Лекция 3. Фотосинтез растений

Кафедра биотехнологии, КазНУ имени аль-Фараби
проф. д.б.н. Кенжебаева С.С.

Цель лекции. Ожидаемые результаты обучения

- **Цель лекции.** Сформировать у студентов представление о фотосинтезе как основном процессе преобразования световой энергии в химическую, раскрыть структурно-функциональную организацию фотосинтетического аппарата, механизмы световых реакций и фиксации CO_2, а также физиологические особенности и регуляцию фотосинтеза у растений.
- **Ожидаемые результаты обучения**
- 1. Характеризовать сущность, основные этапы и биологическое значение фотосинтеза в жизнедеятельности растений и биосфере.
- 2. Объяснять структурно-функциональную организацию хлоропластов, роль фотосинтетических пигментов и фотосистем I и II в поглощении и преобразовании световой энергии.
- 3. Описывать механизмы световых реакций фотосинтеза, включая фотолиз воды, транспорт электронов и образование АТФ и NADPH.
- 4. Объяснять процессы фиксации CO_2 в цикле Кальвина–Бенсона, а также особенности C_3-, C_4- и CAM-фотосинтеза.
- 5. Анализировать влияние освещённости, температуры, концентрации CO_2 и водообеспеченности на интенсивность и эффективность фотосинтеза.
- 6. Характеризовать основные методы исследования фотосинтеза, включая газообменный анализ, определение фотосинтетических пигментов и измерение флуоресценции хлорофилла.

План

- **Понятие и биологическое значение фотосинтеза.** Общая характеристика процесса, его роль в образовании органического вещества, накоплении энергии и поддержании газового состава атмосферы.
- **Структурная организация фотосинтетического аппарата.** Лист как орган фотосинтеза; хлоропласт; наружная и внутренняя мембраны; строма; тилакоиды и граны; локализация отдельных этапов фотосинтеза.
- **Фотосинтетические пигменты.** Хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды; строение и функции; спектры поглощения и действия; антенные комплексы и реакционные центры.
- **Световая фаза фотосинтеза.** Фотосистемы II и I; поглощение света; фотолиз воды; транспорт электронов; образование протонного градиента; синтез ATP и NADPH; циклическое и нециклическое фотофосфорилирование.

1. Понятие и биологическое значение фотосинтеза: определение и сущность процесса

Фотосинтез — процесс преобразования энергии света в химическую энергию органических соединений, осуществляемый фотосинтезирующими организмами.

У высших растений в процессе фотосинтеза:

1. **поглощается энергия солнечного света;**
2. **CO_2 используется как источник углерода;**
3. **вода служит источником электронов и протонов;**
4. **синтезируются органические соединения;**
5. **выделяется молекулярный кислород.**

Упрощённо суммарный процесс фотосинтеза:

$6CO_2 + 6H_2O +$ световая энергия $\rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$

это обобщённое уравнение. Фотосинтез представляет собой сложную систему последовательных окислительно-восстановительных и ферментативных реакций.

Два взаимосвязанных этапа фотосинтеза

1. **Световые реакции происходят в тилакоидных мембранах:**
   свет → транспорт электронов → ATP + NADPH + O_2
2. **Реакции фиксации углерода происходят в строме хлоропласта:**
   CO_2 + ATP + NADPH → органические соединения

Таким образом, световая энергия сначала преобразуется в ATP и восстановительную силу NADPH, которые затем используются для ассимиляции CO_2.

Биологическое значение фотосинтеза на Земле.

- 1. Образование органического вещества
  Фотосинтез обеспечивает первичное образование органических соединений из неорганического углерода. Созданные углеводы становятся исходным материалом для синтеза белков, липидов, нуклеиновых кислот и других веществ.
- 2. Преобразование солнечной энергии
  Энергия света преобразуется в химическую энергию, которая может сохраняться в органических соединениях и использоваться в метаболизме.
- 3. Выделение кислорода.
  При фотолизе воды образуется O_2, поддерживающий аэробную жизнь.
- 4. Участие в глобальном углеродном цикле.
  Фотосинтез связывает атмосферный CO_2 и переводит неорганический углерод в органическую форму.
- 5. Основа продуктивности растений.
  Интенсивность и продолжительность фотосинтеза определяют накопление биомассы и в значительной степени формирование урожая сельскохозяйственных культур.

Солнечная энергия → фотосинтез → органическое вещество → биомасса → продуктивность

2. Структурная организация фотосинтетического аппарата растения

Фотосинтетический аппарат представляет собой иерархически организованную систему структур, обеспечивающих:

поглощение света,

газообмен,

перенос электронов и фиксацию CO_2.

последовательность:

Лист → мезофилл → клетка → хлоропласт → тилакоид → фотосистема

•

Лист — основной фотосинтезирующий орган высших растений.

Его строение обеспечивает:

1. **эффективное поглощение света;**
2. **поступление CO_2 через устьица;**
3. **транспорт воды по ксилеме;**
4. **отток продуктов фотосинтеза по флоэме.**

Мезофилл листа содержит большое количество хлоропластов и является основной тканью, где происходит фотосинтез.

Хлоропласт — органелла фотосинтеза

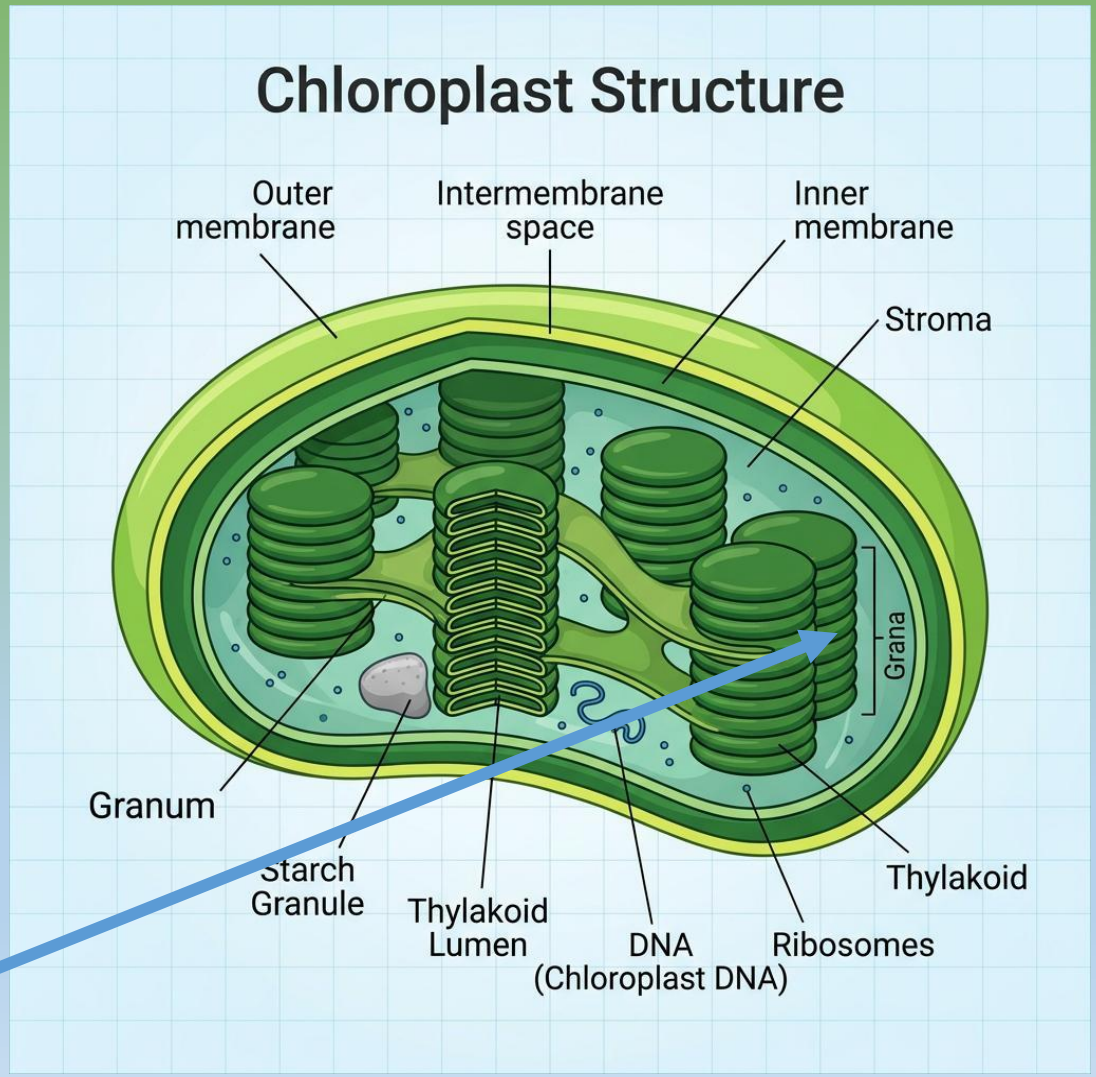
Хлоропласты — специализированные двумембранные органеллы растительной клетки, в которых осуществляется фотосинтез.

Основные структурные компоненты:

1. **наружная мембрана;**
2. **внутренняя мембрана;**
3. **межмембранное пространство;**
4. **строма;**
5. **тилакоиды;**
6. **граны;**
7. **стромальные ламеллы.**

В строме находятся ДНК, РНК, рибосомы, ферменты, крахмальные зерна и пластоглобулы.

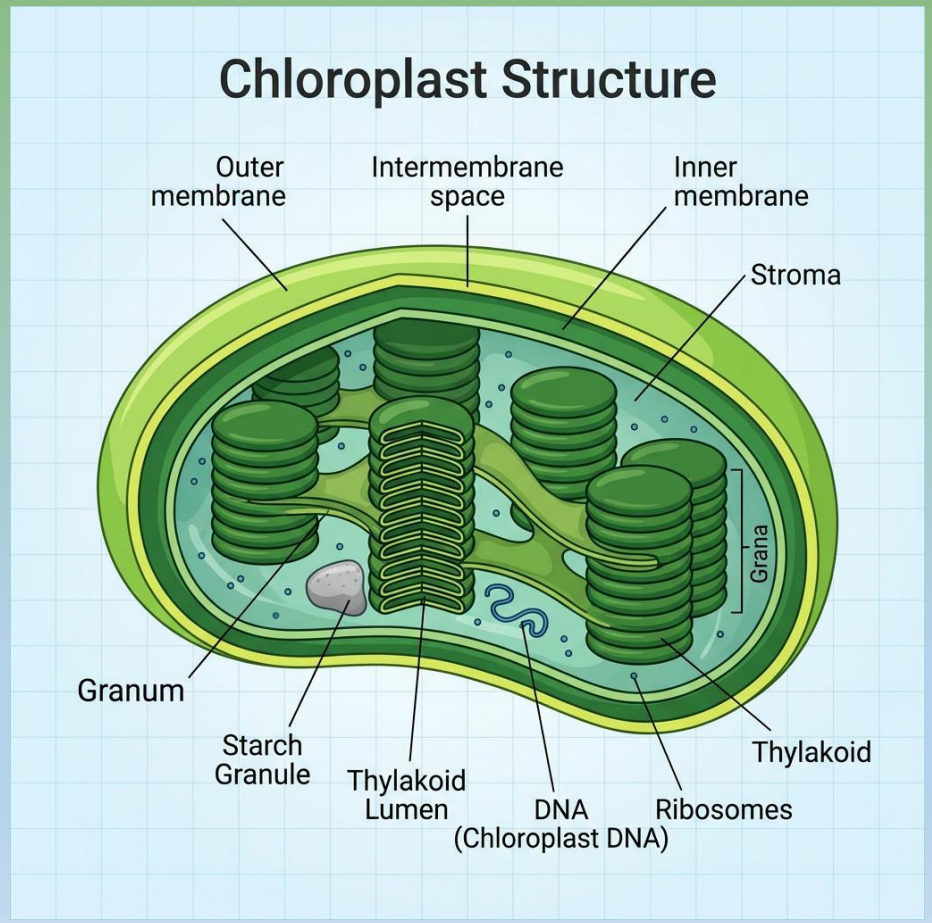
Грана представляет собой стопку тилакоидов. Отдельные граны соединяются стромальными ламеллами.

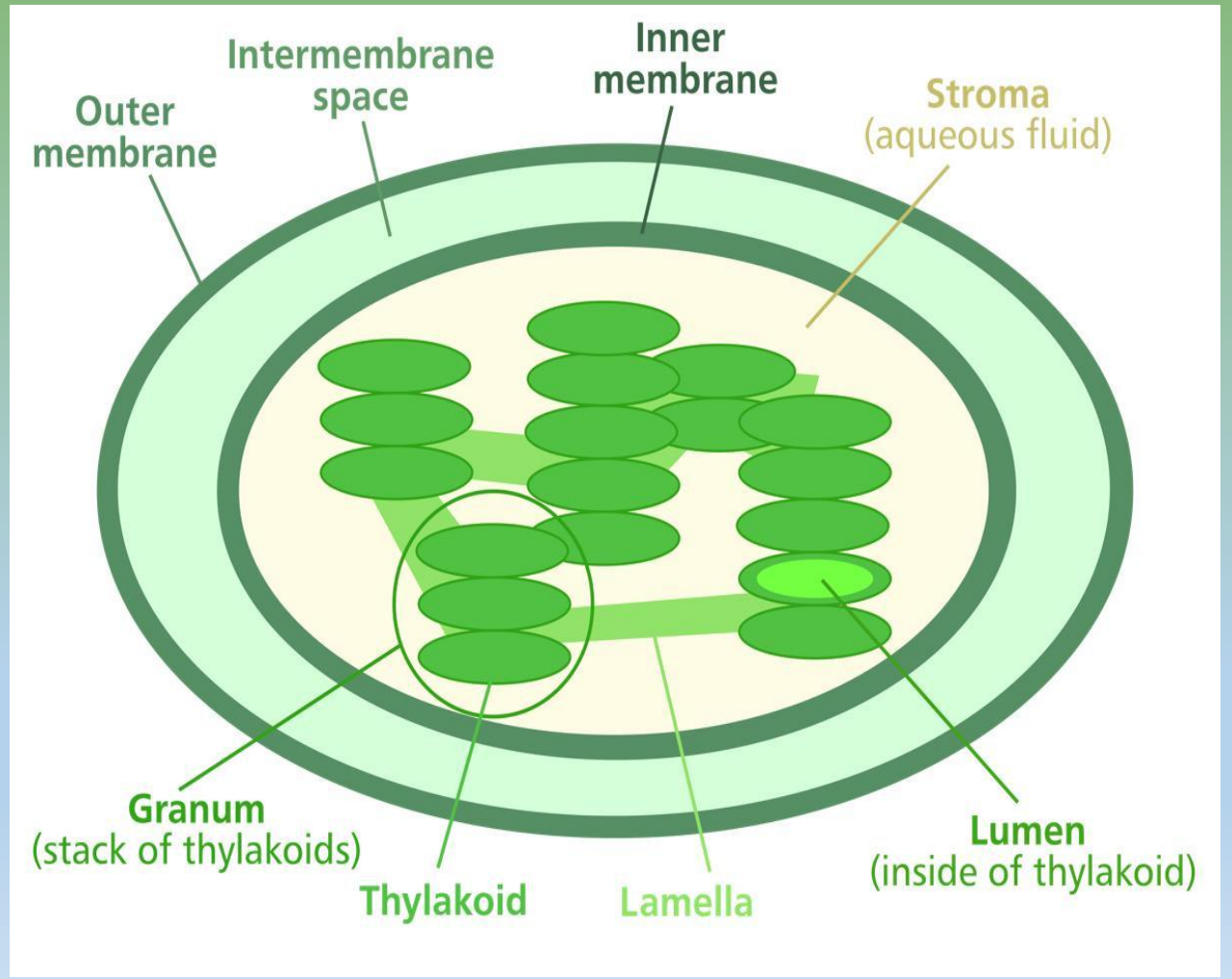


Функциональная компартментализация хлоропласта

Структура	Основная функция	Структура
Тилакоидная мембрана	**Фотосистемы I и II, электрон-транспортная цепь, ATP-синтаза**	**Тилакоидная мембрана**
Люмен тилакоида	**Накопление H^+ и формирование протонного градиента**	**Люмен тилакоида**
Строма	**Цикл Кальвина–Бенсона и фиксация CO_2**	**Строма**
Граны	**Особенно связаны с организацией PSII и светособирающих комплексов**	**Граны**

Структура Хлоропласт





Тилакоидная мембрана хлоропласта - важность

Здесь располагаются основные компоненты световой фазы:

- **Фотосистема II → электрон-транспортная цепь → Фотосистема I → NADPH**
- Одновременно перенос электронов формирует градиент **H^+**:
- **ΔH^+ → ATP-синтаза → ATP**
- Таким образом, пространственная организация хлоропласта позволяет эффективно разделить, но функционально объединить поглощение света, транспорт электронов, образование ATP и NADPH и последующую фиксацию CO_2.

Фотосинтетические пигменты. Строение молекулы хлорофилла

Хлорофилл — основной фотосинтетический пигмент растений, локализованный в тилакоидных мембранах хлоропластов. Он поглощает энергию света и обеспечивает её передачу в реакционные центры фотосистем.

У высших растений основными формами являются:

- **хлорофилл a** — основной пигмент фотосинтеза, присутствует в реакционных центрах PSI и PSII;
- **хлорофилл b** — вспомогательный пигмент светособирающих комплексов, расширяющий диапазон поглощаемого света.

- Major player- chlorophyll:
- Porphyrin ring, w/ Mg++ center.
- Hydrophobic tail, anchors in membrane

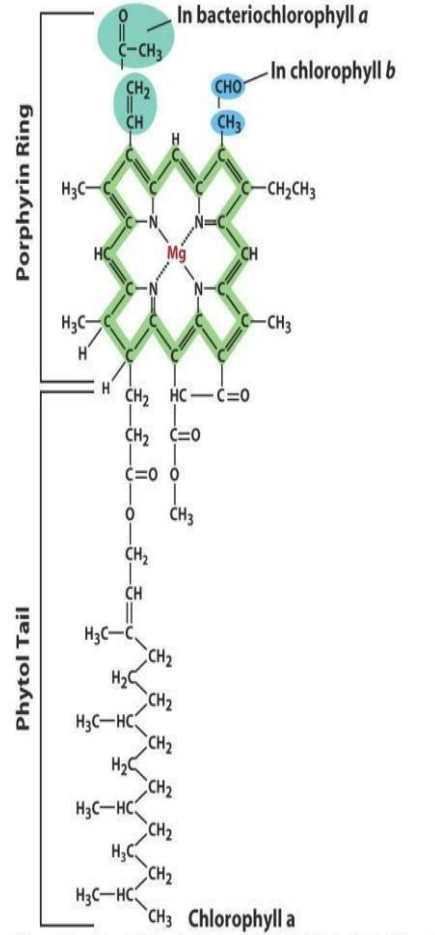


Figure 6-6 Cell and Molecular Biology, 4/e (© 2005 John Wiley & Sons)

Строение молекулы хлорофилла

Молекула состоит из двух функционально различных частей:

- 1. Тетрапиррольное (хлориновое) кольцо — гидрофильная часть молекулы, содержащая систему сопряжённых двойных связей. **В центре кольца расположен ион Mg^{2+}.**
- Именно эта система отвечает за поглощение фотонов и возбуждение электронов.
- **2. Фитольный хвост** — длинная гидрофобная углеводородная цепь, которая обеспечивает закрепление молекулы хлорофилла в тилакоидной мембране и пигмент-белковых комплексах.

порфириноподобное кольцо + Mg^{2+} → поглощение света

фитольный хвост → закрепление в мембране

- Major player- chlorophyll:
- Porphyrin ring, w/ Mg++ center.
- Hydrophobic tail, anchors in membrane

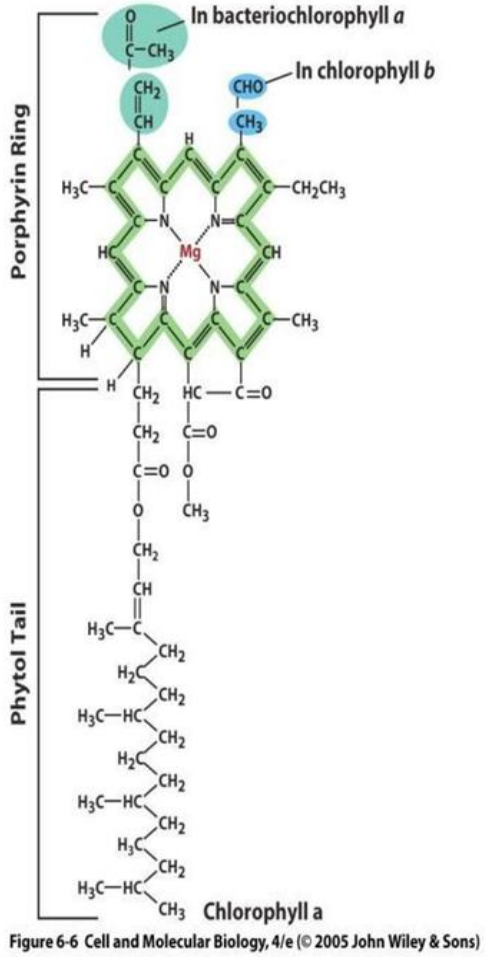


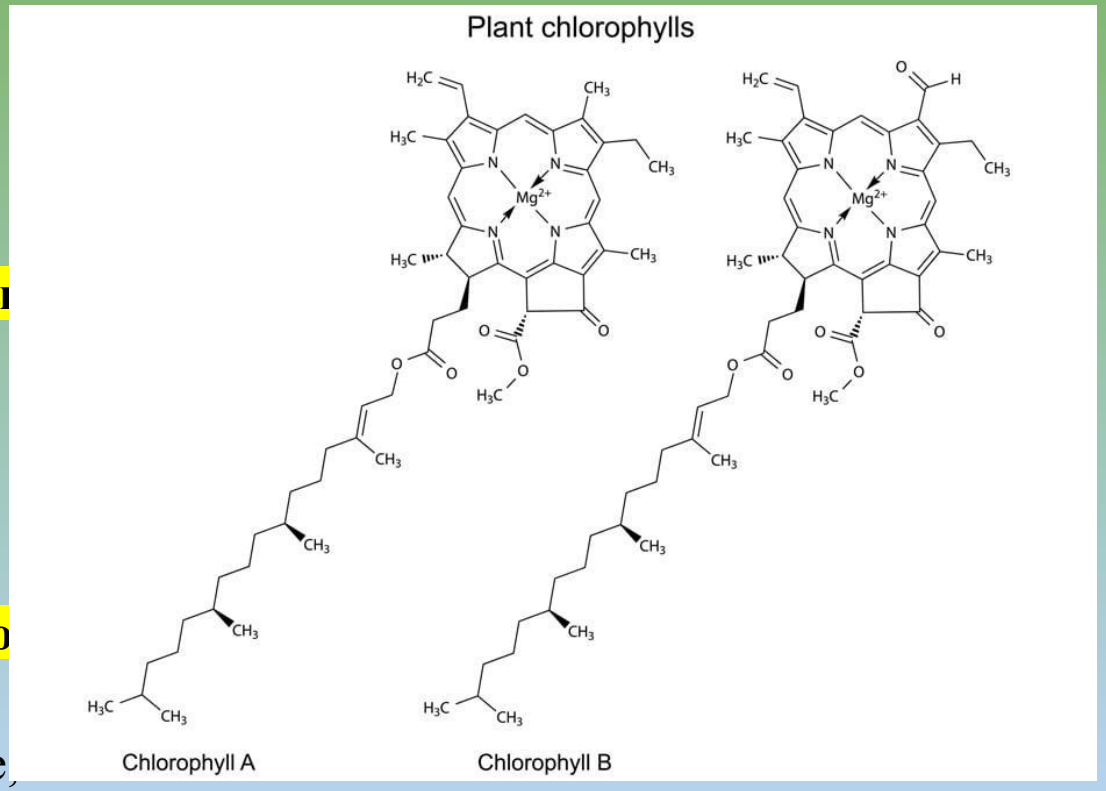
Figure 6-6 Cell and Molecular Biology, 4/e (© 2005 John Wiley & Sons)

Роль Mg^{2+} в молекуле хлорофилла

Mg^{2+} находится в центре тетрапиррольного кольца, координируясь с атомами азота. Его присутствие имеет принципиальное значение для электронной структуры и спектральных свойств хлорофилла.

Mg^{2+} способствует:

- **формированию функциональной структуры молекулы хлорофилла;**
- **оптимальной организации электронной системы пигмента;**
- **эффективному поглощению световой энергии;**
- **нормальному функционированию фотосинтетического аппарата.**



- Важно подчеркнуть: роль Mg в фотосинтезе значительно, е чем только его присутствие в хлорофилле.
- Mg^{2+} также необходим для работы многих ферментов, стабилизации мембран и рибосом и особенно важенчем для реакций с Mg-ATP.

При дефиците Mg?

Поскольку Mg является подвижным элементом в растении, при его недостатке он перераспределяется из старых листьев в молодые ткани. Поэтому типичный ранний симптом — межжилковый хлороз прежде всего старых листьев.

Последствия дефицита:

↓ Mg → ↓ содержание/стабильность хлорофилла и нарушение фотосинтетического аппарата → ↓ фотосинтез → ↓ образование ассимилятов → снижение роста и продуктивности.

- **Хлорофилл a и хлорофилл b**

Их структуры очень похожи, но одно из ключевых различий связано с заместителем:

- **Хлорофилл a: $–CH_3$**
  Хлорофилл b: –CHO
- Это небольшое структурное различие изменяет спектр поглощения. Поэтому совместное присутствие хлорофиллов a и b расширяет диапазон света, который растение может использовать для фотосинтеза.

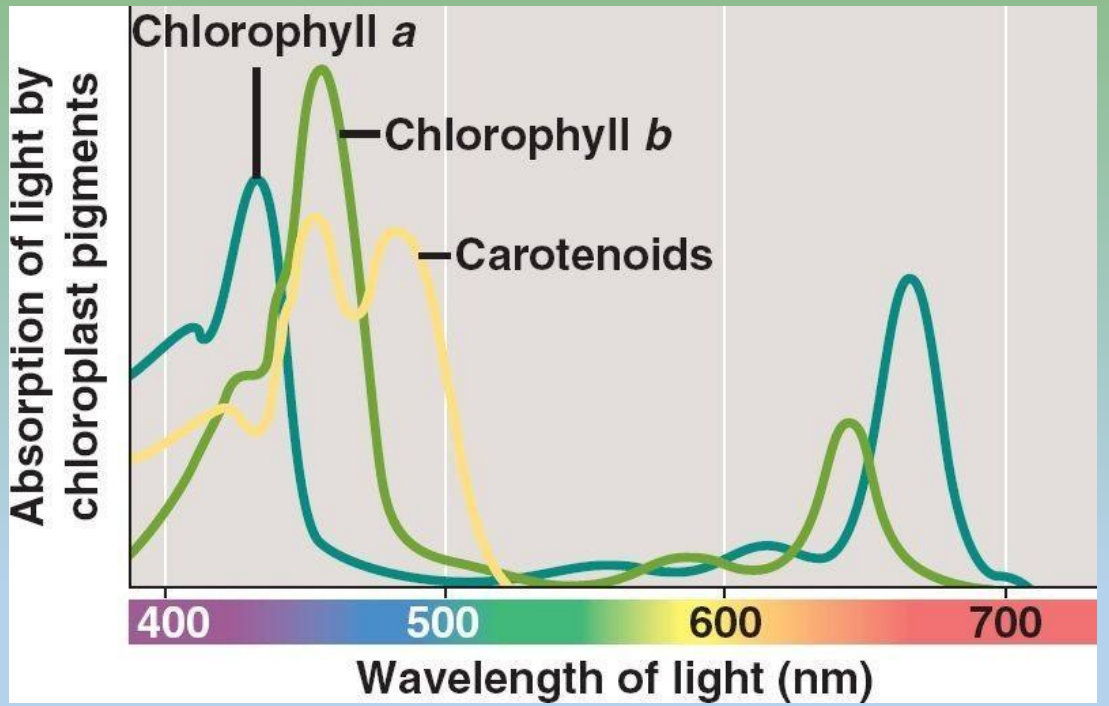
Спектры поглощения фотосинтетических пигментов

Спектр поглощения показывает зависимость количества поглощаемого пигментом света от его длины волны.

Для фотосинтеза растений наиболее важна область фотосинтетически активной радиации (ФАР, PAR) — приблизительно 400–700 нм.

Хлорофилл a. Хлорофилл a наиболее интенсивно поглощает свет:

- в сине-фиолетовой области — около 430 нм;
- в красной области — около 660–665 нм.
- Он является главным фотосинтетическим пигментом и непосредственно участвует в работе реакционных центров фотосистем.
- **Хлорофилл b**
- Хлорофилл b имеет несколько смещённые максимумы поглощения:
- синяя область — около 450–455 нм;
- красная область — около 640–645 нм.
- **Хлорофилл b является преимущественно антенным (вспомогательным) пигментом.**
- Он поглощает свет в тех участках спектра, где хлорофилл a поглощает его менее эффективно, и передаёт энергию хлорофиллу a.



Спектры поглощения фотосинтетических пигментов

- Хлорофиллы хорошо поглощают синий и красный свет, но значительно слабее — свет в зелёной области спектра (~500–570 нм).
- Часть зелёного света отражается или проходит через лист, поэтому человеческий глаз воспринимает листья как зелёные.
- **Синий свет → хорошо поглощается**
  Зелёный свет → слабее поглощается, частично отражается/проходит
  Красный свет → хорошо поглощается
- Важно уточнить , что зелёный свет тоже участвует в фотосинтезе и способен проникать глубже в ткани листа и растительный покров.

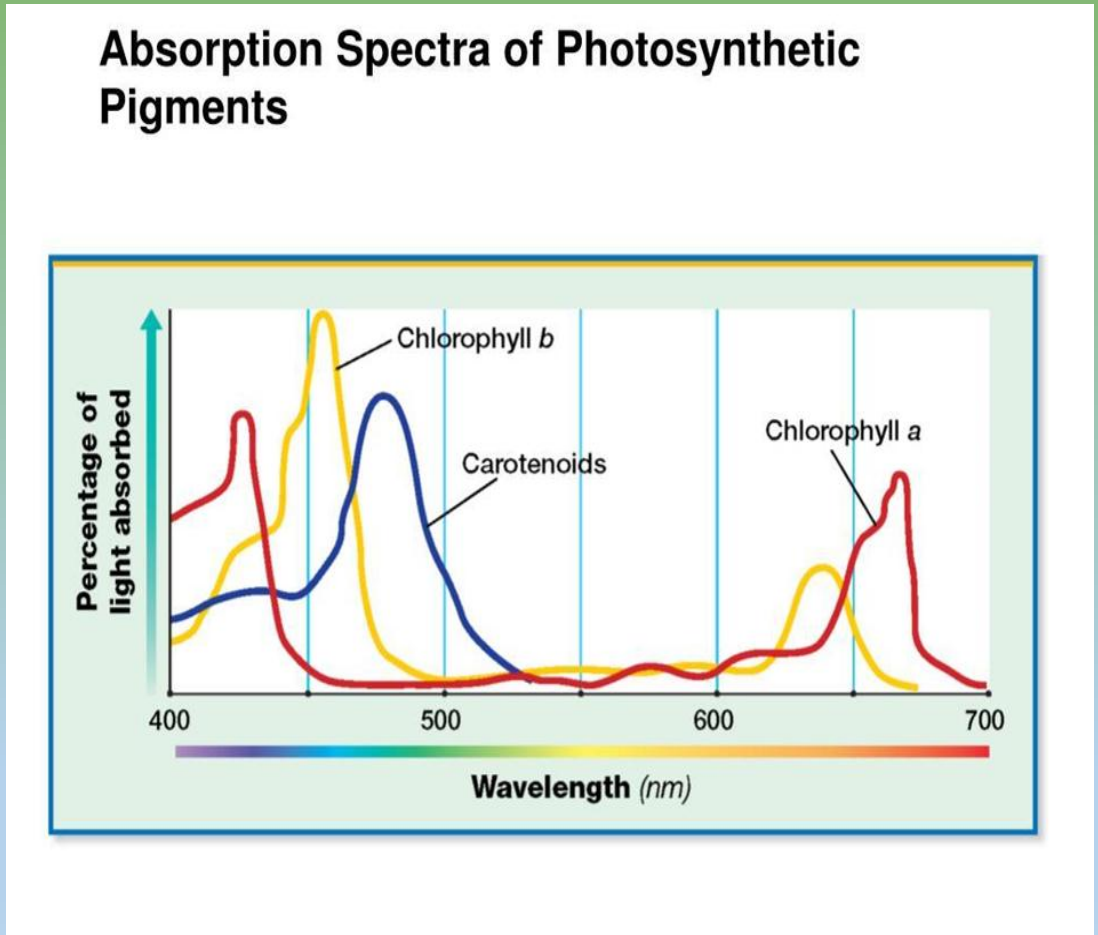
Каротиноиды - фотосинтетические пигменты

Каротиноиды — жёлтые, оранжевые и красные липофильные пигменты, расположенные вместе с хлорофиллами в тилакоидных мембранах.

К ним относятся две основные группы:

- **каротины** — например, β-каротин; ксантофиллы — лютеин, зеаксантин, виолаксантин и др.

Они преимущественно поглощают свет в сине-фиолетовой и синей области (~400–500 нм).



Функции каротиноидов

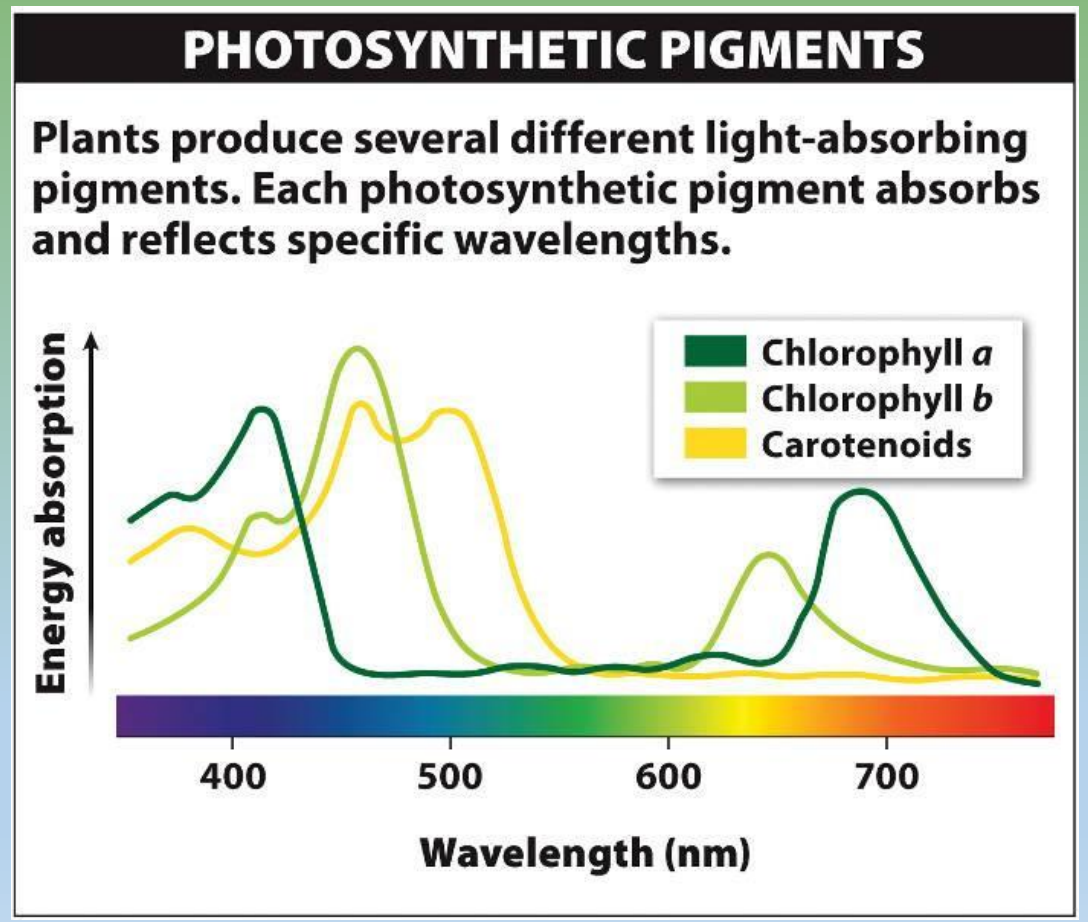
Две важнейшие функции каротиноидов

- **1. Светособирающая функция.**
  Каротиноиды поглощают свет и могут передавать часть энергии возбуждения хлорофиллу, расширяя спектральный диапазон использования солнечного излучения.
- **2. Фотозащитная функция.**
  При избытке света фотосинтетический аппарат получает больше энергии, чем способен использовать. Каротиноиды помогают безопасно рассеивать избыток энергии и предотвращают образование повреждающих активных форм кислорода.
- Особенно важен ксантофилловый цикл:
- **виолаксантин ⇄ антероксантин ⇄ зеаксантин**
- При сильном освещении накопление зеаксантина способствует рассеиванию избыточной энергии в виде тепла.

Спектр поглощения и спектр действия — не одно и то же

- **Спектр поглощения** показывает, какие длины волн поглощает конкретный пигмент.
- **Спектр действия фотосинтеза** показывает, насколько эффективно различные длины волн обеспечивают сам процесс фотосинтеза — например, фиксацию CO_2 или выделение O_2.

В целом максимальная фотосинтетическая активность наблюдается в синей и красной областях, что хорошо соответствует поглощению основных фотосинтетических пигментов.



1. Светособирающие (антенные) комплексы

Светособирающий комплекс (LHC, light-harvesting complex) — система пигментов и белков тилакоидной мембраны, которая поглощает световую энергию и передаёт энергию возбуждения к реакционному центру фотосистемы.

Антенный комплекс содержит:

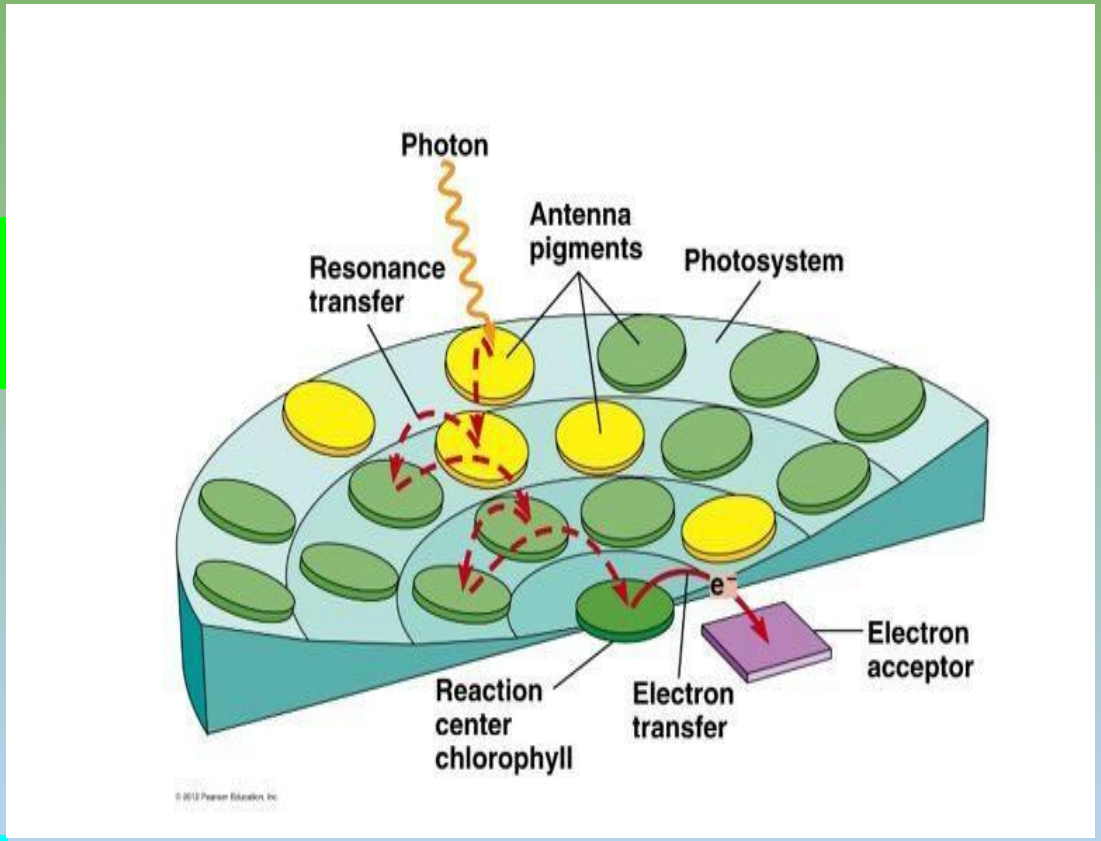
- • **хлорофилл a;**
- • **хлорофилл b;**
- • **каротиноиды;**
- • **белки, организующие пигменты в функциональные комплексы**.
- *Как работает антенна?*
- Молекула пигмента поглощает фотон → электрон переходит в возбуждённое состояние → энергия возбуждения передаётся между соседними пигментами → достигает реакционного центра.

Важно: по антенне перемещается преимущественно энергия возбуждения, а не сам электрон.

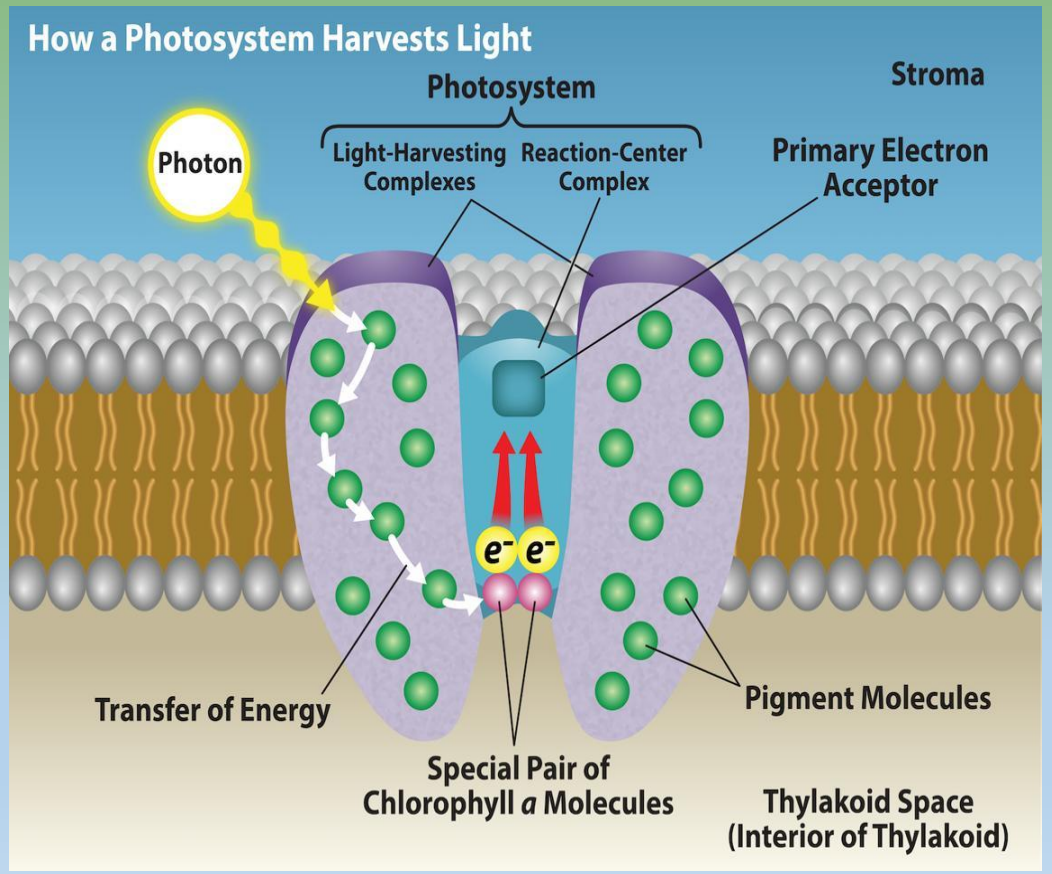
Фотон → антенные пигменты → перенос энергии → реакционный центр

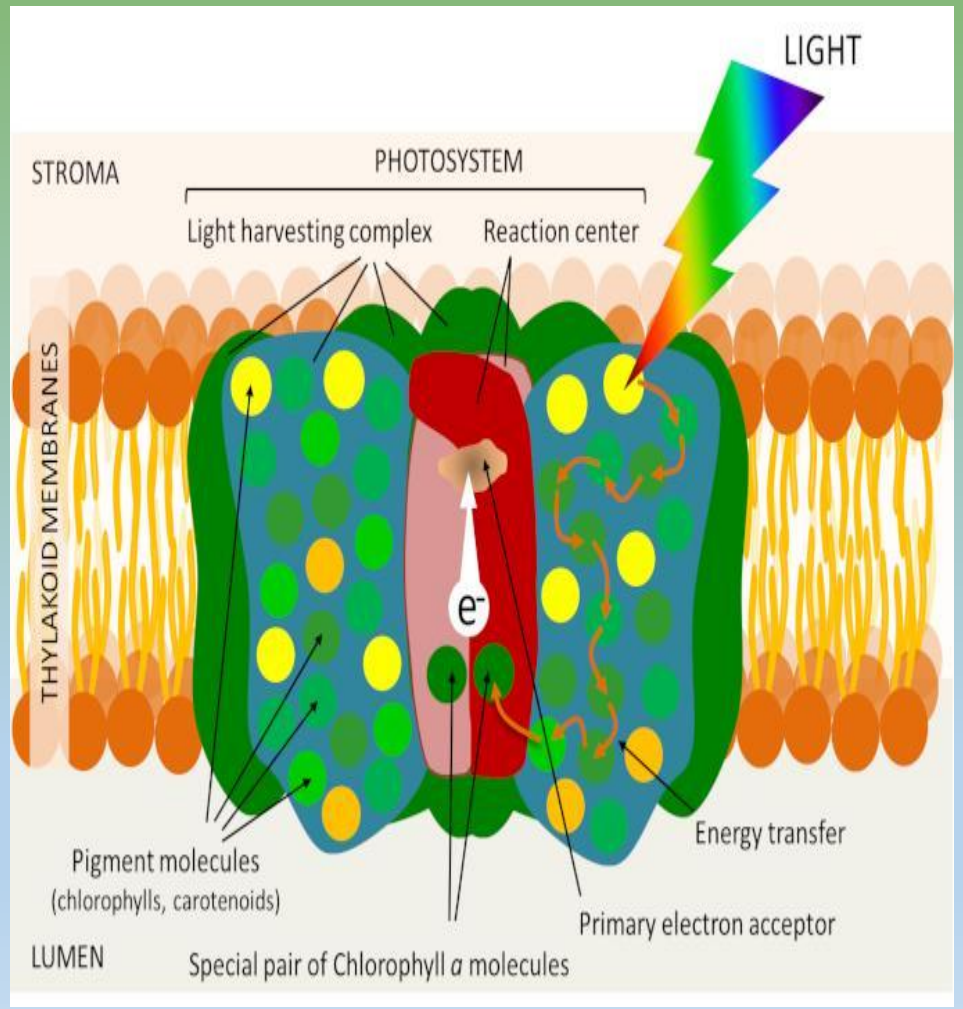
Как работает антенна?

1. Молекула пигмента поглощает **фотон → электрон переходит в возбуждённое состояние → энергия возбуждения передаётся между соседними пигментами → достигает реакционного центра.**
2. Важно: по антенне перемещается преимущественно энергия возбуждения, а не сам электрон.
3. **Фотон → антенные пигменты → перенос энергии → реакционный центр**



Светособирающие (антенные) комплексы





Реакционные центры фотосистем

Фотосистема включает два основных функциональных компонента:

- **антенный комплекс + реакционный центр**.

В реакционном центре находится **особая пара молекул хлорофилла a, где энергия света преобразуется в энергию разделённых электрических зарядов и начинается перенос электронов.**

У растений работают две фотосистемы:

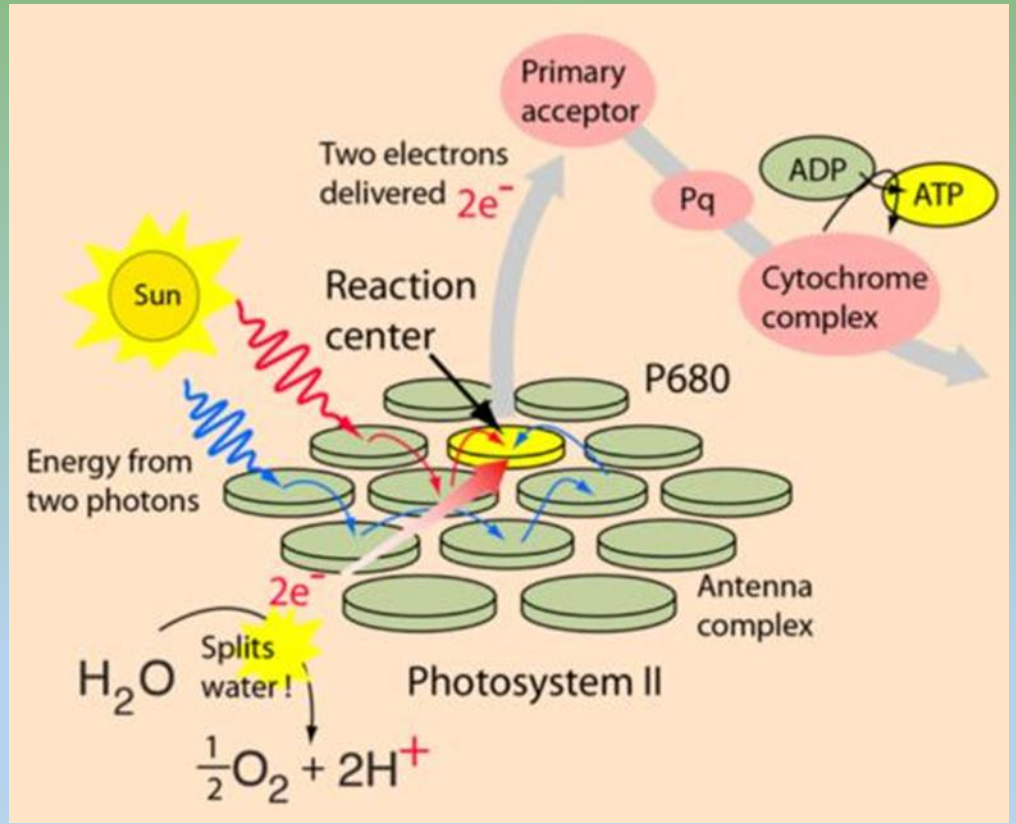
PSII P680 ≈680 нм

PSI P700 ≈700 нм

P680 и P700 получили свои названия по характерным длинам волн поглощения реакционных центров.

Главная последовательность поглощения света :

Свет → антенна → реакционный центр → возбуждение P680/P700 → перенос электрона



3. Фотосистема II — PSII (P680)

Несмотря на название «фотосистема II», при линейном потоке электронов она функционирует раньше PSI.

Когда энергия, собранная антенными пигментами, достигает реакционного центра:

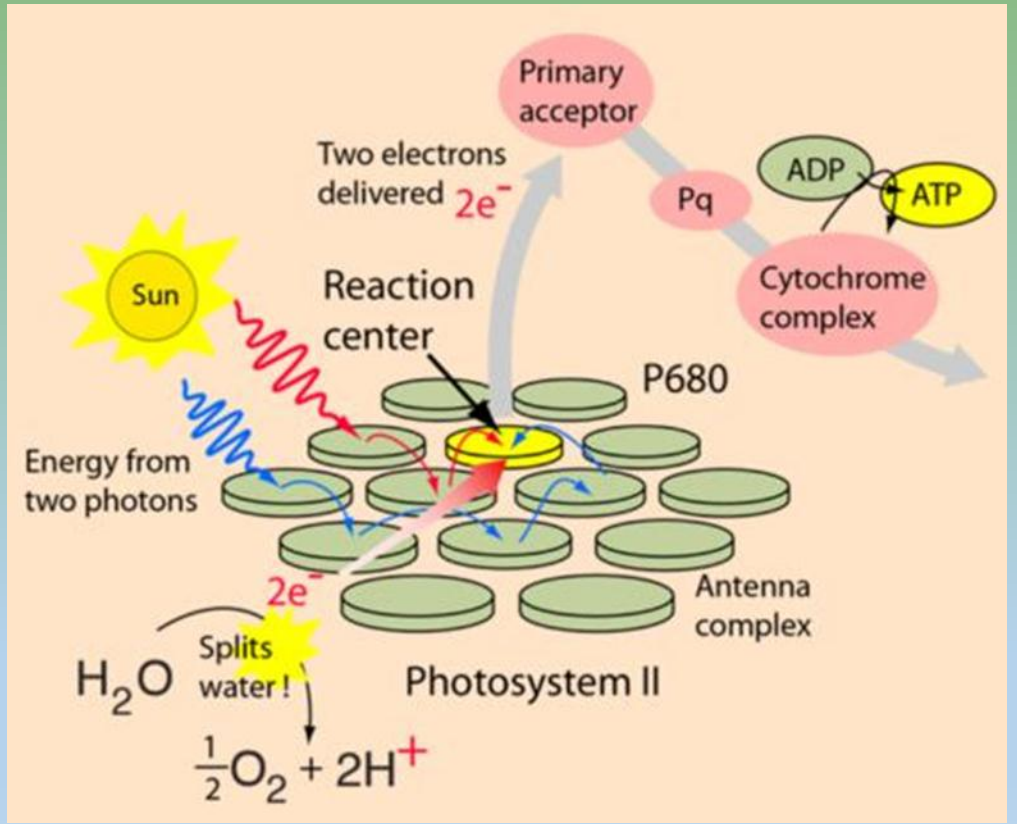
P680 → P680*

Возбуждённый P680* передаёт электрон первичному акцептору.

После потери электрона образуется сильный окислитель: **$P680^+$**

Теперь PSII необходимо восполнить потерянный электрон.

Именно здесь возникает связь с фотолизом воды



4. Фотолиз воды и образование O_2

Рядом с PSII расположен кислород-выделяющий комплекс (OEC, oxygen-evolving complex), содержащий кластер Mn_4CaO_5.

Он обеспечивает окисление воды:

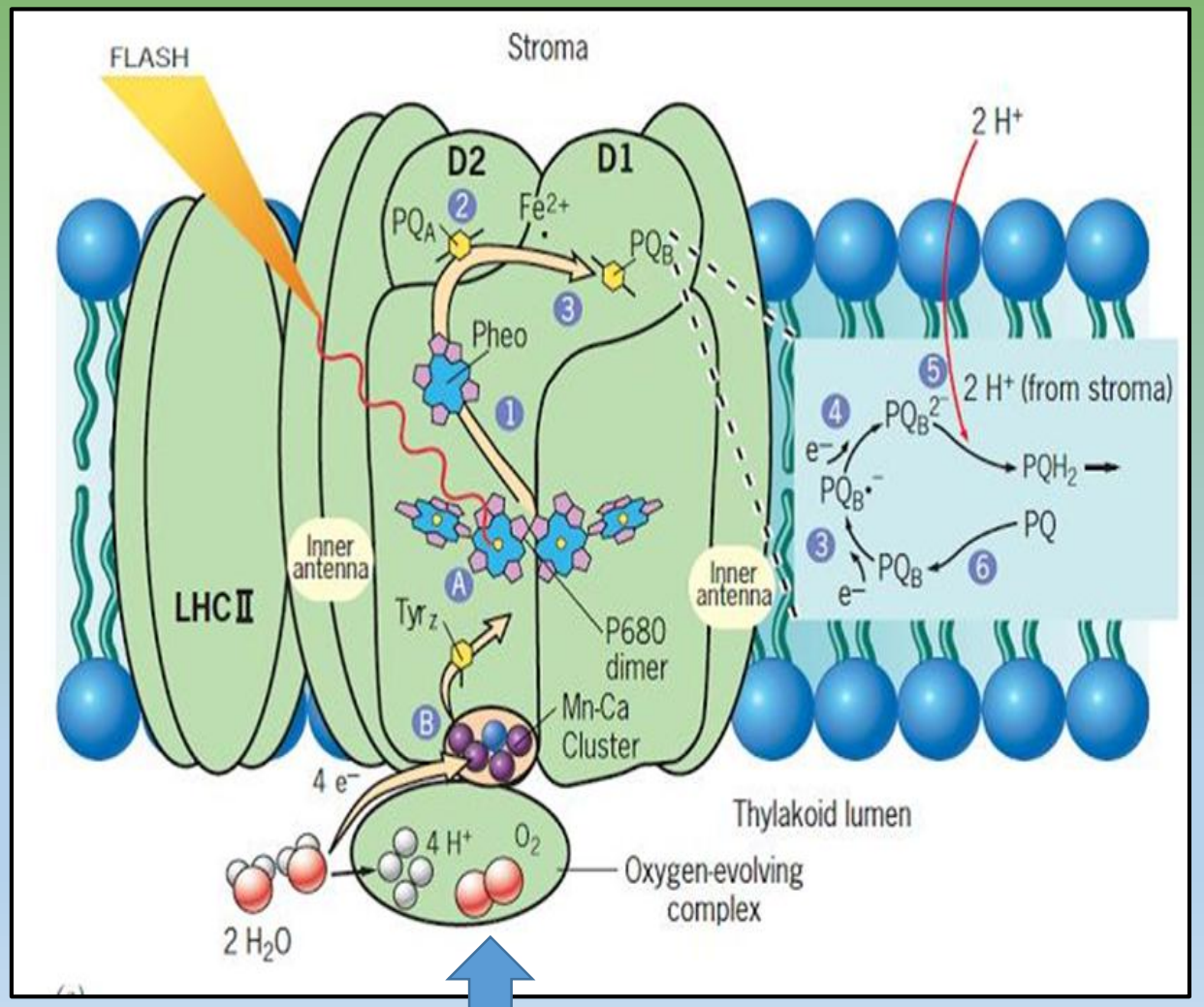
$2H_2O \rightarrow O_2 + 4H^+ + 4e^-$

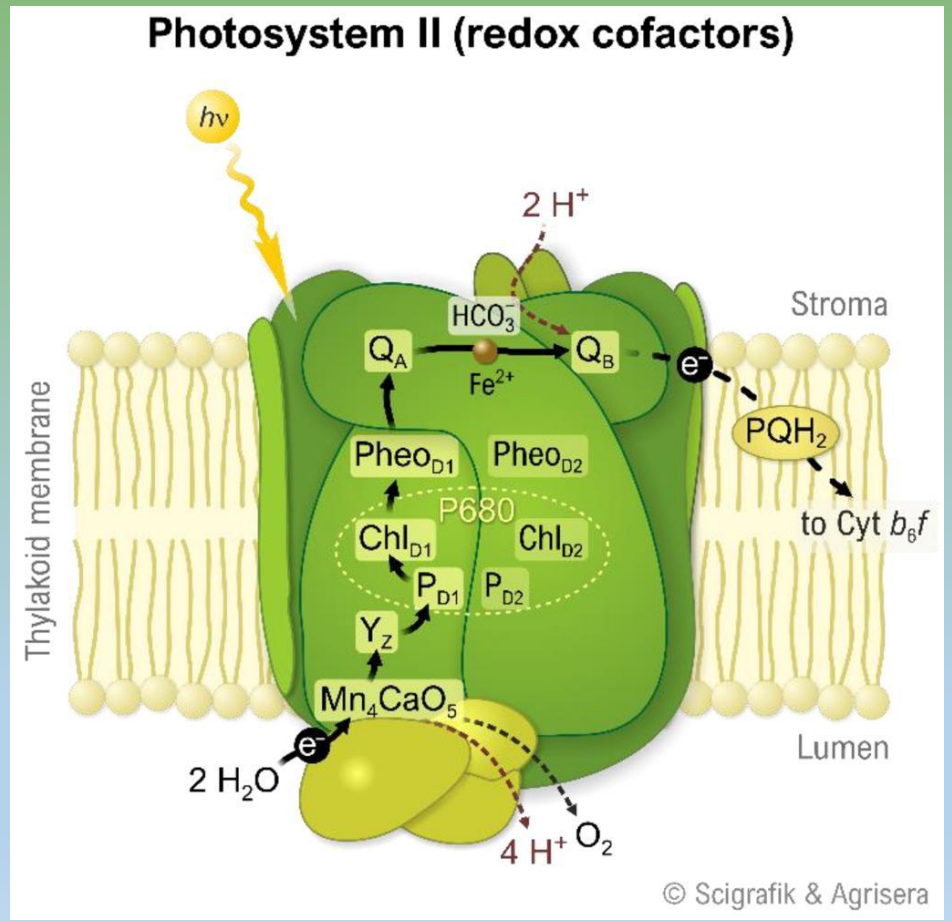
При этом:

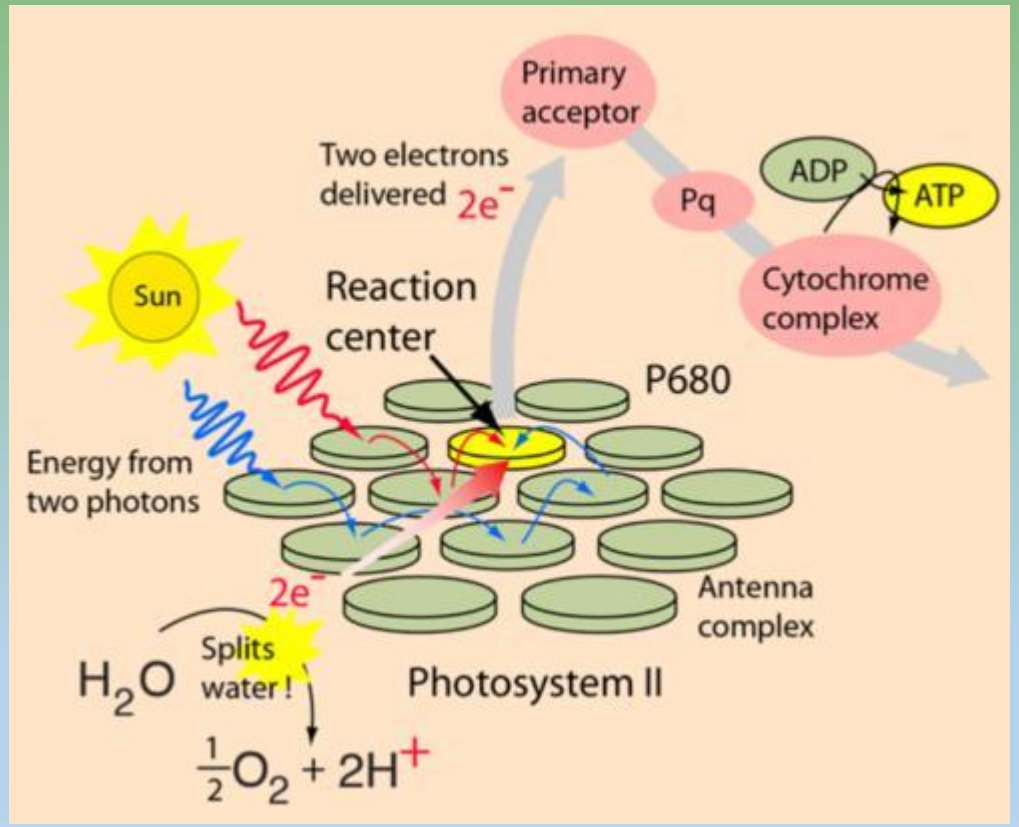
электроны → восстанавливают $P680^+$;
H^+ → поступают в люмен тилакоида и способствуют созданию протонного градиента;
O_2 → выделяется как побочный продукт.

Очень важный момент

Кислород, выделяемый растениями при фотосинтезе, происходит из H_2O, а не из CO_2.




Photosystem II (redox cofactors)
hν
2 H+
HCO3−
Stroma
QA
Fe2+
QB
e−
PQH2
PheoD1
PheoD2
P680
ChlD1
ChlD2
PD1
PD2
YZ
Mn4CaO5
Thylakoid membrane
to Cyt b6f
2 H2O
e−
4 H+
O2
Lumen
© Scigrafik & Agrisera


Primary acceptor
Two electrons delivered 2e−
Pq
ADP
ATP
Cytochrome complex
Sun
Reaction center
P680
Energy from two photons
Antenna complex
2e−
H2O
Splits water!
Photosystem II
½O2 + 2H+

5. Электрон-транспортная цепь

Электрон, возбужденный в PSII, начинает движение по электрон-транспортной цепи тилакоидной мембраны.

Упрощённая последовательность:

H_2O → PSII (P680) → пластохинон (PQ) → комплекс цитохром b_6f → пластоцианин (PC) → PSI (P700)

Пластохинон — PQ

Пластохинон принимает электроны от PSII и одновременно участвует в переносе протонов.

Он переносит электроны к комплексу цитохром b_6f.

Комплекс цитохром b_6f

Комплекс cytochrome b_6f является важнейшим промежуточным звеном между PSII и PSI.

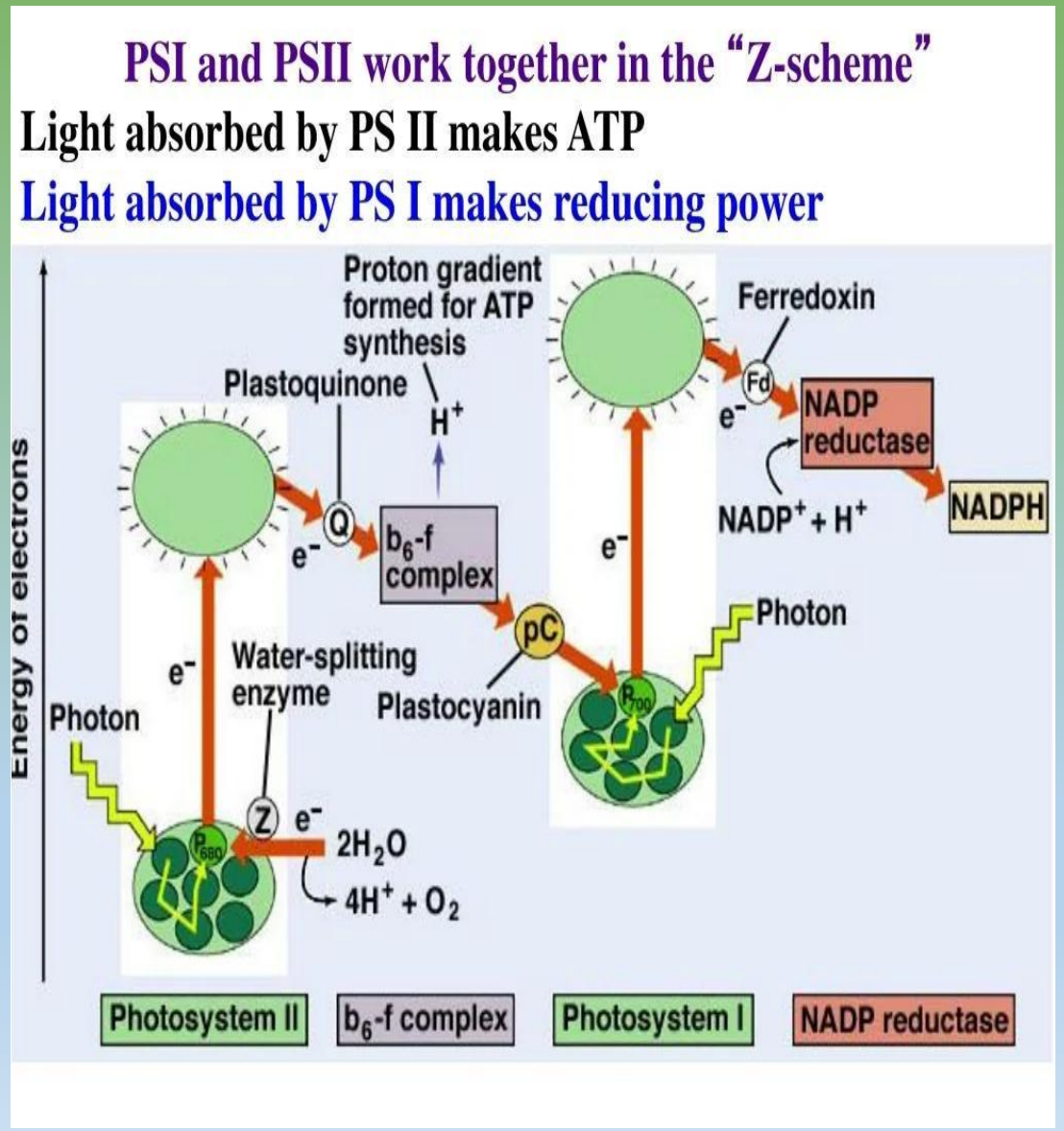
Его работа способствует накоплению H^+ в люмене тилакоида, формируя протонный электрохимический градиент.

Пластоцианин — PC

Пластоцианин — небольшой медьсодержащий белок, который переносит электроны от комплекса цитохром b_6f к PSI.

Таким образом:

PSII → PQ → cyt b_6f → PC → PSI



6. Фотосистема I — PSI (P700)

Электрон поступает к реакционному центру P700 фотосистемы I.

Но он ещё раз должен получить энергию света.

Антенный комплекс PSI поглощает фотон и передаёт энергию P700:

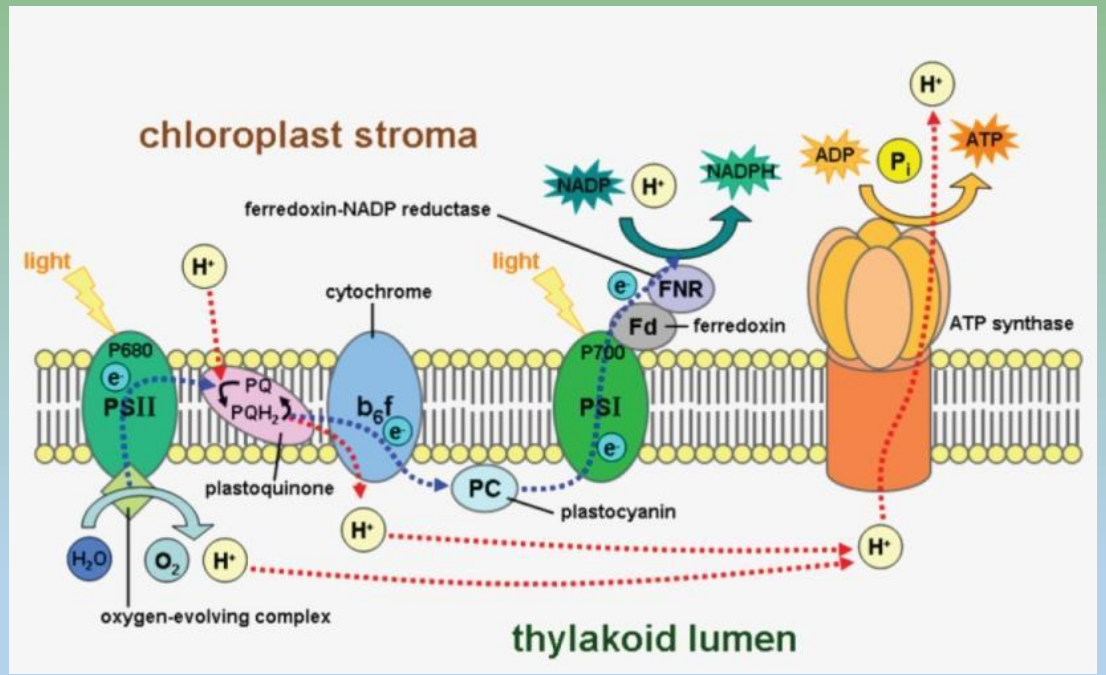
P700 → P700*

Возбуждённый P700* передаёт электрон далее через акцепторы PSI на ферредоксин (Fd).

Затем фермент ферредоксин–$NADP^+$-редуктаза (FNR) использует электроны для восстановления $NADP^+$:

$NADP^+$ → NADPH

NADPH затем используется в цикле Кальвина как источник восстановительной силы



Общая схема линейного транспорта электронов

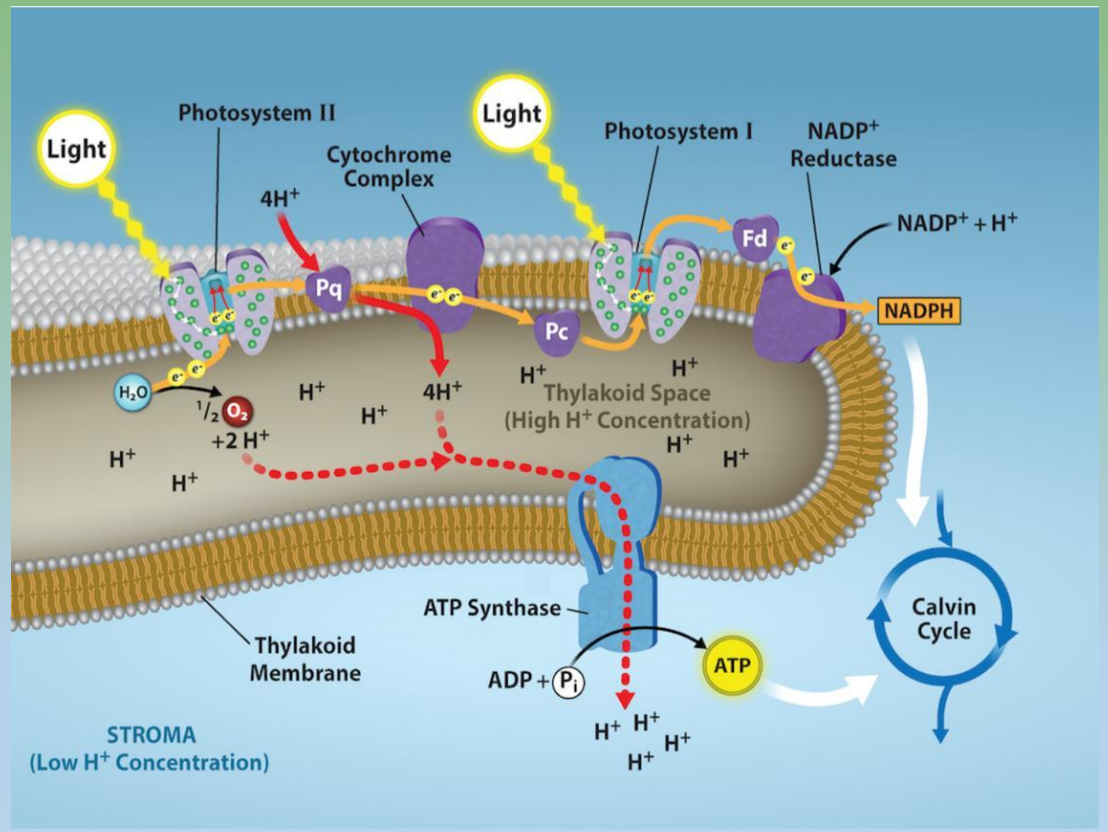
H_2O → PSII (P680) → PQ → cyt b_6f → PC → PSI (P700) → Fd → $NADP^+$ → NADPH

При этом одновременно происходят три ключевых процесса:

1. H_2O → O_2 — образование кислорода.

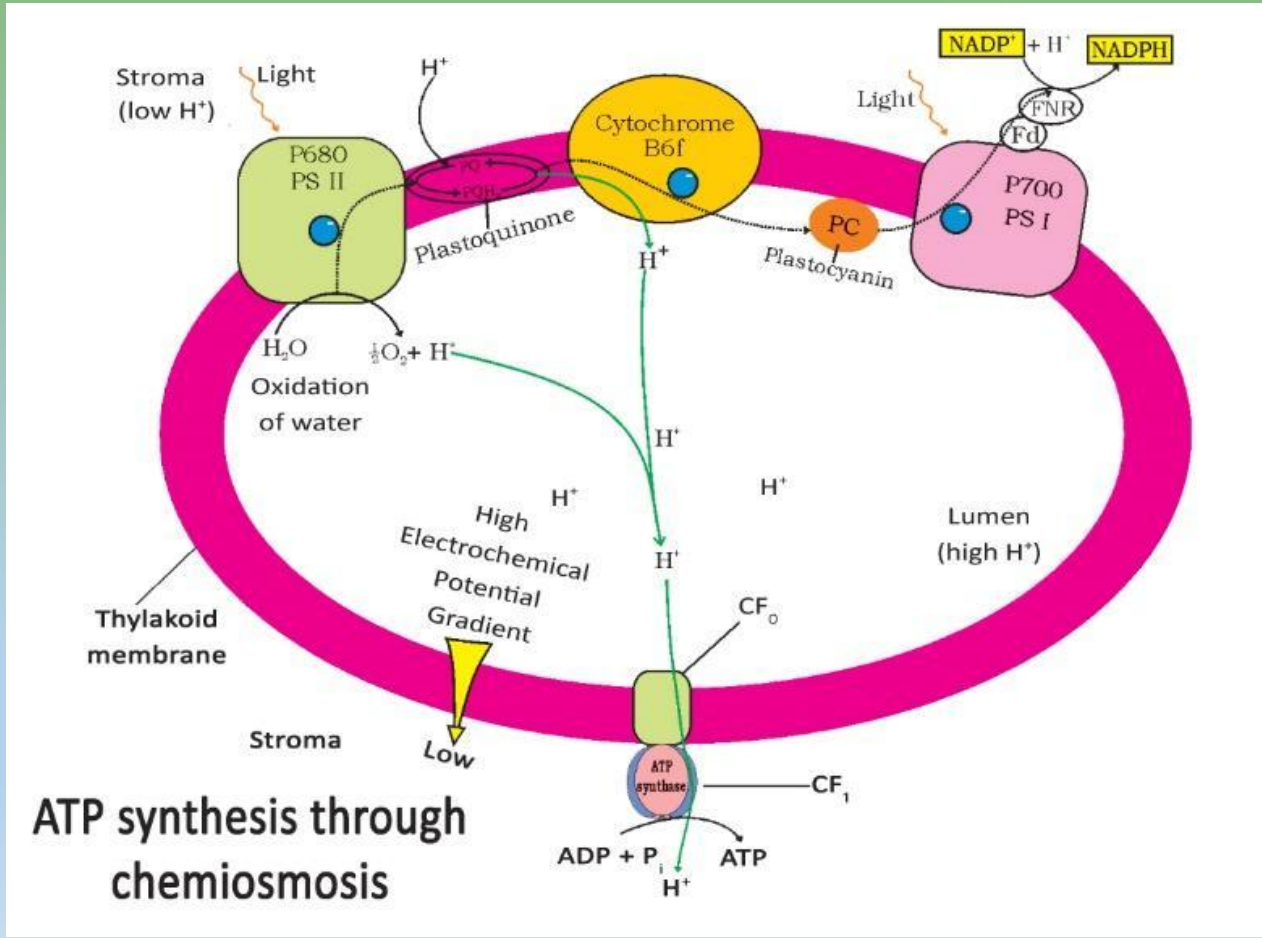
2. Накопление H^+ в люмене → протонный градиент — источник энергии для последующего образования ATP.

3. $NADP^+$ → NADPH — образование восстановительной силы.



Простая формула световой фазы фотосинтеза :

- **Первый фотон (PSII) запускает электрон из воды → электрон проходит транспортную цепь → второй фотон (PSI) снова повышает его энергию → электрон используется для образования NADPH.**
- А энергия, которая высвобождается при прохождении электрона между PSII и PSI, используется для формирования протонного градиента.
- Для чего хлоропласт накапливает H^+ внутри тилакоида?
- **Ответ приводит к следующему разделу — хемиосмотической теории → протонному градиенту → АТР-синтазе → фотофосфорилированию → образованию АТР.**



Заключение. Контрольные вопросы

Основные выводы лекции

- 1. Фотосинтез — процесс преобразования световой энергии в химическую, обеспечивающий образование органических веществ и выделение кислорода.
- 2. Хлоропласты представляют собой специализированные органеллы, в тилакоидных мембранах которых протекают световые реакции фотосинтеза.
- 3. Фотосинтетические пигменты — хлорофиллы и каротиноиды — обеспечивают поглощение световой энергии, её передачу реакционным центрам и фотозащиту.
- 4. Фотосистема II (PSII, P680) инициирует перенос электронов, сопряжённый с окислением воды и выделением O_2.
- 5. Фотосистема I (PSI, P700) обеспечивает повторное возбуждение электронов светом и их передачу ферредоксину для последующего восстановления $NADP^+$.
- 6. Линейный транспорт электронов объединяет PSII и PSI, формирует протонный градиент и обеспечивает образование NADPH; протонный градиент используется для синтеза АТФ.
- Главный вывод: световые реакции фотосинтеза обеспечивают преобразование энергии света в химическую энергию АТФ и восстановительную способность NADPH, необходимые для последующей ассимиляции CO_2.

Контрольные вопросы

1. Что такое фотосинтез и каково его биологическое значение?
2. Каковы основные этапы фотосинтеза?
3. Как устроен хлоропласт и какие функции выполняют его основные структуры?
4. Какие фотосинтетические пигменты содержатся в хлоропластах и каковы их функции?
5. Что такое фотосистема и из каких основных компонентов она состоит?
6. Какова роль реакционного центра P680 в фотосистеме II?
7. Как происходит фотолиз воды и каково его физиологическое значение?
8. Какие основные переносчики электронов участвуют в линейном транспорте электронов?
9. Какова роль цитохромного комплекса b_6f и пластоцианина?
10. Какую функцию выполняет фотосистема I и её реакционный центр P700?
11. Как образуется NADPH в ходе световых реакций?
12. Как связаны транспорт электронов, формирование протонного градиента и синтез АТФ?

Рекомендуемая литература

Основная литература

- 1. Taiz L., Møller I.M., Murphy A., Zeiger E. Plant Physiology and Development. 7th ed. Oxford University Press, 2022.
- 2. Buchanan B.B., Gruissem W., Jones R.L. (Eds.). Biochemistry and Molecular Biology of Plants. 2nd ed. Wiley Blackwell, 2015.
- 3. Blankenship R.E. Molecular Mechanisms of Photosynthesis. 3rd ed. Wiley Blackwell, 2021.

Дополнительная научная литература

- 4. Nelson N., Yocum C.F. Structure and function of photosystems I and II. Annual Review of Plant Biology. 2006, 57, 521–565. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105350
- 5. Umena Y., Kawakami K., Shen J.-R., Kamiya N. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. Nature. 2011, 473, 55–60. https://doi.org/10.1038/nature09913
- 6. Croce R., van Amerongen H. Natural strategies for photosynthetic light harvesting. Nature Chemical Biology. 2014, 10, 492–501. https://doi.org/10.1038/nchembio.1555