

молекул красителей, она является предельной для протекания реакций, лимитируемых диффузией. Такая быстрая миграция энергии обеспечивает высокий (более 90%) квантовый выход первичного процесса фотосинтеза.

§ 14.3. Хлоропласты

Фотосинтез происходит в органоидах растительных клеток, именуемых хлоропластами. На рис. 14.11 приведена электронная микрофотография среза хлоропласта из листа кукурузы. Диаметр хлоропласта 3—10 мкм, толщина 1,5—3 мкм. Хлоропласт заполняет почти всю клетку зеленой водоросли. На рис. 14.11 видны примерно параллельные *ламеллы*, погруженные в более светлую строму. У высших растений ламеллы образуют стопки, называемые *гранами*. Ламеллы представляют собой сечения уплощенных замкнутых мешочков — *тилакоидов*, имеющих диаметр около 500 нм. Их число в хлоропласте порядка 1000. Модель структуры хлоропласта показана на рис. 14.12. Процессы фотосинтеза локализованы в мембранах тилакоидов, в которых содержатся активные пигменты, прежде всего хлорофилл. Фрагменты тилакоидов реализуют реакции фотоиндуцированного транспорта электронов и сопряженное с ним фотофосфорилирование. В мембранах находятся светособирающие и электронно-транспортные комплексы, и АТФ-синтетазы хлоропластов.

Исследование тилакоидов методом электронной микроскопии показывает, что они содержат регулярные кристаллоподобные

Т а б л и ц а 14.2. Состав граны из тилакоида шпината

Липидная фракция (число молекул)	М. м.	Белковая фракция	М. м.
230 хлорофиллов	206 400	Белки	928 000
48 каротиноидов	27 400	2 атома Mn	110
48 хинонов	31 800	12 атомов Fe	672
116 фосфолипидов	90 800	6 атомов Cu	218
144 дигалактозилдиглицеридов	134 000		
366 моногалактозилдиглицеридов	268 000		
48 сульфолипидов	41 000		
Стероиды	15 000		
Неидентифицированные липиды	175 000		
И т о г о	989 400	И т о г о	929 000

системы плотно упакованных гран. Граны в тилакоидах шпината имеют размеры $18,5 \times 15,5 \times 10 \text{ нм}^3$. М. м. граны оценивается в $2 \cdot 10^6$. Зная состав ламелл, можно определить число молекул различных веществ в гране. Соответствующие данные приведены в табл. 14.2.



Рис. 14.11. Электронная микрофотография среза хлоропласта

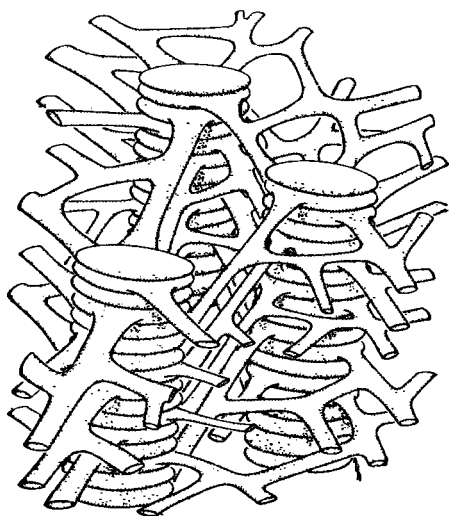


Рис. 14.12. Модель структуры хлоропласта

Число молекул хлорофилла, равное 230, согласуется с независимой оценкой для фотосинтетической единицы (см. с. 448).

Были проведены опыты со слоями Chl *a*, Chl *b* и каротиноидов на стеклянных пластинках. Слои подвергались действию электрических полей с напряженностью до 10^6 В/см и измерялись изменения поглощения. Они оказались совпадающими с изменениями в хлоропластах, индуцированными светом. Изменение поглощения $\Delta A = \Delta I/I$ линейно зависит от изменения потенциала $\Delta\psi$:

$$\Delta\psi = q/C = b\Delta A. \quad (14.3)$$

Здесь q — заряд, перенесенный через мембрану, $C \approx 1$ мкФ — ее емкость, $b \approx 50$ мВ/ ΔA . Ток равен

$$i = C \frac{d\Delta\psi}{dt} = Cb \frac{d\Delta A}{dt}. \quad (14.4)$$

При вспышке, вызывающей один оборот, через мембрану переносится два элементарных заряда на одну электронную цепь. При этом $\Delta\psi \approx 50$ мВ, при длительных вспышках $\Delta\psi_{\max} \approx 200$ мВ, при стационарном освещении $\Delta\psi \approx 100$ мВ. Поле создается наполовину реакцией в ФСІ и наполовину — в ФСІІ.

Установлены также изменения рН, обусловленные электронным транспортом. При освещении хлоропластов внутри тилакоидов может происходить накопление протонов и понижение рН. Отношение числа поглощенных протонов к числу перенесенных электронов равно двум.

При короткой вспышке $\Delta\psi \approx 50$ мВ, но рН много меньше единицы. В этих условиях образование АТФ протекает независимо от ΔpH . Показано, что при единичной вспышке фосфорилирование действительно происходит за счет $\Delta\psi$ с выходом АТФ 0,30 на вспышку и независимо от интервала между вспышками. Фосфорилирование блокируется грамицидином D.

§ 14.4. Механизм фотосинтеза

На рис. 14.13 показана общая схема сопряжения различных процессов в тилакоидной мембране при фотосинтезе, предложенная Виттом (1971). На рисунке указаны схематически следующие события:

1. Миграция и диссипация энергии. Энергия запасается и затем диссипирует в возбужденных пигментах, а также в результате флуоресценции.

2. Световые реакции в ФСІ и ФСІІ.

3. Образование электрического поля вследствие направленного переноса электронов перпендикулярно к мембране, определяемого анизотропной ориентацией ее молекул.

4. Перенос электронов и сопряженный с ним перенос протонов внутрь тилакоидов. Возможный механизм — протеолитические реакции, сопряженные с переносом электрона от H_2O к НАДФ⁺. Образование ΔpH вследствие этих реакций.