

центрации CO_2 . У некоторых зерновых культур фотосинтез линейно возрастал при увеличении концентрации CO_2 до 0,5% (эти измерения проводили в кратковременных опытах, поскольку длительное воздействие столь высоких концентраций CO_2 повреждает листья). Очень высоких значений скорость фотосинтеза достигает при содержании CO_2 около 0,1%. Средняя концентрация углекислоты в атмосфере составляет от 0,03 до 0,04%. Поэтому в обычных условиях растениям не хватает 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 CO_2 в этом объеме воздуха будет постепенно уменьшаться и наконец достигнет постоянного уровня, известного под названием « CO_2 -компенсационного пункта». В этой точке потребление CO_2 при фотосинтезе уравнивается выделением 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 C_4 (см. гл. 6) и сравнительно высоки у растений типа C_3 (превышают 50 ч. на млн., или 0,005% 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-

ваемая темновой, может протекать как в темноте, так и на свету.

Световую и темновую реакции можно разделить, используя вспышки света, длящиеся краткие доли секунды. Вспышки света длительностью меньше одной миллисекунды (10^{-3} с) можно получить либо с помощью механического приспособления, поставив на пути пучка постоянного света вращающийся диск со щелью, либо электрически, заряжая конденсатор и разряжая его через вакуумную или газоразрядную лампу. В качестве источников света пользуются также рубиновыми лазерами с длиной волны излучения 694 нм. В 1932 г. Эмерсон (Emerson) и Арнольд (Arnold) освещали суспензию клеток *Chlorella* вспышками света от газоразрядной лампы с длительностью около 10^{-5} с. Они измеряли скорость выделения кислорода в зависимости от энергии вспышек, длительности темнового промежутка между вспышками и температуры суспензии клеток. При увеличении интенсивности вспышек насыщение фотосинтеза в нормальных клетках наступало, когда выделялась одна молекула O_2 на 2500 молекул хлорофилла. Эмерсон и Арнольд сделали вывод, что максимальный выход фотосинтеза определяется не числом молекул хлорофилла, поглощающих свет, а числом молекул фермента, катализирующего темновую реакцию. Они также обнаружили, что при увеличении темновых интервалов между последовательными вспышками за пределы 0,06 с выход кислорода в расчете на одну вспышку уже не зависел от длительности темнового интервала, тогда как при более коротких промежутках он возрастал с увеличением длительности темнового интервала (от 0 до 0,06 с). Таким образом, темновая реакция, которая определяет уровень насыщения фотосинтеза, завершается примерно за 0,06 с. На основе этих данных было рассчитано, что среднее время, характеризующее скорость реакции, составило около 0,02 с при 25°C.

2.5. Важные открытия. Формирование новых представлений

Состояние знаний в области фотосинтеза в начале нашего века можно было бы выразить уравнением