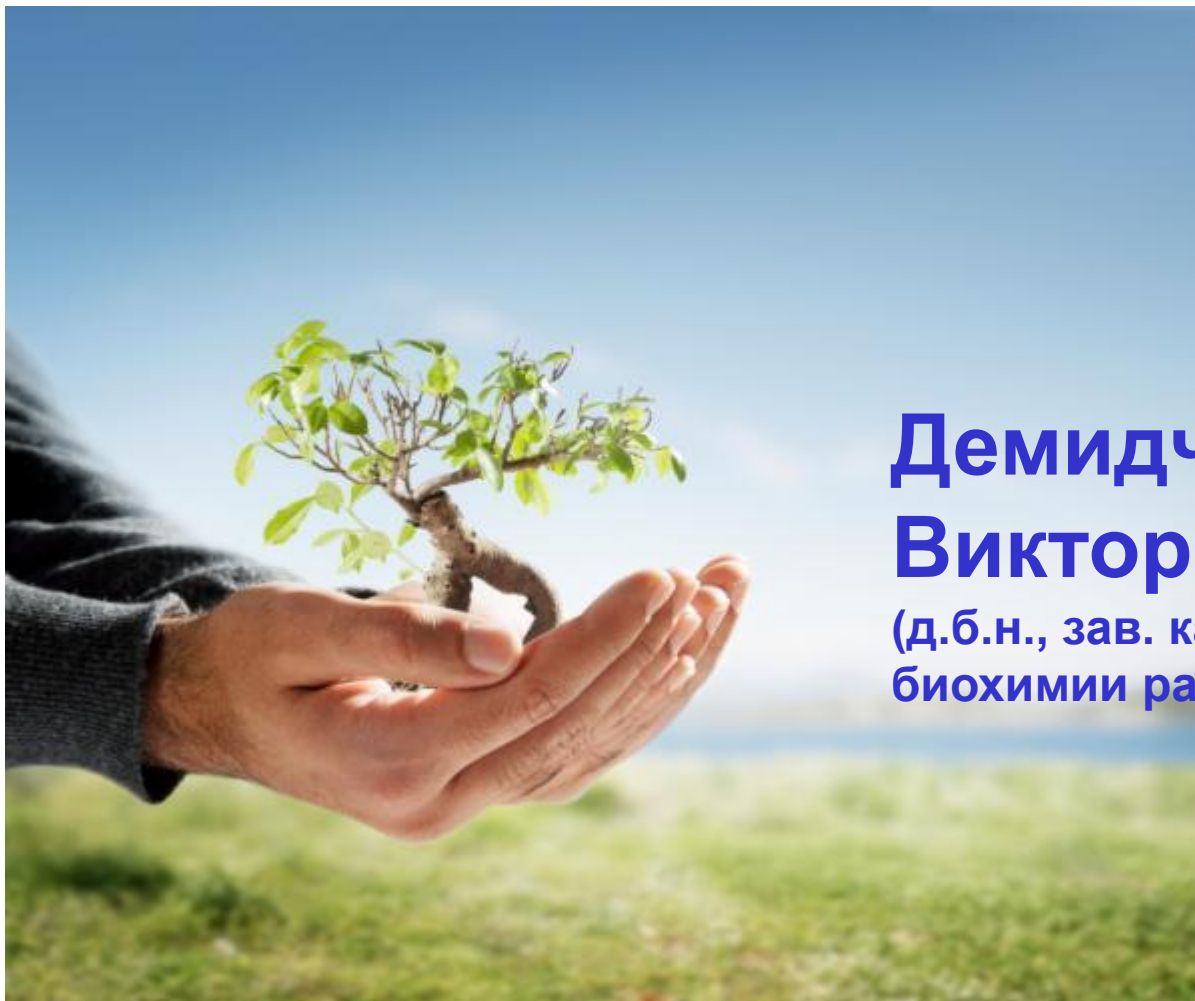


# Физиология растений



**Демидчик Вадим  
Викторович**

(д.б.н., зав. каф. физиологии и  
биохимии растений)

# ПОГЛОЩЕНИЕ СВЕТА ПИГМЕНТАМИ

Можно условно разделить фотосинтез на **4 основные стадии**, отличающиеся по своей природе, скорости реакций, по значению и сущности процессов, происходящих на каждой стадии.

## I стадия – физическая:

это фотофизические реакции поглощения энергии пигментами и её миграции в реакционный центр; солнечная энергия запасается в виде энергии электронного возбуждения молекул пигментов.

Все реакции быстрые и протекают со скоростью  $10^{-15}$  –  $10^{-9}$  с. Первичные реакции поглощения энергии локализованы в светособирающих антенных комплексах (ССК).

II стадия – фотохимическая. Реакции происходят в реакционных центрах со скоростью около  $10^{-9}$  с. На этой стадии энергия электронного возбуждения пигмента используется для разделения заряда.

В этом случае электрон с высоким энергетическим потенциалом передается на первичный акцептор и образуется система с разделенными зарядами, содержащая определенное количество энергии уже в химической форме.

Окисленный пигмент восстанавливается за счет окисления донора. А – акцептор, Д – донор. Продукты, образующиеся на фотохимической стадии, нестабильны. Электрон может вернуться к окисленному пигменту с бесполезной потерей энергии.

## III стадия – реакции транспорта электронов.

Фотосинтетическая **электрон-транспортная цепь (ЭТЦ)** организована в хлоропластах в виде трех основных функциональных комплексов:

1 - фотосистема I (ФС I)

2 - фотосистема II (ФС II)

3 - цитохром b6/f-комплекс

-ЭТИ СИСТЕМЫ СЛОЖИЛИСЬ И «ОПТИМИЗИРОВАЛИСЬ» ЭВОЛЮЦИОННО

В результате работы ЭТЦ образуются восстановленный ферредоксин и НАДФН, а также богатые энергией молекулы АТФ, которые используются в темновых реакциях восстановления  $\text{CO}_2$ .

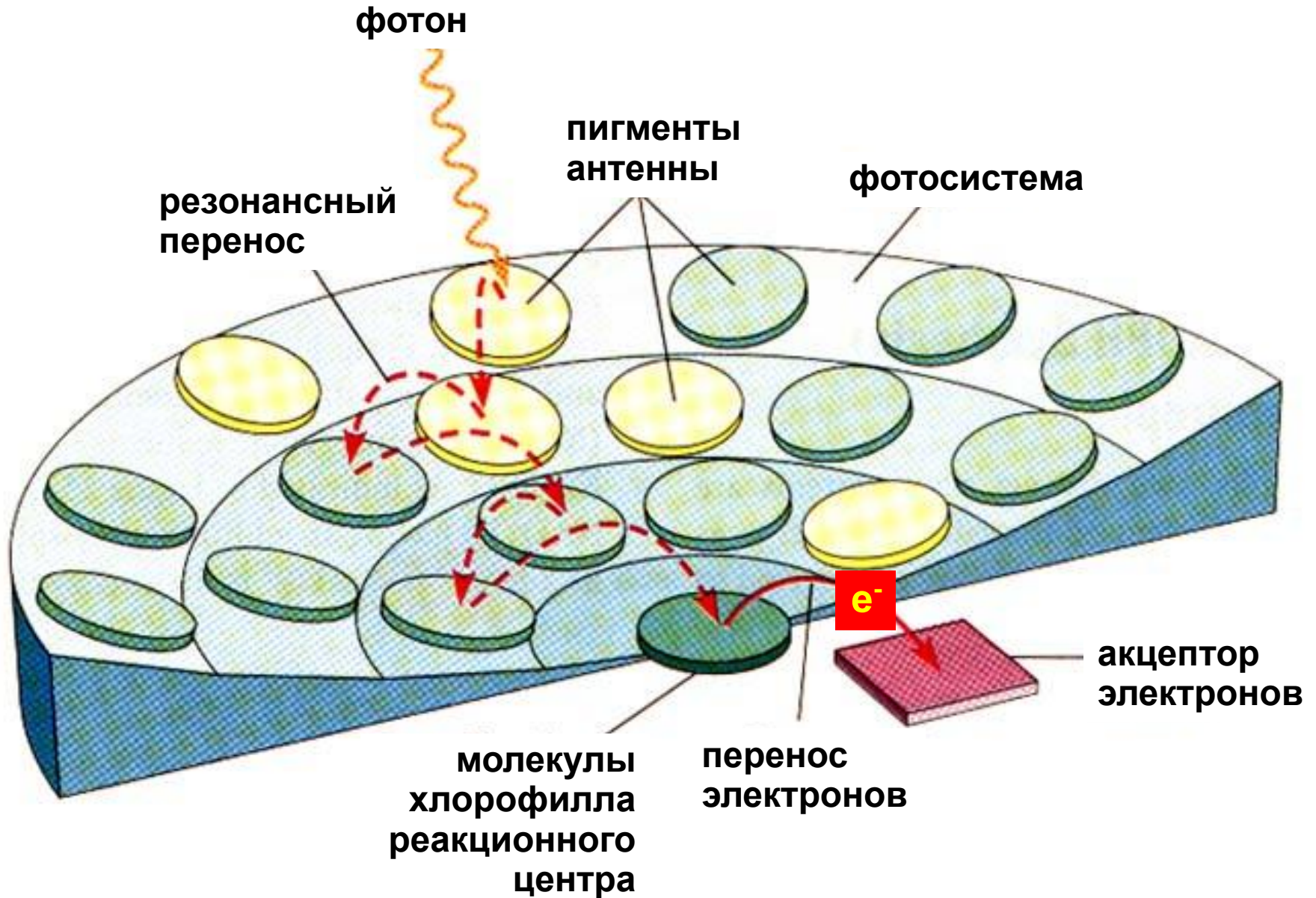
## IV стадия – «темновые» реакции.

**это более медленные биохимические реакции поглощения и восстановления  $\text{CO}_2$ .**

**В этих реакциях образуются восстановленные углеводы, в которых запасается солнечная энергия, поглощенная и преобразованная в «световых» реакциях фотосинтеза.**

**Скорость «темновых» ферментативных реакций –  $10^{-2}$  –  $10^{-4}$  с (миллисекундный диапазон).**

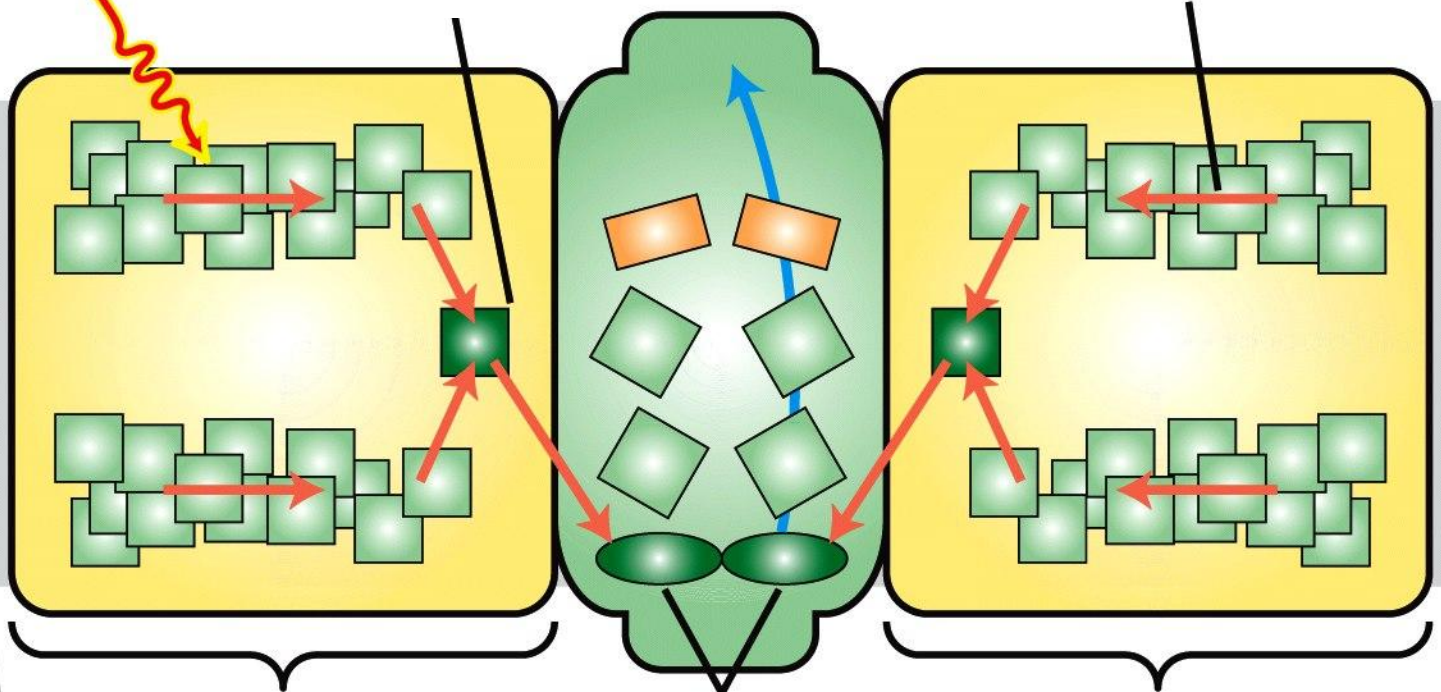
# Возбуждение пигментов и передача энергии



**«СВЯЗУЮЩИЙ»**  
**СВЕТ** хлорофилл-мостик  
 реакционный центр  
 перенос энергии путем резонанса

**строма**

**лумен**



**Тилакоидная мембрана**

**Свето-собирающий комплекс (ССК)**

**Специальные спаренные молекулы хлорофилла**

**ССК**

Figure 12-34a  
 Molecular Cell Biology, Sixth Edition  
 © 2008 W. H. Freeman and Company

**Спин электрона – это не направление его «вращения». Это свойство электрона изменять свое движение в магнитном поле определенным образом.**

**Спин – «собственный момент импульса элементарных частиц». Он имеет квантовую природу.**

**Возможны две ориентации спина: параллельно или антипараллельно локальному магнитному полю (имеющемуся в любом атоме).**

**Величина полного спина обозначается символом  $S$ .**

**Количество возможных ориентаций электронного состояния в пространстве спина или молекулы – спиновая мультиплетность – выражается формулой  $2S + 1$ , где  $S$  – величина полного спина целого атома или молекулы. Например, если  $S = 0$ , это значит, что проекция спинов всех электронов на направление магнитного поля взаимно уничтожается и величина  $2S + 1$  равна 1 и такое положение называется синглетным. С другой стороны, когда  $S = 1$ , такое положение называется триплетным ( $2S + 1 = 3$ ).**

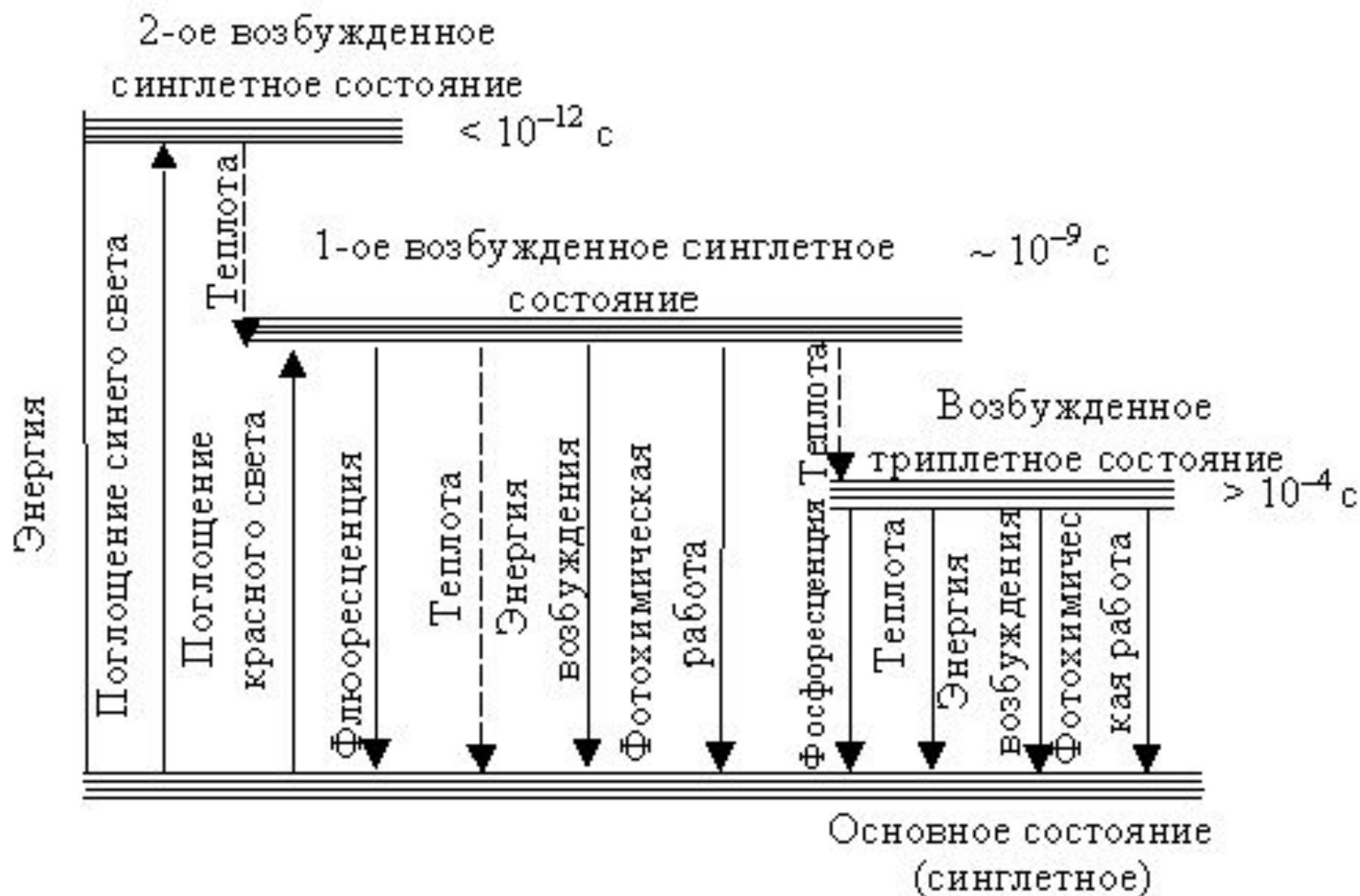


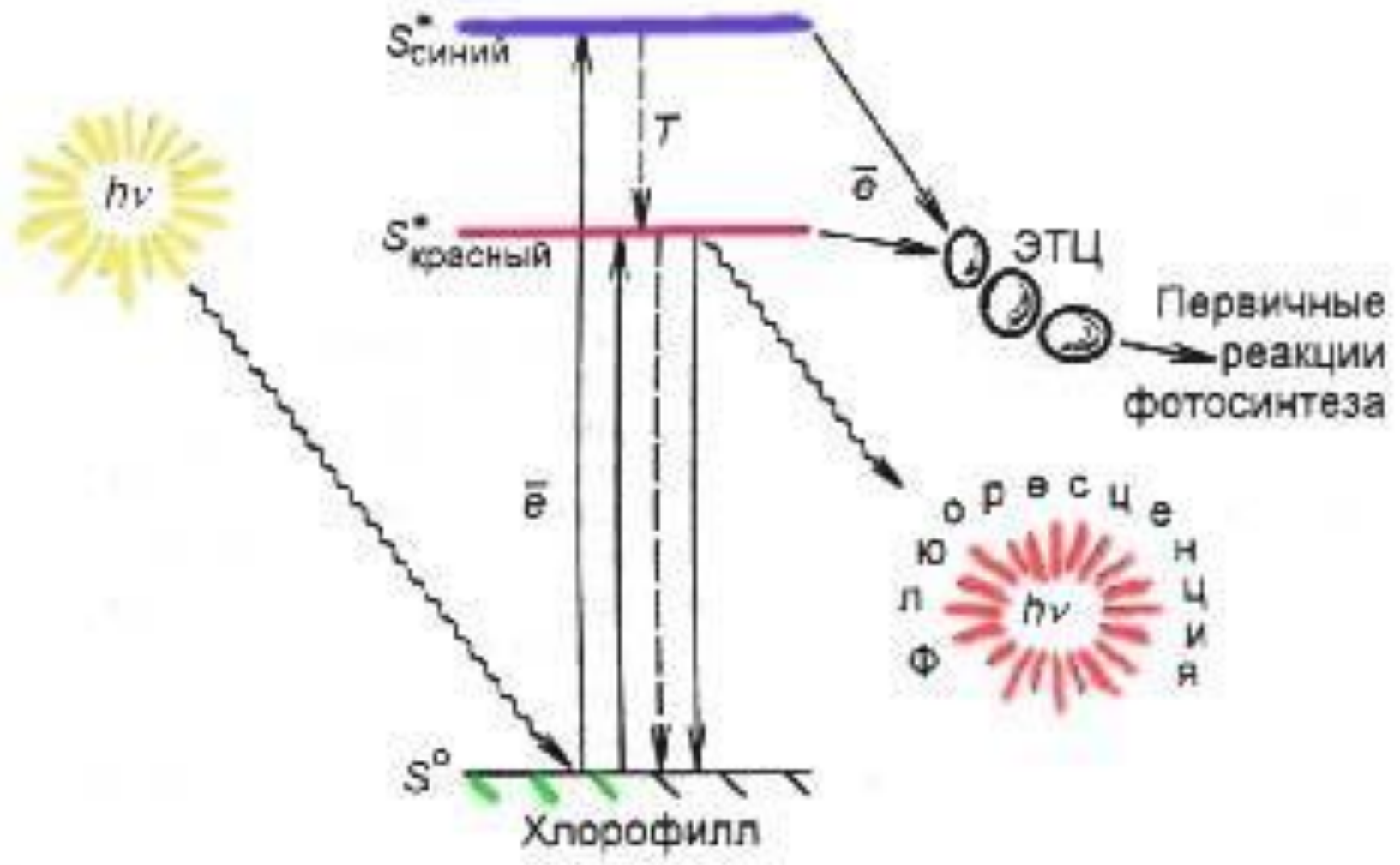
**Обычно электроны находятся на нижнем, основном энергетическом уровне.**

**Поглотив квант света, электрон переходит на более высокий энергетический уровень ( $\pi$ -орбиталь), а на основном остается электронная «дырка».**

**Поглощенная энергия запасается в виде энергии электронного возбуждения.**

**Это соответствует переходу молекулы в возбужденное состояние.**





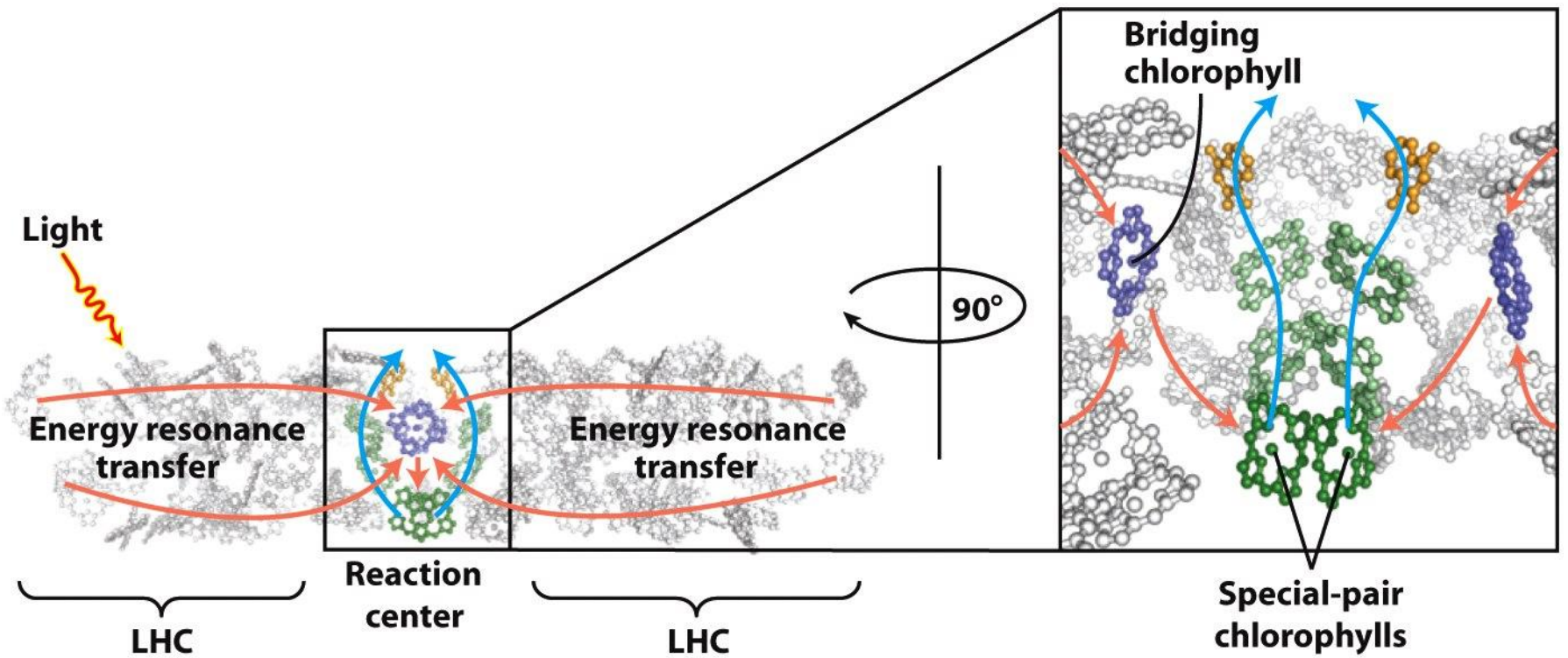
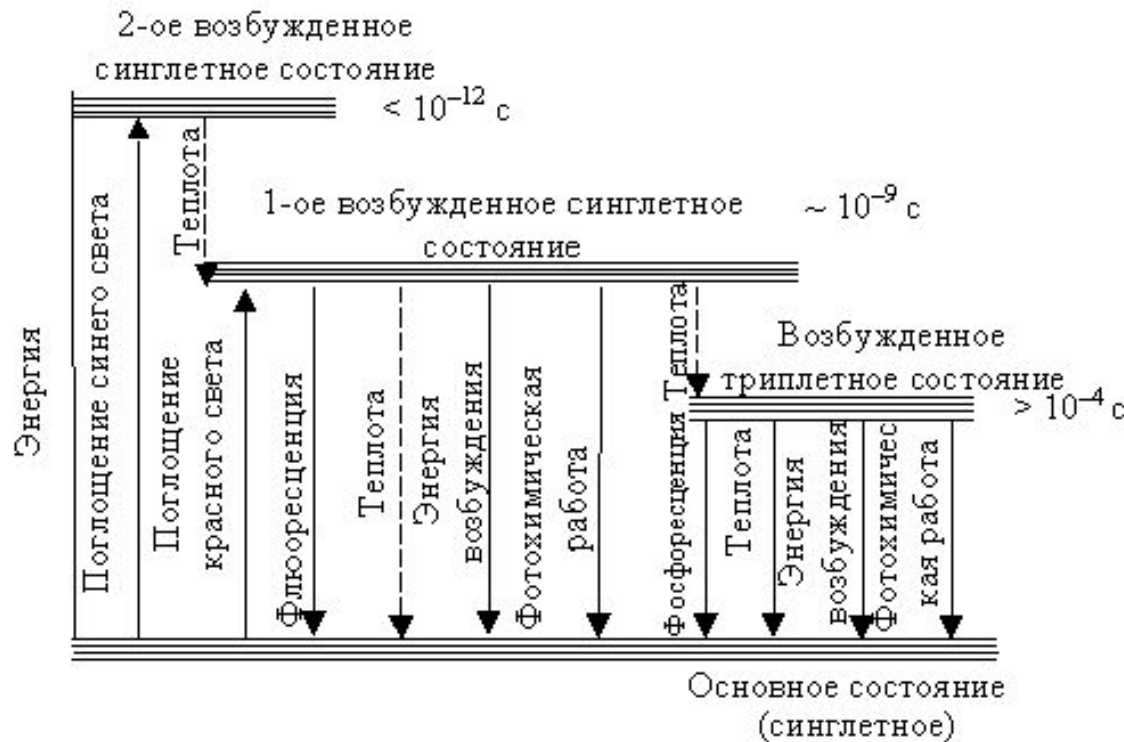


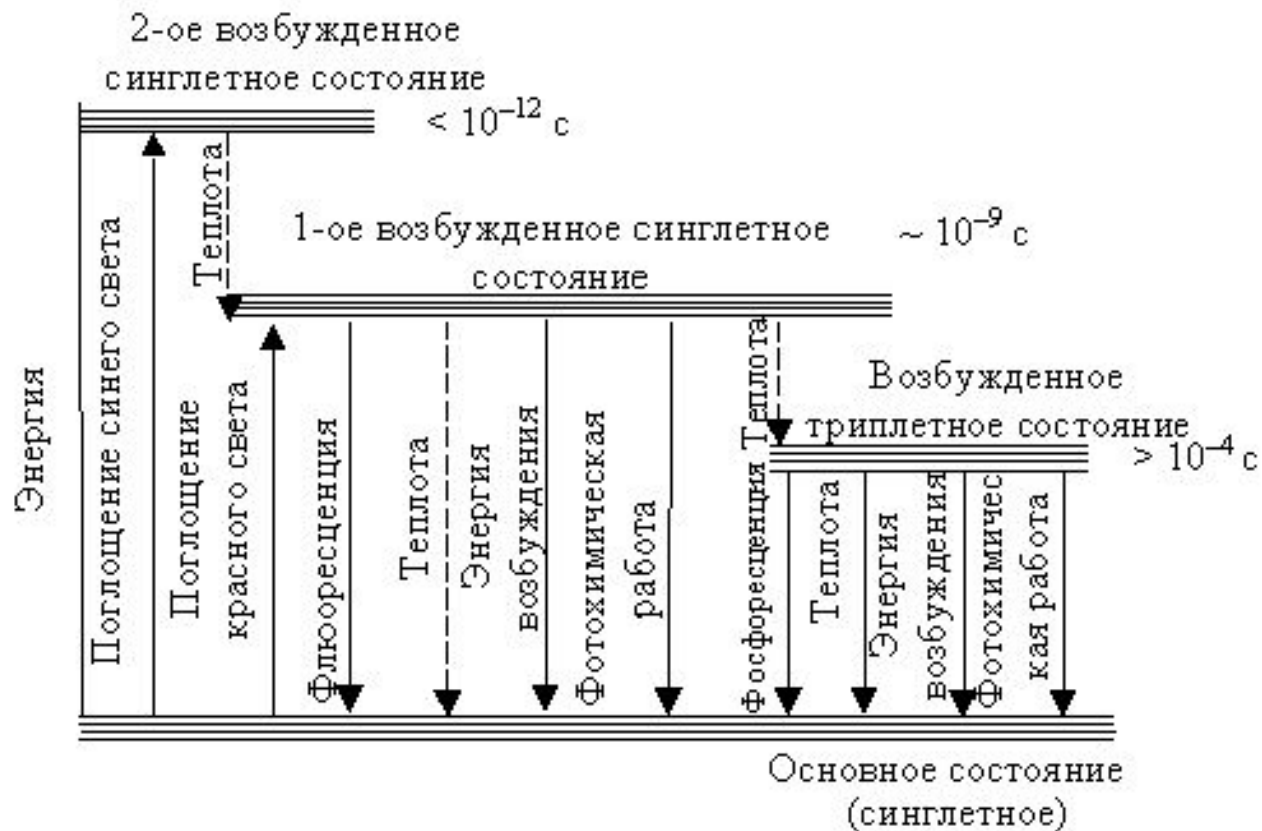
Figure 12-34bc  
*Molecular Cell Biology, Sixth Edition*  
 © 2008 W. H. Freeman and Company



Поглощение молекулой Хл а одного кванта красного света (энергия = 41 ккал/энштейн) приводит к переходу молекулы в **первое синглетное возбужденное состояние**, протяженность жизни которого  $\sim 10^{-9}$  с.

Поглощение кванта **синего света**, который имеет большую энергию (65 ккал/энштейн), приводит к возникновению еще более короткоживущего (менее  $10^{-12}$  с) второго возбужденного синглетного состояния.

Первое возбужденное синглетное состояние может с поворотом спина и тратой тепла (10 ккал/моль) переходить в первое возбужденное триплетное состояние (протяженность жизни больше  $10^{-4}$  с).

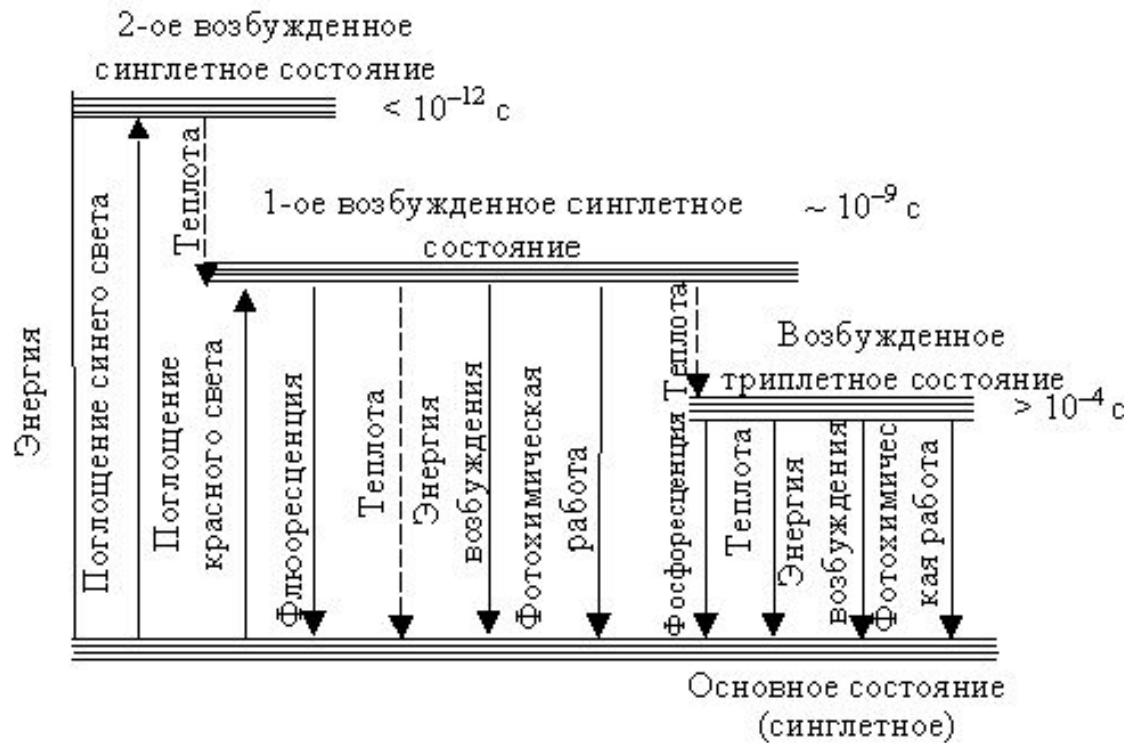


## Дезактивация возбужденного состояния,

происходит вследствие

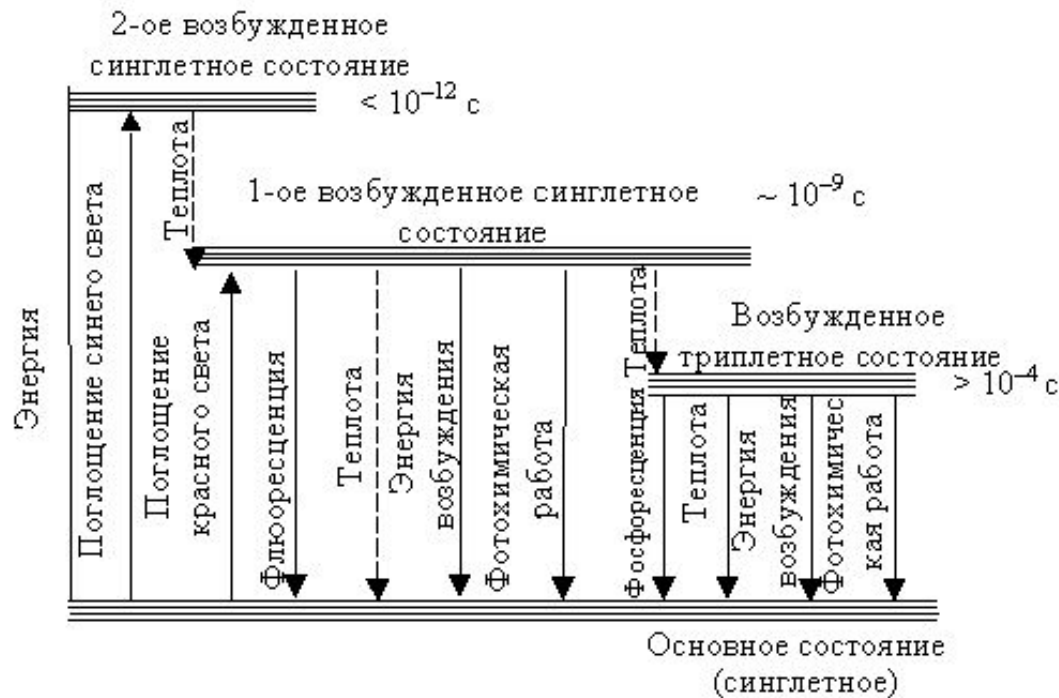
- (1) фотохимической работы,
- (2) флуоресценции,
- (3) Фосфоресценции
- (4) тепла.

Безизлучательные переходы характерны для всех состояний.



**Фотохимическая работа** представляет собой перенос электронов против градиента потенциала, от вещества с большим положительным редокс-потенциалом к веществу с более отрицательным редокс-потенциалом.

Выделенный хлорофилл при облучении флуоресцирует в 10 раз сильнее листа.



**Флуоресценция** — излучательный переход возбужденного из синглетного состояния  $S_1$  в основное состояние  $S_0$ .

**Фосфоресценция** — имеет другую природу, чем флуоресценция; возбужденный электрон покидает молекулу, вследствие чего происходит концентрирование заряда в одном месте, перераспределение электронов, в результате чего излучается квант(ы) света. Длительность фосфоресценции около  $10^{-3}$  с. Ву М.

Синглет-триплетные переходы имеют т.н. «квантово-механический запрет», поэтому время жизни возбужденного состояния при фосфоресценции составляет порядка  $10^{-2}$ – $10^{-4}$  с, в отличие от флуоресценции, для которой время жизни возбужденного состояния составляет  $10^{-7}$ – $10^{-8}$  с.



**Пигменты в хлоропластах образуют у высших растений две системы.**

**Каждая из них составляет фотосинтетическую единицу, которая входит в фотосистемы I и II, и состоит из набора молекул вспомогательных пигментов, передающих энергию на одну молекулу основного пигмента (P700 и P680).**

**Последние молекулы входят в состав реакционных центров.**

**В реакционных центрах энергия используется для осуществления химической реакции, центрального звена фотосинтеза.**

**Пигменты, входящие в состав систем, делят на пигменты-ловушки и пигменты-сборщики.**

**Пигмент-ловушка может преобразовывать энергию.**

**Пигмент-сборщик квантов света передает поглощенную энергию пигменту-ловушке.**

**В пигментных системах ловушками являются P700 и P680.**

**Остальные пигменты – сборщики.**

**В результате фотосинтез может происходить и при освещении светом, поглощенным не хлорофиллом а, а, например, каротиноидами.**

**Вероятность резонансного переноса электронного возбуждения изменяется обратно пропорционально шестой степени расстояния между молекулами (расстояние увеличилось в два раза, перенос ослабился в 64 раза).**

**Резонансный перенос энергии между молекулами хлорофилла возможен только в том случае, когда молекулы расположены близко одна от другой. Расстояние (~ 2,8 нм) между центрами молекул хлорофилла в тилакоидных мембранах хлоропластов обеспечивает резонансный перенос энергии возбуждения.**

**Как спектральные свойства хлорофилла, так и расстояние между его молекулами в мембране содействуют эффективной миграции энергии возбуждения от молекулы к молекуле по механизму резонансного переноса.**

**Например, у красных водорослей перенос энергии происходит следующим образом: фикоэритрин (570 нм) → фикоцианин (630 нм) → аллофикоцианин (650 и 670 нм) → хлорофилл а (670–680 нм).**

**Фотосистема** – это совокупность светособирающего комплекса (ССК), фотохимического реакционного центра и связанных с ним молекул-переносчиков электрона.

По современным представлениям фотосистема является важнейшим структурно-функциональным звеном фотосинтетического аппарата.

Две пигментные фотосистемы – это две машины, движущие фотосинтез на световой стадии.

Каждой фотосистеме соответствует отдельный набор пигментов, а также связанных с ними переносчиков электронов, и в каждой фотосистеме происходят свои, только ей присущие, фотосинтетические реакции.

**По одной из оценок в состав ФС I входят первая пигментная система с P700, мономерная форма Хл *a695*, белки, содержащие железо и серу, 1–2 молекулы ферредоксина, по 1 молекуле цитохрома и пластоцианина и 2 молекулы цитохрома *b6*.**

**В состав ФС II – вторая пигментная система с P680, 4 молекулы пластоцианина, 2 молекулы цитохрома *b559* и 6 атомов Mn.**

**В фотосинтетическую ЭТЦ входит и пул пластохинонов – липидрастворимых переносчиков  $e^-$  и  $H^+$ .**

**В состав ССК входят ксантофиллы, хлорофилл b, некоторое количество хлорофилла a. ССК передает поглощенную энергию на реакционный центр.**

**Получив эту энергию, специальная форма хлорофилла (пара хлорофиллов) в реакционном центре переходит в возбужденное состояние ( $\text{Хл}^*$ ).**

**$\text{Хл}^*$  обладает очень высокой реакционной способностью и является сильным восстановителем.**

**В окислительно-восстановительной системе  $\text{A}/\text{A}^-$  происходит восстановление  $\text{A}$  до  $\text{A}^-$ .**

**От  $\text{A}^-$  электрон переходит дальше и через другие компоненты электрон-транспортной цепи переносится на  $\text{НАДФ}^+$ .**

**В состав ССК входят ксантофиллы, хлорофилл b, некоторое количество хлорофилла a. ССК передает поглощенную энергию на реакционный центр.**

**Получив эту энергию, специальная форма хлорофилла (пара хлорофиллов) в реакционном центре переходит в возбужденное состояние ( $\text{Хл}^*$ ).**

**$\text{Хл}^*$  обладает очень высокой реакционной способностью и является сильным восстановителем.**

**В окислительно-восстановительной системе  $\text{A}/\text{A}^-$  происходит восстановление  $\text{A}$  до  $\text{A}^-$ .**

**От  $\text{A}^-$  электрон переходит дальше и через другие компоненты электрон-транспортной цепи переносится на  $\text{НАДФ}^+$ .**

**ФС II и ФС I размещаются последовательно в цепи транспорта электронов от  $\text{H}_2\text{O}$  до  $\text{НАДФ}^+$ .**

**Для восстановления одной молекулы  $\text{НАДФ}^+$  в процессе фотосинтеза необходимо два электрона и два протона, при этом донором электронов является вода.**

**Фотоиндуцированное окисление воды происходит в ФС II, восстановление  $\text{НАДФ}^+$  – ФС I.**

**Таким образом, фотосистемы должны функционировать во взаимодействии для восстановления углерода до сахаров и выделения кислорода.**



ФС II и ФС I размещаются последовательно в цепи транспорта электронов от  $H_2O$  до  $НАДФ^+$ .

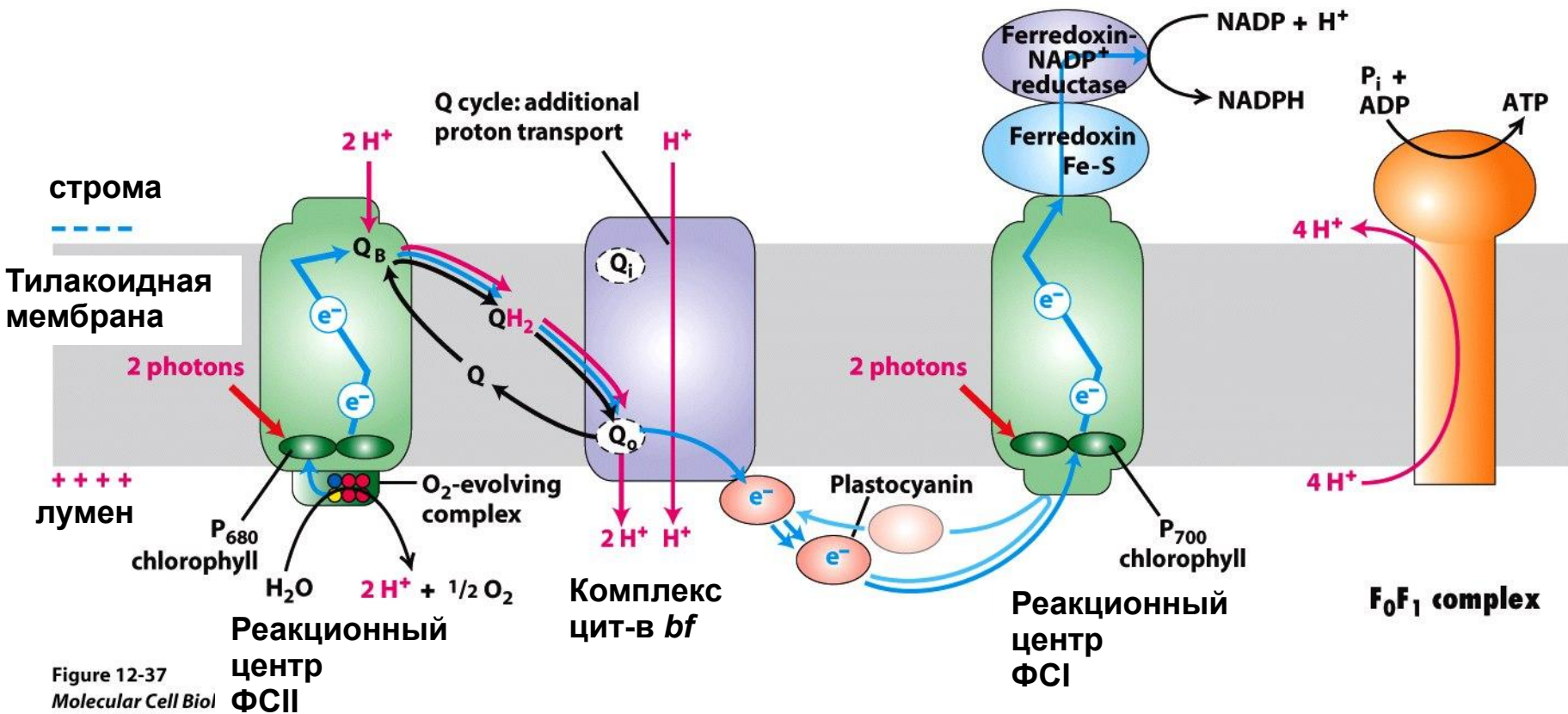


Figure 12-37  
Molecular Cell Biol  
© 2008 W. H. Freeman and Company