

## 2-лекция

# Движение хлоропластов, световые реакции фотосинтеза, темновые реакции фотосинтеза.

### ПЛАН:

1. Фотосинтез и его значение.
2. История изучения фотосинтеза.
3. Адаптация строения листа к фотосинтезу.
4. Пути образования хлоропластов, строение, химический состав.
5. Основной пигмент зеленых растений.
6. Растительные пигменты и их свойства.
7. Основные функции хлорофиллов.
8. Основные функции каротиноидов.
9. Основные функции фикобилинов.

### Основные фразы:

Фотосинтез, энергия света, химическая энергия, схематическое уравнение, этапы обучения, строение листа, функции, хлоропласты, строение, химический состав, образование. Пигменты, хлорофиллы, каротиноиды, фикобилины, фикоэритрин, фикоцианин, структуры, световые спектры.

- Учебная литература:** 1. Бекназаров Б.О. Физиология растений. Страницы 169-174
2. Ходжаев Дж. Физиология растений. Страницы 45-58

Жизненные процессы всех живых организмов в природе динамически основаны на энергообеспечении. Единственным источником этой энергии является солнечная энергия, и организмы обладают способностью поглощать ее не напрямую, а только в виде свободной химической энергии. Это энергия химических связей в органическом веществе. Его могут производить только зеленые растения и частично автотрофные микроорганизмы.

Образование органических веществ из неорганических веществ ( $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ ) в организме зеленых растений под действием солнечного света называется фотосинтезом. Фотосинтез — единственный процесс на Земле, преобразующий солнечную энергию в химическую энергию. Образующиеся органические вещества являются источником

энергии для всех организмов, основой жизни в целом. В то же время фотосинтез — единственный источник кислорода в природе.

Процесс фотосинтеза можно представить следующим схематическим уравнением:

свет



хлорофилл

**Жизнь зеленых растений характеризуется непрерывным накоплением органического вещества и выделением молекулярного кислорода в природу. Вот почему от фотосинтеза растений зависит жизнь других организмов в природе, в том числе животных и человека. Потому что эти организмы получают готовые органические вещества только через растения.**

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Первый эксперимент по изучению фотосинтеза провел английский химик Дж. Пристли в 1771 году. Он поместил веточку мяты под стеклянный колпак, воздух которого был «испорчен» горением свечи или отравлением мышью, и через несколько дней обнаружил, что воздух в нем улучшился. То есть под колпаком, где хранилась мята, свеча долго горела, не гаснув, и мышь жила.



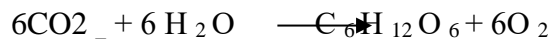


раз повторил опыт Пристли и пришел к выводу, что растения очищают воздух только на свету, а в темноте разрушают воздух, как животные. Таким образом, Пристли и Ингенхаус открыли, что в растениях происходят два противоположных процесса. Но они не понимали, что это значит для растений.

Швейцарский учёный Ж. Сенебай в 1782 году в результате опытов растения выделяет на свету кислород, а вместе с тем и испорченный воздух (т.е. CO<sub>2</sub> ни) победит.

В 1804 году швейцарский учёный Т. Соссюр CO<sub>2</sub> в свете растений обнаружил, что он накапливает углерод в своем организме, потребляя Он впервые на основе экспериментов показал, что соотношения поглощённой углекислоты и выделяемого кислорода равны друг другу, что в процессе образования органического вещества наряду с углекислотой участвует вода.

В 1840 году французский агрохимик Ж.Б.Бюссенго всесторонне рассмотрел результаты работ в области фотосинтеза и подтвердил выводы Соссюра, впервые создавшего схематическое уравнение фотосинтеза:



**Проблемой определения роли света в процессе фотосинтеза занимались также**

**американский физик Дж. У. Дрейпер, позднее Ю. Сакс и В. Пфеффер. Они пришли к**

**выводу, что процесс фотосинтеза лучше всего протекает в желтых лучах светового**

**спектра. Но в 1875 г. великий физиолог К. А. Т. Мирязев обнаружил, что этот вывод**

**ошибочен.**

На основе экспериментов он показал, что наиболее мощный процесс фотосинтеза происходит в красном свете, поглощаемом молекулой хлорофилла. Работы Тимирязева в этой области обобщены в его докторской диссертации на тему «Поглощение света растениями» (1875) и в книге «Солнце, жизнь и хлорофилл» (1920).

Так , в XVIII и XIX веках были определены процесс фотосинтеза, происходящий у зеленых растений, и его основные стороны: поглощение углекислого газа, выделение молекулярного кислорода, потребность в свете, участие хлорофилла и образование органических веществ. вещества.

В XIX веке изучение фотосинтеза шло более интенсивно. Основные эксперименты были направлены на изучение фотосинтетических органов — хлоропластов, пигментов и главным образом механизма фотосинтеза. Велики на этом поприще заслуги М.С.Света, В.Н.Любименко, А.А.Иванова, А.А.Рихтера, С.П.Костичева, Т.Н.Годнева , О.Варбурга, М.Кальвина, Е.И.Рабиновича и других. В настоящее время над изучением этого процесса работают такие учёные, как А.А.Красновский, А.А.Ничипорович, Ю.Тарчевский, А.Л.Курсанов, А.Т.Макронос, Ю.Носиров.

## **ЛИСТ – ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ ОРГАН**

Лист зеленых растений – один из важнейших органов, в котором происходит процесс фотосинтеза. Именно поэтому лист называют главным фотосинтезирующим органом. Его клеточная структура приспособлена к транспирации, дыханию и главным образом фотосинтезу (рис. 1). Верхняя и нижняя стороны листовой пластины покрыты корой. Покровная ткань эпидермиса состоит из множества плотно упакованных клеток. Эти клетки имеют тонкую кожу, бесцветны и прозрачны, хорошо пропускают свет. Роль мундштуков выполняют специальные пары клеток, расположенные между клетками кожи. Их тургорное состояние может меняться (соответственно открывается или закрывается отверстие между ними). У большинства растений ротовой аппарат находится на нижней стороне листа, а у некоторых — на верхней. В процессе фотосинтеза через эти устья поглощается углекислый газ и выделяется молекулярный кислород.

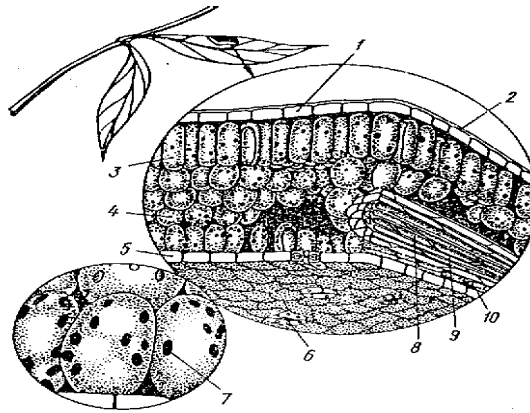


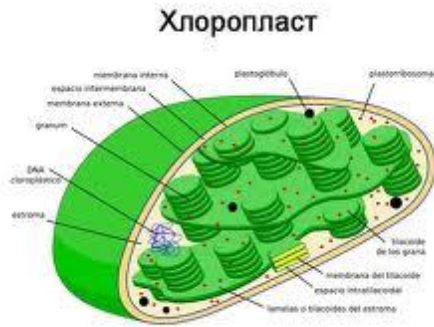
Рисунок 1. Структура листа

1 — верхний эпидермис, 2 — кутикула, 3 — продолговатые клетки, плотно расположенные друг к другу, 4 — округлые клетки, образующие промежутки между собой, 5 — нижний эпидермис, 6 — устьица, 7 — хлоропласты, 8 — ксилема, 9 — флоэма, 10 — выстилающие клетки

Между верхней и нижней кожицей расположены клетки, образующие мякоть листа (мезофилл). В листьях большинства наземных растений он состоит из двух слоев. Слой под верхней корой состоит из плотно расположенных палочковидных, продолговатых клеток. Эти клетки имеют большое количество хлоропластов. Они являются основным слоем, синтезирующим органические вещества. Клетки под ним часто имеют круглую форму и располагаются в промежутках друг с другом. Полости соединены мундштуками. Это создает благоприятные условия для газообмена. Кроме того, эти клетки имеют еще и хлоропласты, а значит, участвуют в процессе фотосинтеза.

Чтобы в листьях продолжался фотосинтез, их необходимо снабжать водой. В этом случае большое значение имеет открытость мундштука.

**ХЛОРОПЛАСТЫ.** Причиной того, что процесс фотосинтеза происходит преимущественно в листьях и отчасти в молодых ветвях, является наличие в них хлоропластов. Фотосинтетическая система растений воплощена в хлоропластах. Хлоропласты производят органические вещества, источник химической энергии для всех живых организмов.

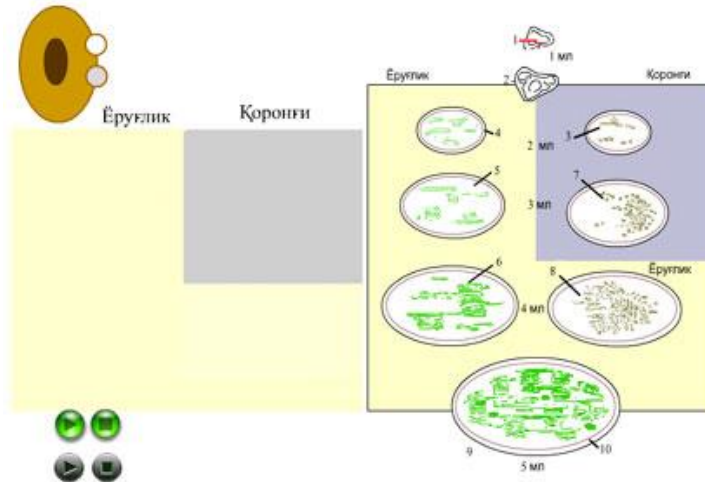


Каждая клетка листа содержит в среднем 20-50 хлоропластов, а в некоторых случаях и больше. Они имеют зеленый цвет, потому что пигмент хлорофилл находится в хлоропластах. В хлоропластах протекают все реакции процесса фотосинтеза: поглощение световой энергии, фотолиз (разложение) воды и выделение кислорода, фосфоресценция на свету, поглощение углекислого газа и образование органических веществ. Поэтому их химический состав и структурное строение также сложны.

Хлоропласты содержат много воды, в среднем 75%. Остальное состоит из сухого вещества. Белки составляют 35-55% общего количества сухого вещества, липиды - 20-30%, остальное - минеральные вещества и нуклеиновые кислоты. Хлоропласты содержат множество ферментов и все пигменты, участвующие в фотосинтезе.

Хлоропласты окружены двойной мембраной, обладают высокой функциональной активностью. Внутренняя структура очень сложна. Состоит из стромы (основного тела) и граны. Они, в свою очередь, характеризуются пластинчатой и пластинчатой структурой. Гранулы содержат тилакоиды. В молодых гранулах хлоропластов имеется 3-6 тилакоидов, а у взрослых это число может достигать 45. Поверхность пластинок покрыта глобулами. Их называют квантосомами.

Хлоропласты разных растений различаются по числу, форме и размерам. Хлоропласты могут образовываться в листьях зеленых растений тремя различными способами: 1) путем простого деления; 2) почкованием в результате нарушения нормального состояния некоторых клеток; 3) размножение через ядро клетки. Этот путь считается основным. Вначале на мембране ядра клетки появляется очень маленькая шишка. Он постепенно увеличивается, отделяется от ядерной оболочки, перемещается в цитоплазму клетки и там полностью формируется (рис. 3).



3 – картинка. Онтогенез хлоропластов

Слева — развитие хлоропластов на свету (ламеллы и граны формируются нормально). Справа — их развитие в темноте (формируется проламеллярное тело). 1 - начальное выпячивание, 2 - проникновение внутренней мембраны, 3 - пропластид, 4 - образование внутренних пластинок, 5 - грана, 6 - стромальная пластинка, 7 - проламеллярное тело, 8 - образование пластинки, 9 - зрелый хлоропласт, 10 - капля масла

Свет необходим для полноценного формирования хлоропластов.

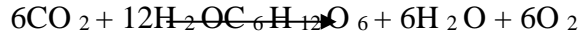
В темноте формируется строма хлоропластов и ее объем. А вот внутренняя структура - ламели, пластинки, граны, тилакоиды и пигменты хлорофилла формируются только на свету.

## ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ . ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНАЯ СТАДИЯ ФОТОСИНТЕЗА

### РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕЗА

Мы показали схематическое уравнение, изображающее образование органического вещества и выделение молекулярного кислорода в зеленых растениях при наличии световой энергии.

свет



хлорофилл

Это уравнение не является простым уравнением химической реакции, оно представляет собой сумму тысяч реакций. Совокупность всех реакций включает в основном две стадии: 1) реакции, протекающие на свету, 2) реакции, не требующие света, т. е. реакции, протекающие в темноте.

### РЕАКЦИИ НА СВЕТЕ

Реакции первой стадии фотосинтеза протекают только при наличии света. Этот процесс начинается с поглощения света и ассимиляции хлорофилла «а» в присутствии других вспомогательных пигментов (хлорофилла «б», каротиноидов, фикобилинов). В результате вода расщепляется под действием световой энергии, выделяется молекулярный кислород, НАДФ.Н<sub>2</sub> (дигидроникотинамид-аденин-динуклеотидфосфат) и АТФ.

(аденозинтрифосфат).

**СВЕТОВАЯ ЭНЕРГИЯ.** Световая энергия имеет характер электромагнитной вибрации. Он разделяется и распространяется только как кванты или фотоны. Каждый квант света имеет определенный источник энергии. Это количество энергии в основном зависит от длины волны света и определяется по следующей формуле:

$$Y_e = h \cdot S$$

где  $Y_e$  — энергия кванта, в джоулях (кДж),  $h$  — константа света, постоянное число  $6,626196 \cdot 10^{-34}$  Дж/с,  $\lambda$  — длина волны,  $S$  — скорость света  $3 \cdot 10^{10}$  см/с.

Энергия каждого кванта видимой и фотосинтетически активной части солнечного света (400-750 нм) различна. Например, энергия одного кванта спектра с длиной волны 400 нм равна 299,36 кДж, исходя из этого 500 нм - 239,48 кДж, 600 нм - 199,71 кДж, 700 нм - 170,82 кДж и т. д. То есть энергия света с короткой длиной волны больше, а с длинноволновой, наоборот, меньше. Поэтому короткие ультрафиолетовые лучи (длина волны короче 300 нм) могут оказывать вредное воздействие на живые организмы на Земле. Потому что у них много энергии. Лучи с длиной волны 300-400 нм в основном участвуют в контроле роста и развития. Под воздействием этих лучей ускоряется процесс деления клеток и развития растений. Лучи с длиной волны 400-700 нм участвуют в фотосинтезе, поскольку энергетический уровень этих спектров вызывает фотосинтетические реакции. Поскольку энергия лучей с длиной волны 750 нм и более очень мала, в фотосинтезе они не используются.



Каждый пигмент, включая молекулу хлорофилла, обладает способностью поглощать один квант световой энергии. Одна молекула пигментов не может поглотить сразу два кванта монохроматического света. Квант света поглощается электроном молекулы пигмента, и этот электрон переходит в возбужденное состояние. В результате молекула пигмента также находится в возбужденном состоянии.

Энергетические уровни молекул хлорофилла показаны на рисунке 1. То есть, когда молекула хлорофилла поглощает квант красного света, электрон переходит с основного уровня ( $S^0$ ) на первый синглетный ( $S^1$ ) уровень ( $S^0 \rightarrow S^1$ ) и это состояние длится очень недолго (10-8-10<sup>-9</sup> секунд), обладает высокой способностью к реакции. За этот короткий период электрон тратит свою энергию и возвращается в исходное состояние покоя ( $S^1 \rightarrow S^0$ ) и может получить еще один квант света. При поглощении кванта коротковолновых сине-фиолетовых лучей электрон переходит с основного уровня на более высокий синглетный уровень ( $S^2$ ) ( $S^0 \rightarrow S^2$ ). Электроны быстро падают со второго синглетного уровня (10-12 - 10-13 сек) на первый синглетный уровень, при этом часть энергии тратится, превращаясь в тепловую энергию. В фотохимических реакциях принимают участие электроны в первом синглетном ( $S^1$ ) состоянии, а иногда и в триплетном ( $T^1$ ) состоянии. Потому что вместо того, чтобы происходить непосредственно в ( $S^1 \rightarrow S^0$ ),  $S^1 \rightarrow T^1 \rightarrow S^0$  или  $S^1 \rightarrow T^1 \rightarrow T^2 \rightarrow S^0$  также возможно. Изменение направления движения электронов триплетного состояния пигментов происходит в результате  $S^1(II) \rightarrow T^1(II)$ . Немного больше времени (от 10<sup>-7</sup> до нескольких секунд) затрачивается на переход электронов из состояния Т в состояние  $S^0$ . В результате пигменты в этом состоянии обладают более высокой химической активностью. Поглощенная молекулой хлорофилла квантовая энергия участвует в ряде процессов, главным образом в реакциях фотосинтеза, и выделяется из молекулы в виде световой или тепловой энергии.

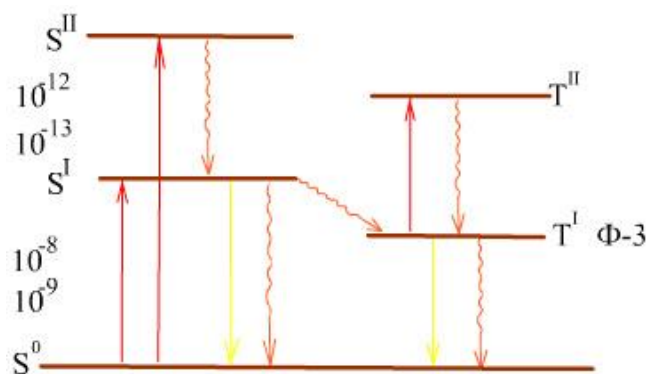
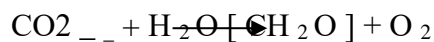


Рисунок 1. Схема активации хлорофилла на свету

В результате исследований ученых был определен уровень эффективности световой энергии в фотосинтетических реакциях. Энергетическая эффективность определяется количеством выделившегося при фотосинтезе  $O_2$  или поглощенного  $CO_2$  за счет поглощенного кванта света. Необходимо учитывать, что хотя все поглощенные лучи (особенно красные) полезны, большая часть их энергии теряется при переносе электронов в молекуле

хлорофилла. В результате эта энергия вызывает уменьшение полезного коэффициента (Fk). На полное поглощение одной молекулы  $\text{CO}_2$  расходуется 502 кДж энергии. Чтобы эта реакция произошла



трех квантов красного света с длиной волны 700 нм будет достаточно. Потому что каждый квант этих лучей имеет энергию 171 кДж. На практике для полного поглощения одной молекулы  $\text{CO}_2$  и выделения  $\text{O}_2$  требуется 8 квантов. То есть полезный коэффициент красного света, используемого в процессе фотосинтеза, близок к 40%. Полезный коэффициент фиолетовых лучей еще ниже (21%). Если на растения воздействует синий спектр света с длиной волны 400 нм, полезный коэффициент равен 20,9% (т.к. энергия каждого кванта равна 229 кДж):

$$502 \cdot 100$$

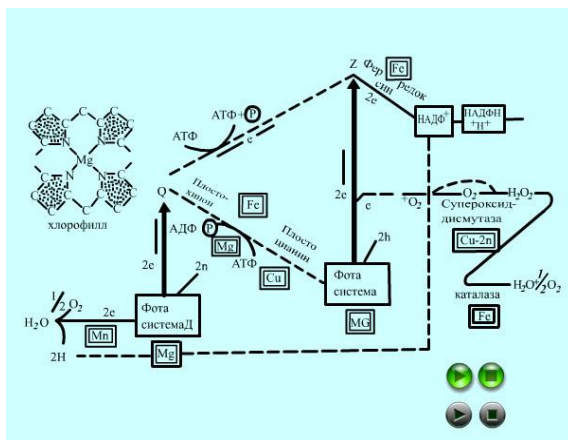
$$\text{ФК} = 20,9\%$$

$$2229 \cdot 8$$

По данным экспериментов, проведенных Р.Эмерсоном в 1957 г., уровень эффективности красных лучей с длиной волны 660-680 нм является самым высоким. Эффективность длинных или коротких лучей снижается. Кроме того, энергетическая эффективность смешанных спектров выше для фотосинтетических реакций по сравнению с монохроматическими лучами. Например, при поглощении 1000 квантов красного света с длиной волны 710 нм высвободилось 20 молекул кислорода, а при поглощении 1000 квантов света с длиной волны 650 нм высвободилось 100 молекул кислорода. Но когда одновременно экспонировались световые спектры 710 нм и 650 нм, вместо 120 молекул высвободилось 160 молекул кислорода. Поэтому эффективность использования лучей с разной длиной волны выше (40 молекул  $\text{O}_2$  разделяются на много), что называется эффектом Эмерсона.

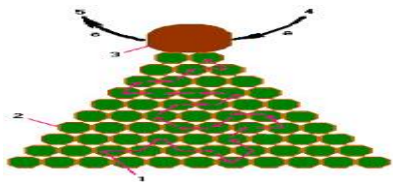
Эти эксперименты объяснили законы эффективного использования энергии света в фотосинтезе. То есть для эффективности процесса фотосинтеза недостаточно не только энергии, получаемой хлорофиллом «а», но большое значение имеет активное участие других пигментов, хлорофилла «б» и каротиноидов.

Р. Эмерсон (1957) предположил, что в хлоропластах имеются две фотосистемы. Позднее это предположение подтвердилось. С помощью дифференциального центрифугирования и других методов выделены и изучены белковые комплексы, образующие фотосистему-1 и фотосистему-П. В результате деятельности фотосистем происходит квантовое поглощение, транспорт электронов и образование АТФ (рис. 2).



Фигура 2. Движение электронов в фотосистемах и образование АТФ

Каждая фотосистема имеет центр активных реакций, который характеризуется наибольшей длиной волны света, поглощаемого хлорофиллом «а» (рис. 3). Основным пигментом в первой фотосистеме  $P_{700}$  равен  $P_{680}$  во второй фотосистеме. Каждый фотосинтетически активный реакционный центр хлоропластов содержит 200-400 молекул вспомогательных пигментов хлорофилла «а», хлорофилла «б», каротиноидов и фикобилинов. Их основная функция — поглощать световую энергию и доставлять ее в реакционный центр.



3 – картинка. Простая модель фотосистемы

1 – квантовый свет, 2 – светопринимающие пигменты в хлоропластах, 3 – реакционный центр, 4 – донор, 5 – акцептор

**ФОТОЛИЗ ВОДЫ.** Одной из первых фотохимических реакций фотосинтеза является фотолиз воды. Разложение воды под действием световой энергии называется фотолизом. Его существование было впервые обнаружено в 1937 г. Р. Хиллом в хлоропластах, выделенных из листьев. Поэтому этот процесс называется реакцией Хилла. То есть при воздействии света на изолированные хлоропласты выделяется кислород даже в условиях  $CO_2$  (А – водород):



## хлоропласт

Эта реакция Хилла используется для определения уровня активности хлоропластов. В 1941 г. А.П.Виноградов и Р.В.Тейс изотопным методом подтвердили, что источником выделившегося молекулярного кислорода является вода. От общего количества кислорода в воздухе:  $O^{16}$  - 99,7587%,  $O^{17}$  - 0,0374% и  $O^{18}$  - 0,2039%. В том же году американские учёные С. Рубен и М. Кеймен ещё раз подтвердили, что источником выделяющегося кислорода является вода путём синтеза  $H_2O$  и  $CO_2$  с тяжёлым изотопом  $O^{18}$  и наблюдения за процессом фотосинтеза.

В результате выделяется кислород. Образовавшиеся протон и электрон водорода рассматриваются как источник поглощения  $CO_2$  с помощью акцепторов. Участие четырех молекул воды в этом процессе более наглядно изображено на схеме Кутюрена (рис. 4).

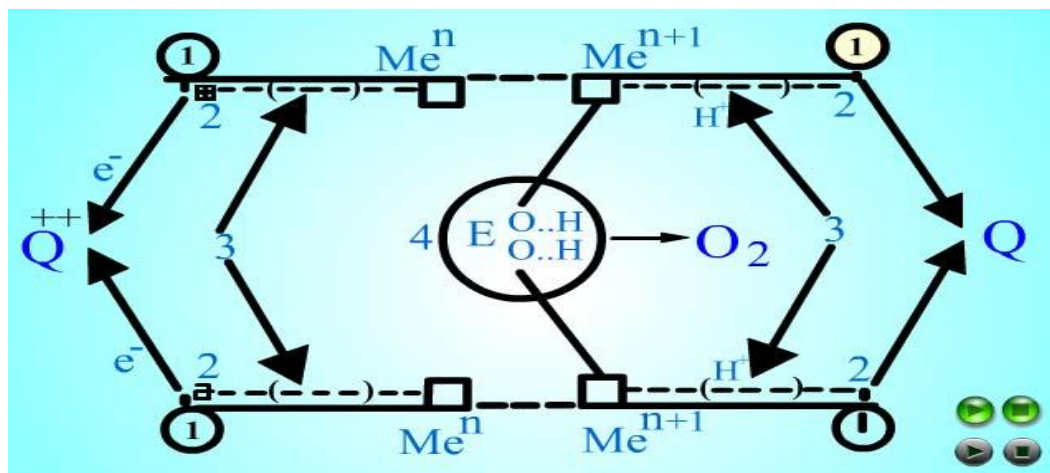
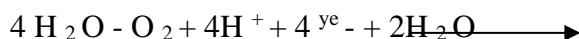


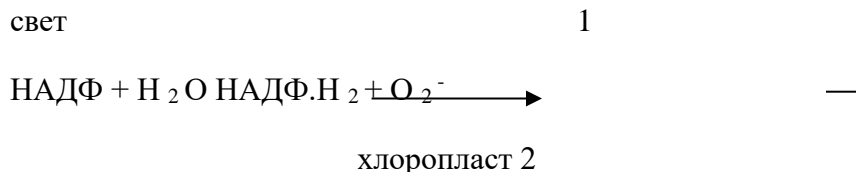
Рисунок 4. Схема распада воды при фотосинтезе

1 — центр концентрации энергии, 2,3 — система молекул воды и передачи окислительного импульса металлу переменной валентности, 4 — система ферментов, участвующих в разделении молекулярного кислорода, Q — акцептор электронов в фотосистеме-П.

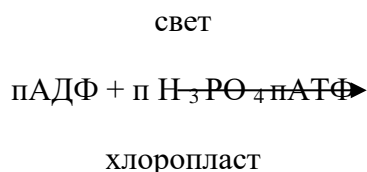
Фотолиз воды происходит в реакционном центре второй фотосистемы, для этого используются четыре кванта энергии, поглощенной молекулами хлорофилла.



Акцептором водорода является НАДФ, а его восстановление происходит при участии специальных ферментов хлоропластов:



**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ.** Одним из важных свойств зеленых растений является прямое преобразование солнечной энергии в химическую. Образование АДФ и АТФ из неорганического фосфата за счет энергии света в хлоропластах называется фотосинтетическим фосфорилированием. Его уравнение можно выразить как:



Этот процесс отличается от окислительного фосфорилирования, происходящего в митохондриях.

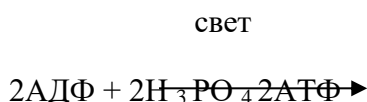
Фосфоресценция на свету была открыта в 1954 году Д'Арноном и его учениками.

Большое значение имеет наличие фотосинтетического фосфорилирования у зеленых растений. Потому что образующиеся молекулы АТФ являются наиболее свободным источником химической энергии в клетке. Каждая молекула АТФ имеет две макроэргические связи. Каждый из них имеет 8-10 ккал энергии.

Химическая энергия, выделяющаяся в результате разрыва макроэргических связей, расходуется на реакции в клетке.

Реакции фосфорилирования на свету в хлоропластах делятся на два основных типа:  
1) циклическое фотосинтетическое фосфорилирование 2) нециклическое фотосинтетическое фосфорилирование.

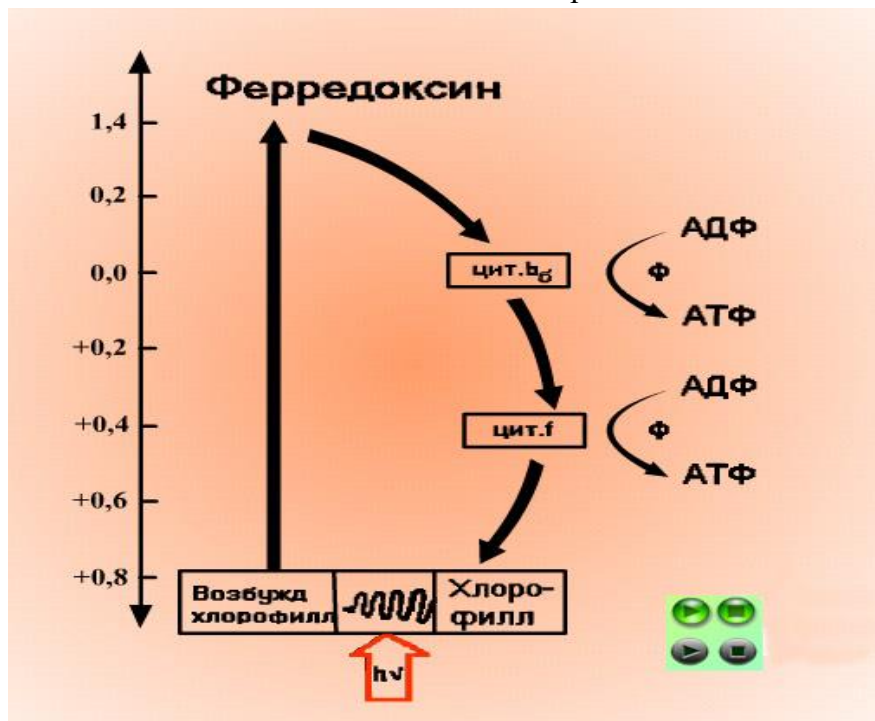
В первом случае вся энергия света, поглощенная молекулой хлорофилла и считающаяся эффективной, используется для синтеза АТФ. Уравнение реакции можно выразить следующим образом:



## хлоропласт

Поглощая световую энергию Солнца, хлорофилл переходит в возбужденное состояние, а его молекула отдает в качестве донора электронов один из электронов внешнего слоя, обладающего высоким энергетическим потенциалом.

выбрасывается (рисунок 6). В результате высвобождения электрона молекула хлорофилла становится положительно заряженной.

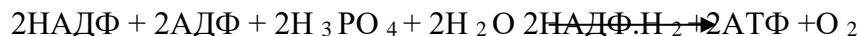


6 – картинка. Схема циклического фотосинтетического фосфорилирования

За короткий промежуток времени ( $10^{-8}$  -  $10^{-9}$  сек) электрон переносится через определенную систему переноса электрона (ферредоксин и белки-цитохромы) и возвращается к исходной положительно заряженной молекуле хлорофилла. Здесь хлорофилл выступает в роли акцептора и возвращается в спокойное состояние. В хлоропластах этот процесс повторяется циклически. При движении электронов энергия тратится на синтез АТФ. В результате синтезируются две молекулы АТФ за счет одного кванта энергии, поглощаемой каждой молекулой хлорофилла в первой фотосинтетической системе.

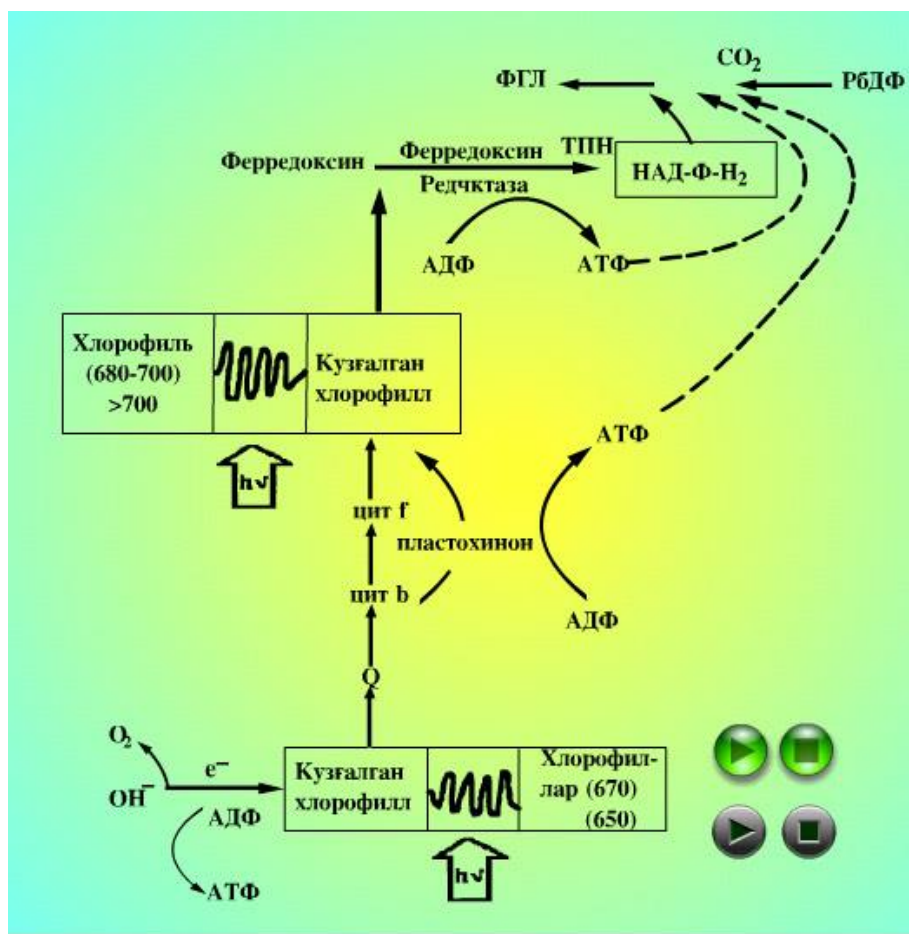
В нециклическом свете наряду с синтезом АТФ происходит фотолиз воды. В результате высвобождается молекулярный кислород и возвращается НАДФ. То есть система реакций световой фазы фотосинтеза реализуется полностью. Уравнение реакции можно выразить так:

свет



хлоропласт

Путь переноса электронов, участвующий в этих реакциях, гораздо сложнее, чем процесс циклического фотосинтетического фосфорилирования. В фотосинтезе в нециклическом свете участвуют две системы. Первая фотосинтетическая система состоит из хлорофилла «а», поглощающего свет с длиной волны 680-700 нм. Он обладает способностью поглощать красные лучи светового спектра с меньшей энергией. Вторая фотосинтетическая система состоит из хлорофилла «а», хлорофилла «б» и каротиноидов, поглощающих лучи с длиной волны 650–670 нм. Он поглощает высокоэнергетические лучи светового спектра (рис. 7).



7 – картинка. Схема нециклического фотосинтетического фосфорилирования

В результате взаимодействия двух фотохимических систем выделяется молекулярный кислород и АТФ.НАДФ. Образуется  $\text{Н}_2$ . Под воздействием световой энергии во второй фотосинтетической системе начинается реакция и происходит фотолиз

воды. Здесь электрон, высвободившийся из возбужденного хлорофилла, не возвращается к этой молекуле хлорофилла. Положительно заряженная молекула хлорофилла забирает электрон у гидроксильной группы, образовавшейся в результате фотолиза воды, и возвращается в предыдущее состояние покоя. Электрон, высвободившийся из молекулы хлорофилла, сначала переходит к ферменту цитохрому Q, затем к пластохинону, а затем к цитохрому b. В этом интервале за счет энергии электронов синтезируется одна молекула АТФ. Электрон переносится от цитохрома b<sub>3</sub> к пластоцианину. Электрон, высвободившийся из пластоцианина, возвращает пигмент Р<sub>700</sub>, образующий реакционный центр первой фотосинтетической системы. То есть эти пигменты действуют как акцепторы электронов. Потому что электрон хлорофилла «а» в реакционном центре фотосинтетической системы переносится на ферредоксин через пластоцианин и другие ферменты. В этом процессе синтезируется одна молекула АТФ и образуется НАДФ.Н<sub>2</sub>.

В целом механизм фосфоресценции на свету имеет сложный характер, и одной из его важных особенностей являются промежуточные вещества, участвующие в переносе электронов. Среди этих веществ лучше изучены свойства пластохинона, пластоцианина, цитохромов и ферредоксина. Но в зонах движения электронов есть вещества, которые пока не идентифицированы.

Результаты опытов с хлореллой показывают, что 70-80% общего количества АТФ, образующегося в процессе легкого фосфорилирования, является циклическим и 20% является продуктом нециклического фотосинтетического фосфорилирования. Но у зеленых растений это соотношение может быть иным.

### **Обзор вопросов**

1. На каком уровне хлорофилл начинает использовать энергию, полученную при фотосинтезе?
2. источником кислорода, выделяющегося при фотосинтезе ?
3. Сколько молекул воды участвует в процессе фотосинтеза для образования одной молекулы гексозы?
4. С<sub>3</sub> Что является основным акцептором СО<sub>2</sub> в растениях?
5. кислорода, выделяющегося при фотосинтезе ?
6. Ученый, открывший эффективность красного света в фотосинтезе?
6. Что выступает основным акцептором СО<sub>2</sub> в С<sub>4</sub>-растениях?