

Урок 6. Фотосинтез и хемосинтез

Световые реакции, цикл Кальвина и автотрофное питание

Теория

Содержание урока

01. Фотосинтез как преобразование энергии
02. Хлоропласт и принцип компартментализации
03. Пигменты, фотосистемы и спектр действия
04. Линейный поток электронов и фотолиз воды
05. Хемиосмос и фотофосфорилирование
06. Цикл Кальвина: фиксация, восстановление, регенерация
07. Фотореспирация и работа RuBisCO
08. С₃-, С₄- и САМ-стратегии
09. Лимитирующие факторы и продуктивность
10. Хемосинтез и роль хемоавтотрофов
11. Как измеряют фотосинтез
12. Лист как система доставки ресурсов
13. Фотоакклимация и защита от избытка света
14. Интеграционная модель углеродного и энергетического баланса
15. Углубление: энергетический баланс фотосинтеза
16. С₃-, С₄- и САМ-стратегии как решение одной проблемы
17. Как читать эксперимент по фотосинтезу
18. Типичные ошибки в ответах ЕГЭ

01. Фотосинтез как преобразование энергии

Фотосинтез — не просто образование кислорода и не буквальное превращение углекислого газа в кислород. Это совокупность реакций, в которых энергия света сначала переводится в химическую форму АТФ и НАДФ·Н, а затем расходуется на восстановление углерода CO₂ до уровня углеводов. Источник выделяемого O₂ — вода, что доказано опытами с изотопом ¹⁸O. Уравнение $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$ удобно для баланса веществ, но оно скрывает множество стадий и не показывает промежуточные переносчики. В растительной клетке светозависимые реакции идут на тилакоидной мембране, а реакции цикла Кальвина — в строме хлоропласта.

Главная причинная цепь такова: фотон возбуждает электрон пигмента → электрон проходит по переносчикам → энергия переноса используется для накопления H⁺ в люмене → АТФ-синтаза синтезирует АТФ → НАДФ⁺ получает электроны и протоны → АТФ и НАДФ·Н обеспечивают восстановление 3-фосфоглицерата в цикле Кальвина. Световая и углерод-фиксирующая части разделены пространственно, но функционально неразрывны. При остановке переноса электронов быстро исчерпываются АТФ и НАДФ·Н, поэтому фиксация CO₂ замедляется даже при исправном ферменте RuBisCO.

02. Хлоропласт и принцип компартментализации

Хлоропласт окружён двумя мембранами. Внутри находится строма с ферментами цикла Кальвина, кольцевой ДНК, рибосомами 70S, включениями крахмала и липидными каплями. Третья мембранная система образована тилакоидами. Их внутреннее пространство называют люменом; тилакоиды собраны в граны и соединены стромальными ламеллами. Хлорофиллы, каротиноиды, фотосистемы, переносчики электронов и АТФ-синтаза встроены именно в тилакоидную мембрану. Большая площадь этой мембраны увеличивает число одновременно работающих световых комплексов, а замкнутый люмен позволяет создать разность концентраций протонов.

Связь строения с функцией нужно объяснять через барьерные свойства мембраны. Если бы H^+ свободно проходили через липидный слой, протонный градиент не возник бы и фотофосфорилирование стало бы невозможным. Ориентация белков тоже принципиальна: каталитическая головка хлоропластной АТФ-синтазы обращена в строму, поэтому АТФ образуется со стороны стромы и сразу доступен ферментам фиксации углерода. Граны обогащены фотосистемой II, а стромальные ламеллы — фотосистемой I; такое распределение помогает согласовать два потока возбуждённых электронов.



Рисунок 1. Хлоропласт: двухмембранная оболочка, строма, тилакоиды и граны. Световые реакции связаны с мембранами тилакоидов, цикл Кальвина — со стромой. Kelvinsong. [Источник](#). CC BY 3.0. Открыть изображение. Подписи переведены на русский язык.



Рисунок 2. Электронная микрофотография хлоропласта. Тёмные стопки мембран соответствуют гранам. Между мембранными структурами находится строма; крупные светлые включения могут соответствовать крахмальным зёрнам. and3k, sarper437. [Источник](#). CC BY-SA 3.0. [Открыть изображение](#).

03. Пигменты, фотосистемы и спектр действия

Хлорофилл а является главным пигментом реакционных центров, а хлорофилл b и каротиноиды расширяют диапазон поглощаемого света и передают энергию возбуждения на хлорофилл а. Молекулы пигментов объединены с белками в светособирающие комплексы. Фотосистема включает антенну и реакционный центр. В фотосистеме II особая пара хлорофиллов обозначается P680, в фотосистеме I — P700; числа приблизительно соответствуют длинам волн максимального поглощения. Спектр поглощения показывает, какие длины волн поглощает конкретный пигмент, а спектр действия — насколько эффективно разные длины волн запускают фотосинтез целого объекта.

Зелёный свет слабее поглощается хлорофиллами и в большей степени отражается или проходит сквозь лист, поэтому лист кажется зелёным. Однако утверждение «зелёный свет совсем не используется» неверно: вспомогательные пигменты и более глубокие слои листа могут его поглощать. Каротиноиды не только собирают свет, но и гасят избыток возбуждения, защищая мембраны от активных форм кислорода. При слишком сильном освещении фотоповреждение усиливается; растение включает нефотохимическое тушение и рассеивает часть энергии как тепло.

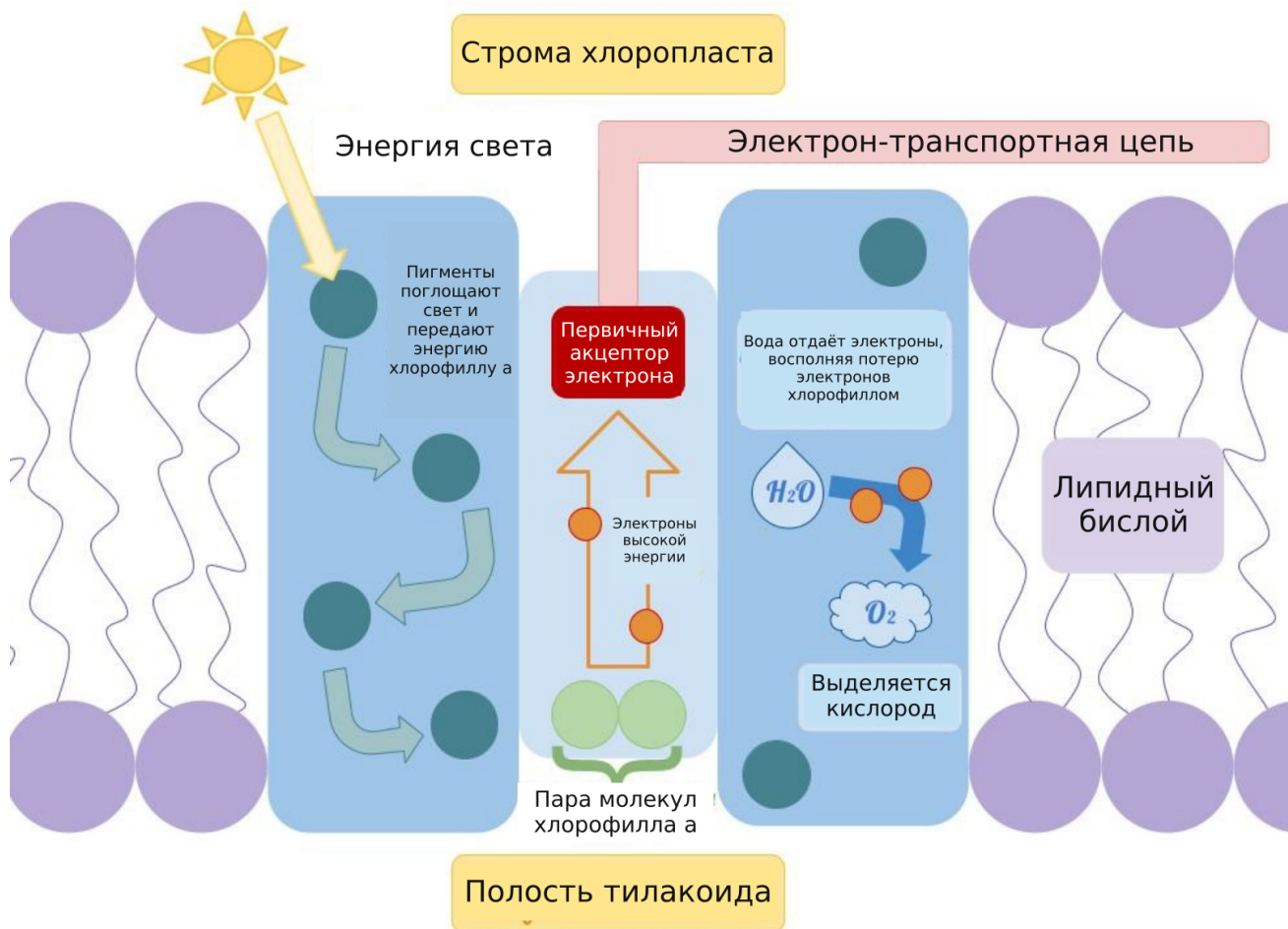


Рисунок 3. Фотосистема II: светособирающие пигменты передают энергию реакционному центру, возбуждённый электрон переходит к первичному акцептору. Электроны, потерянные реакционным центром, восполняются за счёт окисления воды; выделяется кислород. Talssss. [Источник. CC BY-SA 4.0.](#) Открыть изображение. Подписи переведены на русский язык.

04. Линейный поток электронов и фотолиз воды

Линейный поток начинается в фотосистеме II. Поглощённая энергия переводит электрон P680 на более высокий энергетический уровень; первичный акцептор забирает электрон. Окисленный P680⁺ — сильный окислитель, поэтому кислород-выделяющий комплекс восполняет электроны, расщепляя воду: $2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^-$. Кислород выходит как побочный продукт, протоны остаются в люмене, а электроны возвращают реакционный центр в восстановленное состояние. Затем электроны идут через пластохинон, цитохромный комплекс b₆f и пластоцианин к фотосистеме I.

Цитохромный комплекс использует энергию электронов для переноса дополнительных протонов из стромы в люмен. В фотосистеме I электрон снова возбуждается светом и через ферредоксин поступает на НАДФ⁺-редуктазу. На стромальной стороне НАДФ⁺ принимает два электрона и протон, образуя НАДФ·H. Итог линейного потока — O₂, протонный градиент, АТФ и НАДФ·H. Две фотосистемы нужны потому, что одного возбуждения недостаточно одновременно отнять электрон у воды и восстановить НАДФ⁺.

05. Хемиосмос и фотофосфорилирование

Протон-движущая сила включает химическую составляющую — разность концентраций H^+ — и электрическую составляющую — разность зарядов. В люмене протоны накапливаются тремя путями: высвобождаются при фотолизе воды, переносятся цитохромным комплексом из стромы и косвенно сохраняются потому, что восстановление НАДФ⁺ потребляет H^+ в строме. Липидный бислой почти непроницаем для ионов, поэтому основной регулируемый путь обратно в строму проходит через канал АТФ-синтазы. Поток H^+ вращает части ферментного комплекса и вызывает конформационные изменения каталитических центров, где АДФ и неорганический фосфат превращаются в АТФ.

Если мембрану обработать разобщителем, который переносит протоны через бислой, транспорт электронов может некоторое время продолжаться, но градиент рассеивается и синтез АТФ падает. Если заблокировать АТФ-синтазу, H^+ перестают возвращаться в строму, градиент становится чрезмерным и тормозит дальнейший перенос электронов. Эти разные воздействия дают сходное конечное следствие — дефицит АТФ, но противоположно влияют на величину градиента, поэтому ответ должен различать механизм.

06. Цикл Кальвина: фиксация, восстановление, регенерация

Цикл Кальвина начинается с присоединения CO_2 к рибулозо-1,5-бисфосфату, или RuBP. Реакцию катализирует RuBisCO. Нестойкий шестиуглеродный продукт распадается на две молекулы 3-фосфоглицерата. На стадии восстановления АТФ фосфорилирует эти соединения, а НАДФ·Н отдаёт электроны; образуется глицеральдегид-3-фосфат, или триозофосфат. Часть триозофосфата покидает цикл и используется для синтеза углеводов, а большая часть при затрате АТФ перестраивается обратно в RuBP. Без регенерации акцептора новая фиксация CO_2 невозможна.

Для фиксации трёх CO_2 требуется три RuBP; образуется шесть триозофосфатов, но чистый выход составляет только одну молекулу, потому что пять идут на регенерацию. Затрачиваются 9 АТФ и 6 НАДФ·Н. Для условной гексозы нужны шесть CO_2 , 18 АТФ и 12 НАДФ·Н. Эти числа объясняют, почему циклический перенос электронов может быть полезен: линейный поток не всегда создаёт достаточно АТФ относительно НАДФ·Н.

Чистый результат	CO_2	АТФ	НАДФ·Н
1 триозофосфат	3	9	6
Эквивалент 1 гексозы	6	18	12

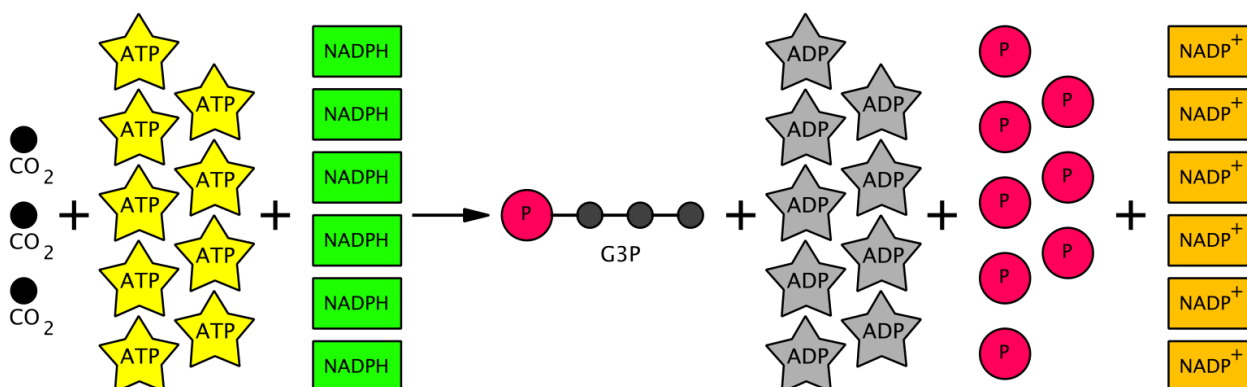


Рисунок 4. Баланс цикла Кальвина: для получения одной молекулы триозофосфата (G3P) из трёх CO_2 расходуются девять АТФ и шесть NADPH. Для образования углеродного эквивалента одной глюкозы эти величины удваиваются. Peter coxhead. [Источник. СС0](#). Открыть изображение.

07. Фотореспирация и работа RuBisCO

RuBisCO может присоединять к RuBP не только CO_2 , но и O_2 . При оксигеназной реакции образуются 3-фосфоглицерат и двухуглеродный фосфогликолат. Его переработка требует совместной работы хлоропласта, пероксисомы и митохондрии, расходует энергию и сопровождается потерей ранее фиксированного углерода в виде CO_2 . Этот процесс называют фотореспирацией. Она особенно усиливается при высокой температуре, низкой концентрации CO_2 и закрытых устьицах, когда CO_2 в листе исчерпывается, а O_2 накапливается.

Повышение температуры ухудшает специфичность RuBisCO к CO_2 и одновременно снижает растворимость CO_2 относительно O_2 . Засуха вызывает закрывание устьиц, ограничивая поступление CO_2 ; поэтому даже при ярком свете чистая продуктивность C_3 -растения может уменьшиться. Фотореспирация выглядит «расточительной», однако её нельзя описывать только как бесполезный дефект: она участвует в защите фотосистем при избытке света, когда цикл Кальвина ограничен CO_2 .

08. C_3 -, C_4 - и САМ-стратегии

У C_3 -растений CO_2 сразу фиксирует RuBisCO в клетках мезофилла, а первым стабильным продуктом становится трёхуглеродное соединение. У C_4 -растений фосфоенолпируваткарбоксилаза в мезофилле присоединяет HCO_3^- и образует четырёхуглеродные кислоты. Они поступают в клетки обкладки проводящего пучка, декарбоксилируются и создают вокруг RuBisCO высокую концентрацию CO_2 . Это пространственное разделение снижает фотореспирацию, но требует дополнительных затрат АТФ. Характерна Kranz-анатомия листа.

САМ-растения разделяют процессы во времени. Ночью устьица открыты, CO_2 фиксируется РЕР-карбоксилазой и запасается в вакуолях как органические кислоты. Днём устьица закрыты, кислоты декарбоксилируются, а высвобождённый CO_2 поступает в цикл Кальвина. Такая стратегия экономит воду, но ограничивает скорость поступления углерода и обычно связана с медленным ростом. C_4 выгоден при высокой освещённости и температуре, САМ — при крайнем дефиците воды, C_3 — в умеренных условиях, где дополнительная энергетическая цена концентрации CO_2 не окупается.

Признак	C ₃	C ₄	CAM
Первичная фиксация	RuBisCO	ФЕП-карбоксилаза	ФЕП-карбоксилаза ночью
Разделение процессов	Нет специального разделения	Мезофилл и обкладка	Ночь и день
Первый устойчивый продукт	3-фосфоглицерат	Оксалоацетат	Оксалоацетат; запас малата
Устьица	Обычно открыты днём	Обычно открыты днём	Обычно открыты ночью

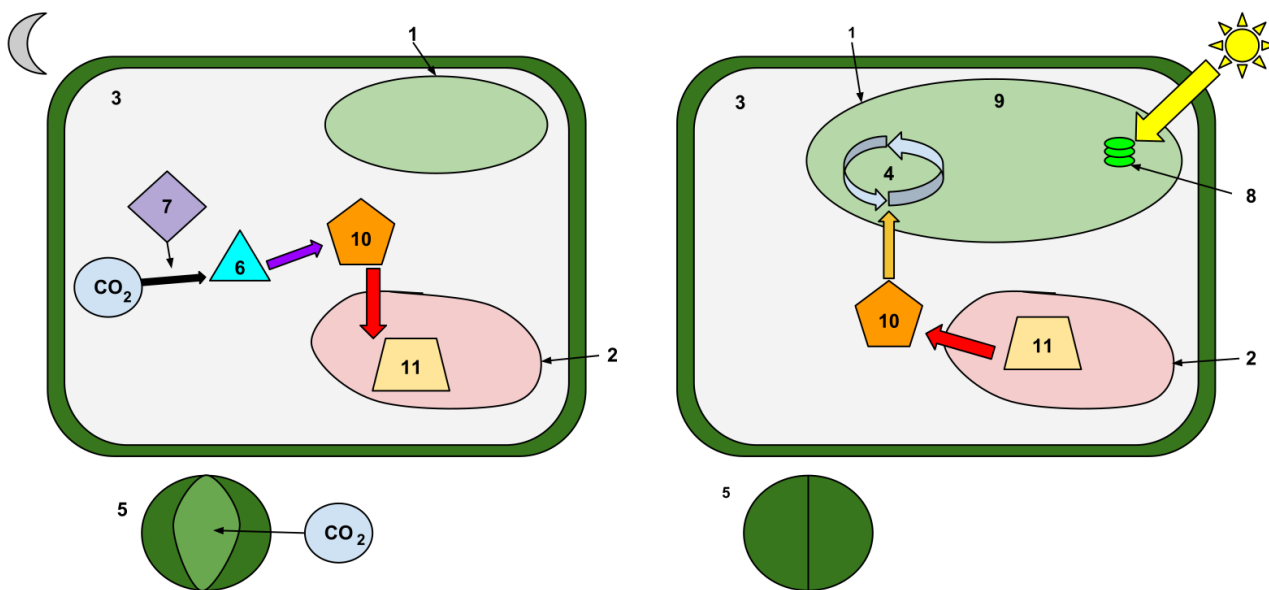


Рисунок 5. CAM-фотосинтез: ночью (слева) устьица открыты, CO₂ включается в органические кислоты, накапливаемые в вакуоли. Днём (справа) устьица закрыты; из кислот высвобождается CO₂ для цикла Кальвина. Обозначения: 1 — хлоропласт; 2 — вакуоль; 3 — цитоплазма; 4 — цикл Кальвина; 5 — устьице; 6 — оксалоацетат; 7 — ФЕП-карбоксилаза; 8 — грана; 9 — строма; 10 — малат; 11 — яблочная кислота. В цикл Кальвина поступает CO₂, а не молекула малата целиком. Aviphile. [Источник. CC BY-SA 3.0.](#) Открыть изображение.

09. Лимитирующие факторы и продуктивность

Скорость фотосинтеза зависит от освещённости, спектра света, концентрации CO₂, температуры, обеспеченности водой и минеральными элементами, площади листьев и состояния устьиц. Закон лимитирующего фактора означает: скорость в данный момент ограничивает тот ресурс или процесс, который сильнее всего отклонён от оптимума. При слабом свете добавление CO₂ почти не помогает, потому что не хватает АТФ и НАДФ·Н. После светового насыщения дополнительное освещение не ускоряет процесс; лимитировать начинают CO₂, ферментативная мощность или температура.

Кривая света обычно сначала почти линейна, затем выходит на плато, а при чрезмерной интенсивности может снижаться из-за фотоингибирования. Температурная кривая имеет оптимум: при низких температурах реакции медленны, при высоких нарушаются ферменты, закрываются устьица и усиливаются дыхание с фотореспирацией. Компенсационная точка освещённости — уровень, при котором поглощение CO₂ фотосинтезом равно его выделению дыханием; чистый газообмен равен нулю, хотя оба процесса продолжаются.

10. Хемосинтез и роль хемоавтотрофов

Хемосинтез — образование органических веществ из CO_2 за счёт энергии окисления неорганических соединений. Его выполняют некоторые бактерии и археи.

Нитрифицирующие микроорганизмы последовательно окисляют аммиак до нитрита и нитрит до нитрата; сероокисляющие используют H_2S , элементарную серу или тиосульфат; железобактерии окисляют Fe^{2+} до Fe^{3+} ; водородные бактерии — H_2 . Электроны поступают в дыхательную цепь мембраны, возникает протонный градиент, синтезируется АТФ, формируется восстановитель, после чего CO_2 фиксируется в органические молекулы.

Хемосинтез не зависит от света и поэтому поддерживает сообщества в тёмных средах — например, у гидротермальных источников. Однако он не «создаёт энергию»: химическая энергия высвобождается при окислительно-восстановительных реакциях. Экологическое значение особенно заметно в круговоротах азота, серы и железа. Нитрификация превращает аммонийный азот в доступный растениям нитрат, но также делает азот более подвижным и способным вымываться из почвы.

11. Как измеряют фотосинтез

Интенсивность фотосинтеза нельзя свести к одному универсальному показателю. Газообменная камера измеряет изменение CO_2 или O_2 , флуориметрия хлорофилла оценивает состояние фотосистем, изотопная метка показывает путь углерода, а прирост сухой массы отражает интегральный результат за длительное время. Подсчёт пузырьков у элодеи удобен для демонстрации, но пузырьки различаются по объёму, часть кислорода растворяется, а газ может содержать другие компоненты. Поэтому надёжнее собирать объём газа или использовать датчик растворённого O_2 . Перед опытом растения адаптируют к условиям, чтобы переходный стресс не смешивался с исследуемым фактором.

Хороший факторный эксперимент меняет один параметр или заранее заданную комбинацию. Для световой кривой используют одинаковые фрагменты листа, постоянные температуру, CO_2 , влажность и поток воздуха; порядок освещённостей рандомизируют или дают время на адаптацию. Темновое измерение оценивает дыхание, а пустая камера показывает дрейф датчика. Биологические повторности — разные растения, технические — повторные измерения одной пробы; они отвечают на разные источники вариации. Результат представляют средним и разбросом, указывают число повторов и единицы площади или массы.

12. Лист как система доставки ресурсов

Фотосинтез хлоропласта зависит от анатомии всего листа. Устьица регулируют диффузию CO_2 и потерю воды; межклетники проводят газ к клеткам мезофилла; ксилема доставляет воду и минеральные ионы; флоэма выносит сахарозу к растущим и запасующим органам. Палисадная ткань получает больше прямого света, губчатая имеет развитые воздушные полости. Толщина листа, число слоёв, ориентация хлоропластов и содержание пигментов изменяются при формировании на солнце или в тени. Поэтому два листа одной особи могут иметь разные световые кривые.

Открытие устьиц — компромисс между углеродом и водой. При водном дефиците замыкающие клетки теряют тургор, устьичная щель сужается, CO_2 внутри листа падает

и фотореспирация усиливается. Если сахар не вывозится из листа, продукты накапливаются и через сигнальные пути подавляют фотосинтетические гены: источник должен быть согласован с потребителями. Дефицит азота уменьшает содержание белков и хлорофилла, дефицит магния непосредственно затрагивает хлорофилл, дефицит железа нарушает перенос электронов и синтез пигментов.

13. Фотоакклимация и защита от избытка света

Растение не пассивно переносит изменение света. На сильном свете оно уменьшает размер светособирающей антенны, меняет соотношение фотосистем, усиливает каротиноидную защиту и синтез антиоксидантов. Хлоропласты могут перемещаться вдоль стенок клеток, уменьшая прямое облучение. Быстрый ксантофилловый цикл переводит избыток возбуждения в тепло, а более медленная перестройка изменяет белковый состав тилакоидов. Если повреждение белка D1 фотосистемы II превышает скорость его ремонта, развивается фотоингибирование.

При слабом свете выгодна большая антенна и низкая точка компенсации, но максимальная скорость насыщается раньше. Солнечный лист обычно толще, содержит больше фотосинтетического аппарата на площадь и достигает большей максимальной скорости, зато требует больше ресурсов. Теневой лист эффективнее использует слабый свет. Перенос теневого растения сразу на яркий свет может снизить фотосинтез, хотя фотонов стало больше: защитные системы и структура ещё не адаптированы.

14. Интеграционная модель углеродного и энергетического баланса

Сухая масса растения определяется не валовым фотосинтезом в один момент, а балансом за время: сколько углерода зафиксировано, сколько потеряно при дыхании и фотореспирации, какая доля направлена в листья, корни, семена, защитные вещества и сколько ткани отмерло. Молодой лист сначала является потребителем сахара, затем становится источником; плод или корень может стать сильным потребителем и поддерживать вывоз сахарозы. Ночью фиксация C_3 прекращается, но дыхание продолжается, поэтому слишком тёплые ночи уменьшают чистый прирост.

Энергия и вещество проходят разные траектории. Атомы углерода могут многократно переходить между CO_2 и органическими молекулами, тогда как энергия после каждого преобразования частично рассеивается как тепло. АТФ не переносит солнечную энергию между организмами в готовом виде: она синтезируется заново в каждой клетке. Хлоропласт и митохондрия обмениваются метаболитами и восстановительными эквивалентами; днём дыхание не выключается и обеспечивает процессы, которые нельзя свести к световой фазе.

15. Углубление: энергетический баланс фотосинтеза

Световая и стромальная фазы нельзя рассматривать как независимые «полуреакции». Цикл Кальвина расходует АТФ и НАДФ·Н, поэтому его скорость определяется не только концентрацией CO_2 и активностью Rubisco, но и тем, насколько быстро тилакоидная мембрана восполняет оба продукта. Для фиксации трёх молекул CO_2 и чистого выхода одной молекулы триозофосфата требуется девять АТФ и шесть НАДФ·Н. Из этого соотношения следует вывод: линейный поток электронов часто даёт относительно меньше АТФ, чем нужно строми, и хлоропласт использует циклический поток вокруг фотосистемы I для дополнительного фосфорилирования.

При циклическом потоке электрон возвращается в цепь переносчиков, фотоны продолжают возбуждать фотосистему I, а переносчики перекачивают протоны. НАДФ·Н и кислород при этом не образуются, зато растёт протонный градиент и синтез АТФ. Поэтому наблюдение «АТФ ещё синтезируется, а O_2 не выделяется» не является противоречием: оно указывает на возможность циклического транспорта или на использование уже созданного градиента.

16. C_3 -, C_4 - и САМ-стратегии как решение одной проблемы

Rubisco способен присоединять не только CO_2 , но и O_2 . При жаре и закрытых устьицах концентрация CO_2 в листе падает, отношение O_2/CO_2 увеличивается, и фотодыхание становится заметной потерей фиксированного углерода и энергии. C_4 - и САМ-растения не заменяют цикл Кальвина: они предварительно концентрируют CO_2 около Rubisco.

У C_4 -растений первичная фиксация и цикл Кальвина разделены в пространстве. ФЕП-карбоксилаза в клетках мезофилла связывает CO_2 в четырёхуглеродное соединение, которое переносится в клетки обкладки проводящих пучков и там декарбоксилируется. У САМ-растений те же этапы разделены во времени: ночью открытые устьица обеспечивают фиксацию CO_2 в органические кислоты, днём устьица закрыты, кислоты отдают CO_2 циклу Кальвина. C_4 -путь выгоден при высокой освещённости и температуре, САМ — при крайнем дефиците воды, но обе стратегии требуют дополнительных затрат АТФ.

17. Как читать эксперимент по фотосинтезу

Подсчёт пузырьков у водного растения удобен, но пузырьки неодинаковы по объёму, часть кислорода растворяется, а температура одновременно влияет на растворимость газа и на ферменты. Более надёжны газовый датчик, измерение концентрации растворённого O_2 , поглощения CO_2 или накопления сухой массы. В каждом случае следует указать единицу измерения и нормировать результат на массу или площадь листа и время.

Если одновременно меняются освещённость и температура, причинный вывод невозможен. Источник света нагревает сосуд, поэтому применяют светодиоды, водяной фильтр или термостат. Для исследования цвета света нужно выровнять не мощность лампы «по паспорту», а поток фотонов, достигающий листа. Для независимых повторов используют разные растения или сосуды; многократное измерение одного побега остаётся технической повторностью.

18. Типичные ошибки в ответах ЕГЭ

Кислород фотосинтеза образуется из воды, а не из углекислого газа. Темновая фаза не требует темноты: её ферменты могут работать на свету, если доступны АТФ и НАДФ·Н. Хемосинтез не является «фотосинтезом без света»: источник энергии — окисление неорганических веществ, а общий признак — автотрофная фиксация углерода. Формулировка «растение дышит ночью, а фотосинтезирует днём» неполна: дыхание идёт постоянно, а чистый газообмен определяется соотношением двух процессов.

[Пройти тест по этому уроку: 60 заданий с ответами](#)

[Следующий урок: Урок 7. Наследственная информация](#)

[Все материалы курса «Биология ЕГЭ»](#)