекислотой в результате длительной фотосинтетической деятельности растений.

Годовая первичная продуктивность. На огромные масштабы процесса фотосинтеза указывают также и данные о первичной продуктивности, под которой принято понимать биомассу растения (в пересчете на сухую массу), образовавшуюся при фотосинтезе в единицу времени. Обычно в качестве единицы времени берут один год и определяют так называемую годовую первичную продуктивность. Органические вещества, входящие в состав растений и представляющие собой первичную продукцию, могут служить пищей для самых различных растительных организмов. Животные, потребляя эти органические вещества, создают на их основе свою биомассу, которая является уже вторичной продукцией.

До недавнего времени годовая первичная продукция всей Земли оценивалась примерно в 400 млрд. т биомассы, причем считалось, что 350 млрд. т создается за счет растений морей и океанов и лишь 50 млрд. т — за счет растительности суши. Эти данные получили довольно широкое распространение в литературе, в том числе и в популярной. Однако исследования последних лет показали, что продуктивность морей и особенно океанов весьма переоценивали. По современным представлениям, годовая продукция всех водных растений составляет не 350 млрд. т, а всего лишь около 50 млрд. т. В связи с такими существенными поправками годовая первичная продуктивность всей растительности Земли оценивается теперь некоторыми учеными примерно в 100 млрд. т сухой биомассы.

Хорошим показателем продуктивности, помимо количества биомассы, может служить энергия, которая улавливается зеленым растением и запасается в форме органических веществ, образовавшихся при фотосинтезе за единицу времени, например за год. Энергию выражают в джоулях (сокращенно *дж*). Джоуль — количество теплоты, эквивалентное механической работе 1 *дж*. Напомним, что килокалория (сокращенно *ккал*) равняется $4,1868 \cdot 10^3$ *дж*. В 100 млрд. т годовой первичной продукции Земли аккумулировано (предположительно) около $18,84 \cdot 10^{20}$ *дж* (или $450 \cdot 10^{15}$ *ккал*) энергии органических веществ. На нашу планету поступает колоссальное количество солнечной энергии — $20,93 \cdot 10^{23}$ *дж* (или $5 \cdot 10^{20}$ *ккал*) в год. А ведь это лишь одна шестимиллиардная часть той энергии, которую Солнце излучает в космос. Однако в процессе фотосинтеза используется не вся падающая на Землю солнечная радиация, а только определенная область спектра этой радиации с длиной волны от 380 до $720 \cdot 10^{-9}$ м (или от 3800 до 7200 Å. Å — *ангстрем*, равен $1 \cdot 10^{-10}$ м). Эта область называется *фотосинтетически активной радиацией*, сокращенно ФАР. Она составляет около $10,47 \cdot 10^{23}$ *дж* (или $2,5 \cdot 10^{20}$ *ккал*) в год, т. е. примерно половину (0,45—0,5) всей солнечной энергии, поступающей на поверхность Земли.

Следует особо подчеркнуть, что зеленые растения далеко не исчерпывают огромных энергетических возможностей для синтеза органических веществ, о чем свидетельствует очень низкий коэффициент полезного исполь-

зования ими фотосинтетически активной радиации, равный в среднем 0,2%. Этот коэффициент легко подсчитать, если учесть, что из $10,47 \cdot 10^{23} \text{дж}$ (или $2,5 \cdot 10^{20} \text{ккал}$) фотосинтетически активной радиации в органических веществах накапливается лишь небольшая часть — $18,84 \cdot 10^{20} \text{дж}$ (или $450 \cdot 10^{15} \text{ккал}$).

Перейдем теперь к более дифференцированному рассмотрению вопроса о годовой первичной продуктивности. На рисунке 1 представлена схема распределения годовой продукции между основными растительными сообществами. Для растений суши использовались данные П. Дювиньо и М. Танга (1968 г.).

Из схемы видно, что преобладающую роль в продуктивности наземных растений играют леса. Их годовая продуктивность может быть определена примерно в 28,4 млрд. т сухой биомассы, или $47,73 \cdot 10^{19} \text{дж}$ ($11,4 \cdot 10^{16} \text{ккал}$) накопленной энергии. Пастбища (степи, луга, естественные и искусственные угодья) образуют в год 10,4 млрд. т биомассы в пересчете на сухую массу. Особый интерес для человека представляют, конечно, обрабатываемые земли — пашня. В настоящее время под сельскохозяйственными растениями занято 14,5 млн. км², т. е. всего лишь около 10% поверхности суши. Общая годовая продуктивность их оценивается П. Дювиньо и М. Тангом в 8,7 млрд. т, исходя из средней урожайности в 6 т сухой органической массы с 1 га в год. А. А. Ничипорович считает, что в среднем на 1 га в течение года образуется меньше биомассы, примерно по 4 т, и поэтому он приводит другую цифру годовой продуктивности всех сельскохозяйственных культур, а именно 6 млрд. т. На пустыни и полупустыни, а также на площади, занятые населенными пунктами и промышленными предприятиями, по приблизительным подсчетам, приходится около 54,2 млн. км² (36% поверхности суши) и 5,4 млрд. т годовой продукции. Полярная зона, главным образом на Антарктическом материке, практически не продуктивна в отношении фотосинтеза.

Из всей солнечной радиации, достигающей поверхности Земли, на сушу в год падает $5,86 \cdot 10^{23} \text{дж}$ ($1,4 \cdot 10^{20} \text{ккал}$), в то время как на Мировой океан — $15,07 \cdot 10^{23} \text{дж}$ ($3,6 \cdot 10^{20} \text{ккал}$), поскольку он по своей площади почти в 2,5 раза превышает площадь суши. Однако условия для фотосинтеза в морях и океанах хуже,

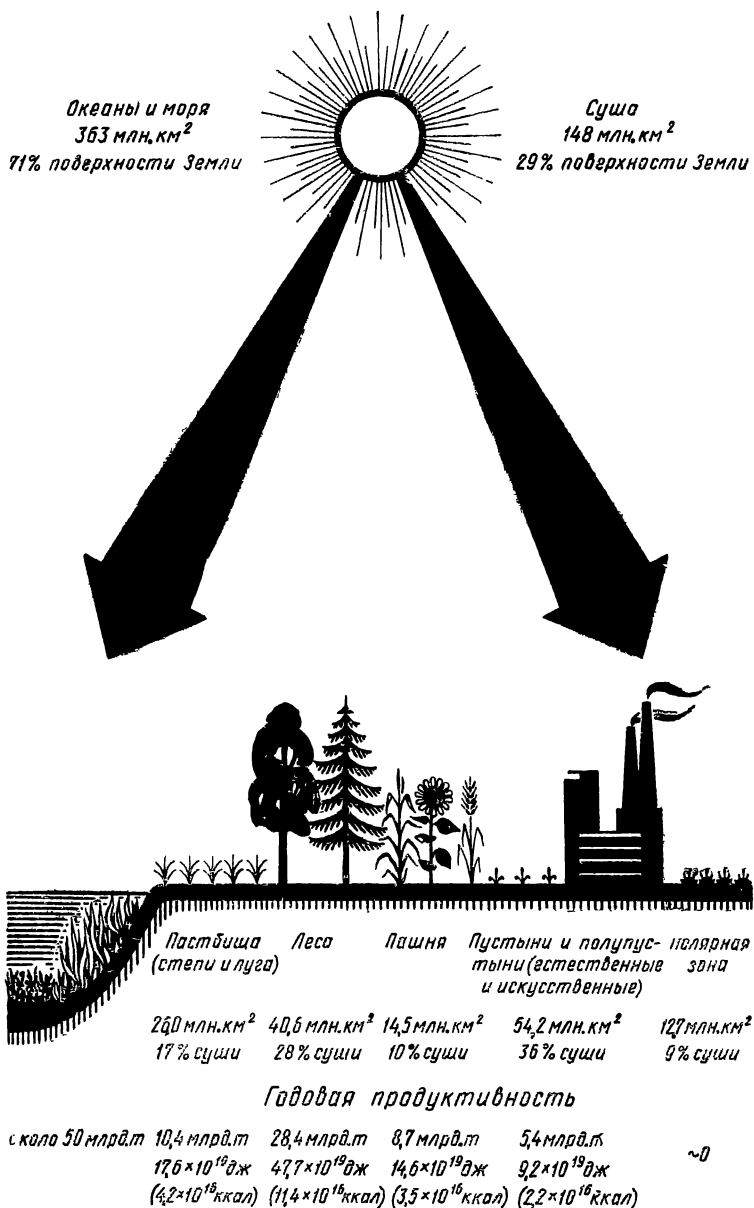


Рис. 1. Схема распределения первичной продуктивности между основными растительными сообществами.

чем на суше. И только благодаря огромной протяженности и отдельным участкам с исключительно хорошими условиями для развития растений, главным образом в прибрежных водах и в местах подъема глубинных вод, Мировой океан продуцирует в сумме примерно столько же первичной продукции, сколько растительность суши, а возможно и еще меньше. По данным П. Дювиньо и М. Танга, моря и океаны вырабатывают в год не 50 млрд т, а примерно 30 млрд т первичной биомассы. Бóльшая же часть открытого океана вряд ли продуктивнее, чем пустыня, и это объясняется следующими обстоятельствами. Фотосинтезирующие растения могут обитать только в световой зоне, которая в умеренных и холодных областях простирается вглубь до 40 м, а в тропических областях — до 100 м. Но развитие растений в световой зоне открытого океана сильно ограничивается очень низкой концентрацией таких необходимых для жизни элементов, как азот и фосфор.

На рисунке 2 представлены кривые изменения концентрации фосфора (PO_4^{--} , мг/м³) и азота (NO_3^- , мг/м³) в зависимости от глубины открытого океана. Эти кривые показывают, что содержание фосфора и азота весьма незначительно в верхних слоях, а с глубиной резко увеличивается. Плодородие верхних слоев воды в открытом океане не восстанавливается столь легко, как плодородие прибрежных вод, для которых характерно быстрое возвращение в раствор минеральных элементов, особенно азота и фосфора, высвобождающихся при разложении органических остатков. Усиленная минерализация отмерших растений и животных происходит в прибрежных водах благодаря обилию в них бактерий (от 500 тыс. до 3 млн. особей на 1 л воды). В отличие от прибрежных зон поверхностные воды открытого океана содержат гораздо меньше бактерий — от 5 до 2 тыс. особей на 1 л, а поэтому растительные и животные остатки минерализуются здесь очень слабо. Бóльшая часть неразложившихся органических остатков опускается глубже, значительно ниже световой зоны, где и происходит их минерализация и обогащение глубинных вод минеральными элементами.

Плодородие верхних слоев воды в открытом океане может легко восстанавливаться, если обеспечивается их обогащение азотом и фосфором благодаря подъему глу-

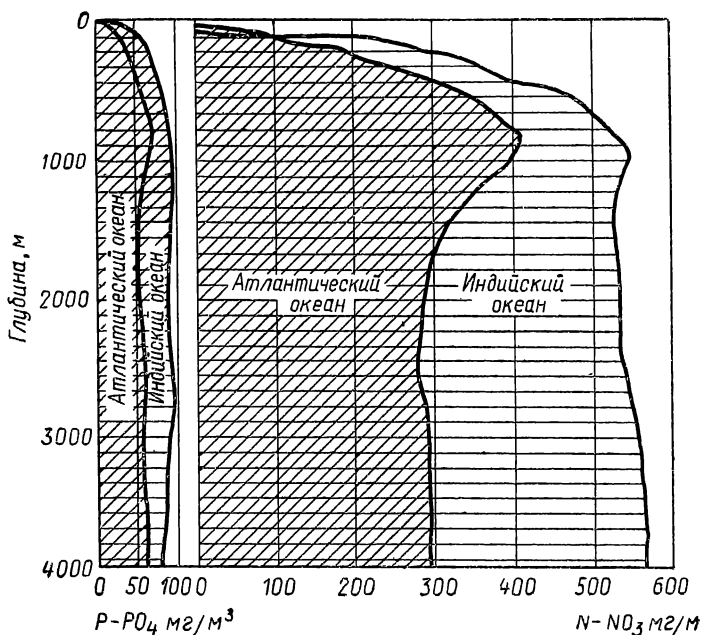


Рис. 2. Изменение концентрации фосфатов и нитратов в зависимости от глубины открытого океана (по П. Дювиньо, М. Тангу).

бинных вод к поверхности. Поднятие водных масс, богатых питательными веществами, может происходить под влиянием механических факторов, что имеет место, например, в низких широтах, или под влиянием охлаждения зимой в более высоких широтах. В зонах подъема глубинных вод могут вырабатываться большие количества первичной продукции, поскольку там создаются благоприятные условия для развития растений, которые в свою очередь служат кормом для разнообразных животных. В настоящее время наиболее продуктивные области подъема глубинных вод расположены вблизи Калифорнии, Перу и в некоторых других районах. Вокруг Антарктиды также имеется очень продуктивная зона, чрезвычайно богатая питательными элементами, которая обеспечивает кормом самую крупную в мире популяцию китов.

Круговорот веществ в природе. В течение многих миллионов лет на нашей планете совершается грандиозный

по своим масштабам круговорот веществ, который состоит из повторяющихся замкнутых циклов превращения минеральных соединений в органические, а последних — снова в минеральные. Важным звеном этого круговорота является жизнь во всей ее сложности и во всем ее многообразии. Причем жизнь на Земле как раз и поддерживается за счет снова и снова повторяющихся превращений по большей мере одних и тех же масс веществ и химических элементов.

Однако основная роль в круговороте принадлежит, безусловно, автотрофам (от греч. *аутос* — сам, *трофе* — питание), т. е. таким организмам, которые способны самостоятельно синтезировать органические соединения из неорганических.

Среди автотрофов следует выделить фотосинтетики, поставив их на первое место: ведь первично органические вещества в больших количествах стали создаваться с появлением фотосинтезирующих растений.

На рисунке 3 изображена схема круговорота веществ в природе, стрелками указаны направления движения веществ. Из CO_2 , H_2O и минеральных элементов зеленые растения строят за счет энергии солнечной радиации богатые потенциальной химической энергией органические соединения, которые используются для построения своего тела как автотрофами, так и гетеротрофами. К последним относятся все животные, грибы и некоторые бактерии. Они живут за счет готовых органических веществ, созданных другими организмами, отсюда и происходит название гетеротрофов (от. греч. *гетерос* — другой, *трофе* — питание).

Кроме того, углеводы, белки, жиры и т. п., являясь пищей для всего живого, в том числе для самих растений, а также и для человека, обеспечивают энергией самые различные процессы жизнедеятельности. При этом органические вещества претерпевают множество превращений, которые происходят в строгой последовательности и сопровождаются высвобождением энергии, необходимой для жизнедеятельности любого организма. В конце концов цепь таких биологических превращений замыкается полным окислением и минерализацией органических соединений с образованием CO_2 , H_2O и минеральных солей, т. е. окисленных неорганических веществ, лишенных запасов потенциальной химической энергии.

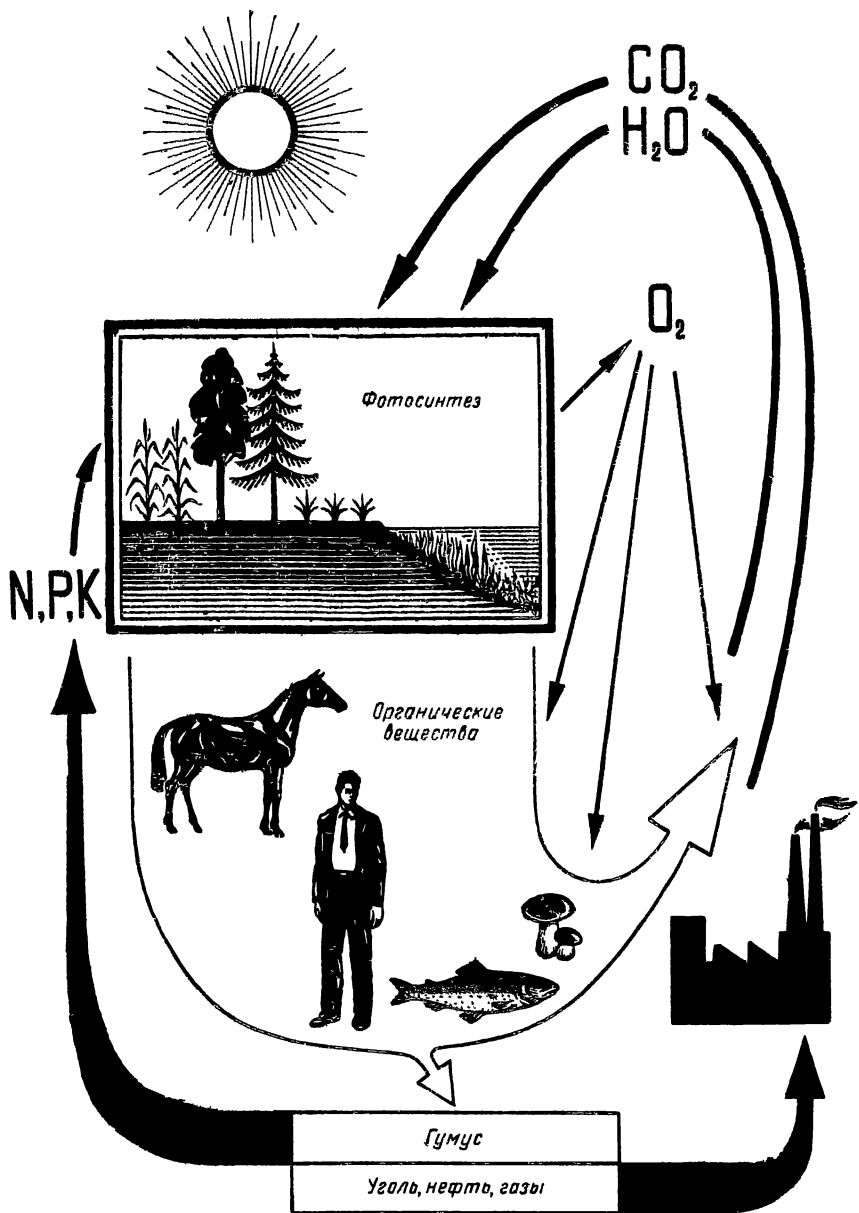


Рис. 3. Схема круговорота веществ в природе (по А. А. Ничипоровичу).

Помимо биологического окисления (дыхания и брожения), органические соединения могут окисляться с выделением энергии и образованием CO_2 , H_2O и минеральных солей чисто химическим путем, вне живого организма, например, при сгорании каменного угля, нефти или газа в топках заводов, бензина в двигателях машин и т. д. Продукты полной минерализации — CO_2 , H_2O и минеральные соли, безразлично каким путем полученные, — вновь становятся исходным материалом для синтеза органических веществ. Таким образом и осуществляется в природе круговорот веществ, движущей силой которого служит энергия Солнца.

Об огромном размахе превращений, совершающихся при круговороте, можно судить по следующим данным А. А. Ничипоровича. Ежегодно растения поглощают из окружающей среды для построения своего тела около $2 \cdot 10^9$ т (2 млрд. т) азота, $6 \cdot 10^9$ т фосфора и других элементов минерального питания, $158 \cdot 10^9$ т CO_2 и $128 \cdot 10^9$ т воды; при этом атмосфера обогащается $115 \cdot 10^9$ т кислорода. В процессе дыхания растений каждый год окисляется около $25 \cdot 10^9$ т органической сухой массы с выделением $34,5 \cdot 10^9$ т углекислоты, а все животные, включая человека, разлагают около $3,5 \cdot 10^9$ т органической сухой массы с образованием $4,8 \cdot 10^9$ т CO_2 . Только за счет сжигания угля, нефти и газа на промышленных предприятиях и в быту в атмосферу выделяется каждый год примерно $15 \cdot 10^9$ т CO_2 . Ежегодно через круговорот на Земле проходит $519\,000 \cdot 10^9$ т воды, из них только $107\,000 \cdot 10^9$ т выпадает в виде осадков над материками. С другой стороны, поверхность суши в год испаряет около $71\,000 \cdot 10^9$ т воды, из них $16\,000 \cdot 10^9$ т за счет транспирации наземных растений.

Большую роль в общем круговороте веществ играет человек, способный чрезвычайно интенсивно и вместе с тем сознательно воздействовать на природу. Жизнедеятельность человека зависит от общих масштабов круговорота, от той доли веществ и энергии, которая им используется из этого круговорота. Другими словами, существует сложная связь человека с природой, с ее ресурсами, и в первую очередь — с пищевыми.

Пищевые ресурсы и проблема питания человека. Ежегодно зеленые растения создают заново огромные количества органических веществ (примерно 100 млрд. т), во

много раз превосходящие затраты на пищевые нужды человека, а также на корм сельскохозяйственных животных. В связи с этим проблема питания, казалось бы, должна решаться очень просто. На самом же деле обеспечение людей пищей представляет собой одну из сложнейших проблем современности, заслуживающих особого внимания. Лишь очень незначительное количество синтезируемых растениями органических веществ употребляется непосредственно для целей питания, чаще же пищевые продукты получают из них через посредство одного или нескольких промежуточных звеньев, роль которых выполняют животные, а в некоторых случаях микроорганизмы. Например, из всей растительности морей и океанов человеку в качестве пищи достается ничтожно малая доля, да и то в переработанном виде, преимущественно в виде продуктов рыбного промысла. Подавляющая же часть растительной биомассы морей и океанов, а также лесов и другой дикорастущей наземной флоры представляет собой непищевую продукцию. Эта биомасса претерпевает превращения в круговороте веществ, минуя те промежуточные звенья, с помощью которых в итоге создаются пищевые продукты. До 75—80% пищи человек получает от возделываемых им самим сельскохозяйственных культур, хотя продукция этих растений в среднем не превышает 6—10% общей фотосинтетической продукции всей растительности Земли. Но и от сельскохозяйственных растений далеко не весь урожай употребляется для пищевых целей, а только некоторые органы, например плоды, семена, клубни и т. д. Очень часто листья, стебли и корни совершенно не используются, полностью выбрасываются, составляя большие потери урожая.

В настоящее время нашу планету населяет примерно 3—3,5 млрд. человек, употребляющих ежегодно в пищу около 0,6 млрд. т органических веществ, что соответствует в энергетическом отношении $11,30 \cdot 10^{18}$ Дж ($2,7 \cdot 10^{15}$ ккал).

Быстрый рост численности народонаселения и все возрастающие его потребности заставят принять самые решительные меры для резкого увеличения производства продуктов питания во всех странах мира. Вслед за проведением Международного геофизического года была организована совместная работа ученых многих стран по важнейшим вопросам биологии под названием «Между-

народная биологическая программа». Один из разделов этой программы посвящен проблеме растительных ресурсов, которая по предложению Советского Союза была определена как главная и получила название «Первичная продуктивность, ее размеры, пути умножения и наилучшего использования». Само это название уже показывает, что большое внимание исследователей должно быть направлено на точное определение размеров биомассы наземной и водной растительности, а также на дальнейшее изучение резервов живой природы с целью выявления новых источников для производства пищевых и кормовых продуктов. Помимо строгого учета и наиболее рационального использования первичной и вторичной продукции живой природы, необходимо разработать конкретные пути повышения продуктивности лугов, пастбищ, лесов и т. д., не говоря уже о повышении урожайности всех сельскохозяйственных культур и расширении занимаемой ими площади.

Уже давно ученых привлекают перспективы искусственного синтеза пищевых органических веществ и в первую очередь отдельных компонентов пищи (например, аминокислот, витаминов, белковых препаратов и др.), которые должны сыграть немаловажную роль в создании полноценного питания. Но никакие успехи в этой области не смогут в недалеком будущем обеспечить столь же полноценную и разнообразную пищу, какую человек получает от растений и животных при затрате небольших усилий и с помощью сравнительно несложной техники. Процесс фотосинтеза и в дальнейшем останется, по мнению многих ученых, основным источником пищи.

Отсюда понятно, почему в «Международной биологической программе» имеется специальный раздел «Фотосинтез и использование растениями энергии солнечной радиации». Широкие исследования в этой области, которые уже начались в СССР и других странах, направлены на разработку теоретических и практических основ достижения высокой фотосинтетической продуктивности растений. А это, в свою очередь, требует глубокого изучения природы процесса фотосинтеза и расшифровки его механизма.

В своей хозяйственной деятельности человек давно встал на путь выращивания ценных растений, постоянно заботясь о повышении их продуктивности. Задача повы-

шения урожайности до сих пор остается одной из самых важных и актуальных.

При нынешнем уровне развития земледелия культурные растения способны превращать в химическую энергию органических веществ, накопленных в урожае, около 0,5—0,6% фотосинтетически активной радиации. Но это не предел, и при создании наиболее благоприятных условий, в частности в отношении водообеспечения и минерального питания, коэффициент использования ФАР может значительно увеличиваться (до 2—8% и даже больше).

На всей же площади возделывания сельскохозяйственных растений, отличающейся большим разнообразием почвенно-климатических условий, практически возможно в недалеком будущем поднять этот коэффициент в среднем до 2%. А это значит, что общая продуктивность земледелия увеличится в 3—4 раза. Помимо этого, имеются вполне реальные возможности для расширения в 2 раза площади обрабатываемых земель. Таким образом, в перспективе можно рассчитывать на получение в 6—8 раз большего количества сельскохозяйственной продукции, чем сейчас, хотя, конечно, осуществление этого — задача не из легких и вот почему:

Исключительно большие трудности связаны с нормальным обеспечением посевов доступной влагой, так как растения расходуют огромные количества воды на транспирацию и синтез различных органических веществ. Одни только культурные растения испаряют при транспирации около $2,4 \cdot 10^{12}$ т воды в год. Между тем распределение ее на земном шаре крайне неравномерно как в пространстве, так и во времени. Значительная часть материков представляет собой пустыню либо, наоборот, сильно заболочена или покрыта ледниками и снегом. Часто периоды обильных осадков сменяются периодами длительных засух. В зонах полупустынь, степей и даже лесостепей солнечная радиация при длительной засухе превращается из источника жизни в фактор, оказывающий на растения вредное, а нередко и губительное действие. На большой территории количество влаги не соответствует фотосинтетической деятельности, ибо много осадков выпадает в неблагоприятные для вегетации растений периоды, например ранней весной или поздней осенью и зимой в умеренных зонах. Громадные потоки солнечной

энергии обесцениваются при этом из-за низких температур, приводящих к снижению или даже к полной приостановке фотосинтеза, несмотря на то, что световой режим благоприятен для этого процесса и растения полностью обеспечиваются доступной влагой. Только незначительные площади, примерно 2—5% всех материков, относительно хорошо снабжаются водой в соответствии с фотосинтетической деятельностью растений. В этих районах при прочих благоприятных условиях коэффициент использования растениями ФАР достигает 4—5%.

Для того чтобы обеспечить нормальное водоснабжение всех возделываемых растений, необходимо прежде всего расширить площади орошаемых земель, на долю которых в настоящее время приходится только 15% общей площади посевов, или $225 \cdot 10^6$ га.

Ежегодно в процессе построения органических веществ растения расходуют огромное количество минеральных элементов, в частности около 2 млрд. т азота, 6 млрд. т фосфора и др. Обеспечение нормальных условий минерального питания для растений представляет, пожалуй, не меньшие трудности, чем создание хорошего водоснабжения. Химические анализы показывают, что в подавляющем большинстве случаев почва содержит меньше доступных форм макро- и микроэлементов, чем это требуется для обеспечения высокой продуктивности растений.

Необходимо учитывать также, что на Земле происходит интенсивный процесс рассеивания азота, фосфора и других жизненно важных элементов в результате, например, эрозии почв и вымывания из них ценных питательных веществ. Только за счет стока в моря и океаны уносится $36 \cdot 10^{12}$ т воды и огромное количество растворенных в ней минеральных солей. Кроме того, минеральные элементы в значительной степени рассеиваются по поверхности Земли и не используются повторно сельскохозяйственными растениями, так как они не всегда возвращаются в почву после уборки урожая, когда с полей вместе с растениями вывозятся и поступившие в них из почвы элементы минерального питания. Обычно вынос из почвы азота, фосфора, калия и т. д. превалирует над их возвратом. И одной лишь компенсации потерь за счет выноса совершенно недостаточно для повышения урожайности сельскохозяйственных культур, для этого не-

обходимо также обогащать почву дополнительными количествами этих элементов. Исключительно важно поэтому применение удобрений на обрабатываемых землях.

Во всех странах повышение урожайности в первую очередь связывают с улучшением условий азотного питания, поскольку содержание доступных для растения форм азота в почве весьма невелико. Обычно недостаток азотных удобрений частично компенсируется азотсодержащими органическими удобрениями (навоз, торф, компосты и т. д.), но главным образом за счет биологической азотфиксации, т. е. благодаря процессу усвоения свободного азота атмосферы некоторыми группами организмов-азотфиксаторов, обогащающих почву доступными для растений формами азота. В настоящее время таким путем образуется около 20—30 кг связанного азота на 1 га почвы.

Помимо создания благоприятных условий водоснабжения и минерального питания, особое значение для дальнейшего повышения урожайности приобретает подбор сортовых семян, механизация и применение эффективных методов агротехники с целью создания наилучших условий произрастания растений, обеспечивающих их максимальную фотосинтетическую деятельность. Все эти мероприятия позволят значительно увеличить продуктивность полей и создать реальные предпосылки для мощного скачка в производстве продуктов питания. Очень большую роль в этом деле призвана сыграть и фитопатология — наука о болезнях растений. Широкое внедрение рациональных методов борьбы с болезнями и вредителями культурных растений позволит заметно поднять продуктивность земледелия.

Немалое значение для расширения производства продовольствия имеет изменение самой структуры посевов путем сокращения площадей под техническими культурами. Появление искусственных волокон типа капрона, нейлона, лавсана и многих других, а также синтетического каучука и пластмасс приводит к тому, что все больше и больше земель, находившихся ранее под техническими культурами, освобождается для выращивания растений, имеющих исключительно пищевую ценность. Например, в США и некоторых других странах хлопчатник все больше вытесняется продовольственными культурами, а в Японии, издавна славившейся производ-

ством натурального шелка, подобное происходит с насаждениями шелковицы, листья которой служат пищей для тутового шелкопряда. Бурное развитие химической промышленности в области синтезов должно привести к резкому сокращению производства хлопка, льна, натурального каучука и других материалов, а следовательно, к высвобождению огромных дополнительных площадей для возделывания ценных пищевых культур.

А может ли исключительно растительная пища обеспечить человеческий организм всеми веществами, необходимыми для его жизнедеятельности? Нет ли здесь риска нарушить то соотношение между животными и растительными белками, которое характерно для полноценного, хорошо сбалансированного питания? Подобного рода сомнения возникают в результате изучения рационов, состоящих главным образом из продуктов одного какого-либо вида растений (например, риса) или группы близких видов (злаки). Такая однообразная пища, если ее употреблять на протяжении длительного времени, вызывает белковую недостаточность, авитаминозы и другие серьезные заболевания, связанные с нарушениями обмена веществ. Дело в том, что организм человека не способен самостоятельно синтезировать некоторые важнейшие соединения, в том числе целый ряд так называемых незаменимых аминокислот, витаминов и т. д. Такие соединения должны поступать в организм (и поступают при обычном рационе) в готовом виде вместе с пищей как ее составная часть. Между тем отдельные незаменимые аминокислоты часто содержатся в растительных белках в недостаточных количествах либо вообще отсутствуют. В пшеничной муке, например, недостаточно лизина, а в рисе и сорго — триптофана. Растительные белки из-за очень большого несходства по аминокислотному составу имеют для человека меньшую ценность, чем белки животного происхождения.

Противники вегетарианского питания справедливо утверждают, что мясо представляет собой превосходный белковый концентрат как раз потому, что аминокислотный состав его хорошо сбалансирован и близок к составу белков человеческого тела. Однако современные исследования показывают, что в растениях, относящихся к разным видам, отсутствуют или содержатся в недостаточном количестве не одни и те же аминокислоты, а

разные. Кроме того, в бобовых растениях, особенно в их семенах, аминокислотный состав нередко близок к такому животных. В первую очередь это относится к сое, в семенах которой довольно хорошо уравновешены все незаменимые аминокислоты.

На рисунке 4А представлена диаграмма состава незаменимых аминокислот для трех больших групп продуктов питания. Сопоставляя эти группы, легко заметить, что состав бобовых растений и продуктов животного происхождения почти одинаков, а в других растительных продуктах, особенно из злаков, набор аминокислот гораздо беднее. Отсюда некоторыми исследователями делается вывод, что имеется возможность составлять полноценные смешанные растительные рационы главным образом из семян бобовых и злаков, добиваясь того, чтобы их белковый состав был столь же хорошо сбалансирован, как и в продуктах животноводства. Недостаток тех или иных незаменимых аминокислот может при этом восполняться за счет растений других видов.

В последнее время предпринимается все больше попыток составления подобных питательных смесей, которые можно рассматривать как один из источников расширения ресурсов питания. Недавно была предложена смесь, например, такого состава: пшеницы — 26%, сорго — 26%, кукурузы — 20%, сои — 15%, снятого молока — 10%, а остальные 3% приходятся на витамины, минеральные соли и др.

Все чаще растительные белки используются в качестве заменителей животных белков. В Индонезии и других странах Востока широкое распространение получило искусственное молоко — сухой экстракт из соевой муки, сходный по своему составу с коровьим молоком и богатый витаминами, сахарами и минеральными веществами. В Великобритании разработан метод выделения растительных белков под воздействием ультразвука. Этот метод позволяет получать искусственное молоко из кормовых трав, например из люцерны, минуя «посредство» коровы. Использование белков люцерны и других растений непосредственно как пищевых продуктов будет более рациональным и полезным, чем использование их в виде корма для скота.

Усовершенствование методов экстрагирования и очистки растительных белков позволит в будущем получать

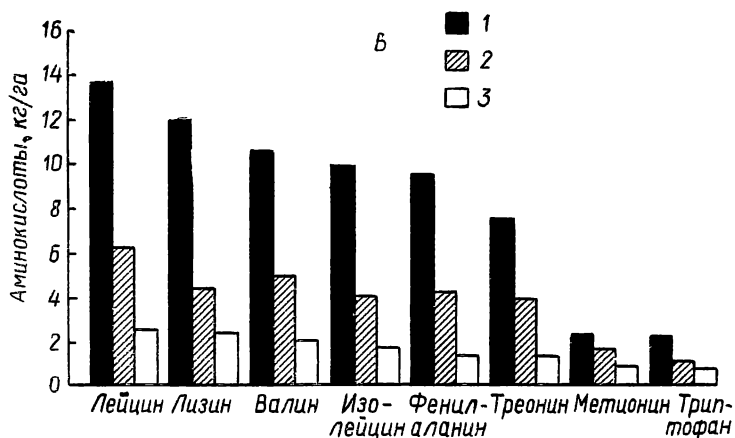
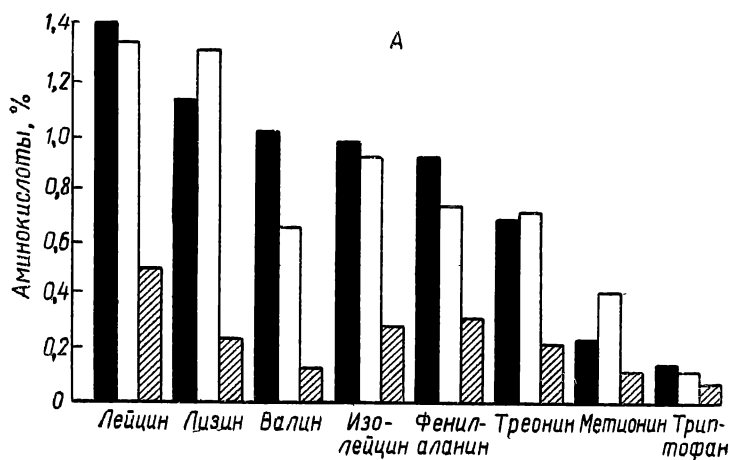


Рис. 4. Содержание незаменимых аминокислот в пищевых продуктах растительного и животного происхождения (А). Продукция тех же аминокислот на 1 га (Б) (по П. Дювиньо, М. Тангу): 1 — бобовые; 2 — небобовые; 3 — продукты животного происхождения,

ценные пищевые препараты не только из остатков сельскохозяйственных культур, но также и из дикорастущих растений. Растительные питательные смеси представляют большой интерес в связи с тем, что продуктивность

образования незаменимых аминокислот (в кг на 1 га) гораздо выше у растений, чем у животных, что хорошо видно на приведенной выше диаграмме (рис. 4Б).

Огромное количество растительной и животной продукции создается ежегодно в морях и океанах, однако к столу людей море до сих пор поставляет ничтожно малую долю пищи. Располагая громадными ресурсами малоиспользуемых белков высокого качества и многих других ценных веществ, моря и океаны должны сыграть большую роль в улучшении питания человека. Расширение морского промысла позволит намного больше изготавливать блюд из рыбы, моллюсков, ракообразных и других животных. Кроме того, весьма перспективным следует считать широкое использование морских водорослей не только для приготовления пищи, но также в качестве корма для скота и удобрения полей. В настоящее время с этой целью добывают в основном ламинарию и фукусы, да и то в гораздо меньших количествах по сравнению с тем, что может дать море. В Японии, Корее и других странах ламинария, называемая часто морской капустой, применяется для приготовления тортов, салатов, пудингов. На основе муки из водорослей и рыбьего сока уже изготавливаются препараты, ценные в питательном отношении. Под влиянием термической обработки происходит карамелизация и состав углеводов водорослей изменяется таким образом, что они приобретают приятный вкус и становятся легко усваиваемыми для человеческого организма. Водоросли служат также источником агар-агара, нашедшего широкое применение в кондитерской промышленности. В некоторых приморских районах овец и других сельскохозяйственных животных выкармливают почти исключительно за счет водорослей, главным образом фукусов. Фукусы служат и хорошим удобрением, поскольку они, помимо органических веществ, богаты азотом, фосфором, калием.

Значительного увеличения ресурсов питания можно добиться за счет химической и биологической переработки органического сырья в кормовые или пищевые продукты. Таким сырьем может служить каменный уголь, горючие газы, нефть, древесина или отходы их переработки. Уже разработаны методы получения искусственных масел из угля, а также белков из дрожжей, выращиваемых на основе нефти. В настоящее время использование

различных микроорганизмов для этих целей стало реальным фактом.

Весьма заманчивым представляется решение проблемы искусственного фотосинтеза. Но в ближайшем будущем нельзя рассчитывать на производство пищи с помощью только искусственного фотосинтеза, так как до сих пор еще недостаточно глубоко и полно вскрыт механизм этого процесса и осуществление его искусственным путем связано с большими техническими трудностями. Прежде всего для этого необходимы сложные промышленные установки с огромной поверхностью для улавливания энергии солнечных лучей, а создание и эксплуатация таких установок едва ли будет рациональнее, чем посевы сельскохозяйственных растений. Искусственный синтез органических веществ, в том числе пищевых продуктов, сможет заменять посевы сельскохозяйственных культур только в том случае, если он будет экономически более выгодным, чем естественный фотосинтез.

На современном уровне развития науки и техники реально возможен промышленный синтез отдельных наиболее важных компонентов пищи, прежде всего незаменимых аминокислот, витаминов, жиров и т. п. Во многих тропических странах, где достаточно растительной пищи, богатой углеводами, остро ощущается недостаток белков. Пополнение рациона населения этих стран синтетическими аминокислотами будет содействовать уменьшению белкового голода. В настоящее время искусственно изготавливаются некоторые витамины (А, В₁, В₂, С), жиры, углеводы и ряд других соединений, причем искусственно синтезированные вещества типа углеводов все шире используются в качестве заменителей тех ценных продуктов, которые служат сырьем для промышленности. Таким образом, различные виды искусственного синтеза могут быть весьма эффективными при решении проблемы питания, но ведущая роль долгое время будет еще оставаться за фотосинтезирующими растениями.

Значение фотосинтеза и охрана растительности. Первостепенное значение фотосинтеза не ограничивается только тем, что он является основой получения продуктов питания для человека. Зеленые растения кормят, одевают, согревают и обеспечивают нас строительными материалами, а промышленность — сырьем и энергией. Кроме того, зеленые растения обогащают атмосферу кисло-

родом, а также обеспечивают пищу для всего живого на Земле.

Сознавая исключительно важное значение фотосинтеза, необходимо постоянно заботиться об охране растительности и увеличении ее продуктивности.

Использование человеком природных ресурсов должно вестись на научной основе, обеспечивающей не только воспроизводство, но и увеличение продуктивности полей, лесов и пастбищ, а также рыбных и охотничьих промыслов. Охрана природы — одна из острых проблем современности, решение которой во многих случаях возможно лишь в международном масштабе. Основная задача охраны природы сводится к тому, чтобы не консервировать, а разумно использовать ее богатства. Искусственные лесонасаждения, орошение, осушение болот, обогащение суши и морей растительностью и животными — все это содействует приумножению богатств природы, делает нашу Землю более благоприятной для жизни людей, в подлинном смысле преобразует ее.

В нашей стране борьба за охрану природы, за рациональное использование ее ресурсов приобретает все больший размах и становится важным общенародным, общегосударственным делом.

СТРУКТУРА, ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ

Среди органоидов растительной клетки хлоропласты (от греч. *хлорос* — зеленый, *пластос* — образование) играют исключительно важную роль, потому что в них осуществляется процесс фотосинтеза. Очень немногие физиологические процессы столь же явно связаны с определенными органоидами клетки, как фотосинтез с зелеными пластидами.

Познание сложной структуры хлоропластов, а также тех изменений, которые они претерпевают под влиянием различных условий произрастания растений, содействует разгадке тайн фотосинтеза и открывает пути активного управления этим процессом.

Форма пластид. У разных видов растений хлоропласты неодинаковы по форме, размерам и строению. Особым богатством форм отличаются пластиды (хроматофоры) водорослей. Они могут быть звездообразными, спиральными, в виде дисков, пластин, полос и т. д. Так, например, у водоросли зигнемы (*Zygnema*) имеются звездообразные хроматофоры, у мужоции (*Mougeotia*) — пластинчатые, у спирогиры (*Spirogyra*) они в виде спирально скрученных лент. Одноклеточная водоросль хлорелла (*Chlorella*), широко применяемая в исследованиях по фотосинтезу, имеет один колоколовидный хроматофор. У высших растений полностью сформированные хлоропласты, или хлорофилловые зерна, мало отличаются по форме, напоминая обычно семена чечевицы или двояковыпуклую линзу.

Структура хлоропластов. Структурные и функциональные особенности хлоропластов тесно связаны между собой, об этом, в частности, свидетельствует тот факт, что условия, вызывающие изменения их структуры, также оказывают существенное влияние и на фотосинтез.

В последнее время ввиду успехов в изучении функций пластид в значительной степени повысился интерес к их субмикроскопической структуре. Исследования субмикроскопического строения органоидов клетки, в том числе пластид, стали возможными только благодаря применению электронных микроскопов с большой разрешающей способностью, близкой к $5-8 \cdot 10^{-10}$ м ($5-8$ Å), а также усовершенствованию техники изготовления ультратонких срезов растительных тканей.

Электронномикроскопические исследования хлоропластов ведутся в широких масштабах уже более 10 лет, и к настоящему времени накопилось значительное количество сведений, позволяющих расшифровывать их структуру на молекулярном уровне, чего, конечно, нельзя было делать на базе данных, полученных с помощью светового микроскопа. Возникли принципиально новые представления о строении одних из важнейших функциональных структур растительной клетки, осуществляющих процесс фотосинтеза. Удалось также установить, что отдельные реакции фотосинтеза связаны с определенными структурными элементами хлоропластов. Однако, несмотря на большие успехи в этой области, вопрос о субмикроскопическом и молекулярном строении хлоропластов далек еще от своего разрешения. Это видно хотя бы из того, что до сих пор нет единой общепризнанной схемы строения не только хлоропласта в целом, но и отдельных его структурных элементов, например ламелл. По мере совершенствования методов исследования, безусловно, будут расширяться и углубляться наши знания о структуре этих органоидов.

Анализ данных, полученных с помощью электронного микроскопа, показывает, что хлоропласты представляют собой высокоспециализированную биологическую функциональную структуру, имеющую у разных видов растений принципиально сходное строение. Вместе с тем у растений, принадлежащих к разным систематическим группам, наблюдается большое разнообразие сочетаний отдельных структурных элементов. Кроме этого, сочетание отдельных структурных элементов определяется индивидуальным развитием растений, экологическими условиями произрастания и рядом других условий.

По современным представлениям, полностью сформировавшиеся хлоропласты у высших растений построены

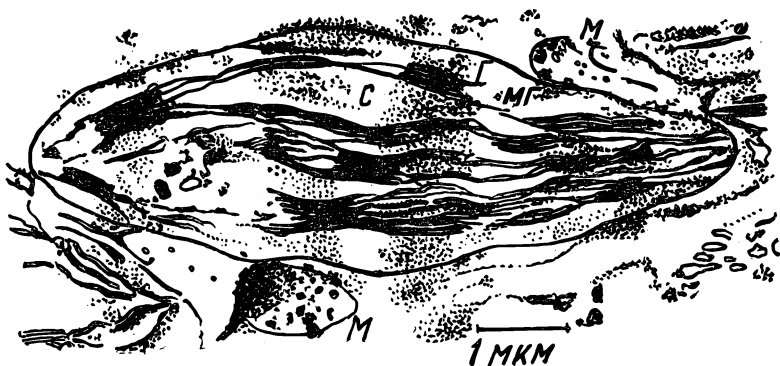


Рис. 5. Хлоропласт листа огурца (фикс. KMnO_4) (по И. М. Кислюку и В. Ф. Машанскому):

Г — грана; МГ — межгранные ламеллы; С — строма; М — митохондрия,

из таких основных элементов, как оболочка, матрикс (или строма), граны и межгранные ламеллы. Все эти элементы хорошо видны на электронной микрофотографии (рис. 5).

Еще совсем недавно считалось, что хлоропласты лишены какой-либо оболочки и представляют собой «сгущения» цитоплазмы. Электронномикроскопические исследования ультратонких срезов, проведенные разными учеными, с несомненностью доказали наличие оболочки у хлоропластов. Таким образом, был окончательно решен остававшийся до последнего времени дискуссионным вопрос о степени обособленности хлоропластов в клетке.

Установлено, что хлоропласты покрыты, как правило, двойной оболочкой, являющейся по своей химической природе липопротеидной (липопротеиды — это соединения белков с липидами, т. е. с жирами и жироподобными веществами). У некоторых водорослей хлоропласты окружены не двух-, а многослойными оболочками. Из высших растений лишь иногда у кукурузы обнаруживаются хлоропласты с четырехслойными оболочками.

Толщина оболочек хлоропластов у разных растений неодинакова. В частности, двухслойная оболочка у кукурузы имеет толщину около $200 \cdot 10^{-10}$ м (200 Å), а у огурца — около $100 \cdot 10^{-10}$ м (100 Å), причем наружная

и внутренняя мембрана оболочки могут находиться друг от друга также на разном расстоянии, например у табака — на расстоянии $100\text{—}300 \cdot 10^{-10}$ м (или от 100 до 300 Å). Оболочка не сплошная, она пронизана отверстиями (порами). Вероятно, благодаря наличию пор в оболочке, а также ее способности адсорбировать на своих поверхностях мелкие структуры цитоплазмы и матрикса она играет важную роль в процессах обмена веществ между хлоропластом, цитоплазмой и другими органоидами клетки, а следовательно, и в установлении тесной связи хлоропласта с ними.

Внутреннее строение вполне сформировавшегося хлоропласта представляет собой систему структур, образованных ламеллами, иначе говоря пластинками, и поэтому называемых пластинчатыми или ламеллярными структурами. Пластинчатость строения характерна не только для гран, но и для межгранных участков. Ламеллярные структуры погружены в основное белковое вещество — матрикс. Интересно отметить, что ламеллярное строение хлоропластов удалось обнаружить еще с помощью светового микроскопа, а затем оно было подтверждено электронномикроскопическими исследованиями. Особенно плодотворным оказалось применение методики ультратонких срезов, позволившей изучать внутреннее строение хлоропластов, т. е. взаимное расположение структурных элементов, и в частности расположение гранных и межгранных ламелл.

Основной структурной и функциональной единицей хлоропласта большинством ученых признается диск. Диски образуются из параллельно лежащих ламелл, которые соединяются попарно между собой. Диски похожи на замкнутые сплюснутые мешочки, и поэтому их часто называют тилакоидами (от греч. *тилакоидес* — мешковидный). У низших растений в строении погружены отдельные тилакоиды или пачки плотно прижатых друг к другу тилакоидов. У высших растений хлоропласты имеют более сложную структуру, для которой характерно наличие гран. Довольно широкое признание получило представление о том, что граны состоят из отдельных дисков или их участков, строго расположенных друг над другом наподобие стопки монет. Граны не изолированы, они соединяются друг с другом при помощи межгранных ламелл, образуя единую высокоупорядоченную структуру.

Рассмотрим кратко некоторые наиболее распространенные и перспективные схемы ламеллярногранулярного строения хлоропластов. Согласно схеме Д. Ветштейна (рис. 6) сплошные диски проходят через весь хлоропласт, отделяясь слоями стромы. В некоторых местах ламеллы дальше удалены друг от друга и имеют большую толщину. Располагаясь друг над другом, такие утолщенные участки дисков и образуют грани.

А. Ходж наблюдал в хлоропластах кукурузы вдвое меньшее количество межгранных ламелл по сравнению с числом ламелл гран. Основываясь на этих данных, он разработал схему (рис. 7), показывающую, что межгранные ламеллы, раздваиваясь в определенных местах и плотно прилегая друг к другу, образуют грани.

В построении гран, как это видно на схеме И. М. Кислюка и В. Ф. Машанского (рис. 8), принимают участие и собственно гранные и межгранные диски, имеющие большую длину, чем первые. Межгранные диски могут пересекать грани, а могут входить в них только с одной стороны; правильного чередования гранных и межгранных дисков нет.

Сравнительно недавно Т. Вейер выдвинул гипотезу гранулярно-сетчатой структуры хлоропластов, по которой основной структурной единицей является не диск, а грана. Грани представляют собой цилиндры, разделенные на отдельные отсеки — капсулы. Ламеллы стромы не принимают участия в построении гран; они имеют вид ветвящихся трубочек, которые сливаются друг с другом. При помощи системы таких трубочек грани соединяются между собой, в результате чего образуется трехмерная гранулярно-сетчатая структура, изображенная схематически на рисунке 9. Благодаря своей извилистости трубочки могут изменять расположение гран внутри хлоропласта под влиянием разных условий освещения, что способствует лучшему поглощению световой энергии. Эти интересные предположения о роли трубчатых систем, как и сама гипотеза о гранулярно-сетчатой структуре хлоропластов, нуждаются, безусловно, в дальнейшем экспериментальном обосновании.

Краткий обзор нескольких схем внутреннего строения хлоропластов показывает, что до сих пор спорными остаются вопросы об основной структурной единице, о способах соединения ламелл гран с межгранными ламел-

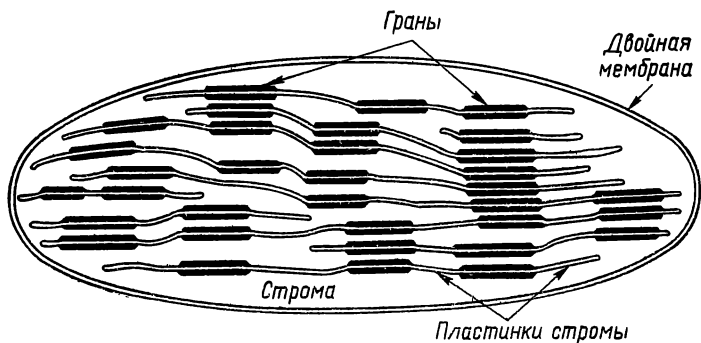


Рис. 6. Схема строения хлоропласта (по Д. Веттштейну).

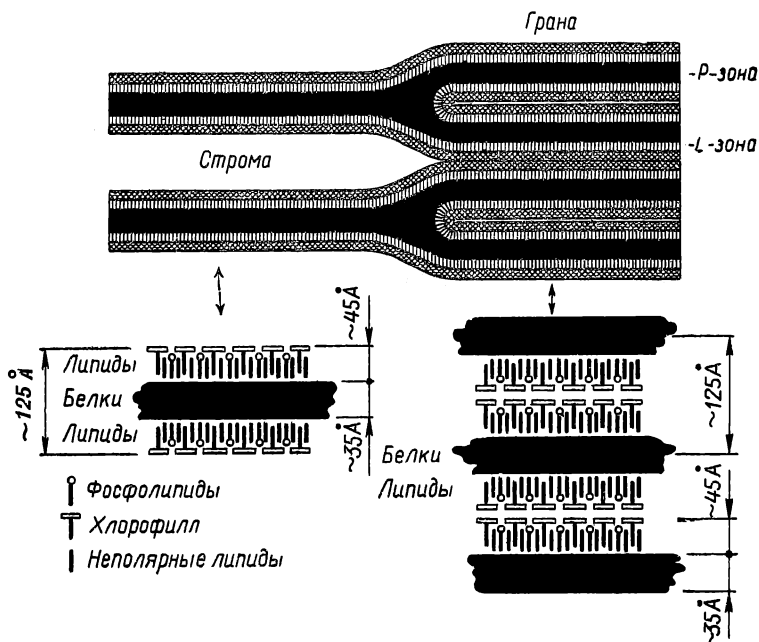


Рис. 7. Схема строения ламелл и гран (по А. Ходжу):
Р — белковый слой; L — липидный слой,

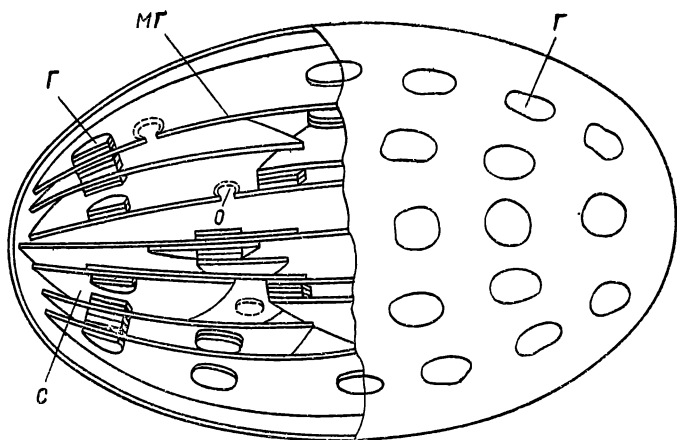


Рис. 8. Схема строения хлоропласта (по И. М. Кислюку и В. Ф. Машанскому):

Г — грана; МГ — межгранная ламелла; С — соединение дисков; О — отверстие в межгранной ламелле.

лами и некоторые другие вопросы. Ни одна из приведенных схем не может, конечно, претендовать на единственно правильное отображение действительного строения хлоропластов.

Наряду с различиями, схемы имеют и много общего, говорящего в пользу того, что хлоропласты различных видов растений аналогичны в основных своих чертах. Последнее весьма вероятно, поскольку у всех растений хлоропласты выполняют одну и ту же функцию фотосинтеза. Несоответствие схем в деталях, по-видимому, можно отчасти объяснить различиями в физиологическом состоянии хлоропластов во время их исследования, а также тем, что электронный микроскоп дает только двухмерное изображение и при разработке трехмерной модели строения пластид неизбежен субъективный подход. Следует также учитывать, что электронномикроскопические исследования в широких масштабах начались совсем недавно. И хотя уже накоплен очень большой фактический материал, полученный многими учеными в разных странах мира, за столь короткий промежуток времени весьма трудно было осмыслить, проанализировать и обобщить огромное количество экспериментальных данных.

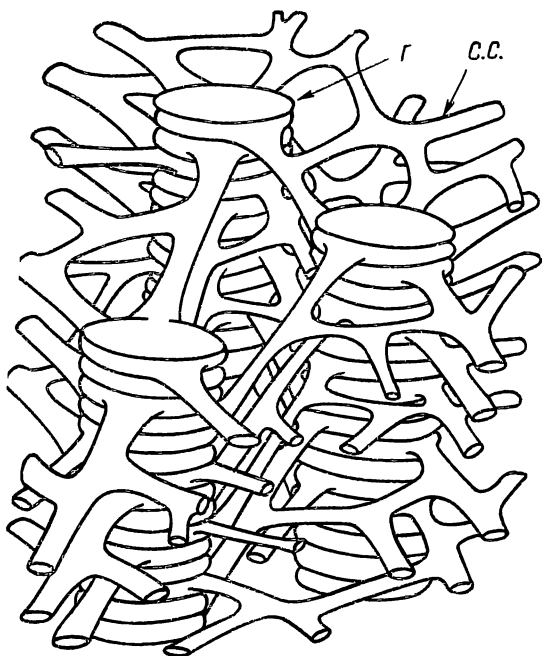


Рис. 9. Трехмерная диаграмма гран с соединительной системой (по Т. Вейеру):
Г — грана; С.С. — соединительная система,

Дальнейшие исследования с применением более совершенных методов, а также глубокий анализ результатов позволят, безусловно, разработать вполне обоснованную схему внутреннего строения хлоропластов.

Электронномикроскопические фотографии срезов хлоропластов выявили трехслойную структуру ламелл. С помощью химических анализов удалось установить состав этих трех слоев и количественные соотношения между отдельными компонентами, а также показать, что ламеллярная система состоит в основном из сложных пигментно-липопротеидных комплексов, включающих пигменты, липиды и белки. На основании данных о трехслойной структуре ламелл и их химическом составе были предприняты попытки расшифровать строение ламелл на молекулярном уровне.

Одной из таких попыток была схема А. Ходжа, которая получила широкое распространение и часто описывается в отечественной научной и учебной литературе. Темные полосы на схеме (см. рис. 7) изображают расположение белкового компонента (*P*-зона) в сложном хлорофилл-липопротеидном комплексе, а заштрихованные полосы соответствуют молекулярной структуре комплекса, состоящего из молекул хлорофилла, неполярных липидов и фосфолипидов. Белковый слой (*P*-зона) толщиной в $35 \cdot 10^{-10}$ м (35 Å) с обеих сторон покрыт симметрично расположенной пленкой из хлорофилл-липидов (*L*-зона), имеющей толщину $45 \cdot 10^{-10}$ м (45 Å).

По мере накопления новых данных схема А. Ходжа развивалась и совершенствовалась другими учеными. В частности, М. Кальвин изменил взаимное расположение слоев в структуре ламеллы: вместо двух хлорофилл-липидных слоев в его модели имеется один пигментно-липидный слой. Этот слой обладает полярным строением и располагается между двумя белковыми слоями.

За последнее время в изучении структуры хлоропластов были достигнуты особенно большие успехи благодаря применению новых методов изготовления препаратов, таких, как напыление, снятие реплик с быстро замороженного материала при температуре -150°C , озвучивание ультразвуком для раздробления на фрагменты, дифференциальное центрифугирование и др. Было обнаружено, что поверхность ламелл имеет не гладкослоистое, как считали раньше, а зернистое строение из-за наличия ультраструктур глобулярного типа, т. е. структур, имеющих шарообразную форму (от лат. *глобулюс* — шарик).

При сопоставлении результатов электронномикроскопических исследований, полученных разными методами, возникает вопрос, почему на срезах, фиксированных OsO_4 и KMnO_4 , не удается наблюдать глобулярные структуры. По мнению некоторых исследователей, глобулярность структуры ламелл тилакоидов наблюдается только тогда, когда препараты изготавливаются без использования фиксирующих и обезвоживающих реактивов. В этом случае сохраняется третичная структура белков, определяющая тип скручивания цепи данного белка. Благодаря скручиванию молекулы многих белков хотя и состоят из длинных полипептидных цепей, тем не менее

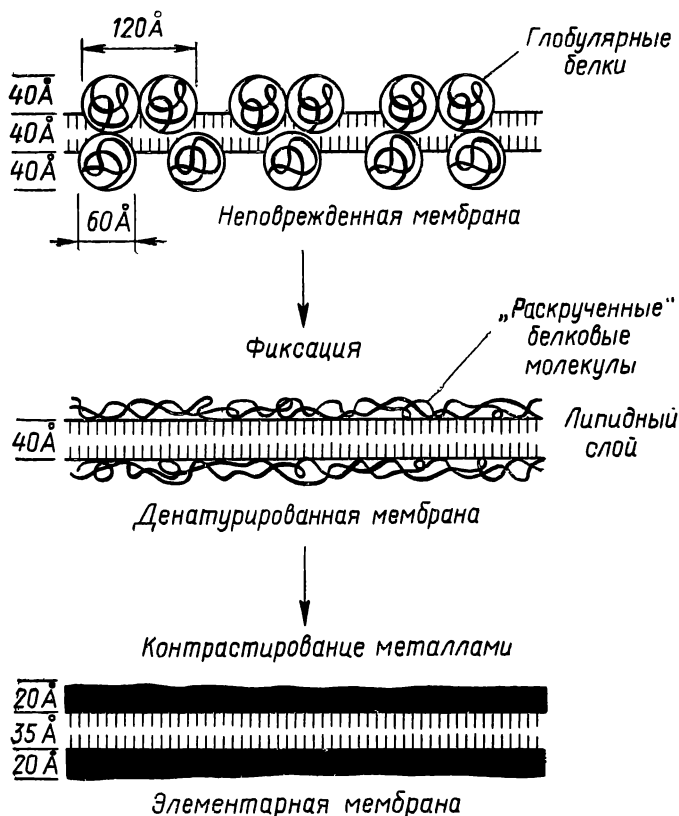


Рис. 10. Схема строения фотосинтетической ламеллы (по К. Мюлеталеру с соавторами).

имеют почти шарообразную форму и поэтому называются глобулярными белками.

Очень часто, для того чтобы увеличить контраст, т. е. четкость электронномикроскопических изображений, объект фиксируют реактивами, содержащими тяжелые металлы. Такими реактивами являются четырехокись осмия, фосфорновольфрамовая кислота, фосфомолибденовая кислота и т. п. Однако фиксация и обезвоживание приводят к денатурации глобулярных белков, т. е. к разрушению третичной структуры вследствие разрыва водо-

родных и дисульфидных связей. Это, в свою очередь, вызывает раскручивание молекул глобулярных белков и переход их в прямолинейно вытянутые структуры. В связи с этим на фиксированных препаратах белковые слои имеют значительно меньшую толщину. На рисунке 10 приведена схема, поясняющая процесс перехода глобулярных белковых структур ламелл гран в состояние «раскрученных» белковых молекул. Слои «раскрученных» белковых молекул обычно хорошо различаются на фиксированных срезах, имея вид сплошных темных полос в результате контрастирования их тяжелыми металлами. На рисунке 10 эти слои изображены в виде черных полос.

Американские ученые Р. Парк и Н. Пон наблюдали зернистое строение не только гранных, но и межгранных ламелл. Они изучали фрагменты хлоропластов биохимическими методами, а также под электронным микроскопом методом напыления и получили фотографии ламелл, на которых хорошо различимы сферические частицы, расположенные правильными рядами (рис. 11). Диаметр этих частиц около $200 \cdot 10^{-10}$ м (200 Å), а высота около $100 \cdot 10^{-10}$ м (100 Å). Правда, позже размеры этих частиц были уточнены: оказалось, что толщина их 100, ширина 155, а длина 185 Å.

Отсюда возникло новое представление о том, что в составе ламелл имеются упорядоченно расположенные глобулярные ультрачастицы, которые были названы квантосомами. Некоторые считают, что квантосомы соответствуют в физиологическом отношении фотосинтетической единице.

На основании представлений о квантосомах как о структурных и функциональных единицах фотосинтетического аппарата Р. Парк и Н. Пон предложили оригинальную схему строения гранных и межгранных ламелл (рис. 12). На ней квантосомы размещены в ряд на внутренней поверхности ламелл и частично вдаются в полость дисков (или тилакоидов), где квантосомы одной ламеллы заполняют впадины, имеющиеся между квантосомами другой, противоположащей ламеллы (на схеме квантосомы одной из ламелл изображены пунктирными линиями, а другой ламеллы — сплошными линиями). На основании новых экспериментальных данных стали предполагать, что квантосомы располагаются не с внутренней, а с наружной стороны тилакоидов. Недавно удалось выделить

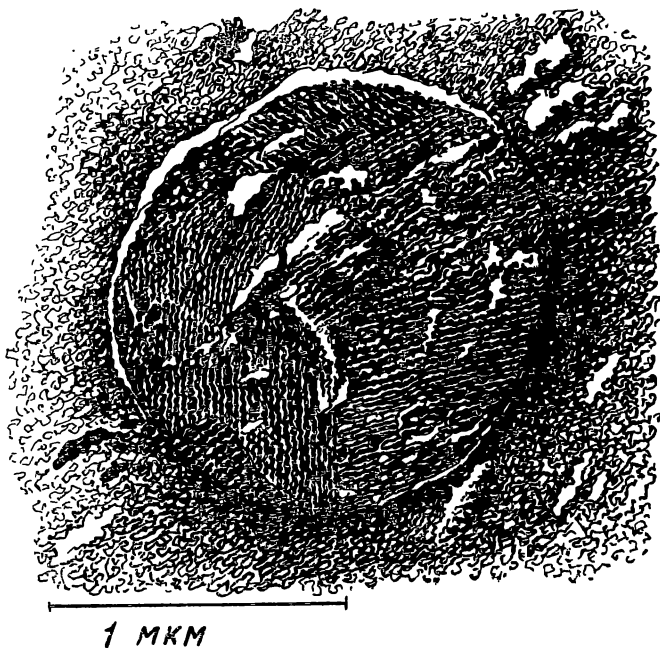


Рис. 11. Электронная микрофотография грани хлоропласта шпината (по Р. Парку и Н. Пону).

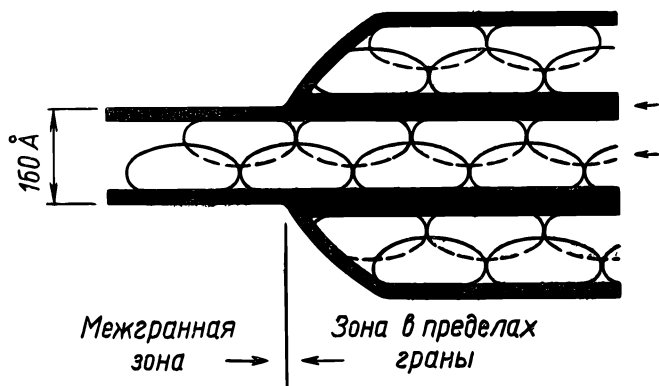


Рис. 12. Схема строения гранных и межгранных ламелл (по Р. Парку и Н. Пону).

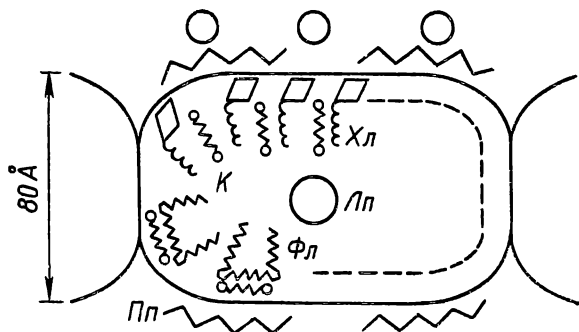


Рис. 13. Схема строения квантосомы (по Жиро):
 Хл — хлорофилл; Лп — липопротеидный комплекс; Пп — полипептиды; К — каротиноиды; Фл — фосфолипиды.

квантосомы из листьев шпината в виде фракции зеленых частиц, представляющих собой сплюснутые у полюсов эллипсоиды, состоящие из пигментно-липопротеидных комплексов.

В настоящее время предпринимаются попытки представить пространственное расположение молекул в квантосоме с учетом полученных путем биохимических анализов данных о количественном содержании в них отдельных компонентов. Рисунок 13, схематически изображающий строение квантосом ламелл хлоропластов кукурузы, показывает, что они состоят из компонентов пигментно-липопротеидного комплекса. Такие компоненты этого комплекса, как хлорофилл, каротиноиды и фосфолипиды, располагаются по сферической поверхности квантосомы, окруженной полипептидным (белковым) слоем. В центре квантосомы находится липопротеидный комплекс.

Имеются данные, свидетельствующие и о различиях между гранными и межгранными ламеллами. В частности, было обнаружено, что поверхность дисков гран гуще покрыта квантосомами, чем поверхность межгранных ламелл. На основании этого некоторые ученые делают заключение о том, что грани более дифференцированы в функциональном отношении и, следовательно, играют большую роль в фотосинтетической деятельности хлоропластов, чем межгранные ламеллы. Хорошо известен и такой экспериментально установленный факт, как неодина-

наковая механическая прочность разных ламелл. Гран-ные ламеллы отличаются значительной механической прочностью, благодаря чему они сохраняются в гранах или встречаются в отдельных дисках при центрифугировании, действии ультразвука или при умеренном набухании, тогда как в этих же самых условиях межграницные ламеллы полностью разрушаются.

Граны образуются на определенном этапе формирования хлоропласта и могут включать от 2 до 50 дисков. Обычно в полностью сформировавшемся хлоропласте высших растений содержится 20—200 гран и даже больше. Например, в клетках листьев кукурузы каждый хлоропласт содержит 50—200 гран, довольно однородных по форме и близких по размерам. У шпината количество гран колеблется незначительно — в каждом хлоропласте их 40—60. Диаметр гран (в сухом состоянии) 0,5—1 *мкм* (*мкм* — микрометр, или *микрон*, равен $1 \cdot 10^{-6}$ м), а высота 0,1—0,2 *мкм*. Объем одной грани колеблется от 0,03 до 0,1 *мкм*³. На протяжении жизни листа изменяются не только размеры хлоропласта, гран, но и той его доли, которая приходится на грани. В качестве примера приведем данные, полученные А. А. Табенцким для хлоропластов листьев сахарной свеклы (табл. 1).

**Изменение размеров хлоропластов и гран
в листьях сахарной свеклы**

Таблица 1

Лист	Размер хлоро- пластов, <i>мкм</i>	Размер гран, доли хлоро- пластов	Размер гран. <i>мкм</i>
Очень молодой, жел- тый, еще не развившийся	1,4	—	—
Желтоватый, развер- нувшийся	4,2—4,9	1/12—1/15	0,35—0,33
Растущий, зеленый, блестящий	5,6—6,3	1/10—1/12	0,56—0,53
Закончивший рост	5,6—7,0	1/8—1/10	0,70—0,70
Серо-зеленый	4,9—5,6	1/8—1/10	0,61—0,56
Отмирающий, с жел- тыми тонами	3,5—4,2	1/6—1/8	0,58—0,52

В зависимости от условий произрастания растений соотношение между ламеллярными структурами и матриксом может существенно изменяться. Так, было установлено, что при полном естественном освещении у кукурузы матрикс составляет незначительную часть от массы всего хлоропласта, тогда как при затемнении ($\frac{1}{3}$ естественного освещения) на долю матрикса приходится уже половина хлоропласта. В настоящее время электронно-микроскопические исследования на фиксированных препаратах позволили рассмотреть структуру матрикса. В нем заметны своеобразные «структурные центры», в которых располагаются отдельные рибосомы и полирибосомы (полисомы), т. е. комплексы из нескольких рибосом, связанных воедино молекулой информационной рибонуклеиновой кислоты (и-РНК). Установлено, что рибосомы в виде плотных частиц размером $100\text{--}300 \cdot 10^{-10}$ м ($100\text{--}300$ Å) имеются в матриксе хлоропластов у мари белой, а в хлоропластах кливии, помимо матрикса, они находятся также на концах дисков гран.

Соотношение между количеством полирибосом и одиночных рибосом зависит от условий освещения. Полисомы появляются в хлоропластах только после некоторого периода освещения. Если же растение длительное время находится в темноте, то в его хлоропластах полисомы не обнаруживаются. В полисомах, как известно, осуществляется синтез белка в клетке, причем эту способность в соответствующих условиях сохраняют даже изолированные хлоропласты. Некоторые считают хлоропласты основным местом синтеза белка в клетках листа.

Кроме ламеллярных структур, в матриксе хлоропластов обнаруживаются еще особые образования, называемые разными исследователями по-разному: жировые (или липоидные) капельки, плотные сферические гранулы, осмиофильные гранулы, или глобулы. Осмиофильные глобулы имеются в матриксе самых разнообразных растений, а называются так потому, что они хорошо видны на препаратах, фиксированных четырехокисью осмия, в виде шаровидных частиц — глобул. Многие ученые считают, что основным веществом этих глобул являются липиды, так как именно липиды окрашиваются осмием гораздо интенсивнее, чем белки. Химический анализ глобул также показал, что они состоят главным образом из липидных компонентов. Однако глобулы, по-видимому, не-

однородны в химическом отношении: помимо липидов, в их состав входят белки. Об этом свидетельствует следующий факт. Было подмечено, что при фиксации KMnO_4 никогда не наблюдаются глобулы, но зато хорошо выявляются звездчатые частицы, которые обычно не видны при фиксации OsO_4 . На основании этого ряд исследователей делает вывод о том, что глобулы и звездчатые частицы — это одни и те же объекты. Они неоднородны по химическому составу и поэтому по-разному проявляются — в зависимости от фиксатора. Поскольку осмий интенсивно окрашивает жиры и гораздо слабее белки, а марганец оказывает противоположное действие, стали считать, что осмиофильные глобулы представляют собой липоидные шарики, внутри которых имеется белок, проявляющийся при фиксации KMnO_4 в виде звездчатых частиц.

Д. Веттштейн, А. А. Шахов и другие полагают, что в состав глобул входят еще и пигменты (хлорофилл и каротиноиды либо только одни каротиноиды). Непосредственное определение химического состава осмиофильных глобул, выделенных из хлоропластов конских бобов и свеклы, выявило наличие пластохинона в глобулах. Эти данные заслуживают большого внимания, поскольку пластохинон играет важную роль в переносе электронов на световой фазе фотосинтеза, о чем подробнее будет говориться ниже.

Осмиофильные глобулы располагаются в матриксе без особого порядка (от нескольких штук до нескольких сотен в одном хлоропласте). В зависимости от вида, возраста и условий произрастания растения значительно изменяется не только количество, но и размеры глобул. Так, диаметр их колеблется в широких пределах — от 0,05 до 0,7 $\mu\text{м}$, а к концу вегетации размеры могут увеличиваться в несколько раз. Появление осмиофильных глобул связано с ухудшением физиологического состояния и снижением фотосинтетической деятельности растения по мере его старения или в результате действия низких температур, ультрафиолетового облучения, недостатка некоторых элементов минерального питания, в частности железа. Особого внимания заслуживают данные о том, что разрушение структуры хлоропластов в результате возрастных изменений или под влиянием внешних условий, например исчезновение гран при не-

достатке железа, сопровождается резким увеличением количества и размеров осмиофильных глобул. Эти данные позволяют считать, что глобулы служат местами отложения веществ, высвобождающихся при разрушении фотосинтетических структур хлоропласта. После того как неблагоприятное внешнее воздействие, вызвавшее частичное разрушение фотосинтетического аппарата, прекратится, осмиофильные глобулы содействуют его восстановлению за счет содержащихся в них запасных веществ.

А. А. Шахов считает осмиофильные глобулы самостоятельными структурными единицами, играющими важную роль в процессах структурообразования хлоропласта и в перераспределении световой энергии по его отдельным элементам. Часть пигментов может переходить из гран в осмиофильные глобулы, в результате чего происходит частичное исключение из процесса фотосинтеза поглощенной хлоропластами световой энергии. В связи с этим при большом скоплении таких глобул в хлоропласте создаются неблагоприятные условия для фотосинтеза. Функции осмиофильных глобул, как и их химический состав, полностью еще не выяснены, а те интересные представления, которые высказаны по этим вопросам разными исследователями, нуждаются в дальнейшем экспериментальном подтверждении.

В матриксе хлоропластов могут накапливаться зерна первичного или ассимиляционного крахмала — одного из продуктов фотосинтеза. У многих водорослей зерна первичного крахмала или замещающих его других полисахаридов располагаются вокруг так называемых пиреноидов (от греч. *пирен* — косточка), которые, кроме водорослей, обнаружены еще только у некоторых печеночников.

Пиреноиды представляют собой образования, имеющие обычно шаровидную, а иногда палочковидную или даже неправильную форму. В зависимости от вида растений размеры пиреноидов колеблются от 1—3 до 15—18 $\mu\text{м}$. Имеются данные о том, что их размеры могут увеличиваться по мере роста клетки. В участках хлоропласта, занятых пиреноидами, ассимиляции CO_2 не происходит, но зато осуществляется превращение образовавшихся при фотосинтезе углеводов в крахмал или другие полисахариды. Поэтому пиреноиды можно рассматривать

как специальные образования, обеспечивающие быстрый синтез крахмала из продуктов фотосинтеза,— углеводов. Электронномикроскопическими исследованиями удалось обнаружить у пиреноида сеть трубочек, которыми он соединяется с ламеллярными дисками, расположенными между зернами крахмала. Весьма вероятно, что продукты фотосинтеза доставляются в пиреноид по этим трубочкам. Пиреноиды образуются из уже существующих аналогичных образований путем их деления, но могут возникать и заново. Однако последнее оспаривается некоторыми учеными.

Развитие ультраструктуры хлоропластов. Современные представления о формировании и развитии хлоропластов в онтогенезе растений возникли на базе электронномикроскопических исследований. Наибольшее распространение получили две схемы развития ультраструктуры хлоропластов; одна из них была разработана Д. Веттштейном, а другая — К. Мюлеталером и А. Фрей-Висслингом. Эти схемы в основном сходны, имеются лишь некоторые различия в деталях. Поэтому остановимся лишь на схеме Д. Веттштейна, который изучал развитие структурных элементов хлоропластов у разных видов растений с помощью электронного микроскопа и получил большое количество фотографий препаратов пластид ячменя, кукурузы, томатов, ели и других растений, выращенных в нормальных условиях освещения и в темноте, а также фотографии хлоропластов различных мутантов с нарушениями в пластидном аппарате. Поскольку никаких заметных различий между растениями разных видов обнаружено не было, Д. Веттштейн предложил общую схему развития ультраструктуры хлоропласта (рис. 14).

Пластиды, в частности хлоропласты, развиваются из пропластид, которые находятся в цитоплазме клеток меристемы листьев и точек роста. Эти предшественники пластид представляют собой мельчайшие органеллы округлой или овальной формы. Для пропластиды уже характерно наличие двойной мембраны, окружающей плотный матрикс, в котором имеется несколько пузырьков (рис. 14, этап 1). Эти пузырьки либо попадают в пропластиду из окружающей цитоплазмы, либо формируются ее внутренней мембраной. При этом на внутренней мембране образуются впячивания внутрь матрикса,

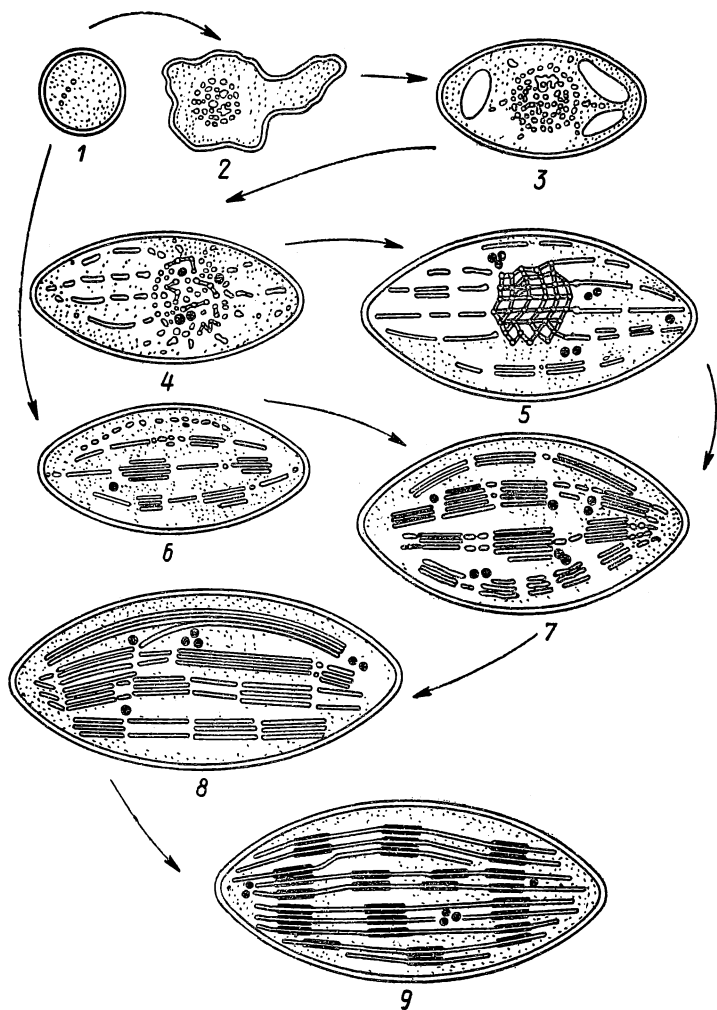


Рис. 14. Схема развития хлоропласта (по Д. Веттштейну):
 этапы 1, 6—9 — нормальный ход развития на свету; этапы 1, 2, 3, 4, 5 —
 путь развития пластиды в темноте.

которые затем отшнуровываются от мембраны в виде пузырьков. По мере роста пропластиды увеличивается и число пузырьков в ней. Дальнейшее развитие зависит от условий произрастания растения. Если развитие идет на свету, то пузырьки по мере своего возникновения располагаются в несколько слоев. Вместе с тем они сливаются друг с другом в отдельные ламеллярные диски, которые также располагаются в несколько слоев. В строго определенных местах таких первичных слоев число дисков продолжает увеличиваться, в результате чего появляются пачки с 2—4 дисками примерно одинакового размера (этап 6). На последующих этапах развития возрастает число дисков, они становятся крупнее и сливаются друг с другом. Образовавшиеся слои состоят из плотно прилегающих друг к другу дисков, соединенных двойными ламеллами. Так, постепенно создается единая непрерывная ламеллярная система (этапы 7 и 8). После этого четко дифференцируются области, соответствующие гранам, благодаря строго упорядоченному расположению дисков (этап 9). На этом этапе полностью заканчивается дифференцировка структурных элементов хлоропласта.

Если же растение выращивается в темноте или при слабом диффузном освещении, то пузырьки не располагаются слоями и не сливаются в диски, а собираются в одном или нескольких местах, образуя плотные скопления, которые могут приобретать форму шариков. Эти скопления пузырьков получили название проламеллярных телец (этап 2), поскольку из них могут развиваться ламеллярные структуры хлоропласта при перенесении растения на хорошее освещение. Если же растение остается в темноте, то количество пузырьков продолжает увеличиваться, в результате чего проламеллярные тельца могут достигать настолько больших размеров, что становятся видимыми с помощью светового микроскопа. После того как в проламеллярном тельце соберется много пузырьков, начинается их слияние в сложную трубчатую структуру, сходную с кристаллической решеткой (этап 3). При дальнейшем увеличении размеров проламеллярного тельца некоторые пузырьки выходят из него и располагаются по радиусам (этап 4).

Если же растение перенести на хорошее освещение, проламеллярные тельца быстро перестраиваются, вклю-

чаясь в ламеллярную систему хлоропласта. На рисунке 14 это изображено схематически как переход от 5-го к 7-му этапу. Если же растение не подвергается воздействию света и остается в темноте, то дальнейшего развития пластид, достигших 5-го этапа, не происходит. Поэтому-то в них и не образуются ламеллярные структуры. Исключение из исследованных растений представляло развитие хлоропластов у ели.

Д. Веттштейн установил, что у проростков ели в отсутствие света наряду с синтезом хлорофилла происходит развитие нормальной ламеллярной структуры хлоропластов. Сам факт образования хлорофилла в темноте у проростков некоторых хвойных растений не нов, он был обнаружен еще до этих исследований. Здесь важно и интересно другое. По мнению Д. Веттштейна, для нормального размещения ламелл и создания определенной структуры хлоропласта необходимо наличие хлорофилла, хотя его присутствие не обязательно для возникновения пузырьков в пропластиде, а также, по-видимому, и для образования ламелл.

Согласно Д. Веттштейну, ламеллы в хлоропласте быстро обновляются благодаря распаду и восстановлению. Так, у ели накопление первичного крахмала содействует разрушению ламелл, а после удаления крахмала ламеллы образуются вновь.

Рассмотренная выше схема соответствует современным представлениям о развитии ультраструктуры хлоропластов, однако она охватывает только период от пропластиды до образования полностью сформированного хлоропласта. Данные А. А. Табенцкого, П. А. Генкеля и Р. С. Морозовой, а также других авторов показывают, что и дальнейшее развитие хлоропласта в онтогенезе растения, начиная с того момента, когда он полностью сформировался, сопровождается изменениями не только его размеров и формы, но и внутренней структуры.

Рассмотрим результаты электронномикроскопических исследований А. А. Шахова и Б. М. Голубковой, свидетельствующие о больших изменениях структуры хлоропластов на протяжении вегетации растений картофеля. Эти исследования показали, что в ранние периоды вегетации можно наблюдать лишь незначительные различия между хлоропластами листьев, находящихся

на разных ярусах одного и того же растения. Большие изменения в структуре хлоропластов происходят в более поздние периоды вегетации, и тогда обнаруживаются резкие различия между разновозрастными листьями. Так, у молодых растений (23-дневных, имеющих 8 ярусов) хлоропласты верхних, еще не закончивших рост листьев мало отличаются от хлоропластов нижних, календарно более старых листьев, но в обоих случаях они крупные (до 6—6,5 *мкм*) и округлые. Структурные их элементы четко дифференцированы: матрикс, хорошо очерченные крупные грани (0,5—0,7 *мкм*), располагающиеся довольно рыхло в матриксе, осмиофильные глобулы (мелкие, особенно у верхних листьев).

Хлоропласты листьев верхнего яруса остаются без заметных изменений и в более поздние периоды онтогенеза растений (фазы бутонизации и цветения). Им свойственна хорошо выраженная ламеллярно-гранулярная структура, как и листьям молодых (23-дневных) растений. Небольшое различие имеется в отношении осмиофильных глобул, которые становятся крупнее. В хлоропластах же листьев среднего и особенно нижнего ярусов этого же растения происходят значительные изменения структурных элементов. Размер хлоропластов уменьшается до 4,5—3 *мкм*, плотность увеличивается, грани некрупные и имеют тенденцию к исчезновению. Зато резко возрастает размер осмиофильных глобул до 0,3—0,45 *мкм*, а у нижних листьев — даже до 0,6 *мкм*. Образование осмиофильных глобул достигает максимума, и в конце концов они заполняют всю полость хлоропласта.

В результате дальнейшего старения наступает деструкция хлоропластов, когда на их месте образуется липоидная гранулярная масса, в которую включены крупные осмиофильные глобулы и крахмальные зерна.

Таким образом, эти исследования свидетельствуют о том, что в онтогенезе растений картофеля ярко выражены изменения структуры хлоропластов не только у листьев разных ярусов в пределах одного и того же растения, но и одних и тех же листьев в разные периоды вегетации.

Электронномикроскопические исследования Т. Е. Кисляковой с соавторами показали, что листья средних ярусов в разные периоды онтогенеза растений картофеля имеют структурно наиболее организованные хлоропла-

сты. Особенно высокая степень упорядоченности структуры характерна для фазы бутонизации: ламеллярная система их сильно развита, хорошо дифференцированные грани располагаются плотно и равномерно ориентированы по всему хлоропласту. Матрикс занимает главным образом постенный слой под оболочкой. Листья с такими хлоропластами отличаются наибольшей интенсивностью фотосинтеза. Последний вывод представляется особо важным и позволяет предположить, что структура хлоропластов листьев средних ярусов в фазу бутонизации картофеля является оптимальной для фотосинтетической деятельности.

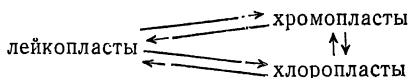
Хорошо известно, что зеленый цвет листьев, а также незрелых плодов зависит от наличия в их клетках зеленых пластид, а желтая, оранжевая, красная и другая окраска многих плодов и лепестков цветков обусловлена присутствием окрашенных в соответствующие цвета пластид, общее название которых — хромопласты (от греч. *хрома* — цвет).

Кроме окрашенных, существуют и бесцветные пластиды — лейкопласты (от греч. *лейкос* — белый), характерные для неокрашенных частей растения, например для клеток корня. На протяжении вегетации пластиды одного типа могут превращаться в пластиды других типов. Так, при созревании плодов, осеннем изменении листьев и в других случаях хлоропласты переходят в хромопласты. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты при позеленении клубней картофеля или в хромопласты при формировании корнеплода моркови и т. д. Эти факты свидетельствуют о генетическом родстве разных типов пластид, благодаря которому и возможны такие их превращения.

Согласно А. Шимперу, пластиды не могут возникать заново, они образуются только путем деления уже существующих или в результате превращения пластид одного типа в пластиды других типов. Одна и та же пластида обладает способностью к определенным многократным изменениям, после чего она снова может вернуться в исходное состояние и приобрести прежние свойства.

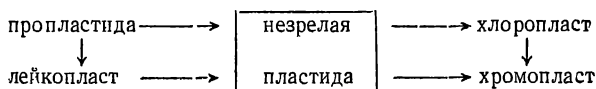
Способность пластид одного типа превращаться в пластиды других типов А. Шимпер считал наиболее существенным их свойством. Схематически его представ-

ления о взаимопревращениях пластид можно изобразить следующим образом:



Стрелками на схеме указаны возможные направления превращений.

Дальнейшие наблюдения показали, что хлоропласты, потерявшие зеленую окраску и достаточно сильно пожелтевшие после перенесения растения в темноту, уже не способны снова стать зелеными и причиной этого является необратимая их деструкция. Равным образом и превращения хлоропластов в хромопласты оказываются необратимыми после полной утраты ими зеленой окраски. Отсюда некоторые исследователи делают вывод о том, что превращения пластид происходят не циклически, а лишь в определенных направлениях по схеме:



В процессе развития пластид лейкопласты непосредственно примыкают к пропластидам, что отражено на схеме и согласуется с действительностью, поскольку лейкопласты отличаются от пропластид лишь несколько большим размером.

Хромопласты образуются в результате накопления каротиноидов или из пропластид и лейкопластов, или из хлоропластов. Они возникают, как правило, из хлоропластов и значительно реже, как, например, в корнеплоде моркови, из лейкопластов. Хлоропласты возникают из пропластид либо из лейкопластов. Недавно были получены данные о переходе хромопластов в хлоропласты, а также о восстановлении нормальной структуры хлоропластов пожелтевших листьев под действием обработки кининами (стимуляторы роста). Эти данные говорят о возможности более широких взаимопревращений пластид, чем это представляется в соответствии с последней схемой.

Из всех пластид только хлоропласты имеют чрезвычайно тонкую и высоко упорядоченную структуру, без

которой не происходят сложнейшие процессы поглощения и преобразования световой энергии в химическую энергию веществ, строящихся при фотосинтезе. Отсюда ясно, что переход хлоропластов в хромопласты должен сопровождаться разрушением их структуры. Действительно, образование хромопластов из зеленых пластид характеризуется бóльшим или меньшим разрушением их ламеллярной структуры (иногда вплоть до полной деструкции), постепенным разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов, представляя собой, как считают многие ученые, конечный этап процесса развития и старения хлоропластов. Постепенное обесцвечивание зеленых пластид и превращение их в различно окрашенные хромопласты легко проследить путем наблюдений за развитием лепестков цветков у лютиковых и многих других растений или за созревaniem плодов шиповника, рябины, перца и т. д.

Согласно А. Фрей-Висслингу, при распаде тонкой структуры зеленых пластид ценные для растения соединения, такие, как вещества, входящие в состав хлорофилла, а также другие азотсодержащие вещества, высвобождаются из структурных элементов хлоропластов и покидают стареющие ткани.

Вещества, менее ценные и легче доступные для растения, такие, как липиды и каротиноиды, накапливаются в хромопластах, которые, возможно, имеют значение резерва этих веществ.

Сезонные изменения хлоропластов. Рассматривая структурные изменения пластид на протяжении жизни растений, нельзя обойти такой интересный и очень важный вопрос, как сезонные изменения хлоропластов, по которому до последнего времени представления ученых были противоречивыми. В клетках листьев вечнозеленых и хвойных растений в зимний период наблюдаются глубокие физиолого-биохимические изменения. Было показано, что у таких растений резко снижена активность физиологических процессов, в том числе фотосинтеза. Факт снижения или приостановки фотосинтеза в хвое и листьях вечнозеленых растений в зимний период, естественно, наводил на мысль о структурных изменениях пластид в клетках зимующих растений, что побудило многих ученых заняться изучением состояния хлоропластов в разные сезоны года.

На основании наблюдений за состоянием пластид у хвойных и вечнозеленых растений был сделан вывод о том, что в зимний период хлоропласты этих растений агглютинируют (от лат. *агглютинаре* — склеивать). Под этим термином обычно понимается не только слипание, но и слияние хлоропластов, в результате чего они теряют свою индивидуальность и превращаются в сплошную зеленую массу, заполняющую весь объем клеток.

Вопрос о зимнем состоянии хлоропластов в коре древесных и кустарниковых пород возник сравнительно недавно, несмотря на то что уже задолго до этого было установлено наличие хлорофилловых зерен в различных тканях стебля как у травянистых, так и у древесных растений.

Многие исследователи, наблюдавшие агглютинацию хлоропластов коры деревьев, рассматривают такое состояние пластид в зимний период не как патологическое, а как нормальное, естественное явление, которое выработалось в процессе эволюции растений и является приспособлением к перенесению неблагоприятных условий существования. Весной по мере выхода растения из состояния покоя агглютинированная масса дробится, и этим путем формируются отдельные самостоятельные хлоропласты. По мнению В. Г. Александрова и М. И. Савченко, агглютинация содействует обновлению хлоропластов и омоложению клеток.

Одновременно с таким представлением об агглютинции высказывались и противоположные взгляды. В настоящее время на основании многочисленных исследований следует считать окончательно установленным, что в нормальных жизнедеятельных клетках агглютинация не имеет места и хлоропласты сохраняют свою индивидуальность во все сезоны года, включая и холодный период. Однако из всех органоидов клетки зеленые пластиды отличаются в зимнее время наибольшей чувствительностью, так как теряют свою устойчивость к повреждающим воздействиям и легко травмируются, в результате чего может происходить их агглютинация. Агглютинация — ненормальное естественное состояние хлоропластов в зимний период, она вызывается различными неблагоприятными условиями и представляет собой необратимую реакцию хлоропластов на повреждающие воздействия (механические, химические, температурные

и т. п.). Поэтому агглютинация может наблюдаться лишь в поврежденных или погибших клетках. Правда, у многих растений в неповрежденных клетках зимующих тканей происходит скупивание хлоропластов в группы по нескольку штук, однако это явление не тождественно агглютинации, поскольку самостоятельность пластид сохраняется и их границы можно рассмотреть в световой микроскоп.

Интересные результаты о сезонных изменениях пластид были получены П. А. Генкелем и Р. С. Морозовой на основании электронномикроскопических исследований листьев маргаритки. Они показали, что форма, размеры и субмикроскопическая структура хлоропластов подвергаются сезонным изменениям. Так, в зимний период пластиды отличаются более округлой формой, большей плотностью упаковки гран и значительно большим количеством осmioфильных глобул по сравнению с хлоропластами в летний период. Диаметр хлоропластов зимой составляет $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$ от их величины в летний период. Изменение субмикроскопической структуры хлоропластов во время зимы наблюдалось и другими исследователями.

Влияние внешних условий на структуру. Ультраструктура хлоропластов очень динамична и быстро реагирует на изменение факторов внешней среды (освещение, минеральное питание, температура и т. п.). Внешние условия произрастания оказывают различное и вместе с тем существенное влияние на структуру хлоропластов. Об этом красноречиво свидетельствуют хотя бы сезонные превращения пластид. Под влиянием различных факторов внешней среды могут происходить неодинаковой глубины изменения их ультраструктуры. Иногда эти изменения завершаются пространственной переориентировкой всей структуры или отдельных структурных элементов внутри пластид. Очень часто происходят более глубокие изменения, заключающиеся в уменьшении числа и размеров межгранных ламелл и гран либо в исчезновении гран и в полной деструкции хлоропластов.

Решающее влияние на образование и дальнейшее развитие хлоропластов оказывает свет. Необходимость света для образования нормальной гранулярно-ламеллярной структуры была с несомненностью доказана экспериментальным путем. Описывая схему Д. Веттштейна

(рис. 14), мы уже говорили о связи между воздействием света, развитием структуры и синтезом хлорофилла. Исследования как советских, так и зарубежных ученых показали, что ультраструктура хлоропластов и содержание в них пигментов в большой мере определяются условиями освещения, в первую очередь интенсивностью света и его спектральным составом.

Для высших растений, произрастающих на полном естественном освещении, характерна четко выраженная и высоко упорядоченная гранулярно-ламеллярная структура, заполняющая весь объем хлоропласта. Недостаток освещения оказывает отрицательное воздействие: пластинчатые структуры развиваются слабее и заполняют не все пространства хлоропласта, грани выражены нечетко или не развиваются.

После 36-часового пребывания растения в темноте структура хлоропластов листьев табака принимает чашевидную форму. Это показывает, что система гран может перемещаться в строме в зависимости от внешних условий. Некоторые исследователи отмечают, что в результате более длительного пребывания растений в темноте может происходить полное разрушение структуры пластид. Если же такие растения снова вернуть в условия хорошего освещения, то уже через несколько часов наблюдается восстановление структуры, что указывает на ее большую лабильность.

Воздействие света разного спектрального состава вызывает также очень большие изменения в ультраструктуре пластид. На электронных микрофотографиях (рис. 15) хорошо видны существенные различия в структуре хлоропластов у растений, выросших на красном и синем свете (выравненном по числу падающих квантов). При освещении люминесцентными лампами красного света развиваются хлоропласты с рыхлой гранулярной структурой, находящейся главным образом в периферической части, а в центре значительное место занимает матрикс. На синем свете гранулярная система развивается слабее и имеет своеобразное расположение: нечетко выраженные грани и соединяющие их ламеллы сдвинуты к одной стороне пластиды. Интересно, что растения с такими хлоропластами обладают меньшей фотосинтетической активностью, чем растения, находящиеся на красном свете. Это лишний раз подтверждает, что

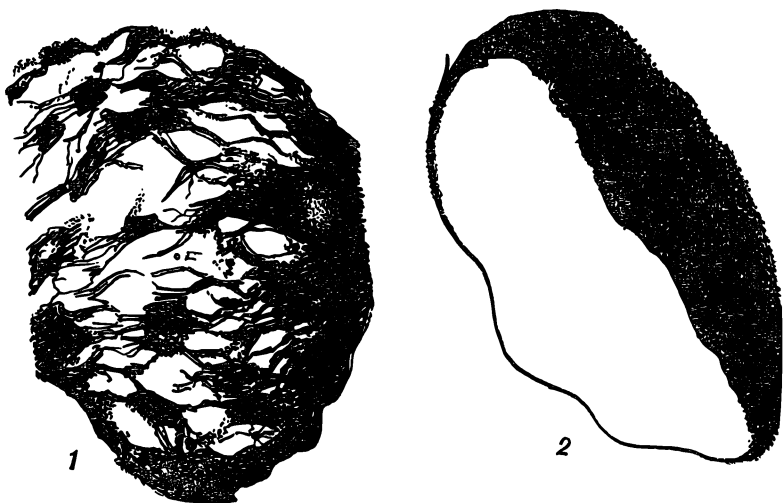


Рис. 15. Структура хлоропластов листьев кукурузы, выросших на красном (1) и синем (2) свете (по О. П. Осиповой и Н. И. Ашур),

структура оказывает значительное влияние на фотосинтетическую деятельность. Интенсивность фотосинтеза всегда выше у листьев, хлоропласты которых содержат четко выраженную и высоко упорядоченную гранулярно-ламеллярную структуру (полное естественное освещение). В случае более слабого развития структуры фотосинтетическая деятельность оказывается сниженной.

На прямую связь между синтезом хлорофилла и образованием ламелл указывают многочисленные работы, посвященные изучению пластид по мере зеленения этиолированных растений (от франц. *этиолé* — делать бледным, хилым); ненормально развитые растения, произраставшие в темноте, имеют белый или желтоватый цвет, так как не образуют хлорофилл. Вместе с тем у бесцветных или частично пигментированных мутантов ламеллы могут появляться и при отсутствии хлорофилла, однако количество их весьма незначительно и к тому же они очень короткие — от сотых долей до 1 $\mu\text{м}$. Длинные, параллельно расположенные ламеллы, а также грани образуются только у листьев с достаточно высоким содер-

жанием хлорофилла. В этом случае развиваются хлоропласты с нормальной, высоко упорядоченной структурой.

Вопрос о влиянии элементов минерального питания на ультраструктуру пластид изучен еще недостаточно. Тем не менее проведенные в последние годы электронномикроскопические исследования позволили выявить большую зависимость структуры пластид от условий минерального питания. Установлено, что характер и глубина изменений структуры определяются недостатком того или иного макро- или микроэлемента в почве. Так, у хлоропластов мезофилла листьев кукурузы наиболее глубокие изменения, завершающиеся полной деструкцией, имеют место в случае азотного голодания. При азотной недостаточности уменьшается число гран и число дисков в гранах, а также объем стромы. В условиях азотного голодания, выраженного в сильной степени, происходит полное разрушение структуры, сопровождающееся накоплением уплотненных звездообразных частичек и пузырьков, что отчетливо видно на электронной микрофотографии хлоропласта мезофилла листа кукурузы (рис. 16). При фосфорном голодании происходят очень характерные изменения, заключающиеся в том, что диски гран слипаются, а межгранные ламеллы и оболочка хлоропласта разрушаются. При недостатке калия структура нарушается менее сильно, чем при азотном или фосфорном голодании, и в этом случае грани не складываются из отдельных дисков, а представляют собой большие плотные тела. Такие грани связаны с ламеллярной системой.

Недостаток азота, фосфора или калия, нарушая структуру хлоропластов, отрицательно сказывается и на их фотосинтетической активности. Аналогичную картину вызывает и недостаток железа: резко снижается интенсивность фотосинтеза в результате структурных нарушений хлоропластов и очень сильного уменьшения количества хлорофилла. Наиболее общим проявлением недостатка железа является исчезновение ламелл, уменьшение числа дисков в гранах и числа самих гран, а в конечном счете и исчезновение гран. Кроме этого, происходит накопление осмиофильных глобул, как и в случае недостатка азота, фосфора или калия, и довольно часто разрушение структуры продолжается до полной деструкции. Необходимо подчеркнуть, что хлоропласты проявляют

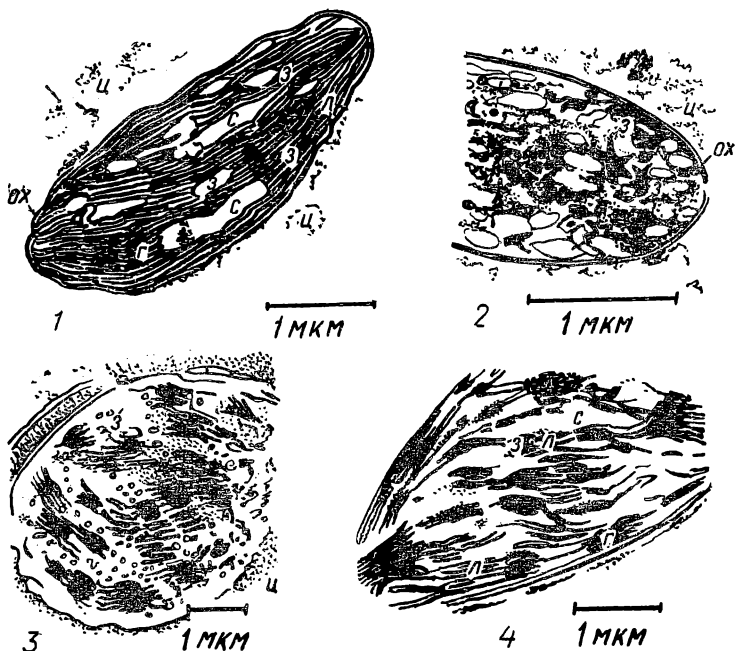


Рис. 16. Хлоропласты кукурузы при различном минеральном питании (по С. И. Лебедеву с соавторами):

1 — полная питательная смесь (NPK); 2 — при недостатке азота (PK); 3 — при недостатке фосфора (NK); 4 — при недостатке калия (NP); Г — граны; Л — ламеллы; С — строма; З — звездчатые тела; ОХ — оболочка хлоропласта; Ц — цитоплазма,

наибольшую чувствительность к недостатку железа, чем другие органоиды клетки. Это свидетельствует о том, что железо играет важную роль в процессе фотосинтеза. Недостаток магния, марганца и цинка также вызывает разрушение гранулярно-ламеллярной структуры пластид.

Большое влияние на состояние пластид наряду с теми факторами внешней среды, о которых уже говорилось, оказывает и температура, в частности низкие температуры. Наиболее чувствительными признаками повреждения теплолюбивых растений низкими положительными температурами является снижение интенсивности фотосинтеза, а также специфическое изменение состояния хлоропластов. Если же охлаждение продолжается, изме-

нение этих признаков усиливается в том же направлении. Типичное изменение состояния хлоропластов под влиянием низких температур выражается в их разбухании за счет стромы. Часто разбухание сопровождается изгибанием межгранных ламелл и перемещением ламеллярной системы к периферии хлоропласта. Все эти изменения в ответ на повреждающее воздействие низкими температурами оказываются полностью обратимыми, и при перенесении растения в благоприятные условия происходит восстановление структуры и фотосинтетической активности.

Таким образом, ультраструктура хлоропластов существенно изменяется в зависимости от различных факторов внешней среды, причем эти изменения довольно специфичны и отражаются в первую очередь на ламеллярной системе.

Фотосинтетический аппарат различных систематических групп растений. Сравнительное электронномикроскопическое изучение фотосинтетического аппарата показало, что строение его неодинаково у различных систематических групп растений. Следовательно, высокоорганизованная ультраструктура хлоропласта высших растений возникла в процессе длительной эволюции растительного мира.

До недавнего времени считалось, что у фотосинтезирующих бактерий и сине-зеленых водорослей пигменты не локализованы в определенных структурах. Однако с помощью электронного микроскопа и новейших методов исследования у этих организмов также были открыты особые структурные образования, содержащие пигменты и обладающие фотоактивностью. Их называли хроматофорами. Строение хроматофоров у бактерий до сих пор не вполне выяснено. Согласно Д. Б е р ж е р о н у, хроматофор у пурпурной серной бактерии (*Chromatium*) имеет вид полый сферы диаметром около $320 \cdot 10^{-10}$ м (320 Å) и состоит из наружного белкового слоя толщиной $60 \cdot 10^{-10}$ м (60 Å) и внутреннего фосфолипидного слоя в $30 \cdot 10^{-10}$ м (30 Å). Между этими слоями располагается монослой пигментов. У некоторых бактерий (у несерно-пурпурных — *Rhodospirillum*, *Rhodospirillum rubrum*), а также у сине-зеленых водорослей пигменты сосредоточены в отдельных пластинках — ламеллах, расположенных по периферии клетки и образующих хроматофор. Ламеллы

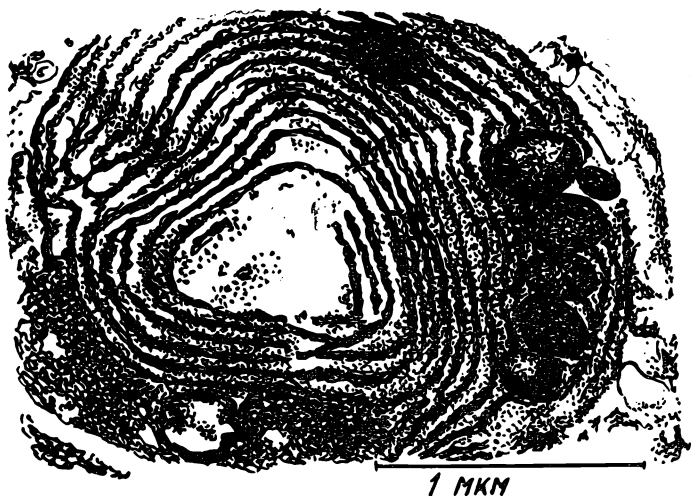


Рис. 17. Сине-зеленая водоросль *Cyanothrix paradoxa* Korschikoff. Фотосинтезирующая система из ламелл, расположенная по периферии клетки, образует хроматофор. Обособленная пластида отсутствует. Фиксация OsO_4 (по Hall, Calus).

включены непосредственно в цитоплазму, так как хроматофор этих организмов еще не имеет специальной оболочки.

На рисунке 17 показано, как выглядит пластинчатый хроматофор сине-зеленой водоросли на электронной микрофотографии.

У зеленых, бурых, красных и других водорослей хроматофоры имеют уже вид обособленных структур — пластид, отделенных от цитоплазмы оболочкой. У красных водорослей зеленая окраска хлорофиллов маскируется фикоэритрином (красный пигмент) и другими пигментами, а у бурых водорослей — фукоксантином (темно-бурый пигмент) и некоторыми каротиноидами. В связи с этим пластиды у красных водорослей называются родопластами, а у бурых водорослей — феопластами.

У большинства водорослей пластиды лишены еще гран. В процессе эволюции дальнейшее усложнение и совершенствование строения пластид шло по пути дифференциации пластинок на гранные и межгранные ламеллы, в результате чего возникла сложная ламеллярно-грану-

лярная ультраструктура хлоропластов, характерная для всех высших растений. Следует отметить, что хлоропласты некоторых тканей у высших растений имеют лишь ламеллярную структуру. Например, хлоропласты клеток обкладки сосудистых пучков листа кукурузы не содержат гран, а клетки мезофилла этого же листа имеют типичные для высших растений гранулярно-ламеллярные хлоропласты.

Химический состав хлоропластов. Растущий интерес к структуре и химизму субмикроскопических органоидов клетки, особенно хлоропластов, связан с бурным развитием биохимии и совершенствованием методов электронной микроскопии. Исследования последних лет раскрыли химический состав хлоропластов и их роль в различных процессах обмена веществ, которая не ограничивается фотосинтезом.

Изучение химического состава хлоропластов связано с очень большими трудностями: их химический состав чрезвычайно сложен и весьма изменчив; для биохимических анализов необходимо изолировать из клеток довольно большие количества хлоропластов в чистом, неповрежденном виде. С этой целью в настоящее время широко используется дифференциальное (дробное) центрифугирование тканей, тонко размельченных до однородного состояния специальными методами. Однако этим способом пока не удается получать хлоропласты в абсолютно неповрежденном (интактном) состоянии. Часто, помимо неповрежденных хлоропластов, выделяются и их фрагменты различного размера, вплоть до гран. Кроме этого, некоторые вещества хлоропластов могут переходить в среду, из которой они изолируются. В первую очередь это касается веществ матрикса и некоторых других легкоподвижных, растворимых соединений. С другой стороны, в любом случае возможна адсорбция на поверхности хлоропластов веществ из цитоплазмы.

Биохимические исследования пластид у большого числа растений показали, что хлоропласты представляют собой образования морфологически и химически очень сложные. Хлоропласты богаты водой, причем количество ее — весьма изменчивый показатель и в большой мере зависит от вида растения и условий водного режима. А. С. Вечер установил, что хлоропласты шпината при нормальном водоснабжении имеют в среднем до 75,4%

воды, в то время как при недостатке влаги в почве их оводненность снижается до 68—58%. У люцерны при хорошем водном режиме хлоропласты содержат 65,4% воды, т. е. на 10% меньше, чем у шпината в аналогичных условиях, или примерно такое же количество, какое имеется у шпината при водном дефиците.

В сухом веществе хлоропластов, как показывают данные химических анализов, в среднем 35—55% белка, 20—30% липидов, 9—10% хлорофилла и около 4,5% каротиноидов. Эти столь значительные колебания обуславливаются, с одной стороны, видовыми и возрастными особенностями растений, а с другой — воздействием факторов внешней среды. Отчасти они могут зависеть и от метода выделения хлоропластов.

Разнообразные по своей химической природе белки входят в состав сложных комплексов с липидами, пигментами, углеводами и другими веществами. Большинство белков, до 80% от общего количества, связано с липидами в форме липопротеидов. На протяжении жизни растения изменениям подвергается как общее количество белков, так и их аминокислотный состав. По данным О. П. Осиповой, в фазу цветения фасоли хлоропласты содержат протеина 42,6% (на сухую массу), а в фазу созревания семян — 48,1%.

Нарушения в структуре хлоропластов под влиянием условий произрастания также отражаются на количественном и качественном составе белка, что хорошо можно видеть на примере этиолированных растений, отличающихся от нормальных растений меньшим содержанием общего белка и другим соотношением аминокислот. Следует подчеркнуть, что снижение количества протеина является обратимым. В связи с этим позеленение этиолированных растений при переносе их на свет сопровождается накоплением белка в хлоропластах при одновременном увеличении их размеров и восстановлении гранулярной структуры. В частности, в пластидах этиолированных листьев цикория значительное повышение содержания этого компонента можно отметить уже через 4 часа после их освещения.

Пластиды богаты белками, относящимися к группе ферментов. Согласно Н. М. Сисакяну, хлоропласты — это не только место синтеза ферментов, но и, говоря образно, их «депо», ибо здесь сосредоточены преж-

де всего все ферментные системы, обеспечивающие процесс фотосинтеза. Кроме того, здесь же находятся ферменты, участвующие в синтезе и превращениях различных веществ (белков, нуклеиновых кислот, липидов, углеводов, пигментов и некоторых соединений). Столь большое разнообразие ферментных систем указывает на то, что роль хлоропластов не ограничивается лишь непосредственной связью их с фотосинтезом.

Что же касается хромопластов и лейкопластов, то они играют гораздо более скромную роль в биохимическом отношении в связи с тем, что обладают гораздо меньшим набором ферментов.

Важнейшей составной частью пластид являются липиды, которых в хлоропластах намного больше, чем в цитоплазме, где липидов лишь 2—3%. Характерная особенность липидов хлоропластов — высокое содержание ненасыщенных жирных кислот (линоленовой кислоты — 70% и выше, а линолевой кислоты — до 29%).

Значительная часть липидов хлоропластов находится в комплексе с белковыми компонентами. По мере старения растения их связь с протеидным комплексом меняется, в результате чего совершенно иным становится соотношение свободной и связанной форм липидов: содержание свободных липидов с возрастом повышается, а связанных, наоборот, снижается.

Обязательными компонентами липидной фракции являются фотосинтетические пигменты, такие как хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды, фикобилины и др. Недавно в хлоропластах обнаружены растворимые в липидах пластохинон и витамин К. Интересно отметить, что все витамины концентрируются в хлоропластах. Витамины К и Е, а также провитамины А и D практически полностью сосредоточены в хлоропластах, а воднорастворимые витамины группы В и витамин С гораздо в больших количествах находятся в цитоплазме. В состав хлоропластов входят и нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК). Количество РНК в хлоропластах, колеблясь от 0,3 до 4% (на сухую массу), зависит от вида и физиологического состояния растения. Немалое значение при этом имеют возрастные изменения организма, приводящие к резкому падению содержания РНК. Обычно в хлоропластах молодых листьев РНК в 2—3 раза больше, чем в пластидах старых листьев.

Вопрос о существовании в хлоропластах специфичной ДНК длительное время оставался дискуссионным, и только в течение последних 5—6 лет его удалось достоверно решить экспериментальным путем. Большую роль сыграло при этом использование более совершенных методов выделения однородной фракции хлоропластов. Убедительные доказательства наличия в хлоропластах ДНК были получены в опытах с одноклеточной водорослью ацетобулярией, у которой удалялись части клеток с ядром, т. е. удалялась ядерная ДНК. Оказалось, что части клеток, лишенные ядра, сохраняют способность не только к фотосинтезу, что свидетельствует о присутствии хлоропластов, но и к синтезу белка. Эти опыты показали, что в хлоропластах имеется специфическая ДНК, благодаря чему они могут осуществлять синтез белков при отсутствии ядра. Другим не менее убедительным доказательством наличия в хлоропластах ДНК служат недавно установленные различия в некоторых физических и химических свойствах ДНК пластид и ядер. Содержание ДНК в хлоропластах колеблется от 0,022 до 0,25% на сухую массу, т. е. ее во много раз меньше, чем РНК.

В хлоропластах обнаружены различные зольные элементы (называются так потому, что они остаются в виде золы после сжигания растений). Их распределение в пластидах и листьях весьма различно, что можно проиллюстрировать данными таблицы 2 (стр. 66).

Многие из зольных элементов (калий, натрий, кальций, сера и др.) встречаются в хлоропластах в меньших количествах, чем в остальных участках листа, зато такие элементы, как магний, медь, фосфор, цинк и особенно железо, локализуются преимущественно в хлоропластах, что, несомненно, связано с той их ролью, которую они играют в процессе фотосинтеза. Известно, что магний является составной частью молекул хлорофилла, а железо хотя и не входит в состав хлорофилла, однако совершенно необходимо для его образования. Кроме того, большую роль в деятельности пластид играют железосодержащие ферменты (каталаза, пероксидаза, цитохромы и т. п.).

В настоящее время биохимические исследования не ограничиваются хлоропластом в целом, уже предпринимаются попытки расшифровать химический состав его

**Содержание зольных элементов в листьях
и в хлоропластах (по А. С. Вечеру)**

Элементы	Шпинат		Люцерна	
	листья	хлоропласты	листья	хлоропласты
В процентах на сухую массу				
Зола	24,7	10	10,48	6,50
K	12,50	2,74	2,48	2,21
Na	6,30	0,84	0,26	0,02
Mg	0,49	1,20	0,25	0,55
Ca	1,45	0,98	2,28	1,02
S	0,60	0,31	0,77	0,31
Si	0,31	0,20	0,39	0,99
P	0,67	0,87	0,50	0,80
Fe	0,060	0,182	0,030	0,120
В микрограммах на 1 г				
Mn	42,8	45,8	97,5	69,8
Cu	25,1	61,7	20,10	50,0
Zn	20,0	67,1	33,90	73,7
Mo	1,75	1,66	5,50	4,00
Co	3,83	3,33	3,69	4,62

отдельных структурных элементов. Интересное исследование, проведенное Р. Парком с сотрудниками, позволило установить относительное содержание отдельных компонентов в квантосоме. На одну квантосому (в среднем) приходится следующее количество молекул различных веществ: хлорофилла — 230, каротиноидов — 48, хинонов — 46, фосфолипидов — 116. Кроме того, в состав квантосом входят белки.

Строгая последовательность реакций фотосинтеза, обеспечивающих преобразование солнечной энергии в химическую энергию веществ, несомненно, обусловлена определенным порядком пространственного расположения молекул на структурных элементах хлоропластов. Отсюда понятно, что дальнейшее изучение их химического состава и ультраструктуры на молекулярном уровне поможет не только раскрыть тайны фотосинтеза, но и осуществить заветную мечту ученых о моделировании фотосинтетических реакций вне растения.

Происхождение хлоропластов. Давно привлекает внимание ученых и вопрос о происхождении хлоропластов, однако до сих пор он окончательно еще не решен. В литературе неоднократно отмечалось, что у низших и высших растений новые пластиды могут образовываться в результате деления уже существующих. Описан механизм деления посредством перетяжки или перешнуровки, а также благодаря образованию перегородки. Внутренняя мембрана оболочки пластиды, впячиваясь внутрь, образует складки, которые затем разрастаются, и, таким образом, возникает поперечная перегородка. Наружная мембрана оболочки остается устойчивой до тех пор, пока полностью не закончится разделение пластиды поперечной перегородкой на две дочерние пластиды.

У высших растений массовое деление характерно лишь для пропластид и молодых, полностью еще не сформировавшихся хлоропластов. Взрослые хлоропласты тканей, закончивших дифференцировку, обычно не делятся.

Долгое время господствовало представление А. Шимпера о том, что пластиды не могут возникать заново, что они размножаются только делением. Считалось, что пластиды, содержащиеся в яйцеклетке, передаются потомству в готовом виде по наследству при оплодотворении. От них путем деления образуются все пластиды взрослого растения нового поколения. Передача пластид из одного поколения в другое происходит непрерывно и автономно. Однако такие представления не подтверждаются современными экспериментальными данными и считаются неверными.

Электронномикроскопические наблюдения, проведенные на неоплодотворенных яйцеклетках папоротника орляка, а также на оплодотворенных яйцеклетках хвойных

и саговников, показали, что вся система органоидов яйцеклетки разрушается, в том числе полностью дегенерируют и пластиды. В то время, когда дегенерирующие пластиды исчезают из яйцеклетки, образуются пузырьвидные выпячивания двойной оболочки ядра, содержащие нуклеоплазму (от лат. *нуклеус* — ядро). Отшнуровываясь от ядра, выпячивания дают начало инициальным частицам, которые при дальнейшем своем развитии превращаются в пропластиды. В настоящее время достоверно установлено, что пластиды, в том числе хлоропласты, могут развиваться из пропластид, о чем говорилось выше. Таким образом, выходит, что в подобных случаях пластиды имеют ядерное происхождение и поэтому не могут быть автономными, т. е. не зависящими от ядра, а деление пластид не является единственным способом их образования. Кроме того, на основании вышеотмеченных электронномикроскопических данных о разрушении и исчезновении пластид яйцеклеток можно сделать заключение о том, что нарушается непрерывность передачи пластид из поколения в поколение.

В последнее время появились сведения о возможности размножения пластид путем их почкования. Почкование пластид происходит очень редко, в исключительных случаях, когда дифференцированные клетки снова возвращаются в меристематическое состояние. Почкование пластид можно наблюдать, в частности, при регенерации растений из рассеченных на части листьев мха. При нормальном росте растений пластиды не обнаруживают способности к почкованию.

Количество и размеры хлоропластов. Количество хлоропластов в клетках служит одним из важнейших физиологических показателей продуктивности листа, поскольку ассимиляционная поверхность клеток зависит, безусловно, от этого показателя. Отсюда понятен тот большой практический интерес, который помогает выяснению природы пластидообразования и возможности управления этим процессом с целью повышения продуктивности фотосинтеза.

Численность хлоропластов в клетке варьирует в очень широких пределах, от 1—2 до 100 и больше. У высших растений клетки с 1—2 хлоропластами встречаются очень редко, обычно их насчитывается несколько десятков. Причем в клетках разных тканей у одного и того же рас-

тения число пластид может быть различным. Таким образом, этот показатель исключительно лабилен и зависит, как это было экспериментально показано, не только от вида растения, его возрастного состояния, яруса листа, но также и от условий вегетации. Улучшение снабжения растений минеральными элементами, особенно азотом, содействует увеличению количества хлоропластов. Под влиянием усиленного питания азотом и другими элементами минерального питания повышается жизнедеятельность клеток в целом, что положительно отражается и на пластидообразовании.

На число пластид, образующихся в клетке, оказывает влияние и водный режим почвы. При хорошем водообеспечении растений наблюдается заметное увеличение количества хлоропластов. Данные Л. И. О н и щ е н к о, полученные для сахарной свеклы, показывают, что при влажности почвы, равной 30% от полной полевой влагоемкости, в клетках листьев 14-го яруса в среднем содержится по 139 хлоропластов, а при 60%-ной влажности — 174 хлоропласта.

Фотосинтетическая активность растений зависит не только от количества хлоропластов, но и от их линейных размеров, которые колеблются в довольно широких пределах у разных систематических групп растений, особенно у водорослей. Некоторые виды водорослей отличаются гигантскими пластидами — до 100 мкм. У большинства же высших растений хлоропласты далеко не столь велики — обычно от 3 до 10 мкм, а в среднем 4—6 мкм, причем у растений, произрастающих в затененных местах, они крупнее, чем у растущих на открытых, незатененных местах, даже в клетках разных тканей одного и того же листа хлоропласты могут отличаться по величине. Так, для губчатой паренхимы листа характерны более крупные хлоропласты, чем для столбчатой паренхимы этого же листа. Размеры пластид не остаются постоянными и на протяжении жизни растения: развитие и превращение пропластид в хлоропласты сопровождается их увеличением, а по мере старения пластид размеры их, наоборот, неуклонно уменьшаются.

Совсем недавно установили, что хлоропласты могут быстро изменять свои размеры в зависимости от освещения. На свету их объем резко уменьшается, в темноте происходит возвращение к первоначальному размеру,

причем это сопряжено с перестройкой их внутренней структуры. Уменьшение объема на свету происходит с затратой энергии, которую поставляют молекулы такого чрезвычайно богатого энергией соединения, каким является аденозинтрифосфат (АТФ). Считается, что сократительная способность хлоропластов обусловлена наличием в них белка, аналогичного по своим свойствам сократительному белку мышц. Есть полное основание полагать, что дальнейшее изучение этого явления, как и вообще влияния различных факторов внешней среды на размеры и количество пластид, позволит найти пути, которые дадут возможность более активно управлять фотосинтетической деятельностью растений.

ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ СИСТЕМ

Уже давно было подмечено, что лишенные окраски клетки и органы растения (например, корни) не способны фотосинтезировать. Особенно наглядны в этом отношении альбиносы (от лат. *альбус* — белый) — неокрашенные проростки, развивающиеся иногда у высших растений даже при хорошем освещении. Отсутствие окраски вызывается у таких растений какими-то внутренними факторами, препятствующими образованию особых красящих веществ — пигментов (от лат. *пигментум* — краска) при самых благоприятных для этого внешних условиях. При полном альбинизме, который довольно часто можно наблюдать у кукурузы, проростки не способны осуществлять фотосинтез и поэтому погибают от истощения вскоре после появления двух или трех листочков. Частичный альбинизм обычно встречается при пестролистности, когда белыми и не способными к фотосинтезу оказываются отдельные участки листа. Пестролистные формы отличаются своеобразной красотой и в связи с этим широко используются как декоративные растения.

Явление альбинизма у растений свидетельствует об огромной роли пигментов для фотосинтетической деятельности. Установлено, что процесс фотосинтеза связан прежде всего с поглощением света пигментами пластид. Энергия солнечной радиации сможет превратиться в химическую энергию образующихся при этом органических веществ только в том случае, если она сначала будет поглощена пигментами фотосинтезирующих систем и в первую очередь зеленым пигментом — хлорофиллом.

Пигменты фотосинтезирующих систем можно разделить на три основные группы: хлорофиллы, каротиноиды и фикобилипротеиды. Пигментный состав различных фо-

тосинтезирующих систем неодинаков и зависит от принадлежности растения к той или иной систематической группе (табл. 3).

Таблица 3

Важнейшие представители пигментов фотосинтезирующих систем у различных групп растений

Пигменты	Серобактерии		Водоросли					Высшие растения
	пурпурные	зеленые	сине-зеленые	красные	диатомовые	бурые	зеленые	
Хлорофиллы								
хлорофилл <i>a</i>	—	—	+	+	+	+	+	+
хлорофилл <i>b</i>	—	—	—	—	—	—	+	+
хлорофилл <i>c</i>	—	—	—	—	+	+	—	—
хлорофилл <i>d</i>	—	—	—	+	—	—	—	—
бактериохлорофилл	+	—	—	—	—	—	—	—
бактериовиридин	—	+	—	—	—	—	—	—
Фикобилипротеиды								
фикоэритрин	—	—	+	+	—	—	—	—
фикоциан	—	—	+	+	—	—	—	—
Каротиноиды								
β-каротин	—	—	+	+	+	+	+	+
лютеин	—	—	—	+	—	—	+	+
виолаксантин	—	—	—	—	—	+	+	+
фукоксантин	—	—	—	?	+	+	—	—

Условные обозначения:

+ наличие пигмента; — отсутствие; ? — очень малое количество; пустые клетки — не было исследований.

Для обозначения различных форм хлорофилла используются буквы латинского алфавита: *a*, *b*, *c*, *d*.

Из таблицы 3 видно, что среди различных форм хлорофилла наибольшее распространение имеет хлорофилл *a* — обязательный компонент пластид всех фотосинтезирующих растений. Хлорофилл *a* отсутствует у пурпурных и зеленых серобактерий, для которых характерна наиболее примитивная форма синтеза органических ве-

ществ, так называемый бактериальный фотосинтез или фоторедукция. Эти бактерии восстанавливают CO_2 в анаэробных условиях до уровня органических веществ за счет энергии солнечного света с использованием сероводорода или некоторых других неорганических веществ, при этом не происходит выделения молекулярного кислорода. Вместо хлорофилла *a* пурпурные серобактерии содержат бактериохлорофилл, а зеленые серобактерии — бактериовиридин.

Строение пигментов. Изучение химических свойств хлорофилла *a* позволило расшифровать его структуру. Правильность предложенной структурной формулы (рис.

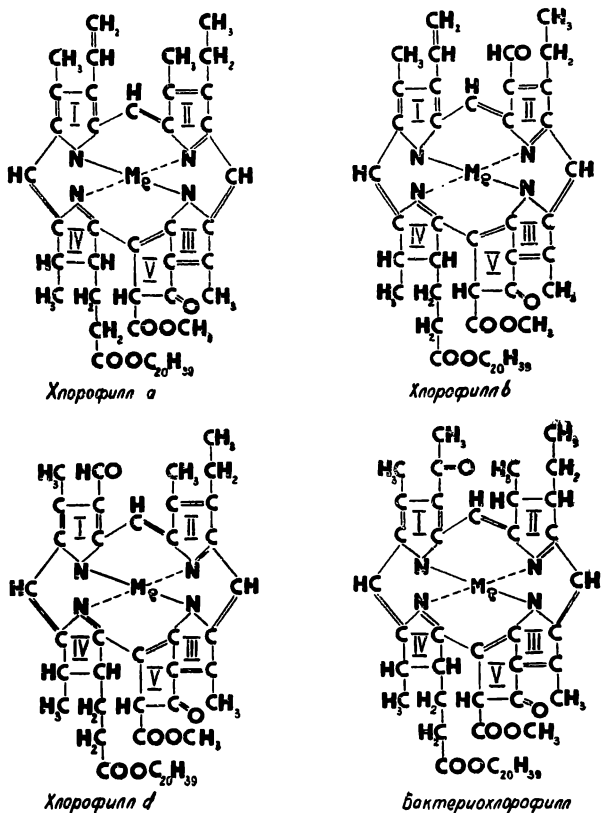
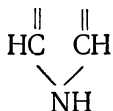


Рис. 18. Структура хлорофиллов.

18) подтверждена полным синтезом хлорофилла, осуществленным в 1960 г. почти одновременно в лабораториях М. Штрелля и Р. Вудварда. Основу молекулы хлорофилла составляют четыре пиррольных кольца (I, II, III и IV). Пиррол представляет собой пятичленное циклическое соединение: HC—CH Остатки пиррольных



колец, соединяясь между собой, образуют ядро молекулы хлорофилла, в центре которого помещается атом магния. Он соединяется с азотом пиррольных колец, причем два атома азота соединяются с магнием своими основными валентностями, а два других — дополнительными валентностями. Зеленый цвет хлорофилла как раз и определяется наличием металла в его молекуле. В этом легко убедиться, стоит только осторожно подействовать на спиртовую вытяжку хлорофилла кислотой. Магний замещается двумя атомами водорода из кислоты и получается бурый продукт — феофитин. Восстановить зеленый цвет вытяжки можно путем добавления какой-либо соли магния или другого двухвалентного металла.

Одной из специфических черт хлорофиллов является наличие в их молекуле добавочного кольца из пяти углеродных атомов (V). Кислотная, или карбоксильная, группа (—COOH) этого кольца соединена эфирной связью с метиловым спиртом (CH₃OH). Вторая карбоксильная группа, находящаяся около четвертого пиррольного кольца, соединена эфирной связью с другим спиртом — фитолом (C₂₀H₃₉OH).

Таким образом, по своей химической природе хлорофилл (см. его структурную формулу на обложке книги) — сложный эфир двухосновной кислоты хлорофиллина, в одном карбоксиле которой водород замещен остатком метилового спирта (—CH₃), а в другом — остатком фитола (—C₂₀H₃₉).

Интересно отметить, что наличие остатка фитола обуславливает липофильность молекулы хлорофилла, проявляющуюся в его растворимости в жировых растворителях. Кроме того, остаток фитола играет существенную роль в образовании комплексов хлорофилла с липоидами. Выделенный в чистом виде фитол напоминает бес-

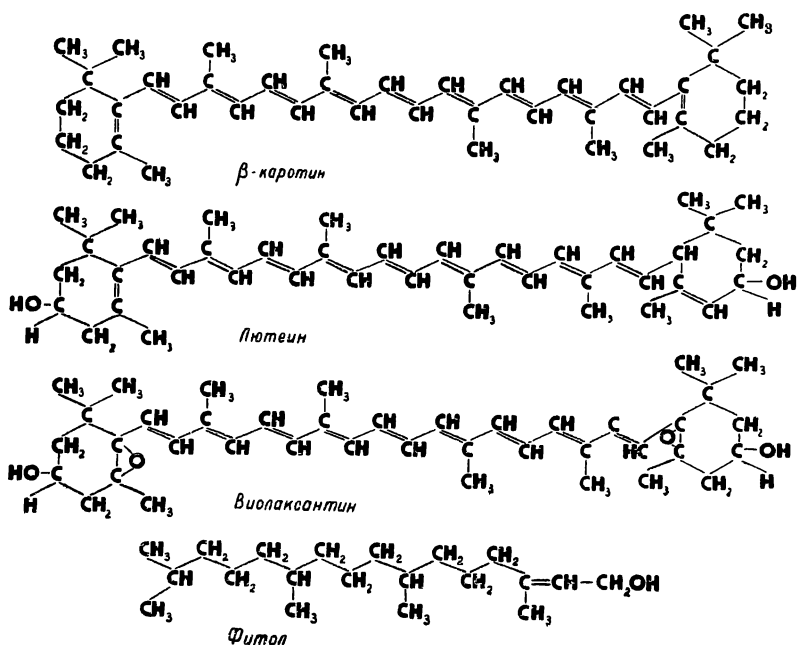


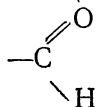
Рис. 19. Структура фитола и каротиноидов.

цветную воскообразную массу. Структурная формула фитола представлена на рисунке 19.

По своей химической природе хлорофилл весьма близок к некоторым важным дыхательным ферментам, а также к красящему веществу крови — гему гемоглобина. Общность химической природы двух основных пигментов живых организмов, а именно хлорофилла растений и гемоглобина животных, заключается в том, что у гема также имеется ядро, состоящее из четырех соединенных друг с другом пиррольных колец, в центре которого находится атом металла, только у хлорофилла — это магний, а у гема — железо. Исследования С. Граница, Т. Н. Годнева и других ученых показали, что биосинтез хлорофилла и гема осуществляется на начальных этапах аналогичным путем из одних и тех же веществ. Эти факты сходства в строении и способе образования хлорофилла и гема гемоглобина еще раз указывают на

родство происхождения столь отдаленных организмов, как растения и животные.

Помимо хлорофилла *a*, обладающего сине-зеленой окраской, в хлоропластах зеленых водорослей и высших растений обнаружена еще другая форма желто-зеленого цвета — хлорофилл *b*. В отличие от хлорофилла *a*, имеющего эмпирическую формулу $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$, хлорофилл *b* содержит лишь на два атома водорода меньше и на один атом кислорода больше. В структурном отношении (рис. 18) это незначительное различие сводится к тому, что вместо метильной группы ($-CH_3$) при втором пиррольном кольце у хлорофилла *b* имеется альдегидная группа



Красные водоросли содержат

два зеленых пигмента: хлорофиллы *a* и *d*, очень близкие по структуре. Они различаются только тем, что у хлорофилла *d* при первом пиррольном кольце стоит не винильная группа ($-CH=CH_2$), а альдегидная (см. рис. 18). У бурых и диатомовых водорослей вместо хлорофилла *b* содержится хлорофилл *c*, который в отличие от других форм лишен остатка фитола.

Пурпурные серобактерии имеют весьма близкий к хлорофиллу *a* бактериохлорофилл. Небольшое различие состоит в том, что у этого пигмента при первом пиррольном кольце находится вместо винильной ацетильная группа ($-CO-CH_3$), а также на два атома водорода больше во втором пиррольном кольце (см. рис. 18). Характерный для зеленых серобактерий бактериовиридин (иногда его называют хлоробиум-хлорофиллом) изучен пока недостаточно полно, состав и строение окончательно еще не установлены. Известно только, что он не дает характерных реакций на присутствие в его молекуле пятого кольца и содержит вместо фитола *транс-фарнезол* ($C_{15}H_{26}O$).

Наряду с хлорофиллами к постоянным компонентам комплекса пигментов фотосинтезирующих систем относятся каротиноиды. Обычно это желтые, оранжевые и светло-красные пигменты, которые хорошо растворяются в жирах и растворителях жиров, но не растворяются в воде. Как правило, их окраска маскируется интенсивным зеленым цветом хлорофиллов. Поэтому в приро-

де только осенью, когда преимущественно происходит разрушение зеленых пигментов, листья желтеют и каротиноиды становятся доступными для непосредственного наблюдения.

К основным каротиноидам пластид относятся каротины, представляющие собой ненасыщенные углеводороды (эмпирическая формула $C_{40}H_{56}$), и их кислородсодержащие производные — ксантофиллы.

Молекулы большинства каротиноидов (см. рис. 19) имеют вид длинной углеродной цепи, которая часто заканчивается на одном или на обоих концах кольцом иона. Атомы углерода соединяются друг с другом в длинную цепь посредством чередующихся одинарных и двойных связей. Такие связи называются конъюгированными, их наличие в молекуле обуславливает характерную окраску каротиноидов.

Пластиды высших растений и большинства водорослей содержат до восьми и больше различных каротиноидов. Кратко остановимся на характеристике некоторых из них.

Типичными, широко распространенными каротиноидами высших растений являются β -каротин, лютеин и виолаксантин. β -каротин — это желто-оранжевый пигмент. Название его происходит от латинского слова *карота* — морковь, в корнях которой отлагается значительное количество его в виде желто-оранжевых кристаллов. К β -каротину близок по составу и структуре лютеин. Это желтый пигмент из группы ксантофиллов, представляющий собой двухатомный спирт с эмпирической формулой $C_{40}H_{56}O_2$, причем обе спиртовые группы ($-OH$) находятся в кольцах иона (рис. 19). Другим близким к лютеину пигментом из группы ксантофиллов является виолаксантин с эмпирической формулой $C_{40}H_{56}O_4$. Он имеет в своем составе на два атома кислорода больше, чем лютеин. Установлено, что эти два атома кислорода входят в состав иононовых колец в виде добавочных эпокси-группировок ($>O$), отличающихся большой лабильностью и реакционной способностью.

К группе ксантофиллов относится также и фукоксантин (от лат. *фукус* — род бурых водорослей и от греч. *ксантос* — желтый), встречающийся у бурых и диатомовых водорослей. Он имеет оранжево-бурый цвет, близок по своим свойствам к лютеину и виолаксантину, однако

состав и структура его окончательно еще не выяснены, поэтому в эмпирической формуле ($C_{40}H_{54-60}O_6$) указывается возможное количество атомов водорода.

Набор каротиноидов в хроматофорах фоторедукторов (пурпурные и зеленые серобактерии) существенно отличается от такового в хлоропластах фотосинтетиков. Для фоторедукторов характерно отсутствие пигментов из группы ксантофиллов, содержащих эпокси-группировки. Основным каротиноидом зеленых серобактерий оказался желтый пигмент, γ -каротин, у которого имеется только одно иононовое кольцо. Что касается пурпурных серобактерий, то у них широко распространены ликопин и другие близкие к нему каротиноиды ациклического типа, не имеющие в своем составе ни одного иононового кольца.

Помимо хлорофиллов и каротиноидов, красные и сине-зеленые водоросли содержат еще дополнительные пигменты, хорошо растворимые в воде, так называемые фикобилипротеиды, к которым относятся фикоэритрины (красного цвета) и фикоцианы (сине-фиолетового цвета). Само название указывает на то, что в химическом отношении эти пигменты представляют собой сложные белки — протеиды. Небелковыми компонентами у них служат обуславливающие окраску фикобилины, которые связываются с белками в сложные комплексы. Связь небелковой группы с белком настолько прочна, что отделить фикобилины от белка можно лишь путем кипячения с сильными кислотами.

Небелковым компонентом у фикоэритринов является мезобилиэритрин, а у фикоцианов — мезобиливиолин, структура которых представлена на рисунке 20. Как видно, фикобилины имеют в своем составе четыре пиррольных кольца, соединенных друг с другом в виде развернутой цепи, однако в деталях структура их окончательно еще не установлена. Важно подчеркнуть, что фикобилины весьма близки по своей химической природе к желчным пигментам животных.

Содержание пигментов. Теперь кратко остановимся на вопросе о количественном содержании основных представителей различных групп пигментов и о их соотношении. Общее количество хлорофилла невелико и составляет в среднем около 1% от сухого вещества листа, но оно может сильно варьировать, изменяясь у водорослей от 0,5 до 1,5%, а у высших наземных растений от 0,7 до

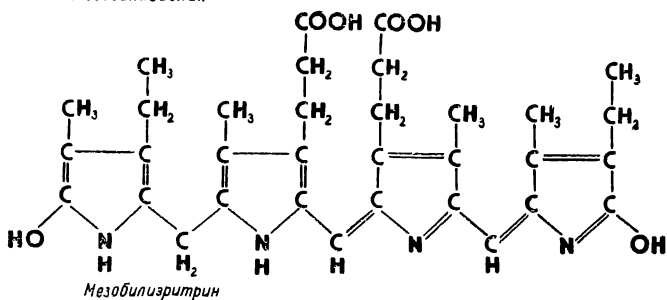
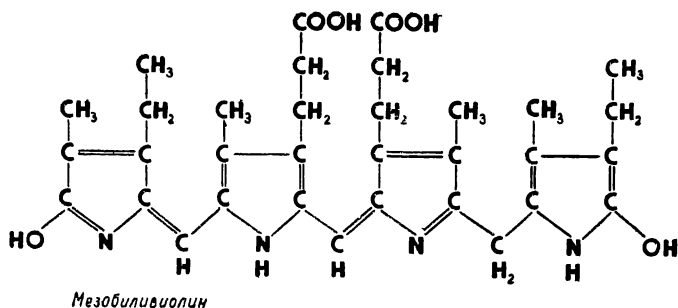


Рис. 20. Структура фикобилинов.

1,3%. Даже в пределах одного и того же растения разные листья часто значительно отличаются по содержанию зеленых пигментов. Хрофилла *a* всегда больше, на три его молекулы обычно приходится одна молекула хлорофилла *b*. Однако у теневых листьев и теневыносливых растений хлорофилла *b* больше, чем у светолюбивых. Так, у многих зеленых водорослей, произрастающих в условиях сильного затенения, среднее отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* снижается до 1,4. Вместе с тем их соотношение у исключительно светолюбивых растений в среднем доходит до 5,5.

В нормально развитых листьях каротиноидов гораздо меньше, чем зеленых пигментов, примерно в 3—5 раз, а иногда даже еще меньше. Отношение же ксантофиллов к каротину может изменяться в зависимости от вида растений и условий их произрастания в очень широких пределах, от 1,8 до 15, но в среднем оно таково, что на 2—3 молекулы ксантофиллов приходится одна молекула каротина.

По данным В. Н. Любименко, отношение фикоэритрина к хлорофиллу колеблется у разных видов красных водорослей от 0,06 до 0,66. Содержание фикоэритрина возрастает с увеличением глубины обитания этих водорослей. В среднем на одну квантосому приходится 230 молекул хлорофилла и 48 молекул каротиноидов.

Оптические свойства и состояние пигментов. Глубоко понять механизм процесса фотосинтеза возможно лишь на основе современных представлений о физических свойствах пигментов и их состоянии в живой клетке. Основная функция пигментов фотосинтезирующих систем заключается в поглощении света. Отсюда понятно то исключительно важное значение, какое имеет познание оптических свойств различных пигментов и в первую очередь их спектров поглощения.

Поглощение световой энергии пигментами осуществляется не сплошным, а избирательным образом и зависит от структуры молекулы данного пигмента. Явление это может наблюдаться как в видимой части солнечного спектра, так и в невидимых участках (инфракрасном и ультрафиолетовом), однако особый интерес представляют спектры поглощения пигментов только в интервале фотосинтетически активной радиации ($380—720 \cdot 10^{-9}$ м).

Хлорофиллы *a*, *b*, *c*, *d*, а также бактериовиридин имеют два основных максимума поглощения в красной и сине-фиолетовой частях спектра с незначительными различиями в их положении. Как видно на рисунке 21, у хлорофилла *b* максимум поглощения в красной части спектра несколько смещен в сторону коротковолновых лучей, а в сине-фиолетовой части, наоборот, в сторону длинноволновых лучей по сравнению с положением аналогичных максимумов у хлорофилла *a*.

Спектры поглощения растворов зеленых пигментов показывают, что сине-фиолетовые и красные лучи поглощаются интенсивно, тогда как зеленые и желтые — очень слабо, поэтому последние хорошо проходят через эти пигменты, обуславливая их цвет. Поскольку желтые лучи маскируются зелеными, окраска хлорофилла получается зеленая. Однако тот же самый раствор хлорофилла, имеющий в проходящих лучах зеленую окраску, в отраженном свете воспринимается как вишнево-красный благодаря явлению флуоресценции.

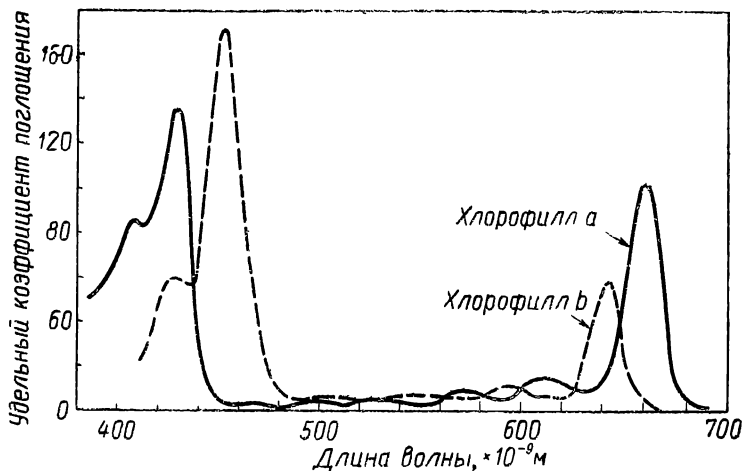


Рис. 21. Графическое сравнение спектров поглощения хлорофилла *a* и *b* в эфирных растворах (по Цшейле). Область спектра с длиной волны в $\times 10^{-9}$ м (фиолетовая: 380—430; синяя: 430—490; зеленая: 490—570; желтая: 570—600; красная: 600—780).

Флуоресценция (от англ. *fluorescent* — свечение) представляет собой кратковременное свечение, прекращающееся практически одновременно с прекращением освещения данного вещества. Способность к такого рода свечению является очень важным оптическим свойством зеленых пигментов, указывающим на их значительную фотохимическую активность. Это свойство гораздо лучше обнаруживается не на живых листьях, а на растворах зеленых пигментов, потому что свечение хлорофилла, находящегося в клетках листа, примерно в 10 раз слабее, чем в растворе. Красное свечение хлорофилла легко наблюдать, если рассмотреть его вытяжку (например, спиртовую) со стороны падающего света, а за пробиркой с вытяжкой поместить черный фон, поглощающий все проходящие через нее лучи. При этом естественно возникает вопрос: почему окраска вытяжки хлорофилла в отраженном свете не такая, как в проходящем? Постараемся кратко объяснить это.

Свет поглощается дискретно, т. е. порциями в виде квантов, или фотонов. Энергию кванта (E) можно выра-

зять, как $E = h \cdot \nu$, где h — постоянная Планка, ν — частота колебаний света, обратно пропорциональная длине волны. В основном, устойчивом состоянии молекулы хлорофилла каждый электрон находится на определенном энергетическом уровне и обладает соответствующим запасом энергии. Поглощение кванта света приводит к переходу электрона на более высокий энергетический уровень, при этом молекула становится возбужденной с избыточным количеством энергии. Однако время, в течение которого молекула существует в возбужденном состоянии, чрезвычайно мало, примерно 10^{-9} сек, а следовательно, возбужденное состояние неустойчиво и вскоре происходит возвращение молекулы к более устойчивому состоянию с меньшим запасом энергии, или к исходному. Возбужденная молекула может терять энергию несколькими путями, наиболее важным из которых является путь превращения этой энергии в химическую энергию. Кроме того, энергия возбужденной молекулы может либо рассеиваться в виде тепловой энергии как внутримолекулярным, так и межмолекулярным путем, либо испускаться в виде кванта света. При флуоресценции возбужденные молекулы испускают кванты света, обладающие меньшей энергией, а значит, большей длиной волны по сравнению с теми квантами, которые вызывают это свечение. Каждое вещество испускает лучи определенной длины волны, т. е. имеет свой специфический спектр флуоресценции. По таким спектрам можно довольно легко отличить одно флуоресцирующее вещество от другого.

Спектр флуоресценции хлорофилла имеет только один основной максимум свечения, приходящийся на более длинноволновую красную область спектра в сравнении с максимумом поглощения в этой же области. Это значит, что при флуоресценции хлорофилл всегда испускает только длинноволновые красные лучи даже в том случае, когда он освещается синими или фиолетовыми лучами. Вот почему вытяжка хлорофилла имеет в отраженном свете темно-красную окраску.

Кроме зеленых пигментов, флуоресцировать способны и фикобилипротеиды, причем фикоциан в растворе обнаруживает красное свечение, фикоэритрин — оранжевое. Каротиноиды же обычно считаются не способными к флуоресценции.

Ученых давно интересовало, в каком состоянии находится хлорофилл в хлоропласте. Особое состояние пигментов в живой клетке убедительно доказывается, в частности, несовпадением их оптических свойств со свойствами растворов тех же самых пигментов, например несовпадением спектров поглощения, а также спектров флуоресценции. Максимумы поглощения хлорофиллов и ряда других пигментов, находящихся в живой клетке, оказываются сильно сдвинутыми в длинноволновую область по сравнению с максимумами поглощения света растворами этих пигментов. Так, раствор бактериохлорофилла имеет в инфракрасной области спектра только один максимум поглощения при $770\text{--}780 \cdot 10^{-9} \text{ м}$ ($7700\text{--}7800 \text{ Å}$), тогда как этот же пигмент, находящийся в клетках пурпурных серобактерий, обнаруживает три максимума поглощения, причем все они приходятся на более длинноволновый участок инфракрасных лучей: $800, 850 \text{ и } 890 \cdot 10^{-9} \text{ м}$ ($8000, 8500 \text{ и } 8900 \text{ Å}$). Максимум флуоресценции бактериохлорофилла живых клеток также значительно сдвинут в длинноволновую часть и приходится на $900\text{--}920 \cdot 10^{-9} \text{ м}$ вместо $780\text{--}790 \cdot 10^{-9} \text{ м}$ — положения максимума флуоресценции этого пигмента в растворе.

До недавнего времени широкое распространение имело положение, высказанное крупнейшим специалистом в области фотосинтеза В. Н. Любименко, что особое состояние зеленых пигментов в живой клетке обусловливается связью их с белками. Однако сейчас накопилось достаточно экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что специфику оптических свойств хлорофиллов живых клеток недостаточно объяснить только связью их с белками. А. А. Красновский, Т. Н. Годнев и другие установили возможность существования одного и того же пигмента живой клетки в нескольких формах, причем некоторым из них свойственно агрегированное состояние с разным характером упаковки молекул. Оказалось, что положение максимумов поглощения на спектрах хлорофилла *a*, бактериохлорофилла и бактериовиридина зависит от характера агрегации. В качестве примера, иллюстрирующего влияние агрегации пигмента на его спектры, приведем результаты опытов по изучению бактериохлорофилла, находящегося в живых клетках (пурпурные бактерии) и модель-

ных системах; эти опыты проведены А. А. Красновским с сотрудниками. В некоторых случаях модельными системами служили твердые пленки, которые получались путем выпаривания эфирного раствора бактериохлорофилла в вакууме, т. е. в условиях, заведомо содействующих агрегации молекул пигмента.

Хорошее совпадение спектров поглощения и спектров флуоресценции твердых пленок этого пигмента с соответствующими спектрами пурпурных бактерий указывает на наличие в живых клетках агрегированных форм бактериохлорофилла. В настоящее время считается, что пурпурные бактерии содержат три различно агрегированные формы зеленого пигмента. В соответствии с положением основных максимумов поглощения в инфракрасной части спектра при 800, 850 и $890 \cdot 10^{-9}$ м эти формы бактериохлорофилла принято обозначать как B800, B850 и B890.

Проблема множественности форм хлорофилла приобрела исключительно важное значение после того, как было установлено, что первичный процесс фотосинтеза включает в себя не одну фотохимическую реакцию, а две и что различные формы пигмента могут осуществлять самостоятельно специфические функции, о чем подробнее говорится в следующей главе.

Спектры всех каротиноидов в видимой области характеризуются двумя или тремя интенсивными полосами поглощения в сине-фиолетовой части. Спектры поглощения фикоэритрина и фикоциана близки между собой, их максимумы приходятся на зеленую и желтую части спектра, располагаясь между двумя основными полосами поглощения зеленых пигментов, что хорошо видно на рисунке 22. Это позволяет считать, что фикобилипротеиды наряду с каротиноидами являются дополнительными пигментами к хлорофиллу.

Адаптация к условиям освещения. Фикоциан и фикоэритрин как дополнительные пигменты играют существенную роль в адаптации (приспособлении) растений к условиям освещения, обеспечивая наилучшее использование солнечной энергии для фотосинтеза.

Адаптацию к качеству и интенсивности света можно наглядно видеть на примере вертикального распределения морских водорослей в зависимости от их окраски: в самых поверхностных слоях воды преобладают зеле-

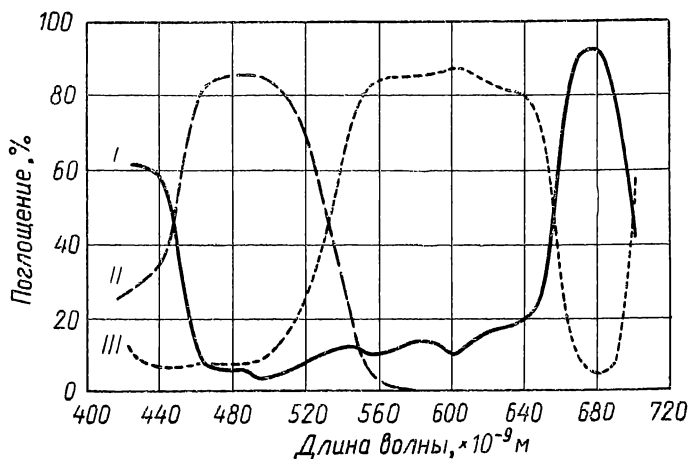


Рис. 22. Графическое сравнение спектров поглощения пигментов сине-зеленой водоросли *Chroococcus* (по Р. Эмерсону): I — хлорофилл; II — каротиноиды; III — фикоциан.

ные водоросли, в самых глубоких — красные, бурые водоросли занимают промежуточное положение. Такое распределение водорослей вызывается следующими причинами. Спектральный состав и интенсивность солнечного света, проходящего через толщу воды, претерпевают большие изменения. Поглощаясь избирательно, солнечный свет обедняется в первую очередь красными лучами, и на глубине в несколько метров он становится синевато-зеленоватым, практически лишенным красных лучей, которые полностью гасятся на глубине примерно 20 м. В связи с этим появление в процессе эволюции дополнительных к хлорофиллу пигментов, интенсивно поглощающих зеленые и желтые лучи, обеспечило красным и бурым водорослям возможность использования для фотосинтеза тех участков солнечного света, которые достигают больших глубин. Можно сказать, что наличие у бурых и красных водорослей дополнительных пигментов следует рассматривать как специальное приспособление к условиям освещения, и в первую очередь как хроматическую адаптацию к наилучшему использованию лучей преобладающей окраски, проходящих через толщу воды.

Кроме того, при прохождении света через толщу воды резко снижается и его интенсивность. Так, свет, прони-

кающий на 20-метровую глубину, ослаблен по сравнению с освещенностью водной поверхности примерно в 20 раз. Поэтому у глубоководных морских водорослей, помимо хроматической адаптации, хорошо выражено также и приспособление к использованию света очень низкой интенсивности. Глубоководные водоросли с полным основанием могут быть отнесены к типичным «тенелюбивым» растениям с высоким содержанием пигментов, в связи с чем прямой солнечный свет повреждает их.

Что касается наземных растений, то у них первостепенное значение имеет адаптация к интенсивности света, поскольку интенсивность света подвержена колебаниям в большей мере, чем его спектральный состав. Хроматическая адаптация выражена у них слабо и проявляется в изменении соотношений между разными пигментами хлоропластов, главным образом между хлорофиллом *a* и хлорофиллом *b*, а также между хлорофиллами и каротиноидами.

Адаптация к интенсивности света у наземных растений проявляется в существовании тенелюбивых и светолюбивых типов. У тенелюбивых растений, произрастающих, например, под пологом леса, хорошо выражена адаптация к условиям слабого освещения. Как известно, затененные листья отличаются гораздо более высоким содержанием зеленых пигментов в целом, что содействует лучшему поглощению света низкой интенсивности. Кроме того, листья теневыносливых растений содержат больше хлорофилла *b*, и в этом как раз нетрудно усмотреть приспособление к несколько измененному спектральному составу света, проникающего под полог леса. В тени под нависающей сверху листвой рассеянный свет относительно обогащен коротковолновыми лучами в области $450\text{--}480 \cdot 10^{-9} \text{ м}$, которые интенсивно поглощаются хлорофиллом *b*, иногда называемым в связи с этим теневым зеленым пигментом.

Биосинтез пигментов. Исключительно большие успехи достигнуты за последние 20 лет в области изучения биосинтеза пигментов. Особенно глубоко к настоящему времени изучен биосинтез хлорофилла. С помощью меченых атомов, бумажной хроматографии и других современных методов исследования удалось почти полностью расшифровать химизм всех основных этапов формиро-

вания молекулы хлорофилла, определить их последовательность, а также выяснить условия, необходимые для протекания тех или иных реакций, и ферментные системы, катализирующие отдельные реакции. Мы не имеем возможности остановиться здесь подробно на всех реакциях биосинтетической цепи хлорофилла, опишем лишь вкратце основные этапы и приведем структурные формулы важнейших промежуточных соединений.

Начальный этап биосинтеза молекулы хлорофилла *a* включает ряд реакций, в результате которых из несложных органических веществ — аминокислоты гликокола ($\text{NH}_2\text{—CH}_2\text{—COOH}$) и янтарной кислоты ($\text{HOOC—CH}_2\text{—CH}_2\text{—COOH}$) — возникает δ -аминолевулиновая кислота, а при конденсации двух молекул этой кислоты образуется порфобилиноген (рис. 23).

Один из следующих важных этапов складывается из реакций, приводящих сначала к синтезу основного структурного ядра хлорофилла путем соединения четырех молекул порфобилиногена, а затем к образованию протохлорофиллида *a*, имеющего уже в своем составе атом магния. После этого происходит восстановление протохлорофиллида, присоединяющего два атома водорода за счет двойной связи четвертого пиррольного кольца, и превращение его в хлорофиллид *a*. Для подавляющего большинства видов растений эта реакция является фотохимической и происходит только в присутствии света. Исключение составляют многие водоросли, а также некоторые представители мхов и папоротников, у которых реакция восстановления может осуществляться и в темноте.

У большинства голосеменных растений зеленеть в темноте могут только проростки, если они связаны с эндоспермом.

Вслед за фотохимическим восстановлением имеет место присоединение к хлорофиллиду *a* фитола, которое не нуждается в присутствии света, но осуществляется при участии фермента хлорофиллазы. Присоединение фитола — это заключительный этап биосинтетической цепи, на котором хлорофиллид *a* превращается в хлорофилл *a*.

Раньше считалось, что к протохлорофиллиду сначала присоединяется не водород, а фитол, а затем уже образующийся при этом протохлорофилл восстанавливается

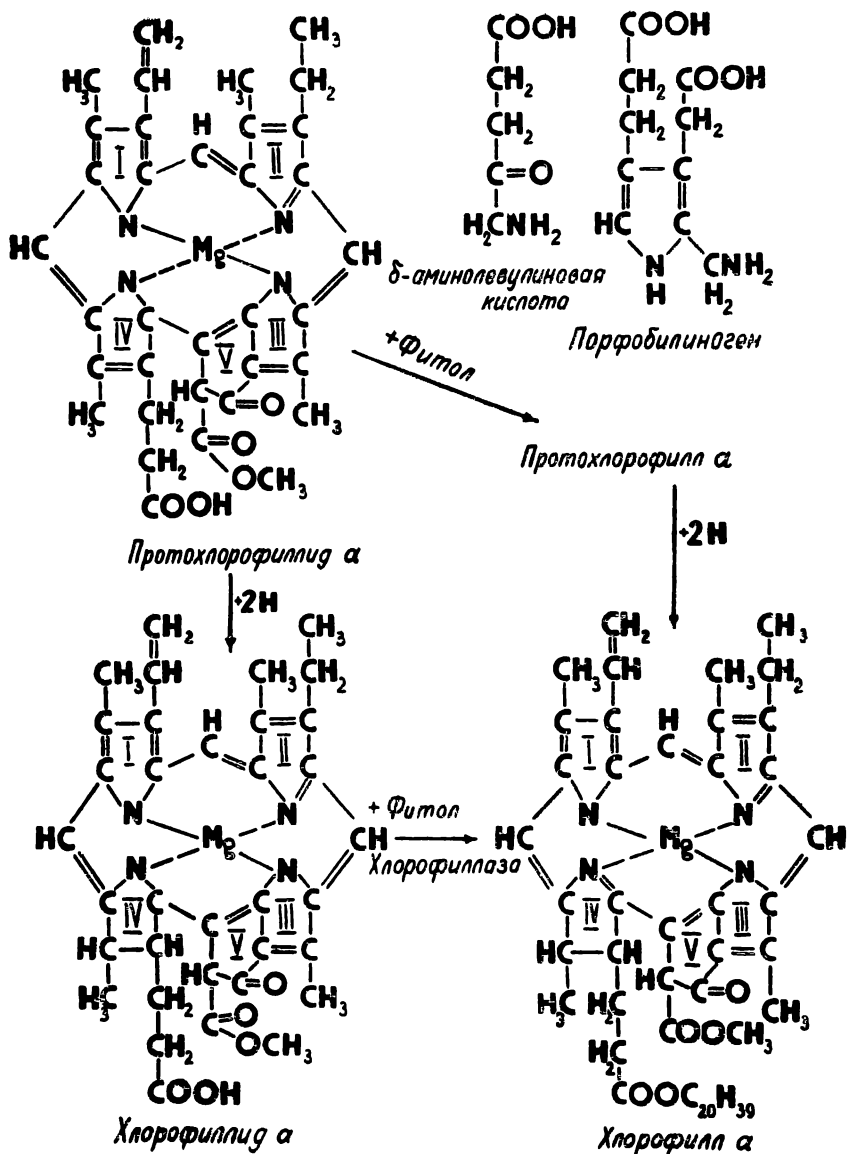


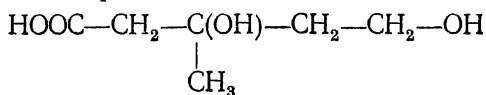
Рис. 23. Важнейшие промежуточные соединения биосинтеза хлорофилла *a*.

фотохимически до хлорофилла. Получалось, что непосредственным предшественником хлорофилла следовало признать протохлорофилл. Сравнительно недавно было установлено, что хотя образование протохлорофилла в растении таким путем и не исключается, однако последний этап биосинтеза хлорофилла осуществляется главным образом через хлорофиллид, который служит основным предшественником хлорофилла.

С помощью меченых атомов показано, что хлорофилл *a* является в свою очередь предшественником хлорофилла *b*. При этом одновременно было доказано, что биосинтез хлорофилла *b* из хлорофилла *a* не нуждается в обязательном участии света и может происходить даже в полной темноте.

Хлорофилл *c* может образовываться в растениях, согласно предположению С. Граница, из протохлорофиллида *a*, поскольку оба эти соединения имеют невосстановленное четвертое пиррольное кольцо и лишены фитольного остатка.

Биосинтез каротиноидов изучен пока недостаточно полно и не все его звенья установлены окончательно. До сих пор не расшифрован химизм отдельных реакций и не выявлена природа соединений, которые служат непосредственными предшественниками различных каротиноидов. Лучше всего изучены начальные этапы, и можно считать окончательно доказанным, что биосинтез каротиноидов и фитола идет одним и тем же путем по крайней мере до образования мевалоновой кислоты:



Установлено также, что свет стимулирует биосинтез как каротиноидов, так и фитола. Хотя образование этих веществ протекает интенсивнее на свету, свет все-таки не обязателен для их биосинтеза. Дальнейшие этапы перехода от мевалоновой кислоты, имеющей в своем составе шесть углеродных атомов, к фитолу, содержащему двадцать углеродных атомов, и тем более к каротиноидам, содержащим сорок углеродных атомов, окончательно еще не установлены и трактуются по-разному.

В ходе исследования биосинтеза зеленых пигментов возникло представление о возможной связи между обра-

зованием и разрушением молекул хлорофилла. В дальнейшем с помощью изотопного метода Ф. В. Турчину, В. М. Кутюрину, А. А. Шлыку и другим удалось обнаружить и изучить процесс обновления хлорофилла. По мнению А. А. Шлыка, полученные экспериментальные данные позволяют говорить пока что о главном способе обновления хлорофилла — через распад молекул, ранее образовавшихся, и полный синтез новых. Скорость обновления может изменяться в зависимости как от вида растения, так и от условий произрастания. По предварительным данным, в течение суток обычно обновляется около 10% общего числа всех имеющихся молекул. Однако в некоторых случаях скорость обновления может быть очень низкой, граничащей с полной приостановкой этого процесса.

С помощью изотопного метода выяснена также особая роль только что синтезированных («молодых») молекул в обмене хлорофилла. Особая роль «молодых» молекул обусловлена тем, что они находятся в более реакционноспособном, более лабильном (подвижном) состоянии, чем «старые» молекулы. Причем повышенной лабильностью обладают «молодые» молекулы хлорофилла *a* и хлорофилла *b*. Об этом свидетельствуют различия в свойствах «молодых» и «старых» молекул. Например, «молодые» молекулы хлорофилла *a* легче экстрагируются органическими растворителями, легче теряют окраску и разрушаются при действии кислот, ультразвука или при отсутствии света, а также легче превращаются в хлорофилл *b*.

Биосинтез пигментов представляет собой цепь процессов, которые протекают не изолированно и самостоятельно, а находятся во взаимосвязи со всем обменом веществ и жизнедеятельностью растительного организма. Большое влияние на биосинтез пигментов оказывает также действие различных факторов внешней среды, в том числе и действие света, о чем говорилось выше. Так, образование хлорофилла возможно только при наличии кислорода в окружающей среде. Отсутствие кислорода тормозит этот процесс, как и понижение температуры. По данным Т. Н. Годнева и его сотрудников, синтез хлорофилла у некоторых вечнозеленых растений может наблюдаться при температуре не ниже -2° , а каротиноидов — не ниже -5° , в то время как спо-

способность осуществлять фотосинтез сохраняется у этих видов растений даже при -14°C .

Большое влияние на образование хлорофилла оказывают условия минерального питания. Широко известно явление хлороза у растений (от греч. *хлорос* — зеленовато-желтый, бледный), когда листья бедны хлорофиллом и имеют желтоватую окраску. Наиболее часто хлороз вызывается отсутствием или недостатком в питательной среде железа, но эта связь наблюдается не всегда. Хлоротичные растения могут развиваться и при недостатке или отсутствии в окружающей среде магния, меди, серы, калия и некоторых других элементов минерального питания. Недостаток калия вызывает хлороз, так же как и избыточные количества этого элемента при недостаточном хорошем азотном питании. При недостатке азота наблюдается резкое ослабление синтеза хлорофилла. Отсутствие или недостаток магния в почве также неизбежно вызывает хлороз растений, поскольку этот элемент входит в состав молекулы хлорофилла.

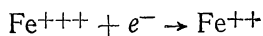
Значение хлорофилла и каротина для медицины. Хлорофилл и другие пигменты независимо от их роли и значения для фотосинтеза сами по себе являются ценными органическими веществами. Очень важна близость химического состава каротина и витамина А. Каротин можно рассматривать как провитамин А, поскольку при расщеплении его молекулы пополам с присоединением кислорода образуется две молекулы этого витамина. У животных такое расщепление каротина до витамина А происходит при участии особого фермента — каротиназы, который содержится в их печени.

Все более широкое применение в медицине в последнее время находит и хлорофилл. Ценные терапевтические свойства хлорофилла, вероятно, можно объяснить тем, что по своему строению он весьма близок к красящему веществу гемоглобина крови. Поэтому нет ничего неожиданного в том, что в организме человека и животных хлорофилл содействует усиленному образованию гема гемоглобина крови, а также способствует заживлению ран. Кроме того, оказалось, что свойства хлорофилла и витаминов во многом сходны.

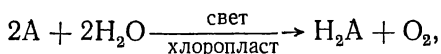
ФУНКЦИИ ПЛАСТИД

Исследования, предпринятые с целью изучения функций пластид, оказались исключительно плодотворными в последние два-три десятилетия благодаря совершенствованию техники биохимического анализа и разработке надежных методов выделения неповрежденных хлоропластов, сохраняющих свою физиологическую активность вне клетки. Новые экспериментальные данные показали, что хлоропласты являются именно теми субклеточными структурами, в которых локализуется весь фотосинтетический аппарат. Таким образом, было окончательно опровергнуто господствовавшее долгое время представление о том, что фотосинтез невозможен вне целостной клетки, так как считалось, что в этом процессе принимают непосредственное участие не только пласти-ды, но и другие клеточные органоиды.

Реакция Хилла. Большую роль в изучении функции пластид сыграли работы Р. Хилла, послужившие своего рода толчком для новой серии широких исследований с целью воспроизведения реакций фотосинтеза на изолированных хлоропластах. Еще в 1937 г. Р. Хиллу удалось продемонстрировать способность изолированных зеленых пластид выделять молекулярный кислород на свету. Тем самым была доказана локализация этой световой реакции фотосинтеза в хлоропластах. Добавляя к суспензии хлоропластов в качестве окислителя соль трехвалентного железа, Р. Хилл установил, что под влиянием света такая смесь выделяет кислород и одновременно с этим происходит восстановление трехвалентного железа благодаря присоединению к нему электро-на (e^-) до двухвалентной формы:

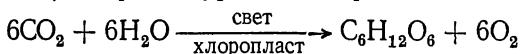


Вскоре выяснилось, что в этой реакции, получившей название реакции Хилла, помимо соли трехвалентного железа, акцепторами электронов, т. е. веществами, присоединяющими электроны, могут служить и некоторые другие окислители (например, хиноны). Но сущность превращений, происходящих в хлоропластах на свету и заканчивающихся выделением кислорода, оставалась некоторое время неясной. Прежде всего не была еще известна химическая природа донора — вещества, отдающего электрон или атом водорода, без чего невозможно восстановление трехвалентного железа или какого-либо другого акцептора. Только после того, как было доказано, что источником кислорода, выделяющегося при фотосинтезе, служит вода, стало возможным записать реакцию Хилла в общем виде следующим уравнением:



где буквой «А» обозначен акцептор электрона или атома водорода. Из данного уравнения видно, что эта реакция приводит к окислению воды с выделением кислорода и восстановлению акцептора.

Важным достижением в познании механизма фотосинтеза явилось установление химической природы источника выделения кислорода. Правильно решить этот вопрос было весьма непросто, ибо таким источником может служить либо углекислый газ, либо вода, как это видно из суммарного уравнения фотосинтеза:



$$\Delta F = + 2,87 \cdot 10^6 \text{ дж (или } + 686 \text{ ккал)}$$

Образование одного моля гексозы при фотосинтезе сопровождается увеличением свободной энергии (ΔF) на $2,87 \cdot 10^6$ дж (686 ккал) за счет поглощенной световой энергии.

В 1941 г. одновременно и независимо друг от друга в СССР акад. А. П. Виноградов и Р. В. Тейс и в США проф. С. Рубен и М. Камен установили, что кислород выделяется при фотосинтезе из воды, а не из CO_2 , как ошибочно считалось ранее. Доказательством этого в опытах А. П. Виноградова и Р. В. Тейс послужило обнаруженное ими совпадение изотопного состава ки-

слорода, входящего в молекулу воды, и кислорода, выделяемого зеленым листом на свету. В обоих случаях отношение количества изотопов кислорода с атомным весом 18 и 16 ($O^{18} : O^{16}$) оказалось одним и тем же¹.

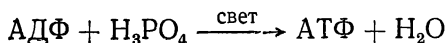
С. Рубен пошел по несколько иному пути, используя для опытов с одноклеточной зеленой водорослью хлореллой искусственно синтезированную угольную кислоту или воду с различным содержанием изотопа O^{18} . Изменения изотопного состава образующегося при фотосинтезе кислорода имели место только в тех случаях, когда для опытов бралась искусственно синтезированная вода, а не CO_2 . К тому же эти изменения совпадали с количественным отношением O^{18} к O^{16} в молекуле искусственно синтезированной воды, в которой суспензировались клетки хлореллы.

Фотосинтетическое фосфорилирование. Физиологическая активность изолированных хлоропластов, как показывают современные данные, не ограничивается способностью к реакции Хилла. Сравнительно недавно установлено и другое чрезвычайно важное свойство изолированных хлоропластов — способность осуществлять фотосинтетическое фосфорилирование. В результате этого процесса синтезируется аденозинтрифосфат (АТФ) путем присоединения неорганического фосфата к аденозиндифосфату (АДФ), или, другими словами, путем фосфорилирования АДФ. По современным представлениям, фотофосфорилированию принадлежит решающая роль в превращении растениями при фотосинтезе энергии квантов света в химическую энергию. Выше отмечалось, что энергия кванта света, поглощенного молекулой хлорофилла, передается электрону, который переходит в результате этого на более высокий энергетический уровень, т. е. возбуждается. При синтезе АТФ энергия возбуждения электронов трансформируется в химическую энергию его фосфатных связей.

¹ В природе, как известно, существуют три изотопа кислорода: O^{16} , O^{17} и O^{18} , причем соотношение между ними неодинаково у кислорода разного происхождения. В частности, для кислорода воды характерно наименьшее количество O^{18} , тогда как содержание этого изотопа в кислороде углекислого газа, наоборот, наибольшее. Анализируя изотопный состав кислорода, обычно определяют отношение O^{18} к O^{16} ; содержание же O^{17} настолько низкое, что его не учитывают.

В 1954 г. обнаружено два типа фотофосфорилирования: циклическое фосфорилирование и нециклическое.

Циклическое фотофосфорилирование протекает согласно такому уравнению:



Структурная формула АТФ (рис. 24) показывает, что его молекула состоит из остатка азотистого основания аденина, соединенного с остатком углевода рибозы и с

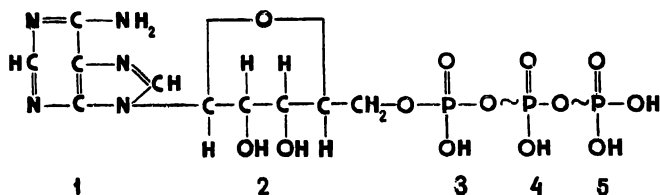


Рис. 24. Строение аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ):

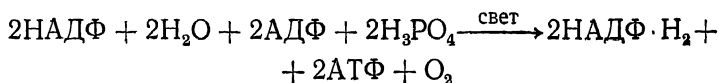
1 — остаток аденина; 2 — остаток рибозы; 3, 4, 5 — остатки фосфорной кислоты.

тремя остатками фосфорной кислоты. Один из остатков фосфорной кислоты соединен с пятым углеродным атомом рибозы простой эфирной связью, запас энергии которой невелик, примерно $8,37\text{—}12,56 \cdot 10^3 \text{ дж}$ ($2\text{—}3 \text{ ккал}$) на 1 моль. Два других остатка образуют богатые энергией связи, которые поэтому называются макроэргическими и обозначаются не черточкой, как обычно, а знаком $\sim$. Запас энергии в такой связи составляет в среднем $33,49\text{—}41,87 \cdot 10^3 \text{ дж}$ ($8\text{—}10 \text{ ккал}$) на 1 моль. Это означает, что при отщеплении от АТФ одной грамм-молекулы фосфорной кислоты в результате гидролиза макроэргических связей выделяется $33,49\text{—}41,87 \cdot 10^3 \text{ дж}$ ($8\text{—}10 \text{ ккал}$).

Благодаря наличию в АТФ макроэргических связей это соединение справедливо считается аккумулятором солнечной энергии, накопленной растением в удобной для использования форме. При «разрядке» такого своеобразного аккумулятора, т. е. при гидролизе АТФ, высвобождаются большие количества энергии, которая используется на различные ферментативные реакции, идущие с затратой энергии. Образование АТФ при фотофос-

форилировании может рассматриваться как «зарядка» такого аккумулятора.

При нециклическом фосфорилировании, помимо синтеза АТФ, происходит восстановление никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ)¹ и выделение молекулярного кислорода:



Если при циклическом фосфорилировании вся биохимически эффективная энергия квантов света используется для образования АТФ, то здесь только часть этой энергии запасается в виде макроэргических связей АТФ, а часть расходуется на восстановление НАДФ и на выделение кислорода.

Считается, что восстановление CO_2 до уровня углеводов непосредственно не зависит от действия света и может осуществляться в темноте. Энергию для этих реакций поставляет АТФ — этот универсальный источник энергии, а роль восстановителя выполняет НАДФ · H_2 .

НАДФ · H_2 представляет собой динуклеотид, т. е. имеет в своем составе два нуклеотида (рис. 25). Каждый нуклеотид состоит из остатков трех различных типов веществ: азотистого основания, углевода рибозы и фосфорной кислоты. Азотистым основанием в одном из нуклеотидов (на рис. 25 он изображен слева) служит пиридиновое производное амидникотиновой кислоты, а во втором — аденин, относящийся к пуриновым основаниям. Вместо рибозы второй нуклеотид содержит ее фосфорный эфир — рибозофосфат. В молекуле НАДФ нуклеотиды соединяются друг с другом своими остатками фосфорной кислоты.

Активной группой НАДФ, способной восстанавливаться и повторно окисляться, является кольцо никотинамида (рис. 25, 2). От окисляемого вещества (донора) отнимается два иона водорода и два электрона. Один из этих электронов соединяется при восстановлении НАДФ с положительно заряженным атомом азота, а другой электрон и ион водорода, вместе составляющие атом водорода, присоединяются к рядом расположенному атому

¹ Трифосфопиридиннуклеотид (ТПН) по старой терминологии.

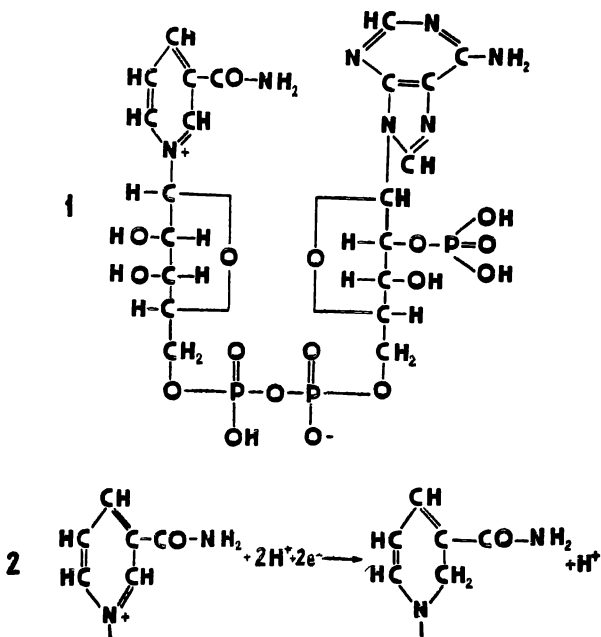


Рис. 25. Структура и восстановление никотинамид-адениндинуклеотидфосфата:

1 — структура НАДФ (окисленная форма); 2 — восстановление остатка никотинамида,

углерода. Второй ион водорода соединяется не с остатком никотинамида, а с отрицательно заряженным кислородом одного из остатков фосфорной кислоты в молекуле НАДФ. Восстановленную форму сокращенно обозначают НАДФ · Н₂.

О двух пигментных системах. В настоящее время коренным образом пересматривается имевшая широкое распространение концепция о том, что в основе фотосинтеза лежит единая фотохимическая реакция. Большинство ученых сейчас принимается новая схема фотосинтеза, включающая не одну, а две фотохимические реакции, которые осуществляются с помощью двух различных пигментных систем.

Обоснованием наличия двух фотохимических реакций послужил эффект Эмерсона, установленный в ходе

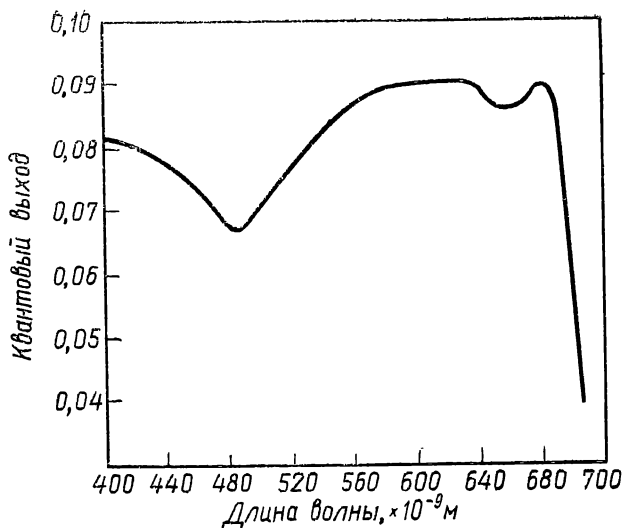


Рис. 26. Зависимость квантового выхода фотосинтеза от длины волны падающего света у хлореллы (по Р. Эмерсону с соавторами).

изучения эффективности фотосинтеза при освещении растений светом разной длины волны. Результаты этих опытов, графически изображенные на рисунке 26, показывают, что свет разной длины волны неравнозначен по своей эффективности для процесса фотосинтеза.

Эффективность превращения световой энергии в химическую энергию органических веществ можно характеризовать величинами квантового расхода или квантового выхода фотосинтеза. Квантовый расход показывает, сколько квантов света должно быть поглощено растением для выделения одной молекулы кислорода. Квантовый выход, напротив, характеризуется отношением числа поглощенных квантов света к числу молекул выделенного кислорода, т. е. это величина обратная квантовому расходу. Изучение квантового выхода фотосинтеза у различных видов растений показывает следующее.

Падение квантового выхода при $480 \cdot 10^{-9}$ м (рис. 26) указывает на незначительную эффективность использования для фотосинтеза лучей этой области спектра, которые сильно поглощаются каротиноидами, а не зелеными

пигментами. Наибольшая и почти постоянная эффективность наблюдается в области между 580 и $680 \cdot 10^{-9} \text{ м}$, ($5800\text{—}6800 \text{ Å}$). Зато в далекой красной части спектра при длинах волн, превышающих $685 \cdot 10^{-9} \text{ м}$, начинается очень резкое падение квантового выхода, и при $700 \cdot 10^{-9} \text{ м}$ фотосинтез почти полностью прекращается. Такое резкое падение эффективности фотосинтеза казалось совершенно невероятным и в течение ряда лет оставалось необъяснимым, так как в этой длинноволновой красной области спектра обнаруживается еще хорошее поглощение света хлорофиллом *a*, находящимся в живых клетках.

Дальнейшие исследования привели к открытию так называемого эффекта усиления Эмерсона. Добавление к далекому красному свету ($700 \cdot 10^{-9} \text{ м}$) более коротковолнового света ($650 \cdot 10^{-9} \text{ м}$) вызывает значительное увеличение интенсивности фотосинтеза. Причем скорость выделения кислорода в случае добавления коротковолнового света оказывается большей, чем сумма скоростей, получаемых при освещении растений либо далеким красным, либо более коротковолновым светом в отдельности. Низкая эффективность далекого красного света объясняется тем, что при его поглощении возбуждается только одна пигментная система, ее называют первой пигментной системой и сокращенно обозначают ПСI . Добавление более коротковолнового света возбуждает вторую пигментную систему (ПСII), и в этом случае далекий красный свет используется с гораздо большей эффективностью, что и наблюдается при эффекте усиления. Высокая интенсивность фотосинтеза обеспечивается в данном случае строго сбалансированным возбуждением обеих пигментных систем. Если же одна из систем поглощает недостаточно света соответствующей длины волны, согласованность их совместной работы нарушается и происходит резкое падение интенсивности фотосинтеза.

Наряду с эффектом Эмерсона недавно были получены и другие экспериментальные данные, подтверждающие участие двух пигментных систем в фотохимических реакциях. Одним из важных достижений в этом отношении является осуществление механического разделения пигментных систем. С помощью обработки ультразвуком, поверхностно активными веществами с последую-

щим дифференциальным центрифугированием и других методов удается получать легкие фрагменты хлоропластов, обогащенные фракцией первой пигментной системы, и более тяжелые фрагменты, обогащенные фракцией второй пигментной системы.

Первая пигментная система универсальна, т. е. присуща всем фотосинтезирующим организмам. Бактерии имеют только одну пигментную систему, которая, по видимому, соответствует первой пигментной системе высших растений и водорослей.

Выше отмечалось, что бактерии способны только к бактериальному фотосинтезу (фоторедукции) без выделения молекулярного кислорода. На основании того, что эффект Эмерсона не обнаруживается у бактерий, сделан вывод об отсутствии у них второй пигментной системы, участвующей у высших растений и водорослей в окислении воды с выделением кислорода.

У зеленых растений первая пигментная система включает длинноволновые формы хлорофилла *a* с максимумом поглощения при $683 \cdot 10^{-9}$ м (6830 Å) и больше. Одна из форм хлорофилла *a* с максимумом поглощения при $700 \cdot 10^{-9}$ м была описана американским ученым Б. Коксом как особо важная и обозначена P700. Иногда эта форма обозначается еще как хлорофилл *a*₁. Кроме того, в первую систему входит небольшое количество хлорофилла *b*.

Ко второй пигментной системе относятся формы хлорофилла *a* с максимумом поглощения около 670 и $680 \cdot 10^{-9}$ м, а также вспомогательные пигменты и большая часть хлорофилла *b* с максимумом поглощения при $650 \cdot 10^{-9}$ м. У бурых, красных и сине-зеленых водорослей вторая пигментная система содержит коротковолновые формы хлорофилла *a* и основное количество вспомогательных пигментов, а в первую входят длинноволновые формы хлорофилла *a* и незначительные количества вспомогательных пигментов.

Большое значение для процесса фотосинтеза имеет явление миграции энергии поглощенных квантов света от одних молекул пигмента к другим и «стекание» этой энергии к активным центрам фотохимических систем, в которых и осуществляются фотохимические превращения. Хотя механизм миграции энергии возбуждения окончательно еще не выяснен, имеется основание считать,

что в течение чрезвычайно короткого промежутка времени, порядка $5 \cdot 10^{-9}$ сек, поглощенный квант света успевает пройти через несколько сотен молекул пигмента. Квант продолжает мигрировать до тех пор, пока он не излучится при флуоресценции, не растратится в тепло либо не будет использован в фотохимической реакции. Было установлено, что каротиноиды могут передавать хлорофиллу *a* до 40—50%, а фукоксантин — даже до 70% поглощенной ими световой энергии. Такие вспомогательные пигменты, как фикоэритрин, фикоциан и хлорофилл *b*, передают хлорофиллу *a* еще больше энергии, от 80 до 96%.

О миграции энергии убедительно свидетельствует тот факт, что основным флуоресцирующим веществом у растений служит хлорофилл *a* даже в тех случаях, когда свет поглощается другими пигментами. Так, например, при освещении раствора пигментов светом такой длины волны, который возбуждает главным образом хлорофилл *b* наблюдается не его флуоресценция, а флуоресценция хлорофилла *a*. Следовательно, хлорофилл *a* получает энергию для своего возбуждения от хлорофилла *b*. Однако такой переход кванта сопровождается частичным рассеиванием его энергии. Это объясняется тем, что максимум поглощения хлорофилла *a* приходится на более длинноволновую область спектра, т. е. для перехода его молекулы в возбужденное состояние достаточен квант света с меньшим, чем для возбуждения молекулы хлорофилла *b*, запасом энергии. Отсюда понятно, что переход кванта в обратном направлении — к хлорофиллу *b* невозможен без притока дополнительной энергии.

Как правило, перенос энергии происходит лишь в одном направлении: от молекул пигмента, имеющего максимум поглощения в более коротковолновой области спектра, к молекулам другого пигмента с более длинноволновым максимумом. Поэтому в смеси фотосинтетических пигментов, присутствующих в пластиде, поглощенная каротиноидами энергия переносится сначала к хлорофиллу *b*, а от него к хлорофиллу *a*. У водорослей, имеющих еще и другие дополнительные пигменты, поглощенная энергия мигрирует от каротиноидов сначала к фикоэритрину, фикоциану, затем к хлорофиллам *c* или *b* и, наконец, к хлорофиллу *a*. Таким образом, хлоро-

филл *a*, представляя собой основной, главный компонент и первой, и второй пигментной системы, способен собирать энергию квантов, поглощенных другими пигментами. В дальнейшем эта энергия передается улавливающим центрам, которые осуществляют фотохимические реакции. Причем необходимо подчеркнуть, что для улавливания «блуждающих» по системе квантов не обязательно присутствие больших количеств пигмента. Его содержание может быть незначительным, не обеспечивающим заметного прямого поглощения света, но оно может быть вполне достаточным для того, чтобы служить своеобразной «ловушкой» квантов, первоначально поглощенных другими пигментами. Так, количество П700 весьма невелико, одна его молекула приходится на 300—500 молекул хлорофилла *a*; тем не менее именно этот пигмент служит эффективной «ловушкой» фотонов в первой пигментной системе. Из всех фотосинтетических пигментов П700 имеет самый длинноволновый максимум поглощения, т. е. его возбужденное состояние соответствует наиболее низкому энергетическому уровню. Мигрирующий в первой пигментной системе квант может легко влететь в молекулу П700, теряя при этом часть своей энергии, но выйти из такой «ловушки» и продолжать дальше блуждать он не может, так как обладает уже недостаточным для этого запасом энергии.

Таким образом, молекула П700 получает кванты от окружающих ее многочисленных молекул хлорофилла *a*, выполняя тем самым чрезвычайно важную роль активного центра. Вся энергия системы в конечном счете стекается к таким центрам, прежде чем она будет использована в процессе фотосинтеза. Ниже мы покажем, что молекулы П700 не только поставляют энергию для фотохимических превращений, но и сами принимают в них непосредственное участие.

Во второй пигментной системе также, вероятно, существуют свои улавливающие энергию центры, аналогичные П700. Некоторые ученые считают, что роль «ловушек» квантов во второй пигментной системе выполняет одна из форм хлорофилла *a*, имеющая максимум поглощения при $680 \cdot 10^{-9} \text{ м}$ и получившая поэтому условное обозначение П680, или a_{II} . Однако такая точка зрения не является общепризнанной и требует дальнейшего экспериментального обоснования.

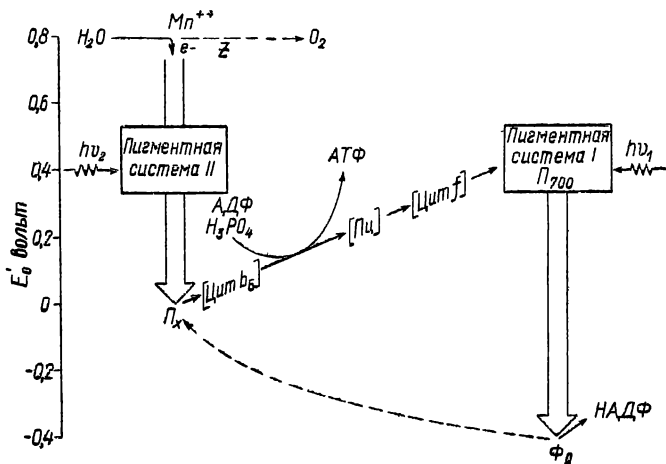


Рис. 27. Схема световой фазы фотосинтеза (по Л. Вернону).

Стрелки указывают направление движения электрона.

P_x — пластохинон; $[Цит b_6]$ — цитохром b_6 ; $[Пц]$ — пластоцианин; $[Цит f]$ — цитохром f ; Φ_d — ферредоксин; $\leftarrow$ — световая реакция; $\leftarrow$ — темновая реакция.

Световая фаза фотосинтеза. Всю совокупность фотосинтетических реакций принято подразделять на две фазы — световую и темновую. Для световой фазы характерно то, что энергия солнечной радиации, поглощенная пигментными системами, трансформируется в химическую энергию связей АТФ и НАДФ · H_2 . Темновая фаза осуществляется без непосредственного поглощения света. Цепь реакций, приводящих к восстановлению CO_2 до уровня органических веществ на этой фазе, идет за счет использования АТФ и НАДФ · H_2 .

Чтобы лучше понять сущность фотохимических реакций и процессов, которые происходят на световой фазе у высших растений и водорослей, воспользуемся одной из схем, предложенных в последнее время (рис. 27).

Процесс фотосинтеза представляет собой цепь окислительно-восстановительных реакций, заканчивающихся в конечном итоге окислением воды и восстановлением углекислого газа. Суть любой окислительно-восстановительной реакции, как известно, сводится к переносу атома водорода от молекулы-донора (восстановитель) на

молекулу-акцептор (окислитель). В результате этого донор окисляется, а акцептор восстанавливается. Первичным донором в процессе фотосинтеза является вода, а конечным акцептором — углекислота.

Часто вместо переноса атома водорода в окислительно-восстановительных реакциях происходит перемещение электрона от донора к акцептору. В дальнейшем для простоты изложения будет говориться только о переносе электронов, хотя на самом деле в цепи окислительно-восстановительных реакций фотосинтеза происходят и такие реакции, в ходе которых переносится атом водорода, а не электрон.

На рисунке 27 показаны основные звенья цепи переноса электронов на световой фазе. Для того чтобы нагляднее представить энергетические изменения на протяжении электрон-транспортной цепи, схемы фотосинтеза приводят на фоне масштаба окислительно-восстановительных потенциалов (E'_0), выраженных в вольтах.

Окислительно-восстановительный потенциал — это величина, характеризующая разность между энергетическими уровнями окисленной и восстановленной форм вещества. Каждой окислительно-восстановительной паре свойственно определенное значение разности потенциалов. Например, при восстановлении кислорода до воды окислительно-восстановительный потенциал пары кислород-вода составляет около $+0,8$ в, а окислительно-восстановительный потенциал пары CO_2 — углевод равен примерно $-0,4$ в (при pH 7). Чем выше значение окислительно-восстановительного потенциала, тем больше окисляющая способность пары; чем ниже его величина, тем больше восстанавливающая способность.

В настоящее время многие исследователи признают возможным поступление световой энергии в систему, осуществляющую процесс фотосинтеза, не в одном, а в двух местах электрон-транспортной цепи, в которых и происходят фотохимические реакции. Одна из таких реакций непосредственно связана с поглощением квантов света первой пигментной системой и переходом в возбужденное состояние ее активного центра — P700. Молекулы этого пигмента как бы вмонтированы в электрон-транспортную цепь и являются одним из важнейших ее звеньев. Они непосредственно участвуют в реакции восстановления ферредоксина, претерпевая при этом обратимые

окислительно-восстановительные превращения. Возбужденная молекула П700 освобождает электрон с большим запасом энергии, часть которой была им получена в результате поглощения кванта света. Таким образом, первичный результат действия световой энергии состоит в изменении химических свойств молекулы П700, которая отдает электрон и переходит в окисленное состояние, приобретая способность снова присоединять электрон и повторять заново такой же цикл превращений.

Акцептором электронов от П700 служит ферредоксин (белок, содержащий железо), отличающийся высоким отрицательным окислительно-восстановительным потенциалом, который близок к потенциалу газообразного водорода, а именно — $0,42$ в при рН 7. Восстановление ферредоксина протекает с поглощением энергии, так как электрон переходит от системы с большим окислительно-восстановительным потенциалом ($+0,4$ в) к системе с меньшей его величиной ($-0,42$ в). Энергию, необходимую для этой реакции, поставляют кванты света, поглощенные первой пигментной системой. По мнению некоторых исследователей, роль непосредственного акцептора электронов от П700 выполняет не ферредоксин, а другое, пока точно не установленное вещество с еще большим отрицательным окислительно-восстановительным потенциалом (до $-0,6$ в), способное восстанавливать ферредоксин в темноте. Однако ферредоксин — это пока что единственное соединение с резко выраженной восстанавливающей способностью, которое выделено из хлоропластов в чистом виде и достаточно хорошо изучено.

Ферредоксин при участии особого фермента (ферредоксин — НАДФ — редуказа) восстанавливает НАДФ до НАДФ · Н₂. Эта реакция сопровождается потерей энергии и может протекать в темноте, поскольку окислительно-восстановительный потенциал у НАДФ · Н₂ равен $-0,32$ в, а у ферредоксина он равен $-0,42$ в. В дальнейшем, на темновой фазе фотосинтеза НАДФ · Н₂ принимает участие в восстановлении углекислого газа.

Но каким же образом происходит восстановление молекулы П700, отдавшей свой электрон ферредоксину? Как видно на схеме (см. рис. 27), окисленная молекула П700 возвращается в исходное состояние, восполняя потерю электрона за счет другой фотохимической реакции, которая осуществляется второй пигментной систе-

мой. Под действием поглощенной световой энергии активный центр второй пигментной системы возбуждается и передает электрон на акцептор, которым, по всей видимости, является пластохинон. В результате этого пластохинон восстанавливается фотохимически и приобретает окислительно-восстановительный потенциал, близкий к нулю.

Затем электрон от пластохинона передается через ряд темновых окислительно-восстановительных реакций на цитохром f с помощью комплекса промежуточных переносчиков электронов. Об этом комплексе известно пока еще мало. Имеются основания считать, что он включает в себя цитохром b_6 , пластоцианин (содержащий медь окрашенный белок) и, возможно, некоторые другие соединения.

Цитохромы — это белки, в состав которых входит железо. Они играют исключительно важную роль в окислительно-восстановительных реакциях, причем в их отсутствии процесс фотосинтеза не может осуществляться. Это объясняется тем, что цитохромы связывают друг с другом обе фотохимические системы, обеспечивая их взаимодействие. Электрон от возбужденной второй пигментной системы через пластохинон и комплекс промежуточных переносчиков передается на окисленный цитохром f . Восстанавливаясь, цитохром f становится донором электронов для $P700$. Таким образом, цитохром f и $P700$ окисляются за счет энергии, поглощенной первой пигментной системой, а восстанавливаются за счет энергии, поглощенной второй пигментной системой. Нарушение четкой согласованности и взаимосвязи двух фотохимических реакций, например при отсутствии цитохромов, приводит к тому, что молекулы $P700$ перестают получать электроны от второй пигментной системы и этим самым блокируется работа первой пигментной системы. Об этом же свидетельствуют следующие экспериментальные данные. При освещении растений одним только красным светом с длиной волны около $705 \cdot 10^{-9}$ м ($7050 \text{ \AA}$) цитохром f и $P700$ остаются в окисленной форме, так как вторая пигментная система не возбуждается при освещении таким светом и не поставляет электроны для их восстановления.

Как известно, окисление воды с выделением кислорода составляет специфическую черту, отличающую фото-

синтез высших растений и водорослей от бактериального фотосинтеза (фоторедукции). Механизм процесса окисления воды до сих пор остается нерасшифрованным, и участок электрон-транспортной цепи вода — вторая пигментная система изучен, пожалуй, наиболее слабо. Известно только, что процесс окисления воды состоит из ряда последовательных реакций, приводящих к разрыву прочных молекул воды с отщеплением атомов водорода и выделением молекулярного кислорода. Доказана необходимость наличия ионов марганца и хлора для выделения кислорода при фотосинтезе, хотя сам механизм действия этих ионов еще неясен. На основании своих исследований Д. И. Сапожников с сотрудниками считают весьма вероятным участие в переносе кислорода при фотосинтезе некоторых из ксантофиллов, а именно системы лютеин — виолаксантин.

Окисление воды — важнейший процесс, поставляющий электроны для восстановления активного центра второй пигментной системы. Правда, химическая природа непосредственного донора электронов для второй пигментной системы пока не установлена, поэтому на схеме он обозначается буквой z . От донора z электрон воды переносится к НАДФ путем двух последовательных фотохимических реакций.

Такова в общих чертах схема пути переноса электронов на световой фазе фотосинтеза. Следует, конечно, понимать, что в действительности электрон-транспортная цепь, по-видимому, намного сложнее, чем она выглядит на представленной здесь схеме.

На основании анализа схемы можно сделать чрезвычайно важный вывод о том, что растение запасает энергию в двух местах электрон-транспортной цепи, именно там, где благодаря фотохимическим реакциям электрон переходит от системы с большей величиной окислительно-восстановительного потенциала к системе с гораздо меньшей его величиной. Так, при фотохимическом восстановлении пластохинона электрон переходит от системы с окислительно-восстановительным потенциалом, равным $+0,80$ в, к системе с окислительно-восстановительным потенциалом, близким к нулю, а при фотохимическом восстановлении ферредоксина P700 обеспечивает транспортировку электронов от системы с E_0' , равным $+0,4$ в, к системе с E_0' , равным $-0,44$ в. Переход электрона к сис-

теме с меньшим окислительно-восстановительным потенциалом означает повышение запаса его энергии и восстановительной способности за счет энергии квантов света, поглощенных пигментными системами. Следовательно, реакции восстановления пластохинона и ферредоксина не могут идти самопроизвольно, они сопровождаются поглощением солнечной радиации, в результате чего происходит запасание части энергии поглощенных квантов света в виде химической энергии системы, получившей электрон.

Весь путь электрона, начиная с окисления воды и кончая восстановлением НАДФ, обычно выделяют как фотохимическую, или световую, фазу фотосинтеза, обеспечивающую запасание растением энергии. На самом же деле, помимо фотохимических реакций, возбуждаемых энергией поглощенных квантов света, эта фаза фотосинтеза включает в себя и такие химические реакции, которые не нуждаются в непосредственном действии света. Условно их называют темновыми реакциями, хотя они могут протекать как в темноте, так и на свету. Наибольший интерес представляют темновые окислительно-восстановительные реакции, связывающие обе фотохимические системы. На участке пластохинон — П700 электрон переходит в соответствии со схемой от системы, имеющей E'_0 около нуля, к системе с E'_0 , равным примерно $+0,4$ в. Такой перенос электрона к системе с бóльшим окислительно-восстановительным потенциалом, а следовательно, с меньшим запасом энергии, сопровождается выделением части энергии, используемой в сопряженно идущей реакции фосфорилирования на синтез АТФ.

Описанная выше электрон-транспортная цепь, начиная от окисления воды с выделением кислорода и кончая восстановлением НАДФ, фактически представляет собой путь, совершаемый электронами в процессе нециклического фосфорилирования. На схеме (см. рис. 27) показано место двух фотохимических реакций в нециклическом транспорте электронов, а также отмечено место образования АТФ на участке между пластохиноном и цитохромом *f*. Некоторые исследователи считают, что и в других местах электрон-транспортной цепи не исключена возможность синтеза соединений с макроэргическими связями. При нециклическом фосфорилировании энергия возбуждения электронов превращается в химическую энер-

гию макроэргических связей АТФ, а также расходуется на восстановление НАДФ и разложение воды с выделением кислорода.

Если же окисление $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$ до НАДФ замедляется или даже прекращается вовсе, когда, например, тормозится процесс восстановления углекислого газа, возможно обратное транспортирование электрона к P700 , а именно: электрон, полученный ферредоксином от P700 , переходит на пластохинон, а от него через цитохромы возвращается к P700 . Путь электрона от ферредоксина к пластохинону обозначен на схеме пунктиром. На участке пластохинон — цитохром f сопряженно происходит процесс фосфорилирования АДФ до АТФ. В связи с тем что электрон, пройдя замкнутый (циклический) путь, снова возвращается к молекуле P700 , этот тип фосфорилирования получил название циклического. Поскольку циклическое фосфорилирование не сопровождается выделением кислорода и восстановлением НАДФ, энергия возбуждения электрона расходуется только на синтез АТФ. В зависимости от количества НАДФ в системе осуществляется либо нециклическое фосфорилирование с участием обеих пигментных систем, либо циклическое, при котором «работает» лишь первая пигментная система. Если $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$ интенсивно окисляется до НАДФ, то электрон от ферредоксина направляется к НАДФ и происходит нециклическое фосфорилирование, в противном случае электрон от ферредоксина переходит на пластохинон и имеет место циклический транспорт электрона. Таким образом, можно считать, что НАДФ выполняет роль физиологического регулятора, определяющего тип процесса фосфорилирования.

Темновая фаза фотосинтеза. О том, как происходит превращение CO_2 в сложные органические соединения на темновой фазе фотосинтеза, долгое время не знали практически ничего. Бурное развитие биохимии, широкое использование различных современных методов исследования — все это обеспечило в течение последних 20 лет огромные успехи в изучении проблемы фотосинтеза вообще и особенно в расшифровке пути образования органических веществ из углекислого газа. Реакции восстановления CO_2 до уровня углеводов и некоторых других органических соединений происходят в растениях настолько быстро, что с помощью обычных методов хими-

ческого анализа чрезвычайно трудно обнаружить промежуточные продукты и практически невозможно установить последовательность их превращений. Только использование радиоактивных изотопов, в первую очередь C^{14} , в качестве метки, бумажной хроматографии, электрофореза и других методов позволило довольно легко обнаружить и выделить промежуточные продукты, а также отличить только что образовавшиеся вещества от веществ, аналогичных по химическому составу, но уже давно накопленных в клетке. Кроме того, посредством изменения времени, в течение которого растение находится в атмосфере с добавлением радиоактивной углекислоты, стало возможным по скорости включения C^{14} в те или иные промежуточные продукты определять последовательность их синтеза. С помощью $C^{14}O_2$ можно даже установить, в каком месте углеродной цепи происходит включение радиоактивной метки, что также позволяет судить о характере химических превращений и об их последовательности. Довольно детально были изучены и те ферментные системы, которые катализируют отдельные реакции взаимных превращений веществ в ходе восстановления CO_2 до уровня углеводов.

Таким образом, на базе широких исследований, проведенных многочисленными лабораториями, удалось в основном проследить всю последовательность превращений простого соединения CO_2 до уровня углеводов и некоторых других сложных органических веществ.

На рисунке 28 представлена наиболее экспериментально обоснованная схема последовательности реакций восстановления CO_2 до уровня углеводов, получившая название цикла Кальвина. Как видно из схемы, характерная особенность фотосинтетического восстановления углекислоты заключается в цикличности этого процесса. Соединение, первоначально присоединяющее CO_2 (рибулозо-1,5-дифосфат), в результате целого ряда последовательных реакций регенерируется (возобновляется) до своего исходного состояния и становится способным присоединять новые молекулы CO_2 , а следовательно, повторять заново циклы таких же превращений.

Цикличность — очень важное свойство, обеспечивающее высокую производительность и саморегулируемость процесса восстановления CO_2 , а также многих других процессов, совершающихся в биологических системах.

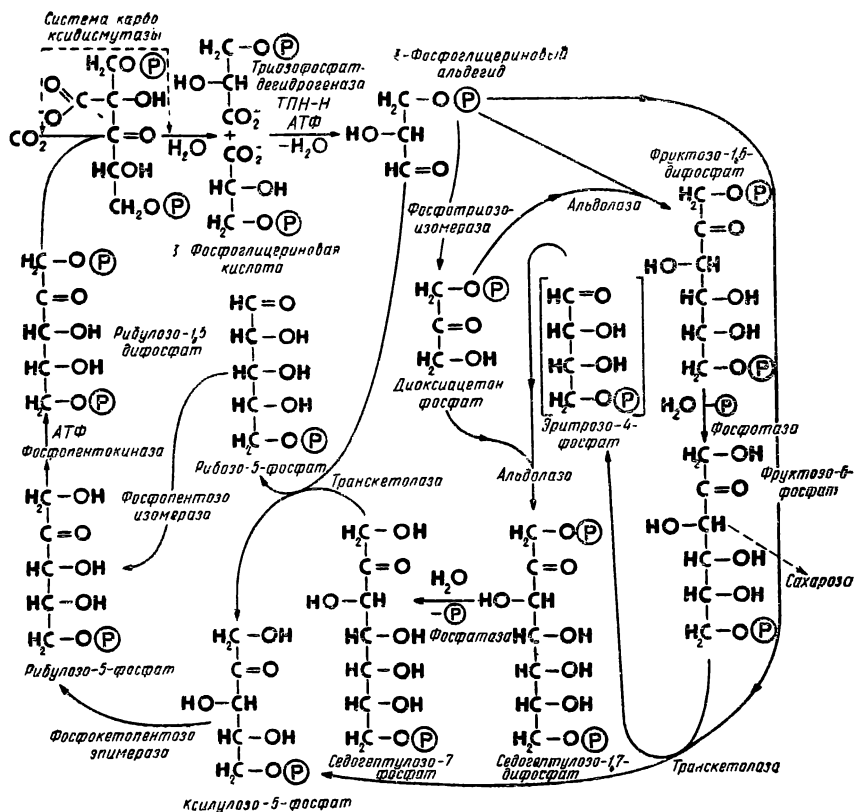


Рис. 28. Схема фотосинтетического цикла восстановления углерода (по М. Кальвину):

P — условно обозначается остаток фосфорной кислоты — H₂PO₃. Направление стрелок указывает последовательность превращения веществ.

К настоящему времени удалось уже выделить и изучить большинство промежуточных продуктов цикла Кальвина, а также многие ферменты, участвующие в различных превращениях углеводов. Все реакции этого цикла удалось воспроизвести изолированно в растворе. Согласно современным представлениям, на темновой фазе фотосинтеза восстанавливается карбоксильная группа (—COOH), образующаяся в результате присоединения

СО₂ к рибулозо-1,5-дифосфату под воздействием фермента карбоксидисмутазы.

Карбоксилирование рибулозо-1,5-дифосфата является по существу первой реакцией, вводящей СО₂ в цикл Кальвина. Образующаяся при этом нестойкая шестиуглеродная кислота быстро распадается на две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты, содержащей в своем составе три углеродных атома. Эта кислота подвергается восстановлению за счет НАДФ · Н₂ при обязательном участии АТФ до 3-фосфоглицеринового альдегида, некоторая часть молекул которого превращается под влиянием фермента фосфотриозоизомеразы в свою изомерную форму — фосфодиоксиацетон. Затем эти изомеры (3-фосфоглицериновый альдегид и фосфодиоксиацетон) соединяются друг с другом при участии фермента альдолазы, образуя фруктозо-1,6-дифосфат. Это соединение в дальнейшем служит исходным материалом для синтеза сахарозы и различных полисахаридов, в том числе и крахмала. Таким образом, часть молекул 3-фосфоглицеринового альдегида расходуется в конечном счете на образование сахарозы и полисахаридов, которые выходят из цикла Кальвина и не принимают больше участия в его дальнейших превращениях.

В то же время другая часть молекул 3-фосфоглицеринового альдегида подвергается целому ряду сложных ферментативных превращений, заканчивающихся регенерацией рибулозо-1,5-дифосфата. При взаимодействии 3-фосфоглицеринового альдегида с фруктозо-6-фосфатом возникает цепь фосфорных эфиров углеводов, содержащих в своем составе по четыре, пять или семь атомов углерода. Большую роль в этих реакциях играют ферменты, катализирующие перенос целых атомных группировок от одних соединений к другим. Так, под действием транс-кетолазы концевая двууглеродная группа переносится от фруктозо-6-фосфата на 3-фосфоглицериновый альдегид с образованием ксилулозо-5-фосфата, а остаток молекулы фруктозо-6-фосфата превращается в эритрозо-4-фосфат. Этот же фермент участвует в переносе двууглеродной группы от седогептулозо-7-фосфата на 3-фосфоглицериновый альдегид, в результате чего возникают две пентозы: ксилулозо-5-фосфат и рибозо-5-фосфат. В дальнейшем при участии соответствующих ферментов эти пентозы переходят в изомерную форму,

т. е. в рибулозо-5-фосфат, который затем подвергается фосфорилированию за счет АТФ. Таким образом, цикл восстановления CO_2 завершается регенерацией рибулозо-1,5-дифосфата с более высокой реакционной способностью к карбоксилированию. Присоединением новой молекулы CO_2 к рибулозо-1,5-дифосфату фотосинтетический цикл восстановления углерода начинается заново.

При фиксации одной молекулы CO_2 образуются две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты, каждая из которых восстанавливается до 3-фосфоглицеринового альдегида с затратой молекулы $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$ и молекулы АТФ. Превращение 3-фосфоглицериновой кислоты в 3-фосфоглицериновый альдегид — это по существу единственная восстановительная реакция цикла Кальвина. Еще одна молекула АТФ расходуется в другом месте цикла на фосфорилирование рибулозо-5-фосфата. Таким образом, всего на восстановление одной молекулы CO_2 до уровня углеводов расходуется две молекулы $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$ и три молекулы АТФ. Использование АТФ и $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$ в цикле представляет собой тот механизм, посредством которого энергия квантов, накопленная на световой фазе фотосинтеза в виде химической энергии связей этих соединений, расходуется на темновой фазе в процессе синтеза органических веществ из CO_2 .

Еще сравнительно недавно многие ученые продолжали считать, что первыми и единственными продуктами фотосинтеза являются углеводы, а все остальные соединения образуются в результате их вторичных превращений. Однако исследованиями ученых (главным образом отечественных) была обоснована возможность возникновения при фотосинтезе и других веществ, таких, как органические кислоты, аминокислоты, вне связи со вторичными превращениями углеводов. Первое экспериментальное подтверждение возражения против представления об углеводах как первичных и единственных продуктах фотосинтеза было получено еще в 1894 г. В. В. Сапожниковым, а позже Ф. Н. Крашенинниковым (1901), К. А. Пуриевичем (1913), В. О. Таусоном (1946). В последнее время исследованиями А. А. Ничипоровича и других ученых было установлено, что в зависимости от вида растений, их физиологического состояния и условий выращивания (например, от условий азотного питания, освещения и т. п.) фотосин-

тетическое восстановление CO_2 идет неодинаковыми путями и приводит к образованию органических веществ разного состава и качества.

С помощью радиоактивных изотопов и некоторых других современных методов было доказано, что из цикла Кальвина может выключаться не только фруктозо-6-фосфат, давая начало сахарозе и полисахаридам, но и другие промежуточные продукты. Причем отторжение из цикла продуктов неодинаковой химической природы обеспечивает широкие возможности для биосинтеза разнообразных органических веществ.

Последовательность включения радиоактивной метки в продукты фотосинтеза свидетельствует о том, что уже 3-фосфоглицериновая кислота способна отторгаться из цикла и служить исходным материалом для образования органических кислот и аминокислот. В результате непосредственного аминирования 3-фосфоглицериновая кислота превращается в аминокислоту серин ($\text{CH}_2\text{—OH—CH}\cdot\text{NH}_2\text{—COOH}$). Кроме того, она может превращаться через фосфоенолпировиноградную кислоту в другую аминокислоту — аланин ($\text{CH}_3\text{—CH}\cdot\text{NH}_2\text{—COOH}$).

С другой стороны, фосфоенолпировиноградная кислота, присоединяя к себе углекислый газ и воду, дает начало четырехуглеродным органическим кислотам. Цепь реакций, приводящих к синтезу таких кислот, схематически представлена на рисунке 29.

Помимо фиксации CO_2 посредством присоединения к рибулозо-1,5-дифосфату, в растениях может осуществляться карбоксилирование фосфоенолпировиноградной кислоты, а возможно, и некоторых других веществ. При карбоксилировании фосфоенолпировиноградной кислоты образуются не сахара, а органические кислоты — щавелевоуксусная и яблочная. Посредством присоединения

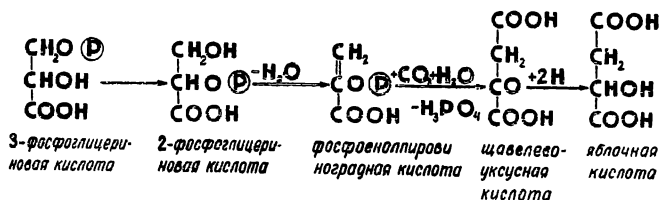


Рис. 29. Схема реакций образования четырехуглеродных соединений из 3-фосфоглицериновой кислоты.

аммиака с последующим восстановлением щавелевоуксусная кислота легко превращается в аспарагиновую кислоту ($\text{COOH}-\text{CH}\cdot\text{NH}_2-\text{CH}_2-\text{COOH}$).

По современным представлениям, при фотосинтетическом восстановлении CO_2 в цикле Кальвина образуются не только углеводы, но и различные органические вещества, в том числе и азотистые соединения. Причем основное количество поглощенного пластидами углекислого газа, по крайней мере до 70—85%, включается в обмен веществ через цикл Кальвина благодаря карбоксилированию рибулозо-1,5-дифосфата и лишь незначительная часть фиксируется в результате присоединения CO_2 к фосфоенолпировиноградной кислоте. Однако цикл Кальвина — это не единственный путь усвоения углекислоты растениями в процессе фотосинтеза.

Недавними исследованиями М. Хетча и К. Слэка показано, что в листьях сахарного тростника осуществляется иной путь фотосинтетического восстановления CO_2 , главной реакцией которого служит карбоксилирование фосфоенолпировиноградной кислоты, а не рибулозо-1,5-дифосфата. Он называется путем Хетча и Слэка.

Локализация световой и темновой фаз фотосинтеза в пределах хлоропласта. Большое число экспериментальных данных убедительно показывает, что все реакции световой фазы осуществляются в ламеллярных структурах — тилакоидах, тогда как восстановление CO_2 на темновой фазе происходит в строме хлоропласта. Таким образом, световая и темновая фазы фотосинтеза в пределах хлоропласта оказываются разделенными не только во времени, но и в пространстве. Наиболее наглядным и убедительным доказательством справедливости такого представления могут служить, пожалуй, результаты опытов по изучению отдельных фракций пластид.

Световую и темновую фазы удалось физически разделить с помощью фракционирования содержимого хлоропластов на тилакоиды и строму. Для этого их сначала разрушают, например действием ультразвука, а затем центрифугируют при больших скоростях. В итоге такой обработки тилакоиды и их фрагменты оседают, а бесцветное вещество стромы остается в надосадочной жидкости. Изучение этих фракций показало, что реакцию Хилла и фотосинтетическое фосфорилирование (т. е. все процессы световой фазы, приводящие к окислению воды с выделе-

нием молекулярного кислорода, восстановлению НАДФ и синтезу АТФ) осуществляют тилакоиды, а не строма.

Кроме того, экспериментально также было доказано, что реакции восстановления CO_2 с образованием фосфорных эфиров сахаров локализованы в строме и что для их осуществления необходимо наличие НАДФ $\cdot \text{H}_2$ и АТФ. Когда к фракции стромы искусственно добавляли АТФ, НАДФ $\cdot \text{H}_2$ и C^{14}O_2 , то вскоре наблюдали образование в темноте меченых по углероду органических веществ, аналогичных промежуточным продуктам цикла Кальвина при нормальном фотосинтезе.

О локализации световой и темновой фаз в пределах хлоропласта свидетельствуют и результаты химических анализов отдельных фракций как тилакоидов, так и стромы. Оказалось, что большинство известных соединений, участвующих в реакциях световой фазы, полностью сосредоточены в тилакоидах. Это прежде всего фотосинтетические пигменты, цитохромы f и b_6 , пластохинон, пластоцианин и, по-видимому, ферредоксин. В тилакоидах также присутствуют те ферменты, которые катализируют реакции световой фазы, тогда как строма содержит ферментные системы, принимающие участие в восстановлении CO_2 на темновой фазе. Так, например, в строме хлоропластов обнаружено более 95% карбоксидисмутазы — фермента, катализирующего реакцию присоединения CO_2 к рибулозо-1,5-дифосфату.

О многообразии функций хлоропластов. В настоящее время экспериментально установлено, что функции хлоропластов многообразны и далеко не ограничиваются ассимиляцией углекислого газа. Наряду с митохондриями «силовыми станциями» клетки, вырабатывающими универсальный источник энергии — АТФ, следует считать и хлоропласты. За счет энергии АТФ они способны восстанавливать не только CO_2 , но также (на свету) нитраты и сульфаты. Кроме того, в хлоропластах осуществляются синтетические процессы, приводящие к тому, что образуются полисахариды, липиды, пигменты, белки и некоторые другие вещества. В таких процессах принимают участие соответствующие ферментные системы, которыми эти органоиды клетки исключительно богаты. Такое многообразие функций указывает на чрезвычайно важное значение хлоропластов в обмене веществ клетки и в различных процессах ее жизнедеятельности.

ДВИЖЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ

В клетках как низших, так и высших растений можно наблюдать передвижение и переориентацию хлоропластов, хромопласты и лейкопласты лишены такой особенности. Весьма показательно, что разрушение зеленых пигментов приводит к потере способности хлоропластов передвигаться, что происходит при пожелтении листьев осенью, а также при длительном выдерживании растения в темноте. Способность к движению может возобновляться, например, в том случае, если происходит позеленение этиолированных листьев в условиях хорошего освещения. Причем хлоропласты начинают передвигаться только тогда, когда восстанавливается их фотосинтетическая деятельность.

Вышеприведенные факты наталкивают на мысль о том, что движение пластид тесно связано с процессом фотосинтеза. Изменение расположения хлоропластов в клетке, вызываемое их движением и переориентацией, следует рассматривать как приспособление растений, с помощью которого обеспечиваются наиболее благоприятные условия для работы фотосинтетического аппарата. В первую очередь это относится к условиям освещения, поскольку на расположение пластид и их ориентацию в клетке свет обычно влияет сильнее, чем другие факторы внешней среды. Количество поглощенного листом света во многом зависит не только от общего числа и размеров пластид, но и от их расположения в пределах клеток.

Типы расположения хлоропластов. В зависимости от условий освещения у высших растений различают три основных типа расположения хлоропластов в клетке: эпистрофию, парастрофию и апострофию (рис. 30).

Эпистрофия характерна для условий слабого освещения. Под влиянием света низких интенсивностей хлоро-

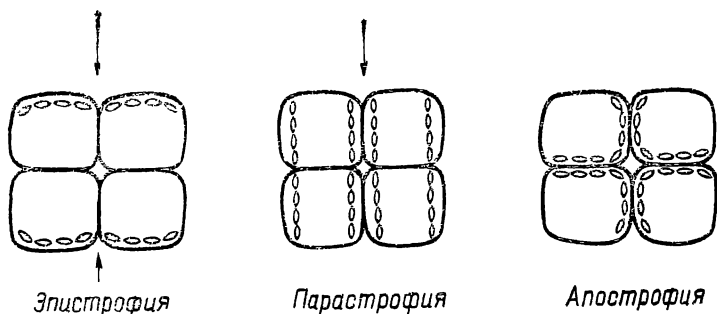


Рис. 30. Схема расположения хлоропластов в клетках листа. Стрелки показывают направление света.

пласты совершают движение к наружной стенке клеточной оболочки и ориентируются вдоль нее перпендикулярно направлению падающих лучей, что способствует максимальному поглощению световой энергии.

Под парастрофией понимается такое расположение хлоропластов вдоль боковых стенок клеточной оболочки, которое вызвано интенсивным освещением. Причем эти органоиды не только отходят к боковым стенкам, но и поворачиваются ребром, т. е. оказываются параллельными падающему свету. В таком положении они освещаются рассеянным светом и поглощают меньше световой энергии, а главное — защищены от прямой солнечной радиации, особенно от вредного действия коротковолновых лучей.

Ночью наблюдается апострофное расположение, когда хлоропласты находятся и вдоль боковых стенок, и вдоль внутренней стенки клеточной оболочки. Иногда в темноте они могут группироваться вокруг ядра либо беспорядочно рассеиваться по всей цитоплазме.

Передвижение пластид можно изучать с помощью непосредственного микроскопического наблюдения, регистрируя их положение в клетке через определенные промежутки времени. Кроме того, в настоящее время для этих целей используется микрокиносъемка с последующим анализом фильмов. Посредством этих методов было установлено, что скорость и путь движения хлоропластов изменяются довольно значительно не только у растений разных видов, но даже в пределах одной и той же клетки.

У мхов и некоторых других растений хлоропласты движутся с довольно постоянной скоростью, вплоть до установления окончательного расположения, проделывая относительно прямой или слегка волнистый путь. У растений другой группы, к которой можно отнести элодею и валлиснерию, пластиды непрерывно изменяют направление движения, вычерчивая сложный путь с многочисленными изгибами и петлями. Скорость их движения также очень сильно меняется. Некоторые растения, например ряска, занимают промежуточное положение между этими двумя крайними типами.

В качестве примера, иллюстрирующего степень изменения скорости движения хлоропластов, приведем некоторые данные, полученные польскими учеными А. Жужицкой и Я. Жужицким. Средняя скорость их движения, вызванного действием сильного света, равняется 5,4 мкм/сек у ряски тройчатой (*Lemna trisulca*) и 25 мкм/сек у элодеи (*Elodea densa*). Кратковременная максимальная скорость движения отдельных хлоропластов у этих же растений может достигать соответственно 26,4 мкм/сек и 336 мкм/сек.

У растений разных видов передвижение хлоропластов к наружным или к боковым стенкам клеточной оболочки вызывается светом неодинаковой интенсивности. Особенно большие различия наблюдаются между светолюбивыми и теневыносливыми растениями. Переход от эпистрофии к парастрофии происходит у светолюбивых растений при более высоких интенсивностях света, чем у теневыносливых. Даже у представителей одного и того же вида, но произрастающих в условиях неодинакового освещения, эти органоиды различаются по своей чувствительности к интенсивности света. У листьев, адаптированных к более яркому освещению, переход от эпистрофии к парастрофии также происходит под влиянием света большей интенсивности.

До сих пор нет единой точки зрения на то, как влияет свет разной длины волны на перемещение пластид. Большинство исследователей считает, что только сине-фиолетовые лучи видимого участка спектра и близкий ультрафиолет оказывают эффективное действие на хлоропласты и вызывают их движение.

Изменение расположения пластид в клетке отражается на их работоспособности, а следовательно, и на

интенсивности фотосинтеза. В опытах по изучению этого вопроса сначала достигалась либо эпистрофия, либо парастрофия, либо апострофия путем выдерживания растений при соответствующих условиях освещения. Затем у листьев, отличающихся типом расположения хлоропластов, определялась интенсивность фотосинтеза в одинаковых условиях. Опыты, проведенные по такой схеме, показали, что при освещении ярким светом максимум интенсивности фотосинтеза получается в случае парастрофного расположения, которое обеспечивает наиболее благоприятные для фотосинтеза условия освещения.

При слабом освещении наибольшая интенсивность фотосинтеза обнаруживается лишь при эпистрофии.

Передвижение и расположение пластид обуславливаются действием не только света, но и некоторых химических веществ, в частности CO_2 . Уже давно было замечено, что в отсутствие углекислого газа хлоропласты не способны передвигаться под влиянием интенсивного освещения к боковым стенкам клеточной оболочки, но стоит лишь такие клетки снабдить углекислотой, как начинается движение пластид в положение парастрофии.

Движение хлоропластов может совершаться только в определенном интервале температур, который несколько отличается у разных видов растений. В качестве примера укажем, что у мужоции (*Mougeotia* spec.) движение пластид наблюдается в пределах от 1 до 30°С, а у селлагинеллы (*Selaginella martensii*) — при температурах не ниже 5 и не выше 35°С. Повышение теплоустойчивости растений путем тепловой закалки приводит к тому, что передвижение приостанавливается при более высокой температуре, чем обычно.

Движение хлоропластов представляет собой одну из их естественных функций, характеризующих нормальное физиологическое состояние клетки и ее жизнеспособность. Подавление функции движения указывает на повреждение клетки и нарушение ее жизнедеятельности. Исходя именно из таких представлений, А. Г. Ломакин предложил использовать перемещение пластид, в частности переход от эпистрофии к парастрофии при интенсивном освещении, в качестве критерия устойчивости клетки к высоким температурам и другим повреждающим агентам. С помощью такого критерия можно определять также эффективность метода тепловой закалки и

следить за процессом восстановления поврежденных клеток листа в результате нагрева или другого воздействия.

Интересное явление суточной ритмичности в движении хлоропластов в пределах клетки даже при константных условиях внешней среды обнаружили И. И. Г у н а р и И. И. Б о г а ч е в а. Растения выращивались в камере искусственного климата при постоянной температуре (20°С) и постоянной интенсивности света (около 5000 лк). Ежедневно растения находились 12 часов на свету и 12 часов в темноте. При таком режиме хлоропласты клеток листа совершали в течение суток определенные ритмичные перемещения: днем они находились в положении полной парастрофии, вечером, еще до выключения света, начинали двигаться к внутренним стенкам клеточной оболочки, а ночью переходили в апострофное положение. Утром снова совершалось их перемещение к боковым стенкам, причем переход к парастрофии начинался еще до включения света, которое производилось в 8 часов утра. При перенесении этих растений в условия непрерывного освещения указанная ритмичность сохранялась в течение двух суток, несмотря на то что свет не прерывался темнотой.

О механизме движения хлоропластов. У большинства растений хлоропласты взвешены в цитоплазме таким образом, что обладают свободой движения. Они могут перемещаться в пределах клетки вполне самостоятельно и активно, а не только переноситься пассивно вместе с потоком цитоплазмы.

Несмотря на усиленное изучение движения пластид, сущность этого явления до сих пор во многом остается не расшифрованной. Все предложенные теории весьма гипотетичны и вскрывают далеко не полно механизм движений. В качестве примера очень кратко остановимся на некоторых из них.

Согласно одной из наиболее распространенных гипотез пластиды осуществляют активные движения, подобно амебам, путем образования псевдоподий (временных выступов периферической части пластид) и перетекания содержимого в этом направлении. Недостатки гипотезы амeboидных движений можно видеть в том, что иногда нельзя вскрыть прямую зависимость между направлением движения и образованием псевдоподий, а также в

том, что у многих видов растений псевдоподии вообще не удается обнаружить.

По мнению других исследователей, первостепенное значение для движений имеют силы поверхностного натяжения на границе хлоропласта с цитоплазмой. Различия в этих силах на разных сторонах пластиды и обуславливают ее перемещение.

Согласно электрокинетической гипотезе притяжение пластид к стенкам клеточной оболочки или, напротив, отталкивание их, а также различные перемещения могут вызываться изменениями знака их электрических зарядов. Обоснованием этого может служить давно установленный факт изменения электрического заряда пластид под влиянием условий освещения. Пока неясно, достаточно ли для перемещения пластид одних только сил, возникающих при изменении поверхностного натяжения либо электрических зарядов.

Результаты недавно выполненных исследований указывают на то, что движения хлоропластов, как и цитоплазмы, тесно связаны с обменом веществ клетки. Важную роль в превращении химической энергии, которая высвобождается при обмене веществ, в механическую энергию движения, по-видимому, играют соединения с макроэргическими связями, особенно АТФ.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ УСЛОВИЙ НА ФОТОСИНТЕЗ И УРОЖАЙ

Фотосинтез представляет собой очень сложный процесс, зависящий от всей жизнедеятельности растения в целом. Поэтому он не может осуществляться вне связи с условиями произрастания растения.

Влияние света на фотосинтез. Среди многочисленных факторов внешней среды свет является одним из основных, так как без него невозможна фотосинтетическая деятельность хлоропластов.

Зависимость фотосинтеза от условий освещения можно наглядно представить графически, если на оси ординат отложить количество CO_2 , ассимилированного определенной листовой поверхностью за единицу времени, а на оси абсцисс — интенсивность света в люксах. Один люкс (сокращенно *лк*) — освещенность поверхности площадью 1 м^2 при падающем на нее световом потоке 1 люмен.

В полдень летнего солнечного дня интенсивность света на поверхности Земли достигает примерно 100 тыс. *лк*.

Изображенные на рисунке 31 кривые показывают, что условия формирования и роста листьев существенно отражаются на их фотосинтетической активности. У листьев, приспособленных к затенению, максимум ассимиляции углекислого газа, т. е. световое насыщение фотосинтеза, достигается при более низкой интенсивности света, чем у листьев, адаптированных к полному освещению. Наступление светового насыщения фотосинтеза означает, что интенсивность этого процесса уже не удастся повысить только путем усиления яркости света.

В естественных травостоях и насаждениях общая листовая поверхность обычно во много раз превышает пло-

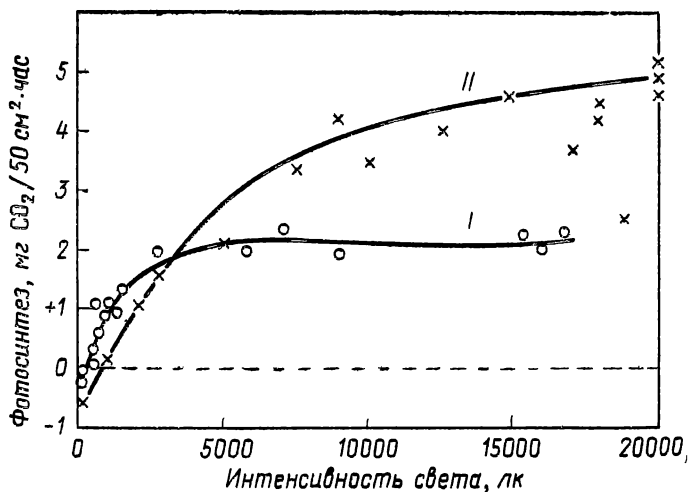


Рис. 31. Световые кривые фотосинтеза для листьев бука лесного, адаптированных к затенению (I) и полной освещенности (II).

щадь, занимаемую растениями. При этом листья располагаются в несколько ярусов и только незначительная их часть попадает под прямые солнечные лучи, в большинстве же они затевают друг друга и освещаются лишь слабым, рассеянным светом. То же самое наблюдается и в посевах культурных растений: даже при нормальной их густоте значительная часть листьев, особенно средних и нижних ярусов, находится в условиях недостаточного освещения. Интенсивность света при затенении может оказаться настолько низкой, что максимум ассимиляции углекислого газа не будет достигаться.

Одно из важнейших условий получения высоких урожаев и заключается в создании таких посевов, которые поглощали бы возможно больше солнечной радиации, а главное — полнее бы использовали ее энергию в процессе фотосинтеза.

Поглощение световой энергии растениями в значительной мере определяется общим размером площади листьев в данном посеве. При этом увеличение количества поглощенной фотосинтетически активной радиации (ФАР) по мере роста площади листьев в пересчете

на 1 га посева происходит примерно одинаково у различных сельскохозяйственных культур (рис. 32).

Площадь листьев очень сильно меняется на протяжении вегетации (рис. 33). В соответствии с этим количество поглощенной ФАР также изменяется в широких пределах: от 1—2% в период всходов, когда площадь листьев еще весьма невелика, до 70—80% в период их наибольшего развития и смыкания посева, затем поглощение падает благодаря засыханию листьев и уменьшению их ассимиляционной поверхности. В среднем обычные производственные посевы с хорошей густотой травостоя поглощают за период вегетации 50—60% падающей на них ФАР.

На первый взгляд может показаться, что быстрый темп роста листовой поверхности в посевах должен обеспечивать во всех случаях высокую эффективность фотосинтеза за счет поглощения больших количеств энергии солнечной радиации, а следовательно, и получение высоких урожаев. В действительности, это не всегда так. Чрезмерно быстрое увеличение площади листьев может вызывать излишне быстрое иссушение почвы, что отрицательно сказывается на урожае. Кроме того, для многих сельскохозяйственных культур формирование и последующее развитие репродуктивных органов, ради которых их и возделывают, возможно лишь при условии яркого освещения. В таких случаях очень быстрое нарастание площади листьев после появления всходов и слишком раннее смыкание посевов приводят к взаимозатенению растений и ухудшению условий образования репродуктивных органов, а в конечном итоге к снижению урожая хозяйственно ценных органов — зерна пшеницы или кукурузы, бобов, клубней или корнеплодов. Максимальные урожаи можно гарантировать, обеспечивая определенный (в зависимости от вида и даже сорта культурных растений, а также от района их возделывания) темп нарастания площади листьев с помощью различных агротехнических мероприятий, таких, как орошение, внесение удобрений, норма высева семян и пр. Очень важно при этом, чтобы в посевах создавались наиболее благоприятные условия освещения для фотосинтеза и развития хозяйственно ценных органов. Если же хозяйственную ценность представляют сами листья, например при выращивании кормовых трав или культур, используемых на

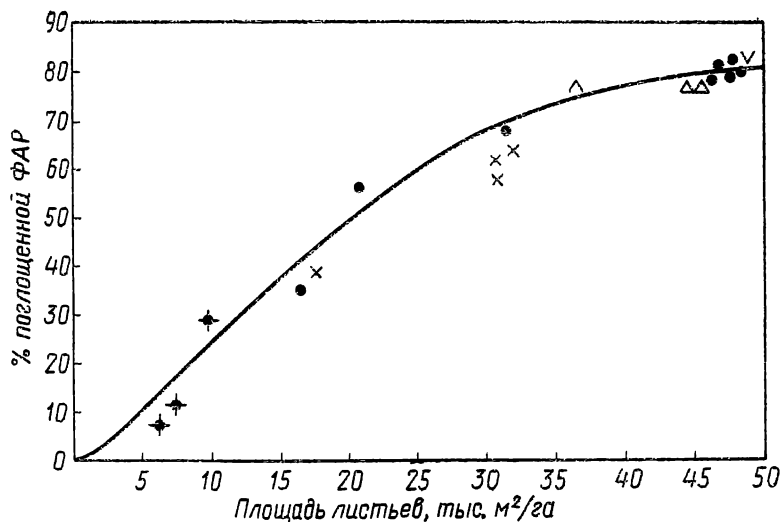


Рис. 32. Зависимость количества поглощенной фотосинтетически активной радиации (в %) от размеров площади листьев (по А. А. Ничипоровичу):

+ — свекла; • — кукуруза; × — подсолнечник; Δ — пшеница; V — клевер и тимopheевка; ^ — вико-овсяная смесь.

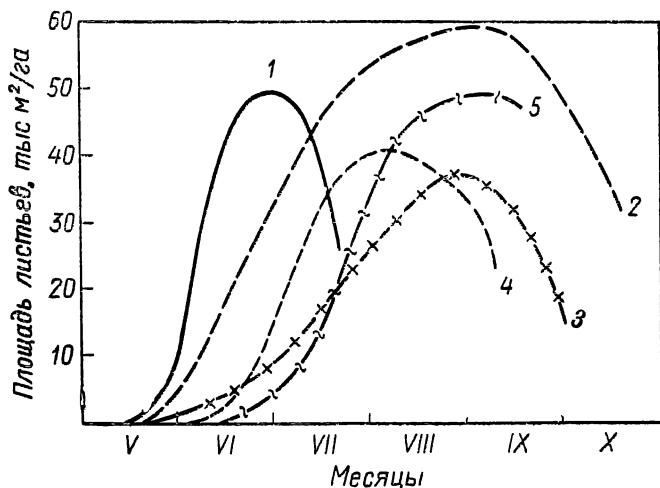


Рис. 33. Изменение площади листьев в посевах на протяжении вегетации (по А. А. Ничипоровичу):

1 — яровая пшеница (Москва); 2 — кукуруза (Волгоград); 3 — сахарная свекла (Курск), 4 — картофель (Москва); 5 — кукуруза (Москва),

силос, то развитие большой площади листьев в посеве, безусловно, становится одним из важных факторов получения высоких урожаев.

Коэффициент полезного использования поглощенной растениями фотосинтетически активной радиации обычно составляет 1—3%, а то и еще меньше. Это значит, что лишь очень незначительная часть солнечной энергии превращается в химическую энергию продуктов фотосинтеза, в основном же она непроизводительно расходуется на транспирацию и частично рассеивается в виде тепла. Если учесть, какое количество всей энергии ФАР, падающей на нашу планету, накапливается в годовой биомассе урожая, то коэффициент использования ее получается еще меньшим, о чем говорилось в главе I. Между тем хлоропласты способны работать с гораздо более высокой эффективностью.

Теоретические расчеты показывают, что при фотосинтезе может использоваться не менее 28% от поглощенной растениями энергии ФАР. Это указывает на огромные резервы увеличения коэффициента полезного использования лучистой энергии при фотосинтезе, а следовательно, и повышения урожайности сельскохозяйственных культур.

Низкие показатели использования энергии ФАР (по сравнению с теоретически возможными) обусловлены тем, что в полевых условиях часто создается неблагоприятный режим водоснабжения, освещения, минерального питания и т. п. Нередки и такие случаи, когда площадь листьев не достигает оптимальных величин и значительная часть приходящейся на посев солнечной радиации, минуя листья, попадает прямо на почву. Улучшая условия выращивания растений, можно реализовать те огромные потенциальные резервы, которыми обладают хлоропласты, и тем самым резко поднять продуктивность земледелия. В настоящее время с помощью различных агротехнических мероприятий удастся повысить коэффициент использования солнечной энергии на фотосинтез в среднем до 8—10% для всего вегетационного периода, а для отдельных периодов, когда достигается оптимальное состояние посева, даже до 12—15%. Еще более высокую эффективность можно получить в лабораторных условиях. В опытах с одноклеточной водорослью хлореллой уже добивались использования энергии по-

Сев. ш.

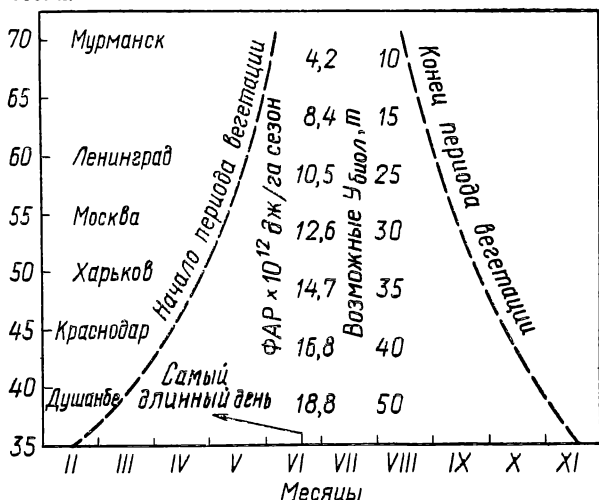


Рис. 34. Количество энергии фотосинтетически активной радиации, приходящееся за период вегетации на 1 га, и теоретически возможные биологические урожаи в разных зонах СССР (по А. А. Ничипоровичу):

Сев. ш. — северная широта в градусах, Убиол., т — биологический урожай в тоннах,

глощенной фотосинтетически активной радиации с коэффициентом, равным 20—23 %.

Разные зоны нашей страны очень сильно отличаются по длине вегетационного периода и по количеству ФАР, приходящейся за этот сезон на 1 га. Данные, представленные на рисунке 34, показывают, что при продвижении с севера на юг количество ФАР изменяется от $4,19 \cdot 10^{12}$ дж/га (1 млрд. ккал/га) в районе Мурманска, где длина вегетационного периода достигает 3—2,5 месяца, до $16,75$ — $18,84 \cdot 10^{12}$ дж/га (4—4,5 млрд. ккал/га) в районах Краснодара и Душанбе, где полевые культуры можно возделывать в течение 6—8 месяцев. На этом же рисунке приведены размеры биологических урожаев¹, ко-

¹ Под биологическим урожаем понимают общую биомассу растений, выраженную в тоннах на сухую массу, которая получается с площади в 1 га.

торые теоретически достижимы в разных зонах СССР при условии использования растениями энергии ФАР с коэффициентом в 5%, хотя и это далеко не предел. Такие урожаи вполне реальны для наилучших сортов сельскохозяйственных культур при хорошей структуре посевов и высоком уровне снабжения их водой и элементами минерального питания. Указанные на рисунке 34 размеры биологических урожаев возможны лишь при высокой фотосинтетической деятельности растений в зонах поливных земель, на поймах или в зонах хорошего естественного увлажнения. Причем обеспеченность растений водой должна находиться в соответствии с количеством падающей на посев солнечной радиации. При недостаточном водоснабжении нельзя рассчитывать на получение столь высоких биологических урожаев. В зонах несколько ограниченного водоснабжения (лесная зона и часть лесостепи) следует стремиться к получению урожаев из расчета, что растения используют энергию ФАР с коэффициентом 2—4%, а в зонах недостаточного увлажнения (степь) — с еще более низким коэффициентом, приближающимся к 1—2%.

Располагая данными о размерах биологических урожаев, можно довольно легко подсчитать и теоретически возможные хозяйственные урожаи для разных зон СССР. Хозяйственный урожай представляет собой определенную хозяйственно ценную часть общего урожая.

Влияние концентрации CO_2 и температуры на фотосинтез. Не менее важный фактор, оказывающий непосредственное влияние на процесс фотосинтеза, — это концентрация углекислого газа в окружающей среде. Увеличение интенсивности фотосинтеза с ростом содержания CO_2 в воздухе происходит лишь до некоторого предела, при котором наступает насыщение фотосинтеза углекислотой, и дальнейшее повышение концентрации практически уже не отражается на скорости данного процесса (рис. 35). Незначительный подъем кривой на рисунке 35 при освещенности в 3 тыс. лк свидетельствует о том, что ассимиляция углекислого газа тормозится особенно сильно, когда недостаток CO_2 сочетается со слабым светом. Насыщение фотосинтеза при слабом освещении вызывается меньшей концентрацией, чем при более ярком освещении. Причем даже на слабом свете интенсивность фотосинтеза не является еще максималь-

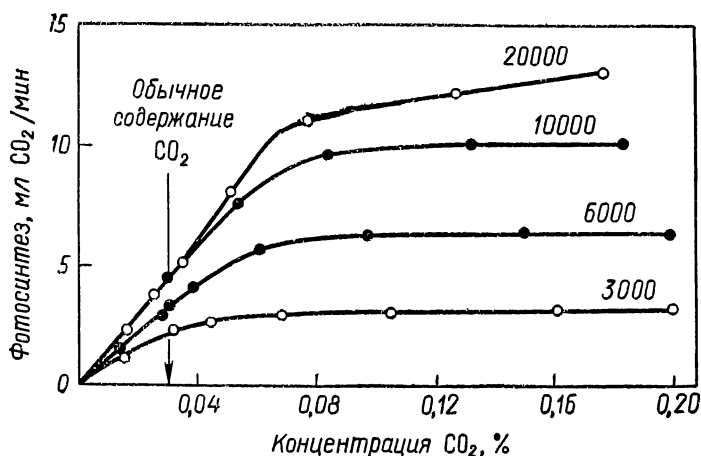


Рис. 35. Зависимость фотосинтеза у проростков пшеницы от концентрации CO_2 в воздухе при разной освещенности (по А. Леопольду). Цифры на кривых указывают интенсивность света в люксах.

ной при обычном, т. е. близком к 0,03% по объему, содержании CO_2 в воздухе.

Слишком высокие концентрации углекислого газа приводят к снижению его ассимиляции. У наземных растений в зависимости от вида и внешних условий (освещенности, температуры и др.) угнетение фотосинтеза наблюдается в пределах от 2,5 до 20% CO_2 по объему. Одна из причин такого угнетения заключается в том, что в ответ на высокую концентрацию CO_2 устьица закрываются и поступление воздуха в лист резко снижается. Влияние на фотосинтез степени открытия устьиц можно проиллюстрировать схемой на рисунке 36.

В атмосфере благодаря постоянной и интенсивной циркуляции воздушных масс содержание углекислого газа поддерживается в настоящее время примерно на одном и том же уровне — 0,03% по объему для всех географических широт. Исключение составляют приземные слои воздуха в травостоях, значительно обогащенные углекислым газом вследствие «дыхания» почвы. Под «дыханием» почвы понимают выделение из нее CO_2 , образующегося при дыхании микроорганизмов и корней. Осо-

бенно много CO_2 выделяют почвы, богатые перегноем, — от 10 до 25 кг с 1 га в течение часа.

Обычное (т. е. близкое к 0,03%) содержание CO_2 в воздухе не является оптимальным, как уже отмечалось, и может обеспечить достаточно высокую интенсивность фотосинтеза только в случае очень быстрого обмена больших масс воздуха в травостое. Однако даже при соблюдении этого условия интенсивность фотосинтеза не достигает еще максимума; для этого необходимо повысить концентрацию CO_2 . В полевых условиях фотосинтез очень часто тормозится именно недостатком CO_2 в воздухе, что в конечном счете приводит к снижению урожая. Все это послужило основанием для применения воздушного удобрения растений углекислым газом, которое может оказаться особенно перспективным при выращивании их в теплицах и оранжереях. Экспериментальные данные показывают, что путем повышения концентрации

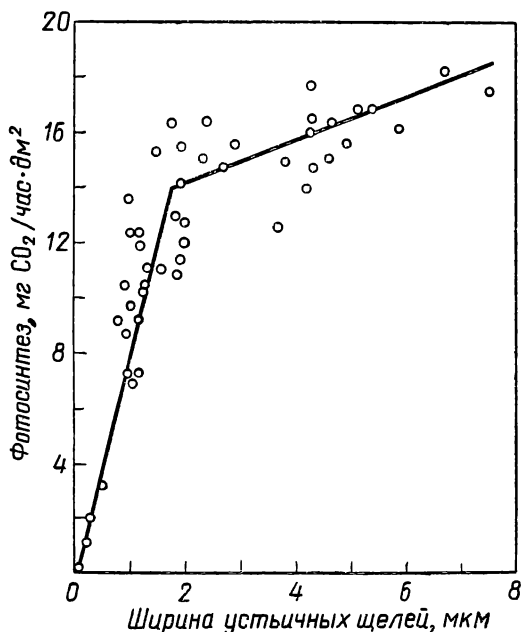


Рис. 36. Влияние меры открытия устьиц на интенсивность фотосинтеза у овса при освещенности в 20 тыс. лк (по М. Стольфельту).

CO₂ в теплицах до 0,1—0,3% можно увеличить урожай овощных культур в 1,5—2 раза и даже больше.

В последние годы предпринимаются попытки шире использовать углекислоту в качестве удобрения и в условиях открытого грунта. Одним из простых способов обогащения приземного слоя воздуха углекислым газом может служить полив растений водой, насыщенной CO₂. Так, применяя 6-кратный полив растений сахарной свеклы такой водой (30 кг CO₂ на 1 га), Н. М. Константинов смог повысить урожай корней на 46% по сравнению с урожаем, получаемым при поливе обыкновенной водой.

В этих же целях можно использовать и тот углекислый газ, который в огромных количествах выбрасывается промышленными предприятиями как отход, перекачивая его на поля по трубам. Правда, применение воздушного удобрения не получило пока широкого размаха из-за некоторых технических трудностей. Однако оно таит в себе очень большие возможности и, безусловно, станет в недалеком будущем мощным средством повышения урожайности.

Зависимость фотосинтеза от температурного фактора выражается графически одновершинной кривой с максимумом при оптимальной температуре. Такие кривые хорошо известны для культурных растений (картофеля, томата, огурца) — они приводятся во многих учебниках по физиологии растений. Неодинаковый температурный оптимум фотосинтеза у разных растений указывает на выработанную в процессе длительной эволюции приспособленность того или иного вида к определенным условиям существования. В качестве примера приведем кривые изменения интенсивности фотосинтеза с повышением температуры у двух видов водоросли диатомеи (рис. 37).

У морской диатомеи (*Nitzschia closterium*), обитающей в относительно прохладной воде, оптимальная температура для фотосинтеза равняется 27° С, тогда как у пресноводного вида этой водоросли (*N. palea*) она приходится на 33° С и, вероятно, позволяет выдерживать значительный подогрев воды в неглубоких водоемах летом.

Высокие температуры обычно вызывают снижение интенсивности фотосинтеза, особенно при длительном их воздействии на растение. Однако некоторые водоросли, приспособившиеся к существованию в горячих источни-

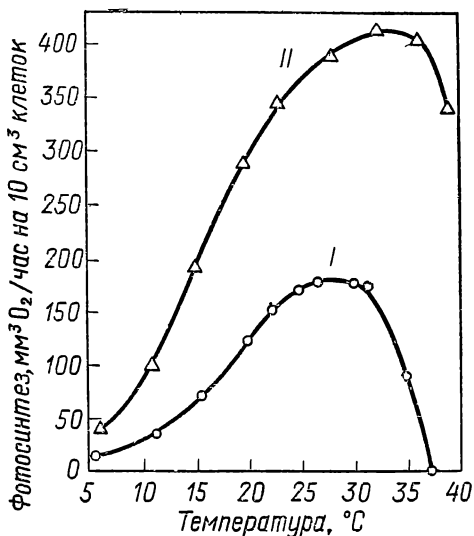


Рис. 37. Изменение интенсивности фотосинтеза в зависимости от температуры при высокой интенсивности света:

I — *Nitzschia closterium*; II — *N. palea*,

ках, могут переносить продолжительное действие очень высоких температур, близких к 80 и даже 90°С, без заметного вреда для их фотосинтетической деятельности.

Нижний температурный предел фотосинтеза также неодинаков у разных растений. Тропические растения прекращают фотосинтезировать, как правило, уже при положительных температурах в интервале от 4 до 8°С, а у растений северных широт температурный предел часто лежит гораздо ниже 0°С. Способность к фотосинтезу может еще сохраняться при —14°С, как например у ели, и даже при —24°С у некоторых лишайников.

Зависимость фотосинтеза от условий водоснабжения и минерального питания. Огромное значение воды для фотосинтеза не ограничивается тем, что она принимает непосредственное участие в реакциях данного процесса. Помимо того, между фотосинтезом и оводненностью растения имеется сложная косвенная связь. В частности, от содержания воды в клетках листа зависит степень от-

крытия устьичных щелей, а состояние устьиц в свою очередь оказывает очень большое влияние на поступление углекислого газа в лист и на скорость ассимиляции CO_2 , о чем уже говорилось выше.

Хорошо известно, что от водоснабжения растений зависит транспирация, а также температурный режим листа. Усиленное испарение воды с поверхности листьев приводит к понижению их температуры на $4\text{--}5^\circ\text{C}$ и больше по сравнению с температурой окружающего воздуха. Таким образом, сильная транспирация предохраняет растение от перегрева, и оно может нормально фотосинтезировать даже на самом ярком солнечном свете.

Как показали исследования В. А. Бриллианта и А. М. Алексеева, наиболее благоприятные условия для функционирования хлоропластов создаются при незначительном недонасыщении клеток листа водой, а не в случае полного их насыщения. Дальнейшее уменьшение количества воды в листьях сказывается уже отрицательно на процессе фотосинтеза, вызывая снижение его интенсивности.

Фотосинтез и минеральное питание растения находятся в сложной взаимозависимости друг с другом, представляя по существу две стороны единого процесса питания растительного организма. Действие отдельных минеральных элементов может отражаться не только на интенсивности фотосинтеза, но и на образовании пластид, синтезе хлорофилла и ферментов, участвующих в этом процессе, на темпе роста листьев и продолжительности периода их активной жизнедеятельности, а также на состоянии биоколлоидов, проницаемости протоплазмы клеток листа и т. д. Такие элементы минерального питания, как азот, калий, фосфор, магний, железо, цинк и медь, оказывают на процесс ассимиляции CO_2 непосредственное влияние, и недостаток любого из них вызывает понижение интенсивности фотосинтеза. В то же время многочисленные данные убедительно показывают, что правильно поставленная система минерального питания растений этими элементами положительно влияет как на сам процесс фотосинтеза и использование ассимилятов, так и на количество урожая. Таким образом, регулируя степень обеспечения растения отдельными минеральными элементами, можно сознательно управлять процессами углеродного питания растений.

Влияние внутренних условий на процесс фотосинтеза. Ассимиляция CO_2 растениями в очень большой степени обуславливается также и внутренними условиями. В частности, большое влияние на образование ассимилятов оказывает скорость их оттока, возрастное состояние растительного организма, степень раздражимости и др. Об этом свидетельствуют экспериментальные данные, показывающие, что интенсивность фотосинтеза подвергается изменениям на протяжении вегетации даже при выращивании растений в камерах искусственного климата, в которых поддерживаются постоянные условия. Подобными опытами было также установлено, что работоспособность хлоропластов существенно изменяется как от возраста и фаз развития растительного организма в целом, так и от собственного возраста листа. Определение фотосинтетической активности листьев в разные периоды их жизни вскрыло следующую общую закономерность. Наибольшей интенсивностью фотосинтеза отличаются молодые листья, которые только недавно полностью развернулись. В дальнейшем по мере увеличения возраста листьев их фотосинтетическая активность постепенно снижается.

Для нормальной работы фотосинтезирующих клеток листа большое значение имеет своевременный отток из них образующихся ассимилятов. Обильное накопление продуктов фотосинтеза вследствие слабого их оттока приводит обычно к тому, что синтез органических веществ ослабевает или почти полностью прекращается. Большой интерес вызывают результаты исследований А. Л. Курсанова, показавшие, что зеленые плоды яблони, огурца и гороха очень слабо фотосинтезируют ввиду притока к ним большого количества ассимилятов из листьев. Но стоит только приостановить этот приток, как сразу же плоды начинают очень интенсивно фотосинтезировать, причем в отдельных случаях, например у гороха, они фотосинтезируют даже интенсивнее, чем листья.

Фотосинтез и урожай. Сухая масса растений на 90—95% состоит из органических веществ, источником накопления которых служит фотосинтез, но нельзя считать, что размеры урожая целиком определяются одним лишь этим процессом. Связь между деятельностью фотосинтетического аппарата и урожаем очень сложна и вместе с тем весьма изменчива. Общее количество накопленных органических веществ зависит от соотношения между процес-

сами их синтеза и распада — ассимиляцией и диссимиляцией. Только на дыхание, без которого невозможна жизнедеятельность высшего растения, в среднем расходуется до 15—25% всех продуктов фотосинтеза. Потери на дыхание могут значительно возрастать. При загущенном посеве, например, нижние, а отчасти и средние листья в результате взаимозатенения становятся не столько фотосинтезирующими органами, сколько потребляющими. Значительные потери органических веществ, до 25% от общего их количества, могут вызываться отмиранием и опадением отдельных частей растения (листьев, цветков, корневых волосков и др.), а также корневыми выделениями в почву. Кроме того, величина урожая во многом определяется общим характером ростовых процессов и темпом роста отдельных органов, продолжительностью вегетационного периода и фотосинтетической активностью листьев.

Для получения высоких урожаев недостаточно лишь постоянно следить за ходом их формирования по состоянию посевов. Необходимо также целенаправленно изменять процессы, которые лежат в основе продуктивности растений. Детальное изучение влияния внешних и внутренних условий на процесс фотосинтеза раскрывает перед человеком перспективы активного вмешательства и сознательного управления этим процессом, а через него — и ходом формирования урожая. Широкое использование специальных приборов обеспечит в недалеком будущем точный контроль за темпом роста площади листьев, степенью снабжения растений элементами минерального питания и водой, за условиями освещения, температурным режимом и т. д. Вполне вероятно, что приборы можно будет программировать таким образом, чтобы они не только сигнализировали о всевозможных отклонениях от оптимального хода формирования урожая, но и автоматически включали в нужные моменты подкормщики, дождеватели, опрыскиватели и др. Все это вполне осуществимо, особенно при выращивании растений в условиях закрытого грунта — теплицах и оранжереях.

В полевых условиях при высоком уровне агротехники высшие растения в среднем дают 15—20 т/га сухой биомассы в год, хотя и это еще далеко не предел. Создавая оптимальный режим фотосинтетической деятельности

растений, можно резко повысить их урожайность. Будущее в этом отношении рисуется весьма обнадеживающим.

В последние годы в ряде стран — СССР, США, Японии, Чехословакии — большое внимание уделяется исследованиям по выращиванию хлореллы, сценедесмуса и некоторых других одноклеточных водорослей в лабораторных, полупроизводственных и производственных условиях с целью использования их в разных отраслях народного хозяйства. Повышенный интерес к указанным объектам в значительной мере объясняется их потенциальными возможностями в отношении продуктивности. Выше уже упоминалось, что при выращивании хлореллы в лабораторных условиях удается повысить коэффициент использования энергии солнечной радиации на процесс фотосинтеза примерно до 24 %.

Кроме того, исключительное значение придается тому, что химический состав одноклеточных водорослей может очень сильно изменяться в зависимости от условий культивирования. Он поддается регулированию, а это открывает возможность получения клеток с нужным химическим составом. Выращивая хлореллу на питательной среде, богатой азотом, можно получать клетки с очень высоким (до 80 % и более) содержанием белков; при недостатке азота в среде клетки хлореллы способны накапливать главным образом жиры. Большим преимуществом культуры водорослей является также и то, что для их выращивания можно использовать площади, непригодные для земледелия.

Массовое культивирование водорослей в установках под открытым небом — это новый мощный источник получения белков, жиров, углеводов, витаминов и других веществ кормового, пищевого и технического назначения. Большие надежды, возлагающиеся на выращивание водорослей с практическими целями, в ряде случаев уже оправдываются.

Общеизвестно значение одноклеточных водорослей для биологической очистки бытовых и промышленных сточных вод, содержащих органические остатки, для повышения производительности прудов, используемых с целью разведения рыбы, а также для повышения плодородия рисовых полей (внесение сине-зеленых азотфиксирующих водорослей в почву).

Перспективы использования хлореллы и других растений для космических полетов. Мы живем в период бурного развития космонавтики. Буквально на наших глазах проблема освоения человеком космического пространства перестала быть научной фантастикой и перешла в область практических свершений. Особое значение в связи с этим получили исследования по подбору растений, необходимых для снабжения космонавтов пищей и кислородом. Одноклеточные водоросли, очевидно, будут играть немалую роль в обеспечении нормальной жизнедеятельности человека при длительных космических полетах. В этом отношении большие надежды возлагаются на хлореллу, которая способна очень интенсивно фотосинтезировать в замкнутой системе.

Прежде всего хлорелла может содействовать регенерации воздуха, так как, интенсивно фотосинтезируя, она обильно поглощает из него углекислый газ, который образуется в результате дыхания человека, и выделяет свободный кислород, тем самым восполняя его запас в кабине космического корабля или космической станции. Установка для выращивания хлореллы не занимает много места, но позволяет получать большое количество биомассы, которая может использоваться в целях приготовления пищи и служить кормом для рыб и других животных. Наконец, с помощью культуры одноклеточных водорослей можно ликвидировать отходы жизнедеятельности человека, в первую очередь мочевину, используя ее как хороший источник азота для выращивания той же хлореллы.

Можно считать доказанным, что высшие растения в лабораторных условиях не уступают по продуктивности культуре одноклеточных водорослей. В связи с этим большое внимание сейчас уделяется изучению высших растений для использования их в обеспечении человека пищей и кислородом при длительных космических путешествиях и все чаще в литературе стал обсуждаться вопрос, какие растения более пригодны для этого — низшие или высшие.

ОТТОК АССИМИЛЯТОВ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ИХ ПО РАСТЕНИЮ

У одноклеточных растительных организмов поглощение воды и минеральных веществ из окружающей среды, а также синтез органических соединений осуществляются настолько близко от мест их потребления, что передвижение различных веществ в пределах клетки не представляет больших затруднений. Совершенно иное наблюдается у многоклеточных растений, в процессе эволюции которых происходила дифференциация клеток и образование отдельных тканей и органов, постепенно приспосабливавшихся к выполнению определенных функций. У покрытосеменных расчленение организма на органы достигает наибольшей степени дифференциации и специализации. В большинстве случаев их отдельные органы располагаются в физически неодинаковых условиях и выполняют совершенно различные функции. Листья осуществляют фотосинтез, для чего им необходимы минеральные вещества и вода, поступающие в растение благодаря деятельности корневой системы. В то же время продукты фотосинтеза расходуются в корнях на процессы их роста, дыхания, поглощения веществ из почвы, а также откладываются в запас. Ткани, потребляющие питательные вещества и воду, очень часто значительно удалены от тканей, их добывающих или синтезирующих. В связи с этим внутри тела растительного организма происходит передвижение различных веществ по специальной проводящей системе, которая выработалась в процессе эволюции. На очень большие расстояния (50—70 м и даже больше) передвигаются минеральные вещества, вода и ассимиляты у древесных растений.

Пути и направления передвижения веществ по растению. По каким же проводящим путям транспортируются различные вещества у высших растений? Выяснить это

помогли опыты по кольцеванию растений, особенно деревьев.

Кольцевание заключается в следующем. На стволе дерева делаются два параллельных горизонтальных надреза по всей его окружности. Кора, расположенная между этими надрезами, полностью удаляется в виде кольца вплоть до древесины. Листья на окольцованном дереве продолжают фотосинтезировать и не завядают в течение длительного времени. Значит, удаление коры не нарушает нормального обеспечения листьев водой и минеральными веществами, которые поднимаются от корней к кроне не по коре, а по древесине, или по ксилеме (по ее проводящим элементам — сосудам и трахеидам). Общее направление этого тока снизу вверх, поэтому он назван восходящим. С другой стороны, опыты с кольцеванием показали, что передвижение органических веществ происходит по коре, удаление которой задерживает отток ассимилятов. Об этом свидетельствует резкое повышение содержания органических соединений в стволе выше кольца и в листьях. За счет большого количества питательных веществ усиленно разрастаются ткани, находящиеся выше кольца, в результате чего над кольцом образуется наплыв. Напротив, рост корней и участков ствола ниже кольца вскоре приостанавливается, может наблюдаться даже отмирание корней, так как отток ассимилятов из листьев вниз прекращается после удаления коры. Все это доказывает, что органические соединения передвигаются по коре, или флоэме (по ее проводящим элементам — ситовидным трубкам с клетками-спутниками). Основная масса продуктов фотосинтеза оттекает из листьев вниз к корням, поэтому этот ток и назван нисходящим.

Таким образом, с помощью кольцевания уже давно было установлено, что в растениях существуют два противоположно направленных тока веществ. Но понятия «восходящий ток» и «нисходящий ток» весьма условны. Хорошо это можно объяснить на примере нисходящего тока. Известно, что из листьев ассимиляты могут перемещаться не только вниз, к корням, но и вверх, к растущим верхушкам стебля, распускающимся цветкам и созревающим плодам. В связи с этим некоторые исследователи предлагают называть нисходящий ток просто током пластических веществ, не указывая названием на

его направление. Современные экспериментальные данные, полученные с помощью радиоактивных изотопов, убедительно показывают, что термины «нисходящий ток» и «восходящий ток» условны не только в отношении направления движения, но и в том смысле, что нисходящий ток не всегда несет только органические соединения, а восходящий — только воду и минеральные соли. В частности, по ситовидным трубкам в различных направлениях перемещаются не только ассимиляты, но и неорганические вещества, а по сосудам древесины вместе с водой и элементами минерального питания могут подниматься и органические соединения.

Пути и направления движения веществ у многолетних растений существенно изменяются в зависимости от времен года. У древесных пород весной, когда они после зимнего покоя трогаются в рост, происходит интенсивная транспортировка в надземные органы органических веществ, которые были отложены в качестве запаса в корнях и стеблях. Во время весеннего сокодвижения запасные вещества быстро растворяются и в большом количестве поднимаются вверх к распускающимся почкам по ситовидным трубкам коры, а также по сосудам древесины вместе с восходящим током воды и минеральных солей. В остальное время года передвижение органических соединений осуществляется главным образом по коре, в сосудах древесины они присутствуют лишь в незначительных количествах. По мере роста листьев и образования в них ассимилятов ситовидные трубки все больше и больше становятся нисходящими путями. В течение всего лета часть продуктов фотосинтеза оттекает вниз, к корням, а другая их часть, наоборот, поднимается вверх, к точкам роста, цветкам и плодам.

С помощью меченых атомов обнаружено, что направление оттока ассимилятов в большой мере зависит от местоположения листьев, которые по-разному снабжают питательными веществами отдельные органы. Нижние листья до самого пожелтения обеспечивают ассимилятами корневую систему, средние — развивающиеся плоды и пазушные побеги, а верхние — растущую верхушку главного побега. Таким образом, транспорт органических веществ по флоэме носит местный характер, т. е. от каждого листа продукты фотосинтеза поступают преимущественно в определенный участок растения.

Основные транспортируемые вещества. Большая часть передвигающихся ассимилятов приходится на углеводы, содержание которых во флоэмном соке может достигать 90%, остальное составляют различные аминокислоты, амиды, спирты, органические кислоты и некоторые другие вещества. По современным представлениям, главным транспортным соединением у большинства растений является сахароза. Наряду с сахарозой почти всегда передвигаются и ее производные — олигосахариды, такие, как рафиноза, стахиоза и вербаскоза. Эти вещества образуются в результате присоединения к сахарозе соответственно одного, двух или трех остатков галактозы, как это показано на рисунке 38. У некоторых древесных пород, например из семейства липовых, вязовых, самшитовых и некоторых других, указанные олигосахариды преобладают даже над сахарозой по содержанию во флоэмном соке.

Помимо сахарозы и олигосахаридов, транспортируемыми веществами служат спирты, имеющие в цепочке по шесть атомов углерода: маннит, сорбит и дульцит. У растений из семейств сиреневых и ясеневых обычно содержится маннит, у представителей яблоневых и сливовых — сорбит, а у бересклетовых — дульцит. В то же время во флоэмном соке растений различных видов свободные гексозы практически отсутствуют. Все это позволило акад. А. Л. Курсанову предположить, что углеводы, передвигающиеся на большие расстояния по растению,

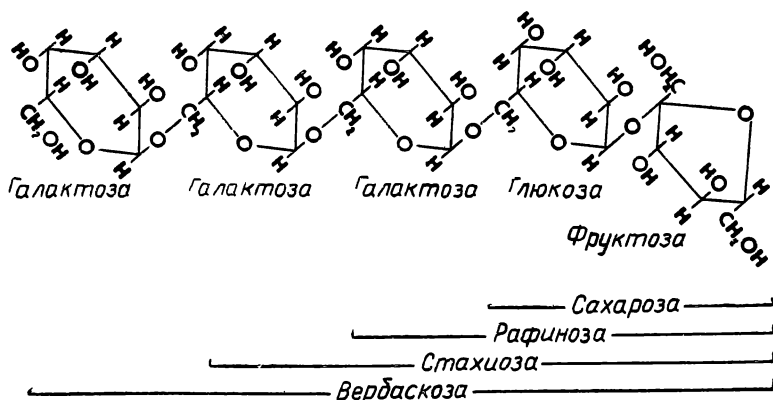


Рис. 38. Олигосахариды, образующиеся путем присоединения к сахарозе одного, двух или трех остатков галактозы,

не должны принимать непосредственного участия в обмене веществ проводящих элементов коры. Преимущество сахарозы и олигосахаридов в качестве транспортных веществ как раз и заключается в том, что входящие в их состав гексозы находятся в связанном состоянии и поэтому защищены от использования в обмене веществ ситовидных трубок. То же самое можно сказать и о вышеупомянутых шестиатомных спиртах, которые образуются путем восстановления гексоз. Таким образом, гексозы на время транспортировки по растению преобразуются в нередуцирующие сахара (сахарозу и олигосахариды) или в спирты, т. е. в такие формы, которые не используются на дыхание и другие превращения в ситовидных трубках.

Интересно отметить, что сами ситовидные трубки имеют своеобразные приспособления для транспортировки углеводов. Одно из таких приспособлений состоит в уменьшении количества митохондрий ниже нормы, благодаря чему в них снижается углеводный обмен. Другая морфологическая особенность строения ситовидных трубок, обеспечивающая транспортировку азотистых веществ на далекие расстояния, заключается в следующем. Уже на ранних этапах развития их клетки утрачивают ядро и ядрышко. Такое изменение, по-видимому, приспособительно: оно ограничивает нуклеиновый обмен в ситовидных клетках, а следовательно, снижает расход аминокислот на биосинтез белка, в результате чего большая часть аминокислот передвигается по растению.

Использованию ассимилятов, как правило, предшествует их отток. Непосредственно на месте синтеза — в листьях расходуется лишь очень незначительная часть образовавшихся здесь органических веществ, основная же масса их поступает в проводящую систему и транспортируется в различные органы растения. Отток ассимилятов начинается с перехода их из фотосинтезирующих клеток в окончания проводящих путей.

А. Л. Курсановым с сотрудниками установлено, что выход углеводов, аминокислот и некоторых других веществ из фотосинтезирующих клеток в проводящую систему осуществляется избирательно. Это, следовательно, не результат пассивной диффузии, а идущий с затратой энергии активный процесс, в котором большую роль играет обмен веществ. Избирательность означает, что переход различных веществ в проводящую систему происходит в

неодинаковой степени и с различной скоростью, поэтому одних веществ поступает во флоэму больше, других — меньше, а некоторые соединения практически вообще не выходят из клеток листа. Выше уже говорилось о том, что углеводы транспортируются главным образом в виде сахарозы и олигосахаридов, а не в виде гексоз. Причем сахарозы во флоэмном соке содержится значительно больше, иногда в 5—6 раз, чем в тканях листа, что также свидетельствует об избирательном характере поступления углеводов в ситовидные трубки. Еще более наглядным примером, иллюстрирующим избирательный выход веществ во флоэму, может служить отток и транспортировка аминокислот. По данным А. Л. Курсанова, у ревеня в середине лета особенно активно транспортируется треонин, который легче других аминокислот поступает в проводящую систему. На его долю во флоэмном соке приходится в этот период около 25—30% от общего количества аминокислот, в то время как в самих фотосинтезирующих клетках содержание треонина очень низкое — лишь около 1—3%. Аспарагиновая же кислота почти совсем не переходит в окончания проводящей системы, хотя содержание ее в фотосинтезирующих тканях листа намного превышает количество треонина в них.

Скорость оттока и передвижения ассимилятов. Сравнительно недавно с помощью радиоактивных изотопов удалось определить, что отток веществ из зеленых клеток листа в окончания проводящих пучков осуществляется с большой скоростью, несмотря на то что движение происходит не по специализированным клеткам листовой паренхимы. На растениях ячменя и сахарной свеклы было показано, что после кратковременного пребывания листьев в атмосфере с добавлением радиоактивной углекислоты ($C^{14}O_2$) «меченые» продукты фотосинтеза перемещаются из мест их образования — зеленых клеток листа в проводящие пучки флоэмы всего лишь за несколько минут. Еще более быстро ассимиляты транспортируются по специально приспособленным для этой цели ситовидным трубкам. «Меченые» атомы позволяют сравнительно легко обнаруживать продукты фотосинтеза в различных частях растения и достаточно точно определять скорость их передвижения. Этим способом было установлено, что как у травянистых, так и у древесных растений скорость транспортировки ассимилятов по флоэме в сред-

нем колеблется от 80 до 130 см/ч, т. е. она в тысячи раз превосходит скорость диффузии. Сравнительно недавно удалось обнаружить, что небольшие количества органических веществ могут перемещаться по растению чрезвычайно быстро, со скоростью 50—70 м/ч. Однако эти интересные данные, полученные пока что для сои и картофеля, нуждаются в дальнейшей экспериментальной проверке на растениях разных видов.

Распределение ассимилятов и влияние различных условий на их отток. Рост и развитие отдельных органов растения в большой степени зависит от количества и вида поступающих к ним питательных веществ. Об этом свидетельствуют хотя бы такие хорошо известные факты, как неравномерный рост аналогичных органов (например, плодов), расположенных вблизи друг от друга, замедление или даже полная приостановка роста одних органов в результате усиления роста других и т. п. Питательные вещества никогда не распределяются равномерно по всему растению, так как на каждой фазе развития ток ассимилятов направляется преимущественно к активным центрам их потребления. Такими центрами могут быть наиболее интенсивно растущие или запасающие ткани и органы, а также органы с повышенным обменом веществ, усиленно расходующие органические вещества. На протяжении жизни растения активными центрами потребления питательных веществ становятся то одни, то другие органы, благодаря чему направление и скорость оттока ассимилятов из листьев, а следовательно, и распределение их по растению значительно изменяются. У злаков в фазе кущения, например, активными центрами потребления питательных веществ среди надземных органов являются листья, так как именно они интенсивно растут в этот период; в фазе выхода в трубку активными центрами становятся стебли и соцветия, а после цветения наибольший приток органических веществ наблюдается к новым центрам — к созревающим плодам.

Таким образом, отток ассимилятов и их передвижение регулируются самим растением при непосредственном участии проводящей системы, которая обеспечивает связь отдельных органов друг с другом. По современным представлениям, благодаря постоянному току веществ растительный организм функционирует как единое целое, в котором налицо физиологическая взаимосвязь всех его

частей. Проводящие ткани выполняют роль регуляторной системы, осуществляющей координацию и управление на расстоянии деятельностью различных органов. Большую роль при этом играют, по-видимому, электроимпульсы, с помощью которых у растений, как и у животных, происходит передача информации на расстояние при изменении условий внешней среды.

И. И. Гунаром, А. М. Синюхиным и некоторыми другими исследователями было установлено, что электроимпульсы возникают при воздействии различных факторов внешней среды на корневую систему, листья или стебли. Затем они распространяются вдоль стебля — преимущественно по проводящим пучкам — с довольно большой скоростью (10—80 см/мин) и таким образом передаются на другие органы. Электроимпульсы, возникшие в корнях, могут передаваться на листья, вызывая ту или иную реакцию в ответ на доставленную из корней информацию. В частности, удалось выяснить, что электросигналы, возникшие в корнях при воздействии на них ионов калия, распространяются на листья, в результате чего значительно усиливается отток продуктов фотосинтеза к корневой системе. В ответ на информацию, поступившую из одних органов в другие, у последних может изменяться интенсивность физиологических процессов, причем воздействие одних факторов обуславливает усиление, а других, наоборот, понижение интенсивности. Так, при действии на корни индолилуксусной кислоты, хлористого калия или других питательных солей наблюдается усиление фотосинтеза, тогда как под влиянием искусственного стимулятора роста 2,4 ДУ или тепловой обработки интенсивность этого процесса снижается.

Большое значение для оттока и передвижения продуктов фотосинтеза имеют ауксины, гетероауксин, гиббереллины и другие гормоны растений, называемые фитогормонами (от греч. *фитон* — растение). Определение содержания веществ типа ауксина, способных стимулировать рост, показало, что ток ассимилятов направляется преимущественно к тканям, наиболее богатым этими веществами. В каждом растущем или запасающем органе накапливаются фитогормоны, под влиянием которых значительно усиливается поступление органических веществ и тем самым регулируется направление и скорость их оттока, а в конечном счете и распределение между раз-

личными частями растения. Это показывает, что человек располагает огромными возможностями для искусственного управления процессами оттока и передвижения питательных веществ с целью повышения урожая сельскохозяйственных культур. Изменяя количество фитогормонов в тех или иных органах, можно не только усилить или ослабить отток, но и существенным образом повлиять на направление транспортировки ассимилятов.

Искусственное обогащение гетероауксином нижней части стебля пшеницы, как показала Н. И. Якушкина, приводит к тому, что сахара передвигаются в направлении, противоположном обычному. Если при нормальных условиях ассимиляты поднимаются главным образом к верхней части стебля и к колосу в полном соответствии с наибольшим содержанием в них веществ типа ауксина, то у обработанных растений колосья не только перестают быть активными центрами потребления питательных веществ, но из них даже осуществляется отток углеводов к нижним частям стебля, и теперь уже основная масса сахаров передвигается в нисходящем направлении.

Перераспределение выработанных растением органических веществ и усиление роста одних органов за счет других может также достигаться с помощью искусственных стимуляторов роста. Уже через 5 дней после опрыскивания цветков томатов искусственным стимулятором роста 2,4 ДУ приток сахаров к ним увеличивается в 5 раз, а азотистых веществ — более чем в 2 раза по сравнению с контрольными растениями (не опрыскиваемыми стимулятором). Причем особенно сильно возрастает приток ассимилятов к завязям из листьев нижнего яруса, которые в обычных условиях обеспечивают продуктами фотосинтеза главным образом корневую систему и практически не участвуют в снабжении цветков и плодов. Кроме того, после опрыскивания растений стимуляторами роста может расширяться круг листьев, снабжающих плоды, что обеспечивает более продуктивное использование ассимилятов для формирования урожая.

Уже накоплено немало данных, свидетельствующих о том, что скорость и направление движения продуктов фотосинтеза по растению могут существенно изменяться под влиянием различных факторов внешней среды. В этой связи достаточно вспомнить хотя бы о значении света для процесса клубнеобразования у картофеля. Хорошо

известно, что при искусственном затемнении верхней части побега картофеля ток пластических веществ становится прямо противоположным. Основная масса ассимилятов направляется из листьев не вниз, как обычно, а, наоборот, в верхнюю часть побега, где начинается усиленное клубнеобразование, при этом в подземных частях растения формирование клубней значительно замедляется из-за недостатка пищи.

Обычно скорость передвижения веществ по флоэме возрастает с повышением температуры примерно до 20—30° С; при более высокой температуре этот процесс весьма замедляется или даже полностью прекращается, так же как и при сильном охлаждении.

С помощью радиоактивных изотопов было установлено, что хорошие условия водоснабжения содействуют оттоку и транспортировке органических веществ, а продолжительная и сильная засуха оказывает противоположное действие. Однако непродолжительная или неглубокая засуха может даже стимулировать отток сахаров и азотистых веществ в зависимости от степени обезвоживания.

Одним из главных условий передвижения ассимилятов, помимо нормального водообеспечения растений, является наличие достаточного количества кислорода, необходимого для дыхания клеток ситовидных трубок.

Изучение влияния элементов минерального питания показало, что при соприкосновении корневой системы с растворами минеральных солей усиливается отток продуктов фотосинтеза из листьев в сторону корней, а также ускоряются процессы переработки поступивших в них веществ. В отсутствие или при недостатке элементов минерального питания не только ухудшается снабжение корней органическими веществами, но и замедляются процессы превращения этих веществ. Очень большое значение для передвижения ассимилятов имеют как макро-, так и микроэлементы. Под влиянием бора, например, а особенно комбинации бора с марганцем, резко возрастает скорость оттока сахаров и улучшается снабжение репродуктивных органов пластическими веществами.

Одним из основных процессов, определяющих величину и качество урожая, является приток ассимилятов к хозяйственно ценным органам. В связи с этим первостепенное значение приобретает разработка действенных методов управления оттоком и перераспределением пита-

тельных веществ между отдельными частями растения. Заманчивые перспективы в этом отношении открываются благодаря глубокому изучению закономерностей передвижения продуктов фотосинтеза при различных условиях внешней среды. Уже известно, что посредством изменения водного или температурного режима, условий освещения, минерального питания, а также посредством чеканки, подрезки, прищипывания побегов и других агротехнических приемов можно регулировать распределение питательных веществ в пределах растительного организма. Большую ценность с практической точки зрения представляют способы обработки растений различными химическими препаратами, в первую очередь искусственными стимуляторами роста, под влиянием которых значительно изменяется не только скорость и направление передвижения, о чем мы уже говорили, но и состав транспортируемых ассимилятов. Весьма эффективной для «перекачки» органических веществ из листьев в другие органы с целью увеличения их урожая может оказаться и обработка дефолиантами, т. е. веществами, ускоряющими старение и опадение листьев.

У многих сельскохозяйственных культур урожай зерна, клубней, луковиц и т. д. убирают до отмирания листьев, и большие количества содержащихся в них различных органических веществ остаются обычно неиспользованными. Под влиянием дефолиантов в обработанных растениях происходят физиологические изменения, аналогичные тем, которые характерны для старения листьев перед естественным листопадом: усиливаются процессы распада белков, крахмала и других сложных органических соединений. Образующиеся при этом аминокислоты, сахара и т. д. оттекают из постепенно отмирающих листьев к плодам, корнеплодам или другим запасующим органам, в результате чего урожай их увеличивается.

Таким образом, обработка растений дефолиантами, как и стимуляторами роста, может иметь немаловажное хозяйственное значение. И несомненно, что дальнейшее изучение проблемы оттока ассимилятов позволит в недалеком будущем реализовать большие перспективы, которые определились в отношении активного управления формированием урожая сельскохозяйственных культур с помощью применения химических препаратов и других агротехнических мероприятий,

ЭВОЛЮЦИЯ УГЛЕРОДНОГО ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ

Впервые на эволюцию физиологических процессов серьезное внимание обратил Ч. Дарвин при изучении движения у растений. Рассмотрение Ч. Дарвином форм движения у растений с эволюционной точки зрения послужило толчком к аналогичному изучению других физиологических процессов. В этом отношении весьма показательными и поучительными являются представления об эволюции углеродного питания у растений.

Эволюция типов питания у растений. На основе учения Ч. Дарвина и современных достижений в области физиологии и биохимии постараемся кратко представить наиболее вероятный путь изменения типов питания в процессе эволюции растительного мира. На нынешнем этапе развития жизни на Земле нельзя непосредственно наблюдать все звенья этого процесса, поскольку в результате естественного отбора наиболее примитивные формы живых организмов давно исчезли. Однако сравнительное изучение обмена веществ, строения ядра и цитоплазмы у современных растений, относящихся к разным систематическим группам, позволяет получать объективные данные о самых ранних формах жизни на Земле.

Сравнительный анализ показывает, что у всех современных организмов основой обмена (метаболизма) являются процессы, в которых используются готовые органические вещества как исходный строительный материал для биосинтеза и как источник необходимой для жизни энергии.

Гетеротрофный тип питания (за счет готовых органических веществ) встречается не только у таких примитивных форм, как бактерии, грибы, но и у высших зеленых растений, хотя у них имеется весьма совершенный фотосинтетический аппарат. У высших растений только отдельные клетки, содержащие хлорофилл, имеют авто-

трофный тип питания — только в этих клетках из неорганических соединений синтезируются органические вещества, которыми снабжаются и все другие клетки организма. Таким образом, обмен высшего растения в целом основывается на гетеротрофном питании. Интересно, что даже хлорофиллоносные клетки могут переходить от автотрофного к гетеротрофному питанию в определенных условиях (например, при затемнении), если они снабжаются органическими веществами. Этот факт ярко свидетельствует о родственной связи гетеротрофного и автотрофного питания.

Из теории Дарвина следует, что наиболее древними свойствами и процессами являются те, которые встречаются постоянно, т. е. универсальны для всех форм организмов, и, наоборот, наиболее эволюционно молодые признаки и процессы встречаются только у некоторых, главным образом высокоорганизованных, групп живых существ. Исходя из этого, можно считать, что гетеротрофное питание, поскольку оно универсально, относится к древнему типу.

Химические же механизмы, обеспечивающие синтез органических веществ из неорганических при использовании внешних источников энергии, появились в процессе последующего развития гетеротрофных организмов. Рассмотрим кратко, как совершенствовались гетеротрофы и как в процессе эволюции возник автотрофный способ питания.

Акад. А. И. Опарин, Д. И. Сапожников, Н. Горовиц и другие ученые считают, что впервые возникшие живые существа имели полную возможность питаться гетеротрофно, потому что задолго до появления жизни на Земле уже накопилось большое количество разнообразных органических веществ, возникших абиогенно, т. е. химическим путем.

У первых, весьма примитивных организмов очень слабо были выражены синтетические процессы, поэтому многие органические вещества, поступающие извне, практически не изменялись внутри их тела. В результате этого имелось большое сходство химического состава живых организмов и окружающей среды. И чем примитивнее были организация и синтетическая деятельность, тем больше была зависимость таких организмов от внешней среды.

По мере увеличения количества гетеротрофов все больше усиливался расход органических веществ из внешней среды. Частично они расходовались на построение тела живых существ, но особенно много их разлагалось в процессах диссимиляции с выделением энергии, которая была необходима для жизнедеятельности. Таким образом, запас органических веществ во внешней среде не только уменьшался, но и упрощался качественно. Это изменение условий жизни на Земле явилось мощным фактором для дальнейшей эволюции, так как привело к обострению борьбы за существование.

Понятно, что в результате отбора не сохранялись наиболее примитивные формы, весьма зависившие от наличия необходимых органических веществ во внешней среде. Эволюция шла по пути усложнения, совершенствования синтетического аппарата и химической организации. Возник такой тип обмена, при котором организмы могли уже довольствоваться меньшим разнообразием органических веществ внешней среды для синтеза различных сложных органических соединений, специфически приспособленных к выполнению определенных функций.

Однако эволюция живых существ не могла продолжаться лишь по пути совершенствования гетеротрофов, должны были возникнуть новые типы питания. Без этого рано или поздно наступил бы такой период, когда органические вещества внешней среды были бы полностью израсходованы и прекратилась бы жизнь на Земле. Этого не случилось, так как действительно возник новый способ питания — автотрофный.

Гетеротрофы не только сохранились, но и получили возможность для развития, будучи хорошо обеспеченными органической пищей, создаваемой автотрофами.

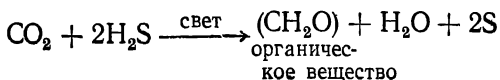
С нарастанием дефицита органических веществ во внешней среде все большее и большее преимущество получали те организмы, которые переходили на использование неорганического соединения углерода CO_2 и других источников энергии. Здесь следует отметить, что процесс усвоения CO_2 из воздуха свойствен всем живым организмам. У гетеротрофов восстановление CO_2 происходит за счет использования энергии разложения органических веществ, причем способность усваивать CO_2 выражена у них еще в очень слабой степени и не играет важной роли в общем обмене веществ. Однако наличие

такой способности у первичных гетеротрофов послужило основой для дальнейшей эволюции растений и имело чрезвычайно важное значение для перехода к автотрофному типу питания. Гетеротрофное усвоение CO_2 — универсальный, а следовательно, и более древний механизм.

Автотрофное питание возникло в процессе эволюции растений как надстройка над гетеротрофными механизмами обмена веществ. Переход к новому типу питания явился одним из мощных стимулов прогрессивной эволюции органического мира, обеспечив вовлечение в сферу жизни все новых и новых источников вещества и энергии, а также все более эффективное их использование благодаря совершенствованию физиолого-биохимических процессов. При этом связи организма с внешней средой расширялись; последнее в свою очередь сопровождалось увеличением запаса информации. Переход к автотрофному типу питания следует рассматривать с позиций диалектики как новое качество, как скачок, как перерыв постепенности в эволюции.

Исключительное преимущество в борьбе за существование имели фотосинтетики, т. е. такие организмы, которые приспособились использовать солнечную энергию для усвоения CO_2 . Это и понятно, потому что солнечная радиация — очень мощный, практически неисчерпаемый и всюду распространенный источник энергии.

Первые живые формы, вставшие на этот путь, были по своей организации и обмену очень примитивными анаэробами, поскольку в атмосфере еще не было свободного кислорода и условия жизни на Земле были поэтому анаэробными. В качестве источника водорода для восстановления CO_2 они могли использовать наиболее доступные им неорганические вещества, например сероводород, молекулярный водород и т. п. Примером такой группы организмов, сохранившихся до наших дней, могут служить пурпурные и зеленые серобактерии, способные к бактериальному фотосинтезу. Эти бактерии восстанавливают CO_2 до органических соединений в анаэробных условиях за счет энергии солнечного света и в сопровождении окисления сероводорода согласно следующему суммарному уравнению:



Фоторедукторы не получили широкого распространения в связи с тем, что в качестве источника водорода для восстановления CO_2 они используют малораспространенные соединения, такие, как сероводород, молекулярный водород и т. д.

Дальнейшим этапом эволюции было появление фотосинтеза, существенное отличие которого от фоторедукции заключается в том, что при фотосинтезе восстановление углекислого газа происходит с выделением молекулярного кислорода.

Так как при этом для восстановления CO_2 используется только водород воды, одного из самых распространенных соединений, то процессы синтеза органического вещества приобрели на нашей планете неограниченные размеры. Не меньшее значение имело и то, что при фотосинтезе освобождался кислород воды, который стал использоваться для более эффективного получения организмами энергии из органических веществ в процессе аэробного дыхания. Благодаря фотосинтезу — неиссякаемому источнику свободного кислорода — произошли коренные изменения условий жизни на Земле, в соответствии с чем изменились и формы самой жизни.

Таким образом, появление фотосинтетиков было переломным моментом в эволюции. Оно послужило началом бурного развития громадного разнообразия форм и того расцвета жизни на Земле, который мы наблюдаем в настоящее время. Но наряду с этим сохранились и фоторедукторы там, где имеются специфические условия (отсутствие кислорода и большие количества сероводорода), в которых настоящие фотосинтетики существовать не могут.

Некоторые из современных организмов представляют большой интерес в том отношении, что указывают на родственные связи и преемственность между фотосинтезом и фоторедукцией. Так, ряд представителей сине-зеленых, диатомовых и зеленых водорослей может переходить от фотосинтеза с выделением кислорода к фоторедукции, если их выдерживать на свету в анаэробных условиях, например в атмосфере водорода или сероводорода и CO_2 .

При рассмотрении типов углеродного питания необходимо, хотя бы кратко, остановиться на вопросе о хемосинтезе.

Неправильное представление о хемосинтетиках как о первичных организмах было ранее широко распространено и сохранилось до настоящего времени. Современные исследования показывают, что хемосинтетики обладают не примитивной, а, наоборот, довольно сложной и совершенной организацией обмена, который мог возникнуть только в процессе длительной эволюции. Кроме того, хемосинтетики являются аэробами и могли появиться только тогда, когда атмосфера Земли уже значительно обогатилась свободным кислородом. Видимо, хемосинтетики представляют собой более позднюю боковую ветвь эволюционного процесса.

Генетическое родство хлоропластов и митохондрий. В последнее время достаточно серьезное обоснование получает представление о генетической связи между хлоропластами и митохондриями, об общности их происхождения. Электронномикроскопические исследования показывают, что эти органоиды весьма сходны между собой по своему субмикроскопическому строению, в основе которого лежат ламеллярные структуры. Поразительно большое сходство и в отношении их химического состава. За исключением фотосинтетических пигментов, митохондрии содержат практически все биохимически активные вещества, которые присутствуют в хлоропластах. Способность хлоропластов и митохондрий осуществлять синтез белков и липопротеидов говорит о большой их самостоятельности, автономности; об этом же свидетельствует и способность их к самовоспроизведению.

Пластиды, по-видимому, являются более древними органоидами клетки по сравнению с митохондриями. Последние возникли из пластид в процессе эволюции, когда на Земле создались аэробные условия.

В результате длительной эволюции фотосинтетиков возникли высокоспециализированные, сложно организованные органоиды клетки — хлоропласты. Они уже представляют собой весьма совершенный фотосинтетический аппарат, в значительной степени саморегулирующийся и хорошо приспособленный к существованию в меняющихся условиях внешней среды. Он выполняет огромную работу по синтезу органических веществ на громадных пространствах благодаря способности растений быстро размножаться.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Барская Е. И. Изменения хлоропластов и вызревание побегов в связи с морозоустойчивостью древесных растений. М., «Наука», 1967.

«Биохимия и биофизика фотосинтеза». Под ред. А. А. Красновского. М., «Наука», 1965.

Блинков Г. Н. Фотосинтез и его значение. Томский обл. институт усовершенствования учителей, 1970.

Брандт А. Б., Тагеева С. В. Оптические параметры растительных организмов. М. «Наука», 1967.

Воскресенская Н. П. Фотосинтез и спектральный состав света. М., «Наука», 1965.

Годнев Т. Н. Хлорофилл. Его строение и образование в растении. Минск, Изд-во АН БССР, 1963.

Дадыкин В. П. Космическое растениеводство. М., «Знание», 1968.

Дювиньо П. и Танг М. Биосфера и место в ней человека (Экологические системы и биосфера). М., «Прогресс», 1968.

Евстигнеев В. Б. Фотосинтез. В кн.: «Будущее науки». М., «Знание», 1970.

Ивин М. Е. У порога великой тайны. Л., «Детская литература», 1971.

Кондратьева Е. Н. Фотосинтезирующие бактерии. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Курсанов А. Л. Перемещение ассимилятов. «Природа», 1967, № 8.

Кутюрин В. М. Меченые атомы и фотосинтез. М., Изд-во литературы в области атомной науки и техники, 1962.

Кутюрин В. М. Вода — источник кислорода при фотосинтезе. «Природа», 1971, № 7, стр. 24—31.

«Механизм фотосинтеза». «Труды V международного биохимического конгресса. Симпозиум VI». М., Изд-во АН СССР, 1962.

Н и ч и п о р о в и ч А. А. О производственной культуре одноклеточных водорослей. М., «Знание», 1961.

Н и ч и п о р о в и ч А. А. Международная биологическая программа и процессы формирования первичной биологической продукции на Земле. Международная биологическая программа. М., «Знание», 1968.

Н и ч и п о р о в и ч А. А. К 200-летию открытия фотосинтеза. «Физиология растений», 1971, т. 18, вып. 6, стр. 1077—1087.

Р у б е н ч и к Л. И. Микроорганизмы и космос. Киев, «Наукова думка», 1968.

«Хлоропласты и митохондрии». Под ред. А. А. Шахова. М., «Наука», 1969.

Э й д е л ь м а н З. М. Познание тайны зеленого растения. М., «Знание», 1970.

О Г Л А В Л Е Н И Е

<i>Введение</i>	3
Г л а в а I. Роль фотосинтеза в природе и в жизни человека	7
Космическая роль зеленого растения	—
Годовая первичная продуктивность	9
Круговорот веществ в природе	14
Пищевые ресурсы и проблема питания человека	17
Значение фотосинтеза и охрана растительности	27
Г л а в а II. Структура, химический состав и происхождение хлоропластов	29
Форма пластид	—
Структура хлоропластов	—
Развитие ультраструктуры хлоропластов	46
Сезонные изменения хлоропластов	53
Влияние внешних условий на структуру	55
Фотосинтетический аппарат различных систематических групп растений	60
Химический состав хлоропластов	62
Происхождение хлоропластов	67
Количество и размеры хлоропластов	68
Г л а в а III. Пигменты фотосинтезирующих систем	71
Строение пигментов	73
Содержание пигментов	78
Оптические свойства и состояние пигментов	80
Адаптация к условиям освещения	84
Биосинтез пигментов	86
Значение хлорофилла и каротина для медицины	91

Глава IV. Функции пластид	92
Реакция Хилла	—
Фотосинтетическое фосфорилирование ,	94
О двух пигментных системах	97
Световая фаза фотосинтеза	103
Темновая фаза фотосинтеза ,	109
Локализация световой и темновой фаз фотосинтеза в пределах хлоропласта ,	115
О многообразии функций хлоропластов	116
Глава V. Движение хлоропластов	117
Типы расположения хлоропластов	—
Передвижение пластид	118
О механизме движения хлоропластов	121
Глава VI. Влияние внешних и внутренних условий на фотосинтез и урожай	123
Влияние света на фотосинтез	—
Влияние концентрации CO_2 и температуры на фотосинтез	129
Зависимость фотосинтеза от условий водоснабжения и минерального питания	133
Влияние внутренних условий на процесс фотосинтеза ,	135
Фотосинтез и урожай	—
Перспективы использования хлореллы и других растений для космических полетов	138
Глава VII. Отток ассимилятов и передвижение их по растению	139
Пути и направления передвижения веществ по растению	—
Основные транспортируемые вещества	142
Скорость оттока и передвижения ассимилятов	144
Распределение ассимилятов и влияние различных условий на их отток	145
Глава VIII. Эволюция углеродного питания растений	150
Эволюция типов питания у растений	—
Гетеротрофный тип питания ,	—
Автотрофное питание	153
Генетическое родство хлоропластов и митохондрий . .	155
<i>Рекомендуемая литература ,</i>	<i>156</i>

**Николай Николаевич Овчинников,
Надежда Михайловна Шиханова**

ФОТОСИНТЕЗ

Пособие для учителей

Редактор *Н. В. Королева*

Художник *Д. П. Белов*

Художественный редактор *В. Г. Ежков*

Технический редактор *Е. Н. Зелянина*

Корректор *К. А. Иванова*

Сдано в набор 13/IV 1971 г. Подписано к печати 17/II 1972 г. Формат 84×108¹/₃₂. Бумага типогр. № 2—3. Печ. л. 5,0. Услов. л. 8,4, Уч.-изд. л. 8,4. Тираж 48 тыс. экз. (Пл. 1972 г. № 142), А07138

Издательство «Просвещение» Комитета по печати при Совете Министров РСФСР. Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Полиграфкомбинат им. Я. Коласа Государственного комитета по печати Совета Министров БССР. Минск, Красная, 23.

Заказ 733.

Цена 23 к.

Цена 23 коп.

«ПРОСВЕЩЕНИЕ» 1972