

## 4.3. Световая стадия фотосинтеза.

**Цель:** изучить фотофизический и фотохимический этапы фотосинтеза, механизмы циклического и нециклического фосфорилирования, генерации АТФ.

***Вопросы для рассмотрения:***

1. Фотофизический этап фотосинтеза, его сущность.
2. Фотохимический этап фотосинтеза, его сущность. Циклический и нециклический поток электронов, фотофосфорилирование.
3. Фотоокисление воды, выделение кислорода.
4. Генерация АТФ.

# Фотосинтез —

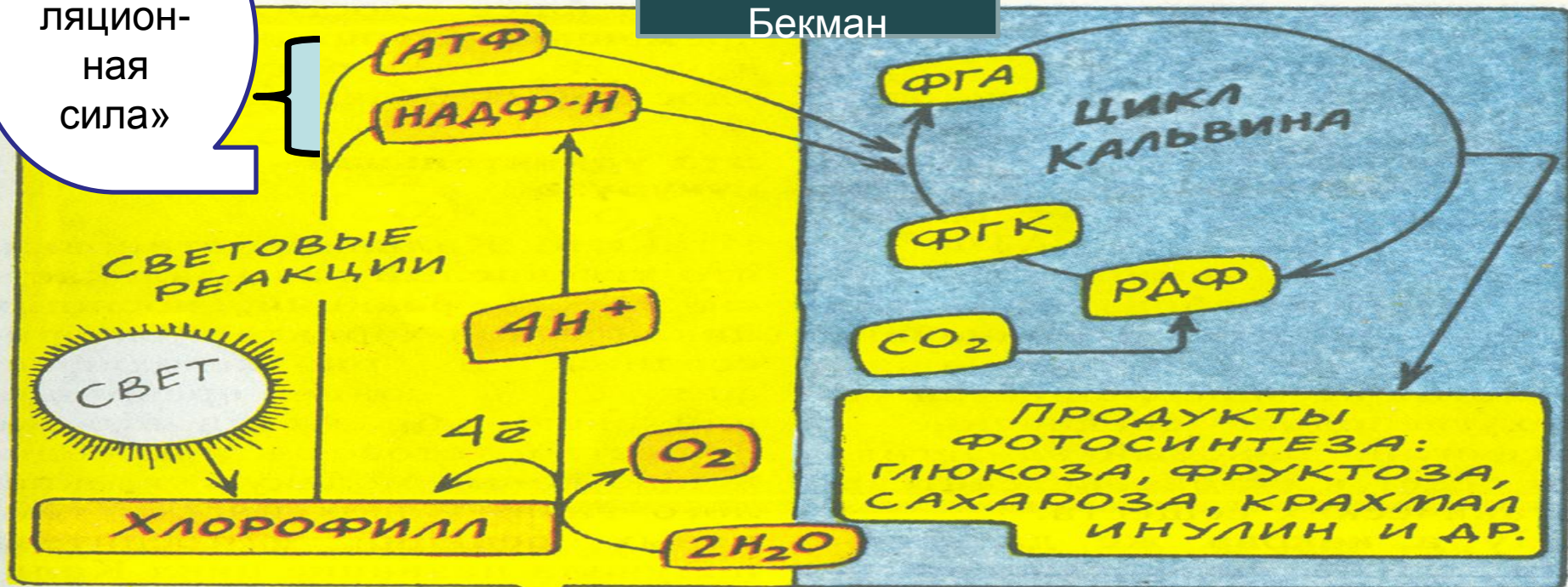
- Это сложный многоступенчатый окислительно-восстановительный процесс, в котором при поглощении света и при участии хлорофилла происходит окисление воды до кислорода и восстановление углекислого газа до уровня углеводов.



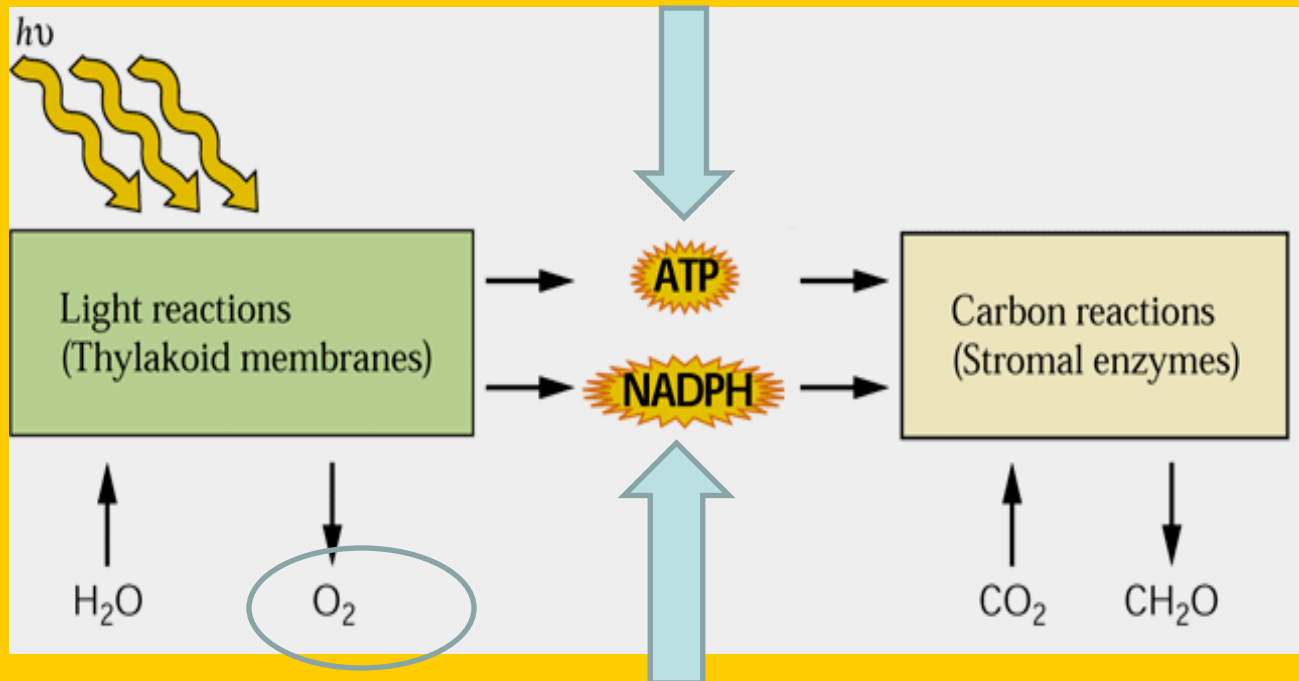
# Сущность фотосинтеза

«Ассимиляционная сила»

1905 г. Ф.  
Бекман



# Световые и темновые реакции



## Световые реакции:

Зависят от света

Не зависят от температуры

Быстрые  $< 10^{-5}$  (сек)

Протекают на мембранах тилакоидов гран и стромы

## Темновые реакции:

Не зависят от света

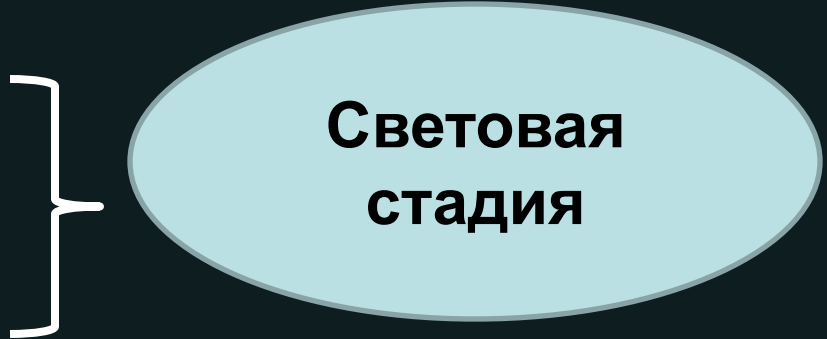
Зависят от температуры

Медленные  $\sim 10^{-2}$  (сек)

Протекают в строме

# Процесс фотосинтеза:

- ❖ I - фотофизический
- ❖ II- фотохимический
- ❖ III- темновой (ферментативный)

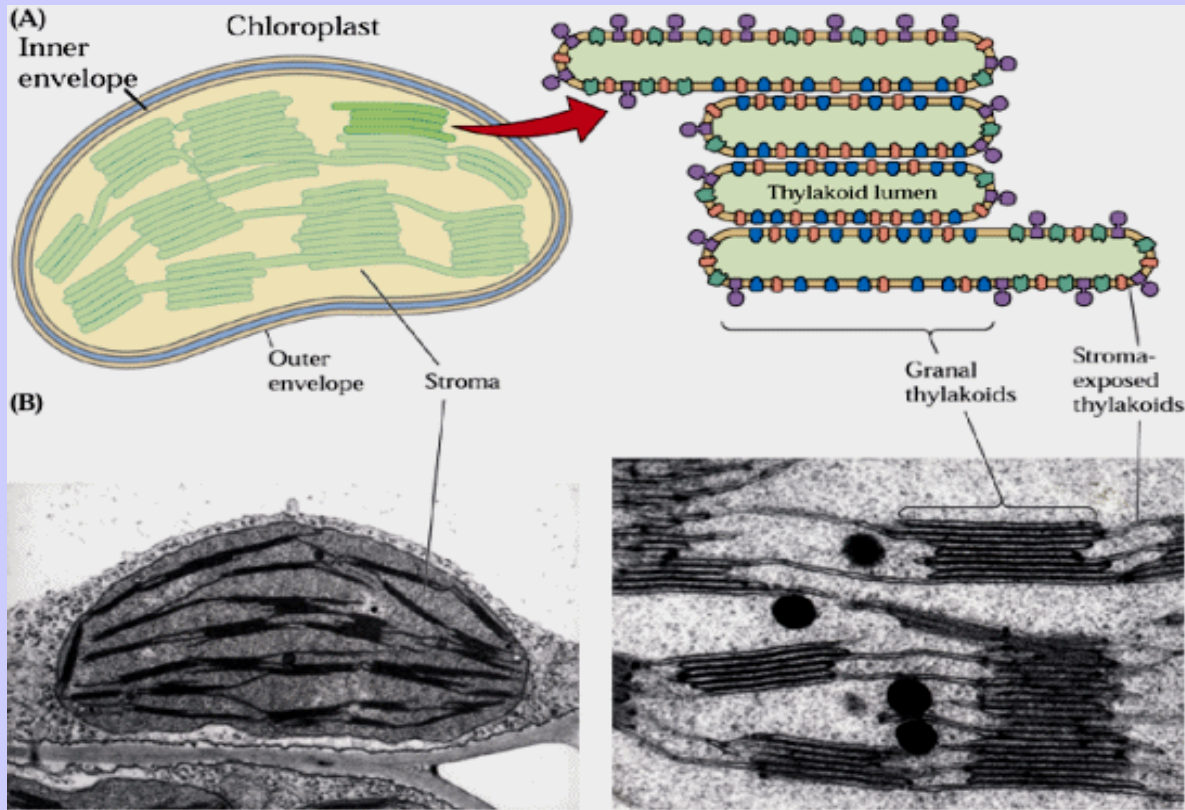


Световая  
стадия

# Сущность световой стадии

- Поглощение квантов света молекулой хлорофилла РЦ с участием дополнительных пигментов и трансформация  $E$  квантов  $h\nu$  в  $E$
- АТФ и восстановленного надфосфата (NADP·H)

# Световые реакции



1. Введение энергии в биологические системы через воспринимающие пигментные системы
2. Преобразование энергии света в «биологическую энергию»

# Фотофизический этап

(поглощение света и его передача)

- $E_{\text{кванта}} = h\nu;$

- $\nu = \frac{c}{\lambda}$

Отсюда  $E = h \cdot \frac{c}{\lambda}$

$\lambda$

# Характеристика отдельных участков спектра

Цвет	Длина волны, нм	Энергия квантов, кДж/моль
Ультрафиолетовый	400	471,4
Фиолетовый	400—424	292,0
Синий	424—491	260,6
Зеленый	491—550	230,5
Желтый	550—585	206,6
Оранжевый	585—647	193,6
Красный	647—740	176,4
Инфракрасный	740	85,5



# 3 основные правила (закона) фотохимии.

- 1) Только поглощенные лучи могут быть использованы в химических реакциях  
**(закон Гротгуса-Дрейпера).**
- 2) Каждый поглощенный 1 фотон активизирует только 1 молекулу  
**(закон Штарка-Эйнштейна).**
- 3) Вся энергия 1 кванта передается при поглощении света  $1\bar{e}$ , в результате чего он поднимается на более высокий энергетический уровень  
**(постулат Эйнштейна)**

- Процесс фотосинтеза происходит в тех лучах, которые поглощаются хлорофиллом - красных и синих, причем более интенсивно в **красных**.
- В зеленых эффект минимальный, поэтому лист зеленый

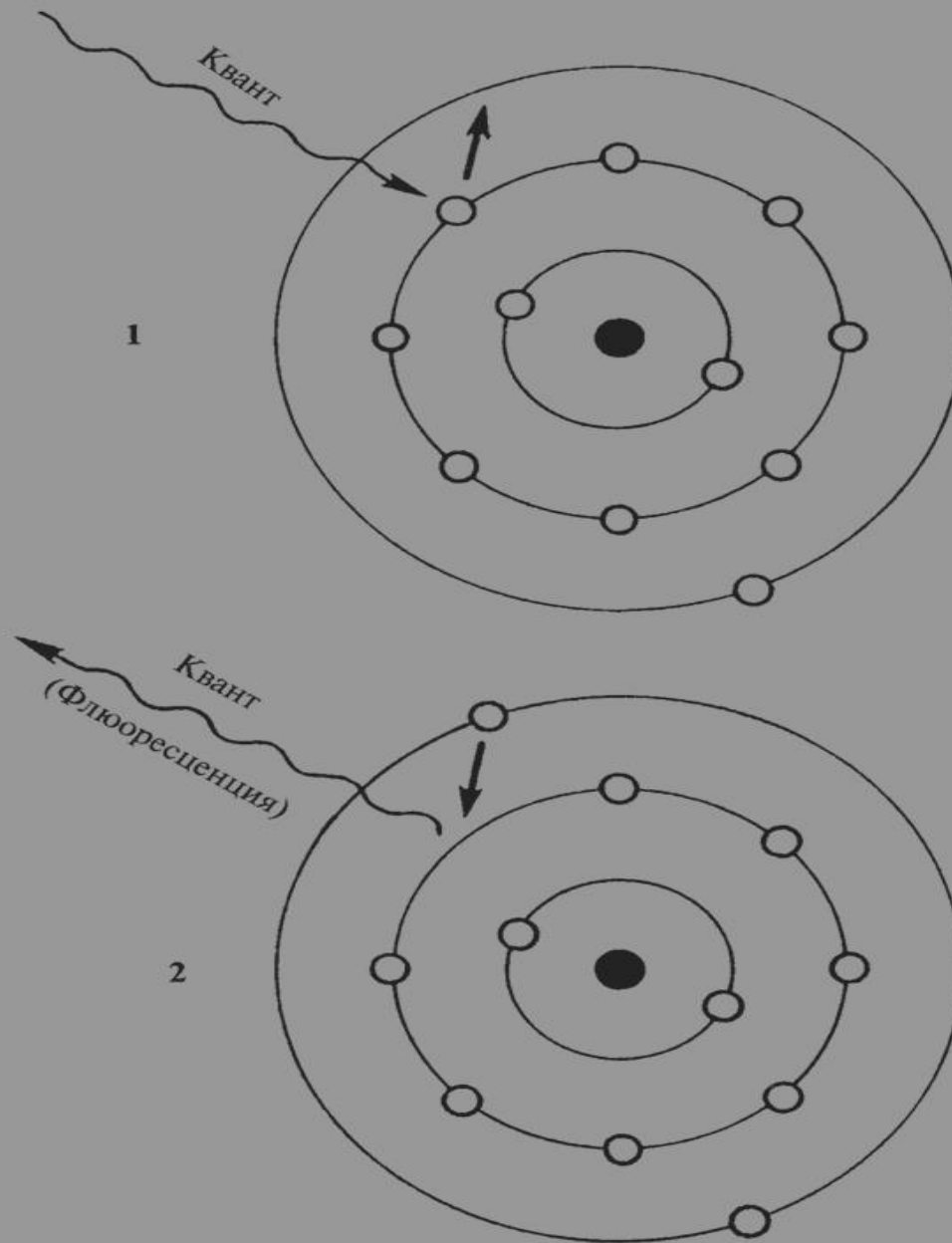


рис. 47

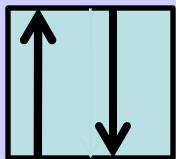
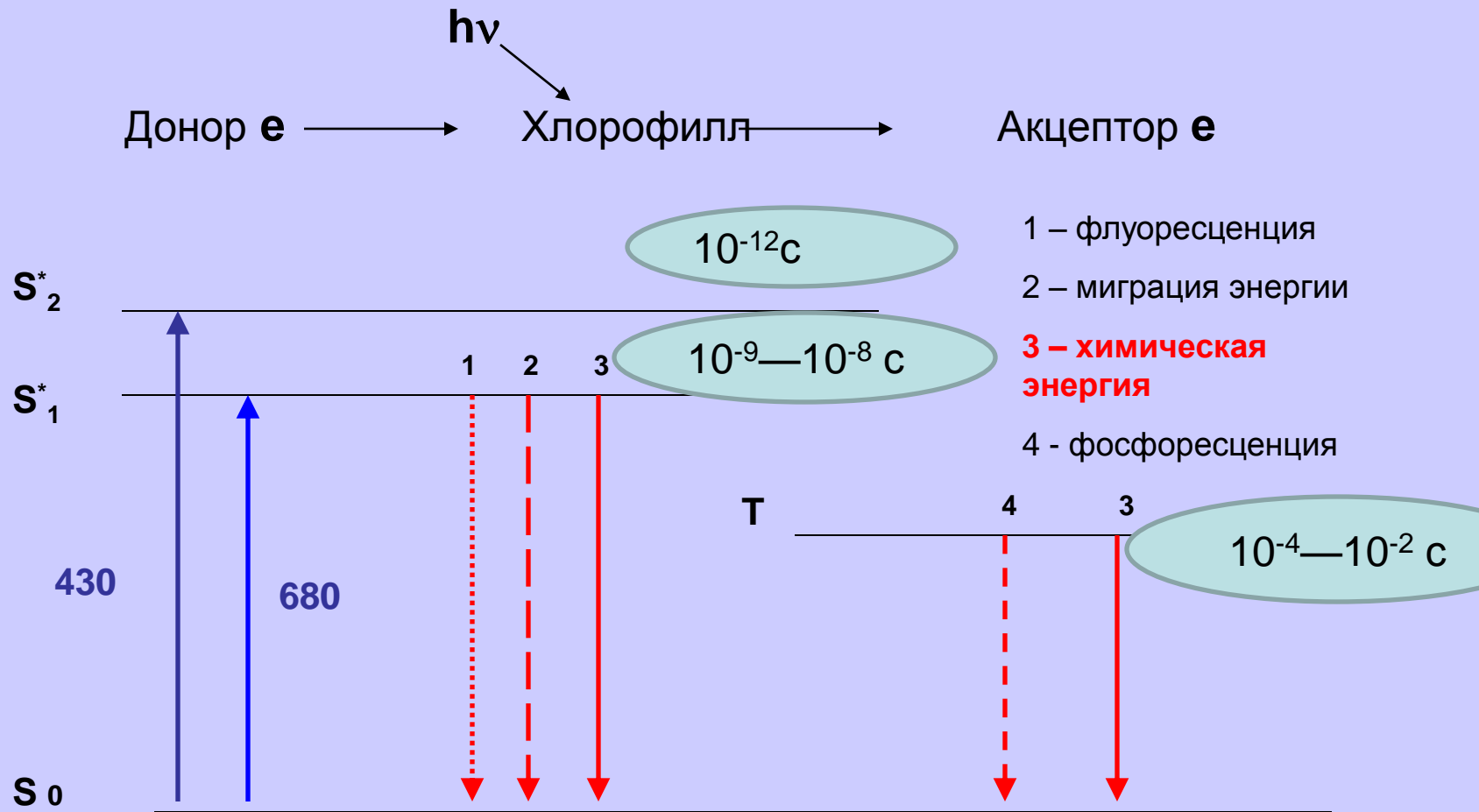
Изменения, вызываемые в атоме поглощением фотона:

- 1 — поглощение фотона, возбуждение атома при переходе электрона;
- 2 — возврат электрона выделение энергии в виде излучения (по Э. Либберту)

# В молекуле хлорофилла два уровня возбуждения:

- 1 - связан с переходом на более высокий энергетический уровень электрона в системе сопряженных двойных связей,
- 2 - с возбуждением неспаренных электронов атомов O и N в порфириновом ядре  $\pi \longrightarrow \pi^*$

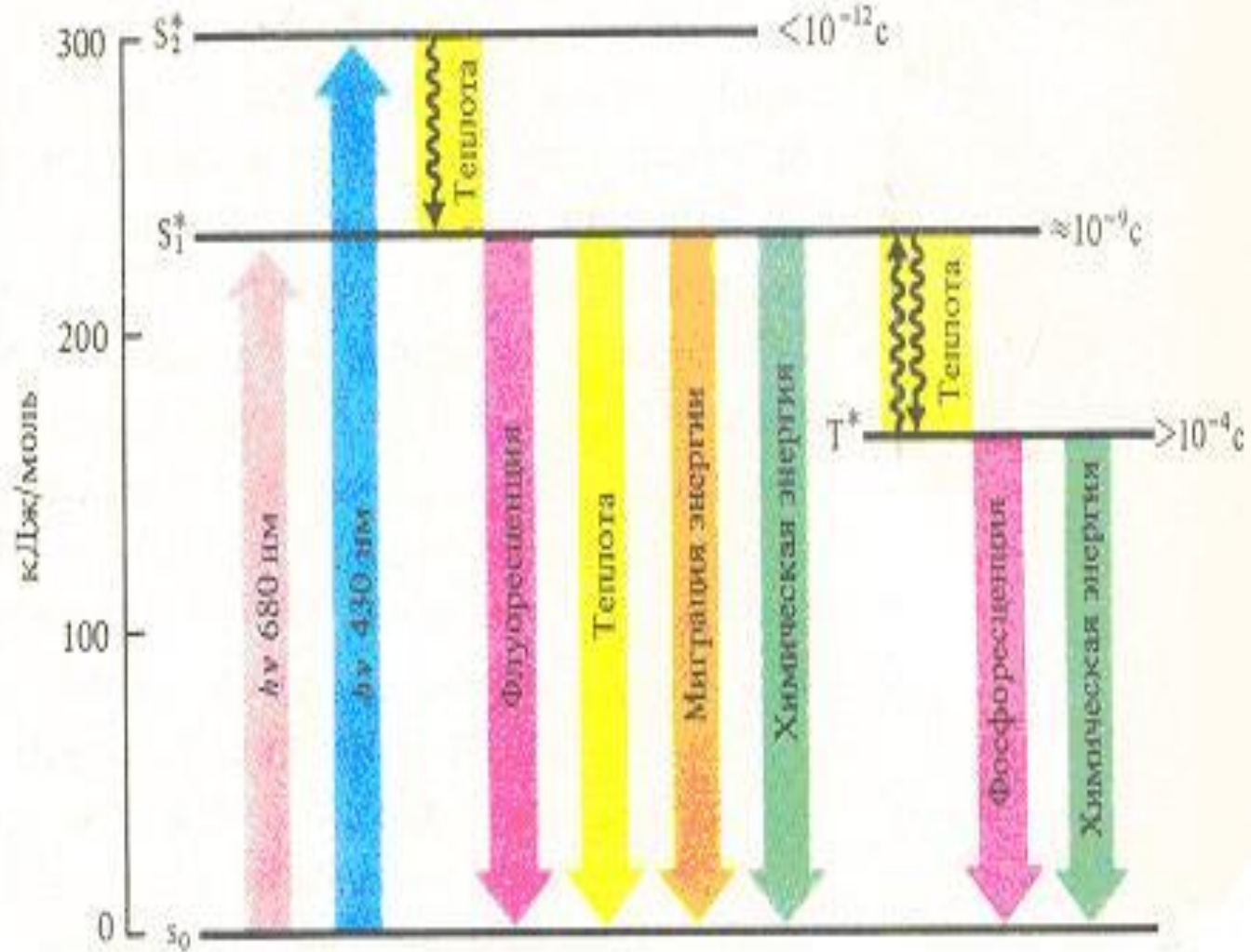
# Хлорофилл способен к окислительно-восстановительным превращениям «реакция Красновского»



# Пути дезактивации электронно-возбужденных состояний

Рис. 7

Энергетические состояния молекулы хлорофилла и различные пути использования энергии электронного возбуждения. Цифры указывают время жизни каждого из состояний молекулы



- Фотосистема (ФС) = РЦ + ССК + ЭТЦ<sub>ФС</sub>

ФЕ

- Пигменты, которые улавливают свет, объединяются в фотосинтетическую единицу — ФЕ.

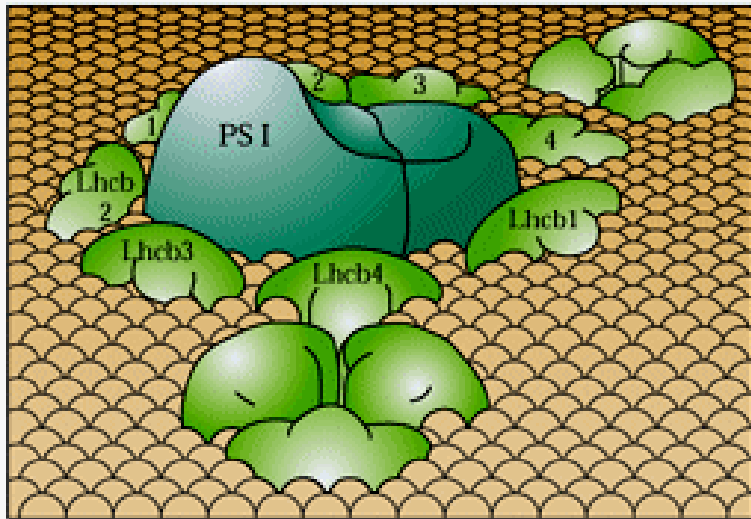
- В растениях существуют 2 системы ФС I и ФС II.

- Компоненты ФС I встроены в тилакоидные мембраны **стромы**;

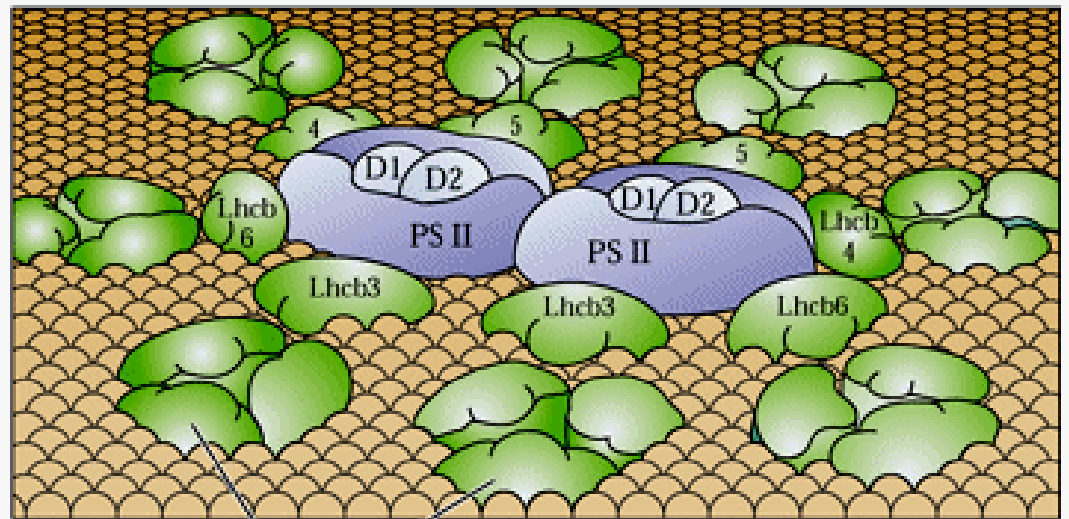
- а компоненты ФС II встроены в **тилакоиды гран**

# Фотосинтетическая единица

(A) Photosystem I



(B) Photosystem II



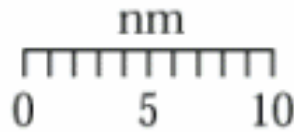
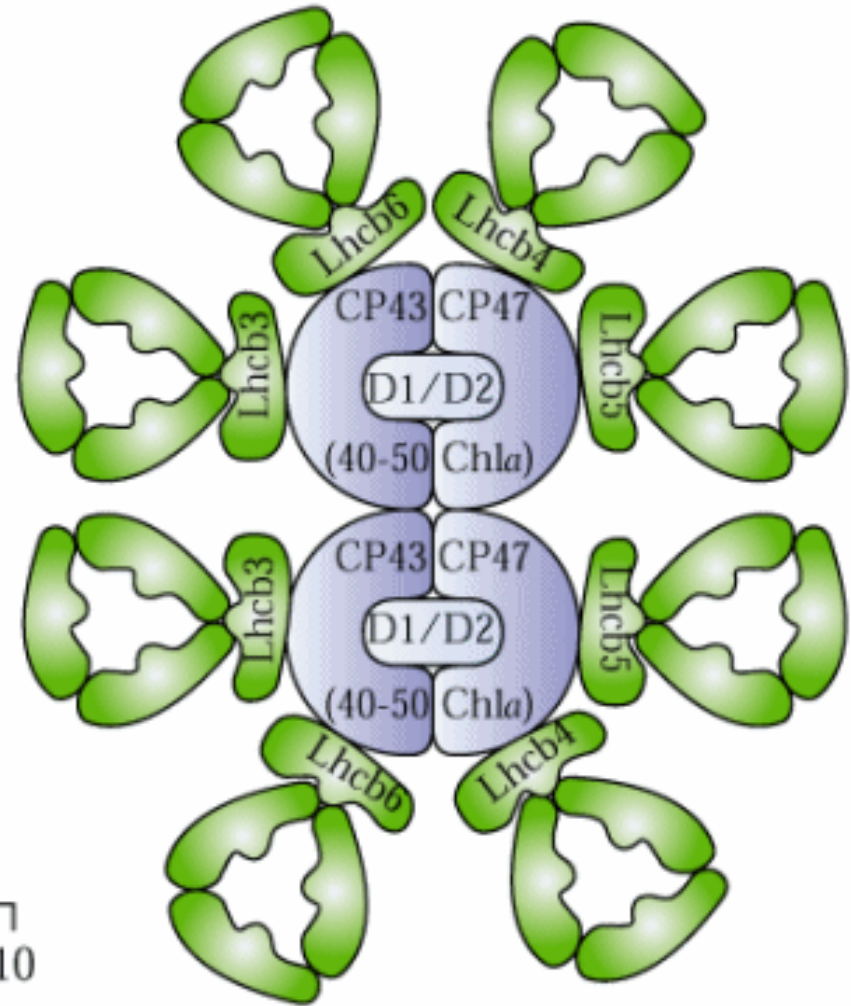
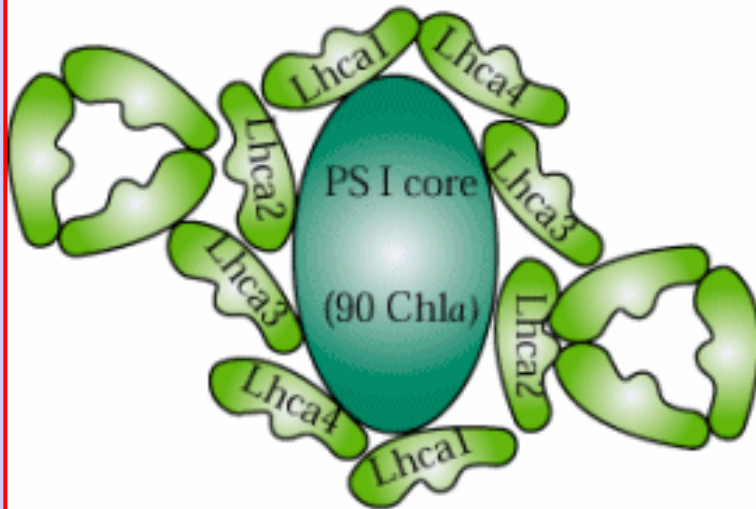
Trimers of Lhcb1/Lhcb2

Фотосинтетическая единица— представляет взаимодействие светособирающего комплекса и реакционного центра фотосистемы.

## Светособирающие комплексы фотосистем I и II



ССКII (тример)



Photosystem I

Photosystem II

- Только **1** из **200-400** молекул участвует в фотохимических реакциях. Она поглощает наибольшую длину волны **-680-700нм**.  
Образует **“хлорофилл-ловушку” или РЦ.**
- **1%** всего хлорофилла участвует в поглощении кванта света, остальные собирают и передают кванты на хлорофилл-ловушку, которая все время находится в возбужденном состоянии.
- **1 молекула хлорофилла получает  $1 \text{ hv} / \text{с}$ , а для работы РЦ необходимо **50**  $\text{hv}/\text{с}$ , необходим постоянный приток  $\text{hv}$ .**

- 200-400 молекул хлорофилла и других пигментов (каротиноиды, фикобилины в водорослях) собирают  $h\nu$  - это **ССК** (светособирающий комплекс, который собирает свет) и передают их в РЦ.

- Сборщики более коротковолновые, чем хлорофилл из РЦ.



# Функции РЦ:

1. Получение  $E$  от вспомогательных пигментов и поглощение  $E$ ;
2. Трансформация  $E$  квантов  $h\nu$   $E$  возбужденного состояния и в химическую  $E$  первичных фотовосстановленных и фотоокисленных соединений

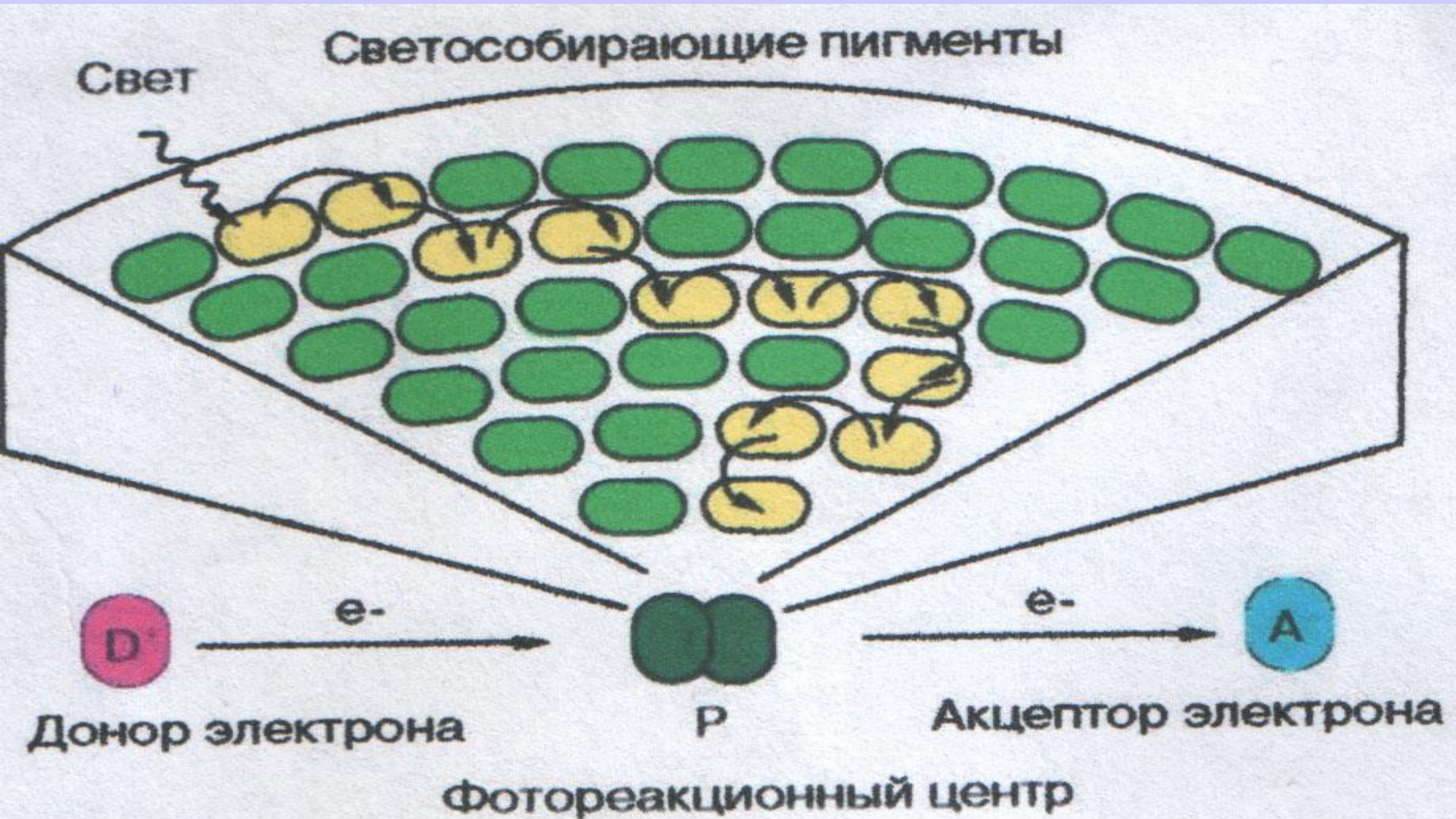
Механизмы  
энергетического  
переноса на  
фотофизическом  
этапе

```
graph TD; A[Механизмы энергетического переноса на фотофизическом этапе] --> B[Индуктивный резонанс]; A --> C[Полупроводниковый механизм (гипотеза о миграции экситона)];
```

Индуктивный  
резонанс

Полупроводниковый  
механизм (гипотеза  
о миграции  
экситона)

Передача энергии идет резонансным  
путем, без разделения зарядов с  
большой скоростью.



# Механизм энергетического переноса

- *1. Резонансный путь*

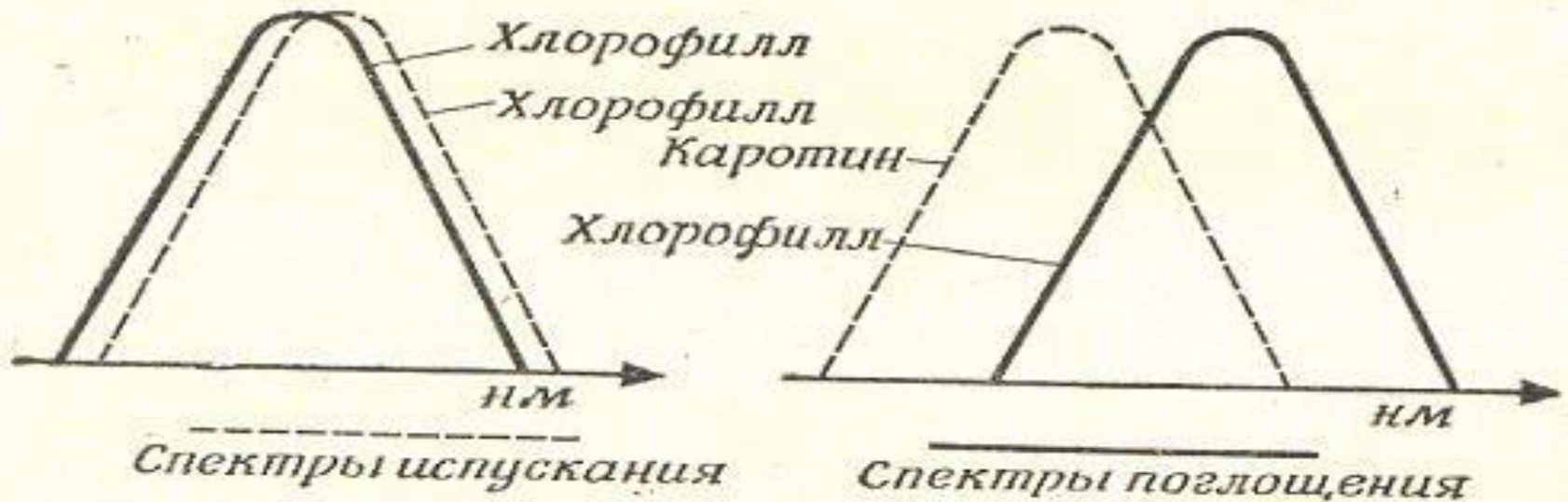


Рис. 8 Перенос энергии путем индуктивного резонанса.

*Слева: сильный резонанс — перенос энергии с малыми потерями; справа: слабый резонанс — перенос энергии с большими потерями (схема).*

# Резонансный перенос —

- перенос энергии с донора на акцептор с большей или меньшей потерей энергии, что определяется расположением донора и акцептора.

## II. Полупроводниковый механизм

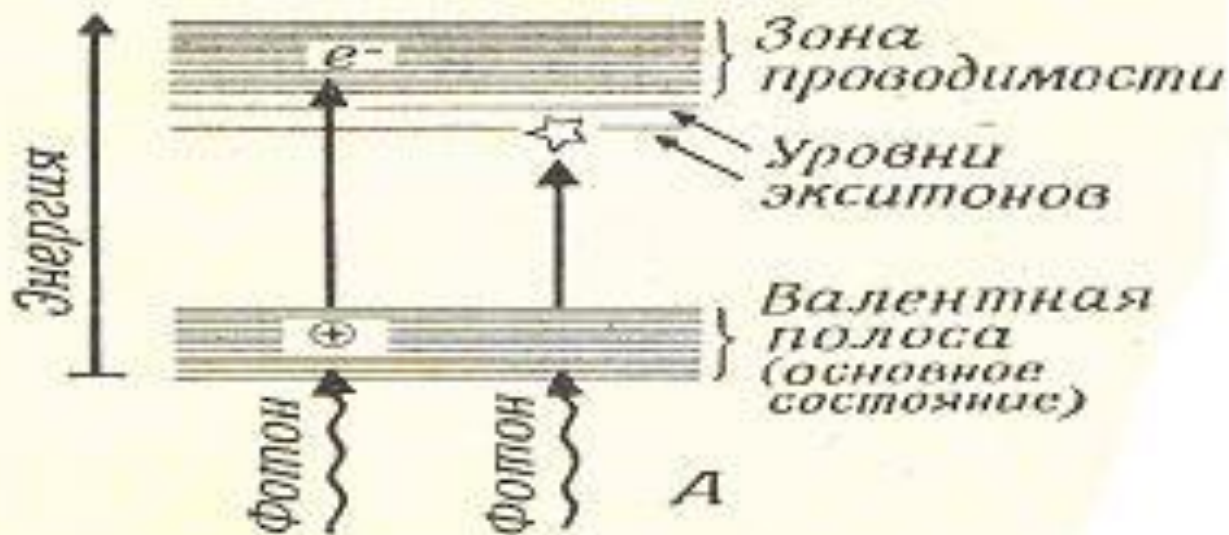


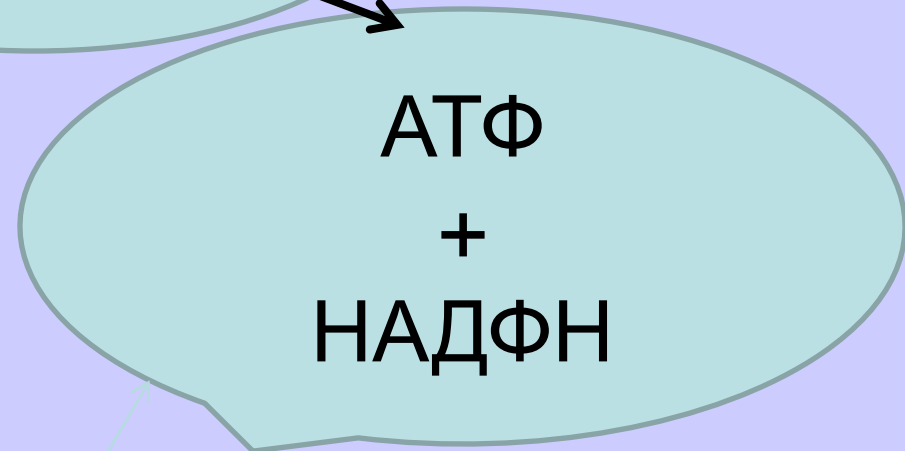
Рис. 9 Процессы в полупроводниковом кристалле после поглощения фотона (энергии возбуждения электронов).

А. Возникновение электрона проводимости и электронной дырки или возникновение экситона.

**Экситоны** — это такие возбужденные состояния, когда между  $e^-$  и дыркой еще существуют силы связи.

# Таким образом, на фотофизической стадии

- энергия кванта света превращается в энергию возбужденного электрона, который, когда попадает в РЦ, а потом в ЭТЦ



# ФС I состоит из:

- 1 мол.  $P_{700sp}$ , которая входит в состав РЦ, и около 250 мол. пигментов антенн (ССК—хл-л  $_{675-695}$ ,  $\beta$ -каротин). Некоторые считают, что и хл в  $_{650,640}$
- **ЭТЦ** состоит из молекул переносчиков, способных к обратимому восстановлению и окислению

# ЭТЦ ФСІ

- Первичный акцептор  $\bar{e}$  является  $\text{Chla}_{695}$  (A1) →
- $A_2$  и  $A_3$  — белки FeS →
- ФД (ферредоксин) — водорастворимый белок FeS →
- FAD-редуктаза →
- $\text{NADP}^+$

# ФС II

на молекулу  $\text{хл}_{680}$  (в некоторых центрах  $\text{хл а}_{690}$ ) - 200 молекул  $\text{хл.}$ , около 50 молекул ксантофиллов = 250 антенн

( $\text{Chla}_{670-683}$ ,  $\beta$  каротин+ др. каротиноиды)

# ЭТЦ ФС II

- $A_1$  — ФФ (феофетин) →
- Цитохром  $B_{559}$  →
- $Q_a$  и  $Q_b$  — пластохиноны →
- $S$  – система (белковый комплекс, ф-ция которого фотолиз воды (входят 4  $Mn^{4+}$ ,  $Cl^-$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Z$ -переносчик, функция которого передать  $e\bar{e}$  от  $S$ -системы к РЦ ФС I).

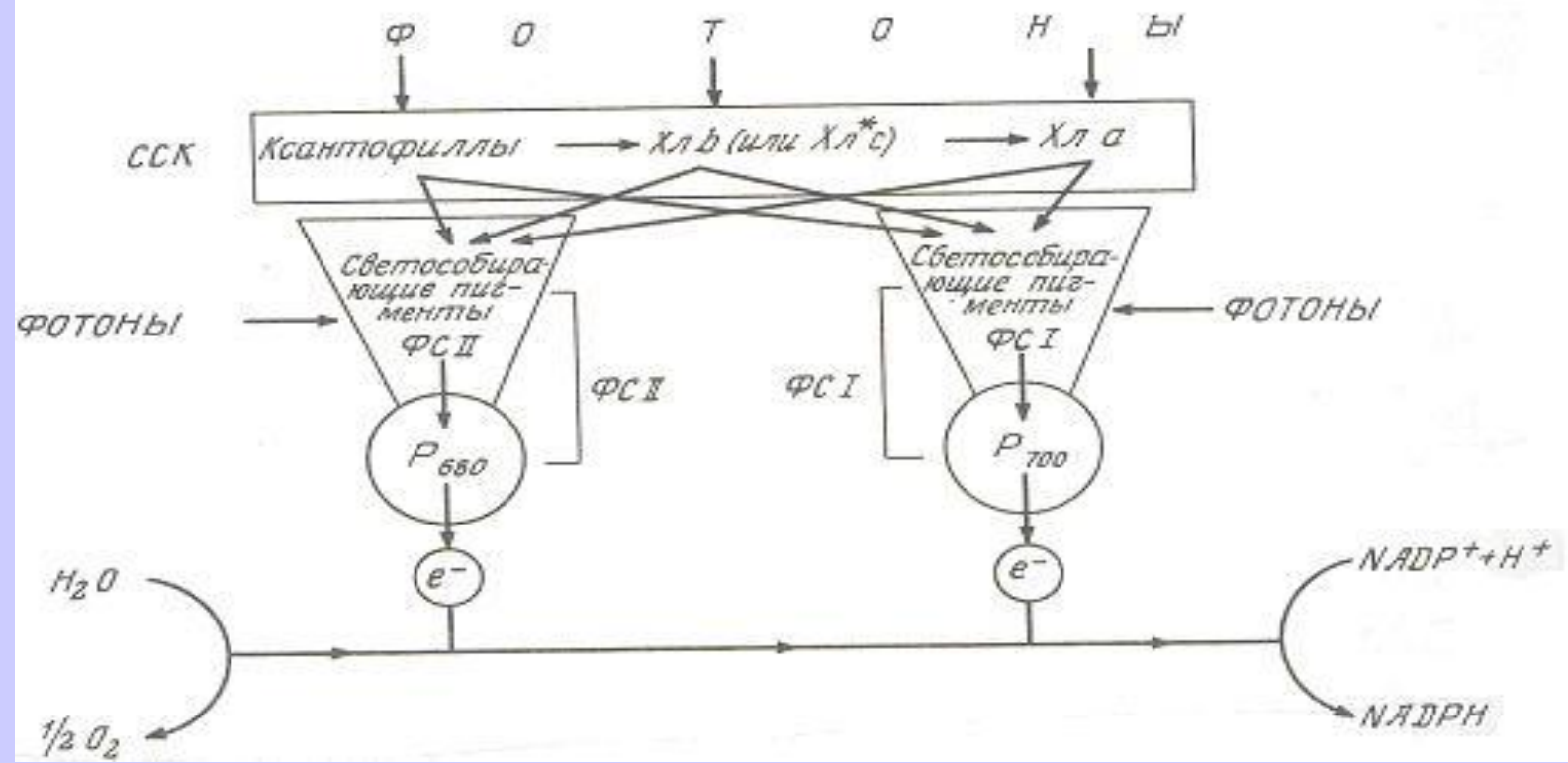
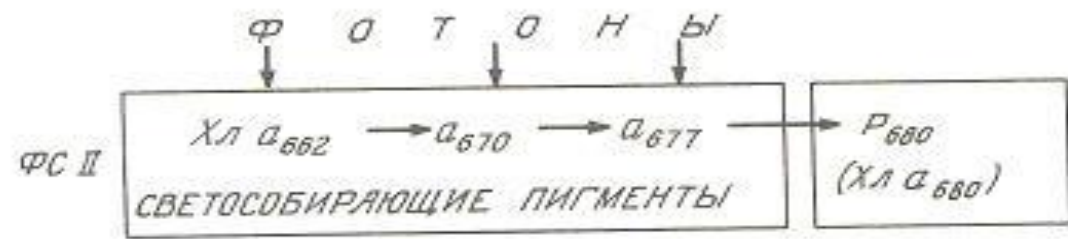
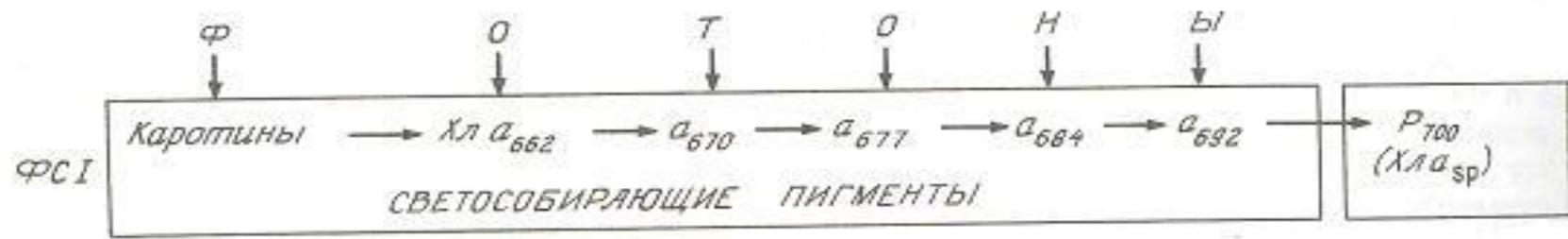
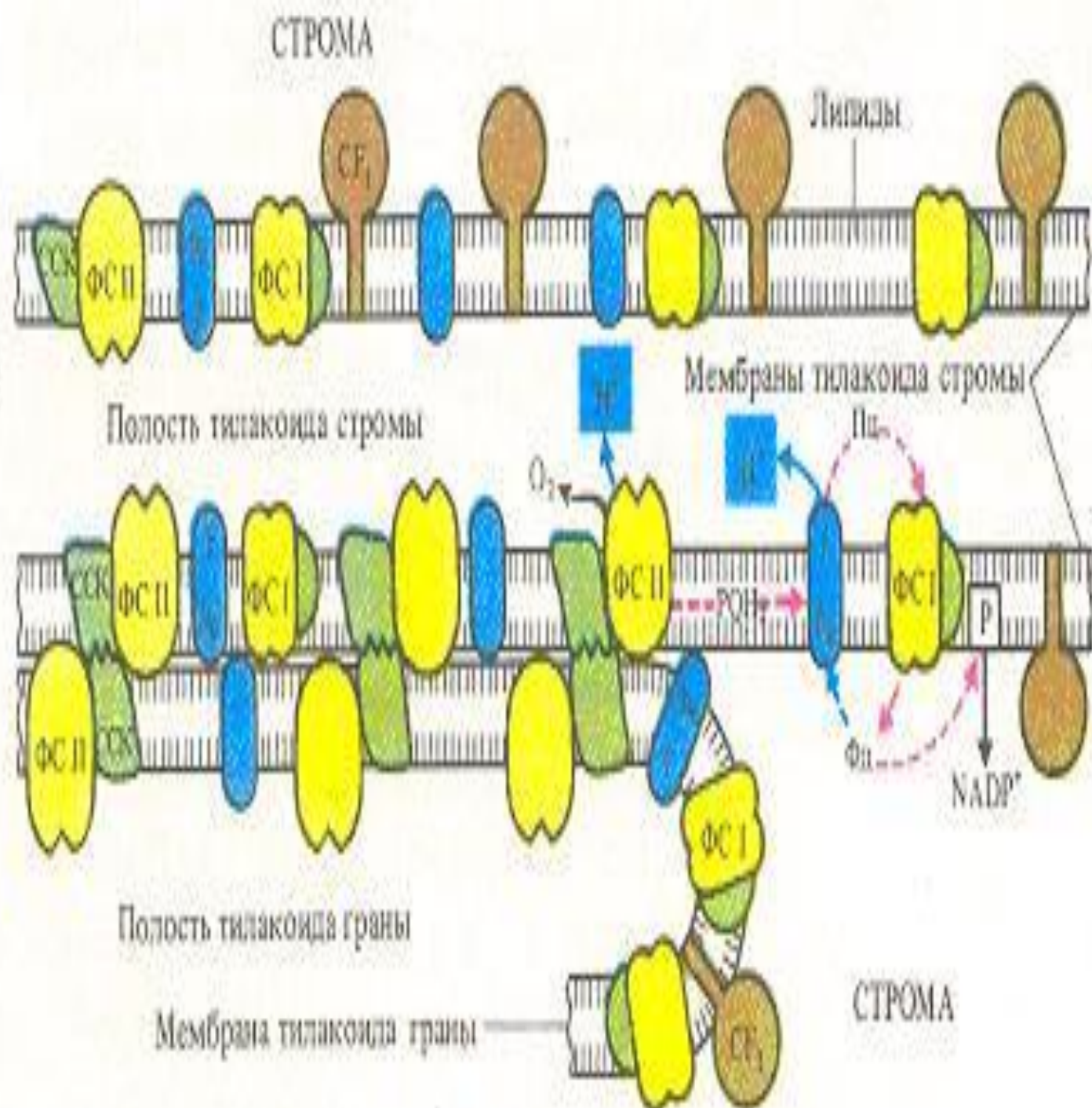


Рис. 13

Распределение в тилакоидных мембранах компонентов, участвующих в световой фазе фотосинтеза:

P — редуктаза



# Тилакоидные мембраны

*5 интегральных белковых комплексов*

комплекс фотосистемы I (ФС I), комплекс фотосистемы II (ФС II),

свето-собирающий комплекс II (ССК II), цитохромный b6/f – комплекс и АТФсинтаза.

ФС I, ФС II, ССК II содержат пигменты (хлорофиллы, каротиноиды)

*Небольшие белковые компоненты*

пластоцианин,

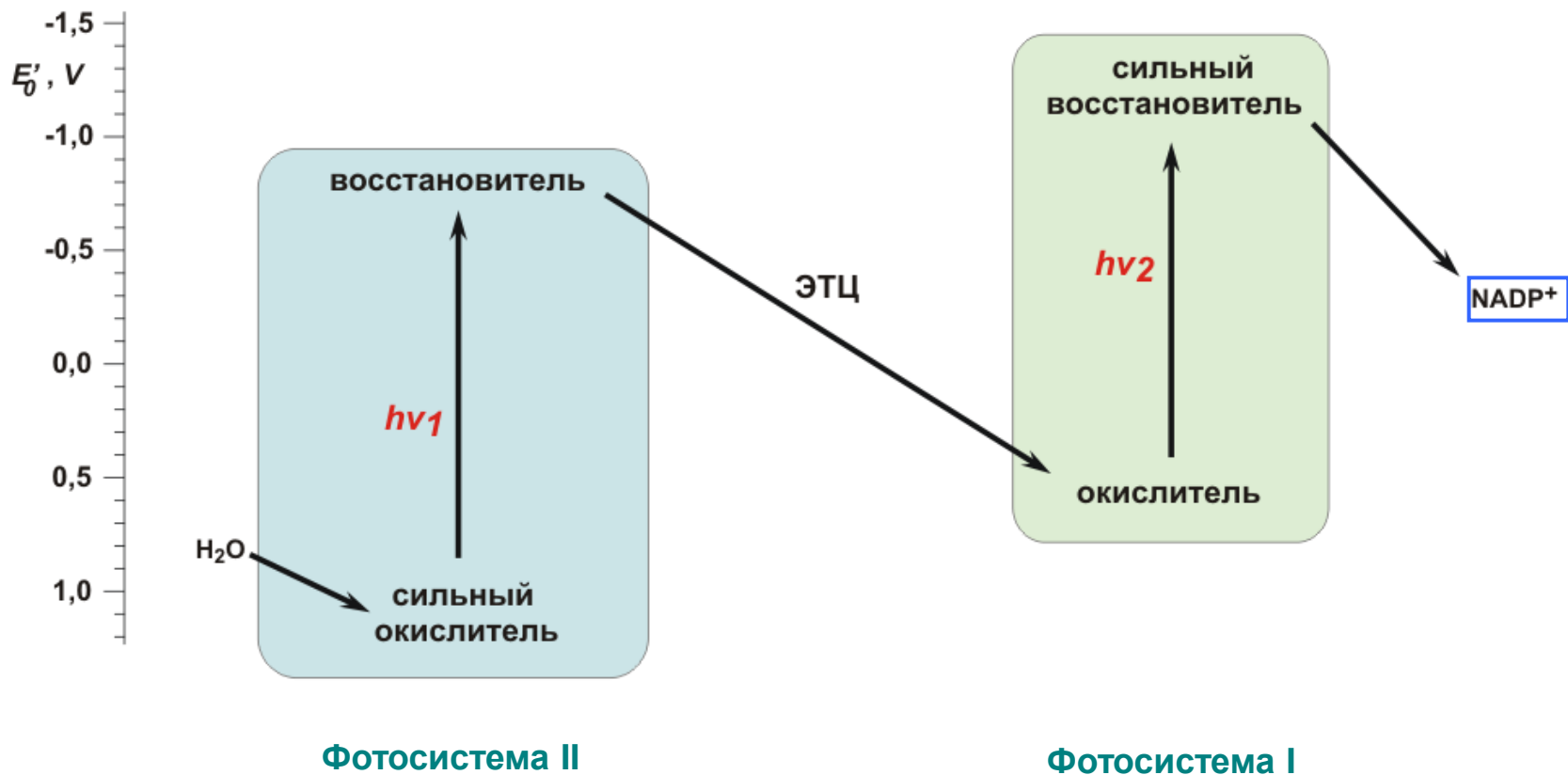
ферредоксин и

ферредоксин-НАДФ-оксидоредуктаза.

## *II. Фотохимический этап*

- Электрон передается по цепи переносчиков  $e^-$  - ЭТЦ.
- Переносчики ЭТЦ располагаются по градиенту окислительно-восстановительных потенциалов, от отрицательного (или менее положительного) до более положительного.

# Гениальное решение: соединить две фотосистемы!



# Существуют переносчики 2

## ТИПОВ:

- 1) которые переносят  $e^-$  - цитохромы, Фд, ПЦ
- 2) переносчики  $H^+$  и  $e^-$  - ПХ  
(превращение хинон  $\leftrightarrow$  в гидрохинон)
- При этом молекула, отдающая протон или электрон, окисляется, а молекула, воспринимающая протон или электрон, восстанавливается.

Различают 2 основных типа переноса  $e^-$ :  
циклический и нециклический.

- При **циклическом** потоке электроны , переданные от молекулы хл-ла первичному акцептору, возвращаются к ней обратно.
- При **нециклическом** потоке происходит фотоокисление воды и передача электрона от воды к НАДФ. Выделяемая входе о.в.р. энергия частично используется на синтез АТФ.

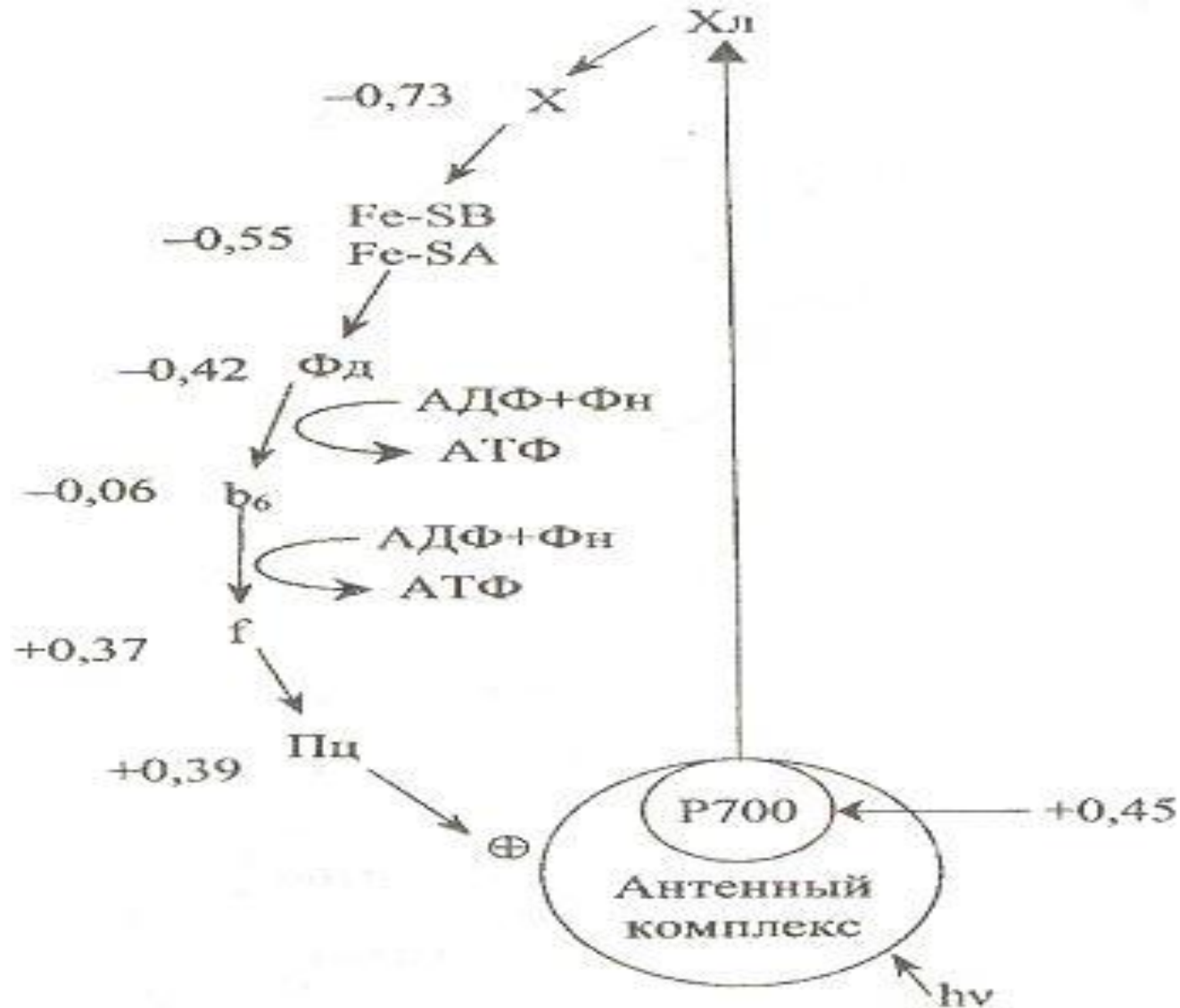


Рис. 15а Циклический поток электронов и фотофосфорилирование. Цифрами показан окислительно-восстановительный потенциал в В (P700 — РЦ ФС I; Хл — хлорофилл «а», первичный акцептор электронов; X — стабильный акцептор; Fe-S-A и Fe-S-B — железо-серные белки (центры Риска); Фд — ферредоксин; b<sub>6</sub> — цитохром b<sub>6</sub>; f — цитохром f; Пц — пластокиноин



Рис. 156 Циклический ток электронов и фотофосфорилирование:  
 (P700 — PЦ ФС I; P430 — акцептор; Цит. f — цитохром f;  
 hν — квант света)

- **Процесс превращения энергии квантов света в энергию химических связей АТФ получил название**
- **фотосинтетического фосфорилирования.**

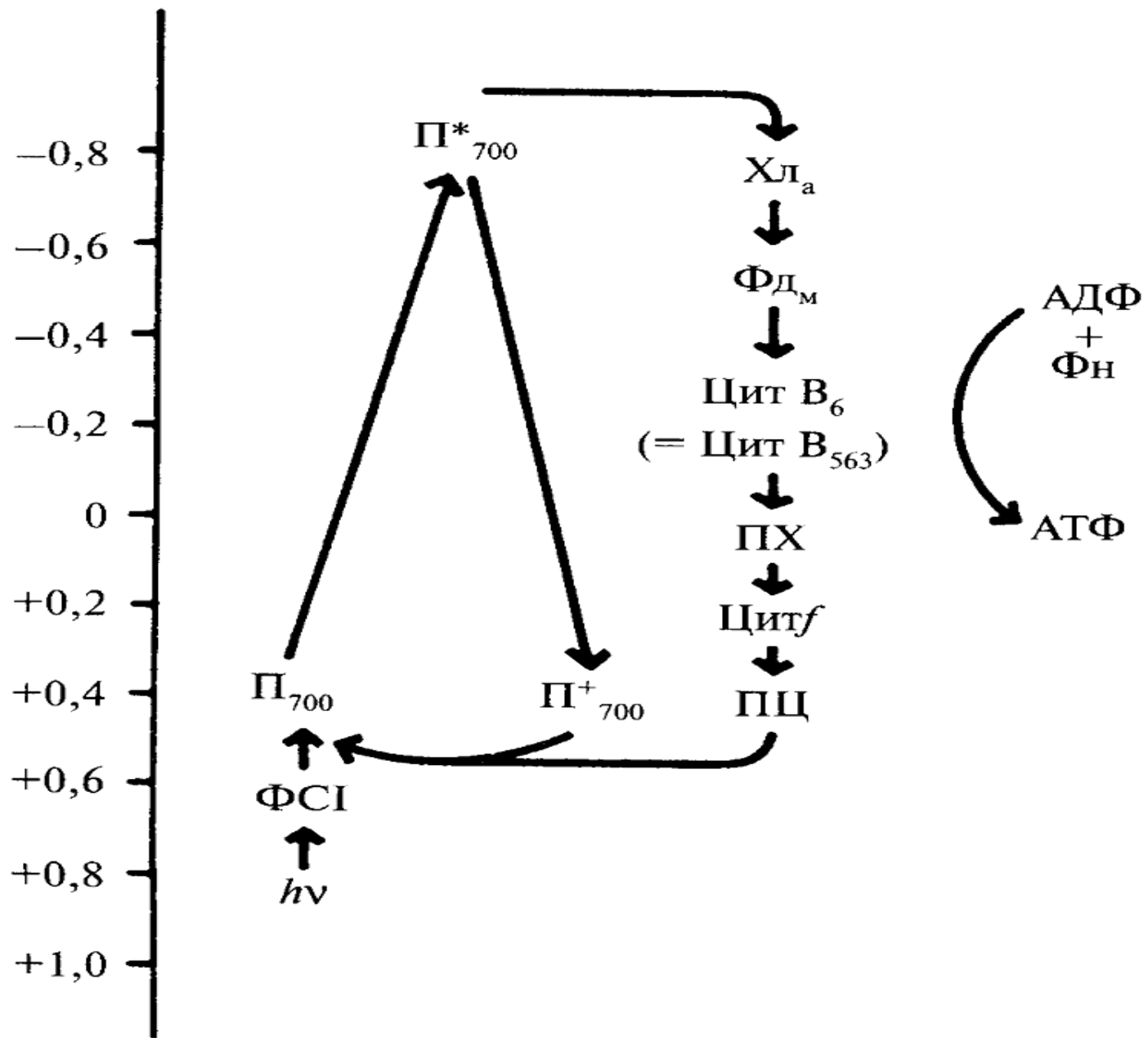
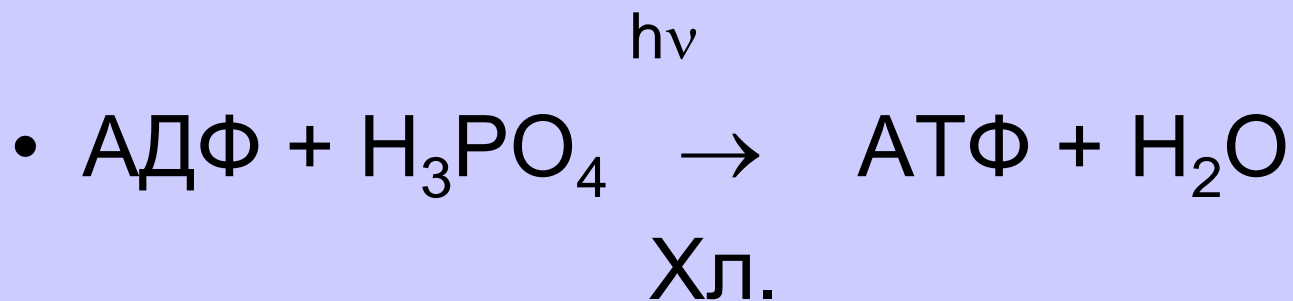


рис. 51

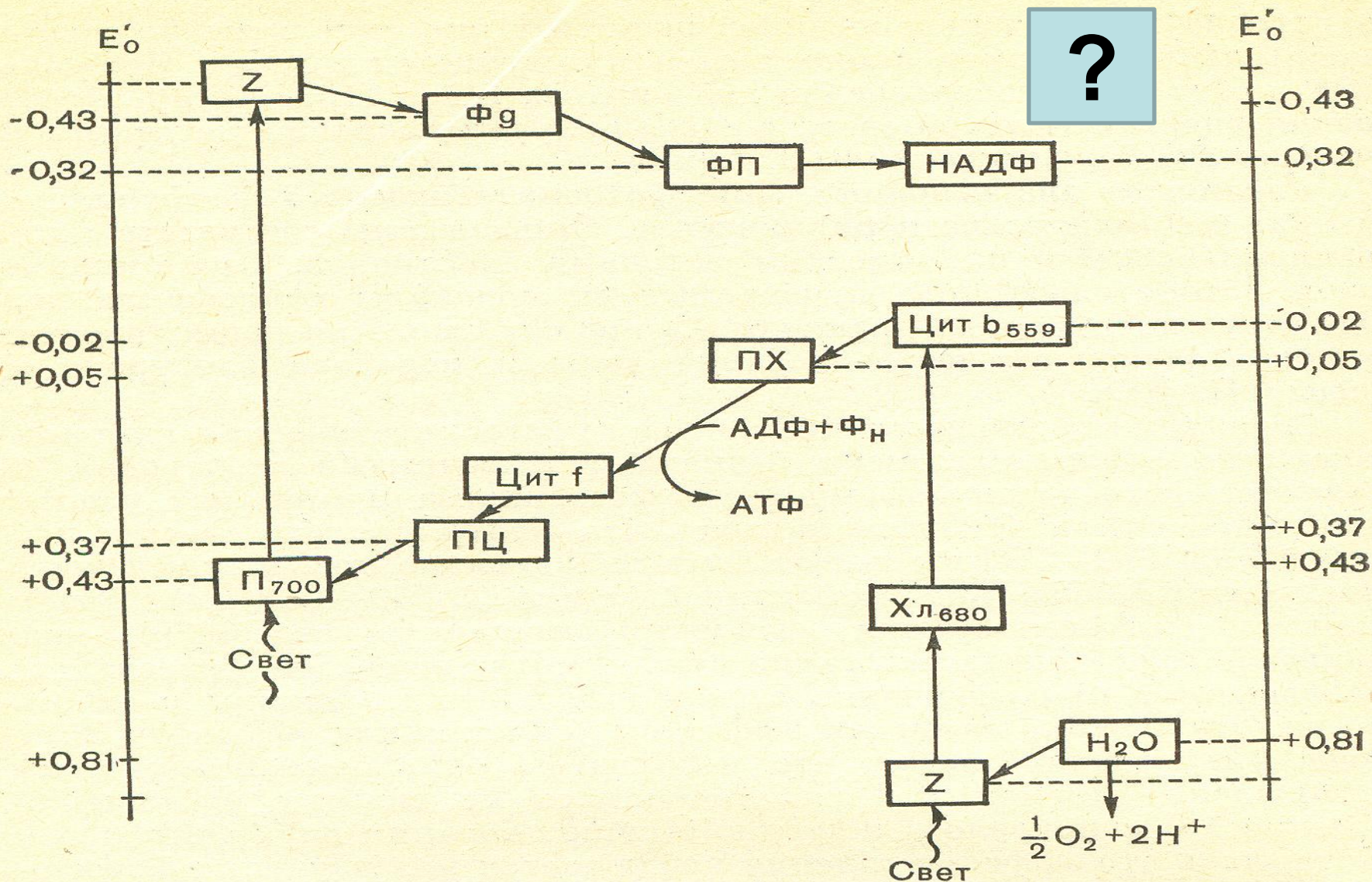
Схема циклического транспорта электронов при фотосинтезе

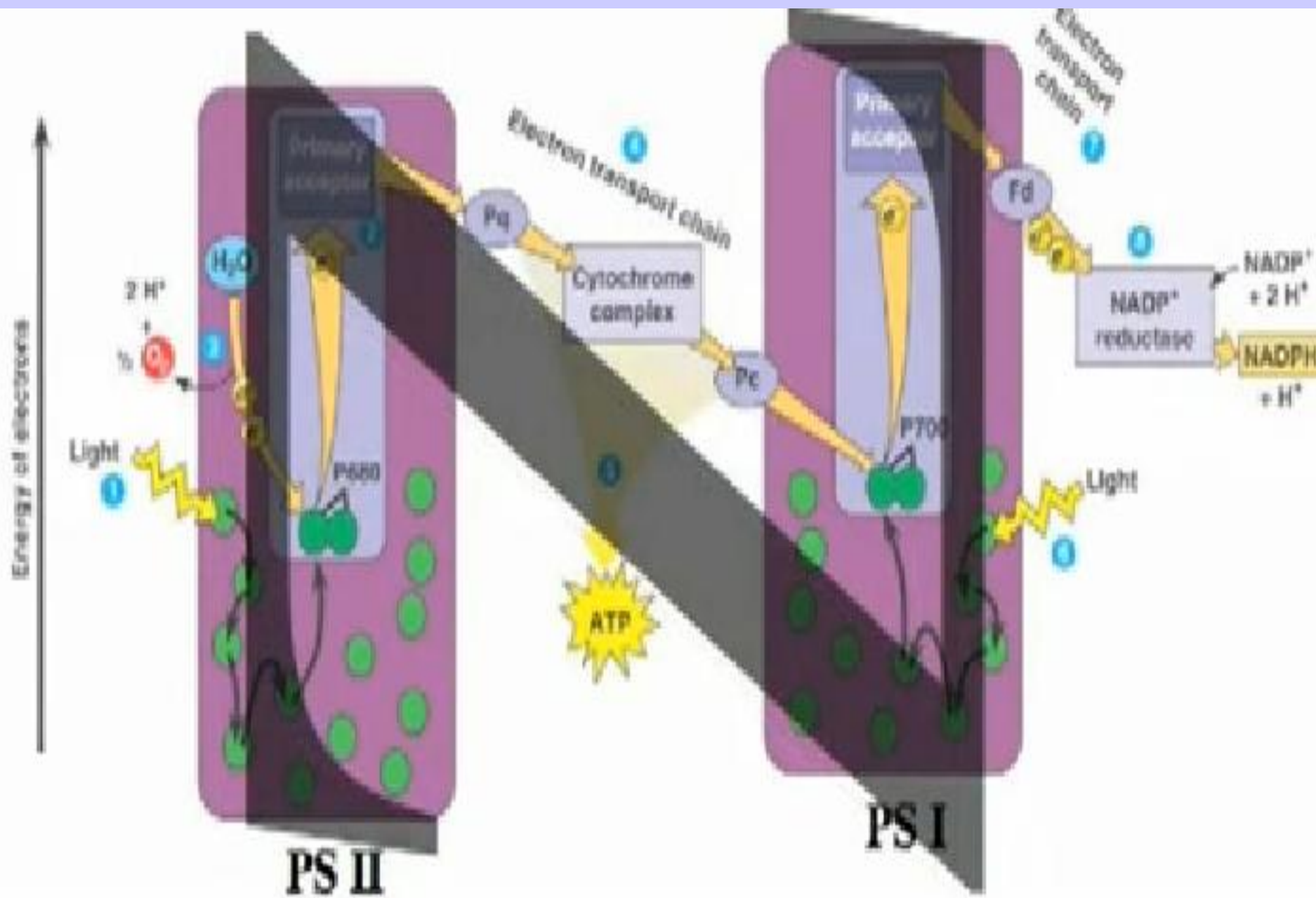
# Суммарное уравнение циклического фотосинтетического фосфорилирования



Вся энергия света, поглощённая пигментами ФС I фиксируется только в **АТФ.**

# Схема нециклического фотофосфорилирования






Суммарное уравнение процесса нециклического фосфорилирования (НФФ).



**Таким образом, отличительными особенностями НФФ являются:**

- 1) Окисление двух молекул воды;
- 2) Участие двух фотосистем;
- 3) Передача электронов от молекул воды (первичный донор) через ЭТЦ на НАДФ (конечный акцептор).

Энергия аккумулируется в молекулах АТФ и НАДФН - по Арнону **“ассимиляционная сила”**.



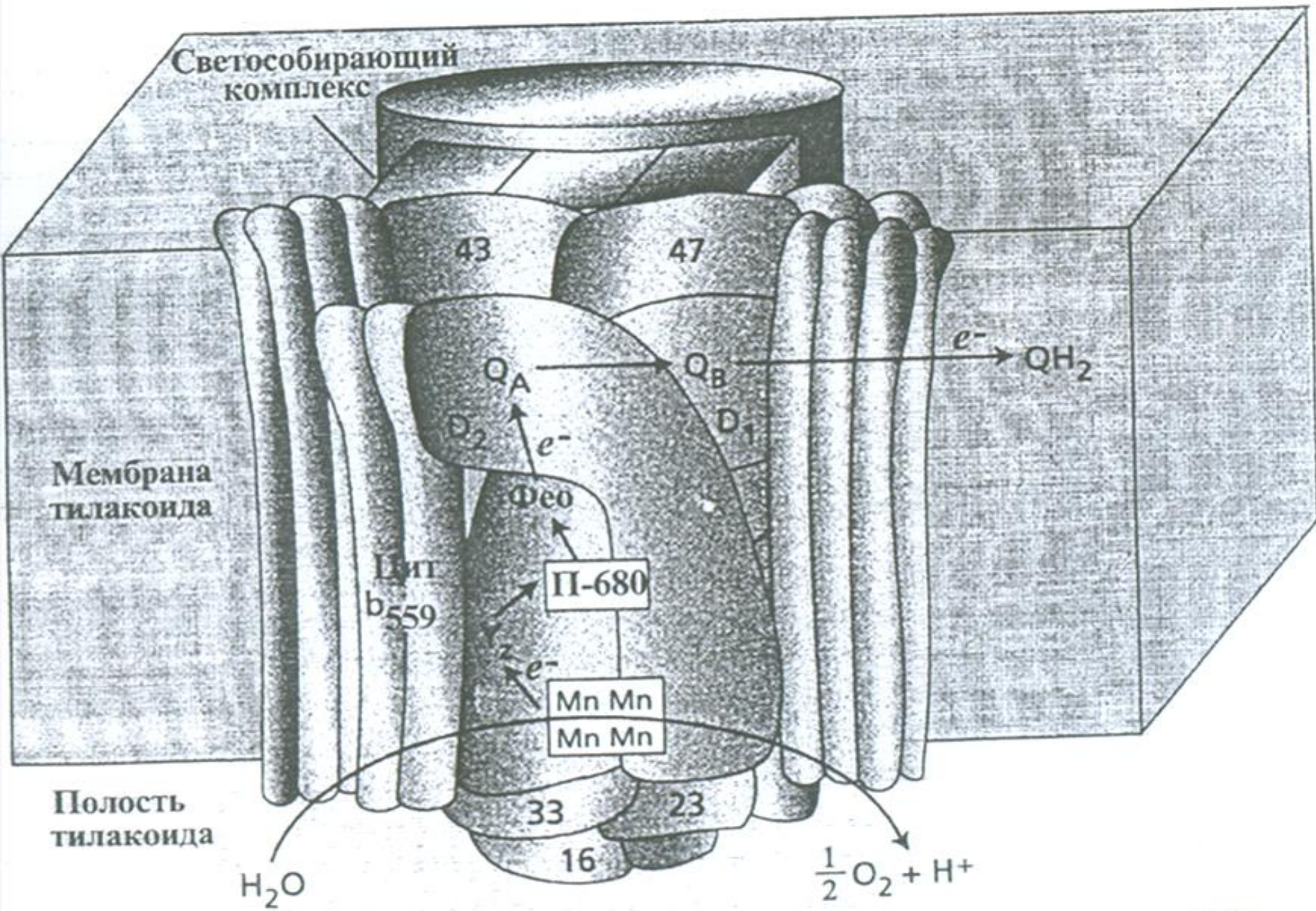


Рис. 2.10. Строение кислородовыделяющего центра фотосистемы II (Нанкатер е. а., 1997).

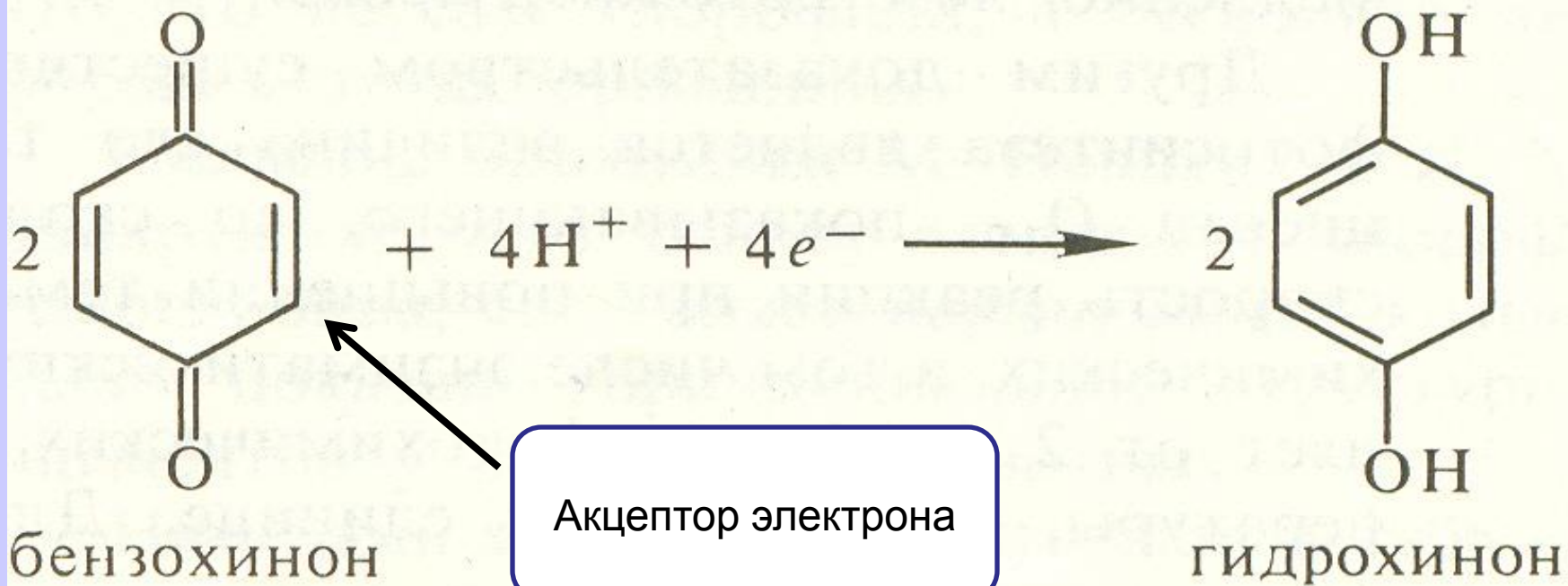
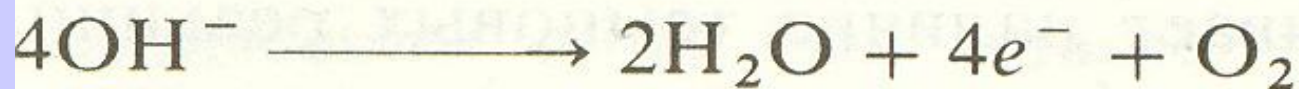
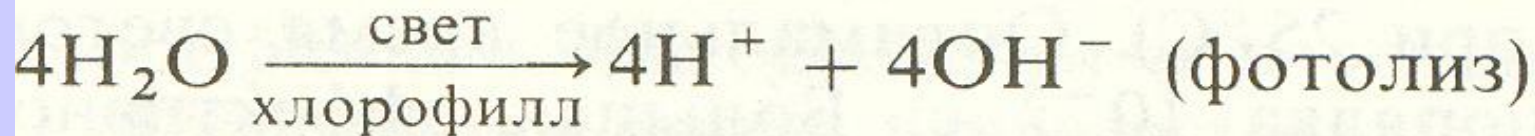
# Псевдоциклическое фотофосфорилирование (тип нециклического)

- Акцептор  $e^-$  от ФСІ не НАДФ, а  $O_2$ ,  
вместо ФАД  $\rightarrow$  ФМН

- ФМН  $\rightarrow O_2$   
(псевдоциклический тип)

- Фд  $\rightarrow$  ФАД  $\rightarrow$  НАД  
(нециклический тип)

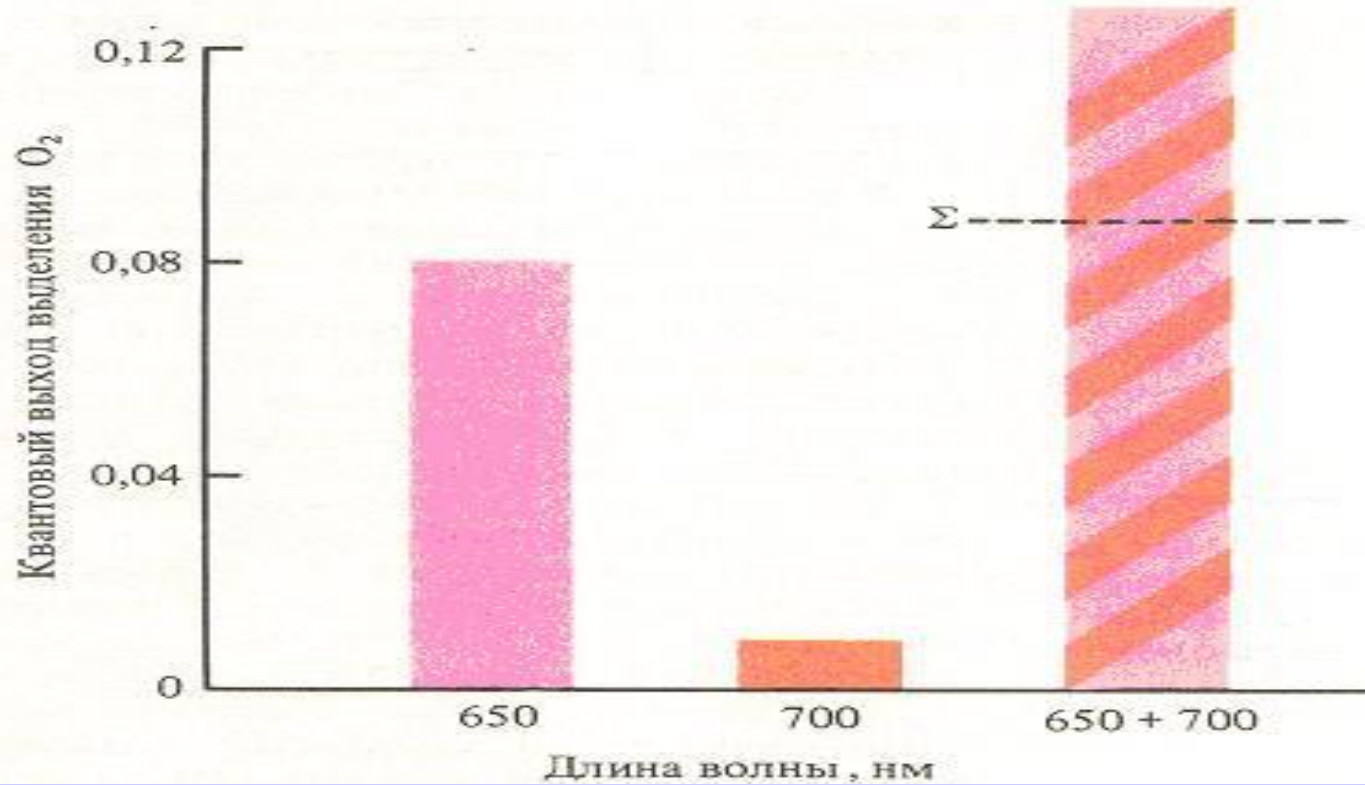
# Механизм фотоокисления $\text{H}_2\text{O}$ (реакция Хилла, 1937)



# Эффект Эмерсона

Рис. 10

Квантовый выход фотосинтеза зеленой водоросли хлореллы при использовании красного света с различными длинами волн. Возрастание квантового выхода при дополнительной подсветке коротковолновым красным светом (эффект усиления Эмерсона)



$$\text{КВАНТОВЫЙ ВЫХОД } \varphi = \frac{\text{количество молекул воспринятого CO}_2 \text{ (или выделенного O}_2\text{)}}{\text{число поглощенных квантов } h\nu}$$

- **Свет поглощается двумя системами  
раздельно и нормальное  
осуществление фотосинтеза требует  
их одновременного участия.**

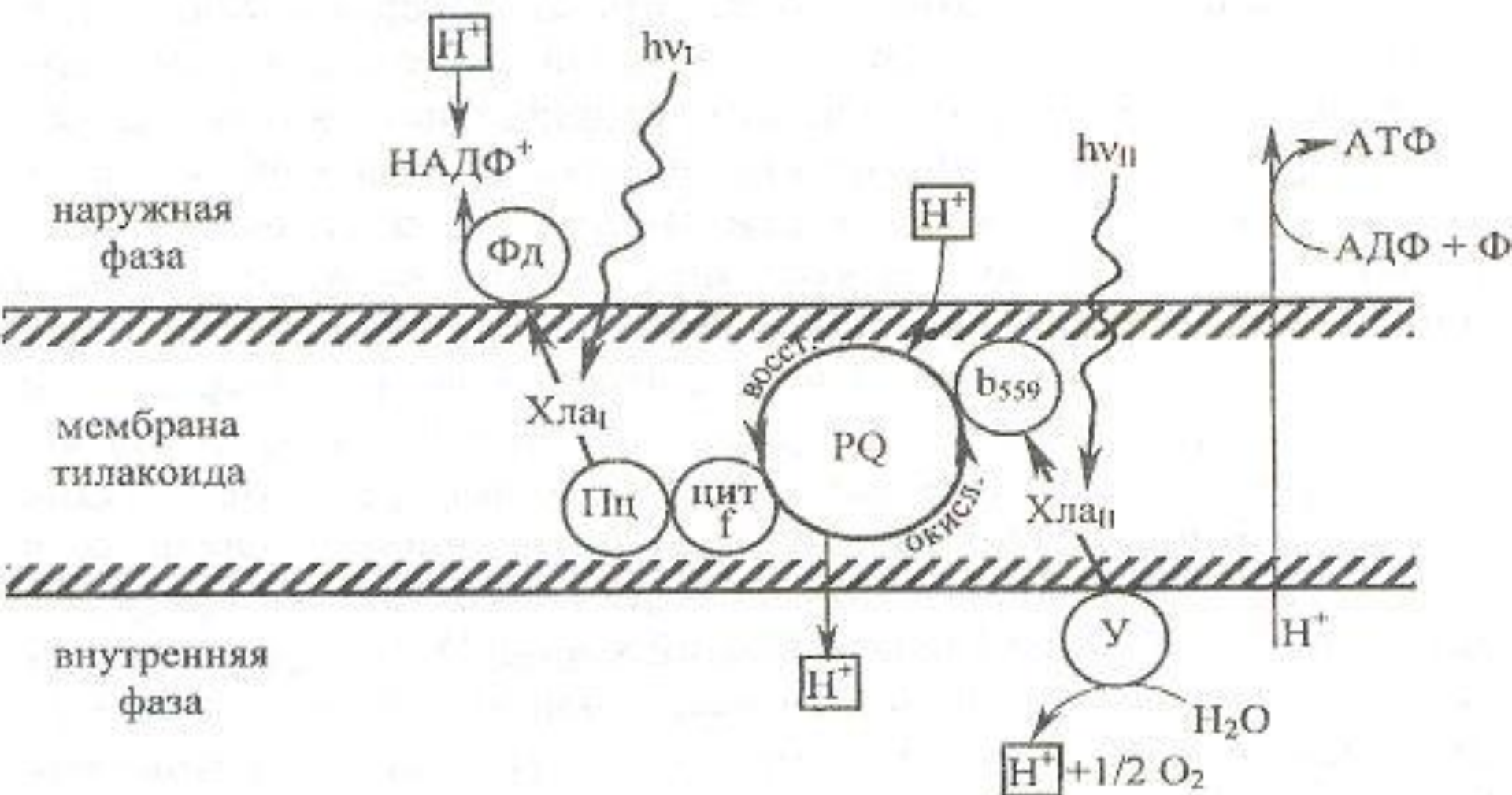
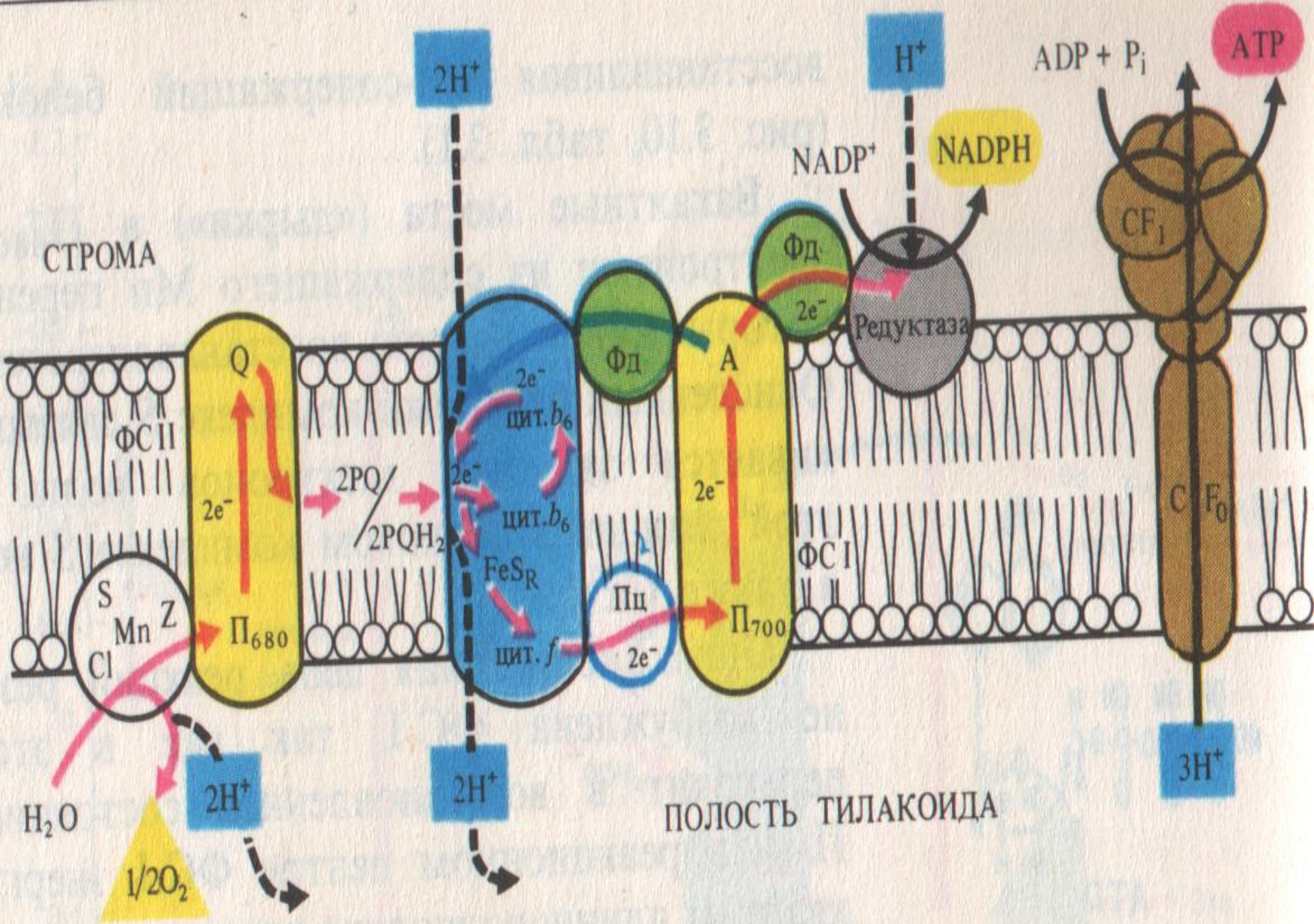
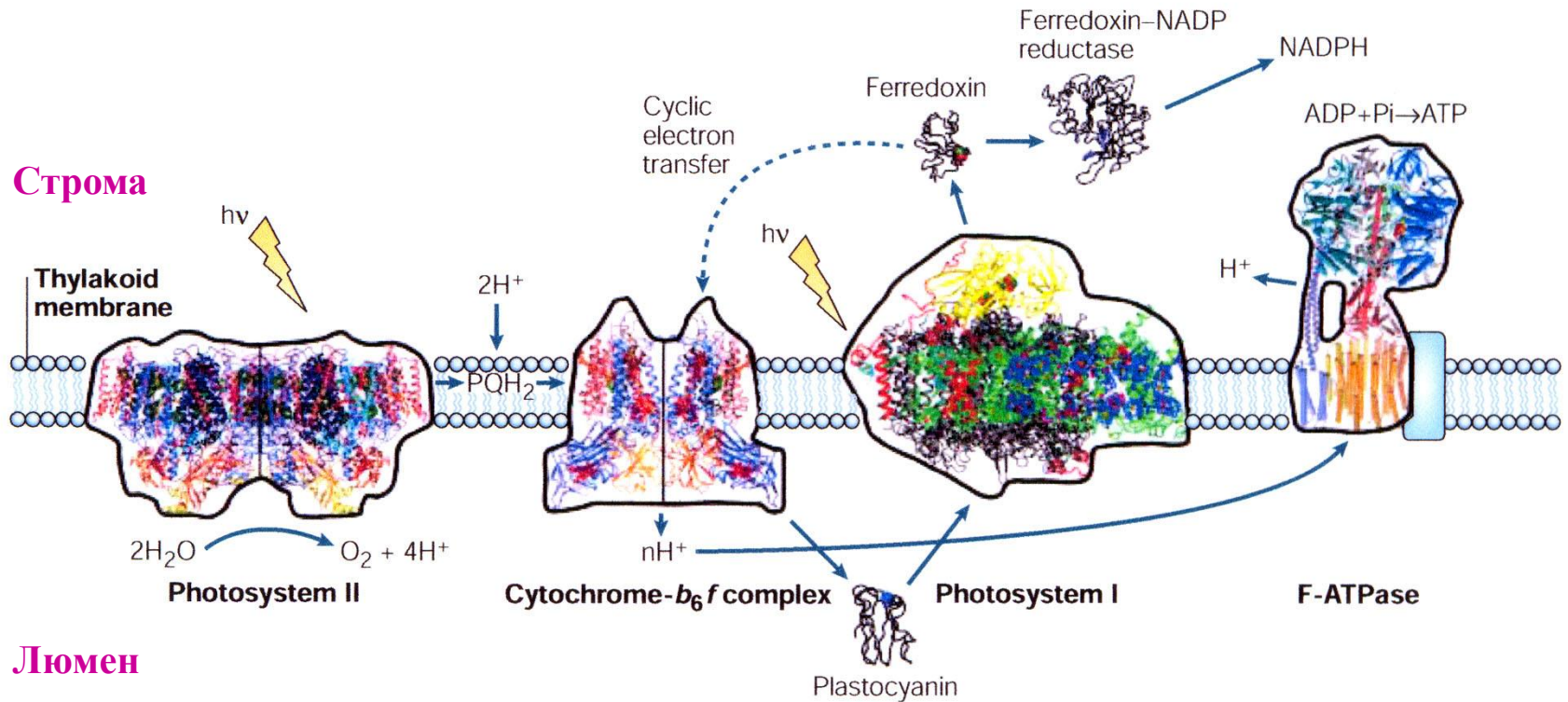
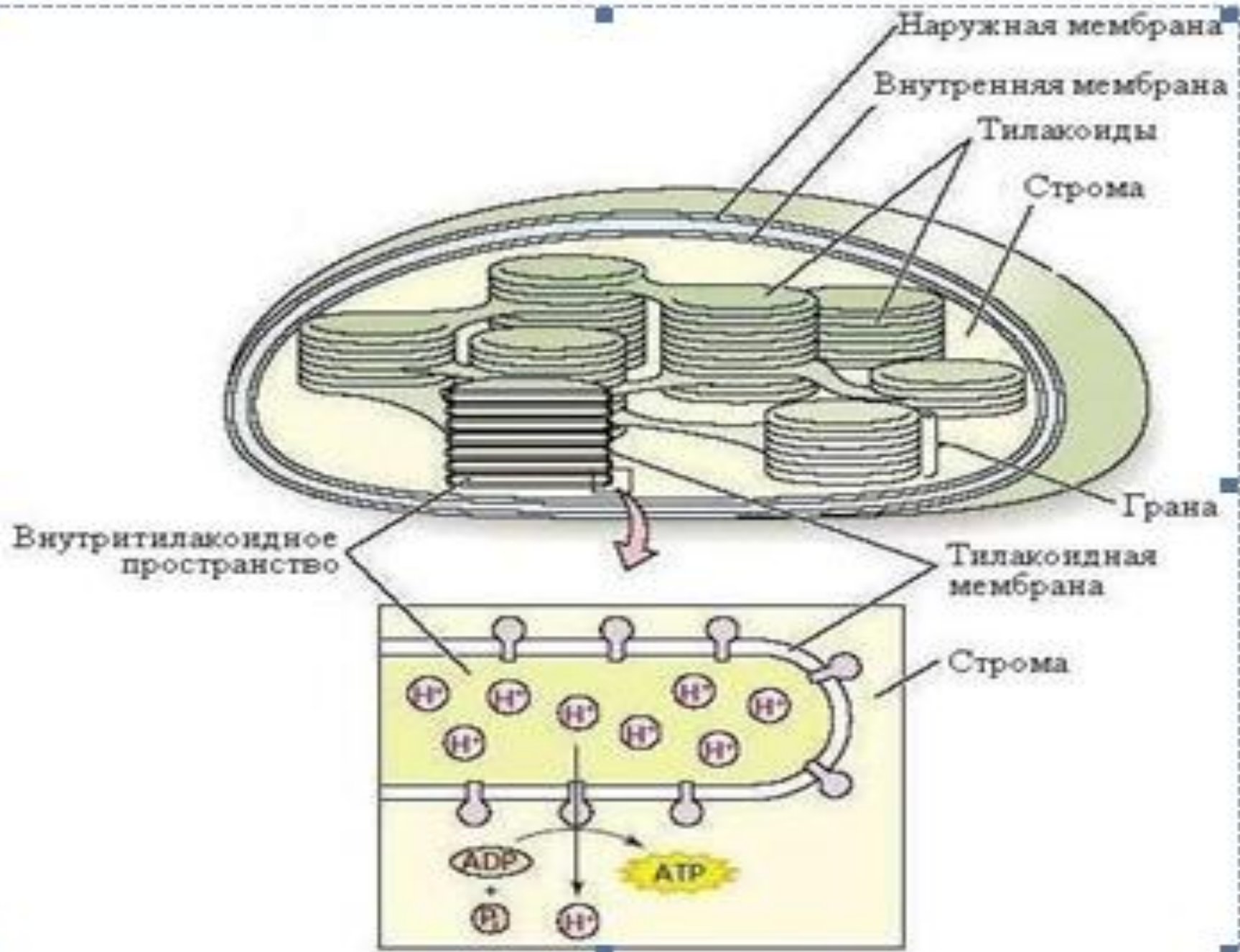


Рис. 17 Схема локализации электрон-транспортной цепи в мембране тилакоида и предполагаемый механизм переноса протонов во внутритилакоидное пространство

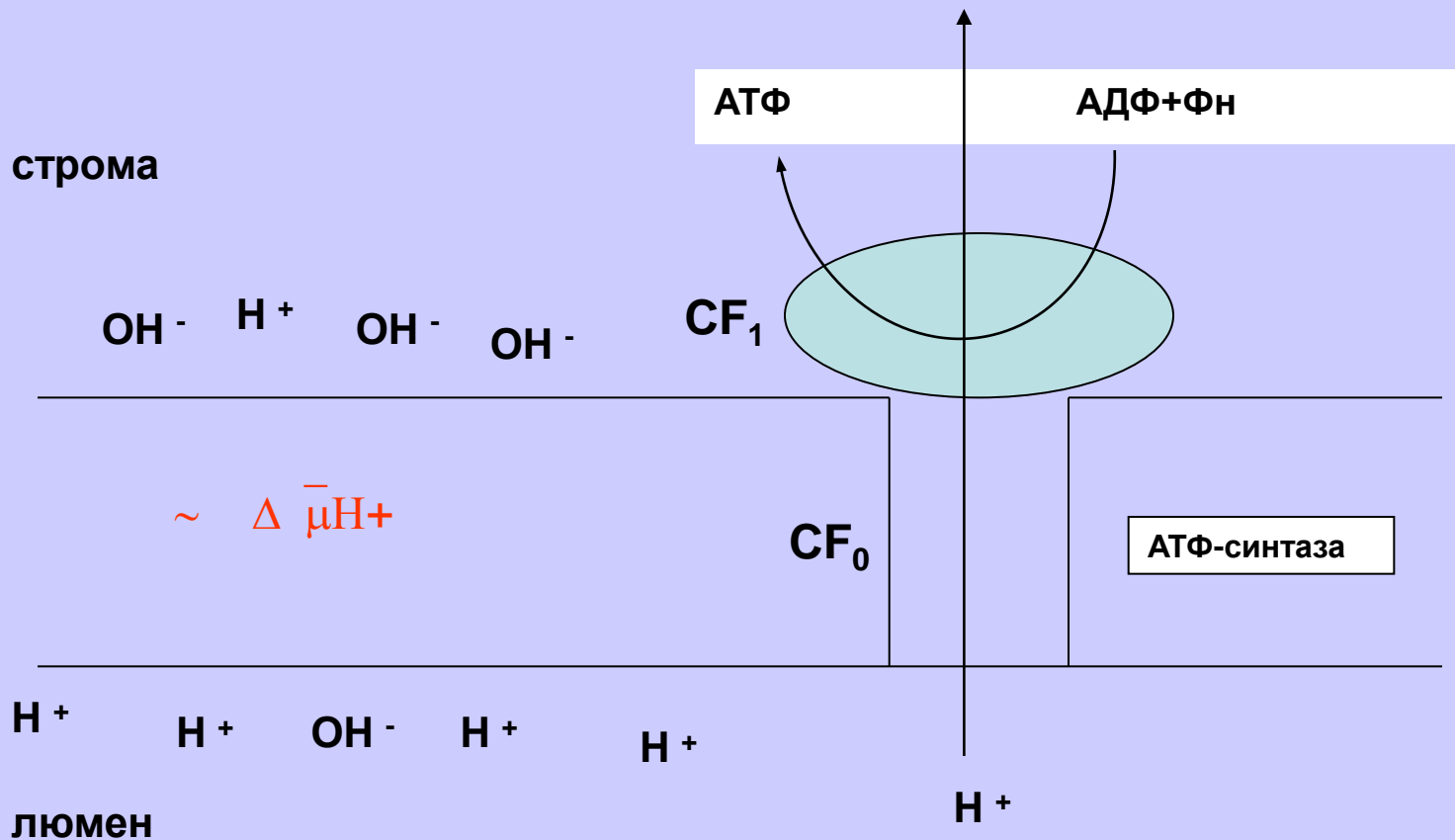


# Организация фотосинтетического аппарата, «реальная картинка».





# Энергия $\Delta\mu_{H^+}$ используется для синтеза АТФ из АДФ и Фн при участии АТФ-синтазы.



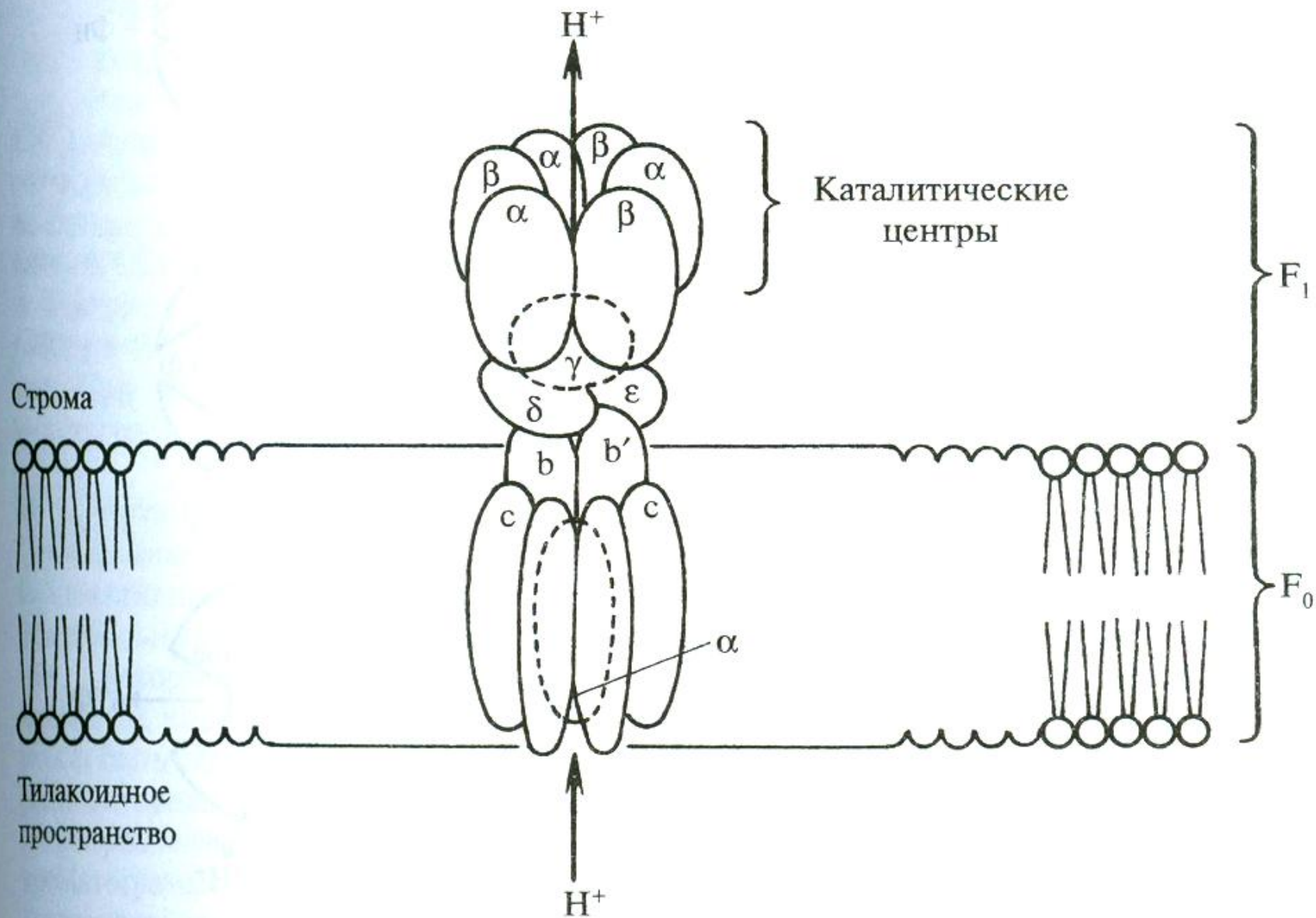


рис. 53

Структура АТФ-синтазного комплекса (Boyer, 1997)