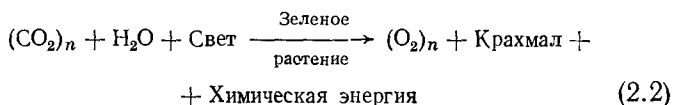


па. Наибольшее число бактерий в этом случае скапливалось вокруг тех участков водоросли, которые освещались синим и красным областями спектра. Находящиеся в водорослях хлорофиллы поглощали синий и красный свет. Поскольку к тому времени было уже известно, что для фотосинтеза необходимо поглощение света, 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

обычно можно купить на рынке; иногда используются листья гороха и салата-латука.

Поскольку  $\text{CO}_2$  хорошо растворяется в воде, а  $\text{O}_2$  относительно нерастворим в воде, то при фотосинтезе в замкнутой системе давление газа в этой системе должно

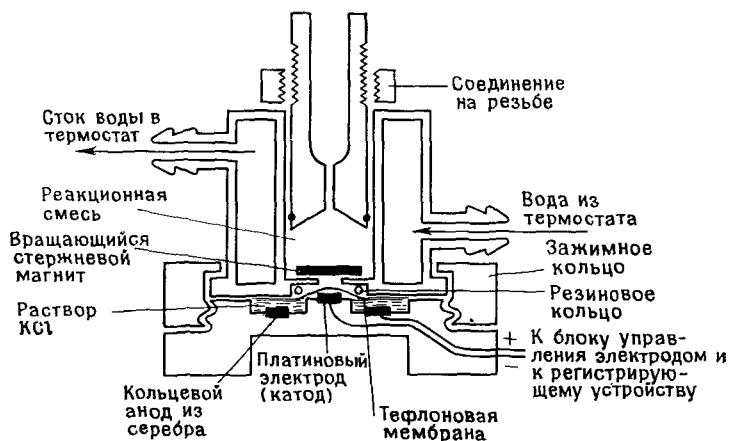


Рис. 2.2. Кислородный электрод (производится фирмой Rank Bros., Bottisham, Cambridge).

изменяться. Поэтому влияние света на фотосинтетические системы часто исследуют с помощью респирометра Варбурга (Warburg), позволяющего регистрировать изменения объема  $\text{O}_2$  в системе. Впервые респирометр Варбурга был использован применительно к фотосинтезу в 1920 г. (подробнее эти вопросы описаны в книге *Manometric Techniques*; Umbreit, Burris, Stauffer; Burgess Publ. Co., USA).

Для измерения потребления или выделения кислорода в ходе реакции удобнее пользоваться другим прибором — кислородным электродом (рис. 2.2). В основе его устройства лежит использование полярографического метода. Кислородный электрод обладает достаточно высокой чувствительностью для того, чтобы обнаружить  $\text{O}_2$  в таких низких концентрациях как  $10^{-8}$  моль  $\cdot$  см $^{-3}$  (0,01 ммоль в 1 л). Прибор состоит из катода — платино-

вой проволоки, герметично впрессованной в пластик, и анода, представляющего собой кольцо из серебряной проволоки, погруженной в насыщенный раствор  $KCl$ . Электроды отделены от смеси, в которой протекает реакция, мембраной, проницаемой для  $O_2$ . Реакционная смесь находится в пластмассовом или стеклянном сосуде и постоянно перемешивается вращающимся стержневым магнитом. Когда к электродам приложено напряжение и платиновый электрод становится отрицательным по отношению к стандартному электроду, кислород в растворе электролитически восстанавливается. При напряжениях от 0,5 до 0,8 В величина электрического тока линейно зависит от парциального давления кислорода в растворе. Обычно с кислородным электродом работают при напряжении около 0,6 В. Электрический ток измеряют, присоединив электрод к подходящей регистрирующей системе. Электрод вместе с реакционной смесью термостатируют потоком воды от термостата. С помощью кислородного электрода измеряют действие света и различных химических веществ на фотосинтез. Преимущество кислородного электрода перед аппаратом Варбурга состоит в том, что кислородный электрод позволяет быстро и непрерывно регистрировать изменения содержания  $O_2$  в системе. С другой стороны, в приборе Варбурга можно одновременно исследовать до 20 образцов с различными реакционными смесями, тогда как при работе с кислородным электродом образцы приходится анализировать поочередно.

### 2.3. Лимитирующие факторы

Интенсивность, или скорость процесса фотосинтеза в растении, зависит от ряда внутренних и внешних факторов. Из внутренних факторов наиболее важное значение имеют структура листа и содержание в нем хлорофилла, накопление продуктов фотосинтеза в хлоропластах, влияние ферментов, а также наличие малых количеств необходимых неорганических веществ. Внешние факторы — это количество и качество света, попадающего на листья, температура окружающей среды, концентрация углекислоты и кислорода в атмосфере вблизи растения.