

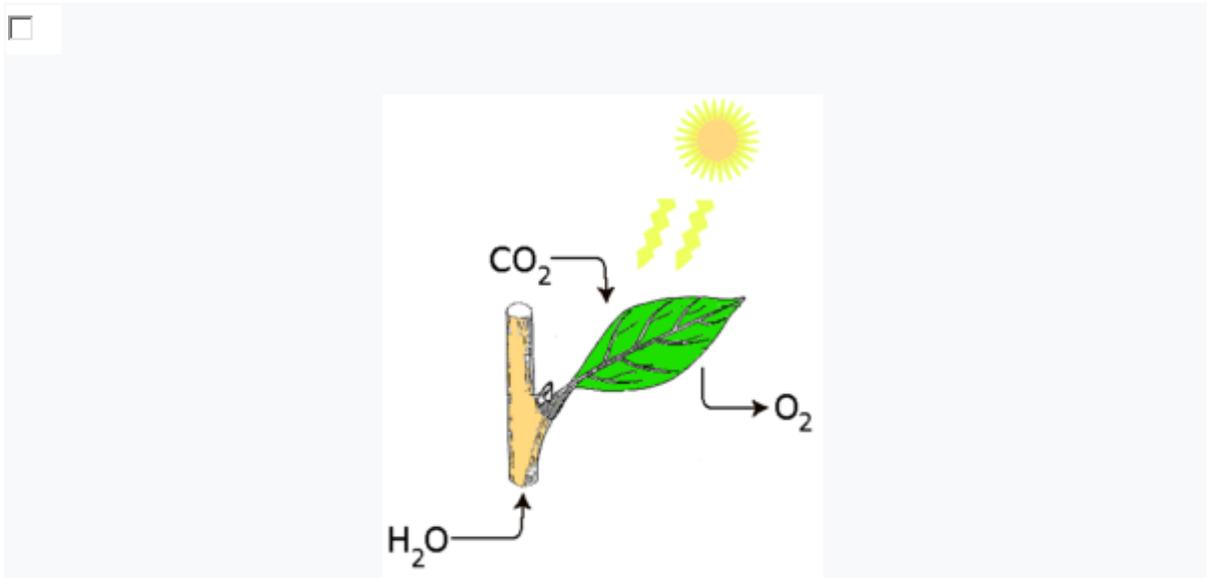
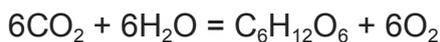
# Тема: Фотосинтез

**Фотосінтез** (від [грец.](#) φωτο- — [світло](#) та [грец.](#) σύνθεσις — [синтез](#), сукупність) — процес синтезу [органічних сполук](#) з [вуглекислого газу](#) та [води](#) з використанням енергії [світла](#) й за участю фотосинтетичних [пігментів](#) ([хлорофіл](#) у [рослин](#), [хлорофіл](#), [бактеріохлорофіл](#) і [бактеріородопсин](#) у [бактерій](#)), часто з виділенням [кисню](#) як побічного продукту. Це надзвичайно складний процес, що включає довгу послідовність координованих біохімічних реакцій. Він відбувається у [вищих рослинах](#), [водоростях](#), багатьох [бактеріях](#), деяких [археях](#) і [найпростіших](#) — організмах, відомих разом як [фототрофи](#). Сам процес відіграє важливу роль для [кругообігу вуглецю](#) у природі.

Фотосинтез — єдиний процес у [біосфері](#), який призводить до засвоєння [енергії Сонця](#) і забезпечує існування як рослин, так і всіх [гетеротрофних](#) організмів.<sup>[1]</sup>

Рослина поглинає не всю сонячну енергію, а лише її фотосинтетичну активну радіацію, під впливом якої проходить фотосинтез, що впливає на майбутній врожай культур.<sup>[2]</sup>

Узагальнене рівняння фотосинтезу ([брутто-формула](#)) має вигляд:



Загальна схема фотосинтезу

## Типи фотосинтезу

Розрізняють **оксигенний** і **аноксигенний** типи фотосинтезу. Оксигенний найбільш поширений, його здійснюють [рослини](#), [ціанобактерії](#) і [прохлорофіти](#). Аноксигенний фотосинтез проходить у [пурпурних](#), деяких [зелених бактеріях](#) та [геліобактеріях](#).

Виділяють три етапи фотосинтезу: фотофізичний, фотохімічний та хімічний. На першому етапі відбувається поглинання [фотонів світла](#) пігментами, їх перехід в [збуджений стан](#) і передача енергії до інших молекул фотосистеми. На другому етапі відбувається розділення [зарядів](#) в реакційному центрі,

перенесення [електронів](#) по фотосинтетичному електронотранспортному ланцюзі, що закінчується [синтезом АТФ](#) і [НАДФН](#). Перші два етапи разом називають світлозалежною стадією фотосинтезу. Третій етап відбувається вже без обов'язкової участі світла і включає біохімічні реакції синтезу органічних речовин з використанням енергії, накопиченої на світлозалежній стадії. Найчастіше як такі реакції розглядається [цикл Кальвіна](#) і [глюконеогенез](#), утворення [цукрів](#) і [крохмалю](#) з вуглекислого газу повітря.

## Просторова локалізація

---

Фотосинтез рослин здійснюється в [хлоропластах](#), відособлених двомембранних [органелах](#) клітини. Хлоропласти можуть бути в клітинах [плодів](#), [стебел](#), проте основним органом фотосинтезу, анатомічно пристосованим до його здійснення, є [листя](#). У листку найбагатша хлоропластами тканина — [палісадна](#), або фотосинтезуюча/стовпчаста/хлорофілоносна, паренхіма. У деяких [сукулентів](#) з виродженим листям (наприклад, [кактусів](#)) основна фотосинтетична активність пов'язана із стеблом.

Світло для фотосинтезу захоплюється повніше завдяки плоскій формі листка, що забезпечує велике відношення поверхні до об'єму. Вода доставляється з [кореня](#) розвинутою мережею судин (прожилків листка). Вуглекислий газ надходить частково за допомогою [дифузії](#) через [кутикулу](#) і [епідерміс](#), проте велика його частина дифундує в листя через [продихи](#) і по листку через міжклітинний простір. Рослини, що здійснюють  $C_4$  і [С<sub>АМ</sub>-фотосинтез](#), сформуvalи особливі механізми для активної асиміляції вуглекислого газу.

Внутрішній простір хлоропласта заповнений безбарвною речовиною ([стромою](#)) і пронизаний мембранами ([ламелами](#)), які, з'єднуючись один з одним, утворюють [тилакоїди](#), які у свою чергу групуються в стопки, так звані [грані](#). Внутрішньотилакоїдний простір відокремлений і не сполучається з рештою строми, передбачається також, що внутрішній простір всіх тилакоїдів сполучений між собою. Світлові стадії фотосинтезу пов'язані з мембранами, автотрофна фіксація [вуглекислого газу](#) відбувається в стромі.

У хлоропластах є свої [ДНК](#), [РНК](#), [рибосоми](#) (типу 70S), йде синтез білка (хоча цей процес і контролюється з ядра). Вони не синтезуються знов щоразу, а утворюються шляхом поділу попередніх. Все це дозволило вважати їх попередниками вільних ціанобактерій, що увійшли до складу [еукаріотичної](#) клітини в процесі [симбіогенезу](#).

[Ціанобактерії](#) та інші фотосинтезуючі [бактерії](#) та [археї](#), таким чином, самі виконують функції хлоропластів рослин, і фотосинтетичний апарат їх клітин не винесений в особливу органелу. Їхні тилакоїди, проте, не утворюють стопок, а формують різні складчасті структури (у однієї ціанобактерії [Gloeobacter violaceus](#) тилакоїди відсутні зовсім, а весь фотосинтетичний апарат знаходиться на [цитоплазматичній мембрані](#), що не створює заглибин). У них і в рослин також є відмінності в світлозбираючому комплексі (див. нижче) і в складі пігментів.

## Світлова (світлозалежна) стадія

---

В ході світлової стадії фотосинтезу утворюються високоенергетичні продукти: [аденозинтрифосфат](#), що служить в клітині джерелом енергії, і

НАДФН, що використовується як відновник. Як побічний продукт виділяється кисень.

## Фотохімічна суть процесу



Двостадійний фотосинтез («Z-схема»)

Хлорофіл має два рівні збудження (з цим пов'язана наявність двох максимумів на його спектрі поглинання): перший пов'язаний з переходом на вищий енергетичний рівень електрона системи зв'язаних подвійних зв'язків, другий, — із збудженням неспарених електронів азоту і кисню порфіринового ядра. При незмінному спіні електрона формуються синглетні перший і другий збуджений стан, при зміненому — триплетні перший і другий.

Другий збуджений стан найбільш високоенергетичний, нестабільний, і хлорофіл за  $10^{-12}$  с переходить з нього на перший, з втратою 100 кДж/моль енергії тільки у вигляді тепла. З першого синглетного і триплетного станів молекула може переходити в основний з виділенням енергії у вигляді світла (флуоресценція) або тепла, з перенесенням енергії на іншу молекулу, або, оскільки електрон на високому енергетичному рівні слабо зв'язаний з ядром, з переносом електрона на іншу сполуку.

Друга можливість реалізується в світлозбиральних комплексах, перша — в реакційних центрах, де переведений в збуджений стан при поглинанні кванта світла хлорофіл стає донором електрона (відновлювачем) і передає його на первинний акцептор. Щоб запобігти поверненню електрона на позитивно заряджений хлорофіл, первинний акцептор передає його вторинному. Крім того, час життя отриманих сполук вищий, ніж у збудженої молекули хлорофілу. Відбувається стабілізація енергії і розділення зарядів. Для подальшої стабілізації вторинний донор електронів окислює позитивно заряджений хлорофіл, первинним донором же у разі окиснення фотосинтезу є вода.

Проблемою, з якою стикаються при цьому організми з окисним типом фотосинтезу, є відмінність окислювально-відновних потенціалів води ( $E_0 = +0,82$  В) і НАДФ<sup>+</sup> ( $E_0 = -0,32$  В). Хлорофіл при цьому повинен мати в основному стані потенціал, більший за +0,82 В, щоб окиснювати воду, але при цьому мати у збудженому стані потенціал менший ніж -0,32 В, щоб відновлювати НАДФ<sup>+</sup>. Одна молекула хлорофілу може відповідати обом вимогам завдяки наявності ізольованих систем спряжених π-з'язків: акцептором електронів у молекулах хлорофілів виступає вільна високоенергетична d-орбіталь атома магнію спряжена з ароматичною системою порфіринового ядра, донором виступає карбоксиметильна група приєднана до атома вуглецю в положенні 13<sup>2</sup> (нумерація на сторінці хлорофіл німецькою), яка має зв'язок з карбонільною групою приєднаною до атома вуглецю в положенні 13<sup>1</sup>. Перенесення електрона від карбонільної до карбоксиметильної групи відбувається через водневий атом координаційно зв'язаної молекули води (або атом кетальної форми), після чого водневий зв'язок послаблюється або розривається через набуття карбоксиметильною групою порівняно добре локалізованого позитивного заряду. Таким чином запобігання втраті поглиненої енергії через флуоресценцію вдається досягти внутрішньомолекулярною дисоціацією.

## Світлозбиральні комплекси



Хлорофіл виконує дві функції: поглинання і передачу енергії. Більше 90 % всього хлорофілу хлоропластів входить до складу світлозбиральних комплексів (СЗК), що виконують роль антени, яка передає енергію до реакційного центру фотосистем I або II. Крім хлорофілу, в СЗК є [каротиноїди](#), а у деяких [водоростей](#) і ціанобактерій — [фікобіліни](#), роль яких полягає в поглинанні світла тих довжин хвиль, які хлорофіл поглинає порівняно слабо.

Передача енергії йде резонансним шляхом ([механізм Ферстера](#)) і займає для однієї пари молекул  $10^{-10}$ – $10^{-12}$  с, відстань, на яку здійснюється перенесення, становить близько 1 [нм](#). Передача супроводжується деякими втратами енергії (10 % від хлорофілу а до хлорофілу b, 60 % від каротиноїдів до хлорофілу), через що можлива тільки від пігмента з максимумом поглинання при меншій довжині хвилі до пігмента з більшою довжиною хвилі в максимумі поглинання. Саме у такому порядку взаємно локалізуються пігменти СЗК, причому найбільш довгохвильові хлорофілли знаходяться в реакційних центрах. Зворотний перехід енергії неможливий.

СЗК рослин розташований в мембранах тилакоїдів, у ціанобактерій основна його частина винесена за межі мембран у прикріплені до них [фікобілісоми](#) — паличкоподібні [поліпептидно](#)-пігментні комплекси, в яких знаходяться різні фікобіліни: на периферії [фікоеритрини](#) (з максимумом поглинання при 495—565 нм), за ними [фікоціаніни](#) (550—615 нм) і [алофікоціаніни](#) (610—670 нм), що послідовно передають енергію на хлорофіл а (680—700 нм) реакційного центру.

## Основні компоненти електронно-транспортного ланцюжка

### Фотосистема II

Фотосистема — сукупність СЗК, фотохімічного реакційного центру і переносників електрона. Світлозбиральний комплекс II містить 200 молекул хлорофілу а, 100 молекул хлорофілу b, 50 молекул каротиноїдів і 2 молекули феофітину. Реакційний центр фотосистеми II є пігмент-білковим комплексом, розташованим в тилакоїдних мембранах і оточеним СЗК. У ньому знаходиться димер хлорофілу а з максимумом поглинання при 680 нм (P680). На нього кінець-кінцем передається енергія кванта світла з СЗК, внаслідок чого один з електронів переходить у вищий енергетичний стан, зв'язок його з ядром ослаблюється, і збуджена молекула P680 стає сильним відновником ( $E_0 = -0,7$  В).

P680 відновлює феофітин, надалі електрон переноситься на [хінони](#), що входять до складу ФС II, і далі на [пластохінони](#), транспортується у відновленій формі до  $b_6f$ -комплексу. Одна молекула пластохінона переносить 2 електрони і

2 [протони](#), які беруться зі строми. Заповнення електронної вакансії в молекулі P680 відбувається за рахунок води. До складу ФС II входить водоокислюючий комплекс, що містить в активному центрі [іони Мангану](#) в кількості 4 штук. Для утворення однієї молекули кисню потрібно дві молекули води, що дають 4 електрони. Тому процес проводиться в 4 такти, і для його повного здійснення потрібно 4 кванти світла. Комплекс розташований з боку внутрішньотилакоїдного простору, і отримані 4 протони викидаються в нього.

Таким чином, сумарний результат роботи ФС II — це окислення 2 молекул води за допомогою 4 квантів світла з утворенням 4 протонів у внутрішньотилакоїдному просторі і 2 відновлених пластохінонів в мембрані.

### **b<sub>6</sub>f- або b/f-комплекс**

b<sub>6</sub>f-комплекс є насосом, що перекачує протони із строми у внутрішньотилакоїдний простір і створює градієнт їхньої концентрації за рахунок енергії, що виділяється в окисно-відновних реакціях електронно-транспортного ланцюжка. 2 пластохінони забезпечують перекачування 4 протонів. Надалі трансмембранний протонний градієнт ([pH](#) строми близький до 8, а внутрішньотилакоїдного простору — до 5) використовується для синтезу [АТФ](#) трансмембранним [ферментом АТФ-синтазою](#).

### **Фотосистема I**

Світлозбиральний комплекс I містить приблизно 200 молекул хлорофілу.

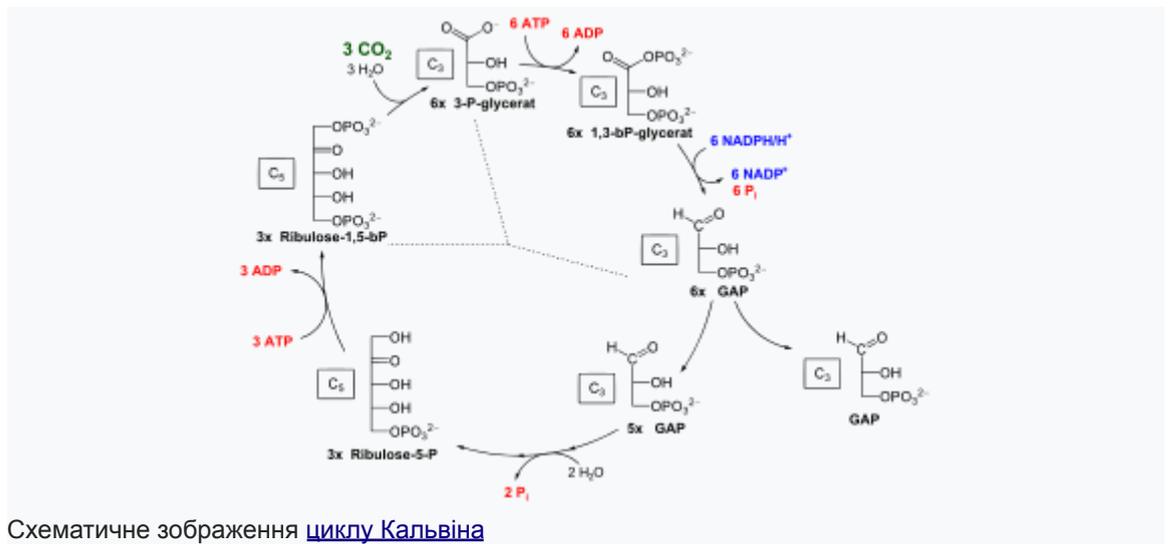
У реакційному центрі першої фотосистеми знаходиться димер хлорофілу а з максимумом поглинання при 700 нм (P700). Після збудження квантом світла він відновлює первинний акцептор — хлорофіл а, той — вторинний ([вітамін K<sub>1</sub>](#)), після чого електрон передається на [філохінон](#), від нього на [ферредоксин](#), який і відновлює НАДФ за допомогою ферменту [ферредоксин-НАДФ-редуктази](#). Білок пластоціанін, окислений в b<sub>6</sub>f-комплексі, транспортується до реакційного центру першої фотосистеми з боку внутрішньотилакоїдного простору й відновлює окиснений P700.

### **Циклічний і псевдоциклічний транспорт електрона**

Крім повного нециклічного шляху електрона, описаного вище, виявлено циклічний і псевдоциклічний. Суть циклічного шляху полягає в тому, що феридоксин замість НАДФ відновлює пластохінон, який переносить його назад на b<sub>6</sub>f-комплекс. В результаті утворюється більший протонний градієнт і більше АТФ, але не виникає НАДФН. При псевдоциклічному шляху феридоксин відновлює кисень, який надалі перетворюється на воду і може бути використаний у фотосистемі II. При цьому також не утворюється НАДФН.

## **Темнова стадія**

---



Схематичне зображення [циклу Кальвіна](#)

У темновій стадії за участю АТФ і НАДФН відбувається відновлення  $\text{CO}_2$  до глюкози. Хоча світло не потрібне для здійснення даного процесу, воно бере участь у його регуляції.

### **C<sub>3</sub>-фотосинтез, цикл Кальвіна**

Докладніше: [C<sub>3</sub>-фотосинтез](#)

[Цикл Кальвіна](#), або [відновлювальний пентозо-фосфатний цикл](#), складається з трьох стадій:

- Карбоксиляція
- [Відновлення](#)
- Регенерація акцептора  $\text{CO}_2$

На першій стадії до [рибулозо-1,5-бісфосфату](#) приєднується  $\text{CO}_2$  під дією ферменту [рибулозобісфосфат-карбоксилаза/оксигенази \(Rubisco\)](#). Цей білок складає основну фракцію білків хлоропласту і, ймовірно, найбільш поширений фермент в природі. В результаті утворюється проміжне нестійке з'єднання, що розпадається на дві молекули [3-фосфогліцеринової кислоти](#) (ФГК). У другій стадії ФГК в два етапи відновлюється. Спочатку вона фосфорилується АТФ під дією [фосфорогліцерокінази](#), потім НАДФН при дії [тріозофосфатдегідрогенази](#), її карбоксильна група окислюється до альдегідної і вона стає [вуглеводом](#) (ФГА).

У третій стадії беруть участь 5 молекул ФГА, які через утворення 4-, 5-, 6- і 7-вуглецевих зв'язків об'єднуються в 3 5-вуглецевих рибулозо-1,5-бісфосфати, для чого необхідні 3 АТФ. Нарешті, дві ФГА необхідні для синтезу [глюкози](#). Для утворення однієї молекули глюкози потрібно 6 обертів циклу, 6  $\text{CO}_2$ , 12 НАДФН і 18 АТФ.

### **C<sub>4</sub>-фотосинтез, цикл Хетча — Слека — Карпілова**

[Цикл Хетча-Слека-Карпілова](#)

При низькій концентрації розчиненого в стромі  $\text{CO}_2$  Rubisco каталізує реакцію окислення рибулозо-1,5-бісфосфату і його розпад на 3-фосфогліцеринову кислоту і [фосфогліколеву кислоту](#), яка вимушено використовується в процесі [фотодихання](#). Для збільшення концентрації  $\text{CO}_2$  рослини типу  $\text{C}_4$  змінили анатомію листка. Цикл Кальвіна у них локалізується в клітинах обкладання провідного пучка, в клітинах [мезофілу](#) ж під

дією [ФЕП-карбоксилази фосфоенолпіруват](#) карбоксилується з утворенням щавелеоцетової кислоти, яка перетворюється на малат або аспартат і транспортується в клітини обкладання, де декарбоксилується з утворенням [пірувату](#), що повертається в клітини мезофіла.

C<sub>4</sub>-фотосинтез практично не супроводжується втратами рибулезо-1,5-біфосфату з циклу Кальвіна, тому ефективніший. Проте він вимагає не 18, а 30 АТФ на синтез 1 молекули глюкози. Це виправдовує себе в тропіках, де жаркий клімат вимагає тримати продихи закритими, що перешкоджає надходженню CO<sub>2</sub> в листок, а також при [рудеральній](#) життєвій стратегії.

## САМ-фотосинтез

### [САМ-фотосинтез](#)

При САМ-фотосинтезі (Crassulaceae acid metabolism) відбувається розділення асиміляції CO<sub>2</sub> і циклу Кальвіна не в просторі, як у C<sub>4</sub>, а в часі. Вночі у вакуолях клітин по аналогічному описаному вище механізму при відкритих продихах накопичується малат, вдень при закритих продихах йде цикл Кальвіна. Цей механізм дозволяє максимально економити воду, проте поступається в ефективності і C<sub>4</sub>, і C<sub>3</sub>. Він виправданий при [стрестолерантній](#) життєвій стратегії.

## Аноксигенний фотосинтез

---

Аноксигенний фотосинтез властивий деяким бактеріям та археям (наприклад, [пурпурним](#), деяким [зеленим бактеріям](#) та [геліобактеріям](#) тощо). Ці організми не використовують воду як відновник, тому кисень (O<sub>2</sub>) не є побічним продуктом синтезу. Замість води використовуються як сірководень (H<sub>2</sub>S) або йони двовалентного [заліза](#) (Fe<sup>++</sup>), унаслідок чого на виході виникають елементарна [сірка](#) (S) і тривалентні йони заліза (Fe<sup>+++</sup>), відповідно, або молекулярний водень (H<sub>2</sub>). Наприклад, фотосинтез з використанням H<sub>2</sub>S як відновника проходить такі стадії:



Тут першим продуктом фотосинтезу виступає фіктивна хімічна сполука CH<sub>2</sub>O.

## Значення фотосинтезу

---

Фотосинтез є основним джерелом біологічної енергії, фотосинтезуючі автотрофи використовують її для утворення органічних речовин з неорганічних, гетеротрофи існують за рахунок енергії хімічних зв'язків, запасеної автотрофами, вивільняючи її в процесах [аеробного](#) та [анаеробного](#) дихання. Енергія, отримувана людством при спалюванні викопного палива ([вугілля](#), [нафта](#), [природний газ](#), [торф](#)), також є запасеною в процесі фотосинтезу.

Фотосинтез є головним методом залучення неорганічного вуглецю в біологічний цикл. Весь кисень атмосфери біогенного походження є побічним продуктом фотосинтезу. Формування кисневої атмосфери повністю змінило стан земної поверхні,

зробило можливою появу дихання, а надалі, після утворення [озонового шару](#), дозволило життю вийти на сушу.