

### § 7.7. ПЕРВИЧНЫЕ ФИЗИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ФОТОСИНТЕЗА

Рассмотрим в заключение физику элементарных процессов, определяющих фотосинтез. Классификация этих процессов — первичных процессов фотосинтеза — дана Борисовым [75]. Рассмотрению подлежат следующие четыре типа явлений.

а. Поглощение света хлорофиллом и вспомогательными пигментами.

б. Перенос (миграция) энергии от поглотивших свет молекул на реакционные центры.

в. Первичное разделение зарядов разного знака.

г. Стабилизация новых носителей энергии во времени для сопряжения с последующими химическими стадиями.

Первая группа явлений хорошо изучена и описана выше. Обратимся теперь к миграции энергии в фотосинтетической системе. В работах Дейзенса [76] и других авторов было показано, что миграция энергии в этой системе действительно существует и происходит по резонансному механизму. В принципе возможны четыре различных механизма миграции [75]. При полупроводниковом механизме возбуждение молекулы светом переводит электрон в зону проводимости, после чего образовавшаяся пара разноименных зарядов (электрон и дырка) перемещается в упорядоченной молекулярной системе, в молекулярном кристалле. Однако в хлоропластах молекулярных кристаллов нет, строгий порядок присущ лишь относительно малым ансамблям молекул хлорофилла. Поэтому полупроводниковый механизм маловероятен [75]. Вместе с тем измерения фотопроводимости слоев Chl *a* и Chl *b* показали, что в максимуме фоточувствительности 7050 Å свободные носители тока появляются через короткое время после освещения (не более чем через  $10^{-8}$  с) [77]. Хлорофилл образует в этих слоях кристаллоподобные упорядоченные структуры.

Упорядоченность молекул пигментов в хлоропластах достаточна для миграции энергии по другим механизмам [78, 79]. Возможна миграция энергии тридцатых возбужденных состояний [16] или резонансная миграция энергии экситонного или индуктивного типа. В двух последних случаях диполь-дипольное взаимодействие приводит к переносу энергии синглетного возбужденного состояния на невозбужденную молекулу [16, 75, 80]. При экситонной миграции она происходит за времена, сравнимые с периодами колебаний (т.е. за  $10^{-12}$ — $10^{-15}$  с), на расстояния до 15—18 Å. Это наиболее быстрый механизм. При миграции индуктивного типа ей предшествует установление термического равновесия возбужденной молекулы со средой, и скорость миграции сильно зависит от температуры. Ряд экспе-

риментальных фактов свидетельствует в пользу быстрого экситонного механизма (см. [75]).

В работе Борисова обсуждаются экспериментальные основания для экситонного механизма [178]. Показано, что первичные физические стадии фотосинтеза, начиная с поглощения кванта и кончая его захватом в реакционном центре, протекают за время, не превышающее некоторый предел. Это критическое время ( $\sim 100$  нс) на полтора-два порядка меньше характерных времен флуоресценции молекул красителей и является предельным для протекания реакций, лимитируемых диффузией. Такая быстрая миграция энергии обеспечивает высокий (более 90%) квантовый выход первичного процесса фотосинтеза и защиту хлорофилла *in vivo* от необратимой фотодеструкции. Экспериментальные данные подтверждают эти выводы для высших растений, зеленых и пурпурных бактерий [179].

Для понимания механизма миграции возбуждения в фотосинтетической системе нужно установить природу участников цепи переноса электронов (ЦПЭ) в хлоропластах и их локализацию. Как мы видели, несмотря на ряд надежно установленных фактов, эта проблема еще не решена. Схемы ЦПЭ, предлагаемые в современных работах, разнятся (см., например, [44, 81], а также [82]). Здесь мы остановимся лишь на некоторых существенных фактах. Еще в 1960 г. было установлено, что у фотосинтезирующих серных бактерий окисление цитохрома с происходит при поглощении света и при температуре жидкого азота [83]. В дальнейшем было показано, что этот процесс реализуется вплоть до гелиевых температур, причем ниже 100 К скорость электронного переноса перестает зависеть от температуры [82, 84]. Сходные результаты получены для хлоропластов растений [82].

Независимость скорости переноса электронов от температуры при низких температурах привела к предположению о туннельном механизме переноса электрона между соседними носителями [84, 86]. Эта концепция была развита в работах [82, 87, 88], и о ней уже говорилось в § 6.6.

Все данные указывают на то, что перенос электронов происходит между центрами, фиксированными в мембране тилакоида. Эти центры могут рассматриваться как достаточно глубокие электронные ловушки, находящиеся на заметном расстоянии друг от друга. Приближенно можно представить центр потенциальной ямой и рассматривать уровни, которые занимает в ней перемещаемый электрон. Решается задача о переносе электрона между двумя соседними компонентами цепи, т. е. между основными уровнями двух потенциальных ям, разделенных барьером.

Эта задача уже рассмотрена в § 6.6. В действующей фотосинтетической системе равновесные конформации молекул в присутствии и в отсутствие электрона могут сильно различаться вследствие электронно-конформационных взаимодействий. После переноса электрона молекула акцептора оказывается в неравновесной конформации, медленно релаксирующей к равновесной. Это создает «динамическую» возможность сбалансированного резонанса и туннельного эффекта.

Приведенные выше соображения имеют пока качественный характер. Для их надежного обоснования необходима детальная информация о геометрии и энергетике ЦПЭ, пока отсутствующая.

Чернавский и сотрудники ([180], см. также монографию [170]) предложили модель ЦПЭ при фотосинтезе. В этой модели важную роль играют пластохиноны. Модель основывается на представлении об ЭКВ [89] — электрон присоединяется к фермент-субстратному комплексу и отделяется от него в результате туннельного эффекта. Модель согласована с перепадом потенциала и позволяет объяснить зависимость процесса от рН. Согласно этой теории процесс в целом весьма далек от равновесия.

Из всего изложенного следует, что сегодня мы многое знаем о фотосинтезе. Вместе с тем фотосинтез представляет собой настолько сложную систему явлений, что для сколько-нибудь полного понимания его молекулярных механизмов необходима еще очень большая работа.

## 7.8. ЗРЕНИЕ

Воздействие света на живые организмы не ограничивается фотосинтезом. Гетеротрофные организмы для своего существования должны получать информацию о пище, а на более высоких уровнях развития и о других факторах жизни, связанных прежде всего со спариванием и с теми или иными опасностями. Соответствующая информация может сообщаться посредством химических, т. е. молекулярных сигналов, воспринимаемых органами обоняния и вкуса, а также посредством механических сигналов (слух, осязание). Некоторые организмы способны воспринимать электрические сигналы и служить их источником. Однако в ходе эволюции гетеротрофных организмов был выработан наиболее совершенный вид рецепции — *фоторецепция* (начиная с фототаксиса у простейших и кончая совершенным зрением позвоночных или членистоногих). Световое излучение характеризуется спектральными свойствами — распределением линий и полос в спектре, их интенсивностями и поляризацией. Тем самым световое излучение особенно информативно. Жизнь