

PRIMARY PROCESSES
OF PHOTOSYNTHESIS

A. B. RUBIN

The paper presents the modern concepts of the regulatory mechanisms of the primary photosynthetic processes, which may be considered as a complex open system, possessing structural and functional autonomy. The regulatory processes in this system are related to the molecular mechanisms including electron-conformational interactions in the electron-transfer chain.

Рассматриваются принципы организации первичных процессов фотосинтеза. Анализируются современные подходы к выяснению структурно-функциональной организации электрон-транспортной цепи фотосинтеза, механизмов переноса электрона, включая фотоконформационный переход (туннелирование).

ПЕРВИЧНЫЕ ПРОЦЕССЫ
ФОТОСИНТЕЗА

А. Б. РУБИН

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Со времен К.А. Тимирязева было ясно, что центральное место в системе фотосинтеза занимают первичные фотопроцессы. Это реакции, в которых энергия света, поглощенная пигментами фотосинтезирующего организма, преобразуется непосредственно в энергию химических связей продуктов фотосинтеза. Раньше систему первичных процессов фотосинтеза называли системой световых реакций, где поглощение квантов света приводит к тому, что энергия электронного возбуждения молекул хлорофилла запасается в виде химической энергии молекул восстановленного никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ) и аденозинтрифосфата (АТФ). Эти соединения являются конечными продуктами световой стадии фотосинтеза. Они необходимы и достаточны для того, чтобы в темноте (без непосредственного участия света) произошло восстановление CO_2 в цикле Кальвина.

Основная проблема состоит в том, каковы механизмы этих начальных стадий фотосинтеза. Именно здесь находятся “энергетические ворота жизни”, где происходит стыковка физических, биологических, биохимических, физиологических процессов, которые и создают энергетическую основу жизни на Земле и сопровождаются выделением кислорода в качестве побочного продукта фотосинтеза. Изучение системы первичных процессов требует усилий специалистов различного профиля: физиологов растений, биохимиков, биофизиков, физиков, математиков.

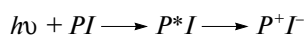
По сравнению с другими биологическими системами первичные процессы фотосинтеза — очень своеобразный объект, где происходит непосредственное взаимодействие физических процессов (электронного возбуждения, транспорта электронов) с биологическими.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
ОРГАНИЗАЦИЯ ЭЛЕКТРОНТРАНСПОРТНОЙ
ЦЕПИ ФОТОСИНТЕЗА

Напомним, что в первичных процессах кванты света поглощаются пигментами в двух фотохимических системах — ФС1 и ФС2, которые функционируют последовательно, передавая электрон по цепи промежуточных соединений. Источником электронов служат молекулы воды, которые разлагаются с выделением кислорода. Основная форма запасающей энергии света — организация электронного потока, который представляет собой не просто набор

отдельных окислительно-восстановительных реакций, а направленную цепь транспорта электронов между переносчиками, локализованными в фотосинтетических мембранах. Главная особенность первичных процессов состоит прежде всего в том, что начальные этапы переноса электрона — отрыв электрона от хлорофилла, восстановление первичного акцептора — происходят в реакционных центрах (РЦ) очень быстро, за несколько пикосекунд ($3 \cdot 10^{-12}$ с). Эффективность начальных процессов в реакционных центрах очень высока. Она была определена экспериментально и оказалась близкой к единице — почти 100%.

Таким образом, начальная фотохимическая реакция в РЦ — появление электрона на первичном акцепторе (*I*) и положительного заряда на фотоактивном хлорофилле (*P*) — происходит очень быстро и с большой эффективностью



Эта особенность обусловлена биологическими, а точнее, эволюционными причинами. Считается, что в процессе эволюции фотосинтез возник на Земле как средство обеспечения живых систем восстановленными соединениями в период, когда развитие гетеротрофных форм привело к исчезновению запасов всех пищевых продуктов, синтезированных до этого на Земле из неорганических соединений абиогенным путем. Фотосинтез и был создан природой как фотобиологическая реакция для запасаения энергии света. В качестве пигментов были использованы порфириновые молекулы ароматических соединений, которые до этого уже существовали на Земле.

Каким же образом происходит запасание энергии в РЦ? Поглощение света переводит молекулы в электронно-возбужденное состояние. Естественное время жизни возбужденного состояния ароматических соединений, в том числе хлорофилла, составляет величину порядка 5 нс ($5 \cdot 10^{-9}$ с). Известно, что за это время энергия электронного возбуждения молекулы либо переходит в тепло, либо испускается в виде кванта флуоресценции. Для того чтобы эта энергия с большой эффективностью использовалась в РЦ фотосинтеза, очевидно, необходимо, чтобы это происходило за время короче 5 нс. В противном случае не будет шанса “поймать” и использовать энергию возбуждения в фотосинтезе, а она будет растрачиваться по-прежнему с большой эффективностью в тепло или флуоресценцию. Для того чтобы обеспечить высокую (около 100%) эффективность реакции $P^*I \longrightarrow PI$ в фотосинтезе, необходимо, чтобы такой процесс происходил гораздо быстрее, чем испускание света флуоресценции. Иными словами, это время и должно составлять несколько пикосекунд (10^{-12} с).

Дальнейший перенос электрона по цепи фотосинтеза приводит уже к восстановлению других переносчиков и в итоге к появлению конечных про-

дуктов световой стадии (НАДФН и АТФ), которые вступают в обычные ферментативные реакции. Известно, что среднее время ферментативных реакций находится в диапазоне миллисекунд (10^{-3} с). Увеличение времени реакции от пикосекунд в РЦ фотосинтеза до миллисекунд в ферментативных процессах составляет девять порядков. Это колоссальный перепад времен, который необходимо перекрыть для сопряжения световой и темновой стадий фотосинтеза. Именно поэтому первичные процессы организованы по принципу электронного потока, который постепенно замедляется, делая доступным электроны на последних стадиях для обычных ферментативных процессов.

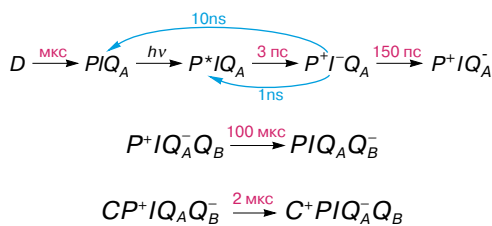
Вторая особенность пространственной организации первичных процессов состоит в том, что переносчики занимают определенные места в фотосинтетической мембране. Они организованы в блоки — макромолекулярные белковые комплексы, в которых переносчики играют роль активных групп. Здесь отмечена полная аналогия с молекулами ферментов, где имеются большая белковая глобула и относительно небольшой активный центр фермента.

В системе первичных процессов фотосинтеза высших растений РЦ представляют собой крупные макромолекулярные комплексы, в которых электрон переносится с одной стороны мембраны на другую. В этом смысл работы РЦ фотосинтеза. Между макромолекулярными комплексами РЦ находятся подвижные переносчики, которые, получив электрон от фотосистемы 2, переносят его к фотосистеме 1. При переносе электронов внутри тилакоида одновременно накапливаются протоны, что лежит в основе движущей силы образования АТФ.

Каковы же механизмы транспорта электрона, которые обеспечивают его эффективный и направленный перенос в макромолекулярных комплексах РЦ? Очевидно, здесь не годятся механизмы, связанные с обычными физико-химическими реакциями в растворах, где процесс происходит в результате столкновения молекул за счет избытка их кинетической энергии, достаточного для преодоления активационного барьера. В вязкой фотосинтетической мембране невозможен свободный пробег больших молекул на многие межмолекулярные расстояния, которые бы обладали избытком кинетической энергии. Здесь переносчики уже исходно взаимно ориентированы в макромолекулярных комплексах.

Важно подчеркнуть, что макромолекулярные комплексы — это та форма организации фотосинтетического аппарата, которая отвечает за общий характер и эффективность первичных процессов фотосинтеза. Вопрос о том, каков механизм переноса электрона в этих условиях, имеет важное значение. Электрон не просто переносится между переносчиками, а совершает работу по восстановлению соединений НАДФ и образованию АТФ в световой стадии. Понять, как происходит перенос электрона, — значит понять, как он работает.

Рассмотрим вопрос о механизмах переноса электронов и принципах работы макромолекулярных комплексов. На рис. 1 показана общая схема переноса электрона в пределах РЦ. Видно, что у разных организмов (высшие растения, фотосинтезирующие бактерии) работает одна и та же цепь переноса. Это быстрое разделение заряда, происходящее за несколько пикосекунд, и перенос в течение этого времени на первичный акцептор $P^*I \rightarrow P^+I^-$, которыми могут быть бактериофеофитин (*Бфф*) в бактериальном фотосинтезе, хлорофилл (*Хл*) или феофитин (*Фф*) соответственно в фотосистеме ФС1 или ФС2. После этого идет перенос на акцептор хинонной природы (первичный хинон) – за время 150 пс. Затем происходит замедление до 100 мкс при переносе на вторичный акцептор Q_B , которым служат убухинон в бактериальном фотосинтезе, пластохинон в ФС2 или железосерные центры в ФС1. Затем уже электрон выходит за пределы РЦ. Положительный заряд P^+ (положительная “дырка”), который образуется при окислении пигмента $P^*I \rightarrow P^+I^-$ за 3 пс, заполняется электроном от вторичного донора D . Этими донорами служат цитохром c в бактериальном фотосинтезе и пластохинон в ФС1 или тирозин, принадлежащий к системе разложения воды в ФС2. Реакция $DP^+ \rightarrow D^+P$ происходит за 2 мкс. Видно также, что обратные реакции



	Бактериальный фотосинтез	Фотосистема 1	Фотосистема 2
<i>P</i>	P_{870}	P_{700}	P_{680}
<i>I</i>	Бактериофеофитин	Хлорофилл	Феофитин
Q_A	Убухинон	Филохинон	Пластохинон
Q_B	Убухинон	Железосерные центры	Пластохинон
<i>D</i>	Сyt C (цитохром C)	Рс (пластоцианин)	Z (тирозин)

Рис. 1. Схема первичных процессов переноса электронов в реакционных центрах (РЦ) фотосинтеза: стрелками показаны пути и соответствующие времена переноса электрона между фотоактивным пигментом (*P*), первичным акцептором (*I*), первичным (Q_A) и вторичным (Q_B) хинонными акцепторами. Положительный заряд на P^+ нейтрализуется при восстановлении его электроном от вторичного донора (*D*). В нижней части рисунка указана химическая природа этих переносчиков в реакционных центрах разных типов (бактериальные РЦ, фотосистемы 1 и 2 высших растений)

переноса электрона происходят за время намного большее, чем время прямого переноса. Тем самым обеспечивается практическая необратимость всего транспорта электрона.

МЕХАНИЗМ ПЕРЕНОСА ЭЛЕКТРОНА

На рис. 2 видно, что в реакционных центрах происходит быстрый перенос электрона на большие межмолекулярные расстояния, с одной стороны мембраны на другую (до 50 Å). Например, перенос электрона от P^* на первичный хинон Q_A происходит за 150 пс на расстояние порядка 50 Å. В этом процессе активная роль принадлежит белковому окружению молекул-переносчиков. Дело в том, что белок не является пассивным местом расположения переносчиков, а сам принимает активное участие в транспорте. Состояние белка играет непосредственную роль в обеспечении электронного транспорта в цепи фотосинтеза.

Механизмы переноса электрона изучают в биофизике методами низкотемпературной фиксации объекта, которые позволяют исследовать кинетику процессов при пониженных температурах. Принципиальным результатом, который показал своеобразие первичных процессов фотосинтеза, является то, что процесс переноса электрона при низких температурах (-196°C) протекает в реакционных центрах с высокими скоростями. Впервые это было установлено в начале 60-х годов при изучении реакции окисления цитохрома (вторичный донор D) фотоактивным бактериохлорофиллом (P_{870}) после действия кванта света. Данные о температурной зависимости скорости процесса (рис. 3) показывают, что перенос электрона в этой системе совершается при температуре ниже 100 К, то есть при температуре жидкого азота со скоростями, в общем близкими к скоростям переноса при комнатной температуре.

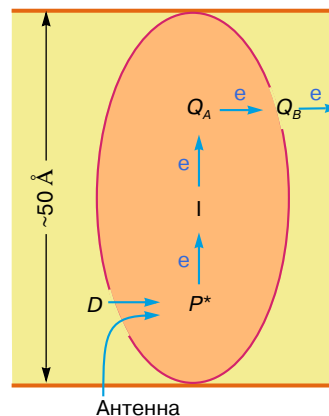


Рис. 2. Схема переноса электрона в реакционных центрах бактериального типа. Электрон переносится от P^* к I и затем на Q_A и Q_B с одной стороны мембраны на другую на общее расстояние $\sim 50 \text{ \AA}$

В основе этого лежит так называемый туннельный эффект — квантовомеханическое явление. Электрон переносится между двумя молекулами переносчиков, разделенных барьером, в условиях, когда энергия электрона недостаточна для преодоления этого барьера. В классической физике в этих условиях перенос электрона был бы невозможен, поскольку при низких температурах он не может получить необходимую для преодоления барьера энергию. Квантовомеханический эффект состоит в том, что в силу своей волновой природы электрон как бы просачивается под барьером. Отсюда и название — туннельный перенос. Электрон туннелирует от одного переносчика к другому с вероятностью, которая зависит от ширины и высоты барьера: она экспоненциально уменьшается с увеличением этих параметров.

Принципиальным обстоятельством является то, что в экспериментах перенос электрона в фотосинтетической цепи в реакционных центрах происходит с очень большой эффективностью и, следовательно, он должен происходить необратимо. Однако туннельный перенос возможен в принципе как от донора к акцептору, так и в обратном направлении. И в случае, если молекулы обладают одинаковыми размерами, эффективность переноса электрона составляет всего около 50%. Для того чтобы сделать перенос необратимым, нужно, чтобы во время пребывания электрона на молекуле акцептора он успел потерять часть энергии. Тогда совпадение уровней между донором и акцептором будет нарушено. Если при этом электрон успел локализоваться на акцепторе, то он уйдет дальше в цепь переносчиков и перенос на этом участке станет необратимым.

Таким образом, основное условие состоит в том, что при туннелировании электрона часть его энергии должна теряться. Потеря электронной энергии происходит в колебаниях легких атомных групп

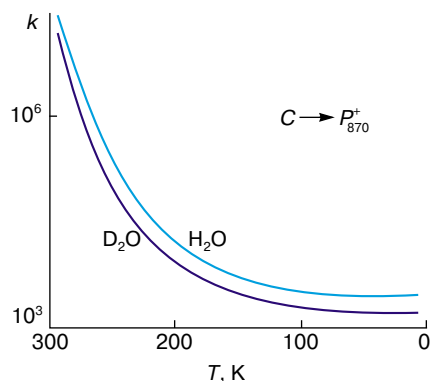


Рис. 3. Кривые температурной зависимости скорости переноса электрона от цитохрома (С) на фотоактивный пигмент (Р) в нормальных (H₂O) и дейтерированных (D₂O) реакционных центрах. Видно, что при температурах $T < 100$ К перенос электрона не зависит от температуры

белка, содержащих водород. Время этих колебаний составляет несколько пикосекунд. Это намного меньше, чем время туннелирования электрона от цитохрома на P_{870} , которое занимает около микросекунды (рис. 4). Смещения расстояний, которые при этом происходят у колеблющихся ядер, незначительны — меньше $0,01 \text{ \AA}$. Если в таких образцах провести дейтерирование — заменить водород на дейтерий в белке, то, поскольку дейтерий обладает большей массой, колебания замедлятся и соответственно скорость переноса электрона тоже должна замедляться. Это и происходит в экспериментах. Процесс туннелирования лежит в основе переноса электрона на многие межмолекулярные расстояния в фотосинтетических мембранах. Надо отметить, что туннельный перенос настолько эффективен, что происходит даже при комнатной температуре с большей эффективностью, чем обычный надбарьерный активационный перенос.

Современная биофизика показывает совершенно определенную взаимосвязь между внутримолекулярной подвижностью белка РЦ и переносом электрона. Например, при понижении температуры происходит некоторое замедление переноса электрона на участке между первичным и вторичным акцепторами $Q_A \rightarrow Q_B$. При этом одновременно уменьшается и внутримолекулярная подвижность белка РЦ, которая была измерена с помощью специальных методов радиоспектроскопии. Можно не только понижать температуру, но и уменьшать относительное содержание воды в РЦ. Во всех случаях будем наблюдать снижение внутримолекулярной подвижности белка РЦ, связанное с затормаживанием его мелкомасштабных перестроек. Кроме того, при нагревании образца РЦ или увеличении содержания воды одновременно с увеличением внутримолекулярной подвижности в нем наблюдается усиление процесса переноса электрона (на участке

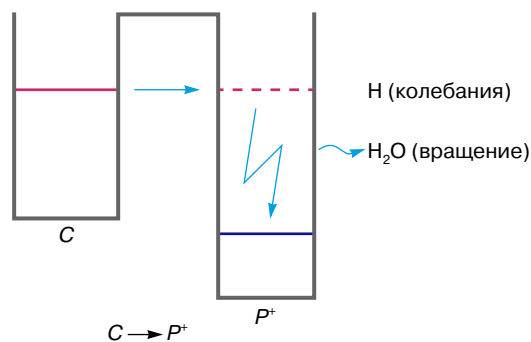


Рис. 4. Схема туннельного переноса электрона между цитохромом (С) и фотоактивным пигментом (P^+). При туннелировании часть энергии электрона теряется и переходит в энергию колебаний легких атомных групп белка, содержащих водород или энергию вращения молекул воды. Это делает туннельный перенос необратимым

между первичным и вторичным хиноном). Смещения ядер в молекуле белка, которые сопровождают его структурные перестройки, составляют уже величины больше $0,01 \text{ \AA}$ и приближаются примерно к $1-1,5 \text{ \AA}$. Это обстоятельство очень важно.

Таким образом, наблюдаемые в белке внутримолекулярные процессы, связанные с подвижностью, имеют два разных масштаба. Это колебательные процессы с небольшими смещениями порядка $0,01 \text{ \AA}$ и другие процессы, где смещения намного больше (около $1,5 \text{ \AA}$) и сравнимы с длиной химической связи.

Перенос электрона между бактериохлорофиллом (P_{870}) и бактериофеофитином (*Бфф*) замедляется при модификации системы водородных связей, которые при этом становятся более жесткими. Колебания, в которые вовлекаются атомы водорода, в водородных связях замедляются, и соответственно должно произойти уменьшение скорости переноса электрона, сопряженной с колебательной релаксацией, как это было в реакции окисления цитохрома ($C \rightarrow P^+$) (см. рис. 3). Действительно, время переноса электрона увеличивается от 5 до 10 пс на участке между бактериохлорофиллом и бактериофеофитином ($P_{870} \rightarrow \text{Бфф}$). То же происходит на участке переноса электрона между феофитином и первичным хиноном (*Бфф* $\rightarrow Q_A$).

Итак, процесс переноса электрона между донором и акцептором происходит в два этапа. Вначале локализация электрона на акцепторе с потерей части энергии колебательной релаксации за короткие времена (< 1 пс). Затем молекула акцептора переходит в новое равновесие за счет дальнейшей релаксации.

ФОТОКОНФОРМАЦИОННЫЙ ПЕРЕХОД

Как происходят эти микроконформационные смещения в белке РЦ? Динамику процесса можно представить следующим образом. Для того чтобы произошло туннелирование электрона между донорными и акцепторными группами переносчиков, необходимо, чтобы они были сориентированы определенным образом, то есть пришли в контактное состояние. Именно для формирования этого исходного контактного состояния необходимы определенные крупномасштабные ($1-1,5 \text{ \AA}$) смещения молекулярных групп. На эти процессы можно влиять модифицируя состояние образца: понижая температуру, обезвоживая его. Очевидно, в этом случае уменьшается количество пар контактных молекул-переносчиков, которые способны к переносу электрона. В пределах каждой оставшейся активной пары сам процесс туннелирования электрона от влажности и температуры зависит уже гораздо меньше.

Таким образом, наблюдаемые температурные зависимости переноса электрона связаны с крупномасштабной внутримолекулярной подвижностью при формировании контактных состояний. Чисто колебательная релаксация легких ядер в значитель-

но меньшей степени зависит от температуры, но в большей степени – от изотопного состава: при дейтерировании уменьшается скорость переноса электрона за счет замедления процесса колебательной релаксации. За счет каких же сил при переходе электрона индуцируются конформационные смещения, ведущие к образованию контактных состояний и какова их роль? Прежде всего надо сказать, что никаких специальных внешних движущих сил нет. Приход электрона в равновесную молекулу акцептора изменяет ее электронное состояние, а поскольку конформация молекулы должна соответствовать ее электронному состоянию, то при этом исходная конформация становится неравновесной. В результате возникают внутримолекулярные силы, которые стремятся привести молекулу в новое конформационно-равновесное состояние в соответствии с ее новым электронным состоянием. Тем самым индуцируется каскад конформационных изменений.

Классическим примером является молекула гемоглобина, где присоединение кислорода к атому железа вызывает изменение его электронного состояния. Тем самым индуцируются последовательные конформационные превращения, связанные с оксигенацией субъединиц молекулы гемоглобина. Этот процесс носит кооперативный характер, то есть молекула устроена так, что каскад конформационных изменений направлен на облегчение оксигенации каждой последующей субъединицы гемоглобина.

Аналогично принцип осуществляется и в системе переносчиков в цепи фотосинтеза. Это было показано в опытах на РЦ, где молекулы пигмента и первичного хинона обмениваются электронами ($P \leftrightarrow Q_A$). Если понизить температуру такого образца в темноте, а потом осветить образец, то при освещении наблюдается окисление пигмента ($P^*Q_A \rightarrow P^+Q_A^-$), а затем при выключении света можно видеть его восстановление ($P^+Q_A^- \rightarrow PQ_A$) по двум путям: быстрому и медленному (быстрая и медленная компоненты восстановления $P \rightarrow Q_A$ и $Q_A \rightarrow P$). Очевидно, что исходно в РЦ в темноте возможны два состояния акцептора (первичного хинона). В одном из них (низкоэнергетическом) хинон близко расположен по отношению к окисленному пигменту. В темноте при низких температурах будет заселяться в основном именно это низкоэнергетическое состояние первичного хинона, в котором он может быстро отдать электрон на P^+ (быстрая компонента). Чем ниже температура образца в темноте, тем заселеннее это состояние и тем большее количество электронов возвращается на пигмент из низкотемпературного состояния по быстрому пути. При низких температурах быстрая компонента восстановления P^+ преобладает над медленной. При комнатной температуре высокоэнергетическое состояние акцептора также заселено и возврат на пигмент из него происходит по медленной компоненте.

Однако ситуация принципиально меняется, если понижать температуру не в темноте, а одновременно с освещением образца. При освещении электрон попадает на хинон, где из-за изменения электронного состояния хинона меняется и конформационное состояние всей молекулы этого акцептора. Поэтому с первых моментов освещения, когда только началось охлаждение, начинается и каскад конформационных изменений. Затем при дальнейшем понижении температуры мы “ловим” объект на разных стадиях этих конформационных изменений, вызванных действием света. В зависимости от скорости понижения температуры и интенсивности света можно зафиксировать объект на том или ином состоянии, соответствующем глубине конформационного перехода. Кинетика восстановления P^* при разных температурах в этих образцах будет совершенно иной. Она определяется возвратом электрона из разных точек на пути конформационного перехода.

Таким образом, полученные результаты показывают, что скорости реакций переноса электрона зависят от того, в каком конформационном состоянии находится соответствующий переносчик. Конформация переносчиков меняется на свету, значит, и константы скоростей реакций в цепи фотосинтеза будут зависеть от условий предварительного освещения. Например, оказалось, что в бактериальном фотосинтезе константы реакций возврата электрона от первичного и вторичного хинонного акцепторов на пигмент в темноте после выключения света примерно на порядок больше, чем те же константы при условиях постоянного освещения. Это означает, что конформация цепи в области первичного и вторичного хинонного переносчиков принимает на свету такой характер, при котором электрон передается эффективно дальше по фотосинтетической цепи. При выключении света, в условиях, когда электроны не идут вдоль цепи, а возвращаются обратно, меняется и конформация, так что константа возврата становится больше.

Таким образом, константы скорости переноса в цепи меняются в зависимости от условий протекания реакций, тем самым может меняться характер переноса электрона. В определенный момент происходит перенос электрона от донора на акцептор, что означает изменение их электронного состояния. Следовательно, предыдущее конформационное состояние становится неравновесным и в системе развиваются силы, которые стремятся привести ее в другое равновесное состояние.

Когда происходит уход электрона, система вновь переходит в неравновесное конформационное состояние и вновь ищет новое равновесие. Движение по этому конформационному пути носит особый характер. Как известно, плотность белка в нативном состоянии практически равна плотности кристаллического обезвоженного белка. В то же время смещения, которые сопровождают движение моле-

кулярных групп вдоль конформационной координаты, достаточно велики и составляют 1–1,5 Å. Следовательно, они могут осуществляться, если для движения фрагмента белка рядом с ним имеется свободное место, куда может двинуться эта белковая группа. Такого рода свободное место, вакантная “дырка” в белковой глобуле, может перемещаться внутрь белка и достичь окрестности переносчика. Это упрощенная схема движения, которое можно уподобить движению человека в толпе. Если толпа плотная, то рядом с ним нет свободного места и человек не двигается, но когда в толпе появляется свободное место, люди постепенно перемещаются и становится возможным появление свободного места уже непосредственно рядом с этим человеком.

Существуют физические и математические модели, которые позволяют описать такие движения. На основании теоретической обработки экспериментальных данных можно определить масштабы и времена смещений, внутримолекулярную вязкость. Необходимо также отметить следующее. Обычно перенос электрона по цепи фотосинтеза или митохондриальной дыхательной цепи представляется в виде движения шарика, катящегося вниз по лестнице, где каждая ступенька — энергетический уровень переносчика. В такой модели при переходе электрона на новую ступеньку часть энергии электрона либо расходуется в тепло, либо запасается в АТФ. Теперь эти представления в свете полученных результатов следует дополнить следующим образом. Каждый раз, попадая на соответствующую ступеньку, шарик, условно говоря, под действием силы тяжести вызывает поворот ступеньки (в результате электронно-конформационных взаимодействий) в таком направлении, что облегчается его движение дальше на следующую ступеньку. Этот поворот происходит достаточно быстро, поэтому вероятность обратного перехода остается намного меньше вероятности перехода вперед и весь транспорт становится эффективным и необратимым. Таким образом, переходы электрона неотделимы от конформационного состояния переносчиков, и, более того, они возможны лишь в том случае, если есть внутримолекулярная подвижность в белковых частях переносчиков.

* * *

Андрей Борисович Рубин, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, зав. кафедрой биофизики биологического факультета МГУ. Область научных интересов: биофизика фотобиологических процессов, перенос электрона в биомембрану, кинетика биологических процессов. Автор и соавтор 11 монографий, более 300 научных статей, автор учебника по биофизике.