

УДК 581.1.035: 581.132

**ОСОБЕННОСТИ УГЛЕКИСЛОТНОГО ГАЗООБМЕНА
В ПЕРЕХОДНЫХ СОСТОЯНИЯХ ФОТОСИНТЕЗА
ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ ОСВЕЩЕНИЯ ОБЪЕКТА К ТЕМНОТЕ
ИНДУЦИРОВАННОЕ СВЕТОМ ВЫДЕЛЕНИЕ CO₂****В. Е. СЕМЕНЕНКО***Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР, Москва*

При рассмотрении вопросов энергетики фотосинтеза (максимальных квантовых выходов, коэффициентов полезного действия (к. п. д.) фотосинтеза, дисмутации энергии) различные исследователи допускают участие в механизмах фотосинтеза обратных реакций. Это позволяет представить сравнительно простые механизмы суммирования энергии отдельных квантов света в процессе ступенчатого восстановления углерода при биологически допустимых энергетических перепадах на каждой ступени (за один акт) и высокой эффективности утилизации энергии каждого отдельного кванта света. Однако непосредственная регистрация обратных реакций в период освещения фотосинтезирующих клеток, определение интенсивности этих реакций и их значения для фотосинтеза, а также изучение участия в них углекислоты представляют большие методические трудности, и в целом вопрос о наличии и роли этих реакций в механизме фотосинтеза продолжает дискутироваться. Исследовавшаяся в этом плане связь между фотосинтезом и дыханием остается невыясненной, а данные по этому вопросу противоречивыми. Так, Вейгл и Кальвин [1] сообщили о резком уменьшении интенсивности дыхания на свету, Гаффрон [2] пришел к выводу о независимости дыхания и фотосинтеза, а Браун [3] — о полном отсутствии влияния фотосинтеза на дыхание. Бёрк и Варбург [4], напротив, обнаружили специфическое увеличение дыхания на свету в 10 и более раз и, основываясь именно на этом эффекте «экстра» или «светового» дыхания, дали объяснение зарегистрированным ими низким двух—четырёхквантовым расходом и выдвинули известную гипотезу «об одноквантовых расходах фотосинтеза». Гаффрон и Розенберг [5] не считают возможным придавать такое значение обратным реакциям фотосинтеза, хотя Гаффрон (цит. по Рабиновичу [6]) и нашел временное увеличение скорости выделения CO₂ вскоре после выключения света. В то же время значительно увеличенным после выключения света обнаружили дыхание Брэкет, Олсон, Крикард [7]. Увеличение интенсивности поглощения кислорода после выключения света наблюдал также Шетлик [8], а высокую интенсивность выделения углекислоты после световой экспозиции обнаружил Хурдук [9]. Колесников [10], анализируя особенности биохимических превращений в фотосинтезе и дыхании, приходит к заключению о тесной взаимосвязи этих двух процессов. При изучении механизма процессов индукционного периода фотосинтеза с помощью радиоизотопа углерода C¹⁴ нами [11, 12] было пока-

зано, что вслед за «глотком» углекислоты, который наблюдается в начале освещения объекта, происходит обратное выбрасывание части CO_2 в результате тесно взаимосвязанных с поглощением CO_2 процессов, интенсивность которых составляет примерно 60% от интенсивности поглощения углекислоты в период «глотка», и было высказано предположение, что особенности кинетики ассимиляции CO_2 в период индукции определяют сопряженным действием прямых и обратных реакций фотосинтеза. Кроме того, как сообщалось в ранее опубликованной работе [13], при изучении переходных явлений фотосинтеза с помощью C^{14} в условиях замкнутой камеры был отмечен эффект интенсивного выделения углекислоты в течение нескольких минут после выключения света. Этот эффект был изучен в ряде специальных опытов, и полученные результаты могут быть использованы, по-видимому, для подтверждения существования специфических, возбуждаемых светом и связанных с фотосинтезом обратных реакций.

ИЗУЧЕНИЕ ПЕРЕХОДНЫХ ЯВЛЕНИЙ В УГЛЕКИСЛОТНОМ ГАЗООБМЕНЕ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ ОСВЕЩЕНИЯ ОБЪЕКТА К ТЕМНОТЕ

Опыты проводились на приборе, который был описан ранее [13]. Переходные явления учитывались по поглощению листьями C^{14}O_2 в условиях замкнутой камеры.

1. Кинетика CO_2 -газообмена при переходе от освещения листа к темноте

Уже в первых опытах при изучении кинетики поглощения углекислоты в индукционном периоде фотосинтеза мы обратили внимание на то, что при выключении света в камере наблюдается довольно быстрое повышение уровня радиоактивности, которое трудно было приписать обычному эффекту темнового дыхания.

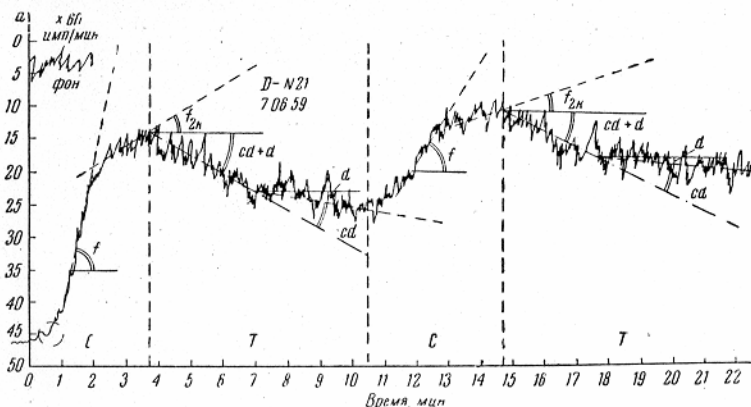


Рис. 1. Кинетика углекислотного газообмена при переходе от освещения листа к темноте (Объяснение в тексте)

Оказалось, что скорость повышения радиоактивности в камере не одинакова с течением времени. В первые минуты после выключения света наблюдается быстрое выделение C^{14}O_2 , которое в дальнейшем, через 3—4 мин. темновой экспозиции, заменяется более медленным и монотонным повышением радиоактивности. На получаемых диаграммах записей радиоактивности в камере этот эффект описывался, как

видно из рис. 1, кривыми, которые имеют участок крутого падения (сразу же после выключения света) и участок более плавного понижения кривой. Обнаруживаемый излом кривой повышения активности в камере после затемнения объекта можно было объяснить эффектами последствия света. Было высказано предположение о том, что круто-спускающийся участок кривой отражает остаточные явления усилившихся (индуцированных) на свету окислительных процессов, а плавное понижение кривой — темновое дыхание.

2. Зависимость темнового выделения углекислоты в первые минуты после выключения света от интенсивности фотосинтеза в момент выключения света

Индукцированное светом выделение CO_2 и дыхание. Изучение интенсивности темнового выделения углекислоты, следующего сразу же после выключения света, проводилось нами так же, как и опыты по исследованию индукционных явлений [11, 12], на листьях подсолнечника. Кривые, получаемые в результате экспозиций в камере с C^{14}O_2 листьев *Helianthus annuus*, переносили в декартову систему координат и обрабатывали описанным ранее [13] графоаналитическим методом.

Таблица 1

Зависимость темнового выделения углекислоты в первые минуты после выключения света от интенсивности фотосинтеза в момент выключения света у *Helianthus annuus*

Интенсивность фотосинтеза (f_{2k}) в момент выключения света, мг/мин на $19,5 \text{ см}^2 \times 10^{-3}$	Выделение CO_2 в первые минуты после выключения света (cd)		Отношение $\frac{cd}{f_{2k}}$
	интенсивность, мг/мин , на $19,5 \text{ см}^2 \times 10^{-3}$	продолжительность, мин.	
0,554	0,348	3	0,616
0,654	0,520	3	0,795
0,984	0,585	3	0,595
0,654	0,394	3	0,602
0,585	0,362	4,5	0,619
0,362	0,206	4,3	0,568
5,41	3,26	6	0,604
11,42	7,57	3,1	0,664
22,83	12,53	2,5	0,554
6,87	3,79	3	0,552
11,3	6,63	2,6	0,585
1,83	1,10	7	0,601

В среднем: | | | 0,613

С целью изучения взаимосвязи и зависимости интенсивности выделения углекислоты в первые минуты темнового периода (cd) * от интенсивности предшествующего фотосинтеза (f_{2k})

были поставлены опыты, в которых световая экспозиция проводилась при различных интенсивностях света, концентрации CO_2 (и различных сочетаниях концентрации CO_2 и интенсивности света) на листьях различного возраста и с листьями, в различной степени насыщенными предварительно C^{14} .

Результаты обработки полученных материалов приведены в табл. 1. Как видно из этой таблицы, между интенсивностью наблюдаемого в первые минуты после выключения света активного выделения углекислоты и интенсивностью фотосинтеза в момент выключения света обнаруживается тесная коррелятивная зависимость. Чем выше интенсивность фотосинтеза, тем интенсивней происходит наблюдающееся в течение 3—4 мин. после выключения света выделение CO_2 . И, наоборот, чем слабее интенсивность фотосинтеза в момент выключения света, тем меньше интенсивность такого выделения.

* Интенсивность cd вычислялась как разница между tg угла наклона кривой в первые минуты после выключения света и tg дальнейшего угла наклонной кривой (d).

Эти результаты дали основание для предположения о том, что на блюдающаяся временно, после выключения света в течение нескольких первых минут темноты, повышенная интенсивность выделения углекислоты определяется окислительными процессами, которые активируются на свету пропорционально фотосинтезу и остаточные явления которых обнаруживаются в виде описанного переходного эффекта при выключении света.

При этом отношение интенсивности этого индуцированного светом выделения CO_2 к интенсивности фотосинтеза в момент выключения света $\left(\frac{cd}{f_{2k}}\right)$ равно в среднем, как видно из табл. 1, 0,613, т. е. составляет величину, как оказалось, близкую к той, которая была получена при изучении отношения выброса CO_2 к ее «глотку» в индукционном периоде фотосинтеза (0,61) [12]. Этот факт, по-видимому, указывает на то, что переходные явления фотосинтеза в начале освещения (во время индукции) и при резком переходе от освещения к темноте определяются аналогичными или одинаковыми процессами, и его, вероятно, можно рассматривать как еще одно доказательство важной роли обратных реакций в фотосинтетическом механизме ассимиляции энергии света. Во всяком случае, этот факт дал нам основание при проведении экспериментов использовать изучение переходных явлений, наблюдающихся при выключении света, для выяснения соподчиненности «прямых» (наблюдаемых как поглощение CO_2) и «обратных» (наблюдаемых как обратный выброс CO_2) реакций в индукционном периоде фотосинтеза.

Таблица 2

Зависимость темнового выделения углекислоты в первые минуты после выключения света от степени предварительного насыщения C^{14} листа *Helianthus annuus*

Степень предварительного насыщения листа C^{14} , мкюри		Интенсивность выделения CO_2 , мг/мин на $19,5 \text{ см}^2 \times 10^{-3}$
на вырезку листа ($19,5 \text{ см}^2$)	на $1 \text{ см}^2 \times 10^{-3}$	
0,494	9,95	3,26
0,388	19,9	3,79
0,388	19,9	12,53
0,388	19,9	7,57
0,485	24,9	1,40

Таблица 3

Зависимость продолжительности выделения углекислоты в первые минуты после выключения света от интенсивности фотосинтеза в момент выключения света у *Helianthus annuus*

Интенсивность фотосинтеза, мг/мин, на $19,5 \text{ см}^2 \times 10^{-3}$	Продолжительность выделения CO_2 , мин
0,362	4,3
0,554	3
6,87	3
11,42	2,6

Однако прежде чем переходить к описанию этих опытов, необходимо рассмотреть еще ряд полученных результатов, важных в методическом отношении. Дело в том, что описанная выше кинетика выделения C^{14}O_2 в момент выключения света (а именно: интенсивное выделение C^{14}O_2 , сменяющееся через некоторое время более слабым) могла определяться, как можно было бы предположить, следующими причинами: первоначальное, более интенсивное выделение C^{14}O_2 является результатом преимущественного (в первую очередь) использования на дыхание только что возникших («свежих») продуктов фотосинтеза, а затухание выбрасывания C^{14}O_2 — истощением этого резервуара. Однако это предположение пришлось оставить, поскольку интенсивность первоначального активного выделения CO_2 после выключения света оказалась не зависящей, как видно из табл. 2, от степени предварительного насыщения листа C^{14} .

Кроме того, что еще более важно, было найдено, как видно из табл. 3 (см. также табл. 1), что продолжительность индуцированного

светом интенсивного выброса $C^{14}O_2$ в первые минуты темного периода не зависит от интенсивности предшествовавшего фотосинтеза. Это является довольно существенным обстоятельством, так как можно было предполагать, что первоначальное интенсивное выделение $C^{14}O_2$ определяется тем, что на дыхание используются в первую очередь промежуточные продукты фотосинтеза.

В этом случае при постоянной интенсивности протекания процессов дыхания имеющийся резервуар промежуточных продуктов фотосинтеза использовался бы с большей (если интенсивность предшествовавшего фотосинтеза велика) или с меньшей (если интенсивность фотосинтеза мала) скоростью, т. е. за различное время, тем более что в данных, приведенных в табл. 1, изменение интенсивности фотосинтеза достиглось не только за счет варьирования интенсивности света, но и за счет концентрации CO_2 в камере, что неизбежно должно было приводить к различному содержанию в листе промежуточных продуктов фотосинтеза. Однако, как видно из указанных таблиц, все это не приводило к изменению продолжительности индуцированного (по сравнению с дыханием) выделения CO_2 в первые минуты темного периода.

Таким образом, наблюдаемый эффект, по-видимому, действительно отражает специфические индуцированные светом и связанные с фотосинтезом окислительные процессы. Об этом же свидетельствуют и рассматриваемые ниже опыты, в которых дыхание было скомпенсировано слабым светом.

3. Изучение взаимосвязи (соподчиненности) индуцированного светом выделения углекислоты и фотосинтеза

Изучение с помощью C^{14} особенностей кинетики поглощения углекислоты в период индукции фотосинтеза показало [12], что они определяются сопряженным действием поглощения и обратного выделения CO_2 , которые удается наблюдать в начальные периоды фотосинтеза. Было показано, что обратное выделение CO_2 тесно связано с интенсивностью начального ее поглощения и находится в такой же зависимости от факторов, определяющих интенсивность фотосинтеза, как и фотосинтез. Оказалось также, что остаточные явления обратных реакций, в которых участвует углекислота, наблюдаются в переходных процессах при внезапном выключении света.

Однако полученные результаты не давали возможности или были недостаточными для того, чтобы можно было судить о соподчиненности процессов, определяющих поглощение и обратное выделение CO_2 , наблюдаемое в переходных состояниях фотосинтеза. Оставался неясным вопрос о том, протекают ли эти процессы параллельно и независимо друг от друга активируются светом (рис. 2, А) или они находятся в последовательной (рис. 2, Б) соподчиненности в цепи фотосинтетических механизмов.

В то же время изучение этого вопроса представлялось существенным для выяснения природы процессов, которые наблюдаются во время индукции и затухания фотосинтеза при включении и выключении света.

Мы попытались использовать для изучения этих вопросов эффект индуцированного светом выделения CO_2 , который наблюдается, как было показано выше, в момент выключения света, сочетая в опытах

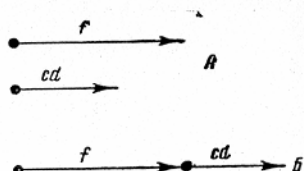


Рис. 2. Сопряженность прямых и обратных реакций фотосинтеза

(Объяснение в тексте)

действие света на лист, насыщенный C^{14} , с экспонированием его в среде, свободной и обогащенной $C^{12}O_2$.

Опыты проводили с помощью описанной [13] камеры, к которой были подключены дополнительные приспособления, позволившие быстро во время опытов заполнять камеру воздухом, обогащенным углекислотой $C^{12}O_2$ или без CO_2 взамен среды с $C^{14}O_2$.

В приведенных в предыдущем разделе данных индуцированное светом выделение углекислоты, наблюдающееся после выключения света, вычисляли как разницу между первоначальным крутым наклоном кривой и дальнейшим более плавным ее опусканием. При этом предполагали, что более медленное и равномерное выделение $C^{14}O_2$, описываемое вторым участком кривой после выключения света, определяется эффектом обычного дыхания. Об этом свидетельствовало то, что это выделение CO_2 протекает равномерно и все время после выключения света, а также то, что интенсивность его, как показал анализ кривых и расчеты, составляет примерно 14—18% от интенсивности фотосинтеза, в отличие от первоначального активного выделения углекислоты, интенсивность которого, как видно из табл. 1, составляет 60% от интенсивности фотосинтеза.

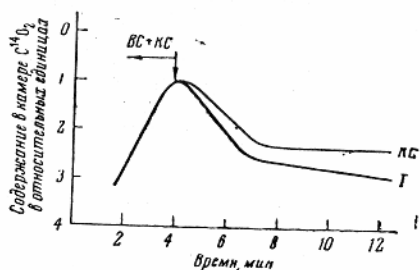


Рис. 3. Особенности углекислотного газообмена при переходе от освещения листа возбуждающим светом к темноте и освещению слабым светом

Стрелками *BC + KC* указано направление действия и момент выключения возбуждающего света; кривая *KC* — углекислотный газообмен при переходе от освещения объекта возбуждающим светом к освещению слабым светом; кривая *T* — то же, что и *KC*, но при переходе к темноте

включался одновременно с интенсивным возбуждающим светом (*BC*), но при выключении возбуждающего света компенсирующий свет оставался включенным. Результаты таких опытов показаны на рис. 3.

Как видно из рис. 3, в условиях освещения листа (после выключения возбуждающего света) слабым светом, соответствующим компенсационной точке фотосинтеза, так же как и в опытах при переходе от возбуждающего света к темноте, наблюдается в течение нескольких минут интенсивное выделение CO_2 . Однако в дальнейшем кривая активности в камере идет горизонтально. Таким образом, применение светом компенсирующего дыхание, позволило отделить индуцированное светом выделение CO_2 от выделения углекислоты, сопровождающего дыхание.

Для изучения роли углекислоты в процессе возбуждения индуцированного светом выделения CO_2 , т. е. вопроса о том, происходит активирование этого процесса светом, как таковым, или протекание его сопряжено с ассимиляцией CO_2 , были поставлены следующие опыты.

Лист экспонировали на ярком свету в камере с углекислотой с высокой удельной активностью $C^{14}O_2$ и насыщали его таким образом C^{14} . Затем камеру быстро промывали от $C^{14}O_2$ воздухом, свободным от углекислоты, или воздухом, обогащенным $C^{12}O_2$. После этого лист снова подвергали действию возбуждающего света, после которого следо-

О том, что эффект активного выделения CO_2 , обнаруживаемый в первые минуты темнового периода, является результатом активирования специфических, отличных от нормального дыхания процессов, говорят также опыты, в которых после действия возбуждающего света лист экспонировали не в темноте, а при слабом свете, соответствующем компенсационному пункту фотосинтеза. При этом свет, компенсирующий дыхание (*KC*),

компенсирующий дыхание (*KC*),

вала экспозиция в условиях освещения светом, компенсирующим дыхание. Результаты таких опытов представлены в виде графика на рис. 4.

Оказалось, как видно из рис. 4, что, если лист освещали возбуждающим светом в среде без CO_2 , то при переходе к освещению светом, компенсирующим дыхание, в камере не наблюдается индуцированного светом выделения C^{14}O_2 . Если же освещение листа, насыщенного C^{14} , проводили в среде с углекислотой (C^{12}O_2), то при выключении возбуждающего света обнаруживается выделение радиоактивной углекислоты, длящееся 4—5 мин. Необходимо отметить при этом, что интенсивность выделения C^{14}O_2 в описанных опытах листьями, предварительно насыщенными C^{14} , была по абсолютным величинам несколько меньше, чем в опытах, в которых эффект выделения C^{14}O_2 после выключения возбуждающего света наблюдался непосредственно после экспонирования листа в C^{14}O_2 .

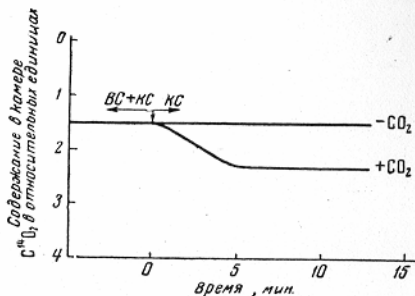


Рис. 4. Влияние углекислоты на возбужденное индуцированное светом выделение C^{14}O_2 , наблюдаемого в первые минуты после выключения возбуждающего света

Тем не менее полученные результаты, указывающие на необходимость присутствия углекислоты в период действия на лист возбуждающего света, нужно, по-видимому, интерпретировать таким образом, что наблюдающееся в течение некоторого времени после выключения возбуждающего света интенсивное выделение углекислоты связано не с непосредственным влиянием света, а сопряжено с действием определенных механизмов, сопровождающих ассимиляцию углекислоты.

Эти результаты можно рассматривать как указание на то, что индуцированное светом выделение углекислоты и поглощение ее находятся в последовательной соподчиненности, что проще всего может быть объяснено механизмами участия углекислоты в процессах дисмутации энергии в фотосинтезе.

Об этом же говорят опыты, которые показали эффективность красного света ($\lambda=590-700$ нм) в отношении возбуждения интенсивного выделения углекислоты в начале темного периода, а также опыты, в которых была снята световая кривая индуцированного светом выделения углекислоты.

Исследования эти также были проведены с листьями, насыщенными C^{14} , которые подвергались действию различного по интенсивности возбуждающего света в воздухе, обогащенном C^{12}O_2 . Интенсивность света изменялась с помощью нейтральных светофильтров НС-6, НС-7 и НС-8. Результаты этих опытов приведены в табл. 4, в которой интенсивность индуцированного светом выделения C^{14}O_2 выражена как тангенсы угла наклона кривых увеличения радиоактивности в камере после перехода от освещения листа различным по интенсивности возбуждающим светом к освещению его светом, компенсирующим дыхание. Графически это изображено на рис. 5.

Как видно из табл. 4 и рис. 5, интенсивность индуцированного светом выделения углекислоты увеличивается с повышением интенсивности возбуждающего света и имеет световую кривую, близкую к световым кривым фотосинтеза.

Таким образом, эти опыты показали, что интенсивное выделение углекислоты, которое наблюдается после выключения света, возбуждается не непосредственным влиянием света, а сопряжено с действием

определенных механизмов, сопровождающих ассимиляцию углекислоты. Эти результаты могут указывать также, по-видимому, на то, что индуцированное светом выделение углекислоты и поглощение ее находятся в последовательной соподчиненности, что может быть объяснено

Таблица 4

Влияние интенсивности возбуждающего света на индуцированное светом выделение углекислоты

№ пп	Интенсивность света, лк	Интенсивность индуцированного светом выделения $C^{14}O_2$ (относительные ед., $1g \Phi$)
1	32 000	0,158
2	23 000 (НС-6)	0,090
3	13 500 (НС-7)	0,069
4	4900 (НС-8)	0,040

механизмами участия углекислоты в процессах дисмутации энергии в фотосинтезе.

Описанный эффект индуцированного светом выделения углекислоты, связанного с фотосинтетической ассимиляцией CO_2 , подтверждает ранее высказанное нами предположение [11, 12] о том, что углекислота в фотосинтезе принимает участие не только как субстрат углеродного питания растений, но функционирует также в энергетических механизмах в качестве своего рода ката-

литического агента при создании «восстановительной силы фотосинтеза». Косвенным подтверждением гипотезы об участии углекислоты в таких механизмах могут служить данные, указывающие на необходимость присутствия CO_2 для восстановления нитратов в листьях растений на свету [14—17] (факт, оставшийся никем не разъясненным), чего

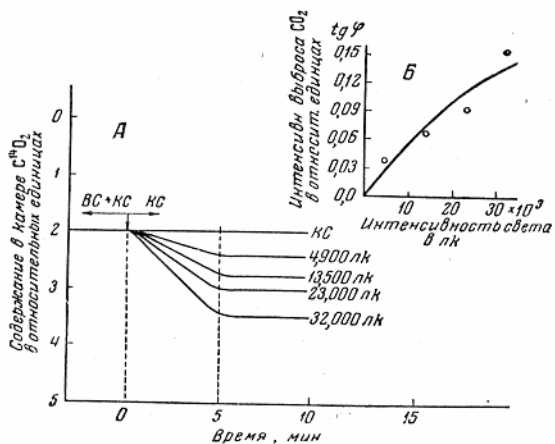


Рис. 5. Влияние интенсивности возбуждающего света на интенсивность индуцированного светом выделения углекислоты

Стрелкой отмечено время выключения возбуждающего света

не должно было бы быть, если бы в механизмах образования ТПН- H_2 и АТФ на свету не участвовала углекислота: опыты Винтерманса [18], обнаружившего связь между наличием CO_2 и фотофосфорилированием; эксперименты Штерн и Веннесланд [19], которые подтвердили данные Варбурга [20] о каталитической функции CO_2 в реакциях Хилла.

Участие CO_2 в создании «восстановительной силы фотосинтеза» можно представить себе, если допустить наличие обратных реакций, в которых первично возникающие слабовосстановленные продукты частично подвергаются окислению с фиксацией энергии в пирофосфатных

связях и последующим использованием ее для восстановления CO_2 и других биосинтезов. В этой связи особенный интерес представляют данные о наличии в зеленых тканях индуцированного светом («светового») поглощения кислорода, которое возбуждается, правда, в большей степени синим светом, чем красным, но не может быть отождествлено с темновым дыханием [8, 21—23], а также специфических фотооксидаз, присущих только хлорофиллоносным тканям [24, 25].

В 1963 г., когда данная работа находилась в печати, появились чрезвычайно интересные данные Хоха, Оуэнса и Кока [26], которые масс-спектрометрически с помощью O^{16} и O^{18} в опытах на водорослях в условиях стационарного протекания фотосинтеза зарегистрировали специфическое поглощение кислорода, индуцированное красным светом, которое составило около 30% от фотосинтеза. В этом же году Браун [27] в опытах со *Stichococcus* при облучении клеток светом с $\lambda=670$ нм четко зарегистрировал эффект индуцированного светом поглощения O_2 в момент выключения света, совершенно аналогичный по характеру с описанным в статье эффектом индуцированного светом выделения CO_2 . При этом Хох, Оуэнс и Кок также предполагают, что найденное ими индуцированное светом поглощение O_2 связано с реакциями фотофосфорилирования.

По-видимому, описанный нами в статье эффект индуцированного светом и связанного с фотосинтезом выделения CO_2 , так же как и явление светового поглощения кислорода, определяется функционированием одного механизма, скорее всего связанного с процессами запасания энергии в фотосинтезе, и могут указывать на важную роль обратных реакций в энергетических механизмах фотосинтеза.

ВЫВОДЫ

1. При изучении переходных явлений фотосинтеза, наблюдающихся после выключения света, обнаружены остаточные явления индуцированного светом интенсивного выделения углекислоты, длящиеся в течение 3—5 мин. после выключения света.
2. Показано, что интенсивность индуцированного светом выделения углекислоты коррелирует с интенсивностью фотосинтеза в момент выключения света и составляет примерно 60% от его величины; возбуждается светом с $\lambda=590—700$ нм и обнаруживает такую же закономерность от интенсивности возбуждающего света, как и фотосинтез.
3. Показано, что индуцированное светом выделение углекислоты возбуждается только в присутствии CO_2 во время действия возбуждающего света.
4. Высказывается предположение о том, что углекислота в фотосинтезе используется не только как субстрат углеродного питания растений, но участвует также в механизмах создания «восстановительной силы» фотосинтеза, функционируя в циклических процессах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Weigl J. W., Calvin M. J. *Chem. Phys.*, 17, 210, 1949.
2. Gaffron H. *Biochem. Z.*, 292, 241, 1937.
3. Brown A. H. *Amer. J. Bot.*, 40, 719, 1953.
4. Burk D. u. Warburg O. *Z. Naturforsch. und Med. Deutschland*, 6b, 12, 1951; *Naturwissenschaften*, 37, 560, 1950.
5. Gaffron H. u. Rosenberg J. *Naturwissenschaften*, 42, H. 12, 354, 1955.
6. Рабинович Е. Фотосинтез, 3. Изд. иностр. лит., 1959.
7. Brackett F. S., Olson R. A. a. Crickard R. G. *J. Gen. Physiol.*, 36, № 4, 529, 1953; 36, № 4, 563, 1953.
8. Setlik I. *Préhodné zjavy ve fotosynthese které se projevují na produkci kyslíku. Roz. pr CSAV*, 64, Rada MPV, sesit 3, 1954.
9. Хурдук Н. Н. Ингибирование фотосинтеза изоникотинилгидразидом, гидроксил-амином и хлорамфениколом. Автореф. дис. Ин-т физиол. раст. АН СССР, 1961.

10. Колесников П. А. Проблемы фотосинтеза, сб. докл. на 2-й Всесоюзной конференции по фотосинтезу. Изд-во АН СССР, 1959.
11. Семеновенко В. Е. Докл. АН СССР, 134, № 1, 207, 1960.
12. Семеновенко В. Е. Физиол. растений, 11, 216, 1964.
13. Семеновенко В. Е. Физиол. растений, 8, 129, 1961.
14. Burström H. Landbruks Högskolans Annaler, 6, 1, 1938.
15. Burström H. Naturwissenschaften, 41/42, 645, 1942.
16. Myers J. Photosynthesis in Plant, 148, 1949.
17. Андреева Т. Ф. Докл. АН СССР, 78, № 5, 691, 1951.
18. Wintermans J. F. G. M. Acta Biochem. Neerland., 7, 489, 1958.
19. Stern V. and Vennesland B. Biol. chem., 237, 596, 1962.
20. Warburg O. und Krippahl G. Naturforschung, 13, 509, 1958.
21. Emerson R. and Lewis C. M. Amer. J. Bot. 30, 165, 1943.
22. Воскресенская Н. П. и Гришина Г. С. Физиол. растений, 7, 497, 1960.
23. Воскресенская Н. П. Сб. Физиология древесных растений. Изд-во АН СССР 150, 1961.
24. Nieman R. H. and Vennesland B. Science, 125, (3243), 343, 1957.
25. Nieman R. H. and Vennesland B. Plant Physiol., 34, 255, 1959.
26. Hoch G., Owens O., Kok B. Arch. Bioch. Biophys., 101, 171, 1963.
27. Brown J. S. Carnegie Inst., Department of Plant Biology, 362, 1963.

Поступила в редакцию
12.XI.1962

SOME FEATURES OF CARBON DIOXIDE METABOLISM IN TRANSITION STATES
OF PHOTOSYNTHESIS ON CHANGING FROM LIGHT TO DARKNESS,
LIGHT INDUCED EVOLUTION OF CO₂

V. E. SEMENENKO

*K. A. Timiriazev Institute of Plant Physiology,
USSR Academy of Sciences, Moscow*

Carbon dioxide was liberated from *Helianthus annuus* during 3 to 5 minutes after the light was turned off. The intensity of this light induced carbon dioxide liberation was found to correlate with the rate of photosynthesis at the instant the light was turned off and is about 60% of its value. It was induced by light in the 590—700 m μ range and depends on the light intensity in the same manner as photosynthesis and only in the presence of CO₂ when the exciting light is active.

On basis of the results obtained it is suggested that carbon dioxide participates in photosynthesis not only as a substrate of carbon nutrition but also in the mechanism of creation of the «reducing power» in photosynthesis in cyclic processes.