

Korczewski, Michał

Doroczne Zebranie Uroczyste : 27 listopada 1949 r. : Rozwój badań nad fotosyntezą u roślin

Rocznik Towarzystwa Naukowego Warszawskiego 42, 77-91

1949

Artykuł został zdigitalizowany i opracowany do udostępnienia w internecie przez Muzeum Historii Polski w ramach prac podejmowanych na rzecz zapewnienia otwartego, powszechnego i trwałego dostępu do polskiego dorobku naukowego i kulturalnego. Artykuł jest umieszczony w kolekcji cyfrowej bazhum.muzhp.pl, gromadzącej zawartość polskich czasopism humanistycznych i społecznych oraz w kolekcji mazowieckich czasopism regionalnych mazowsze.hist.pl.

Tekst jest udostępniony do wykorzystania w ramach dozwolonego użytku.

NAGRODY NAUKOWE

Towarzystwo Naukowe Warszawskie przyznało w roku bieżącym 4 nagrody naukowe po 150.000 zł. na każdy Wydział.

Nagrody otrzymali:

na Wydziale I — Juliusz Kleiner za dzieło o Mickiewiczu;

na Wydziale II — Gerard Labuda za książkę p.t. „Pierwsze państwo słowiańskie“;

na Wydziale III — Wojciech Rubinowicz za pracę p.t. „Badania nad promieniowaniem kwadrupolowym i multipolowym“, oraz za całość twórczości naukowej;

na Wydziale IV — Bolesław Hryniewiecki za całość, pięćdziesięcioletniej twórczości naukowej.

Michał Korczewski

ROZWÓJ BADAŃ NAD FOTOSYNTEZĄ U ROŚLIN

Proces fotosyntezy jest prawdopodobnie najpotężniejszym procesem chemicznym na kuli ziemskiej. Z materiałów nieorganicznych, wody i dwutlenku węgla, wytwarzane zostają w zielonych organach roślin, pod wpływem energii słonecznej, olbrzymie ilości materii organicznej. Według przybliżonych obliczeń produkcja ta wynosi co najmniej 100 miliardów ton rocznie. W ciągu setek milionów lat istnienia roślin zielonych, wytworzona przez fotosyntezę materia organiczna pokryłaby całą powierzchnię ziemi warstwą grubości dziesiątków kilometrów, gdyby nie to, że materia ta tworzy się i istnieje w przemijającej formie żywych organizmów, z których każdy prędzej lub później ulega zniszczeniu i rozkładowi. W procesach oddychania i fermentacji materia organiczna przetwarza się z powrotem na produkty wyjściowe, dwutlenek

węgla i wodę. W ten sposób zamyka się gigantyczny proces kołowy, wprawiany w ruch przez energię słoneczną, dzięki któremu rozwija się i pulsuje całe życie na ziemi. Energia słoneczna, pochłonięta i związana w toku fotosyntezy, wyrażająca się fantastyczną cyfrą około trylionów wielkich kalorii (10^{18} Cal.) rocznie, jest źródłem i motorem wszystkich procesów życiowych i wszelkiego ruchu — w świecie organizmów żywych.

Aż do wieku XVIII-go, nikt nie domyślał się nawet istnienia tego potężnego procesu, od którego życie na ziemi zawisło. Najmniej zaś spodziewano się, aby tak decydujący dla życia proces odbywał się właśnie w roślinach, którym przyznawano tylko niższy rodzaj życia, „życie wegetatywne“, pozbawione czucia i ruchu, w przeciwieństwie do pełnego życia „animalnego“ organizmów zwierzęcych. Ale odkrycie tego procesu nie było możliwe zanim chemia nie poznała i nie nauczyła się rozróżniać rozmaitych gazów i nie opracowała metod ich badania i mierzenia.

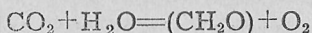
Punktem zwrotnym było odkrycie tlenu w r. 1774 przez J. Priestley'a. Gaz ten, stanowiący $\frac{1}{5}$ część powietrza, okazał się tym jego składnikiem, który jest niezbędny do oddychania i umożliwienia życia zarówno zwierząt, jak i ludzi, a zarazem konieczny do podtrzymania wszelkiego palenia, które w czystym tlenie odbywa się z niebywałym blaskiem i wspaniałością. Toteż gdy w r. 1779 tenże sam wielki chemik odkrył wydzielanie tlenu przez rośliny, odkrycie to wywołało powszechne zdumienie i podziw. Nieruchome, żyjące tylko „wegetatywnie“ rośliny, okazały się nagle potężnym czynnikiem chemicznym, dokonywującym jednej z najbardziej zadziwiających reakcji, jakie znała chemia, wytwarzania tlenu, najaktywniejszego ze wszystkich gazów, „gazu życiodajnego“. Dalsze badania, Ingen-Housza i Senebiera, wykazały, że proces wydzielania tlenu odbywa się tylko na świetle i tylko w zielonych częściach roślin, a wreszcie że jest on uwarunkowany przez równoczesne pochłonięcie dwutlenku węgla przez roślinę. Proces polega więc na rozłożeniu dwutlenku węgla na węgiel i tlen, przy czym tlen zostaje wydalony, zaś węgiel zatrzymany i przyswojony przez roślinę. W r. 1804 de Saus-

sure uzupełnił ten obraz przez wykazanie, że w procesie asymilacji przyswojona zostaje również i woda, której pierwiastki łączą się z węglem, uzyskanym z rozkładu CO_2 . W ten sposób z dwóch najprostszych składników nieorganicznych, dwutlenku węgla i wody, dokonywa się w roślinie synteza materii organicznej, podstawy życia zarówno rośliny, jak i organizmów zwierzęcych.

Przed fizjologią roślin stało teraz doniosłe pytanie, jaka to substancja organiczna jest pierwszym produktem przyswojenia dwutlenku węgla i wody przez roślinę. Przez kilkadziesiąt lat napróżno usiłowano znaleźć odpowiedź na ten problem, aż dopiero w połowie XIX wieku znakomity fizjolog J. Sachs wystąpił z hipotezą, że substancją tą jest skrobia. Ziarenka skrobii pojawiają się bowiem w ciałkach zieleni w czasie działania światła, a zanikają w ciemnościach. Warunki, w których pojawia się skrobia są więc te same, co i warunki, w których następuje rozkład dwutlenku węgla: obecność zieleni i światło. Z tej właśnie równoległości wyprowadził Sachs wniosek, że skrobia jest produktem rozkładu i asymilacji CO_2 .

Hipoteza Sachsa była logiczna i zgodna z faktami. Brak jej było tylko bezpośredniego dowodu. Dowód taki był tym bardziej potrzebny, że skrobia powstaje także w wielu organach niezielonych rośliny, jak n.p. w ziarniach zbóż lub w bulwach ziemniaków. Sachs, mimo wszelkich wysiłków, nie był w stanie podać takiego dowodu. Dostarczył go dopiero E m i l G o d l e w s k i w r. 1873. Godlewski wykazał, że jeżeli roślinę zamknąć pod kloszem w atmosferze pozbawionej CO_2 , to mimo że rośliny wystawimy na światło, skrobia w ciałkach zieleni się nie tworzy, gdyż z powodu braku CO_2 asymilacja jest wykluczona. I naodwrot, gdy pod kloszem zwiększymy sztucznie ilość CO_2 , dodając tego gazu kilkanaście razy więcej niż go znajduje się w normalnej atmosferze, wtedy wytwarzają się w ciałkach zieleni niezwykle szybko olbrzymie ilości skrobii. To proste doświadczenie rozstrzygnęło definitywnie problem pierwszego widocznego produktu asymilacji, którym niewątpliwie jest węglowodan skrobia. Poszczególne stadia przejściowe syntezy skrobii, zaczynając

od dwutlenku węgla, nie są jeszcze znane do dzisiaj. Stwierdzono tylko, że powstaje ona z glukozy, ale jakie są związki pośrednie między glukozą a dwutlenkiem węgla, tego nie udało się wykryć. Wytworzenie glukozy $C_6H_{12}O_6$ odpowiada przyswojeniu 6 drobin Co_2 . Na jedną drobinę CO_2 wypada zatem wytworzenie jakiegoś związku, lub grupy chemicznej o składzie CH_2O . Proces chemiczny asymilacji przedstawiałby się więc wzorem



Wzór powyższy¹⁾ zamyka w sobie, w formie skondensowanej, wszystkie wyniki doświadczalne, jakie w ciągu pierwszego stulecia badań nad asymilacją zostały osiągnięte i potwierdzone. Ustala on ilościowo zasadniczy bilans przemian materii, które zachodzą w trakcie asymilacji i stanowi podstawę i punkt wyjścia do dalszej analizy tego zjawiska. Proces, przedstawiony w tym równaniu, pozostaje bowiem nadal wielką i niewytłumaczoną zagadką. Reakcja taka, w warunkach chemicznych, jakie są nam znane, nie jest możliwa. Woda i dwutlenek węgla ani na świetle, ani w ciemności, nie odszczepiają tlenu i nie wytwarzają żadnej materii organicznej. W roślinie proces ten odbywa się tylko w obecności zielonego barwika, chlorofilu i światła. Jakąż więc rolę odgrywa tutaj światło i chlorofil? Oto podstawowe zagadnienie fotosyntezy, od którego rozwiązania zależy zrozumienie całego procesu, zagadnienie nie tylko chemiczne, ale także fizyczne, dotyczące współdziałania energii promienistej.

Przy opracowaniu tego zagadnienia konieczna była pomoc fizyków, zarówno pod względem teoretycznym, jak eksperymentalnym. Fizycy zrozumieli też natychmiast olbrzymie znaczenie przemian energii, dokonywujących się dzięki procesowi fotosyntezy w świecie roślinnym. Już odkrywca zasady zachowania energii, Juliusz Robert Mayer wyjaśnił istotę tego zjawiska, jako zamianę energii promienistej słońca na energię potencjalną chemiczną nagromadzoną w roślinach. Jeszcze ściślej sformułował tę zasadę Helmholtz

¹⁾ W podanym wzorze produkt (CH_2O) podany jest w nawiasie, dla zaznaczenia, że nie oznacza on określonego związku chemicznego (np. aldehydu $HCHO$, lecz przedstawia tylko stosunek składających go pierwiastków.

h o l t z w r. 1854, przedstawiając ją jako jeden z przykładów prawa zachowania energii. Widział on już z całą jasnością olbrzymią doniosłość procesu fotosyntezy, dzięki któremu energia promieni słonecznych, związana przez rośliny, staje się źródłem życia i ruchu nie tylko roślin, ale całego świata organicznego na ziemi. W ten sposób rola światła w procesie fotosyntezy, jako energii, niezbędnej do przemiany substancji nieorganicznych na ciało organiczne, palne i bogate w energię, została zasadniczo wyjaśniona przez fizyków.

Pozostawała do wyjaśnienia druga strona tego samego zagadnienia, mianowicie rola chlorofilu w procesie fotosyntezy. Powstało przede wszystkim pytanie, czy fotosynteza przebiega z jednakową intensywnością w świetle różnej barwy, a jeżeli nie, to czy barwa światła czynnego fotosyntezy stoi w jakimś związku z barwą chlorofilu i z jego własnościami optycznymi. Jak wiadomo, widmo absorbcyjne chlorofilu posiada najsilniejsze smugi absorbcyjne w promieniach czerwonych z jednej strony i w promieniach niebiesko-fioletowych z drugiej. Dzisiaj wydaje nam się rzeczą samo przez się zrozumiałą, że działać może tylko światło pochłonięte przez chlorofil, a więc odpowiadające smugom absorbcyjnym, co wyjaśnia nam równocześnie rolę tego zielonego barwnika jako akceptora i transformatora energii świetlnej, potrzebnej do fotosyntezy. Nie było to jednak bynajmniej tak jasne w owej epoce, w połowie XIX stulecia. Przeciwnie, zgodnie z doświadczeniami D r a p e r a przyjmowano, że najsilniejsza asymilacja odbywa się w świetle żółtym i że nie stoi ona w żadnym związku ze smugami absorbcyjnymi w widmie chlorofilu. Pogląd ten, sprzeczny z podstawowymi prawami fotochemicznymi, panował więc wówczas powszechnie, zwłaszcza że poparty był przez olbrzymi autorytet J. S a c h s a, najznakomitszego fizjologa swojego czasu i jednego z twórców współczesnej fizjologii. Jak dalece Sachs nie był w stanie zrozumieć podstawowego fizycznego związku między absorbcją danych promieni a ich aktywnością fotochemiczną, dowodzi to, że jeszcze w r. 1887 pisał w swoim podręczniku fizjologii roślin: „...że pasma absorbcyjne w widmie chlorofilu nie mają nic wspólnego z asymilacją, wynika po prostu z faktu, że wytwarzane są one przez roztwór chlorofilu, który

nie asymiluje¹⁾). Wydawało mu się zatem, że gdyby ciemne pasma absorbcyjne w widmie chlorofilowym odpowiadały istotnie tym promieniom świetlnym, które są czynne przy asymilacji (jak jest rzeczywiście), to gdy nie ma asymilacji, n.p. w roztworze alkoholowym chlorofilu, pasma absorbcyjne nie powinny się pojawiać, ponieważ odpowiednie promienie nie wykonują żadnej pracy; nie powinny więc zanikać, gdyż nie są używane. Sachs nie rozumiał, że gdy chlorofil nie wykonywa pracy asymilacji, to pochłonięta przezzeń energia zamienia się na ciepło, lub promienicwanie fluorescencji; nie może zaś wykonać żadnej pracy, ani asymilacyjnej, ani jakiegokolwiek innej, energia promienista, która nie została zaabsorbowana: uprzednia absorbcja jest warunkiem jej aktywności fotochemicznej i fizjologicznej.

Nie można wątpić, że zrozumienie dokładne tych stosunków energetycznych było wówczas bardzo trudne, zwłaszcza dla fizjologów-botaników, dla których była to zupełnie nowa i nieznana dziedzina. Ale przy takich poglądach, jakie wyznawali ówczesni fizjologowie, zrozumienie właściwej roli chlorofilu w procesie fotosyntezy było zupełnie niemożliwe. Potrzeba było nieprzeciętnego talentu, aby znaleźć właściwą drogę do rozwiązania zagadnienia, a równocześnie i dużej śmiałości, aby przeciwstawić się powszechnej opinii fizjologów i przemożnemu autorytetowi Sachsa. Uczynił to w r. 1875 młody wówczas K. A. T i m i r i a z e w, który w swej pracy doktorskiej krytycznie oświetlił całe zagadnienie i wykazał, że „związek między absorbcją światła przez chlorofil, a rozkładem kwasu węglowego, między pochłoniętą energią a wykonaną pracą nie ulega wątpliwości“. W późniejszych badaniach, wykonanych z doskonałym opanowaniem fizjologicznej i fizycznej techniki eksperymentalnej Timiriazew udowodnił, że asymilacja odbywa się w tych promieniach światła, które dokładnie odpowiadają smugom absorbcyjnym w widmie chlorofilu i że wielkość

¹ „Dass die Absorptionsstreifen im Chlorophyllspectrum mit der Assimilation nichts zu thun haben, geht einfach aus der Thatsache hervor, dass dieselben in einer Chlorophylllösung hervorgerufen werden, welche nicht assimiliert“. Sachs, „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“, II Auflage., 1887.

asymilacji jest proporcjonalna do ilości energii promienistej zaabsorbowanej przez ten barwnik. Dopiero dzięki tym badaniom stała się zrozumiała rola chlorofilu, jako tego składnika aparatu fotosyntetycznego, który służy do absorbcji energii świetlnej i pośredniczy przy zamianie jej na energię chemiczną asymilacji.

Zagadnienie energetyki fotosyntezy weszło w nową fazę z chwilą powstania teorii kwantów (Planck, 1900), a zwłaszcza zastosowania jej do procesów fotochemicznych przez E i n s t e i n a. Energia, wywołująca reakcje fotochemiczne, może być absorbowana przez drobinę, ulegającą reakcji, tylko w postaci kwantów, których wielkość jest rozmaita, zależnie od długości fali światła. Im fala światła krótsza, t.j. im większa liczba drgań na sekundę (ν), tym większa jest energia kwantu danego światła, $E=h\nu$; tak n.p. energia kwantów światła fioletowego, o krótkiej fali i wielkiej częstotliwości drgań, jest dwa razy większa niż energia kwantu światła czerwonego, o długiej fali i mniejszej (dwukrotnie) częstotliwości drgań. Procesy fotochemiczne składają się często z kilku reakcji elementarnych, z których każda odbywa się na skutek pochłonięcia jednego kwantu energii — pod warunkiem, że kwant posiada dostateczną energię, potrzebną do spowodowania danej reakcji. Liczba kwantów, konieczna do całego procesu, będzie wtedy równocześnie wskazówką, z ilu reakcji elementarnych, cząstkowych, składa się dany proces. Nie potrzeba tłumaczyć, jak doniosłe znaczenie posiadają te fakty dla badań fotosyntezy. Opisane wyżej prace nad tym procesem, dały nam zaledwie ogólne ramy chemiczne i energetyczne, w których się on zamyka, ale nie wyjaśniają nam jego mechanizmu: szczegółowy przebieg procesu fotosyntezy pozostaje dla nas nadal nieodgadnioną zagadką. Szereg danych z różnych doświadczeń wskazuje, że jest on o wiele bardziej skomplikowany, niż się na pozór wydaje, niżby n.p. wynikało z prostego równania, któreśmy wyżej przytoczyli. Z badań F. F. B l a c k m a n a wiemy tylko, że istnieją w nim co najmniej dwie różne reakcje, lub grupy reakcji: jedna fotochemiczna, zachodząca tylko na świetle, a druga (lub drugie) chemiczna, enzymatyczna, mogąca się odbywać zarówno na świetle, jak i bez światła, t.zw. „reak-

cja Blackmana⁴. Czy reakcja fotochemiczna — nie znana nam bliżej — jest reakcją pojedynczą, czy złożoną? Ile potrzeba kwantów do jej przeprowadzenia i jaka musi być doprowadzona minimalna ilość energii, aby proces fotosyntezy mógł się odbyć? Z rozważań czysto teoretycznych wynika, że do przeprowadzenia reakcji fotosyntezy potrzeba na każdą drobinę CO₂ nie mniej niż 113 kalorii:



gdyż energia, zawarta w produktach reakcji, po prawej stronie równania, jest o 113 kalorii większa, niż w produktach wyjściowych. Nie oznacza to jednak wcale, że energia 113 Cal byłaby wystarczająca do przeprowadzenia tej reakcji, a tylko, że w żadnym razie nie może być mniejsza. Jak wielka jest potrzebna tutaj ilość energii, może wykazać dopiero doświadczenie. Fotosynteza może się odbywać, jak wiemy, w promieniach czerwonych, Kwanty światła czerwonego są najmniejsze spośród wszystkich kwantów światła widzialnego: energia kwantów światła czerwonego o długości fali 7500 Å wynosi n.p. 38 Cal. na gramdrobinę. W tym wypadku 3 kwanty zaledwie by wystarczyły na dostarczenie niezbędnych 113 kalorii, a nie ulega wątpliwości — na podstawie rozważań teoretycznych — że potrzebne jest więcej niż 113 Cal. Widoczne więc jest, że kwanty nie mogą wystarczyć. Z badań O. W a r b u r g a (1922) wynika, że fotosynteza wymaga 4 kwantów energii, zaś z późniejszych badań amerykańskich wypada liczba znacznie wyższa, 8—12 kwantów. Jakikolwiek będzie wynik ostateczny — gdyż badania te jeszcze są w toku — jedno jest pewne, że proces fotosyntezy wymaga dostarczenia czterech lub więcej kwantów energii promienistej, z czego znowu możemy wnosić, że składa się on nie z jednej, ale z kilku reakcji elementarnych fotochemicznych, których do tej chwili nie znamy.

Prace eksperymentalne nad stosunkami energetycznymi i wydajnością kwantową fotosyntezy muszą być wykonywane za pomocą ścisłych metod fizycznych, z zastosowaniem precyzyjnej aparatury i urządzeń fizycznych. Wszelki postęp w tej ważnej dziedzinie zależy od ścisłej współpracy fizyków z fizjologami, tym bardziej, że również opracowanie i interpretacja wysiłków, jak i planowanie doświadczeń powinny być oparte na

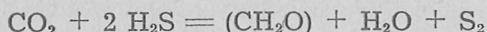
gruntownej znajomości teorii promieniowania i fizyki kwantów. Wymaga tego sama istota zagadnienia fotosyntezy, które w równym stopniu jest zagadnieniem fizjologicznym, jak fizyczno-chemicznym. Odnosne badania posiadają też nie tylko najwyższą doniosłość dla fizjologii, ale mogą także przynieść niejedno cenne odkrycie dla fizyki: reakcja fotosyntezy, umiejscowiona w mikroskopowym ciałku zieleni, polega bowiem na procesach mikrofizycznych, odbywających się w układach molekularnych, uporządkowanych i całkiem specyficznych, z jakimi fizycy nigdy nie mieli do czynienia w swych laboratoriach. Któż wie, czy w tych niezwykłych warunkach nie ujawnią się jeszcze nowe i niespodziewane własności materii i zjawiska fizyczne? Pamiętajmy przecież, że zjawiska osmozy, ruchu Browna i zjawiska galwaniczne odkryte zostały najpierw w żywych organizmach.

Podczas gdy dzięki badaniom Timiriazewa, F. F. Blackmana, Warburga i innych dokonany został znaczny postęp w kierunku wyjaśnienia stosunków energetycznych w procesie fotosyntezy, to jeśli idzie o stronę chemiczną tego procesu, badania przez lat kilkadziesiąt prawie całkiem nie posunęły się naprzód. Wszystko co wiedziano o przemianach chemicznych w czasie asymilacji CO_2 zawarte było w przedstawionym wyżej równaniu, pochodzącym z epoki Sachsa i Godlewskiego. Przyjmowano więc powszechnie, że pod wpływem energii słonecznej, pochłoniętej przez chlorofil, dwutlenek węgla ulega rozkładowi na węgiel i tlen, przy czym, według hipotezy Baeyera pierwszym produktem reakcji miał być aldehyd mrówkowy HCHO , który przez natychmiastową polimeryzację tworzy cukier $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$. Wprawdzie wszystkie próby wykrycia aldehydu mrówkowego, jako produktu asymilacji, dały wyniki mało zachęcające lub całkiem negatywne, tym niemniej lepszej hipotezy nie było. Wielkie nadzieje łączono też z badaniami nad budową drobin chlorofilu, sądząc że znajomość budowy tego najistotniejszego składnika systemu asymilacyjnego pozwoli od razu zrozumieć mechanizm chemiczny całego procesu. Gdy jednak dzięki pracom Marchlewskiego, Willstättera i Fischera budowa chlorofilu poznana została całkowicie, aż do najdrobniejszych szczegółów, okazało się, że

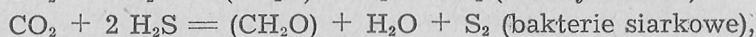
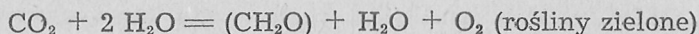
choć odkrycie to przyczyniło się wybitnie do sprecyzowania warunków chemicznych istniejących w systemie asymilacyjnym rośliny, to jednak samego procesu chemicznego fotosyntezy bynajmniej nie wyjaśniło. Największą i zasadniczą trudność przedstawiała ciągle podstawowa reakcja fotochemiczna redukcji kwasu węglowego, to znaczy oderwanie od węgla atomów tlenu. Trudność ta jeszcze się zwiększyła, gdy badania nad absorpcją światła wykazały, że proces fotochemiczny odbywa się z udziałem co najmniej czterech kwantów światła, a więc złożony jest co najmniej z czterech reakcji elementarnych. W jaki sposób oderwać można dwa atomy w czterech stadiach?

Zasadnicza zmiana w ujęciu tego zagadnienia nastąpiła dopiero w latach trzydziestych bieżącego stulecia, na skutek badań *V a n N i e l a* nad bakteriami purpurowymi. Bakterie purpurowe zawierają również zielony barwnik zamaskowany przez czerwone barwniki karotenoidowe i podobnie jak wyższe rośliny asymilują dwutlenek węgla na świetle. Jednakże w przeciwieństwie do wyższych roślin rozwijają się i asymilują tylko w ośrodku beztlenowym i, co najciekawsze, tylko w obecności siarkowodoru. Obok barwnika zielonego i światła koniecznym warunkiem asymilacji jest więc u nich jeszcze obecność siarkowodoru, który w toku tego procesu zostaje przez nie utleniony. Utlenienie H_2S nie odbywa się oczywiście kosztem tlenu atmosferycznego, gdyż żyją w otoczeniu beztlenowym: utlenienie następuje kosztem tlenu dwutlenku węgla. Jednakże, jak wykazał *V a n N i e l*, tlen nie zostaje odszczepiony z dwutlenku węgla w procesie asymilacji pod wpływem światła, ale przeciwnie, rozszczepieniu fotochemicznemu ulega siarkowodor i dopiero wodór, odszczepiony od niego, służy do redukcji dwutlenku węgla, łącząc się z jego tlenem. Dwutlenek węgla zostaje więc zredukowany nie fotochemicznie i nie przez oderwanie tlenu, ale chemicznie, w reakcji enzymatycznej, za pomocą wodoru. Czynnikiem redukcji CO_2 jest więc tutaj wodór, podobnie jak to bywa najczęściej w wielu chemicznych reakcjach redukcji. Źródłem wodoru („donorem“) jest w wypadku bakterij purpurowych H_2S , odbiorcą („akceptorem“) wodoru jest CO_2 . Wodór

zostaje odszczepiony z H_2S za pomocą energii świetlnej, zaś CO_2 zostaje zredukowany na drodze chemicznej, bez udziału światła. Bilans chemiczny reakcji przedstawia równanie:



Jeżeli w znanym nam zwykłym równaniu fotosyntezy u roślin zielonych dodamy obustronnie H_2O i zestawimy z powyższym,



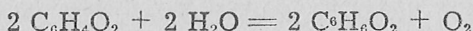
to uderzy nas całkowita analogia obydwu procesów, z tą jedynie różnicą, że u roślin zielonych zamiast H_2S i S występuje $H_2O + O$. U roślin zielonych mechanizm reakcji fotosyntezy nie jest nam znany, natomiast u bakterij siarkowych mechanizm ten poznaliśmy i wiemy, że H_2S jest tutaj donorem wodoru służącego do redukcji chemicznej dwutlenku węgla. Przy zupełnej analogii obydwu równań nasuwa się nieodparcie sugestia, że i mechanizm reakcji jest w obydwu wypadkach analogiczny, a więc że w wypadku roślin zielonych woda jest donorem wodoru i że wodór odszczepiony od wody służy i tutaj do redukcji CO_2 . W takim razie w zielonych roślinach rozszczepieniu pod wpływem światła ulegałaby woda, a nie CO_2 ; reakcją fotochemiczną byłoby rozszczepienie wody, zaś redukcja CO_2 byłaby reakcją chemiczną, odbywającą się bez udziału światła (reakcja Blackmana!) za pomocą wodoru i odpowiedniego enzymu. Taki jest wniosek z badań *Van Niele*.

W myśl nowej teorii fotosyntezy, jaka się nam zarysowuje, pochodzenie tlenu, wydzielonego przy asymilacji CO_2 byłoby inne, niżesmy dotychczas przyjmowali: nie pochodziłby on bynajmniej z rozszczepienia CO_2 , lecz z wody. Podobnie bowiem, jak u bakterij siarkowych po oderwaniu wodoru od H_2S pozostaje wolna siarka, która się wydziela, tak samo u roślin zielonych po odszczepieniu wodoru od wody pozostaje wolny tlen, który się musi wydzielić. Gdybyśmy mogli rozróżnić tlen, pochodzący z wody, od tlenu, pochodzącego z CO_2 i gdybyśmy zdołali wykazać, że wydzielony tlen pochodzi rzeczywiście z wody, to tym samym udowodnilibyśmy definitywnie słuszność nowej hipotezy. Dowód taki istotnie przeprowadzono.

Przez odkrycie i udostępnienie izotopów pierwiastków fizyka współczesna umożliwiła „naznaczenie“ jakiegokolwiek pierwiastka w związku chemicznym w ten sposób, że zamiast danego pierwiastka wprowadzamy jego izotop, który możemy zawsze wykryć i odróżnić od zwykłego pierwiastka. Własności zaś chemiczne pierwiastka i jego izotopu są zupełnie identyczne, tak że nie wprowadza to żadnych zaburzeń w reakcjach chemicznych, które badamy. W ten sposób można „naznaczyć“ tlen wody, lub tlen dwutlenku węgla przez wprowadzenie do jednego z tych związków zamiast zwykłego O^{16} , jego cięższego izotopu O^{18} . Stosując ten właśnie izotop O^{18} w r. 1941 R u b e n, R a n d a l l i K a m e n „naznaczyli“ tlen wody w swym doświadczeniu z asymilacją i stwierdzili, że roślina wystawiona na światło, wydzielala wtedy tlen „naznaczony“ a więc pochodzący z wody; gdy zaś w podobny sposób „naznaczyli“ tlen w CO_2 , wtedy przy asymilacji wydzielal się tylko tlen „nie-naznaczony“ czyli nie pochodzący z rozkładu CO_2 . A więc udowodniono, że tlen wydzielający się na skutek fotosyntezy, pochodzi istotnie z wody. Ten sam wynik potwierdzony został, nieco inną metodą, niemal równocześnie przez W i n o g r a d o w a i T e i s a.

Nowa teoria fotosyntezy jest ogromnym krokiem naprzód, gdyż tajemniczą i niezrozumiałą dotychczas reakcję „rozkładu“ CO_2 sprowadza do dobrze znanego w chemii i biochemii procesu redukcji za pomocą wodoru, w obecności odpowiednich enzymów. Enzymy te, przenoszące wodór na dwutlenek węgla, muszą się znajdować w ciałku zieleni, które od dawna znane było jako potężny ośrodek redukcji. Momentem bardzo niekorzystnym dla badań nad asymilacją było jednak zawsze to, że ciała zieleni, wyizolowane z komórki, choćby nawet nie wykazywały najmniejszych śladów uszkodzeń, nie są w stanie kontynuować swej działalności fotosyntetycznej i wystawione na światło w obecności CO_2 , nie wydzielają już więcej tlenu. Toteż wielkie znaczenie dla dalszego rozwoju badań nad fotosyntezą posiada odkrycie H i l l a i S c a r i s b r i c k a (1941), że ciała zieleni, izolowane z rozartych komórek i wystawione na światło posiadają zdolność redukcji szczawianu żelazowego na żelazawy, z równoczesnym wydzieleniem wolnego tlenu. Okazuje się

zatem z tego doświadczenia, że ciała zieleni nie zatraciły zdolności do fotochemicznego rozkładu wody i że posiadają nie-naruszony swój aparat redukcyjny, ale że ujawnia się to tylko w obecności odpowiedniego akceptora wodoru; w tym wypadku akceptorem wodoru był szczawian żelazowy. W r. 1943 O. W a r b u r g wykazał, że jeszcze lepszym akceptorem wodoru jest chinon. W obecności chinonu ciała zieleni, oświetlone, wydzielają energicznie wolny tlen, redukując równocześnie chinon na hydrochinon:



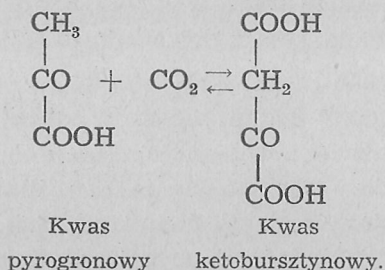
Mamy więc tutaj przykłady fotochemicznego rozkładu wody, przez izolowane ciała zieleni, zupełnie bez udziału przy tym procesie dwutlenku węgłowego. Wodór, wytworzony z rozkładu wody, użyty jest przy tym do redukcji chinonu, albo jonu żelazowego, podczas gdy w czasie fotosyntezy w liściach użyty jest do redukcji CO_2 . Powstaje tu jednak nowa trudność: jeżeli normalnym akceptorem wodoru w ciałkach zieleni jest CO_2 , to dlaczego izolowane ciała zieleni redukują różne inne akceptory wodoru, tylko właśnie nie CO_2 ? Jak bowiem wyżej powiedzieliśmy, w obecności CO_2 nie znajdowano nigdy wydzielania tlenu i wnioskowano stąd, że przez wyosobnienie z komórek zatraciłyby one swoje zdolności redukcyjne. Obecnie widzimy, że tak nie jest, mimo to jednak pozostaje niezmienny fakt, że wobec dwutlenku węgla własności redukcyjne się nie ujawniają. Czyżbyśmy więc na końcu mieli dojść do paradoksalnego wniosku, że w procesie fotosyntezy dwutlenek węgla nie jest substratem reakcji? Otóż rzecz nie przedstawia się bynajmniej tak beznadziejnie. Nie jest bowiem wykluczone, że jako akceptor wodoru w procesie fotosyntezy służy istotnie nie dwutlenek węgla, jako taki, ani kwas węglowy, ale jakaś pochodna, wytwarzana enzymatycznie z dwutlenku węgla w komórce.

Już w r. 1940 R u b e n, K a m e n i i H a s s i d, stosując radioaktywny izotop węgla w dwutlenku węglowym, stwierdzili, że nawet w ciemności zostaje on nie tylko zaabsorbowany, ale także przyswojony przez roślinę, to znaczy zamieniony w jakiś inny związek chemiczny; jak wynika z przeprowadzonych analiz zostaje on prawdopodobnie włączony w skład

innej większej drobiny organicznej, w postaci grupy karboksylowej COOH. Jak powiedzieliśmy, proces ten odbywa się nawet w ciemności.

Wymienieni autorzy nazywają go „ciemną asymilacją“ CO₂. Należy podkreślić, że przyłączenie CO₂ do innego związku w postaci grupy karboksylowej, jako R-COOH, nie jest jeszcze redukcją, a więc nie jest równoważne z głęboką przemianą, zachodzącą w czasie fotosyntezy. Jest to raczej reakcja przygotowawcza do fotosyntezy: wytworzenie związku, który ma służyć jako akceptor wodoru. Reakcja ta prawdopodobnie zachodzi w protoplazmie, a nie w ciałku zieleni; do ciała zieleni dostaje się dwutlenek węgla już w formie nowego związku, który jest odpowiedni jako akceptor wodoru i teraz dopiero grupa —COOH zostaje zredukowana i przeprowadzona na poziom węglowodanu, (CH₂O). Dlatego izolowane ciało zieleni, oddzielone od protoplazmy, nie będąc w stanie dokonać reakcji przygotowawczej i zamienić CO₂ na właściwy akceptor wodoru, nie może zredukować dostarczonego dwutlenku węgla.

Reakcje przyłączenia CO₂ do pewnych związków organicznych i wytworzenia nowego związku z grupą karboksylową zostały poznane niezależnie od opisanych wyżej badań nad fotosyntezą. Są to reakcje enzymatyczne, odkryte niedawno i zbadał bliżej przez W o o d a i W e r k m a n n a. Zachodzą one zarówno u niektórych bakterij, jak i w tkankach zwierzęcych. Jako przykład takiej „asymilacji enzymatycznej“ może służyć synteza kwasu ketobursztynowego z kwasu pyrogronowego i CO₂:



Reakcja ta jest odwracalna. Jest ona katalizowana przez odpowiedni enzym, karboksylazę kwasu ketobursztynowego. Podobnych reakcji poznano więcej. Można więc przypuścić, że w analogiczny sposób odbywa się w protoplazmie zielonych komórek przyłączenie dwutlenku węgla do jakiejś większej drobi-ny organicznej, jako wstępne stadium przygotowawcze do następnych procesów, zachodzących w ciałku zieleni, w toku których nastąpi ostateczna redukcja i wytworzenie węglowodanu. Są to już jednak zagadnienia, których rozstrzygnięcia oczekiwać musimy od dalszych badań.