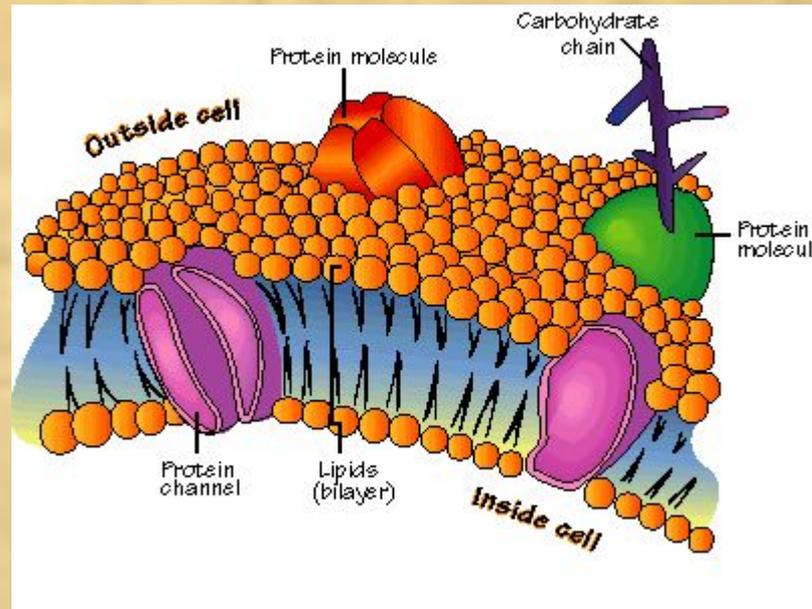


Раздел: Биофизика мембранных процессов

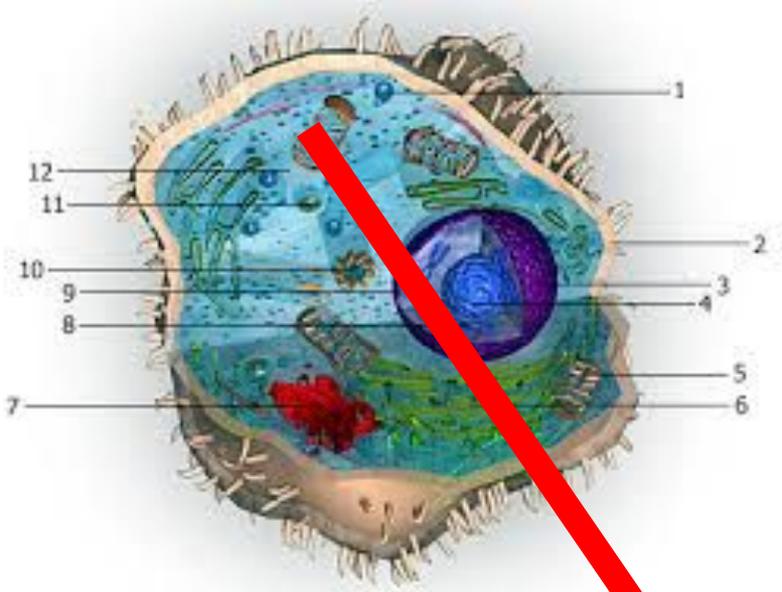


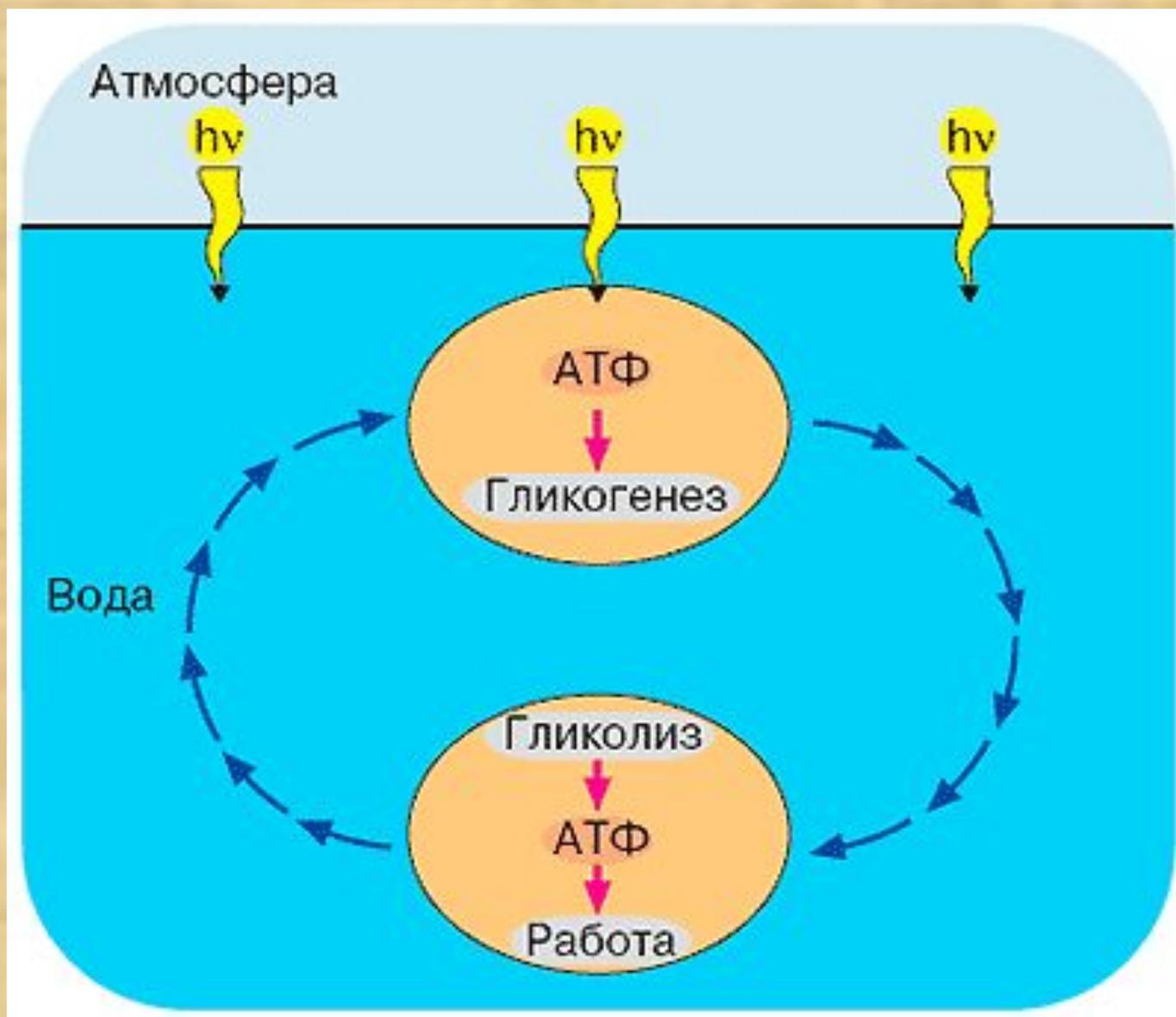
Тема: Трансформация энергии на биомембранах

Трансформация энергии на биомембранах:

- I. Перенос электронов и запасание энергии
- II. Фотобиологические процессы
- III. Процессы рецепции
- IV. Сократительные системы

Перенос электронов и запасание энергии





Хемиосмотическая теория Митчела



Митчелл, Питер Деннис
(1920-1992)

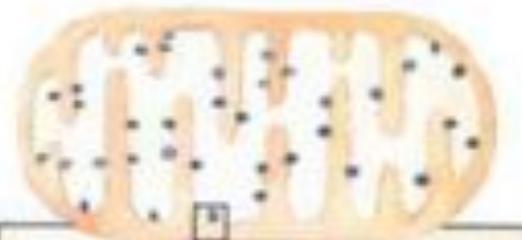
$$\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+} = F\Delta\varphi + 2,3 RT\Delta p_{\text{H}}$$

↓
трансмембранная
разность
электродного
потенциала ионов
водорода (протонов)

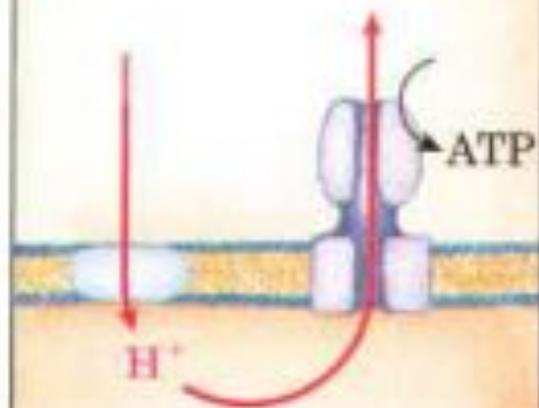
↓
разность
электрических
потенциалов

↓
разность
концентраций
протонов по обе
стороны
мембраны

Mitochondrion

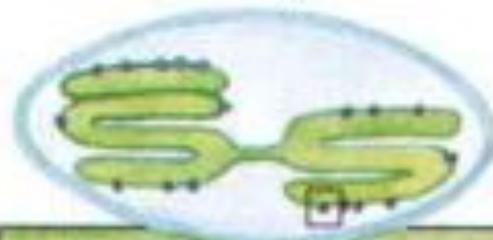


Matrix (N side)

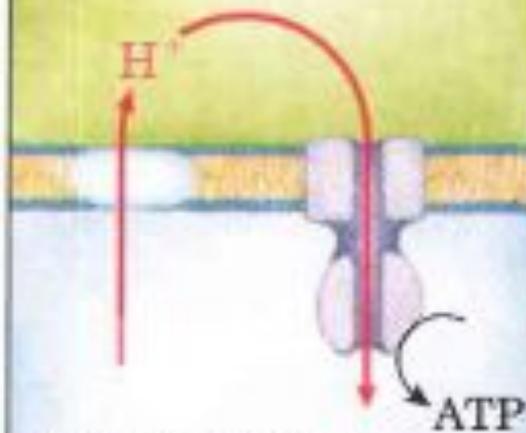


Intermembrane space (P side)

Chloroplast



Thylakoid lumen (P side)

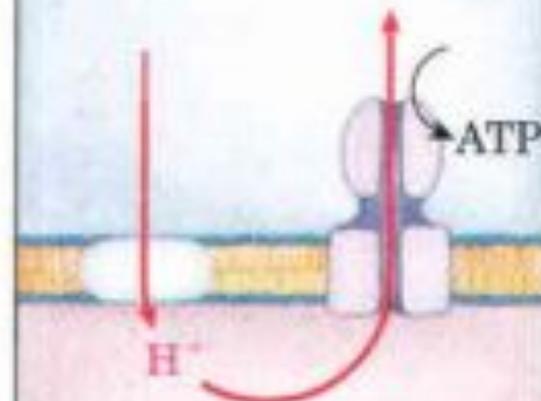


Stroma (N side)

Bacterium (*E. coli*)

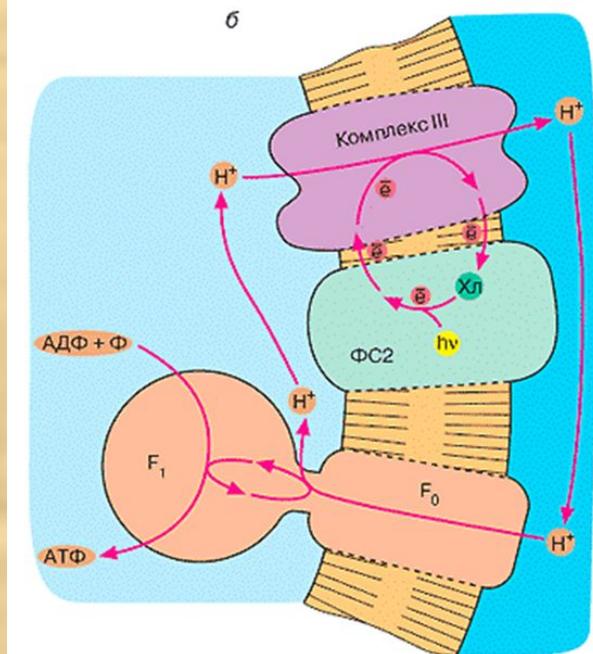
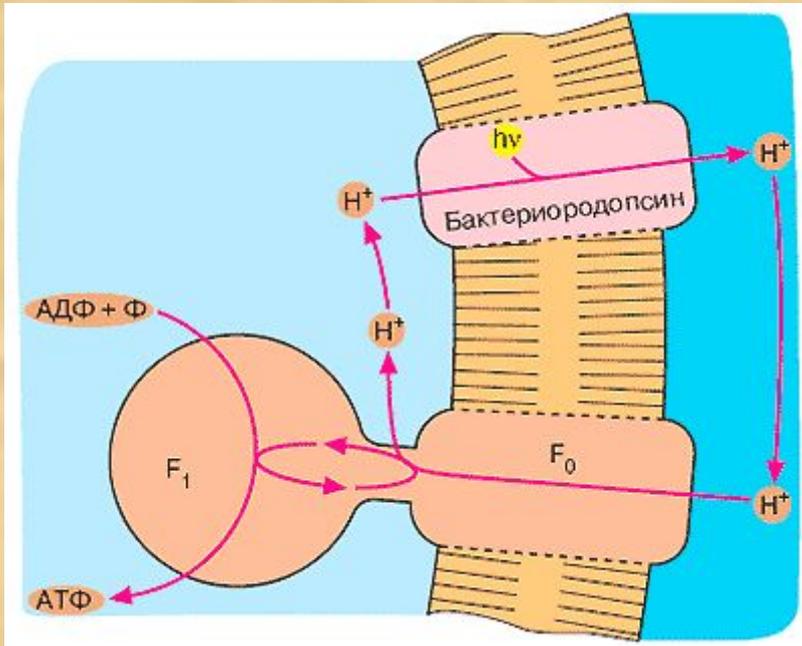
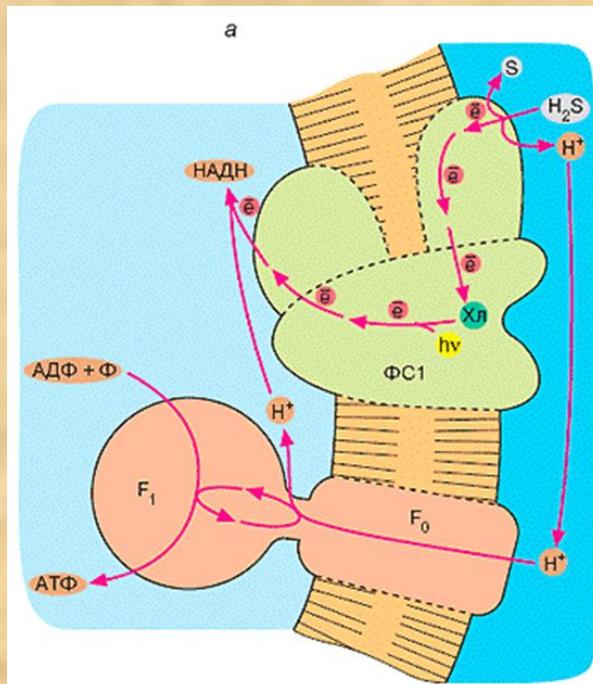


Cytosol (N side)

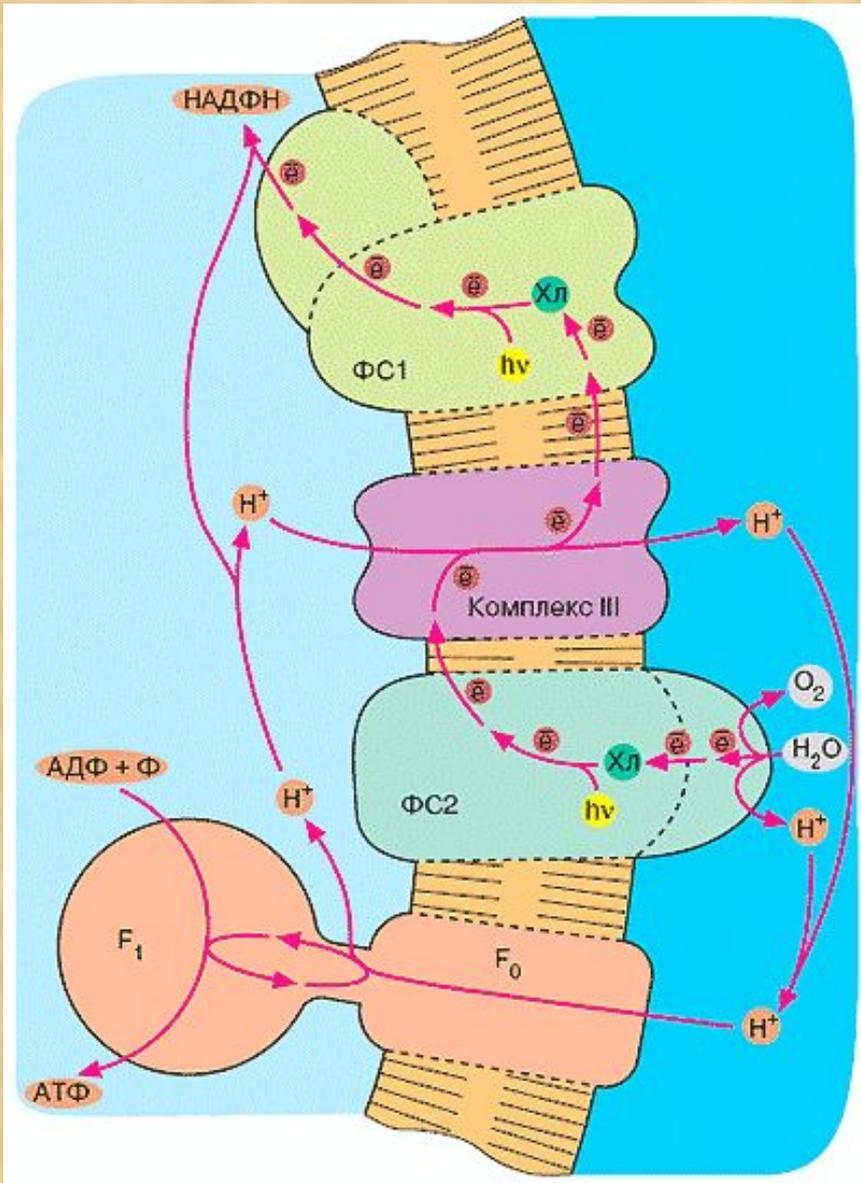


Intermembrane space (P side)

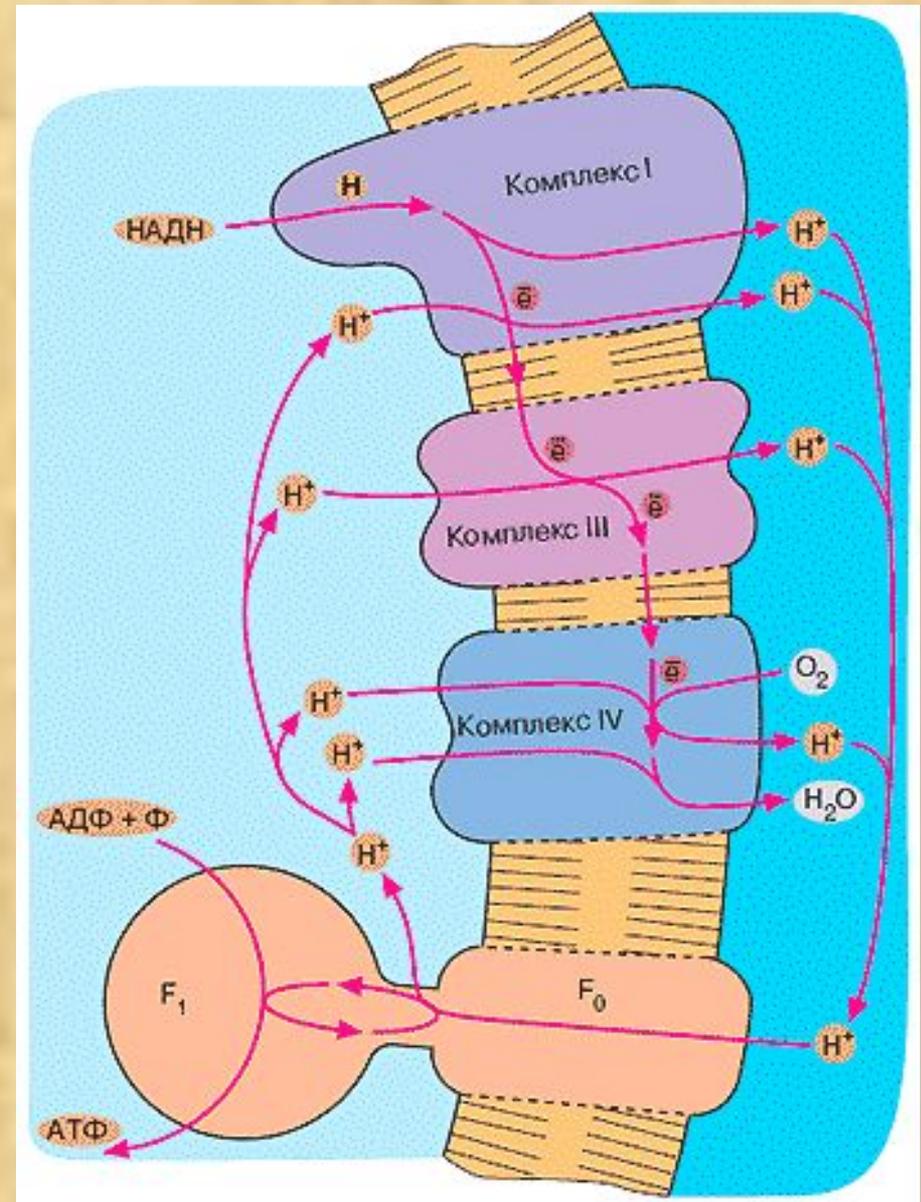
Запасание энергии у бактерий



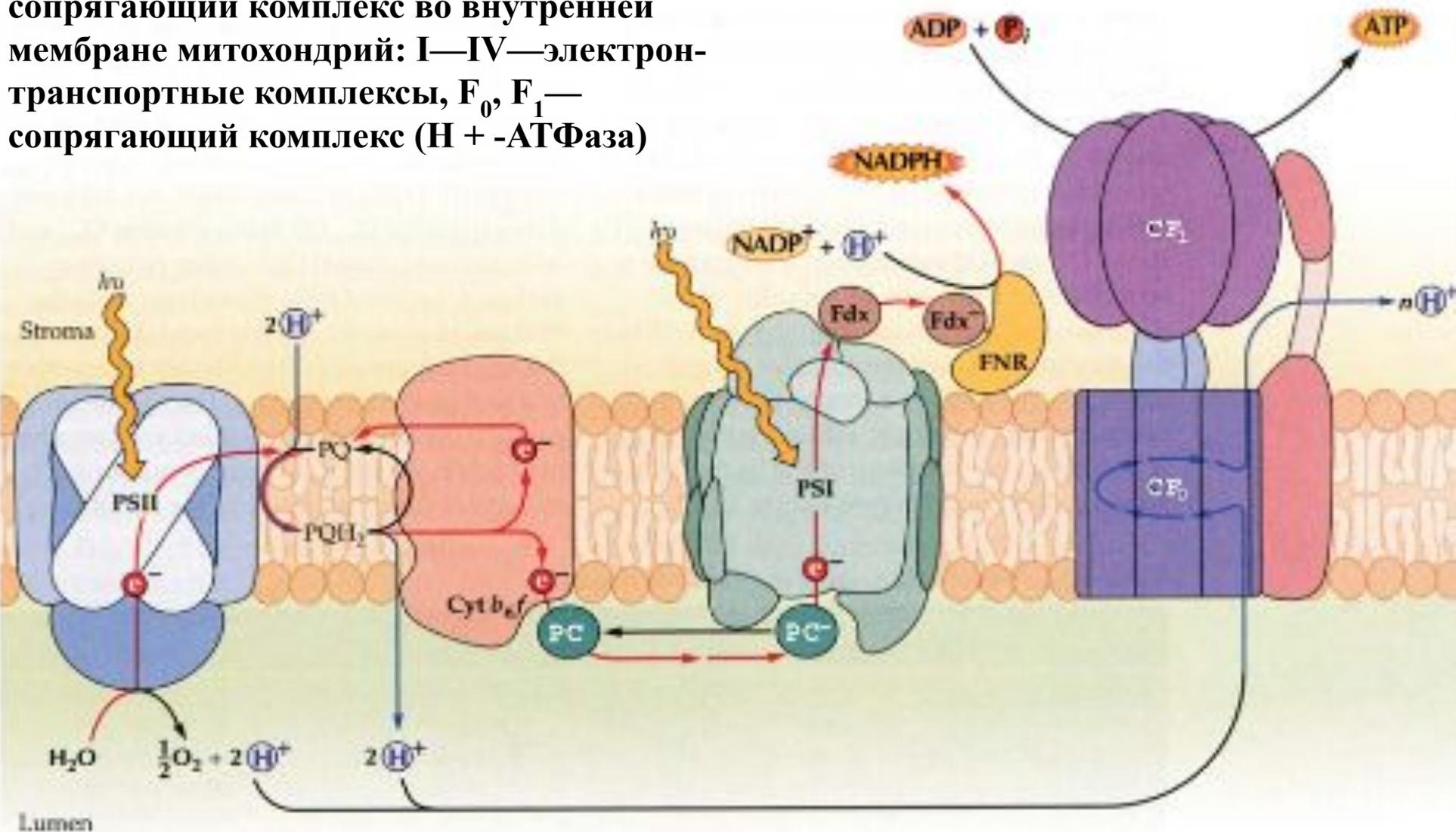
Фотосинтез



Дыхание



Электрон-транспортная цепь дыхания и сопрягающий комплекс во внутренней мембране митохондрий: I—IV—электрон-транспортные комплексы, F_0, F_1 —сопрягающий комплекс (H^+ -АТФаза)

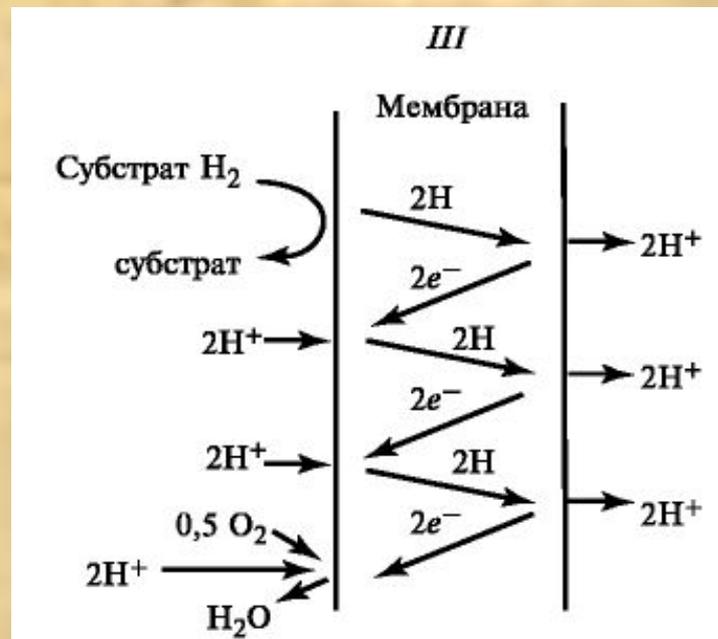
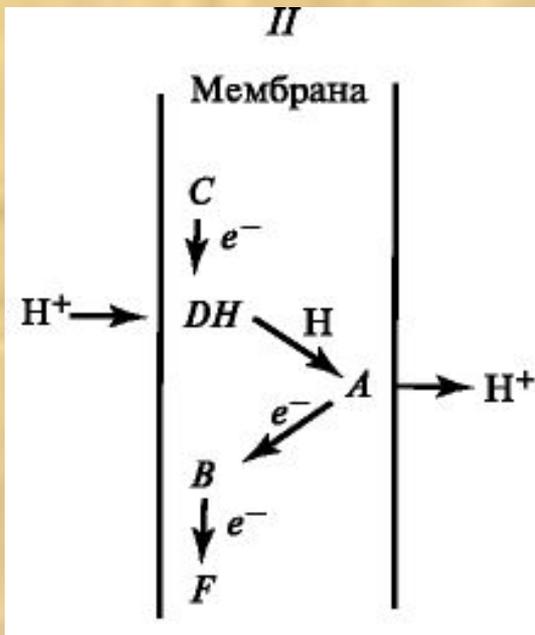
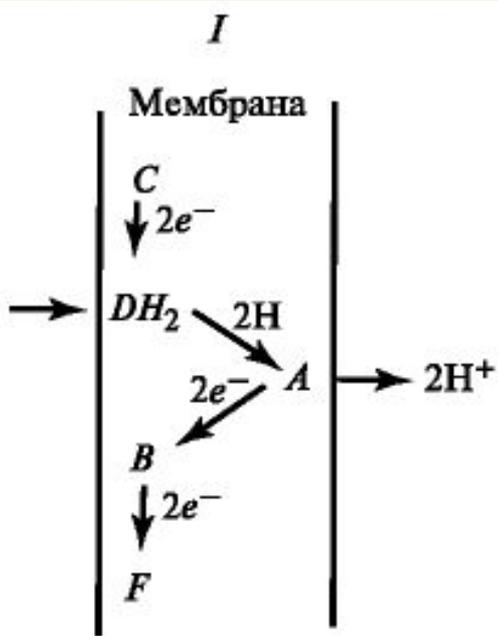


$$\Delta\bar{\mu}H^+ = F\Delta\varphi + 2,3RT\Delta pH$$

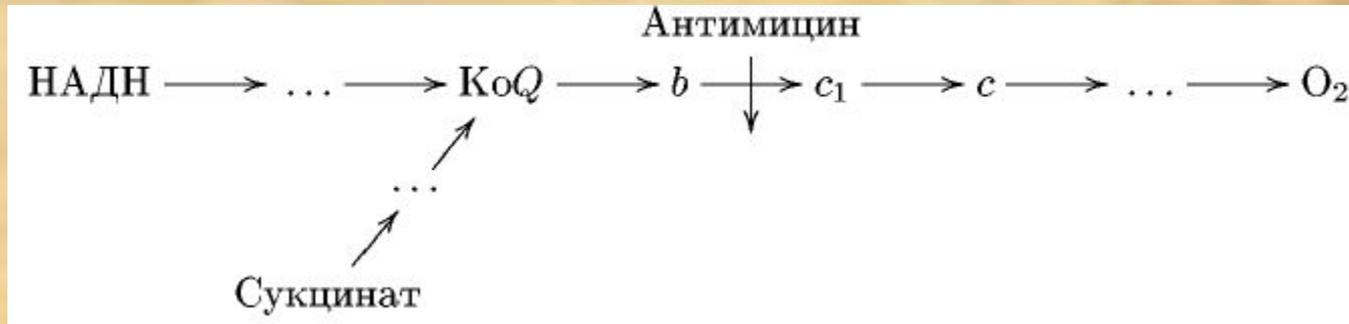
Свойства комплексов цепи переноса электронов митохондрий (по I. Hatefi, I.M.Galante, 1978)

Комплекс	Соотношение в мембране	Молекулярная масса комплекса	Количество полипептидов в комплексе	Компоненты комплексов	Молекулярное соотношение компонентов в комплексе	Специфические ингибиторы
I. НАДН: КоQ-оксидоредуктаза	1	< 700	16–18	ФМН Негемовое железо Убихинон	1 16–18 4	Ротенон Амитал Пирицидин
II. Сукцинат: КоQ-оксидоредуктаза	2	200	4	ФАД Негемовое железо Цитохром <i>b</i>	1 7–8 1	α -Теноилтрифторацетон
III. КоQH ₂ : цитохром <i>c</i> -оксидоредуктаза	3	250	8–9	Цитохром <i>b</i> Цитохром <i>c</i> ₁ Негемовое железо Убихинон	2 1 2 ≥ 1	Антимицин А
IV. Цитохром <i>c</i> : O ₂ -оксидоредуктаза	7	150–200	7	Цитохром <i>a</i> Цитохром <i>a</i> ₃ Медь	1 1 2	Цианид Азид СО

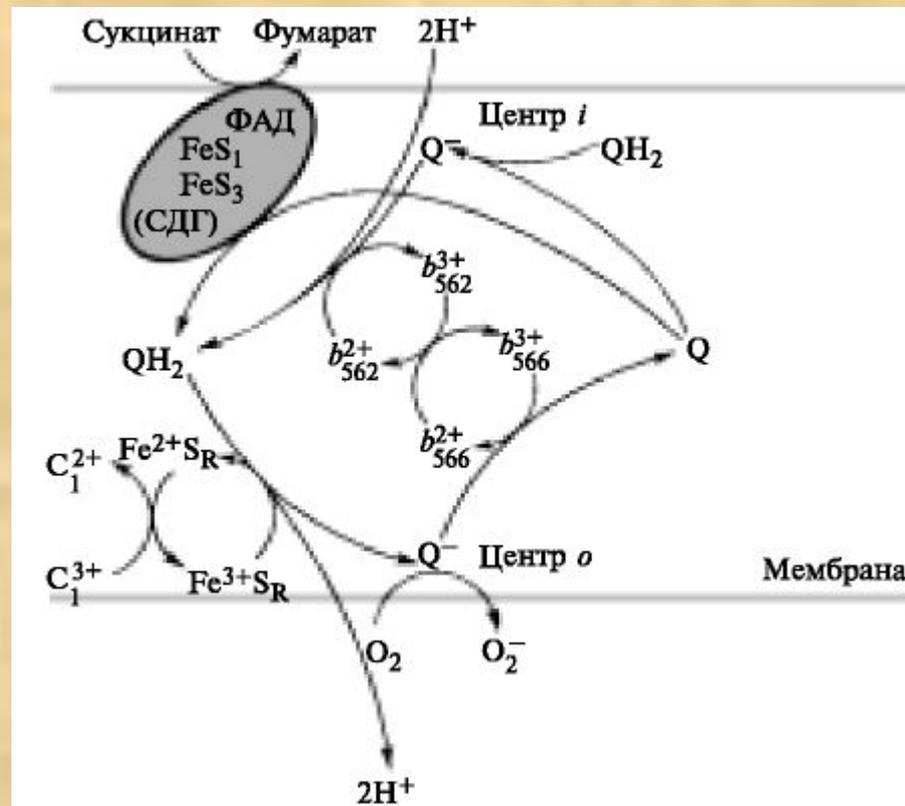
Перенос зарядов через мембрану: I, II — отдельная редокс-петля, III — дыхательная цепь митохондрий



Последовательность переноса электронов

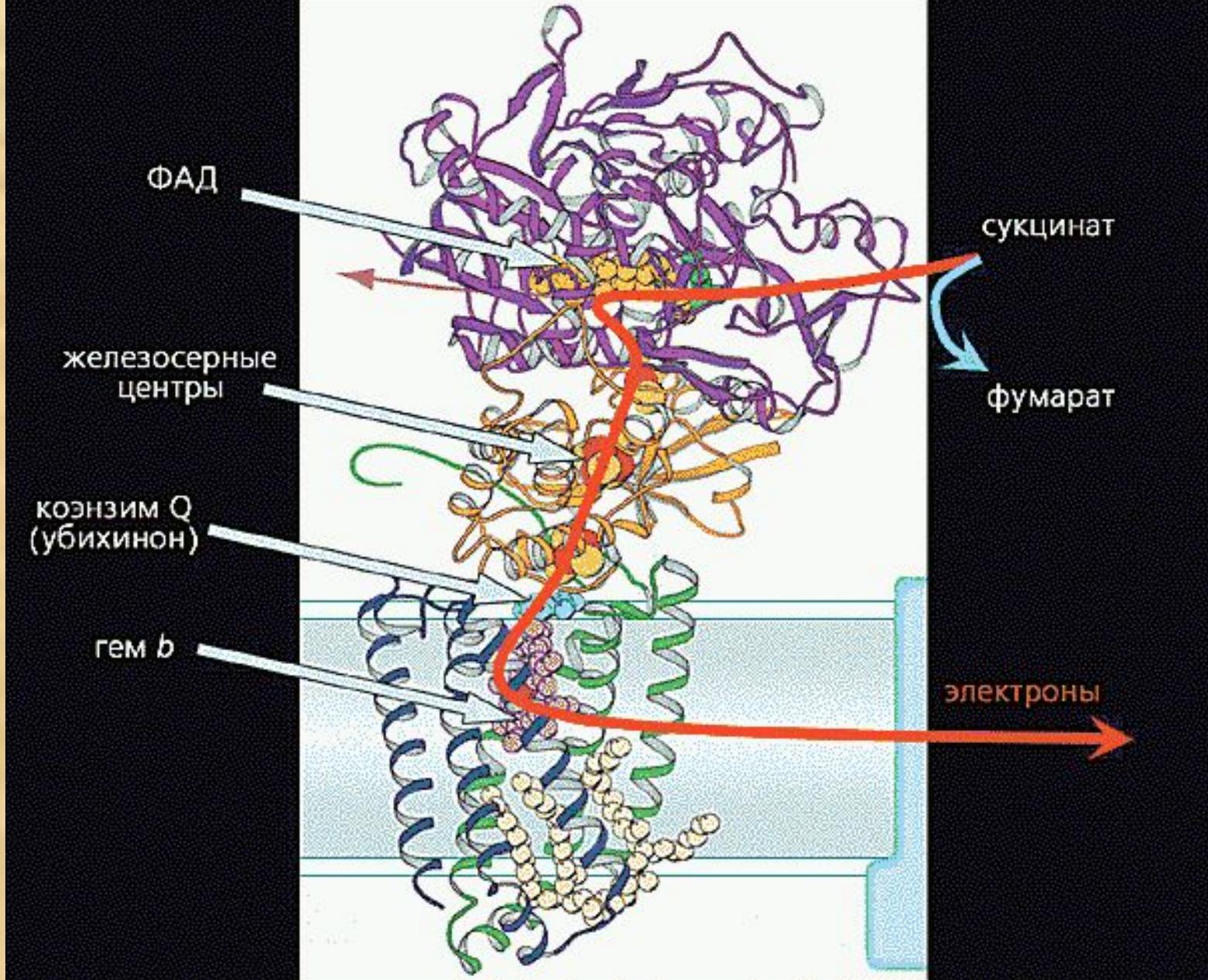


Линейная

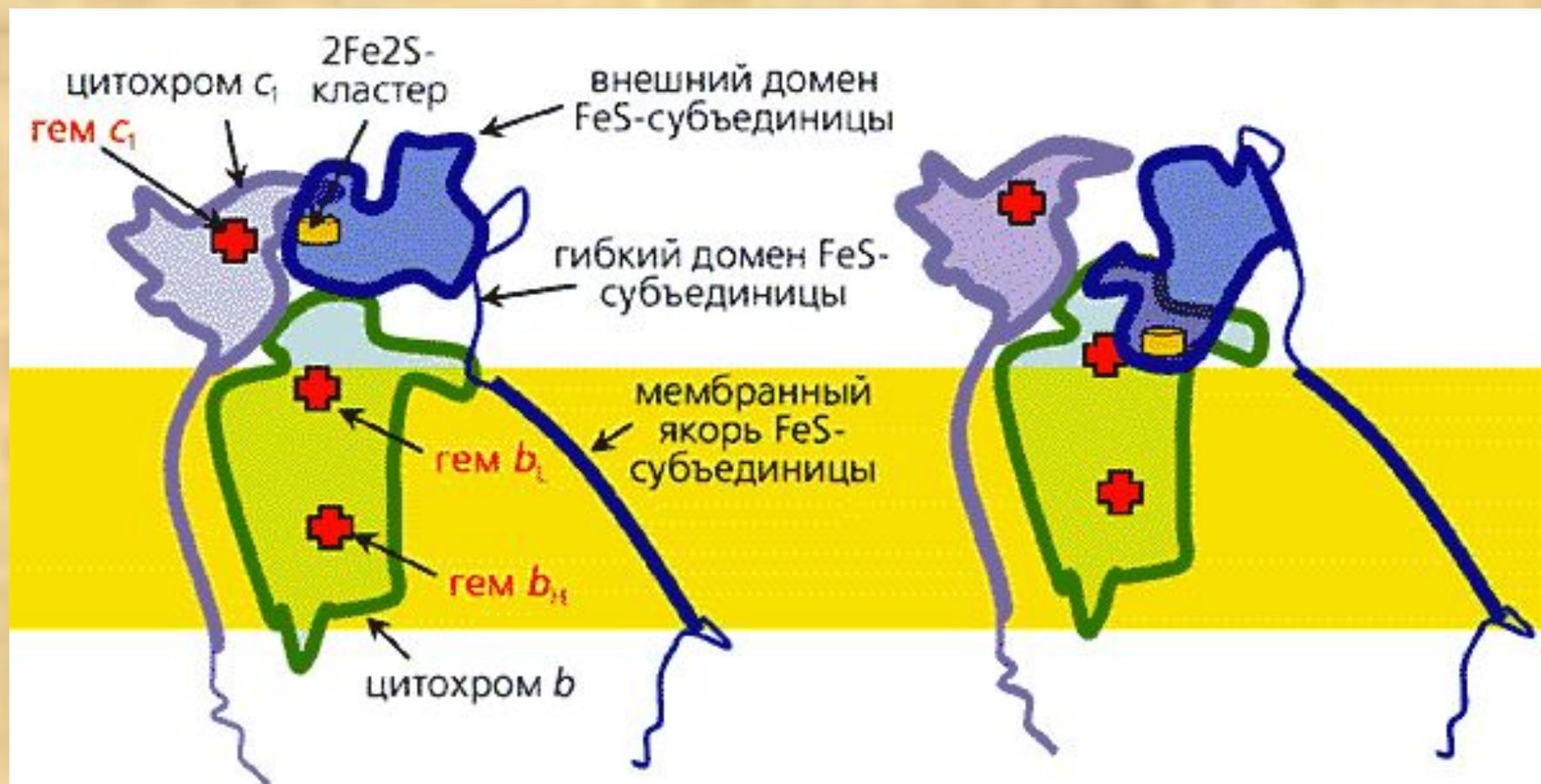


Q-цикл Митчела

Предполагают наличие двух мест реакций, в которых участвует убинон, - так называемые центры *i* и *o*, локализованные, по-видимому, на противоположных сторонах мембраны. В центре *o* убинол окисляется до убинона с освобождением двух протонов, причем один электрон от убинола поступает к железосерному белку Риске, а затем к цитохрому c_1 , в то время как другой поступает к цитохрому b_{566} . Восстановленный семихиноном цитохром b_{566} в свою очередь, восстанавливает цитохром b_{562} . Электрон от цитохрома b_{562} используется для восстановления убинона в центре *i*.

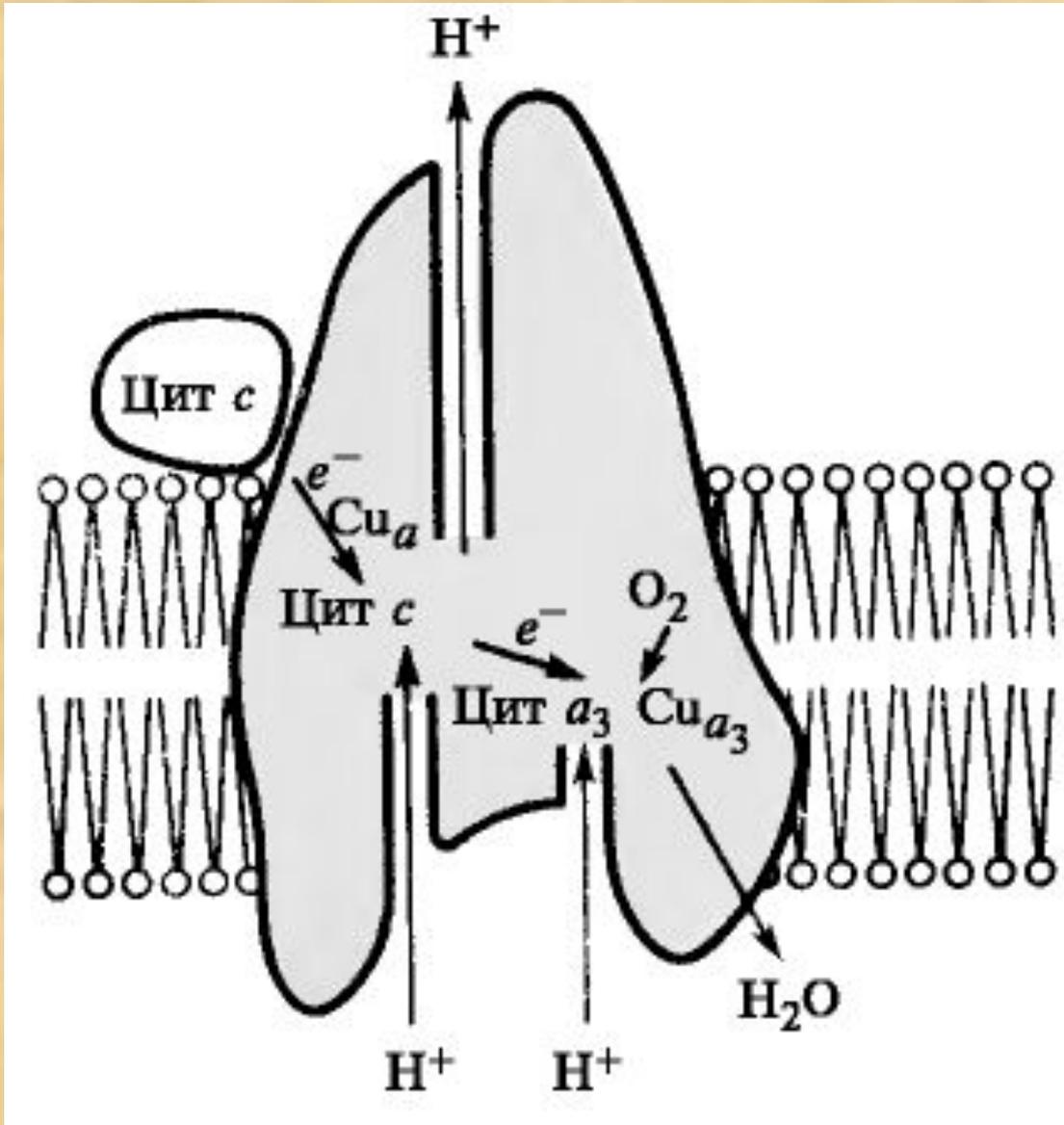


Перенос электронов комплексом II

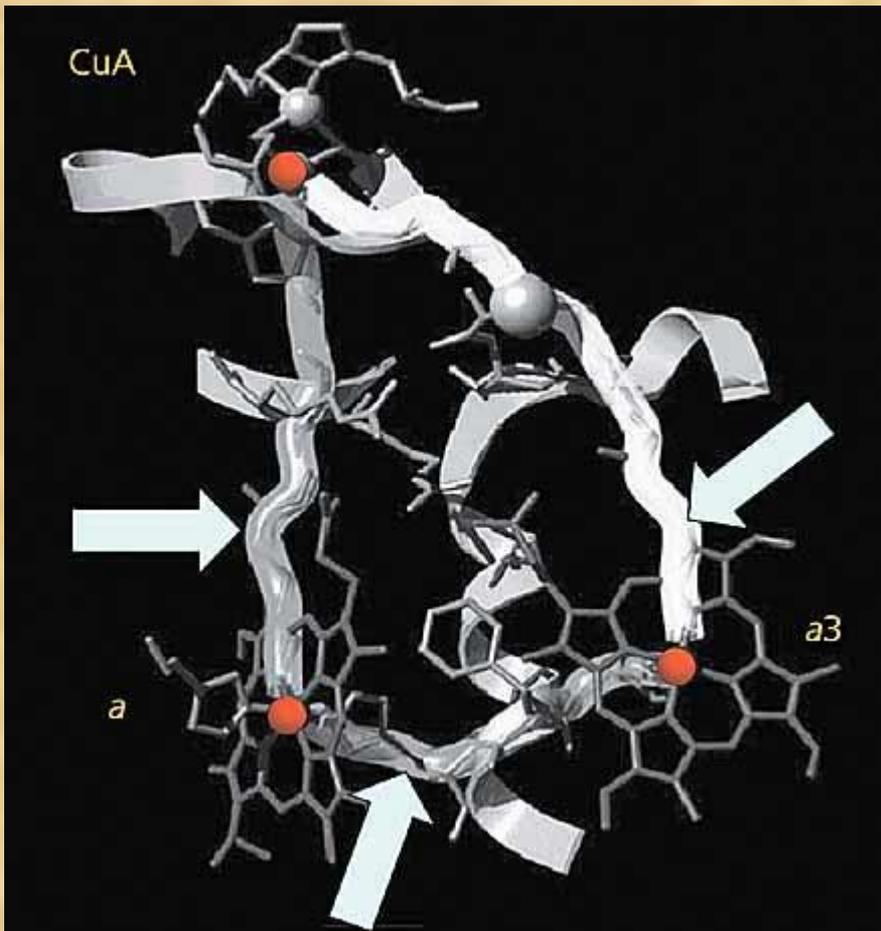


Эстафетный перенос электронов в комплексе bc_1 .

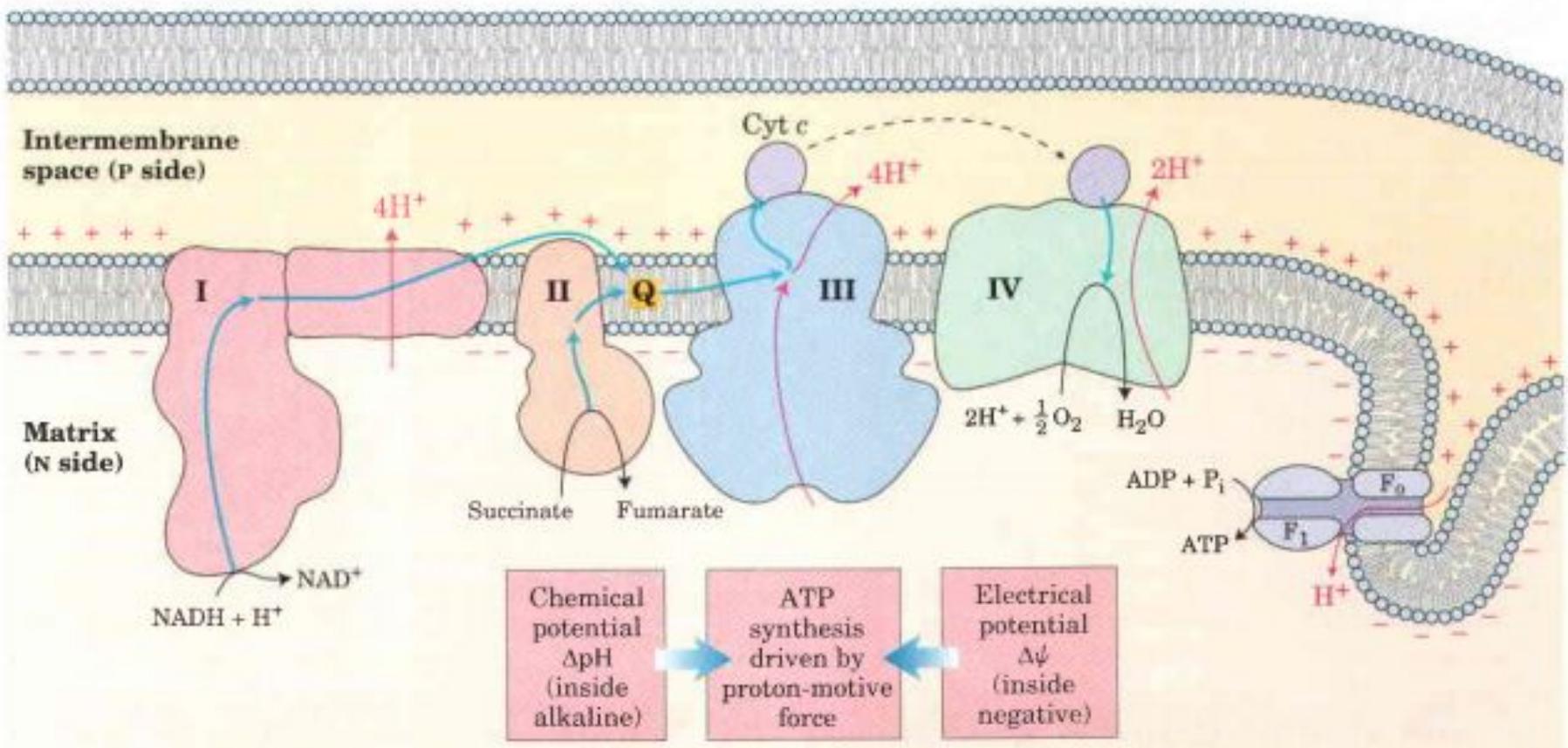
Цитохромоксидаза как редокс-зависимая протонная помпа

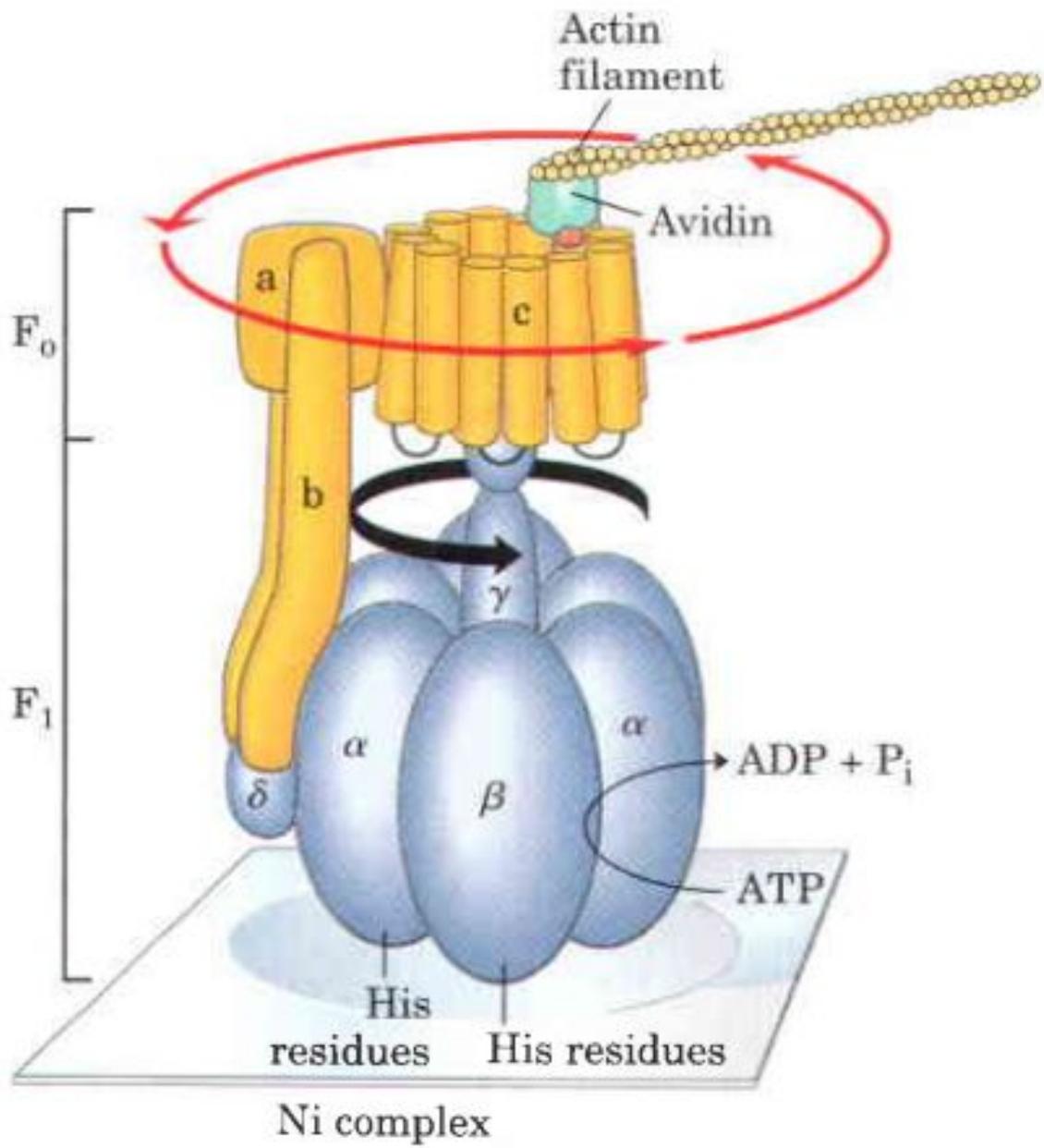


Функция цитохромоксидазы заключается не только в поглощении протонов, необходимых для восстановления кислорода до воды, но и в переносе протонов из внутренней фазы наружу



Туннельные трубы, по которым идет транспорт электронов в цитохромоксидазе





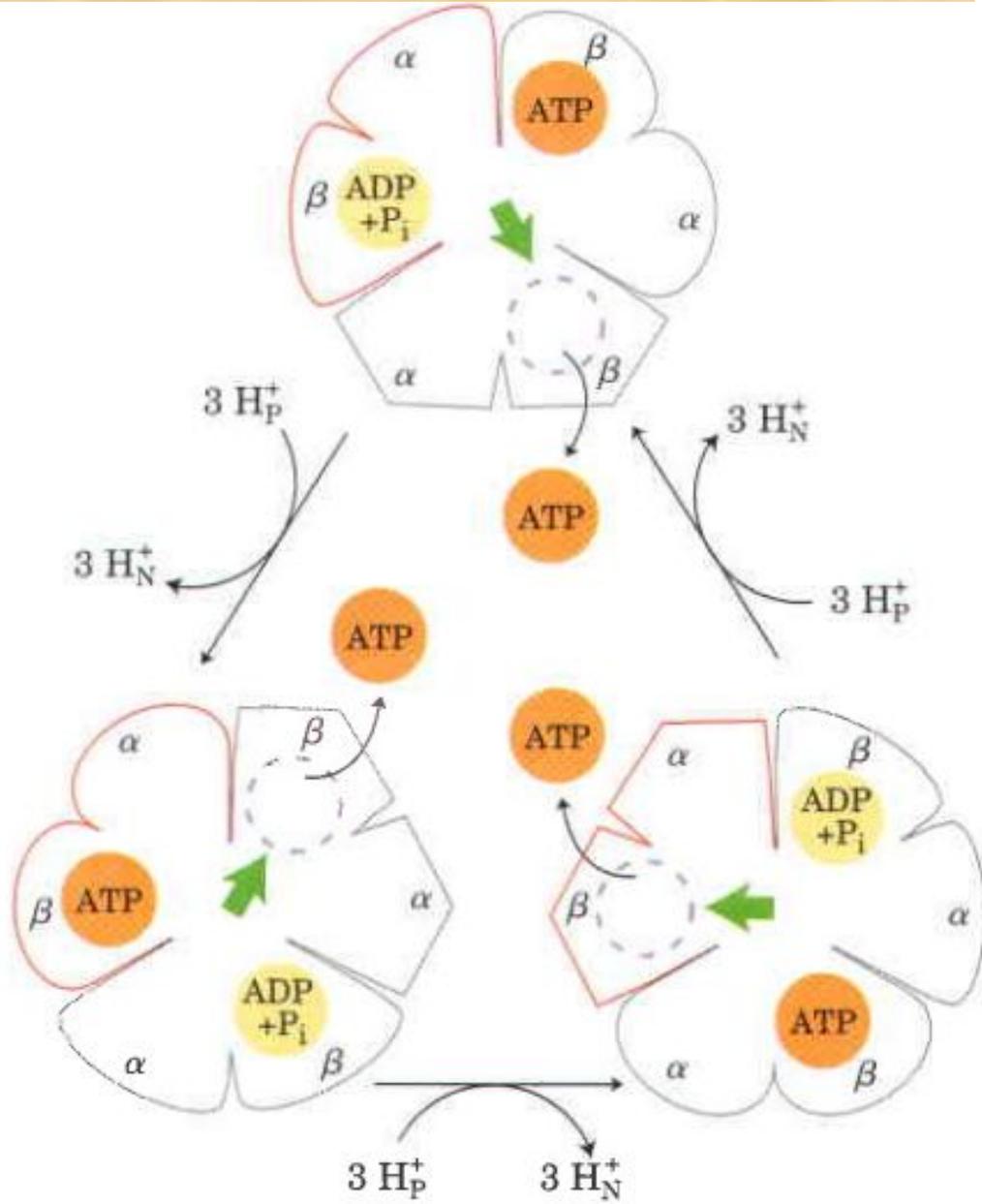
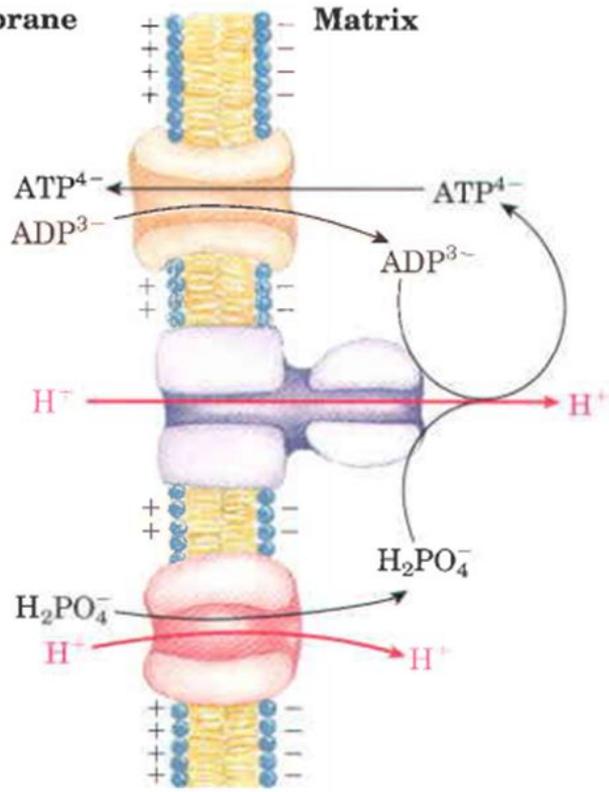
Intermembrane space

Matrix

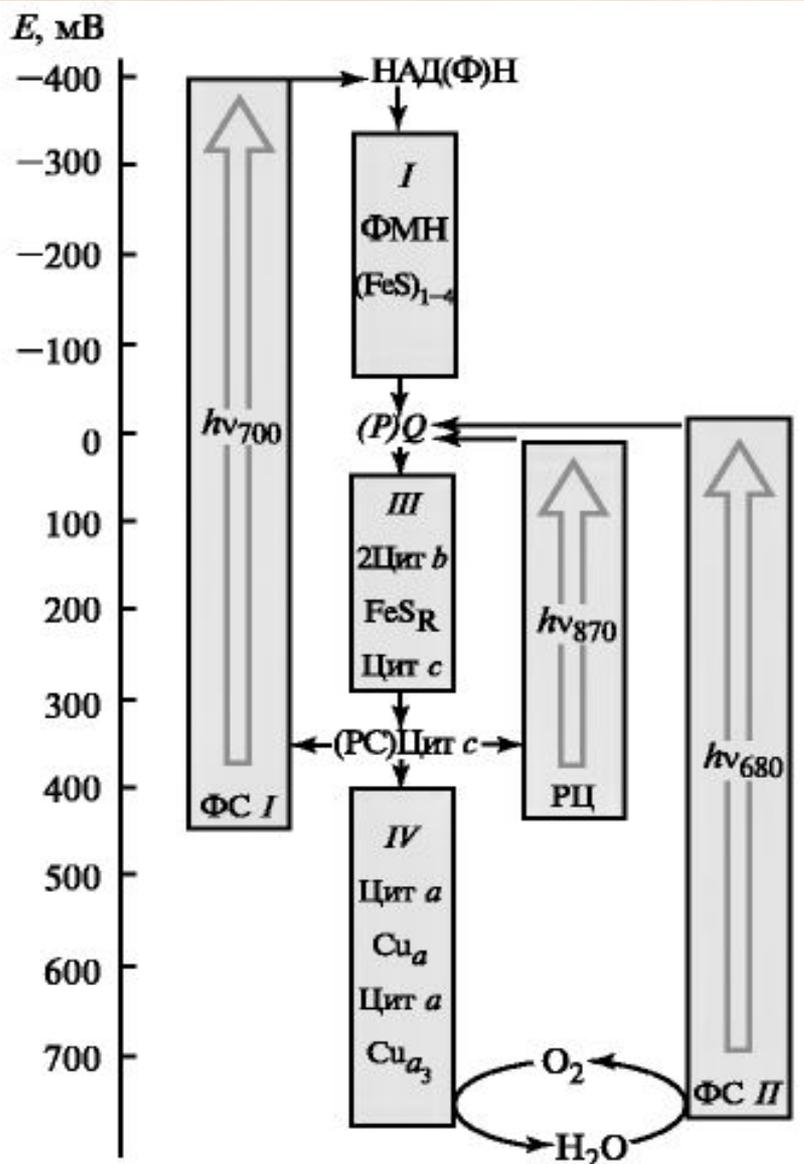
Adenine nucleotide translocase (antiporter)

ATP synthase

Phosphate translocase (symporter)

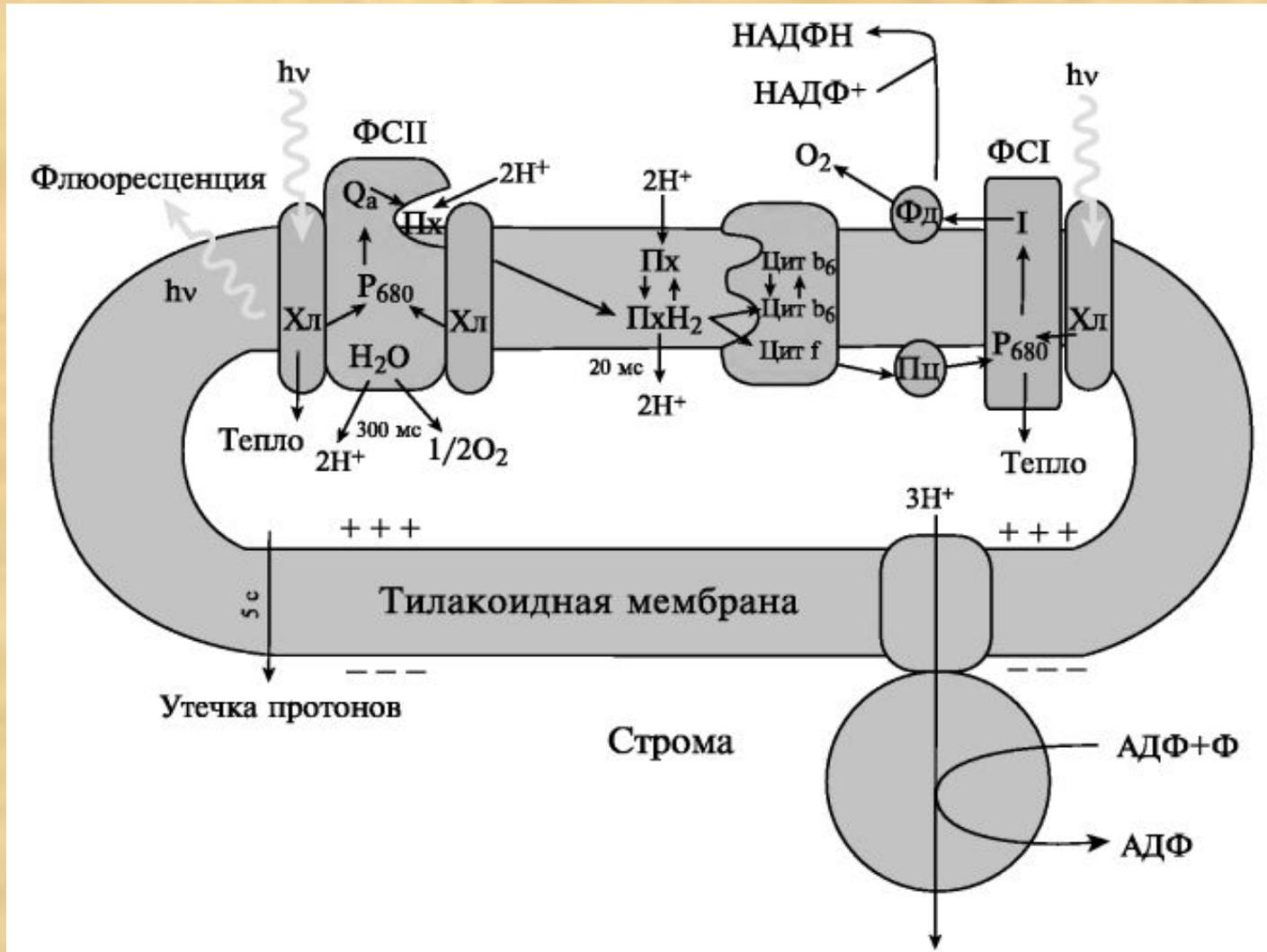


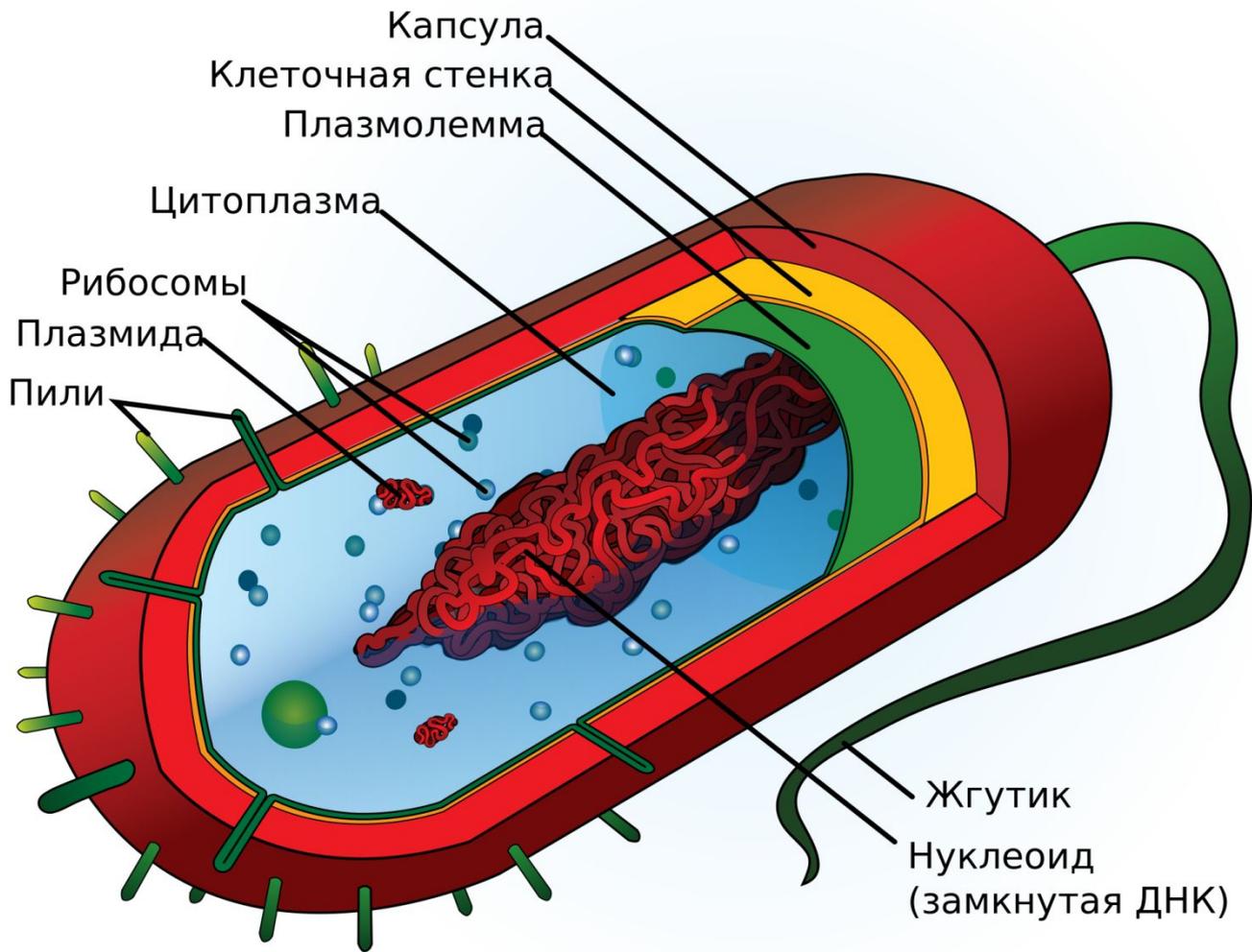
Сопряжение различных электрон-транспортных комплексов в ЭТЦ митохондрий, хлоропластов и хроматофоров



Дыхательная цепь митохондрий представлена тремя комплексами (I, III, IV), способными окислять НАДН до воды. Фотосинтетические ЭТЦ представлены соответствующими РЦ. В центре рисунка находится комплекс III, содержащий цитохром типа b , цитохром типа c_1 и железосерный белок Риске (FeS_R). Донором электронов для него является убихинон Q или пластохинон PQ, акцептором — цитохром c (цит c) или пластоцианин PC. Среди комплексов, способных генерировать $\Delta\mu\text{H}^+$, комплекс III, по-видимому, является наиболее универсальным, поскольку присутствует в ЭТЦ митохондрий, хлоропластов и хроматофоров. Остальные комплексы молекул переносчиков, участвующие в преобразовании энергии, являются более специфическими и присутствуют лишь у определенных групп организмов

Схема трансмембранного переноса протонов в фотосинтетической мембране





**Трансформация энергии
в первичных
процессах фотосинтеза**

Классификация фотобиологических реакций

ФОТОБИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ

☺ **Функционально-физиологические**
(преимущественно видимый свет)

 Энергетические

 Информационные

 Биосинтетические

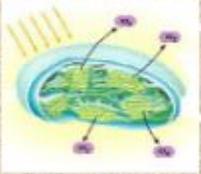
☹ **Деструктивно-модифицирующие**
(преимущественно ультрафиолетовый свет)

 Летальные

 Мутационные

 Патофизиологические

№	Класс реакций	Что происходит в организме под действием света?	Примеры
<i>Функционально-физиологические реакции</i>			
1	Энергетические	Синтез новых органических молекул со свободной энергией большей, чем у исходных реагентов.	<i>Фотосинтез</i>
2	Информационные	Образуются фотопродукты, запускающие специализированные усилительные механизмы, в результате чего организм получает информацию о ситуации в окружающей среде.	<i>Зрение, фототаксис, фототропизм</i>
3	Биосинтетические	В организмах существуют сложные цепочки последовательных этапов синтеза органических молекул, в которых есть запускаемые светом стадии.	<i>Биосинтез хлорофилла, витамина D</i>
<i>Деструктивно-модифицирующие реакции</i>			
4	Летальные	Повреждаются биологически важные молекулы (прежде всего ДНК), что приводит к гибели организма. Характерно для вирусов, микроорганизмов, простейших.	<i>Бактериостатический и бактерицидный эффекты</i>
5	Мутационные	Замена или выпадение основания в ДНК, т.е. возникновение мутации. Организм при этом не гибнет.	<i>Фотодинамический эффект</i>
6	Патофизиологические	Временное нарушение метаболизма и физиологического состояния клеток и организмов. Не происходит повреждения критически важных структур	<i>Эритема, канцерогенез</i>



Стадии фотобиологических реакций

Фотобиологические реакции разнообразны, но все они характеризуются **сходной последовательностью стадий**:

Первая стадия. **Фотофизическая.**

Заключается в поглощении света биологически активным **хромофором**, т.е. молекулой, от которой начинается вся цепочка событий, приводящих к конечному эффекту на уровне целого организма.



Вторая стадия. **Первичная фотохимия.**

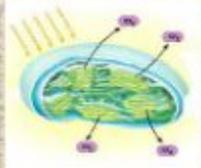
В ходе этой стадии образуется **первичный фотопродукт**, непосредственно участвующий в дальнейших химических или физико-химических превращениях.



Третья стадия. **Вторичная фотохимия.**

В результате этой стадии после спонтанных химических превращений первичного фотопродукта образуется **стабильный продукт**. Стабильное соединение отличается устойчивостью в течение достаточно длительных промежутков времени.





Стадии фотобиологических реакций



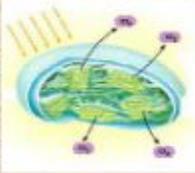
Четвертая стадия. **Темновые превращения.**
Включает в себя цепь биохимических реакций или перестроек клеточных структур (чаще всего мембран).



Пятая стадия. **Конечный биологический эффект.**
Результат биохимических или структурных изменений проявляется на уровне организма: происходит синтез богатых энергией веществ, движение биообъекта, модификация генотипа и т.п.

Пример. Стадии фотосинтеза





Стадии фотобиологических реакций

Пример. Стадии фотосинтеза



Вторая и третья стадии любой фотобиологической реакции состоят из одной или нескольких **фотохимических** реакций.

Фотохимические реакции отличаются от просто химических тем, что происходят с молекулами **в возбужденном состоянии** (а не в основном).



Типы фотобиологических реакций

1. Фотораспад

После поглощения кванта света происходит разрыв химических связей и расщепление молекулы на радикалы, ионы или нейтральные более простые молекулы.

Пример: фотораспад аминокислот, белков после облучения большими дозами ультрафиолета.

2. Фотоперегруппировки

После поглощения света один изомер или таутомер превращается в другой.

Пример: фотохимическая *цис-транс*-изомеризация ретиналя.

3. Фотоприсоединение

Заключается в присоединении к возбужденной молекуле других молекул. Когда под действием света соединяются две одинаковые молекулы – это *фотодимеризация*, когда к возбужденной молекуле присоединяется молекула кислорода – это *фотоокисление* и т.д.

Пример: фотодимеризация тимина в растворе и ДНК.

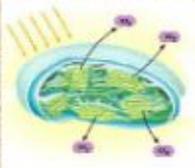
4. Фотоперенос электрона

Заключается в передаче электрона от возбужденной молекулы к невозбужденной. В результате образуются сольватированные электроны, катион- и анион-радикалы.

Пример: обратимое восстановление хлорофилла при фотосинтезе.

5. Фотоперенос протона

Суть реакции – в присоединении к возбужденной молекуле протона от невозбужденной кислоты или, наоборот, в отдаче возбужденной кислотой своего протона основанию.



Общая схема фотосинтеза

В настоящее время под фотосинтезом понимается **фотоавтотрофная функция** — совокупность процессов поглощения, превращения и использования энергии квантов света в различных эндэргонических реакциях, в том числе превращения углекислого газа в органические вещества.



H_2D - донор водорода,
 D - окисленная форма
этого донора

Зеленые растения и цианобактерии

Донор
водорода



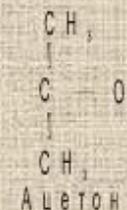
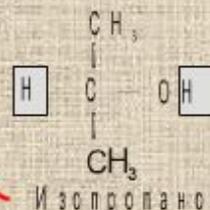
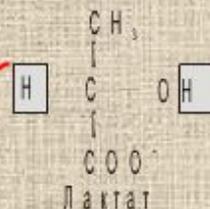
Окисленный
продукт



Зеленые серные бактерии

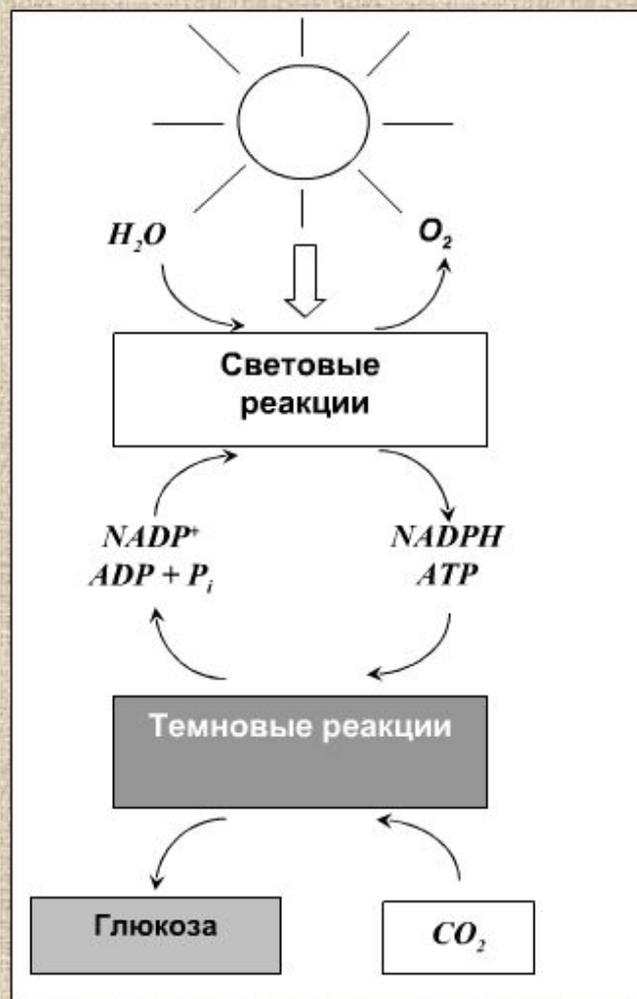


Другие фотосинтезирующие бактерии



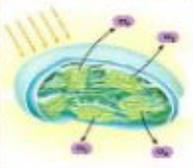


Общая схема фотосинтеза

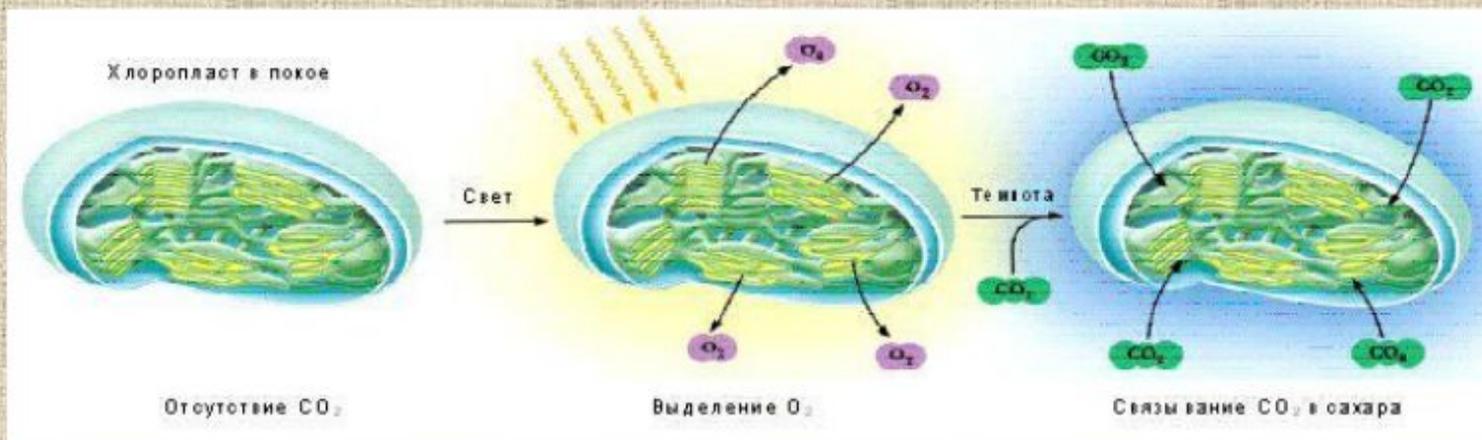
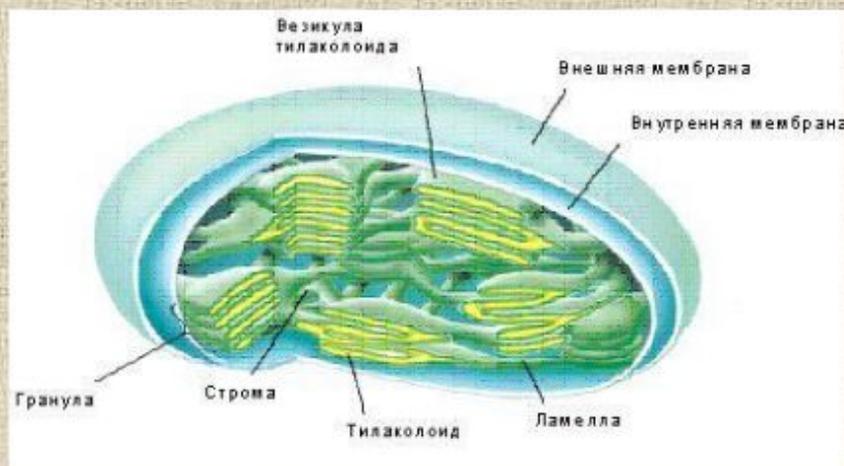


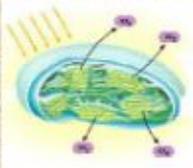
В световых реакциях за счет солнечной энергии образуются высокоэнергетические соединения - NADPH и ATP.

Эти соединения используются в темновых реакциях для восстановления CO_2 , приводящего к образованию глюкозы.



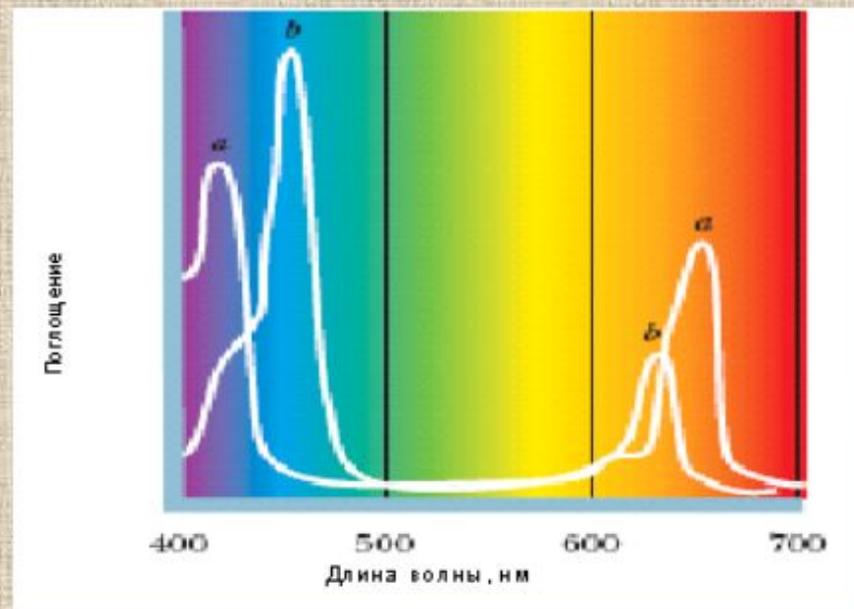
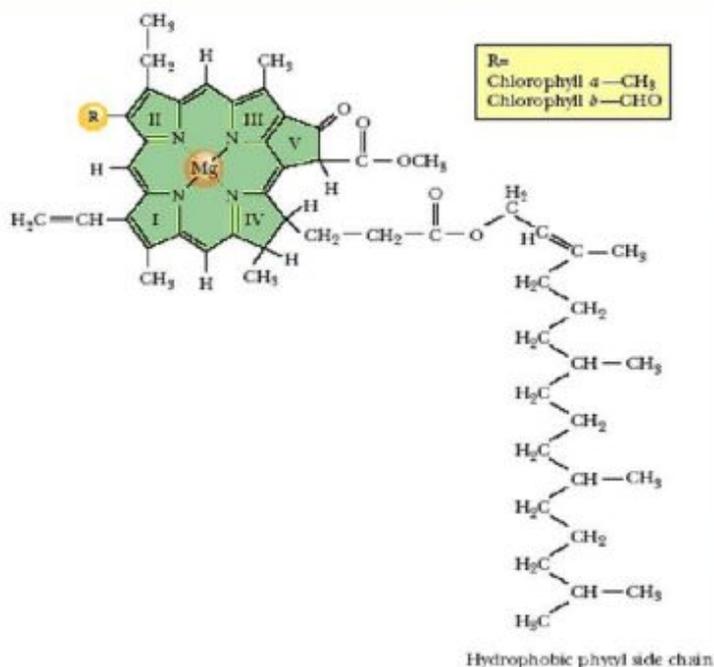
Строение хлоропласта





Пигменты растений

❖ Основные - хлорофиллы



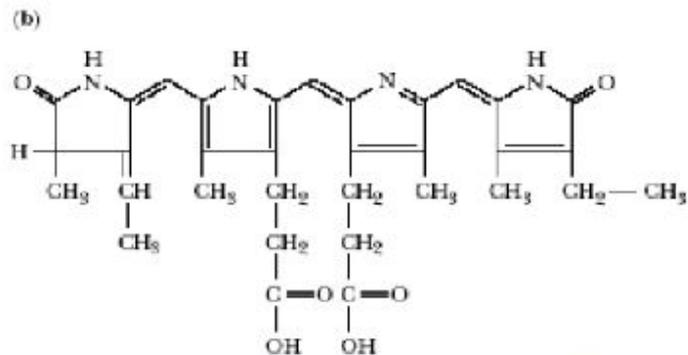
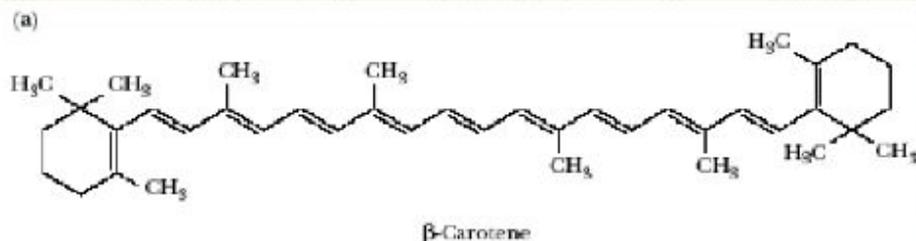
Структура хлорофилла тонко приспособлена к выполнению его биологической функции:

- Система из пяти колец придает молекуле способность поглощать свет.
- Атом *Mg* способствует образованию агрегатов молекул хлорофилла, что облегчает улавливание света, обеспечивает восстановительную способность.
- Длинная гидрофобная боковая цепь служит для закрепления молекул хлорофилла и для придания им определенной ориентации.



Пигменты растений

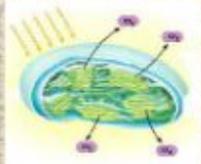
❖ Вспомогательные – каротиноиды (более 100) и фикобилины



β -Каротин - вспомогательный пигмент зеленых листьев. Так же как и молекула хлорофилла, содержит много сопряженных двойных связей, которые придают ей способность поглощать свет и передавать экситоны.

Фикоцианин –голубой пигмент цианобактерий. Структура представляет собой незамкнутую тетрапиррольную цепь.

Главная функция - **антенная**.



Фотосинтетический аппарат

Миграция энергии по пигментной матрице

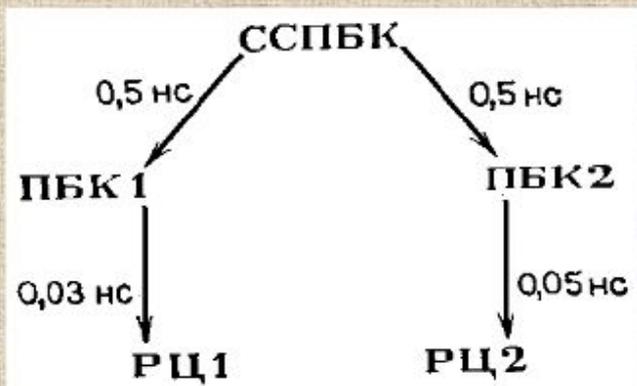
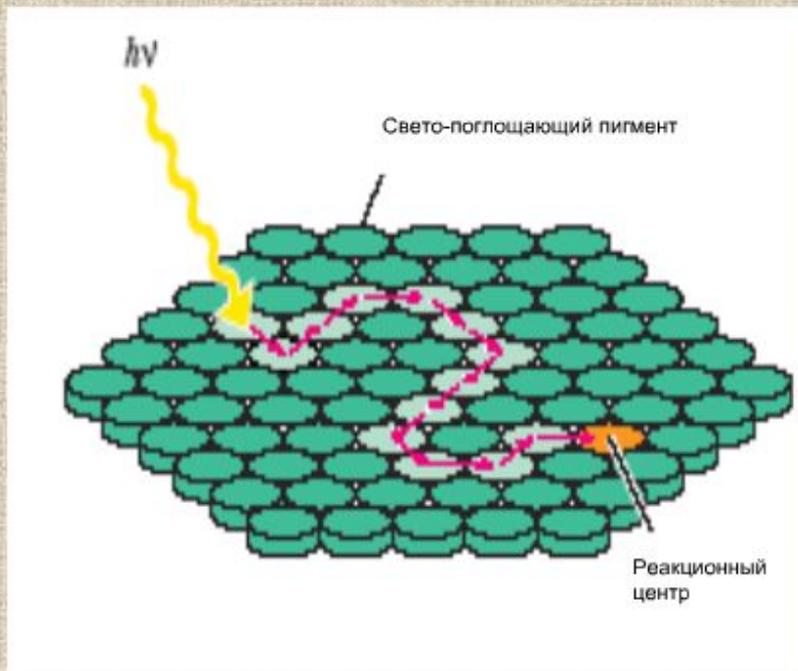
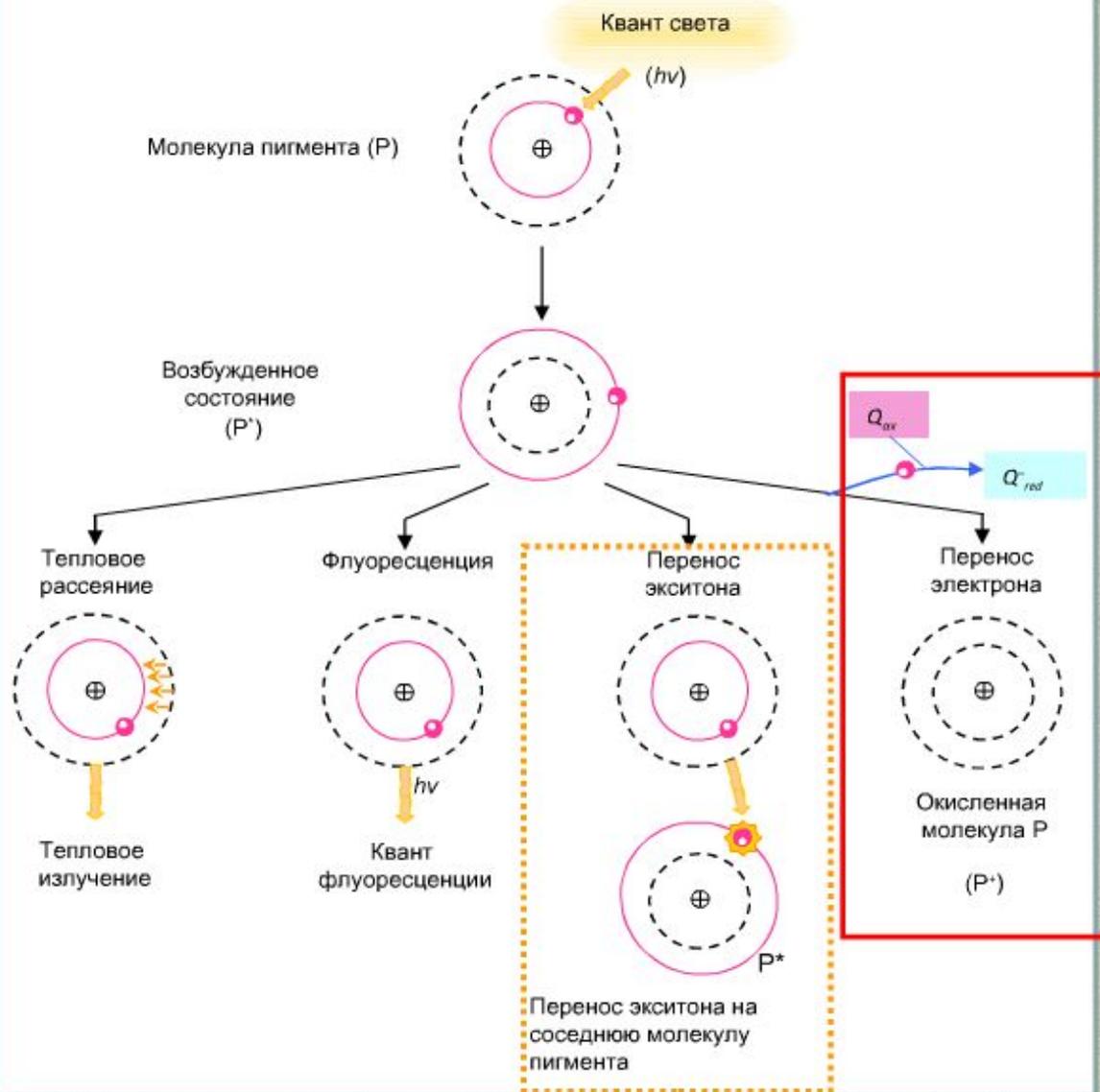


Рис. 17.2. Схема миграции энергии в фотосинтетическом аппарате высших растений

Любой фотосинтетический аппарат состоит из трех основных компонентов:

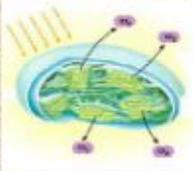
1. **Светособирающих пигментов**, поглощающих энергию света и передающих ее в реакционные центры;
2. **Фотохимических реакционных центров**, где происходит трансформация электромагнитной формы энергии в химическую;
3. **Фотосинтетических электронтранспортных систем**, обеспечивающих перенос электронов, сопряженный с запасанием энергии в молекулах *ATP*, *NADPH*.

Механизмы дезактивации возбужденного пигмента



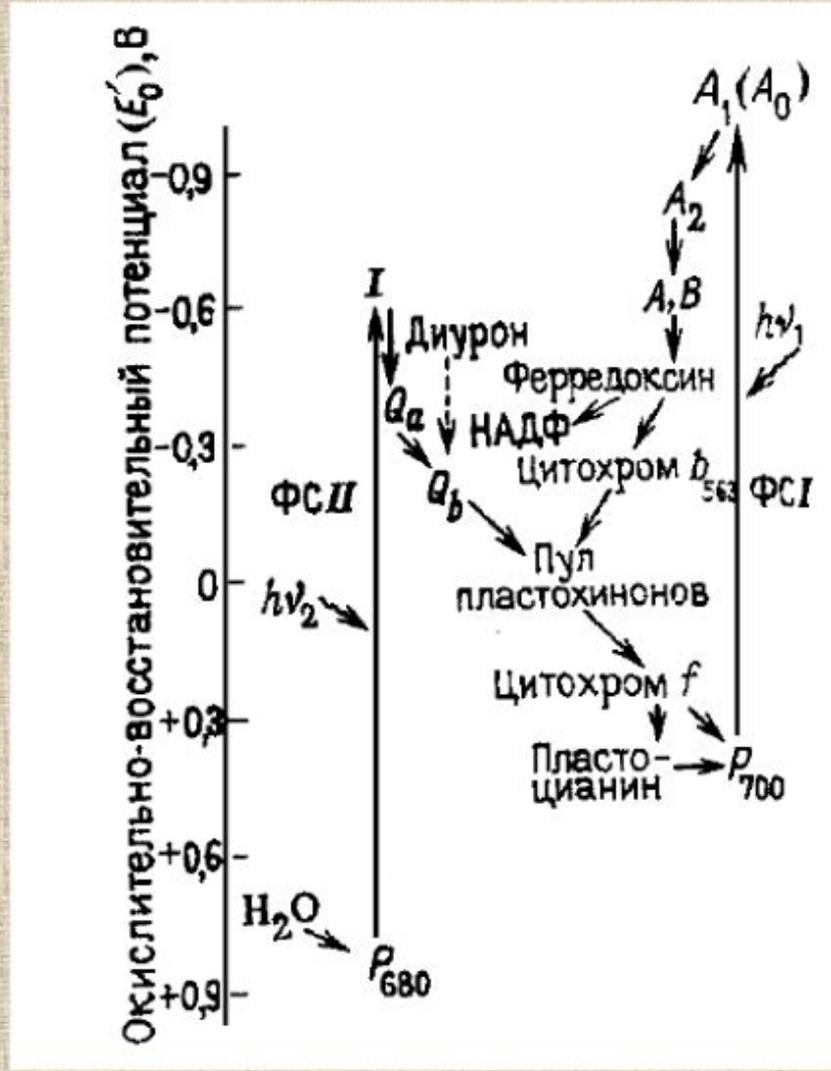
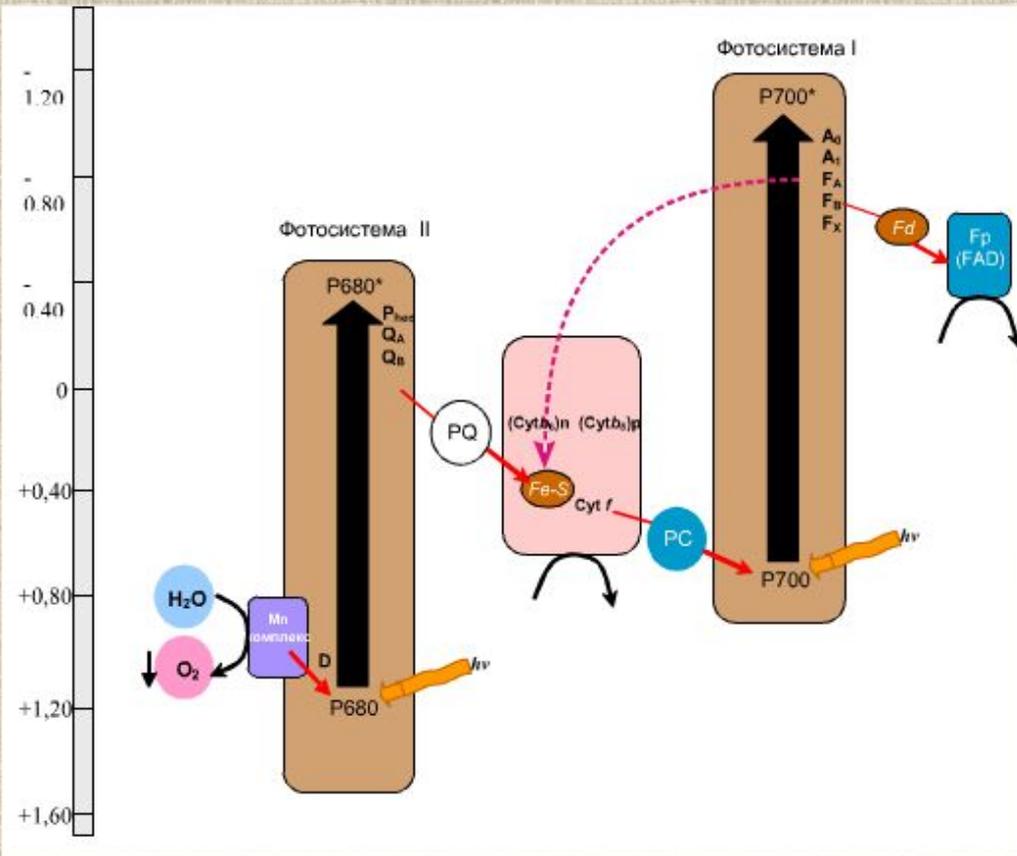
Особенности организации первичных процессов:

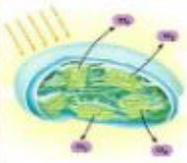
2. Высокоэффективная стадия первичного разделения заряда (3 пс);
2. Электронный поток постепенно замедляется для участия в ферментативных процессах;
3. Переносчики занимают определенное место в фотосинтетической мембране.



Принцип работы макромолекулярных комплексов

Z-схема фотосинтеза





Механизм переноса электрона

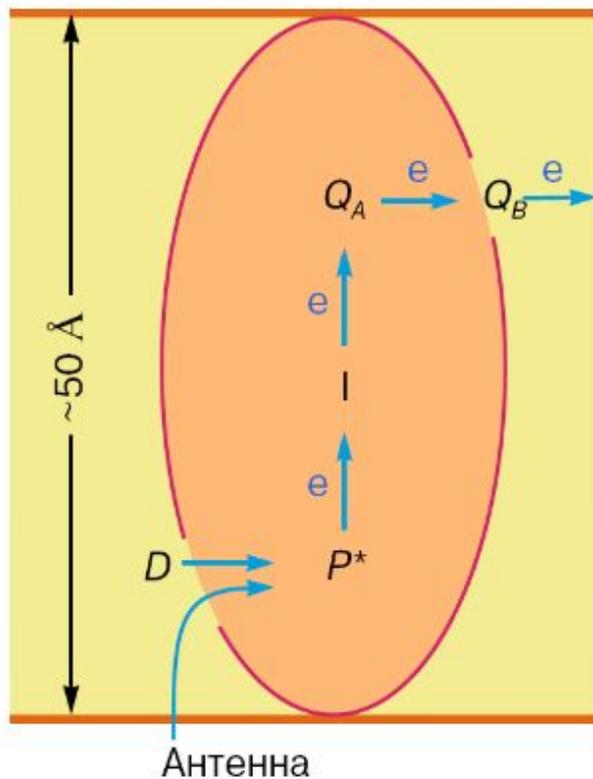
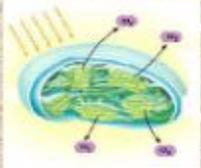


Рис. 2. Схема переноса электрона в реакционных центрах бактериального типа. Электрон переносится от P к I и затем на Q_A и Q_B с одной стороны мембраны на другую на общее расстояние $\sim 50 \text{ \AA}$

Организация эффективных первичных процессов:

2. Невозможно обеспечить высокую эффективность активацией обычным столкновением молекул в растворе.
3. Мембрана - вязкая среда, переносчики ориентированы относительно друг друга
4. Белок принимает активное участие в транспорте (не пассивное место расположения)



Механизм переноса электрона

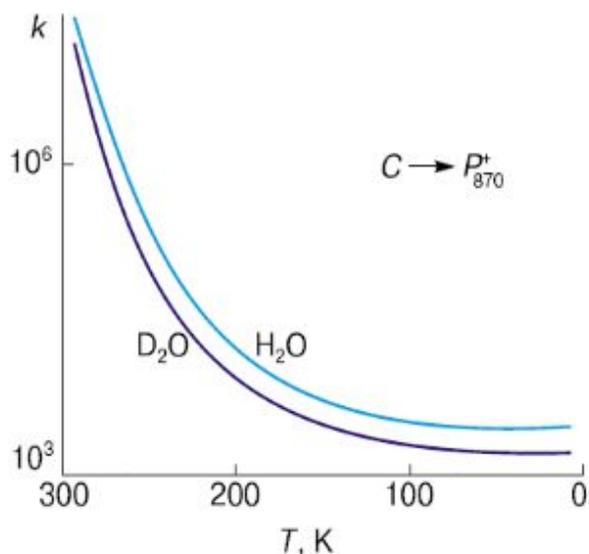


Рис. 3. Кривые температурной зависимости скорости переноса электрона от цитохрома (C) на фотоактивный пигмент (P) в нормальных (H_2O) и дейтерированных (D_2O) реакционных центрах. Видно, что при температурах $T < 100$ K перенос электрона не зависит от температуры

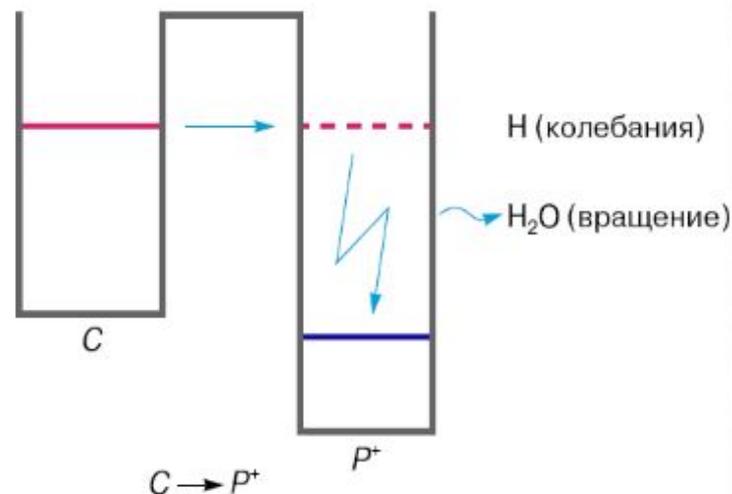


Рис. 4. Схема туннельного переноса электрона между цитохромом (C) и фотоактивным пигментом (P^+). При туннелировании часть энергии электрона теряется и переходит в энергию колебаний легких атомных групп белка, содержащих водород или энергию вращения молекул воды. Это делает туннельный перенос необратимым

Фотоиндуцированный перенос электрона

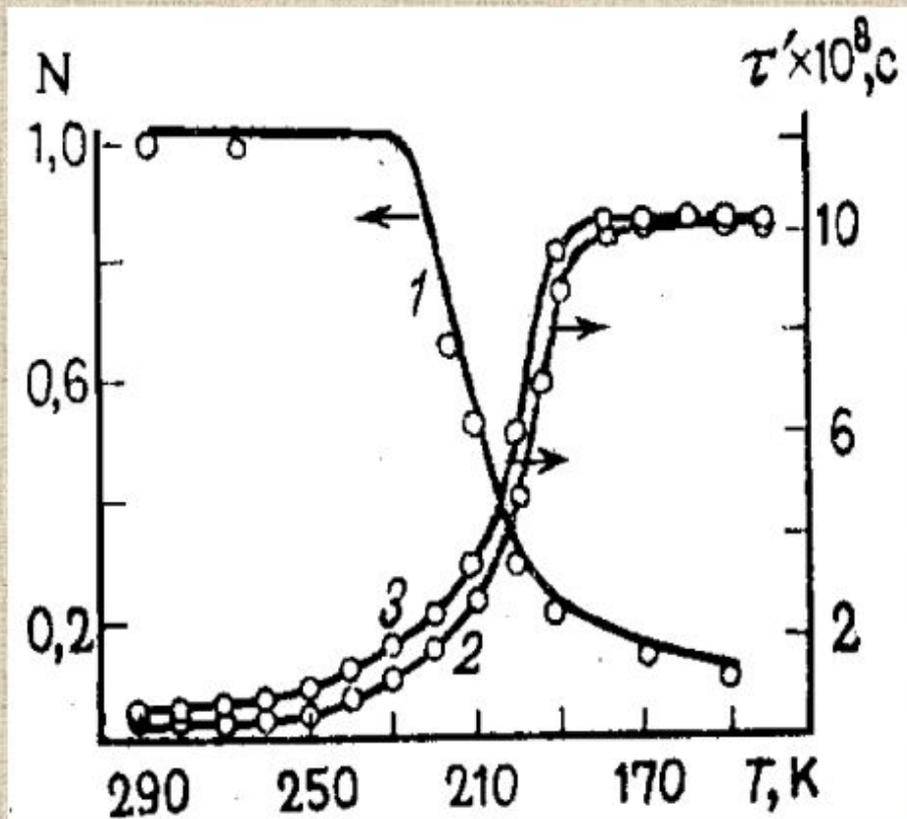
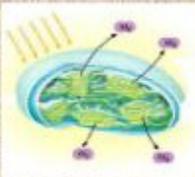


Рис. 17.3. Функциональная активность (1) и конформационная динамика (2,3) реакционных центров в спин – меченых хромофорах *R. rubrum* в зависимости от температуры: N – эффективность фотоиндуцированного переноса электрона от Q_A на Q_B (кривые 1); τ' – эффективный параметр времени корреляции вращательной диффузии гидрофобного спинового зонда (2) и спиновой метки на SH – группы (3)



Статьи в СОЖ по теме «Фотосинтез»

1. А.Б. Рубин «Первичные процессы фотосинтеза»
(www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9710_079.pdf)

1. В.В. Климов «Окисление воды и выделение молекулярного кислорода при фотосинтезе» (www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9611_009.pdf)

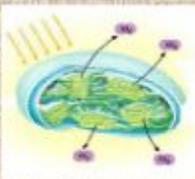
2. А.Н. Тихонов «Трансформация энергии в хлоропластах – энергопреобразующих органелл» (www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9604_024.pdf)

3. В.В. Климов «Фотосинтез и биосфера» (www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9608_006.pdf)

4. А.Н. Тихонов «Регуляция световых и темновых стадий фотосинтеза» (www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9911_008.pdf)

5. В.П. Скулачев «Законы биоэнергетики» (www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9701_009.pdf)

6. О.Н. Кулаева «Хлоропласт и его полуавтономность в клетке»
(www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9707_002.pdf)



Вопросы для самоконтроля по теме

1. Что такое фотосинтез в общем смысле?
2. К какому типу, классу фотобиологических реакций относится фотосинтез?
3. Как химическая структура молекулы хлорофилла помогает выполнять ее функции?
4. В чем заключаются особенности организации первичных процессов фотосинтеза?
5. Какие возможны пути дезактивации возбужденной молекулы пигмента? Какие из них важны для выполнения антенной функции? Для пигментов в составе реакционного центра?
6. Как происходит эффективное запасание энергии в реакционных центрах фотосистемы II?
7. Какую роль играет конформационная динамика белковых молекул в обеспечении эффективной миграции энергии при фотосинтезе?