

Физиология растений



**Демидчик Вадим
Викторович**

(д.б.н., зав. каф. физиологии и
биохимии растений)

ПОГЛОЩЕНИЕ СВЕТА ПИГМЕНТАМИ

Можно условно разделить фотосинтез на **4 основные стадии**, отличающиеся по своей природе, скорости реакций, по значению и сущности процессов, происходящих на каждой стадии.

I стадия – физическая:

это фотофизические реакции поглощения энергии пигментами и её миграции в реакционный центр; солнечная энергия запасается в виде энергии электронного возбуждения молекул пигментов.

Все реакции быстрые и протекают со скоростью 10^{-15} – 10^{-9} с. Первичные реакции поглощения энергии локализованы в светособирающих антенных комплексах (ССК).

II стадия – фотохимическая. Реакции происходят в реакционных центрах со скоростью около 10^{-9} с. На этой стадии энергия электронного возбуждения пигмента используется для разделения заряда.

В этом случае электрон с высоким энергетическим потенциалом передается на первичный акцептор и образуется система с разделенными зарядами, содержащая определенное количество энергии уже в химической форме.

Окисленный пигмент восстанавливает свою структуру за счет окисления донора. А – акцептор, Д – донор. Продукты, образующиеся на фотохимической стадии, нестабильны. Электрон может вернуться к окисленному пигменту с бесполезной потерей энергии.

III стадия – реакции транспорта электронов.

Фотосинтетическая **электрон-транспортная цепь (ЭТЦ)** организована в хлоропластах в виде трех основных функциональных комплексов:

1 - фотосистема I (ФС I)

2 - фотосистема II (ФС II)

3 - цитохром b6/f-комплекс

-эти системы сложились и «оптимизировались» эволюционно

В результате работы ЭТЦ образуются восстановленный ферредоксин и НАДФН, а также богатые энергией молекулы АТФ, которые используются в темновых реакциях восстановления CO_2 .

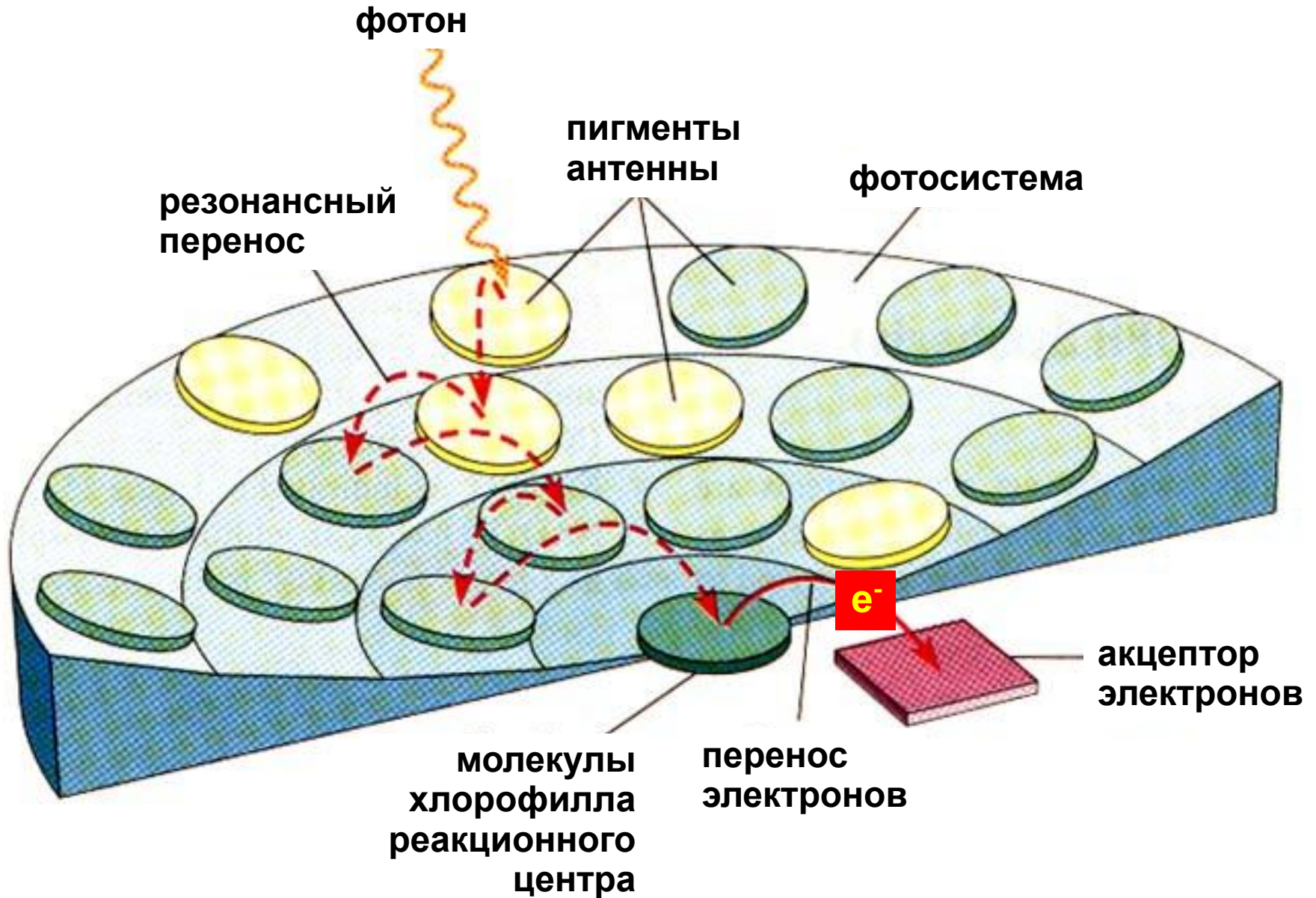
IV стадия – «темновые» реакции.

это более медленные биохимические реакции поглощения и восстановления CO_2 .

В этих реакциях образуются восстановленные углеводы, в которых запасается солнечная энергия, поглощенная и преобразованная в «световых» реакциях фотосинтеза.

Скорость «темновых» ферментативных реакций – 10^{-2} – 10^{-4} с (миллисекундный диапазон).

Возбуждение пигментов и передача энергии



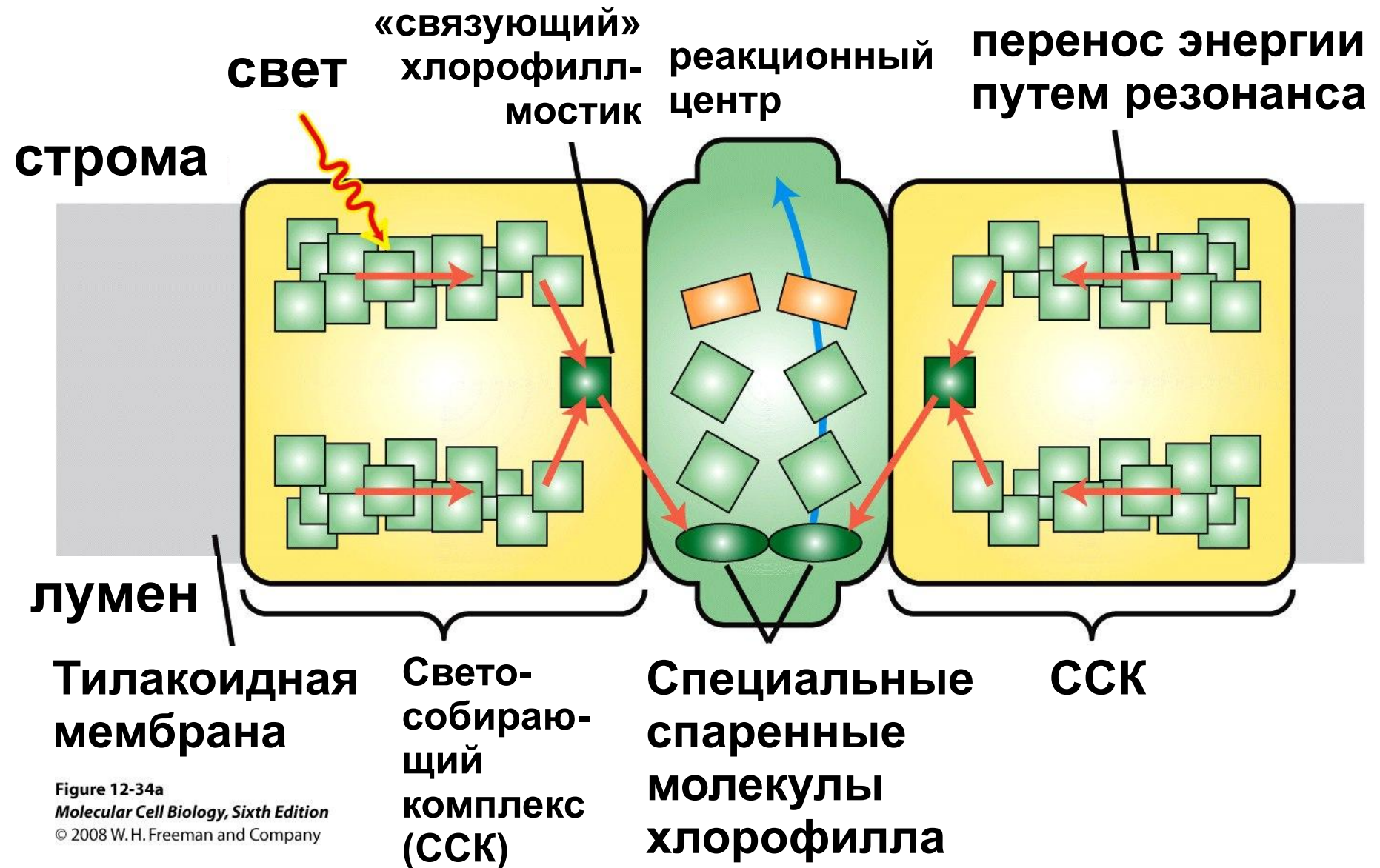


Figure 12-34a
Molecular Cell Biology, Sixth Edition
 © 2008 W. H. Freeman and Company

Спин электрона – это не направление его «вращения». Это свойство электрона изменять свое движение в магнитном поле определенным образом.

Спин – «собственный момент импульса элементарных частиц». Он имеет квантовую природу.

Возможны две ориентации спина: параллельно или антипараллельно локальному магнитному полю (имеющемуся в любом атоме).

Величина полного спина обозначается символом S .

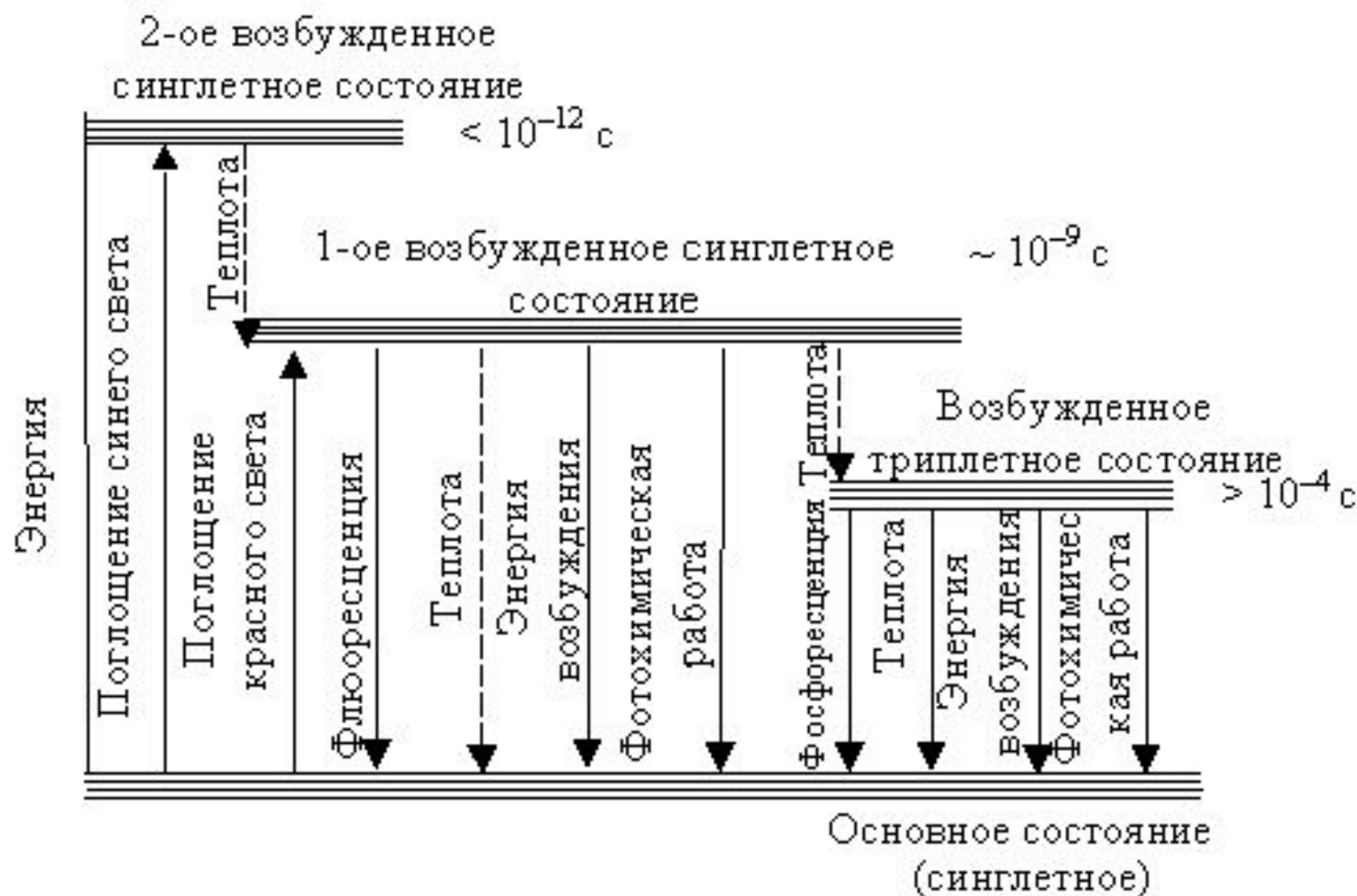
Количество возможных ориентаций электронного состояния в пространстве спина или молекулы – спиновая мультиплетность – выражается формулой $2S + 1$, где S – величина полного спина целого атома или молекулы. Например, если $S = 0$, это значит, что проекция спинов всех электронов на направление магнитного поля взаимно уничтожается и величина $2S + 1$ равна 1 и такое положение называется синглетным. С другой стороны, когда $S = 1$, такое положение называется триплетным ($2S + 1 = 3$).

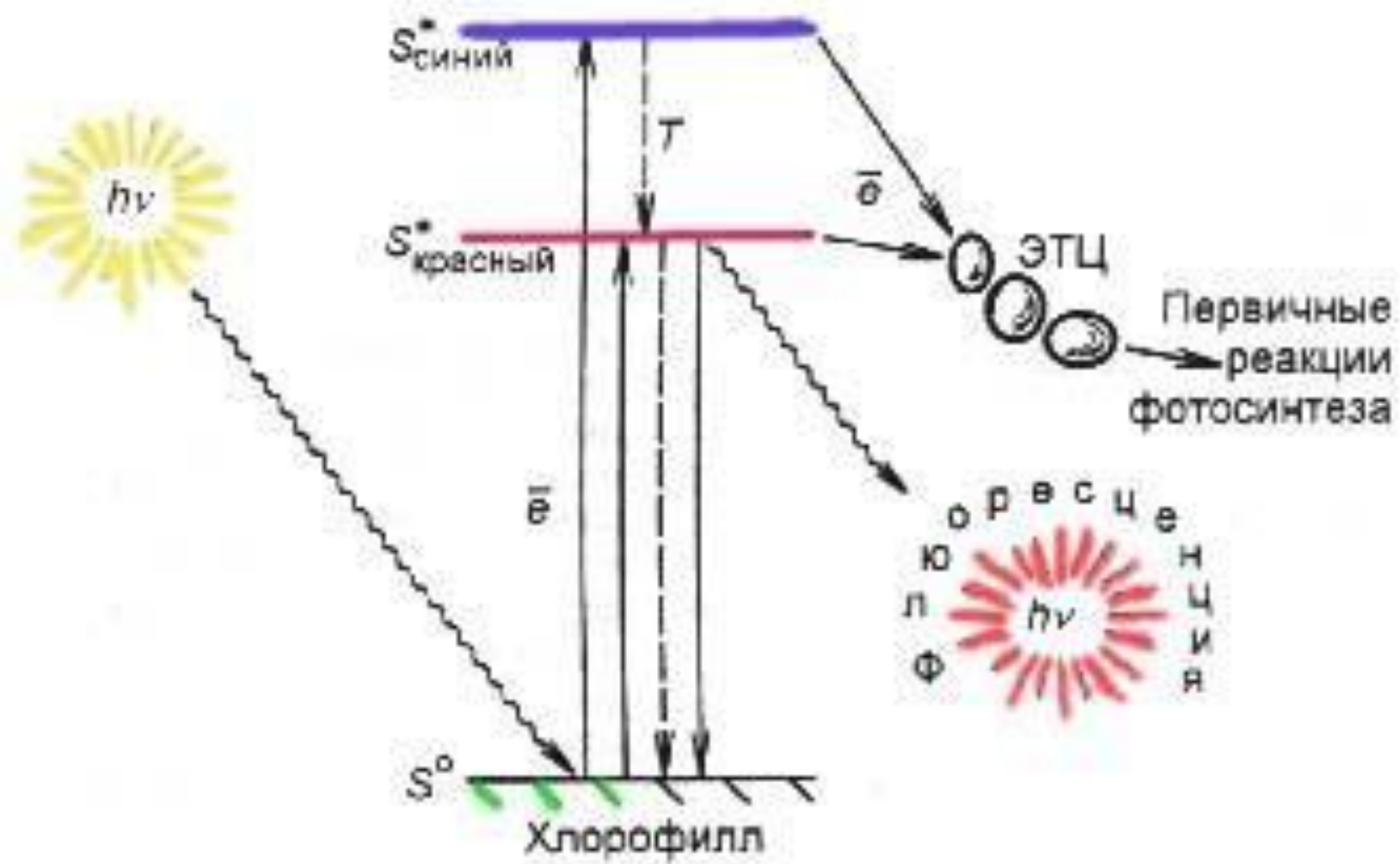
Обычно электроны находятся на нижнем, основном энергетическом уровне.

Поглотив квант света, электрон переходит на более высокий энергетический уровень (π -орбиталь), а на основном остается электронная «дырка».

Поглощенная энергия запасается в виде энергии электронного возбуждения.

Это соответствует переходу молекулы в возбужденное состояние.





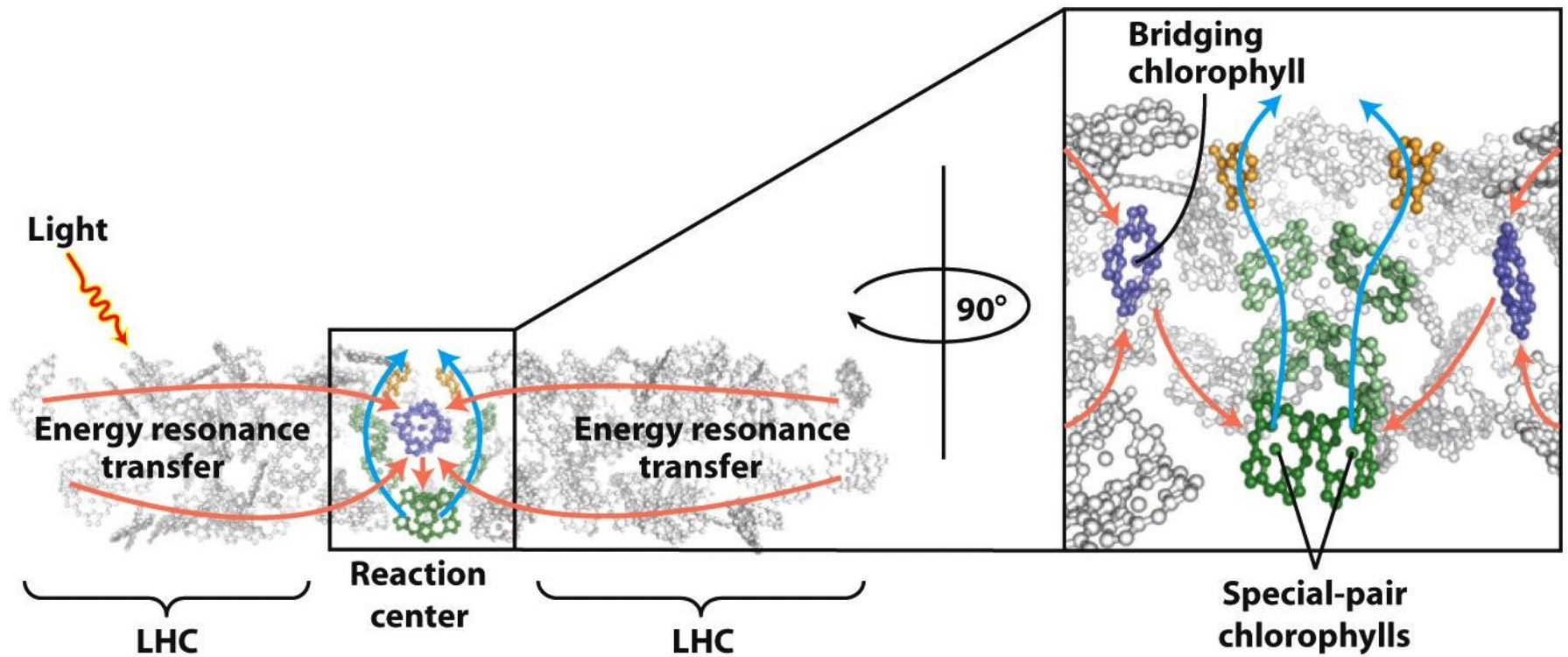
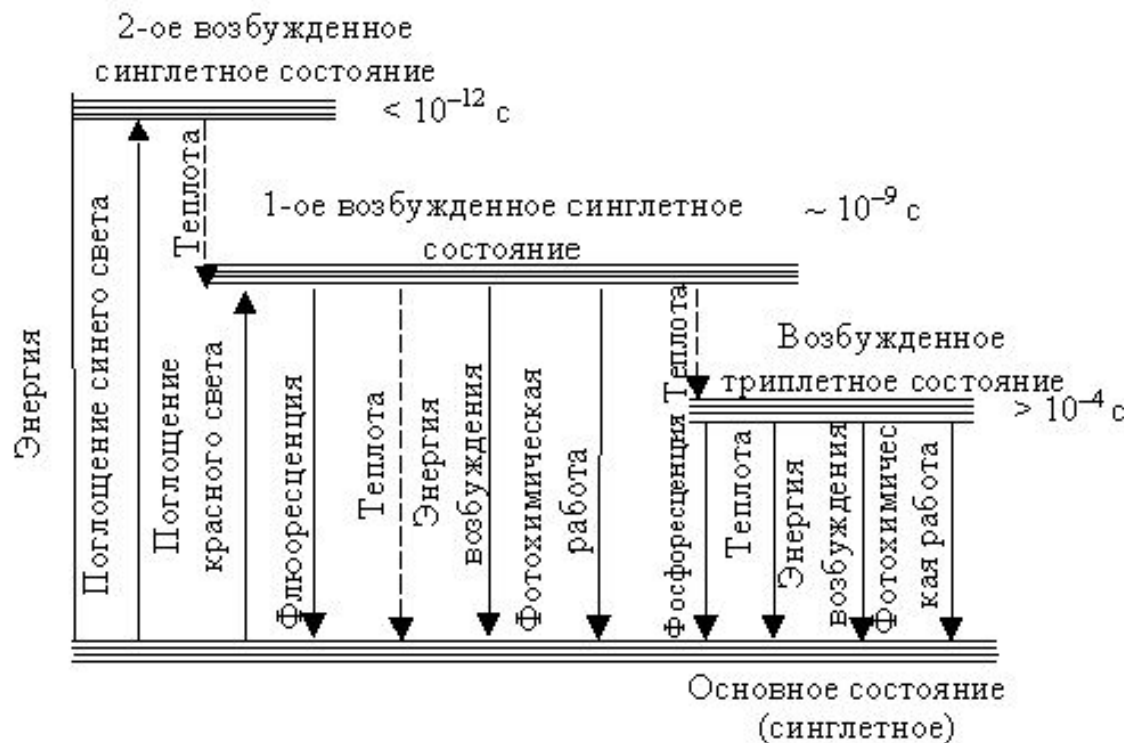


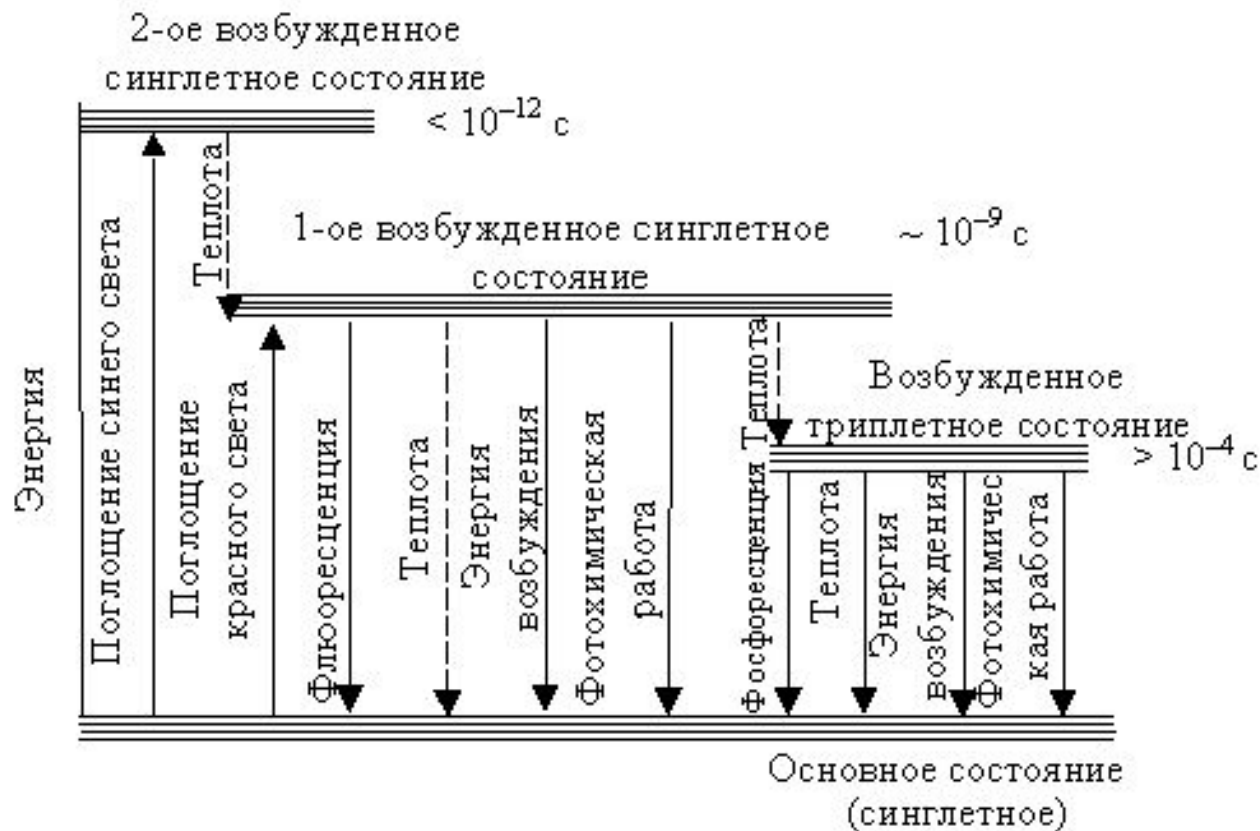
Figure 12-34bc
Molecular Cell Biology, Sixth Edition
 © 2008 W. H. Freeman and Company



Поглощение молекулой Хл а одного кванта красного света (энергия = 41 ккал/энштейн) приводит к переходу молекулы в **первое синглетное возбужденное состояние**, протяженность жизни которого $\sim 10^{-9}$ с.

Поглощение кванта **синего света**, который имеет большую энергию (65 ккал/энштейн), приводит к возникновению еще более короткоживущего (менее 10^{-12} с) второго возбужденного синглетного состояния.

Первое возбужденное синглетное состояние может с поворотом спина и тратой тепла (10 ккал/моль) переходить в первое возбужденное триплетное состояние (протяженность жизни больше 10^{-4} с).

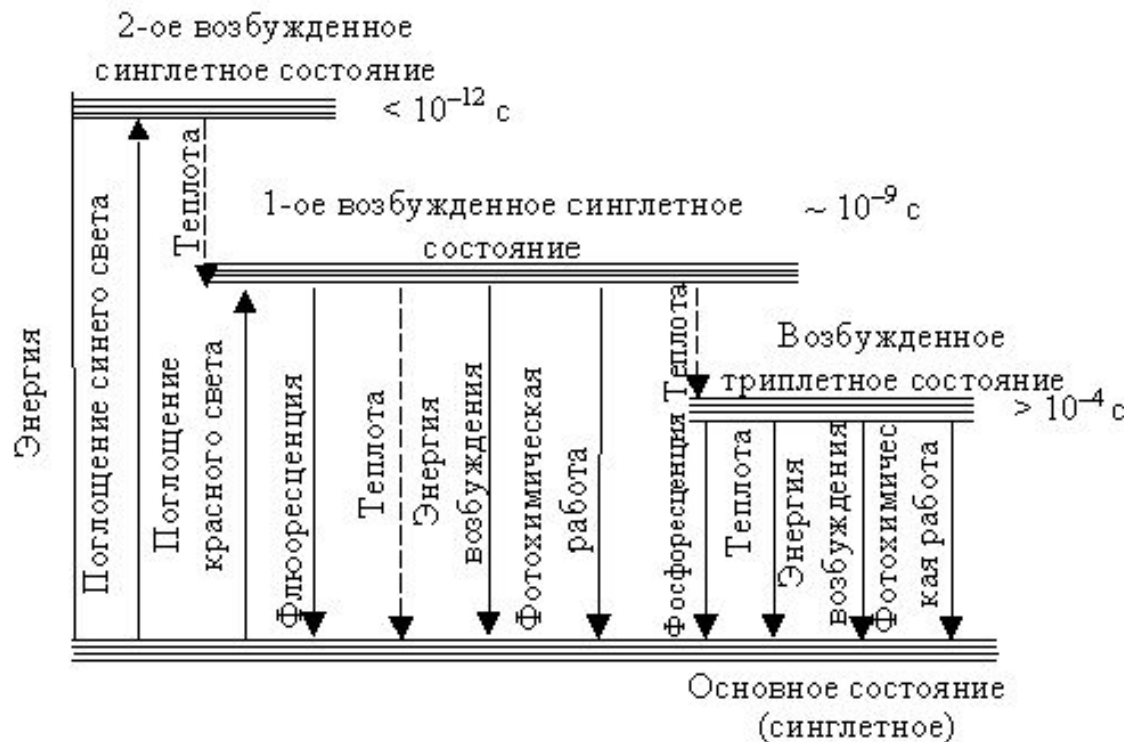


Дезактивация возбужденного состояния,

происходит вследствие

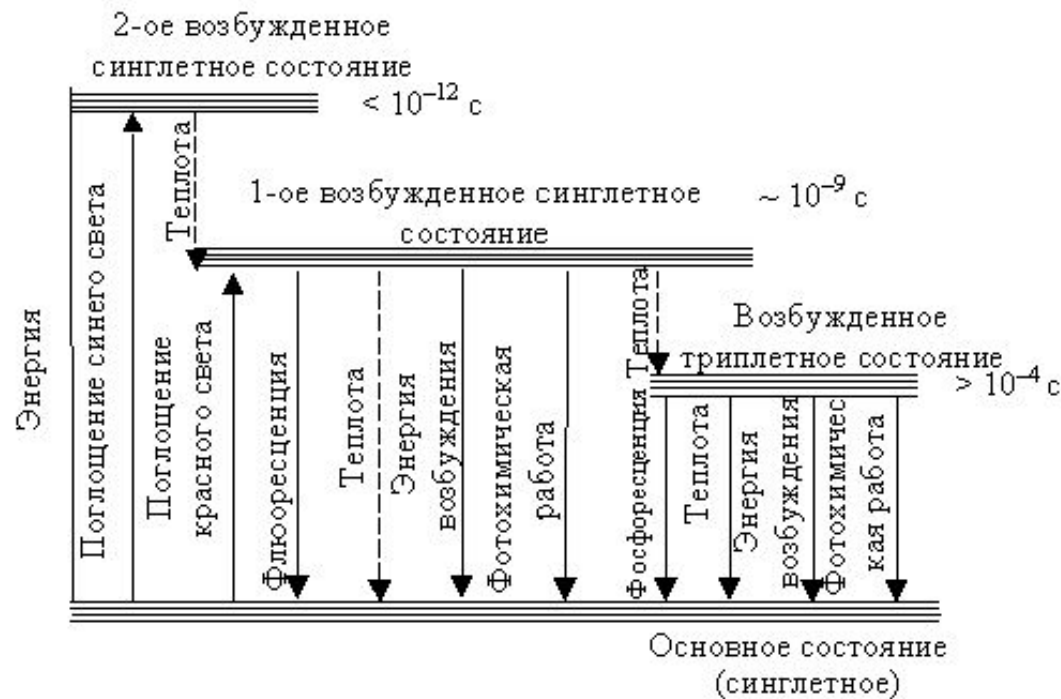
- (1) фотохимической работы,
- (2) флуоресценции,
- (3) Фосфоресценции
- (4) тепла.

Безизлучательные переходы характерны для всех состояний.



Фотохимическая работа представляет собой перенос электронов против градиента потенциала, от вещества с большим положительным редокс-потенциалом к веществу с более отрицательным редокс-потенциалом.

Выделенный хлорофилл при облучении флуоресцирует в 10 раз сильнее листа.



Флуоресценция — излучательный переход возбужденного из синглетного состояния S_1 в основное состояние S_0 .

Фосфоресценция — имеет другую природу, чем флуоресценция; возбужденный электрон покидает молекулу, вследствие чего происходит концентрирование заряда в одном месте, перераспределение электронов, в результате чего излучается квант(ы) света. Длительность фосфоресценции около 10^{-3} с. Ву М.

Синглет-триплетные переходы имеют т.н. «квантово-механический запрет», поэтому время жизни возбужденного состояния при фосфоресценции составляет порядка 10^{-2} – 10^{-4} с, в отличие от флуоресценции, для которой время жизни возбужденного состояния составляет 10^{-7} – 10^{-8} с.

Пигменты в хлоропластах образуют у высших растений две системы.

Каждая из них составляет фотосинтетическую единицу, которая входит в фотосистемы I и II, и состоит из набора молекул вспомогательных пигментов, передающих энергию на одну молекулу основного пигмента (P700 и P680).

Последние молекулы входят в состав реакционных центров.

В реакционных центрах энергия используется для осуществления химической реакции, центрального звена фотосинтеза.

Пигменты, входящие в состав систем, делят на пигменты-ловушки и пигменты-сборщики.

Пигмент-ловушка может преобразовывать энергию.

Пигмент-сборщик квантов света передает поглощенную энергию пигменту-ловушке.

В пигментных системах ловушками являются P700 и P680.

Остальные пигменты – сборщики.

В результате фотосинтез может происходить и при освещении светом, поглощенным не хлорофиллом а, а, например, каротиноидами.

Вероятность резонансного переноса электронного возбуждения изменяется обратно пропорционально шестой степени расстояния между молекулами (расстояние увеличилось в два раза, перенос ослабился в 64 раза).

Резонансный перенос энергии между молекулами хлорофилла возможен только в том случае, когда молекулы расположены близко одна от другой. Расстояние (~ 2,8 нм) между центрами молекул хлорофилла в тилакоидных мембранах хлоропластов обеспечивает резонансный перенос энергии возбуждения.

Как спектральные свойства хлорофилла, так и расстояние между его молекулами в мембране содействуют эффективной миграции энергии возбуждения от молекулы к молекуле по механизму резонансного переноса.

Например, у красных водорослей перенос энергии происходит следующим образом: фикоэритрин (570 нм) → фикоцианин (630 нм) → аллофикоцианин (650 и 670 нм) → хлорофилл а (670–680 нм).

Фотосистема – это совокупность светособирающего комплекса (ССК), фотохимического реакционного центра и связанных с ним молекул-переносчиков электрона.

По современным представлениям фотосистема является важнейшим структурно-функциональным звеном фотосинтетического аппарата.

Две пигментные фотосистемы – это две машины, движущие фотосинтез на световой стадии.

Каждой фотосистеме соответствует отдельный набор пигментов, а также связанных с ними переносчиков электронов, и в каждой фотосистеме происходят свои, только ей присущие, фотосинтетические реакции.

По одной из оценок в состав ФС I входят первая пигментная система с P700, мономерная форма Хл *a695*, белки, содержащие железо и серу, 1–2 молекулы ферредоксина, по 1 молекуле цитохрома и пластоцианина и 2 молекулы цитохрома *b6*.

В состав ФС II – вторая пигментная система с P680, 4 молекулы пластоцианина, 2 молекулы цитохрома *b559* и 6 атомов Mn.

В фотосинтетическую ЭТЦ входит и пул пластохинонов – липидрастворимых переносчиков e^- и H^+ .

В состав ССК входят ксантофиллы, хлорофилл b, некоторое количество хлорофилла a. ССК передает поглощенную энергию на реакционный центр.

Получив эту энергию, специальная форма хлорофилла (пара хлорофиллов) в реакционном центре переходит в возбужденное состояние (Хл^*).

Хл^* обладает очень высокой реакционной способностью и является сильным восстановителем.

В окислительно-восстановительной системе A/A^- происходит восстановление A до A^- .

От A^- электрон переходит дальше и через другие компоненты электрон-транспортной цепи переносятся на НАДФ^+ .

В состав ССК входят ксантофиллы, хлорофилл b, некоторое количество хлорофилла a. ССК передает поглощенную энергию на реакционный центр.

Получив эту энергию, специальная форма хлорофилла (пара хлорофиллов) в реакционном центре переходит в возбужденное состояние (Хл^*).

Хл^* обладает очень высокой реакционной способностью и является сильным восстановителем.

В окислительно-восстановительной системе A/A^- происходит восстановление A до A^- .

От A^- электрон переходит дальше и через другие компоненты электрон-транспортной цепи переносятся на НАДФ^+ .

ФС II и ФС I размещаются последовательно в цепи транспорта электронов от H_2O до НАДФ^+ .

Для восстановления одной молекулы НАДФ^+ в процессе фотосинтеза необходимо два электрона и два протона, при этом донором электронов является вода.

Фотоиндуцированное окисление воды происходит в ФС II, восстановление НАДФ^+ – ФС I.

Таким образом, фотосистемы должны функционировать во взаимодействии для восстановления углерода до сахаров и выделения кислорода.

ФС II и ФС I размещаются последовательно в цепи транспорта электронов от H_2O до НАДФ^+ .

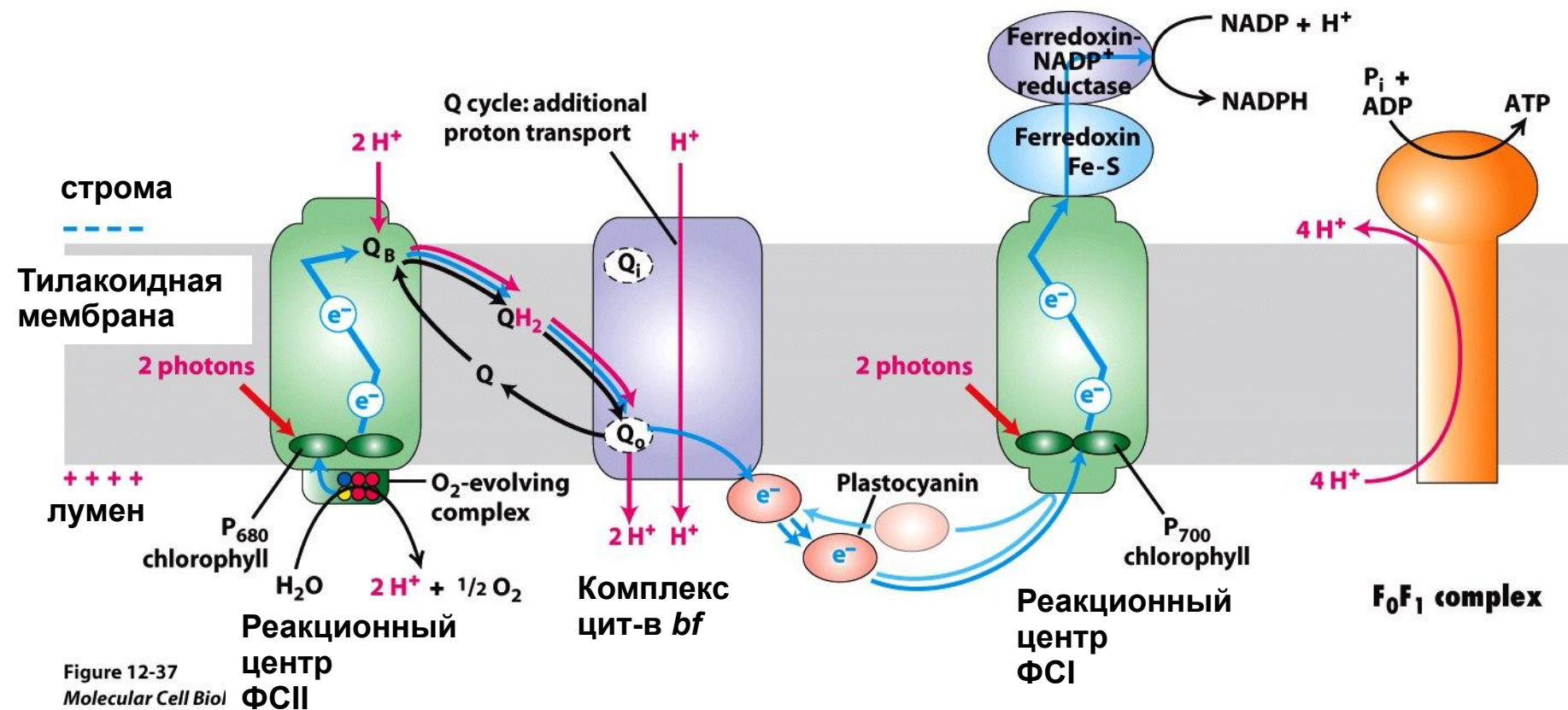


Figure 12-37
Molecular Cell Biol
© 2008 W. H. Freeman and Company