

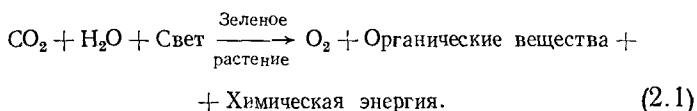
2. История и развитие идей

2.1. Первые открытия

В начале XVII в. фламандский врач ван Гельмонт (van Helmont) вырастил в кадке с землей дерево ивы, которое он поливал только дождевой водой. Он заметил, что спустя пять лет дерево выросло до больших размеров, хотя количество земли в кадке практически не уменьшилось. Ван Гельмонт, естественно, сделал вывод, что материал, из которого образовалось дерево, произошел из воды, использованной для полива. В 1727 г. английский ботаник Стивен Хейлс (Stephen Hales) опубликовал книгу, в которой сообщалось, что в качестве питательного вещества, необходимого для роста, растения используют главным образом воздух. В период с 1771 по 1777 г. знаменитый английский химик Джозеф Пристли (Joseph Priestley) (он был одним из первооткрывателей кислорода) провел серию опытов по горению и дыханию и пришел к выводу о том, что зеленые растения способны обращать те дыхательные процессы, которые были обнаружены в тканях животных. Пристли сжигал свечу в замкнутом объеме воздуха и обнаружил, что получавшийся при этом воздух уже не мог поддерживать горение. Мышь, помещенная в такой воздух, умирала. Однако веточка мяты продолжала жить в этом воздухе неделями. В заключение Пристли обнаружил, что в воздухе, восстановленном веточкой мяты, могла вновь гореть свеча, могла дышать мышь. Теперь мы знаем, что свеча, сгорая, потребляла кислород из замкнутого объема воздуха, но затем воздух снова насыщался кислородом благодаря фотосинтезу, происходившему в зеленой мяте. Спустя несколько лет голландский врач Ян Ингенхауз (Jan Ingenhousz) обнаружил, что растения выделяют кислород лишь на *солнечном свете* и что только их *зеленые* части обеспечивают выделение кислорода.

Жан Сенебье (Jean Senebier), занимавший в Швейцарии пост министра, подтвердил данные Ингенхауза и продолжил исследование, показав, что в качестве пита-

тельного вещества растения используют *двуокись углерода*, «растворенную в воде». В начале XIX века другой швейцарский исследователь де Соссюр (de Saussure) изучал количественные взаимосвязи между поглощенной растением углекислотой, с одной стороны, и синтезированными органическими веществами и кислородом — с другой. В результате своих опытов он пришел к выводу, что *вода* также потребляется растением при ассимиляции CO_2 . В 1817 г. два французских химика, Пельтье (Pelletier) и Каванту (Caventou), выделили из листьев зеленое вещество и назвали его *хлорофиллом*. Следующей важной вехой в истории изучения фотосинтеза было сделанное в 1845 г. немецким физиком Робертом Майером (Robert Mayer) утверждение о том, что зеленые растения преобразуют энергию солнечного света в химическую *энергию*. Представления о фотосинтезе, сложившиеся к середине прошлого века, можно выразить следующим соотношением:



Отношение количества CO_2 , поглощенного при фотосинтезе, к количеству выделенного O_2 точно измерил французский физиолог растений Бусэнго (Boussingault). В 1864 г. он обнаружил, что фотосинтетическое отношение, т. е. отношение объема выделенного O_2 к объему поглощенной CO_2 , почти равно единице. В том же году немецкий ботаник Закс (Sachs) (открывший также у растений дыхание) продемонстрировал образование зерен *крахмала* при фотосинтезе. Закс помещал зеленые листья на несколько часов в темноту для того, чтобы они израсходовали накопленный в них крахмал. Затем он выносил листья на свет, но при этом освещал лишь половину каждого листа, оставляя другую половину листа в темноте. Спустя некоторое время весь лист целиком обрабатывали парами йода. В результате освещенная часть листа становилась темно-фиолетовой, что свидетельствовало об образовании комплекса крахмала с йодом, тогда как цвет другой половины листа не изменялся.

Прямую связь между выделением кислорода и хлоропластами в зеленых листьях, а также соответствие спектра действия фотосинтеза спектру поглощения хлорофилла (см. гл. 4) установил в 1880 г. Энгельман (Engelmann). Он поместил нитевидную зеленую водоросль *Spirogyra* (рис. 2.1), имеющую спирально расположенные хлоропласты, на предметное стекло микроскопа.

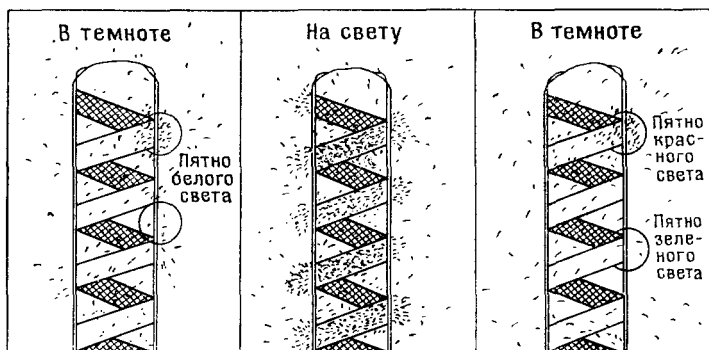
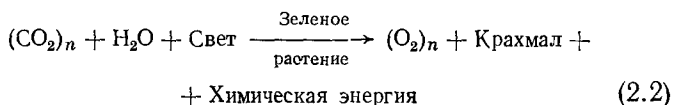


Рис. 2.1. Опыты Энгельмана по изучению фотосинтеза у водоросли *Spirogyra* с помощью подвижных бактерий. Водоросль содержит спиральный хлоропласт; бактерии движутся к области большей концентрации кислорода. Слева: освещение узким лучом белого света. В середине: освещение широким лучом белого света. Справа: освещение узкими лучами красного и зеленого света. Заметьте, что на зеленом свете кислород не выделяется.

Вместе с водорослью на предметное стекло наносилась суспензия клеток подвижных бактерий, потребляющих кислород. Предметное стекло помещали в закрытую камеру без воздуха и освещали. В этих условиях подвижные бактерии должны были перемещаться туда, где концентрация O_2 была выше. После освещения в течение некоторого времени образец рассматривали под микроскопом и подсчитывали распределение бактериальной популяции. Оказалось, что бактерии концентрировались вокруг зеленых полосок в нитевидной водоросли. В другой серии опытов Энгельман освещал водоросль светом разного спектрального состава, установив призму между источником света и предметным столиком микроско-

па. Наибольшее число бактерий в этом случае скапливалось вокруг тех участков водоросли, которые освещались синим и красным областями спектра. Находящиеся в водорослях хлорофиллы поглощали синий и красный свет. Поскольку к тому времени было уже известно, что для фотосинтеза необходимо поглощение света, Энгельман заключил, что хлорофиллы участвуют в фотосинтезе в качестве *пигментов*, являющихся активными фоторецепторами. Уровень знаний о фотосинтезе в начале нашего века можно представить следующим уравнением:



2.2. Дальнейшее развитие методов изучения фотосинтеза

Итак, к началу нашего века суммарная реакция фотосинтеза была уже известна. Однако биохимия находилась не на таком высоком уровне, чтобы полностью раскрыть механизмы восстановления двуокиси углерода до углеводов. К сожалению, следует признать, что и теперь еще некоторые аспекты фотосинтеза изучены довольно плохо. Издавна делались попытки исследовать влияние интенсивности света, температуры, концентрации углекислоты и т. п. на общий выход фотосинтеза. И хотя в этих работах исследовались растения самых разных видов, большинство измерений было выполнено на одноклеточных зеленых водорослях *Chlorella* и *Scenedesmus* и на одноклеточной жгутиковой водоросли *Euglena*. Одноклеточные организмы удобнее для количественного исследования, поскольку их можно выращивать во всех лабораториях при вполне стандартных условиях. Они могут быть равномерно суспендированы, т. е. взвешены в водных буферных растворах, и нужный объем такой суспензии, или взвеси, можно брать пипеткой точно так же, как при работе с обычными растворами. Хлоропласты для опытов лучше всего выделять из листьев высших растений. Чаще всего используют шпинат, потому что его легко выращивать и свежие листья