

УДК.581.132

РАЗВИТИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ФОТОСИНТЕЗА НА КАФЕДРЕ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ ЛГУ - СПБГУ В ТЕЧЕНИЕ 150 ЛЕТ.

Магомедов И.И. ООО «Амарант Про». Санкт-Петербург. Mim39@mail.ru

Аннотация. В статье рассматриваются вопросы развития исследований фотосинтеза в Ленинградском-Санкт-Петербургском государственном университете. Основоположником этих работ был академик А. С. Фаминцын, который в домашней лаборатории проводил эксперименты по изучению фотосинтеза при естественном и искусственном освещении растений. В книге «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» А.С. Фаминцын описывает собственные опыты и опыты его учеников по зависимости разложения CO_2 от напряженности света. В этих опытах впервые (раньше К. А. Тимирязева) была описана зависимость фотосинтеза от интенсивности освещения и установлены ее важнейшие параметры, такие как оптимум, плато светового насыщения. Фаминцын также показал, что уже слабый свет вызывает значительное разложение CO_2 и что свет большей напряженности часто вызывает меньшее выделение CO_2 . В дальнейшем его ученики продолжили эти работы. Большой вклад в изучении фотосинтеза внес академик С. П. Костычев и его ученики профессора С. В. Солдатенков и В. А. Чесноков. САМ метаболизм начал разрабатывать С. В. Солдатенков, а проф. Чесноков В.А. и его и его последователи. Они изучали фотосинтез при различных концентрациях углекислоты в атмосфере. Была создана лаборатория массового культивирования водорослей, где были сконструированы специальные установки для выращивания водоросли хлореллы. В 1974 была организована лаборатория фотосинтеза для изучения механизма C_4 -фотосинтеза и САМ - метаболизма.

Ключевые слова: фотосинтез, водоросли, амарант, А. С. Фаминцын, С. П. Костычев, С. В. Солдатенков, В. А. Чесноков, И. М. Магомедов

DEVELOPMENT OF RESEARCH ON PHOTOSYNTHESIS AT THE DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS OF LENINGRAD -ST. PETERSBURG STATE UNIVERSITY FOR 150 YEARS.

Magomedov I.M. LTD «Amaranth pro». St. Petersburg. Mim39@mail.ru

Abstract: The article deals with the development of photosynthesis research at Leningrad-St. Petersburg state University. The founder of these works was academician A. S. Famintsyn, who conducted experiments in the home laboratory to study photosynthesis in natural and artificial lighting of plants. In the book "Metabolism and energy transformation in plants". A. S. Famintsyn describes his own experiences and the experiences of his students on the dependence of the decomposition of CO_2 from the intensity of light. In these experiments, for the first time (before K. A. Timiryazev) described the dependence of photosynthesis on the intensity of lighting and set its most important parameters, such as optimum plateau light saturation. Famintsyn also showed that already weak light causes a significant decomposition of CO_2 and that light of greater intensity often causes a smaller release of CO_2 in the future his students continued these works. A great contribution to the study of photosynthesis was made by the academician of S. P. Kostychev and his disciples of Professor S. V. Soldatenkov, V. A. Chesnokov. The metabolism began to develop S. V. Soldatenkov, V. A. Chesnokov, Professor both he and his followers studied photosynthesis at different concentrations of carbon dioxide in the atmosphere. A laboratory for mass cultivation of algae was established, where special plants for the cultivation of Chlorella algae were designed. In 1974 the laboratory of photosynthesis was organized to study the mechanism of C_4 -photosynthesis and CAM - metabolism. Key words: photosynthesis, algae, amaranth, A. S. Famincin, S. P. Kostichev, S. V. Soldatenkov, V. A. Chesnokov, I. M. Magomedov.

Введение.

В декабре 2017 г на кафедре физиологии и биохимии растений СПбГУ отмечали 150 - летие развития физиологии и биохимии растений в Ленинградском - Санкт-Петербургском государственном университете[1]. Коллеги, ознакомившись с этой

работой, посоветовали мне написать отдельно обзор об исследованиях фотосинтеза в ЛГУ - СПбГУ ввиду, того, что в июне 2019 г. Санкт-Петербурге состоится 10 Международная конференция по фотосинтезу. Участники и гости ее смогут более подробно ознакомиться с результатами исследований фотосинтеза в ГУ - СПбГУ.



Фото 1. Академик Фаминцын А.С. (1835-1918)

Результаты и обсуждение.

Исследования по фотосинтезу в России начаты были академиком А. С. Фаминцыным(фото 1)[2]. Одна из первых работ, выполненная Фаминцыным в домашней лаборатории, была посвящена изучению действия искусственного (свет керосиновой лампы) и естественного освещения на развитие проростков кресс-салата. Было установлено, что оранжево-красный свет вызывает зеленение семядолей, но не оказывает действия на фототропические изгибы проростков. Обратная закономерность наблюдается

при действии сине-фиолетового света. В этих условиях зеленение семядолей не происходит, но наблюдались сильные изгибы у проростков. В последующих опытах Фаминцын наблюдал у проростков кресс-салата рост корешков на свету и в темноте. На свету рост подсемядольного колена несколько задерживался, но корни росли интенсивно, а в темноте наблюдалась обратная закономерность. На основании этих опытов автор делает вывод о том, что распределение запасных веществ по органам растений регулируется светом. Так, на свету они расходуются преимущественно на рост корней, тогда как в темноте они идут в большей мере на рост подсемядольного колена. Интересные результаты были получены в опытах с растениями маиса. Оказалось, что зеленая окраска у этиолированных листьев возникает лишь при средней интенсивности освещения, тогда как на слабом и сильном свету этот процесс сильно замедляется.[3,4,5,]

В 1866 г. Фаминцын представил докторскую диссертацию "Действие света на водоросли и некоторые другие близкие к ним организмы", в которую вошли результаты опытов из ранее опубликованных статей [2,5].

В диссертации автор подчеркивает, что действие света на водоросли ранее практически не изучалось. В то же время одноклеточные и нитчатые водоросли по сравнению с высшими растениями являются наиболее удобными объектами для решения многих вопросов физиологии растительных организмов. Их преимущество заключается в том, что при сильном увеличении микроскопа можно наблюдать всевозможные изменения в одной и той же клетке неповрежденного одноклеточного организма неопределенно долгое время. С целью устранения повреждения водорослей во время опыта им был разработан метод "висячей капли". Он писал: "Я поставил себе преимущественной задачей исследовать влияние света: 1) на образование крахмала; 2) на деление клеток; 3) на рост клеток; 4) влияние каждого из цветных светов на эти процессы; 5) проследить растворение крахмала в темноте". И далее: "Искусственный свет я предпочел дневному потому, что он имеет два важных преимущества пред последним: во - первых, тем, что он гораздо постоянное дневного; во-вторых, тем, что его можно поддерживать непрерывно и днем и ночью, во всякое время года.»[3,4,5,6]. Для автора диссертации было важно установить, согласуются ли полученные им результаты опытов со спирогирой с данными опытов, проведенных немецким ученым Саксом с явнотрачными растениями. Такое сопоставление указало на соответствие результатов, полученных Саксом, с данными опытов Фаминцына. Таким образом, в 1865-1866 гг. было обнаружено, что искусственный свет вполне обеспечивает процесс фотосинтеза и накопление крахмала в растении. Кроме того, было установлено, что движение одноклеточных водорослей преимущественно регулируется светом - в темноте и при ярком солнечном свете движение замедляется, а при освещении средней интенсивности оно значительно возрастает.[2]. В 1983 году Фаминцын [3,5] провел исследования с целью проследить судьбу зерен хлорофилла в семенах и проростках. Используя различные растворители и красители в различных комбинациях, автор на основании полученных результатов пришел к выводу о том, что хромофолы находятся в зрелом семени в виде бесцветных телец и из них и образуются хромофолы проростков.

Исследования Фаминцына, проведенные в 1880 г., были посвящены изучению зависимости разложения углекислоты от интенсивности света. Затеняя лист растения папиросной бумагой, он наблюдал, что интенсивность разложения углекислоты не

снижалась, но даже повышалась по сравнению с солнечным освещением. Подобная закономерность наблюдалась и при использовании искусственного освещения. Следовательно, для разложения углекислоты у растений в условиях освещения существует оптимум интенсивности света. Однако следует подчеркнуть, что в условиях слабого освещения повышение интенсивности света приводит к ускорению разложения углекислоты, но, когда интенсивность освещения достигает примерно половины интенсивности дневного, скорость разложения углекислоты практически перестает изменяться [3,4,5]. Следует также отметить, что еще в 1877 г. ученик Фаминцына И.М. Пряничников провел исследования по изучению зависимости между интенсивностью света и поглощением углекислоты. Им было установлено, что даже слабое искусственное освещение является условием для начала фотосинтеза, интенсивность которого возрастает по мере увеличения освещенности. Он изучал также воздействие температуры и интенсивности света на фотосинтез. На основании полученных результатов он пришел к выводу о том, что при повышении температуры в условиях слабой освещенности процесс фотосинтеза подавляется больше, чем дыхание. Таким образом, можно сказать, что Пряничников в 1877 г., а Фаминцын в 1880 г. впервые установили оптимум интенсивности света для фотосинтеза [5,7]. Проявляя интерес к образованию первичных продуктов фотосинтеза, А.С.Фаминцын привлек для рассмотрения этого вопроса своего ученика В. Храповицкого. В 1887 г. Храповицкий под руководством Фаминцына экспериментально установил, что в процессе фотосинтеза наряду с углеводами образуются и белковые вещества [4]. Позднее этот вопрос подробно разбирал В.В. Сапожников в своей докторской диссертации. Он пришел к выводу, что "при ассимиляции углекислоты, воды и минеральных солей образуются углеводы и белки. Меняя условия ассимиляции, можно давать перевес образованию той или другой группы пластических веществ. В обычных условиях ассимиляции белки и углеводы одинаково должны считаться продуктами усвоения; углеводы обыкновенно образуются в больших количествах, чем белки" [3,4].

В более поздние времена исследователи фотосинтеза высоко оценивали первые опыты Фаминцына. Так О. В. Заленский [7] считал выдающимся вклад академика А.С. Фаминцына в исследовании фотосинтеза. Он отмечает « выдающийся интеллект, исключительно широкая образованность и стремление к экспериментальным исследованиям позволили А. С. Фаминцыну выдвинуть ряд новых идей в различных областях физиологии растений и смежных с ней дисциплин. Среди его идей особое место занимают представления о процессах фотосинтеза, получившие дальнейшее развитие на протяжении последующего столетия. Пожалуй, наиболее важным его наследием в этой области является новая методологическая постановка этих вопросов. Она заключается в том, что А.С. Фаминцын рассматривал процессы фотосинтеза и дыхания, изучаемые им в опытах по действию света и темноты на образование и разложение крахмала, как процессы, тесно связанные с другими сторонами жизнедеятельности растений, прежде всего с процессами роста и развития. Поставленная в этих опытах проблема связи между фотосинтезом, дыханием и ростом превратилась сейчас в самостоятельное направление исследований, особенно важное для понимания продукционного процесса растений. Он изучал также влияние интенсивности освещения на образование хлорофилла, отметив существование оптимума освещенности в процессах его биосинтеза и снижение его образования при более интенсивном освещении. Эти работы в последствие превратились

в самостоятельные направления исследований, такие как вопросы механизмов фотоокисления пигментов, проблемы светолюбия и теневыносливости растений и пр. Выдающийся интерес представляют опыты А. С. Фаминцына по влиянию света на движение хламидомонады, эвглены, а также на расположение и движение хлоропластов в листьях мхов. Они послужили основой для разработки учения о фототаксисе, создания представлений о фоторецепторах, их локализации в мембранах.[2]

Уже упоминалось, что большинство опытов было проведено при помощи искусственного освещения растений усиленным светом керосиновой лампы. Поэтому его по праву считают пионером опытов с растениями, проводимых на искусственном свете, и одним из основоположников современной светокультуры растений.

В заключение следует отметить, что в книге «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» А.С. Фаминцын описывает собственные опыты и опыты его учеников А. Н. Волкова и И. М. Пряничникова по зависимости разложения CO_2 от напряженности света. В этих опытах впервые (раньше К. А. Тимирязева) была описана зависимость фотосинтеза от интенсивности освещения и установлены ее важнейшие параметры, такие как оптимум, плато светового насыщения. А.С.Фаминцын также показал, что уже слабый свет вызывает значительное разложение CO_2 и что свет большей напряженности часто вызывает меньшее выделение CO_2 [2, 8].

Результаты имели существенное значение для развития современной светокультуры растений, а разработанные методы исследования скоро были приняты и на Западе. В 1869 г. за цикл работ о значении интенсивности и качества света для растений при естественном и искусственном освещении А.С. Фаминцын был удостоен премии Монтиона, которая присуждалась Академией наук Франции выдающимся исследователям. Среди лауреатов этой премии был Луи Пастер[3]. Результаты научных исследований А.С. Фаминцына имеют фундаментальное значение. Он изучал роль света в жизнедеятельности растений: в энергетическом и информационном аспектах, открыл (вместе со своим учеником О. В. Баранецким) двойную природу лишайников, разработал представление о единстве принципов функциональной активности растений и животных, подошел к проблеме механизмов управления у простейших и растений. Особенно велика его заслуга в разработке теории симбиогенеза на примере происхождения хлоропластов от одноклеточных водорослей, живущих в клетках эукариот. Этот процесс А.С. Фаминцын рассматривал как один из путей прогрессивного усложнения клеток в ходе эволюции[4,9].

Таким образом, А. С. Фаминцын является основоположником исследований фотосинтеза в России, и его ученики продолжили эти работы в последующие годы.

На кафедре ФБР в течение столетия развивались те направления, которые были заложены Фаминцыным: физиология и биохимия фотосинтеза, дыхания, роста и развития высших растений и водорослей, а также исследования в сравнительно-физиологическом плане [4,6]. И. П. Бородин, еще будучи студентом, под руководством А.С.Фаминцына изучал влияние света, темноты и уровня хлорофилла на содержание крахмала в листьях березы.

Целенаправленные исследования в области фотосинтеза проводил А. А. Рихтер, проработавший на кафедре 22 года. Усовершенствовал технику газового анализа, он изучал интенсивность фотосинтеза у высших растений и водорослей при действии света

разного качества, проверил и дополнил теорию хроматической адаптации у водорослей, установил, что “мигающий” свет при определенном соотношении периодов света и темноты более эффективен для фотосинтеза, чем непрерывный[3,4,5]



Фото 2. Академик Костычев С.П.(1877-1931)

Значительные работы по фотосинтезу проведены в 20-х годах академиком С. П. Костычевым (фото 2)[9]. Он исследует особенности фотосинтетического коэффициента, совместно с С. В. Солдатенковым анализирует суточный ход фотосинтеза у водных растений (1926, 1927), а с Е. Н. Базириной и В. А. Чесноковым начинает серию работ по исследованию суточного хода фотосинтеза в различных природных условиях во многих географических зонах страны. Было обнаружено, что суточный ход фотосинтеза имеет вид одно - или двувёршинной кривой, максимум интенсивности процесса наблюдается в утренние часы, а в период снижения фотосинтетической активности в полдень происходит “выброс” CO_2 . Сейчас этот процесс известен как фотодыхание. Это были первые работы по интенсивности фотосинтеза и продуктивности растений различных экологических групп. По экологии фотосинтеза. С. П. Костычевым были предложены два новых понятия - кривая фотосинтеза и его суточная продуктивность.[9,10]. Важной их

особенностью явилась разработка методов исследований, проводившихся на неотделенных листьях интактных растений в полевых условиях при строгом учете состояния природных экологических факторов в каждом опыте (уровня освещенности, температуры воздуха, влажности и др.), и использование большого разнообразия видов растений. Работы по фотосинтезу были проведены в различных климатических условиях (На Севере, в Средней Азии и на Кавказе). Эти работы легли в основу проведения исследований по экологии фотосинтеза СССР. В дальнейшем эти разработки по фотосинтезу были продолжены учениками - профессорами С. В. Солдатенковым и В. А. Чесноковым [4,9].



Фото 3. Профессор Солдатенков С.В.(1896-1985)

На кафедре физиологии и биохимии растений с конца 40-х годов под руководством профессора С. В. Солдатенкова(фото 3), Т.П. Иванова, а затем Л. С. Белозеровой изучали особенности фотосинтеза и метаболизма органических кислот у суккулентов(САМ -тип метаболизма углерода). В этих работах было установлено, что днем источником углекислоты для фотосинтеза служила яблочная кислота, которая образуется ночью в результате карбоксилирования фосфоенолпирувата. В работах Солдатенкова С.В.[6] было выяснено, что исчезновение органических кислот на свету в отсутствие углекислого газа

неизменно сопровождается образованием кислорода в значительных количествах, что указывает на функционирование фотосинтеза в листьях суккулентов за счет метаболизма органических кислот. В 60-е годы исследования взаимосвязи фотосинтеза с обменом органических кислот начинают также В. А. Чесноков со своими сотрудниками А. М. Степановой, О. Д. Быковым, И. М. Магомедовым, Н. Н. Тищенко, С. А. Мирославовой, А. А. Шумиловой и др. В частности, изучалось влияние нитратов на накопление органических кислот, активность цикла Кребса и гликолиза на свету (Чесноков В. А., Титлянов Э.А.). Затем это направление возглавил (1974) ученик С. В. Солдатенкова и В. А. Чеснокова И. М. Магомедов.[9].



Фото 4. Профессор Чесноков В.А.(1905-1976).

Научные интересы В. А. Чеснокова(фото 4) - ученика академика С.П. Костычева были чрезвычайно широки и охватывали различные области физиологии растений — фотосинтез, дыхание, обмен органических кислот и минеральное питание. Начиная с 1920-х годов, и на протяжении многих лет В. А. Чесноков занимался изучением фотосинтеза в природных условиях, обследовал «воздушное» питание растений в различных климатических зонах СССР вплоть до побережья Северного Ледовитого океана. На основании этих исследований, В. А. Чесноковым впервые была высказана

идея о взаиморегуляции процессов фотосинтеза и роста растений, которая в мировой литературе получила развитие лишь значительно позднее- в 70-х годах XX века.

Совместно с Е. Н. Базыриной В. А. Чесноков разработал оригинальные методики и аппаратуру для изучения фотосинтеза в природных условиях.[10].

Исследования проф. Чеснокова В.А., наряду с глубиной и теоретической значимостью, всегда отличались серьезной связью с практикой. Проводя исследования в области фотосинтеза культурных растений, он в этом случае экспериментировал в направлении повышения эффективности этого процесса в условиях защищенного грунта. Обогащая атмосферу теплиц углекислым газом, В. А. Чесноков с учениками добился значительных результатов по повышению урожайности томатов и огурцов. В. А. Чесноковым совместно с А. М. Степановой была отработана технология и исследована динамика обогащения атмосферы теплиц углекислым газом, одновременно определялась скорость усвоения углекислоты растениями огурцов и их продуктивность. Итоги этих исследований были опубликованы в монографии в 1955 г. В. А. Чесноковым и А. М. Степановой «Удобрение растений углекислым газом»[11]. Владимир Алексеевич много работал с учениками над проблемой накопления органических кислот у растений. Особое внимание при этом уделялось изучению действия факторов минерального питания на процессы накопления и состав органических кислот у бобовых и растений с САМ - типом углеродного метаболизма (Чесноков В.А., Степанова А.М., Титлянов Э.А., Мирославова С.А., Магомедов И.М.).

В. А. Чесноков, А. М. Степанова, А.А.Шумилова исследовали взаимосвязь фотосинтеза и дыхания в высших растениях и внесли весомый вклад в расшифровку взаимосвязи фотосинтеза и дыхания.

По инициативе и под руководством Владимира Алексеевича в Биологическом институте ЛГУ были начаты масштабные исследования по массовой культуре одноклеточных водорослей, в первую очередь, хлореллы, впоследствии активно продолженные В.В.Пиневицем. Интерес к этим исследованиям, как и к гидропонному способу выращивания растений, был особенно велик в 60-х и начале 70-х годов, когда встал вопрос об использовании звена низших и высших растений в замкнутых экологических системах жизнеобеспечения при космических полетах.

В конце 50-х - начале 60-х гг. XX в., в стране развернулись работы по изучению роста растений в различных условиях среды, началось изучение рост-регулирующих веществ, активно разрабатывались методы культуры изолированных тканей и органов, а также создавались коллекции и зарождались основы биотехнологии культур микроводорослей, с целью получения, накопления и хранения больших масс биомассы. В конце 50-х годов по заданию Института медико-биологических проблем Минздрава СССР В. А. Чесноков развернул работы по теме “Выращивание одноклеточных водорослей как метод промышленного использования солнечной энергии” с участием В. В. Пиневица, Н. Н. Верзилина, А. М. Степановой, Ю. И. Маслова, В. Е. Васильевой и др. Проводились исследования сред культивирования на разных фонах минерального питания, и изучалась интенсивность фотосинтеза водорослей в различных световых условиях. Была начата разработка методов биосинтеза и выделения высокорadioактивных аминокислот из одноклеточных водорослей. С помощью тяжелого азота была определена скорость образования аминокислот и скорость обновления белка на свету и в темноте у микроводорослей (О.Д. Быков, Н.Л. Ильинская, В.Л. Карпов, Н.А. Тищенко, В.А. Чесноков)[9]. В связи с необходимостью более активной разработки основ

производственного фотосинтеза в 1961г. из состава отдела физиологии растений выделилась лаборатория массового культивирования водорослей под руководством старшего научного сотрудника В. В. Пиневица. Эта была хорошо оснащенная, ведущая лаборатория СССР по физиологии и биохимии водорослей. Лаборатория выполняла одну из тем «Сводного плана важнейших научных и технических исследований СЭВ»: «Интенсивное культивирование микроводорослей с высоким коэффициентом использования лучистой энергии». С 1967 г., благодаря успешным работам этой лаборатории, БиНИИ стал головной организацией по данной тематике СЭВ. В 1961 г. лаборатория массового культивирования водорослей провела «Первое всесоюзное совещание по культивированию низших водорослей». Были спроектированы и сконструированы полупроизводственные установки горизонтального или ступенчатого типа, широко использовавшиеся в СССР и в др. странах СЭВ (В.В. Пиневиц, Н.Н. Верзилин). Были созданы среды, обеспечивающие высокий выход биомассы водорослей в условиях естественного освещения в режиме слежения за солнцем (В. В. Пиневиц, Н. Н. Верзилин, А. А. Михайлов). Сотрудники лаборатории Э. П. Берс, В. Е. Васильева, Ю. И. Маслов внесли значительный вклад в изучение особенностей нуклеинового, белкового и липидного обменов микроводорослей в различных внешних условиях и в разработку способов хранения биомассы при низких температурах. Сотрудником лаборатории ФБР был О. Д. Быков, который закончил 2 факультета ЛГУ(химфак и матмех) и стал биологом и крупным специалистом по газообмену и взаимосвязи фотосинтеза и дыхания. О.Д. Быков в последние два года учёбы в ЛГУ увлёкся проблемой фотосинтеза и теми исследованиями, которые проводились с использованием метода «меченых атомов» - радиоактивных изотопов углерода и фосфора в лаборатории ФБР в Биологическом Институте ЛГУ(Старый Петергоф). Результатом увлечения была дипломная работа по вопросам получения сахаров, содержащих радиоизотоп углерода, путём фотосинтеза в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$. Это была одна из первых в Советском Союзе работ по препаративному получению меченых ^{14}C органических соединений. По окончании Университета Олег Дмитриевич был принят в аспирантуру, где работал по изучению взаимосвязи фотосинтеза и дыхания растений под руководством проф. В. А. Чеснокова. В своей работе успешно применял методы радиоактивных индикаторов, хроматографии, инфракрасного газового анализа, математического моделирования. В 1963 году защитил в Ленинградском Университете кандидатскую диссертацию на тему: «Некоторые вопросы взаимосвязи дыхания и фотосинтеза растений». После этого О. Д. Быков заведовал лабораторией фотосинтеза в ВИРе им. Н.И. Вавилова, стал профессором, доктором биологических наук. Продолжая начатые С. П. Костычевым работы, В. А. Чесноков совместно с Е. Н. Базириной [6,9] (1932-1938), установили отсутствие прямой зависимости величины урожая от фотосинтетической продуктивности единицы листовой поверхности и большое влияние на урожай условий, влияющих на характер и интенсивность роста, минерального питания, на длину фотопериода. Изучая зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации CO_2 , В. А. Чесноков в своей докторской диссертации (1946) показал, что при увеличении концентрации CO_2 можно получить повышение скорости фотосинтеза в 2-3 раза. Совместно с А. М. Степановой им были проведены исследования физиологических основ удобрения растений CO_2 в производственных условиях [11].



Фото 5. Профессор Магомедов И.М. Род.1939г

В 1974 г. на базе лаборатории физиологии и биохимии растений, основанной в 1920 году академиком С.П. Костычевым, была создана лаборатория фотосинтеза. С 1948 г по 1974 г лабораторию физиологии и биохимии растений возглавлял профессор В.А. Чесноков. С 1974 г, часть этой лаборатории была преобразована в лабораторию фотосинтеза, которой в течение 33 лет руководил профессор И.М. Магомедов (фото 5). В 1987 г лаборатория фотосинтеза объединилась с бывшей лабораторией эволюционной биохимии растений, которая вела свое начало с 1961 г., когда по инициативе проф. В. А. Чеснокова и В. В. Пиневица была создана лаборатория массового культивирования водорослей под руководством В. В. Пиневица.

Основная задача лаборатории состояла в исследовании роли органических кислот в фотосинтезе высших растений и определения путей регуляции углеродного метаболизма на свету[12]. В соответствии с указанной задачей были выбраны следующие направления исследований:

1). Фотосинтетический обмен углерода у C_3 , C_4 и САМ - растений (И.М. Магомедов, Л.Б. Ковалева, А. К. Юзбеков, Н. П. Белоног, И. Р. Фомина, Зо Ин Бу).

2). Изучение связи азотной и углеродной питания растений (И.М. Магомедов, Н.Н. Тищенко, А.А. Шумилова, Д.Б. Никитин, А.А. Федосеенко).

3). Взаимосвязь фотосинтеза, дыхания и фотодыхания растений различных экологических групп (А. М. Степанова, А. А. Шумилова, А. А. Федосеенко).

В результате проведенных исследований был внесен значительный вклад в познание механизмов C_4 -фотосинтеза и САМ-метаболизма углерода, взаимосвязи фотосинтеза, дыхания и азотного питания, регуляции фотосинтеза C_3 , C_4 и САМ - растений [11]. Так, впервые в СССР было установлено, что хлоропласты мезофилла листа кукурузы не усваивают углекислоту в отсутствие цитоплазмы. Работая с протопластами мезофильных клеток кукурузы разных возрастов, было установлено, что в начале развития листа фиксация углекислоты происходит и в хлоропластах мезофилла, однако, в ходе онтогенеза усиливается экспрессия генов ФЕП-карбоксилазы в клетках мезофилла и в них прекращается синтез Рубиско, а в клетках обкладки проводящего пучка Рубиско продолжает фиксировать CO_2 , поступающий при декарбокилировании C_4 -кислот и там работает цикл Кальвина. Следует отметить, что в Советском Союзе в 60-90-е годы комплексно исследовали механизмы углеродного метаболизма C_4 -и САМ - растений всего в двух лабораториях (лаборатории проф. Карпилова Ю. С. в Институте фотосинтеза АН СССР и в нашей лаборатории). Была проведена большая работа по установлению авторства Незговоровой Л. А., как пионера открытия C_4 -фотосинтеза [6].

Приоритетными исследованиями лаборатории являлись: эффективность усвоения азота белковыми формами C_4 -растений (предложены термины - «азот роста» и «азот поддержания»). Установлено, что у C_3 - растений «азот поддержания» выше, чем у C_4 - растений и, наоборот, «азот роста» в последних значительно выше, чем у C_3 -растений. Была высказана гипотеза о сигнальной роли молекул CO_2 в индукции синтеза Рубиско в фотосинтезирующих клетках C_4 -растений. Развивалась концепция В.И. Вернадского об автотрофности человека. Предполагалось, что в результате развития работ по искусственному фотосинтезу, человек сможет обеспечить себя продуктами питания и кислородом, а в будущем в результате симбиоза, непосредственно поглощать солнечный свет и получить необходимую энергию для развития. Было высказано положение о том, что идеальными растениями по эффективности использования солнечного света могут быть промежуточные виды растений между C_4 и C_3 - растениями, которые способны переключаться на C_3 или на C_4 путь углерода в зависимости от экологических условий (C_3/C_4 растения). Представители этих групп должны быть индуцированы и созданы перспективные сорта.

В начале 80 годов были начаты работы по изучению особенностей фотосинтеза амаранта, как представителя аспартатной группы C_4 -растений. Впервые, в стране были начаты исследования по биотехнологии амаранта (И.М. Магомедов, Н. К. Кузьменко, Л. С. Соболев, А. А. Гусарина). Проведен большой объем работы по выяснению особенностей физиологии и биохимии амаранта в зависимости от условий окружающей среды (И. М. Магомедов, А. А. Шумилова, А. А. Михайлов, Н. Н. Тищенко, В. А. Белоногова, А. А. Федосеенко, Д. Б. Никитин, Л. И. Кунаева). Для внедрения амаранта в агрофарминдустрию как пищевой, кормовой, овощной и лекарственной культуры, впервые в системе высшего образования СССР была создана научно-производственная система «Амарант». На базе лаборатории фотосинтеза и НПС «Амарант» был учрежден «Центр Амаранта Биологического Института ЛГУ». В настоящее время амарант признан культурой 21 века [14].

Другая часть лаборатории занималась вопросами фотобиосинтеза по следующим направлениям:

1. Массовое культивирование водорослей в научных и прикладных целях (В. В. Пиневиц, Н. Н. Верзилин, А. А. Михайлов, К. И. Маслов, Э. П. Бэрс).
2. Вопросы фотосинтеза на основе культур микроводорослей (В. В. Пиневиц, Н. Н. Верзилин, Ю. И. Маслов, Э. П. Бэрс, А. А. Липская, Т. П. Левитина).
3. Молекулярная биология водорослей (А. В. Козлов, Е. Ю. Дмитриева, Э. П. Бэрс, А. А. Липская, Т. П. Левитина).
4. Механизмы физиологической адаптации микроводорослей к экологически значимым естественным и техногенным факторам среды (Ю. И. Маслов, В. П. Андреев, Х. А. Султан, И. В. Евдокимова, Т. П. Левитина). Изучение морской взвеси как компонента кормовой базы при культивировании мидий на Белом море (Ю. И. Маслов, А. А. Михайлов, Т. И. Ананьева, И. В. Евдокимова). В результате проведенных работ внесен определяющий вклад во внедрение микроводорослей в научные и прикладные исследования (в масштабах Советского Союза, а также стран - СЭВ) как удобного объекта исследований в области фотобиосинтеза в различных его приложениях. Создана база эколого-физиологического исследования роли микроводорослей в экономике природы. Велись исследования физиологической адаптации ассимиляционного аппарата микроводорослей к факторам среды и проводилось изучение биохимического состава морской взвеси, в частности, фитопланктона в связи с культивированием хозяйственно ценных гидробионтов на Белом море (Ю. И. Маслов, Е. П. Кривушии).

Заключение. В заключение следует указать, что до распада СССР в Ленинграде работали 3 лаборатории фотосинтеза (БИН, ВИР им. Н. И. Вавилова, ЛГУ). К сожалению, в настоящее время эти лаборатории не функционируют. Отсутствуют и молодые кадры, которые могли бы дать новый импульс к развитию этих работ Санкт-Петербургу.

Выводы. 1. На кафедре физиологии и биохимии растений ЛГУ - СПбГУ были выполнены пионерские работы в России и СССР по фотосинтезу. Расцвет исследований был в 60-80-годы 20 века!

2. Установлено, что органические кислоты являются участниками не только дыхания и звено между фотосинтезом и дыханием, но являются и непосредственными донорами углекислоты в C₄-фотосинтезе и в САМ - метаболизме.
3. Фундаментальные исследования по фотосинтезу C₄-растений позволили обосновать внедрения амаранта в агрокомплекс, как источника качественного белка.

Список литературы.

1. Магомедов И. М. 150 лет развития физиологии и биохимии растений в Санкт-Петербургском государственном университете // Научное обозрение. Биологические науки. Реферативный журнал. 2018. №3. С. 1-10.
2. Фаминцын А. С. Обмен веществ и превращение энергии в растениях. СПб. 1883. 816 с.
3. Манойленко К. В. Андрей Сергеевич Фаминцын. СПб. 2016. 288 с.
4. Полевой В. В. А. С. Фаминцын и физиология растений в Петербургском-Ленинградском университете // Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л., 1981. С. 56-84.
5. Строгонов Б. П. Андрей Сергеевич Фаминцын. М., 1996. 177 с.
6. Солдатенков С. В. Физиология и биохимия растений в университете // Вести. Ленингр.

ун-та. 1969. № 3. С.18-28.

7.Заленский О.В. Развитие наследия А.С. Фаминцына в области фотосинтеза в современной науке. //Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л. Наука. 1981.с.110-111.

8. Тимирязев К.А. Развитие естествознания в России в эпоху 60-х годов // Соч. Т VIII.М.,1939. С.137-177.

9. Полевой В.В. Физиология растений в Санкт- Петербургском государственном университете // Вестник СПбГУ 1988. в.2. N(10). С. 3-12

10. Полевой А.В. Исследования академика С. П. Костычева по фотосинтезу растений в различных экологических условиях.// Ботанический журнал.2007.т.92.№5.с783-790

11.Чесноков В.А. Степанова А.М. Удобрение растений углекислым газом. 1955. Из-во ЛГУ.78с

12. . Магомедов И.М. Фотосинтез и органические кислоты. 1988.Л.204с.

13. Незговорова Л.А. Влияние водного режима растений на поступление и распределение углерода в процессе фотосинтеза. //Физиология растений.1957. т 4. В.5.440-449.

14.Магомедов И.М., Чиркова Т.В. Амарант-прошлое, настоящее и будущее. //Успехи современного естествознания. 2015. №1.С.1108-1113