

Современные представления о строении АТФ-синтазы и синтезе АТФ

© **Иванищев Виктор Васильевич**

Кафедра биологии и технологий живых систем. Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого. пр. Ленина, 125. г. Тула, 300026. Россия.

Тел.: +7 (4872) 65-78-08. E-mail: avdey_VV@mail.ru

Ключевые слова: АТФ-синтаза, АТФ, электрохимический градиент, митохондрия, хлоропласт, метаболиты, электрон-транспортная цепь.

Аннотация

В работе приведены сведения об особенностях структурной организации фермента из хлоропластов шпината и митохондрий сердца быка. Показано, что компоненты мембранно-связанной части АТФ-синтазы представлены несколькими типами полипептидных цепей. При этом до сих пор остается неясной функциональная роль ряда из них. В то же время механизм функционирования фермента *in vivo* и *in vitro*, по-видимому, несколько различен. Показано, что электрохимический градиент на мембранах митохондрий и хлоропластов существенно различается, а именно: электрическая составляющая для митохондрий примерно в 4 раза выше, чем для хлоропластов, в то время как химический градиент на мембране митохондрий в 10-15 раз ниже. Такая картина объясняется особенностями липидного и белкового состава мембран, а также метаболических процессов, протекающих в разных органеллах. На мембране митохондрии градиент может быть отчасти обусловлен высокими локальными градиентами концентраций метаболитов, например, ди- и трикарбоновых кислот. Химический градиент невелик из-за активной работы карбоангидраз митохондрий, а также активного потребления кислорода с образованием воды. Важным умозаключением следует признать возможность «разрыва» концентраций потока метаболитов цикла Кребса в митохондрии *in vivo*. В противоположность этому значительная величина химического градиента на мембране хлоропласта обусловлена фотолизом воды и отчасти работе некоторых переносчиков ЭТЦ, в то время как первоначально возникающая электрическая составляющая резко падает в связи с использованием этой энергии для запуска фотолиза воды и транслокации протонированных, в том числе дикарбоновых кислот, что подтверждается как новыми данными эксперимента, так и анализом классических исследований. Делается вывод о том, что механизм образования АТФ в любом случае должен включать следующие исходно независимые друг от друга процессы, а именно: формирование локального электрического потенциала, движение протонированных для создания химических градиентов через мембрану, повторный вход ионов и молекул для создания напряжения в АТФ-синтазе, а также использование этой мембранной энергии напряжения для образования АТФ.

Содержание

1. Структурная организация фермента
2. Формирование электрохимического градиента на мембране
3. Поток метаболитов в митохондрии: синтез и экспорт
4. Особенности формирования химического и электрического градиентов на мембране митохондрии
5. Особенности формирования электрохимического градиента на мембране хлоропласта
6. Сопряжение переноса электронов и фосфорилирования

Выходные данные для цитирования русскоязычной печатной версии статьи:

Иванищев В.В. Современные представления о строении АТФ-синтазы и синтезе АТФ. *Бутлеровские сообщения*. 2026. Т.87. №7. С.84-93. DOI: 10.37952/ROI-jbc-01/26-87-7-84

Выходные данные для цитирования русскоязычной электронной версии статьи:

Иванищев В.В. Современные представления о строении АТФ-синтазы и синтезе АТФ. *Бутлеровские сообщения* С. 2026. Т.14. №3. Id.2. DOI: 10.37952/ROI-jbc-01/26-87-7-84/ROI-jbc-C/26-14-3-2 (Russian)

The output for citing the English online version of the article:

Viktor V. Ivanishchev. Current concepts of the structure of ATP synthase and ATP synthesis. *Butlerov Communications* С. 2026. Vol.14. No.3. Id.2. DOI: 10.37952/ROI-jbc-01/26-87-7-84/ROI-jbc-C/26-14-3-2

Литература

- [1] P. Mitchell. Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Biol Rev Camb Philos Soc.* **1966**. Vol.41(3). P.445-502. DOI: 10.1111/j.1469-185x.1966.tb01501.x.
- [2] S. Nath, R. Elangovan. New perspectives on photosynthetic phosphorylation in the light of a torsional mechanism of energy transduction and ATP synthesis. *Journal of Bioenergetics and Biomembranes.* **2011**. Vol.43. P.601-610.
- [3] S. Nath, J. Villadsen. Oxidative phosphorylation revisited. *Biotechnol. Bioeng.* **2015**. Vol.112. P.429-437.
- [4] S. Nath. Two-ion theory of energy coupling in ATP synthesis rectifies a fundamental flaw in the governing equations of the chemiosmotic theory. *Biophysical Chemistry.* **2017**. Vol.230. P.45-52.
- [5] E.A. Kasumov, R.E. Kasumov, I.V. Kasumova. A mechano-chemiosmotic model for the coupling of electron and proton transfer to ATP synthesis in energy transforming membranes: a personal perspective. *Photosynthesis Research.* **2015**. Vol.123(1). P.1-22. DOI: 10.1007/s11120-014-0043-3
- [6] L.D. Hansen, S. Nath. Thermodynamics of Nath's 2-ion model for ATP synthesis. *BioSystems.* **2025**. Vol.254. 105505. DOI: 10.1016/j.biosystems.2025.105505.
- [7] Towards a unified theory of ATP synthesis/hydrolysis: Integrating physics, chemistry, and biology. *BioSystems. Special Issue.* **2025-2026**. <https://www.sciencedirect.com/special-issue/10VK46MFTR8>
- [8] P. Neupane, S. Bhujju, N. Thapa, H.K. Bhattarai. ATP Synthase: Structure, Function and Inhibition. *Biomolecular Concepts.* **2019**. Vol.10(1). P.1-10. DOI: 10.1515/bmc-2019-0001
- [9] T. Xu, V. Pagadala, D.M. Mueller. Understanding structure, function, and mutations in the mitochondrial ATP synthase. *Microb. Cell.* **2015**. Vol.2(4). P.105-125. DOI: 10.15698/mic2015.04.197
- [10] I. Martínez-Reyes, N.S. Chandel. Mitochondrial TCA cycle metabolites control physiology and disease. *Nat Commun.* **2020**. Vol.11. P.102. DOI: 10.1038/s41467-019-13668-3
- [11] H.A. Prag, J. Abe, L. Pala, S. Schanz, S.T. Caldwell, M.P. Murphy, R.C. Hartley, T. Krieg. Mitochondrial succinate transport as a novel therapeutic target for cardiac ischemia/reperfusion injury. *European Heart Journal.* **2023**. Vol.44. Suppl. 2, ehad655.3100. DOI: 10.1093/eurheartj/ehad655.3100
- [12] D.M. Nathan, J.B. Buse, M.B. Davidson, E. Ferrannini, R.R. Holman, R. Sherwin, et al. Medical management of hyperglycemia in type 2 diabetes: a consensus algorithm for the initiation and adjustment of therapy: a consensus statement of the American Diabetes Association and the European Association for the Study of Diabetes. *Diabetes Care.* **2009**. Vol.32. P.193-203. DOI: 10.2337/dc08-9025
- [13] L.A. Demetrius, P.J. Magistretti, L. Pellerin. Alzheimer's disease: the amyloid hypothesis and the inverse Warburg effect. *Front Physiol.* **2015**. Vol. 5. P.522. DOI: 10.3389/fphys.2014.00522
- [14] M. Zanin, B.F.R. Santos, R. Balling, M. Ollert, F.Q. He, N.J. Diederich, et al. Mitochondria interaction networks show altered topological patterns in Parkinson's disease. *Npj Systems Biol Appl.* **2020**. Vol.6. P.38. DOI: 10.1101/2020.03.09.984195
- [15] E.J. Boekema, G. Schmidt, P. Gräber, J.A. Berden. Structure of the ATP-Synthase from Chloroplasts and Mitochondria Studied by Electron Microscopy. *Zeitschrift für Naturforsch. C.* **2014**. Vol.43(3-4). P.219-25. DOI: 10.1515/znc-1988-3-412
- [16] Y. Lai, Y. Zhang, S. Zhou, J. Xu, Z. Du, Z. Feng, L. Yu, Z. Zhao, W. Wang, Y. Tang, X. Yang, L.W. Guddat, F. Liu, Y. Gao, Z. Rao, H. Gong. Structure of the human ATP synthase. *Molecular Cell.* **2023**. Vol.83(12). P.2137-2147.e4. DOI: 10.1016/j.molcel.2023.04.029
- [17] C. Witkov. A hybrid phase-synchronization framework for rotary motors: Discrete dynamics in ATP synthase and continuous dynamics in the bacterial flagellar motor. *Biosystems.* **2025**. Vol.258. 105617. DOI: 10.1016/j.biosystems.2025.105617.
- [18] S. Nath. Supercomplex supercomplexes: Raison d'être and functional significance of supramolecular organization in oxidative phosphorylation. *Biomolecular Concepts.* **2022**. Vol.13(1). P.272-288. DOI: 10.1515/bmc-2022-0021
- [19] V.V. Ivanishchev. Problematic issues of ATP synthesis in vivo. *BioSystems.* **2025**. Vol.254. 105493. DOI: 10.1016/j.biosystems.2025.105493
- [20] S. Nath. Rethinking the classical chemiosmotic theory. *Biol. Theory.* **2025**. DOI: 10.1007/s13752-025-00499-3.
- [21] A. Aspatwar, C.T. Supuran, A. Waheed, W.S. Sly, S. Parkkila. Mitochondrial carbonic anhydrase VA and VB: properties and roles in health and disease. *The Journal of Physiology.* **2022**. Vol.601 (2). P.257-274. DOI: 10.1113/JP283579
- [22] S. Ji. Chemiosmotic vs conformational models of oxidative phosphorylation: Theory and mechanistic insights. *Biosystems.* **2026**. Vol.259. 105637. DOI: 10.1016/j.biosystems.2025.105637.
- [23] P. Fromme, H.Q. Yu, Y.S. DeRuyter, C. Jolley, D.K. Chauhan, A. Melkozernov, I. Grotjohann. Structure of photosystems I and II. *Comptes Rendus Chimie.* **2006**. Vol.9(2). P.188-200. DOI: 10.1016/j.crci.2005.06.039
- [24] A.W.J. Muller. Photosystem 0, a proposed ancestral photosystem without reducing power that synthesized ATP during light-dark cycling. arXiv: *Biological Physics.* **2005**. <https://arxiv.org/pdf/physics/0501050>

- [25] Иванищев В.В. Проблемные вопросы в биохимии фотосинтеза. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія*. **2018**. Вып. 1(43). С.76-92. DOI: 10.35550/vbio2018.01.076 [V.V. Ivanishchev. Problematic issues in the biochemistry of photosynthesis. *Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Biology Series*. **2018**. 1(43). P.76-92. (Russian). DOI: 10.35550/vbio2018.01.076]
- [26] Иванищев В.В., Курганов Б.И. Ферменты метаболизма малата: характеристика, регуляция активности и биологическая роль. *Биохимия*. **1992**. Т.57(5). С.653-662. [V.V. Ivanishchev, B.I. Kurganov. Malate metabolism enzymes: Characteristics, activity regulation and biological role. *Biochemistry*. **1992**. 57(5). P.653-662. (Russian)]
- [27] G. Drochioiu. Reinterpretation of Jagendorf's classic experiment on photophosphorylation. *BioSystems*. **2025**. Vol.257. 105614. DOI: 10.1016/j.biosystems.2025.105614. (<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0303264725002242>)
- [28] Viktor V. Ivanishchev. Current concepts of the structure of ATP-synthase and ATP synthesis. *Butlerov Communications C*. **2026**. Vol.14. No.3. Id.2. DOI: 10.37952/ROI-jbc-01/26-87-7-84/ROI-jbc-C/26-14-3-2
- [29] Иванищев В.В. Современные представления о строении АТФ-синтазы и синтезе АТФ. *Бутлеровские сообщения С*. **2026**. Т.14. №3. Id.2. DOI: 10.37952/ROI-jbc-01/26-87-7-84/ROI-jbc-C/26-14-3-2 (Russian)

The English version of the article has been published in the international edition of the journal

Butlerov Communications C
Advances in Biochemistry & Technologies

The Reference Object Identifier – ROI: jbc-C/26-14-3-2

The Digital Object Identifier – DOI: 10.37952/ROI-jbc-01/26-87-7-84/ROI-jbc-C/26-14-3-2

Current concepts of the structure of ATP-synthase and ATP synthesis

Viktor V. Ivanishchev

*Department of Biology and Technologies of Living Systems. Tula State Lev Tolstoy Pedagogical University.
Lenin Ave., 125. Tula, 300026. Russia. Phone: +7 (4872) 65-78-08. E-mail: avdey_VV@mail.ru*

Keywords: ATP synthase, ATP, electrochemical gradient, mitochondria, chloroplast, metabolites, electron transport chain.

Abstract

This paper presents information on the structural organization of the enzyme from spinach chloroplasts and bovine heart mitochondria. It is shown that the components of the membrane-bound portion of ATP-synthase are represented as several types of polypeptide chains. However, the functional role of some of these chains remains unclear. At the same time, the mechanism of enzyme function *in vivo* and *in vitro* appears to be somewhat different. It is shown that the electrochemical gradient across the membranes of mitochondria and chloroplasts differs significantly: the electrical component for mitochondria is approximately 4 times higher than for chloroplasts, while the chemical gradient across the mitochondrial membrane is 10-15 times lower. This pattern is explained by the specific lipid and protein composition of the membranes, as well as the metabolic processes occurring in different organelles. On the mitochondrial membrane, the gradient may be partly due to high local concentration gradients of metabolites, such as di- and tricarboxylic acids. The chemical gradient is small due to the high activity of mitochondrial carbonic anhydrases, as well as the active consumption of oxygen to form water. An important conclusion is the possibility of a "break" in the concentration of Krebs cycle metabolite flux into mitochondria *in vivo*. In contrast, the significant magnitude of the chemical gradient on the chloroplast membrane is due to water photolysis and, in part, to the activity of certain ETC transporters. The initially occurring electrical component drops sharply due to the use of this energy to initiate water photolysis and the translocation of counterions, including dicarboxylic acids, which is confirmed by both new experimental data and an analysis of classical studies. It is concluded that the mechanism of ATP formation in any case must include the following initially independent processes, namely: the formation of a local electrical potential, the movement of counterions to create chemical gradients across the membrane, the re-entry of ions and molecules to create straining in ATP-synthase, and the use of this membrane straining energy to form ATP.

Contents

1. Structural organization of the enzyme
2. Formation of an electrochemical gradient across the membrane
3. Flow of metabolites into mitochondria: synthesis and export
4. Features of the formation of chemical and electrical gradients on the mitochondrial membrane
5. Features of the formation of an electrochemical gradient on the chloroplast membrane
6. Coupling of electron transfer and phosphorylation