

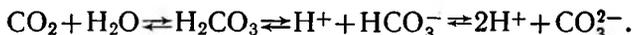
ИСТОЧНИКИ УГЛЕРОДА ДЛЯ ФОТОСИНТЕЗА ПОГРУЖЕННЫХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

А. И. МЕРЕЖКО, П. Н. ШИЯН

(Институт гидробиологии АН УССР, Киев)

Погруженные макро- и микрофиты являются основными продуцентами органического вещества и утилизаторами энергии солнечной радиации на нашей планете. Годовая продукция органического вещества, создаваемого растительными организмами морей и океанов, в пересчете на глюкозу составляет около 400 млрд. т, а растениями суши — только 50 млрд. т. В продуктах фотосинтеза водных растений аккумулируется около $1,5 \cdot 10^{18}$ ккал энергии — основы жизнедеятельности Мирового океана и пресных водоемов. Кроме того, в результате фотосинтеза водных организмов в окружающую среду за год выделяется до 400 млрд. т кислорода. Если учесть, что основная масса его растворяется в воде, становится понятной колоссальная роль погруженных фотосинтетиков в формировании санитарного и гидрохимического режимов внутренних водоемов и сублиторальных зон морей и океанов.

В отличие от атмосферы, где углерод находится в основном в форме двуокиси, в водной среде он представлен свободной CO_2 , бикарбонатными и карбонатными ионами. Соотношение концентраций этих соединений определяется карбонатной системой с подвижным равновесием:



При наступившем равновесии соотношение концентраций характеризуется термодинамическими константами диссоциации двухосновной угольной кислоты.

Так как водородные ионы участвуют в обеих ступенях диссоциации, концентрация каждого из компонентов карбонатной системы является функцией величины рН. Равновесие среди различных форм растворенной двуокиси углерода при изменении рН среды обсуждалось в литературе [1, 23, 30].

Поскольку большая часть поверхностных природных вод характеризуется слабощелочной реакцией (рН морской воды 8,0 — 8,2, вод рек и пресных озер 6,8 — 8,5), бикарбонатные ионы в них являются преобладающей формой углекислотных соединений. Так, при рН 8 свыше 97% общего углерода представлено бикарбонатными ионами, а на свободную CO_2 приходится всего 2,4%. При рН 8,5 и установившемся равновесии двуокись углерода составляет менее 1%. В искусственных водохранилищах недостаток свободной углекислоты особенно четко выражен при массовом развитии синезеленых водорослей («цветение» воды), которые способствуют подщелачиванию среды. Это приводит к связыванию свободной CO_2 в гидрокарбонатные и карбонатные ионы.

Кроме того, растворимость двуокиси углерода при парциальном давлении CO_2 в воздухе $3 \cdot 10^{-4}$ атм весьма низкая. Согласно закону Генри — Дальтона равновесие с атмосферой устанавливается при концентрации CO_2 в воде около 10 мкмоль. Однако величина рН пресной и морской воды часто достигает и превышает 10, а уровень свободной CO_2 в воде составляет всего 0,1 мкмоль. Поэтому в пресных водоемах, морях и океанах недостаток свободной двуокиси углерода при нормальных условиях освещения часто выступает как фактор, лимитирующий фотосинтез растений [33, 65]. Некоторые исследователи придерживаются противоположного мнения [37].

Значимость фактора концентрации двуокиси углерода для жизнедеятельности фотосинтетиков можно проиллюстрировать расчетами А. А. Ничипоровича. Посевы сахарной свеклы при интенсивном росте усваивают за сутки до 1 т/га двуокиси углерода. Такое ее количество содержится в слое воздуха высотой около 200 м. Благодаря восходящим и нисходящим потокам воздуха его нижний метровый слой в течение 12-часового дня изменяется 350 раз. Вследствие этого растения на площади 1 га «омываются» 3,6 млн. м^3 воздуха, в котором содержание CO_2 составляет 1,8 т. Условия же обеспечения углеродом погруженных гидрофитов значительно сложнее. В газовой фазе CO_2 диффундирует в 100 тыс. раз быстрее, чем в воде (коэффициент диффузии CO_2 в воздухе при 17 — 18°C $1,52 \cdot 10^{-1}$ см²/сек, а в воде $1,5 \cdot 10^{-6}$ см²/сек). Вместе с тем в малопроточных водоемах, в том числе и водохранилищах процесс диффузии вследствие незначительного перемешивания воды принадлежит решающая роль в поступлении CO_2 к поверхности погруженных растений.

Проблема источника углерода для погруженных фотосинтетиков имеет еще один интересный аспект. Концентрация CO_2 в воздухе 0,03% при интенсивном освещении не насыщает фотосинтез наземных растений. Максимальным он бывает при содержании двуокиси углерода 0,1 и даже 1%, однако при 5%-ной ее концентрации рост наземных растений угнетается [8]. Так как концентрация свободной CO_2 в поверхностных водах часто отличается от равновесной с атмосферной [56] и в силу связывания двуокиси углерода в кислые и нейтральные соли, растворимость CO_2 весьма увеличивается. Поэтому для погруженных гидрофитов, способных утилизировать гидрокарбонатные ионы, концентрация доступного углерода при рН 8,0 нередко достигает 4,5%.

Таким образом, водная среда по качественному и количественному содержанию в ней углерода коренным образом отличается от атмосферы, что, естественно, накладывает определенный отпечаток и на развивающиеся в ней фотосинтезирующие организмы. Несмотря на это вопрос об источниках углерода для фотосинтеза погруженных гидрофитов в отечественной литературе не обсуждался.

Использование бикарбонатных ионов для фотосинтеза гидрофитов

Исследованию источников углерода при фотосинтезе водных растений посвящено значительное количество работ. На способность погруженных водных растений утилизировать углерод не только свободной CO_2 , но и бикарбонатных ионов указывал Ангельштейн еще в 1911 г. Вместе с тем Вильмотт оспаривал выводы Ангельштейна. Результаты исследований интенсивности фотосинтеза, выполненных пузырьковым методом, были противоречивы и не позволяли ответить на вопрос об источниках углерода (цит. по [55]).

Руттнер [52] и Шутов [14] на основании изменения электропроводности и pH среды в присутствии ассимилирующих растений пришли к выводу, что фотосинтез по мере использования растением свободной двуокиси углерода и бикарбонатов может протекать за счет поглощения CO_3^{2-} из карбоната кальция с образованием $\text{Ca}(\text{OH})_2$.

По данным Остерлинда [39—42], пресноводная водоросль *Scenedesmus quadricauda* растет и фотосинтезирует при pH 9,5 и выше, когда HCO_3^- является доминирующей формой углерода. У *Chlorella pyrenoidosa* в этих условиях фотосинтез не наблюдался. Однако для достижения максимальной интенсивности утилизации гидрокарбонатных ионов клетками *S. quadricauda* необходим фотоактивационный период при высоком pH продолжительностью несколько часов [43, 45]. Способность растений активно использовать HCO_3^- в адаптационный период, по-видимому, обусловлена энзиматической индукцией или изменениями, приводящими к увеличению емкости транспортного механизма.

Стиман-Нильсен и Инсен пришли к выводу, что хлорелла непосредственно для фотосинтеза бикарбонатов, как правило, не использует. Однако некоторое количество бикарбонатных ионов может проникать в клетки, где при участии карбоангидразы они дегидрируются и CO_2 восстанавливается в процессе фотосинтеза.

Фельфолди [26 — 29] в зависимости от источника углерода выделяет три фотосинтетических типа одноклеточных водорослей. Водоросли первого типа (*Chlorella vulgaris*) используют только свободную CO_2 , поэтому интенсивность фотосинтеза у них снижается параллельно уменьшению концентрации двуокиси углерода. При высоких pH и избытке карбонатных ионов фотосинтез не наблюдается. Этот фотосинтетический тип характеризуется низкой компенсационной концентрацией углекислоты в среде.

Ко второму типу относятся водоросли (*Circhneriella*), использующие как свободную двуокись углерода, так и гидрокарбонатные ионы, но напряженность фотосинтеза у них уменьшается в щелочной карбонатсодержащей среде. Водоросли третьего типа (*Coelastrum*, *Chlorocloster*, некоторые виды *Scenedesmus*) наиболее энергично фотосинтезируют после адаптационного лаг-периода в бикарбонат-карбонатном растворе.

Однако различия в фотосинтезе между этими типами водорослей не специфичны и изменяются в зависимости от возраста, физиологического состояния и способа подготовки культуры.

Ряд работ посвящен изучению способности морских водорослей в процессе фотосинтеза восстанавливать бикарбонатные ионы. Показано наличие фотосинтеза у *Platymonas* sp., *Nitzschia closterium*, *Chlorella* sp. при высоких pH, когда содержание свободной CO_2 в воде ничтожно мало. Блинкс [16] обнаружил неодинаковую чувствительность фотосинтеза зеленых, красных, бурых и коралловых морских водорослей к сильному подщелачиванию среды. Большинство водорослей в щелочной среде характеризовалось низкой интенсивностью фотосинтеза, которая при pH 9—9,7 снижалась до уровня компенсационной точки.

Водоросли, у которых фотосинтез сохраняется при pH выше 9,7, а компенсационная точка лежит близко к pH 10, отнесены Блинксом в группу, обладающую способностью усваивать и восстанавливать углерод бикарбонатов.

По данным Томас и Трегунны [65, 67], для морских водорослей *Iridaea cordata* (Rhodophyta), *Sargassum muticum* (Phaeophyta) субстратом для фотосинтеза являются как HCO_3^- , так и свободная CO_2 . Джоллиффе и Трегунна [66] по способности использовать HCO_3^- также различают два типа бентосных морских водорослей: «ульва» и «десмаре-

стии». Интенсивность фотосинтеза у первых мало зависит от концентрации CO_2 в воде. Они используют для фотосинтеза как свободную двуокись углерода, так и гидрокарбонатный ион. У водорослей «десмаре-стии-типа», резко снижается фотосинтез при увеличении рН и способность утилизировать бикарбонаты ограничена. На фотоассимиляцию гидрокарбонатных ионов водорослями «ульва-типа» указывают и другие исследователи [34].

Использование HCO_3^- при фотосинтезе высших водных растений обсуждалось Стиманом-Нильсеном [58 — 62], изучавшим влияние концентрации CO_2 , бикарбонатных и карбонатных ионов на фотосинтез водных ангиоспермов и водного мха (*Fontinalis*). При достаточно высокой концентрации CO_2 рН в пределах 4,5 — 8,2 почти не влияет на рост элодеи и роголистника. Выход фотосинтеза в щелочных растворах (при одинаковом содержании двуокиси углерода) у *Myriophyllum spicatum* был в 10 раз выше, чем в кислых. У *Fontinalis antipiretica* при содержании свободной CO_2 $0,5 \times 10^{-5}$ моль и рН 8,3 интенсивность фотосинтеза мало отличалась при таком же количестве CO_2 , но в отсутствие гидрокарбонатных ионов, которые не утилизируются водным мхом.

Аналогичные результаты получены Руттнером [53], показавшим, что водные мхи не расщепляют гидрокарбонаты, а элодея переводит их в гидраты окиси и таким образом усваивает до 90% всей углекислоты, присутствующей в водоеме. В более поздней работе того же автора [54] по источнику углерода для фотосинтеза различаются две группы автотрофных зеленых растений: наземные растения и водные мхи, использующие только свободную CO_2 , и высшие водные растения и водоросли, утилизирующие как свободную CO_2 , так и бикарбонатные ионы. Согласно А. А. Поталову [6, 7], основным источником углерода для фотосинтеза погруженных высших растений является свободная CO_2 и бикарбонаты. Однако при использовании ангиоспермами углерода бикарбонатов происходит инкрустация листьев карбонатом кальция и преждевременное отмирание растений. В исследованиях В. А. Бриллиант [2] фотосинтез у элодеи и роголистника при рН 8—9 снижался до компенсационного уровня.

Несоответствие литературных данных можно объяснить условиями проведения экспериментов и недостаточной чувствительностью кислородного метода изучения фотосинтеза. У элодеи канадской и роголистника погруженного в силу особенностей их анатомического строения не рекомендуется учитывать величину фотосинтеза по концентрации кислорода в среде [31, 70]. Так, Гартман и Броун обнаружили различия между количеством кислорода в воздушных ходах растений и в омывающей их воде. Поэтому при снижении фотосинтетической активности растений кислородный метод дает заниженные результаты, особенно при коротких экспозициях.

Представленные в литературе данные об источниках углерода для водных ангиоспермов касаются главным образом элодеи и роголистника. Без проведения исследований способности утилизировать бикарбонатные ионы другими ангиоспермами делать какие-либо заключения не представляется возможным.

По нашим данным [13], высшие водные растения (рдест пронзеннолистный, роголистник подводный) осуществляют фотосинтез в щелочной среде, где концентрация свободной двуокиси углерода ничтожно мала.

Таким образом, многие гидробионты осуществляют фотосинтез при высоких рН среды, когда неорганический углерод представлен в основном бикарбонатными ионами. Установление этого явления интерпретируется как доказательство утилизации при фотосинтезе водных расте-

ний не только свободной двуокиси углерода, но и гидрокарбонатных ионов.

Вопрос об источниках углерода при фотосинтезе гидробионтов представляет теоретический и практический интерес для изучения взаимоотношений между высшими растениями, бактериями и водорослями в гидробиоценозе. Интерес к углеродному питанию водных растений особенно возрос в последние годы в связи с разгоревшейся на Западе дискуссией о причинах массового развития в водоемах синезеленых водорослей и факторах, снижающих его интенсивность. Признается, что ведущим фактором, определяющим рост водорослей, является неорганический углерод, что и формирует характер взаимоотношений между водорослями и бактериями.

К механизму фотосинтетической утилизации углерода бикарбонатов

Изучение проницаемости клеточных оболочек и полупроницаемых протоплазматических мембран для компонентов карбонатной системы показало, что наиболее легко диффундирует в клетки свободная двуокись углерода, недиссоциированные молекулы угольной кислоты и ее одно- и двузамещенных солей [59, 60]. Препятствием к проникновению гидрокарбонатных ионов в клетки является взаимодействие их заряда с зарядом пор клеточных оболочек и гидратация ионов, что увеличивает их эффективный радиус. В опытах Остергаута и Доркала (цит. по [8]) скорость проникновения угольной кислоты внутрь водоросли *Valoniopsis* была пропорциональной внешней концентрации двуокиси углерода и не изменялась при добавлении больших количеств бикарбонатных и карбонатных ионов.

Допускается [8], что HCO_3^- и CO_3^{2-} вообще не могут проникать через биологические мембраны. Однако интактные клетки некоторых морских и пресноводных водорослей способны дегидратировать добавленные в среду бикарбонаты с выделением свободной CO_2 , что указывает на присутствие карбоангидразы в оболочках их клеток [38].

Если некоторое количество карбоангидразы действительно локализовано в клеточной стенке и ее действие направлено на дегидратацию внеклеточного бикарбоната, то находящиеся в воде гидрокарбонаты могут выступать как резерв двуокиси углерода, используемой при фотосинтезе гидробионтов.

Кроме того, на поверхности фаз раздела клеточная оболочка — вода при наличии градиента концентрации водородных ионов равновесие карбонатной системы может смещаться в обратном направлении. Очевидно, не исключено такое же смещение равновесия в неподвижном слое воды вследствие подкисления прижизненными выделениями растений.

Среди внеклеточных метаболитов водорослей и погруженных растений обнаружены соединения кислой природы [3, 71]. Смещения карбонатной системы на поверхности фаз раздела и в невозмутимом слое, обусловленные градиентом pH, могут приводить к образованию внеклетки свободной CO_2 , которая при фотосинтезе восстанавливается. В этом случае бикарбонат может рассматриваться как экзогенный резерв углерода для фотосинтеза гидрофитов, не способных к непосредственному использованию гидрокарбонатных ионов. Однако данных, подтверждающих эту роль бикарбонатов, в литературе нет. Скорее утверждается обратное. Так, Рейвен [49] в кислой и щелочной средах (концентрация свободной CO_2 во второй оставалась постоянной, а количество бикарбонатных ионов при pH 9,8 было в восемь раз больше, чем в кислой среде) не обнаружил влияния высокой концентрации бикарбонатов на ин-

тенсивность фотосинтеза *Hydrodictyon africanum* (насыщение фотосинтеза достигалось при концентрации HCO_3^- близкой к 2 ммоль). Однако интенсивность фотосинтеза при насыщающих концентрациях HCO_3^- была в три раза ниже, чем при использовании CO_2 . В тех же условиях освещения в кислой среде фотосинтез выходил на плато при концентрации свободной CO_2 0,5 ммоль. Результаты этих исследований дают основание предположить, что бикарбонатные ионы как внеклеточный резерв CO_2 не оказывают воздействия на фотосинтез.

Низкий уровень напряженности фотосинтеза при использовании бикарбонатов по сравнению с CO_2 может обуславливаться двумя обстоятельствами: высокой энергетической емкостью процесса восстановления углерода бикарбоната или существованием некоторой добавочной реакции, характерной для фотовосстановления HCO_3^- .

Изучение влияния изменения спектрального состава света на фотосинтез у *Hydrodictyon africanum* обнаружило большее снижение фотоассимиляции при использовании гидрокарбонатов на красном свете. Это послужило основанием для заключения о специфическом вовлечении в процесс фотосинтетического использования бикарбонатов фотосистемы два [49], что подтверждается и данными, полученными при исследовании действия на фотосинтез ингибиторов переноса электронов и фотофосфорилирования. Более высокая степень ингибирования цианидом фиксации углерода в растворе бикарбонатов по сравнению с таковой в растворах CO_2 обнаружена у *Scenedesmus* [27, 44] и *Hydrodictyon africanum* [50, 51]. Сульфоамиды в концентрациях, ингибирующих карбоангидразу, в большей мере подавляли фотосинтез у *Ulva pertusa* и *Hydrodictyon africanum* в присутствии бикарбонатов [35, 51]. Рейвен [49] показал, что фотоассимиляция углерода бикарбонатов у *Hydrodictyon africanum* более чувствительна к действию ингибитора фотолиза воды — 3(3,4 - дихлорфенил) — 1,1 — диметилмочевины (диурона), чем фиксация CO_2 . Если бы фиксация CO_2 и HCO_3^- подавлялась одинаковыми концентрациями ингибитора и в равной мере, можно было бы заключить, что ингибитор воздействует на этап, общий для обоих процессов. Поскольку же фиксация бикарбонатов более чувствительна к действию ингибиторов, чем фотоассимиляция CO_2 , предполагается, что ингибиторы воздействуют на реакцию, специфическую для использования бикарбонатов. Она, по-видимому, не требует дополнительного расходования АТФ, поскольку ассимиляция бикарбоната и восстановление CO_2 у *Hydrodictyon africanum* показали одинаковую чувствительность к действию разобщителей фотофосфорилирования — карбонил-цианид-м-хлорфенил гидразона и арсената. Характер угнетения фотосинтеза гидробионтов ингибиторами фотохимических реакций свидетельствует, что потребности в энергии АТФ на поступление и фиксацию моля HCO_3^- соответствуют таковым при использовании моля CO_2 и что ассимиляция углерода бикарбонатов чувствительна к уровню фотовосстановителя, образующегося при участии фотосистемы два [49, 51].

Использование HCO_3^- *Muriophyllum* [60] и *Hydrodictyon africanum* [49] при малой интенсивности света снижается в большей мере, чем фотовосстановление CO_2 . Фотореакция, специфическая для использования HCO_3^- , характеризуется более низкими температурными коэффициентами. При лимитирующих условиях освещения повышение концентрации в среде гидрокарбонатного иона не влияет на интенсивность его поглощения растением.

Полученные результаты не исключают возможности пассивного поступления в клетку HCO_3^- , но свидетельствуют, что подобное проникновение гидрокарбонатного иона не может лимитировать интенсивность процесса фотосинтеза. Однако расчетные величины пассивной проника-

емости плазмалеммы клеток харовых водорослей для HCO_3^- , сопоставимые с наблюдаемой интенсивностью фотосинтеза, оказались на несколько порядков выше по сравнению с величинами пассивной проницаемости иона хлора [49, 57]. Следовательно, величина пассивного диффузионного поступления HCO_3^- в клетки не может обеспечить наблюдаемую интенсивность фотосинтеза в присутствии бикарбоната. Очевидно, проникновение HCO_3^- через клеточные мембраны должно включать метаболические процессы. Характер последних не изучен.

Одним из механизмов, облегчающих диффузию углерода в клетки, по-видимому, может быть действие фермента карбоангидразы. Так, результаты исследований Личфилда и Гуда [38] предполагают присутствие этого фермента в оболочках некоторых водорослей. У высших растений с превращением углерода по циклу Кальвина энзим локализован в хлоропластах и тесно связан с РУДФ-карбоксилазой. В растениях с циклом C_4 — дикарбоновых кислот карбоангидраза представляется цитоплазматическим энзимом [28, 68].

Карбоангидраза широко распространена в зеленых органах растений [4, 11, 17]. Наличие энзима в хлоропластах растений с фосфоглицериновым путем фотоассимиляции углерода — веский аргумент в пользу предположения о его участии в реакциях фотосинтеза.

Между фотосинтетической способностью растений и активностью карбоангидразы существует взаимосвязь: растения с низкой компенсационной концентрацией CO_2 и высокой фотосинтетической активностью характеризуются низкой активностью фермента, и наоборот [21, 25].

Ряд исследователей указывает, что физиологическая роль карбоангидразы состоит в облегчении транспорта углерода путем образования в межклеточных ходах и цитоплазме легко диффундирующей формы углерода CO_2 (или активного переноса ее молекул). В модельных системах карбоангидраза может усиливать транспорт CO_2 и при отсутствии бикарбонатных ионов. Поскольку для биологических систем этот факт еще не установлен, можно предположить его влияние в клеточных мембранах [24].

Локализация карбоангидразы у водных растений не изучена. Карбоангидразная активность обнаружена у гидрофитов, использующих для фотосинтеза бикарбонаты, наряду с такими растениями, которые лишены этой способности [41, 63, 64]. Поэтому нет оснований считать, что энзим принимает участие в реакции, специфической для бикарбонатного использования. В то же время участие карбоангидразы может определять скорость восстановления углерода бикарбоната при фотосинтезе.

В проникновении гидрокарбонатных ионов в зеленые клетки гидробионтов определенную роль может играть установленное в последние годы метаболическое явление пиноцитоза. Пиноцитоз представляет собой инвагинацию поверхностной мембраны протоплазмы клетки с адсорбированными на ней соединениями. Вещества, заключенные в пиноцитозных вакуолях, усваиваются клеткой путем гидролиза пузырьков. Пиноцитоз широко распространен у самых разнообразных организмов [9, 10].

Причины резкого снижения интенсивности фотосинтеза у водных растений при использовании ими бикарбонатов до настоящего времени не установлены. Если концентрация CO_2 является лимитирующим фактором фотосинтеза, для наземных растений справедливо уравнение Максвелла (цит. по [12]).

Для погруженных водных растений решение уравнения интенсивности фотосинтеза усложняется. Концентрация CO_2 в тонком неподвижном, так называемом «невозмутимом» слое воды, у поверхности гидрофитов отличается от таковой в омывающем растворе. В неподвижном

слое преобладает ламелярное движение воды, поэтому решающая роль в переносе CO_2 на поверхность фотосинтезирующего организма отводится диффузии.

Эффективная толщина неподвижного слоя зависит от размеров организма и интенсивности перемешивания воды. Так, по данным ряда исследователей, при интенсивном перемешивании она составляет: для эритроцитов (размеры которых сопоставимы с таковыми хлореллы) — меньше 5 мк, для изолированных клеток хары — около 100 мк, для макрофитов — до 500 мк.

Отсутствие перемешивания воды и наличие невозмутимого слоя лимитируют величину фотосинтеза макрофитов. Так, по данным Уестлека [63], при изменении скорости потока воды от 0,2 до 1 мм/сек фотосинтез у *Ranunculus pseufluitans* и *Potamogeton pectinatus* резко возрастал.

При дальнейшем увеличении скорости потока темп возрастания фотосинтеза уменьшался. При максимальной скорости потока интенсивность фотосинтеза в шесть раз превышала уровень фотоассимиляции углерода в стационарных условиях. Очевидно, при отсутствии перемешивания происходит уменьшение концентрации углекислоты в воде, граничащей с «невозмутимым» слоем, что равносильно увеличению толщины последнего.

На сопротивление диффузии CO_2 при фотосинтезе, кроме эффективной толщины неподвижного слоя, большое влияние могут оказывать коэффициенты диффузии двуокиси углерода в клеточных оболочках и мезоплазме. В исследованиях Чартьера [20] мезофильное сопротивление и сопротивление диффузии CO_2 в жидкой фазе клеточных структур и особенно хлоропластов наземных растений при высокой интенсивности света оказывало существенное воздействие на величину нетто-ассимиляции, а следовательно, выступало лимитирующим фактором фотосинтеза.

В стационарных условиях, когда концентрация $\text{CO}_2 < K_m$ и константа концентрация акцептора CO_2 , интенсивность фотосинтеза описывается уравнением:

$$PS = \frac{CO}{1/k + 1/p}$$

Согласно уравнению интенсивность фотосинтеза (PS) является функцией внешней концентрации углерода (CO) и зависит от констант реакций карбоксилирования (k) и проницаемости клетки для двуокиси углерода (p). В уравнении выражение $1/k$ соответствует реакционному сопротивлению карбоксилированию, а $1/p$ — сопротивлению водной диффузии.

На основании литературных данных Рейвен пришел к заключению, что у наземных растений с превращением углерода по циклу Кальвина, а возможно, и по пути C_4 -дикарбоновых кислот сопротивление карбоксилированию больше, чем сопротивление диффузии ($1/k, 1/p$).

Расчеты показывают, что в условиях хорошего перемешивания фотосинтез у хлореллы определяется сопротивлением карбоксилированию, а не $1/p$; у *Hydrodictyon africanum* путь диффузии CO_2 через «невозмутимый» слой, оболочку и протоплазму составляет около 120 мк. Ему соответствует величина $1/p$ 840 сек/см. Величина же $1/k + 1/p$ при низкой концентрации CO_2 приближается к $3 \times 10^{-3} - 10^{-4}$ сек/см. На этом основании Рейвен высказал предположение, что даже при высоких значениях сопротивления диффузии основным детерминантом фотосинтеза является сопротивление карбоксилированию.

Следует, однако, учесть, что в исследованиях Рейвена среда подвергалась весьма интенсивному перемешиванию. При отсутствии потока или перемешивания среды удельный вес сопротивления фосффузии будет резко возрастать и ограничивать интенсивность фотосинтеза.

Попытки определить величину сопротивления диффузии CO_2 у погруженных макрофитов не увенчались успехом. Можно констатировать, что диффузионное сопротивление играет важную роль в ограничении фотосинтеза водных растений, особенно с массивными мясистыми органами. Об этом свидетельствует низкая изотонная дискриминация ($^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$) при фотосинтезе гидробионтов по сравнению с таковой у сухоходольных растений [48].

Однако изучение температурных коэффициентов фотосинтеза при низких и высоких концентрациях углерода привело к противоречивым результатам. Так, температурный коэффициент фотосинтеза у *Hydrodictyon africanum* при ограничивающих концентрациях CO_2 (0,1 и 0,2 мМ) был равен 2, что соответствует температурным коэффициентам ферментативных реакций и значительно выше этого показателя для диффузионных процессов ($Q_{10}=1,0-1,4$). Следовательно, в этих условиях фотосинтез не лимитировался диффузией CO_2 [49].

Если восстановление углерода бикарбонатов чувствительно к уровню фотовосстановителя, то в присутствии гидрокарбонатов следует ожидать изменения направленности работы фотосинтетического аппарата растений. Изучение распределения радиоуглерода среди метаболитов рдеста пронзеннолистного при изменении рН в пределах 6,2—9,1 показало, что при увеличении щелочности среды снижение напряженности фотосинтеза сопровождается абсолютным уменьшением радиоактивности всех изучаемых ингредиентов [13]. При этом наименьшая активность обнаружена у растворимых углеводов; радиоактивность органических кислот, аминокислот, белков липидов и крахмала снижалась в меньшей мере. Вследствие этого удельный вес углеводов в общей радиоактивности метаболитов листа при рН 8,2—9,1 уменьшался на 14—26% по сравнению с таковым в кислой и нейтральной средах.

Полученные данные свидетельствуют, что доля углерода, восстанавливаемого по фотосинтетическому циклу Кальвина, при щелочной реакции среды уменьшалась. В этих условиях возрастал удельный вес восстановленного CO_2 через органические кислоты, связанные с азотистым обменом. В результате увеличивалось относительное включение радиоуглерода в свободные аминокислоты и белки. Отмечено также повышение относительного включения радиометки в другие полимерные соединения (липиды, крахмал), биосинтез которых сопряжен с расходом энергии АТФ. Хотя растворимые углеводы при высоких рН значительно преобладали среди продуктов фотоассимиляции радиоуглерода, качественный состав продуктов фотосинтеза изменялся в результате относительного активирования азотистого обмена и биосинтеза полимерных соединений.

Такие изменения направленности работы фотосинтетического аппарата при увеличении рН среды могут быть следствием специфической для фотоиспользования бикарбонатов реакции или возникать в результате изменения концентрации водородных ионов на фотохимические реакции фотосинтеза, ответственные за изменение соотношений между компонентами ассимиляционной силы, образующейся в процессе фотофосфорилирования.

Результаты наших исследований согласуются с литературными данными по влиянию рН на продукты фотоассимиляции углерода некоторыми водорослями. Так, Кальвиным [19] установлено, что изменение рН среды обуславливают различия в характере фиксации CO_2 :

включение $^{14}\text{CO}_2$ в малат и сахарозу клеток хлореллы зависело от величины рН. По данным Оулетта и Бенсона [47], высокая концентрация водородных ионов способствует включению радиоуглерода в 4-С соединения, а более низкий рН усиливает образование в клетках *Scenedesmus* С-3 веществ (сахаров, полисахаридов). Орс с сотр. [46] показал увеличение включения радиометки в продукты гликолатного пути (серин, глицин, гликолат) и аспарат при фотосинтезе *Chlamydomonas* в щелочной среде. Радиоактивность фосфорных эфиров, особенно фосфоглицерата и рибулезодифосфата, при этом уменьшалась. Характер распределения ^{14}C среди промежуточных продуктов фотосинтеза водорослей был аналогичным таковому в изолированных хлоропластах из *Atribullaria*: при высоких рН увеличивалось включение ^{14}C в продукты гликолатного пути и нерастворимые вещества, а радиоактивность сахарозы уменьшалась [22]. Распределение радиоуглерода среди ассимилятов при увеличении рН не зависело от общего поглощения ^{14}C или концентрации общего углерода в среде. Оптимум для фотосинтеза изолированных хлоропластов *Atribullaria* и шпината наблюдался при рН 7,5—7,7. При этом около 2/3 радиоуглерода включалось в соединения нерастворимой фракции. С увеличением рН радиоактивность нерастворимой фракции уменьшалась более быстрыми темпами. Радиоактивность растворимой фракции при разных рН изменяется мало, однако наблюдалось влияние щелочной среды на включение ^{14}C в большинство индивидуальных ингредиентов этой фракции.

Несоответствие оптимальных величин рН среды для фотоассимиляции углерода изолированными хлоропластами *Atribullaria* [7, 5] и клетками *in vivo* (рН < 7,0) может свидетельствовать о различном воздействии концентрации водородных ионов на биохимическое и диффузионное сопротивление.

Поскольку рН оказывает существенное воздействие на распределение ^{14}C , фиксированного при фотосинтезе хлоропластов *in vitro*, кажется вероятным, что цитоплазматическая рН может влиять на путь углерода при фотосинтезе *in vivo*. Измерение цитоплазматической рН клеток *Atribullaria* дало величины 8,0—8,4 [22]. Это может иметь значение в связи с результатами исследования Аллена с соавторами [15], которые показали, что фотатофосфорилирование в фрагментах хлоропластов шпината имеет отчетливый оптимум при рН 8,3.

Один из наиболее значительных эффектов рН на фотосинтезе изолированных хлоропластов *Atribullaria* состоит во включении ^{14}C в нерастворимую фракцию, включающую запасные и структурные полимеры. Отсюда предполагается существование зависящего от рН механизма, способного регулировать соотношение углерода между путями биосинтеза, ведущими к растворимым и нерастворимым продуктам.

Механизм воздействия рН на распределение фотосинтетического углерода остается невыясненным. Кислотно-основное равновесие, по-видимому, может оказывать влияние на продукты фотоассимиляции углерода как на стадии темновых биохимических реакций фотосинтеза, так и на уровне первичных фотохимических превращений пигмента сенсбилизатора.

Подтверждением этому являются результаты исследований Б. В. Евстигнеева [5], показавшие, что сдвиги кислотности среды в небольших пределах рН изменяют интенсивность обратимого фотовосстановления или фотоокисления хлорофилла и его аналогов *in vitro*. В присутствии, кроме пигментов, донора и акцептора электронов величина рН может служить фактором регулирования скорости фотосенсибилизированной окислительно-восстановительной реакции. При наличии двух акцепторов электронов, отличающихся по способности взаимодей-

ствовать с пигментом, изменение кислотности среды ведет к сенсibili- зированному фотовосстановлению того или другого акцептора. Таким образом, изменением рН можно регулировать направление переноса электронов от донора к акцептору.

В пользу предположения о важном значении кислотно-основного равновесия для первичных актов фотосинтеза свидетельствуют и результаты исследований Мейна (цит. по [5]), обнаружившего явление хемилюминесценции у предварительно освещенной суспензии хлоропластов при резком увеличении рН. Автор объяснил это явление воздействием уменьшения концентрации протона внутри тилакоидов на какое-то метастабильное состояние, образовавшееся при фотосинтезе.

Заключение

Условия существования и роль гидрофитов в самоочищении водоемов настоятельно требуют всесторонних исследований их эколого-физиологических особенностей. Развитие растений с различными физиолого-биохимическими особенностями в одном и том же водоеме приводит к возникновению у них дополнительных приспособлений. Со временем эти приспособительные механизмы становятся обязательной отличительной чертой жизнедеятельности растений. Всестороннее углубленное изучение таких приспособительных механизмов необходимо для раскрытия сущности некоторых процессов метаболизма растений и их роли в экосистеме.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексин О. А. 1970. Основы гидрохимии. Гидрометеозидат.
2. Бриллиант В. А. 1951. О различиях в фотосинтезе высших и низших водных растений в зависимости от условий среды. «Тр. Бот. ин-та АН СССР», серия 4, эксперим. бот., 8.
3. Горюнова С. В., Ржанова Г. Н., Орлеанский В. К. 1969. Синезеленые водоросли. Изд-во «Наука», М.
4. Гунар И. И., Крастина Е. Е. 1952. Угольная ангидраза в растениях. ДАН СССР, 83, 1.
5. Евстигнеев В. Б. 1971. О роли условий среды при фотохимических реакциях фотосинтеза. В сб.: Биохим. и биофиз. фотосинт., Иркутск.
6. Потапов А. А. 1950. Вопросы физиологии и экологии погруженных гидрофитов. В кн.: «Усп. совр. биол.», 29, 3.
7. Его же. 1956. Фотосинтез погруженных растений в связи с зарастанием верховьев Цимлянского водохранилища. Тр. ВГБО, 7.
8. Рабинович Е. И. 1951. Фотосинтез. ИЛ, М.
9. Саляев Р. К. 1965. О механизме поглощения веществ корнями растений. «Физиол. раст.», 12, 4.
10. Его же. 1969. Поглощение веществ растительной клеткой. Изд-во «Наука», М.
11. Сруогините А. В., Шпокенс А. П. 1969. К вопросу об активности карбоангидразы в растениях. «Физиол. раст.», 16, 1.
12. Хит О. 1972. Фотосинтез (Физиологические аспекты). Изд-во «Мир», М.
13. Шиян П. Н., Мережко А. И. 1972. Влияние концентрации водородных ионов на фотосинтез и метаболизм радиоуглерода у водных растений. «Гидробиол. ж.», 8, 2.
14. Шутов Д. И. 1926. Ассимиляция водных растений и активная реакция среды. «Уч. зап. Сарат. ин-та», 5, 2.
15. Allen M. B., Whatley F. R., Arnon D. I. 1958. Photosynthesis by isolated chloroplasts. VI. Rates of conversion of light into chemical energy in photosynthetic phosphorylation. «Biochim. Biophys. Acta», 27, 1.
16. Blinks L. R. 1963. The effect of pH upon the photosynthesis of littoral marine algae. «Protoplasma», 57, 1.
17. Bowers G. W. 1969. Carbonic anhydrase in marine algae. «Plant Physiol.», 44, 5.
18. Briggs G. E. 1959. Bicarbonate ions as a source of carbon dioxide for photosynthesis. «J. Exp. Bot.», 10, 1.
19. Calvin M., Bassham J. A. et al. 1951. The path of carbon in photosynthesis. X. Carbon dioxide assimilation in plants. «Proc. Soc. Exp. Biol. Med.», 5, 3.
20. Chartier P. 1969/1971. Assimilation nette d'une culture couvrante. II. La réponse de l'unité de surface de feuille. «Ann. physiol. veget.», 11, 3.

21. Chen T. M., Broun R. H., Blanc C. C. 1970. CO₂ compensation concentration, rate of photosynthesis and carbonic anhydrase activity of plants. «Weed Sci.», 18, 3.
22. Dodd W. A., Bidwell R. G. S. 1971. The effect of pH on the products of photosynthesis in ¹⁴CO₂ by chloroplast preparation from *Acetabularia mediterranea*. «Plant Physiol.», 47, 6.
23. Emerson R., Green L. 1938. Effect of hydrogen ion concentration on *Chlorella* photosynthesis. «Plant Physiol.», 15, 157.
24. Enns T. 1967. Facilitation by carbonic anhydrase of carbon dioxide transport. «Science», 155, 1.
25. Everson R. G., Slack C. R. 1968. Distribution of carbonic anhydrase in relation to the C¹⁴ pathway of photosynthesis. «Phytochemistry», 7, 4.
26. Felföldy L. S. M. 1960. Photosynthetic experiments with unicellular algae of different photosynthetic type. «Annal. Biol. Tihany», 27, 1.
27. Felföldy L. S. M. 1960. Effect of cyanide on algae photosynthesis at different pH. «Physiol. Pl.», 13, 4.
28. Felföldy L. S. M. 1961. Effect of temperature on photosynthesis in three unicellular algae strains. «Acta Biol. Hung.», 12, 1.
29. Felföldy L. S. M. 1962. On the role of pH and inorganic carbon sources in photosynthesis of unicellular algae. «Acta Biol. Hung.», 13, 2.
30. Gilbert D. L. 1964. Cosmic and geophysical aspects of the respiratory gases. «J. Handbook of Physiology», sect. 3, 1 (ed. W. O. Fonn, M. Rahn).
31. Hartman R. T., Brown D. L. 1967. Changes in internal atmosphere of submersed vascular hydrophytes in relation to photosynthesis. «Ecology», 48, 2.
32. Hood D. W., Park K. 1963. Bicarbonate utilization by marine phytoplankton in photosynthesis. «Physiol. Pl.», 15, 2.
33. Hungnes A. P., Cockhull K. E. 1969. Effect of carbon dioxide concentration on the growth of *Callistephus chinensis* cultivar. «Johannistag. Ann. Bot.», 33, 3.
34. Ikemori M., Nishida K. 1966. Inorganic carbon sources and the inhibition of Diamox on the photosynthesis of marine algae *Ulva pertusa*. «Ann. Rep. Notomarine Lab.», 7, 1.
35. Ikemori M., Nishida K. 1968. Carbonic anhydrase in the marine algae *Ulva pertusa*. «Physiol. Pl.», 21, 2.
36. Jolliffe (Thomes) E. A., Tregunna E. B. 1970. Studies on HCO₃⁻ ion uptake during photosynthesis in benthic marine algae. «Phycologia», 9 (3/4).
37. Ketchum B. N. 1954. Mineral nutrition of phytoplankton. «Ann. Rev. Plant Physiol.», 5, 1.
38. Litchfield C. D., Hood D. W. 1964. Evidence of carbonic anhydrase in marine and freshwater algae. «Verh. Int. Verein. theor. angew. Limnol.», 15, 6.
39. Österlind S. 1949. Growth conditions of the algae *Scenedesmus quadricauda* with special reference to the inorganic carbon sources. «Symb. Bot. Upsal.», 10, 3.
40. Österlind S. 1950. Inorganic carbon sources of green algae. I. Growth experiments with *Scenedesmus quadricauda* and *Chlorella pyrenoidosa*. «Physiol. Pl.», 3, 3.
41. Österlind S. 1950. Inorganic carbon sources of green algae. II. Carbonic anhydrase in *Scenedesmus quadricauda* and *Chlorella pyrenoidosa*. Там же.
42. Österlind S. 1951. Inorganic carbon sources of green algae. III. Measurements of photosynthesis in *Scenedesmus quadricauda* and *Chlorella pyrenoidosa*. «Physiol. Pl.», 4, 2.
43. Österlind S. 1951. Inorganic carbon sources of green algae. IV. Photoactivation of some factor necessary for bicarbonate assimilation. «Physiol. Pl.», 4, 3.
44. Österlind S. 1952. Inorganic carbon sources of green algae. V. Inhibition of photosynthesis by cyanide. «Physiol. Pl.», 5, 3.
45. Österlind S. 1952. Inorganic carbon sources of green algae. VI. Further experiments concerning photoactivation of bicarbonate assimilation. «Physiol. Pl.», 5, 3.
46. Orth G. M., Tolbert N. E., Siminer E. 1966. Rate of glycolate formation during photosynthesis at high pH. «Plant Physiol.», 41, 1.
47. Ouellet C., Benson A. A. 1952. The path of carbon in photosynthesis. XIII. pH effects in CO₂ fixation by *Scenedesmus*. «J. Exp. Bot.», 3, 2.
48. Park R., Epstein S. 1960. Carbon isotope fractionation during photosynthesis. «Geochim. Cosmochim. Acta», 36, 1.
49. Raven J. A. 1968. The mechanism of photosynthetic use of bicarbonate by *Hydrodictyon africanum*. «J. Exp. Bot.», 19, 2.
50. Raven J. A. 1969. Effects of inhibitors on photosynthesis and the active influxes of K and Cl in *Hydrodictyon africanum*. «New Phytol.», 68, 1.
51. Raven J. A. 1970. Exogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis. «Biol. Rev.», 45, 1.
52. Ruttner F. 1921. Das elektrolytische Leitvermögen verdünnter Lösungen unter dem Einfluss submerser Gewächse Sitzber. «Akad. Wiss.», 1, 130 (71).
53. Ruttner F. 1947, 1948. Zur Frage der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen. I, II. «Öst. bot. Z.», 94, 95.

54. Ruttner F. 1953. Die Kohlenstoffquellen für die Kohlensäureassimilation submer-
ser Wasserpflanzen. «Scintia», Bologna, 88, 20.
55. Sculthorpe C. D. 1967. The Biology of Aquatic Vascular Plants. (Ed. E. Arnold),
London.
56. Skirrow G. 1969. The dissolved gases — carbon dioxide. In: «Chem. Oceanogr.»,
1 (ed. J. P. Rilay, G. Skirrow), Acad. Press., L.—N.Y.
57. Smith F. A. 1968. Rates of photosynthesis in Characean cells. II. Photosynthetic
 $^{14}\text{CO}_2$ fixation and ^{14}C -bicarbonate uptake by Characean cells. «J. Exp. Bot.», 19, 58.
58. Steemann-Nielsen E. 1944. Dependence of freshwater plants on quantity of
carbon dioxide and hydrogen ion concentration. «Dansk. bot. Ark.», 11 (8).
59. Steemann-Nielsen E. 1946. Carbon sources in the photosynthesis of aquatic
plants. «Nature», Lond., 158 (594).
60. Steemann-Nielsen E. 1947. Photosynthesis of aquatic plants with special refer-
ence to the carbon sources. «Dansk bot. Ark.», 12 (8).
61. Steemann-Nielsen E. 1947. Diffusion of dissolved substances through parts
and leaves of aquatic plants. «Nature», 160, 4063.
62. Steemann-Nielsen E. 1960. Uptake of CO_2 by the plant. In: «Encyclopedia
of Plant Physiology», 5 (ed. W. Ruhland), Springer—Verlag, Berlin.
63. Steemann-Nielsen E., Kristiansen J. 1949. Carbonic anhydrase in sub-
mersed autotrophic plants. «Physiol. Pl.», 2, 325.
64. Steemann-Nielsen E. 1966. The uptake of free CO_2 and HCO_3^- during photo-
synthesis of plankton algae with special reference to the coccolithophorid *Cocco-
lithus huxleyi*. «Physiol. Pl.», 19, 232.
65. Thomas M. D. 1965. Photosynthesis (carbon assimilation): Environmental and
metabolic relationships. In: «Plant Physiol.»: a Treatise, 4A, (Ed. F. C. Steward),
New York: Acad. Press.
66. Thomas E. A., Tregunna E. B. 1968. Bicarbonate ion assimilation in photosyn-
thesis by *Sargassum muticum*. «Can. J. Bot.», 46, 3.
67. Tregunna E. B., Thomas E. A. 1968. Measurement of inorganic carbon and
photosynthesis in seawater by CO_2 and pH analysis. «Can. J. Bot.», 46, 4.
68. Waygood E. R., Mache R., Tan C. K. 1969. Carbon dioxide, the substrate for
phosphoenolpyruvate carboxylase from leaves of maize. «Can. J. Bot.», 47.
69. Westlane D. F. 1967. Some effects of low-velocity currents on the metabolism
of aquatic macrophytes. «J. Exp. Bot.», 18, 55.
70. Wetzel R. G. 1965. Techniques and problems of primary productivity measure-
ments in higher aquatic plants and periphyton. «Mem. Ist. Ital. Idrobiol.», 18, Suppl.
71. Wetzel R. G. 1969. Excretion of dissolved organic compounds by aquatic macro-
phytes. «Bio. Scie.», 19, 6.