

он представляет собой комплекс феофитина и хинонов. От акцептора Q электроны передаются пулу пластохинона, который работает как резервуар, накапливающий электроны между двумя фотосистемами (см. гл. 5).

#### 4.5. Выделение кислорода при фотосинтезе

Реакция фоторазложения воды происходит на внутренней стороне мембраны тилакоида и относится к окислительным реакциям фотосистемы II (рис. 5.2). Возбужденный светом  $P_{680}$  отдает электроны, превращаясь в сильный окислитель  $P_{680}^+$ . Он вызывает окисление первичного донора, отдающего электроны фотосистеме II (обычно его называют Z), и запускает цикл превращений системы S, расщепляющей воду. Система S представляет собой, по-видимому, Mп-белковый комплекс, способный накапливать четыре положительных заряда. В этой системе осуществляются циклические переходы между пятью состояниями  $S_0, S_1, S_2, S_3, S_4$ , каждое из которых отличается от предыдущего потерей еще одного электрона. Таким образом, при поглощении света происходит перенос электрона от реакционного центра на акцептор Q, а затем другой электрон переносится от системы S на реакционный центр. Система S, отдавшая четыре электрона, способна вступить в реакцию с водой, что сопровождается высвобождением кислорода и возвращением системы S в свое наиболее восстановленное состояние  $S_0$ . Несмотря на то что разными авторами предложены многочисленные модели фоторазложения воды и описано выделение белков, содержащих марганец и, по-видимому, входящих в состав каталитического центра, детальный механизм разложения воды до сих пор еще не установлен.

#### 4.6. Опыты по разделению двух фотосистем

В последние годы делаются многочисленные попытки осуществить раздельное выделение из хлоропластов фотосистем I и II. Хлоропласты можно фрагментировать воздействием детергентов — дигитонина, додецилсульфата натрия, тритона X-100, обработкой ультразвуком или путем продавливания под высоким давлением (около 800 атм) через маленькие отверстия в прессе Френча. Полученные фрагменты хлоропластов затем разделяют,

используя методы хроматографии, дифференциального центрифугирования, центрифугирования в градиенте плотности и т. п. Одни из получаемых в результате фракции характеризуются высоким соотношением хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* и большим содержанием  $P_{700}$ , что указывает на обогащение этих препаратов компонентами фотосистемы I. Частицы, обогащенные компонентами одной из фотосистем I и II, были выделены также из сине-зеленых водорослей. Однако полностью разделить активные пигментные системы еще не удается. Особенно трудно получить препараты фотосистемы II, не содержащие фотосистему I. В последнее время благодаря использованию генетических методов были получены мутанты растений и водорослей, не содержащие одной из фотосистем. Наличие таких мутантов, возможно, облегчит выделение более чистых препаратов фотосистем.

При обработке мембран тилакоидов детергентами можно перевести в раствор те белки, которые обычно тесно связаны с мембранами. Растворенные таким образом компоненты можно разделить по их молекулярным массам, используя, например, электрофорез в полиакриламидном геле. Полосы, соответствующие отдельным белковым компонентам, проявятся после обработки геля специальными красителями. Наряду с этим можно получать мутантов растений и водорослей, не имеющих специфических белков или пигментов хлоропластов и вместе с тем утративших какие-либо характерные функции или фотосинтетическую активность в целом. Сравнивая набор компонентов, обнаруживаемых в геле после электрофореза белков из мутантов и из организмов дикого типа, можно установить зависимость между определенной функцией и тем или иным компонентом, например белком или пигмент-белковым комплексом. Таким образом были разделены и предварительно охарактеризованы: связанный с реакционным центром фотосистемы I комплекс  $P_{700}$ —хлорофилл *a*—белок; связанный с реакционным центром фотосистемы II комплекс светособирающий хлорофилл *a/b*—белок; железо-серные белки, связанные с мембраной; цитохром *f*; АТРаза, или сопрягающий фактор, и другие компоненты мембран тилакоидов (см. рис. 8.1).