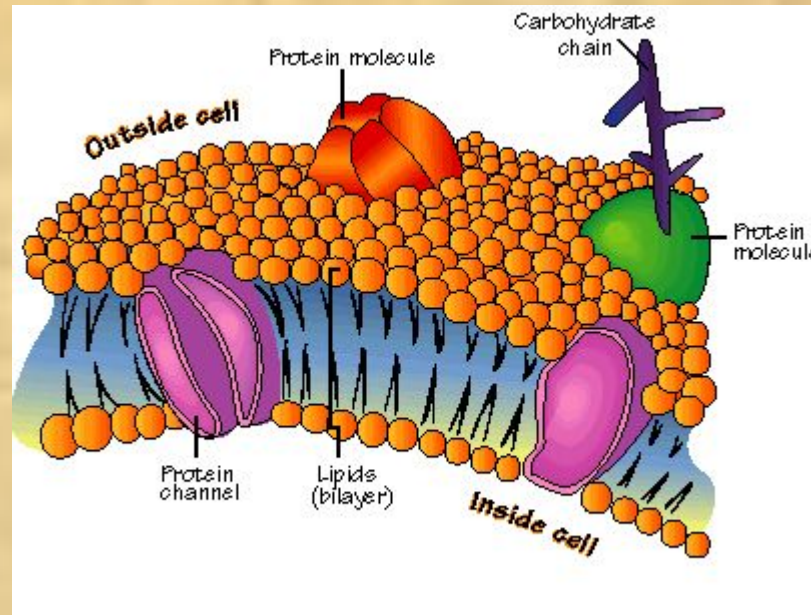


# Раздел: Биофизика мембранных процессов

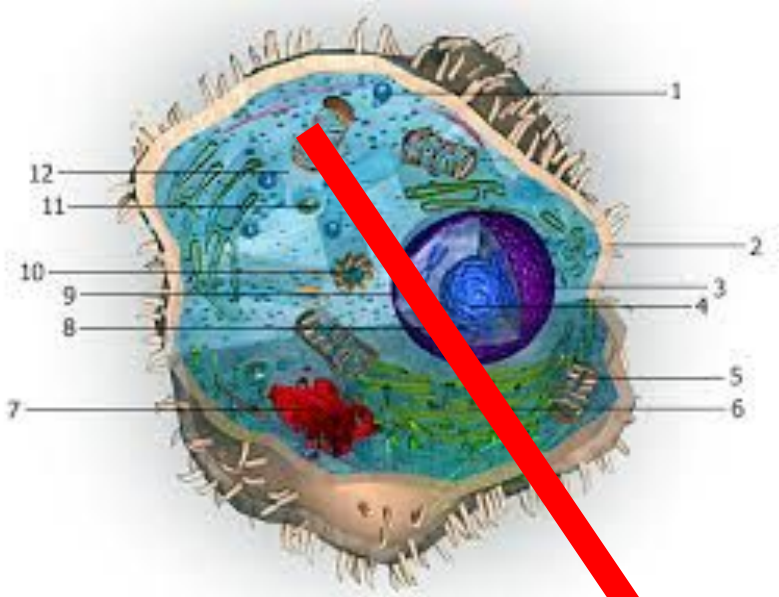


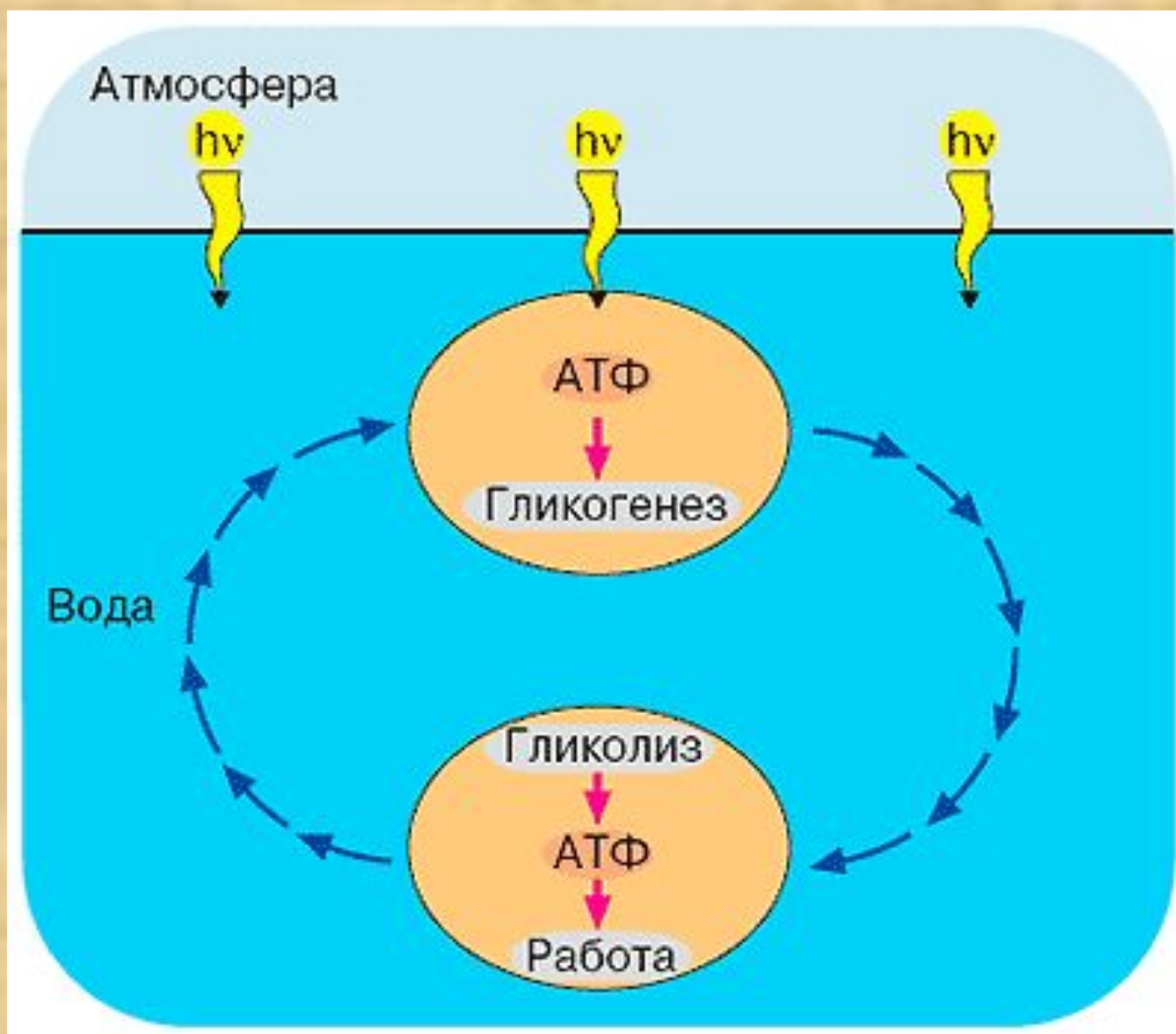
**Тема: Трансформация энергии на биомембранах**

# **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)

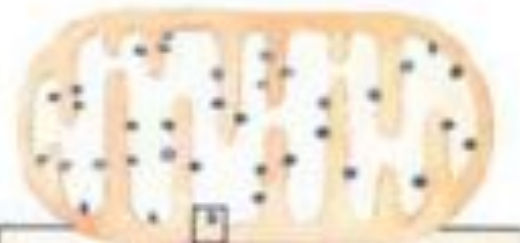
$$\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+} = F\Delta\varphi + 2,3 RT\Delta p\text{H}$$

↓  
трансмембранная  
разность  
электродного  
потенциала ионов  
водорода (протонов)

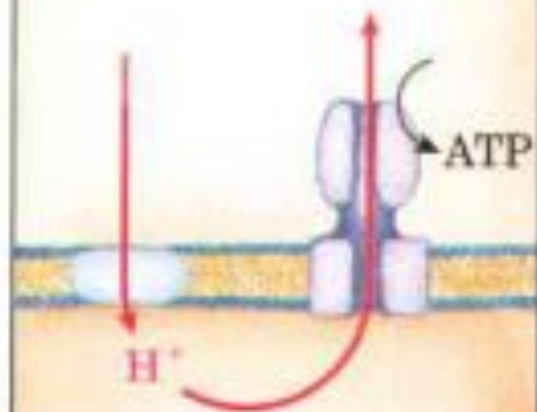
↓  
разность  
электрических  
потенциалов

↓  
разность  
концентраций  
протонов по обе  
стороны  
мембраны

### Mitochondrion



Matrix (N side)

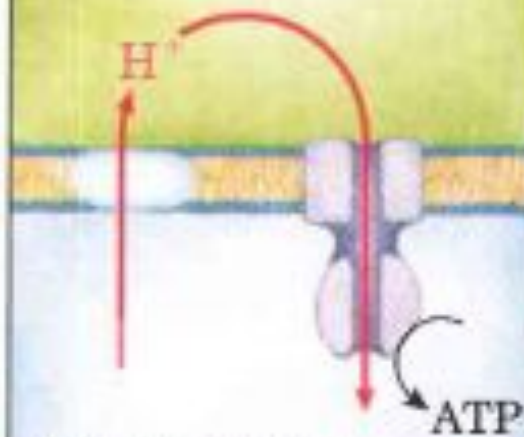


Intermembrane space (P side)

### Chloroplast



Thylakoid lumen (P side)

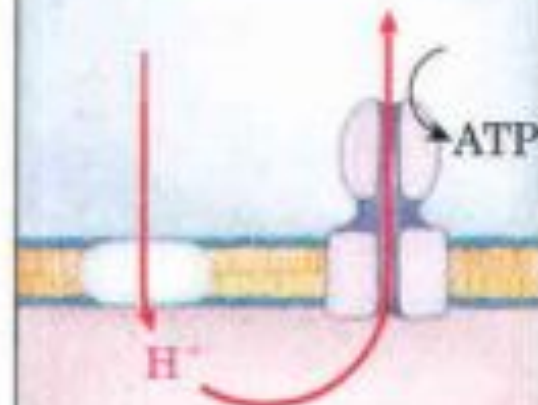


Stroma (N side)

### Bacterium (*E. coli*)

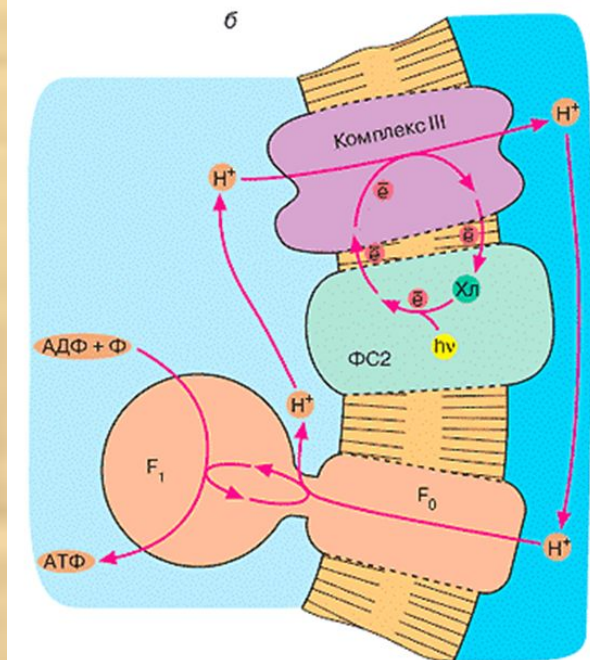
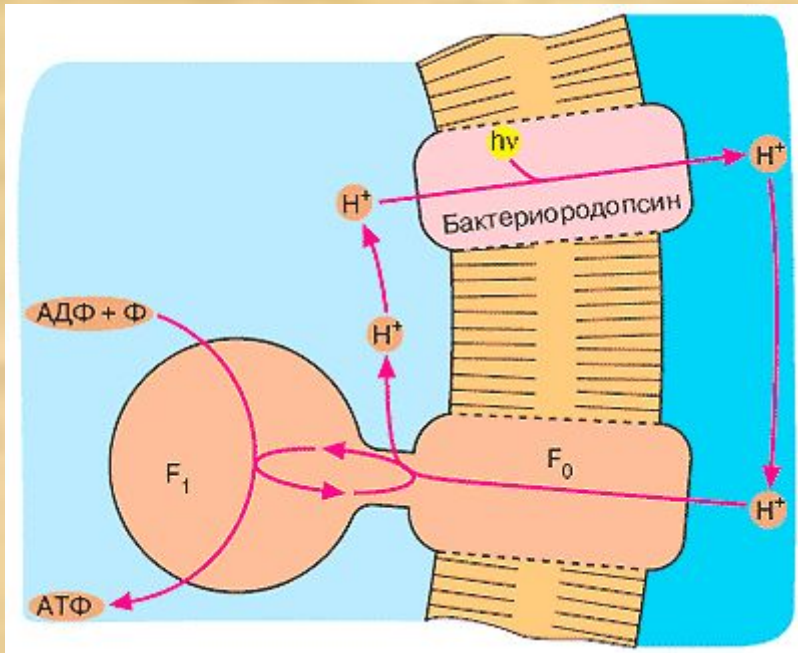
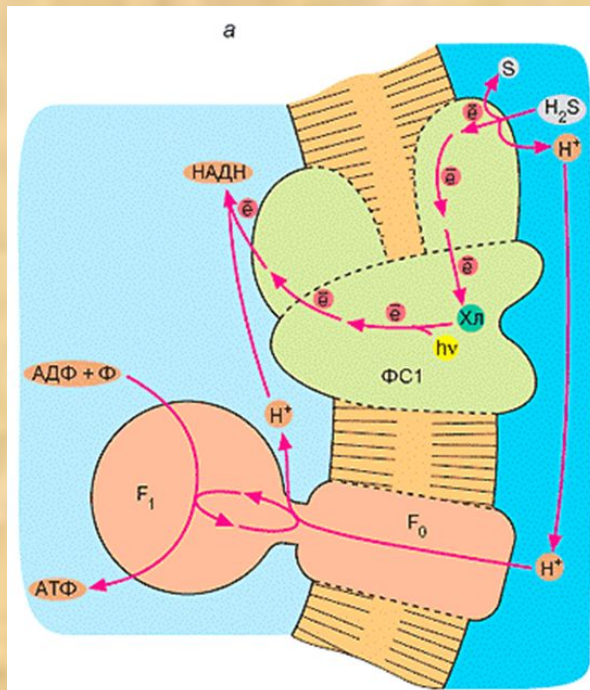


Cytosol (N side)



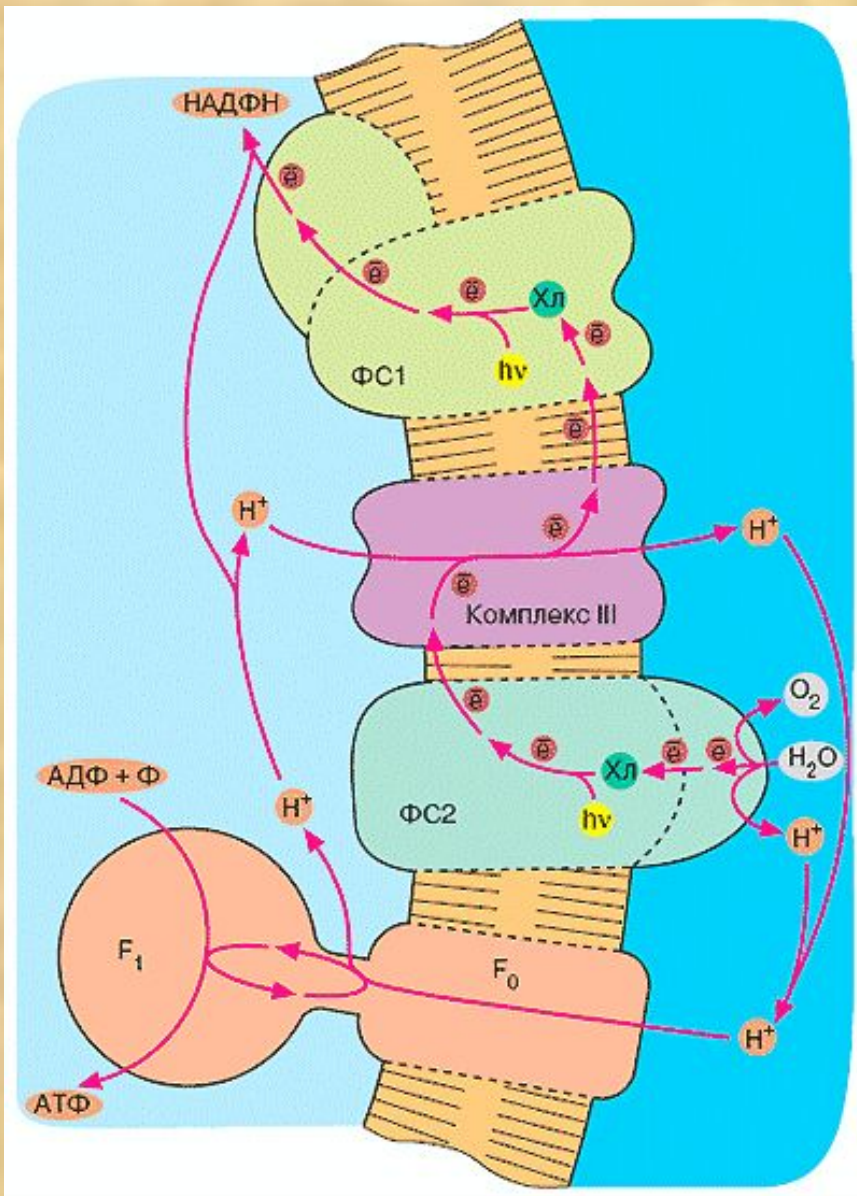
Intermembrane space (P side)

# Запасание энергии у бактерий

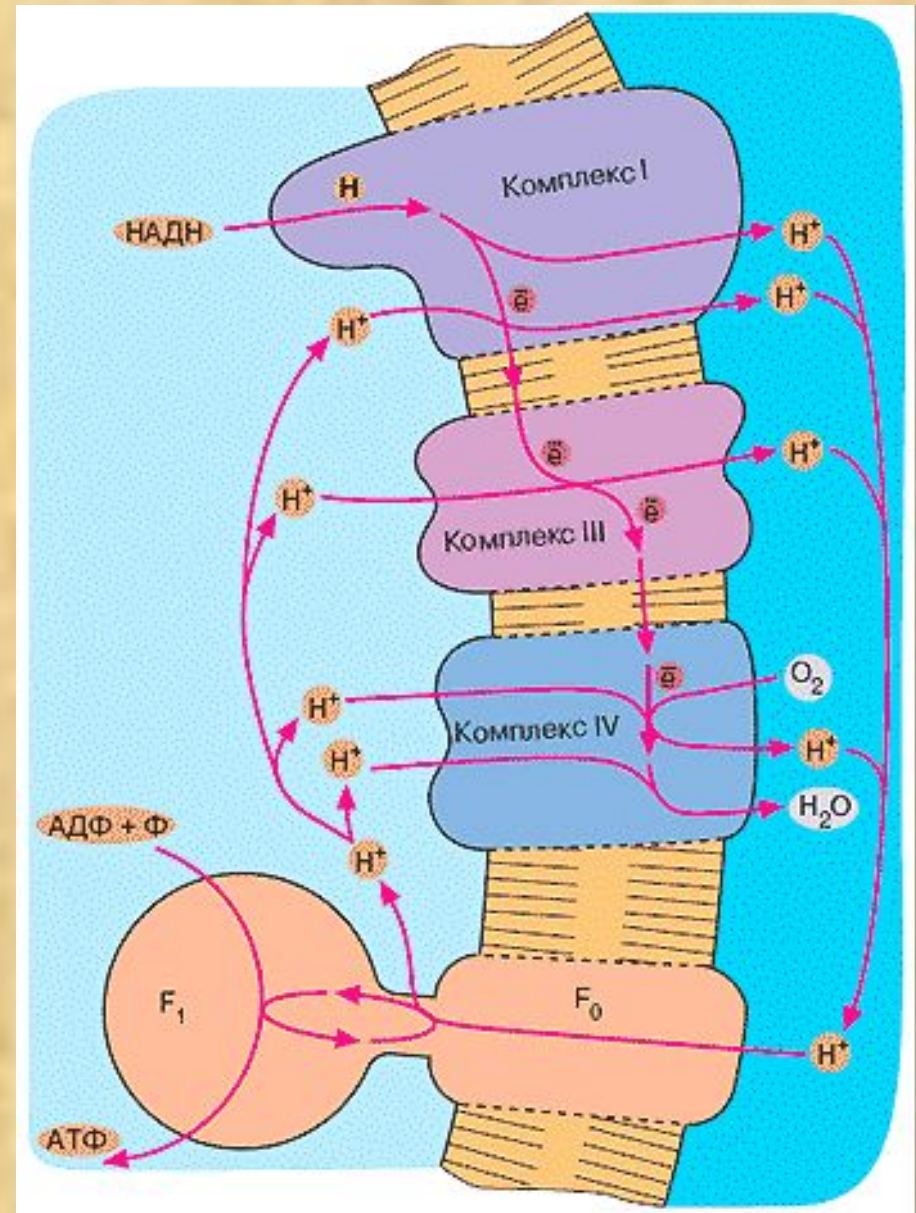




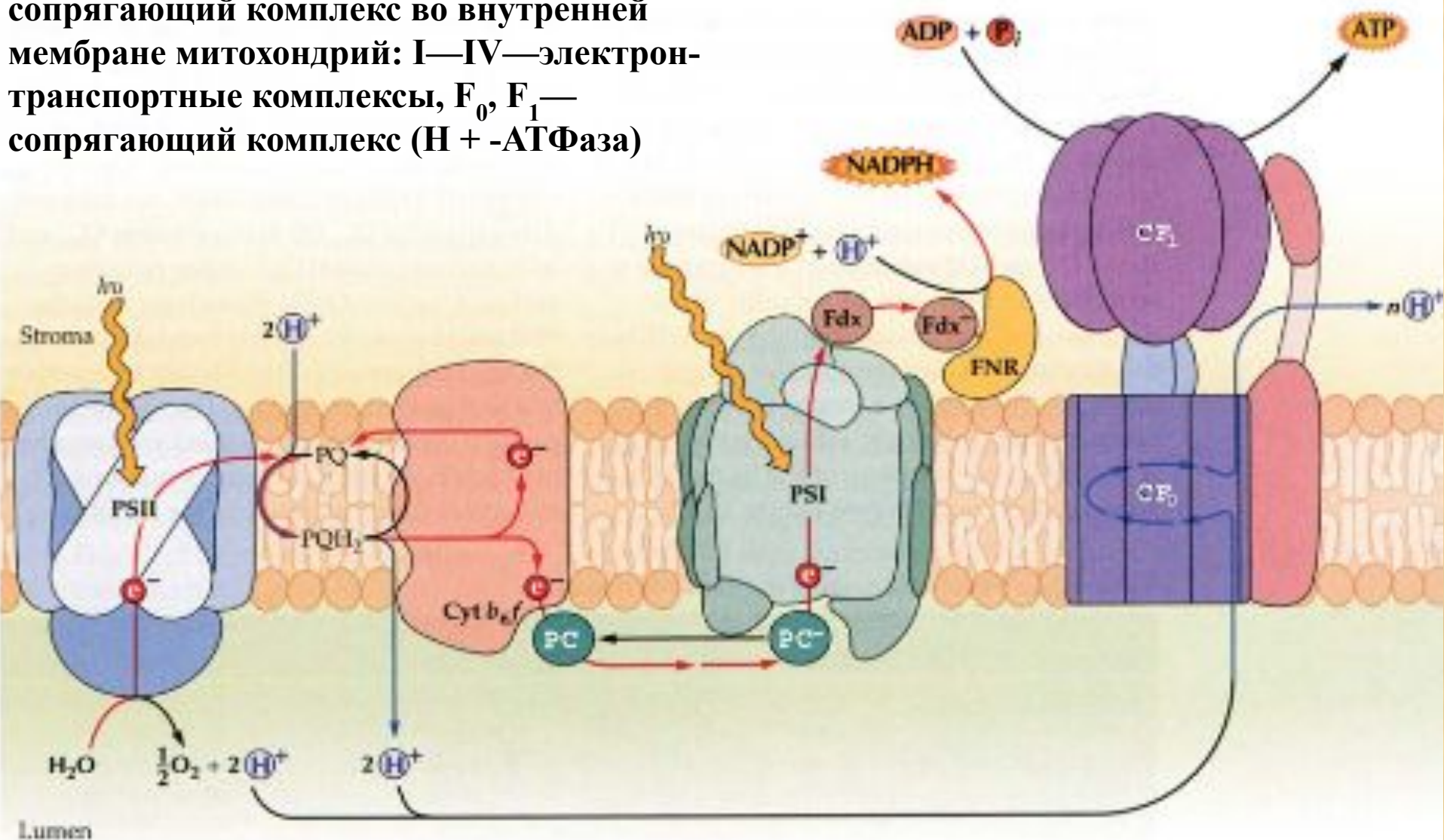
# Фотосинтез



# 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)

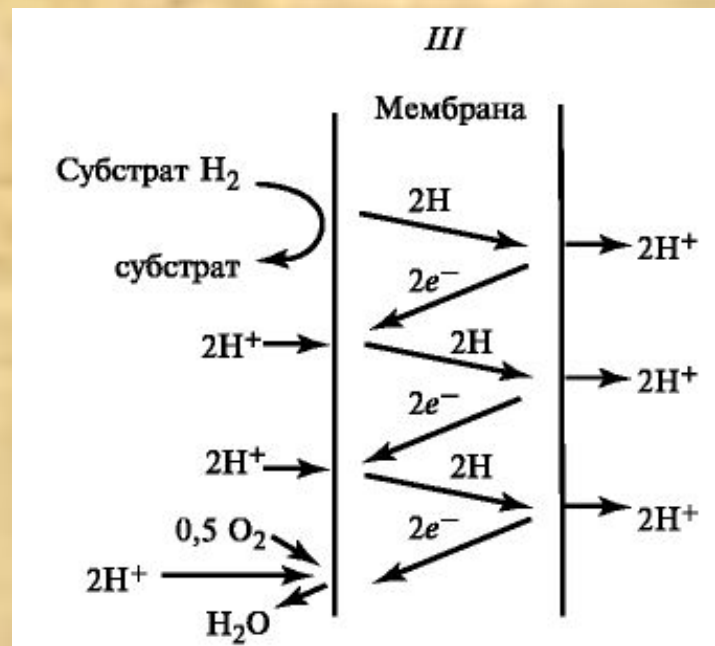
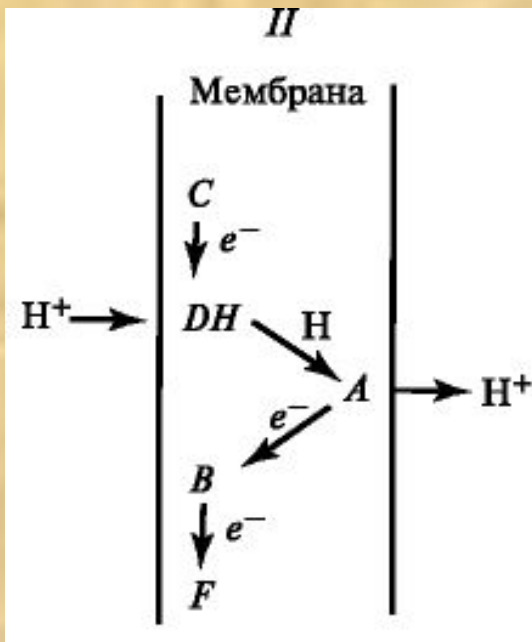
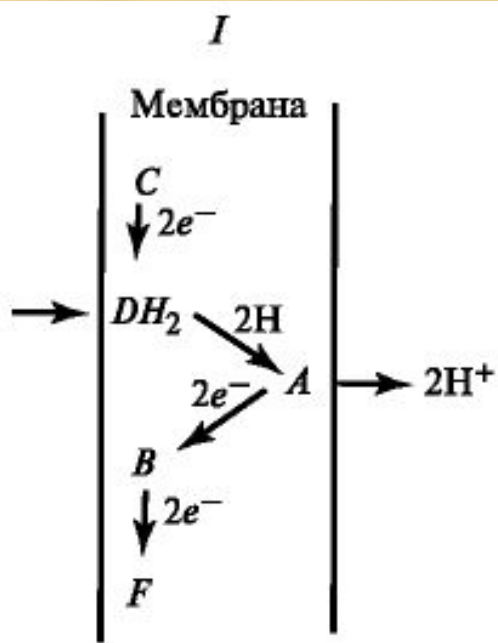


$$\Delta\bar{\mu}H^+ = F\Delta\varphi + 2,3RT\Delta pH$$

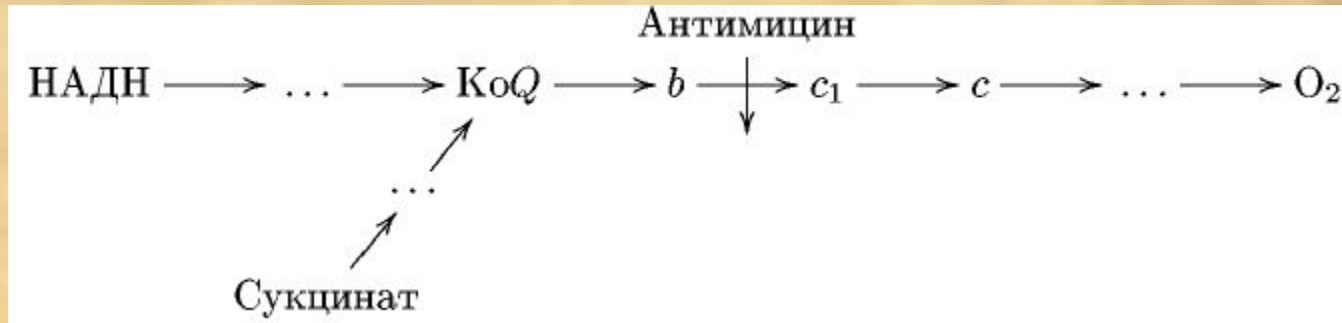
# Свойства комплексов цепи переноса электронов митохондрий (по I. Hatefi, I.M.Galante, 1978)

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	$\alpha$ -Теноилтрифторацетон
III. КоQH <sub>2</sub> : цитохром <i>c</i> -оксидоредуктаза	3	250	8–9	Цитохром <i>b</i> Цитохром <i>c</i> <sub>1</sub> Негемовое железо Убихинон	2 1 2 $\geq 1$	Антимицин А
IV. Цитохром <i>c</i> : O <sub>2</sub> -оксидоредуктаза	7	150–200	7	Цитохром <i>a</i> Цитохром <i>a</i> <sub>3</sub> Медь	1 1 2	Цианид Азид СО

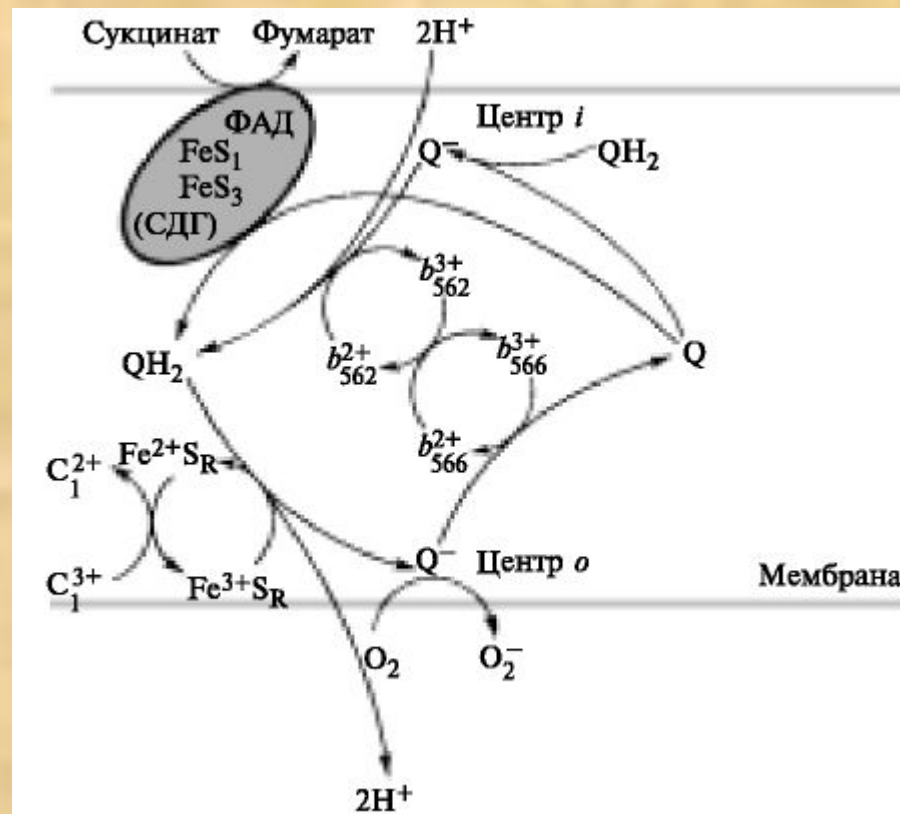
# Перенос зарядов через мембрану: I, II — отдельная редокс-петля, III — дыхательная цепь митохондрий



# Последовательность переноса электронов

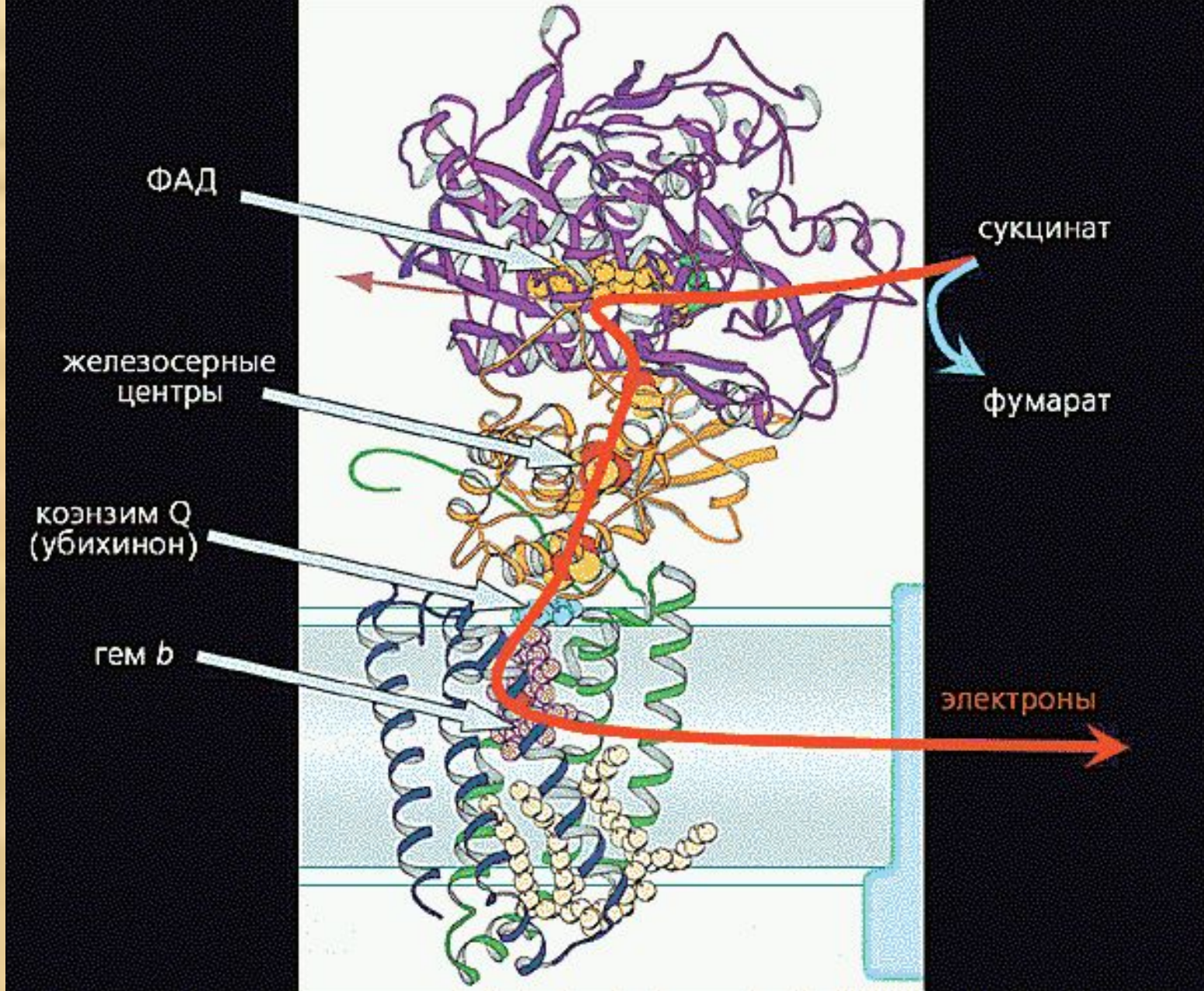


Линейная

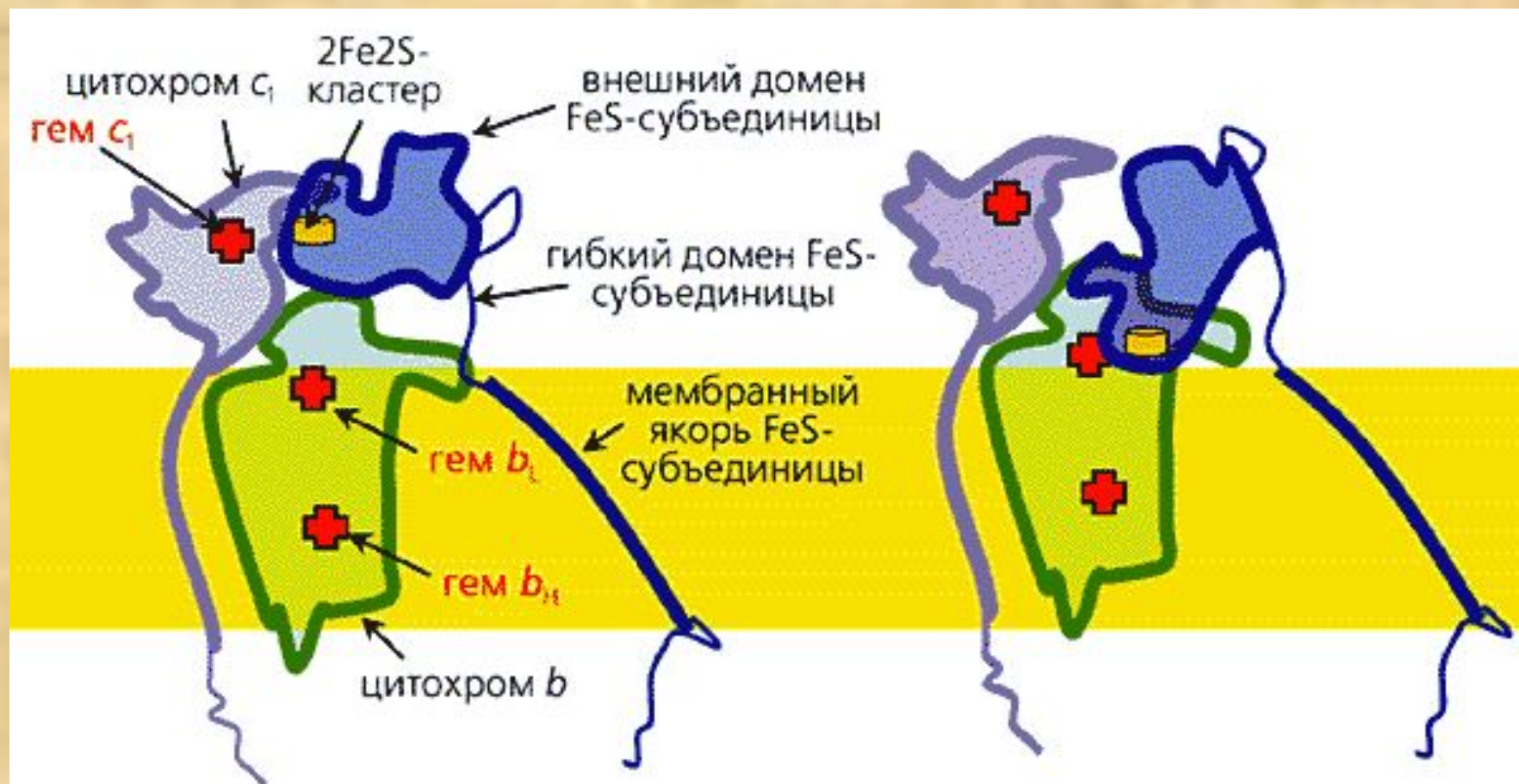


## Q-цикл Митчела

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<sub>1</sub>, в то время как другой поступает к цитохрому b<sub>566</sub>. Восстановленный семихиноном цитохром b<sub>566</sub> в свою очередь, восстанавливает цитохром b<sub>562</sub>. Электрон от цитохрома b<sub>562</sub> используется для восстановления убинона в центре *i*.

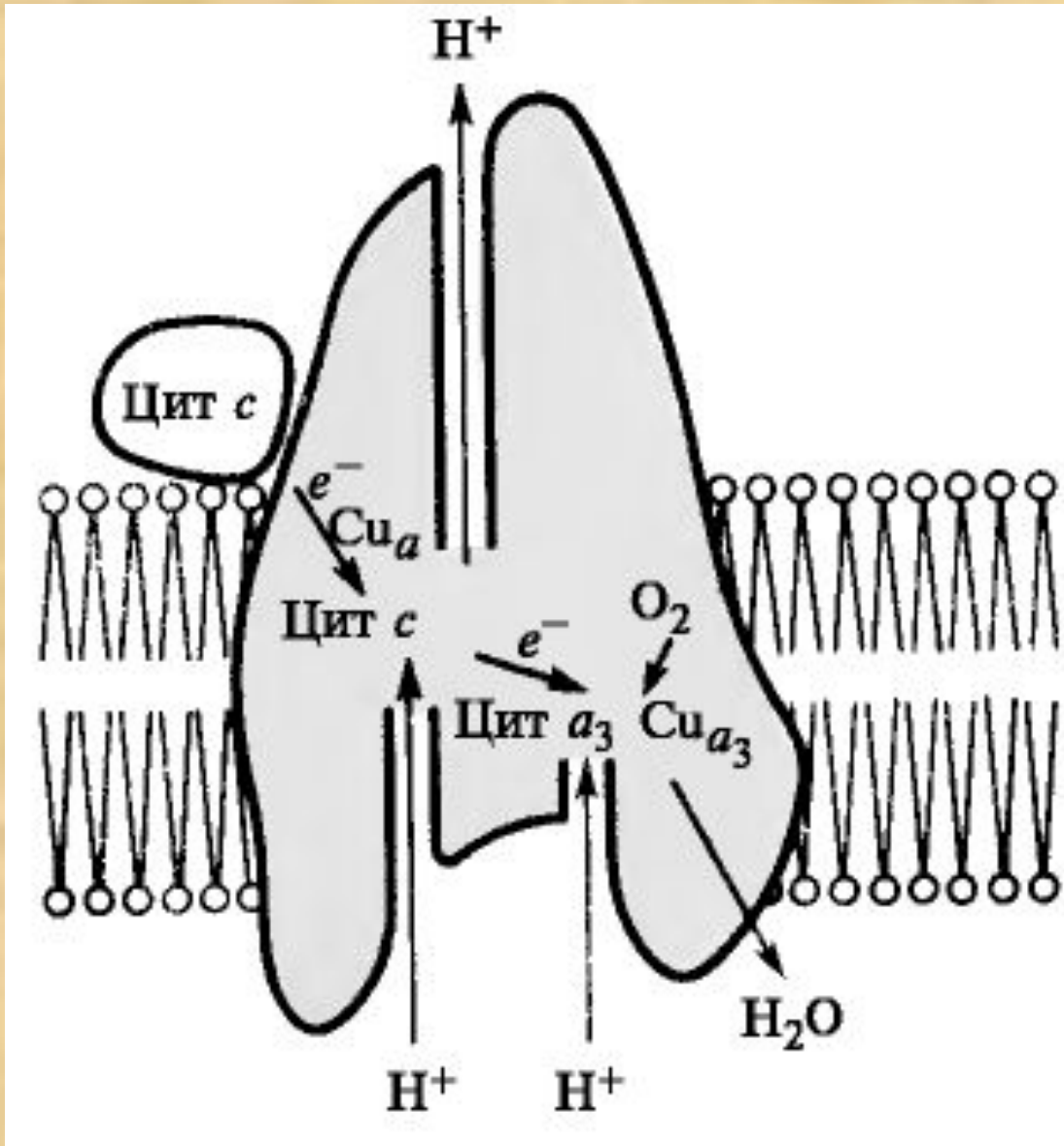


Перенос электронов комплексом II



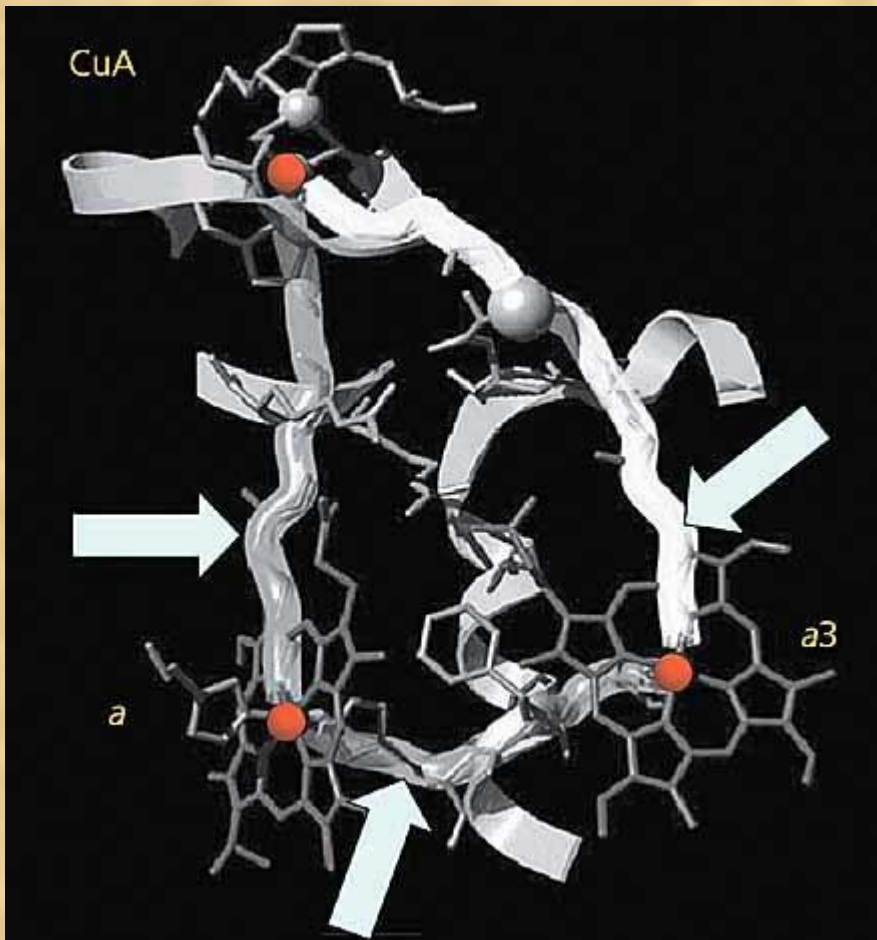
Эстафетный перенос электронов в комплексе  $bc_1$ .

# Цитохромоксидаза как редокс-зависимая протонная помпа

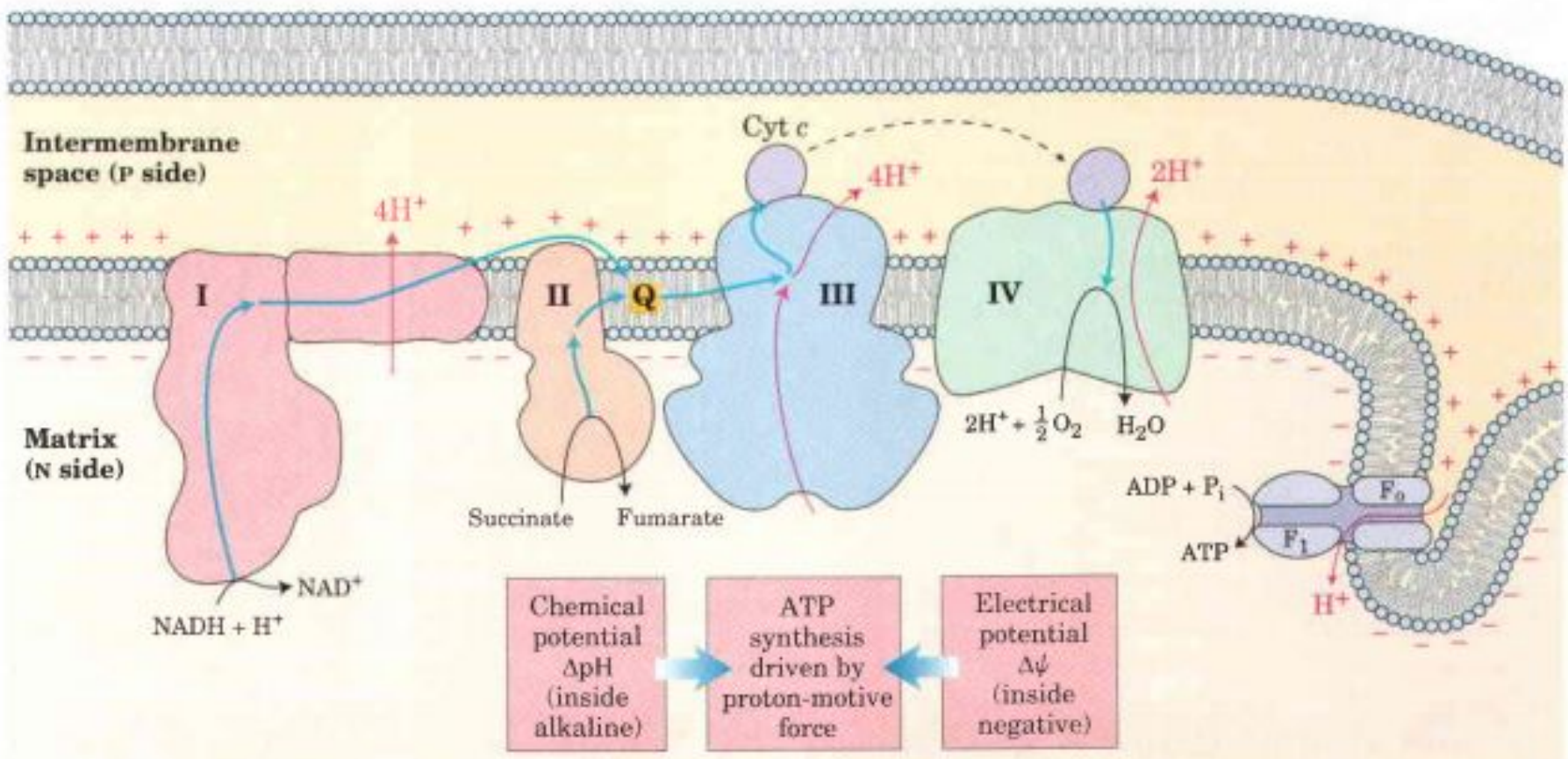


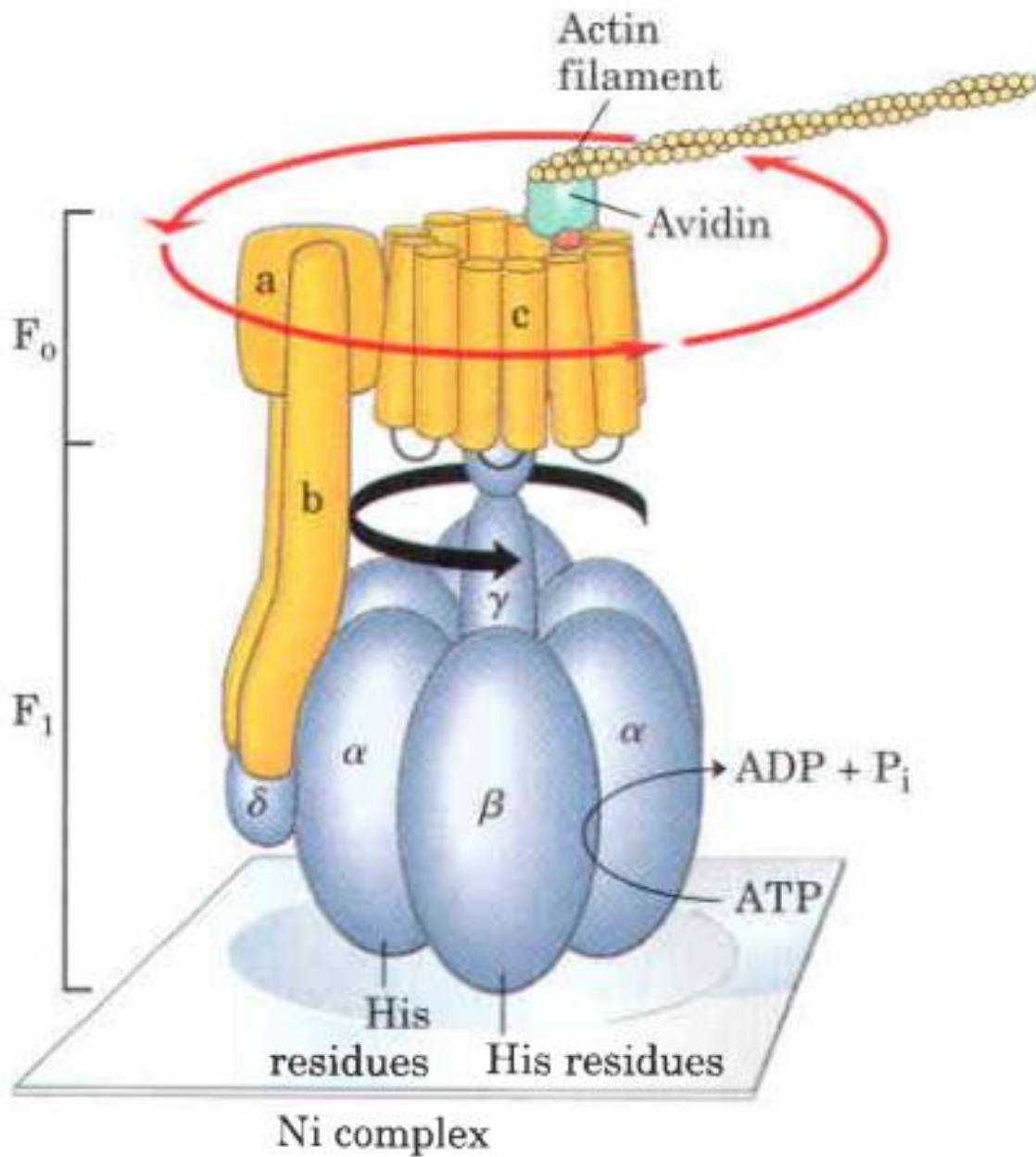
Функция цитохромоксидазы заключается не только в поглощении протонов, необходимых для восстановления кислорода до воды, но и в переносе протонов из внутренней фазы наружу





Туннельные трубы, по которым идет транспорт электронов в цитохромоксидазе





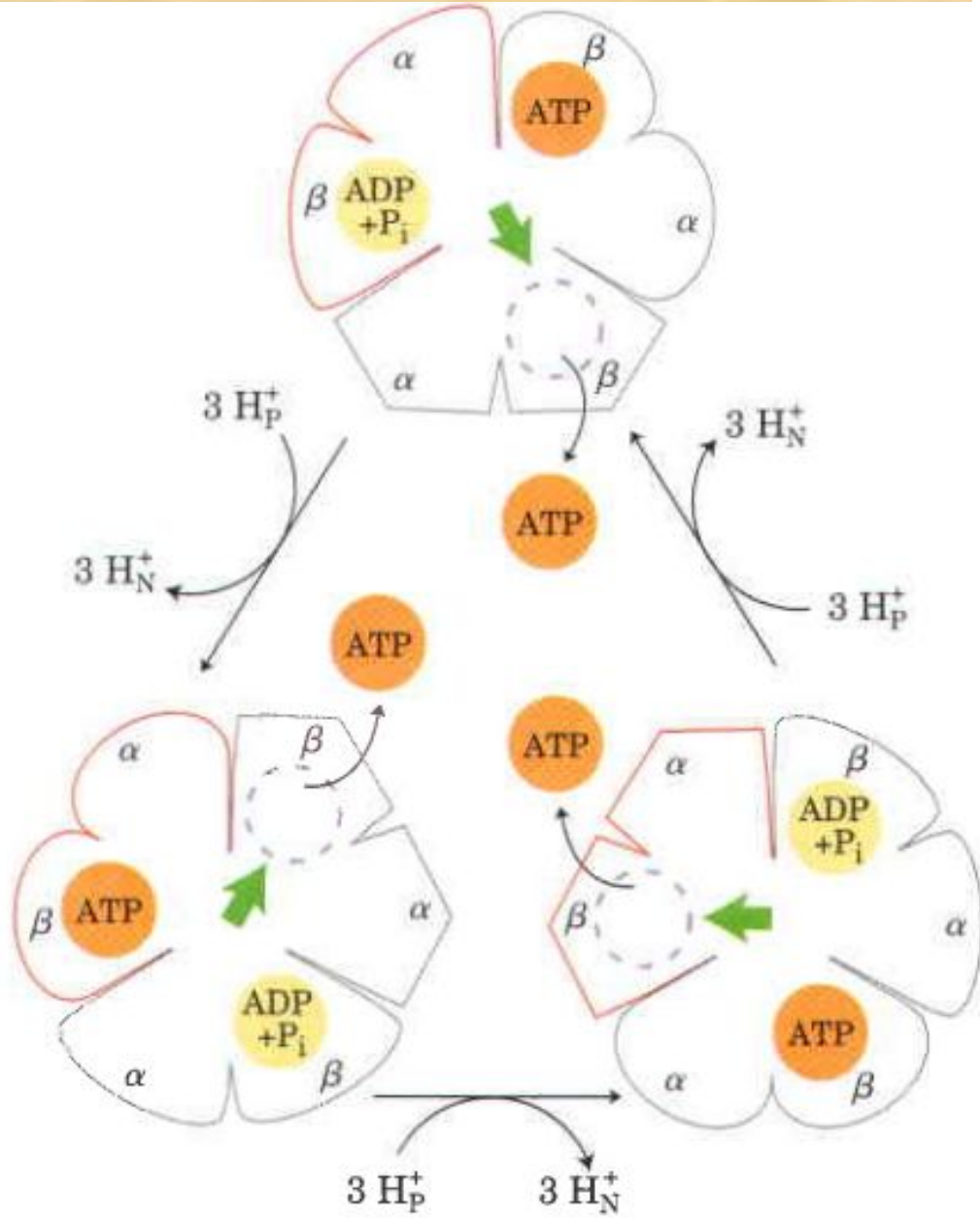
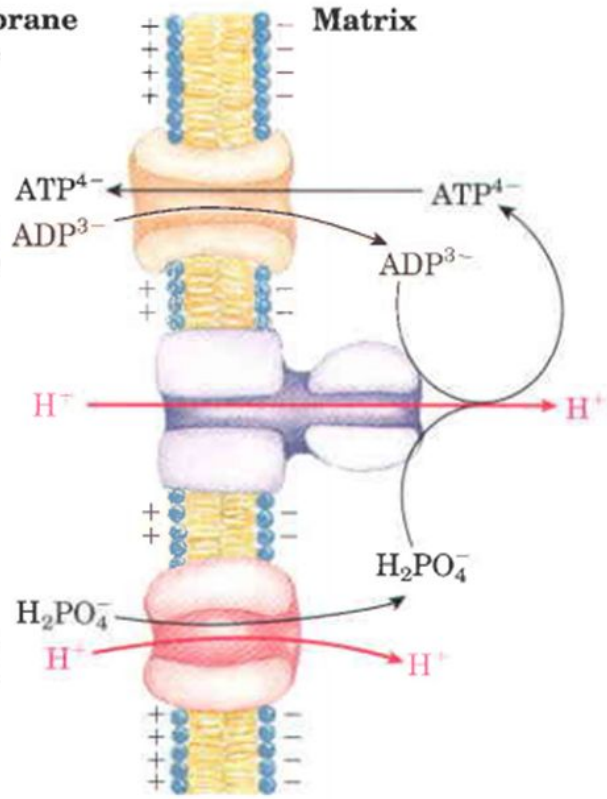
Intermembrane space

Matrix

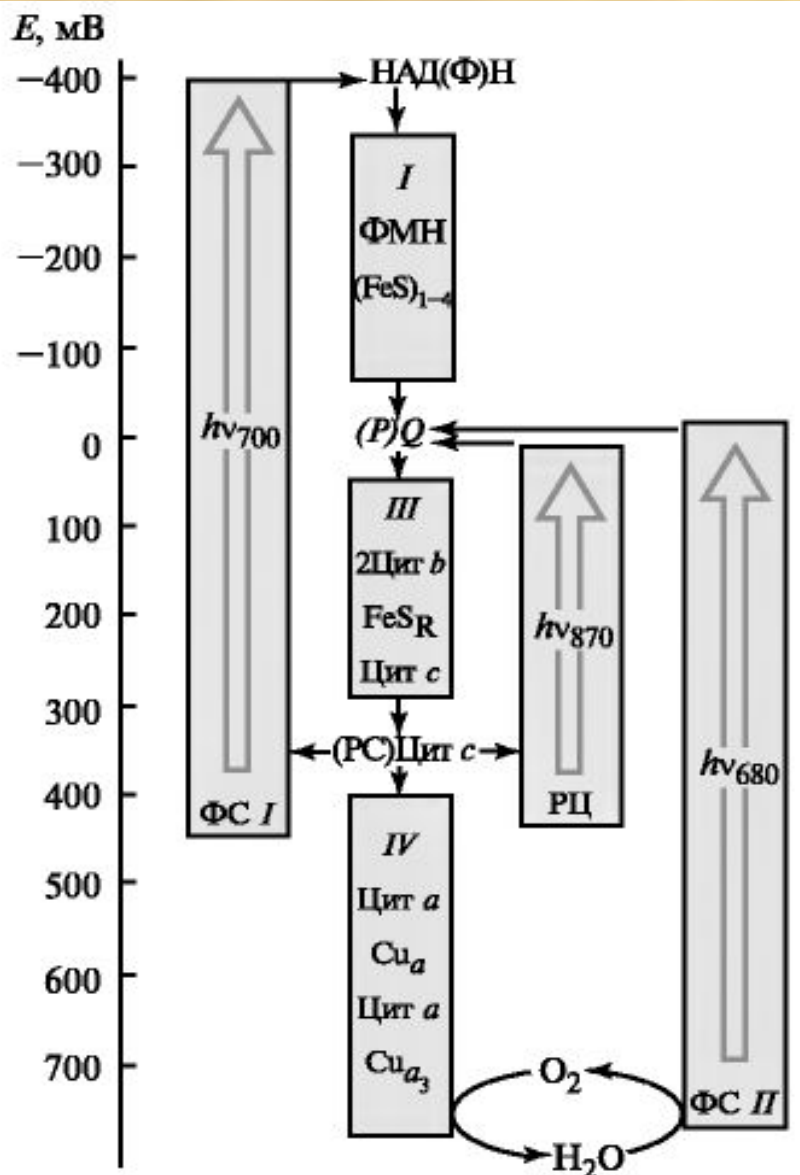
Adenine nucleotide translocase (antiporter)

ATP synthase

Phosphate translocase (symporter)

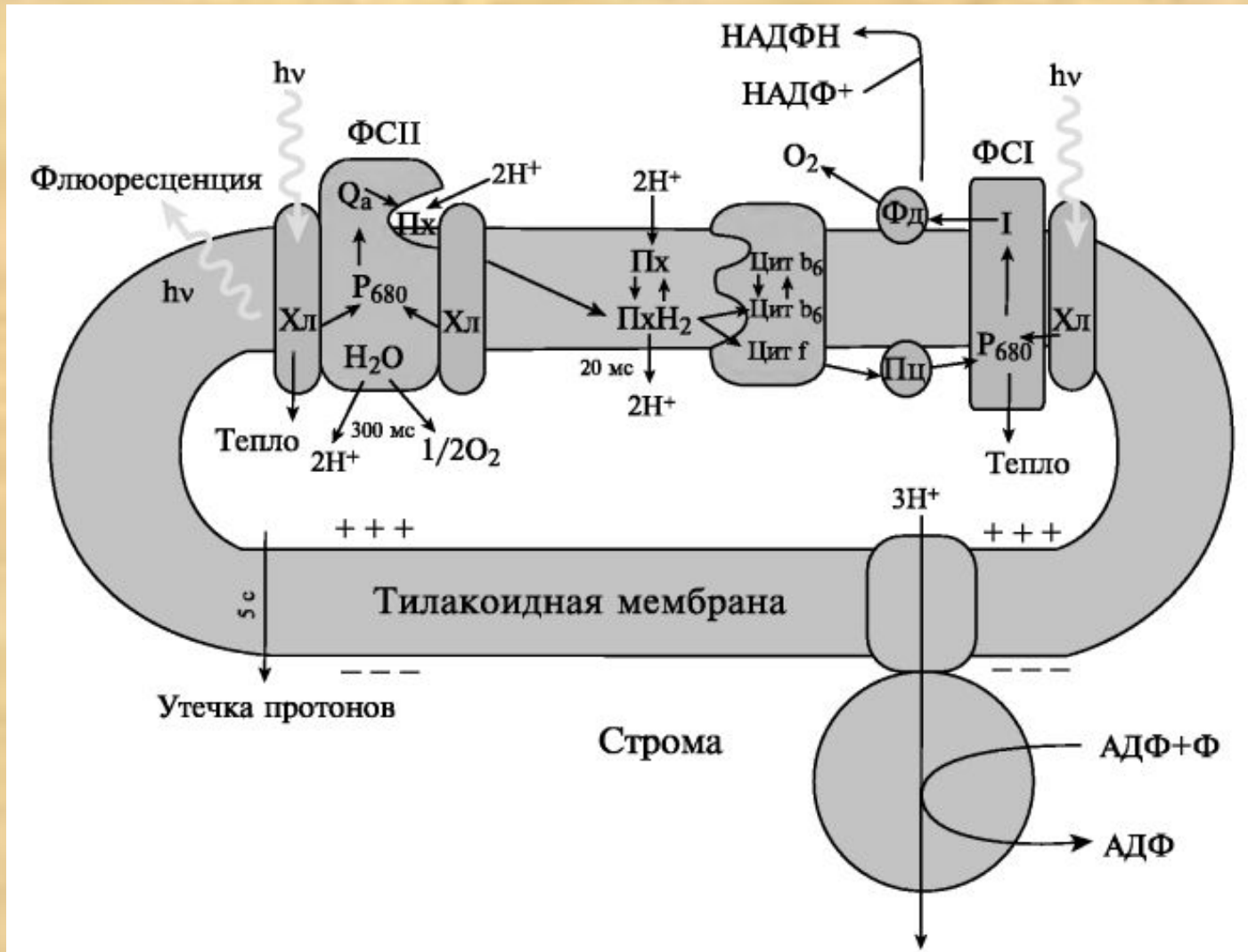


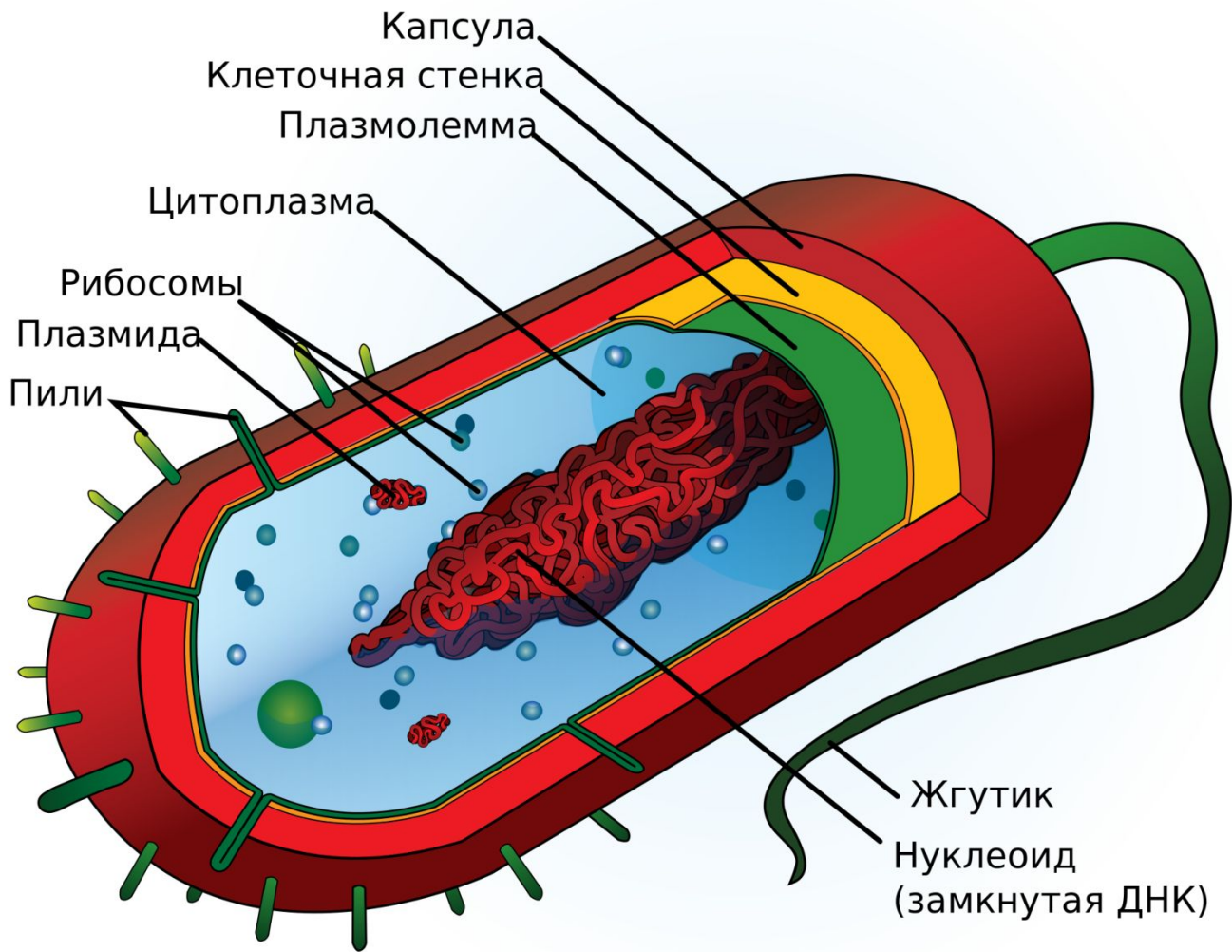
# Сопряжение различных электрон-транспортных комплексов в ЭТЦ митохондрий, хлоропластов и хроматофоров



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<sub>1</sub> и железосерный белок Риске (FeS<sub>R</sub>). Донором электронов для него является убихин Q или пластохинон PQ, акцептором — цитохром c (цит c) или пластоцианин PC. Среди комплексов, способных генерировать ΔμH<sup>+</sup>, 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

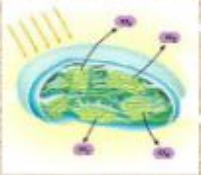
☹ **Деструктивно-модифицирующие**  
(преимущественно ультрафиолетовый свет)

 Летальные

 Мутационные

 Патофизиологические

№	Класс реакций	Что происходит в организме под действием света?	Примеры
<i>Функционально-физиологические реакции</i>			
1	<b>Энергетические</b>	Синтез новых органических молекул со свободной энергией большей, чем у исходных реагентов.	<i>Фотосинтез</i>
2	<b>Информационные</b>	Образуются фотопродукты, запускающие специализированные усилительные механизмы, в результате чего организм получает информацию о ситуации в окружающей среде.	<i>Зрение, фототаксис, фототропизм</i>
3	<b>Биосинтетические</b>	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	<b>Летальные</b>	Повреждаются биологически важные молекулы (прежде всего ДНК), что приводит к гибели организма. Характерно для вирусов, микроорганизмов, простейших.	<i>Бактериостатический и бактерицидный эффекты</i>
5	<b>Мутационные</b>	Замена или выпадение основания в ДНК, т.е. возникновение мутации. Организм при этом не гибнет.	<i>Фотодинамический эффект</i>
6	<b>Патофизиологические</b>	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.**

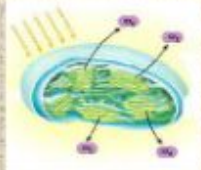
В ходе этой стадии образуется **первичный фотопродукт**, непосредственно участвующий в дальнейших химических или физико-химических превращениях.



### 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



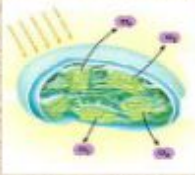
Четвертая стадия. **Темновые превращения.**  
Включает в себя цепь биохимических реакций или перестроек клеточных структур (чаще всего мембран).



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





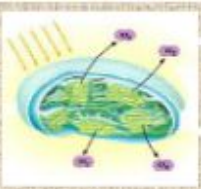
# Стадии фотобиологических реакций

## 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



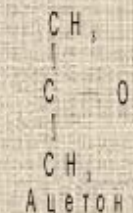
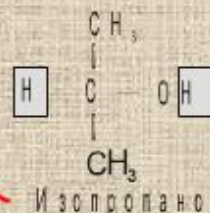
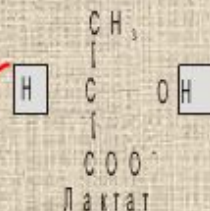
Окисленный  
продукт

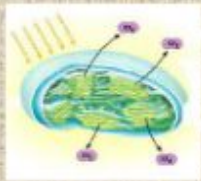


**Зеленые серные бактерии**

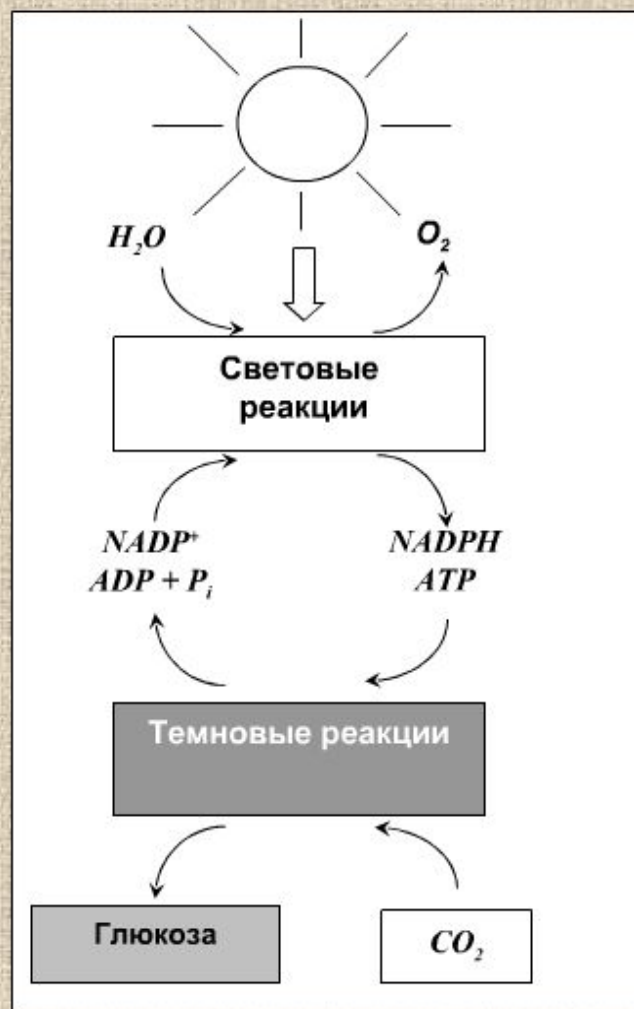


**Другие фотосинтезирующие бактерии**





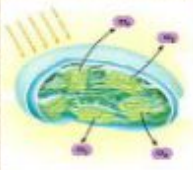
## Общая схема фотосинтеза



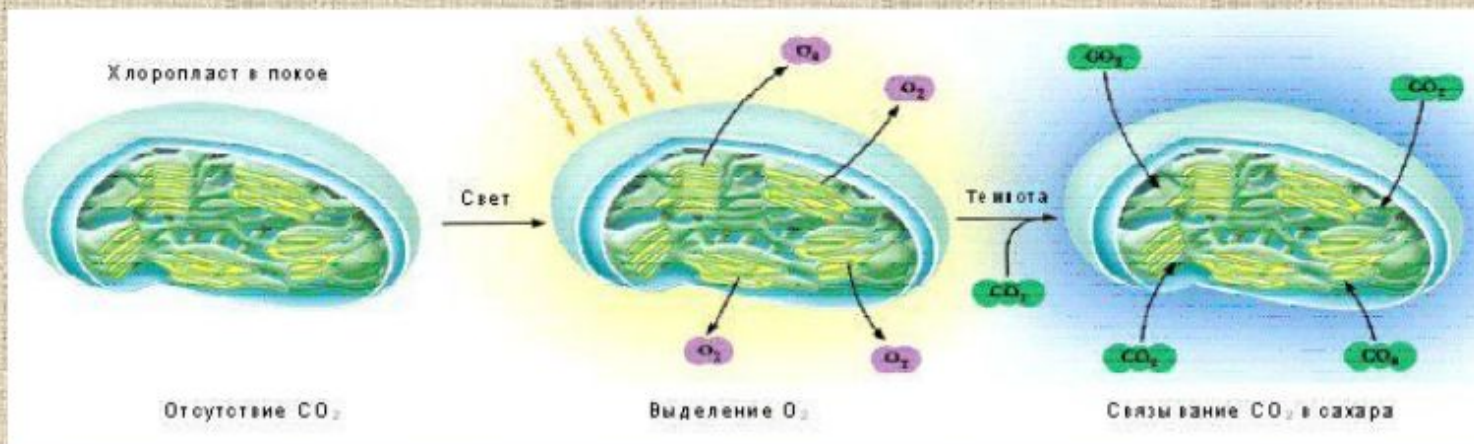
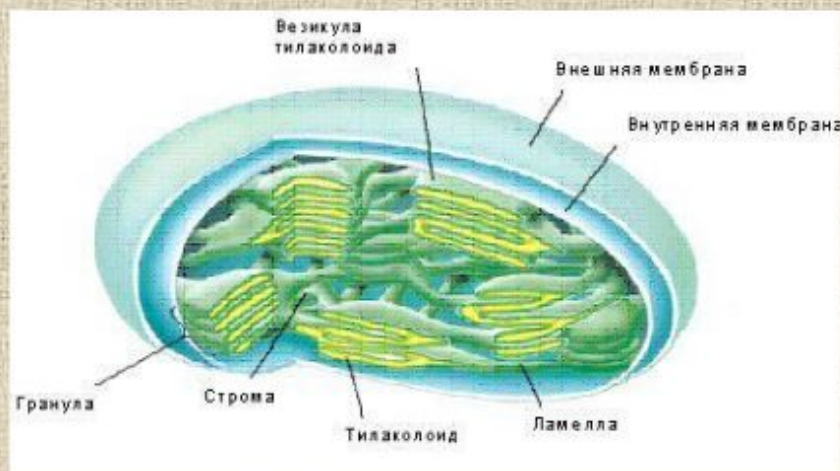
В световых реакциях за счет солнечной энергии образуются высокоэнергетические соединения - NADPH и ATP.

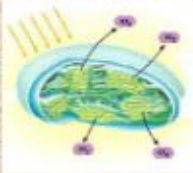
Эти соединения используются в темновых реакциях для восстановления  $CO_2$ , приводящего к образованию глюкозы.





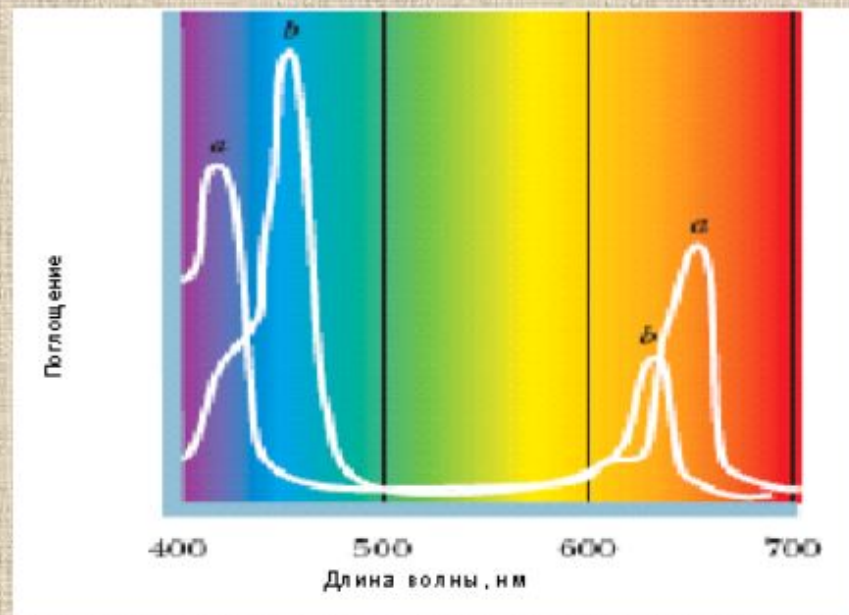
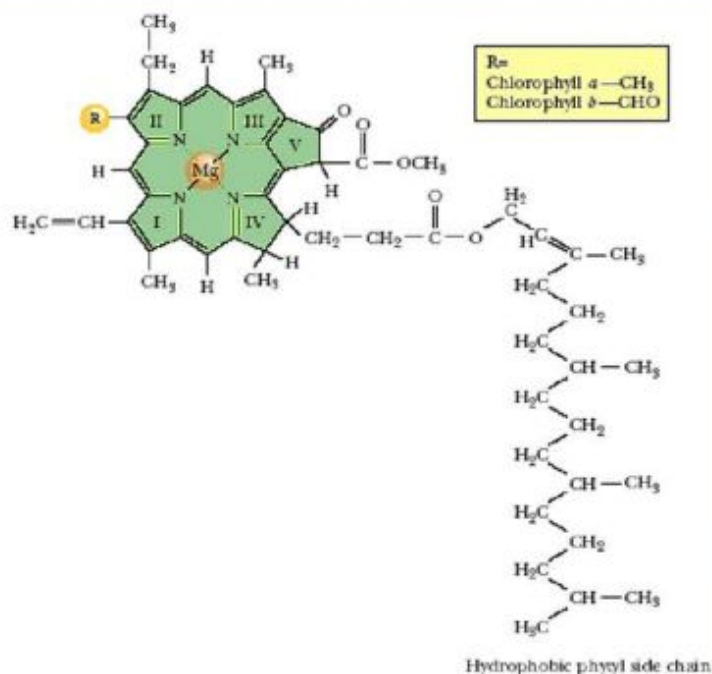
# Строение хлоропласта





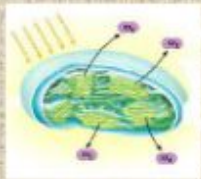
# Пигменты растений

## ❖ Основные - хлорофиллы



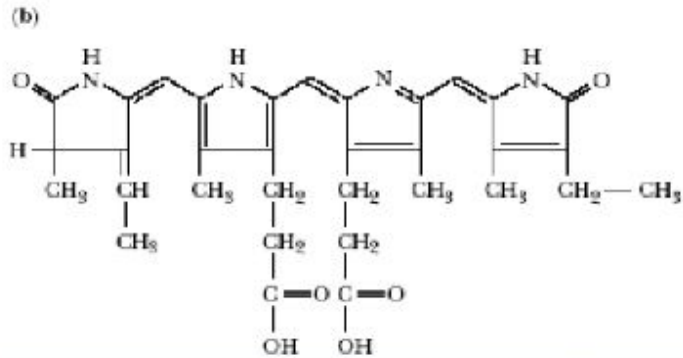
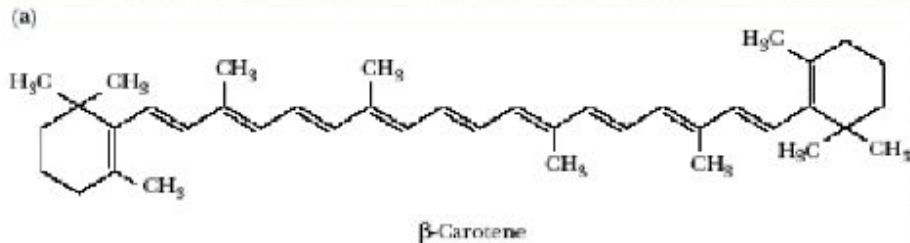
Структура хлорофилла тонко приспособлена к выполнению его биологической функции:

- 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

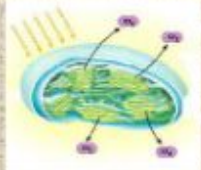
❖ Вспомогательные – каротиноиды (более 100) и фикобилины



**$\beta$ -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

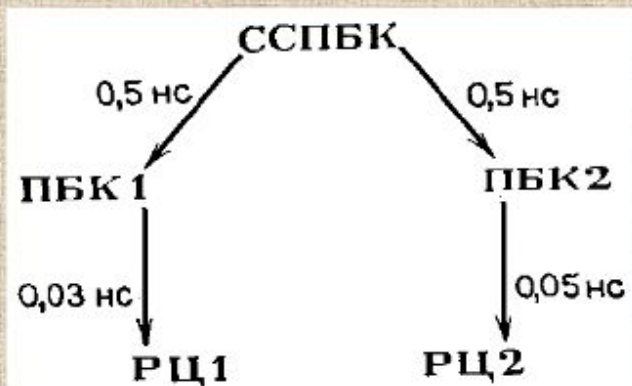
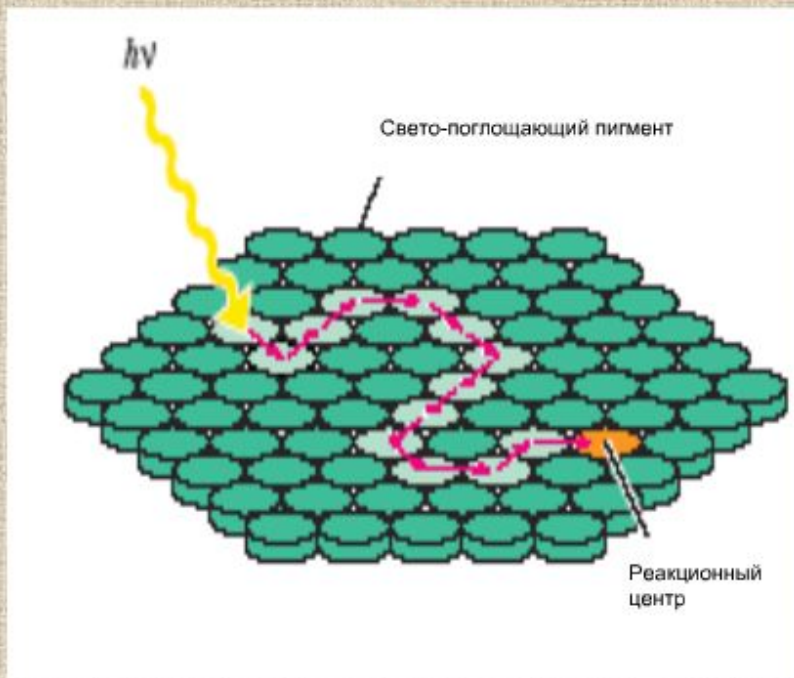
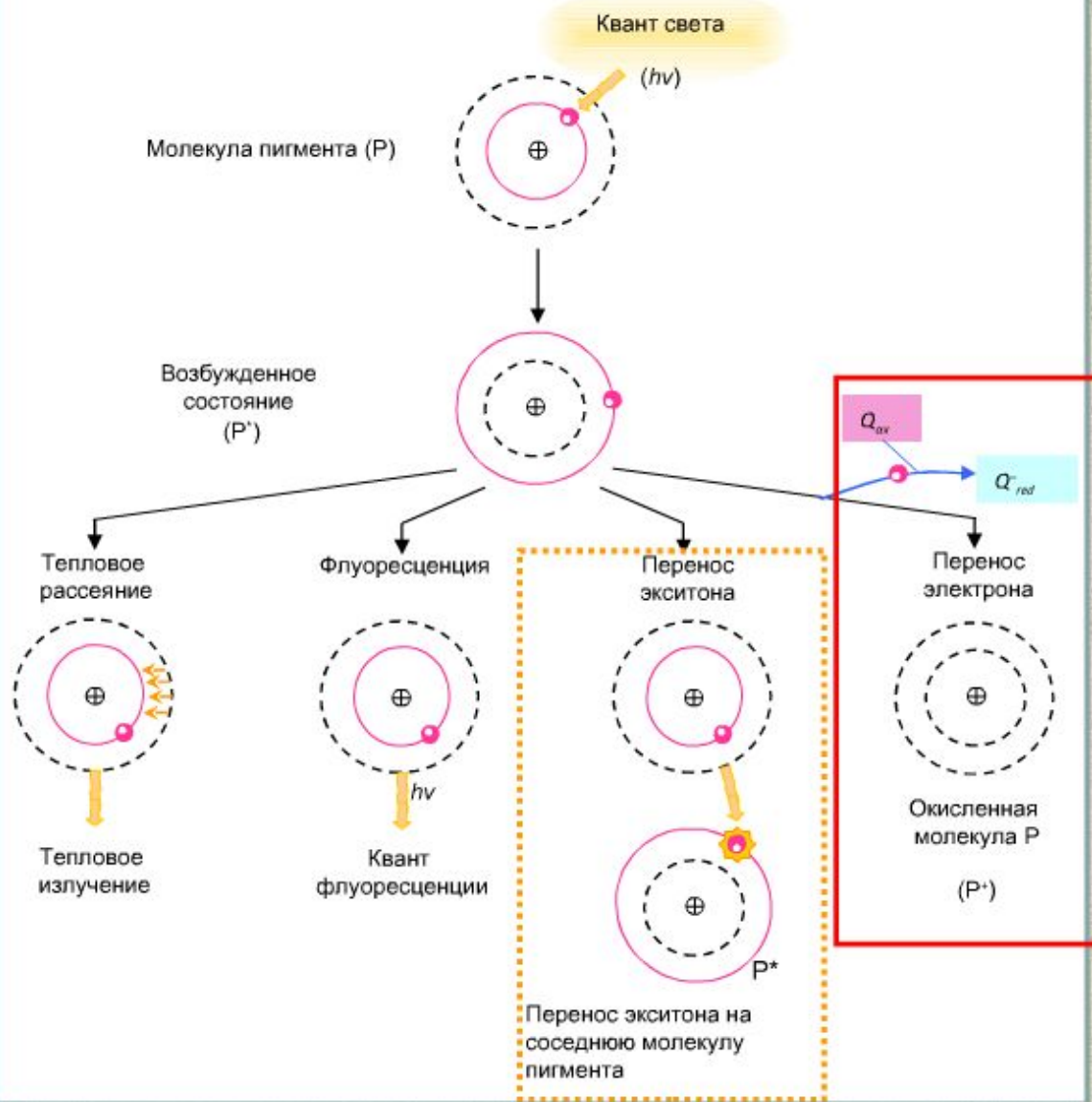


Рис. 17.2. Схема миграции энергии в фотосинтетическом аппарате высших растений

**Любой фотосинтетический аппарат состоит из трех основных компонентов:**

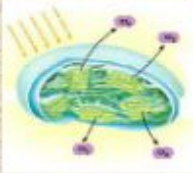
1. **Светособирающих пигментов**, поглощающих энергию света и передающих ее в реакционные центры;
2. **Фотохимических реакционных центров**, где происходит трансформация электромагнитной формы энергии в химическую;
3. **Фотосинтетических электронтранспортных систем**, обеспечивающих перенос электронов,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

# Механизмы дезактивации возбужденного пигмента



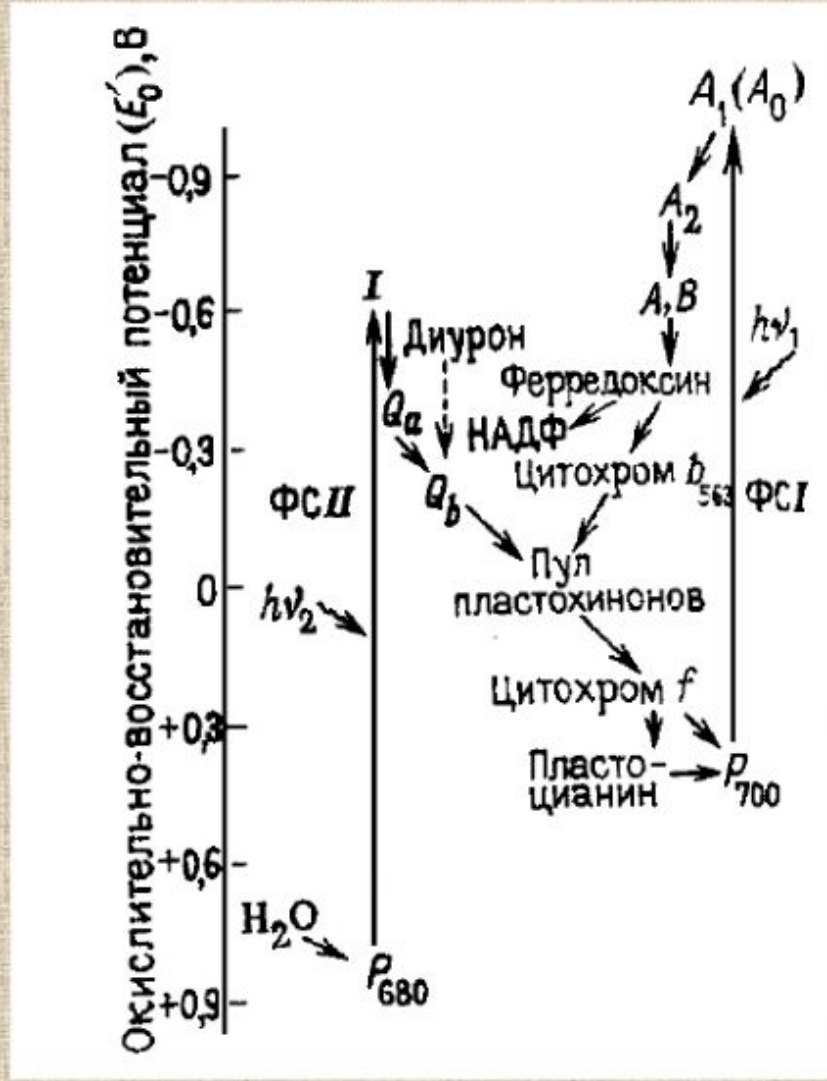
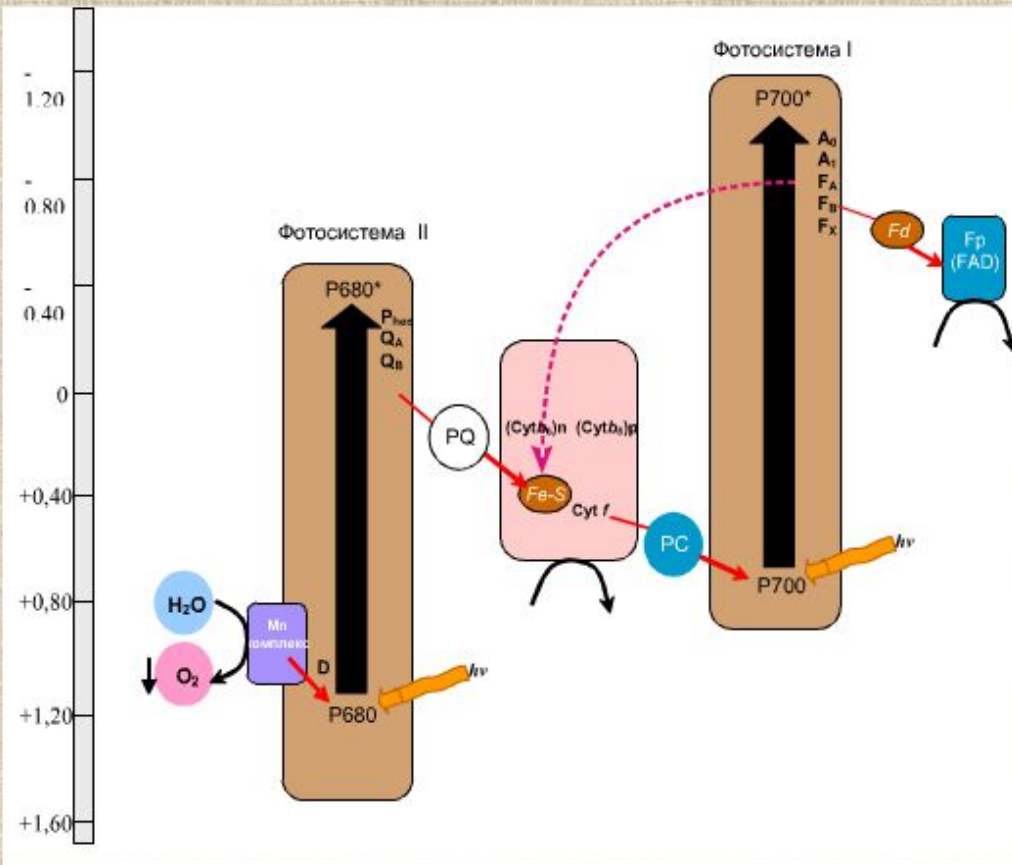
## Особенности организации первичных процессов:

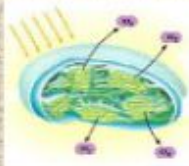
2. Высокоэффективная стадия первичного разделения заряда (3 пс);
2. Электронный поток постепенно замедляется для участия в ферментативных процессах;
3. Переносчики занимают определенное место в фотосинтетической мембране.



# Принцип работы макромолекулярных комплексов

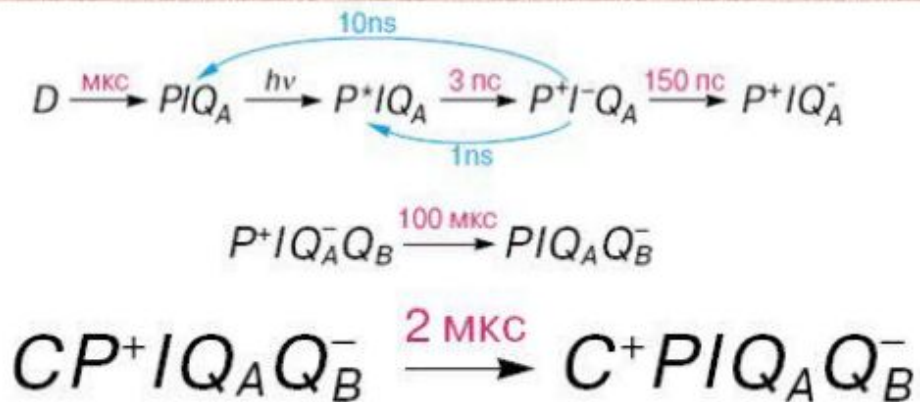
## Z-схема фотосинтеза





# Принцип работы макромолекулярных комплексов

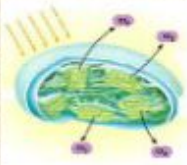
Схема переноса электрона в пределах реакционного центра



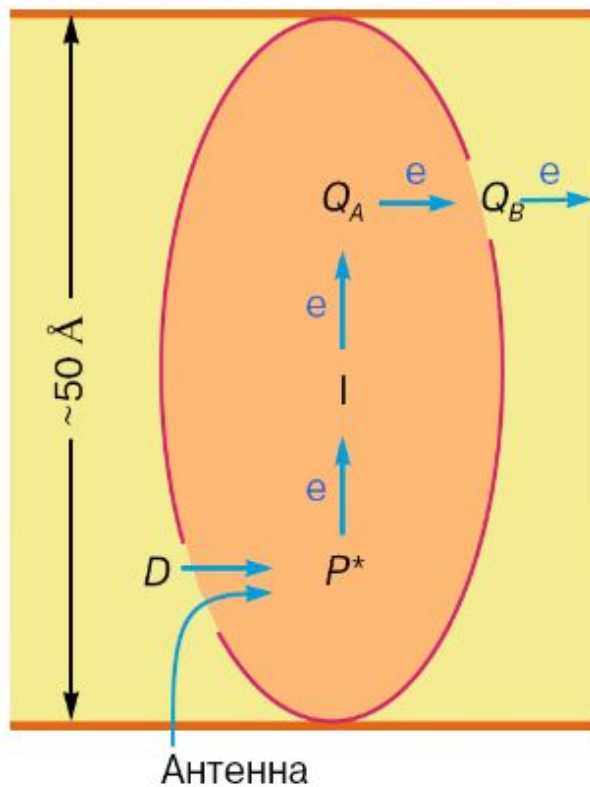
	Бактериальный фотосинтез	Фотосистема 1	Фотосистема 2
<i>P</i>	<i>P</i> <sub>870</sub>	<i>P</i> <sub>700</sub>	<i>P</i> <sub>680</sub>
<i>I</i>	Бактериофеофитин	Хлорофилл	Феофитин
<i>Q</i> <sub>A</sub>	Убихинон	Филохинон	Пластохинон
<i>Q</i> <sub>B</sub>	Убихинон	Железосерные центры	Пластохинон
<i>D</i>	Cyt C (цитохром С)	Pc (пластоцианин)	Z (тирозин)

## 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.



## Механизм переноса электрона

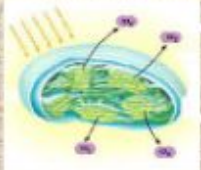


**Рис. 2.** Схема переноса электрона в реакционных центрах бактериального типа. Электрон переносится от  $P$  к  $I$  и затем на  $Q_A$  и  $Q_B$  с одной стороны мембраны на другую на общее расстояние  $\sim 50 \text{ \AA}$

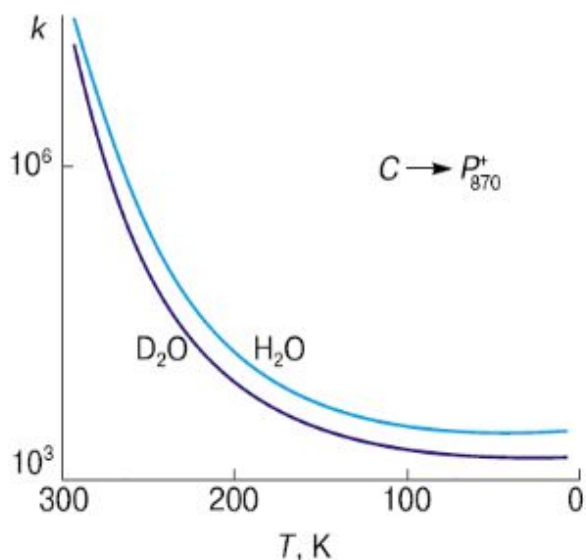
### Организация эффективных первичных процессов:

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)

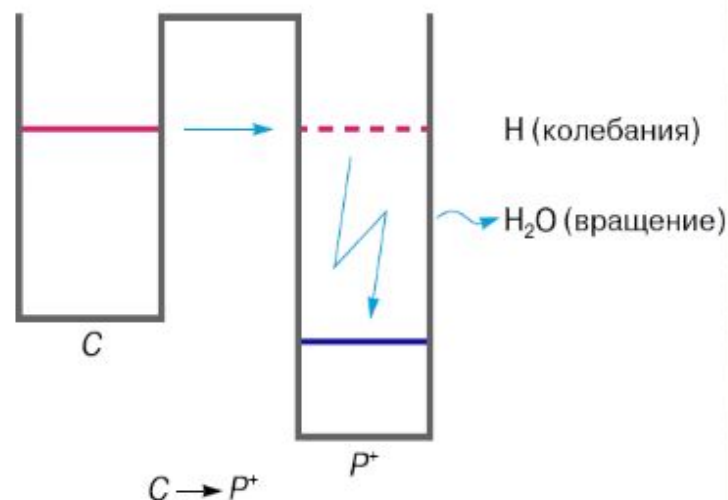




## Механизм переноса электрона



**Рис. 3.** Кривые температурной зависимости скорости переноса электрона от цитохрома (C) на фотоактивный пигмент (P) в нормальных (H<sub>2</sub>O) и дейтерированных (D<sub>2</sub>O) 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<sup>+</sup>). 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

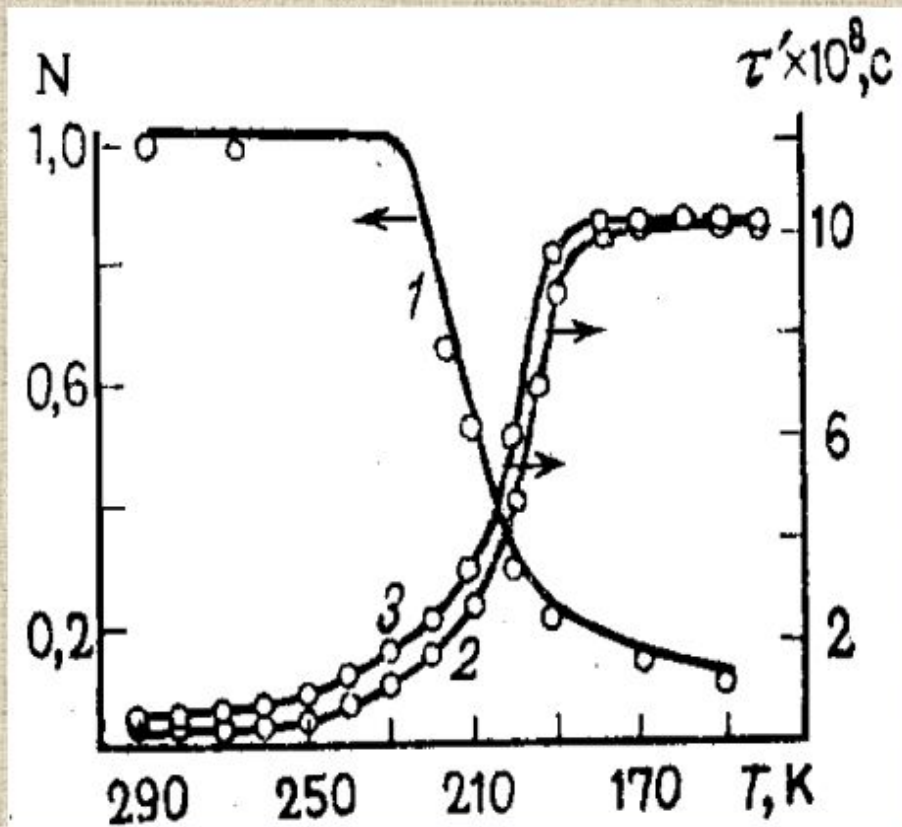


Рис. 17.3. Функциональная активность (1) и конформационная динамика (2,3) реакционных центров в спин – меченых хроматофорах *R. rubrum* в зависимости от температуры:  $N$  – эффективность фотоиндуцированного переноса электрона от  $Q_A$  на  $Q_B$  (кривые 1);  $\tau'$  – эффективный параметр времени 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](http://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](http://www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9611_009.pdf))

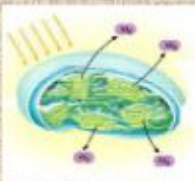
2. А.Н. Тихонов «Трансформация энергии в хлоропластах – энергопреобразующих органелл» ([www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9604\\_024.pdf](http://www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9604_024.pdf))

3. В.В. Климов «Фотосинтез и биосфера» ([www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9608\\_006.pdf](http://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](http://www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9911_008.pdf))

5. В.П. Скулачев «Законы биоэнергетики» ([www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9701\\_009.pdf](http://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](http://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?