

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.

## 2.3.1. Влияние интенсивности света

Влияние интенсивности света на фотосинтетическую активность суспензии интактных клеток *Chlorella* показано на рис. 2.3. При низких интенсивностях света скорость фотосинтеза, измеренная по выделению кислорода,

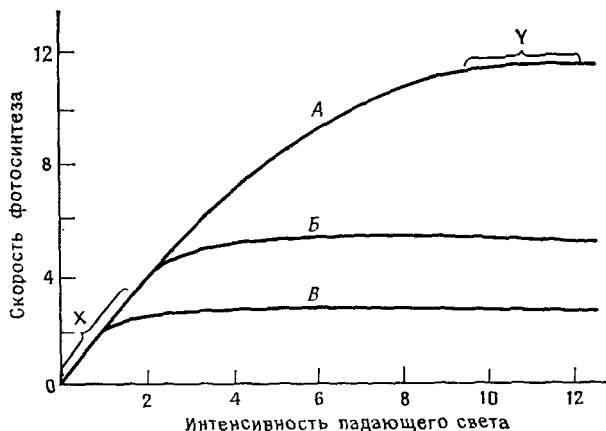


Рис. 2.3. Влияние внешних факторов на скорость фотосинтеза. А — влияние интенсивности света при температуре 25°C и концентрации углекислоты 0,4%; Б — то же при 15°C и 0,4% CO<sub>2</sub>; В — то же при 25°C и 0,01% CO<sub>2</sub>. Интенсивность света и скорость фотосинтеза отложены по осям в относительных единицах.

возрастает линейно, или прямо пропорционально увеличению интенсивности света. Соответствующий участок на графике, обозначенный буквой X, называют начальным участком, или областью, в которой скорость фотосинтеза лимитируется светом. По мере дальнейшего увеличения интенсивности света нарастание фотосинтеза становится все менее и менее выраженным, и, наконец, когда освещенность достигает определенного уровня (около 10 000 лк, или около 1000 фут-свечей), дальнейшее увеличение интенсивности света уже не влияет на скорость фотосинтеза. На рисунке это соответствует горизонтальным участкам кривых, или плато. Область плато, обозначенная буквой Y, называется областью светового насыщения. Если нужно увеличить скорость фотосинтеза

в этой области, следует изменять не интенсивность света, а какие-либо другие факторы. Интенсивность солнечного света, попадающего в ясный летний день на поверхность земли, во многих местах нашей планеты составляет примерно 100 000 лк, или около 1000 Вт·м<sup>-2</sup>. Следовательно, растениям, за исключением тех, которые растут в густых лесах и в тени, падающего солнечного света бывает достаточно для насыщения их фотосинтетической активности. Энергия квантов, соответствующих крайним участкам видимого диапазона — фиолетовому (около 400 нм) и дальнему красному (короче 800 нм), различается всего лишь в два раза, и все фотоны в этом диапазоне в принципе способны осуществить запуск фотосинтеза, хотя, как мы увидим далее, пигменты листа избирательно поглощают свет определенных длин волн.

### 2.3.2 Влияние температуры

Сравнение кривых *A* и *B* на рис. 2.3 показывает, что в случае низких интенсивностей света скорость фотосинтеза при 15 и 25°C одинакова. Реакции, протекающие при таких интенсивностях света, которые соответствуют области лимитирования светом, подобно истинным фотохимическим реакциям, не чувствительны к температуре. Однако при более высоких интенсивностях скорость фотосинтеза при 25°C гораздо выше, чем при 15°C. Следовательно, в области светового насыщения уровень фотосинтеза зависит не только от поглощения фотонов, но и от других факторов. Большинство растений в умеренном климате хорошо функционируют в интервале температур от 10 до 35°C, наиболее благоприятные условия — это температура около 25°C.

### 2.3.3. Влияние концентрации CO<sub>2</sub>. Компенсационный пункт

В области лимитирования светом скорость фотосинтеза не изменяется при уменьшении концентрации CO<sub>2</sub> (*B* на рис. 2.3). Отсюда можно сделать вывод, что CO<sub>2</sub> не участвует непосредственно в фотохимической реакции. В то же время при более высоких интенсивностях освещения, лежащих за пределами области лимитирования светом, фотосинтез существенно возрастает при увеличении кон-

центрации  $\text{CO}_2$ . У некоторых зерновых культур фотосинтез линейно возрастал при увеличении концентрации  $\text{CO}_2$  до 0,5% (эти измерения проводили в кратковременных опытах, поскольку длительное воздействие столь высоких концентраций  $\text{CO}_2$  повреждает листья). Очень высоких значений скорость фотосинтеза достигает при содержании  $\text{CO}_2$  около 0,1%. Средняя концентрация углекислоты в атмосфере составляет от 0,03 до 0,04%. Поэтому в обычных условиях растениям не хватает  $\text{CO}_2$  для того, чтобы с максимальной эффективностью использовать попадающий на них солнечный свет. Если лист, помещенный в замкнутый объем, освещать светом насыщающей интенсивности, то концентрация  $\text{CO}_2$  в этом объеме воздуха будет постепенно уменьшаться и наконец достигнет постоянного уровня, известного под названием « $\text{CO}_2$ -компенсационного пункта». В этой точке потребление  $\text{CO}_2$  при фотосинтезе уравнивается выделением  $\text{CO}_2$  в результате дыхания (темнового и светового). У растений разных видов положения компенсационных пунктов различны. Они очень низки (меньше 10 ч. на млн., или 0,001%) у растений типа  $\text{C}_4$  (см. гл. 6) и сравнительно высоки у растений типа  $\text{C}_3$  (превышают 50 ч. на млн., или 0,005%  $\text{CO}_2$ ).

#### 2.4. Световые и темновые реакции.

##### Опыты со вспышками света

Еще в 1905 г. английский физиолог растений Ф. Ф. Блэкман (F. F. Blackman), интерпретируя форму кривой светового насыщения фотосинтеза, высказал предположение, что фотосинтез представляет собой двухстадийный процесс, включающий фотохимическую, т. е. световую, реакцию и нефотохимическую, т. е. темновую, реакцию. Темновая реакция, будучи ферментативной, протекает медленнее, чем световая реакция, и поэтому при высоких интенсивностях света скорость фотосинтеза полностью определяется скоростью темновой реакции. Световая реакция либо вообще не зависит от температуры, либо зависимость эта выражена очень слабо, тогда как темновая реакция, как и все ферментативные процессы, зависит от температуры в довольно значительной степени. Следует ясно представлять себе, что реакция, назы-