

PACS numbers: 36.20.-r, 82.20.-w, 82.30.-b, 82.37. Vb, 82.39.-k, 82.50.-m, 87.15.-v

## **Побудова і дослідження моделю повільного електронного транспорту та конформаційних змін у молекулах бактеріяльних реакційних центрів**

М. А. Драпіковський<sup>1</sup>, Ю. М. Барабаш<sup>2</sup>, М. П. Куліш<sup>1</sup>,  
М. А. Заболотний<sup>1</sup>, О. П. Дмитренко<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Київський національний університет імені Тараса Шевченка,  
вул. Володимирська, 64,  
01033 Київ, Україна

<sup>2</sup>Інститут фізики НАН України,  
просп. Науки, 46,  
03028 Київ, Україна

Визначено кінетичні параметри фотозбудження та релаксації реакційних центрів (РЦ) фотосинтетичних мембран клітин *Rhodobacter sphaeroides* за різних режимів фотозбудження. Запропоновано модель повільного електронного транспорту та конформаційних змін у РЦ як системи, що може бути описана чотирма електрон-конформаційними станами з постійними мікрошвидкостями. Вперше одержано чисельні значення мікрошвидкостей процесів окиснення й відновлення РЦ та обчислено заселеності 2-го, 3-го та 4-го електрон-конформаційних станів РЦ на основі заселеності 1-го стану.

The kinetic parameters of photoexcitation and relaxation of reaction centres (RC) of photosynthetic membranes of the *Rhodobacter sphaeroides* cells are determined for different modes of photoexcitation. The model of a slow electron transport and conformational changes in RC is proposed as a system that can be described by four electron-conformational states with constant microrates. For the first time, the numerical values of microrates of the RC oxidation and reduction processes are obtained, and populations of the 2<sup>nd</sup>, 3<sup>rd</sup>, and 4<sup>th</sup> electron-conformational states are calculated, based on population of 1<sup>st</sup> state.

Определены кинетические параметры фотовозбуждения и релаксации реакционных центров (РЦ) фотосинтетических мембран клеток *Rhodobacter sphaeroides* при различных режимах фотовозбуждения. Предложена модель медленного электронного транспорта и конформационных изменений в РЦ как системы, которая может быть описана четырьмя электрон-конформационными состояниями с постоянными

микроскоростями. Впервые получены численные значения микроскоростей процессов окисления и восстановления РЦ и вычислены заселённости 2-го, 3-го и 4-го электрон-конформационных состояний РЦ на основе заселённости 1-го состояния.

**Ключові слова:** реакційний центр, електронний транспорт, конформаційна зміна.

**Key words:** reaction centre, electron transport, conformational change.

**Ключевые слова:** реакционный центр, электронный транспорт, конформационное изменение.

*(Отримано 24 жовтня 2017 р.)*

## 1. ВСТУП

Встановлення механізмів і шляхів регуляції початкового розділення зарядів і транспорту електронів між молекулами-переносниками у первинних процесах фотосинтези є однією з центральних проблем біофізики. Численні дослідження показують тісний зв'язок між електронними переходами та конформаційними перебудовами у білку багатокomпонентних макромолекулярних комплексів переносників, об'єднаних в єдиний так званий фотосинтетичний реакційний центр (РЦ). Бактеріальний РЦ, завдяки простішому, ніж у вищих рослин, фотосинтетичному апарату, здатності до поглинання світла та світлоіндукованого розділення зарядів і високому квантовому виходу первинних процесів фотосинтези, залишається однією з найбільш досліджуваних систем. Відомо, що процеси електронного переносу між донором і акцептором бактеріальних РЦ відбуваються в два етапи: спочатку електрон локалізується на вторинному хінонному акцепторі з втратою частини енергії шляхом коливної релаксації; далі молекула акцептора переходить у новий конформаційно-рівноважний стан у відповідності з її новим електронним станом. Тим самим індукується каскад конформаційних змін.

Проведені раніше дослідження електронного переносу у РЦ навіть при імпульсній фотоактивації зразка виявили існування незначних повільних структурних перебудов РЦ. Більш тривала фотоактивація зразка приводить до того, що структурні зміни накопичуються і зберігаються тривалий час. Саме структурні зміни, спричинені електрон-конформаційними взаємодіями, в свою чергу, впливають на ефективність електронного транспорту у РЦ. Існування такого зворотнього зв'язку спричиняє появу нелінійних ефектів у процесі фотоактивації реакційного центру. Одним із проявів такого зворотнього зв'язку може бути істотне

уповільнення швидкості розпаду фотозбудженого стану після припинення тривалої фотоактивації у порівнянні з релаксацією цього стану після імпульсної фотоактивації. Однак кінетичні механізми таких структурних перебудов не досліджувалися. Тому дослідження кінетики фотозбудження і релаксації електрона за різних режимів фотоактивації РЦ має важливе значення у розумінні як процесів електрон-конформаційної взаємодії, так і шляхів керування потоком фотозбуджених електронів. В роботі визначалися кінетичні параметри фотозбудження та релаксації РЦ при різних за тривалістю фотоактиваціях зразка. При цьому використовувались як відомі, так і розроблені методи аналізу експериментальних даних.

## 2. РЕЗУЛЬТАТИ І ОБГОВОРЕННЯ

У діючій фотосинтетичній системі РЦ рівноважні конформації молекул у присутності і за відсутності електрона можуть сильно різнитися внаслідок цих електронно-конформаційних взаємодій. Так, після захоплення електрона молекула акцептора РЦ знаходиться в нерівноважній конформації, що починає повільно релаксувати до рівноважної, переходячи з одного локального мінімуму в інший, на кривій потенціальної енергії. Це створює динамічну картину еволюції структурних змін, яка характеризується змінними в часі мікрошвидкостями. Можна розглядати два моделі системи РЦ.

1) Система, в якій ансамбль всі РЦ складаються з трьох фракцій і в результаті освітлення, РЦ одних фракцій менше піддаються структурним змінам, а інші — сильніше. Таким чином, ансамбль РЦ характеризується трьома додатковими станами.

2) Система, в якій всі РЦ в темно-адаптованому стані однакові, а в результаті освітлення система може з деякою ймовірністю потрапити або в стан 2, або в стан 3, або в стан 4. (Можна уявити це так: лижник, який знаходиться на вершині гори, а потім випадковим чином може поїхати або по східному, або по західному, або по південному схилу, з можливістю змінити трасу впродовж спуску.) Таким чином, система теж характеризується трьома додатковими станами.

За допомогою експериментальних даних (що відображають заселеність 1-го стану), які можна апроксимувати у вигляді розв'язку:

$$A = \sum_{i=1}^n A_i e^{-d_i t},$$

було розв'язано обернену задачу (по заданому розв'язку системи

диференційних рівнянь шукаємо параметри цієї системи) і одержано набори мікрошвидкостей  $\{k_{ij}\}$  для процесу окиснення за різних режимів фотоактивації розчину РЦ. Процес оптимізації побудовано таким чином, що номер стану визначається порядковим номером при обрахунках. Спочатку визначається значення  $k_{12}$  та  $k_{21}$  при нульових значеннях інших параметрів. Потім визначаються коефіцієнти  $k_{13}$  та  $k_{31}$  при фіксованих значеннях  $k_{12}$  та  $k_{21}$  та нульових значеннях всіх інших параметрів. Потім обраховуються коефіцієнти  $k_{14}$  та  $k_{41}$  при фіксованих значеннях  $k_{12}$ ,  $k_{21}$ ,  $k_{13}$ ,  $k_{31}$  та нульових значеннях всіх інших параметрів. Після цього знову повертаємося до обрахунку  $k_{12}$  та  $k_{21}$ , але вже при фіксованих значеннях  $k_{13}$ ,  $k_{31}$ ,  $k_{14}$ ,  $k_{41}$  та нульових значеннях всіх інших параметрів. Потім визначаються коефіцієнти  $k_{13}$  та  $k_{13}$  і так далі. Повторюється обрахунки до того часу, поки значення мікрошвидкостей не будуть відрізнятися від попередніх обрахунків у визначених межах. Після цього фіксуються коефіцієнти  $k_{12}$ ,  $k_{21}$ ,  $k_{13}$ ,  $k_{31}$ ,  $k_{14}$ ,  $k_{41}$  і обраховуються по черзі перехресні параметри  $k_{23}$ ,  $k_{32}$ ,  $k_{24}$ ,  $k_{42}$ ,  $k_{34}$ ,  $k_{43}$ . Потім все повторюється спочатку при фіксованих значеннях перехресних членів. При переборі всіх значень, після визначення всіх 12 мікрошвидкостей програма фіксує дисперсію цих обрахунків. І по закінченні оптимізації вибирається той набір коефіцієнтів, що характеризується мінімальною дисперсією.

Після розв'язання задачі для процесу окиснення розв'язувалася задача для процесу відновлення. Дані про заселеність на момент виключення світла використовувались як початкові умови для розв'язання задачі для процесу відновлення.

Експериментальним шляхом було одержано два набори: для процесу окиснення — 12 максимально можливих мікрошвидкос-

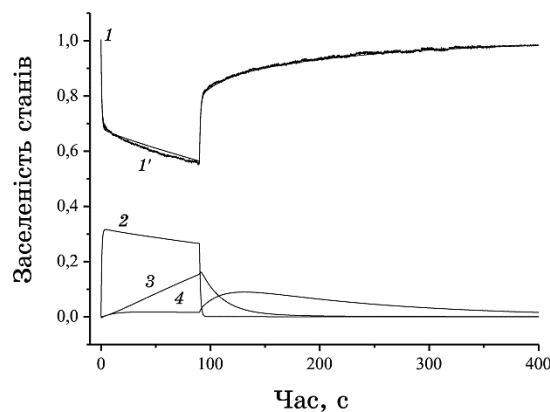


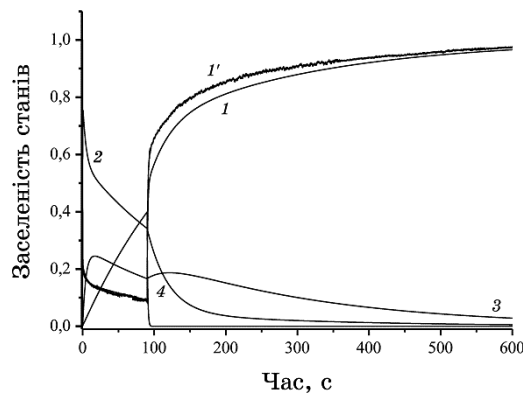
Рис. 1. Заселеність 1-го, 2-го, 3-го та 4-го станів при інтенсивності освітлення  $I = 0,2$  мВт/см<sup>2</sup> та експозиції 90 с ( $I'$  — експеримент; 1 — перший стан; 2 — другий стан; 3 — третій стан; 4 — четвертий стан).<sup>1</sup>

тей і для процесу відновлення (який характеризується відсутністю збуджувального світла) — 9 мікрошвидкостей, оскільки відсутні переходи з 1-го стану в 2-й, 3-й та 4-й ( $k_{12}, k_{13}, k_{14} = 0$ ), бо для їх здійснення потрібно багато енергії для збудження електрона.

Проаналізувавши дані, видно, що процеси окиснення і відновлення характеризується різними значеннями мікрошвидкостей, тому що структурні зміни в РЦ відбуваються під дією зовнішніх чинників (освітлення), а релаксація (відновлення РЦ) — процес самостійний; саме тому чисельні значення мікрошвидкостей для цих процесів різні. На основі цих наборів одержано заселеності 1-го, 2-го, 3-го та 4-го станів РЦ для різних режимів фотозбудження.

Як видно з одержаних залежностей, як процес окиснення, так і відновлення в межах похибки добре збігається з кінетикою заселеності 1-го стану, яку було одержано експериментально. Отже, ми можемо довіряти одержаним результатам для заселеності 2-го, 3-го та 4-го станів при різних режимах фотозбудження системи РЦ.

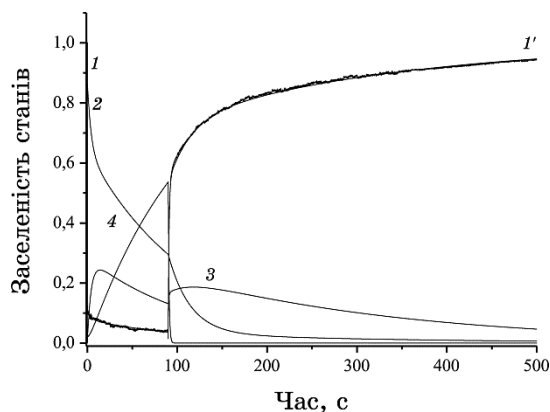
Проаналізуємо процес окиснення при інтенсивності освітлення  $I = 0,2 \text{ мВт/см}^2$ : спочатку йде процес заселення 2-го стану з 1-го, але, починаючи з 3 с, заселеність у 3-му і 4-му станах збільшується з часом за рахунок зменшення заселеності станів 2 та 1. Це говорить про те, що в процесі збудження РЦ не лише з 1-го стану, але й зі стану 2 переходять у стани 3 і 4 (рис. 1). Після вимкнення збуджувального світла спостерігаємо різке зменшення заселеності 2-го стану, що була найбільшою на момент вимкнення світла, та плавне зменшення заселеності 3-го. Заселеність 4-



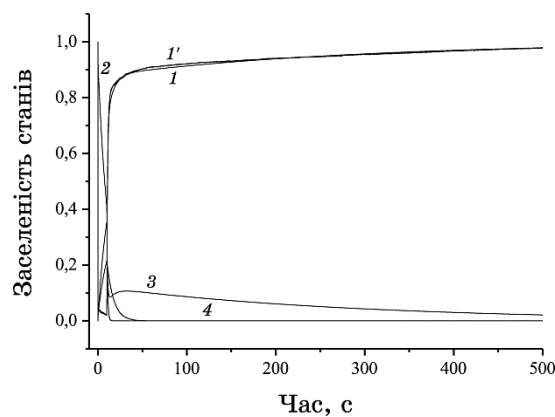
**Рис. 2.** Заселеність 1-го, 2-го, 3-го та 4-го станів при інтенсивності освітлення  $I = 2 \text{ мВт/см}^2$  та експозиції 90 с ( $I'$  — експеримент; 1 — перший стан; 2 — другий стан; 3 — третій стан; 4 — четвертий стан).<sup>2</sup>

го стану збільшується протягом 40 с, а потім плавно зменшується.

При освітленні з більшою інтенсивністю  $I = 2 \text{ мВт/см}^2$  в процесі окиснення спочатку спостерігаємо заселення 2-го стану з 1-го, але, починаючи з 0,8 с, заселеність у 3-му і 4-му станах збільшується з часом за рахунок зменшення заселеності станів 2 та 1. А з 17 с зростає заселеність лише 4-го стану за рахунок зменшення усіх інших. Після вимкнення збуджувального світла спостерігаємо різке зменшення заселеності 4-го стану, що була найбільшою на момент вимкнення освітлення, та плавне зменшення заселено-



**Рис. 3.** Заселеність 1-го, 2-го, 3-го та 4-го станів при інтенсивності освітлення  $I = 6 \text{ мВт/см}^2$  та експозиції 90 с ( $I'$  — експеримент; 1 — перший стан; 2 — другий стан; 3 — третій стан; 4 — четвертий стан).<sup>3</sup>



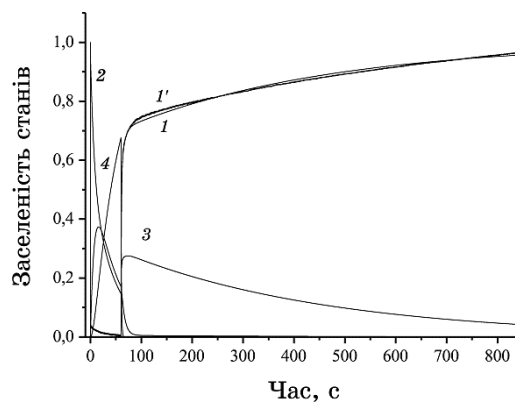
**Рис. 4.** Заселеність 1-го, 2-го, 3-го та 4-го станів при інтенсивності освітлення  $I = 6 \text{ мВт/см}^2$  та експозиції 10 с ( $I'$  — експеримент; 1 — перший стан; 2 — другий стан; 3 — третій стан; 4 — четвертий стан).<sup>4</sup>

сти 2-го стану. Заселеність 3-го після припинення фотозбудження впродовж 33 с збільшується, а потім плавно зменшується.

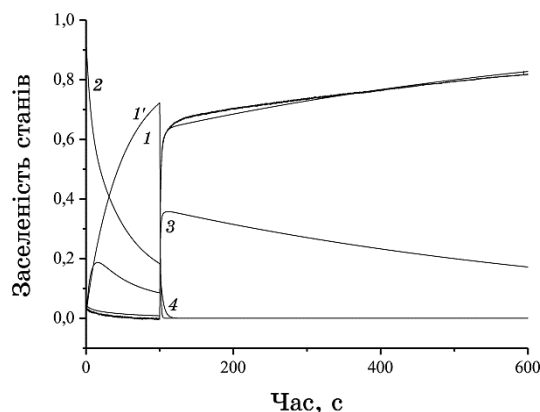
Якщо ще збільшити інтенсивність освітлення до  $I = 6 \text{ мВт/см}^2$ , то в процесі окиснення спочатку спостерігаємо заселення 2-го стану з 1-го, але, починаючи з 0,5 с, заселеність у 3-му і 4-му станах збільшується з часом, за рахунок зменшення заселеності станів 2 та 1. А з 13 с зростає заселеність лише 4-го стану за рахунок зменшення усіх інших. Після вимкнення збуджувального світла спостерігаємо різке зменшення заселеності 4-го стану, що була найбільшою на момент вимкнення, та плавне зменшення заселеності 2-го стану. Заселеність 3-го після припинення фотозбудження впродовж 35 с збільшується, а потім плавно зменшується.

Тепер проведемо аналогічну аналізу кінетики заселеностей, але тепер при інтенсивності освітлення  $I = 6 \text{ мВт/см}^2$ , а час експозиції буде різним. При експозиції впродовж 10 с (рис. 4) в процесі окиснення спочатку спостерігаємо заселення 2-го стану з 1-го, але, починаючи з 0,1 с, зростає заселеність у 3-му та 4-му станах за рахунок зменшення заселеності станів 2 та 1. Після вимкнення збуджувального світла спостерігаємо різке зменшення заселеності 2-го та 3-го станів, що були найбільшими на момент вимкнення світла, та плавне зменшення заселеності 4-го стану.

При експозиції у 60 с (рис. 5) в процесі окиснення спочатку спостерігаємо заселення 2-го стану з 1-го, але, починаючи з 0,2 с, зростає заселеність у 3-му та 4-му станах за рахунок зменшення заселеності станів 2 та 1. А з 18 с зростає заселеність лише 4-го стану за рахунок зменшення усіх інших. Після вимкнення збуджувального світла спостерігаємо різке зменшення заселеності 4-



**Рис. 5.** Заселеність 1-го, 2-го, 3-го та 4-го станів при інтенсивності освітлення  $I = 6 \text{ мВт/см}^2$  та експозиції 60 с ( $I'$  — експеримент; 1 — перший стан; 2 — другий стан; 3 — третій стан; 4 — четвертий стан).<sup>5</sup>



**Рис. 6.** Заселеність 1-го, 2-го, 3-го та 4-го станів при інтенсивності освітлення  $I = 6$  мВт/см<sup>2</sup> та експозиції 100 с ( $I'$  — експеримент;  $1$  — перший стан;  $2$  — другий стан;  $3$  — третій стан;  $4$  — четвертий стан).<sup>6</sup>

го та 2-го станів, що були найбільшими на момент вимкнення світла. Заселеність 3-го після припинення фотозбудження впродовж 22 с збільшується, а потім плавно зменшується.

При експозиції у 100 с (рис. 6) в процесі окиснення спочатку спостерігаємо заселення 2-го стану з 1-го, але, починаючи з 0,6 с, зростає заселеність у 3-му та 4-му станах за рахунок зменшення заселеності станів 2 та 1. А з 17 с зростає заселеність лише 4-го стану за рахунок зменшення усіх інших. Після вимкнення збуджувального світла спостерігаємо різке зменшення заселеності 4-го стану, що була найбільшою на момент вимкнення світла, та різке зменшення заселеності 2-го стану. Заселеність 3-го стану зменшується плавно.

Аналіза залежностей окиснення при освітленні з різною інтенсивністю уможливила встановити, що декремент  $d_1$  першої експоненти (з процедури апроксимації експериментальних кривих) якісно збігається з мікрошвидкістю  $k_{12}$ . Це уможливлює припустити, що ці параметри характеризують швидкі електронні процеси за відсутності будь-яких конформацій.

Важливий висновок: чим сильніше ми свіtimo, тим менше електрон затримується на хіноні. Це можна пояснити тим, що в напівкласичному наближенні (електрон розглядаємо як квантову частинку, а світло — як електромагнетну хвилю), коли електрон знаходиться на хіноні, система знаходиться в нерівноважному стані: в таких умовах електромагнетна хвиля в результаті нерезонансної взаємодії може збуджувати коливання електронної підсистеми частинок білкової макромолекули РЦ, яка є частково впорядкованою. А вона, в свою чергу, може збуджувати коливання ядерної підсистеми цих частинок. Це приведе до виникнення локальних колек-



тивних збуджень — локальних фононів. Такі колективні збудження можуть полегшувати процес повернення електрона на донор. Це перший процес, що характеризується нерезонансною взаємодією електромагнетної хвилі з РЦ, що знаходиться в нерівноважному стані. В свою чергу, з аналізу експериментальних кривих видно, що при збільшенні інтенсивності та часу експозиції РЦ відновлення поглинання відбувається повільніше. Це другий процес; він характеризується впливом поляризації на процеси внутрішньомолекулярного електронного транспорту. Таким чином, можна припустити, що в процесі окиснення РЦ ми спостерігаємо два конкуруючих процеси: один сприяє тому, що відновлення поглинання відбувається швидше, а другий — повільніше. Як перший, так і другий процеси стимулюють структурні зміни в РЦ.

Крім того, аналізуючи кінетику відновлення, можна зробити такі висновки: якщо заселеність стану на момент вимкнення світла найбільша, то і мікрошвидкості зворотніх переходів з цього стану теж мають найбільші чисельні значення. При цьому, крім повернення в стан 1 з 2-го, 3-го та 4-го станів, можливими залишаються переходи між станами 2, 3, 4. По аналогії з процесом окиснення в процесі відновлення теж можемо виділити 2 процеси і припустити, що перший характеризує лише електронний транспорт без зміни структури РЦ, що відповідає релаксації заселеності того стану, що був найбільш заселений у момент вимкнення світла. А другий відображає кінетику структурних змін. В процесі окиснення та відновлення ми спостерігаємо процеси релаксації електронного транспорту, декременти яких сильно відрізняються. Це говорить про те, що система РЦ за короткий час може потрапити в стани, які сильно відрізняються один від одного по часу відновлення, який характеризує структуру РЦ. Тобто процеси переходу з одного стану в інший можуть відбуватися за характером аномальної дифузії. Це ситуація, коли можна зробити нескінченно великий стрибок і потім дуже довго знаходитися в цьому стані до наступного стрибка (другий момент по зміщеннях — скінченний, а перший момент по часу розбігається):

$$E\{x_n^2\} = \sigma^2 < \infty, \quad E\{\tau_n\} = \tau = \infty.$$

Така дифузія в структурі може проходити, коли перехід відбувається за моделлю дисперсійних стрибків, шляхом тунелювання між пастками, що розділені невеликим енергетичним бар'єром.

### 3. ВИСНОВКИ

Побудовано модель повільного електронного транспорту та конформаційних змін у вигляді системи з чотирма електрон-

конформаційними станами, які характеризуються 12 постійними мікрошвидкостями для процесу окиснення та 9 — для процесу відновлення. В цьому моделі всі РЦ однакові: 1-й стан, коли електрон знаходиться на донорі (темно адаптований стан), 2-й, 3-й та 4-й стани — електрони знаходяться на акцепторі (в результаті фотозбудження), але структура РЦ різна.

Встановлено, що, як в процесі окиснення, так і в процесі відновлення, кожен РЦ може переходити з одного електрон-конформаційного стану в інший.

Одержано чисельні значення мікрошвидкостей процесів окиснення та відновлення РЦ і обчислено кінетику заселеностей 1-го, 2-го, 3-го та 4-го електрон-конформаційних станів РЦ. Показано якісний збіг експериментальних даних заселеності 1-го стану з результатами обчислень для різних режимів фотозбудження.

Визначено залежності мікрошвидкостей  $k_{12}$  та  $k_{21}$  для процесу окиснення: величина  $k_{12}$  пропорційна інтенсивності освітлення, а  $k_{21}$  майже не змінюється при освітленні з інтенсивністю світла в діапазоні від 0,2 до 2 мВт/см<sup>2</sup> і росте зі збільшенням інтенсивності світла в діапазоні від 2 до 6 мВт/см<sup>2</sup>. Це пояснюється тим, що в процесі фотозбудження РЦ знаходиться в нерівноважному стані під дією електромагнетної хвилі. Це приводить до структурних змін в РЦ.

Встановлено існування двох конкуруювальних процесів, що відбуваються в РЦ при фотозбудженні: перший, що прискорює процес повернення електрона на донор, характеризується нерезонансною взаємодією електромагнетної хвилі з РЦ, що знаходиться в нерівноважному стані; другий, навпаки, приводить до того, що відновлення поглинання відбувається повільніше. Він характеризується впливом поляризації на процеси внутрішньомолекулярного електронного транспорту. Як перший, так і другий процеси спричиняють структурні зміни в РЦ. Після вимкнення світла, в процесі відновлення спостерігається лише другий процес.

Встановлено, що, якщо заселеність електрон-конформаційного стану РЦ на момент вимкнення світла є найбільшою, і мікрошвидкості зворотніх переходів з цього стану в процесі відновлення теж мають найбільші чисельні значення.

## ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. К. В. Шайтан, *Соросовский образовательный журнал*, 5: 8 (1999).
2. А. Б. Рубин, *Биофизика* (Москва: Высшая школа: 1997), т. 1.
3. R. G. Alden, W. W. Parson, and Z. T. Chu, *The Reaction Center of Photosynthetic Bacteria: Structure and Dynamics* (Ed. M.-E. Michel-Beyerle) (2005), p. 105.
4. К. В. Шайтан, *Молекулярная биология*, 26: 264 (1992).

5. Е. Г. Петров, *Фізика перенесення зарядів в біосистемах* (Київ: Наукова думка: 2004).
6. J. Deisenhofer, O. Epp, K. Miki, and R. Huber, *Nature*, **318**: 618 (2005).
7. A. Gousha, M. Kpoustina, and V. Kharkyanen, *J. Phys. Chem.*, **38**: 7612 (2007).
8. J. M. Olson and J. P. Trornber, *Membrane Proteins in Energy Transduction* (New York: Marcel Dekker: 1999), p. 279.
9. L. Arjo and S. Neerken, *Phys. Rev. Letters.*, **41**, No. 9: 3081 (2002).
10. К. В. Шайтан, *Соросовский образовательный журнал*, **3**: 55 (1999).
11. Ю. М. Барабаш, М. А. Заболотный, Н. И. Соколов, В. Н. Харкянен, *Сучасні інформаційні та енергозберігаючі технології*, вип. 9: 388 (2001).
12. M. H. Stowel and T. M. Rees, *Science*, **276**: 812 (2001).
13. В. И. Гольданский, Л. И. Трахтенберг, В. Н. Флеров, *Туннельные явления в химической физике* (Москва: Наука: 2000).
14. А. Ю. Гросберг, А. Р. Хохлов, *Физика в мире полимеров* (Москва: Наука: 1999).
15. G. Katona, A. Snijder, P. Gourdon, and U. Andreasson, *Nature Structural & Molecular Biology*, **12**: 630 (2005).
16. W. Schuman and M. Dubas, *Holographic Interferometry* (Springer-Verlag: 1999).
17. A. O. Gousha, V. N. Kharkyanen, G. N. Scott, R. Alfred, and A. R. Holzwarth, *Biophysical Journal*, **79**, No. 3: 1237 (2000).
18. U. Andréasson, A. Snijder, P. Gourdon, and L. E. Andréasson, *Photosynthesis Research*, **75**, No. 3: 223 (2003).

## REFERENCES

1. K. V. Shaitan, *Sorosovskiy Obrazovatel'nyi Zhurnal*, **5**: 8 (1999).
2. A. B. Rubin, *Biofizika* (Moscow: Vysshaya Shkola: 1997), vol. 1.
3. R. G. Alden, W. W. Parson, and Z. T. Chu, *The Reaction Center of Photosynthetic Bacteria: Structure and Dynamics* (Ed. M.-E. Michel-Beyerle) (2005), p. 105.
4. K. V. Shaitan, *Molekuliarnaia Biologiya*, **26**: 264 (1992).
5. Eh. G. Petrov, *Fizika Perenesennya Zaryadiv v Biosystemakh* (Kyiv: Naukova Dumka: 2004) (in Ukrainian).
6. J. Deisenhofer, O. Epp, K. Miki, and R. Huber, *Nature*, **318**: 618 (2005).
7. A. Gousha, M. Kpoustina, and V. Kharkyanen, *J. Phys. Chem.*, **38**: 7612 (2007).
8. J. M. Olson and J. P. Trornber, *Membrane Proteins in Energy Transduction* (New York: Marcel Dekker: 1999), p. 279.
9. L. Arjo and S. Neerken, *Phys. Rev. Letters.*, **41**, No. 9: 3081 (2002).
10. K. V. Shaitan, *Sorosovskiy Obrazovatel'nyi Zhurnal*, **3**: 55 (1999).
11. Yu. M. Barabash, M. A. Zabolotnyi, N. I. Sokolov, V. N. Kharkyanen, *Suchasni Informatsiyni ta Ehnergozberigayuchi Tekhnologii*, Iss. 9: 388 (2001).
12. M. H. Stowel and T. M. Rees, *Science*, **276**: 812 (2001).
13. V. I. Gol'danskii, L. I. Trahtenberg, and V. N. Flerov, *Tunnel'nyye Yavleniya v Khimicheskoy Fizike* (Moscow: Nauka: 2000).
14. A. Yu. Grosberg and A. R. Khokhlov, *Fizika v Mire Polimerov* (Moscow: Nauka: 1999).
15. G. Katona, A. Snijder, P. Gourdon, and U. Andreasson, *Nature Structural & Molecular Biology*, **12**: 630 (2005).

16. W. Schuman and M. Dubas, *Holographic Interferometry* (Springer-Verlag: 1999).
17. A. O. Gousha, V. N. Kharkyanen, G. N. Scott, R. Alfred, and A. R. Holzwarth, *Biophysical Journal*, **79**, No. 3: 1237 (2000).
18. U. Andréasson, A. Snijder, P. Gourdon, and L. E. Andréasson, *Photosynthesis Research*, **75**, No. 3: 223 (2003).

---

<sup>1</sup>National Taras Shevchenko University of Kyiv,  
64 Volodymyrska Str.,  
01033 Kyiv, Ukraine

<sup>2</sup>Institute of Physics, N.A.S. of Ukraine,  
46 Nauky Ave.,  
03028 Kyiv, Ukraine

<sup>1</sup> Fig. 1. The population of the 1st, 2nd, 3rd, and 4th states at an intensity of illumination  $I = 0.2 \text{ mW/cm}^2$  and an exposure of 90 s ( $I'$ —experiment; 1—the first state; 2—the second state; 3—the third state; 4—the fourth state).

<sup>2</sup> Fig. 2. The population of the 1st, 2nd, 3rd, and 4th states at an intensity of illumination  $I = 2 \text{ mW/cm}^2$  and an exposure of 90 s ( $I'$ —experiment; 1—the first state; 2—the second state; 3—the third state; 4—the fourth state).

<sup>3</sup> Fig. 3. The population of the 1st, 2nd, 3rd, and 4th states at an intensity of illumination  $I = 6 \text{ mW/cm}^2$  and an exposure of 90 s ( $I'$ —experiment; 1—the first state; 2—the second state; 3—the third state; 4—the fourth state).

<sup>4</sup> Fig. 4. The population of the 1st, 2nd, 3rd, and 4th states at an intensity of illumination  $I = 6 \text{ mW/cm}^2$  and an exposure of 10 s ( $I'$ —experiment; 1—the first state; 2—the second state; 3—the third state; 4—the fourth state).

<sup>5</sup> Fig. 5. The population of the 1st, 2nd, 3rd, and 4th states at an intensity of illumination  $I = 6 \text{ mW/cm}^2$  and an exposure of 60 s ( $I'$ —experiment; 1—the first state; 2—the second state; 3—the third state; 4—the fourth state).

<sup>6</sup> Fig. 6. The population of the 1st, 2nd, 3rd, and 4th states at an intensity of illumination  $I = 6 \text{ mW/cm}^2$  and an exposure of 100 s ( $I'$ —experiment; 1—the first state; 2—the second state; 3—the third state; 4—the fourth state).