

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ МИКРОЗНАЧЕНИЙ КОЭФФИЦИЕНТОВ ДИЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ ПРОНИЦАЕМОСТИ ВНУТРИ МЕМБРАН ПУРПУРНЫХ БАКТЕРИЙ

© 2015 г. А.Ю. Борисов, В.С. Козловский

Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского Московского государственного университета  
им. М.В. Ломоносова, 19992, Москва, Ленинские горы, МГУ, корпус А

E-mail: ayb280630@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.03.14 г.

После доработки 16.04.15 г.

На основе совместного анализа прецизионных рентгеноструктурных данных, полученных для хлорофилл-белковых комплексов пурпурных бактерий, и их спектров абсорбции высокого спектрального разрешения разработан методический подход, позволивший определить коэффициент диэлектрической проницаемости в микрообъеме, включающем специальные пары реакционных центров из бактерии *Rhodobacter sphaeroides*. Наиболее вероятное значение этого параметра определено в пределах 1,66–1,76. На этой основе рассчитана средняя величина этого коэффициента во внутренних слоях мембран пурпурных бактерий и растений как 1,70–1,85. Низкая величина этого параметра в мембранах фотосинтезирующих организмов значительно повышает эффективность миграции энергии от масс «антенных» хлорофиллов на реакционные центры, что заметно увеличивает квантовый выход фотосинтеза в целом.

*Ключевые слова:* пурпурные бактерии, *Rhodobacter sphaeroides*, диэлектрическая проницаемость мембран.

Диэлектрическая проницаемость играет важную роль в различных жизненных процессах. Например, коэффициенты диэлектрической проницаемости ( $\epsilon$ ) существенно влияют на константы окислительно-восстановительных реакций и на величины мембранных потенциалов, которые питают АТФазы, а низкие значения  $\epsilon$  у липидов ответственны за спирализацию трансмембранных участков полипептидов *in vivo*. В биологии определение  $\epsilon$  сопряжено со значительными трудностями из-за гетерогенности сред. Его величины могут существенно отличаться в различных местах биологических комплексов и даже крупных молекул. Например, для ряда глобулярных белков было показано, что значения этого параметра в их внутреннем интерьере могут быть весьма малыми, в то время как в их наружных областях они могут возрастать до 15–20 [1]. Для ряда систем при сольватации белков и варьировании рН значения  $\epsilon$  были указаны даже в пределах от 3 до 30 [2–5]. Столь высокие значения  $\epsilon$ , очевидно, связаны с наличием на поверхности белков подвижных групп атомов, несущих нескомпен-

сированные заряды. Важную роль значения  $\epsilon$  играют в процессах миграции энергии у всех фотосинтезирующих организмов, так как от скоростей переносов электронных возбуждений от массы поглощающих свет «антенных» пигментов на преобразующие их энергией реакционные центры (РЦ) зависит квантовый выход фотосинтеза.

При определениях величин  $\epsilon$  важно указывать, к какому частотному (временному) диапазону они относятся. Например, его величина для воды при комнатной температуре достигает 81, на частотах около  $10^{10} \text{ с}^{-1}$  она падает до 4,3, а в оптическом диапазоне его динамическое значение близко к 1,775. В этой связи среди работ по оценке значений фактора  $\epsilon$  для фотосинтетических объектов следует отметить публикацию [6], в которой был детально рассмотрен вопрос о частотной (временной) зависимости данного параметра при комнатной температуре. В этой работе для препаратов РЦ пурпурных бактерий было показано падение величины  $\epsilon$  до 2,3 по мере роста частоты поля за счет постепенного исключения из процессов поляризации инерционных групп атомов и молекул, имеющих нескомпенсированные локальные заряды.

Сокращения: РЦ – реакционный центр, БХл – бактериохлорофилл.

На прямом солнечном свете молекулы красителей поглощают фотоны не чаще двух раз в секунду. В облачные дни это число сокращается на один–полтора порядка. Поэтому в процессе эволюции у представителей фотосинтеза появились дополнительные комплексы хлорофильных «антенн». У пурпурных бактерий на каждый РЦ в примыкающих к нему белково-пигментных комплексах имеются десятки «антенных» молекул бактериохлорофилла (БХл) [7]. Основные функции антенных молекул сводятся к поглощению солнечной радиации и переносу возникающих при этом электронных возбуждений на РЦ [7,8]. Доставка электронных возбуждений от массы антенных молекул на РЦ осуществляется через различные механизмы индуктивного резонанса [9,10]. В рамках этих механизмов влияние среды учитывалось посредством введения в знаменатели основных формул коэффициента преломления света ( $n$ ). Однако  $n$  имеет реальный смысл на расстояниях не менее чем несколько длин волн, в то время как толщина биомембран, в которых располагаются природные хлорофилл-белковые аппараты фотосинтеза,  $\sim 40$  Å. Поэтому в приложении к процессам миграции электронных возбуждений при фотосинтезе коэффициент  $n^4$  в формулах следует заменять на квадрат коэффициента диэлектрической проницаемости среды ( $\epsilon^2$ ) [11,12] в ближайшем микроокружении молекул доноров и акцепторов электронных возбуждений.

В настоящей работе использован физический подход для определения значения динамического коэффициента  $\epsilon$  во внутреннем интэрфере мембран пурпурных бактерий.

#### ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА ДИЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ ПРОНИЦАЕМОСТИ В МИКРООБЪЕМЕ ВОКРУГ СПЕЦИАЛЬНОЙ ПАРЫ РЕАКЦИОННОГО ЦЕНТРА

Выделение Д. Ридом и Р. Клейтоном из пурпурных бактерий частиц фотохимических реакционных центров, сохраняющих фотоактивность, является одним из крупнейших успехов биохимии фотосинтеза во второй половине XX века [13]. РЦ содержат так называемые специальные пары молекул БХл – Р870. Эти пары являются акцепторами электронных возбуждений от массы антенных молекул БХл. Длинноволновые полосы абсорбции у пар Р870 расщеплены на две: основную вблизи 870 нм и минорную в районе 800–810 нм [14]. Это типичное давидовское расщепление [15]. Оно отражает физическое явление – расщепление

резонансных частот у связанных колебательных систем. Согласно фундаментальной теории явления [15,16], разность частот 0-0-переходов  $\Delta\nu$  расщепленных абсорбционных полос у пар гомогенных молекул определяется значением энергии их электромагнитной связи:

$$\Delta\nu = (\nu_1 - \nu_2) = 2W_{\text{int}}/h\epsilon_{\text{rc}}, \quad (1)$$

где  $\nu_1$  и  $\nu_2$  – частоты 0-0-переходов у расщепленных полос специальных пар РЦ,  $W_{\text{int}}$  – энергия электромагнитного взаимодействия хромофоров пары молекул Р870 в вакууме,  $h$  – постоянная Планка,  $\epsilon_{\text{rc}}$  – среднее значение коэффициента диэлектрической проницаемости в микрообъеме вокруг пары Р870. Отметим, что Р870 – исторически укоренившееся обозначение специальных пар РЦ у класса пурпурных бактерий по грубому положению длинноволнового пика поглощения. У специальных пар РЦ из бактерий *Rhodobacter sphaeroides* положения пиков расщепленных полос были прецизионно определены в работах [17,18] при 864 и 810 нм. Поэтому вместо Р870 для этих пар у *Rb. sphaeroides* ниже будет фигурировать символ Р864.

Если использовать значения частот в пиках расщепленных полос по формуле (1), то можно сделать приближенную оценку энергии взаимодействия молекул БХл в парах Р864:

$$W_{\text{int}} = 47,9\epsilon_{\text{rc}} \text{ [мэВ]}. \quad (1a)$$

С другой стороны, в прецизионно установленной структуре РЦ энергия электромагнитной связи хромофоров молекул в Р870 может быть определена через кулоновское взаимодействие их дипольных переходных моментов (далее будут обозначаться как диполи) [16]:

$$W_{\text{int}} = \frac{\{\mathbf{p}_1\mathbf{p}_2\}}{(R_{1,2})^{-3}} - 3\{\mathbf{p}_1R_{1,2}\}\{\mathbf{p}_2(R_{1,2})(R_{1,2})^{-5}\} = \mathbf{p}^2(R_{1,2})^{-3}(\cos\varphi - 3\cos\psi_1\cos\psi_2), \quad (2)$$

где  $\mathbf{p}_1 = \mathbf{p}_2$  – векторы диполей двух молекул в паре Р870;  $\{\mathbf{p}_1R_{1,2}\}$  и  $\{\mathbf{p}_2(R_{1,2})(R_{1,2})^{-5}\}$  – скалярные произведения соответствующих векторов,  $\mathbf{p}$  – диполь мономера бактериохлорофилла  $a$ ,  $R_{1,2}$  – расстояние между центрами диполей (хромофоров)  $\mathbf{p}_1$  и  $\mathbf{p}_2$ ,  $\varphi$  – угол между диполями  $\mathbf{p}_1$  и  $\mathbf{p}_2$ ,  $\psi_1$  и  $\psi_2$  – углы между диполями  $\mathbf{p}_1$  и  $\mathbf{p}_2$  и линией, соединяющей их центры.

В Брукхейвенском банке (Brookhaven protein bank) содержатся данные по атомарному строению РЦ из ряда пурпурных бактерий и их модификаций [19]. В настоящей работе использованы данные для кристаллов РЦ, выделенных

Координаты атомов азота (N) и магния (Mg) в Å в составе трапирольных колец хромофоров молекул бактериохлорофилла *a* специальной пары P870 в РЦ из *Rb. sphaeroides* [19]

Атомы	P-851			P-852		
	X	Y	Z	X	Y	Z
Na	38,50	61,37	36,13	34,61	58,78	43,74
Nb	<b>39,09</b>	<b>60,20</b>	<b>38,88</b>	<b>35,875</b>	<b>58,06</b>	<b>41,10</b>
Nc	40,75	58,20	37,55	37,58	56,17	42,54
Nd	<b>40,13</b>	<b>59,32</b>	<b>35,01</b>	<b>36,35</b>	<b>56,90</b>	<b>45,00</b>
Центры	<b>39,61</b>	<b>59,76</b>	<b>36,95</b>	<b>36,11</b>	<b>57,48</b>	<b>43,03</b>
Mg	39,61	59,80	36,92	30,09	57,50	43,06

Примечание. В работе [19] молекулам пары P870 присвоены номера 851 и 852. В строке «Центры» даны координаты середин отрезков Na-Nc и Nb-Nd, которые у P864 являются центрами диполей  $Q_x$  и  $Q_y$  соответственно.

из пурпурных бактерий *Rhodobacter sphaeroides*. В таблице представлены заимствованные из этого банка координаты атомов азота в пирольных кольцах двух молекул специальной пары РЦ P864, которые симметрично окружают центральные атомы магния этих хромофоров.

В работе [19] молекулам пары P864 присвоены названия P-851 и P-852. В строке «Центры» даны координаты середин отрезков Na-Nc и Nb-Nd, которые у специальных пар РЦ являются центрами диполей полос  $Q_x$  и  $Q_y$  соответственно.

Известно, что дипольные переходные моменты, соответствующие длинноволновым полосам поглощения  $Q_y$ , у молекул хлорофиллов располагаются на отрезках между противоположными азотами пирольных колец: в данной номенклатуре – между атомами азота Nb и Nd. Сила диполя в один дебай (D) равна  $0,2083e^- \text{Å}$ , где  $e^-$  – заряд электрона. Сила диполя хлорофилла *a* равна 5 D или  $1,0415 e^- \text{Å}$  [20]. В работах [21,22] было показано, что в большой серии растворителей отношение дипольных переходных моментов у бактериохлорофилла *a* и хлорофилла *a* равно 1,325. Таким образом, сила диполя бактериохлорофилла *a* равна  $= 1,38 e^- \text{Å}$ . В молекулярной физике дипольные моменты

молекул рассматриваются как произведение заряда электрона ( $e^-$ ) на эффективные длины диполей в Å. На этой основе из данных, приведенных в таблице, были определены координаты концов отрезков длиной  $1,38 \text{Å}$  с центрами в серединах отрезков Nb-Nd, на которых располагаются диполи пары P870. Отметим, что замена координат центров отрезков Nb-Nd на координаты их атомов Mg изменяет значение энергии взаимодействия диполей менее чем на 0,2%.

Критерий корректности формулы (2) требует, чтобы длины диполей  $\mathbf{p}_1$  и  $\mathbf{p}_2$  были значительно короче расстояния  $R_{1,2}$ . В данной работе отношение  $\mathbf{p} : R_{1,2} = 1,38 \text{Å} : 7,51 \text{Å} = 1 : 5,4$ , что соответствует относительной погрешности  $\beta (1 : 5,4)^2 = \beta 0,034$ , где  $\beta$  зависит от отношения  $1 : 5,4$  и взаимного положения взаимодействующих диполей. При конкретном взаимном положении молекул P870 у *Rb. sphaeroides* значение энергии взаимодействия диполей по формуле (2) оказалось заниженным в  $1 + \beta 0,034 = 1 + 0,057$  раз [23].

В системе физических единиц СИ с учетом фактора коррекции формула (2) дает:

$$W_{\text{int}} = C(e)^2 l^2 (R_{1,2})^{-3} [(\cos\varphi - 3\cos\psi_1 \cos\psi_2)] (1 + 0,057) = \tag{3}$$

$$= (2\pi \cdot 8,854 \cdot 10^{-12})^{-1} (1,6 \cdot 10^{-19})^2 (1,38 \cdot 10^{-10})^2 (7,51 \cdot 10^{-10})^{-3} \cdot 1,63 \cdot 1,057 = 0,0891 \text{ эВ}.$$

Приравняв значения энергии  $W_{\text{int}}$  в выражениях (1a) и (3), получили микрозначение  $\epsilon$  для ближайшего окружения пары P870 у бактерий *Rb. sphaeroides*:

$$\epsilon_{\text{rc}} \approx 89,1 \text{ мэВ} \cdot (47,90 \text{ мэВ})^{-1} = 1,86.$$

Здесь необходима коррекция. Из молекулярной оптики известно, что 0-0-переходы аб-

сорбционных полос у молекул красителей, в частности у класса порфиринов [24], сдвинуты от их пиков в сторону длинных волн. Согласно представлениям молекулярной физики, этот сдвиг равен половине стоксова сдвига между пиками спектров абсорбции и флуоресценции. У молекул бактериохлорофилла *a* в бензоле, толуоле и пиридине при ширинах полос аб-

сорбции в пределах 70,7–74,4 нм стоксовы сдвиги равны 22–23 нм [25]. У всех этих растворов БХл отношения величин стоксовых сдвигов к ширинам полос абсорбции равны 0,31 [25]. У бактериохлорофилла *a* в составе P870 длинноволновая и коротковолновая полосы абсорбции имеют ширины в 60 и 15 нм соответственно. Считая, что их стоксовы сдвиги также равны 0,31 доле ширин полос, получаем, что они равны 18,6 и 4,65 нм соответственно. Разность половин этих сдвигов их полос равна 7 мэВ. С учетом вышесказанного, эту разность положений 0-0-переходов у пары РЦ P864 следует использовать для коррекции в формуле (1а), что окончательно дает:

$$\epsilon_{rc} \approx (89,1 - 7,0) \text{ мэВ} \cdot (47,90 \text{ мэВ})^{-1} = 1,71.$$

Микрообъем вокруг пары РЦ P864:

$$1,64 < \epsilon_{rc} \approx 1,71 \leq 1,88. \quad (4)$$

В выражении (4) значение  $\epsilon_{rc} \leq 1,88$  соответствует 10% суммарной погрешности для данного метода. Отметим, что согласно многочисленным данным в справочнике [26], минимальные значения показателя преломления ( $n$ ) у лишенных постоянных диполей у нейтральных молекул, не имеющих в своем составе ароматических циклов, варьируют в пределах 1,28–1,29. По формуле электродинамики для немагнитных гомогенных сред ( $\epsilon = n^2$ ) этот интервал соответствует диапазону  $1,64 \leq \epsilon \leq 1,66$ , что и использовано в формуле (4).

Полученное выше микрозначение  $\epsilon_{rc}$ , весьма близкое к минимально возможным, представляется естественным для крайне гидрофобных трансмембранных участков полипептидов, организующих трехмерную структуру специальной пары P864 в РЦ.

На основе анализа с атомарным разрешением структур РЦ из различных пурпурных бактерий авторы работы [27] пришли к следующему выводу «The cofactor arrangement and the mode of binding to the protein seem to be very similar among the non-sulfur bacterial photosynthetic RCs». На этой основе весьма вероятно, что сделанная выше оценка микрозначения  $\epsilon_{rc}$  вокруг пары P864 из *Rb. sphaeroides* может быть отнесена ко всем РЦ из бактерий на основе бактериохлорофилла *a*.

## О КОЭФФИЦИЕНТАХ ДИЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ ПРОНИЦАЕМОСТИ ВО ВНУТРЕННИХ СЛОЯХ МЕМБРАН ПУРПУРНЫХ БАКТЕРИЙ

Как и у частиц РЦ, трансмембранные фрагменты полипептидов пурпурных бактерий почти на 96% состоят из самых гидрофобных аминокислот [28,29]. Во внутримембранных слоях эти фрагменты примерно вдвое разбавлены липидными хвостами. Поскольку эти хвосты не менее гидрофобны, чем фрагменты полипептидов, есть все основания приписать этому внутреннему слою мембран пурпурных бактерий значения  $\epsilon$ , сходные с полученными в выражении (4) для микроокружения P864 у бактерий *Rb. sphaeroides*. Основные антенные B875 располагаются у этих организмов в комплексах LH1, образуя круги вокруг комплексов РЦ. При этом сверхбыстрая миграция электронного возбуждения происходит вдоль этих кругов, а узкое место всей доставки электронного возбуждения к специальным парам РЦ P870 находится между B875 и P870. Значения  $\epsilon$  на этих путях весьма различны.

**Значение  $\epsilon$  в среде антенных молекул B875.** Каждая молекула B875 имеет в своем окружении аминокислоты ближайших к ней трансмембранных фрагментов полипептидов с боков и нити ближайших липидных хвостов внутри и вне круга B875. Кроме них с ней соседствуют две соседние молекулы БХл. Из справочной литературы следует, что  $\pi$ -электроны хромофоров ароматических молекул способны к существенно большей поляризации в электрических полях, чем привязанные к своим связям электроны неполярных молекул. Так, значения коэффициента преломления света  $n$  в ряду молекул, содержащих одно, два и три связанных колец бензола, равны 1,50, 1,59 и 1,68 [26], что по известной формуле для не ферромагнитных сред  $\epsilon = n^2$  соответствует значениям  $\epsilon$  в оптическом диапазоне в 2,25, 2,54 и 2,82. У хлорофиллов количество двойных связей в тетрапирольных циклах примерно равно их количеству у молекул нафтацена. По аналогии разумно принять значение  $\epsilon$  для хромофоров БХл равным  $2,82 \pm 0,05$ . На основе этих данных ниже произведен следующий расчет.

Примерно 5% объема вокруг молекулы B875 занимают тетрапирольные системы двух ее соседей со значением  $\epsilon_{\text{БХл}} \approx 2,82$ . Остальной объем занимают трансмембранные фрагменты белков

и липидов со значением  $\epsilon = 1,71$ . Из этих данных по формуле для средневзвешенных величин можно оценить микрозначение  $\epsilon_M$  внутри несущих молекулы В875 мембран, т.е. в узком месте миграции СЭВ от В875 к Р870:

$$\begin{aligned}\epsilon_M &= 0,05 \epsilon_{\text{БХл}} + 0,95 \epsilon_M = \\ &= 0,05 \cdot 2,82 + 0,95 \cdot 1,71 \approx 1,77.\end{aligned}\quad (5)$$

Полученное в этой работе значение микропараметра  $\epsilon_M$  хорошо соответствуют его величинам в мембранах галобактерий и липидных бислоях. У них измеренные значения удельной емкости примерно равны и составляют около  $1 \text{ мкФ/см}^2$  [30]. По формуле для плоских конденсаторов это значение соответствует фактору диэлектрической проницаемости  $\epsilon_M = 1,7$  при толщине мембраны около  $30 \text{ \AA}$ .

### ОБСУЖДЕНИЕ

Настоящий методический прием был ранее использован в работе [31]. Значение коэффициента диэлектрической проницаемости для интерьера мембран пурпурных бактерий тогда было рассчитано как  $\epsilon_M = 1,58$ , что ниже минимально возможных величин этого параметра у молекул, которые не имеют постоянных дипольных моментов и только одинарные атомные связи. В настоящей работе эта методика была доработана. Вместо максимумов в спектрах абсорбции у молекул пары РЦ Р870 были использованы рассчитанные из спектров абсорбции и флуоресценции положения их 0-0-электронных переходов, что дало указанное выше увеличенное значение  $\epsilon_M = 1,77$ .

Полученные результаты по значениям  $\epsilon$  вокруг специальной пары молекул БХл у РЦ из *Rb. sphaeroides* и во внутренних слоях мембран можно относить ко всему классу несерных пурпурных бактерий на основе бактериохлорофилла *a*. Основанием для такого вывода является тот факт, что структуры их РЦ и ЛН1 идентичны, несущие БХл полипептиды имеют сходные аминокислотные составы, состоящие на 96% из неполярных и алифатических аминокислот, а внутримембранные хвосты липидов не менее гидрофобны.

В работах из лаборатории д-ра А. Семенова для калибровки данных по микровеличинам  $\epsilon$  вокруг РЦ пурпурной бактерии было использовано среднее значение для белков различных классов ( $\epsilon \approx 3,0$ ). Согласно данным нашей работы это значение следует понизить до уровня  $1,70\text{--}1,80$ . Усредненное значение  $\epsilon \approx 3,0$  может быть отнесено и к мембранным белкам, но

лишь в целом. Установленный в фундаментальных работах [28,29] аминокислотный состав их трансмембранных участков из 21–22 аминокислот означает, что микровеличина  $\epsilon$  внутри мембран может снижаться примерно до  $1,70\text{--}1,80$ , в то время как во внутримембранных хвостах она может достигать до  $4,0\text{--}4,5$  при среднем значении около  $3,0$ .

В серии фундаментальных работ Цубера с соавторами ([28,29] и др.) показано, что первичные структуры и составы трансмембранных белковых фрагментов из пурпурных бактерий, водорослей и высших растений, гомологичны и удивительно схожи. Это дает хорошие основания считать, что значения  $\epsilon$  для узких мест миграции электронного возбуждения у растений также должны вписываться в полученный выше диапазон для бактериальных мембран.

В формуле для скорости резонансной миграции энергии параметр  $\epsilon$  в окружающей среде стоит во второй степени в знаменателе. Поэтому низкие значения  $\epsilon_M$  внутри мембран всех фотосинтезирующих организмов крайне важны для повышения скорости и эффективности миграции энергии в узких местах между массами «антенных» хлорофиллов и реакционными центрами. Это особенно важно для растений, у которых каждый РЦ обслуживает в несколько раз большее число антенных молекул хлорофилла, чем у пурпурных бактерий. Очевидно, к такому составу и организации внутримембранного миграционного «канала» природа должна была прийти в процессе эволюции механизма фотосинтеза.

Имеется еще один аспект, благодаря которому на протяжении эволюции значение  $\epsilon$  внутри мембран должно было стремиться к минимуму. Мембранные потенциалы являются движущей силой для переноса ионов по АТФ [32]. Однако фосфорилирование в них активируется лишь при превышении некоторой величины порогового мембранного потенциала [32]. Из физики известно, что для создания у конденсатора потенциала заданной величины нужна тем большая разность зарядов на его обкладках, чем выше значение  $\epsilon$  в среде между ними. В случае фотосинтетических мембран значение  $\epsilon = 3,0$  вместо  $\epsilon = 1,7\text{--}1,8$  означало бы 70%-й проигрыш в величине фундаментального фактора фосфорилирования, отношении АТФ/Н.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. T. Simonson and C. L. Brooks, JACS **18**, 8452 (1996).
2. J. W. Pitera, M. Falta, and V. F. van Gunsteren, Biophys. J. **80** (6), 2546 (2001).

3. C. Curutchet, J. Kongsted, A. Munoz-Losa, et al., *JACS* **33**, 3078 (2011).
4. A. Y. Semenov, D. A. Cherepanov, and M. D. Mamedov, *Photosynth. Res.* **98**, 121 (2008).
5. S. K. Chamorovsky, D. A. Cherepanov, C. S. Chamorovsky, and A. Y. Semenov, *Biochim. Biophys. Acta* **1767**, 441 (2007).
6. L. S. Krishtalik, *Biochim. Biophys. Acta* **1273**, 139 (1996).
7. B. Robert, R. J. Cogdell, and R. van Grondelle, in *Advances in Photosynthesis and Respiration*, Ed. by B.R. Green and W.W. Parson (Springer, Dordrecht, 2003), pp.169–188.
8. A. Y. Borisov, *Photosynth. Res.* **20**, 35 (1989).
9. T. Förster, in *Comp. Effects of Radiation*. Ed. by J.S. Kirby-Smith and J.L. Magee (Wiley & Sons, New York, 1960), pp. 300–319.
10. М. В. Агранович и М. Д. Галанин, в кн. *Перенос энергии электронного возбуждения в конденсированных средах* (Наука, Москва, 1978), сс. 77–91.
11. R. S. Knox and H. van-Amerongen, *J. Phys. Chem.* **B106**, 5289 (2002).
12. А. Ю. Борисов, *Биол. мембраны* **27** (2), 1 (2010).
13. D. Reed and R. K. Clayton, *Biophys. Biochim. Res. Comm.* **30**, 471 (1968).
14. В. А. Шувалов, *Первичное преобразование световой энергии при фотосинтезе* (Наука, Москва, 2000).
15. А. С. Давыдов, *Теория молекулярных экситонов* (Наука, Москва, 1968).
16. W. W. Parson and V. Nagarajan, in *Light Harvesting Antennas in Photosynthesis*, Ed. by B. R. Green and W. W. Parson (Kluwer Acad. Publ., The Netherlands, 2003), pp. 84–129.
17. И. К. Михайлюк, П. П. Нокс, В. З. Пашенко и др., *Биофизика* **50** (4), 668 (2005).
18. I. K. Mikhailyuk, P. P. Knox, V. Z. Pashenko, et al., *Biophys. Chem.* **122**, 16 (2006).
19. Brookhaven protein bank (<http://www.rcsb.org/pdb/identification> n-r 1LGH and PQS bank, identification n-r pqs.ebi).
20. G. R. Seely and R. C. Jensen, *Spectrochim. Acta* **21**, 1835 (1965).
21. R. S. Knox and E. Q. Spring, *Photochem. Photobiol.* **77**, 497 (2003).
22. R. S. Knox, *Photochem. Photobiol.* **77**, 492 (2003).
23. А. Ю. Борисов and А. В. Рыбина, *Photosynth. Res.* **97**, 215 (2008).
24. Г. П. Гуринович, А. Н. Севченко и К. Н. Соловьев, *Спектроскопия хлорофилла и родственных соединений* (Наука и техника, Минск, 1968).
25. J. S. Connolly, E. B. Samuel, and A. F. Janzen, *Photochem. Photobiol.* **36**, 565 (1982).
26. *Handbook of Chemistry and Physics*, 67th ed.(CRC Press, 1986), pp. 2424–2467.
27. U. Ermler, G. Fritzsche, S. R. Buchanan, and H. Michel, *Structure* **2**, 925 (1994).
28. H. Zuber, in *The Light Reactions*, Ed. by J. Barber (Elsevier Sci. Amsterdam. 1997), Ch.5, pp. 197–232.
29. H. Zuber, R. Brunisholz, and W. Sidler, in *The structure of light-harvesting pigment-protein complexes*, Ed. by J. Ames (Elsevier Sci., Amsterdam, 1988), pp. 233–271.
30. V. S. Sokolov and V. M. Mirsky, in *Ultrathin Electrochemical Chemo- and Biosensors*, ed. V. Mirsky (Heidelberg, Springer, 2004), pp. 255–291.
31. А. Ю. Борисов, *Оптика и спектроскопия* **109**, 746 (2010).
32. В. П. Скулачев, *Энергетика биологических мембран* (Наука, Москва, 1989).

## Estimation of the Index Value of Dielectric Permeability inside the Membranes of Purple Bacteria

A.Y. Borisov and V.S. Kozlovsky

*Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University,  
Leninskie Gory, Moscow, 119992 Russia*

The joint application of the precise X-ray data for isolated bacteriochlorophyll complexes of reaction centers and the fundamental formulae for the energy of interaction between two equal dipoles enabled us to suggest a new methodical approach for determination of the values of the index of dielectric permeability in the micro volume enclosing special pairs in *Rhodobacter sphaeroides* reaction centers. The most probable value for this parameter was thus determined within 1,66–1,76. This approach was generalized for the inner layer of the membranes of purple bacteria and yielded the index value about 1,70–1,85. It is argued that this range of dielectric permeability is adequate for bacterial and plant membranes as well. Low magnitude of this parameter contributes to higher efficiency of energy migration from vast light-harvesting chlorophyll “antenna” to the energy converting reaction centers and hence to higher efficiency of the whole photosynthesis.

*Key words: purple bacteria Rhodobacter sphaeroides, dielectric permeability of membranes*