

## МАТЕРИАЛЬНО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС РОСТА КЛЕТОК ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ ОРГАНИЗМОВ С ДВУМЯ ФОТОСИСТЕМАМИ

Минкевич И. Г., Фурсова П. В., Тёрлова Л. Д., Цыганков А. А.,  
Ризниченко Г. Ю.

*Описаны принципы теории материально-энергетического баланса метаболизма клеток, включая определение обобщенной единицы восстановленности химических соединений — редоксона. Предложена схема баланса редоксонов, высокоэнергетических протонов и макроэргических связей в метаболизме клеток фотосинтезирующих организмов с двумя фотосистемами. Сформулированы уравнения баланса, на основе которых получены стехиометрические взаимосвязи между основными метаболическими потоками и величина квантового выхода биомассы, выраженные через биоэнергетические параметры клеток.*

**Введение.** Фотосинтезирующие организмы, одноклеточные и многоклеточные, играют ключевую роль в биосфере, так как именно они переводят углерод  $\text{CO}_2$  в органическую форму за счет энергии солнечного света и тем самым служат главным источником органического вещества на Земле, запасают энергию света в этом веществе и поддерживают баланс свободного кислорода и свободной двуокиси углерода в атмосфере.

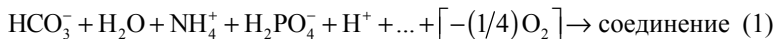
При исследовании жизнедеятельности этих организмов важное место занимают оценка эффективности и скорости процесса фотосинтеза, а также изучение возможности мониторинга фотосинтетической активности в биосфере. Эти задачи решаются как экспериментальными методами, так и теоретически, с помощью математических моделей. Последние большей частью посвящены кинетике фотосинтеза — зависимости скоростей потока электронов через фотосистемы I и II, фотосинтетическую электрон-транспортную цепь, роста биомассы клеток от условий среды. В то же время стехиометрия роста таких клеток исследована гораздо меньше.

Эффективным теоретическим инструментом для решения таких задач является метод материально-энергетического баланса (Minkevich,

1982; 1983; Minkevich, Eroshin, 1973; Минкевич, 2005; Минкевич, Ерошин, 1976). Впервые приложение этого метода к фотосинтезирующим микроорганизмам осуществил Л.Е. Эрикссон с сотр. (Lee, Erickson, 1987). Попытка рассмотрения элементного баланса метаболизма фотосинтезирующих клеток сделана в (Kroon, Thoms, 2006). Детально проанализирован материально-энергетический баланс роста бактерий с одной фотосистемой (Minkevich et al., 2004).

Данная работа посвящена теоретическому исследованию материально-энергетического баланса фотосинтезирующих клеток с двумя фотосистемами, включая взаимосвязь между скоростями абсорбции света клетками и роста биомассы и величину квантового выхода биомассы.

**Метод исследования.** При изучении баланса метаболических потоков в данной работе используется введенная нами ранее универсальная единица восстановленности химических соединений — редоксон (RO) (Minkevich, 1982; 2005). Эта единица оценивает восстановленность любого химического соединения относительно уровня следующих веществ: двуокись углерода, вода, аммоний, ортофосфат,  $H^+$  и т.д. (все в состоянии водного раствора). Она соответствует реакции образования любого соединения по схеме



Вещества в левой части (1) названы базисными веществами, а их совокупность — физиологическим базисом (Minkevich, 1982). Уравнение (1), как и любое уравнение образования химического соединения, носит формальный характер. От таких уравнений не требуется их реальная осуществимость в виде одноступенчатой или многоступенчатой реакции. Они должны удовлетворять только требованию сбалансированности по всем химическим элементам и электрическому заряду. Эти уравнения используются для определения термодинамических свойств химических соединений относительно той или иной системы отсчета. Обычно нулевой уровень стандартных значений энтальпии  $H^0$ , свободной энергии  $G^0$  и т.д. приписывается химическим элементам. Здесь принят другой нулевой уровень  $G^0$ ,  $H^0$ , приведенный выше. Вычитание кислорода соответствует восстановлению всех прочих веществ. Кислород взят в виде  $\left[ -(1/4)O_2 \right]$  для пересчета его количества на число электронов, которые будут акцептированы свободным кислородом при

реакции, обратной процессу (1) (окисление соединения). Вложение «вещества»  $[-(1/4)O_2]$  соответствует восстановлению всей остальной совокупности базисных веществ на одну единицу восстановленности — редоксон (Minkevich, 1982). Электрон как физическая частица также представим в виде (1):  $(1/2)H_2O - H^+ + [-(1/4)O_2] = e^-$  и поэтому имеет восстановленность величиной в один RO. Поэтому электрон-транспортную цепь (ЭТЦ) можно рассматривать как редоксон-транспортную цепь. Молекула кислорода имеет  $-4$  RO. Редоксон соединяет в себе «кислородное» и электронное определения восстановления.

Согласно вышесказанному, количество любого вещества (индивидуального соединения или любой смеси, в том числе «сухой» биомассы клеток), восстановленного относительно уровня двуокиси углерода, воды и т.д., может быть измерено числом RO, которое однозначно связано с массой и элементным составом вещества. Обозначим массу и число RO для углеродсодержащего вещества состава  $CH_pO_nN_q$  как  $m$  и  $N_{RO}$ , для  $O_2$  как  $m^{ox}$  и  $N_{RO}^{ox}$ . Связь массы и числа редоксонов:

$$N_{RO} = \frac{\gamma\sigma}{12} m \quad -N_{RO}^{ox} = |N_{RO}^{ox}| = \frac{\gamma\sigma}{12} m^{ox} \quad (2)$$

где  $\sigma$  — массовая доля углерода в массе вещества  $CH_pO_nN_q$ ,  $\gamma = 4 + p - 2n - 3q$  — степень восстановленности углерода (среднее число RO на 1 атом C).

Следствием закона сохранения вещества по каждому химическому элементу является сохранение числа редоксонов в любой химической реакции (число RO в субстратах равно числу RO в продуктах). Поэтому поток вещества через реакцию одновременно является потоком единиц восстановленности — RO. Скорости потоков органического вещества, проходящие через метаболические пути, а также потоков электронов, протекающие через ЭТЦ, могут быть измерены общей единицей измерения — числом RO метаболитов или  $e^-$ , идущих по ЭТЦ, в расчете на 1 экв. RO (1 эквивалент = число Авогадро штук) существующей «сухой» биомассы клетки в единицу времени (то есть, минута<sup>-1</sup>, час<sup>-1</sup> и т.д.).

Термодинамические параметры химических соединений принято выражать в расчете на моль или на единицу массы. Конечно, для восстановленных соединений эти параметры могут быть пересчитаны также на один эквивалент (моль) редоксонов. Далее будем говорить о

среднем энергетическом уровне редоксонов в том или ином веществе, подразумеваемая под этим разность величин стандартной свободной энергии Гиббса, энтальпии или внутренней энергии между данным веществом и набором базисных веществ с соответствующими стехиометрическими коэффициентами; каждая из этих величин – в расчете на 1 экв. RO. Обозначим из соответственно как  $G^{RO}$ ,  $H^{RO}$  и  $U^{RO}$ .

Важным свойством органических соединений является то, что  $G^{RO}$ ,  $H^{RO}$  и  $U^{RO}$  в них имеют значения, близкие друг к другу (все три величины между собой для каждого вещества и каждая из величин для разных веществ) (Минкевич, 2005). Для индивидуальных соединений в водном состоянии  $G^{RO} = 115.6$  кДж/экв.RO  $\pm 4\%$ ,  $H^{RO} = 111.8$  кДж/экв.RO  $\pm 2\%$ . Для сухой биомассы клеток свободная энергия не определена, но энтальпию ввиду малости ее зависимости от концентраций веществ можно считать определенной и равной теплоте сгорания в кислороде до базисных веществ из (1) как продуктов сгорания. Для образцов биомассы различных микроорганизмов  $H^{RO} = 114$  кДж/экв.RO  $\pm 4.6\%$  (Минкевич, 2005). Внутренняя энергия близка к энтальпии. Величины  $G^{RO}$ ,  $H^{RO}$  и  $U^{RO}$  можно рассматривать как характеристики энергетического уровня редоксонов относительно базисных веществ.

Из вышесказанного следует, что в органических веществах, включая биомассу клеток, энергетический уровень RO близок к постоянному универсальному значению, что обеспечивает наличие большого количества обратимых биохимических реакций. Небольшие «ступеньки» величины  $G^{RO}$  приводят к смещению равновесия в сторону продуктов или субстратов. За счет снижения величины  $G^{RO}$  у продуктов реакции по сравнению с субстратами в ряде мест метаболизма имеет место сопряжение данной реакции с реакцией образования АТФ (или другого нуклеозидтрифосфата) путем субстратного фосфорилирования. Если величина  $G^{RO}$  продуктов реакции в целом выше, чем у субстратов, то такая реакция становится возможной вследствие ее сопряжения с реакцией гидролиза АТФ.

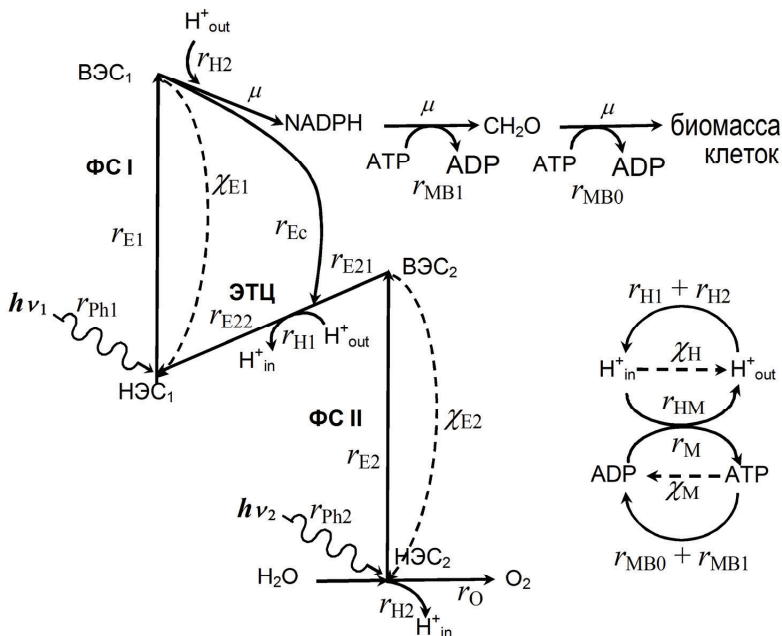
Для редоксонов, идущих по ЭТЦ, эта закономерность нарушается вследствие того, что переносчики электронов являются большими молекулами с включениями атомов металлов (Fe, Cu), имеющих иной, чем органические молекулы, уровень  $G^{RO}$ . Поэтому, например, в дыхательной цепи митохондрий или бактерий энергетический уровень редоксо-

нов, *переносимых переносчиками*, постепенно снижается от среднего уровня для органических молекул до нуля, за счет чего происходит запасание свободной энергии в форме высокого трансмембранного электрохимического потенциала протонов, а затем передача ее макроэргическим связям в АТФ. Аналогично функционирует ЭТЦ тилакоидов (с точки зрения конверсии энергии та особенность, что транспорт протонов в тилакоидах имеет направление, противоположное тому, что в митохондриях, не имеет значения).

Баланс редоксонов назван материально-энергетическим балансом, потому что, если указано, какое количество RO содержит данное вещество, то с высокой степенью точности указывается и *общее* количество энергии, запасенной в нем. Подчеркнем еще раз, что последнее относится и к полному содержанию RO в молекулах переносчиков электронов в ЭТЦ, но не к одному-двум  $e^-$ , с которыми связана разность содержания RO между окисленным и восстановленным состояниями переносчика.

Таким образом, метод теоретического анализа, на котором основана данная работа, представляет собой формулирование и решение системы уравнений баланса редоксонов в метаболических потоках фотосинтезирующей клетки и баланса сопряженных с этим реакций образования и затраты трансмембранного градиента протонов, ВЭП (высокий трансмембранный электрохимический потенциал) и макроэргических соединений (АТФ, GTP и т.д.).

**Схема баланса.** Схема баланса редоксонов (RO), макроэргических связей (МЭС) и высокоэнергетических протонов (ВЭП) в клетках фотосинтезирующих организмов с двумя фотосистемами показана на рис. 1. Скорости потоков обозначены: для RO буквами  $r_E$ , для МЭС —  $r_M$ , для ВЭП —  $r_H$ ; обозначения различаются вторыми буквами или цифрами в нижних индексах. Скорости абсорбции фотонов фотосистемами —  $r_{ph1}$  и  $r_{ph2}$ . Отдельное (традиционное) обозначение принято для скорости роста биомассы —  $\mu$ . Все скорости являются удельными: они измеряются, соответственно, в экв. RO, МЭС, ВЭП или фотонов на 1 экв. RO существующей в данный момент биомассы в час, то есть,  $ч^{-1}$ . Удельные скорости «утечек» (процессов диссипации энергии) обозначены через  $\chi$  с аналогичными нижними индексами. Процессы «утечек» показаны штриховыми линиями, остальные потоки — сплошными линиями.



**Рис. 1.** Схема материально-энергетического баланса фотосинтезирующей клетки с двумя фотосистемами.  $\Phi\text{C I}$  и  $\Phi\text{C II}$  — фотосистемы I и II; НЭС и ВЭС — низко- и высокоэнергетические состояния электрона в переносчиках фотосистем; ЭТЦ — электрон-транспортная цепь;  $\text{H}^+_{\text{in}}$  и  $\text{H}^+_{\text{out}}$  — протоны, локализованные внутри и вне тилакоидов. В правой нижней части рисунка изображен отдельно баланс протонов и макроэнергетических связей. Скорости процессов указаны возле соответствующих линий; обозначения описаны в тексте.

В отличие от общей схемы баланса рис. 1 известная Z-схема фотосинтеза не позволяет описать потоки масс и энергии с использованием одной единицы измерения. При восстановлении молекулы воды образуются два электрона, имеющие  $+2 \text{ RO}$ , атом кислорода, имеющий  $-2 \text{ RO}$ , и два свободных протона (ноль  $\text{RO}$ ). Атомы кислорода образуют свободный  $\text{O}_2$ , протоны —  $\text{H}^+_{\text{in}}$  — появляются во внутренней области тилакоида — люмене, изменяя тем самым самый электрохимический потенциал мембраны, на которой происходит фотосинтез. Электроны, получившие энергию фотонов, абсорбированных фотосистемой II, переходят в

высокоэнергетическое состояние со скоростью  $r_{E2}$ . Часть из них возвращается обратно в низкоэнергетическое состояние; с этим процессом связана флуоресценция фотосинтезирующих клеток. Остальные поступают в электрон-транспортную цепь, где, снижая свой энергетический уровень, транспортируют протоны внутрь тилакоида, то есть против градиента электрохимического потенциала, который клетки могут использовать для нужд метаболизма.

Следующее повышение энергии электронов за счет абсорбции протонов фотосистемой I, выводит их на уровень, несколько более высокий, чем средний уровень RO в органических соединениях. После переноса электронов через еще ряд переносчиков, в том числе ферредоксин, они восстанавливают NADP. В этой части метаболизма происходит поглощение низкоэнергетических протонов  $H^+_{out}$  в том же количестве, в котором образуются высокоэнергетические протоны  $H^+_{in}$  при разрушении молекулы воды. Электроны, получившие повышение энергии в фотосистеме I, частично теряют ее в процессах «утечки», частично уходят в пути, приводящие, в конечном счете, к синтезу новой биомассы, а частично возвращаются в участок электрон-транспортной цепи перед ФСІ. Роль последнего процесса обсуждается ниже.

С восстановлением NADP заканчивается привязка редоксонов к электронам, идущим по электрон-транспортным путям. Далее редоксоны переносятся от одних органических метаболитов к другим, пока не оказываются в макромолекулах биомассы.

Этап  $NADPH \rightarrow CH_2O$  представляет собой цикл Кальвина-Бенсона-Бассама, в котором ассимилируется  $CO_2$ , и редоксоны, образованные при разложении воды и поднятые двумя фотосистемами до соответствующего энергетического уровня, переходят от переносчика восстановленности NADPH в углеродсодержащие органические соединения — углеводы, символически обозначенные как  $CH_2O$ . Этот переход связан с затратой известного количества МЭС, переносимых АТФ. Дальнейшие метаболические пути синтеза биомассы имеют существенное сходство с метаболизмом гетеротрофных клеток, растущих на углеводных субстратах. Для баланса роста важно то, что переход  $CH_2O \rightarrow$  биомасса клеток требует затраты макроэргических связей, переносимых АТФ, ГТФ и другими переносчиками.

Макроэргические связи — это эфирные связи, которые при их гидролизе в условиях внутриклеточного буфера рН приводят к сниже-

нию свободной энергии молекулы-переносчика на  $\sim 30$  кДж/моль. Эта энергия используется в многочисленных реакциях (синтеза белка, нуклеиновых кислот и т.д.), которые из-за сильного смещения равновесия в сторону субстратов не могут протекать без дополнительного вклада свободной энергии. Наибольшую роль в энергетическом балансе клетки играют нуклеозидтрифосфаты (прежде всего АТФ и GTP). Образуются МЭС в реакциях субстратного фосфорилирования (или аналогичных им), а также при функционировании АТФ-синтазы — замечательной молекулярной машины, которая передает свободную энергию высокоэнергетических протонов образуемой молекуле АТФ. В тилакоидах этот процесс имеет вид:



«Утечки», имеющие место в метаболизме клеток, имеют различную природу и не являются спецификой именно фотосинтезирующих организмов. Они расположены в различных местах метаболической схемы и физически распределены по всей клетке. Среди них особую роль играют процессы, которые условно называются поддержанием клеток (Перт, 1978). Это круговорот вещества в клетке — процессы деградации макромолекул, трансмембранных градиентов концентраций и т.д., а также противостоящие им процессы повторного синтеза, восстановления градиентов и т.д. На все это расходуется свободная энергия МЭС и ВЭП. Важным моментом является то, что «утечки» всех видов носят чисто кинетический характер — их скорости не имеют жесткой стехиометрической связи с другими процессами, в отличие, например, от сопряженных биохимических реакций, где такая связь имеет место.

**Уравнения баланса.** В данной работе рассматривается стационарный процесс роста биомассы. Поэтому все концентрации метаболитов в клетках считаются постоянными. Полученные ниже результаты справедливы также и для потоков, усредненных по времени, значительно превышающему периоды внутриклеточных осцилляций. Баланс потоков редоксонов:

$$\chi_{\text{E2}} - r_{\text{E2}} - r_{\text{O}} = 0, \quad (4)$$

$$r_{\text{E2}} - \chi_{\text{E2}} - r_{\text{E21}} = 0, \quad (5)$$

$$r_{\text{E21}} + r_{\text{Ec}} - r_{\text{E22}} = 0, \quad (6)$$

$$r_{\text{E22}} + \chi_{\text{E1}} - r_{\text{E1}} = 0, \quad (7)$$



$$r_{E1} - r_{Ec} - \mu - \chi_{E1} = 0. \quad (8)$$

Поскольку содержание RO в свободном кислороде отрицательное, то  $r_O = -|r_O| < 0$ . Прочие потоки редоксонов в (4)–(8) — положительные.

Баланс потоков высокоэнергетических протонов:

$$r_{H1} + r_{H2} - r_{HM} - \chi_H = 0. \quad (9)$$

Баланс потоков макроэргических связей:

$$r_M - r_{MB0} - r_{MB1} - \chi_M = 0. \quad (10)$$

Между потоками RO, ВЭП и МЭС существуют стехиометрические связи, некоторые из которых носят жесткий характер. Введем эти параметры. Для фотосистем II и I:

$$\Psi_{Ph2} = r_{Ph2}/r_{E2} = 1, \quad \Psi_{Ph1} = r_{Ph1}/r_{E1} = 1 \quad (11)$$

(известное соотношение: 1 фотон  $\leftrightarrow$  один электрон). Прохождение электронов и образование ВЭП связаны соотношениями:

$$\Phi_{HE2} = r_{H2}/|r_O| = r_{H2}/(-r_O) = 1, \quad \Phi_{HE1} = r_{H1}/r_{E2} = 2. \quad (12)$$

Первое из них основано на соотношении: 2  $e^-$ , идущих в фотосистему II, соответствуют 1 атому кислорода, который содержит  $-2RO$ . Второе соотношение основано на том, что протонный насос в фотосинтетической ЭТЦ схож с комплексом III митохондриальной ЭТЦ, который функционирует по типу Q-цикла, имеющего именно такую стехиометрию.

Для АТР-синтазы

$$\Phi_M = r_{HM}/r_M = 4 \quad (13)$$

— 4 ВЭП на 1 МЭС образуемой молекулы АТР (Elston et al., 1998).

Прохождение одного экв. RO от NADPH до  $CH_2O$  требует 18АТР на одну молекулу глюкозы, то есть, на 24RO (Lehninger et al., 1993), откуда коэффициент связи между  $\mu$  и  $r_{MB1}$  равен

$$\Psi_{B1} = r_{MB1}/\mu = 18/24 = 0,75. \quad (14)$$

Аналогичный коэффициент для дальнейших метаболических путей равен

$$\Psi_{B0} = r_{MB0}/\mu = 0.67 \div 1. \quad (15)$$

(Minkevich, 1985, Минкевич, 2005).

**Результаты и их обсуждение.** Соотношения (4)–(15) представляют собой 14 линейных уравнений, содержащих 19 скоростей. Пять скоростей должны быть заданы, чтобы остальные могли быть однозначно найдены. Эти 5 величин могут быть известны либо как непосредственно

измеренные экспериментально, либо как заданные в виде кинетических зависимостей от условий, в которых находятся клетки. На данном этапе исследования мы предполагаем известными все скорости диссипации:  $\chi_{E1}$ ,  $\chi_{E2}$ ,  $\chi_H$ ,  $\chi_M$ . На самом деле прямое измерение, по крайней мере, трех скоростей (кроме  $\chi_{E2}$ , которая связана с флуоресценцией) представляет собой весьма сложную задачу. Ниже будет дано объяснение такому выбору этих величин в качестве известных.

Тогда число неизвестных скоростей больше числа уравнений всего на единицу. Если, например, скорость роста  $\mu$  известна (например, при культивировании популяции одноклеточных организмов в ферментере в режиме хемостата (Перт, 1978)), то остальные скорости, в том числе скорости абсорбции фотонов обеими фотосистемами, можно вычислить. Если, наоборот, известна суммарная скорость абсорбции фотонов обеими фотосистемами  $r_{Ph}^{tot}$ , то отсюда получается еще одно уравнение:

$$r_{Ph1} + r_{Ph2} = r_{Ph}^{tot} \quad (16)$$

Тогда общее число уравнений — 15, число неизвестных скоростей при условии, что 4 из них ( $\chi_{E1}$ ,  $\chi_{E2}$ ,  $\chi_H$ ,  $\chi_M$ ) заданы, равно  $19-4=15$ , и все эти скорости, включая  $r_{Ph1}$  и  $r_{Ph2}$  по отдельности, могут быть найдены.

Здесь мы ограничимся вычислением двух величин — выхода биомассы из поглощенного света и скорости циклического потока через ЭТЦ и фотосистему I, а также найдем связи между скоростями роста, абсорбции фотонов и образования кислорода.

1. Суммируя (4)–(8), получаем:

$$\mu = -r_O = |r_O| \quad (17)$$

— следствие того, что вход фотосинтетического метаболизма — это вода, вещество, не имеющее редоксонов, а выходящие вещества — это биомасса и кислород. В качестве источника азота мы здесь рассматриваем аммиак — вещество нулевого уровня восстановленности, как и вода, а источником серы в виде сульфата пренебрегаем ввиду малого содержания этого элемента в биомассе. Пересчет скоростей в (17) на единицы массы осуществляется с помощью соотношений (2).

2. Заменяем в (9) и (10) скорости, относящиеся к ВЭП и МЭС, через скорости потоков редоксонов с помощью (12)–(15) и используем полученные соотношения вместе с (17) и (7), чтобы выразить  $r_{E1}$  через  $\mu$  и

скорости утечек. Затем, умножая  $r_{E1}$  на  $\Psi_{Ph1}$ , находим  $r_{Ph1}$  — скорость абсорбции фотонов фотосистемой I (см.(11)). Величину  $r_{E2}$  находим, складывая (5)–(8), после чего умножением ее на  $\Psi_{Ph2}$  получаем  $r_{Ph2}$  — скорость абсорбции фотонов фотосистемой II. Затем, суммируя  $r_{Ph1}$  и  $r_{Ph2}$ , находим соотношение между полной скоростью абсорбции фотонов клетками и скоростью роста:

$$r_{Ph1} + r_{Ph2} = \frac{\mu}{\eta_{X/Ph}^m} + m_{Ph}, \quad (18)$$

где

$$\eta_{X/Ph}^m = \frac{\Phi_{HE1}}{\Phi_M (\Psi_{B0} + \Psi_{B1}) \Psi_{Ph1} + (\Phi_{HE1} \Psi_{Ph2} - \Phi_{HE2} \Psi_{Ph1})} \quad (19)$$

$$m_{Ph} = \frac{1}{\Phi_{HE1}} [(\chi_H + \Phi_M \chi_M) \Psi_{Ph1} + (\Psi_{Ph1} \chi_{E1} + \Psi_{Ph2} \chi_{E2}) \Phi_{HE1}] \quad (20)$$

Деля обе части (18) на  $\mu$ , получаем взаимосвязь выхода биомассы и удельной скорости роста:

$$\frac{1}{\eta_{X/Ph}} = \frac{1}{\eta_{X/Ph}^m} + \frac{m_{Ph}}{\mu}, \quad (21)$$

где  $\eta_{X/Ph} = \frac{\mu}{r_{Ph1} + r_{Ph2}} \quad (22)$

— квантовый выход биомассы из света, поглощенного обеими фотосистемами, экв. РО образованной биомассы на 1 экв. (моль) фотонов.

Рассмотрим полученные величины и соотношения. Величина  $m_{Ph}$  — коэффициент поддержания биомассы (условное название, принятое в микробиологической литературе (Перт, 1978)), равный той части общей скорости абсорбции фотонов, которая тратится клетками на восполнение многочисленных процессов диссипации. Величина  $\eta_{X/Ph}^m$  — максимальный выход биомассы. Этот термин, также принятый в физиологии роста микроорганизмов, означает не максимум  $\eta_{X/Ph}$  по температуре или другим факторам внешней среды, а то значение выхода, к которому он стремится при увеличении скорости роста  $\mu$ , вследствие чего доля процессов диссипации в метаболизме становится все меньше.

Соотношения (18) и (21) совершенно аналогичны соотношениям между скоростями потребления субстрата и роста биомассы, между выходом биомассы и удельной скоростью роста, полученным в разное время для гетеротрофных и автотрофных микроорганизмов, в том числе пурпурных бактерий, обладающих одной фотосистемой (Erickson et al., 1979; Minkevich et al., 2004; Pirt, 1965; Минкевич, 2005; Минкевич, Ерошин, 1976). В отличие от выражений на основе единиц массы, более часто встречающихся в литературе, выражения на основе баланса  $RO$ , ВЭП и МЭС дают метаболическую расшифровку максимального выхода и коэффициента поддержания, показывают качественно и количественно вклад тех параметров метаболизма, которые реально влияют на эти параметры роста. Линейная связь между скоростями роста и потребления субстрата, между обратным выходом и обратной скоростью роста доказана многочисленными экспериментами по непрерывному культивированию микроорганизмов.

Обе величины,  $\eta_{X/Ph}^m$  и  $m_{Ph}$ , легко пересчитываются в единицы массы. Значение  $\eta_{X/Ph}^m$  является корректной оценкой наибольшего выхода биомассы, который можно ожидать от клеток данного организма.

3. Подставляя значение  $r_{E1}$ , найденное, как описано выше, в (8), находим скорость циклического потока редоксонов:

$$r_{Ec} = \left[ \Phi_M (\Psi_{B0} + \Psi_{B1}) - (\Phi_{HE1} + \Phi_{HE2}) \right] \frac{1}{\Phi_{HE1}} \mu + \left[ \chi_H + \Phi_M \chi_M \right] \frac{1}{\Phi_{HE1}}. \quad (23)$$

Это соотношение по своей форме подобно соотношению (18).

Значение данного потока для метаболизма фотосинтезирующих клеток состоит в следующем. Макроэргические связи (АТР и др.), необходимые для обеспечения процесса биосинтеза и поддержания клеток, получают путем «размена» высокоэнергетических протонов на АТР. Но количество ВЭП, получаемых за счет только прямого протока  $RO$  по ЭТЦ, недостаточно для обеспечения нужд клеток в МЭС. В особенности это касается автотрофных организмов, которые должны фиксировать  $CO_2$  для образования органических молекул, поскольку цикл Кальвина требует много АТР. Для увеличения продукции ВЭП, необходимых для образования АТР, и служит циклический поток редоксонов. Соответственно, абсорбция фотонов фотосистемой I выше, чем в фотосистеме II.

Полученные балансовые уравнения и выведенные из них соотношения дают компактную картину энергетики метаболизма рассматри-

ваемых организмов, выявляют клеточные факторы, определяющие взаимосвязь главных метаболических потоков, влияющие на эффективность преобразования вещества и энергии, потребляемых клетками, на количество выросшей биомассы. Этот подход дает возможность вычислить интегральные характеристики роста клеток на основе биохимической информации, полученной многочисленными исследователями и касающейся различных участков метаболизма. Тем самым становится возможным собрать воедино отдельные фрагменты физиолого-биохимической картины жизнедеятельности клеток.

Авторы благодарят М.М. Патрина (Биологический факультет МГУ) за обсуждение данной работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ-0804-90-205-Монг\_а, 07-04-00375; НШ-853.2008.4 и ГК 02.512.11.2213.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Elston T., Wang H. Oster G. Energy transduction in ATP synthase // *Nature*. — 1998. — Vol. 391. — P. 510–513.
- Erickson L.E., Minkevich I.G. Eroshin V.K. Utilization of Mass-Energy Balance Regularities in the Analysis of Continuous Culture Data // *Biotechnology and Bioengineering*. — 1979. — Vol. 21. — P. 575–591.
- Kroon B.M.A. Thoms S. From Electron to Biomass: a Mechanistic Model to Describe Phytoplankton Photosynthesis and Steady-State Growth Rates // *Journal of Physiology*. — 2006. — Vol. 42. — P. 593–609.
- Lee H.Y. Erickson L.E. Theoretical and Experimental Yields for Photoautotrophic, Mixotrophic, and Photoheterotrophic bacteria. // *Biotechnology and Bioengineering*. — 1987. — Vol. 29. — P. 476–481.
- Lehninger A.L., Nelson D.L. Cox M.M. Principles of Biochemistry. — New York: Worth Publishers, 1993.
- Minkevich I.G. Eroshin V.K. Productivity and Heat Generation of Fermentation under Oxygen Limitation // *Folia Microbiologica*. — 1973. — Vol. 18. — P. 376–385.
- Minkevich I.G. Physico-Chemical Properties of Organic Compounds and the Energetics of Metabolism // *Journal of Theoretical Biology*. — 1982. — Vol. 95. — P. 569–590.
- Minkevich I.G. Mass-Energy Balance for Microbial Product Synthesis - Biochemical and Cultural Aspects // *Biotechnology and Bioengineering*. — 1983. — Vol. 25. — P. 1267–1293.

- Minkevich I.G. Estimation of Available Efficiency of Microbial Growth on Methanol and Ethanol // *Biotechnology and Bioengineering*. — 1985. — Vol. 27. — P. 792–799.
- Minkevich I.G., Laurinavichene T.V. Tsygankov A.A. Theoretical and Experimental Quantum Efficiencies of the Growth of Anoxicogenic Phototrophic Bacteria // *Process Biochemistry*. — 2004. — Vol. 39. — P. 939–949.
- Pirt S.J. The Maintenance Energy of Bacteria in Growing Cultures. // *Proceedings of the Royal Society. Series B. Biological Sciences*. — 1965. — Vol. 163. — P. 224–231.
- Минкевич И.Г. Ерошин В.К. Закономерности внутриклеточного материально-энергетического баланса роста микроорганизмов // *Успехи современной биологии*. — 1976. — Vol. 82. — P. 103–116.
- Минкевич И.Г. Материально-энергетический баланс и кинетика роста микроорганизмов. — М.-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2005.
- Перт С.Д. Основы культивирования микроорганизмов и клеток. — М.: Мир, 1978.

## MASS-ENERGY BALANCE OF THE GROWTH OF PHOTOSYNTHETIC ORGANISM CELLS WITH TWO PHOTOSYSTEMS

**Minkevich I. G., Fursova P. V., Tjorlova L. D., Tsygankov A. A., Riznichenko G. Yu.**

*A brief account of the principles of cell metabolism mass-energy balance including definition of the general unit of chemical compound reductivity, redoxon, is given. A scheme of redoxon, high-energy proton and high-energy bond balances in the metabolism of photosynthetic cells with two photosystems is proposed. Balance equations are developed from which the stoichiometric interrelations between main metabolic flows as well as the quantum biomass yield are expressed in terms of bioenergetic parameters of cells.*