

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 $f$	$+0,37$
Пластоцианин	$+0,37$
Fe-S-центр Риске	$+0,29$
Пластохинон	$0,0$
Цитохром $b_6$	$-0,07$
NADPH	$-0,34$
$\text{H}^+/\text{H}_2$	$-0,42$
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-

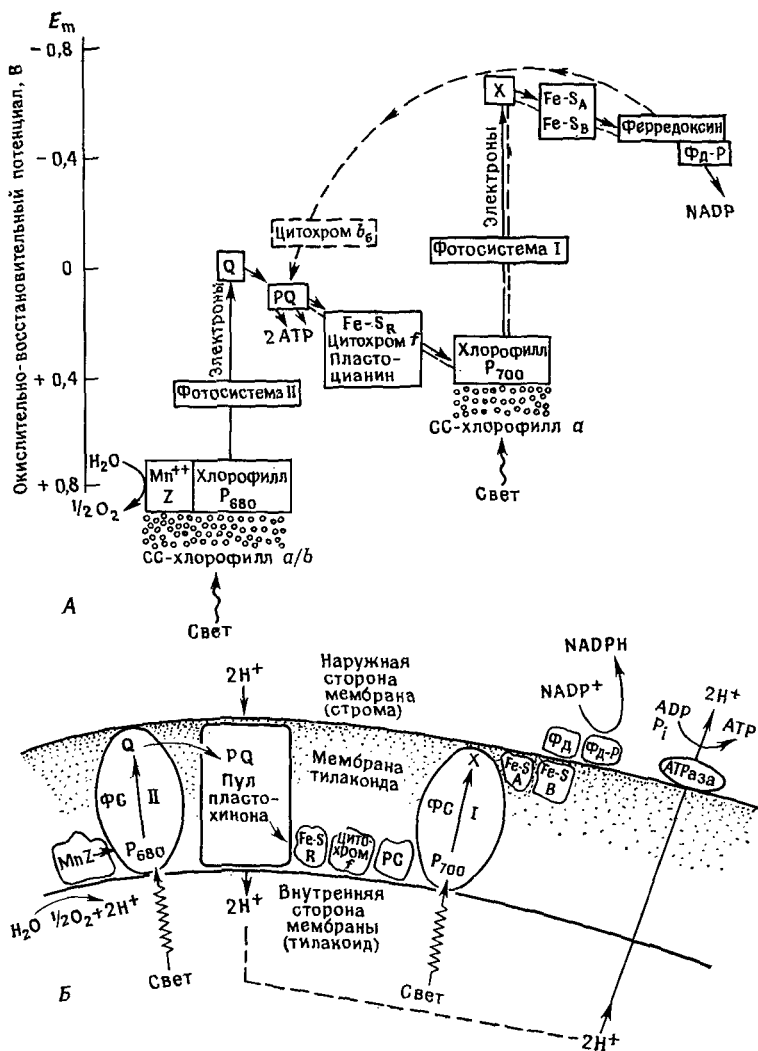
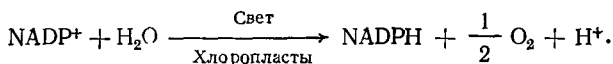


Рис. 5.2. А. Схема электронов в хлоропластах. Сплошной линией показан нециклический транспорт электронов от воды к NADPH; пунктиром — циклический транспорт электронов, обеспечиваемый фотосистемой I. Обозначения: Z — первичный донор электронов для ФС II; Q — первичный акцептор электронов в ФС II; PQ — пластохинон; Fe-S<sub>R</sub> — белок Риске; CC — светособирающий; X — первичный акцептор электронов в ФС I; Fe-S<sub>A</sub> и Fe-S<sub>B</sub> — железо-серные центры; Фд-Р — ферредоксин — NADP-редуктаза. Б. Предполагаемая взаимная ориентация компонентов цепи переноса электронов в мембране тилакоида. Фд — ферредоксин (Bolton, Hall, 1979).

том электрона и сопровождается выделением  $O_2$  из  $H_2O$  и образованием  $NADPH$  из  $NADP^+$ . При циклическом фосфорилировании электроны переносятся циклически через пункты фосфорилирования по «замкнутому» участку электрон-транспортной цепи, и в качестве единственного продукта образуется АТФ. Обе системы показаны на рис. 5.2, А.

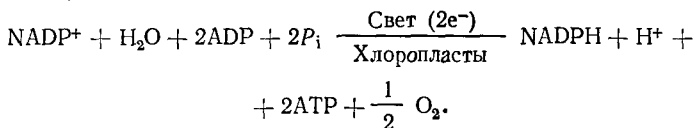
### 5.3. Нециклический транспорт электронов

Нециклический транспорт электронов — это осуществляемое за счет энергии света удаление электронов с низкой энергией из молекулы воды (при этом в качестве побочного продукта выделяется кислород; см. описание реакции Хилла в гл. 2) и транспорт этих электронов по цепи переносчиков со все более низким потенциалом, завершающийся образованием сильного восстановителя  $NADPH$  с потенциалом  $-0,34$  В. Процесс этот можно описать в виде простого уравнения:



Из переносчиков электронов идентифицированы хлорофилл *a*, хиноны, цитохромы *b* и *f*, Fe-S-белки, пластоцианин, ферредоксин, различные редуктазы.

Образование АТФ происходит в результате реакций фосфорилирования, обязательно сопряженных с переносом электронов от хинонов к цитохрому *f*. Иными словами,  $NADPH$  и АТФ образуются в ходе нециклического фосфорилирования, при котором перенос электронов от молекулы воды на  $NADP^+$  сопряжен с синтезом АТФ. Суммарную реакцию можно записать так:



Как явствует из этого уравнения, в мембране хлоропласта молекула  $H_2O$  под действием света расщепляется с выделением атома кислорода ( $1/2$  молекулы  $O_2$ ), а высвобождающиеся при этом два электрона переносятся на  $NADP^+$  вместе с двумя протонами ( $H^+$ ) от молекулы во-