

УДК 581.132:621.383.51

АКУМУЛЯЦІЯ СОНЯЧНОЇ ЕНЕРГІЇ: ФОТОСИНТЕЗ ЧИ ШТУЧНІ СИСТЕМИ

*О. О. СИВАШ*

Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, Київ

E-mail: a.syvash@mail.ru

Отримано 19.01.2012

Єдиним невичерпним джерелом енергії на Землі є сонячне випромінювання. Для визначення можливої ролі та місця фотосинтезу в структурі майбутньої енергетики першочерговим завданням є теоретична оцінка максимальної ефективності фотосинтетичної акумуляції сонячної енергії. У роботі наведено порівняльний аналіз ефективності фотосинтетичної трансформації сонячного світла в енергію біомаси і фотовольтаїчного перетворення електромагнітного випромінювання на електричний струм. Максимальна теоретично досяжна ефективність фотосинтетичного перетворення сонячного світла на енергію біомаси становить для вищих рослин близько 4%. Ефективність перетворення електромагнітного випромінювання сонця на електричну енергію в сучасних комерційних сонячних панелях досягає 18%. Зроблено висновок про безперспективність використання фотосинтезу для широкомасштабного отримання біопалива.

Ключові слова: сонячна енергія, фотосинтез, ефективність фотосинтезу, фотовольтаїка.

Провідна роль енергії в сучасній економіці може бути не тільки теоретично обґрунтована, але й наочно продемонстрована прямим зв'язком між рівнем енергоспоживання та економічним зростанням країни [1]. Економічне зростання і розвиток людства потребує вилучення дедалі більшої кількості енергії та ресурсів з природи для виробництва товарів, послуг і розвитку інфраструктури. Збільшення народонаселення та зростання економіки вже зараз справляє значний вплив на клімат, процеси в екосистемах, біорізноманіття. У світі існує велика диференціація країн за енергетичними витратами на виробництво валового внутрішнього продукту на душу населення. Економічно розвинені, індустріальні країни демонструють як високе енергоспоживання, так і високий валовий внутрішній продукт, причому тенденція кількох останніх десятиліть свідчить про зростання обох показників [2]. Хоча слід зазначити, що енергоспоживання на душу населення в країнах з розвинутою економікою збільшується з меншою швидкістю, ніж валовий внутрішній продукт [2]. Неухильне зростання населення планети і енергоспоживання ставить під сумнів можливість збереження такої тенденції на тривалий час у світі з обмеженими ресурсами [3].

Глобальні потреби в енергії, як прогнозують, зростуть на 49% до 2035 року [4]. Такі

потреби, поряд із вичерпанням багатьох нафтових родовищ, можуть призвести до різкого зростання ціни на нафту і серйозного виклику світовій індустріальній та економічній безпеці [5].

Єдиним невичерпним, принаймні в історичному масштабі нашої планети, джерелом енергії, доступним на Землі, є сонячне випромінювання. За годину поверхні Землі досягає більше сонячної енергії ($4,3 \cdot 10^{20}$ Дж), ніж споживають нині на планеті за рік ($4,1 \cdot 10^{20}$ Дж). Фотосинтез, як ланка, що пов'язує нашу планету з енергетичними ресурсами Всесвіту, суттєво необхідний для підтримання всіх форм життя на Землі, в чому, власне, і полягає його «космічна роль». Людство тепер використовує від 20% до 40% чистої первинної продукції суші, що суттєво впливає на довкілля, трансформуючи атмосферу, землю, воду, біоту [6]. Постає питання про здатність фотосинтезу як акумулятора сонячної енергії та продуцента біопалива стати альтернативою викопним джерелам енергії, які рано чи пізно вичерпаються.

У роботі подано розгорнутий аналіз ефективності фотосинтетичної трансформації енергії сонячного випромінювання у придатну для біохімічного використання енергію та порівняння з прямим перетворенням сонячної енергії на електричну.

Фототрофія і фотосинтез

Живі організми на Землі забезпечують свої потреби в енергії одним із двох способів: поглинаючи сонячне світло або використовуючи хімічну енергію. Залежно від форми енергії, споживаної організмом, виділяють два типи метаболізму — *хемотрофний* і *фототрофний*. Організми, що отримують енергію в результаті окисно-відновних реакцій за участю субстратів, які слугують для них джерелами енергії, називають *хемотрофними*. Організми, здатні трансформувати енергію електромагнітного випромінювання в хімічну енергію для росту і розмноження, мають назву *фототрофних*. До фототрофних організмів належать представники трьох груп організмів: аноксигенні фототрофні бактерії (прокаріоти), які не продукують кисень на світлі; оксигенні фототрофні ціанобактерії (прокаріоти); водорості (евкаріоти) та зелені рослини (евкаріоти), які продукують кисень на світлі. Конверсія вільної енергії сонячного випромінювання в хімічну енергію, як в оксигенних, так і в неоксигенних фототрофів, відбувається в структурних одиницях, які дістали назву реакційних центрів (РЦ). Аноксигенні фототрофні організми мають реакційні центри типу I (РЦI) або типу II (РЦII), що містять бактеріохлорофіли, а оксигенні фототрофи мають РЦ обох типів і містять хлорофіли. Окрему групу фототрофів становлять бактерії, що містять родопсин — протеїн, до якого приєднано хромофор ретиналь, здатний відповідати на дію світла [7]. Класичним представником цих фототрофів є галобактерія (*Halobacterium salinarum*), яка належить до найбільш примітивного домену архебактерій (Archaea). Бактеріородопсин безпосередньо використовує енергію світла для транслокації протонів через клітинну мембрану, створюючи протонрушійну силу для синтезу АТФ.

Історично фотосинтез визначали як процес синтезу первинної органічної речовини з вуглекислого газу і води за допомогою світла. Пізніше почали усувати посилення на джерело вуглецю для синтезу біомаси. Зокрема М. Кемп (M. Kempe) запропонував визначати фотосинтез як серію процесів, у яких електромагнітна енергія перетворюється на хімічну, що може бути використана для біосинтезу [8]. Вочевидь це визначення збігається з визначенням фототрофії загалом.

Специфікацію метаболізму стосовно походження вуглецю позначають термінами *автотрофний*, коли клітинний вуглець походить цілком або в переважній кількості з CO₂, або *гетеротрофний*, коли клітинний

вуглець походить з більш відновлених, порівняно з CO₂, органічних сполук. Зелені рослини, ціанобактерії та, наприклад, пурпурні сіркобактерії є, таким чином, *фотоавтотрофами*, нітрофікуючі бактерії — *хемотрофами*, тварини і основна маса мікроорганізмів — *хемотротрофами*. Слід, однак, зазначити, що даючи характеристику типу трофності, окрім походження вуглецю та способу отримання енергії, як правило, зазначають ще й природу донора електронів (водню). Коли електрони (водень) походять з неорганічного джерела, то це позначають терміноелементом *літо-*, у протилежному разі — *органо-*. Тоді зелені рослини, ціанобактерії та пурпурні сіркобактерії є *фотолітотрофними* організмами, нітрофікуючі бактерії — *хемотрофними*, а тварини і основна маса мікроорганізмів — *хемотротрофами*. Для фотолітотрофії ціанобактерій, водоростей і зелених рослин Э. Брода запропонував вживати термін *фітотрофія* [9]. У зв'язку зі значенням фотоавтотрофії загалом як постачальника первинної органічної речовини на планеті доцільно відокремити фотосинтез від фототрофії.

Таким чином, фототрофія — це метаболічний шлях, у якому організми перетворюють світлову енергію на хімічну для росту, а фотосинтез — відновлення CO₂ у біомасу з використанням енергії світла. Фотосинтетиками (фотоавтотрофи) генерують біомасу, яку використовують усі інші організми включаючи людей.

Біологічне відновлення CO₂ потребує як АТФ, так і електронів (водню), які можуть забезпечити НАФН або відновлений ферредоксин. Однак вихідне джерело електронів є організмозалежним і ним можуть бути H₂O, H₂S, H₂ або інші відновлені неорганічні сполуки. Більшість бактерій, що мають реакційні центри одного типу, є аноксигенними фотоавтотрофними організмами і, отже, фотосинтетиками. Однак передусім геліобактерії та деякі пурпурні бактерії не здатні до фотоавтотрофного росту, тобто росту за наявності тільки CO₂ і донора електронів, найімовірніше через те, що вони можуть здійснювати тільки циклічний транспорт електронів для продукування АТФ, і таким чином, подібно до організмів, що мають родопсин, є фототрофними, фотогетеротрофними (фотоорганотрофними) організмами, але не фотосинтетиками [10].

Слід відзначити здатність, особливо мікроорганізмів, змінювати тип трофності — фотолітотрофи і фотоорганотрофи, зокрема, можуть перейти до хемолітотрофії і хемоор-

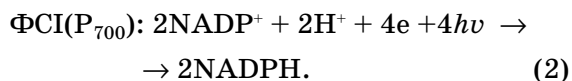
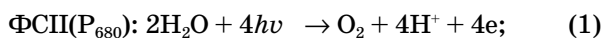
ганотрофії, відповідно. Враховуючи це, мова має йти, очевидно, не про тип організму, а про тип метаболізму [11].

Практично вся конверсія сонячної енергії в сучасній біосфері відбувається за допомогою пігментних систем на основі хлоринів і бактеріохлоринів, похідних порфіринів — циклічних тетрапірольних сполук. Організми, що здатні продукувати кисень, тобто фотолітотрофи або фітотрофи за Бродоу, а саме ціанобактерії, водорості й вищі рослини, використовують хлорофіл *a* у фотохімічних РЦ і тільки *Acaryochloris marina*, єдиний відомий на сьогодні вид ціанобактерій — хлорофіл *d*. Ці організми синтезують понад 99,9% первинної продукції на Землі [12]. Значення аноксигеного фотосинтезу в сучасній біосфері неістотне. У наш час аноксигенні фотосинтетичні відповідалі за 0,1% первинної продукції водних екосистем і 0,05% загальної первинної продукції на Землі [12].

Перебіг фотосинтезу

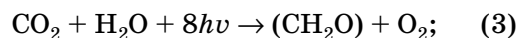
Обмежимо наш короткий огляд перебігу фотосинтезу еукаріотами, зокрема вищими рослинами. У вищих рослин фотосинтез має місце в субклітинних органелах — хлоропластах. Характерною рисою цих утворень є надзвичайно розвинена система внутрішніх мембран — тилакоїдів. Тилакоїди формують фізично неперервну тривимірну сітку, яка обмежує внутрішній водний простір — люмен. Простір хлоропласту, не зайнятий мережею тилакоїдних мембран, називається строною. Перебіг фотосинтезу прийнято умовно розділяти на світлову і темнову стадії, які відрізняються, зокрема, за швидкостями, характером процесів і місцем дії. Світлові реакції фотосинтезу проходять у тилакоїдних мембранах, а темнові — у стромі хлоропласту [13].

Світло поглинається низкою пігментних світлозбиральних комплексів, які передають енергію електронного збудження до фотохімічних РЦ, фотосистеми II (ФСII) і фотосистеми I (ФСI). Світлозбиральні комплекси вищих рослин містять пігменти (хлорофіли *a*, *b* та каротиноїди), що поглинають світло. Організми, які використовують воду як донора електронів, мають два фотохімічні реакційні центри РЦ, що функціонують зчеплено:

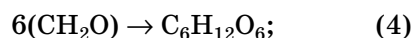


Реакційні центри фотосистем прийнято позначати максимумом поглинання редокс-активних пігментів: ФСII — (P_{680}), ФСI — (P_{700}).

У результаті світлової стадії фотосинтезу утворюються АТФ і НАДФН, а в темновій фазі за допомогою цих сполук відбувається відновлення CO_2 з утворенням глюкози. У зв'язку з тим, що вуглеводи є первинними сполуками, які синтезуються у процесі фотосинтетичної діяльності рослин, хімічне рівняння фотосинтезу зазвичай записують у такому вигляді:



$$\Delta G_0 = 479 \text{ кДж/моль (114,6 ккал/моль)}$$



$$\Delta G_0 = 2874 \text{ кДж/моль (687,6 ккал/моль)}.$$

Рівняння 3 є зручною формою запису процесу фотосинтезу, яке не слід сприймати буквально. Ідентифіковано більш ніж 50 проміжних реакцій. Зміна вільної енергії цієї реакції ($\Delta G_0 = 2874$ кДж) позитивна, тобто для її перебігу в прямому напрямі потрібно вводити енергію ззовні. Такою енергією є сонячне випромінювання.

Для визначення можливої ролі та місця фотосинтезу в структурі майбутньої енергетики першочерговим завданням є оцінка максимальної ефективності акумуляції сонячної енергії, якої, принаймні теоретично, можна досягнути в агро- чи аквасистемах.

Ефективність фотосинтезу

Ефективність фотосинтезу вказує на те, яка частка енергії сонячного випромінювання переходить в енергію біомаси. Повна енергетична ефективність фотосинтезу η_{pht} визначається вільною енергією ΔG створеної біомаси, віднесеної до енергії сумарного опромінення сонячною радіацією за цей період [14]:

$$\eta_{\text{pht}} = \Delta G/S, \quad (5)$$

де S — опроміненість сонячним світлом за відповідний період.

Найкращі показники ефективності трансформації сонячної енергії для C_3 - і C_4 -рослин становлять, відповідно, 2,4% і 3,4% в перерахунку на сезон вегетації, а звичайні значення ефективності для зернових і лісів помірних широт лежать у межах 0,2–0,4% [15–18]. Цікаво, що навіть такі незначні показники здатні підтримувати біосферу Землі в стабільному стані.

Шлях від електромагнітної енергії сонячного світла до потенційної енергії стабільних

хімічних сполук, що утворюють біомасу, проходить зі втратами. Чим більші втрати, тим, природно, з меншою ефективністю відбувається перетворення енергії на даній стадії. Всі втрати можна розділити на кілька груп:

1) пов'язані з трансформацією енергії у фотохімічних і біохімічних перетвореннях безпосередньо в процесі фотосинтезу, включаючи й фотодихання;

2) пов'язані з диханням, ростом і розвитком, з фізичними факторами оточення, типом рослин, фізіологічними факторами;

3) спричинені біотичними чинниками (хвороби, комахи, тварини тощо).

Доцільно розділити ефективність трансформації енергії сонячного випромінювання в біомасу на ефективність власне фотосинтезу як процесу, тобто ефективність переходу енергії сонячного випромінювання у валову первинну продукцію фотосинтезу та ефективність переходу валової первинної продукції фотосинтезу в біомасу.

Енергетична ефективність фотосинтезу η_{pht} може бути факторизована, тобто подана як добуток ефективності η_i , низки складових стадій процесу перетворення сонячної енергії на біомасу [19]:

$$\eta_{\text{pht}} = \Delta G/S = \eta_s \cdot \eta_{\text{ab}} \cdot \eta_p \cdot \eta_{\text{th}} \cdot \eta_{\text{ch}} (1 - \epsilon_{\text{PhRS}}) (1 - \epsilon_{\text{RS}}), \quad (6)$$

де η_s — спектральна ефективність, η_{ab} — ефективність поглинання світла, η_p — фотохімічна ефективність, η_{th} — термодинамічна ефективність, η_{ch} — хімічна ефективність, ϵ_{PhRS} — втрати на фотодихання, ϵ_{RS} — втрати на дихання.

Спектральна ефективність. Сонячний спектр близький до спектра теплового випромінювача з температурою $\sim 5\,900\text{ K}$ (рис. 1). Опроміненість одиниці площі на поверхні атмосфери, тобто поза атмосферою, перпендикулярно до падіння сонячних променів, за середньої відстані від Землі до Сонця, називають сонячною сталою, яка становить $1,37 \pm 0,02\text{ кВт/м}^2$. Атмосфера суттєво впливає на спектральний розподіл сонячної радіації на поверхні Землі. Ультрафіолетова складова сонячного спектра з довжинами хвиль, коротшими за 290 нм , поглинається озоном. Молекулярний кисень і водяна пара спричиняють появу смуг поглинання в червоній та інфрачервоній ділянках сонячного спектра. Релеївське розсіяння відповідає за дифузний, насичений блакитний колір неба (рис. 1). Після проходження земної атмосфери максимальне полуденне значення енергії сонячного випромінювання, що досягає поверхні Землі, становить близько 1 кВт/м^2 .

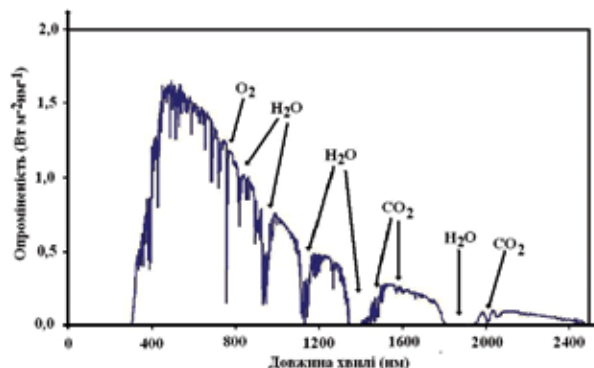


Рис. 1. Сонячний спектр на рівні моря — АМ 1,5 [20]

Фототрофи загалом і фотосинтетички зокрема здатні використовувати тільки частину спектра сонячного випромінювання. Спектральний діапазон дії фотосинтезу вищих рослин, втім як і переважної більшості оксигенних фотосинтетиків, становить $400\text{--}700\text{ нм}$, що приблизно відповідає спектру поглинання хлорофілів. Цей спектральний діапазон отримав назву фотосинтетично активної радіації (ФАР), яку застосовують до організмів, здатних проводити оксигенний фотосинтез, де H_2O окиснюється до O_2 , а CO_2 відновлюється до цукрів. Для фотосинтезуючих бактерій він значно ширший. Відзначимо, що більш ніж 95% енергії сонячного випромінювання зосереджено в зоні $290\text{--}2\,500\text{ нм}$. На діапазон ФАР припадає близько 45% енергії сонячного спектра.

Таким чином, частка енергії сонячного спектра, що може бути використана у фотосинтезі, становить приблизно 45% , тобто спектральна ефективність фотосинтезу $\eta_s = 0,45$.

Ефективність поглинання. Кванти світла діапазону ФАР, захоплені пігментами (хлорофіли, каротиноїди, фікобіліпротеїни), здатні активувати перебіг фотосинтезу. Однак не всі фотони цього діапазону однаково ефективно поглинаються пігментами тилакоїдних мембран. Особливо ефективно поглинається світло голубої і червоної ділянок спектра, в зоні піків поглинання хлорофілу *a* і *b*. Дуже слабо поглинається зелений спектральний діапазон ($\sim 550\text{ нм}$), через що, власне, листки і мають зелене, а не чорне забарвлення. Величина відбитої і профільтрованої сонячної радіації становить близько 10% , тобто приблизно 90% енергії сонячного випромінювання, зосередженого в діапазоні ФАР, поглинається і відповідно ефективність поглинання $\eta_{\text{ab}} = 0,9$.

Фотохімічна ефективність. Основна маса пігментів (~99%) виконують антенну функцію. Вони поглинають кванти світла і передають енергію електронного збудження до фотохімічних реакційних центрів ФСІІ (P680) і ФСІ (P700). Процес взаємодії електромагнітного випромінення з речовиною, як і фотохімічний процес, є квантовим за своєю природою. Для багатоатомних молекул, за невеликим винятком, виконується правило Вавилова–Каші [21]. Згідно із цим правилом люмінесценція багатоатомних молекул, як і фотохімічні перетворення, відбувається з найнижчого збудженого рівня даної мультиплетності. Тобто в разі поглинання фотона сонячного світла голубої ділянки ФАР (430 нм, 2,88 еВ) молекула хлорофілу *a* переходить у збуджений стан (S_2), який швидко релаксує в найнижчий збуджений стан (S_1), що відповідає енергії фотона червоної ділянки ФАР (660 нм, 1,88 еВ). Процес релаксації енергії електронного збудження з вищих енергетичних рівнів на найнижчий однієї мультиплетності називається внутрішньою конверсією. У випадку хлорофілу *a* в результаті внутрішньої конверсії збудженого стану S_2 (2,88 еВ) до S_1 -стану (1,88 еВ) відбувається втрата в тепло ~35% енергії поглинутого фотона. Окрім релаксації енергії, характерної для багатоатомних молекул з вищих збуджених рівнів ($S_n > 1$), подальші втрати енергії поглинутого кванта відбуваються в процесі міграції енергії за зміщеними в довгохвильовий бік спектральними формами пігментів на фотохімічний рівень РЦ. В операційних термінах спектральні форми являють собою гаусові або лоренцеві субсмуги розкладу спектрів поглинання чи флуоресценції хлоропластів, фотосистем чи пігментпротеїнових комплексів. Кожен гаусіан — це клас (субпопуляція) хлорофілів з певним типом протеїнового оточення і/або зв'язку з апопротеїном. Спектральні форми пігментів забезпечують розширення діапазону захоплення сонячної енергії та середовище для спрямованої міграції енергії до РЦ фотосистем.

Таким чином, оскільки фотохімічний процес ініціюється з рівнів, що відповідають енергії 1,82 еВ РЦ ФСІІ (680 нм) і 1,8 еВ РЦ ФСІ (700 нм), то з поглинанням фотонів, енергія яких перевищує ці величини, вона буде розсіяна в тепло. Неважко оцінити, яка частка енергії поглинутих фотонів ФАР буде розсіяна в тепло в результаті релаксації та міграції енергії електронного збудження до рівня РЦ фотосистем. Використовуючи вираз для енергії фотона залежно від довжи-

ни хвилі випромінення $E(\lambda) = h \cdot c / \lambda$, запишемо спектральний розподіл густини потоку фотонів $Q(\lambda)$ сонячного випромінення через спектральний розподіл густини енергії:

$$Q(\lambda) = S(\lambda) / (h \cdot c / \lambda), \quad (7)$$

де $S(\lambda)$ — спектральний розподіл густини енергії сонячного випромінення. Повна енергія сонячного випромінення в зоні ФАР:

$$I_{\text{PAR}} = \int_{\lambda=400}^{\lambda=700} S(\lambda) d\lambda = \int_{\lambda=400}^{\lambda=700} Q(\lambda) E(\lambda) d\lambda. \quad (8)$$

Енергія фотонів спектрального діапазону ФАР (I_{PCL}), що може бути акумульована в реакційному центрі, фотохімічний рівень якого досягається за довжини хвилі 690 нм $[(680+700)/2]$, буде

$$I_{\text{PCL}} = \int_{\lambda=400}^{\lambda=700} Q(\lambda) E(690) d\lambda = E(690) \int_{\lambda=400}^{\lambda=700} Q(\lambda) d\lambda, \quad (9)$$

звідки фотохімічна ефективність

$$\eta_{\text{PCL}} = I_{\text{PCL}} / I_{\text{PAR}} = 0,8.$$

Оцінювання фотохімічної ефективності проведено чисельно для стандартного сонячного спектра АМ 1.5 [20].

Термодинамічна ефективність. Трансформація енергії, тобто будь-яка зміна якості енергії відбувається зі втратами. Потік електромагнітного випромінення «несе» не тільки енергію, але й ентропію, що обмежує трансформацію енергії випромінення тільки вільною енергією. Уперше це обмеження на процес трансформації енергії світла було розглянуто Дюйзенсом, частково на інтуїтивному рівні [22]. Згодом деякі автори [23, 24, 26, 27] більш детально розглядали це питання, виходячи з первинних принципів. Чисельні значення термодинамічної ефективності η_{th} , отримані різними авторами, лежать у межах 0,63–0,77. Для певності приймемо для термодинамічної ефективності $\eta_{\text{th}} = 0,77$.

Ефективність C_3 -шляху асиміляції CO_2 . Відновлення CO_2 є завершальним етапом власне фотосинтезу, темною стадією процесу. У циклі Кальвіна за участю АТФ і НАДФН, продуктів світлової стадії фотосинтезу, відбувається відновлення CO_2 . Первинним стабільним продуктом фіксації CO_2 в процесі фотосинтезу є D-глюкоза. Згідно з рівнянням (3) необхідно мінімум 8 молів фотонів світла спектрального діапазону ФАР для синтезу 1/6 моля D-глюкози. Енергія 8 молів фотонів електромагнітного випромінення з довжиною хвилі 690 нм

дорівнює 1 390 кДж, і ефективність синтезу D-глюкози, первинного стабільного продукту фіксації CO₂, становить:

$$\eta_{ch} = 479/1390 = 0,345.$$

Ефективність C₄-шляху асиміляції CO₂. Особливістю рослин із C₄-типом фотосинтезу є наявність фотосинтезуючих клітин двох типів: клітини обкладки та клітини мезофілу. Клітини обкладки — це клітини, що оточують судини флоєми, які транспортують продукти фотосинтезу з листків до атрагуючих органів. Із C₄-типом фотосинтезу майже завжди пов'язана так звана Кранц-анатомія листків, у яких клітини обкладки та клітини мезофілу формують концентричні шари навколо судин [13]. Хлоропласти клітин обкладки не мають гранальної структури і виявляють дуже низьку активність ФСII, тоді як хлоропласти клітин мезофілу — високу активність ФСI і ФСII. Ензими, характерні для циклу Кальвіна, містяться тільки в хлоропластах клітин обкладки. У клітинах мезофілу цих рослин відбувається процес карбоксилювання з утворенням сполук, що мають 4 вуглецеві атоми, які переносяться потім у клітини обкладки (рис. 2). Оскільки першим інтермедіатом, який утворюється з приєднанням екзогенного CO₂, є чотиривуглецева сполука, звідси й назва «C₄-фотосинтез». У клітинах мезофілу цих рослин CO₂ гідратується за допомогою карбоангідрази до бікарбонату і згодом приєднується до фосфоенолпірувату (ФЕП) за участю фосфоенолпіруваткарбоксилази з утворенням оксалоацетату, C₄-сполуки. Оксалоацетат швидко перетворюється на більш стабільні C₄-кислоти — малат або аспартат, які дифундують до клітин обкладки. Там відбувається вивільнення діоксиду вуглецю одним з трьох декарбоксилюючих ензимів, що визначає три основних біохімічних підтипи C₄-фотосин-

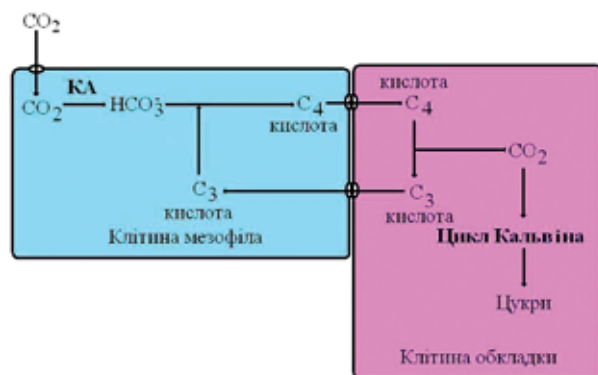


Рис. 2. C₄-шлях фотосинтезу (КА — карбоангідраза)

тезу — НАДФ-залежна малатдегідрогеназа (НАДФ-МДГ), НАД-залежна малатдегідрогеназа (НАД-МДГ) і фосфоенолпіруваткарбоксикіназа (ФЕП-КК). Вивільнений CO₂ фіксується з допомогою ензиму Рубіско (рибульозобісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа), який у C₄-рослин міститься виключно в клітинах обкладки. У такий спосіб відбувається концентрування діоксиду вуглецю в клітинах обкладки. До C₄-рослин, зокрема підтипу (НАДФ-МДГ), належать такі важливі з господарського погляду агрокультури, як сорго, цукрова тростина, кукурудза.

На додаток до енергії, необхідної для функціонування циклу Кальвіна (C₃-шлях), потрібні ще дві молекули АТФ для фосфорилування пірувату до фосфоенолпірувату в клітинах мезофілу, тобто не 3, як у випадку C₃-рослин, а 5 молекул АТФ. За циклічного транспорту навколо ФСI на кожен електрон, який повертається до b₆/f-цитохромного комплексу, додатково транслюються два протони в люмен [28]. Для синтезу додатково двох молекул АТФ необхідні 8 протонів і поглинання чотирьох квантів світла у ФСI. Загалом, для асиміляції CO₂ за C₄-фотосинтезу потрібно мінімум 12 квантів. Таким чином, ефективність асиміляції діоксиду вуглецю в темновій фазі у C₄-фотосинтетиків, зокрема для підтипу (НАДФ-МДГ), нижча, ніж для рослин із C₃-типом фотосинтезу. Енергія 12 молів квантів (λ = 690 нм) становить 2 084,64 кДж, а ефективність синтезу глюкози:

$$\eta_{ch} = 479/2084,64 = 0,23.$$

Енергетичні втрати на фотодихання. У рослин із C₃-типом фотосинтезу спостерігається процес, який отримав назву фотодихання (рис. 3). Асиміляція CO₂ у всіх еукаріотів відбувається з допомогою ензиму Рубіско, що виявляє як карбоксилазну, так і оксигеназну активність. Власне, здатність до оксигенації рибульозобісфосфату (РБФ) і відображено в самій назві ензиму — рибульозобісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (РБФК/О, акронім Рубіско). Відносна швидкість карбоксилювання і оксигенації рибульозобісфосфату визначається концентрацією обох газів в оточенні активного центру ензиму. Чисельно специфічність Рубіско характеризують відношенням карбоксилазної активності до оксигеназної, коли концентрація CO₂ і O₂ в околі активного центру ензиму однакова. Вважають, що специфічність Рубіско варіює в межах 88–131 у C₃-рослинах, а в середньому становить 100 [29].

Унаслідок оксигеназної активності Рубіско утворюються одна молекула 3-фос-

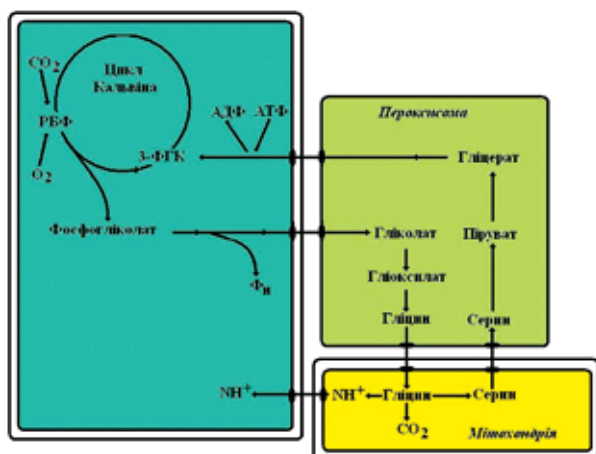
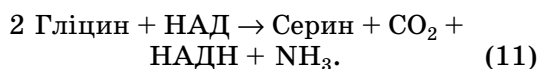


Рис. 3. Спрощена схема фотодихання

фогліцеролової кислоти (3-ФГК) і одна молекула фосфогліколату (2-ФГ):



Молекула 3-ФГК може включатись у цикл Кальвіна, а 2-ФГ перетворюється на гліколат за допомогою ензиму фосфогліколатфосфатази. Подальше перетворення гліколату відбувається в пероксисомах. У них гліколат необоротно окиснюється, з поглинанням кисню, до гліоксилату, при цьому утворюється також перексид водню, який за участю каталази перетворюється на воду і кисень. Гліоксилат за допомогою гліцин-амінотрансферази перетворюється на гліцин, при цьому донором аміногрупи виступає глутамат. Наступні перетворення гліцину відбуваються в мітохондріях. Дві молекули гліцину утворюють серин з вивільненням однієї молекули CO_2 і однієї молекули NH_3 :



У пероксисомах, під час взаємодії з гліоксилатом, серин утворює гідроксипіруват. Останній за допомогою гідроксипіруватредуктази за участю НАДН відновлюється до гліцерату. Гліцерат уже в хлоропластах за допомогою гліцераткінази трансформується до 3-ФГК, яка включається в цикл Кальвіна. Перетворення гліколату називають C_2 -циклом, або гліколатним шляхом. Головна роль C_2 -циклу (гліколатного шляху) пов'язана з поверненням вуглецю внаслідок перетворення 2-ФГ на 3-ФГК і включення її в цикл відновлення. Дві молекули гліколату, проходячи C_2 -шляхом, сприяють вивільненню молекули CO_2 і утворенню молекули фосфогліцерату. Цей процес отримав назву фотодихання; він знижує ефективність фотосинтезу через залучення АТФ,

відновлювальних еквівалентів і вивільнення щойно асимільованого CO_2 . Зниження ефективності фотосинтезу відбувається, за оцінками, на 40–50%, і залежить від температури [30]. Зростання фотодихання з підвищенням температури, приблизно на третину, пов'язують з падінням відношення розчинностей CO_2/O_2 , а решта спричинена зменшенням відносної специфічності Рубіско до субстратів. З підвищенням температури для Рубіско спостерігається більше зростання K_m до CO_2 ніж до O_2 [31].

Таким чином, у рослин з C_3 -типом фотосинтезу в результаті перебігу фотодихання ефективність трансформації енергії становить $\eta_{\text{PRS}} = (1 - \varepsilon_{\text{PHRC}}) = 0,6$. У рослин з C_4 -типом фотосинтезу фотодихання не спостерігається або, точніше, перебіг цього процесу відбувається на дуже низькому рівні. Пригніченість фотодихання у C_4 -рослин пов'язано з процесом концентрування CO_2 в клітинах обкладки. Приблизно на порядок зростає концентрація CO_2 в околі активного центру Рубіско, і, як наслідок, оксигеназна активність ензиму проявляється незначною мірою [32].

Таким чином, загальна ефективність трансформації енергії в результаті власне процесу фотосинтезу становить:

$$\begin{aligned} \text{C}_3\text{-тип } \eta &= 0,051 \text{ (5,1\%),} \\ \text{C}_4\text{-тип } \eta &= 0,057 \text{ (5,7\%).} \end{aligned}$$

Енергетичні втрати на дихання. Дуже суттєвими, стосовно акумульованого в процесі фотосинтезу CO_2 , є втрати діоксиду вуглецю під час дихання, однак кількісно оцінити енергетичні втрати в процесі дихання важко. Втрати фотосинтетично акумульованого CO_2 в процесі дихання для зернових знаходяться в межах 30–60% [33]. Втрати CO_2 в процесі мітохондріального дихання пов'язані з ростом і процесами підтримання. Життя вимагає постійної протидії локальному зростанню ентропії та пристосування до змін зовнішнього середовища, що отримало загальне означення як процесу підтримання. До цих процесів, які ще називають основним обміном, відносять процеси, пов'язані з підтриманням структурної і функціональної цілісності організму. Підтримання структурної цілісності організму відбувається не статично, а динамічно, з регулярною заміною ензимів і ліпідів, підтриманням, за рахунок активного транспорту, градієнтів концентрації між клітиною і оточенням та між різними компартментами клітини, репарацією пошкоджень, зумовлених як внутрішніми, так і зовнішніми оксидантами,

тощо. Перебіг усіх цих процесів відбувається з витрачанням енергії.

Таким чином, енергія, яка вивільняється в процесі дихання, використовується організмом і втрачається тільки частково. У результаті втрат на дихання ($\epsilon_{RS} = 30\%$) ефективність акумуляції енергії на стадії між продукуванням карбогідратів у процесі фотосинтезу і трансформуванням їх у компоненти клітинної біомаси становить $\eta_{RS} = (1 - \epsilon_{RS}) = 0,7$. З урахуванням усіх втрат загальна ефективність трансформації сонячної енергії в біомасу:

$$C_3\text{-рослини } \eta_{\text{pht}} = 0,036 (3,6\%),$$

$$C_4\text{-рослини } \eta_{\text{pht}} = 0,04 (4\%).$$

Отже, не вся первинна продукція фотосинтезу переходить у біомасу, і потік сонячної енергії, проходячи через рослину і депонуючись у фітомасі, суттєво послаблюється (таблиця). При цьому можна відзначити високу ефективність захоплення світла і перенесення електрона у світловій стадії фотосинтезу та значні втрати у темновій стадії і в подальших метаболічних процесах.

Загалом, більшість оцінок ефективності фотосинтезу, отриманих різними авторами, лежить у межах 4–6%, залежно від типу рослин [16, 34, 35]. Максимальну теоретичну ефективність продукування глюкози, зокрема для C_3 -типу фотосинтезу за квантових витрат 9,4, оцінено в 11,9% [36]. Тобто визначається ефективність перебігу власне фотосинтезу і не враховуються втрати на розсіювання та пропускання під час поглинання падаючого світла, а також на релаксацію високозбуджених станів пігментів і термодинамічне обмеження, без урахування втрат на фотодихання і дихання. Теоретична оцінка максимальної ефективності

продукування глюкози може бути підвищена до 14%, якщо прийняти мінімальні квантові витрати у 8 квантів. Головною користю від такої чи подібної оцінки є те, що задається певна індикативна межа ефективності фотосинтезу як процесу. Іншими словами, в рамках існуючого механізму фотосинтезу за жодних обставин ефективність процесу не може перевершити 14%.

Оцінювання ефективності процесу проводили для оптимальних умов перебігу фотосинтезу, зокрема за низької інтенсивності діючого світла, коли квантові витрати не перевищують 8 квантів світла. Слід додати також, що проведене нами оцінювання ефективності фотосинтезу базується на розгляді перебігу процесу протягом дня. Цілком зрозуміло, що оцінки за сезон і, тим паче, річні істотно відрізнятимуться (залежно від географічної широти) від одноденних оцінок. Головні відмінності полягають у тому, що на початку сезону вегетації перехоплюється тільки невелика частина світлової енергії, що падає на поле, через мале проективне покриття фотосинтезуючими тканинами, а після закінчення вегетації, в міру заповнення «атрагуючих об'ємів», спостерігається гальмування процесу фотосинтезу.

Від фотосинтезу до організму

Організм є втіленням життя як феномену, одиниця живого, базовий елемент біосфери. Загальна життєва стратегія організмів спрямована на продукування нових особин, забезпечуючи тим самим неперервність життя в часовому вимірі. У процесі еволюції життя предметом селекції була саме здатність до відтворення — репродук-

Шлях енергії сонячного випромінювання в процесі фотосинтетичної трансформації в біомасу в C_3 - і C_4 -рослинах

Ефективність та втрати енергії в процесі трансформації сонячної енергії в біомасу	Депонована енергія (% від падаючої)	Втрачена енергія (% від падаючої)
Спектральна ефективність (частка сонячної енергії у ФАР) $\eta_s = 0,45$	45%	55%
Ефективність поглинання $\eta_{ab} = 0,9$	40,5%	4,5%
Фотохімічна ефективність $\eta_p = 0,8$	32,4%	8,1%
Термодинамічна ефективність $\eta_{th} = 0,77$	25%	7,4%
Ефективність C_3 -шляху асиміляції CO_2 $\eta_{ch} = 0,34$	8,5%	16,5%
Ефективність C_4 -шляху асиміляції CO_2 $\eta_{ch} = 0,23$	5,7%	19,2%
Втрати на фотодихання C_3 -рослини $\epsilon_{\text{pHRS}} = 40\%$	5,1%	3,4%
Втрати на дихання C_3 -рослини $\epsilon_{RS} = 30\%$	3,6%	1,4%
Втрати на дихання C_4 -рослини $\epsilon_{RS} = 30\%$	4%	1,6%

тивна активність і, як наслідок, пластичність, регуляторна мобільність фізіолого-біохімічних процесів як основа стійкості та мінімізації ризиків загибелі, а не максимальна акумуляція сонячної енергії в біомасі.

Фотосинтез — процес, що забезпечує енергією організм і відповідно біосферу, зокрема гетеротрофну її частину. Це — високоінтегрований і регульований процес, дуже чутливий до всіляких змін умов оточення через необхідність балансування поглинутої світлової енергії з енергетичними потребами організму. Саме висока інтегрованість процесу фотосинтезу і підпорядкованість його потребам організму в кінцевому підсумку визначає ефективність запасання сонячної енергії фотосинтезуючою клітиною або фотосинтезуючим одноклітинним організмом. За наявності значної кількості нефотосинтезуючих клітин чи тканин зростають витрати енергії на забезпечення їхньої життєдіяльності. Ефективність акумуляції сонячної енергії в ряду процес \rightarrow клітина \rightarrow орган \rightarrow організм зменшується. Тобто мультистадійність процесу, як впливає з попереднього розгляду, і перехід від фотосинтезуючої клітини до систем більш високого рівня організації, зі збільшенням кількості нефотосинтезуючих клітин зменшує загальну його ефективність, а суто біологічні риси, які виявляються на рівні організму, ще більше знижують ефективність акумуляції сонячної енергії в депонованій біомасі.

У цьому зв'язку можна зауважити, що вже достатньо давно — відлік починають з лекції Дж. Чіаміціана (G. Ciamician) на Міжнародному конгресі з прикладної хімії, що проходив у Нью Йорку в 1912 р., — розвивається так звана «сонячна фотохімія» [37]. Головні концептуальні засади її полягають у використанні сонячного світла для хімічного синтезу. Завдяки прямій активації фотохімічних субстратів, часто без використання допоміжних реагентів і каталізаторів, мінімізується формування побічних продуктів [38]. Завдяки саме цим характеристикам сонячну фотохімію відносять до зеленої хімії загалом [39].

Із контексту нашого розгляду можна зробити висновок, що обмеживши процес трансформації сонячної енергії отриманням певної сполуки чи сполук, тобто однією-двома стадіями, можна істотно підвищити енергетичну ефективність. Для оптимізації такого процесу потрібно контролювати значно менше параметрів, зокрема замість лабільних ензимів, обтяжених регуляторними функціями, можна використовувати про-

стіші й стійкіші каталізатори або ж не використовувати їх зовсім.

Таким чином, слід особливо наголосити, що фотосинтез — основа продуктивності, однак продуктивність в решті-решт визначається на рівні організму, а точніше — на рівні певних угруповань організмів, наприклад агроценозів. Дійсно, як впливає з попереднього викладу, ефективність трансформації сонячної енергії власне в процесі фотосинтезу суттєво вища, ніж відповідні показники для агрокультур. Найбільш ефективними фотосинтезуючими організмами на сьогодні є наземні рослини, рекордсменами серед яких є цукрова тростина та слонова трава [6]. Водорості й ціанобактерії мають значні перспективи в цьому сенсі, однак на цей час низка проблем, пов'язаних з уведенням світла в біореактори, низькою швидкістю дифузії CO_2 у водному середовищі і складнощами із сепарацією біооб'єктів від середовища, суттєво впливають на показники ефективності [40]. Загалом, живі організми з максимальною ефективністю трансформації сонячної енергії 1–3%, а пересічно 0,2–0,4% істотно програють, наприклад, фотовольтаїчним перетворювачам сонячної енергії на електричну. Окрім уже відзначених (сонячна фотохімія і фотовольтаїка) підходів до акумуляції сонячної енергії існує низка інших напрямів, на яких концентруються зусилля зі створення як суто штучних систем трансформації сонячної енергії, біоімітуючих систем, так і вдосконалення природного процесу фотосинтезу. З початком ХХІ ст. значну увагу дослідників привернув напрям, який отримав назву «сонячне паливо» (solar fuel) — продукування водню з води і низьковуглецевого палива за допомогою відновлення CO_2 [41, 42]. Подібні дослідження називають також штучним фотосинтезом для продукування палива, сонячно-водневими дослідженнями [42, 43]. Незважаючи на перспективність зазначених досліджень і наявність певних досягнень, на цей час вони не витримують порівняння з фотовольтаїкою, яка являє собою розвинену галузь досліджень та індустрії. У зв'язку із цим доцільно більш детально зупинитись на фотовольтаїці у контексті природного фотосинтезу чи штучних систем трансформації сонячної енергії як основи енергетики суспільства сталого розвитку. Слід наголосити, що отримання низьковуглецевого палива («штучний листок») не лише консервує світлову енергію у формі тривалого зберігання, на відміну від електричного струму, але і є додатковим каналом зменшення CO_2 в атмосфері.

Фотовольтаїка

Фотовольтаїка — це пряме перетворення сонячного світла чи електромагнітного випромінення загалом на електричний струм. Вважають, що датою народження фотовольтаїки є 1839 рік, а її «батьком» був Олександр Беккерель (А. Becquerel). Він, власне, продемонстрував, що опромінення Pt-електродів, покритих AgCl чи AgBr, які містяться в розчині кислоти, призводить до генерації електричного струму в такій електрохімічній комірці [44]. Прогрес фотовольтаїки з часів Беккереля ознаменувався в 70-х рр. ХХ ст. початком нового, стрімкого етапу її розвитку [44]. Фотовольтаїку, фотовольтаїчний принцип почали застосовувати на практиці, зокрема для задоволення побутових потреб в електроенергії. Фотовольтаїчні перетворювачі (ФВП) сонячної енергії дістали назву «сонячні панелі», «сонячні комірки» або «сонячні батареї». Переважна більшість сучасних ФВП формується на основі напівпровідникових *p-n* переходів. Гранична ефективність фотовольтаїчного перетворювача на основі однощільного ФВП, встановлена у відомій роботі В. Шоклі і Г. Квіссера, становить 33,7% [45].

Виділяють чотири типи невідворотних втрат за конверсії сонячної енергії в однощільних ФВП: 1) неповне поглинання — фотони з енергією менше E_g (E_g — ширина щілини) не поглинаються; 2) термалізація — надлишок енергії носіїв (електрони, дірки), що генеруються під час поглинання фотонів з енергією, більшою E_g , перетворюється на тепло; 3) термодинамічні втрати — доступна вільна енергія Гіббса термалізованого збудженого стану завжди менша E_g ; 4) радіативна рекомбінація — невелика частина збуджених станів рекомбінує з основним станом з випроміненням фотонів. Саме ці чотири типи втрат знижують максимальну ефективність перетворення для однощільних ФВП за неконцентрованого сонячного випромінення приблизно до 30% [45, 46]. З початком нового тисячоліття сформувався концептуальний напрям у розробленні ФВП, здатних подолати межу Шоклі–Квіссера, який було названо «третьім поколінням» фотовольтаїки [47]. Третє покоління ФВП сонячної енергії на електричну має на меті суттєве зменшення вартості електроенергії від приблизно 1–2 дол. США за 1 кВт·год, як для другого покоління сонячних панелей, до 0,5 дол США і в перспективі — до 0,2 дол. США за 1 кВт·год. Досягнення цієї мети ставить перед ФВП 3-го покоління завдання

збільшити ефективність перетворення сонячної енергії, подолати межу Шоклі–Квіссера за зменшення вартості сонячних панелей [47].

Головні напрями збільшення ефективності ФВП пов'язані зі зменшенням втрат енергії сонячного випромінення через неповне поглинання і термалізацію (пункти 1 і 2), оскільки термодинамічні втрати мають принциповий характер, а ті, що пов'язані з радіаційною рекомбінацією, відносно невеликі (близько 10%). Запропоновано, зокрема, створення мультищільних поглиначів, наприклад тандему комірок, що мають різну ширину енергетичних щілин, які упаковані одна поверх другої, використання надлишку енергії так званих гарячих фотогенерованих носіїв, генерація більш ніж одного носія за поглинання фотона, тобто квантовий вихід фотогенерації >1 , зокрема для фотонів з енергією, що вдвічі перевищує енергетичну щілину, та цілу низку підходів з використанням як нових матеріалів, так і цілком нових принципів роботи сонячних панелей [48, 49]. Для прикладу зазначимо, що максимальну ефективність однощільних ФВП можна підняти з 33,7% до 44,4% у разі генерації більш ніж одного носія за поглинання одного фотона [48].

Кращі сучасні комерційні сонячні панелі на основі монокристалічного кремнію мають ефективність 18% [50].

Слід, однак, зауважити, що електричну енергію важко зберігати, а в разі використання акумуляторів, інвертування постійного струму на змінний, під час передачі струму на відстані відбуваються втрати енергії, що знижують загальну ефективність трансформації сонячної енергії в електричну. До переваг ФВП можна віднести їх нейтральність стосовно продукування CO_2 та можливість використання великих площ дахів, стін будівель та непридатних для сільгоспвиробництва земель.

Таким чином, перспективи використання фотосинтезу, а точніше фотосинтезуючих організмів, для широкомасштабного отримання біопалива, видаються малоімовірними. Більш перспективним може бути використання гібридних систем, де сонячні панелі можуть допомогти суттєво подовжити сезон вегетації, зокрема мікроводоростей, для отримання біомаси як законсервованої сонячної енергії, придатної для тривалого зберігання.

ЛІТЕРАТУРА

1. *Payne J.* Survey of the international evidence on the causal relationship between energy consumption and growth // *J. Econ. Stud.* — 2010. — V. 37, N 1. — P. 53–95.
2. *Brown J. H., Burnside W. R., Davidson A. D. et al.* Energetic limits to economic growth // *BioScience.* — 2011. — V. 61, N 1. — P. 19–26.
3. *Arrow K., Dasgupta P., Goulder L. et al.* Are we consuming too much? // *J. Econ. Persp.* — 2004. — V. 18, N 2. — P. 147–172.
4. *EIA, International Energy Outlook 2010* (<http://www.eia.doe.gov/oiaf/ieo/world.html>).
5. *Leder F., Shapiro J. N.* This time it's different. An inevitable decline in world petroleum production will keep oil product prices high, causing military conflicts and shifting wealth and power from democracies to authoritarian regimes // *Energ. Pol.* — 2008. — V. 36, N 8. — P. 2850–2852.
6. *Haberl H., Erb K.-H., Krausmann F. et al.* Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in Earth's terrestrial ecosystems // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 2007. — V. 104. — P. 12942–12947.
7. *Oesterhelt D., Stoerkenius W.* Functions of a new photoreceptor membrane // *Ibid.* — 1973. — V. 70. — P. 2853–2857.
8. *Kamen M. D.* Primary Processes in Photosynthesis. — New York, London: Academic Press, 1963. — 284 p.
9. *Брода Э.* Эволюция биоэнергетических процессов. — М.: Мир, 1978. — 304 с.
10. *Bryant D. A., Frigaard N. U.* Prokaryotic photosynthesis and phototrophy illuminated // *Trends Microbiol.* — 2006. — V. 14, N 11. — P. 488–496.
11. *Шлегель Г.* Общая микробиология. — М.: Мир, 1972. — 476 с.
12. *Raven J. A.* Contributions of anoxygenic and oxygenic phototrophy and chemolithotrophy to carbon and oxygen fluxes in aquatic environments // *Aquat. Microb. Ecol.* — 2009. — V. 56, N 2. — P. 177–192.
13. *Эдвардс Дж., Уокер Д.* Фотосинтез C₃ и C₄ растений: механизмы и регуляция. — М.: Мир, 1986. — 601 с.
14. *Knox R. S.* Primary process of photosynthesis // *Topics in Photosynthesis*, ed. J. Barber. — Amsterdam: Elsevier, 1978. — V. II. — P. 55–82.
15. *Monteith J. L.* Climate and the efficiency of crop production in Britain // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* — 1977. — V. 281, N 2. — P. 277–294.
16. *Beadle C. L., Long S. P.* Photosynthesis—is it limiting to biomass production? // *Biomass.* — 1985. — V. 8, N 2. — P. 119–168.
17. *Field C. B., Behrenfeld M. J., Randerson J. T., Falkowski P.* Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components // *Science.* — 1998. — V. 281, N 5374. — P. 237–240.
18. *Haberl H., Erb K. H., Krausmann F. et al.* Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 2007. — V. 104, N 25. — P. 12942–12944.
19. *Gebhardt W.* Photosynthetic efficiency // *Radiat. Environ. Biophys.* — 1986. — V. 25, N 2. — P. 275–288.
20. *ASTM G-173-3.* — <http://rredc.nrel.gov/solar/spectra/am1.5/>.
21. *Kasha M.* Characterization of Electronic Transitions in Complex Molecules // *Discus. Faraday Soc.* — 1950. — V. 9, N 1. — P. 14–19.
22. *Duysens L. N. M.* The path of light energy in photosynthesis. In: *The Photochemical Apparatus, its Structure and Function* // *Brookh. Symp. Biol.* — 1959. — V. 11. — P. 11–25.
22. *Ross R. T., Calvin M.* Thermodynamics of light emission and free-energy storage in photosynthesis // *Biophys. J.* — 1967. — V. 7, N 5. — P. 595–614.
24. *Knox R. S.* Thermodynamics and the primary processes of photosynthesis // *Ibid.* — 1969. — V. 9, N 11. — P. 1351–1362.
25. *Archer M. D., Bolton J. R.* Requirements for ideal performance of photochemical and photovoltaic solar energy converters // *J. Phys. Chem.* — 1990. — V. 94, N 21. — P. 8028–8036.
26. *Porter G.* Transfer and Storage of Chemical and Radiation Potential // *J. Chem. Soc. Faraday Trans.* — 1983. — V. 79, N 2. — P. 473–482.
27. *Bolton J. R., Hall D. O.* The maximum efficiency of photosynthesis // *Photochem. Photobiol.* — 1991. — V. 53, N 4. — P. 545–548.
28. *Shikanai T.* Cyclic electron transport around photosystem I: genetic approaches // *Ann. Rev. Plant. Biol.* — 2007. — V. 58. — P. 199–217.
29. *Bainbridge G., Madgwick P., Parmar S. et al.* Engineering rubisco to change its catalytic properties // *J. Exp. Bot.* — 1995. — V. 46, N 10. — P. 1269–1276.
30. *Zelitch I.* Plant productivity and the control of photorespiration // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 1973. — V. 70, N 2. — P. 579–584.
31. *Von Caemmerer S., Quick W. P.* Rubisco: physiology *in vivo* // *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. (Eds. Leegood R. C., Sharkey T. D., von Caemmerer S.). — Dordrecht: Kluwer Academic, 2000. — P. 85–113.
32. *Furbank R. T., Hatch M. D.* Mechanism of C₄ photosynthesis — the size and composition of the inorganic carbon pool in bundle sheath cells // *Plant Physiol.* — 1987. — V. 85, N 3. — P. 958–964.
33. *Amthor J. S.* The McCree-deWit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigm: 30 years later // *Ann. Bot.* — 2000. — V. 86, N 1. — P. 1–20.
34. *Zhu X. G., Long S. P., Ort D. R.* What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? // *Cur. Opin. Biotechnol.* — 2008. — V. 19, N 2. — P. 153–159.

35. *Zhu X. G., Long S. P., Ort D. R.* Improving photosynthetic efficiency for greater yield // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2010. — V. 61. — P. 235–261.
36. *Walker D. A.* Biofuels, facts, fantasy, and feasibility // *J. Appl. Phycol.* — 2009. — V. 21, N 3. — P. 509–517.
37. *Esser P., Pohlmann B., Scharf H.* The Photochemical Synthesis of Fine Chemicals with Sunlight // *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* — 1994. — V. 33, N 10. — P. 2009–2023.
38. *Hoffmann N.* Photochemical reactions as key steps in organic synthesis // *Chem. Rev.* — 2008. — V. 108, N 3. — P. 1052–1103.
39. *Schiel C., Oelgemüller M., Ortner J., Mattay J.* Green photochemistry: the solar-chemical «Photo-Friedel–Crafts acylation» of quinones // *Green Chem.* — 2001. — V. 3, N 3. — P. 224–228.
40. *Золотарьова О. К., Шнюкова Є. І., Сиваш О. О. та ін.* Перспективи використання мікрородоростей у біотехнології. — К: Альтерпрес, 2008. — 236 с.
41. *Kalyanasundaram K., Graetzel M.* Artificial photosynthesis: biomimetic approaches to solar energy conversion and storage // *Cur. Opin. Biotechnol.* — 2010. — V. 21, N1. — P. 298–310.
42. *Styring S.* Artificial photosynthesis for solar fuels // *Faraday Discuss.* — 2012. — V. 155, N1. — P. 357–376.
43. *Amao Y., Shuto N., Furuno K. et al.* Artificial leaf device for solar fuel production // *Ibid.* — 2012. — V. 155, N1. — P. 289–296.
44. *Green M. A.* Photovoltaic principles // *Physica E.* — 2002. — V. 14, N 1. — P. 115–117.
45. *Shockley W., Queisser H. J.* Detailed balance limit of efficiency of *p-n* junction solar cells // *J. Appl. Phys.* — 1961. — V. 32, N 3. — P. 510–519.
46. *Archer M. D., Bolton J. R.* Requirements for ideal performance of photochemical and photovoltaic solar energy converters // *J. Phys. Chem.* — 1990. — V. 94, N 28. — P. 8028–8036.
47. *Green M. A.* Third generation photovoltaics: Ultra-high conversion efficiency at low cost // *Prog. Photovoltaics.* — 2001. — V. 9, N 2. — P. 137–144.
48. *Hanna M. C., Nozik A. J.* Solar conversion efficiency of photovoltaic and photoelectrolysis cells with carrier multiplication absorbers // *J. Appl. Phys.* — 2006. — V. 100, N 7. — P. 074510–1 074510-8.
49. *Мачулін В., Литовченко В., Стріха М.* Сонячна енергетика: порядок денний для світу і України // *Вісн. НАН України.* — 2011. — N 5. — С. 30–39.
50. *Cabtree G. W., Lewis N. S.* Solar Energy Conversion // *Phys. Today.* — 2007. — V. 60, N 3. — P. 37–42.

АККУМУЛЯЦИЯ СОЛНЕЧНОЙ ЭНЕРГИИ: ФОТОСИНТЕЗ ИЛИ ИСКУССТВЕННЫЕ СИСТЕМЫ

А. А. Сиваш

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
НАН Украины, Киев

E-mail: a.syvash@mail.ru

Единственным неисчерпаемым источником энергии на Земле является солнечное излучение. Для определения возможной роли и места фотосинтеза в структуре будущей энергетики первоочередным заданием является теоретическая оценка максимальной эффективности фотосинтетической аккумуляции солнечной энергии. В работе приведен сравнительный анализ эффективности фотосинтетической трансформации солнечного света в энергию биомассы и фотовольтаического преобразования электромагнитного излучения в электрический ток. Максимальная теоретически достижимая эффективность фотосинтетического преобразования солнечного света в энергию биомассы составляет для высших растений около 4%. Эффективность прямого преобразования солнечной энергии в электрическую в современных коммерческих солнечных панелях достигает 18%. Сделано заключение о бесперспективности использования фотосинтеза для масштабного получения биотоплива.

Ключевые слова: солнечная энергия, фотосинтез, эффективность фотосинтеза, фотовольтаика.

ACCUMULATION OF THE SUN ENERGY: PHOTOSYNTHESIS OR ARTIFICIAL SYSTEMS

O. O. Syvash

Kholodny Institute of Botany of National
Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

E-mail: a.syvash@mail.ru

Solar energy is the sole inexhaustible source of energy for humans. To determine a possible role of photosynthesis in the energetic system of the future it is necessary to estimate theoretically maximal efficiency of photosynthetic accumulation of sun energy. Comparative analysis of efficiency of photosynthetic transformation of sunlight into biomass energy and photovoltaic conversion of electromagnetic radiation into electrical current is given. Theoretically achievable maximum efficiency of terrestrial plants is approximately 4%. The best commercial solar cells showed efficiency of direct conversion of solar power into electrical energy about 18%. It seems unlikely that photosynthesis could be used as a strategic source of bioenergy.

Key words: solar energy, photosynthesis, efficiency of photosynthesis, photovoltaics.