

**MECHANISMS OF  
ENERGY CONVERSION  
IN CHLOROPLASTS –  
ENERGY TRANSDUCING  
ORGANELLES  
OF PLANT CELL**

A. N. TIKHONOV

*This article is a brief review of the contemporary views on the photosynthesis of higher plants. The following aspects of photosynthesis have been considered: the structure and functioning of chloroplasts (the energy transducing organelles of plant cell), the general principles of light energy transduction in the course of photosynthetic light-induced events, and the reactions of hydrocarbon formation from carbon-dioxide and water.*

**В статье дан краткий обзор современных представлений о фотосинтезе высших растений. Рассмотрены строение и состав хлоропластов – энергопреобразующих органелл растительной клетки, преобразование энергии солнечного света в ходе световых стадий фотосинтеза, а также темновые стадии синтеза углеводов из углекислого газа и воды.**

© Тихонов А.Н., 1996

## **ТРАНСФОРМАЦИЯ ЭНЕРГИИ В ХЛОРОПЛАСТАХ – ЭНЕРГОПРЕОБРАЗУЮЩИХ ОРГАНЕЛЛАХ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ**

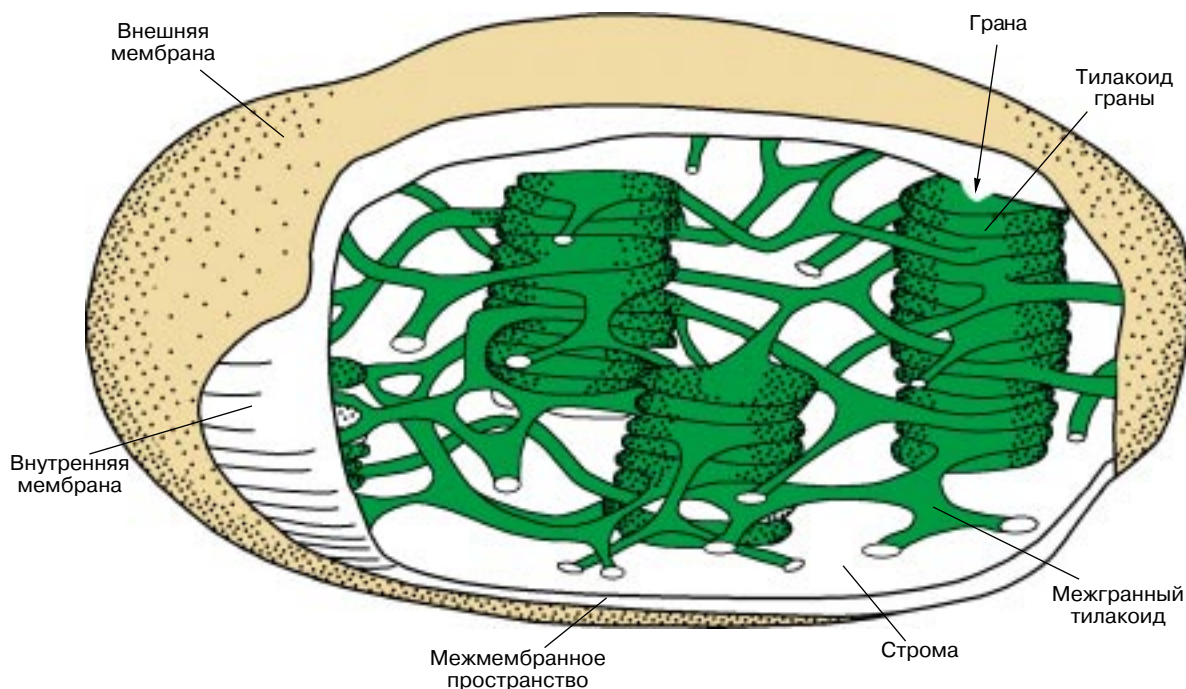
А. Н. ТИХОНОВ

Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова

### **ВВЕДЕНИЕ**

История изучения фотосинтеза ведет свое начало с августа 1771 года, когда английский теолог, философ и натуралист-любитель Джозеф Пристли (1733 – 1804) обнаружил, что растения могут “исправлять” свойства воздуха, меняющего свой состав в результате горения или жизнедеятельности животных. Пристли показал, что в присутствии растений “испорченный” воздух снова становится пригодным для горения и поддержания жизни животных. В ходе дальнейших исследований Ингенгауза, Сенебье, Соссюра, Буссенго и других ученых было установлено, что при освещении растения выделяют кислород и поглощают из воздуха углекислый газ. Из углекислого газа и воды растения синтезируют органические вещества. Этот процесс был назван фотосинтезом. Роберт Майер, открывший закон сохранения энергии, в 1845 году высказал предположение, что растения превращают энергию солнечного света в энергию химических соединений, образующихся при фотосинтезе. По его словам, “распространяющиеся в пространстве солнечные лучи “захватываются” и сохраняются для использования в дальнейшем по мере надобности”. Впоследствии русским ученым К.А. Тимирязевым было убедительно доказано, что важнейшую роль в использовании растениями энергии солнечного света играют молекулы хлорофилла, входящего в состав зеленых листьев.

Образующиеся при фотосинтезе углеводы (сахара) используются как источник энергии и строительный материал для синтеза различных органических соединений у растений и животных. У высших растений процессы фотосинтеза протекают в хлоропластах – специализированных энергопреобразующих органеллах растительной клетки. Схематическое изображение хлоропласта показано на рис. 1. Под двойной оболочкой хлоропласта, состоящей из наружной и внутренней мембран, находятся протяженные мембранные структуры, которые образуют замкнутые пузырьки, называемые тилакоидами. Мембраны тилакоидов состоят из двух слоев



**Рис. 1.** Строение хлоропласта.

молекул липидов (жироподобные вещества), в которые включены макромолекулярные фотосинтетические белковые комплексы. В хлоропластах высших растений тилакоиды группируются в грана, которые представляют собой стопки сплюснутых и тесно прижатых друг к другу тилакоидов, имеющих форму дисков. Продолжением отдельных тилакоидов гран являются выступающие из них межгранные тилакоиды. Пространство между оболочкой хлоропласта и тилакоидами называется стромой. В строме содержатся хлоропластные молекулы РНК, ДНК, рибосомы, крахмальные зерна, а также многочисленные ферменты, включая те, которые обеспечивают усвоение  $\text{CO}_2$  растениями.

## СВЕТОВЫЕ И ТЕМНОВЫЕ СТАДИИ ФОТОСИНТЕЗА

Согласно современным представлениям, фотосинтез представляет собой ряд фотофизических и биохимических процессов, в результате которых растения за счет энергии солнечного света синтезируют углеводы (сахара). Многочисленные стадии фотосинтеза принято разделять на две большие группы процессов – световые и темновые стадии фотосинтеза.

Световыми стадиями фотосинтеза принято называть совокупность процессов, в результате которых за счет энергии света синтезируются молекулы аденозинтрифосфата (АТФ) и происходит образова-

ние восстановленного никотинамидадениндинуклеотид фосфата (NADPH) – соединения, обладающего высоким восстановительным потенциалом. Молекулы АТФ выполняют роль универсального источника энергии в клетке. Энергия макроэргических (то есть богатых энергией) фосфатных связей молекулы АТФ, как известно, используется в большинстве биохимических процессов, потребляющих энергию. Световые процессы фотосинтеза протекают в тилакоидах, мембраны которых содержат основные компоненты фотосинтетического аппарата растений – светособирающие пигмент-белковые и электрон-транспортные комплексы, а также АТФ-синтазный комплекс, который катализирует образование АТФ из аденозиндифосфата (АДП) и неорганического фосфата ( $\text{P}_i$ ) ( $\text{ADP} + \text{P}_i \rightarrow \text{ATP} + \text{H}_2\text{O}$ ). Таким образом, в результате световых стадий фотосинтеза энергия света, поглощаемого растениями, запасается в форме макроэргических химических связей молекул АТФ и сильного восстановителя NADPH, которые используются для синтеза углеводов в так называемых темновых стадиях фотосинтеза.

Темновыми стадиями фотосинтеза обычно называют совокупность биохимических реакций, в результате которых происходит усвоение растениями атмосферной углекислоты ( $\text{CO}_2$ ) и образование углеводов. Цикл “темновых” биохимических превращений, приводящих к синтезу органических соединений из  $\text{CO}_2$  и воды, по имени авторов, внесших решающий вклад в исследование этих

процессов, называется циклом Кальвина–Бенсона. В отличие от электронтранспортных и АТФсинтазного комплексов, которые находятся в тилакоидной мембране, ферменты, катализирующие “темновые” реакции фотосинтеза, растворены в строме. При разрушении оболочки хлоропласта эти ферменты вымываются из стромы, в результате чего хлоропласты теряют способность усваивать углекислый газ.

В результате превращений ряда органических соединений в цикле Кальвина–Бенсона из трех молекул  $\text{CO}_2$  и воды в хлоропластах образуется молекула глицеральдегид-3-фосфата, имеющего химическую формулу  $\text{CHO}-\text{CHOH}-\text{CH}_2\text{O}-\text{PO}_3^{-2}$ . При этом в расчете на одну молекулу  $\text{CO}_2$ , включающуюся в глицеральдегид-3-фосфат, расходуются три молекулы АТФ и две молекулы NADPH. Для синтеза органических соединений в цикле Кальвина–Бенсона используется энергия, выделяющаяся в ходе реакции гидролиза макроэргических фосфатных связей молекул АТФ (реакция  $\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{ADP} + \text{P}_i$ ), и сильный восстановительный потенциал молекул NADPH. Основная часть образовавшихся в хлоропласте молекул глицеральдегид-3-фосфата поступает в цитозоль растительной клетки, где превращается во фруктозо-6-фосфат и глюкозо-6-фосфат, которые в ходе дальнейших превращений образуют сахарофосфат – предшественник сахарозы. Из оставшихся в хлоропласте молекул глицеральдегид-3-фосфата синтезируется крахмал.

### ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ В ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ РЕАКЦИОННЫХ ЦЕНТРАХ

Фотосинтетические энергопреобразующие комплексы растений, водорослей и фотосинтезирующих бактерий хорошо изучены. Установлены химический состав и пространственное строение энергопреобразующих белковых комплексов, выяснена последовательность процессов трансформации энергии. Несмотря на различия в составе и молекулярном строении фотосинтетического аппарата, существуют общие закономерности процессов трансформации энергии в фотореакционных центрах всех фотосинтезирующих организмов. В фотосинтетических системах, как растительного, так и бактериального происхождения, единым структурно-функциональным звеном фотосинтетического аппарата является фотосистема, которая включает в себя светособирающую антенну, фотохимический реакционный центр и связанные с ним молекулы – переносчики электрона. Рассмотрим сначала общие принципы превращения энергии солнечного света, характерные для всех фотосинтетических систем, а затем более подробно проиллюстрируем их на примере функционирования фотореакционных центров и цепи электронного транспорта хлоропластов высших растений.

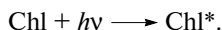
### Светособирающая антенна (поглощение света, миграция энергии к реакционному центру)

Самым первым элементарным актом фотосинтеза является поглощение света молекулами хлорофилла или вспомогательных пигментов, входящих в состав специального пигмент-белкового комплекса, называемого светособирающей антенной. Светособирающая антенна представляет собой макромолекулярный комплекс, предназначенный для эффективного улавливания света. В хлоропластах антенный комплекс содержит большое число (до нескольких сотен) молекул хлорофилла и некоторое количество вспомогательных пигментов (каротиноидов), прочно связанных с белком. На ярком солнечном свете отдельная молекула хлорофилла поглощает кванты света сравнительно редко, в среднем не чаще, чем 10 раз в секунду. Однако на один фотореакционный центр приходится большое количество молекул хлорофилла (200 – 400), что обеспечивает достаточно частое срабатывание реакционного центра даже при относительно слабой интенсивности света, падающего на лист в условиях затенения растения. Ансамбль пигментов, поглощающих свет, по сути дела выполняет роль антенны, которая за счет своих достаточно больших размеров эффективно улавливает солнечный свет и направляет его энергию к реакционному центру. Тенелюбивые растения имеют, как правило, больший размер светособирающей антенны по сравнению с растениями, произрастающими в условиях высокой освещенности.

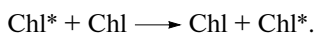
У растений основными светособирающими пигментами служат молекулы хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, поглощающие видимый свет с длиной волны  $\lambda \approx 700 - 730$  нм. Изолированные молекулы хлорофилла поглощают свет лишь в двух сравнительно узких полосах солнечного спектра – при  $\lambda \approx 660 - 680$  нм (красный свет) и  $\lambda \approx 430 - 450$  нм (ультрафиолетовый свет), что, разумеется, ограничивает эффективность использования всего спектра солнечного света, падающего на зеленый лист. Однако спектральный состав света, поглощаемого светособирающей антенной, в действительности значительно шире. Объясняется это тем, что спектр поглощения агрегированных форм хлорофилла, входящих в состав светособирающей антенны, сдвигается в сторону больших длин волн. Кроме этого, наряду с хлорофиллом в светособирающую антенну входят вспомогательные пигменты, которые увеличивают эффективность светосбора за счет того, что они поглощают свет в тех областях спектра, в которых сравнительно слабо поглощают свет молекулы хлорофилла – основного пигмента светособирающей антенны. У растений вспомогательными пигментами являются каротиноиды, поглощающие свет в области  $\lambda \approx 450 - 480$  нм; в клетках фотосинтезирующих водорослей это красные и синие пигменты – фикоэритрины у красных водорослей

( $\lambda \approx 495 - 565$  нм) и фикоцианины у синезеленых водорослей ( $\lambda \approx 550 - 615$  нм).

Поглощение кванта света молекулой хлорофилла (Chl) или вспомогательного пигмента приводит к ее возбуждению (переход электрона на более высокий энергетический уровень):



Энергия возбужденной молекулы хлорофилла  $\text{Chl}^*$  передается соседним пигментам, которые, в свою очередь, могут передать ее другим молекулам светособирающей антенны:



Энергия возбуждения может, таким образом, мигрировать по пигментной матрице до тех пор, пока возбуждение в конечном итоге не попадет на фотореакционный центр Р (схематическое изображение этого процесса показано на рис. 2):



Заметим, что характерные времена жизни возбужденных состояний молекул хлорофилла и других пигментов очень малы,  $\tau \approx 10^{-10} - 10^{-9}$  с. Поэтому существует определенная вероятность того, что на пути к реакционному центру Р энергия таких короткоживущих возбужденных состояний пигментов может бесполезно потеряться — диссипировать в тепло или выделиться в виде кванта света (явление флуоресценции). В действительности, однако, эффективность миграции энергии к фотосинтетическому реакционному центру очень велика. В том случае, когда реакционный центр находится в активном состоянии, вероятность потери энергии составляет,

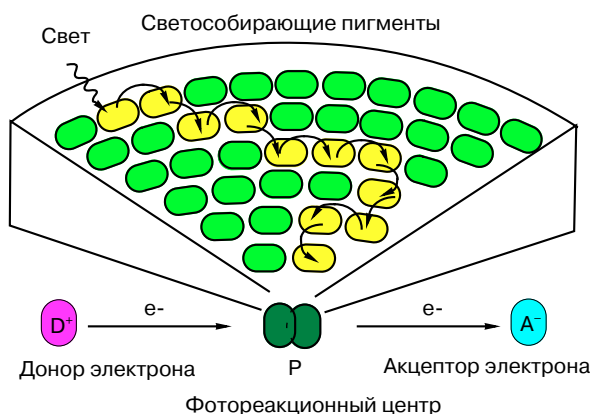
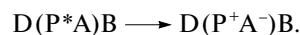
как правило, не более 10 — 15 %. Такая высокая эффективность использования энергии солнечного света обусловлена тем, что светособирающая антенна представляет собой высокоупорядоченную структуру, обеспечивающую очень хорошее взаимодействие пигментов друг с другом. Благодаря этому достигается высокая скорость переноса энергии возбуждения от молекул, поглощающих свет, к фотореакционному центру. Среднее время “перескока” энергии возбуждения от одного пигмента к другому, как правило, составляет  $\tau \approx 10^{-12} - 10^{-11}$  с. Общее время миграции возбуждения к реакционному центру обычно не превышает  $10^{-10} - 10^{-9}$  нс.

### Фотохимический реакционный центр (перенос электрона, стабилизация разделенных зарядов)

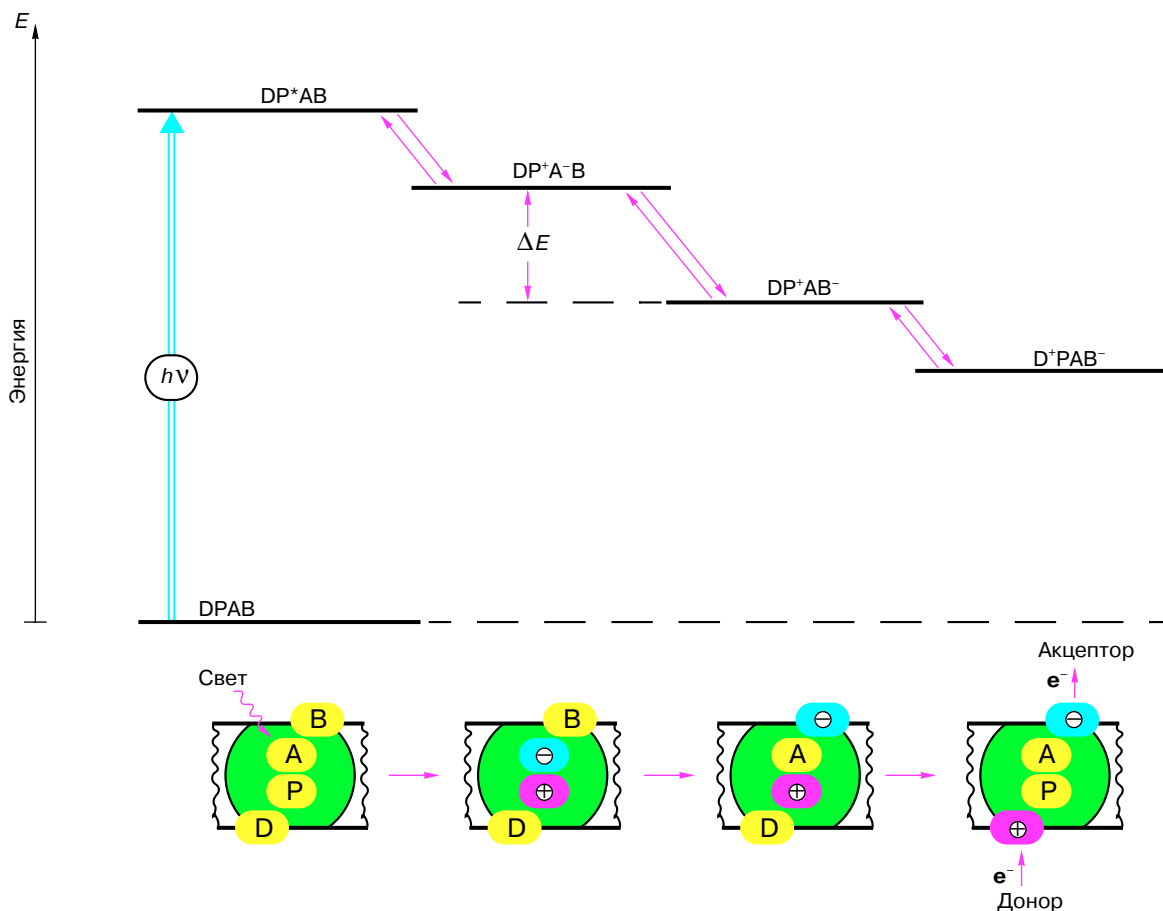
Современным представлениям о строении реакционного центра и механизмах первичных стадий фотосинтеза предшествовали работы А.А. Красновского, открывшего, что в присутствии доноров и акцепторов электрона возбужденные светом молекулы хлорофилла способны обратимо восстанавливаться (принимать электрон) и окисляться (отдавать электрон). Впоследствии у растений, водорослей и фотосинтезирующих бактерий Коком, Виттом и Дьюзенсом были обнаружены особые пигменты хлорофилловой природы, названные реакционными центрами, которые окисляются при действии света и являются по сути дела первичными донорами электрона при фотосинтезе.

Фотохимический реакционный центр Р представляет собой особую пару (димер) молекул хлорофилла, которые выполняют роль ловушки энергии возбуждения, блуждающего по пигментной матрице светособирающей антенны (см. рис. 2). Подобно тому, как жидкость стекает со стенок широкой воронки к ее узкому горлышку, к реакционному центру направляется энергия света, поглощаемого всеми пигментами светособирающей антенны. Возбуждение реакционного центра инициирует цепь дальнейших превращений энергии света при фотосинтезе.

Последовательность процессов, происходящих после возбуждения реакционного центра Р, и диаграмма соответствующих изменений энергии фотосистемы схематически изображены на рис. 3. Наряду с димером хлорофилла Р в фотосинтетический комплекс входят молекулы первичного и вторичного акцепторов электрона, которые мы условно обозначим символами А и В, а также первичный донор электрона — молекула D. Возбужденный реакционный центр  $\text{P}^*$  обладает низким сродством к электрону и поэтому он с легкостью отдает его находящемуся рядом с ним первичному акцептору электрона А:



**Рис. 2.** Схема миграции энергии возбуждения по пигментной матрице светособирающей антенны к фотореакционному центру Р (димер хлорофилла). Молекула D — первичный донор электрона для окисленного центра  $\text{P}^+$ ; молекула А — первичный акцептор, принимающий электрон от возбужденного фотореакционного центра  $\text{P}^*$ .



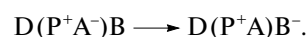
**Рис. 3.** Схема энергетических уровней фотосистемы при различных состояниях реакционного центра (P), первичного донора электрона (D), первичного (A) и вторичного (B) акцепторов электрона. Внизу – схема разделения зарядов в мембране, инициированного фотовозбуждением реакционного центра.

Таким образом, в результате очень быстрого ( $\tau \approx 10^{-12}$  с) переноса электрона от  $P^*$  к A реализуется второй принципиально важный этап преобразования солнечной энергии при фотосинтезе – разделение зарядов в реакционном центре. При этом образуются сильный восстановитель  $A^-$  (донор электрона) и сильный окислитель  $P^+$  (акцептор электрона).

Молекулы  $P^+$  и  $A^-$  расположены в мембране асимметрично: в хлоропластах реакционный центр  $P^+$  находится ближе к поверхности мембраны, обращенной внутрь тилакоида, а акцептор  $A^-$  расположен ближе к внешней стороне. Поэтому в результате фотоиндуцированного разделения зарядов на мембране возникает разность электрических потенциалов  $\Delta\phi = \phi_{in} - \phi_{out} > 0$ . Индуцированное светом разделение зарядов в реакционном центре подобно генерации разности электрических потенциалов в обычном фотоэлементе. Следует, однако, подчеркнуть, что в отличие от всех известных и широко используемых в технике фотопреобразователей

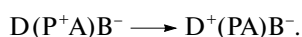
энергии эффективность работы фотосинтетических реакционных центров является очень высокой. КПД разделения зарядов в активных фотосинтетических реакционных центрах, как правило, превышает 90 – 95%.

За счет каких механизмов обеспечивается столь высокая эффективность преобразования энергии в реакционных центрах? Почему электрон, перенесенный на акцептор A, не возвращается обратно к положительно заряженному окисленному центру  $P^+$ ? Стабилизация разделенных зарядов обеспечивается главным образом за счет вторичных процессов электронного транспорта, следующих за переносом электрона от  $P^*$  к A. От восстановленного первичного акцептора  $A^-$  электрон очень быстро (характерное время этого процесса обычно не превосходит  $10^{-10} - 10^{-9}$  с) уходит на вторичный акцептор электрона B:



При этом происходит не только удаление электрона от положительно заряженного реакционного центра  $P^+$ , но и заметно снижается энергия всей системы (рис. 3). Это означает, что для переноса электрона в обратном направлении (переход  $B^- \rightarrow A$ ) ему потребуется преодолеть достаточно высокий энергетический барьер  $\Delta E \approx 0,3 - 0,4$  эВ, где  $\Delta E$  – разность энергетических уровней для двух состояний системы, при которых электрон находится, соответственно, на переносчике А или В. По этой причине для возвращения электрона назад, от восстановленной молекулы  $B^-$  к окисленной молекуле А, ему потребовалось бы гораздо больше времени, чем для прямого перехода  $A^- \rightarrow B$ . Иными словами, в прямом направлении электрон переносится гораздо быстрее, чем в обратном. Поэтому после переноса электрона на вторичный акцептор В существенно уменьшается вероятность его возвращения назад и рекомбинации с положительно заряженной “дыркой”  $P^+$ .

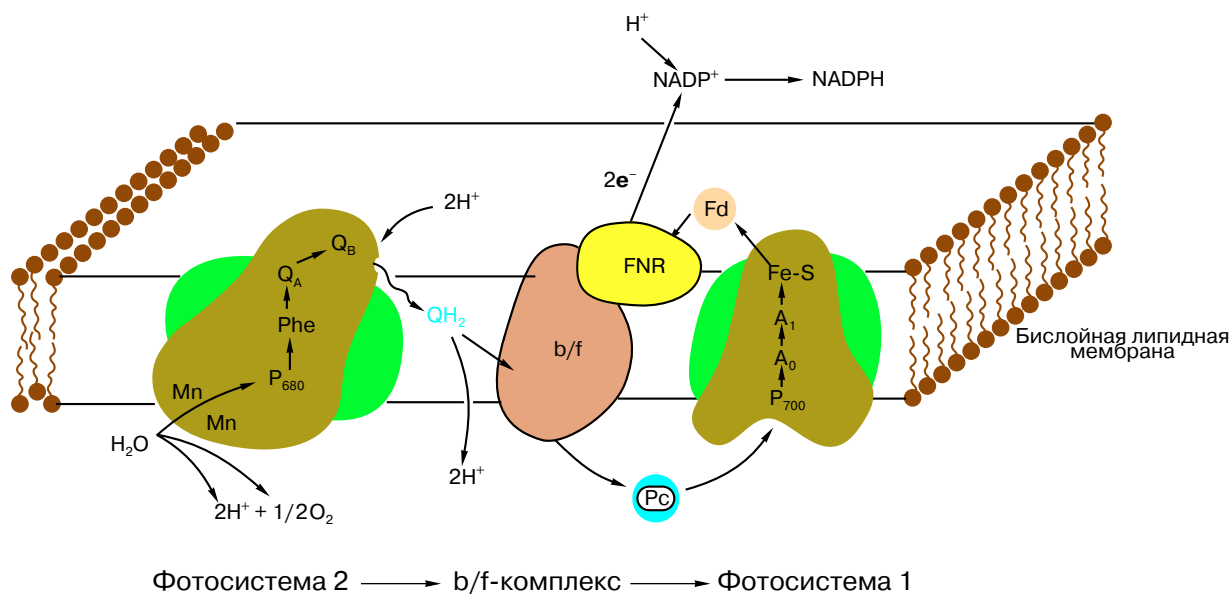
Вторым фактором, способствующим стабилизации разделенных зарядов, служит быстрая нейтрализация окисленного фотореакционного центра  $P^+$  за счет электрона, поступающего к  $P^+$  от донора электрона D:



Получив электрон от молекулы донора D и вернувшись в свое исходное восстановленное состояние P, реакционный центр уже не будет в состоянии принять электрон от восстановленных акцепторов, однако теперь он готов к повторному срабатыванию – отдать электрон находящемуся рядом с ним окисленному первичному акцептору А. Такова последовательность событий, происходящих в фотореакционных центрах всех фотосинтезирующих систем.

## ЦЕПЬ ЭЛЕКТРОННОГО ТРАНСПОРТА ХЛОРОПЛАСТОВ

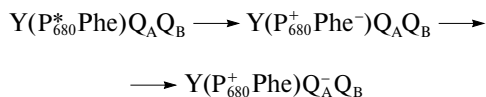
В хлоропластах высших растений имеются две фотосистемы – фотосистема 1 (ФС1) и фотосистема 2 (ФС2), различающиеся по составу белков, пигментов и оптическим свойствам. Светособирающая антенна ФС1 поглощает свет с длиной волны  $\lambda \leq 700 - 730$  нм, а ФС2 – свет с  $\lambda \leq 680 - 700$  нм. Индуцированное светом окисление реакционных центров ФС1 и ФС2 сопровождается их обесцвечиванием, которое характеризуется изменениями их спектров поглощения при  $\lambda \approx 700$  и 680 нм. В соответствии с их оптическими характеристиками реакционные центры ФС1 и ФС2 получили название  $P_{700}$  и  $P_{680}$ .



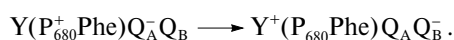
**Рис. 4.** Расположение электронтранспортных комплексов (ФС1, ФС2 и b/f-комплекс) и их взаимодействие в тилакоидной мембране. В состав фотосистемы 2 (ФС2) входят: фотореакционный центр  $P_{680}$ , первичный акцептор – феофитин (Phe), вторичные акцепторы – молекулы пластохинона ( $Q_A$  и  $Q_B$ ) и водорасщепляющий комплекс. В состав фотосистемы 1 (ФС1) входят: первичный акцептор электрона – молекула хлорофилла а ( $A_0$ ), вторичные акцепторы – молекула филлохинона ( $A_1$ ) и три переносчика белковой природы (ферредоксины  $F_x$ ,  $F_A$ ,  $F_B$ ), у которых в активном центре находятся атомы железа и серы. В переносе электрона от акцепторов ФС1 к  $NADP^+$  участвуют растворенный в строме белок ферредоксин (Fd) и связанный с мембраной специальный электронтранспортный комплекс – ферредоксин-NADP-редуктаза (FNR), функционирующие на внешней стороне тилакоидной мембраны. При восстановлении одной молекулы  $NADP^+$  до  $NADPH$  на нее переносятся два электрона и один ион водорода, который захватывается из стромы.

Две фотосистемы связаны между собой посредством цепи электронных переносчиков (рис. 4). ФС2 является источником электронов для ФС1. Иницируемое светом разделение зарядов в фотореакционных центрах  $P_{700}$  и  $P_{680}$  обеспечивает перенос электрона от воды, разлагаемой в ФС2, к конечному акцептору электрона — молекуле  $NADP^+$ . Цепь электронного транспорта (ЦЭТ), соединяющая две фотосистемы, в качестве переносчиков электрона включает в себя молекулы пластохинона, отдельный электронтранспортный белковый комплекс (так называемый b/f-комплекс) и водорастворимый белок пластоцианин (P). Схема, иллюстрирующая взаимное расположение электронтранспортных комплексов в тилакоидной мембране и путь переноса электрона от воды к  $NADP^+$ , показана на рис. 4.

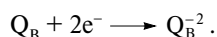
В ФС2 от возбужденного центра  $P_{680}^*$  электрон переносится сначала на первичный акцептор (Phe), а затем на молекулу пластохинона  $Q_A$ , прочно связанную с одним из белков ФС2,



Затем электрон переносится на вторую молекулу пластохинона  $Q_B$ , а  $P_{680}^+$  получает электрон от первичного донора электрона Y:



Молекула пластохинона, химическая формула которой и ее расположение в бислоидной липидной мембране показаны на рис. 5, способна принять два электрона. После двукратного срабатывания реакционного центра ФС2 молекула пластохинона  $Q_B$  получит два электрона:



Отрицательно заряженная молекула  $Q_B^{-2}$  обладает высоким сродством к ионам водорода, которые она захватывает из стромального пространства. После протонирования восстановленного пластохинона  $Q_B^{-2}$  ( $Q_B^{-2} + 2H^+ \longrightarrow QH_2$ ) образуется электрически нейтральная форма этой молекулы  $QH_2$ , которая называется пластохиноном (рис. 5). Пластохинон выполняет роль подвижного переносчика двух электронов и двух протонов: покинув ФС2, молекула  $QH_2$  может легко перемещаться внутри тилакоидной мембраны, обеспечивая связь ФС2 с другими электронтранспортными комплексами.

Окисленный реакционный центр ФС2  $P_{680}^+$  обладает исключительно высоким сродством к электрону, то есть является очень сильным окислителем. Благодаря этому в ФС2 происходит разложение воды — химически устойчивого соединения. Входящий в состав ФС2 водорасщепляющий комплекс (ВПК) содержит в своем активном центре группу

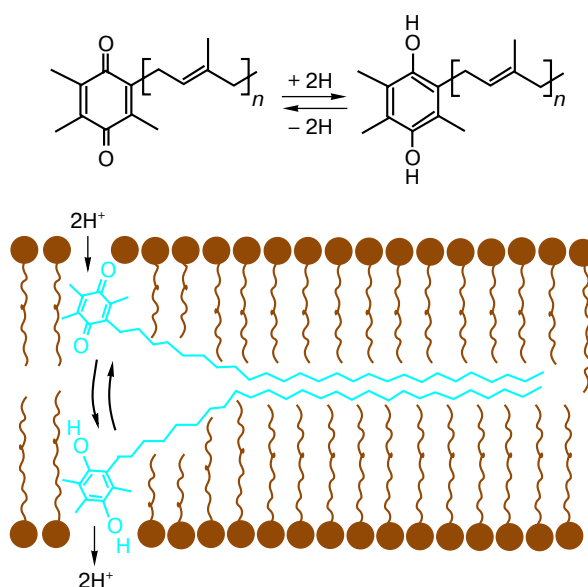
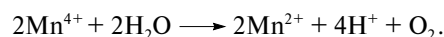


Рис. 5. Окислительно-восстановительные превращения пластохинона и предполагаемая схема его расположения в мембране.

ионов марганца ( $Mn^{2+}$ ), которые служат донорами электрона для  $P_{680}^+$ . Отдавая электроны окисленному реакционному центру  $P_{680}^+$ , ионы марганца становятся “накопителями” положительных зарядов, которые непосредственно участвуют в реакции окисления воды. В результате последовательного четырехкратного срабатывания реакционного центра  $P_{680}$  в Mn-содержащем активном центре ВПК накапливаются четыре сильных окислительных эквивалента (или четыре “дырки”) в форме окисленных ионов марганца ( $Mn^{4+}$ ), которые, взаимодействуя с двумя молекулами воды, катализируют реакцию разложения воды:



Таким образом, после последовательной передачи четырех электронов от ВПК к  $P_{680}^+$  происходит синхронное разложение сразу двух молекул воды, сопровождающееся выделением одной молекулы кислорода и четырех ионов водорода, которые попадают во внутритилакоидное пространство хлоропласта.

Образовавшаяся при функционировании ФС2 молекула пластохинола  $QH_2$  диффундирует внутри липидного бислоя тилакоидной мембраны к b/f-комплексу (рис. 4 и 5). При столкновении с b/f-комплексом молекула  $QH_2$  связывается с ним, а затем передает ему два электрона. При этом на каждую молекулу пластохинола, окисляемую b/f-комплексом, внутрь тилакоида выделяются два иона водорода. В свою очередь, b/f-комплекс служит до-

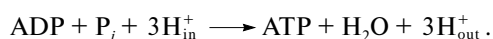
нором электрона для пластоцианина (Pc) — сравнительно небольшого водорастворимого белка, у которого в состав активного центра входит ион меди (реакции восстановления и окисления пластоцианина сопровождаются изменениями валентности иона меди  $\text{Cu}^{2+} + e^- \longleftrightarrow \text{Cu}^+$ ). Пластоцианин выполняет роль связующего звена между b/f-комплексом и ФС1. Молекула пластоцианина быстро перемещается внутри тилакоида, обеспечивая перенос электрона от b/f-комплекса к ФС1. От восстановленного пластоцианина электрон поступает непосредственно к окисленным реакционным центрам ФС1 —  $\text{P}_{700}^+$  (см. рис. 4). Таким образом, в результате совместного действия ФС1 и ФС2 два электрона от молекулы воды, разлагаемой в ФС2, через цепь электронного транспорта переносятся в конечном итоге на молекулу  $\text{NADP}^+$ , обеспечивая образование сильного восстановителя  $\text{NADPH}$ .

Зачем хлоропластам нужны две фотосистемы? Известно, что фотосинтезирующие бактерии, которые используют в качестве донора электрона для восстановления окисленных реакционных центров различные органические и неорганические соединения (например,  $\text{H}_2\text{S}$ ), успешно функционируют с одной фотосистемой. Ответ на вопрос о происхождении двух фотосистем заключается в том, что энергии одного кванта видимого света недостаточно для того, чтобы обеспечить разложение воды и эффективное прохождение электроном всего пути по цепи молекул-переносчиков от воды к  $\text{NADP}^+$ . Приблизительно 3 миллиарда лет назад на Земле появились цианобактерии, которые приобрели способность использовать воду в качестве источника электронов для восстановления углекислоты. В настоящее время считается, что ФС1 ведет свое происхождение от зеленых бактерий, а ФС2 — от пурпурных бактерий. После того как в ходе эволюционного процесса ФС2 “включилась” в единую цепь переноса электрона вместе с ФС1, стало возможным решить энергетическую проблему — преодолеть довольно большую разницу в окислительно-восстановительных потенциалах пар кислород/вода и  $\text{NADP}^+/\text{NADPH}$ . Возникновение фотосинтезирующих организмов, способных окислять воду, явилось одним из важнейших этапов развития живой природы на Земле. Во-первых, водоросли и зеленые растения, “научившись” окислять воду, овладели неисчерпаемым источником электронов для восстановления  $\text{NADP}^+$ . Во-вторых, разлагая воду, они наполнили атмосферу Земли молекулярным кислородом, создав, таким образом, условия для бурного эволюционного развития организмов, энергетика которых связана с аэробным дыханием.

## СОПРЯЖЕНИЕ ПРОЦЕССОВ ЭЛЕКТРОННОГО ТРАНСПОРТА С ПЕРЕНОСОМ ПРОТОНОВ И СИНТЕЗОМ АТФ В ХЛОРОПЛАСТАХ

Перенос электрона по ЦЭТ, как правило, сопровождается понижением энергии. Этот процесс можно уподобить самопроизвольному движению тела по наклонной плоскости. Уменьшение уровня энергии электрона в ходе его движения вдоль ЦЭТ вовсе не означает, однако, что перенос электрона всегда является энергетически бесполезным процессом. В нормальных условиях функционирования хлоропластов большая часть энергии, выделяющейся в ходе электронного транспорта, не пропадает бесполезно, а используется для работы специального энергопреобразующего комплекса, называемого АТФсинтазой. Этот комплекс катализирует энергетически невыгодный процесс образования АТФ из АДФ и неорганического фосфата  $\text{P}_i$  (реакция  $\text{ADP} + \text{P}_i \longrightarrow \text{ATP} + \text{H}_2\text{O}$ ). В этой связи принято говорить, что энергодонорные процессы электронного транспорта сопряжены с энергоакцепторными процессами синтеза АТФ.

Важнейшую роль в обеспечении энергетического сопряжения в мембранах тилакоидов, как и во всех остальных энергопреобразующих органеллах (митохондрии, хроматофоры фотосинтезирующих бактерий), играют процессы протонного транспорта. Синтез АТФ тесно связан с переносом через АТФсинтазу трех протонов из тилакоидов ( $3\text{H}_{\text{in}}^+$ ) в строму ( $3\text{H}_{\text{out}}^+$ ):



Этот процесс становится возможным потому, что вследствие асимметричного расположения переносчиков в мембране функционирование ЦЭТ хлоропластов приводит к накоплению избыточного количества протонов внутри тилакоида: ионы водорода поглощаются снаружи на стадиях восстановления  $\text{NADP}^+$  и образования пластохинола и выделяются внутри тилакоидов на стадиях разложения воды и окисления пластохинола (рис. 4). Освещение хлоропластов приводит к существенному (в 100 – 1000 раз) увеличению концентрации ионов водорода внутри тилакоидов.

Итак, мы рассмотрели цепь событий, в ходе которых энергия солнечного света запасается в форме энергии высокоэнергетических химических соединений — АТФ и  $\text{NADPH}$ . Эти продукты световой стадии фотосинтеза используются в темновых стадиях для образования органических соединений (углеводов) из углекислого газа и воды. Основные этапы преобразования энергии, приводящие к образованию АТФ и  $\text{NADPH}$ , включают в себя следующие процессы: 1) поглощение энергии света пигментами светособирающей антенны; 2) перенос энергии возбуждения к фотореакционному центру; 3) окисление фотореакционного центра и стабилизация



разделенных зарядов; 4) перенос электрона по цепи электронного транспорта, образование NADPH; 5) трансмембранный перенос ионов водорода; 6) синтез АТФ.

#### РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. *Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Робертс К., Уотсон Дж.* Молекулярная биология клетки. Т. 1. М.: Мир, 1994. 2-е изд.
2. *Николс Д.Д.* Биоэнергетика. Введение в хемиосмотическую теорию. М.: Мир, 1985.
3. *Кукушкин А.К., Тихонов А.Н.* Лекции по биофизике фотосинтеза растений. М.: Изд-во МГУ, 1988.

4. *Скулачев В.П.* Энергетика биологических мембран. М.: Наука, 1989.

\* \* \*

Александр Николаевич Тихонов, доктор физико-математических наук, профессор, главный научный сотрудник кафедры биофизики Физического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Автор трех книг (совместно с Л.А. Блюменфельдом, А.К. Кукушкиным, В.А. Твердисловым и Л.В. Яковенко) и более 120 статей.