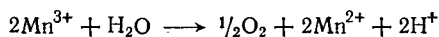


мерно удваивается. Причина этого пока не ясна [1]. Изучение спектральных свойств хлоропластов позволило локализовать фотосинтетические системы — фракционирование вещества хлоропластов и исследование спектров поглощения и флуоресценции двух фракций — легкой и тяжелой — показывает, что легкая фракция содержит преимущественно ФС I, а тяжелая — ФС II (табл. 7.3).

Существенные аргументы в пользу функционирования двух пигментных систем следуют из изучения флуоресценции. Однако мы не располагаем пока сколько-нибудь полной интерпретацией флуоресценции растительных клеток *in vivo*.

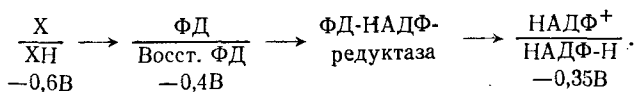
### § 7.5. ФЕРМЕНТАТИВНЫЕ ПРОЦЕССЫ ФОТОСИНТЕЗА

Основными продуктами двух первичных фотохимических реакций являются восстановленное промежуточное соединение ХН и окисленное Z (см. рис. 7.1). Окислитель Z окисляет  $H_2O$  до  $O_2$ , ХН восстанавливает  $CO_2$  до углевода. Процессы эти протекают с участием ферментов. Ферментативная система, участвующая в выделении  $O_2$ , содержит марганец. Установлено, что ион марганца участвует в реакции, фотокатализируемой ФС II (см. табл. 7.3). Пара  $Mn^{3+}/Mn^{2+}$  характеризуется высоким окислительно-восстановительным потенциалом (около 1,5 В). Можно предположить, что  $Mn^{2+}$  испытывает фотоокисление до  $Mn^{3+}$  во второй световой реакции, а затем  $Mn^{3+}$  окисляет воду в темновой реакции:



для чего нужно более чем +0,75 эВ. Конечно, речь здесь идет о  $Mn$  как кофакторе фермента.

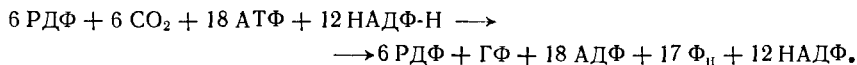
Таким образом, предположительно Z есть фермент, содержащий трехвалентный марганец. Предполагалось, что X это НАДФ<sup>+</sup> (пара НАДФ<sup>+</sup>/НАДФ-Н имеет потенциал —0,35 В). В действительности имеется не менее чем два предшественника — железосодержащий белок ферредоксин ФД и фермент ферредоксин-НАДФ-редуктаза. Установлено, что освещенные хлоропласты восстанавливают пигмент вплоть до —0,6 В [44]. Предположительно потенциал X близок к этой величине. Схема возможных реакций [1] записывается в виде



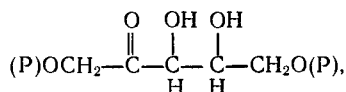
Гораздо лучше известен химический путь, ведущий от  $CO_2$  (восстанавливаемого такими веществами, как НАДФ-Н) к углеводу.

Этот путь был установлен Кальвином и его сотрудниками, широко использовавшими радиоактивную метку — углерод  $C^{14}$  [54—56].

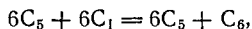
Стехиометрическое уравнение, описывающее брутто-реакцию фиксации двуокиси углерода, имеет вид



Здесь РДФ — рибозо-1,5-дифосфат



ГФ — гексозофосфат. РДФ является первичным акцептором  $\text{CO}_2$ . Путь углерода в фотосинтезе — последовательности темновых реакций — описывается так называемым циклом Кальвина — Бассама. Этот цикл состоит из 13 стадий, катализируемых соответствующими ферментами (см. [55]). Суммарная реакция написана выше. В сокращенных обозначениях



где индексы обозначают число атомов углерода в соединении.

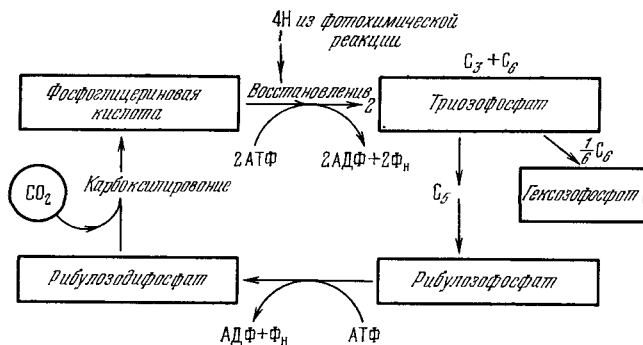
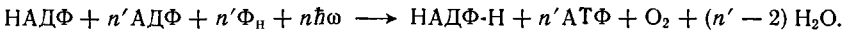


Рис. 7.17. Упрощенная схема цикла превращений углерода по Кальвину.

Упрощенная схема цикла Кальвина показана на рис. 7.17, более детализированная его схема — на рис. 7.18. Результирующий гексозофосфат гидролизуется с отщеплением фосфата. На образование одной молекулы гексозы из 6 молекул  $\text{CO}_2$  расходуется энергия 18 молекул АТФ. Именно эти молекулы образуются при переносе электронов в процессе фотосинтеза —

происходит фотофосфорилирование АДФ. Суммарная реакция имеет вид



Эта реакция реализуется в полной системе с участием пигментных систем и цепи переноса электронов. Главные физические

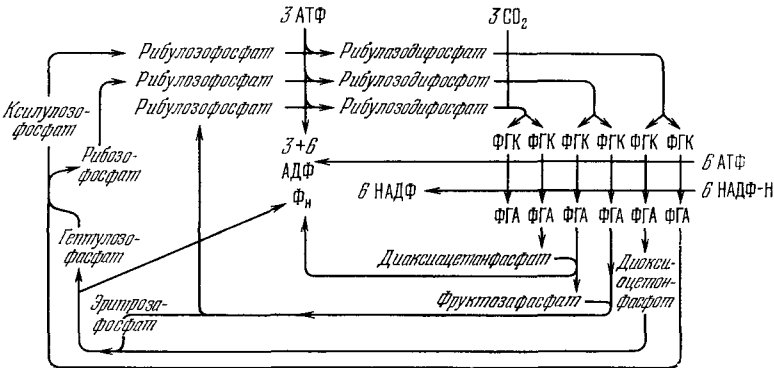


Рис. 7.18. Путь углерода в фотосинтезе.  
ФГК—3-фосфоглицерат, ФГА—глицеральдегид-3-фосфат.

проблемы фотосинтеза относятся к механизму фотофосфорилирования, т.е. превращения световой энергии в химическую энергию макроэрга. Эти проблемы рассматриваются в следующих двух параграфах.

### § 7.6. ХЛОРОПЛАСТЫ

Как уже сказано, фотосинтез происходит в органоидах растительных клеток, именуемых *хлоропластами*. На рис. 7.19 приведена электронная микрофотография среза хлоропласта из листа кукурузы [57]. Хлоропласты имеют диаметры, варьирующие от 3 до 10 мкм, и толщину от 1,5 до 3 мкм. Таким образом, хлоропласт заполняет почти всю клетку зеленой водоросли. На рис. 7.19 в хлоропласте видны примерно параллельные *ламеллы*, погруженные в более светлую строму. У высших растений ламеллы плотно упакованы параллельно друг другу и образуют стопки, называемые *гранами*. Ламеллы представляют собой сечения уплощенных замкнутых мешочков — *тилакоидов*, имеющих диаметр около 5000 Å. Число тилакоидов в хлоропласте порядка 1000. Модель структуры хлоропласта, предложенная Вейером [58], показана на рис. 7.20 [57]. Мембрана тилакоида имеет толщину около 100 Å.