

УДК 577.3

МОДЕЛИРОВАНИЕ СВЕТОВЫХ КРИВЫХ ФОТОСИНТЕЗА

И. О. Белогрудов, В. А. Караваев, А. К. Кукушкин

(кафедра биофизики)

Разработано теоретическое описание световых кривых фотосинтеза. Получены световые кривые для различных значений констант скорости электронного транспорта и распределения поглощенной энергии между фотосистемами.

Теоретический анализ световых кривых фотосинтеза имеет важное значение для понимания механизмов первичных процессов фотосинтеза. Потому закономерно, что этот вопрос давно привлекает внимание исследователей [1—6]. Изучалась зависимость выхода фотопроцесса от количества реакционных центров [1—3], проверялось соответствие с экспериментальными данными моделей мульти- и уницентральной организации фотосинтетического аппарата [4—6]. На основе этих моделей Звалинским и Литвиным [7—9] получены аналитические выражения для описания формы световых кривых.

Вместе с тем предложенные ранее модели не учитывали всех особенностей первичных процессов фотосинтеза, что затрудняло обоснованный выбор параметров модели.

Ранее [10] был предложен метод, позволяющий на основе простых предположений в рамках единой модели описать кинетику основных процессов первичных стадий фотосинтеза. С помощью данной модели были описаны известные ранее из эксперимента особенности кинетики фотосинтетического аппарата высших растений: «провал» на кривой быстрой индукции флуоресценции, связь кинетики со скоростью электронного транспорта и состоянием цели электронного переноса.

Цель настоящей работы — теоретическое описание световых кривых с учетом важнейших особенностей первичных процессов в рамках современной Z-схемы фотосинтеза и их качественный анализ на основе модели, развитой в [10].

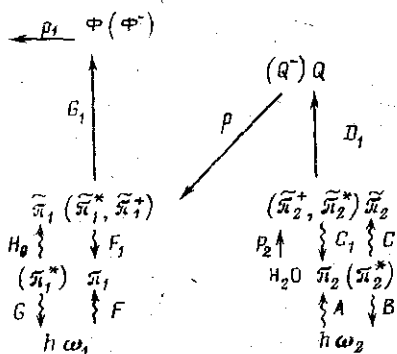


Рис. 1. Схема первичных процессов фотосинтеза: Φ, Q — акцепторы электронов в ФС1 и ФС2 соответственно; $\pi_1, \pi_2, \pi_1^+, \pi_2^+$ — молекулы пигментов ФС1 и ФС2 в основном и возбужденном состоянии соответственно; $\pi_1, \pi_2, \pi_1^*, \pi_2^*, \pi_1^+, \pi_2^+$ — РЦ ФС1 и РЦ ФС2 соответственно в основном, возбужденном и окисленном состоянии. Остальные пояснения в тексте

Основные уравнения модели. Схема модели первичных процессов фотосинтеза представлена на рис. 1. Модель включает в себя две фотосистемы с реакционными центрами и светособирающими пигментными антеннами. Энергия падающего света поглощается антеннами, пос-

ле чего либо излучается в виде кванта света (флуоресценция), либо мигрирует в пределах одной фотосистемы (ФС). Учтены процессы переноса энергии на реакционный центр (РЦ) и обратно, прямого и обратного переноса электронов на близлежащие акцепторы, восстановления РЦ ФС2, окисления РЦ ФС1, взаимодействия фотосистем через цепь электронного транспорта. Считается, что вероятность миграции энергии или переноса электрона от донора на соответствующий акцептор определяется как состоянием донора, так и состоянием акцептора и они независимы.

В стационарном случае система уравнений модели принимает следующий вид (подробно вывод изложен в [10]):

$$\begin{aligned}
 A(1-y_1)(1-y_2) &= p_2 y_1 (b_2 + a_2(1-y_2) + (1-y_1)(1-y_2)), \\
 A(1-y_1)(1-y_2) &= 0, 1pE_0(b_2 + a_2(1-y_2) + (1-y_1)(1-y_2)) y_2 y_3, \\
 F(1-y_3)(1-y_4) &= 0, 1pE_0(b_1 + a_1(1-y_4) + (1-y_3)(1-y_4)) y_2 y_3, \\
 F(1-y_3)(1-y_4) &= p_1 y_4 (b_1 + a_1(1-y_4) + (1-y_3)(1-y_4)),
 \end{aligned} \tag{1}$$

где сравнительно с уравнениями, приведенными в [10], применены следующие обозначения для упрощения вычислений: $a_1 = 0,1 G/H_0$; $b_1 = 0,01 F_1 G/(G_1 H_0)$; $b_2 = 0,01 BC_1/(D_1 E_0 C)$; $a_2 = 0,1 B/C$. Параметры $G, H_0, G_1, F_1, B, C_1, D_1, C$ соответствуют константам скорости первичных процессов, обозначенных на рис. 1; единичные значения параметров соответствуют известным экспериментальным данным [10]; E_0 — емкость обобщенного пула переносчиков электронов между ФС2 и ФС1; p_1, p_2 и p — скорости электронного транспорта в ФС1 и ФС2 и между фотосистемами соответственно; A и F — интенсивности света, поглощаемого соответственно в ФС2 и ФС1.

Переменная $y_1 = \pi_2^+/N_2$, где π_2^+ — число РЦ ФС2⁺ в окисленном состоянии, N_2 — общее число РЦ ФС2. Переменная $y_2 = Q^-/Q_0$, где Q^- — число восстановленных молекул переносчиков ЦЭТ, Q_0 — число акцепторов ФС2, с которыми взаимодействует ФС1. Переменная $y_3 = \pi_1^+/N_1$, где π_1^+ — число РЦ ФС1 в окисленном состоянии, N_1 — общее число РЦ ФС1. Переменная $y_4 = \Phi^-/N_1$, где Φ^- — число восстановленных акцепторов ФС1.

Очевидно, что

$$0 \leq y_i \leq 1, \quad i=1, 2, 3, 4. \tag{2}$$

Воспользуемся этим обстоятельством и аналогично работе [7] будем рассматривать переменную y_1 как параметр (обозначив через y) и, выразив через y переменные y_2, y_3, y_4 , будем решать систему относительно параметров A и F .

Так как A и F задают интенсивности света, поглощаемого в ФС1 и ФС2, то можно ввести полную поглощаемую энергию света \mathcal{I} :

$$A + F = \mathcal{I}.$$

Введем также новый параметр α , описывающий распределение поглощенной энергии между фотосистемами:

$$A = \alpha \mathcal{I},$$

$$F = (1-\alpha) \mathcal{I}.$$

Подставляя эти выражения для A и F в систему (1) и решая ее относительно \mathcal{I} , получим квадратное уравнение:

$$M\mathcal{I}^2 + N\mathcal{I} + Z = 0, \quad (3)$$

где коэффициенты M , N и Z определяются выражениями:

$$\begin{aligned} M &= (0,1\rho E_0 - \rho_2 y)(y-1)(\rho_2 y - \rho_1) \alpha (1-\alpha); \\ N &= \alpha \rho_2 y (y-1) \{0,1\rho E_0 (\rho_1 (a_1 + b_1 + 1) - \rho_2 y (a_1 + 1)) - \\ &\quad - \rho_2 y (\rho_1 - \rho_2 y)\} + (1-\alpha) \rho_2 y (\rho_2 y - \rho_1) \{0,1\rho E_0 (b_2 + a_2 + 1 - y) - \\ &\quad - \rho_2 y (a_2 + 1 - y)\}; \\ Z &= 0,1\rho E_0 \rho_2 y^2 \{\rho_1 (a_1 + b_1 + 1) - \rho_2 y (a_1 + 1)\} (b_2 + a_2 + 1 - y) - \\ &\quad - \rho_2^2 y^3 (a_2 + 1 - y) (\rho_1 - \rho_2 y). \end{aligned}$$

Таким образом, задача построения световых кривых сводится к решению квадратного уравнения относительно \mathcal{I} . Варьируя константы скоростей электронного переноса на различных его стадиях (параметры ρ_1 , ρ_2 , ρ) и распределение суммарной поглощенной энергии между фотосистемами (параметр α), можно получить различные зависимости для выхода O_2 (параметр $\rho_2 y$) как функции от интенсивности света \mathcal{I} .

Решение уравнения (3) и варьирование параметров проводили на ЭВМ ЕС-1045 по программе, написанной на языке ФОРТРАН-77. Параметры a_1 , a_2 , b_1 , b_2 рассматривались как константы, имеющие значения: $a_1=0,1$; $a_2=0,1$; $b_1=0,01$; $b_2=0,002$. Параметры ρ_1 и ρ_2 варьировались в пределах от 0,1 до 0,5 с шагом 0,1 (что соответствует изменению константы скорости электронного транспорта от 100 до 500 c^{-1} с шагом 100 c^{-1}), параметр ρ — от 0,1 до 1,0 (соответствует изменению константы скорости транспорта электронов между фотосистемами от 10 до 100 c^{-1} с шагом 10 c^{-1}), параметр α варьировали от 0,05 до 0,95 с шагом 0,15.

Результаты и обсуждение. Условие (2) определяет единственный имеющий физический смысл корень квадратного уравнения (3) для всего множества наборов варьируемых параметров.

В качестве световых кривых рассматривались зависимости $\rho_2 y(\mathcal{I})$, где величина $\rho_2 y$ по своему смыслу соответствует скорости выделения кислорода.

На рис. 2, а представлены характерные кривые выхода O_2 для различных значений параметра α — коэффициента распределения поглощенной энергии между фотосистемами. Кривые для $\alpha=0,35 \div 0,65$ достигают насыщения уже при $\mathcal{I}=1 \div 3$ и более круты, чем соответствующие кривые для $\alpha=0,05$; 0,95, достигающие насыщения при $\mathcal{I}=6 \div 12$.

Результаты, приведенные на рис. 2, а, соответствуют равным значениям параметров ρ_1 и ρ_2 , однако отмеченные особенности характерны и для общего случая. Таким образом, для $\alpha=0,35 \div 0,65$ мы получили световые кривые, соответствующие высокой эффективности первичных процессов фотосинтеза: при малых значениях \mathcal{I} световые кривые обладают значительной крутизной и достаточно быстрым выходом на стационарный уровень; для $\alpha=0,05 \div 0,95$ выход на стационарный уровень затянут и достигается при больших значениях \mathcal{I} , что обусловлено несогласованностью в работе фотосистем.

Таким образом, анализ световых кривых для различных значений коэффициента распределения поглощенной энергии между фотосистемами приводит к выводу, что значения $\alpha = 0,35 \div 0,65$ являются оптимальными с точки зрения эффективности первичных процессов. Этот вывод подтверждается литературными данными — энергия света поглощается антеннами обеих фотосистем приблизительно в равном соотношении [11].

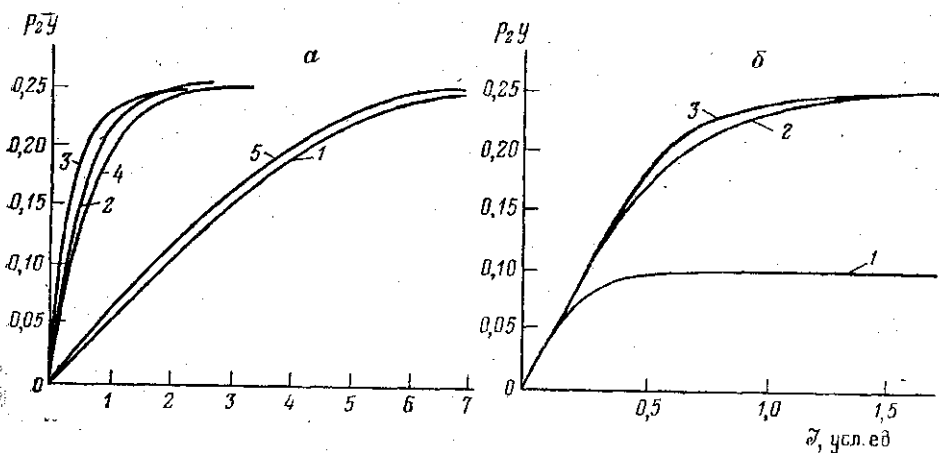
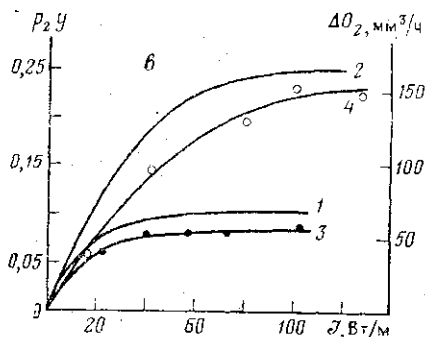


Рис. 2. а — Световые кривые для различных значений параметра α : $p_1 = p_2 = 0,3$; $p = 0,5$, $\alpha = 0,05$ (1), 0,35 (2); 0,50 (3); 0,65 (4); 0,95 (5). б — Световые кривые для различных значений скорости электронного транспорта в ФС2 (параметр p_2): $p_1 = p = 0,5$, $p_2 = 0,1$ (1); 0,3 (2); 0,5 (3). в — Световые кривые для различных значений скорости электронного транспорта в ФС1 (параметр p_1): $p = p_2 = 0,5$, $p_1 = 0,1$ (1) и 0,5 (2); экспериментальные световые кривые диатомовых водорослей *Nitzschia* при 17°C в растворе Рихтера: 3 — при 5% CO_2 , 4 — без CO_2 (пояснения в тексте), по правой оси ординат отложены значения ΔO_2 в $\text{мм}^3/\text{ч}$ [14]



Характерные изменения хода световых кривых при варьировании параметра p_2 — скорости электронного транспорта в ФС2 — приведены на рис. 2, б. С ростом p_2 стационарный уровень световых кривых возрастает, однако только до значения $p_2 = p_1$, после чего увеличение p_2 уже не сопровождается увеличением стационарного уровня, а лишь незначительно увеличивает крутизну кривой $p_2 y(I)$. Полученный результат также соответствует известным из литературы данным [12]: реакции после ФС1 являются лимитирующим звеном в цепи первичных реакций фотосинтеза (при насыщающих интенсивностях света и атмосферных концентрациях CO_2), что непосредственно подтверждается изменениями стационарного уровня световых кривых при изменении параметра p_1 — скорости электронного транспорта в ФС1 (рис. 2, в). Поскольку скорость оттока электронов от ФС2 лимитирована реакциями после ФС1, то с ростом p_1 должны достигаться большие значения

выхода O_2 (ΔO_2) для тех же значений интенсивности света \mathcal{I} (см. рис. 2, а). Из литературы известно [13], что повышение концентрации CO_2 в окружающей среде приводит к увеличению стационарного уровня фотосинтеза. Этот эффект также соответствует нашим результатам, так как увеличение ассимиляции CO_2 сопровождается возрастанием оттока электронов от ФС1 (параметр p_1 в наших обозначениях, рис. 2, в). На рис. 2, в приведены световые кривые диатомовых водорослей *Nitzschia* в растворе Рихтера при 17° С: кривая 3 — при 5% CO_2 , кривая 4 — без CO_2 [14] (приводится по [3]). Экспериментальные световые кривые хорошо согласуются с теоретическими (кривые 1 и 2); аналогичные световые кривые были получены также в работах [15, 17] (цит. по [3]). Интересно, что для $p_2=0,1$ (данные не показаны) рост параметров p_1 и p вплоть до их максимальных значений не приводит к возрастанию стационарного уровня. В этом случае, очевидно, происходит лимитирование первичных реакций вследствие слабого электронного транспорта от ФС2 и выход O_2 продолжает оставаться низким.

Изменения выхода O_2 при варьировании параметра p — скорости электронного транспорта между ФС2 и ФС1 — приведены на рис. 3. Стационарный уровень возрастает с ростом p во всех случаях, когда

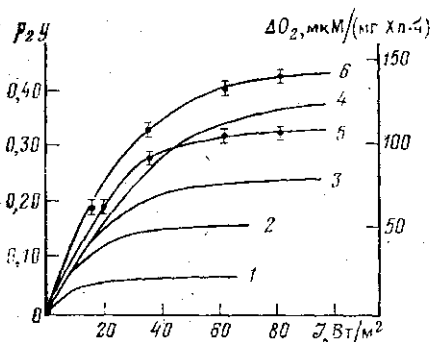


Рис. 3. Изменения выхода O_2 при изменении скорости электронного транспорта между фотосистемами (параметр p): $p_1=p_2=0,5$, $p=0,1$ (1); 0,3 (2); 0,5 (3); 0,8 (4). Кривые 5 и 6 — экспериментальные световые кривые *Conyza canadiensis* (пояснения в тексте), по правой оси ординат отложены значения ΔO_2 в мкм/(мгХл·ч) [19]

не вступает в силу лимитирование на уровне ФС1, т. е. при $p_2 \leq p_1$. При $p_2 > p_1$ (данные не показаны) увеличение параметра p уже не приводит к увеличению стационарного уровня, а сводится лишь к незначительному увеличению крутизны световых кривых. Изменения стационарного уровня фотосинтеза при воздействии на цепь электронного транспорта отмечались в ряде экспериментальных работ [18, 19—21].

Так, в [19] были получены световые кривые устойчивых и чувствительных к триазину биотипов *Conyza canadiensis*, различающихся по скорости электронного транспорта между фотосистемами (рис. 3, кривые 5 и 6): биотип, устойчивый к триазину, имел меньшую скорость электронного транспорта (кривая 5), чем чувствительный к триазину (кривая 6). Изменения световых кривых в зависимости от скорости электронного транспорта между фотосистемами отвечают теоретическим световым (кривые 1—4).

Таким образом, мы получили удовлетворительное описание световых кривых фотосинтеза для значений параметров, соответствующих известным из эксперимента. Сравнительный анализ теоретических и экспериментальных световых кривых может помочь в выяснении лимитирующих звеньев первичных процессов, определяющих эффективность фотосинтеза *in vivo*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] Joliot A., Joliot P. // *Comprend. Acad. Sci.* 1964. 258, N 18. P. 4622.
[2] Clayton R. K. // *J. Theor. Biol.* 1967. 14, N 2. P. 173. [3] Рабинович Е. Фотосинтез. М., 1953. Т. 2. [4] Сорокин Е. М. // *Физиология растений.* 1972. 19, № 6. С. 1174. [5] Сорокин Е. М. // *Там же.* 1973. 20, № 5. С. 978. [6] Борисов А. Ю. // *ДАН СССР.* 1967. 173, № 1. С. 208. [7] Звалинский В. И., Литвин Ф. Ф. // *Биофизика.* 1982. 27, № 2. С. 202. [8] Звалинский В. И., Литвин Ф. Ф. // *Там же.* № 3. С. 410. [9] Звалинский В. И., Литвин Ф. Ф. // *Физиология растений.* 1983. 30, № 5. С. 881. [10] Кукушкин А. К., Тихонов А. Н., Блюменфельд Л. А., Ругге Э. К. // *Там же.* 1975. 22, № 2. С. 241. [11] Joliot P., Joliot A., Kok B. // *Biochim. et Biophys. Acta.* 1968. 153. P. 635. [12] Гавриленко В. Ф., Гусев М. В., Никитина К. А., Хоффманн П. Избранные главы физиологии растений. М., 1986. [13] Furbank R. T., Walker D. A. // *New Phytol.* 1986. 104, N 2. P. 207. [14] Wassink E. H., Kersten J. A. M. // *Enzymologia.* 1945. 11. P. 282. [15] Katz E., Wassink E. H., Dorrestein R. // *Enzymologia.* 1942. 10. P. 269. [16] Smith E. L. // *J. Gener. Physiol.* 1938. 22. P. 21. [17] Hoover W. H., Jonston E. S., Brackett F. S. // *Smithsonian Inst. Pub. Misc. Collections.* 1933. 87. P. 16. [18] Oettmeier W., Masson K. // *Biochim. et Biophys. Acta.* 1982. 679. P. 376. [19] Pölös E., Laskay G., Srigeti Z., Pataki Sz., Lehoczki E. // *Z. Naturforsch.* 1987. 42c. P. 783. [20] Laskay G., Lehoczki E. // *J. of Experimental Botany.* 1986. 37, N 183. P. 1558. [21] Караваев В. А., Шагурина Т. Л., Кукушкин А. К., Солнцев М. К. // *Изв. АН СССР, сер. биол.* 1985. № 3. С. 458.

Поступила в редакцию
05.05.88

ВЕСТН. МОСК. УН-ТА. СЕР. 3. ФИЗИКА. АСТРОНОМИЯ. 1989. Т. 30, № 4

УДК 535.41:621.315.61:621.372.832.43:681.787

ВОЛОКОННО-ОПТИЧЕСКИЙ ДАТЧИК ПРОСТРАНСТВЕННОЙ КОГЕРЕНТНОСТИ ИЗЛУЧЕНИЯ

Д. В. Баранов, М. И. Беловолов, И. В. Журилова, С. К. Исаев,
А. П. Крюков, А. В. Кузнецов

(НИИЯФ)

Описан простой и компактный датчик пространственной когерентности, основанный на использовании волоконного направленного ответвителя и позволяющий проводить обработку сигнала на ЭВМ.

Степень пространственной когерентности (ПК) — одна из важнейших характеристик оптического излучения [1, 2]. Известен целый ряд методов как прямого, так и косвенного ее измерения (см., напр., [3—12]). Наиболее простым является метод, основанный на классическом опыте Юнга и позволяющий вычислить степень ПК для двух фиксированных точек поперечного сечения пучка по видности интерференционной картины [1]

$$|\gamma(S)| = \frac{I_{\max} - I_{\min}}{I_{\max} + I_{\min}} \frac{I_1 + I_2}{2\sqrt{I_1 I_2}}, \quad (1)$$

где S — расстояние между точками; $I_{1,2}$ — интенсивности исходящих из них интерферирующих лучей, измеренные в точке наблюдения; $I_{\max, \min}$ — интенсивности света в максимумах и минимумах интерференционной картины.

Трудности метода заключены прежде всего в способе регистрации интерференционной картины. Это либо фотографирование, либо сканирование приемником с диафрагмой, имеющей диаметр, значительно