

PHOTOSYNTHESIS AND BIOSPHERE

V. V. KLIMOV

This paper considers the main steps of conversion and storage of solar energy in photosynthesis and the role of this process in development of biosphere of the Earth.

В статье рассмотрены основные этапы преобразования и запасаения солнечной энергии при фотосинтезе и роль этого процесса в развитии биосферы Земли.

ФОТОСИНТЕЗ И БИОСФЕРА

В. В. КЛИМОВ

Пушинский государственный университет

ВВЕДЕНИЕ

Основным и практически неиссякаемым источником энергии на поверхности Земли является энергия солнечного излучения, постоянным потоком поступающая из космоса благодаря протеканию термоядерных реакций на ближайшем к нам светиле – Солнце. Как показано на рис. 1, спектр поступающего на Землю солнечного излучения соответствует спектру излучения абсолютно черного тела, нагретого до 5900 К. Полный поток солнечного излучения (измеренный за пределами земной атмосферы), приходящийся на единицу поверхности, нормальной к направлению на Солнце, близок к 1400 Вт/м². Значительная часть этой энергии приходится на область видимого и ближнего инфракрасного излучения (0,3 – 1,0 мкм) – фотосинтетически активную радиацию, эффективно поглощаемую пигментами, участвующими в фотосинтезе растений и фотосинтезирующих бактерий.

Какая бы часть спектра этого излучения ни поглощалась на Земле, это в конечном счете приводит главным образом к нагреванию поверхности планеты и ее атмосферы, или же энергия вновь испускается в космическое пространство. Какова же роль фотосинтеза, фотосинтезирующих организмов в улавливании этой энергии? Почему утверждают, что фотосинтез – это энергетическая основа биологических процессов, энергетический движитель развития биосферы? Почему говорят как о фотоавтотрофии (то есть о питании за счет света) биосферы в целом, так и о фотоавтотрофии человечества, а жизнь на Земле называют космическим явлением прежде всего потому, что она существует и развивается за счет энергии, поступающей к нам из космоса – от ближайшего космического светила?

Как известно, фотосинтез растений заключается в преобразовании и запасаении солнечной энергии, в результате которого из простых веществ – углекислоты и воды – синтезируются углеводы и выделяется молекулярный кислород. В общем виде этот процесс можно описать следующим уравнением (рис. 2).

Несмотря на кажущуюся простоту фотосинтеза, на Земле, пожалуй, нет более удивительного процесса, который смог бы в такой степени преобразовать нашу планету.

ЗАПАСАНИЕ ЭНЕРГИИ

Как следует из уравнения (рис. 2), на каждый ассимилированный в процессе фотосинтеза моль углекислоты запасается 114 ккал энергии. В чем же

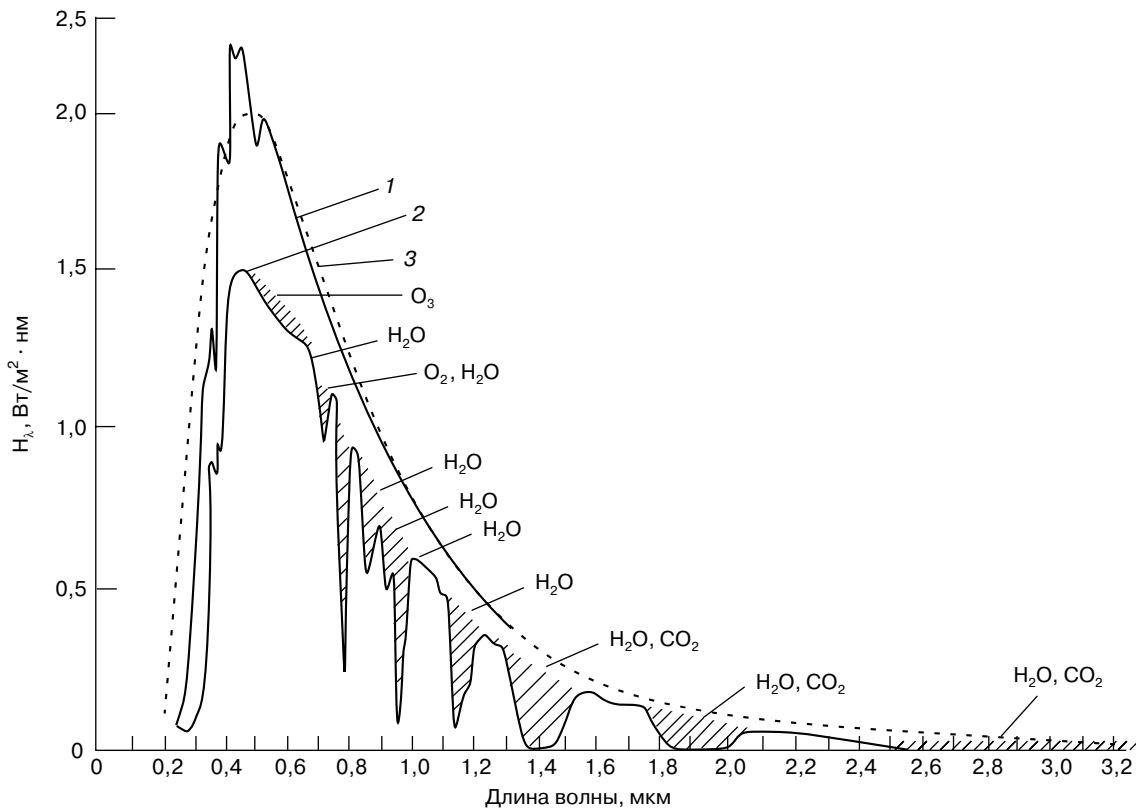


Рис. 1. Интенсивность падающего на Землю солнечного излучения (H_λ) в зависимости от длины волны. Заштрихованные области соответствуют ненаблюдаемым на уровне моря участкам спектра из-за их поглощения указанными компонентами атмосферы. 1 – Солнечное излучение за границей атмосферы, 2 – солнечное излучение на уровне моря, 3 – излучение абсолютно черного тела при 5900 К. (Справочник по геофизике и космическому пространству. Под ред. С.Л. Валлея и Мак Гроу-Хилла, Нью-Йорк, 1965).

состоит достоинство запасаания солнечной энергии растениями по сравнению с неорганизованной (“нефотосинтезирующей”) системой? Любое вещество, поглощая квант солнечной энергии, переходит в возбужденное состояние, что уже можно рассматривать как преобразование энергии электромагнитного излучения и ее запасаание. Однако энергия электронного возбуждения очень быстро (за $10^{-13} - 10^{-11}$ сек) растрачивается на тепло или же

вновь излучается в пространство (для сложных органических молекул типа хлорофилла этот процесс происходит за $10^{-8} - 10^{-9}$ сек) и, следовательно, в виде возбужденных состояний энергия света может быть запасана лишь на незначительные доли секунды. В результате же фотосинтеза энергия поглощенного кванта света (или, лучше сказать, часть этой энергии) запасается надолго: от минут и часов до сотен и даже миллионов лет (как это имело место, например, при образовании горючих ископаемых – нефти, природного газа, каменного угля, торфа в результате разложения наземных и морских растений или животных). Но этим, конечно, не исчерпывается специфика фотосинтеза в использовании солнечной энергии. Так, формирование горных ледников и озер тоже происходит за счет энергии Солнца, идущей на испарение воды, и при этом тоже происходит запасаание солнечной энергии на длительное время. В связи с этим говорят об еще одном преимуществе фотосинтеза: запасаание солнечной энергии происходит в очень удобной для биологического использования форме – молекулярной, в виде богатых энергией связей, в основном в сахарах и их производных, а также в аминокислотах, белках,

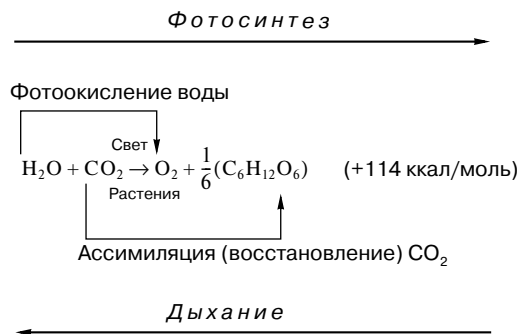


Рис. 2. Уравнение фотосинтеза кислородвыделяющих фотосинтезирующих организмов.

жирах, которые в любой необходимый момент могут быть использованы растениями или “съевшими” их нефотосинтезирующими (гетеротрофными) организмами для покрытия своих энергетических потребностей, для биосинтеза собственных высокомолекулярных соединений.

Масштабы фотосинтетического преобразования и запасаения солнечной энергии огромны: каждый год за счет фотосинтеза на Земле образуется около 200 млрд. тонн биомассы, что эквивалентно энергии, равной $3 \cdot 10^{21}$ Дж или $7,2 \cdot 10^{20}$ кал. При этом необходимо иметь в виду, что фотосинтез — единственный биологический процесс, протекающий с запасанием (с увеличением) свободной энергии. Все остальные процессы, как в растениях, так и в животных, проходят за счет химической энергии, накапливаемой в фотосинтезирующих организмах в результате преобразования поглощенного солнечного света. Следовательно, практически вся живая материя на Земле представляет собой прямой или отдаленный результат фотосинтетической деятельности растений, которые являются посредниками между неиссякаемым источником энергии — Солнцем и всем живым миром нашей планеты. Именно поэтому мы говорим о фотоавтотрофии биосферы Земли, в том числе и о фотоавтотрофии человечества. Население Земли ежегодно потребляет около 1 млрд. тонн продуктов питания, что соответствует $15 \cdot 10^{18}$ Дж, если считать численность населения равной 5 млрд. человек. Следовательно, человечество потребляет в виде органических веществ лишь около 0,5% всей энергии, запасаемой в результате фотосинтеза. Общее потребление энергии в мировом масштабе составляет $3 - 4 \cdot 10^{20}$ Дж в год, то есть около 10% всей энергии, запасаемой за год благодаря фотосинтезу. Разведанные запасы ископаемого топлива (нефти, газа, угля, торфа) по запасенной в них энергии соответствуют продукции фотосинтетической деятельности на Земле приблизительно за 100 лет, что эквивалентно также энергии, которая содержится во всей биомассе, находящейся в настоящее время на нашей планете.

АССИМИЛЯЦИЯ ДВУОКИСИ УГЛЕРОДА

Ежегодная ассимиляция углекислого газа на Земле в результате фотосинтеза составляет около 260 млрд. тонн, что эквивалентно $7,8 \cdot 10^{10}$ тонн углерода, и это связывание углерода компенсируется выделением практически такого же количества CO_2 в результате дыхания нефотосинтезирующих организмов. Количество CO_2 , вовлекаемого в цикл “фотосинтез—дыхание”, составляет около 10% массы углекислого газа в атмосфере, которая в 1980 году была эквивалентна $7,1 \cdot 10^{11}$ тонн углерода. В то же время до 1860 года атмосфера содержала лишь $6,1 \cdot 10^{11}$ тонн углерода в виде CO_2 , и это 15%-ное увеличение CO_2 в атмосфере связывают прежде всего с появлением дополнительного источника CO_2

вследствие интенсивного сжигания ископаемого топлива, которое эквивалентно в настоящее время $5 \cdot 10^9$ тонн углерода в год и увеличивается в среднем на 4,3% в год.

Необходимо отметить, что значительно большая часть углерода содержится в виде карбонатов в осадочных породах — $5,5 \cdot 10^{16}$ тонн, в живых (в основном леса) и отмерших организмах — $3,5 \cdot 10^{12}$ тонн. В мировом океане содержится в 60 раз больше углерода, чем в атмосфере ($3,5 \cdot 10^{13}$ тонн), что связано с очень высокой растворимостью CO_2 в воде и образованием H_2CO_3 и, следовательно, можно было бы предположить, что незначительное дополнительное поступление CO_2 в результате сжигания ископаемого топлива, которое составляет менее одного процента в год от содержания углекислого газа в атмосфере, не должно приводить к заметному увеличению содержания CO_2 в атмосфере. Однако в действительности лишь в верхних слоях океана, содержащих лишь 1,5% всего углерода, растворенного в воде, обмен углерода с атмосферой осуществляется достаточно быстро (за 6 — 7 лет), тогда как для установления такого равновесия с глубинными слоями океана требуется несколько тысячелетий. Вследствие этого сжигание ископаемого топлива в промышленном масштабе привело к увеличению содержания CO_2 в атмосфере с 0,027% (в доиндустриальную эпоху) до 0,034% в настоящее время. Расчеты показывают, что к 2035 году содержание углекислого газа в атмосфере удвоится, то есть будет составлять около 0,06%. Основным последствием этого, как считается, будет глобальное потепление климата, обусловленное так называемым “тепличным эффектом”, связанным с тем, что углекислый газ “прозрачен” для основной части солнечного света, но задерживает (поглощает) тепловое (инфракрасное) излучение от нагретой Солнцем поверхности Земли. Увеличение концентрации CO_2 в атмосфере в два раза может привести к повышению температуры поверхности Земли на 2 — 3°C, причем оно будет минимальным в тропической зоне и максимальным в высоких широтах (8 — 11°C). Такое повышение температуры вызовет таяние льдов, особенно в Антарктиде, что может привести к повышению уровня моря на 5 м и затоплению значительной части суши. Поэтому возможность глобального потепления климата становится сейчас проблемой всего человечества. Согласно Международной конвенции, принятой в 1992 году, развитые индустриальные страны будут проводить политику ограничения промышленного выброса CO_2 в атмосферу, а также защиты и увеличения стоков и резервуаров CO_2 , то есть растительности. Обсуждается даже вопрос о том, что страны с повышенным выбросом CO_2 должны платить компенсацию странам, где потребление CO_2 превышает его продукцию. В этой связи необходимо отметить, что, согласно оценкам, проведенным российскими учеными, Россию, наряду с северными территориями Канады,

можно отнести к странам с увеличенным потреблением CO_2 , что связано главным образом с “отставанием” минерализации органического вещества от фотосинтетической ассимиляции CO_2 в условиях переувлажненных почв на фоне невысоких температур в северных областях нашей страны. Интересно отметить мнение академика А.Л. Яншина о том, что для России, более 50% территории которой расположено в зоне вечной мерзлоты, повышение концентрации CO_2 и связанное с ним потепление климата выгодно. При этом следует также учитывать, что двукратное повышение содержания CO_2 в атмосфере приведет к 60%-ному повышению скорости фотосинтеза на Земле.

ВЫДЕЛЕНИЕ МОЛЕКУЛЯРНОГО КИСЛОРОДА

Приобретенная в процессе эволюции (более 2 млрд. лет назад) способность фотосинтезирующих растений к выделению молекулярного кислорода в результате окисления воды (см. рис. 2) привела к поистине революционным преобразованиям на Земле, из которых необходимо отметить следующие.

1. Фотосинтезирующие организмы, а через их посредство и вся живая природа, получили доступ к практически неиссякаемому и возобновляемому источнику электронов, участвующих во всех биоэнергетических процессах, — воде, что, естественно, привело к резкому возрастанию масштабов фотосинтеза и поступления энергии в биосферу. Ранее фотоокислению могли подвергаться лишь восстановленные вещества типа H_2S , представленные на Земле в довольно ограниченном количестве.

2. Продукт фотосинтетического окисления воды — молекулярный кислород, содержание которого в атмосфере возросло в результате фотосинтеза практически от нуля в древней атмосфере до 21% в настоящее время, вызвал значительные изменения во всей живой природе. Появление в атмосфере свободного O_2 привело к массовой гибели существовавших тогда организмов, для которых такой сильный окислитель как кислород оказался сильнейшим ядом, поскольку он резко нарушал протекание биоэнергетических процессов. В то же время в результате длительной эволюции на фоне возрастающей концентрации O_2 в атмосфере появились новые, аэробные организмы, обратившие наличие O_2 себе на пользу. Они сумели включить его в свой метаболизм в качестве эффективного конечного акцептора электронов в дыхательной цепи. Это позволило поднять биоэнергетику на новый, значительно более высокий уровень, так как в этом случае происходит более эффективное “сжигание” органики. Так, например, выход макроэнергетического эквивалента — аденозинтрифосфата (АТФ) на одну молекулу исходной гексозы составляет две молекулы при молочнокислом брожении и 36 — 38 молекул (то есть в 18 — 19 раз выше) при аэробном дыхании.

Фотосинтетическое образование O_2 , сопровождающееся поглощением CO_2 , в сочетании с появившейся возможностью аэробного дыхания, при котором происходит обратный процесс — потребление O_2 , сопровождающееся освобождением CO_2 , привело к образованию замкнутых циклов O_2 и CO_2 , имеющих глобальные масштабы. Сочетание этих циклов позволяет восполнять содержание как CO_2 , так и O_2 , а их участие в едином цикле “фотосинтез—дыхание” обеспечивает постоянное поступление энергии в биосферу (см. рис. 2).

3. Появление кислородвыделяющих организмов привело к тому, что практически все процессы на поверхности Земли приняли биогеохимический характер. Именно в этот период значительного повышения O_2 в атмосфере произошло окисление соединений железа, серы, марганца, причем на это ушло более 95% кислорода, выделенного фотосинтезирующими организмами за всю историю биосферы. Атмосфера Земли до появления кислородвыделяющих фотосинтезирующих организмов была разреженной и состояла главным образом из CO_2 и аммиака. По мере возрастания O_2 в атмосфере значительно увеличивается и содержание молекулярного азота благодаря окислению аммиака. Сам процесс фотосинтеза, сопровождающийся образованием и запасанием органического вещества, привел к значительному, более чем в 100 раз, уменьшению содержания CO_2 в атмосфере.

В результате первичная разреженная атмосфера превратилась во вторичную плотную азотокислородную оболочку Земли. Теперь солнечная и другие виды космической радиации, прежде чем достичь поверхности, должны были фильтроваться через мощный слой атмосферы. Кроме того, под действием фотохимического процесса в верхних слоях атмосферы двухатомный молекулярный кислород превращается в трехатомную молекулу озона, имеющего интенсивное поглощение в области жесткого ультрафиолета (0,2 — 0,3 мкм). В результате образовавшийся озоновый экран стал задерживать наиболее опасную для живых организмов ультрафиолетовую радиацию.

Таким образом, фотосинтез, основанный на окислении воды, благодаря возможности использовать воду в качестве субстрата стал мощным поставщиком энергии в биосферу, революционным образом обогатил биоэнергетику благодаря включению O_2 в метаболизм живых организмов, защитил живую материю от губительного действия космической радиации. Все это индуцировало мощное развитие биологической материи на Земле, приведшее в конечном счете к появлению человека. И в настоящее время фотосинтез лежит в основе биологического круговорота энергии и веществ на Земле, от масштабов которого зависит и жизнь на нашей планете, и ее разнообразие и возможности.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ЗАПАСАНИЯ ЭНЕРГИИ СВЕТА ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ

Живая природа настолько рационально решает проблемы эффективного улавливания солнечной энергии, ее преобразования и запасаения в удобной для биологического потребления форме, что до сих пор не удается воспроизвести основные этапы фотосинтеза в искусственных системах. Первичное улавливание и преобразование энергии света при фотосинтезе происходит с неизменным участием хлорофилла, что было выявлено уже в классических работах К.А. Тимирязева, показавшего, что именно та часть солнечного света, которая поглощается хлорофиллом, эффективно инициирует процесс фотосинтеза.

Как показано на рис. 3а, молекула хлорофилла состоит из порфиринового ядра, образованного тетрапиррольным кольцом с расположенным в центре атомом магния, и фитольного хвоста. Хлорофилл относится к классу веществ, называемых пигментами, то есть сильноокрашенных соединений, характеризующихся интенсивным поглощением видимого света. Было установлено, что система “легко возбудимых” сопряженных связей порфиринового кольца обуславливает высокую способность хлорофилла к поглощению света (рис. 3б). Так, миллиметровый слой 1 мМ раствора хлорофилла поглощает около 90% падающего на него красного или синего света (зеленый свет поглощается менее эффективно, что и определяет зеленый цвет растений). Для хлорофилла, как и для других пигментов, характерно относительно длительное время, около 10^{-8} сек, нахождения в возбужденном состоянии, что важно для участия хлорофилла в фотохимических реакциях. У многих других пигментов, например, у производных хлорофилла, у которых центральный атом магния заменен на медь или марганец, это время гораздо ниже вследствие чрезвычайно быстрого перехода энергии электронного возбуждения в тепло.

Для выяснения молекулярных основ участия хлорофилла в первичных процессах преобразования солнечной энергии при фотосинтезе важнейшее значение имело открытие, сделанное нашим соотечественником, академиком А.А. Красновским, который показал, что при переходе в возбужденное состояние в результате поглощения кванта света молекула хлорофилла приобретает свойство вступать в такие окислительно-восстановительные (то есть идущие с переносом электронов) реакции, к которым она не была способна в темноте. При этом молекула хлорофилла (Хл) может потерять свой электрон, то есть окислиться, отдав его другому веществу, называемому в данном случае акцептором (А) электрона, тогда как хлорофилл выступает в данной реакции как донор электрона. Эта реакция получила название реакции Красновского. Возбуж-

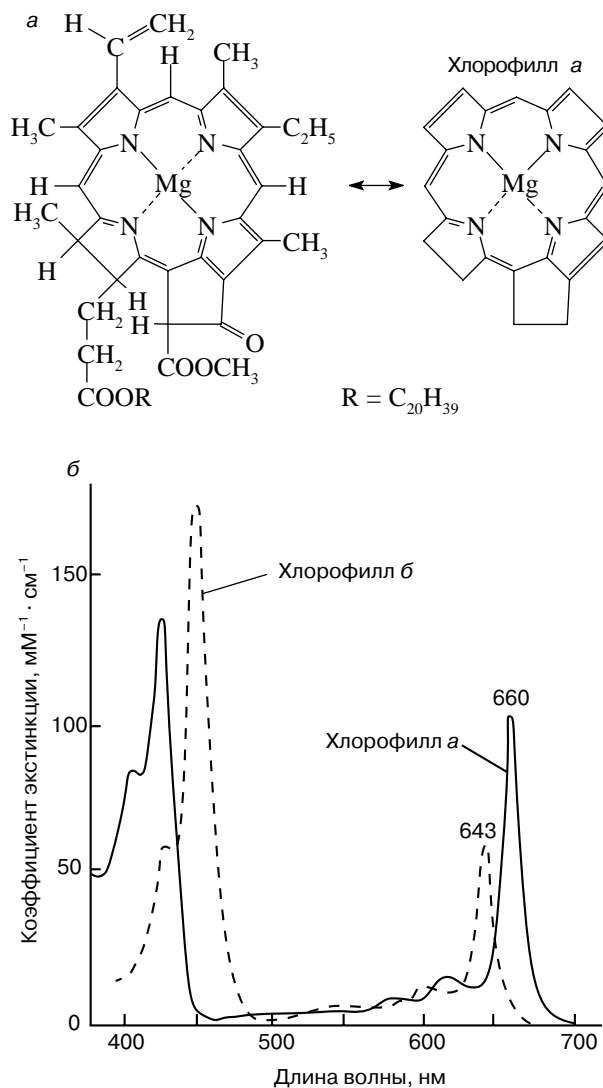
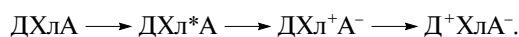


Рис. 3. Структурная химическая формула (а) и спектр поглощения (зависимость поглощения от длины волны) (б) хлорофилла.

денная молекула хлорофилла (Хл*) может также восстанавливаться, то есть принять “лишний” электрон, отобрав его у другого вещества, служащего в данном случае донором (Д) электрона. Если помимо Хл в системе присутствуют Д и А, то в результате сочетания процессов окисления Хл и его восстановления свет, поглощаемый хлорофиллом, будет индуцировать перенос электрона от Д к А с образованием D^+ (окисленного Д) и A^- (восстановленного А). Хлорофилл при этом, несмотря на участие в двух ступенях переноса электрона, возвращается в исходное состояние готовности к новому фотохимическому циклу переноса электрона, согласно реакции



В результате получается система с разделенными зарядами $D^+XлA^-$ (элементарная электрическая батарейка), в которой может быть запасена значительная часть энергии кванта света, поглощенного хлорофиллом. Как показано в работах последних десятилетий, именно этот принцип – фоторазделения зарядов – лежит в основе первичного преобразования энергии света при фотосинтезе. Где же и каким образом это происходит?

Как показано на рис. 4, хлорофилл, определяющий зеленый цвет листа растения, распределен не по всей растительной клетке, а сосредоточен в пластидах, называемых хлоропластами. В хлоропластах сосредоточен фотосинтетический аппарат, и их роль состоит в энергообеспечении клетки за счет поглощенного света. Хлоропласт имеет геном, который делится при делении хлоропласта. Несмотря

на наличие собственного генома, обеспечивающего синтез большей части структур фотосинтетического аппарата, ряд строго необходимых для протекания фотосинтеза компонентов (например, основные ферменты, участвующие в биосинтезе хлорофилла, некоторые белки, входящие в систему фотосинтетического окисления воды), кодируются в клеточном геноме. Хлоропласт заполнен так называемыми тилакоидами – замкнутыми сплюсненными “мешочками”, которые состоят из двухслойных липидных мембран, образованных в результате впячивания внутреннего слоя двухслойной мембраны, ограничивающей весь хлоропласт от цитоплазмы. Тилакоиды сгруппированы в плотно упакованные темно-зеленые “стопки”, получившие название гран, которые связаны между собой частью тилакоидов. В мембраны тилакоидов погружены белки

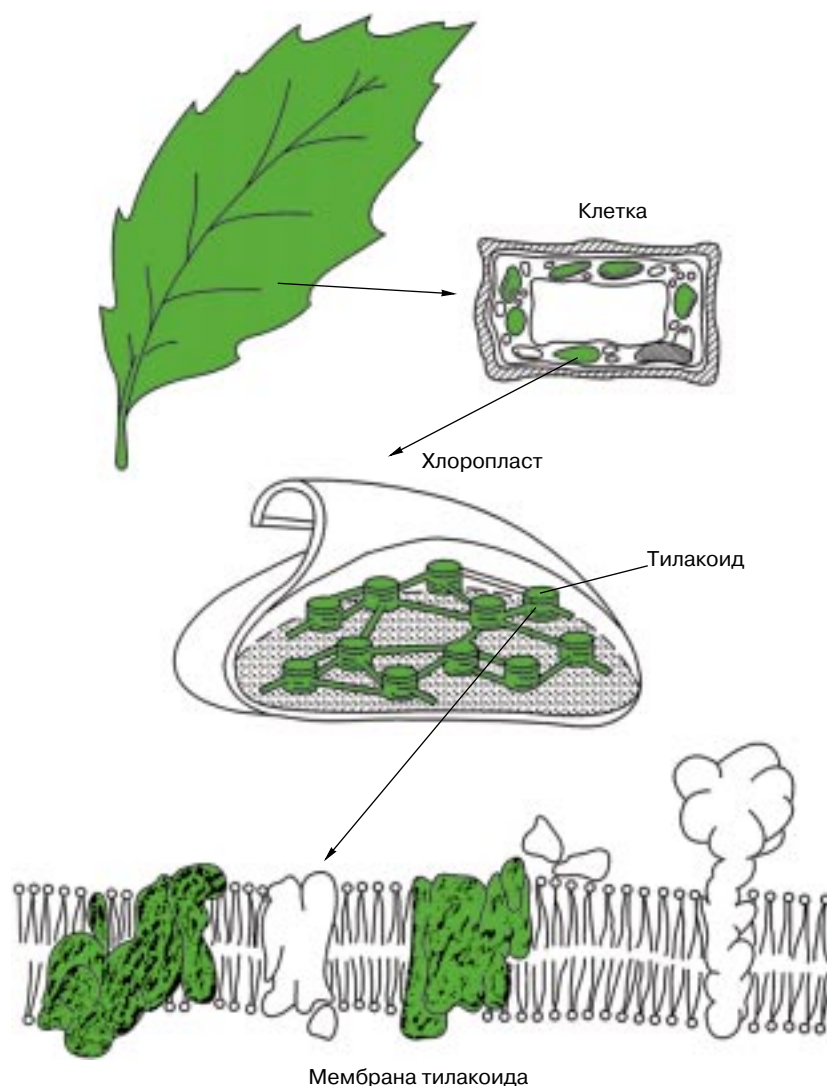


Рис. 4. Локализация фотосинтетического аппарата в клетке зеленого растения.

или белковые комплексы, большая часть которых насквозь пронизывает мембрану. Только часть из этих комплексов окрашена в зеленый цвет, то есть содержит хлорофилл; было установлено, что практически весь хлорофилл находится в хлорофилл-белковых комплексах, или, лучше сказать, в пигмент-белковых комплексах, поскольку все они наряду с хлорофиллом содержат другие пигменты.

Пигмент-белковые комплексы можно разделить на две функциональные группы. Основная функция первой из них — “светособирающих” или “антенных” пигмент-белковых комплексов — состоит в эффективном улавливании энергии света. Более 90% всего хлорофилла сосредоточено именно в “антенных” комплексах. Большая их часть представляет собой белки с молекулярной массой от 20000 до 70000, на каждом из которых расположены 10 — 40 молекул хлорофилла. Помимо основного пигмента — хлорофилла *a* — в состав этих комплексов входит его аналог — хлорофилл *b*, а также каротиноиды — пигменты желтого или оранжевого цвета (один из них, бета-каротин, определяет окраску моркови). Цианобактерии содержат также бесхлорофилльные пигмент-белковые комплексы — фикобилины, окрашенные в синий или красный цвет. Они эффективно поглощают свет в области спектра, где хлорофилл имеет слабое поглощение, что позволяет осуществить более эффективное улавливание солнечной энергии.

Энергия возбуждения от светособирающих пигментов с очень высокой эффективностью (близкой к 100%) передается на хлорофилл другой группы пигмент-белковых комплексов — фотохимические реакционные центры. Их основная и важнейшая для всей биосферы функция состоит в том, чтобы преобразовать энергию электронного возбуждения хлорофилла (полученную в результате поглощения света в данном комплексе или в результате миграции возбуждения от светособирающих комплексов) в энергию разделенных зарядов, подобно тому, как это происходит в реакции Красновского, описанной выше.

У кислородвыделяющих организмов имеется два типа реакционных центров, функционирующих в так называемых фотосистеме 1 (ФС-1) и фотосистеме 2 (ФС-2) (рис. 5). Аналоги каждого из этих реакционных центров обнаружены у ряда фотосинтезирующих бактерий, и молекулярная структура одного из них, выделенного из пурпурной бактерии *Rhodospseudomonas viridis*, впервые была установлена с помощью рентгеноструктурного анализа. Необходимо отметить, что значительная часть знаний о структурной и функциональной организации фотосинтетических реакционных центров получена при помощи изучения именно бактериальных реакционных центров. Они отличаются высокой стабильностью в изолированном из мембраны состоянии, и именно из них удалось впервые получить

кристаллы, использование которых в рентгеноструктурных исследованиях позволило получить данные о молекулярной структуре реакционного центра. За эту работу группа немецких исследователей в 1988 году получила Нобелевскую премию.

Бактериальный реакционный центр состоит из трех полипептидов с молекулярной массой от 24000 до 32000, на которых расположены молекулы одного из представителей хлорофиллов — бактериохлорофилла (Бхл) и две молекулы его безмагниевого производного — бактериофеофитина (Бфф). Две из четырех молекул Бхл расположены настолько близко друг к другу (около 3 Å), что формируют компактное образование — димер (П), а четыре другие одиночные молекулы пигментов образуют две симметричные по отношению к П цепочки Бхл–Бфф. Энергия электронного возбуждения, полученная в результате поглощения света пигментами самого реакционного центра или в результате ее миграции от светособирающих комплексов, локализуется в конечном счете на П. Возбужденный П, обозначаемый как П*, за время около 10^{-12} сек передает свой электрон на одну из одиночных молекул пигмента, так что в результате образуется первичное состояние с разделенными зарядами P^+Bff^- . Это состояние обладает очень коротким временем жизни (около 10^{-8} сек) вследствие возможного возврата электрона от Bff^- к P^+ . Однако вероятность этого процесса очень низка благодаря более быстрому ($2 \cdot 10^{-10}$ сек) “прямоу” переносу от Bff^- к “стабильному” акцептору электрона, получившему название Q. При этом образуется состояние P^+BffQ^- , время жизни которого уже составляет около 10^{-3} сек. Необходимо отметить очень высокую эффективность описанных стадий фоторазделения зарядов. Так, квантовая эффективность, то есть доля поглощенных квантов, вызвавших перенос электрона, близка к 100%. Энергетическая эффективность, то есть доля энергии возбуждения, запасенной в результате фотохимического акта, составляет свыше 90% для первой стадии переноса электрона и около 50 — 70% для второй. Об изумительном совершенстве этой уникальной биологической “машины” свидетельствует, например, тот факт, что с такой же эффективностью фотоперенос электрона в реакционном центре осуществляется даже при температуре жидкого гелия ($-271^\circ C$).

Основным итогом фотохимической стадии преобразования энергии света у кислородвыделяющих фотосинтезирующих организмов является фотоперенос электронов от воды к $НАДФ^+$. Обе фотосистемы (ФС-1 и ФС-2) участвуют в этом процессе, обеспечивая двухступенчатое поступление энергии для его протекания. ФС-2 осуществляет окисление воды с образованием молекулярного кислорода, согласно реакции: $2H_2O + 4h\nu \rightarrow O_2 + 4e + 4H^+$, где $h\nu$ обозначает квант света, e — электрон. В результате фотохимического акта реакционного центра ФС-2 образуется самый сильный биологический окисли-

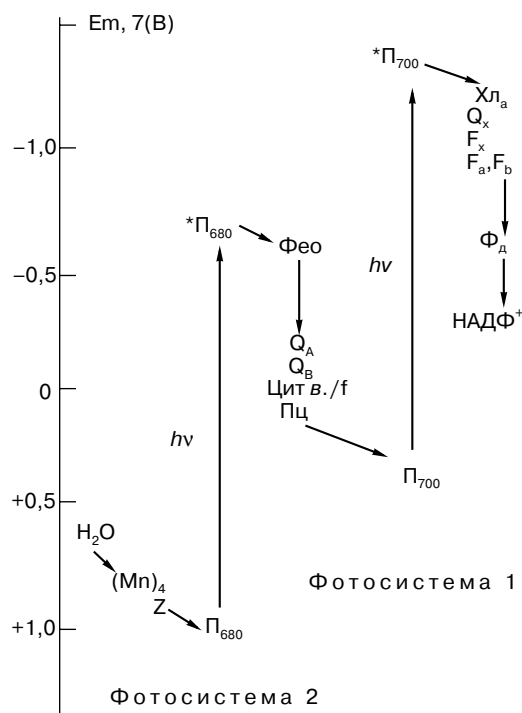


Рис. 5. Схематическое изображение фотосинтетической цепи переноса электрона в хлоропластах растений и цианобактерий.

(Mn)₄ – Комплекс из четырех атомов Mn, связанных с белками реакционного центра фотосистемы 2 (ФС-2); Z – вторичный донор электрона ФС-2, (остаток тирозина); P₆₈₀ – первичный донор электрона ФС-2 (димер хлорофилла); *P₆₈₀ – возбужденное состояние хлорофилла P₆₈₀; Feo – первичный акцептор электрона ФС-2, феофитин; Q_A и Q_B – акцепторы электрона хиноновой природы; цит в./f – комплекс цитохромов, участвующих в переносе электрона от ФС-2 к фотосистеме 1 (ФС-1); Пц – пластоцианин (подвижный переносчик электрона); P₇₀₀ – первичный донор электрона ФС-1 (димер хлорофилла); *P₇₀₀ – возбужденное состояние P₇₀₀; Xl_a – (хлорофилл) и Q_x – (хинон), соответственно, первичный и вторичный акцепторы электрона ФС-1; F_x, F_a и F_b акцепторы электрона ФС-1 (Fe-S-центры); Ф_d – ферредоксин – растворимый переносчик электрона (Fe-S-содержащий белок); НАДФ⁺ – никотинамидаденин динуклеотид фосфат (конечный переносчик электронов, используемый вместе с АТФ в ассимиляции CO₂), hv – квант света. По вертикальной шкале указаны приблизительные значения окислительно-восстановительных потенциалов переносчиков электрона при pH 7.

тель – окисленный хлорофилл, который окисляет воду с участием марганецсодержащей ферментативной системы. Электроны, оторванные от воды, через цепь темновых реакций поступают на ФС-1, использующую их для фотовосстановления НАДФ⁺ до НАДФН, которое тоже осуществляется с участием специальной ферментативной системы. Окисление воды, а также перенос электронов от ФС-2 к ФС-1 приводит к появлению разности концент-

раций ионов H⁺ по обе стороны тилакоидной мембраны, которая, как и в случае митохондрий, необходима для осуществления процесса фосфорилирования – образования АТФ, основного энергетического эквивалента, используемого в качестве источника энергии в биологических процессах. Образованные в результате фотохимического переноса электронов АТФ и НАДФН используются для восстановления CO₂ с образованием первичных сахаров, которое в упрощенном виде можно описать следующим образом: CO₂ + 4e + 4H⁺ → CH₂O + H₂O. При этом на каждую молекулу CO₂ расходуется две молекулы НАДФН и три молекулы АТФ. Этот процесс, в результате которого “восстановленная” молекула CO₂ включается в состав гексозы, осуществляется через ряд стадий с участием сложного цикла ферментативных реакций, получившего название цикла Кальвина по имени его открывателя.

В заключение необходимо отметить, что исследование фотосинтеза – сложнейшего фундаментального биологического процесса, имеющего давние традиции в отечественной науке, привлекает в настоящее время внимание все большего числа естествоиспытателей – биологов, физиков, химиков, математиков. Познание молекулярных механизмов фотосинтеза будет иметь большое значение для обеспечения человечества экологически чистой энергией за счет практически неиссякаемого источника – солнечного излучения (например, на основе фоторазложения воды на молекулярный водород и кислород), для повышения фотосинтетической продуктивности растений, лежащей в основе обеспечения человечества пищей, для использования принципов фотопреобразования световой энергии при фотосинтезе в фотобиотехнологических и фотобиотехнических системах, для обеспечения длительных космических экспедиций органикой и молекулярным кислородом, для решения проблем экологической безопасности отдельных регионов, для сохранения и развития биосферы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Будыко М.И., Ронов А.Б., Яншин А.Л. История атмосферы. Л.: Гидрометеоиздат, 1985.
2. Мак-Ивен М., Филлипс Л. Химия атмосферы. М.: Мир, 1978.
3. Фотосинтез / Под ред. Говинжи. М.: Мир. Т. 1 и 2. 1987.
4. Холл Д., Рао К. Фотосинтез. М.: Мир, 1983.
5. Клейтон Р. Фотосинтез. Физические механизмы и химические модели. М.: Мир, 1984.
6. Шувалов В.А. Первичное преобразование световой энергии при фотосинтезе. М.: Наука, 1990.

* * *

Вячеслав Васильевич Климов, профессор, доктор биологических наук, зав. Лабораторией фотосинтетического окисления воды Института почвоведения и фотосинтеза Российской Академии наук. Автор более 170 научных статей.