

## ФОТОЭНЕРГЕТИКА РАСТЕНИЙ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИТОАКТИНОМЕТРИИ\*

Л. БЕЛЛ,

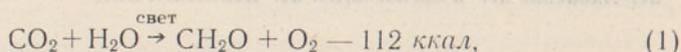
кандидат биологических наук

Исследования по фотосинтезу (Ничипорович, 1963) указывают на возможность повышения продуктивности посевов путем более рационального распределения света между отдельными листьями посева. Существенным моментом такого приема является то, что повышение продуктивности посева может быть достигнуто без изменения эффективности фотосинтеза присущей отдельным листьям.

Очевидно, что для дальнейшего повышения продуктивности посева необходимо увеличивать эффективность самого фотосинтетического аппарата. В этой связи естественно возникает вопрос о той максимальной степени использования световой энергии, на которую способно растение.

### Энергетическая эффективность фотосинтеза

Можно охарактеризовать эффективность фотосинтеза различными способами. Если принять обычное уравнение, описывающее фотосинтез.



то эффективность фотосинтеза можно выразить количеством поглощенного углекислого газа или количеством выделенного кислорода, отнесенным к количеству поглощенной световой энергии. Кроме того, можно также использовать отношение количества энергии, запасаемой растением в виде химической энергии к количеству энергии, поглощенной растением. Наконец, и количество образуемых органических веществ в известной мере также характеризует интенсивность фотосинтеза. При выполнении вышеприведенного уравнения, очевидно, все четыре способа равнозначны.

Однако не при всех случаях, когда происходит фотосинтез, указанное уравнение справедливо. Так, у фотосинтезирующих зеленых и пурпурных бактерий вместо воды участвует сероводород, тиосульфат и другие соединения и при этом не выделяется кислород. Данные последних лет показывают, что не исключена возможность замены углекислого газа другими окислителями, восстанавливаемыми растением на свету. Таким образом, хотя в общем случае фотосинтез не может быть описан уравнением (1), тем не менее это уравнение содержит то главное, что характерно для фотосинтеза во всех случаях, а именно, участие света и

\* Доклад, прочитанный на I республиканской конференции по фотосинтезу.

превращение части световой энергии в энергию химических связей, образующих органические соединения. Пользуясь словами Тимирязева (1938), можно сказать, что именно эффективность накопления энергии растением является «лучшей, в сущности единственной точной мерой производительности» растения.

Производительность превращения световой энергии в химическую можно охарактеризовать величиной —  $\varepsilon$ , называемой энергетической эффективностью или энергетическим выходом, и определяемой как отношение количества энергии, запасенной растением в виде химической энергии к количеству энергии, поглощенной растением за определенное время. Не излишне будет подчеркнуть, что под поглощенной энергией подразумевается та доля световой энергии, падающей на растение, которое не пропускается или не рассеивается последним и следовательно, задерживается им, — та доля этой «задержанной» энергии, которая превращается в химическую энергию и определяет энергетическую эффективность.

Как правило, прямое экспериментальное определение количества энергии, запасаемой при фотосинтезе, затруднительно. Поэтому чаще всего об этой величине судят на основании газометрических определений (т. е. измерения  $O_2$  или  $CO_2$ ), предполагая, что уравнение (1) справедливо.

Для зеленых растений, находящихся в более или менее нормальных условиях освещения, водоснабжения, снабжения  $CO_2$  и  $O_2$  и т. д. уравнение (1), по-видимому, выполняется и таким образом, весьма существенно упрощается задача исследования энергетики растений. В этом случае непосредственно определяют другую величину, характеризующую эффективность превращения световой энергии в химическую, а именно, квантовый выход —  $\varphi$ .

Под квантовым выходом понимают число молекул  $O_2$  (или  $CO_2$ ), выделенных (или поглощенных) при поглощении одного кванта света растением

$$\varphi = \frac{\text{число выделенных } O_2 \text{ (поглощенных } CO_2)}{\text{число поглощенных квантов}}$$

Так как квантовый выход меньше единицы, то часто пользуются более наглядной величиной, квантовым расходом  $n$ , обратной квантовому выходу,  $n = \frac{1}{\varphi}$ . Квантовый расход показывает, сколько квантов должно быть поглощено растением для выделения одной молекулы  $O_2$  (или поглощения одной молекулы  $CO_2$ ).

Соотношение между  $n$  и  $\varphi$ , с одной стороны, и  $\varepsilon$ , с другой, таково: обозначим через  $E_\lambda$  энергию одного моля (т. е.  $6,06 \cdot 10^{23}$ ) квантов длиной волны  $\lambda$ . При поглощении одного моля квантов на фотосинтез используется энергия  $\varepsilon \cdot E_\lambda$  по определению  $\varepsilon$ . Так как на каждый моль выделенного  $O_2$  растение запасает около 112 ккал, то для запасаения такой энергии оно должно поглотить  $n$  молей квантов:

$$n (\varepsilon \cdot E_\lambda) = 112 \text{ ккал} \quad (2)$$

или

$$\varphi = \frac{\varepsilon \cdot E_\lambda}{112} \quad (3)$$

Энергию моля квантов можно определить по формуле

$$E_\lambda = 6,06 \cdot 10^{23} \cdot h\nu = 6,06 \cdot 10^{23} \frac{hc}{\lambda} \text{ или } E_\lambda = \frac{28500}{\lambda} \quad (4)$$

если длина волны  $\lambda$  выражена в миллимикронах и энергия  $E_\lambda$  в килокалориях.

Подставляя  $E_\lambda$  из (4) в (3), получим

$$\varphi = 254 \cdot \frac{\epsilon}{\lambda} \quad (5)$$

Из этой формулы видно, что для света данной длины волны квантовый и энергетический выходы пропорциональны друг другу. Если растение освещается немонахроматическим светом, то соотношение между  $\varphi$  и  $\epsilon$  делается более сложным. Этот вопрос не будет рассмотрен здесь.

### Зависимость энергетической эффективности от интенсивности света

Энергетический (или квантовый) выходы могут зависеть как от интенсивности, так и от длины волны света, поглощенного растением.

Рассмотрим сначала зависимость от интенсивности света. Ее легко понять, если принять во внимание зависимость интенсивности фотосинтеза от интенсивности света. Типичная световая кривая фотосинтеза изображена на рис. 1 (кривая 1).

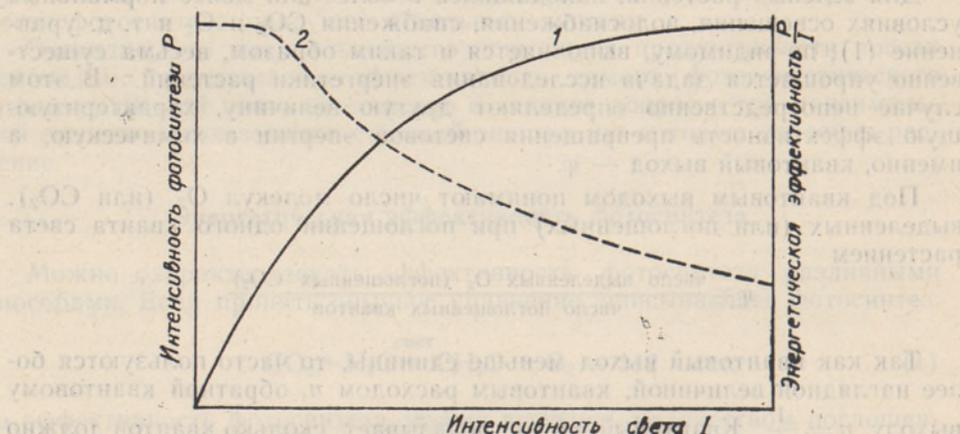


Рис. 1.

Из рис. 1 видно, что отношение  $\frac{P}{I}$ , которое пропорционально энергетической эффективности  $\epsilon$  будет иметь вид изображаемой кривой 2. В самом деле, пока световая кривая прямолинейна, что имеет место при достаточно малых значениях интенсивности света, отношение  $\frac{P}{I}$  будет постоянно. При переходе световой кривой к насыщению отношение  $\frac{P}{I}$  постепенно уменьшается и при очень больших значениях интенсивности света энергетическая эффективность приближается к нулю, так как интенсивность фотосинтеза остается постоянной.

Хотя энергетическая эффективность листа (т. е. доля запасаемой энергии) падает при больших интенсивностях света, продуктивность листа, т. е. общее количество органических веществ, образуемых в единице времени все же продолжает возрастать вплоть до насыщения.

В зависимости от условий освещения наибольший интерес могут представить или эффективность фотосинтеза, или его интенсивность. Практическое значение энергетической эффективности особенно существенно в условиях ограниченного освещения, как, например, в густых травостоях или под искусственными источниками освещения. Если же интенсивность света не является ограничивающим фактором, то конечно следует стремиться, прежде всего, к повышению плато световой кривой.

В настоящей статье нас будет интересовать вопрос о максимальном энергетическом или квантовом выходе. Как уже говорилось, максимальный выход наблюдается на линейном участке световой кривой, т. е. при достаточном малых интенсивностях. В этих условиях фотосинтез растет пропорционально с увеличением интенсивности света, что означает, что темновые, энзиматические реакции не являются ограничивающими.

Большинство определений квантового выхода фотосинтеза выполнялось газометрически, чаще всего в аппарате Варбурга. Первые измерения такого типа были сделаны более сорока лет назад Варбургом и Негелейном (Warburg, Negelein, 1922). Было получено значение квантового расхода  $n = 4$ . Согласно уравнению (5) для красного света, это соответствует энергетической эффективности  $\epsilon = 70\%$ . В дальнейшем Варбургу с сотрудниками (Warburg и др., 1951) удалось получить квантовый расход  $n = 2,8$  для красного света с энергией  $E_\lambda = 42$  ккал ( $\lambda = 680$  мμ). Это соответствует энергетическому выходу  $\epsilon \approx 100\%$ .

В принципе, достаточно было бы  $n = \frac{112}{71} = 1,6$  квантов для осуществления фотосинтеза в синей области ( $E_{400} = 71$  ккал). Однако на такое значение пока что не претендует еще ни один исследователь.

Данные Варбурга оспариваются многими исследователями, большинство которых находит при благоприятных условиях значение  $n$ , лежащее между 6 и 12 (Emerson, Lewis, 1939). Обычно допускается, что наиболее вероятным минимальным квантовым расходом  $n = 8$ . Для красного света (680 мμ), эффективно вызывающего фотосинтез, такой квантовый расход соответствует энергетической эффективности  $\epsilon = 33\%$ .

В настоящее время было бы преждевременно утверждать, что именно значение  $\epsilon = 33\%$  правильно и значение, близкое к 100%, ошибочно. По мнению сторонников первого значения методика Варбурга ошибочна. Варбург, со своей стороны, считает, что исследователи, получающие низкие квантовые выходы (т. е. большие квантовые расходы) не смогли создать условия, необходимые для максимально эффективной работы фотосинтетического аппарата.

Даже значение  $\epsilon = 33\%$  значительно превышает то, что обычно наблюдается в полевых условиях. Важнейшей причиной такого расхождения является то, что в посевах на многие листья падает свет большой интенсивности. При создании необходимых благоприятных условий светового режима и агротехники энергетическая эффективность в полевых условиях и в условиях светокультуры, по-видимому, может быть доведена до 10—20% (Ничипорович, Чмора, 1958). Таким образом, идея о возможности значительного повышения продуктивности сельскохозяйственных посевов путем более рационального использования солнечной энергии получает экспериментальное подкрепление.

### Зависимость максимального квантового выхода от длины волны

В посевах качество света постепенно меняется по мере проникновения света вглубь травостоя. Другими словами, меняется не только интенсивность света, но и его распределение по длинам волн. Для максимального использования солнечной энергии, следовательно, необходимо также знать как эффективность фотосинтеза зависит от длины волны.

Данных по этому вопросу немного, а для высших растений почти нет совсем. Однако из того скудного материала, который имеется (он в основном относится к водорослям), можно получить некоторое общее представление о зависимости квантового выхода от длины волны (рис. 2, кривая 1).

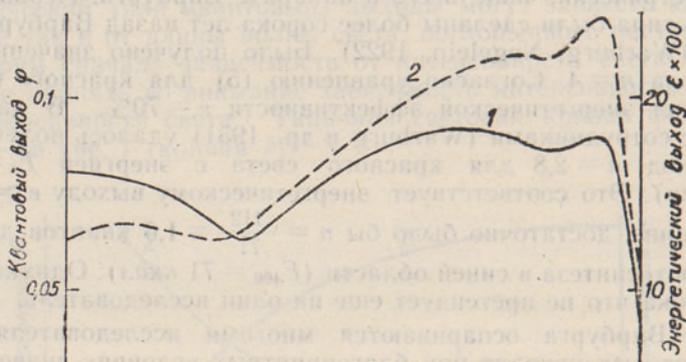


Рис. 2.

Приведенная кривая получена для хлореллы (Emerson, Lewis, 1943). Нет сомнения, что форма спектра квантового выхода зависит от вида растения, от его физиологического состояния и т. д. Квантовый выход максимален в оранжево-красной области 580—680  $m\mu$  и снижается в сине-зеленой области 400—580  $m\mu$ . Обычно считается, что эта меньшая эффективность обусловлена наличием фотосинтетически неактивных или малоактивных пигментов в сине-зеленой области (в частности, каротиноидов).

Используя формулу (5), можно пересчитать спектр квантового выхода на спектр энергетической эффективности:  $\epsilon = \frac{\phi \lambda}{254}$ . Соответствующий спектр изображен на том же рис. 2 кривой 2. Уменьшение энергетической эффективности в сине-зеленой области, как видно, еще больше, чем в случае квантового выхода. Ради строгости изложения следует подчеркнуть, что формулы (2) и (5), на которых основывается последний вывод, предполагают, что кванты различной длины волны приводят к образованию одного и того же продукта фотосинтеза (это положение, вообще говоря, не вполне правильно и поэтому приводимые соображения об энергетическом выходе, в известной мере, носят иллюстративный характер).

Основным положением, которое желательно подчеркнуть, является то, что кванты, поглощенные растением, используются последним на фотосинтез с различной эффективностью в зависимости от длины волны света.

## Спектр действия фотосинтеза

В вопросах «прикладного фотосинтеза», в которых знания о фотосинтезе применяются для решения практических задач, таких как рациональный выбор источников облучения в светокультуре растений или повышение продуктивности растений в полевых условиях, большое значение имеет вопрос о зависимости интенсивности фотосинтеза от интенсивности и длины волны падающего света.

Очевидно, что зависимость интенсивности фотосинтеза от интенсивности падающего на растение света подобна зависимости фотосинтеза от интенсивности поглощенного света. Объясняется это тем, что количество поглощенного света пропорционально интенсивности падающего. Соответствующий коэффициент пропорциональности, называемый коэффициентом поглощения, показывает, какая доля падающего света поглощается листом.

С другой стороны, зависимость эффективности фотосинтеза от длины волны будет различна в зависимости от того, рассматривается ли падающий свет или поглощенный.

Зависимость эффективности поглощенного света от длины волны уже рассматривалось выше. Она изображается спектром квантового выхода (или пересчитанным спектром энергетической эффективности), так как квантовый (или энергетический) выход как раз и выражает эффективность использования поглощенного кванта на фотосинтез.

Для того, чтобы падающий на растение квант мог быть использован на фотосинтез, он сначала должен быть поглощен растением. Вероятность такого поглощения определяется коэффициентом поглощения, который зависит от длины волны, причем зависимость эта весьма сложная.

Кривая, изображающая зависимость интенсивности фотосинтеза от длины волны падающего на растение света, называется спектром действия. Она получается путем измерения интенсивности фотосинтеза в различных участках спектра при падении монохроматического света одинаковой интенсивности.

Из сказанного ясно, что спектр действия можно получить из спектра квантового выхода путем умножения последнего на спектр поглощения  $A(\lambda)$ :

$$P(\lambda) = \varphi(\lambda) \cdot A(\lambda).$$

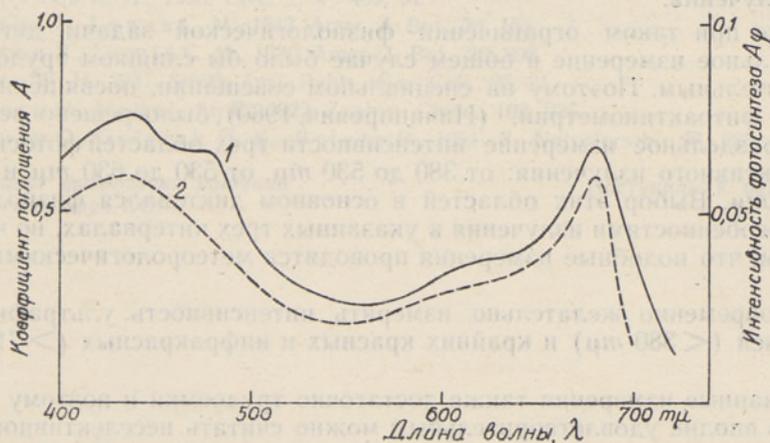


Рис. 3.

На рис. 3 кривая 1 изображает спектр поглощения той же суспензии хлореллы, для которой определялся спектр квантового выхода (кривая 2). Результат перемножения кривых  $\phi$  и  $A$ , т. е. спектр действия, изображен на рис. 3 кривой 2.

Этот спектр действия в основных чертах подобен спектру действия, полученному для пшеницы (Hoover, 1937). Его отличительная черта — заметный минимум в зеленой области, обусловленный минимумом поглощения зеленых растений в этой области. Кроме того, спектр действия резко падает при длинах волн,  $< 380 \text{ м}\mu$  и  $> 680 \text{ м}\mu$ , так как в этих областях спектра зеленые растения слабо поглощают свет.

### Некоторые вопросы фитоактинометрии

Из вышеизложенного вытекает ряд следствий для измерения света применительно к растениям, т. е. для фитоактинометрии. Следует различить два аспекта этого вопроса. Первая проблема, почти совершенно не исследованная, заключается в установлении связи между фотосинтезом растений в полевых условиях и световым режимом в посевах. Вследствие того, что интенсивность фотосинтеза зависит как от качества (длины волны), так и от интенсивности света, то идеальным (в отношении полноты информации) был бы метод измерения, дающий интенсивность света в посевах по всему спектру. Эта задача может быть существенно упрощена, если учесть некоторые особенности спектра действия фотосинтеза. Последний показывает (рис. 3, кривая 2), что фотосинтез вызывается лучами, лежащими в интервале приблизительно от 380 до 710  $\text{м}\mu$  (область фотосинтетически активного излучения). Таким образом, поскольку речь идет о фотосинтезе, можно ограничивать спектрофотометрические измерения этой областью. Это не значит, что более короткие (ультрафиолетовые) или более длинные (крайние красные и инфракрасные) лучи не действуют на растения. Напротив, хорошо известно, что эти лучи имеют определенное физиологическое действие на растения, в особенности в отношении морфогенеза и развития их. Однако если ставится более грубая задача установления связи продуктивности растения с интенсивностью фотосинтеза, то в этом случае (являющимся заведомо грубым, но вероятно достаточно хорошим первым приближением) можно удовлетворяться измерением фотосинтетически активного излучения.

Даже при таком ограничении физиологической задачи детальное спектральное измерение в общем случае было бы слишком трудоемким и утомительным. Поэтому на специальном совещании, посвященном вопросам фитоактинометрии. (Ничипорович, 1960), было решено рекомендовать раздельное измерение интенсивности трех областей фотосинтетически активного излучения: от 380 до 530  $\text{м}\mu$ , от 530 до 630  $\text{м}\mu$  и от 630 до 710  $\text{м}\mu$ . Выбор этих областей в основном диктовался физиологическими особенностями излучения в указанных трех интервалах, но частично и тем, что подобные измерения проводятся метеорологическими станциями.

Одновременно желательно измерять интенсивность ультрафиолетовых лучей ( $< 380 \text{ м}\mu$ ) и крайних красных и инфракрасных ( $> 710 \text{ м}\mu$ ) лучей.

Указанные измерения также достаточно трудоемки и поэтому в ряде случаев вполне удовлетворительным можно считать неселективное измерение фотосинтетически активного излучения без дальнейшей детализации по спектру.

Второй аспект фитоактинометрической проблемы заключается в том, что в ряде случаев было бы целесообразно измерять интенсивность света таким способом, чтобы показания прибора были пропорциональны интенсивности фотосинтеза. Для разъяснения сути дела представим себе, что в одном случае на растение падает зеленый свет с длиной волны, скажем 550 *mμ*, а в другом случае красный свет той же интенсивности с длиной волны 670 *mμ*. Несмотря на то, что интенсивности обоих пучков одинаковы, их фотосинтетическое действие, как видно из спектра действия, будет различно. Очевидно, для того, чтобы показания измерительного прибора характеризовали фотосинтетическое действие излучения, надо, чтобы его чувствительность в зеленой области была соответственно меньше. Обобщая, можно сказать, что такой «фитоактинометр» должен иметь такую спектральную кривую чувствительности, которая была бы подобна спектру действия фотосинтеза.

Ввиду скудности наших сведений о виде спектра действия фотосинтеза и зависимости его от вида и физиологического состояния растения, было бы преждевременно попытаться построить фитоактинометр указанного типа.

В заключение следует подчеркнуть, что в настоящей статье рассматривалась количественная сторона фотосинтеза, т. е. зависимость его интенсивности от количества и качества света. Однако работа фотосинтетического аппарата может меняться и качественно в зависимости от длины волны поглощаемого растением света. Может меняться и характер продуктов, образуемых на свету различной длины волны. В связи с этим изменяется и внешний вид растения.

Вопрос о действии качества света на растения рассматривается в статье Воскресенской (1964).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Воскресенская Н. П., 1964. Значение спектрального состава света для фотосинтетической деятельности зеленого растения. Изв. АН ЭССР. Серия биол., 3.  
 Ничипорович А. А., Чмюра С. Н., 1958. Физиол. растений, 5, 320. (Gaastra P., 1958. Meded. Land. Wageningen, 58, 1).  
 Ничипорович А. А., 1960. Физиол. растений, 7, 744.  
 Ничипорович А. А., 1963. Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. Изд-во АН СССР, М.  
 Тимирязев К. А., 1938. Соч., т. V, 409. М.  
 Emerson R., Lewis C. M., 1943. Amer. J. Bot., 30, 165.  
 Emerson R., Lewis C. M., 1939. Amer. J. Bot., 26, 808.  
 Hoover W. H., 1937. Smith. Inst. Publs Misc. Coll., 95, 21.  
 Warburg O., Negelein E., 1922. Z. phys. Chem., 102, 235.  
 Warburg O., Geleick H. K., Briesse B., 1951. Z. Naturforsch., 66, 285.

Институт физиологии растений  
 Академии наук СССР

Поступила в редакцию  
 29. II 1964

## TAIMEDE FOTOENERGEETIKAST JA FOTOAKTINOMEETRIAST

L. Bell,  
bioloogiliste teaduste kandidaat

*Resümee*

Artiklis käsitletakse fotosünteesi energeetilise efektiivsuse sõltuvust valguse intensiivsusest ja lainepikkusest. Fotosünteesi efektiivsus on kõige kõrgem spektri punases osas valguse madalamate intensiivsuste korral ja ei ületa tavaliselt 30%. Fotosünteesi mõjuspekter sarnaneb taime lehe või vetikate suspensiooni neeldumisspektriga.

Tingituna fotosünteesi mõjuspektri kuju muutlikkusest, on praegusel ajal raske nimetada mõnda konkreetset mõjuspektrit, mis võiks olla aluseks niisugusele seadmele valguse mõõtmiseks, mille näidud oleksid proportsionaalsed fotosünteesi intensiivsusega (fütoaktinomeeter). Kõige otstarbekohasem on valguse intensiivsust mõõta mitteselektiivselt kolmes fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse piirkonnas: 380–530 m $\mu$ , 530–630 m $\mu$  ja 630–710 m $\mu$ . Paljudel juhtudel võib rahuldavaks lugeda ka valguse üldise intensiivsuse mõõtmist fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse piirkonnas 380–710 m $\mu$ .

NSV Lüüdu Teaduste Akadeemia  
Taimefüsioloogia Instituut

Saabus toimetusse  
29. II 1964

## PLANT PHOTOENERGETICS AND SOME ASPECTS OF PHYTOACTINOMETRICS

L. Bell

*Summary*

In the paper the dependence of the energetic efficiency of photosynthesis on light intensity and wave length is discussed. The greatest efficiency of photosynthesis (usually not over 30%) is obtained in the red part of the spectrum at low light intensities. The action spectrum of photosynthesis to a great extent resembles the absorption spectrum of green leaves or of an algae suspension.

As there is a great variability in the shape of the action spectrum of photosynthesis, it is at present difficult to say which of them should serve as the basis in the construction of a light measuring device (phytoactinometer) that would give the readings proportional to the intensity of photosynthesis. Therefore the most expedient method seems to be the unselective measuring of light intensity in three regions of the photosynthetically active radiation: 380–530 m $\mu$ , 530–630 m $\mu$  and 630–710 m $\mu$ . Still, for many purposes the measuring of the total light intensity in the region of 380–710 m $\mu$  of the photosynthetically active radiation is satisfactory.

Academy of Sciences of the U. S. S. R.,  
Institute of Plant Physiology

Received  
Feb. 29th, 1964