

5. Транспорт электронов и фосфорилирование при фотосинтезе

В гл. 2 мы рассмотрели фотосинтез как процесс, включающий в себя световые и темновые фазы фиксации CO_2 . Экспериментальное доказательство двухстадийности фотосинтеза и его признание явились важным шагом на пути формирования современных представлений о механизме фиксации CO_2 . Для того чтобы сделать этот шаг, нужны были хлоропласты, способные осуществлять процесс фотосинтеза полностью, т. е. восстанавливать CO_2 до уровня углеводов. Такие хлоропласты впервые получили Арнон, Аллен и Уотли (Арнон, Allen, Whatley), выделившие их в 1954 г. из листьев шпината (методика выделения хлоропластов описана в гл. 3). Им удалось пространственно разделить световую и темновую стадии фотосинтеза и показать, что АТФ и NADPH образуются на свету и затем используются в качестве источника энергии для темновой фиксации CO_2 . Упрощенно это можно изобразить в виде простой схемы, показанной на рис. 5.1.

Световая стадия фотосинтеза, т. е. процессы, которые происходят непосредственно вслед за первичными световыми реакциями (см. гл. 4), включает в себя биохимические реакции с характерными временами от 10^{-5} до 10^{-1} с. Разумеется, первичные световые реакции имеют гораздо более короткие времена, до 10^{-9} с¹. В результате

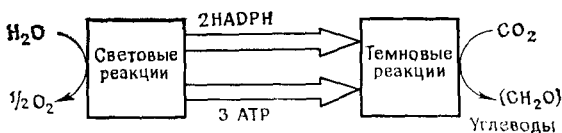


Рис. 5.1. Основные продукты световых и темновых реакций фотосинтеза.

¹ Процессы разделения зарядов и переноса электрона в реакционных центрах происходят еще быстрее — за 10^{-12} — 10^{-10} с. — Прим. перев.

биохимических реакций световой фазы фотосинтеза, во-первых, образуется сильный восстановитель NADPH, во-вторых, при разложении воды выделяется в виде побочного продукта кислород, в-третьих, образуется АТФ — процесс, сопряженный с переносом электронов от воды к NADPH. В настоящей главе мы рассмотрим данные о том, как протекают такие реакции, проследим, на основе каких фактов сложились сегодняшние представления, познакомимся с природой соединений, осуществляющих перенос электронов по электрон-транспортной цепи.

5.1. Окисление и восстановление переносчиков электрона

Образование NADPH, АТФ и O_2 в ламеллах хлоропластов происходит при переносе электронов по цепи переносчиков. Для осуществления переноса электронов необходимо, чтобы каждый переносчик поочередно восстанавливался и окислялся, обеспечивая тем самым перенос энергии электронов по цепи. Восстановление означает присоединение электрона к молекуле данного соединения, окисление — потерю электрона из молекулы. При переносе электрона от одной молекулы к другой первая из них окисляется, а вторая — восстанавливается. Почти любой акт переноса электрона сопровождается высвобождением или поглощением энергии. Не имеет значения, что считать источником энергии — притяжение электрона «окислительной силой» или его отталкивание «восстановительной силой».

Зачастую, хотя и не всегда, перенос электрона сопровождается переносом протона, представляющего собой часть атома водорода. В таком случае под восстановлением подразумевают присоединение атома водорода, под окислением — удаление водорода. Так, присоединяя атомы водорода, $NADP^+$ восстанавливается до NADPH, а CO_2 — до углеводов.

Окислительно-восстановительные потенциалы (или редокс-потенциалы) биологических переносчиков электрона выражают в вольтах, проводя определение при физиологических значениях рН. На шкале окислительно-восстановительных потенциалов пара сильного окислите-

ля $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2$ имеет положительный электродный потенциал $+0,82$ В, тогда как пара сильного восстановителя $\text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2$ (газ) имеет отрицательный потенциал $-0,42$ В. Окислительно-восстановительные потенциалы большинства биологических реакций переноса электронов лежат между этими крайними значениями (см. табл. 5.1). Далее мы увидим, что и перенос электронов при фотосинтезе происходит в диапазоне потенциалов от $+0,8$ до $-0,4$ В, причем достижение этих крайних значений осуществляется за счет световой энергии.

Таблица 5.1. Электродные потенциалы (E_m) некоторых реакций и компонентов хлоропласта

Реакция или компонент хлоропласта	E_m , (В)
P_{680} в ФС II	$+0,9$ (или выше)
$\text{H}_2\text{O}/\text{O}_2$	$+0,82$
P_{700} в ФС I	$+0,38$
Цитохром <i>f</i>	$+0,37$
Пластоцианин	$+0,37$
Fe-S-центр Риске	$+0,29$
Пластохинон	$0,0$
Цитохром b_6	$-0,07$
NADPH	$-0,34$
H^+/H_2	$-0,42$
Ферредоксин	$-0,43$
$\text{CO}_2/\text{CH}_2\text{O}$	$-0,43$
Fe-S-центр А в ФС I	$-0,55$
Fe-S-центр В в ФС I	$-0,59$
X — первичный акцептор электронов в ФС I	$-0,7$ (или ниже)

5.2. Два типа фотосинтетического фосфорилирования

Фотосинтетическое фосфорилирование, т. е. образование АТФ в хлоропластах в ходе реакций, активируемых светом, может осуществляться в двух системах — циклической и нециклической. При нециклическом фотофосфорилировании синтез АТФ связан с «открытым» транспор-