

ТРАНСФОРМАЦИЯ ЭНЕРГИИ В ПРОЦЕССЕ КИСЛОРОДНОГО ФОТОСИНТЕЗА

Д.б.н. Семин Борис Константинович

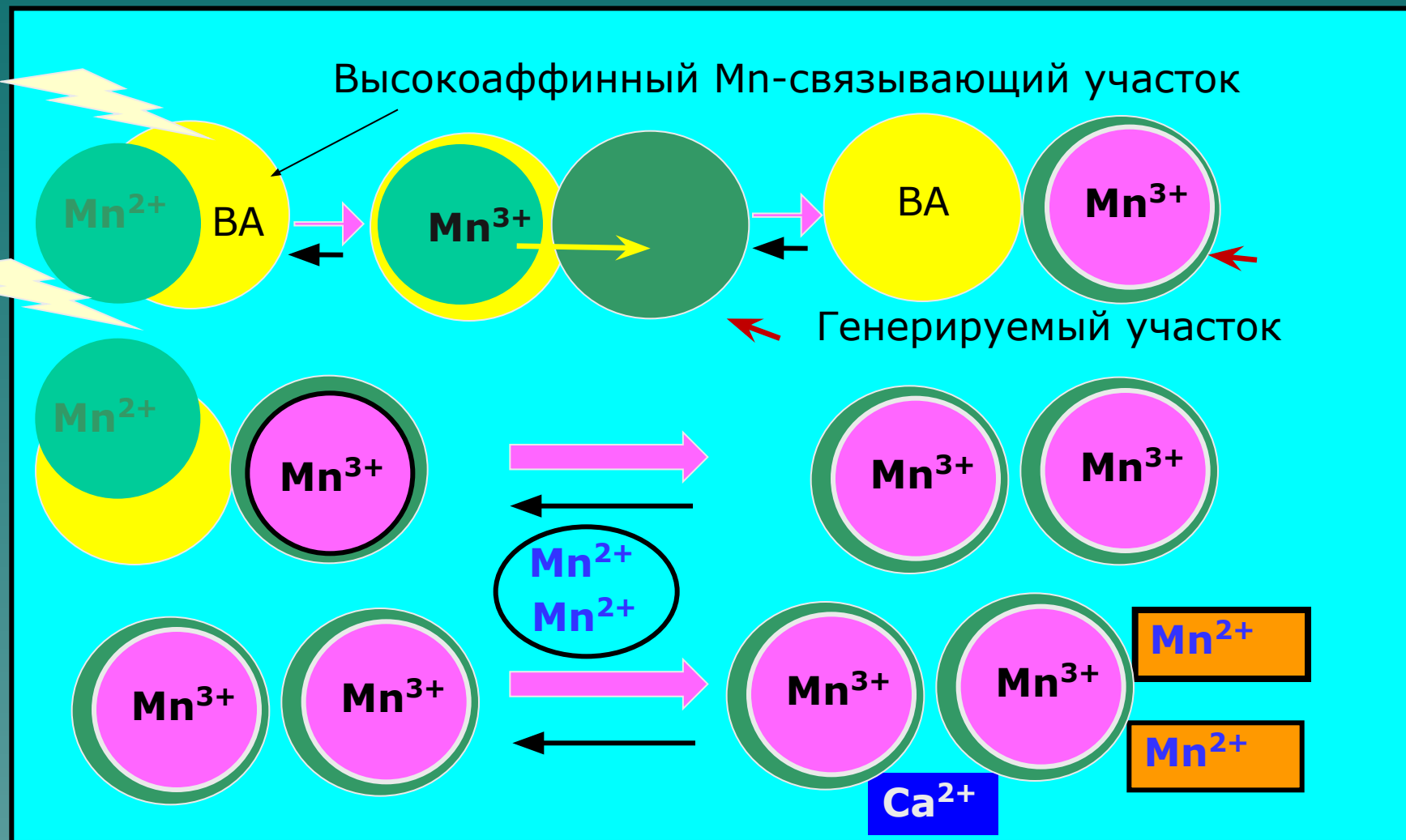
Механизмы трансформации энергии в фотосинтезе

2016

ФОТОАКТИВАЦИЯ

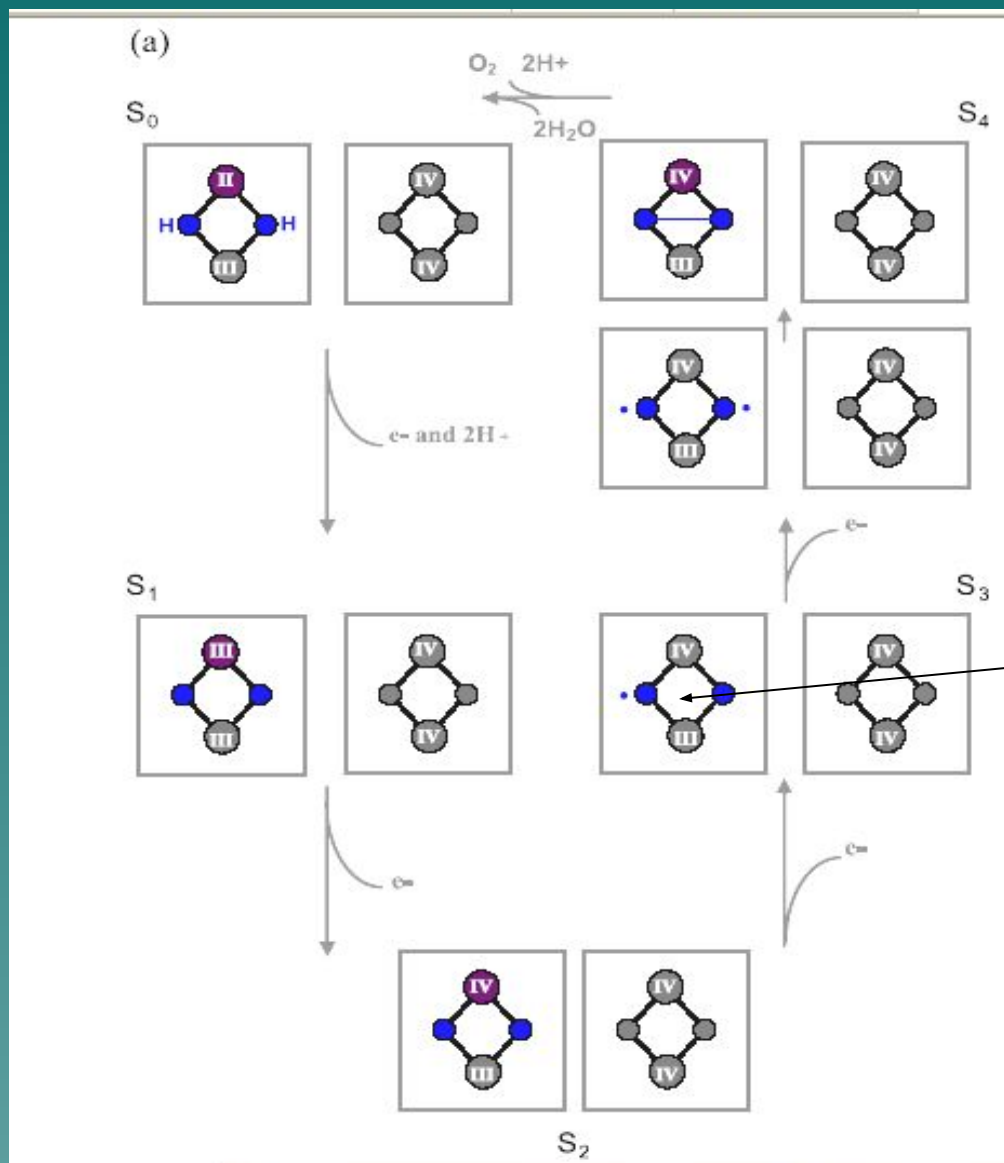
- ◆ Mn/Ca кластер можно экстрагировать из ФС2 без инактивации связывающих участков.
- ◆ Это доказывается тем, что каталитический центр фотолиза воды можно восстановить, если инкубировать апо-ФС2 с катионами марганца и кальция на свету.
- ◆ Данный процесс называется фотоактивацией (ФА) и часто используется для изучения структуры и функции КВК.

Схема самосборки марганцевого кластера в процессе ФА



МЕХАНИЗМ ОКИСЛЕНИЯ ВОДЫ

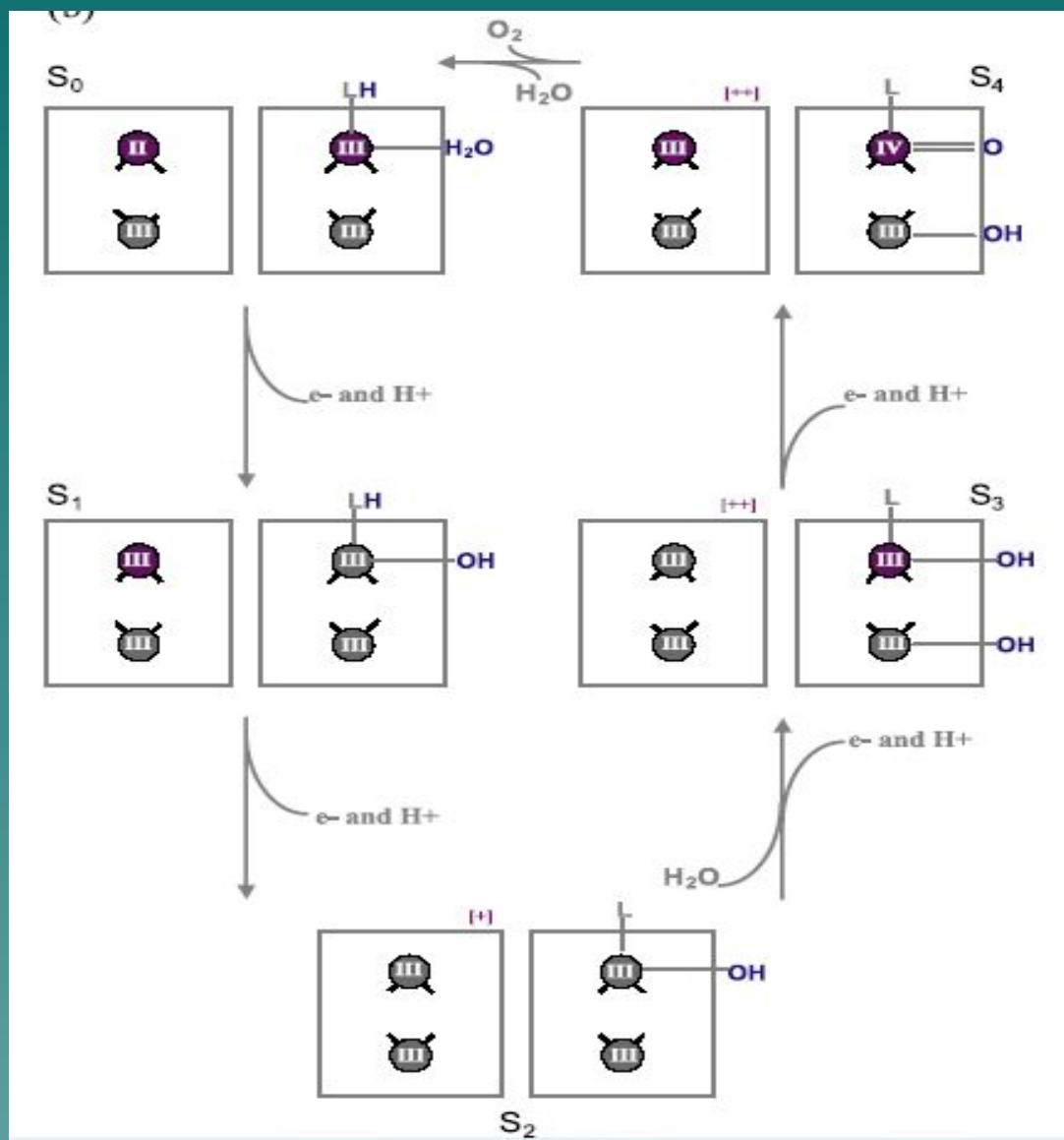
Yachandra et al., 1996



Увеличение
расстояния
2,7А,
зафиксирован
EXAFS.

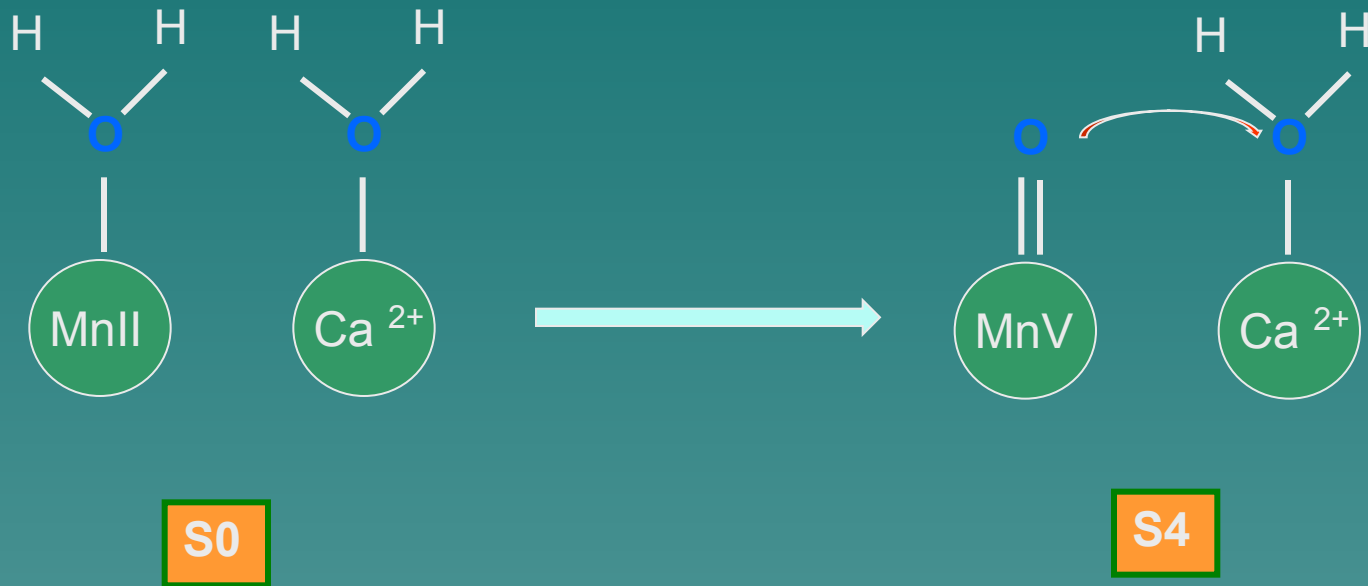
МЕХАНИЗМ ОКИСЛЕНИЯ ВОДЫ

Hillier & Wydrzynski, 2000



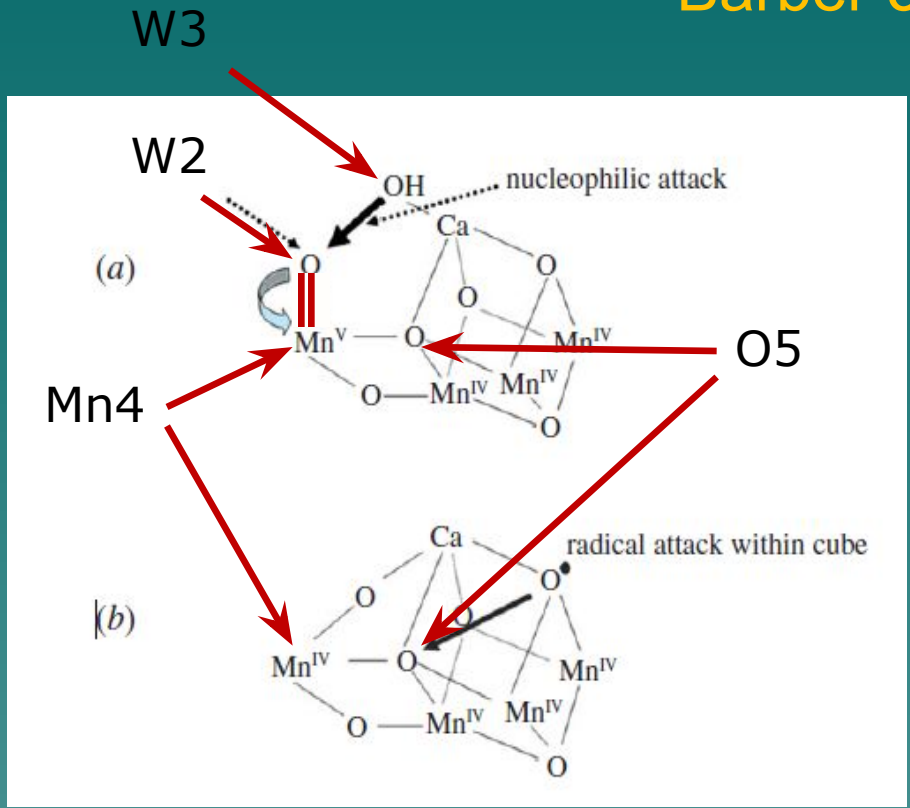
МЕХАНИЗМ ОКИСЛЕНИЯ ВОДЫ

Brudvig G with coworkers, 2005



МЕХАНИЗМ ОКИСЛЕНИЯ ВОДЫ

Barber & Tran, 2013



На рисунке представлены два возможных механизма финальной стадии S цикла ($S_3 \rightarrow S_0$), когда образуется молекулярный кислород.

Механизмы предложены на основании результатов исследования участков связывания воды с учетом данных рентгеноструктурного анализа (1.9\AA).

При переходе из S_1 в S_2 состояние может окисляться либо марганец Mn4 (слева), либо Mn1 (справа)

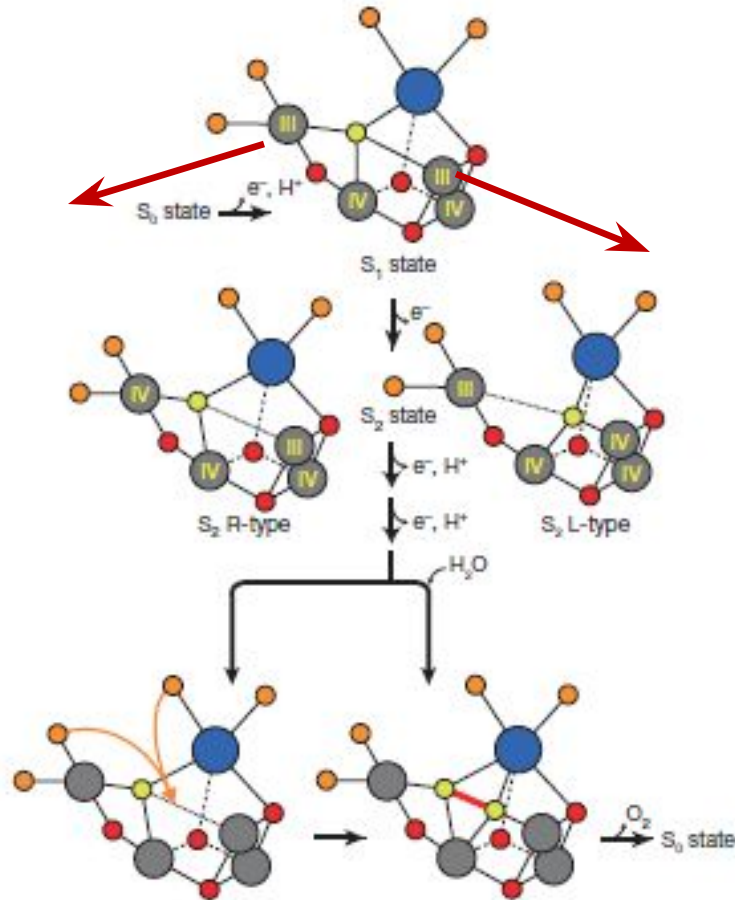
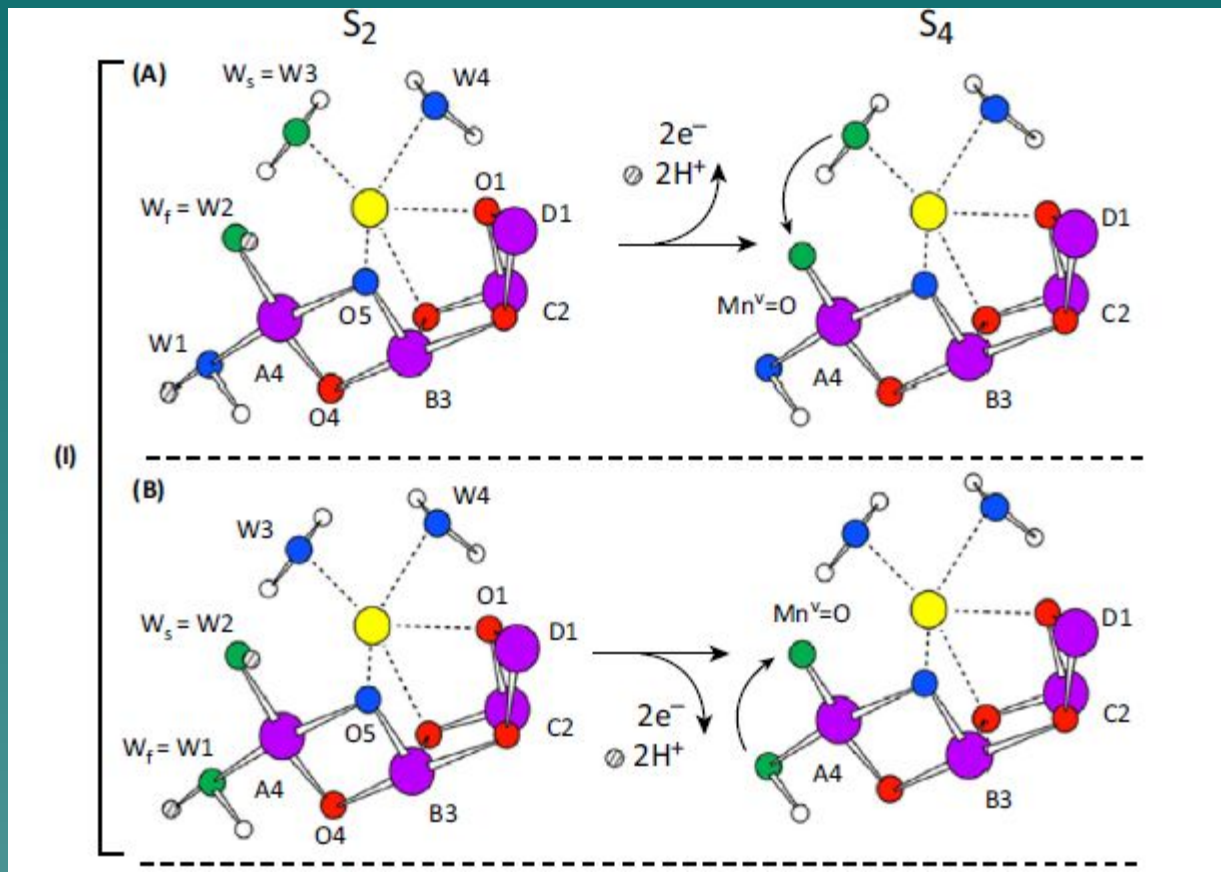
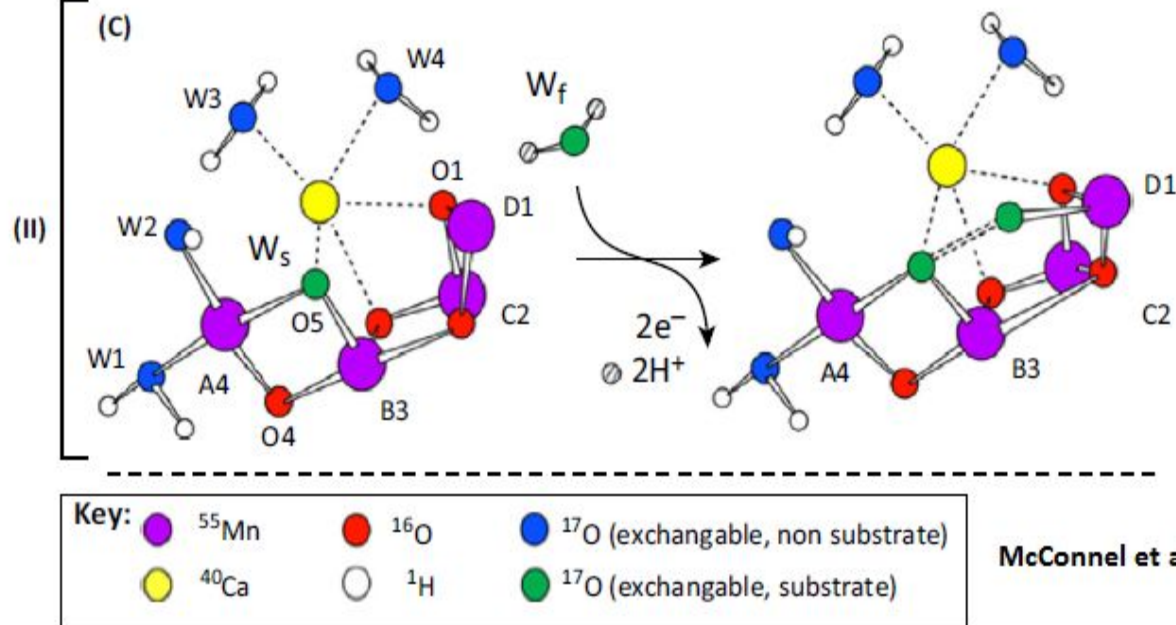


Figure 3 | Possible mechanisms for the oxygen-evolving reaction. O5 in the S_1 state is connected to both Mn1D(III) and Mn4A(III). Upon transition from S_1 to S_2 , an electron may be removed from Mn4A, leading to a right-side open structure ('R-type'), or from Mn1D, leading to a left-side open structure ('L-type'). Both structures will allow insertion of a new water molecule during the subsequent S-state transition, preparing for the transition state immediately before O=O bond (indicated by a red bond in the right-hand structure in the bottom row) formation. Alternatively, the transition state ready for O=O bond formation may be formed by moving either W2 or W3 towards O5 (indicated by orange arrows in the left-hand structure in the bottom row). See text for more details. Colour code is the same as Fig. 1a.

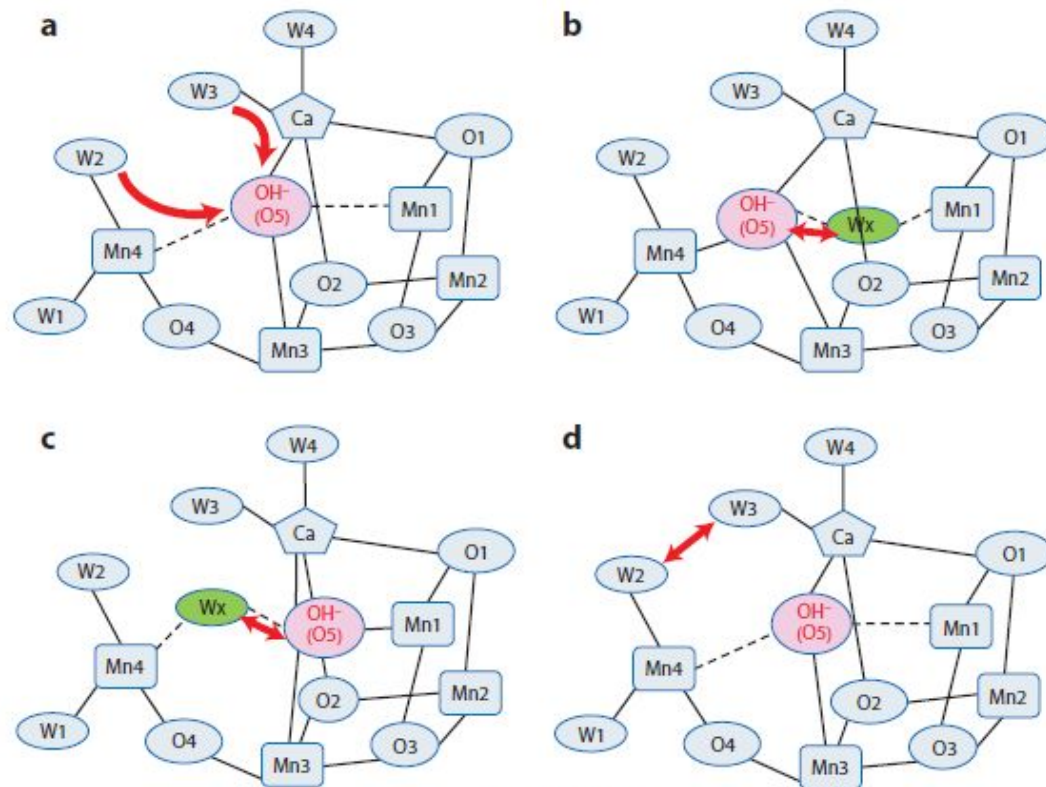
(Suga et al. 2014)





TRENDS in Plant Science

Figure 2. (A–C) Possible catalytic pathways of O–O bond formation, consistent with the recent crystal structure of Jian-Ren Shen and his group [10] and the substrate exchange data presented here. Both class I (nucleophilic attack) and class II (oxo/oxyl radical coupling) are shown. The structure on the left represents the S_2 state probed by electron paramagnetic resonance (EPR) spectroscopy/EDNMR. The structure on the right represents the inferred S_4 structure before the O–O bond formation and release. The $\text{Mn}_{\text{A4}}(\text{V})=\text{O}$ may equally be considered a $\text{Mn}(\text{IV})=\text{O}^+$ or $\text{Mn}(\text{IV})-\text{O}^*$ species [23]. Adapted, with permission, from [25]; copyright American Chemical Society.



Shen J-R 2015

Figure 7

Possible mechanisms for O-O bond formation. (a) O-O bond formation between W3 and O5 or between W2 and O5. (b) O-O bond formation between O5 and a water molecule (W_x) newly inserted between O5 and Mn1 in the right-side-open (R-type) structure. (c) O-O bond formation between O5 and a water molecule (W_x) newly inserted between O5 and Mn4 in the left-side-open (L-type) structure. (d) O-O bond formation between W2 and W3 without the involvement of O5.

КАНАЛЫ

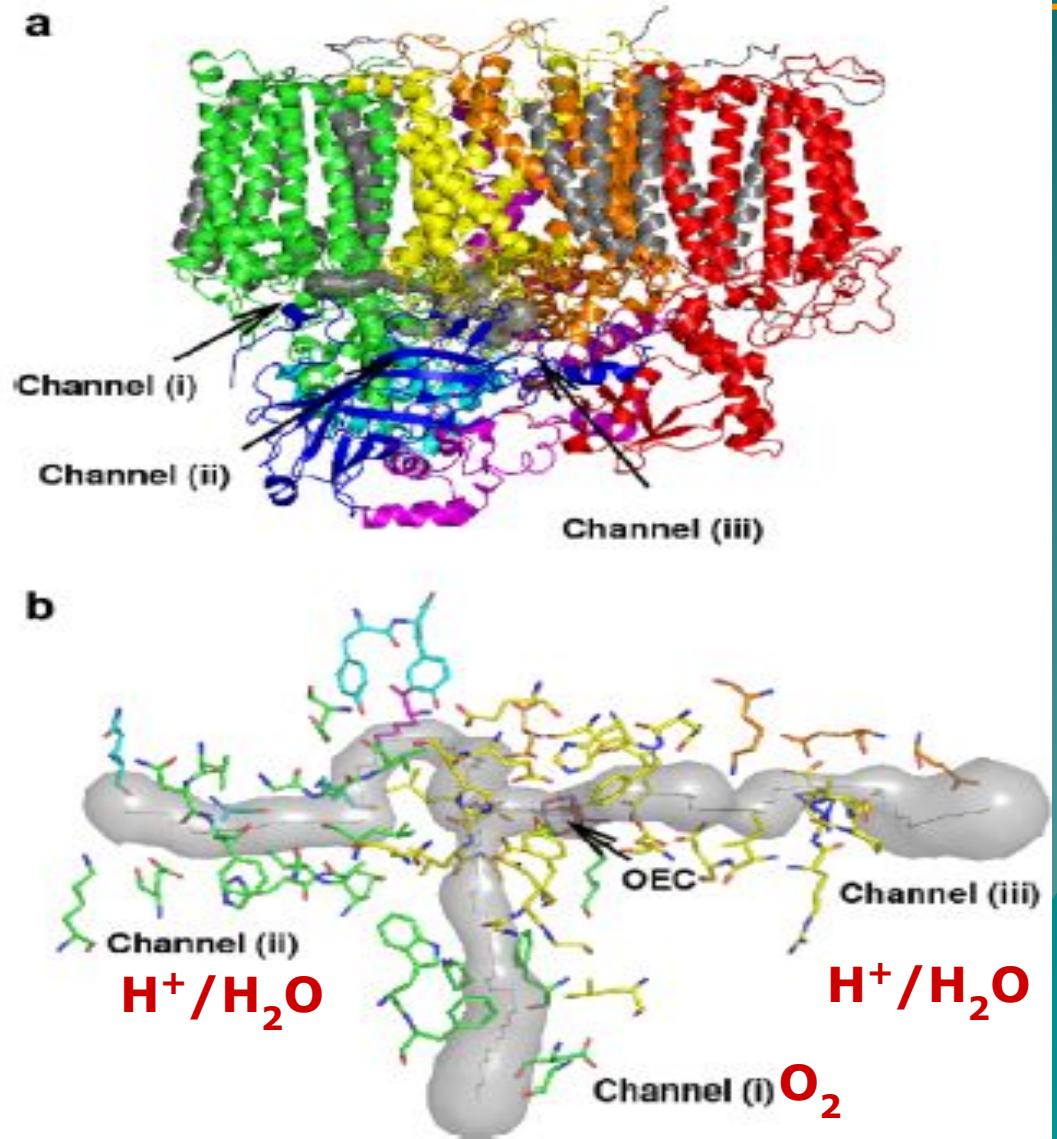
Каталитический центр окисления воды расположен в глубине белковой структуры, поэтому должны существовать каналы для доставки субстрата (воды) к марганцевому кластеру и отведения от него продуктов окисления – протонов.

Кроме того, образующийся в большом количестве кислород опасен для ФС2, так как легко образует токсичную синглетную форму, реагируя с триплетной формой хлорофилла. Поэтому, было предположено (Anderson, 2001), что ФС2 должна иметь кислородный канал для быстрого отведения кислорода от каталитического центра.

Пути транспорта молекул воды, протонов и кислорода между КВК и внутритилакоидным пространством (компьютерное моделирование)

Murray&Barber, 2007

Желтый – D1
Зеленый – CP43
Оранжевый – D2
Лиловый – PsbU (14 kDa)
Голубой – PsbV (с550)



Каналы должны иметь такой минимальный диаметр, чтобы обеспечить прохождение кислорода или воды.

Канал i – наиболее широкий и наименее гидрофильный канал. Поэтому предполагается, что это канал, по которому от каталитического центра отводится кислород.

Экспериментальный подход для обнаружения кислородного канала в цитохромоксидазе был использован Svensson-Ek et al (2002). Авторы выдерживали кристаллы ЦО под давлением в ксеноне перед кристаллографией. Считается, что молекулы ксенона служат аналогом кислорода, но при этом регистрируются при кристаллографии.

Подобная работа была проведена с FC_2 (Murray et al, 2009). Хе не был обнаружен в предполагаемом кислородном канале.

Канал iii – наиболее полярный канал и содержит ряд аминокислот, характерных для протонных каналов. Поэтому, предполагается, что это протонный канал для отведения протонов от каталитического центра. Аминокислотные остатки, образующие канал, расположены с увеличением рК от кластера к люмену.

Канал ii – возможно для транспортировки воды к Mn/Ca кластеру.

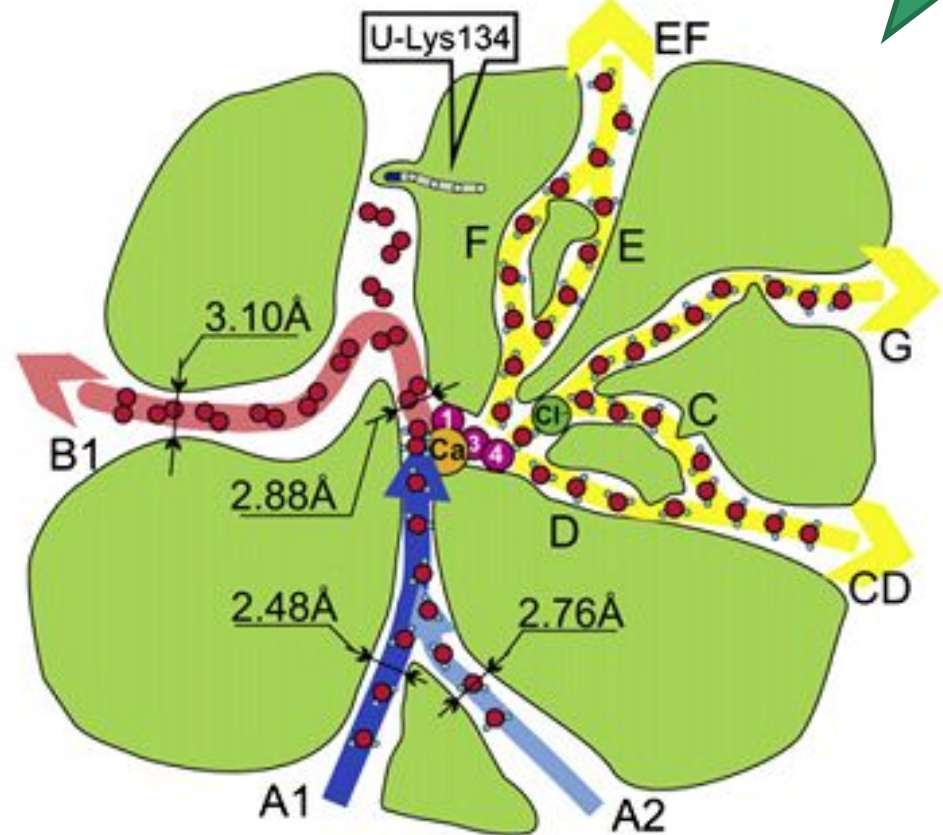
КАНАЛЫ

Najafpour et al., 2012

H⁺

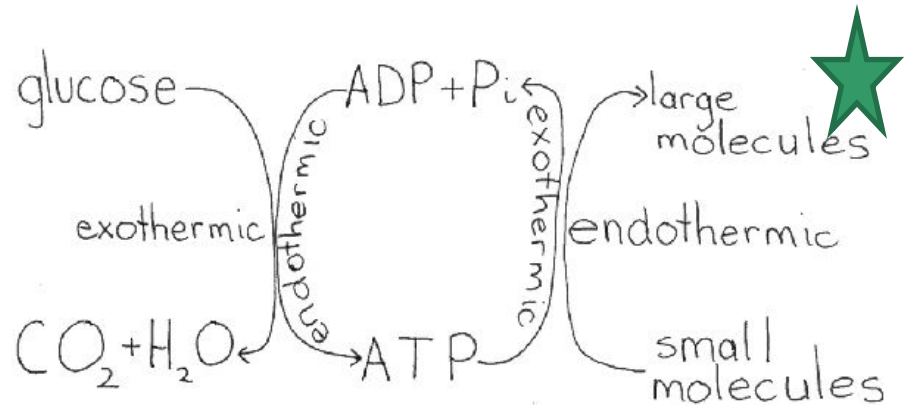
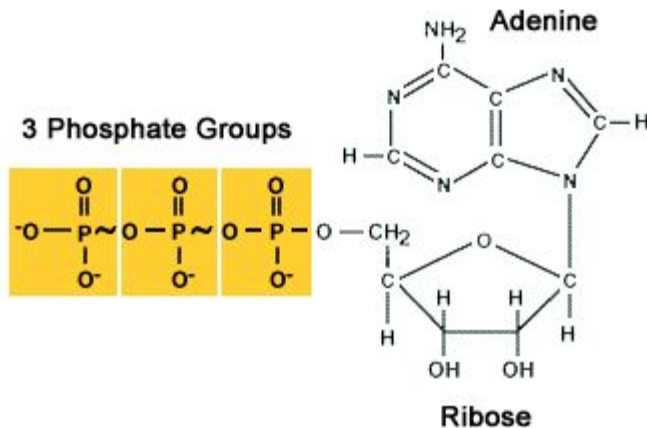
Кислород

Вода



Синтез АТФ

Аденозинтрифосфат



Синтез АТФ осуществляется мембранным ферментом АТФ-синтазой, использующим энергию протонов, перемещающихся по протонному градиенту (в хлоропластах), для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата



Реакция обратима, т.е. за счет гидролиза АТФ синтаза работает как протонная помпа.

Свободная энергия. Преобразование энергии в живых системах. Высокоэнергетические фосфаты.



Свободная энергия G – наиболее полезная термодинамическая функция при биохимических исследованиях.

Изменение свободной энергии ΔG характеризует энергию, которая становится доступной для совершения работы, в то время как система стремится к равновесию.

$$\text{При } T = \text{const } \Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

H - энтальпия

S - энтропия

При движении системы к равновесию свободная энергия уменьшается.

Стандартная свободная энергия химической реакции (стандартная свободная энергия раствора при концентрации 1 моль/л) может быть вычислена по экспериментальным значениям константы равновесия.

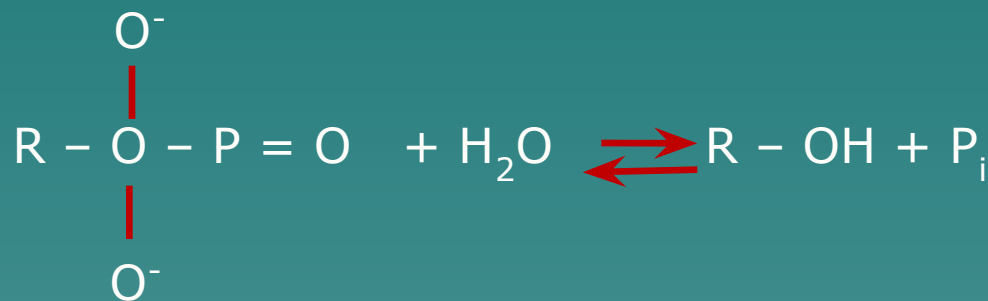
$$\Delta G^{\circ} = -RT \ln K$$

В клетках, освобождаемая при окислении энергия, преобразуется путем сопряжения процесса окисления с синтезом АТФ из АДФ и неорганического фосфата.

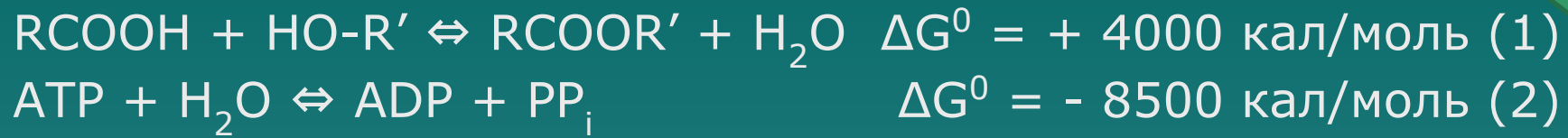
ΔG^0 образования АТФ составляет около +8400 кал/моль



Гидролиз различных фосфатных производных сопровождается выделением энергии (изменением стандартной свободной энергии) – от -2000 до -13000 кал/моль.

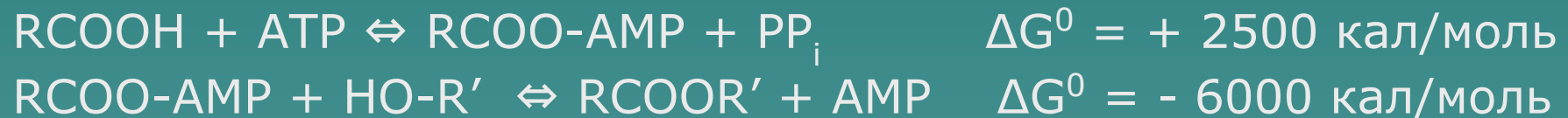


Пример механизма использования АТФ: синтез сложного эфира.



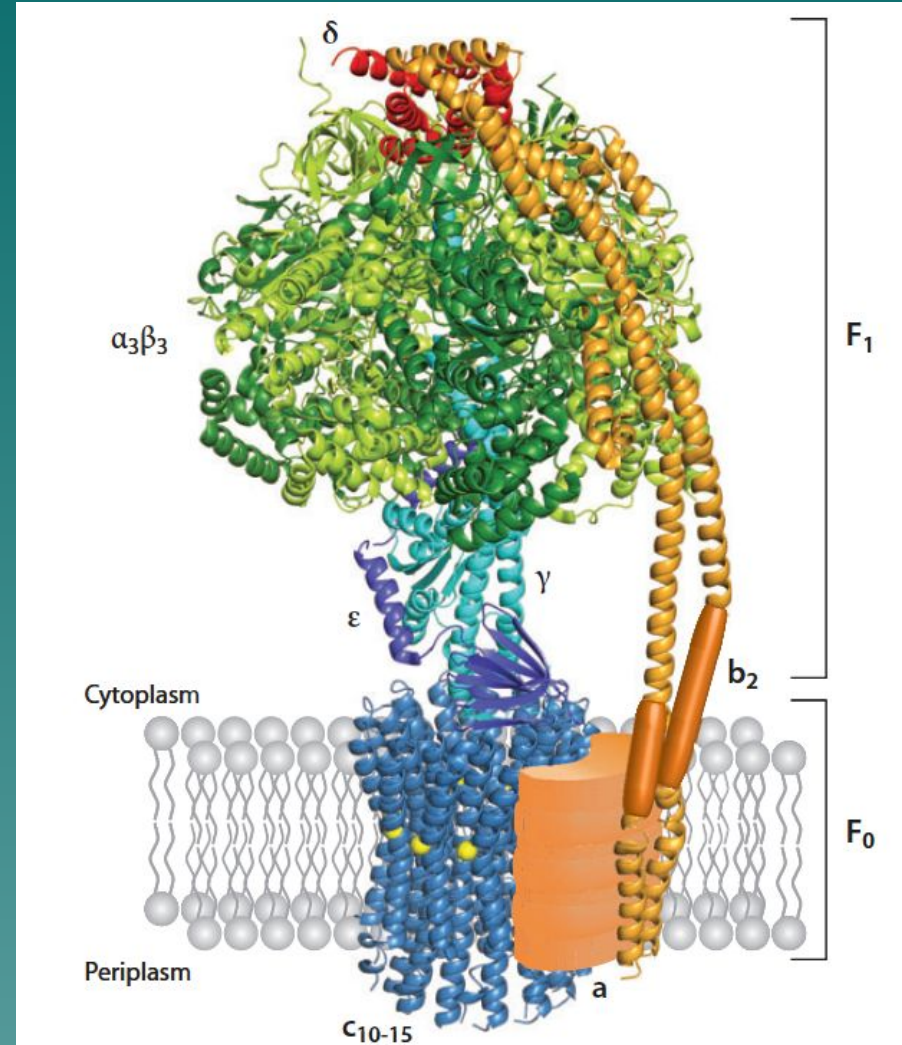
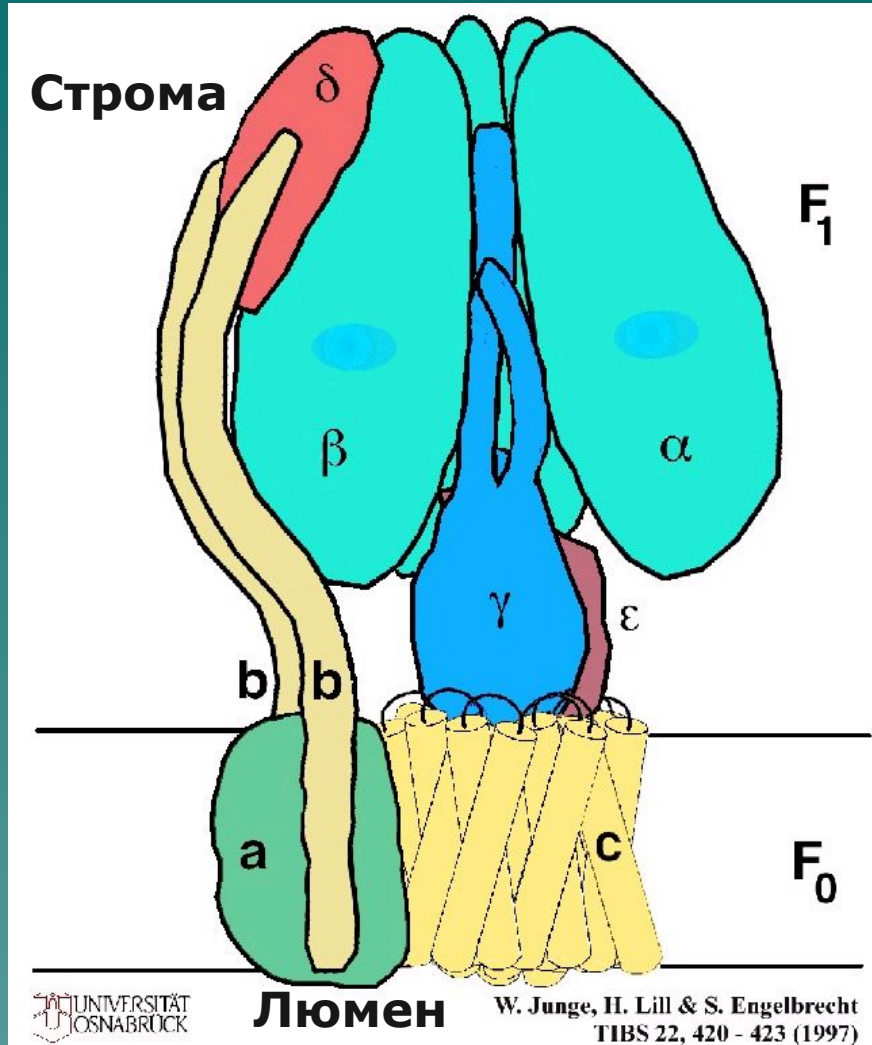
В обычных условиях реакция 2 не влияет на реакцию 1 и реакция 1 (требующая энергии) не протекает.

Реакция 1 протекает, если обе реакции сопряжены посредством общего продукта.



Перенос фосфата от АТФ к акцептору катализируется ферментом **киназой**.

Структура АТФ-синтазы



Водорастворимый фактор сопряжения F_1 состоит из:

3 субъединиц α	неподвижная часть (статор)
3 субъединиц β	неподвижная часть (статор)
1 субъединицы γ	подвижная часть (ротор)
1 субъединицы ϵ	подвижная часть (ротор)
1 субъединицы δ	неподвижная часть (статор)

Гидрофобный (мембранный) фактор сопряжения F_0 состоит из:

1 субъединицы a	неподвижная часть (статор)
2 субъединиц b	неподвижная часть (статор)
10-15 субъединиц c	подвижная часть (ротор)

Функционирование АТФ синтазы

Связывание субстрата, синтез АТФ и высвобождение АТФ.

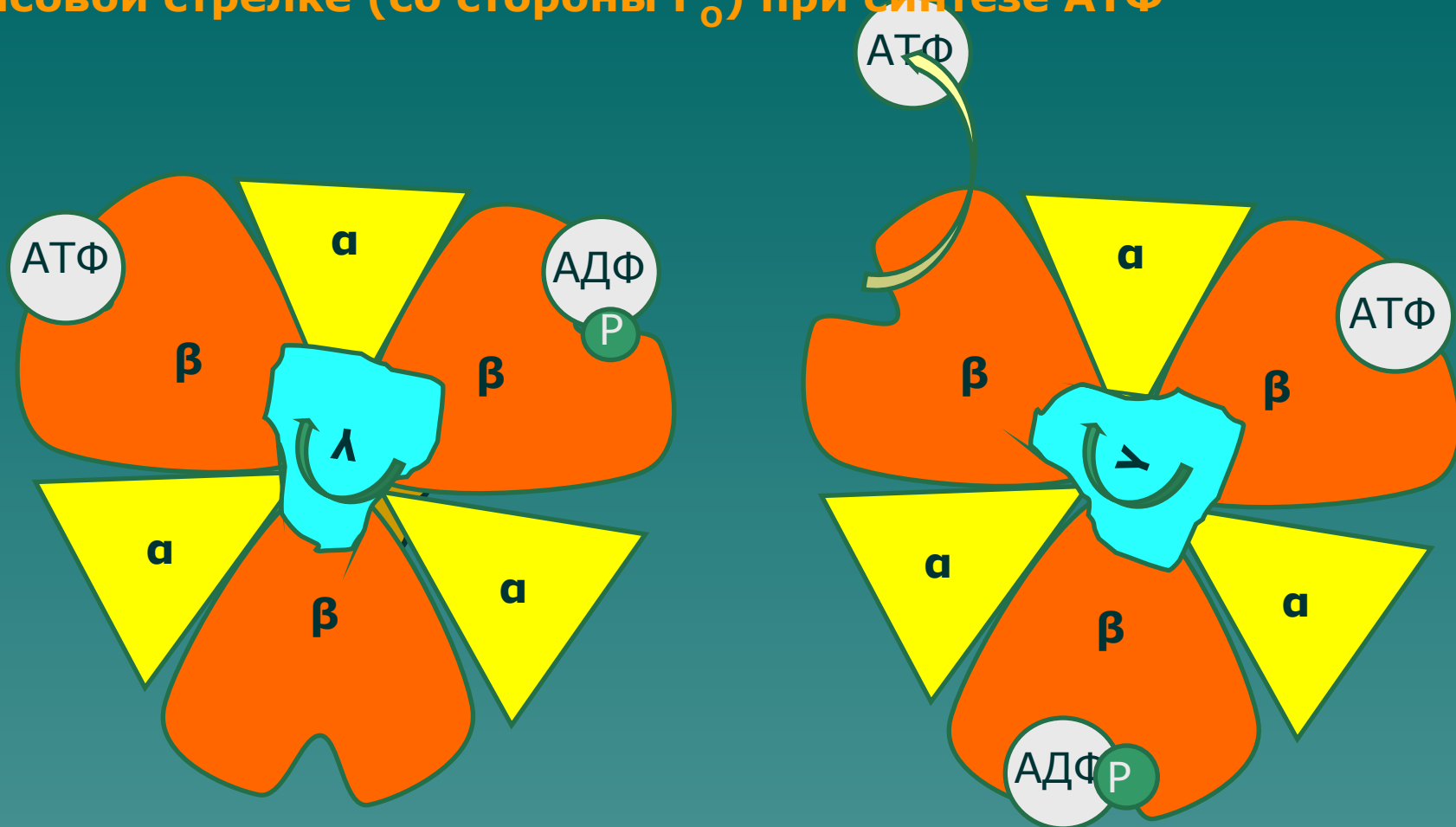
Каждая β субъединица фактора F1 имеет участок связывания, который, в зависимости от конформации, изменяет прочность связывания субстрата и продукта:

- в состоянии низкой аффинности происходит обратимое связывание АДФ и фосфата;
- в состоянии высокой аффинности осуществляется синтез АТФ;
- в открытом состоянии АТФ высвобождается.

Фактор F1, соответственно, имеет 3 участка связывания/катализа находящихся в разном конформационном состоянии.

Конформационное состояние участков последовательно изменяется при вращении ротора (γ -субъединицы).

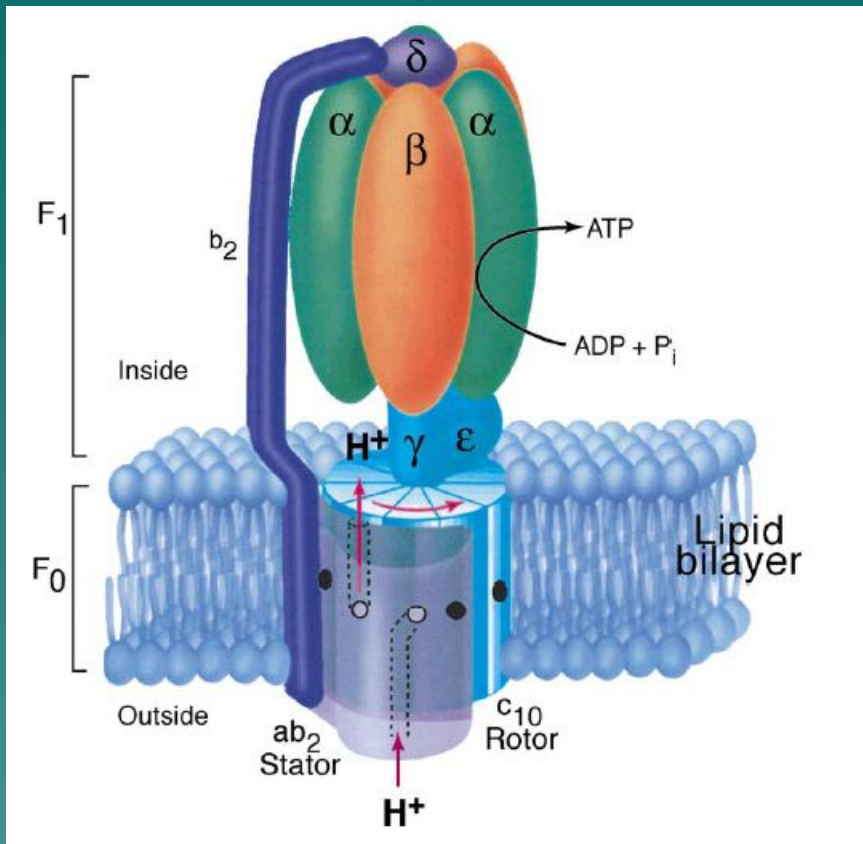
Скорость вращения ротора – до 700 оборотов в сек по часовой стрелке (со стороны F_0) при синтезе АТФ



1. При повороте ассиметричной γ -субъединицы (совместно с ϵ и с субъединицами по часовой стрелки) на 120° обеспечивается конформационное изменение каталитического участка, что приводит к высвобождению связанного АТФ.
2. С открытым участком связываются АДФ и фосфат.
3. Дальнейший поворот γ -субъединицы на 120° приводит к высвобождению АТФ из следующей β -субъединицы и закрытию участка на предыдущей β -субъединице, что приводит к синтезу новой молекулы АТФ на этой субъединице.

Функционирование АТФ синтазы

Механизм вращения ротора.



Как осуществляется вращение γ -субъединицы?

- 1. γ -субъединица, участвующая в синтезе АТФ, входит в состав вращающегося ротора.**
- 2. В состав ротора входят также 1 субъединица ϵ и 10-15 субъединиц c , образующих гидрофобное кольцо ротора.**
- 3. Вращение ротора происходит благодаря потоку протонов через мембрану по протонному градиенту на мембране.**
- 4. Транспорт протона через мембрану осуществляется по двум протонным каналам, входному и выходному, доходящим до середины гидрофобного слоя мембраны, но не соединяющимся между собой и сдвинутыми относительно друг друга на некоторое расстояние.**

5. Каналы расположены в гидрофобной неподвижной субъединице **a**, примыкающей к кольцу ротора.

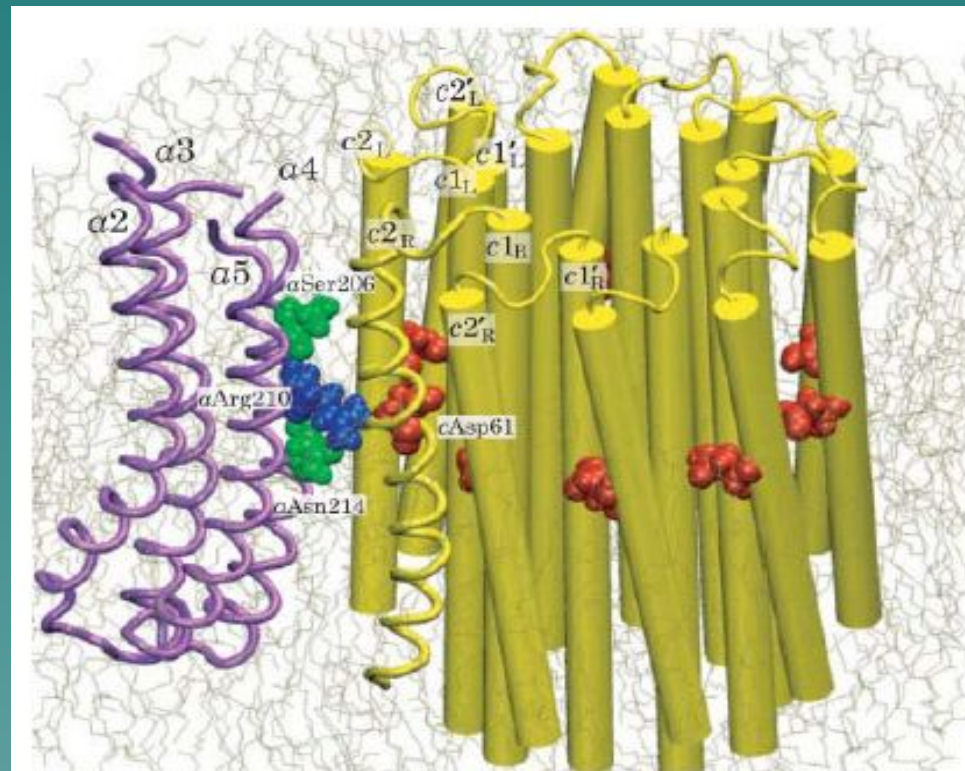
Кольцо ротора.

1. Кольцо образовано субъединицами **c**, имеющими 2 трансмембранные спирали (ТМС), расположенные в форме шпильки для волос.

2. Одна часть ТМС образует внешнее кольцо, а вторая внутреннее.

3. В средней части внешней ТМС имеется остаток аспарагиновой кислоты (**Asp**), связывающей протон, поступающий по входному протонному каналу.

4. **Asp** остаток расположен с внутренней стороны ТМС.



5. После поворота кольца ротора на 360° остаток Asp депротонируется и протон выбрасывается наружу по выходному каналу.

Механизм вращения кольца ротора.

- 1. Субъединица статора **a** имеет вблизи каналов функциональный остаток аргинина (Arg), несущего положительный заряд.**
- 2. Аргинин ориентирует остаток Asp субъединицы **c** таким образом, что протон, поступающий по входному каналу, связывается с аспарагиновой кислотой, а при депротонировании участка связывания протона протон выходит в выходной канал. Таким образом, предотвращается прямой перенос протона из входного канала в выходной. Положительный заряд на аргинине стимулирует депротонирование.**

3. Протонирование/депротонирование α -Asp кислоты сопровождается поворотом TMS α субъединицы, который обеспечивается взаимодействием с остатком Arg субъединицы α .
4. Поворот α субъединицы и взаимодействие остатка Arg с протонированным протон-связывающим участком, является, по видимому, причиной поворота ротора.

(a) In the starting position, the stator arginine is tightly bound to binding site S1.

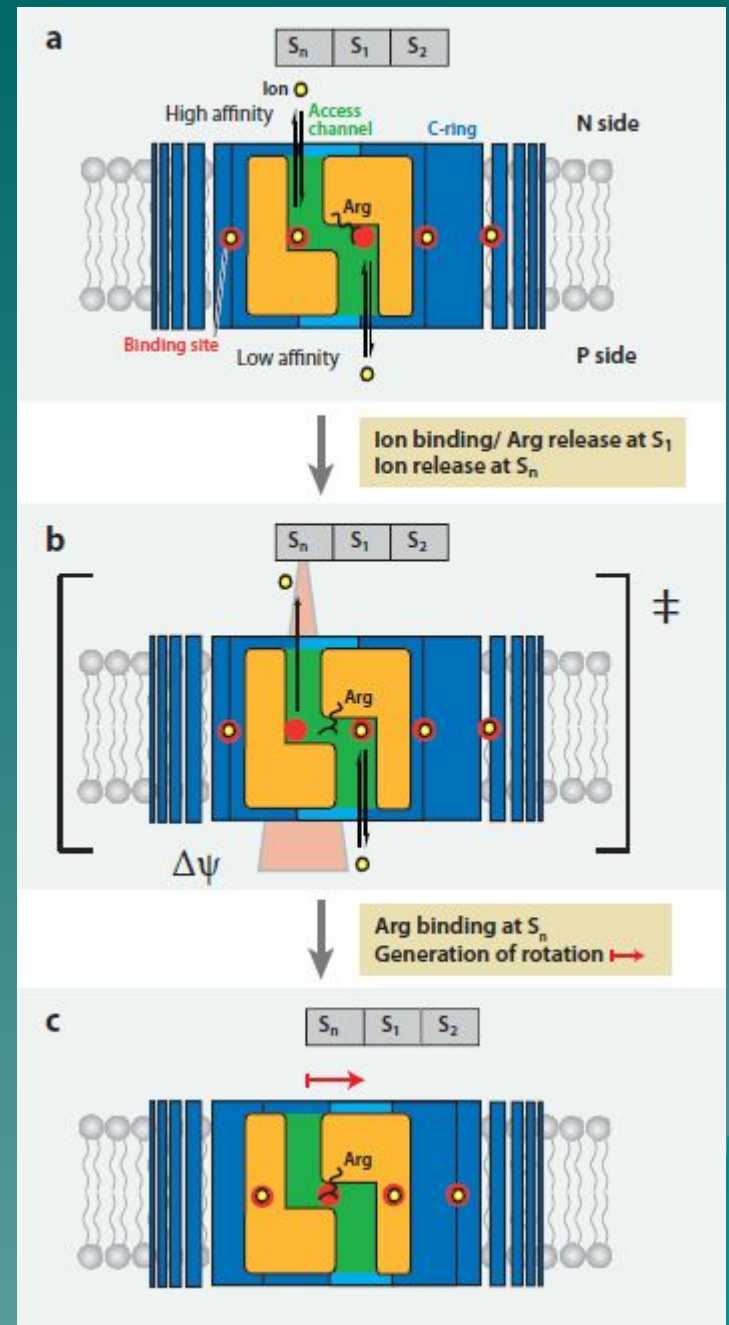
An incoming ion from the P side is bound to site S1 (requiring a high ion concentration), which displaces the Arg from the S1 site.

Simultaneously, the equilibria have to allow a release of an ion from the S_n site to the N side, leading to a transition state in which the Arg is located between sites S1 and S_n, and the rotor is disconnected from the stator

Simultaneously, the equilibria have to allow a release of an ion from the S_n site to the N side, leading to a transition state in which the Arg is located between sites S1 and S_n, and the rotor is disconnected from the stator

(b). This allows the neutralized S1 site to move into the lipid bilayer and the formation of an Arg-S_n complex in the interface, which generates unidirectional torque

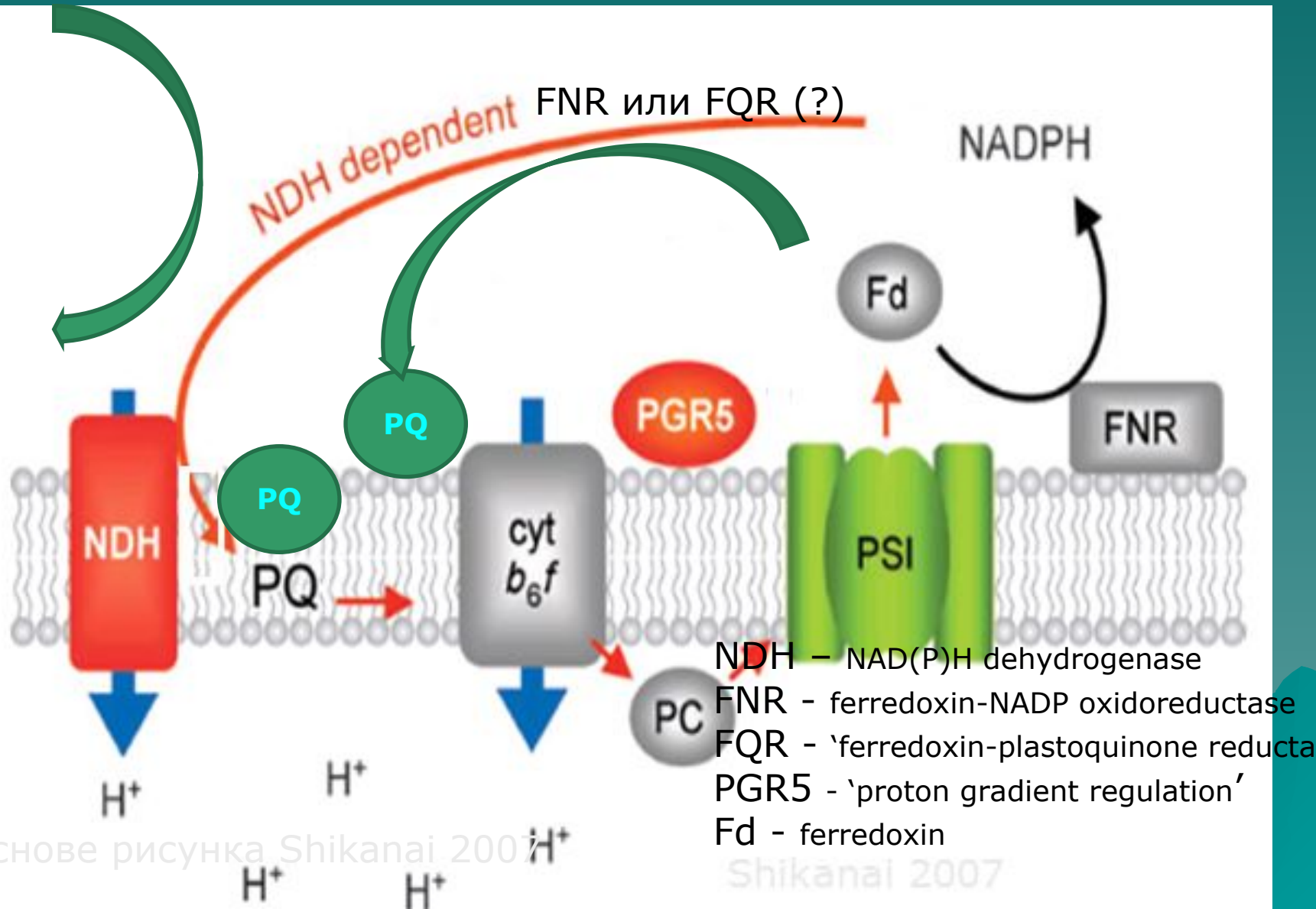
(c). Brownian motions are thought to bring the FO motor further into a new starting position (c→a).



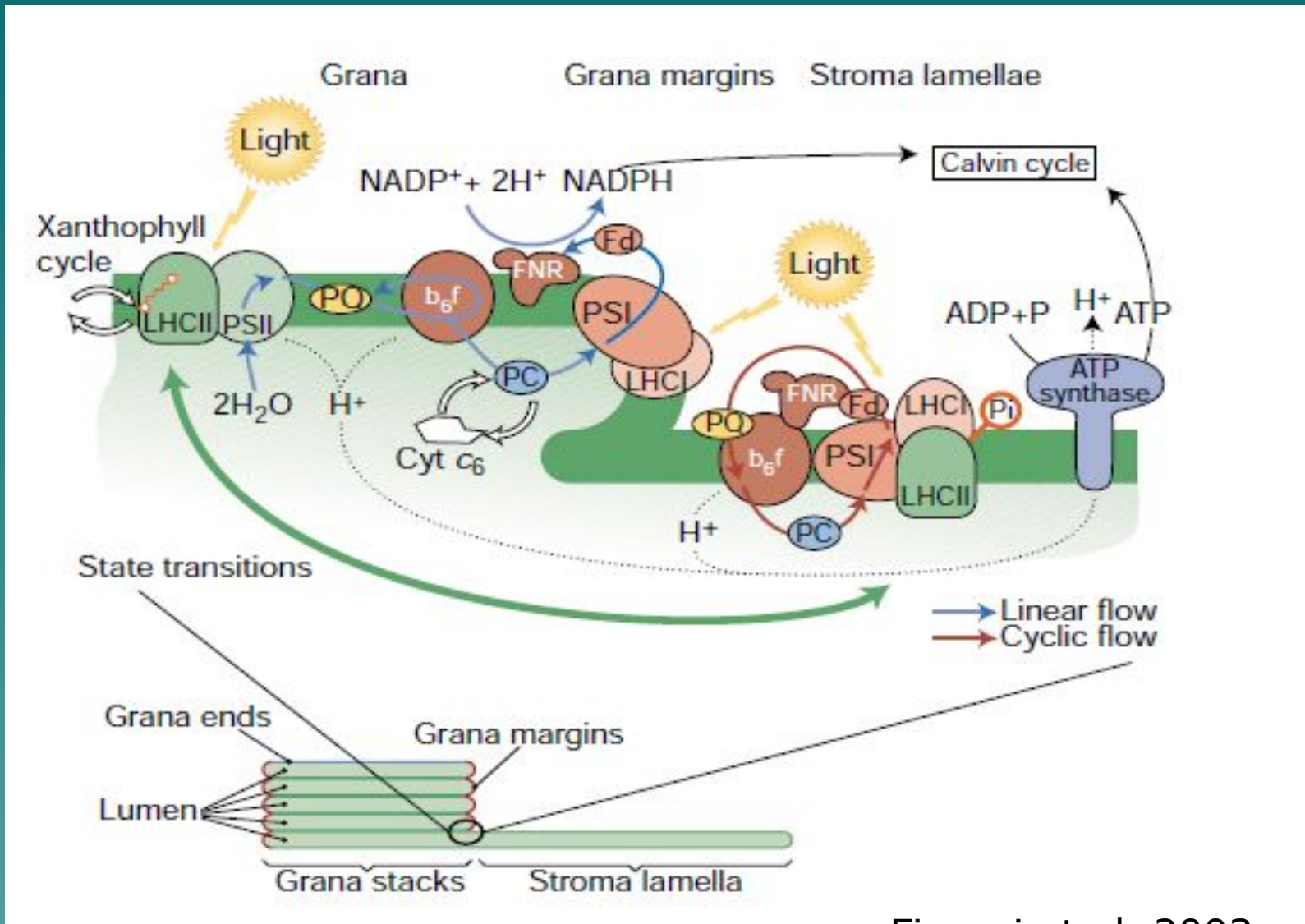
(Ballmoos et al. 2009)

Циклический транспорт электронов

NADPH из митохондрий (chlororespiration = chloroplast - respiration)



Циклический транспорт электронов





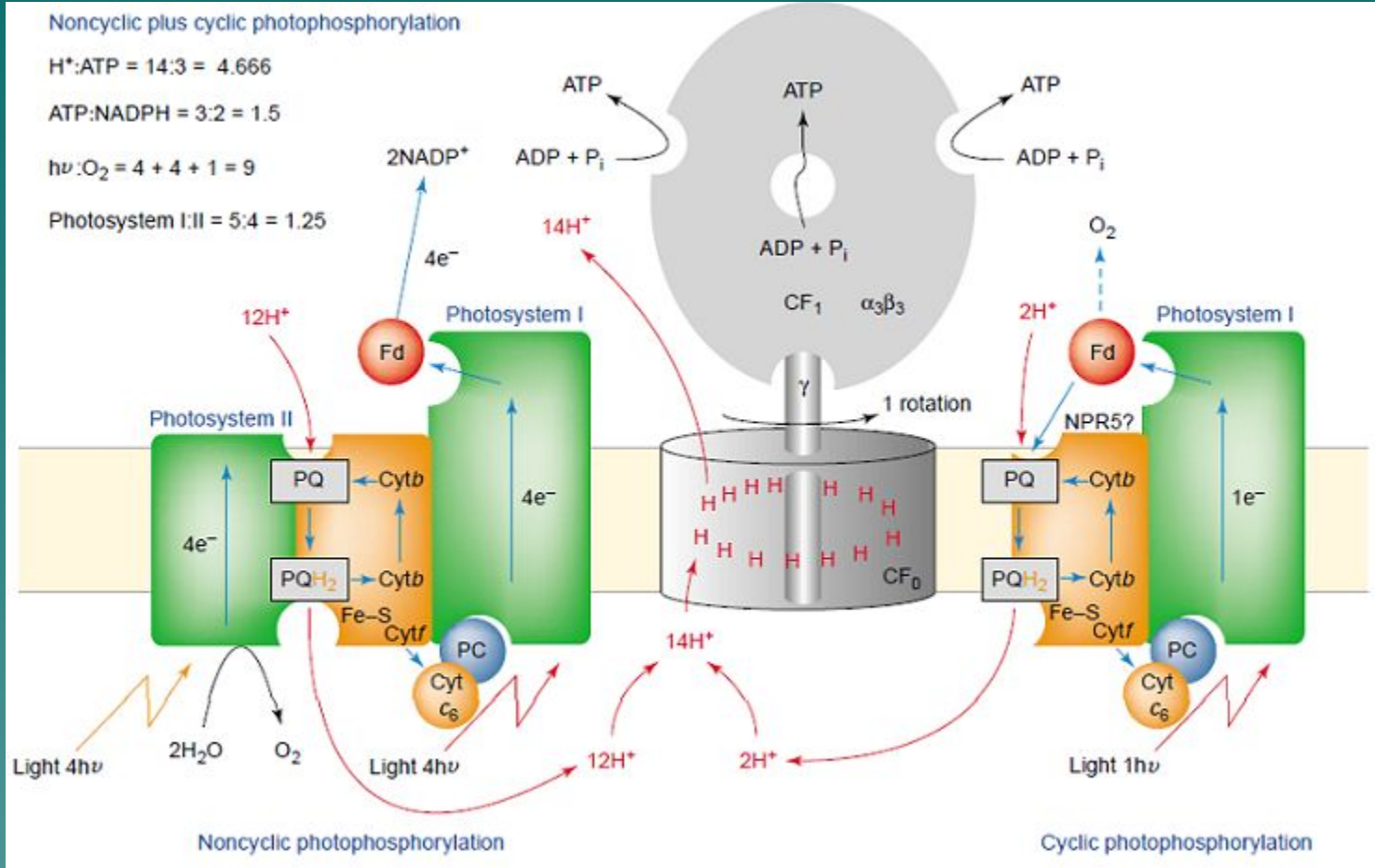
Noncyclic plus cyclic photophosphorylation

$$H^+:ATP = 14:3 = 4.666$$

$$ATP:NADPH = 3:2 = 1.5$$

$$h\nu:O_2 = 4 + 4 + 1 = 9$$

$$\text{Photosystem I:II} = 5:4 = 1.25$$



Методы исследования фотосистемы 2. Флуоресценция и люминесценция.

Флуоресценция в ФС2 является результатом главным образом дезактивации возбужденной (синглет) молекулы хлорофилла в антенне.

Исследовательская эффективность методов регистрации флуоресценции обусловлена взаимосвязью выхода флуоресценции с электронным транспортом в ФС2, что позволяет, регистрируя флуоресценцию, исследовать перенос электрона по ЭТЦ ФС2.

Выход флуоресценции зависит от фотохимического тушения. Он минимален, если нет разделения зарядов в ФС2 (Q_a не восстановлен, "открытые" реакционные центры). Уровень флуоресценции обозначается как **F₀**.

Выход флуоресценции максимален, если заряды в ФС2 разделены (Q_a восстановлен, "закрытые" реакционные центры). Уровень флуоресценции обозначается как **F_{max}**. **F_{max}** превышает **F₀** в 3-5 раз.

Разница **F_{max} – F₀** называется вариабельной флуоресценцией **F_v**. Источник вариабельной флуоресценции только ФС2. Увеличение выхода флуоресценции при восстановлении Q_a объясняется тем, что отрицательный заряд на Q_a подавляет реакцию разделения зарядов в паре [P680Pheo]. В результате этого квантовый выход разделения зарядов уменьшается и световая энергия, поглощенная ССК2, излучается молекулами хлорофилла ССК2 (флуоресценция).

Таким образом, выход флуоресценции в ФС2 зависит главным образом от степени восстановленности Q_a , что позволяет исследовать электронный транспорт с помощью флуоресценции.

Методы измерения флуоресценции:

- измерение кинетики затухания выхода флуоресценции после насыщающего импульса света;
- измерение кинетики индукции флуоресценции;
- измерение вариабельной флуоресценции.

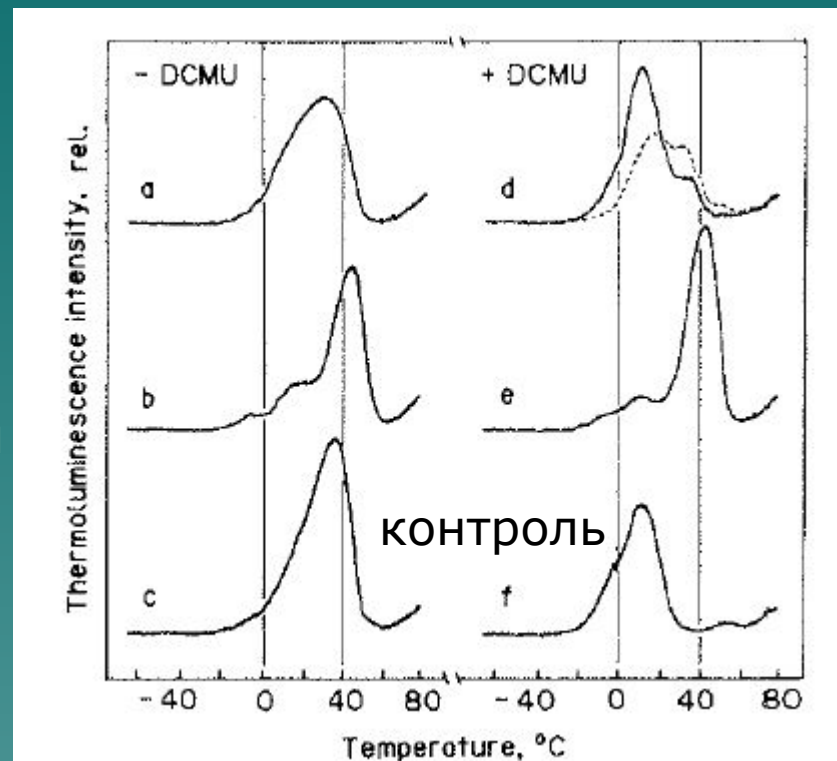
Методы исследования фотосистемы 2. Флуоресценция и люминесценция.

Люминесценция – регистрация квантов света, появляющихся при рекомбинации зарядов компонентов электрон-транспортной цепи.

Рекомбинация приводит к возбуждению P680.

- термолюминесценция;
- замедленная люминесценция

Термолюминесценция



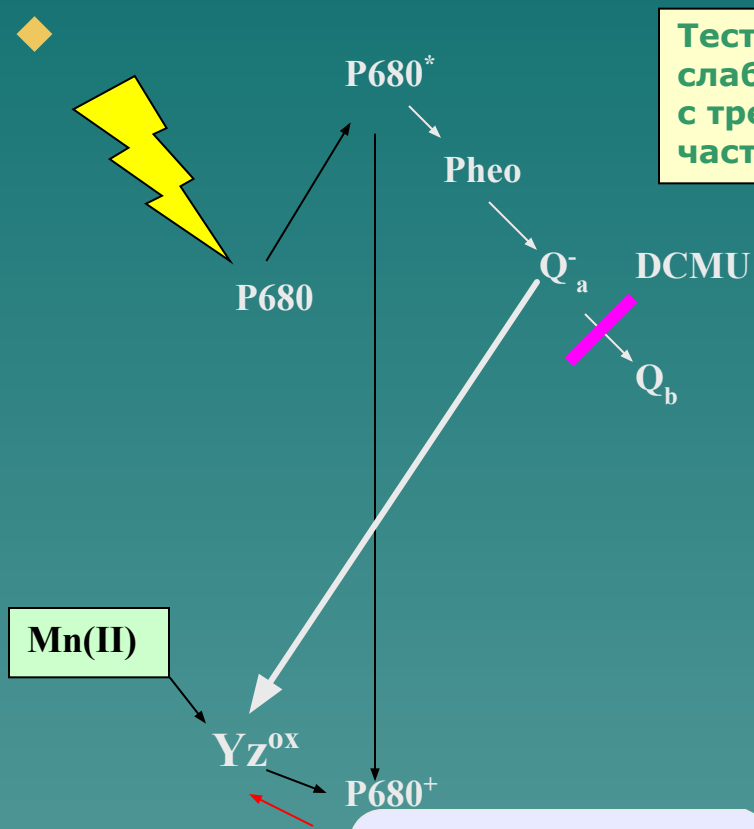
Ono&Inoue, 1989

S2Qb⁻

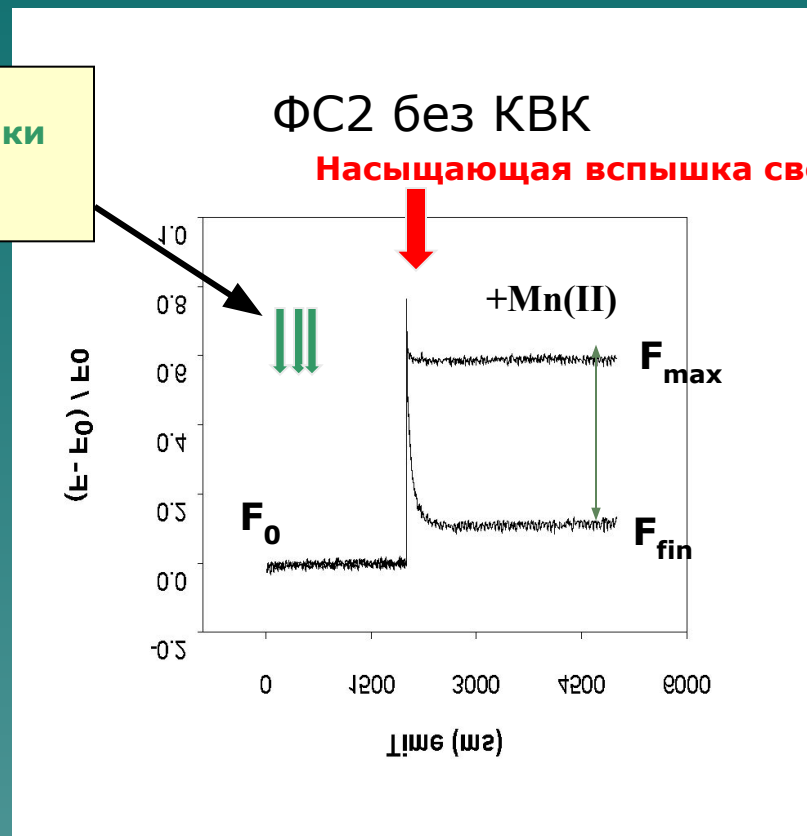
S2Qa⁻

Методы исследования фотосистемы 2.

Измерение кинетики уменьшения выхода флуоресценции после вспышки света



Тестирующие слабые вспышки с требуемой частотой



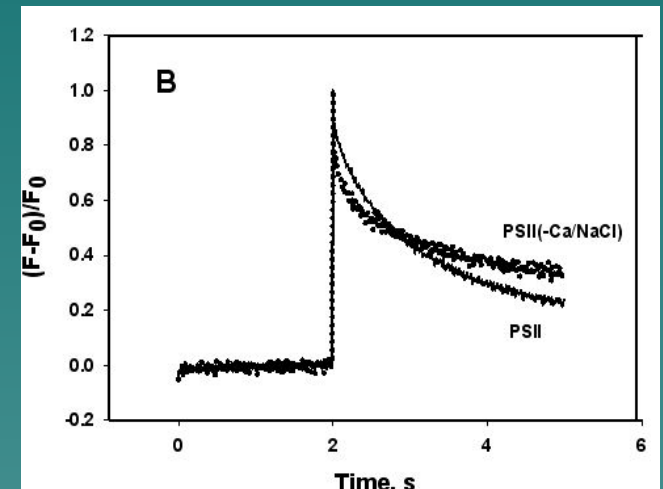
Скорость уменьшения выхода флуоресценции зависит от скорости рекомбинации зарядов $Y_z^{ox} - Q_A^-$

$F_{max} - F_{fin}$ отражает уровень восстановления Y_z

Методы исследования фотосистемы 2.

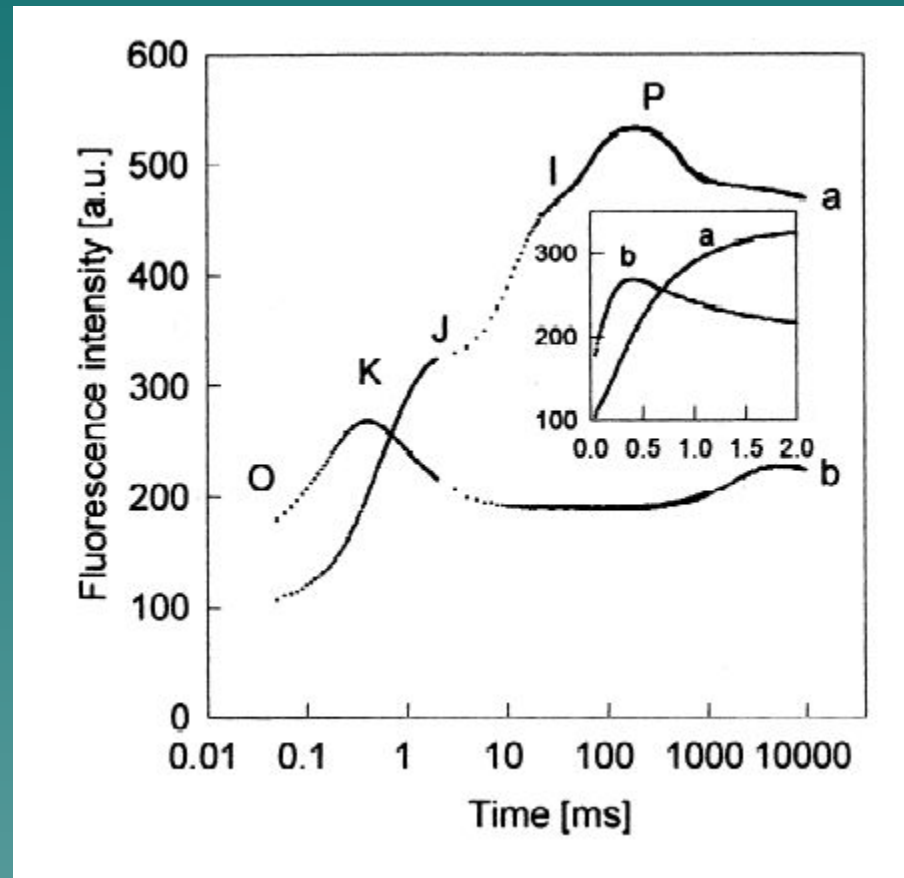
Измерение кинетики уменьшения выхода флуоресценции после вспышки света

- ◆ Кинетика уменьшения выхода флуоресценции, индуцированной вспышкой света:
- ◆ $Q_a^- \rightarrow Q_b^-$ $t_{1/2} = 100 - 250$ мкс
- ◆ $Q_a^- \rightarrow Q_b^-$ $t_{1/2} = 300 - 600$ мкс
- ◆ $Q_a^- \rightarrow Q_b^-$ участок свободен
 $t_{1/2} = 2 - 10$ мс
- ◆ $Q_a^- \rightarrow Q_b^-$ в ФС2(-Mn)
 $t_{1/2} = 30 - 40$ мс
(Rova M et al, 1998)
- ◆ $Q_a^- \rightarrow S_2$ рекомбинация $t_{1/2} =$ до 1-2 с
- ◆ $Q_a^- \rightarrow Yz'$ рекомбинация $t_{1/2} =$ десятки мс
(в ФС2 без КВК)



Методы исследования фотосистемы 2.

Кинетика индукции флуоресценции



Strasser, 1997

◆ Методы исследования фотосистемы 2. Замедленная флуоресценция

Figure 1. A measured PF signal.

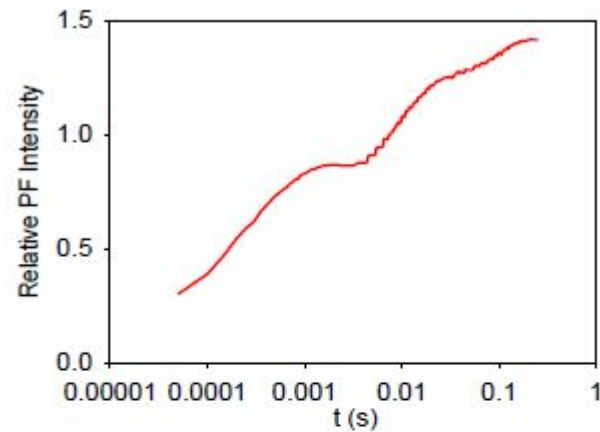
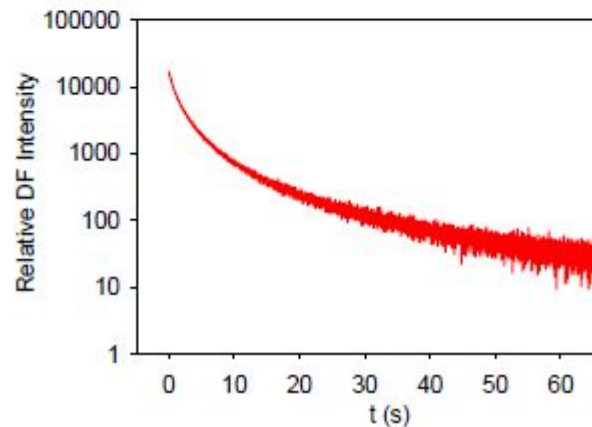
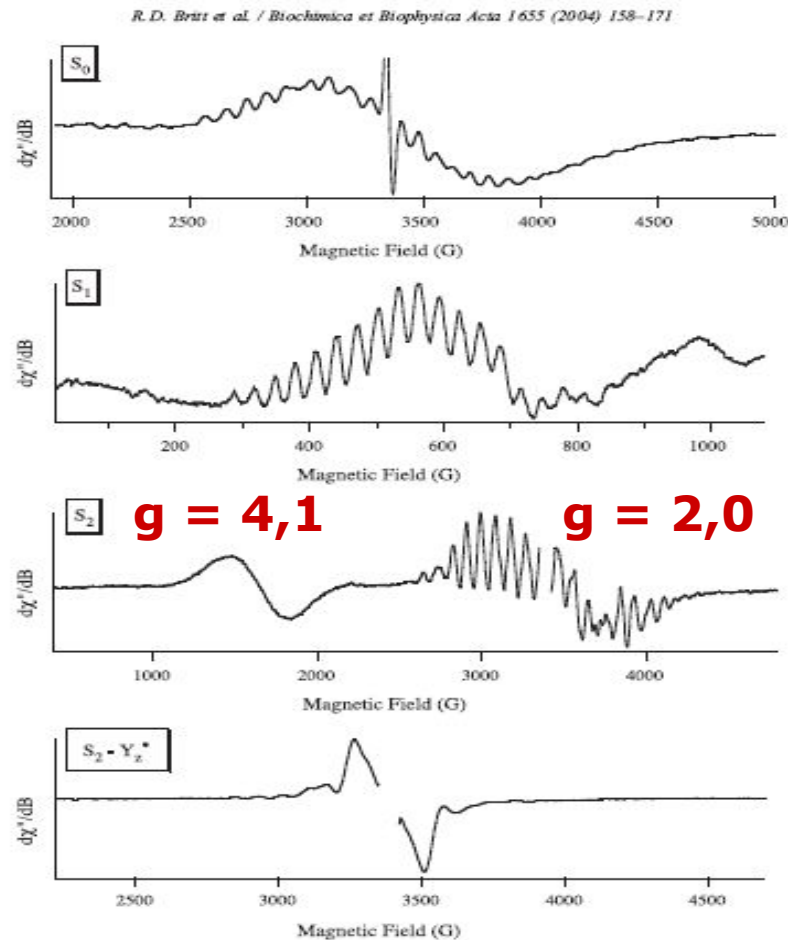


Figure 2. A measured DF signal.



Методы исследования фотосистемы 2. ЭПР

- ◆ ЭПР – практически все электрон-транспортные компоненты ФС2 дают сигнал ЭПР, но наиболее часто этот метод используется для исследования марганцевого кластера (сигнал S_2) и тирозинов Y_z и Y_d .



Методы исследования фотосистемы 2.

- ◆ **Полярография** – метод измерения концентрации кислорода в среде (соответственно, возможность измерения скорости окисления воды фотосистемой 2 на свету по выделению кислорода). Потенциал на электроде -650 мВ.
- ◆ **EXAFS** (**E**xtended **X**-ray **A**bsorption **F**ine **S**tructure, рентгеновское рассеяние, тонкая структура растянутого края поглощения).
- ◆ **Рентгеноструктурный анализ.**
- ◆ **Инфракрасная спектроскопия с Фурье разложением.**
- ◆ **Абсорбционная спектроскопия.**
- ◆ **Точечный мутагенез.**
- ◆ **ЯМР.**
- ◆ **Мёссбауэровская спектроскопия.**

Эволюция фотосистем.

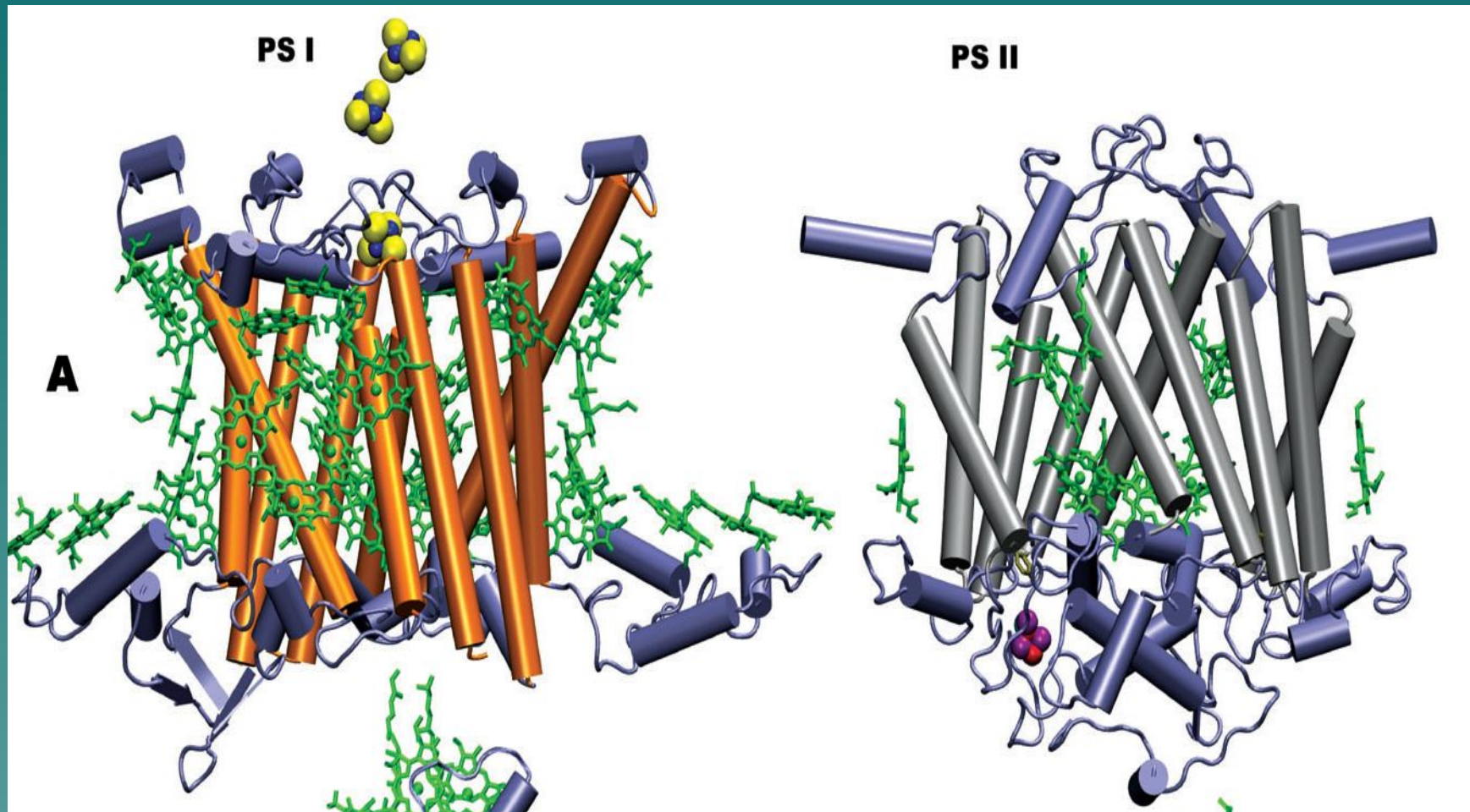
- ◆ **ФС1:** центральные белки PsaA и PsaB имеют по 11 трансмембранных спиралей и каждый белок состоит из 2 частей:
 - 6 спиралей образуют внутреннюю антенну и
 - 5 спиралей формируют реакционный центр.
- ◆ **ФС2:** ядро состоит из белков D1/D2 и CP43/CP47:
 - 6 спиралей каждого из белков CP43 и CP47 образуют внутреннюю антенну и
 - 5 спиралей каждого из белков D1 и D2 формируют реакционный центр.

Рентгеновский анализ кристаллов ФС1 и ФС2 показал очень интересные результаты:

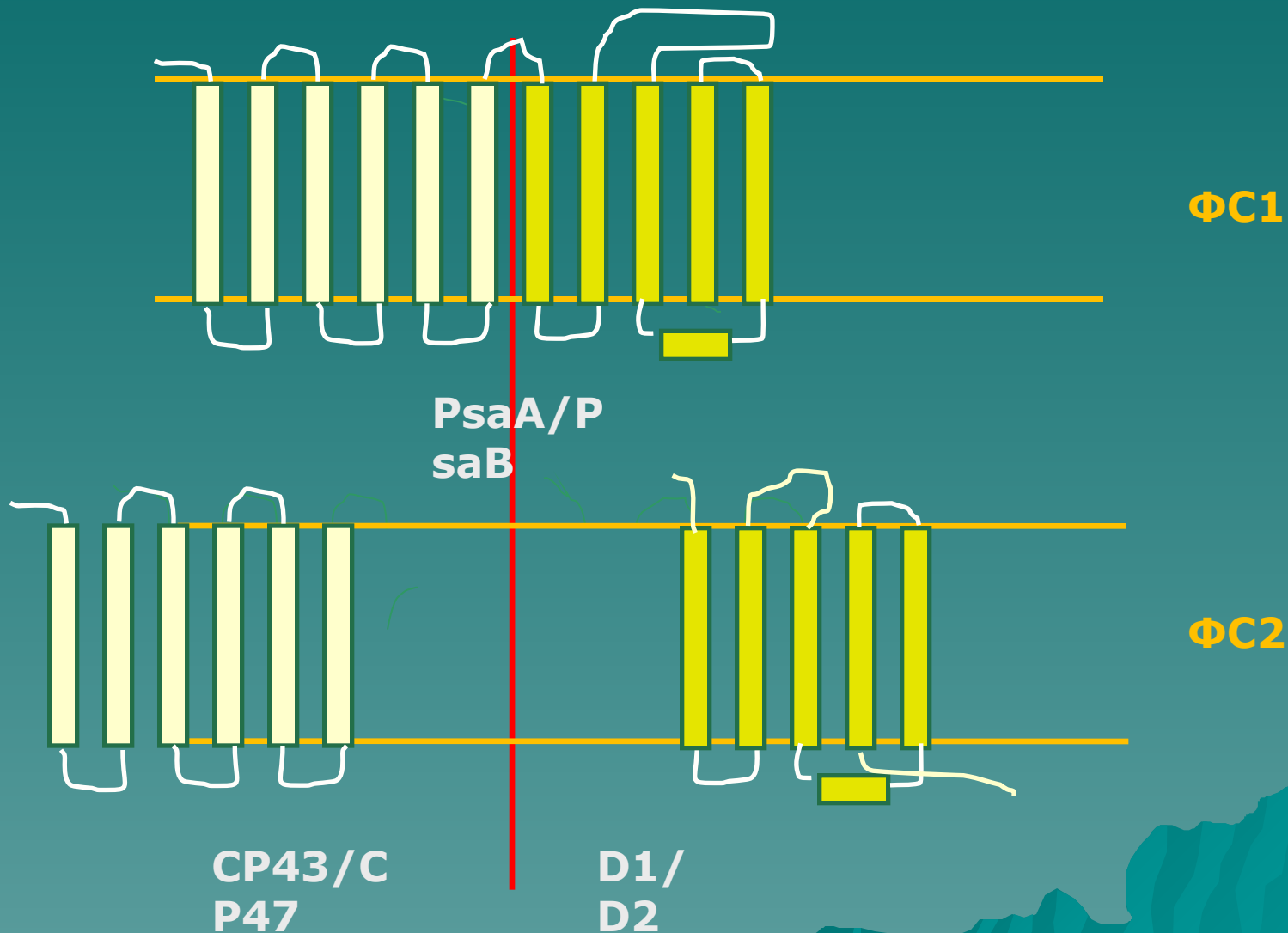
расположение в мембране спиралей белков D1 и D2 (по 5 спиралей) соответствует расположению трансмембранных участков реакционного центра ФС1, а

6 трансмембранных участков CP43 и CP47 расположены также, как и внутренняя антенна ФС1.

Расположение трансмембранных спиралей ФС1 и ФС2.



Эволюция фотосистем. Структура белка



Большое сходство в структурной организации фотосистем 1-го и 2-го типов позволило ряду авторов предположить, что эти фотосистемы имеют один эволюционный предшественник.



Эволюция. Происхождение фотосистем. Редокс переключатель (Allen, 2005)

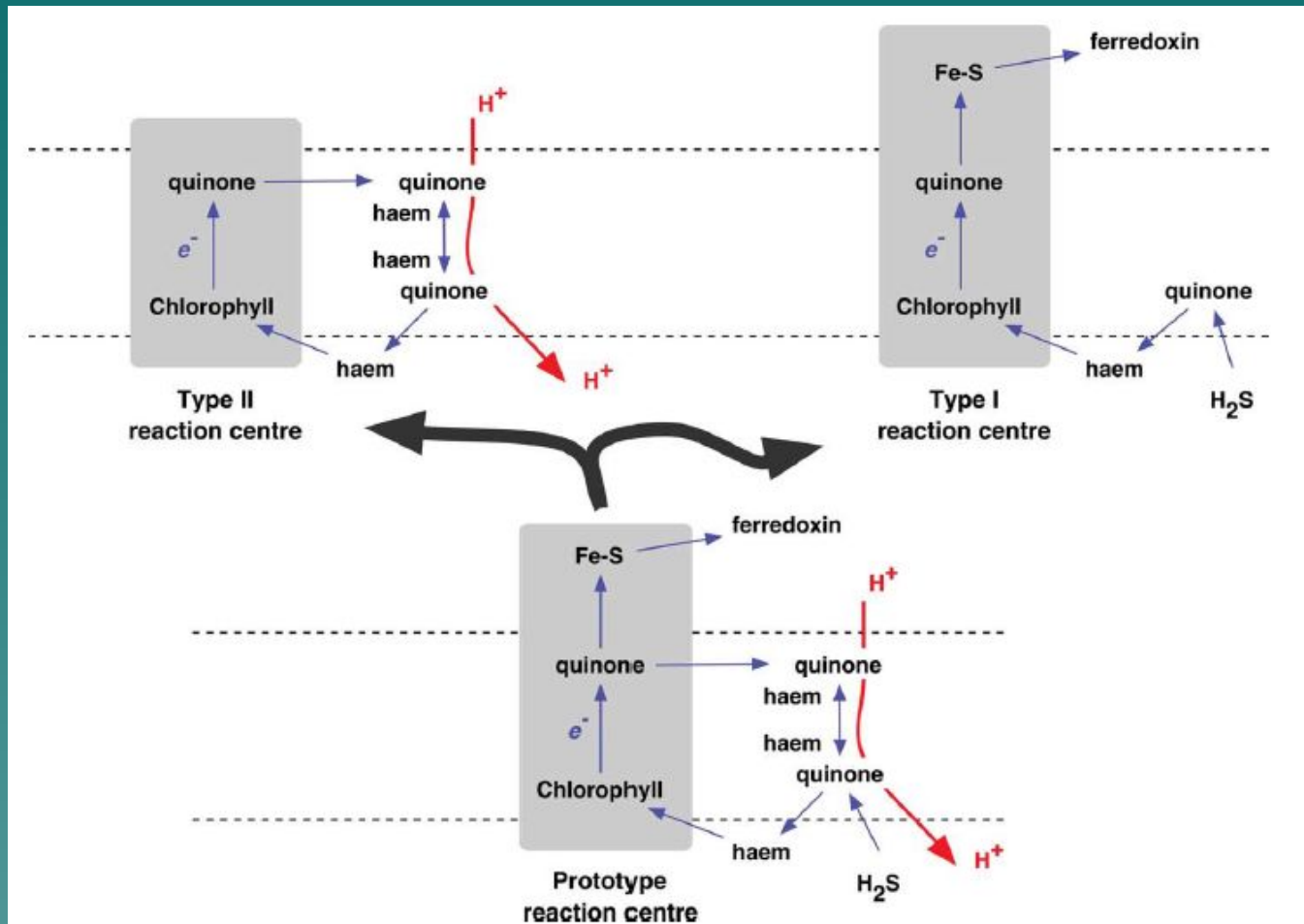
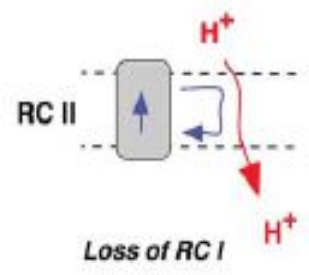
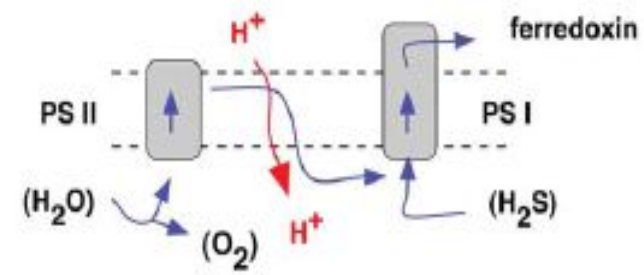


Fig. 2. Retention of type I and type II centres, selected by a redox switch. Type I (RC I) and type II (RC II) reaction centres separate, allowing specialisation and eventual loss of the redundant reaction centre in photoautotrophic (type I-containing) lineages (e.g., *Chlorobium*, *Heliobacillus* spp.) and in photoheterotrophic (type II-containing) lineages (e.g., *Rhodobacter*, *Rhodospirillum* spp.). However, a versatile, facultatively chemoautotrophic photosynthetic bacterium retains genes for both type I and type II reaction centres. In this hypothetical ancestor cyanobacteria and chloroplasts, expression of type I centre genes in the presence of H_2S is accompanied by silent type II genes, which are themselves induced under non-reducing conditions when type I genes become repressed. Subsequent loss of regulatory control allows co-existence of type I and type II reaction centres, with complementary functions. In place of H_2S , the type II centre, as photosystem II (PS II), oxidises water, liberating oxygen, and donating electrons to the type I centre, as photosystem I (PS I). The proposed loss of the redox regulatory switch replaces the logical (Boolean) relation "type I OR type II" (each type excluding the other) with "type I OR type II" (either is, and both are, allowed). This in turn leads to "type I AND type II" when interdependency of PS I and PS II becomes established.

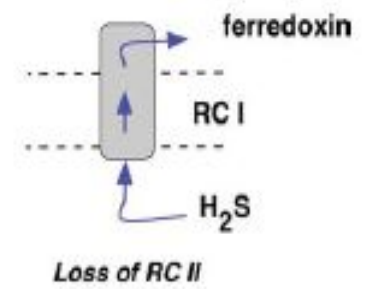
Bacteria with RC II
Rhodospirillum, Rhodobacter



Bacteria with RC I and RC II
 Non-oxygen evolving (predicted)
 Oxygen-evolving (cyanobacteria; most chloroplasts)
 Facultative (*Oscillatoria limnetica*; heterocysts; C₄ chloroplasts)

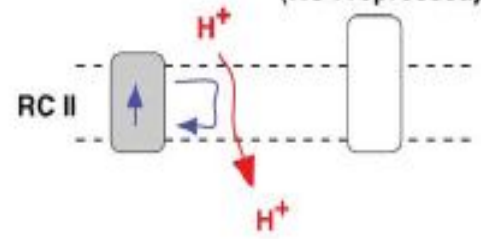


Bacteria with RC I
Chlorobium, Hellobacterium



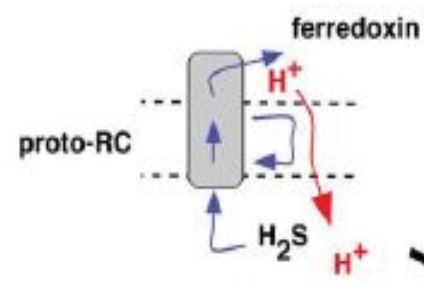
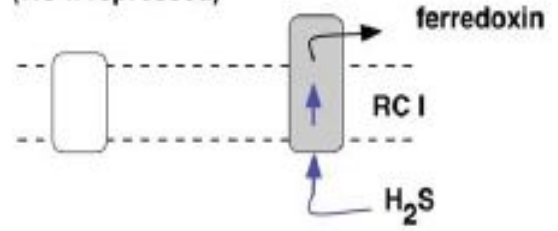
"XOR" --> "AND" ↑
 Loss of regulation

non-reducing conditions
 (RC I repressed)

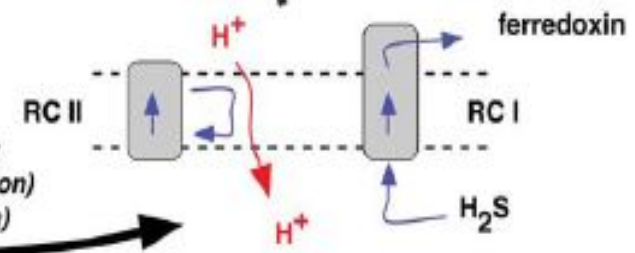


redox regulation
 of gene expression

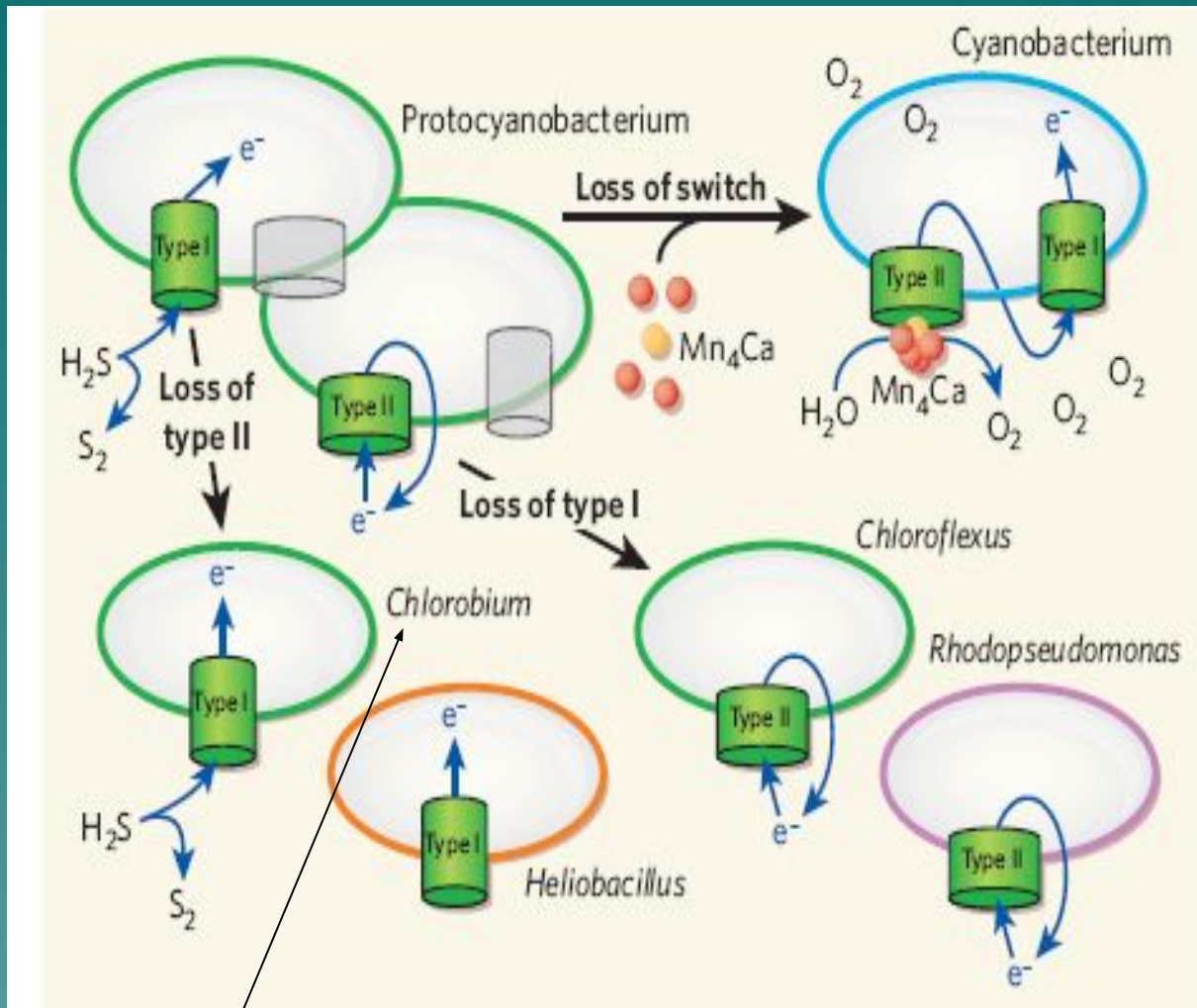
reducing conditions, H₂S
 (RC II repressed)



Duplication and specialisation;
 selection for RC I (reducing function)
 OR RC II (protonmotive function)



Эволюция ФС2



В цианобактериях *Oscillatoria limnetica* в присутствии H₂S гены ФС2 выключаются и фотосинтез осуществляется как в *Chlorobium*.

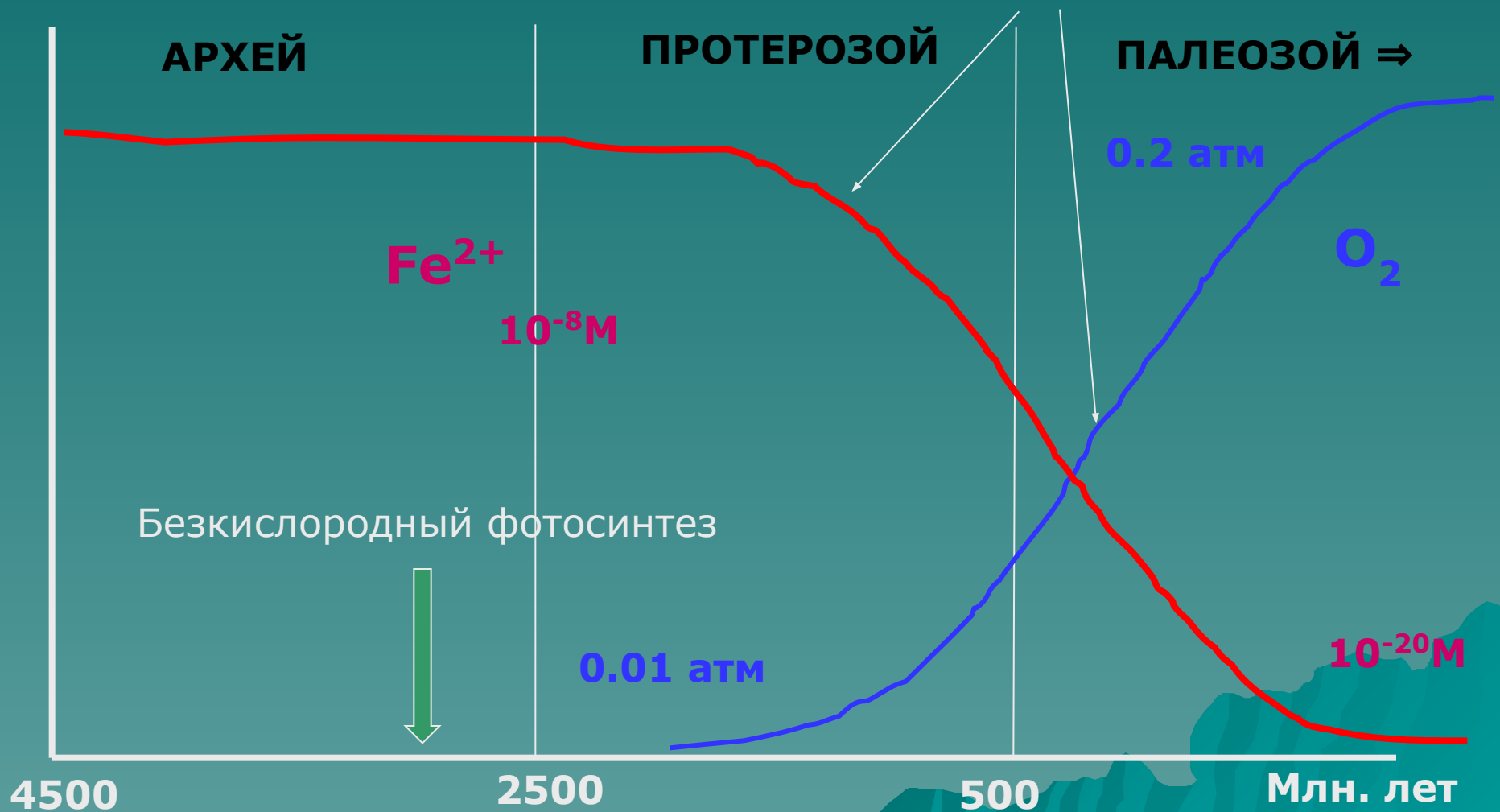
Chloroflexus имеет ССК как *Chlorobium*.

Анаэробные зеленые бактерии

Allen & Martin, 2007

Эволюция ФС2

Согласно геохимическим данным исследований осаднения пород трехвалентного железа и марганца



Возможные доноры электронов до использования воды:

Fe(II)

H₂S

H₂O₂ – легко окисляемый донор, для реакции окисления известен фермент – марганцевая каталаза

CO₂

СИММЕТРИЯ МЕЖДУ СООН КОНЦЕВЫМИ УЧАСТКАМИ ПОЛИПЕПТИДОВ D1 И D2



(Mn)4Ca кластер синтезирует молекулярную связь
между атомами кислорода O = O

Mn-связывающие аминокислоты

D1

.... SVVDSQGRVINTWAD II NRANLGMEVMHERNAHNFDLDA

344

D2

...PEFETFYTKNIIINEGIRAWMAAQDQPHENLIFPEEVLPRG

350

Fe²⁺-связывающие аминокислоты в рибонуклеотидредуктазе,
метанмонооксигеназе расщепляет молекулярную связь между атомами
кислорода O = O

Примеры использования фотосистем в биотехнологии

- ◆ Глобальное потребление энергии в настоящее время около 17 TW/год. Около 40% энергии потребляют США и Европейский Союз.
- ◆ В 2020 году потребление возрастет до 20TW.
- ◆ 85% энергии дают ископаемые источники энергии (нефть, газ, уголь).
- ◆ Основной источник энергии для Земли – Солнце: 100 000 TW/год.
- ◆ Энергии, поступающей от Солнца в течение 1 часа, достаточно для покрытия годовой потребности населения Земли. (Barber, 2013)

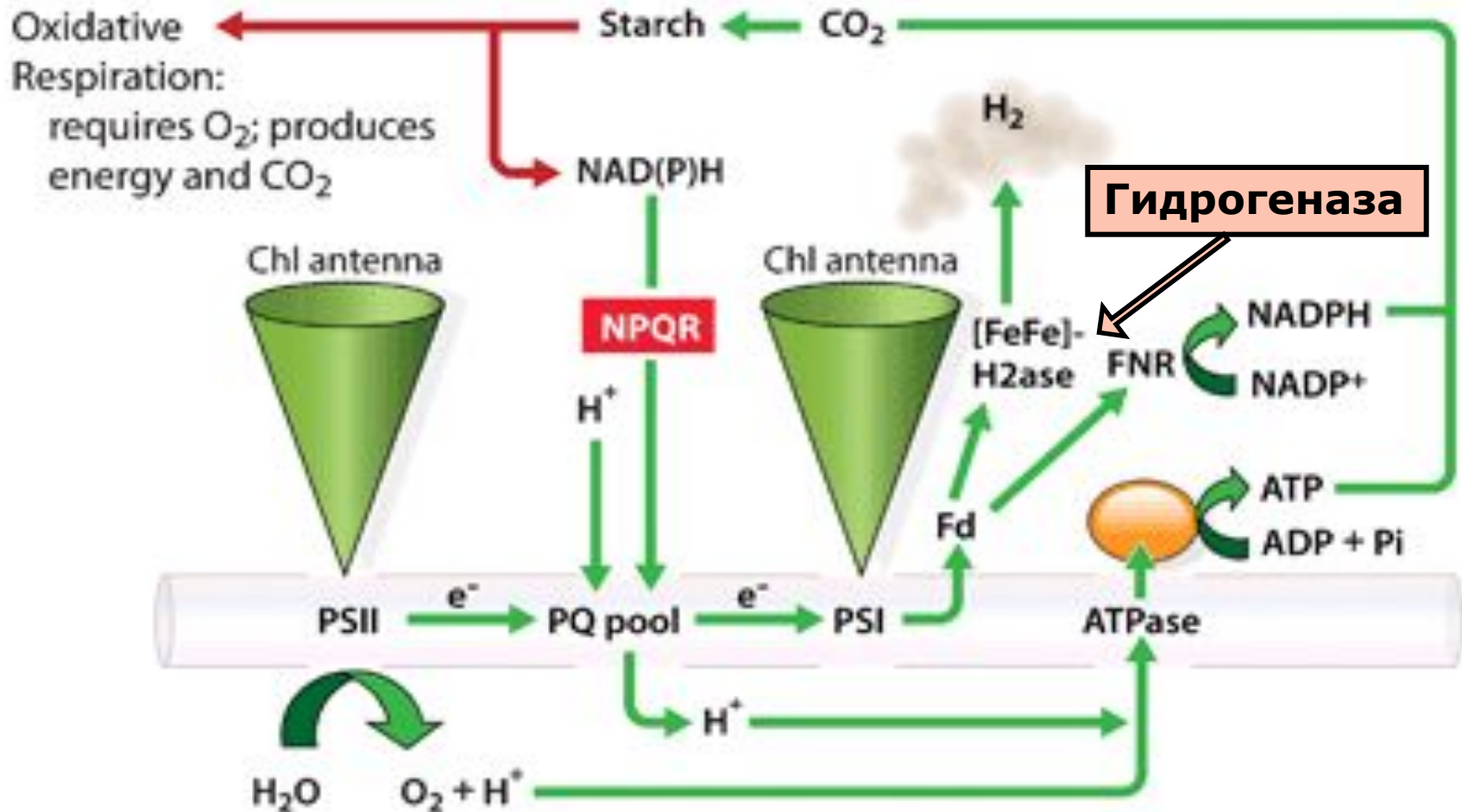
Примеры использования фотосистем в биотехнологии

1. **Фотоводород.**

Фотосинтетические бактерии, цианобактерии и одноклеточные зеленые водоросли могут на свету выделять водород. Механизм выделения и ферменты, участвующие в этом процессе, различаются.

Пример: одноклеточные зеленые водоросли. Выделение H_2 начинается после темновой инкубации **в анаэробных условиях**. Эти условия инициируют синтез фермента - **гидрогеназы**, который синтезирует водород, используя ионы водорода и электроны.

Механизм выделения водорода в одноклеточных зеленых водорослях



Источником электронов для гидрогеназы является ферредоксин, восстанавливаемый ФС1. В свою очередь, ФС1 восстанавливается через цепь переносчиков электронами, появляющимися при окислении воды кислород-выделяющим комплексом ФС2.

- Гидрогеназа относится к классу железо-содержащих гидрогеназ и **инактивируется кислородом**.

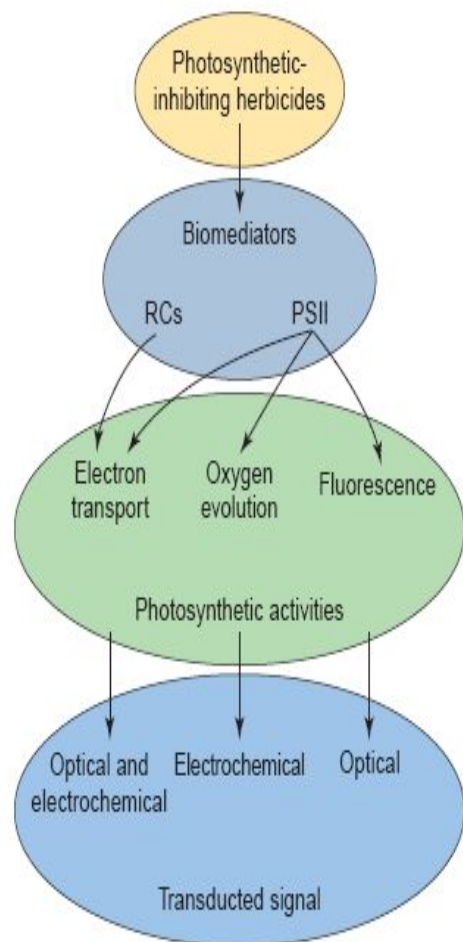
- Выделение водорода продолжается очень недолго – 30-90 с, т.к. работа ФС2 сопровождается выделением кислорода, что приводит к инактивации гидрогеназы.

- Поэтому, исследуются различные подходы с целью уменьшения эффекта кислорода. Например, разделение во времени синтеза кислорода и водорода (**выращивание в условиях недостатка серы**), повышение устойчивости гидрогеназы к действию кислорода (**канал**) и т. д.

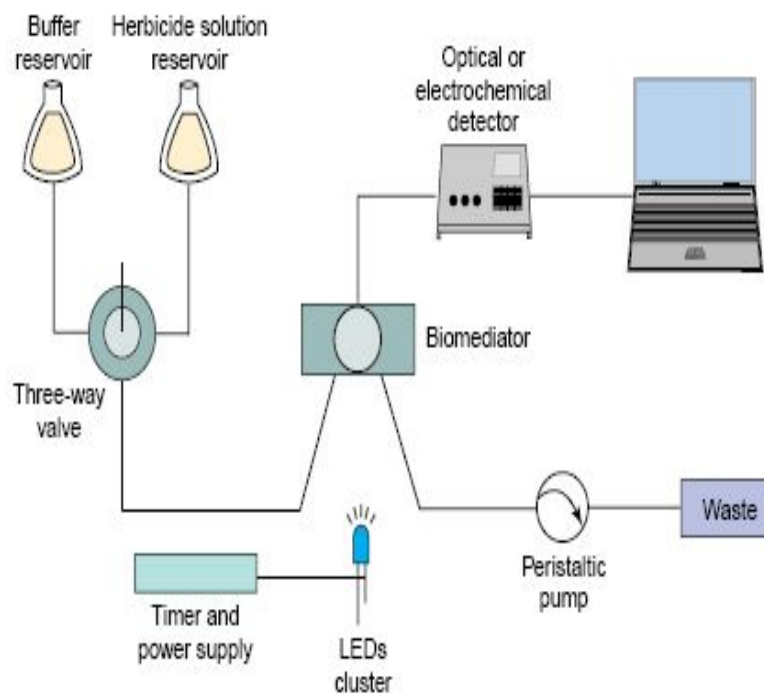
- Выход водорода увеличивается до 2-2,5 мл H₂/литр культуры в час. Непрерывное выделение водорода может продолжаться 24 – 70 час.

2. Биосенсоры.

Для обнаружения гербицидов и тяжелых металлов в воде, почве, продуктах.



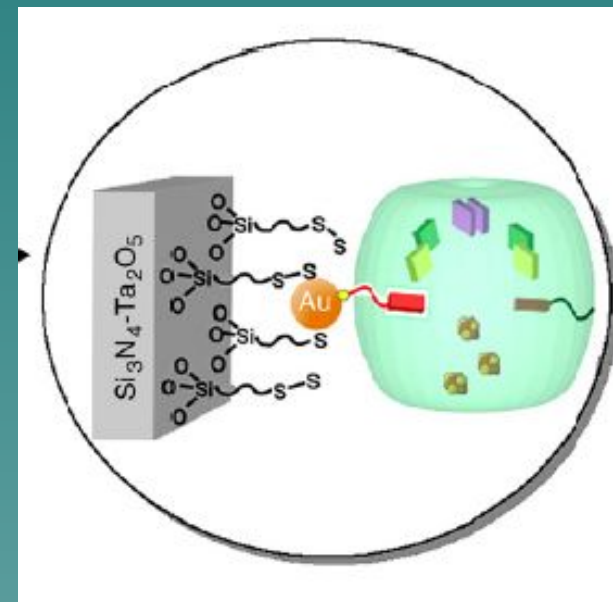
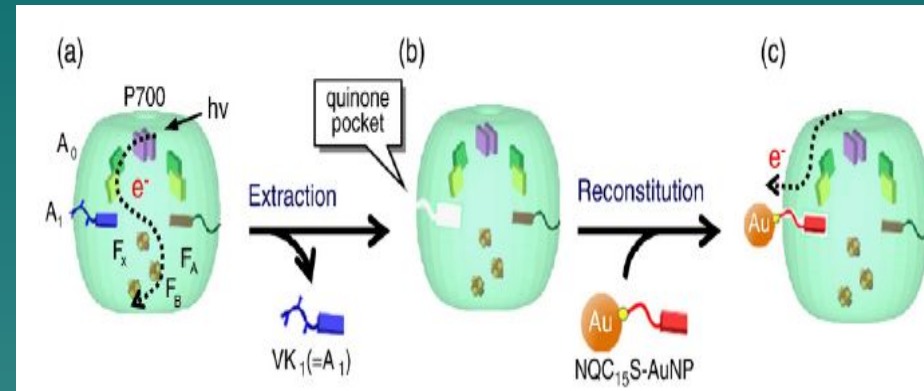
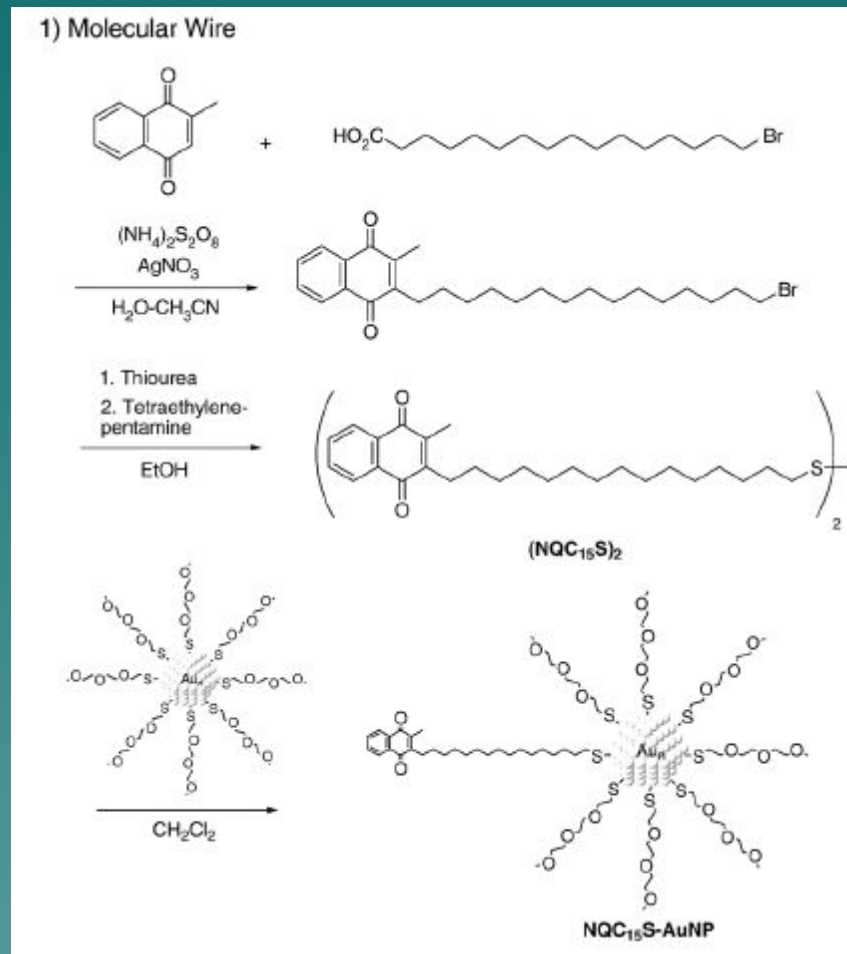
TRENDS in Biotechnology



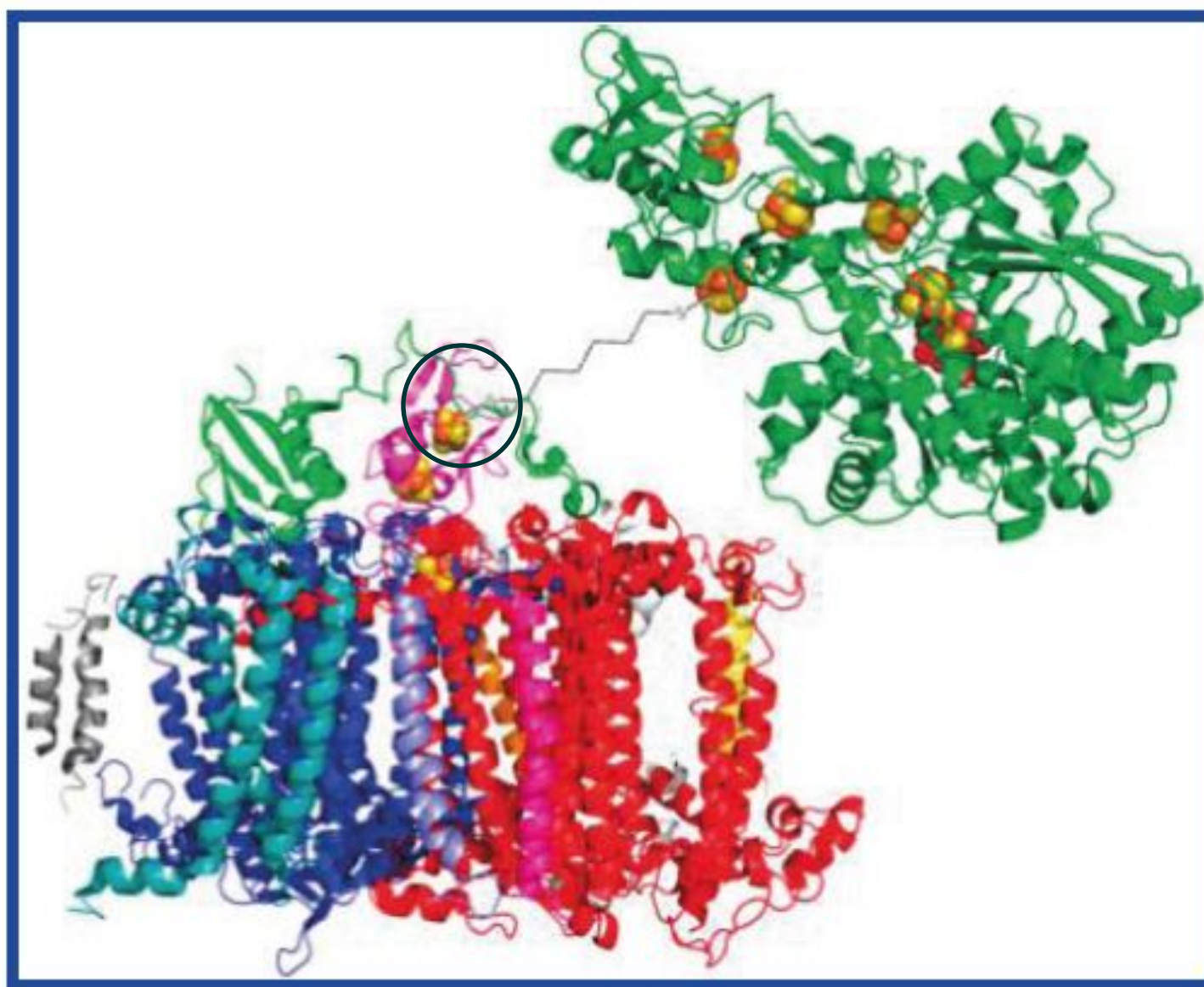
TRENDS in Biotechnology

3. Био-фотосенсор.

Фотосистема 1 из термоустойчивых цианобактерий соединена молекулярной "проводочкой" с транзистором. (Terasaki et al. 2007).



Фотосистема 1 соединена молекулярной "проводочкой" с гидрогеназой (Lubner et al., 2010).



Литература

- ◆ Orr L., Govindjee "Photosynthesis Web resources"
Photosynthesis Res (2013) 115:
179-214