

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 ΔрН. Показано, что при единичной вспышке фосфорилирование действительно происходит за счет Δψ 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 ΔрН вследствие этих реакций.

В результате на свету образуется неравновесное распределение ионов между внутренней и внешней сторонами мембраны тилакоида. Это интерпретируется как возникновение энергизованного состояния мембраны. Разрядка этого состояния приводит к фосфорилированию.

Изменение концентрации протонов внутри тилакоидов регулирует скорость переноса электронов между ФС I и ФС II.

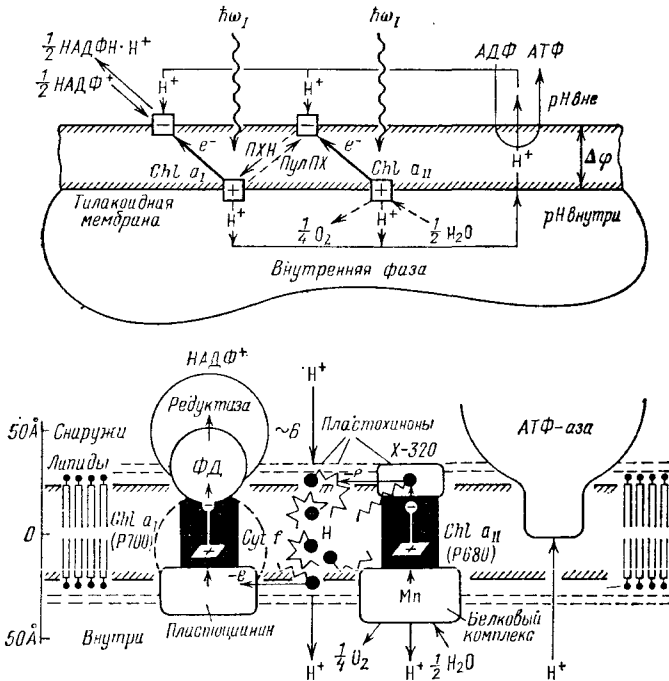


Рис. 14.13. Схема молекулярных процессов в фотосинтезе по Витту

Возможны ионообменные процессы — замена OH^- на Cl^- и протона на K^+ .

В темноте происходит диффузионная убыль ΔpH .

Фотосинтез — сложная совокупность фото- и электрохимических процессов, детали механизмы которых еще во многом не установлены. При количественных оценках применение теории Митчелла к фотосинтезу встречается с трудностями. В этой теории свободная энергия протонов должна превышать энергию фосфорилирования:

$$n_H G_H \geq G_\Phi. \quad (14.5)$$

Здесь $G_\Phi \approx 0,5 \text{ эВ} = 48,3 \text{ кДж/моль}$, n_H — число перемещаемых протонов. В естественных условиях при $\Delta\psi = 50 \text{ мВ}$ и $\Delta pH \approx 2 - 2,5$

$$G_H = e\Delta\psi + kT \cdot 2,3 \Delta pH \approx 0,18 \text{ эВ}. \quad (14.6)$$

Следовательно, n_H должно быть не менее трех. Опыт дает близкую оценку — для синтеза 1 моля АТФ нужно 4 протона. С другой стороны, из отношения $АТФ/2e^- = 2$ и $H^+/e^- = 2$ следует, что на 1 моль АТФ расходуется 2 протона. Энергия их составляет 0,36 эВ, т. е. меньше требуемой для синтеза АТФ, и неравенство (14.5) не соблюдается — энергии одного протона не хватает. Несоответствие проявляется более ярко в условиях импульсного освещения.

Для построения теории фосфорилирования при фотосинтезе необходимы дальнейшие исследования.

На определенных участках цепи наблюдается независимость скорости процесса от температуры при низких температурах. Это привело к предположению о туннельном механизме переноса электронов между соседними носителями (Чанс и Де Во, а также Блюменфельд и Чернавский, см. § 13.4).

Перенос электронов происходит между центрами, фиксированными в мембране тилакоида. Эти центры можно рассматривать как достаточно глубокие электронные ловушки. Можно представить центр потенциальной ямой и рассматривать уровни, которые занимает перемещаемый электрон. Решается задача о переносе электрона между двумя соседними компонентами цепи, т. е. между основными уровнями потенциальных ям, разделенных барьером (§ 13.4). При этом в фотосинтетической системе реализуются электронно-конформационные взаимодействия, к рассмотрению которых уместно подойти с помощью модели потенциальной ямы (см. § 6.6). После переноса электрона молекула акцептора оказывается в неравновесной конформации, медленно релаксирующей к равновесию. Это создает возможность сбалансированного резонанса и туннельного эффекта. Строгая количественная теория, однако, еще не построена.

§ 14.5. Зрение

Наряду с фотосинтезом важнейшим фотобиологическим процессом является процесс фоторецепции, состоящий в получении информации о факторах внешней среды посредством светового излучения. Рассмотрим наиболее совершенный вид фоторецепции — зрение позвоночных.

Схема устройства глаза показана на рис. 14.14.

Глаз — саморегулируемая система. Ее оптические недостатки в значительной мере компенсируются регуляторными механизмами, оптимизирующими работу глаза. Важнейшими из них являются фокусировка изображения на сетчатке и регуляция количества света, попадающего на сетчатку.

Фокусировка изображения на сетчатке производится посредством автоматического изменения радиуса кривизны хрусталика, т. е. посредством аккомодации. Управляющим устройством служит охватывающая хрусталик цилиарная мышца. Ее сокращение или расслабление возникает в ответ на дефокусировку изобра-