

ЭНЕРГЕТИКА ПРОЦЕССОВ В ЖИВОЙ КЛЕТКЕ ¹⁾.

О. Мейергоф.

Можно считать установленным фактом, что обмен с одинаковым правом законно рассматривать с двух точек зрения, — с энергетической и с чисто химической. За последнее время на первый план в значительной степени выдвинулась вторая точка зрения. Это до некоторой степени реакция против того исключительного положения, которое стремились занять приверженцы чисто энергетического калорийного подхода к вопросам обмена. Вряд ли кто-нибудь станет теперь спорить против того, что совершенно не имеет смысла создавать чисто схематические правила, хотя бы для человека, кладя в основу их только потребность в калориях и белковый минимум.

В связи с этим вопросом я прежде всего хотел бы указать на то, что даже там, где питательные вещества наиболее прямым путем идут на образование механической энергии, т.-е. в мышце, даже и там нельзя говорить об изодинамии, о равноценности этих веществ соответственно их теплоте сгорания. Я не говорю уже о том, что при превращении в механическую работу имеет значение не общая энергия, освобождающаяся в виде тепла, а только так называемая „свободная энергия“, которая может существенно отличаться от первой. Можно полагать, что как раз при сгорании питательных веществ разница между этими двумя величинами не так уж велика. Но мне кажется чрезвычайно важным, что, как я показал на изолированной мышце лягушки, мышца для производства работы пользуется исключительно углеводами, что молочная кислота, являющаяся истинным рабочим веществом в мышце, образуется только из углеводов. Если организм способен производить работу и при исключительно белковой или жировой диете, то это обуславливается его способностью сначала превращать белки или жиры в углеводы. Некоторые затруднения для такого толкования представляло то обстоятельство, что „изодинамическая эквивалентность“ пищевых веществ, их способность заменять друг друга в качестве источника энергии при работе, если и не

¹⁾ Пятая глава книги „The Chemical Dynamics of Life Phenomena“. Перевел В. А. Энгельгардт. Книга полностью выходит на русском языке в издании Госиздата.

является полной, то все-таки в достаточной степени выражена. Между тем, при превращении, например, жиров в углеводы должны были бы иметь место значительные потери энергии. Из 1,6 кал. жира можно было получить только 1 кал. углеводов, а 0,6 кал. должны были бы освобождаться при окислении жиров в углеводы. Между тем Этуотар нашел, что если вместо сахара скисляются жиры, то производительность мышечной работы человека падает всего на 5%; Крэг недавно нашел понижение на 10%. Но мы должны при этом помнить, что имеем дело с теплокровными животными и что предполагаемое окисление жиров в углеводы дает возможность экономить другие источники тепла. Если бы такие же опыты произвести на холоднокровных животных, то тут, несомненно, обнаружилось бы, что ценность жиров, как источника мышечной работы, гораздо ниже ценности углеводов. Ряд ученых, в том числе Грэм Лэск, полагают, что жиры не превращаются сперва в углеводы, а могут непосредственно служить источником необходимой для работы энергии. Не исключена возможность, что в живом организме это может иметь место, но все же это очень мало вероятно. Только дальнейшие опыты могут разрешить этот вопрос.

В настоящей главе мы рассмотрим энергетическое значение обмена вообще, независимо от частного случая механической работы мышцы. Сперва мы остановимся на значении дыхания в целом, а затем на некоторых отдельных химических процессах в клетках, при которых совершается химическая работа, в частности на процессах ассимиляции углекислоты и нитратов. Предметом моих собственных исследований являлась химическая ассимиляция углекислоты интрифицирующими бактериями. Ассимиляция нитратов в зеленых растениях была в последнее время изучена О. Варбургом. Этот же автор недавно выяснил энергетическую сторону фотохимической ассимиляции углекислоты.

Едва ли можно сомневаться в том, что различнейшие виды растительного и животного обмена могут быть разъяснены только с точки зрения обмена энергии. Вспомним о бактериях, которые при своем дыхании окисляют неорганические вещества, как сероводород, аммиак, железо и т. д., не потребляя при этом органического материала. Или попытаемся объяснить с одной общей точки зрения все виды анаэробного брожения. Мы можем сделать это, несмотря на все многообразие происходящих при этом химических процессов, если примем во внимание, что клетка нуждается в энергии этих химических реакций. Поэтому энергия, выделяемая в конечном счете клеткой в виде тепла, отнюдь не является побочным продуктом при превращении веществ; наоборот, — химический обмен в значительной степени протекает именно за счет этой энергии. Эта точка зрения в полу-количественном отношении может быть применена к изучению всех вообще видов

метаболизма. При сбраживании одной молекулы сахара в спирт или углекислоту освобождается 26 кал.; при окислении молекулы сахара — 672 кал. Отношение составляет около 1:25. При спиртовом брожении прирост веса дрожжей составляет 1 % сухого вещества на каждые 100 % сброженного сахара, т. е. 1% от веса сахара. С другой стороны, при окислении сахара плесневыми грибами *penicillium glaucum* или *aspergillus niger* увеличение веса составляет до 33 — 43% от веса разложенного сахара. Это соотношение соответствует двадцатипятикратному возрастанию количества энергии, освобождающейся при окислительном расщеплении сахара. Но такое сравнение возможно провести только между анаэробным ростом дрожжей и ростом грибов, совершенно не обладающих способностью сбраживать сахар. Сравнить же рост дрожжей в анаэробных условиях и в присутствии кислорода нельзя, потому что в последнем случае дрожжи не только дышат, но в то же время и сбраживают сахар, хотя последний процесс с энергетической точки зрения представляется при этих условиях совершенно излишним. Пастер ошибался, полагая, что дрожжи сбраживают сахар только при анаэробных условиях, но не в присутствии кислорода. Так ведет себя только грибок *mucor mucedo*, у которого энергетическое значение брожения, таким образом, выступает с особенной ясностью. Поэтому чисто энергетический подход к процессам обмена может быть приложим не во всех случаях. Тем не менее приведенные примеры показывают, что обмен энергии связан с определенными жизненными функциями клетки, в частности с ее ростом. Что это действительно так, подтверждается опытами Ж. Леба над яйцами морских ежей. Леб показал, что в этих клетках, являющихся облигатными аэробами, процессы деления немедленно останавливаются, как только клетку лишают доступа кислорода, т. е. останавливают процессы, лежащие в основе ее энергетического обмена. На основании этого многие старые физиологи, как Либих, Пфлюгер, а также Цунтц, склонялись к тому мнению, что во время роста может происходить накопление потенциальной энергии. Живые белки, образовавшиеся в результате ассимиляции пищи, должны бы обладать большим запасом энергии, чем мертвые белки пищи. Я подверг эту гипотезу экспериментальной проверке самыми различными путями, но всегда получал отрицательные результаты. Уже Варбург показал, что рост клеток и их дыхание могут быть совершенно разделены друг от друга. Если, например, поместить оплодотворенные яйца морских ежей в очень разведенный раствор фенилуретана (0,01%), то клеточное деление останавливается совершенно, между тем как в скорости процессов окисления никакой разницы не наблюдается. Если бы в результате уменьшения ассимиляции или прекращения образования тех или иных структур часть энергии окисления осталась неиспользованной, то следовало бы ожидать, что при оста-

новке роста будет выделяться больше тепла, чем во время клеточного деления. Этого, однако, не наблюдается. Количество тепла, образующегося на единицу кислорода (я назвал его „калорическим коэффициентом кислорода“), оставалось в обоих случаях одним и тем же¹⁾. С другой стороны, если живые белки содержат больше потенциальной энергии, чем мертвые, то, убивая внезапно большое количество клеток, мы должны бы наблюдать выделение тепла; на самом же деле этого не происходит. Я, например, помещал большое количество энергично дышавших птичьих эритроцитов в виде густой массы в бомбу калориметра и потом внезапно убивал их прибавлением акролеина. При этом не выделялось измеримого количества тепла. Точность этих опытов такова, что позволяет утверждать, что разница в теплотах сгорания живого и мертвого вещества (эта теплота составляет 5.800 кал. на грамм) не превышает 0,1 кал.²⁾

Мы видим, таким образом, что этим путем мы не можем найти объяснения необходимости постоянного обмена энергии для клеток, не производящих внешней работы. Рост и жизнедеятельность, как таковые, еще не представляют собою работы в термодинамическом смысле. С другой стороны, мы, однако, видим, что прекращение обмена влечет за собою остановку всех проявлений жизни в клетке — движение протоплазмы, клеточного деления, секреции и т. д. Фито-физиолог Пфеффер предложил теорию, согласно которой аэробные клетки при прекращении доступа кислорода могут переходить на анаэробный обмен, так как первые стадии распада пищевых веществ происходят без участия кислорода. В таком случае анаэробное расщепление служило бы некоторой энергетической заменой дыхания при отсутствии кислорода. Но я нашел, что эта гипотеза приложима только к мышце, и именно к ее углеводному обмену. Если лишить доступа кислорода дышащие кровяные шарики или аэробные бактерии, то никакого обмена, сопровождающегося выделением тепла, дольше не наблюдается, точно так же, как не происходит при этих условиях и накопления продуктов анаэробного расщепления. Последнее видно из того, что в отличие от мышечных клеток в данном случае после продолжительного анаэробнозиса совершенно не наблюдается усиления дыхания.

¹⁾ Согласно моим слегка исправленным вычислениям, эта величина составляет в среднем 2,85 кал. При этом принималось, что O_2 находится в растворе. Для сравнения с теплотами сгорания, при определении которых кислород вводится в газообразном состоянии, следует прибавить еще теплоту растворения кислорода; мы получим тогда 2,95 кал. Повторяя мои опыты, Шэрер, пользуясь термоэлектрическим методом Гилла, нашел, вероятно, более правильную величину 3,05 — 3,2 кал. Эти цифры близко совпадают с калорийными коэффициентами протеинов и жиров, которые равны 3,2 — 3,3.

²⁾ 40 cm^3 эритроцитов, содержащие 2 г азота (что соответствует 12 г белка), повышают температуру 250 cm^3 воды меньше, чем на $0,004^\circ$, т.е. дают меньше 1 калории; на 1 г белка это составит меньше 0,1 кал.

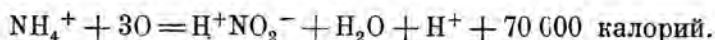
В мышце же продукт анаэробного обмена — молочная кислота, накопившаяся за время отсутствия доступа кислорода — вызывает затем сильно повышенное поглощение его. Хотя аэробные бактерии и эритроциты при отсутствии кислорода и не обнаруживают никакого энергетического обмена, они, однако, не погибают при этом сразу, а только постепенно подвергаются разрушению; разрушение и идет тем быстрее, чем выше температура во время отсутствия кислорода.

На вопрос о значении энергетического обмена неработающих клеток, т.-е. о значении дыхания при покое, пока еще нельзя дать прямого ответа, а приходится удовлетворяться гипотезами. Для дыхания покоящейся мышцы я дал удовлетворительное объяснение, рассматривая его, как выражение постоянной готовности к работе. Но трудно сказать, насколько такое объяснение приложимо к клеткам, не выполняющим работы в физическом смысле. Развивая мысль Варбурга, я недавно высказал, в качестве одной гипотезы, предположение, что вследствие жидкого состояния протоплазмы и нестойкости веществ, входящих в состав клетки, в последней самопроизвольно происходят физические, а главным образом химические процессы, которые стремятся нарушить существующее в клетке равновесие энергетических потенциалов. Для того, чтобы жизнь клетки могла продолжаться, необходимо сохранение этих потенциалов, и, следовательно, чтобы предотвратить или направить в обратную сторону процессы, измеряющие эти потенциалы, приходится совершать известную работу. В мертвой системе можно было бы удержать смесь подобных веществ неизменной как угодно долго, создавая условия, препятствующие течению реакций. В живой же клетке это возможно только путем непрерывных циклических процессов. Кроме того, можно предположить, что и все остальные функции клетки, в роде секреции, концентрирования тех или иных веществ и т. д., обуславливаются тем же обменом, от которого зависит и клеточное дыхание.

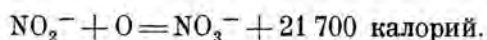
Сейчас нам пришлось возвращаться в области гипотез. Гораздо больше удовлетворения мы получаем, однако, изучая те случаи, когда процессы обмена определенным образом связаны с производимой клеткой работой. Мы перейдем теперь к ознакомлению с некоторыми подобными процессами, при которых происходит использование энергии для химической работы, именно к ознакомлению с так называемыми сопряженными реакциями.

Первый случай касается хемосинтеза — ассимиляции углекислоты нитрифицирующими бактериями. Как известно, в 1890 г. русский бактериолог Виноградский открыл большое число различных видов бактерий, которые могут расти на чисто минеральной среде. Окисляя неорганические соединения, они оказываются в состоянии получать энергию, необходимую для усвоения углерода, идущего на построение их клеточного вещества. Среди различных видов этих

бактерий лучше всего изучены и наибольшее значение в мировом хозяйстве имеют нитрифицирующие бактерии, широко распространенные в почве. Виноградский открыл два вида этих бактерий. Первый вид *nitrosomonas* образуют азотистокислые соли (нитриты) согласно уравнения:



Второй вид *nitromonas* образуют азотнокислые соли (нитраты):

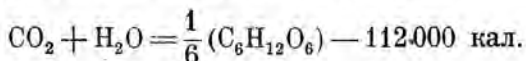


Так как у этих бактерий существует полное разделение между энергетическим обменом и обменом ассимиляционным, то я на них пытался ближе изучить законы энергетического обмена. Это же казалось мне тем более заманчивым, что эти бактерии еще ни разу не подвергались изучению с физиологической точки зрения. Я здесь остановлюсь только на одном пункте — именно на связи между окислением и ассимиляцией углекислоты у этих бактерий. Качественно эту связь можно обнаружить следующим образом. Мы в двух параллельных опытах определяем количество кислорода, поглощаемое нитратными бактериями за один час; бактерии при этом помещаются в раствор фосфатов $\text{P}_\text{H} = 8,4$, содержащий сначала некоторое количество карбонатов. В одном опыте мы оставляем углекислоту, а в другом постепенно удаляем ее, взбалтывая опытную смесь в замкнутом пространстве с раствором едкого натра. Последний при этом сначала поглощает углекислоту из воздуха, а затем постепенно извлекает и углекислоту из опытного раствора. При этом мы наблюдаем, что в опыте, где имеется CO_2 , дыхание, вследствие нарастания числа бактерий, постепенно усиливается; в другом же опыте оно постепенно падает. Концентрация водородных ионов благодаря фосфатам все время остается более или менее постоянной.

Для того, чтобы учесть ассимиляцию углекислоты, количественно образовавшийся за определенные промежутки времени органический углерод определялся по методу Мессингера, и его количество сравнивалось с количеством окисленного нитрита. Виноградский проделал подобные определения на бактериях, образующих нитрит. О способности нитратных бактерий усваивать углекислоту он высказался только предположительно, по аналогии с нитритными бактериями. При опытах с нитратными бактериями оказалось, что отношение $\frac{\text{мг окисленного азота}}{\text{мг усвоенного углерода}}$ составляет в среднем 135 (т.-е. на каждые 135 мг окисленного азота усваивается 1 мг углерода).

Отношение это, однако, не оставалось постоянным. При низких концентрациях нитрата оно было меньше, чем при высоких, т.-е.

в начале роста культуры за счет окисления того же количества нитрита ассимилировалось больше углерода, чем в позднейшей стадии. При низкой концентрации нитрата коэффициент равен ровно 100. Если мы теперь предположим, что при ассимиляции образуется глюкоза, то это потребует на каждый атом углерода 112 000 кал.



Если исходить из коэффициента $\frac{N}{C} = 100$, то окажется, что на каждый моль окисленного KNO_2 на ассимиляции было использовано 1 300 кал.¹⁾ Так как молекулярная теплота реакции $\text{NO}'_2 + \text{O} = \text{NO}'_3$ равна 21 700 кал., то 1 300 кал. составляют 6% от этого количества. Путем прямого калориметрического измерения я, как среднюю величину из ряда опытов, нашел 20 400 кал., т.-е. на пять процентов меньше, чем соответствует теплоте реакции. Хотя эти измерения теплоты недостаточно точны, чтобы на основании их судить о количестве ассимилированного углерода, все же они подтверждают результаты прямых определений.

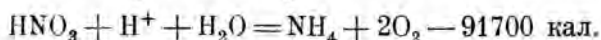
Во всяком случае они доказывают, что никаких других, важных в энергетическом отношении, процессов в данном случае не происходит. Результаты эти особенно интересны, если сопоставить их с полученными при опытах с бактериями, образующими нитрит. Виноградским было опубликовано несколько относящихся сюда количественных наблюдений. Из его определений мы находим, что в этом случае отношение $\frac{N}{C}$ равно 35, т.-е. составляет одну треть от наблюдаемого при нитратных бактериях (1 м углерода ассимилируется при окислении всего 35 м азота). Но это отнюдь не указывает на более продуктивное использование энергии окисления, напротив, оно остается тем же самым, так как в данном случае теплота реакции в расчете на атом азота оказывается в три раза больше, чем при окислении аммиака, и количество использованной энергии, как и в первом случае, составляет всего 6%.

В сущности говоря, следовало бы сравнивать не количества выделяющейся теплоты, а количества свободной энергии. Последние, однако, в условиях опыта определить не удастся. Впрочем, на основании ряда сопоставлений, можно заключить, что отношение между количествами свободной энергии остается тем же, как и отношение между общими количествами энергии, т.-е. равно 1:3.

Эти опыты с нитрифицирующими бактериями я привел в качестве вступления, прежде чем перейти к изложению чрезвычайно инте-

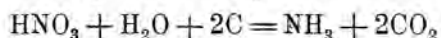
¹⁾ $\frac{14 \times 112\,000}{12 \times 100} = 1\,300 \text{ кал.}$

ресных результатов, достигнутых Варбургом и его сотрудником Нэгелейном при опытах с водорослью *chlorella*. Как известно, азот в природе продельвает определенный цикл. С энергетической точки зрения наиболее важными превращениями являются, во-первых, только что описанное окисление образующегося при гниении животных остатков аммиака, превращающегося под влиянием нитрифицирующих бактерий почвы в селитру, а во-вторых, как раз обратный процесс, происходящий в клетках растений — именно редукция нитратов в аммиак и в amino-группу протеинов. С точки зрения энергетики важнейшим моментом в этом процессе является восстановление NO_3 в NH_3 . Присоединение аммиака к углеродной цепи имеет большое биохимическое значение, но происходит почти без выделения или поглощения энергии. Восстановление нитратов в аммиак является просто суммой двух вышеприведенных уравнений, при чем реакции только протекают в обратном направлении:



Действительно, при восстановлении нитратов растениями мы встречаемся с совершенно теми же процессами, какие происходят в нитрифицирующих бактериях, только они здесь оказываются связанными в обратном порядке.

Для того, чтобы ускорить обычно очень медленное восстановление нитратов водорослями, Варбург прибег к искусственному приему. Скорость редукции зависит от концентрации недиссоциированных молекул HNO_3 , так как только они могут проникать в клетку. Так как водоросли не переносят сколько-нибудь значительной кислотности среды, то Варбург поместил их в смесь $1/10$ норм. азотно-кислого натра и азотной кислоты; при этом диссоциация азотной кислоты значительно уменьшается. Если наблюдать за ходом восстановления нитратов в темноте, то оказывается, что дыхательный коэффициент, бывший до прибавления нитратов равным единице, сильно повышается. По мере образования аммиака выделяется некоторое количество углекислоты, не происходящее за счет поглощаемого кислорода. Первое время отношение между количеством этой углекислоты и количеством образовавшегося аммиака не остается постоянным, вероятно, потому, что часть аммиака сразу же идет на образование аминокислот. В дальнейшем, когда потребность клеток в азоте окажется покрытой, наблюдается постоянное отношение — на 1 моль NH_3 выделяется 2 моля CO_2 . При этом реакция идет следующим образом:

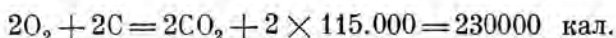


где С обозначает какое-либо углеродистое соединение, образовавшееся при восстановлении углерода. Мы можем полагать, что этим соединением является сахар.

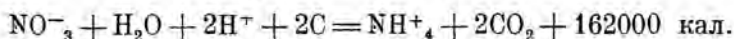
Таким образом мы имеем перед собой два сопряженных между собою процесса — эндотермическое восстановление азотной кислоты и экзотермическое окисление углерода или одного из его соединений. Для производимой при этом химической работы большее значение имеет свободная энергия, а не общее количество энергии, выделяющееся в виде теплоты реакции. Для условий опыта при кислой реакции, мы вычислили, что свободная энергия восстановления нитрата равна минус 68.000 кал., согласно уравнению:



С другой стороны мы имеем окисление:

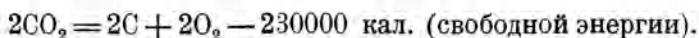


Складывая эти два уравнения, получаем:



Из 230.000 кал., освобождающихся при окислении углерода, используются всего 68.000 кал., т.-е. выход энергии составляет 30%. С точки зрения энергетики, эта реакция в точности соответствует реакции при взрыве пороха. В последнем случае углерод, точно также сгорает в углекислоту за счет кислорода нитрата (селитры). Нетрудно видеть, что в клетках кислород, вызывающий окисление углерода берется не из воздуха, а из нитрата и воды. Соответственно этому, весь механизм окисления оказывается существенно измененным. Так, например, поглощение водорослями свободного кислорода почти не задерживается при прибавлении цианистых солей, между тем как восстановление нитратов прекращается уже $\frac{1}{1.000.000}$ раствором цианистого калия.

Этот процесс, эта, так сказать, реакция взрыва пороха, совершенно изменяется на свету. В этом случае только образуется гораздо больше аммиака, но, кроме того, теперь вместо избытка углекислоты выделяется избыток кислорода. На свету, как известно, происходит восстановление углекислоты по уравнению:



Это нужно скинуть с баланса только что описанной реакции, и тогда остается только процесс:



Здесь, следовательно, становится необходимым приток энергии извне. На свету единственным источником этой энергии является лучистая энергия. Тем не менее, как удалось показать при помощи интересного опыта, и здесь восстановление нитратов сопровождается образованием

углекислоты. Наркотики сильно задерживают ассимиляцию углекислоты, на восстановление же нитратов почти не влияют. Если наркотизированные клетки выставить на свет, то они выделяют такое же количество газа, как и ненаркотизированные клетки. Но этот газ оказывается уже не кислородом, а углекислотой — той самой, которая при отсутствии наркотиков была бы ассимилирована в качестве промежуточного продукта. В данном случае углекислота играет роль промежуточного вещества, при помощи которого лучистая энергия употребляется на восстановление нитратов.

Протекающее на свету восстановление нитратов привело нас к вопросу об ассимиляции углекислоты и заставляет обратиться к самым последним работам Варбурга (проведенным в сотрудничестве с Нэгелейном), в которых энергетический обмен изучался на основании самой ассимиляции углекислоты. Оказывается, что при благоприятных условиях мы можем здесь получить такой выход полезной работы, который превосходит все, что нам известно в области химического обмена. Если, как это делал Варбург, чрезвычайно точно измерять общее количество лучистой энергии, поглощаемой суспензией водорослей, и в то же время определять количество ассимилируемой углекислоты, то оказывается, что найденная таким образом степень использования лучистой энергии отнюдь не является постоянной.

Прежде всего, фотохимический коэффициент зависит от интенсивности освещения. Он тем выше, чем слабее освещение, так что максимум использования можно только определить, как предел, лежащий при самой слабой интенсивности света. Во-вторых, сами водоросли обнаруживают различную способность использовать световую энергию. При продолжительном выдерживании на слабом свету образуются темно-окрашенные клетки, содержащие много хлорофилла, и обладающие особенно высокой ассимиляционной способностью. В этих случаях фотохимическое использование энергии в желтом свете достигало 60% (среднее из многочисленных опытов). Это выше, чем все до сих пор известные случаи фотохимического использования энергии. Варбург считает, что уменьшение использования энергии на ярком свету зависит от слишком обильного образования сахара в клетках. Восстановление углекислоты в сахар несомненно происходит на структурных поверхностях, покрытых молекулами хлорофилла. Об этом можно заключить из высокой чувствительности процесса ассимиляции по отношению к наркотикам. Влияние последних может быть объяснено только вытеснением субстрата с твердых поверхностей в клетке. Если в результате обильного образования сахара в клетке часть структурных поверхностей окажется занятой им, то углекислота уже не найдет места для реакции. Если луч падает на молекулу хлорофилла, которая в этот момент не находится в соприкосновении с молекулой углекислоты, то световая энергия луча оказывается потерянной. Это зависит

от того, что существование, „продолжительность жизни“ молекулы, которая абсорбировала излучение и может превратить его в химическую работу, составляет всего 10^{-8} секунды. Отсюда видно, как плотно должен быть покрыт хлорофилльный слой углекислотой для того, чтобы большая часть лучистой энергии могла быть превращена в химическую.

К другому важному выводу мы приходим на основании теории квантов Планка, или, более прямым путем, на основании вытекающего из нее эйнштейновского „закона эквивалентности“. Как известно, согласно теории квантов, лучистая энергия поглощается или используется прерывно, квантами, величина которых пропорциональна частоте колебаний света. Отдельный квант равен $h\nu$, где h есть постоянная Планка, а ν — число колебаний. Согласно „закону эквивалентности“ Эйнштейна, одна молекула в каждый данный момент может принять только один квант и может быть разложена светом только в том случае, если $h\nu$ больше или равно энергии, необходимой для разложения молекулы

$$N_0 h\nu \geq U,$$

U здесь обозначает работу, необходимую для разложения 1 граммоля, а N_0 — константу Авогадро. Для превращения одной молекулы CO_2 в $1/6$ молекулы глюкозы U равно 115000 кал.

С другой стороны, для желтого света мы имеем $N_0 h\nu = 49000$ кал. ($N_0 = 6,18 \times 10^{23}$; $h = 1,56 \times 10^{-34}$ кал.). Таким образом требования теоремы Эйнштейна здесь прямо не удовлетворяются. U в два с лишним раза больше чем $N_0 h\nu$, и мы должны отсюда заключить, что для редукции одной молекулы углекислоты необходимы по крайней мере три поглощающих свет молекулы. Такими молекулами являются молекулы хлорофилла, следовательно, по крайней мере 3 молекулы хлорофилла должны принять каждая по кванту энергии и подвергнуться химическому изменению для того, чтобы могла быть ассимилирована одна молекула углекислоты.

В заключение отсюда вытекает еще один важный вывод: если число квантов (n), необходимых для редукции одной молекулы углекислоты, постоянно, то использование лучистой энергии („выход фотохимической реакции“) должно возрастать по направлению к красному концу спектра в обратном отношении к ν , т.-е. прямо пропорционально длине волны, потому что $N_0 h\nu$ возрастает пропорционально ν , между тем как U остается постоянным. Это следствие из закона Эйнштейна в точности подтвердилось при опытах Варбурга над ассимиляцией углекислоты. В противоречии со всеми прежними утверждениями, что ассимиляция происходит значительно или преимущественно в участках спектра, соответствующих линиям поглощения ¹⁾, Варбург

¹⁾ Само собою разумеется, что ассимиляция может иметь место только тогда, когда свет поглощается (закон Дрэпера).

показал, что степень использования энергии зависит не от участка спектра, а следует отношению квантов, постепенно падая от красного к синему концу спектра.

При 660 μ (красный цвет) используется до 63,5% энергии, при 578 μ (желтая линия ртути) — 53,5%, наконец, при 436 μ (синяя линия ртути) может быть использовано максимум 34,8%.

Еще более правильное представление получается, если сравнивать коэффициент использования световой энергии для одних и тех же клеток при различных длинах волн. Отношение эффектов при $\frac{660 \mu}{578 \mu}$ равно 1,13, между тем как отношение длин волн составляет 1,14; совпадение получается полное. Для $\frac{578 \mu}{478 \mu}$ эффекты относятся, как

1:1,55, а длины волн — как 1:1,32. Варбург полагает, что в последнем случае расхождение обусловлено тем, что в синем свете желтый пигмент — ксантофилл — тоже поглощает свет, между тем как его ассимилирующая способность ниже, чем хлорофилла. Соответственно этому, использование энергии оказывается несколько ниже, чем бы этого следовало ожидать согласно закону Эйнштейна. Если теперь допустить, что наблюдавшийся в опытах максимальный коэффициент использования лучистой энергии представляет собою действительно высший возможный предел использования последней, то мы можем вычислить, какое число квант необходимо для ассимиляции 1 моля углекислоты.

Например: при красном свете утилизируется 115.000 кал. Для этого должно было иметься в распоряжении $\frac{115000 \times 100}{63,5} = 181000$ кал. С другой стороны при $\lambda = 660 \mu$ ($\nu = 454 \times 10^{-12}$) одна кванта на моль соответствует 43700 кал. Следовательно, число квантов, нужных для редукции одного моля CO_2 — составляет $\frac{181000}{43700} = 4,1$. Точно таким же

путем мы для желтого света получаем величину 3,8, а для синего — 4,7; все эти данные представляют собой средние величины, полученные из большого числа опытов. Таким образом оказывается, что для ассимилирования одного моля углекислоты необходимы четыре кванта энергии. Поэтому наилучшее использование света достигается при $4N_0h\nu = U$; это условие удовлетворяется в красном конце спектра, между тем как в других участках его мы имеем $4N_0h\nu > U$. В то же время в указанной зависимости мы имеем точное объяснение тому обстоятельству, что именно в красном свете лежит предел ассимиляции.

Мы начали эту главу с трудного вопроса, на который пока еще нельзя дать исчерпывающего ответа — для чего служит химический обмен энергии? Рассмотрение нескольких точно изученных процессов обмена энергии привело нас, наконец, к основной проблеме клеточной энергетики — к накоплению солнечной энергии в зеленых расте-

ниях. Здесь мы познакомились с весьма ценными, достигнутыми в этом направлении, результатами. Мы увидели, что при благоприятных условиях большая часть лучистой энергии может быть превращена в химическую работу. Сделанное Варбургом открытие, что при ассимиляции полностью применима теория квантов и что для восстановления одной молекулы углекислоты необходимы четыре кванта энергии, дает нам известные указания и относительно химического механизма ассимиляции углекислоты. Это позволяет нам надеяться, что со временем удастся получить ответ на вопрос об использовании энергии окисления в химическом обмене клетки.