

Термодинамические аспекты фотосинтеза и дыхания растений

В.И. Авдеев, д.с.-х.н., профессор, ФГБОУ ВО Оренбургский ГАУ

Термодинамически растения представляют собой открытые неравновесные диссипативные биосистемы [1]. Это выражается в ассимиляции ими солнечной энергии, запасании её в виде углеродных соединений (процесс фотосинтеза), а с другой стороны, в диссимиляции этих соединений, выделении внутри растения и в окружающую среду части энергии (процесс дыхания). Процессы фотосинтеза, дыхания подвергались подробным физиолого-биохимическим исследованиям, на этот счёт существует огромная литература. Но здесь важно обнаружить данные по термодинамике процессов, которые у растений изучены значительно слабее, чем у разных групп животных. В задачу работы входит анализ процессов фотосинтеза, дыхания растений в физиолого-биохимическом плане с соответствующим этому использованием показателей термодинамики. Необходимые данные, показатели, алгоритмы приведены по мере их надобности, в порядке изложения материала.

Процессы фотосинтеза. Виды высших растений могут поглощать диоксид углерода (CO_2) из воздуха за 1 ч от 3–20 до 50–80 мг/дм² листовой поверхности. На 1 г-атом поглощённого при фотосинтезе углерода фиксируют 477 кДж (= 144 ккал) солнечной энергии, или, что то же самое, на 1 г углерода соответственно будет 15,9 кДж (3,8 ккал) энергии. Для образования в процессе фотосинтеза 1 г глюкозы им необходимо усвоить из воздуха 1,47 г CO_2 , а это количество CO_2 при стандартных условиях внешней среды может быть извлечено из 2,5 м³ воздуха. Продуктивность фотосинтеза даёт 1 г глюкозы / м² за 1 ч, т.е. летом за сутки на 1 м² листы образуется 15–16 г глюкозы. Если повысить концентрацию CO_2 в 3–3,5 раза, тогда возрастёт интенсивность фотосинтеза овощных культур (томаты, огурцы, листовые овощи) в 4 раза, а зерновых культур – в 2 раза [2].

Известно, что процесс фотосинтеза представляется следующим уравнением: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$ (вода) \rightarrow $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ (глюкоза) + 6O_2 (кислород). Этот процесс идёт при поглощении трёх квантов света (т.е. он эндергонический). В итоге имеет место изменение общей энергии системы (H , свободной энтальпии, обозначаемой ещё $G^0 = +686$ ккал/ моль глюкозы), падение же энтропии (S , энергии, непригодной для совершения работы) равно $\Delta S = -43,6$ кал/градус·моль кванта [1]. Но в ряде работ ΔS округляют до -40 кал/градус моль, а исходное значение $\Delta S = 150$ кал/градус моль \times

3 кванта = 450 кал/градус моль, т.е. убыль S составляет около 10 % [3]. Есть возможность связать воедино показатели энергии и информации, поскольку же 1 кал/градус энергии равна 1 энтропийной единице (э.е.) [4]. Дело состоит в том, что $\Delta S = \Delta Q/T$, где ΔQ – изменение теплового обмена системы со средой (теплопродукции системы), T – абсолютная температура по Кельвину (при -273 °C величина $S = 0$). Сделав расчёты, нетрудно убедиться, что при фотосинтезе величина информации (а она в своей формуле всегда берётся со знаком «минус») составляет в среднем 42 э.е./моль. Точно так же можно вычислить из данных [4], что на 1 э.е. (или же на 1 кал/градус) приходится около $43 \cdot 10^{22}$ бит информации. Формально расчёты показывают, что упорядоченность ДНК человека составляет 301 э.е., что равно испарению около 170 г воды или окислению 900 г глюкозы, однако дело не в величине, а в осмысленности самой информации [4].

Для изучения фотосинтеза используют разные методы, поэтому возникает проблема сопоставления видов по его интенсивности. Чаще всего этот показатель измеряют по поглощаемому CO_2 в токе воздуха, менее же – по выделяемому O_2 , изменению в листьях содержания углерода. Кстати, углеродным методом, помимо иных новых разработок, на укореняющихся летних черенках облепихи (*Hippophae rhamnoides* L.) было доказано, что до их укоренения интенсивно идут процессы фотосинтеза, это одна из причин столь быстрой регенерации корневой системы [5]. Полученные данные по интенсивности фотосинтеза будут зависеть от условий среды – температуры, освещённости, содержания CO_2 . Как выявлено, фотосинтез видов умеренной зоны протекает при температурах от 0 до +50 °C, но его оптимум находится от +20 до +35 °C. Для растений, называемых C_4 -видами, в т.ч. растущих в культуре (они фотосинтезируют при очень низких концентрациях CO_2), крайние значения температуры процесса фотосинтеза лежат в интервале от -2 до +50 °C, оптимальные же составляют от +20 до +35 °C [2, 6]. По видам растений, геозонам их произрастания в естественном состоянии получены следующие данные.

Самая высокая интенсивность фотосинтеза присуща только C_4 -видам: 50–80 мг CO_2 / дм² листовой поверхности за 1 ч. У трав (в т.ч. злаков), геофитов это даёт интенсивность в 4–50, листопадных деревьев и кустарников – 5–25, вечнозелёных тропических и субтропических видов – 3–20, хвойных – 4–15, видов пустынь – 4–58, водных растений – 4–40 мг CO_2 / дм²

за 1 ч [2, 7]. В то же время для обычных условий среды у ряда культивируемых видов данные таковы: от 17–20 (у томатов, конских бобов, картофеля и др.) и до 81 у огурцов, произрастающих при почти 40-кратном росте концентрации CO_2 в теплице [1].

В ряде работ есть данные, полученные у растений, обитающих на севере, юге, в пустынях и высокогорьях планеты. Так, в естественных условиях у разных видов высших растений интенсивность фотосинтеза была определена от 9–12 (Вологодская обл., Кольский полуостров) до 17 (горы Северного Кавказа) и 23–43 (равнины и высокогорья Таджикистана, в т.ч. Памир) мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ за 1 ч [8, 9]. По геономам фотосинтез ниже в тёмнохвойной тайге (10–50), степях и пустынях (10–120), выше всего – в высокогорьях, в Арктике – 30–160 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ за 1 ч [7].

По этим же данным при насыщающем (0,3–1,0 % CO_2) радиометрическом методе у этих и ряда других растений максимальная интенсивность фотосинтеза составила 68–187 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ за 1 ч, т.е. увеличилась в среднем в 4–5 раз. В этих публикациях есть и сведения об интенсивности фотосинтеза, но пересчитанные на сухое вещество растений. По данным С.В. Шакировой [9], у местных видов Памира – лапчатка (*Potentilla* L.), терескен [*Eurotia ceratoides* (L.) С.А. Mey] – максимальная радиометрическая интенсивность фотосинтеза в 1960 г. на высоте 2320 м н.у.м. (Западный Памир) в генеративных фазах оказалась от 25 до 55 мг/г сухого вещества за 1 ч, в 1961 г. она выросла в среднем в 2,5 раза. Но при этом отметим, что на Восточном Памире (3860 м н.у.м.) эти же виды имели в 1,5 раза больше названный показатель (71–172 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ за 1 ч). Если сравнить эти же данные с мировыми [2], то самое большее, до 140 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ за 1 ч, получено в культуре у C_4 -видов. Кроме того, О.В. Заленский [8] отметил, что у одних и тех же видов, но растущих в разных частях Евразии (Кольский полуостров и Кавказ, Казахстан и Памир и т.д.), показатели оказались близкими, различаясь на 3–25 %.

Процессы дыхания. Уравнение дыхания на основе сахаров таково: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$. Процесс дыхания – экзергонический, на 1 моль глюкозы выделяется до 686 ккал тепла [2]. Для работы используют методы определения дыхания по выделенному в реакции CO_2 или же поглощённому O_2 . Из данных по процессу дыхания следует, что по выделению CO_2 лидируют травянистые виды растений (2–8 мг/г сухого вещества за 1 ч), листва летнезелёных видов деревьев, кустарников дышит слабее в 2 раза, органы вечнозелёных видов – в 10 раз [2]. Разные виды могут различаться в этом плане многократно. Обычно днём на свету процесс дыхания идёт слабее, чем фотосинтез. Рост ды-

хания может и опережать фотосинтез при резком ухудшении освещения днём, ночью в темноте происходит только выделение CO_2 в процессе интенсивного дыхания.

В исследованиях на сортах винограда (*Vitis vinifera* L.), плодовых растениях (персик, яблоня, айва) результат был выражен в мкл поглощённого $\text{O}_2/\text{г}$ сырой массы в 1 ч [10]. Так, в отсутствии вегетации пик дыхания приходился на начало весны, в естественном виде он составил у почек лозы слабоморозостойкого сорта Воскеат до 340 мкл O_2 . У морозостойкого гибрида 846/5 пики отмечены дважды – в начале зимы (200 мкл) и в конце весны (145 мкл). Летом у сортов этот процесс различен по органам, их частям. Самая высокая интенсивность была в начале лета у верхушек побегов (575–710) и у листьев (450–670), наименьшая – в ягодах (40–150) и в гребнях кистей (75–175 мкл). К концу лета отмечен спад интенсивности дыхания в верхушках побегов в среднем в 2 раза, в их основании – в 1,7–7 раз, но этот процесс нарастал в гребнях, ягодах соответственно в 2–2,5 раза и 2,5–4 раза. В укореняющихся же черенках винограда показатели составили 85–284 мкл в зависимости от сортов. У яблони (сорт Шакаркени), персика (Лимони), айвы (местная форма) пик дыхания побегов отмечен в конце весны, это соответственно составило 725, 775 и 970 мкл [10]. Как видим, такие данные по названным выше садовым культурам являются чрезвычайно высокими, превосходя, например, интенсивность дыхания листьев культивируемого клевера [1] в 20 раз.

Сущность учёта процессов дыхания у растений заключается в разделении энергетических компонентов путём экспериментов. Тогда выделяют такие типы энергии: Q – теплопродукция системы (тепло, выделенное объектом за время опыта), U – запасённая при дыхании энергия в виде биомассы, так что $E = Q + U$ [11, 12]. В растущих частях растения Q может составлять 14–95 % от E , чаще от 35 до 62 %, однако у закончивших рост растений $E = Q$, у распадающихся их органов даже $Q > E$. Это связано с тем, что Q , этот важный в термодинамике показатель, отражает тот факт, что теплопродукция есть энергия, не только выделяемая при дыхании за пределы организма в окружающую среду, но и всегда сопутствующая биосинтезам внутри самого организма. Оставшаяся в системе часть энергии (U), постоянно запасённая в биомассе, мала, составляя чаще не более чем 20 %. Но есть проблема также с учётом Q , использованной внутри растения на синтез АТФ, т.е. с энергетической эффективностью дыхания (ЭЭД; в работах по термодинамике её часто обозначают как G или же Z). В ЭЭД входит целый ряд биопроцессов по «обслуживанию» рабочей деятельности АТФ,

отсюда нужен учёт так называемой стандартной величины образования (СВО) АТФ. У разных видов растений СВО АТФ может отличаться, что также составляет проблему. Так, в расчётах её чаще принимают как величину от 7,3 до 7,6 (до 12,5, даже 13,3) ккал/моль. Тогда, например, $\text{ЭЭД} = 7,6 \times 36 \times 100 / 684 = 40 \%$, где 684 ккал – изменение свободной энергии при окислении в процессе дыхания 1 моля глюкозы; 36 – число молей АТФ. Если СВО принять за 13,3 ккал/моль, тогда ЭЭД достигнет 70 %, по ряду оценок – 95 % [12]. При этом внешняя теплопродукция системы (обозначим её как Q_d) составит от 5 до 60 %. Общая же (калориметрическая) теплопродукция, как отмечено выше [11], варьирует от 14 до 95 %. Заметим, что в таких расчётах могут использовать и несколько иные исходные данные. Вместо 684 (раньше приводили даже 674 ккал) учитывают $\Delta G = -686$ ккал (свободная энергия Гиббса), указывая, что кроме 36 молекул АТФ при гликолизе появляется ещё 2 молекулы ГТФ [2, 3].

В современной биотермодинамике для характеристики жизнедеятельности организмов учитывают все виды энергии и энтропии. Из теории И. Пригожина известно, что в онтогенезе организма уменьшаются удельные скорости внешней теплопродукции (dQ_d/dt) и продукции внутренней энтропии (d_iS/dt), так что в стационарном состоянии системы в целом $dS \rightarrow \min$. Позднее сделаны замечания к теории, что в отдельные фазы онтогенеза (гаметогенез, регенерация тканей и т.п.) в соответствующих органах и частях организма функции временно изменяются на обратные (биосистема конститутивно уклоняется от состояния стационарности), тогда $dS \rightarrow \max$ [3, 13 и др.]. Кроме того, верно замечено, что при учёте изменений S необходимо принимать во внимание всю систему «организм – среда», при этом увеличение или падение S в организме ведёт её к противоположным значениям в среде [14]. Но в любом случае $d_iS/dt \geq 0$, и это отражает необратимые изменения в системе [13]. Таким образом, со временем теория термодинамики от формально-математических алгоритмов более смещается в область понимания чрезвычайной сложности процессов в живых системах, включая растения.

Возвращаясь к данным по дыханию растений, отметим, что для расчёта всех показателей термодинамики нужны конкретные данные по этому процессу. Ведь в современной теории термодинамики учитывают функцию диссипации энергии в системе «организм – среда». Раздельно выделяют функции внешней диссипации (псидфункцию, ψ_d) и связанной (внутренней) диссипации (ψ_u , псиуфункцию), а функция всей системы $\psi = \psi_d + \psi_u$; за эти функции берут, естественно, значения Q – теплопродукции [3 и др.]. В качестве ψ_d , очевидно, нужно учитывать

только чисто внешнюю величину диссипации (Q_d), указанную выше (5–60 %), в качестве ψ_u – лишь ту, которая является эффективной (40–95 %). Физиологи же часто Q не делят на доли [11], так что, например, значения ψ_d от 38 до 95 % у проростков пшеницы, приведённые ранее [3], судя по новым представлениям [12], есть на деле значения ψ_u . Поскольку функции ψ_d и ψ_u трудно разделить на растениях, предложено вместо функции диссипации использовать показатель интенсивности дыхания, выраженный через потребление O_2 единицей массы организма. Так, он показывает, что в онтогенезе идёт непрерывное снижение интенсивности дыхания (\dot{g}_{O_2}), диссипативной функции (ψ_d) и удельной свободной энергии, т.е. $d\dot{g}_{O_2}/dt \leq 0$ [15 и др.]. Эта теория была сравнительно недавно разработана для животных, но малоизвестна на растениях, поэтому есть смысл кратко её обсудить.

Во-первых, такая феноменологическая теория развития, роста и старения организмов применима для биосистем, близких к равновесию или находящихся вблизи стационарного состояния (линейные или слабонелинейные системы). Она не применима в момент перехода биосистемы из одного стационарного состояния в другое. Давно замечено, что в онтогенезе организмов есть целый ряд состояний (фаз), когда у них периодически растут или падают значения S [14]. У растений постоянно выражен гаметогенез, они хотя и неуклонно стареют, но способны периодически омолаживаться за счёт так называемых «спящих почек», продлевая на время свой репродуктивный процесс. Помимо этого, из приведённых выше данных [10] по садовым видам (виноград и др.) следует, что в их годовом цикле возникают резкие (в 3–5 раз) перепады интенсивности дыхания, что, несомненно, влечёт за собой соответственно и смену термодинамических показателей.

Во-вторых, в данной теории одной из главных причин старения животных названо резкое падение в клетках содержания митохондрий [3, 15]. Однако же работы, выполненные на таком удобном объекте, как созревающие яблоки, этого не подтвердили. Функции митохондрий остались стабильными на разных этапах созревания и старения плодов, хотя после этапа созревания плодов у митохондрий при их искусственной инкубации заметно снижался дыхательный контроль. По этим же данным, в одних плодах (яблоки, груши и т.п.) найден так называемый климактерический подъём дыхания (ибо отмечено влияние эндогенного этилена), в других (вишни) он отсутствовал (но активировались окислительные ферменты). Кроме того, у искусственно облучённых созревающих плодов была значительно снижена реакция митохондрий на такой стресс, как γ -облучение [16].

В этой связи, в-третьих, нужно обратить самое пристальное внимание на следующие данные. Так, при созревании и старении плодов установлены два пика роста числа рибосом, мРНК и новый биосинтез белка [16]. Как отмечалось, тогда же сначала значения E и Q могут уравниваться, позднее Q даже превышало E [11], т.е. шла усиленная трата энергии на внутренние процессы. Другими же словами, система при старении не снижала ψ , как это следует из теории [15], а, наоборот, повышала её. Учтя, что здесь на дыхание идёт лишь до 30 % сахаров [16], можно полагать, что часть функции диссипации – это ψ_u . Ей придают, как известно [3], важнейшую роль в жизнедеятельности биосистем, в их попытке к саморегуляции энергии, накоплению внутренней теплоты, снижению энергии активации реакций и т.д. В итоге в растениях возникает тенденция к снижению $d_i S$. В науке давно существует представление о генетической запрограммированности гибели самой биосистемы [16], здесь она проявляется термодинамически. Остаётся выяснить, в какой же мере термодинамически охарактеризованный нами здесь биопроцесс применим для объяснения старения отдельных органов и всего растения.

Ряд исследователей рассматривают онтогенез растений как «задержанное равновесие» или как очень неравновесное явление, но это – крайние точки зрения. Известно, что растения способны не хуже животных активно регулировать свой онтогенез, адаптироваться в его ходе к постоянной смене условий среды. Поэтому названная теория [15] применима к старению растений [16], тем более что она по своей сути предусматривает смену состояний биосистем. Сходство растений и животных состоит, в частности, в том, что у них при регенерации тканей резко нарастает число митохондрий и тем самым интенсивность дыхания, при старении накапливаются свободные радикалы [3, 11, 15–17]. Проблема состоит лишь в том, чтобы исследовать у различных видов растений несомненно имеющиеся у них особенности хода термодинамических процессов.

В заключение отметим главные положения статьи. Во-первых, до сих пор в биологии ещё недостаточно сведений об особенностях процессов фотосинтеза и дыхания у растений, растущих в разных экологических условиях. Тем более мало данных по биотермодинамике

этих процессов. Во-вторых, феноменологическая теория роста, развития и старения организмов, разработанная на видах животных, почти не апробирована на растениях. Эта теория, в целом, на них применима, но известно, что структура особей и фазы онтогенеза растений весьма отличны от животных. Так, для растений характерно многократное повторение (метамерия) органов, что приводит к их частичной независимости в процессе развития. Сюда же относятся феномен омоложения побеговых структур в метамерии и резкие скачки интенсивности дыхания растений в годовом цикле. Однако этот феномен и рост интенсивности дыхания всегда означают временный рост значений энтропии у растений ($d_i S \rightarrow \max$), т.е. это отклонение от известного закона И. Пригожина. В-третьих, как одно из возможных объяснений старения растений нужно обратить внимание на рост диссипативной функции (в т.ч., видимо, ψ_u) на конечной стадии онтогенеза, что балансирует энергию системы, обеспечивая $d_i S / dt \geq 0$.

Литература

1. Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1973. 592 с.
2. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
3. Термодинамика биологических процессов. М.: Наука, 1976. 286 с.
4. Блюменфельд Л.А. Проблемы биологической физики. М.: Наука, 1974. 336 с.
5. Авдеев В.И. Физиологические процессы адвентивного ризогенеза и азотфиксации у зелёных черенков облепихи (*Hippophae rhamnoides* L.) // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2014. № 1 (9). С. 47–58.
6. Жученко А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации. М.: РАСХН, 2012. 584 с.
7. Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза // Тимирязевские XXXVII чтения. Л.: Наука, 1977. 57 с.
8. Труды Памирской биологической станции // Душанбе: АН ТаджССР, 1963. Т. 1. 290 с.
9. Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе: Дониш, 1970. 232 с.
10. Чайлахян М.Х., Саркисова М.М. Регуляторы роста у виноградной лозы и плодовых культур. Ереван: АН Армянской ССР, 1980. 188 с.
11. Жолкевич В.Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М.: Наука, 1968. 232 с.
12. Семихатова О.А. Энергетика дыхания в норме и при экологическом стрессе. Л.: Наука, 1990. 73 с.
13. Николис Г., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах. От диссипативных структур к упорядоченности через флуктуации. М.: Мир, 1979. 512 с.
14. Пасынский А.Г. Биофизическая химия. М.: Высшая школа, 1968. 432 с.
15. Зотин А.И., Зотина Р.С. Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. М.: Наука, 1993. 366 с.
16. Метлицкий Л.В. Иммунологический контроль в жизни растений // Тимирязевские XLV чтения. М.: Наука, 1987. 72 с.
17. Метлицкий Л.В., Озерецковская О.П. Как растения защищаются от болезней. М.: Наука, 1985. 200 с.