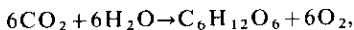


ров И. М., Елецкий А. В., Смирнов Б. М., Плазма резонансного излучения (фоторезонансная плазма), «УФН», 1988, т. 155, с. 265; Елецкий А. В., Зайцев Ю. Н., Фомичев С. В., Кинетика формирования и параметры фоторезонансной плазмы, «ЖЭТФ», 1988, т. 94, в. 5, с. 98.
А. В. Елецкий.

ФОТОСИНТЕЗ (от греч. *phōs*, род. падеж *phōtós* — свет и *synthesis* — соединение) — процесс образования органич. соединений клетками высших растений, водорослей и нек-рых бактерий за счёт энергии света, поглощённой пигментами (хлорофиллом, бактериохлорофиллом). Ф. — осн. процесс в биосфере, ведущий к запасанию энергии света в виде энергии хим. связей восстановленных соединений (углеводов), образующихся из CO_2 и H_2O . Суммарное уравнение Ф. имеет вид



т. е. в процессе Ф. образуется молекула шестиуглеродного сахара, запасаящая 112 ккал/моль, и выделяется свободный кислород. Мир гетеротрофных организмов (большинство бактерий, животные, человек) потребляет для своей жизни свободную энергию продуктов Ф. и выделившийся кислород. За год на Земле образуется $150 \cdot 10^9$ т органич. вещества и выделяется ок. $200 \cdot 10^9$ т свободного кислорода.

Ф. можно разделить на 2 стадии: световую и темновую. Основа световой стадии — система окислительно-восстановит. реакций, в ходе к-рых происходит поглощение фотона $h\nu$ пигментами и затем транспорт электронов по цепи переносчиков, расположенных в фотосинтетич. биол. мембранах. Конечные продукты световой стадии Ф. — восстановленный никотинамидаденинуклеотиддифосфат (НАДФ-Н) и аденозинтрифосфорная к-та (АТФ) — используются в темновой стадии восстановления CO_2 (цикл Кальвина) и образования углеводов. На рис.

молекулы O_2 участвуют 4 электрона). Подвижный P_x диффундирует через мембрану и передаёт электрон через кластер, состоящий из большого числа молекул P_x , в макромолекулярный комплекс, содержащий цитохромы *f* и *b₆*, от к-рого затем через подвижный пластоцианин P_c электрон попадает на фотоактивный хлорофилл ФС I. Возбуждение ФС I приводит к восстановлению акцепторной части цепи ферредоксин — НАДФ, а окисленный хлорофилл ФС I восстанавливается от P_c .

При переносе электрона через мембрану по цепи переносчиков образуется трансмембранная разность эл.-хим. потенциалов $\Delta\psi$ по обе стороны мембраны. Величина $\Delta\psi$ включает составляющую, зависящую от разности хим. потенциалов ионов водорода, и составляющую, зависящую от разности электрич. потенциалов между пограничными областями мембраны, возникающей вследствие неравномерного распределения зарядов в мембране и ионов по обе её стороны. Разность эл.-хим. потенциалов является источником энергии для образования АТФ в спец. макромолекулярных АТФ-комплексах. Центр. проблема биологии первичных стадий Ф. состоит в исследовании механизмов процессов миграции энергии возбуждения между молекулами фотосинтетич. аппарата, разделения зарядов в фотоактивном пигменте РЦ фотосистем I и II и переноса электрона по цепи Ф.

В 30-х гг. 20 в. было показано, что выделение одной молекулы O_2 после короткой ($\leq 10^{-5}$ с) световой вспышки происходит за время $\sim 0,04$ — $0,1$ с, соответствующее времени пролёта электрона по цепи реакций от H_2O до конечных продуктов световой стадии, и что в реакции выделения O_2 участвуют ~ 300 молекул хлорофилла, объединённых в фотосинтетич. единицу (ФСЕ). Один фотон $h\nu$, поглощённый любой молекулой хлорофилла из 300, может вызвать однократный фотохим. процесс, если попадает в фотоактивный пигмент (Р) в РЦ в результате миграции энергии. Т. о., РЦ являются тушителями электронного возбуждённого состояния пигментов Ф. Действительно, длительность существования синглетного возбуждённого состояния в растворе хлорофилла, измеряемая по длительности затухания его флуоресценции, составляет $\tau = 5 \cdot 10^{-9}$ с. В фотосинтетич. мембранах с активными РЦ $\tau \approx 100$ пс (для пигментов светособирающей антенны ФСЕ). В мутантах фотосинтезирующих организмов, лишённых РЦ, значение τ близко к 4,0—4,5 пс, что указывает на отсутствие тепловой диссипации энергии при её миграции в антенне. Детальное исследование флуоресценции фотосинте-

тич. пигментов, возбуждённых пикосекундными лазерными импульсами (см. *Фемтосекундная спектроскопия*), показало наличие неск. компонент затухания флуоресценции, к-рые отражают неск. процессы миграции энергии по антенне, захвата энергии возбуждения и стабилизации разделённых зарядов в РЦ. При относительно сильных взаимодействиях между молекулами пигментов (энергия взаимодействия $\approx 0,01$ эВ), находящихся на одном белковом носителе, миграция осуществляется по экситонному механизму. Перенос энергии по механизму индуктивного резонанса происходит между пигментами, локализованными на разных субъединицах, напр. между светособирающим пигментным комплексом и частью антенны, фокусирующей энергию непосредственно на РЦ. Светособирающий белок (пигментный комплекс) может мигрировать в мембране между ФС I и ФС II, обеспечивая их равномерное световое возбуждение. За время существования возбуждения (~ 100 — 200 пс) в антенне, состоящая из 100—300 молекул хлорофилла, экситон успевает 10—15 раз попасть в ловушку РЦ, что обеспечивает эфф. захват возбуждения. Затем за время 1—3 пс происходят высокоэффективное разделение

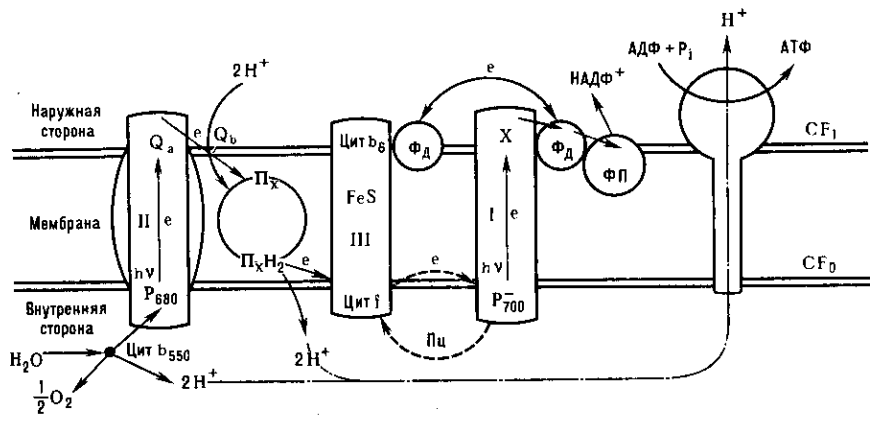


Рис. Схема световой стадии фотосинтеза высших растений: I — комплекс фотосистемы ФС I; II — комплекс ФС II; III — цитохромный b_6 - f -комплекс; CF_1 — CF_0 — сопрягающий комплекс; Ф_d — ферредоксин, ФП — флавопротеиновая Ф_2 — НАДФ-редуктаза; пути транспорта электрона e обозначены стрелками; Q_a — Q_b — вторичные акцепторы хиноновой природы.

приведена схема первичных процессов (световая стадия) Ф. высших растений. В них участвуют две последоват. фотохим. реакции, в каждой из к-рых поглощение кванта света приводит к отрыву электрона от пигмента и восстановлению переносчиков в цепи Ф. Этот процесс протекает в реакционных центрах (РЦ) фотосистем I и II с участием в реакционных центрах фотоактивного пигмента (Р) — первичного донора электрона. Фотосистема II (ФС II) обеспечивает перенос электрона от молекулы воды и восстановление подвижного переносчика пластохинона (P_x). Образованный при отрыве электрона хлорофилл (P^+) ФС II обладает высоким окислительно-восстановит. потенциалом ($U \approx +1,0$ В) и отрывает электрон у молекулы воды ($U \approx 0,8$ В) через систему ферментов, в результате чего выделяется кислород (в процессе выделения одной молеку-