

Лекция 11. Пластиды. Фотосинтез. Хемосинтез.

От рассмотрения митохондрий мы переходим к **пластидам, хлоропластам и фотосинтезу**. Мы опираемся на прошлые лекции, когда мы проходили строение клеток и узнали, что в клетке имеются различные органоиды: *безмембранные, одномембранные и двумембранные*. Так вот, к последним относятся **митохондрии и пластиды**, которые имеют *симбиотическое происхождение* и являются результатом взаимовыгодного вхождения в древнюю эукариотическую клетку *аэробных бактерий и цианобактерий*. Митохондрии есть в клетках всех царств, а вот наличие пластид характерно для высших растений и водорослей. Отличить растительную клетку от животной можно по наличию **клеточной стенки**. Также мы видим **хлоропласты** и такие характерные элементы, как крупная **вакуоль** и **плазмодесмы** (специальные проходы, пронизывающие клеточные мембраны и стенки и позволяющие растительным клеткам взаимодействовать друг с другом).

Устройство пластид

Прежде всего нас будет интересовать то, как устроены пластиды (прежде всего, хлоропласты) и то, как протекает процесс **фотосинтеза** – основного способа попадания органических молекул в биосферу Земли.

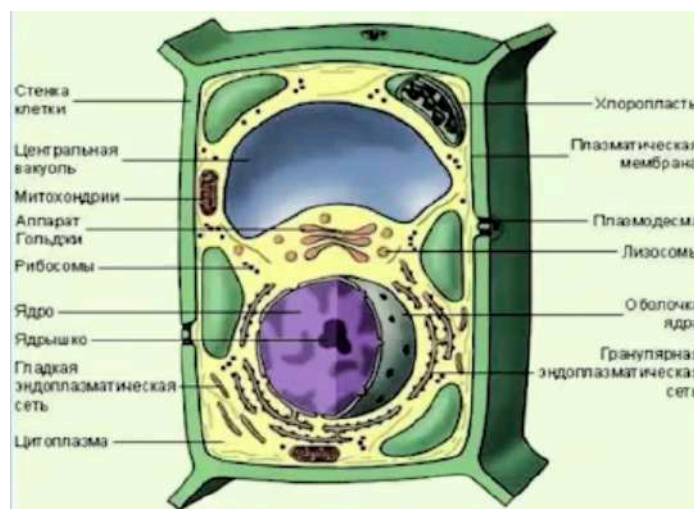


Рисунок 11.1. Строение растительной клетки

Пластиды бывают различных видов: *хлоропласты, хромопласты, лейкопласты* и другие. Главная функция хлоропластов – *фотосинтез*, при котором используются **пигменты-хлорофиллы**, улавливающие энергию солнечного света (электромагнитные волны). В строении хлоропласта выделяются **наружная и внутренняя мембраны** (гладкие), **строма** (аналог цитоплазмы), внутри которой находятся молекулы **кольцевой**

ДНК. Кроме того, заметны мембранные фотосинтезирующие структуры, образованные **тилакоидами**, которые расположены стопками (**гранами**). Ещё мы наблюдаем здесь **рибосомы** (в частности, сидящие на аналоге ЭПС), поскольку пластиды обладают собственным аппаратом транскрипции / трансляции и синтезируют собственные белковые молекулы. На изображении ещё показаны **липидные капли**, **зёрна крахмала** и, наконец, **ламеллы** («стромальные тилакоиды»). Зелёный цвет пространства внутри пластиды обусловлен наличием *зелёного светочувствительного пигмента хлорофилла*, участвующего в фотосинтезе.

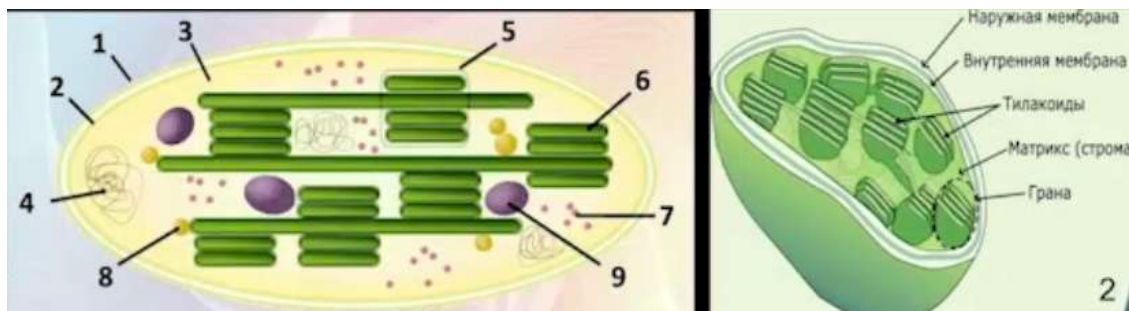


Рисунок 11.2. Строение пластиды (хлоропласта)

Далее мы можем увидеть изображения различных пластид с характерными деталями (Рис. 11.3.). Если пластида, вместо хлоропластов, наполнена *крахмальными зёрнами*, получается **лейкопласт**. Их много, например, в клубнях картофеля. Наличием лейкопластов характеризуется запасающая ткань растений. Мы видим и **хромопласты**, где возникают мембранные *капли жира с пигментами* (каротиноидами). Наличие хромопластов обуславливает окраску лепестков и других частей растений. Обо всех этих пластидах мы ещё поговорим в курсе «Ботаники», но сейчас наша задача – усвоить цитологическое строение данных органоидов.

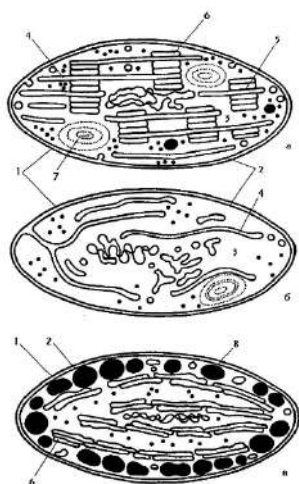


Рисунок 11.3. Различные пластиды

Ещё раз напомним себе, что возникновение двумембранных структур явилось результатом так называемого симбиогенеза. Так древняя эукариотическая клетка захватила аэробную бактерию (появление митохондрий). А атмосферный кислород появился в результате фотосинтеза, который изобрели цианобактерии. Эукариотическая клетка также вступила с ними в симбиоз, и возникли пластиды. Далее оказалось, что в ходе эволюции растений и простейших «захватываться» могли также зелёные водоросли – это пример вторичного эндосимбиоза.

Дальше нам нужно посмотреть, как устроена **цианобактерия**, которую захватывала древняя эукариотическая клетка (Рис. 11.4.). Во-первых, надо заметить, что цианобактерии являются грамтрицательными (имеют две мембраны, между которыми расположена муреиновая клеточная стенка). Цианобактерия может иметь жгутики. Внутри цитоплазмы мы видим ламеллы-тилакоиды с комплексами различных светочувствительных пигментов, («фикобилисомы»). Кстати, наличие пигментов разной чувствительности расширяет диапазон реакции на электромагнитные волны разной длины и позволяет полнее использовать энергию света. Замкнутое мембранное пространство позволяет эффективно использовать свет и превращать его в АТФ, задействуя разные концентрации ионов водорода и АТФ-синтетазу. В центральной зоне расположен нуклеоид с ДНК (нуклеоплазма), а также дополнительные включения в виде **цианофицина** (полимер аспартат + аргинин, отвечающий за запас азота). Далее видим **газовые вакуоли** (обеспечивают плавучесть) и **карбоксисомы** (которые содержат RubisCO и карбоангидразу: темновая стадия фотосинтеза), **рибосомы** и наружный **слизистый чехол**.



Рисунок 11.4. Цианобактерия

В ДНК хлоропластов остаются порядка 100 генов, которые обеспечивают, во-первых, процессы транскрипции / трансляции, а также синтез ряда базовых белков,

участвующих в световой и темновой стадиях фотосинтеза. Именно на мембранах тилакоидов находятся комплексы светочувствительных пигментов в компании со специальными белками (Рис. 11.5.). Ну и наряду с **хлорофиллами** (*жирорастворимыми пигментами*) здесь присутствуют также *водорастворимые пигменты*, которые по своей структуре ближе к *родопсину* (белок + светочувствительная часть): **фикоцианин**, **фикоэритрин**, **фикоэритроцианин** и другие. Но ключевую роль играют всё же жирорастворимые пигменты, имеющие *гемовую «головку»* (с магнием) и *углеводородный хвост*, с помощью которого можно связываться с мембраной или белковыми молекулами. Разнообразие пигментов важно, поскольку условия обитания (например, водная среда) могут быть не самыми благоприятными для поглощения света.

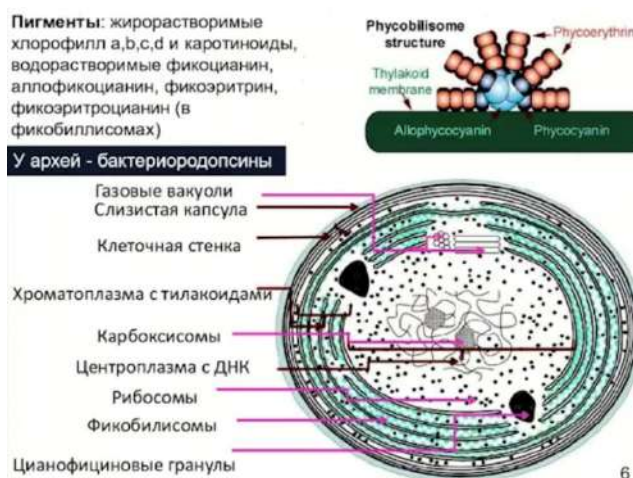


Рисунок 11.5. Строение цианобактерии

Ещё одна группа прокариотов, **архей**, используют для фотосинтеза так называемые **бактериородопсины**, которые имеют ряд сходств с человеческими родопсинами. Когда на них падает свет, там работает *ретиаль*, и запускается процесс прокачки ионов водорода, которые дальше может использовать АТФ-синтетаза. Однако, богатейший мир бактериальных ферментов не входит в школьную программу, поэтому двигаемся дальше. На уровне 5-6 класса **фотосинтез** обозначается как процесс, когда растение берёт *углекислый газ* и *воду*, и, с использованием *энергии солнечного света*, создаёт *глюкозу* с побочным продуктом в виде *кислорода*. Уравнение фотосинтеза зеркально противоположно ситуации, когда глюкоза окисляется с использованием кислорода: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \Rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$.

На нашей планете уже пару миллиардов лет органические молекулы попадают в биосферу именно таким способом (синтез глюкозы). А дальше эту глюкозу могут использовать сами *растения*, а также *животные*, которые их поедают. Поэтому налицо зеркальность пластического и энергетического обмена в общей картине метаболизма.

Соответственно, необходимо также осознать взаимосвязь работы **митохондрий** (использование кислорода) и **пластид** (выделение кислород).

Стадии фотосинтеза

Конечно, уравнение фотосинтеза в таком виде чудовищно упрощено, но прежде всего надо понять, что в него упакованы две стадии фотосинтеза:

- **Световая стадия** («фотолиз воды»): $12\text{H}_2\text{O} \Rightarrow 6\text{O}_2 + 24\text{H} + \text{АТФ}$
- **Темновая стадия** («цикл Кальвина»): $24\text{H} + 6\text{O}_2 \Rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O}$

Это не значит, что стадии происходят днём или ночью. Нет, они следуют друг за другом, причём световая стадия занимает миллионные и стотысячные доли секунды, а темновая – тысячные доли секунды. Но именно на световой стадии хлорофиллы «ловят» энергию солнечного света, а на темновой стадии эта энергия используется для фиксации углекислого газа. Иными словами, на световой стадии при помощи хлорофилла разрушаются молекулы воды, и возникает *кислород* (в качестве «выхлопа»), *атомарный водород* и *АТФ*. Последние два продукта используются уже в темновой фазе для того, чтобы соединить углекислый газ с водородом при растрате АТФ, в результате чего получается *глюкоза и вода*.

Вообще, надо сказать, что тема митохондрий и пластид также затрагивает общий энергообмен: каким образом организованы потоки энергии в *живых организмах, экосистемах и биосфере* в целом. Глобально все организмы делятся на **автотрофы** и **гетеротрофы** (про них мы говорили в прошлый раз). Автотрофные организмы *не нуждаются в готовых источниках органических веществ* и способны *использовать энергию из неорганических источников* (фототрофы – используют энергию света, а хемотрофы – энергию окисления неорганических молекул) *для синтеза органических соединений*. **Хемосинтетики** обладают более древним вариантом автотрофного питания (Рис. 11.6.). Для синтеза необходимы специфические неорганические молекулы с возможностями окисления: *сероводород H_2S , аммиак NH_3 , H_2 , Fe^{2+}* и другие.

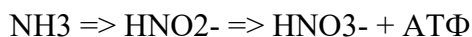
Всё это окисление может давать *энергию АТФ*, которая используется при синтезе органических молекул из неорганических. И здесь есть две основных способности: во-первых, *брать углекислый газ и превращать его в глюкозу*, а во-вторых, *брать атмосферный азот и восстанавливать его до аминокрупп* (чтобы включить их в состав аминокислот и нуклеотидов). Отходами синтеза выступают *сера S , Fe^{3+} , нитраты, нитриты* и другие. В итоге хемотрофы (бактерии и архебактерии) могут формировать все необходимые полимеры самостоятельно. У хемотрофов очень много замечательных ферментов, далеко не все из которых вошли в эволюцию эукариотов. По сути, они уже производят темновую фазу фотосинтеза, и у них формируются аналоги *RubisCO*, а также различные *нитрогеназы*.



Рисунок 11.6. Хемосинтетический способ питания

Впервые о хемосинтетиках написал *Сергей Виноградский* в 1897 году. Подробнее с их классификацией можно познакомиться на следующем рисунке (Рис. 11.8.). Там же указано, что в *анаэробных условиях* «приёмниками» электронов могут служить **водород, нитраты и сульфаты**. Надо сказать, что основные хемосинтетики представлены несколькими группами:

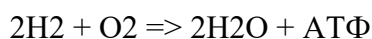
1) **Нитрифицирующие бактерии:**



2) **Железобактерии:**



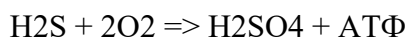
3) **Водородобактерии:**



4) **Метанобразующие бактерии и археи:**



5) **Серобактерии:**



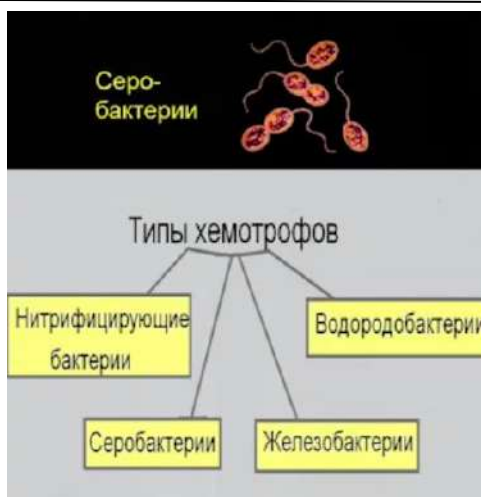


Рисунок 11.7. Типы хемотрофов

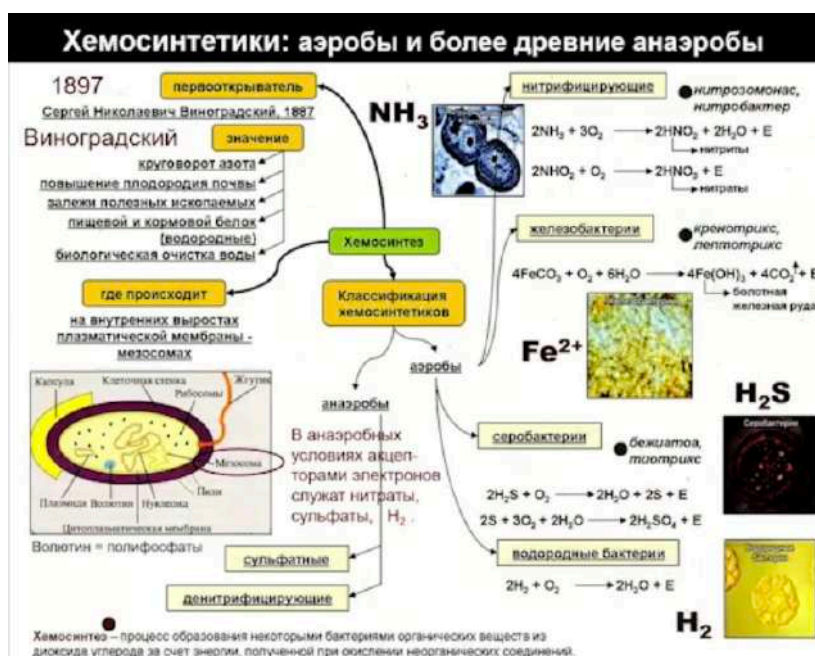


Рисунок 11.8. Обобщённая схема хемосинтетиков

А далее мы видим уже фотосинтетический способ обмена, сформировавшийся в глубинах бактериальной эволюции. В данном случае *источником питания выступает солнечный свет* (электромагнитные волны). Для взаимодействия с ним возникли комплексы **светочувствительных молекул**, которые соединены с *белковыми молекулами* (которые могут «качать» ионы водорода). Первые «захватывают» энергию солнца и пускают её в форме *электронов* по цепи белков, обеспечивая синтез АТФ. Причиной этого циклического потока являются электромагнитные волны. При этом энергия АТФ тратится на захват CO₂ и N₂, но есть проблема поиска H (атомарного водорода). Его источником на ранних этапах развития жизни были *органические*

молекулы, такие как H_2S , NH_3 и другие (результаты вулканической активности). Такой вариант процесса (без фотолиза) называется **циклическим фосфорилированием**. Однако, в дальнейшем **цианобактерии** нашли принципиально новое решение: *получать H из H_2O с параллельным выделением O_2* . А древний вариант фотосинтеза, реализуемый другими бактериями, идёт без образования O_2 .

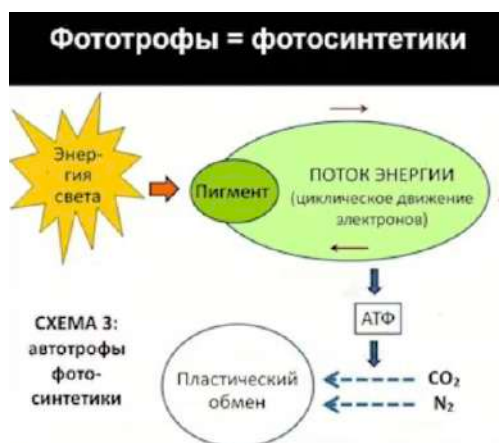


Рисунок 11.9. Фотосинтетический способ питания

Хлоропласты

Базовый полный фотосинтез освоили сначала **цианобактерии**, а затем уже и **растения**, сформировавшие хлоропласты. **Хлоропласты** (от греч. хлорос – зелёный и пластос – тот что образует) имеют *линзовидную форму* толщиной 1-3 мкм и диаметром 3-10 мкм. У водорослей нередко встречается один хлоропласт, а у наземных растений обычно 10-100 хлоропластов в клетке. Хлоропласты *подвижны* и *активно перемещаются* по клетке в зависимости от освещённости (встают ребром или «прячутся» друг за друга, если слишком ярко). В гранах содержится 10-20 дисковидных **тилакоидов** (от 2 до 100), а вокруг – спиралевидные стромальные тилакоиды (**ламеллы**), соединяющие тилакоиды между собой. В целом, тилакоидное пространство хлоропласта считается непрерывным.

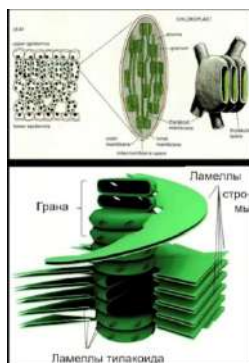


Рисунок 11.10. Изображения структур хлоропластов

Мы можем посмотреть на фотографию хлоропласта, сделанную с помощью электронного микроскопа, дополненную рисунком, где различимы оба вида **тилакоидов** (Рис. 11.11.). Кроме того, здесь присутствует **кольцевая ДНК** (в среднем, несколько десятков копий) и около 100 генов (присутствуют интроны – отличие от классической бактериальной ДНК). Гены хлоропластов в основном отвечают за трансляцию и фотосинтез. Также, несмотря на мембраны, происходит **интенсивный транспорт белковых молекул** как вовнутрь хлоропласта, так изнутри него. Более того, в случае растений хлоропласт сам создаёт некоторое количество белков, которые используются в цитоплазме (5%).



Рисунок 11.11. Электронная микрофотография хлоропласта

Нужно сказать, что хлоропласты способны к делению (одно из доказательств симбиогенеза – Рис. 11.12.). Деление хлоропласты идёт за счёт образования кольцевого комплекса белковых молекул как внутри, так и снаружи органоида (те же механизмы наблюдаются у митохондрий и прокариотических клеток). В простом варианте деление происходит из готового хлоропласта, но если мы говорим о *высших растениях*, то в случае *меристемы* развитие пластид происходит из мелких **протопластид** под действием света.

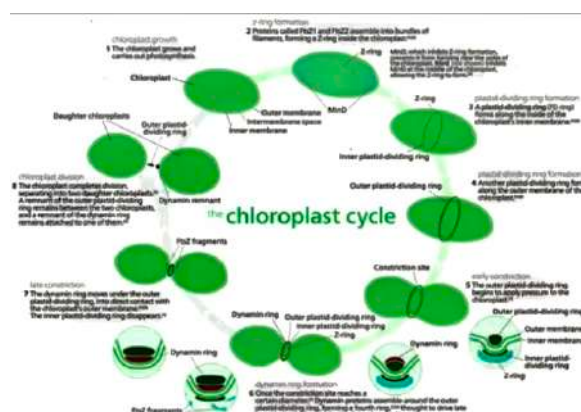


Рисунок 11.12. Деление хлоропласта

Стоит привести также и несколько дополнительных фактов о хлоропластах, митохондриях и симбиогенезе:

- Наследование ДНК пластид у *голосеменных* идёт по *отцовской линии*, а у *покрытосеменных* – чаще по *материнской линии*.
- Хлоропласты как «зёрна хлорофилла» описал *Гуго фон Модем* в 1937 году, а это название ввёл *Эдуард Страссбургер* в 1884 году.
- Хлорофилл – зелёный пигмент листьев, который выделен ещё в 1817 году фармацевтами *Жозефом Кавенту* и *Пьером Пеллетье*.
- Митохондрии обнаружены в 1857 году в мышцах насекомых *Альбертом фон Келликером*, а название им дал *Карл Бенда* только в 1897 году. Аналогию с «электростанцией клетки» сделал в 1957 году *Филип Сикевич*.
- *Мидихлорианы* в саге о «Звёздных войнах» – это аллюзия *Дж. Лукаса*, связанная с митохондриями.
- Хлоропласты есть у *растений, водорослей* и трёх видов *амёб*.
- *Наружная мембрана хлоропласта по составу аналогична наружной мембране цианобактерий*, а не мембране эукариота. У некоторых водорослей между мембранами хлоропластов сохранились остатки *клеточной стенки*.
- *Первичный симбиогенез*: зелёные и красные водоросли (около 1,5 миллиарда лет назад). Существует много примеров *вторичного симбиогенеза*: другие группы водорослей (в хлоропластах обнаруживаются дополнительные мембраны).\

Для того, чтобы работала АТФ-синтетаза, нужно создать зону, где много ионов водорода. Хотя митохондрии и хлоропласты имеют **двойную мембранную оболочку**, межмембранному пространству митохондрии по функции гомологично пространство внутри тилакоида. На *мембране тилакоида идёт световая фаза фотосинтеза*, а *темновая фаза протекает в строме*. В случае световой фазы ключевое место занимает светочувствительный пигмент **хлорофилл**, связанный с Mg^{2+} . Выделяется множество подклассов хлорофиллов, различающихся *спектром поглощения электромагнитных волн* (Рис. 11.13.). В случае главных **хлорофиллов А и Б** типа поглощение идёт лучше всего (в районе 700 нм).

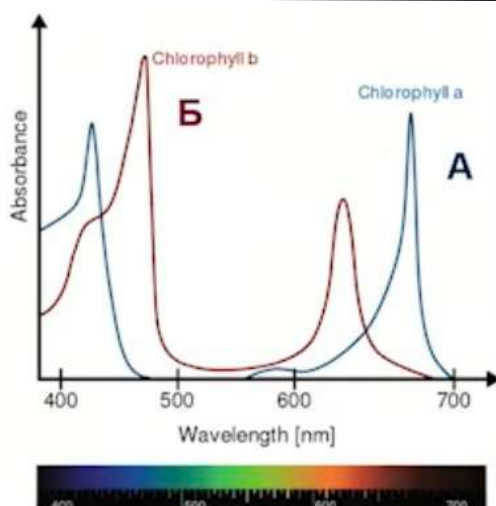


Рисунок 11.13. Поглощение электромагнитных волн для разных типов хлорофилла

Хлорофилл – это *жирорастворимый* пигмент, имеющий **углеводородный «хвост»** длиной в 20С (для закрепления в мембране) и сложную молекулярную структуру (**порфириновое кольцо** для удержания ионов магния). Подобные структуры попадались нам при разговорах о *гемоглобине* и *витаине В12*. Типы хлорофилла предполагают в основном модификации в рамках порфиринового кольца.

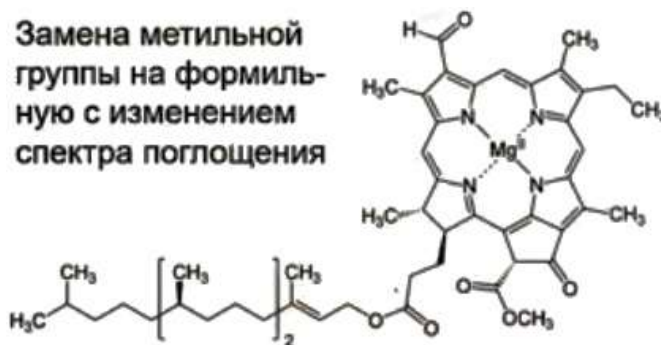


Рисунок 11.14. Формула хлорофилла

Ещё раз скажем, что углеводородный «хвост» взаимодействует с липидной мембраной и с массой дополнительных белков. Всё это вместе образует так называемый **антенный комплекс** из сотен *хлорофиллов* и *каротиноидов*, которые «ловят» энергию солнечного света, переводя её в *движение электронов*, заставляющих работать те или иные белки. В итоге формируются молекулы **АТФ** (циклическое фосфорилирование) и **НАДФН** (нециклическое фосфорилирование). На картинке (Рис. 11.15.) мы видим переход от гран – к отдельным тилакоидам и антенным комплексам на их поверхности.

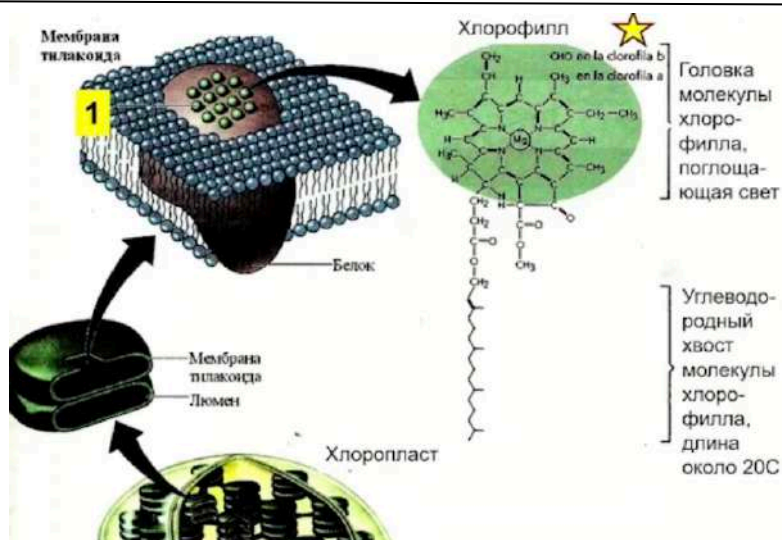


Рисунок 11.15. Структура пигментной системы

Отдельно показана **гем-структура**, которая имеется, помимо гемоглобина, также в цитохромах митохондрий и хлоропластов (Рис. 11.16.). **Антенный комплекс** содержит сотни молекул пигментов, наряду с различными вспомогательными белками (Рис. 11.17.). Через деятельность последних происходит создание АТФ, формирование НАДФН и протекание фотолиза воды – три основных продукта **световой фазы фотосинтеза**.

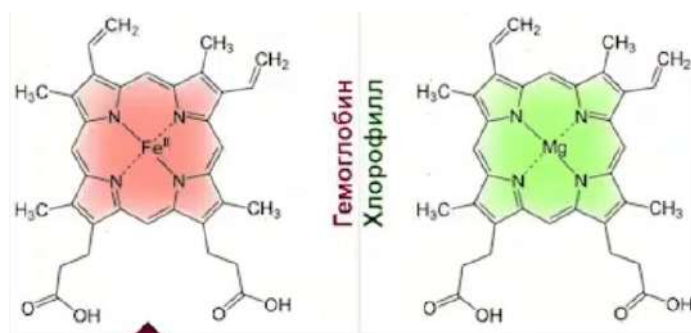


Рисунок 11.16. Гем-структуры

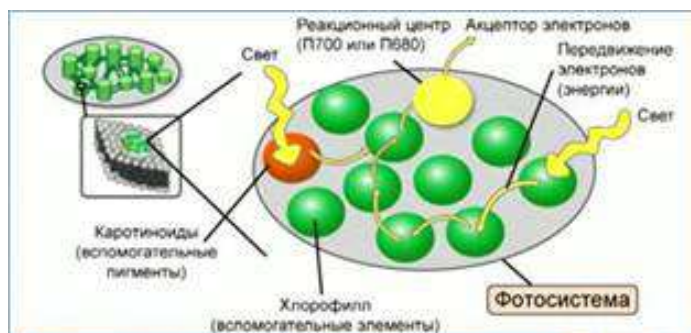


Рисунок 11.17. Антенный комплекс

Процессы световой фазы фотосинтеза

Давайте немного подробнее разберём, что же происходит в рамках световой фазы. В результате захвата света антенным комплексом *активируется строго определённая «ключевая» молекула хлорофилла*. Именно она излучает заряженный энергией электрон, дальнейший путь которого может быть различен. Есть три основных варианта:

1. **Циклическое фотофосфорилирование** (присуще как *прокариотам*, так и *эукариотам*): движение протонов и синтез АТФ.
2. **Нециклическое фотофосфорилирование без выделения кислорода** (в чистом виде присуще *бактериям-фотосинтетикам*, а у *цианобактерий* и *эукариотов* есть «фотосистема I»): накопление протонов и НАДФН.
3. **Нециклическое фотофосфорилирование с выделением кислорода** («фотосистема II»): энергия электрона хлорофилла расходуется на перенос H^+ из матрикса внутрь тилакоида, и путь электрона заканчивается на хлорофилле фотосистемы I.

В ходе **циклического фотофосфорилирования** (Рис. 11.18.) электрон, теряя энергию, проходит по *цитохром-содержащей цепи белков*, сходной с цепью дыхательных ферментов митохондрии. При этом идёт *перенос ионов H^+ из матрикса во внутреннее пространство тилакоида*. При достижении достаточного уровня разности потенциалов протоны начинают возвращаться в матрикс через канал **АТФ-синтазы** с образованием **АТФ** («фосфорилирование»). Разрядившийся электрон, завершая *цикл*, возвращается на молекулу хлорофилла.

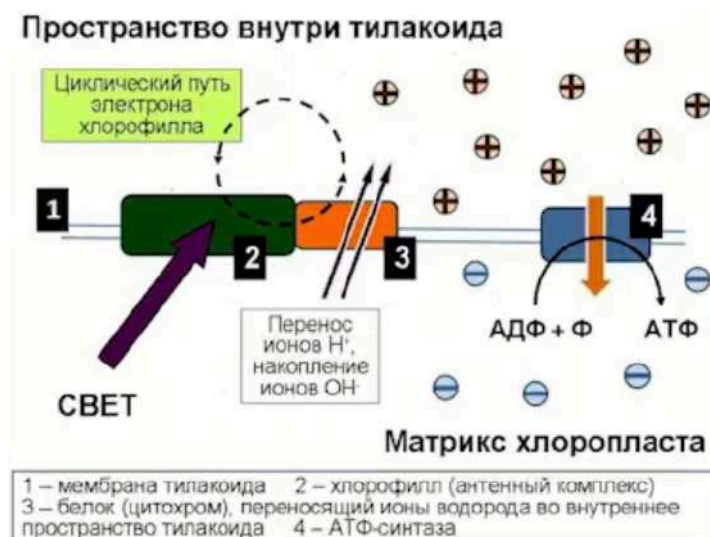


Рисунок 11.18. Циклическое фотофосфорилирование

В случае **нециклического фосфорилирования без выделения кислорода** (Рис. 11.19.) *активированный электрон* с помощью особых ферментов *соединяется с ионом*

H^+ на внешней стороне мембраны тилакоида. В результате образуется атомарный водород, который немедленно входит в состав НАДФН. Хлорофилл компенсирует потерю электрона, отнимая его у органических веществ, либо у некоторых неорганических молекул (например, H_2S).

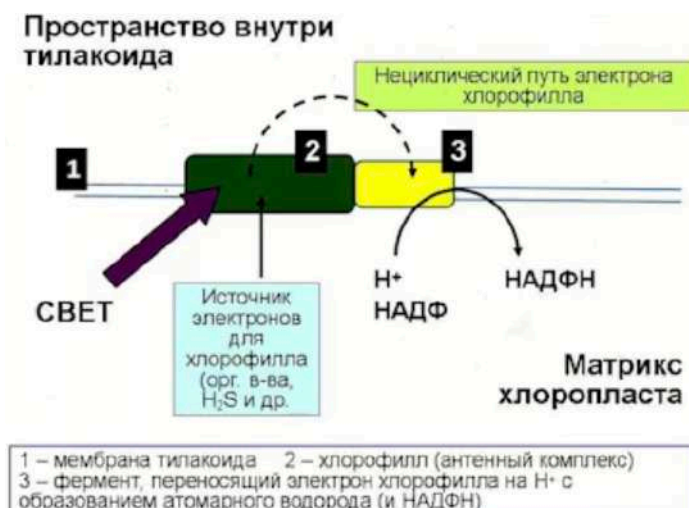


Рисунок 11.19. Нециклическое фотофосфорилирование без выделения кислорода

НАДФ – это никотинамидадениндинуклеотид фосфат (Рис. 11.20.). Именно фосфатной частью эта молекула отличается от уже знакомого нам НАД. Ключевая часть, составленная из никотиновой кислоты (витамин В3) у обеих молекул одинаковая.

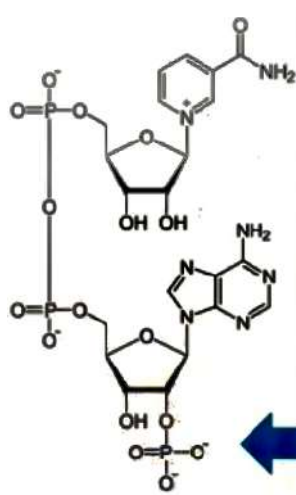


Рисунок 11.20. Формула НАДФ

Наконец, нециклическое фотофосфорилирование с выделением кислорода предполагает возникновение фотосистемы II, которая способна совершать разрушение воды. Энергия электрона хлорофилла расходуется на перенос ионов H^+ из матрикса во внутреннее пространство тилакоида. При этом путь электрона заканчивается на

хлорофилле фотосистемы I, предварительно отдавшем свой электрон НАДФН. Хлорофилл фотосистемы II компенсирует потерю электрона, отнимая его у воды и, тем самым, вызывая её распад (фотолиз). АТФ и НАДФН – главные продукты, которые используются в темновой фазе фотосинтеза.

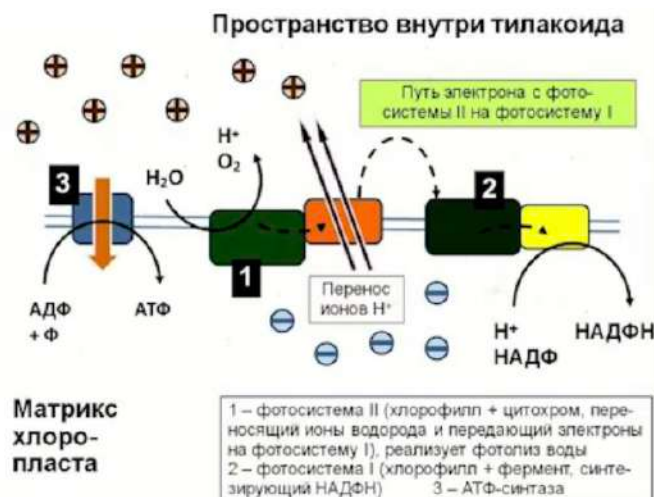


Рисунок 11.21. Нециклическое фотофосфорилирование с выделением кислорода

Фотолиз воды катализируется особым комплексом *водорасщепляющих ферментов*, содержащих **марганец** (Mn^{2+}). Результатом фотолиза служит выделение в атмосферу молекулярного кислорода и дополнительное накопление внутри тилакоида ионов H^+ с соответствующим увеличением разности потенциалов по отношению к матриксу (и образованием **АТФ** с участием АТФ-синтетазы). Таким образом, можно сказать, что 3 основными продуктами световой стадии фотосинтеза являются **НАДФН**, **АТФ** и **O_2** . Последний в начале представлял собой скорее вредный выхлоп, но потом возникли **аэробные бактерии**, которые вступили в симбиоз с эукариотическими клетками с образованием **митохондрий**, и тогда энергия молекулярного кислорода начала использоваться во благо жизни (процессы энергообмена пошли ещё более интенсивно). Надо отметить, что у цианобактерий и в хлоропластах эукариотов все три процесса сосуществуют. При этом, варианты 2 и 3 тесно сопряжены, а вариант 1 может реализовываться независимо (что и делает **фотосистема I** на ламеллах стромы, если клетка испытывает *дополнительную потребность в АТФ*). Два продукта световой стадии фотосинтеза (АТФ и атомарный водород, хранимый НАДФН) будут потрачены на темновой стадии.

Теперь мы наблюдаем вариант обобщённого изображения описанных систем (Рис. 11.22.). Слева мы видим фотосистему II, которая «захватила» свет и запустила электрон на цепочку белков. **Атомарный водород** за счёт движения электрона заходит в люмен тилакоида. Этот электрон попадает в фотосистему I, которая получает дополнительную световую энергию, и происходит пересадка электрона на ион водорода с образованием

НАДФН. Те ионы водорода, которые накопились внутри тилакоида, проходят через АТФ-синтазу с образованием АТФ. Главные белковые молекулы, участвующие в передаче электронов – это *пластихион, цитохром, пластоцианин и ферредоксин.*

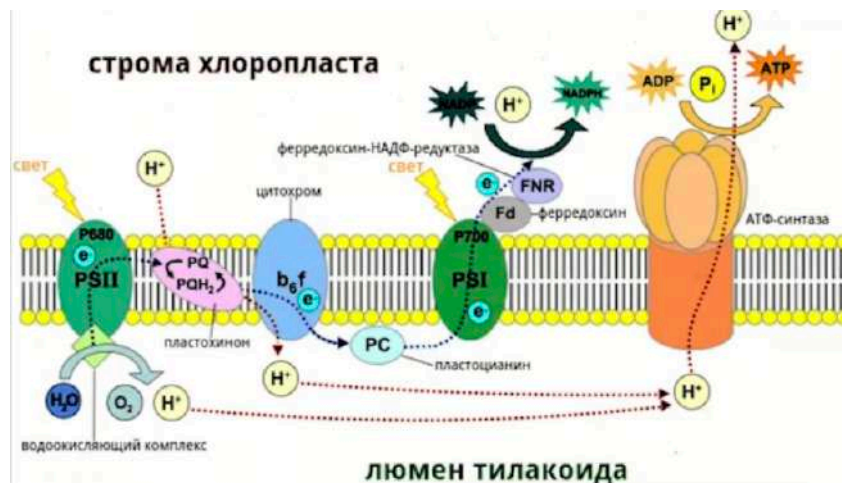


Рисунок 11.22. Фотосистемы II и I

На следующем рисунке мы также видим работу **фотосистемы II** и **фотосистемы I** (Рис. 11.23.). Электрон, прошедший через фотосистему II, отдаёт свою энергию на выкачивание водорода и переходит на фотосистему I, и, после дополнительного возбуждения, растрчивает энергию на синтез НАДФН. Но если нужно, этот электрон может вернуться к пигментам фотосистемы I, и тогда возникнет редуцированный вариант **циклического фотофосфорилирования**, в ходе которого можно будет создать *дополнительную АТФ.*

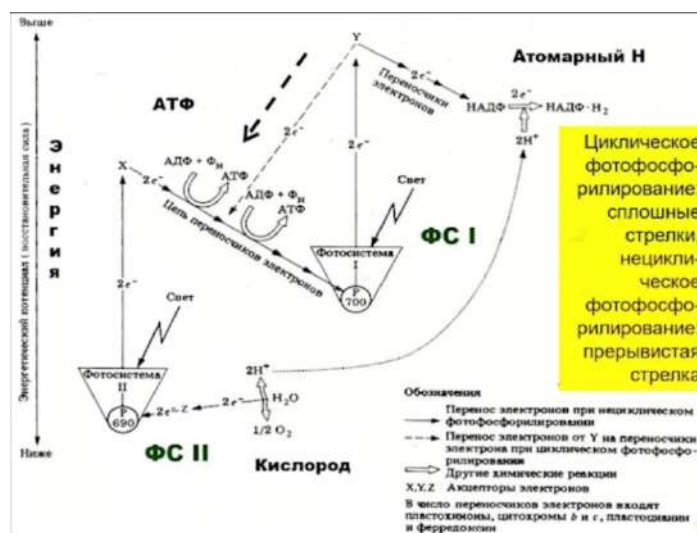


Рисунок 11.23. Схема работы фотосистем I и II

Процессы темновой стадии фотосинтеза

А теперь все эти продукты можно использовать на темновой стадии фотосинтеза, которую называют **циклом Кальвина** по фамилии его открывателя, получившего Нобелевскую премию в 1961 году (Рис. 11.24.). Темновая фаза представляет собой (как и цикл Кребса) своеобразный кольцевой химический конвейер. В начало фазы CO_2 захватывается особым ферментом **RubisCO** (рибулозобисфосфаткарбоксилаза). Далее за счёт энергии АТФ и участия водорода НАДФН углекислый газ соединяется с *пентозой* (C_5). Полученный нестойкий продукт (*гексоза* C_6) немедленно распадается на две *триозы* (C_3), каждая из которых несёт одну **фосфорную кислоту**.

Для завершения цикла Кальвина необходимо 12 триоз (C_3). Две из них образуют **глюкозу**, а остальные 10 после нескольких трансформаций дают **6 пентоз** (C_5), которые могут вновь *использоваться для фиксации CO_2* . При этом для запуска цикла Кальвина необходимо *израсходовать на активацию* («поджигание», фосфорилирование) каждой пентозы (рибулозы) *по 2 молекулы АТФ*. Аналогичный процесс фосфорилирования начинает и **гликолиз**: на активацию $C_6H_{12}O_6$ *тратится 2 АТФ* с тем, чтобы при распаде глюкозы *получить 4 АТФ* (энергетический выигрыш составляет 2 АТФ).



Рисунок 11.24. Схема цикла Кальвина

Молекула **RubisCO** замечательна уже тем, что это самый распространённый фермент на Земле (Рис. 11.25.). В зелёных листьях растений она составляет до 50% всех имеющихся белков. Именно она позволяет создать глюкозу и направить неорганические молекулы в процессы биосферы. RubisCO содержит *ионы магния* (магний «возбуждает» лизин в активном центре фермента, после чего становится возможным *присоединение к лизину CO_2*). В цикле Кальвина на действии фермента завязано примерно *12 основных реакций* и большое число дополнительных.

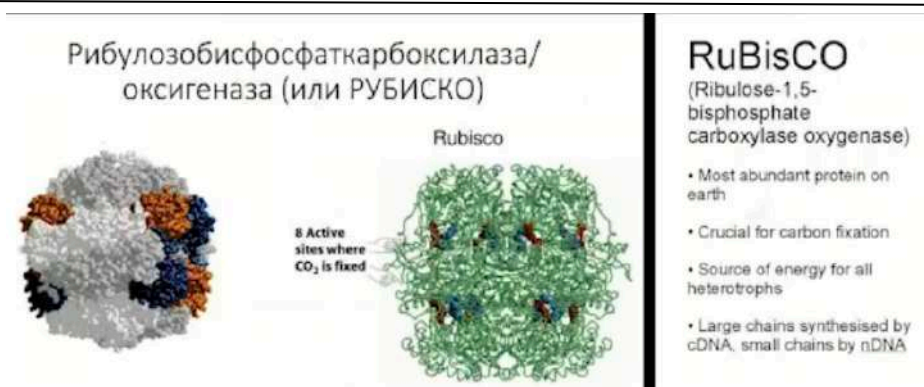


Рисунок 11.25. Фермент RubisCO

Таким образом, подводя итоги, следует отметить, что изначальное суммарное уравнение фотосинтеза мало о чём говорит. Но уже здесь видно, что в ходе процесса происходит выделение кислорода. Он на протяжении сотен миллионов лет уходил в атмосферу. Это привело сначала к появлению *бактерий-аэробов*, а затем и *митохондрий эукариотов* и формированию примерно 500 миллионов лет назад **озонового экрана**, позволившего живым организмам выйти на сушу. Кроме того, фотосинтез вызвал нарастающий дефицит CO₂ в атмосфере (с точки зрения фотосинтетиков). Итоговый КПД фотосинтеза *наземных растений* – лишь около 1-2%, но это основной путь ввода органики в биосферу. *Более половины фотосинтетических реакций* в масштабах Земли продолжают реализовывать *бактерии и одноклеточные эукариоты*, то есть, вообще говоря, моря и океаны не в меньшей степени являются «лёгкими планеты», чем леса.