

О. Б. Беляева

СВЕТОЗАВИСИМЫЙ БИОСИНТЕЗ ХЛОРОФИЛЛА

4-е издание, электронное



Москва
Лаборатория знаний
2020

УДК 577
ББК 28.57
Б44

Беляева О. Б.

Б44 Светозависимый биосинтез хлорофилла / О. Б. Беляева ; под ред. проф. Ф. Ф. Литвина. — 4-е изд., электрон. — М. : Лаборатория знаний, 2020. — 235 с. — Систем. требования: Adobe Reader XI ; экран 10". — Загл. с титул. экрана. — Текст : электронный.

ISBN 978-5-00101-800-1

В книге последовательно рассматриваются этапы заключительного этапа биосинтеза хлорофилла от формирования активного протохлорофиллид-ферментного комплекса до путей образования пигментов реакционных центров фотосинтетических систем. Обсуждаются фундаментальные исследования прошлых лет и результаты новейших исследований, осуществленных с помощью современных методов молекулярной биологии. Большое внимание уделено приоритетным исследованиям российских ученых.

Для ученых-биофизиков, а также для преподавателей, аспирантов и студентов биологических вузов.

**УДК 577
ББК 28.57**

Деривативное издание на основе печатного аналога: Светозависимый биосинтез хлорофилла / О. Б. Беляева ; под ред. проф. Ф. Ф. Литвина. — М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2009. — 232 с. : ил. — ISBN 978-5-94774-926-7.

В соответствии со ст.1299 и 1301 ГК РФ при устранении ограничений, установленных техническими средствами защиты авторских прав, правообладатель вправе требовать от нарушителя возмещения убытков или выплаты компенсации

ISBN 978-5-00101-800-1

© Лаборатория знаний, 2015

Оглавление

Предисловие	9
Введение	11
Глава I. Протохлорофилл(ид) — предшественник хлорофилла в листьях растений	21
I.1. Множественность форм предшественника хлорофилла <i>in vivo</i>	21
I.1.1. Химическая гетерогенность предшественника хлорофилла	21
Протохлорофилл и протохлорофиллид	21
Моновинил- и дивинил-протохлорофилл(ид).	26
К вопросу о синтезе протохлорофиллида <i>in vivo</i>	29
I.1.2. Спектрально различные формы протохлорофилла(ида) <i>in vivo</i> и их фотохимическая активность	30
Основные формы предшественника хлорофилла	42
О двух путях активной формы протохлорофиллида Пхлд655/650	47
Полосы поглощения и возбуждения флуоресценции основных форм предшественника хлорофилла в области 400–600 нм	49
Спектры фосфоресценции основных форм предшественника хлорофилла	53
Длинноволновые формы протохлорофилла(ида)	53
I.2. Активные пигмент-ферментные комплексы предшественника хлорофилла: строение, функции и локализация	56
I.2.1. Фотофермент НАДФН-протохлорофиллид- оксидоредуктаза (ПОР)	58
Молекулярная структура	59
Вторичная структура ПОР	61

Активный сайт ПОР	62
Специфичность ПОР к субстрату	64
I.2.2. Гетерогенность протохлорофиллид- оксидоредуктазы	67
I.2.3. Локализация активного комплекса в пластидах, связь фотофермента с мембранами	71
Связь ПОР с мембранами	73
1.2.4. Роль агрегации протохлорофиллида и ПОР в образовании фотохимически активного комплекса . .	74
I.2.5. Дополнительные компоненты, ассоциированные с активным пигмент-ферментным комплексом этиолированных листьев	79
Флавины как компонент активного комплекса биосинтеза хлорофилла	79
О гипотетическом светособирающем пигмент-белковом комплексе этиопластов	81
Роль липидов в образовании активного комплекса протохлорофиллида	85
Минорные полипептиды как компоненты нативных комплексов предшественника хлорофилла	85
I.3. Регуляция биогенеза активного комплекса предшественника хлорофилла	87
I.3.1. Световая регуляция биосинтеза молекулы протохлорофиллида	87
I.3.2. Световая регуляция биосинтеза протохлорофиллид-оксидоредуктазы (и, как следствие, активной формы протохлорофиллида) при участии фитохрома	89
Световая регуляция транскрипции ПОР	89
Регуляция накопления активной формы предшественника хлорофилла с участием фитохрома А	90
Зависимость экспрессии генов ПОР от интенсивности света	92
I.3.3. Регуляторная роль фитогормонов в формировании активного комплекса протохлорофиллида	93
Глава II. Фотохимическая стадия биосинтеза хлорофилла	95
II.1. Последовательность реакций при зеленении этиолированных листьев. Общая схема	95

II.1.1. О двух последовательных фотохимических реакциях в процессе биосинтеза хлорофилла	100
II.1.2. Разветвление цепи реакций биосинтеза хлорофилла	105
II.1.3 Темновая реакция Хлд690/680 → Хлд695/685 . .	107
II.1.4. Коротковолновый темновой спектральный сдвиг Хлд695/685 → Хлд683/670.	108
II.1.5. Завершающий длинноволновый сдвиг и формирование нативных форм хлорофилла.	112
II.2. Развитие схемы фотохимических и темновых реакций заключительной стадии биосинтеза хлорофилла и пути биосинтеза пигментных компонентов реакционных центров двух фотосистем фотосинтеза	115
II.2.1. Биосинтез феофитина <i>a</i> — компонента РЦ фотосистемы II, в процессе зеленения этиолированных листьев	116
II.2.2. Биосинтез длинноволнового хлорофилла, возможного компонента РЦ ФС II, при зеленении этиолированных листьев	119
Образование нативных форм хлорофилла в этиолированных листьях в условиях теплового шока.	119
Образование хлорофилла реакционных центров фотосистемы II в листьях растений на ранней стадии этиоляции. Роль длинноволновой формы протохлорофиллида как предшественника Р680 . . .	123
II.2.3. Фотобиосинтез хлорофилла в зародышевых листьях растений	127
II.2.4. Циклическая схема превращений компонентов активного протохлорофиллид-ферментного комплекса в процессе биосинтеза хлорофилла [Schoefs and Franck 2008]	129
II.2.5. Длинноволновая форма предшественника хлорофилла Пхл682/672 и ее роль в биосинтезе пигментов реакционных центров фотосистемы I	132
II.3. Заключительные стадии биосинтеза хлорофилла в зеленых листьях растений.	136
Глава III. Элементарные реакции фотовосстановления протохлорофилла(ида) <i>in vivo</i> и <i>in vitro</i>	143

III.1. Первичные реакции фотовосстановления протохлорофиллида в листьях растений и выделенных пигмент-белковых комплексах. Лабильные интермедиаты, стабилизирующиеся при низких температурах	144
III.1.1. Нефлуоресцирующий интермедиат X690.	144
III.1.2. Образование первого нефлуоресцирующего интермедиата R	146
Тушение флуоресценции активной формы протохлорофиллида	146
Фотообратимость первичной реакции.	150
III.1.3. Две формы интермедиата X690: R697 и R688 . .	154
III.2. Исследования быстрых стадий фотовосстановления протохлорофиллида <i>in vivo</i> при физиологических температурах	158
III.3. Первичные флуоресцирующие формы хлорофиллида	162
III.4. Элементарные реакции фотовосстановления протохлорофилла(ида) в модельных системах.	165
III.4.1. Фотовосстановления протохлорофилла(ида) в растворах	166
Фотовосстановление мономерного протохлорофилла(ида).	166
Фотовосстановление протохлорофилла в системах с агрегированным пигментом	168
III.4.2. Элементарные реакции фотовосстановления протохлорофиллида в реставрированных тройных комплексах	169
III.5. О возможных механизмах фотовосстановления молекулы протохлорофиллида	177
Заключение	185
Список литературы	188