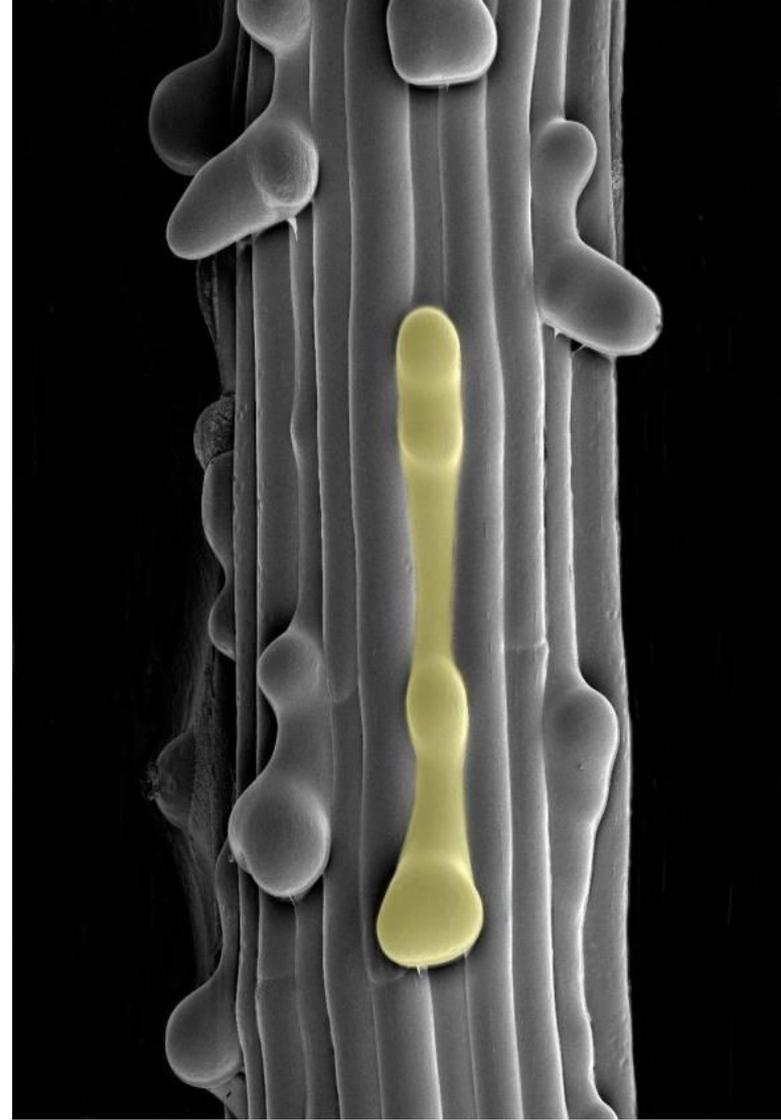


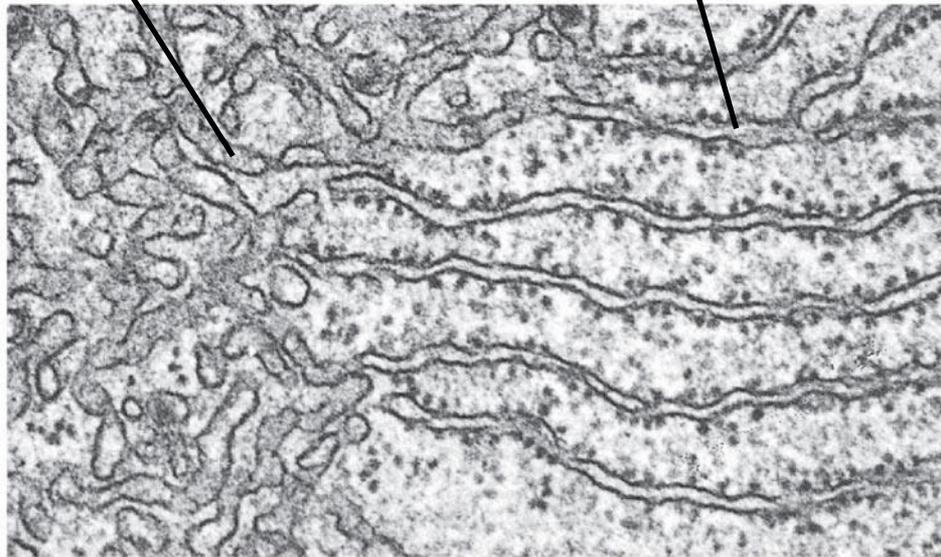
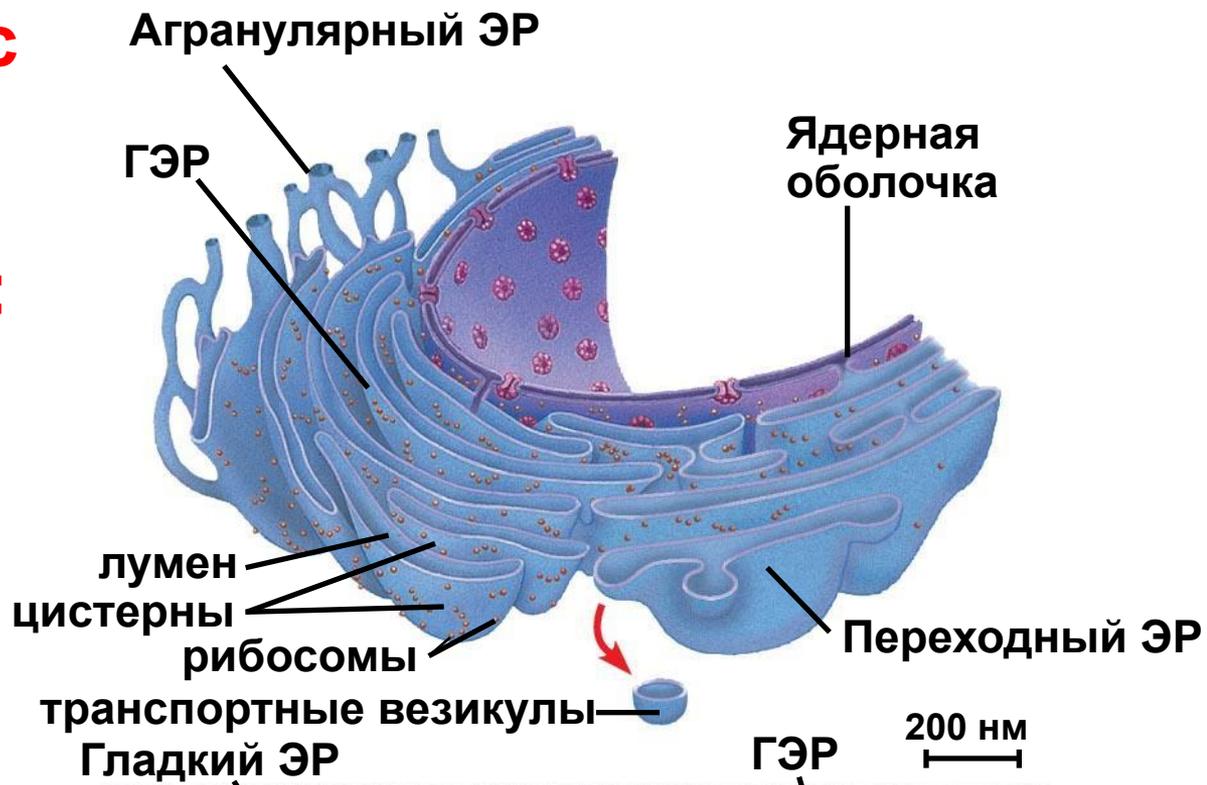
Физиология растений

Демидчик Вадим
Викторович
(д.б.н., зав. каф. физиологии и
биохимии растений)

Структурная организация растительного организма.



Комплекс или аппарат Гольджи:



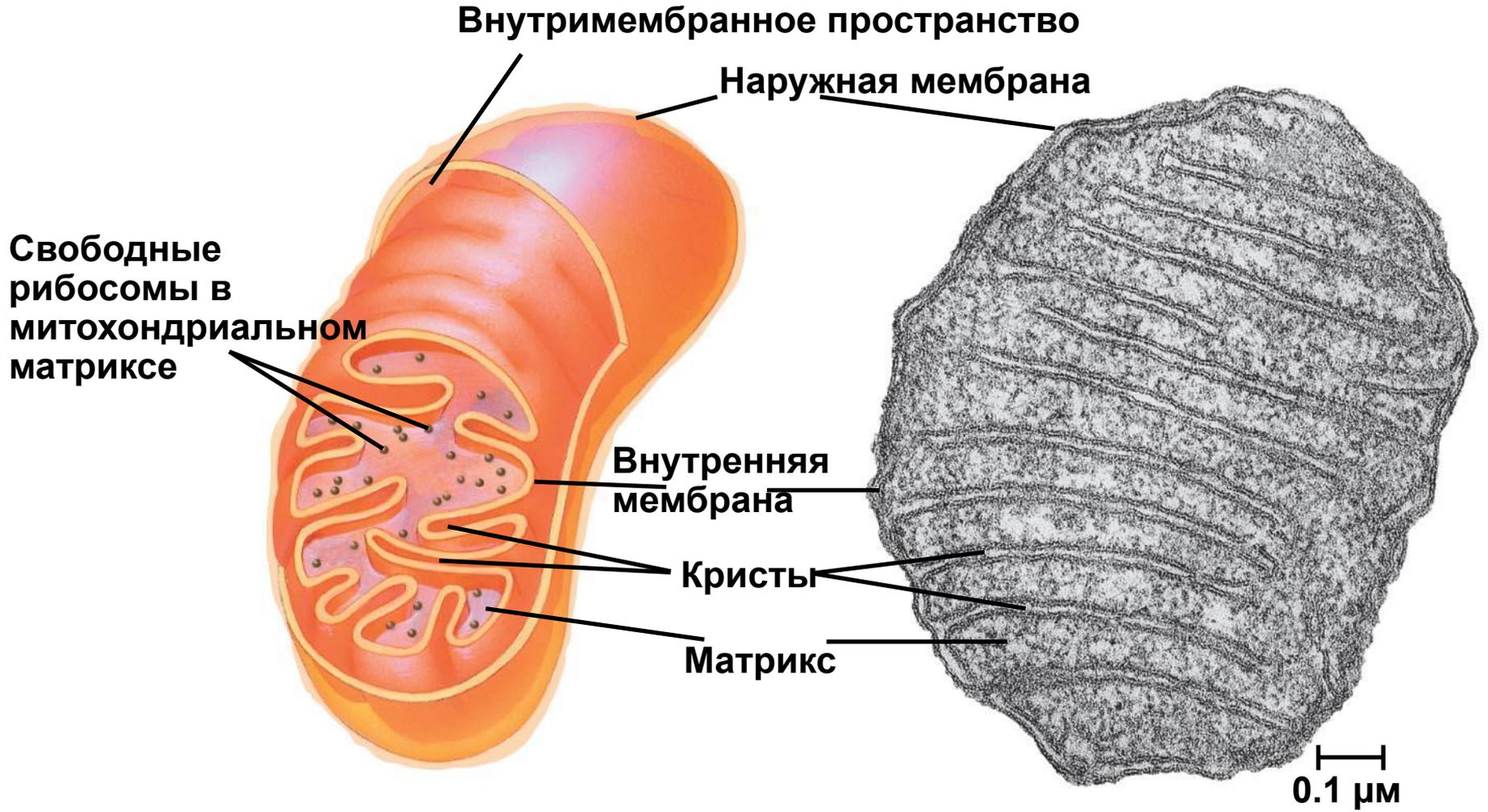
Функции агранулярного ЭР:

- синтез липидов**
- метаболизация углеводов**
- детоксификация продуктов распада и ядов**
- депо ионов кальция**

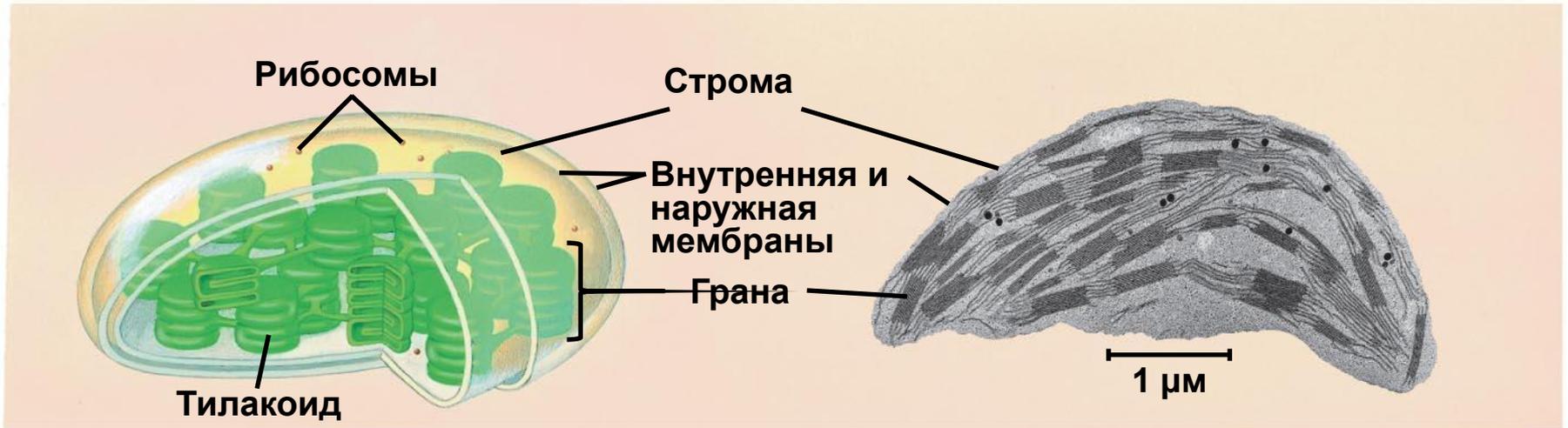
Функции гранулярного ЭР:

- синтез гликопротеидов (белков, ковалентно связанных с углеводами)
- синтез и доставка везикул, несущих материалы клеточной стенки и плазматической мембраны

Митохондрии:



Хлоропласты:



Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Pearson Benjamin Cummings.

В хлоропластах находятся все пигменты фотосинтеза (5–10 % сухого веса хлоропластов). Кроме того, хлоропласт содержит 35–55 % белков, 30–50 % липидов, 2–3 % РНК, 0,5 % ДНК, 5 % золы. Основные компоненты золы – калий, фосфор, железо, медь, магний, цинк.

Хлоропласты могут размножаться делением. Иногда можно наблюдать, как зеленый хлоропласт принимает форму гантели, а затем делится.

Однако чаще они образуются из пропластид. Пропластида окружена двойной мембраной.

Из внутренней мембраны пропластиды образуются сначала проламеллярное тело. Затем, когда клетка получит достаточно света, из него формируются тилакоиды и граны, заполняющие всю строму.

Одновременно с этим, тоже на свету, в мембраны тилакоидов встраиваются вновь образованные молекулы хлорофилла и других пигментов.

На протяжении роста листа происходит и рост хлоропласта. При старении клетки хлоропласты разрушаются.

Кроме света, на строение хлоропласта, как и самой листовой пластинки, влияют и другие внешние факторы: повышение температуры, условия минерального питания и т. д.

Так, при дефиците магния разрушаются тилакоиды стромы и гран, при недостатке азота и серы граны содержат много тилакоидов, а в строме, наоборот, их мало. Дефицит азота влияет на размеры самих хлоропластов: в отсутствие азота они в 1,5–2 раза мельче.

Хлоропласты в клетках высших растений постоянно двигаются вместе с цитоплазмой или самостоятельно. Хлоропласты могут собираться вдоль боковых, вдоль нижней или верхней стенок. При сильной освещенности хлоропласты, защищаясь от света, собираются вдоль боковых стенок, а при слабой – размещаются перпендикулярно солнечным лучам.

ФОТОСИНТЕЗ

Подобно всем другим организмам зеленые растения используют в качестве источника энергии углеводы и другие органические вещества.

Однако в отличие от большинства организмов зеленые растения – автотрофы.

Растения создают свою пищу сами, преобразуя химическим путем атмосферную двуокись углерода (CO_2) в сахара и близкие им соединения за счет квантов света солнца, поглощаемых фотосинтетическим аппаратом хлоропластов.

Таким образом, растения играют в природе роль первичных продуцентов органических веществ, иными словами, им не требуется органических веществ из окружающей среды.

ФОТОСИНТЕЗ

Синтезируемые в процессе фотосинтеза сахара почти сразу преобразуются в высокополимерные соединения – крахмал, накопленный в виде крахмальных зерен в хлоропластах и лейкопластах; одновременно часть сахаров выделяется из пластид и перемещается по растению в другие органы (например, корни или плоды, которые обычно гетеротрофы).

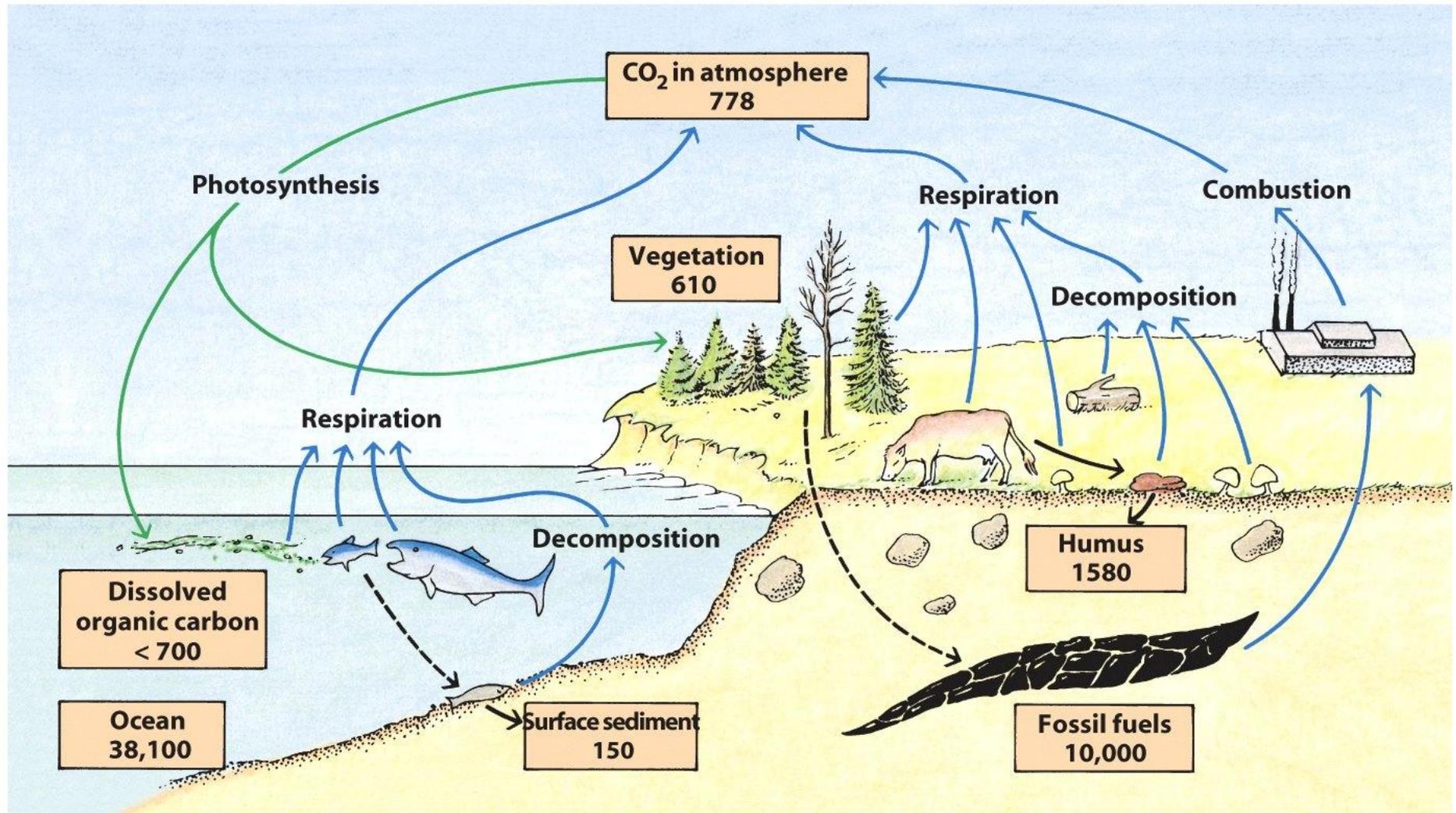
Сахар, преобразовавшийся в крахмал, на некоторое время выходит из дальнейших метаболических реакций; однако крахмал может вновь расщепляться до сахара, который окисляется и при этом обеспечивает клетку необходимой энергией.

ФОТОСИНТЕЗ

Кванты видимой части спектра (380-720 нм) поглощаются хлоропластом, при этом двуокись углерода химически восстанавливается до сахаров, а газоподобный кислород выделяется в объеме, равном восстановленному CO_2 .

Эти изменения противоположны по направлению изменениям, которые происходят в процессе дыхания.

Таким образом, важная роль растений в балансе природы связана и с тем, что они возвращают в атмосферу кислород, который необходим для других организмов.

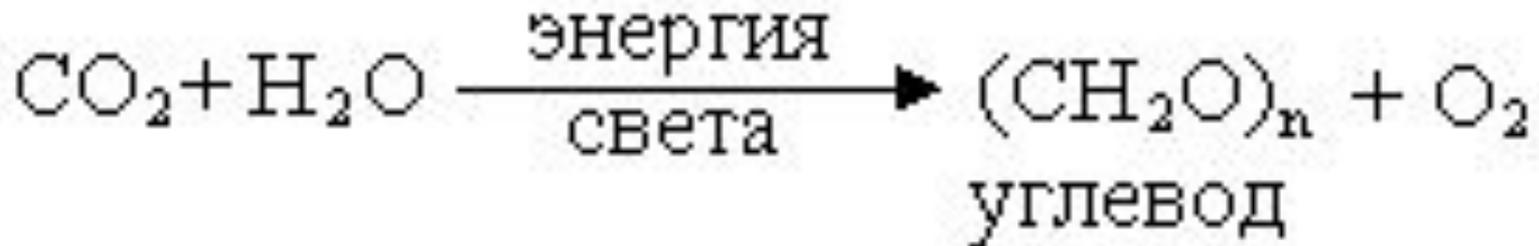


Chapter 7 Essay
 Biology of Plants, Seventh Edition
 © 2005 W. H. Freeman and Company

Цикл углерода. Значения в GtC (gigatonnes of carbon) – 10^9 тонн С (10^{12} кг).

ФОТОСИНТЕЗ

Обозначив формулой (CH_2O) элементарную единицу молекулы углевода (молекула глюкозы $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ построена из шести таких единиц), можем записать общее выражение фотосинтеза:



ФОТОСИНТЕЗ

Суммарное уравнение фотосинтеза - Ж-Б. Буссенго.
Название «фотосинтез» - В. Пфеффер в 1887 г.

В 1842 г. Ю. Майер при формулировании закона сохранения и преобразования энергии писал:

«Природа поставила своей задачей перехватить проходящий на Землю свет и преобразовать эту подвижнейшую из сил в твердую форму, сложив ее в запас. Для достижения этой цели природа покрыла земную кору растениями».

Доказательство того, что процесс фотосинтеза подчиняется закону сохранения и преобразования энергии, получил К. А. Тимирязев в 1867 г.. Он показал, что интенсивнее фотосинтез происходит в той части электромагнитного спектра, которая поглощается специальным пигментом – хлорофиллом.
Поглощенная хлорофиллом энергия света используется на образование органического вещества в растении и выделение O_2 .

**Крахмал может
накапливаться
непосредственно
в хлоропластах –
зеленых
органеллах листа**



**зерна
крахмала**

**тилакоиды
стромы**

строма

грana

Figure 7-1
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company

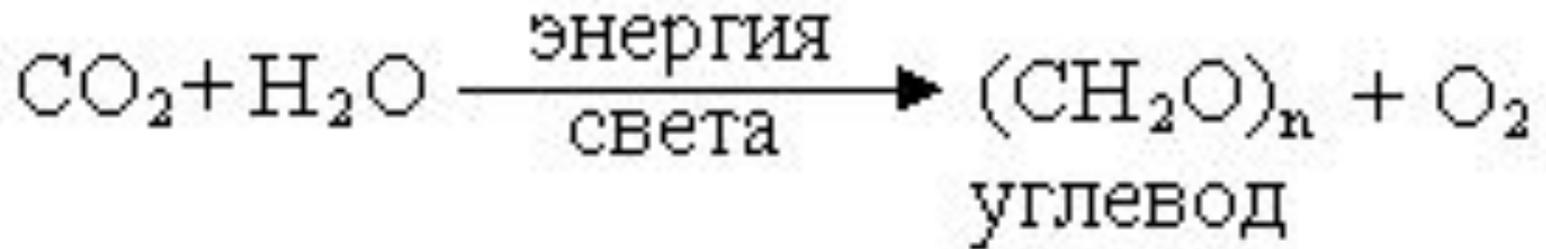
ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез – это процесс, связанный с накоплением света в растении, который собирается в органических веществах.

Тимирязев также доказал ошибочность взглядов В. Пфеффера, Ю. Сакса и Г. Дрепера, которые считали, что фотосинтез интенсивнее идет в самых ярких для человеческого глаза желтых лучах, а не в тех, которые поглощаются хлорофиллом.

Суммарное выражение фотосинтеза отражает суть процесса, который сводится к тому, что на свету в зеленом растении из очень окисленных веществ – углекислого газа и воды – синтезируются органические вещества и выделяется молекулярный O_2 . В ходе этого синтеза происходит преобразование энергии квантов света в энергию химических связей органических веществ.

ФОТОСИНТЕЗ



Все компоненты системы участвующие в фотосинтезе, содержат кислород, поэтому приведенное уравнение не говорит, откуда берется выделяемый при фотосинтезе кислород: из CO_2 или H_2O .

На протяжении многих лет биологи считали, что световая энергия тратится на расщепление молекулы CO_2 и перенос атома С на H_2O с образованием (CH_2O) .

Однако наблюдение за фотосинтезирующими микроорганизмами пошатнуло эти представления. Они могут утилизировать серу из H_2S (молекула похожа на H_2O) или даже H_2 .

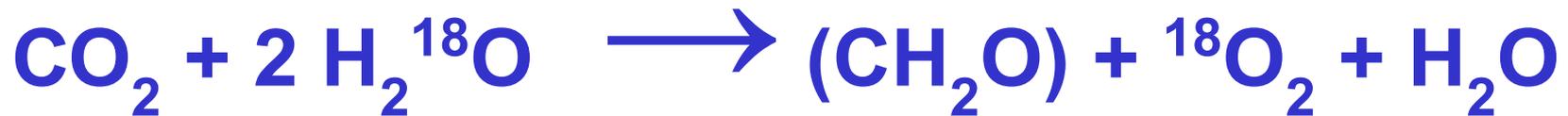


Figure 7-3
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company

ФОТОСИНТЕЗ

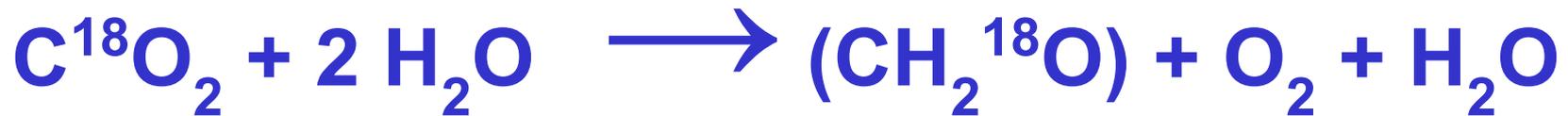
В молекуле кислорода, выделяемой при фотосинтезе у высших растений, содержится два атома О, а в молекуле воды – только один, а это значит, что в реакции должны участвовать две молекулы воды.

Чтобы получить сбалансированное уравнение, которое бы правильно отражало механизм суммарной реакции, следует ввести в обе части этого уравнения еще по одной молекуле воды. Когда вода будет содержать радиоактивно-меченый ^{18}O , то мы получим:



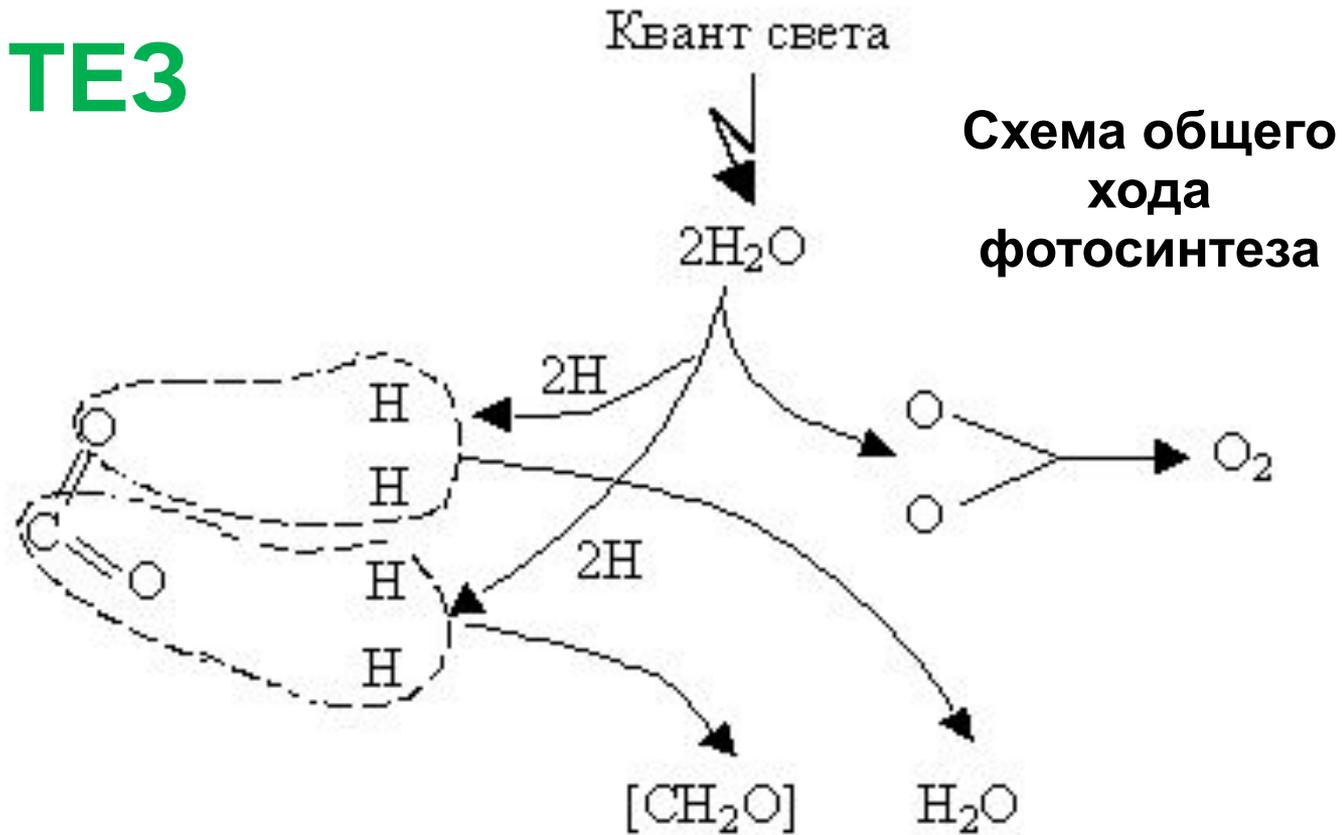
ФОТОСИНТЕЗ

Если мы пометили при помощи ^{18}O CO_2 , тогда уравнение принимает следующий вид:



Таки образом, выделяемый при фотосинтезе кислород «происходит» из вступающей в реакцию воды, образующиеся же молекулы воды, отличаются от тех двух молекул, которые принимают участие в фотосинтезе.

ФОТОСИНТЕЗ



На этой схеме видно, что световая энергия используется на разложение воды. При этом выделяется кислород и образуется «водород» (или восстановительная сила – свободные электроны), которая тратится: 1) на восстановление CO_2 до конечного продукта фотосинтеза (CH_2O); 2) на образование новой молекулы воды.

ФОТОСИНТЕЗ

Суммарное выражение фотосинтеза сыграло большую роль в развитии физиологии растений. Оно помогло ученым определить место фотосинтеза в жизни самих растений и существовании жизни на всей планете.

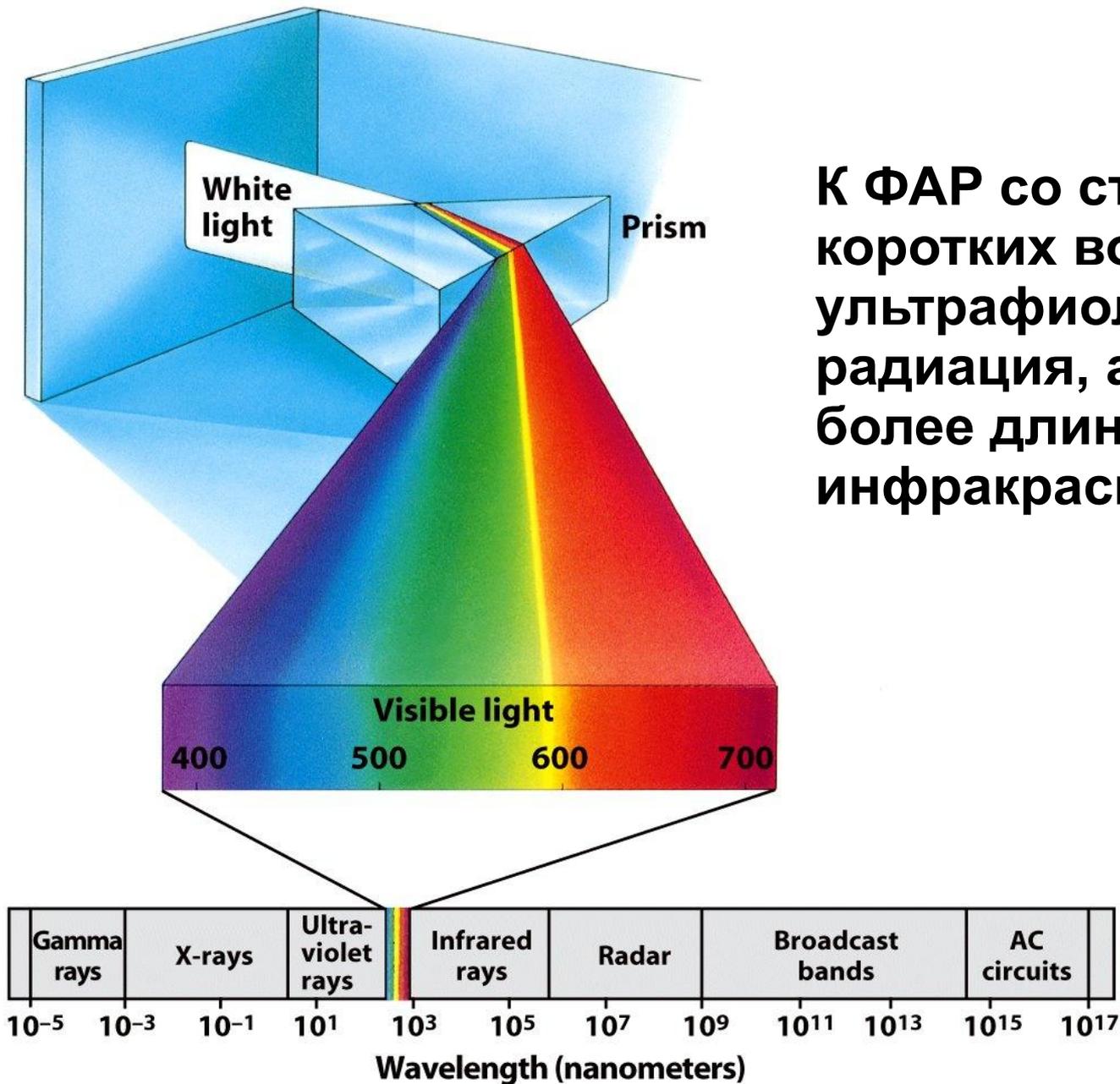
Фотосинтез имеет большое значение и для самого растения. Образование органов, их рост тесно с фотосинтезом связаны.

В периоды наиболее активного роста дневные приросты сухого вещества достигают от 100 до 500 кг на 1 га. При этом растение должно ассимилировать от 200 до 500 кг CO₂, 1–2 кг азота, 0,25–0,5 кг фосфора, 2–4 кг калия, 2–4 кг других элементов и испарить до 1000 л воды.

ФОТОСИНТЕЗ

Около 40–45 % излучаемой солнцем энергии приходится на область от 380 до 720 нм. Эта часть спектра воспринимается как видимый свет (фиолетовый, синий, голубой, зеленый, желтый, оранжевый, красный).

Пигменты хлоропластов поглощают видимый свет, поэтому эта область была названа **физиологически активной радиацией (ФАР)**.



К ФАР со стороны более коротких волн прилегают ультрафиолетовая радиация, а со стороны более длинных – инфракрасная.

Figure 7-4
Biology of Plants, Seventh Edition
 © 2005 W. H. Freeman and Company

Теодор Вильгельм Энзельманн – 1882 г.
эксперименты по определению спектра
активности фотосинтеза
при помощи призмы, изготовленной
фирмой Карл Цейс

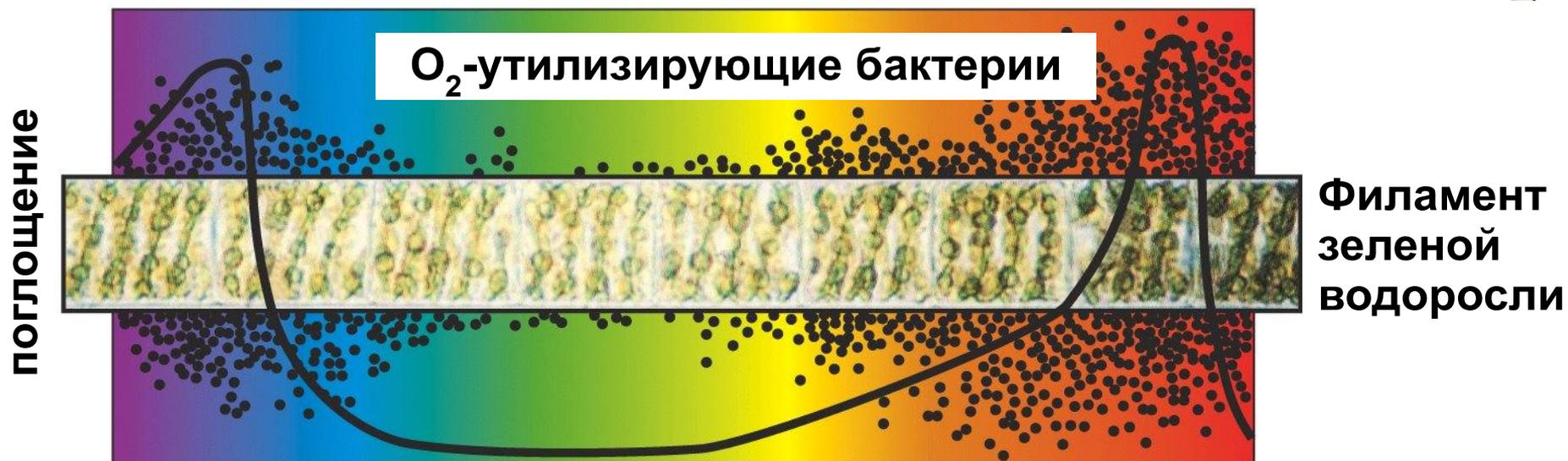


Figure 7-6
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company

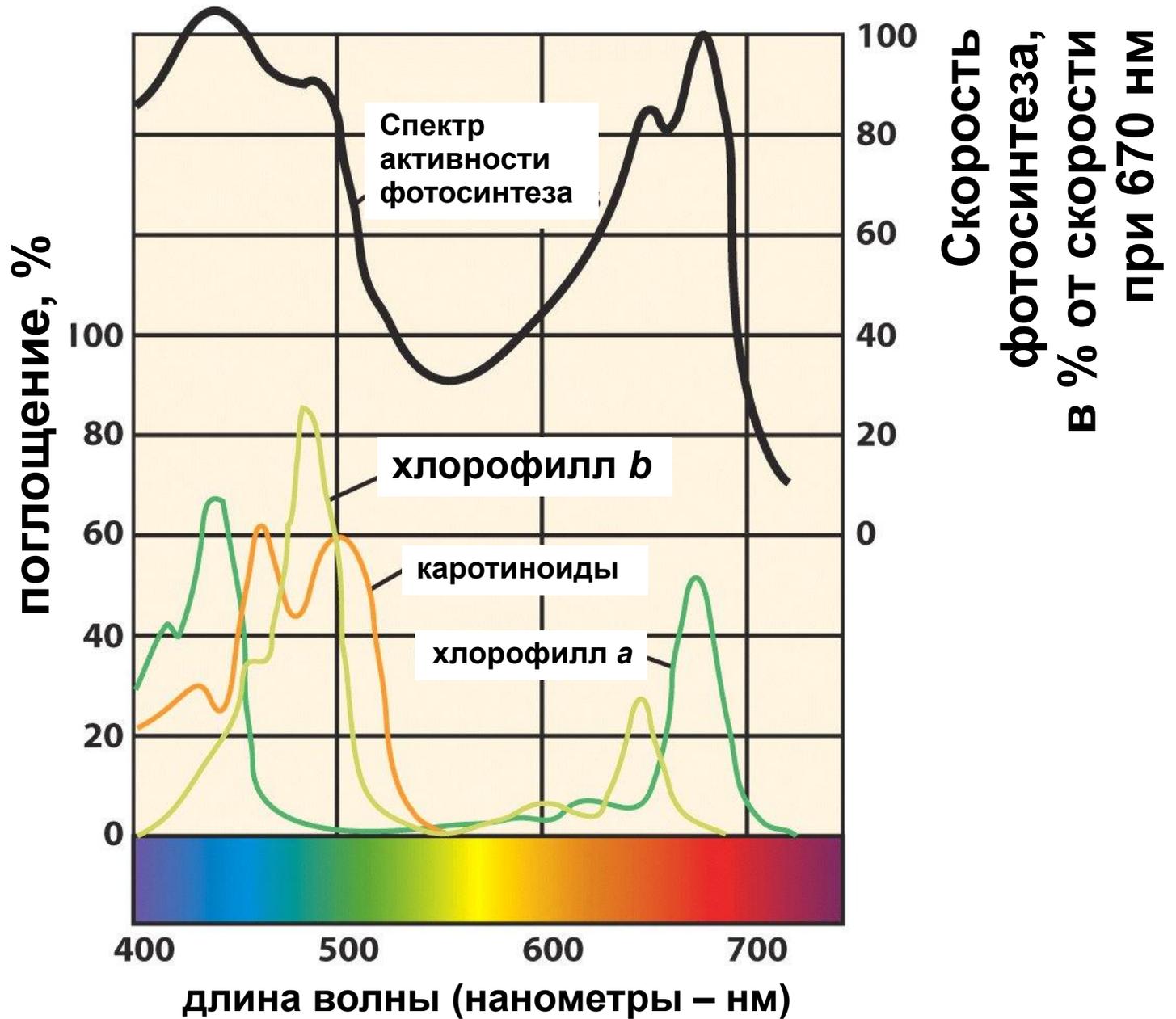
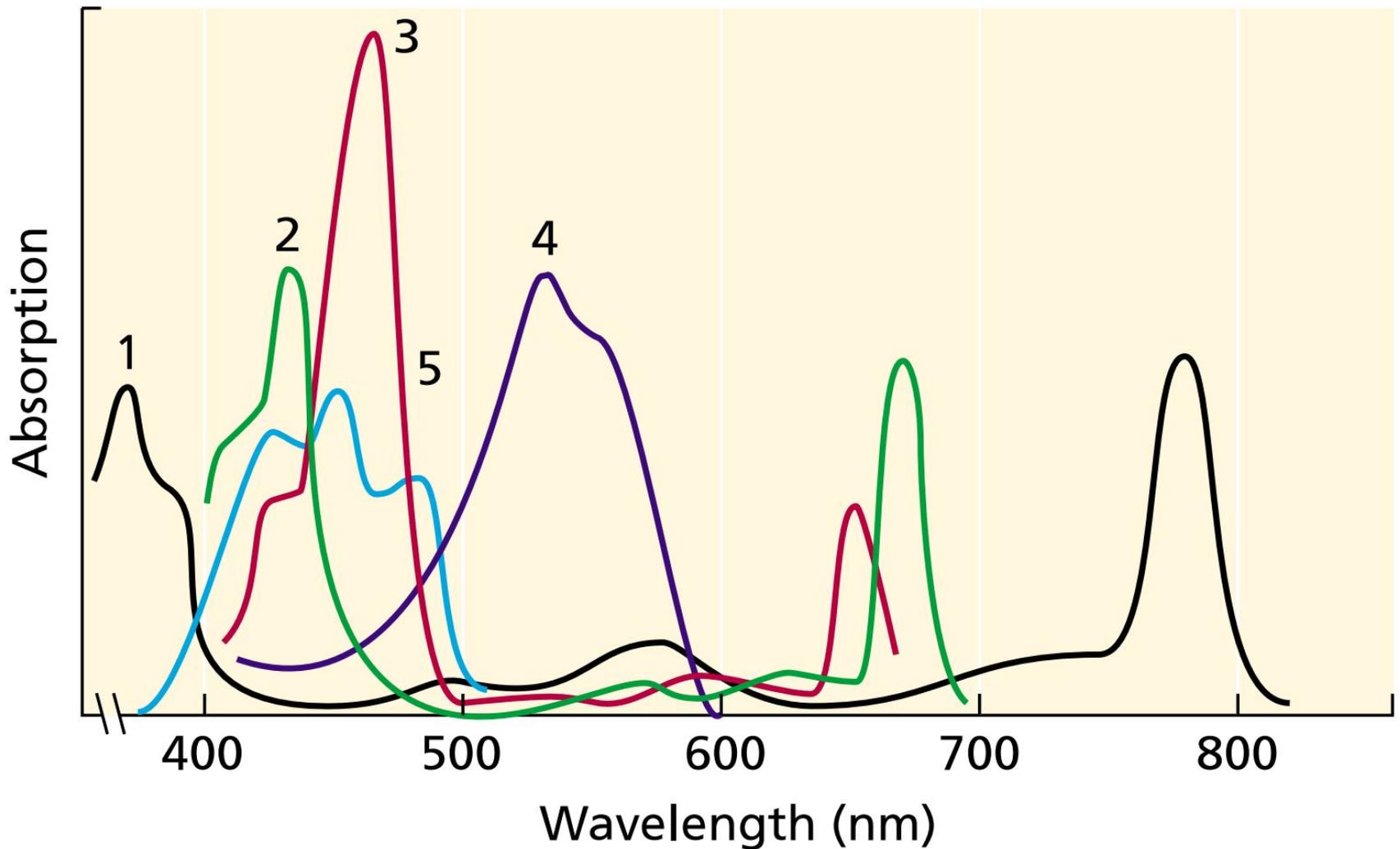


Figure 7-5
Biology of Plants, Seventh Edition
 © 2005 W. H. Freeman and Company



Спектры поглощения некоторых фотосинтетических пигментов: 1, бактериохлорофилл *a*; 2, хлорофилл *a*; 3, хлорофилл *b*; 4, фикоэритробилин; 5, β -каротин.

Все спектры (кроме 4-го) получены для растворов в неполярных растворителях. Липидное окружение и молекулы воды по обе стороны мембраны изменяют спектр пигментов в интактных тканях.

ФОТОСИНТЕЗ

Энергия, запасенная в процессе фотосинтеза за год, приблизительно в 100 раз больше энергии, образуемой при сгорании каменного угля, который добывается во всем мире за это время.

Эта энергия используется для образования органического вещества из неорганического.

Каждый год в процессе фотосинтеза растения образуют примерно 155 млрд т сухого органического вещества.

ФОТОСИНТЕЗ

Каждый год в процессе фотосинтеза растения образуют примерно 150-160 млрд т сухого органического вещества.

Для образования такого большого количества органического вещества растения поглощают на протяжении года 200 млрд т CO_2 и выделяют 145 млрд т кислорода.

Весь кислород атмосферы образовался в процессе фотосинтеза. Таким образом, процессы дыхания и горения смогли произойти только после возникновения фотосинтезирующих организмов.

ФОТОСИНТЕЗ

Каждый год в процессе фотосинтеза растения образуют примерно 150-160 млрд т сухого органического вещества.

Для образования такого большого количества органического вещества растения поглощают на протяжении года 200 млрд т CO_2 и выделяют 145 млрд т кислорода.

Весь кислород атмосферы образовался в процессе фотосинтеза. Таким образом, процессы дыхания и горения смогли произойти только после возникновения фотосинтезирующих организмов.

Содержание CO_2 в атмосфере беспрестанно пополняется за счет растворенных в воде карбонатов, бикарбонатов, выделения из почвы, за счет дыхания и горения.

Лист и мезофилл (листовая паренхима)

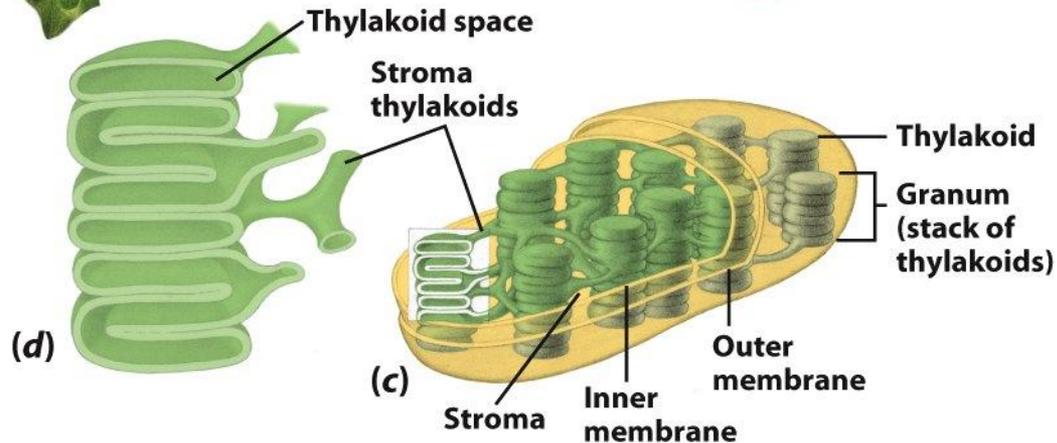
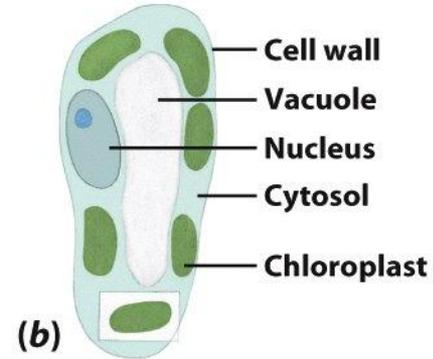
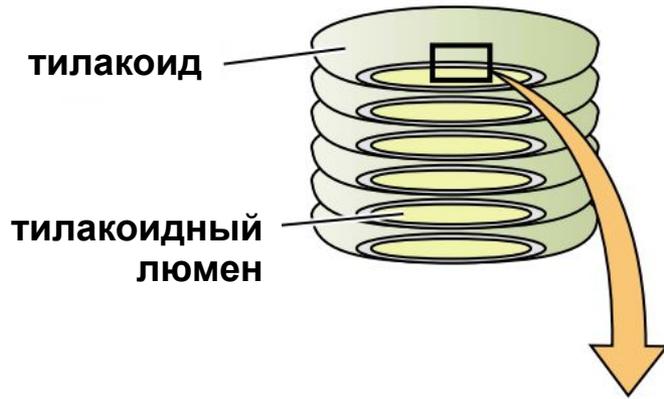
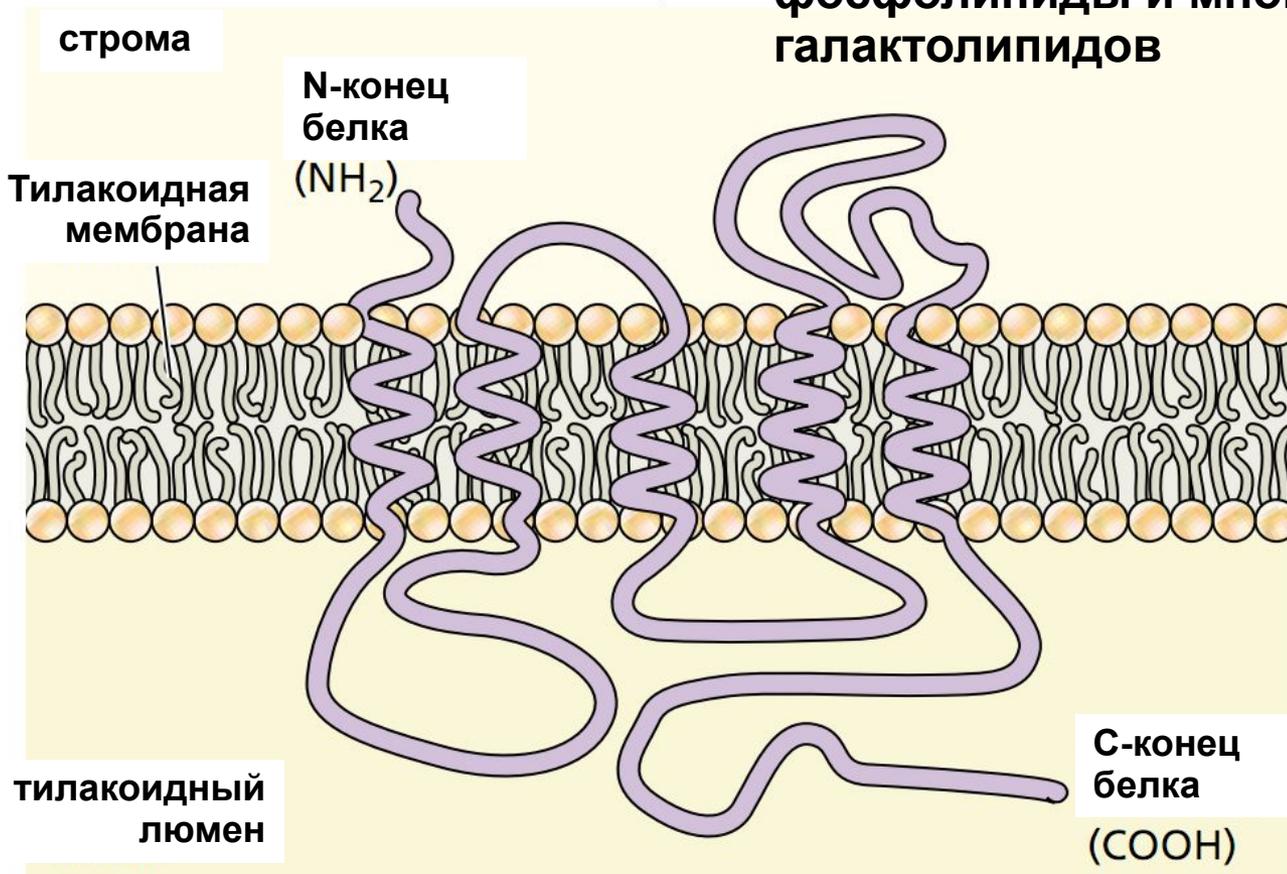


Figure 7-7
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company



В мембране тилакоидов преобладают фосфолипиды и много галактолипидов



**D1 – белок реакционного центра фотосистемы II
Связывает хлорофилл P680, феофитин, β -каротин, хинон и Mn-центр**

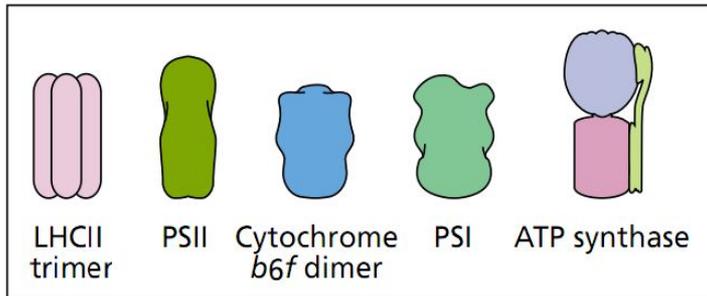
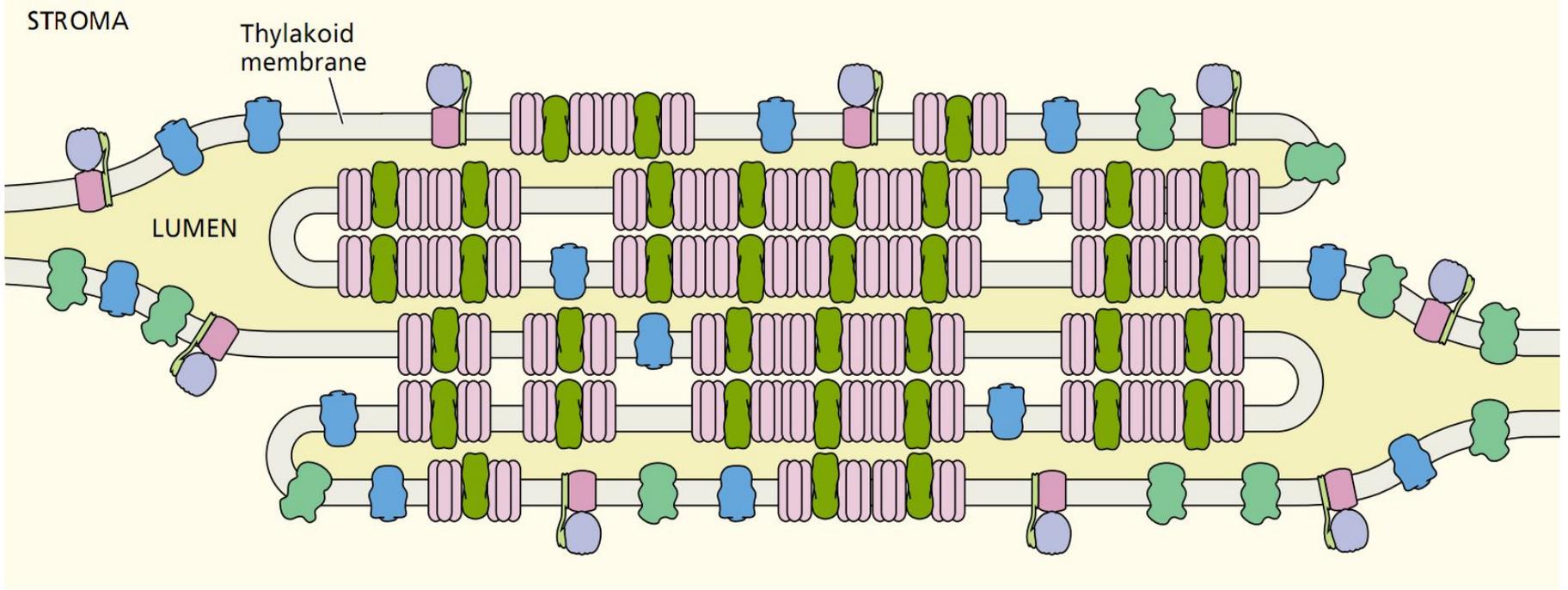


FIGURE 7.18 Organization of the protein complexes of the thylakoid membrane. Photosystem II is located predominantly in the stacked regions of the thylakoid membrane; photosystem I and ATP synthase are found in the unstacked regions protruding into the stroma. Cytochrome b_6f complexes are evenly distributed. This lateral separation of the two photosystems requires that electrons and protons produced by photosystem II be transported a considerable distance before they can be acted on by photosystem I and the ATP-coupling enzyme. (After Allen and Forsberg 2001.)

Leaf

Cuticle

Upper epidermis

Mesophyll

Lower epidermis

Cuticle

Chloroplasts

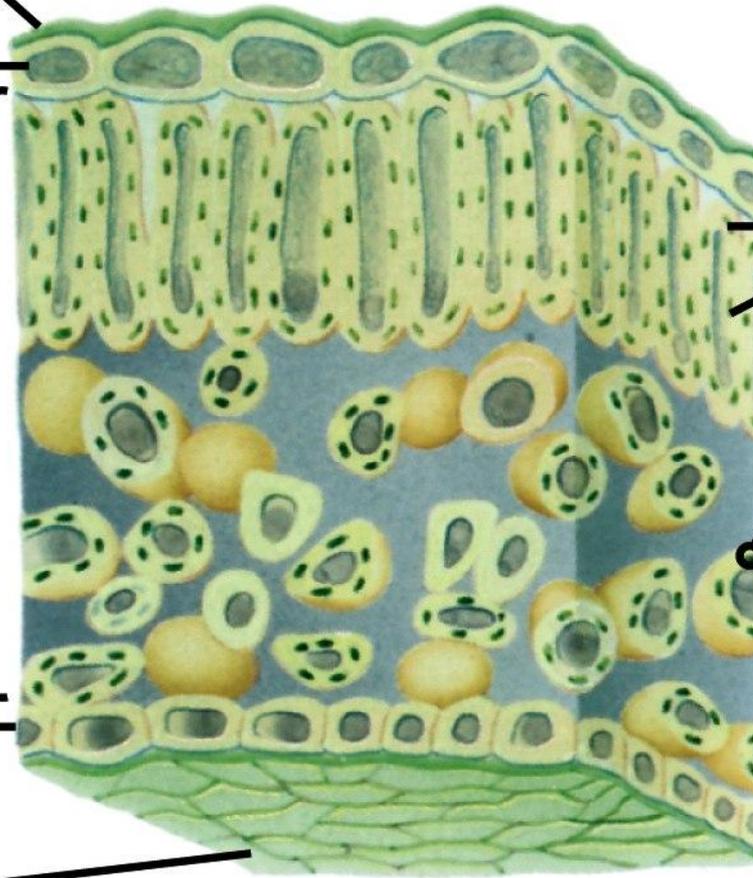


Figure 12-29 part 1
Molecular Cell Biology, Sixth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

ФОТОСИНТЕЗ

Верхний и нижний эпидермис листовой пластинки, если не считать замыкающих клеток устьиц, состоит из клеток с большими вакуолями, в которых хлоропласты отсутствуют.

Такие клетки хорошо пропускают свет в мезофилл и, таким образом, непосредственного участия в фотосинтезе не принимают.

Эпидермальные клетки, покрытые кутикулой и воском, уменьшая транспирацию, помогают поддерживать водный гомеостаз листа. Последний процесс очень важен, так как скорость фотосинтеза зависит от количества воды в тканях.

С другой стороны, через кутикулу проходит в 20–30 раз меньше CO_2 , чем через устьица. Создается противоречие между водным и газовым обменом. Это противоречие снимается действием устьиц, которые за счет открытия и закрытия регулируют скорость поступления CO_2 и скорость транспирации. Таким образом, эпидермис задерживает воду и пропускает свет.

ФОТОСИНТЕЗ

Устьица – основные ворота для CO_2 .

В некоторых растениях, например у яблони, CO_2 может поступать через временные щели в кутикуле.

Устьица пропускают по принципу обратной связи: CO_2 используется на фотосинтез, его концентрация в межклетниках уменьшается, устьица открываются; CO_2 поступает в лист, его концентрация в межклетниках увеличивается – устьица закрываются.

Межклетники значительно увеличивают внутреннюю поверхность листа, которая в 7–10 раз больше, чем наружная. Это важно в связи с небольшим содержанием в воздухе CO_2 (0,045 %).

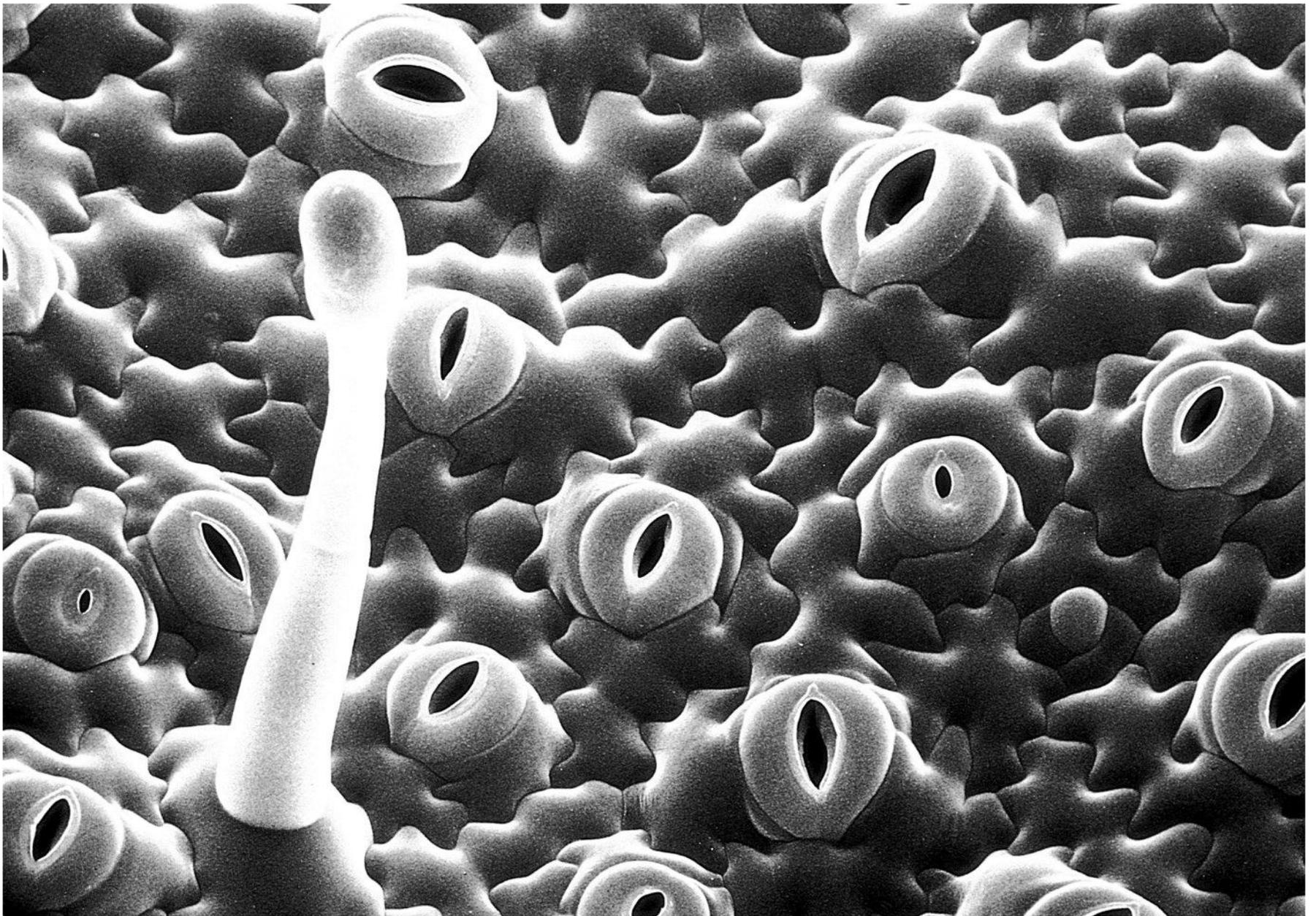


Figure 7-15
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company

ФОТОСИНТЕЗ

Так как фотосинтез идет главным образом в палисадной паренхиме, ее называют ассимиляционной. Доказательством того, что две паренхимы выполняют несколько разные функции, является и количество хлоропластов в их клетках.

Так, например, у клещевины в одной клетке палисадной паренхимы содержится 36, а в губчатой 20 хлоропластов.

Количество хлоропластов в клетке очень варьирует: от 20 до нескольких сотен.

В пересчете на 1 мм^2 поверхности листа количество хлоропластов достигает 1 млн.

ФОТОСИНТЕЗ

Повышенное азотное питание и хорошее водообеспечение растений вызывают увеличение размеров мезофильных клеток и количества в них хлоропластов.

Суммарная поверхность всех хлоропластов может превышать в десятки раз поверхность листовой пластинки, что также способствует поглощению CO_2 .

Внутренняя поверхность листа, поглощающая свет и углекислый газ, во много раз больше поверхности листовой пластинки, что помогает более интенсивному прохождению фотосинтеза.

Хотя лист лучше, чем другие органы, приспособлен к выполнению фотосинтетической функции, **хотя** фотосинтез идет и в зеленых клетках стебля, цветов, плодов.

ФОТОСИНТЕЗ

В зависимости от условий среды анатомическое строение листа может очень изменяться. Так, соотношение между палисадной и губчатой паренхимой в мезофилле в зависимости от освещенности резко меняется.

Например, при слабом освещении доминирует губчатая паренхима.

Еще более интересны отклонения от типичного строения листа, влияющего на фотосинтез, связаны с генетическими различиями. В таких растениях, как кукуруза, сахарный тростник (C_4 -растения), каждый проводящий пучок окружен одним слоем крупных клеток хлорофиллоносной паренхимы, образующих обкладку проводящего пучка. Фотосинтез идет в клетках мезофилла и в клетках обкладки проводящего пучка.

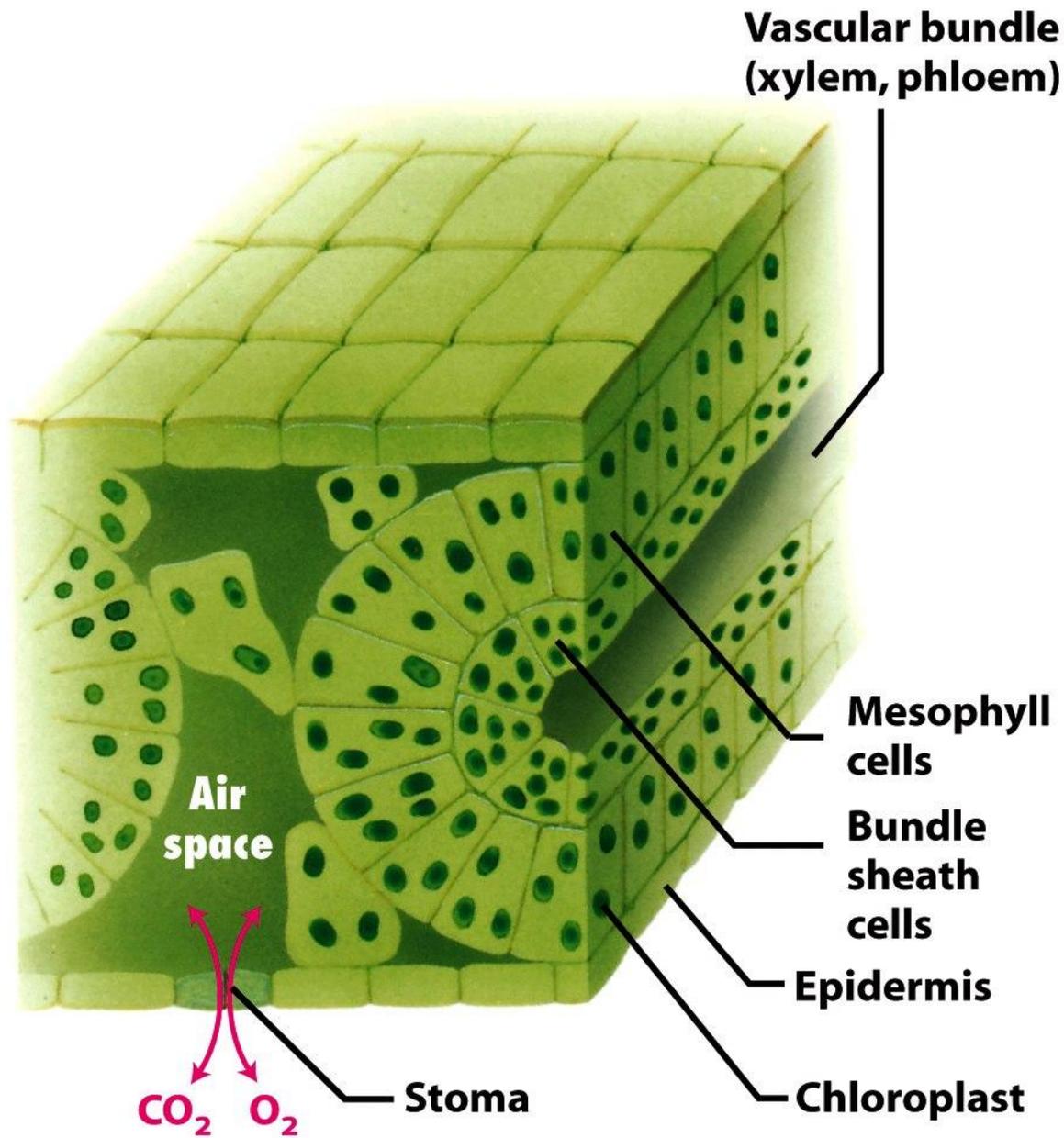


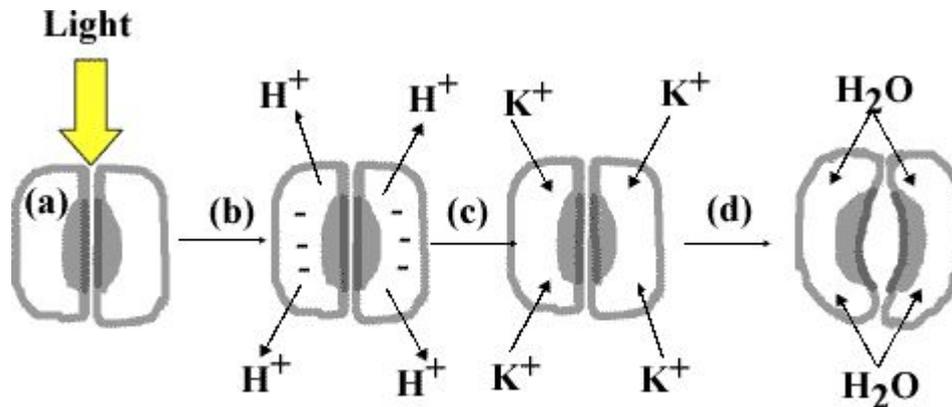
Figure 12-46a
Molecular Cell Biology, Sixth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

ФОТОСИНТЕЗ

Через устьица CO_2 попадает в подустьичную воздушную полость, а затем в соединяемые воздушные ходы, по которым диффундирует через весь мезофилл листа.

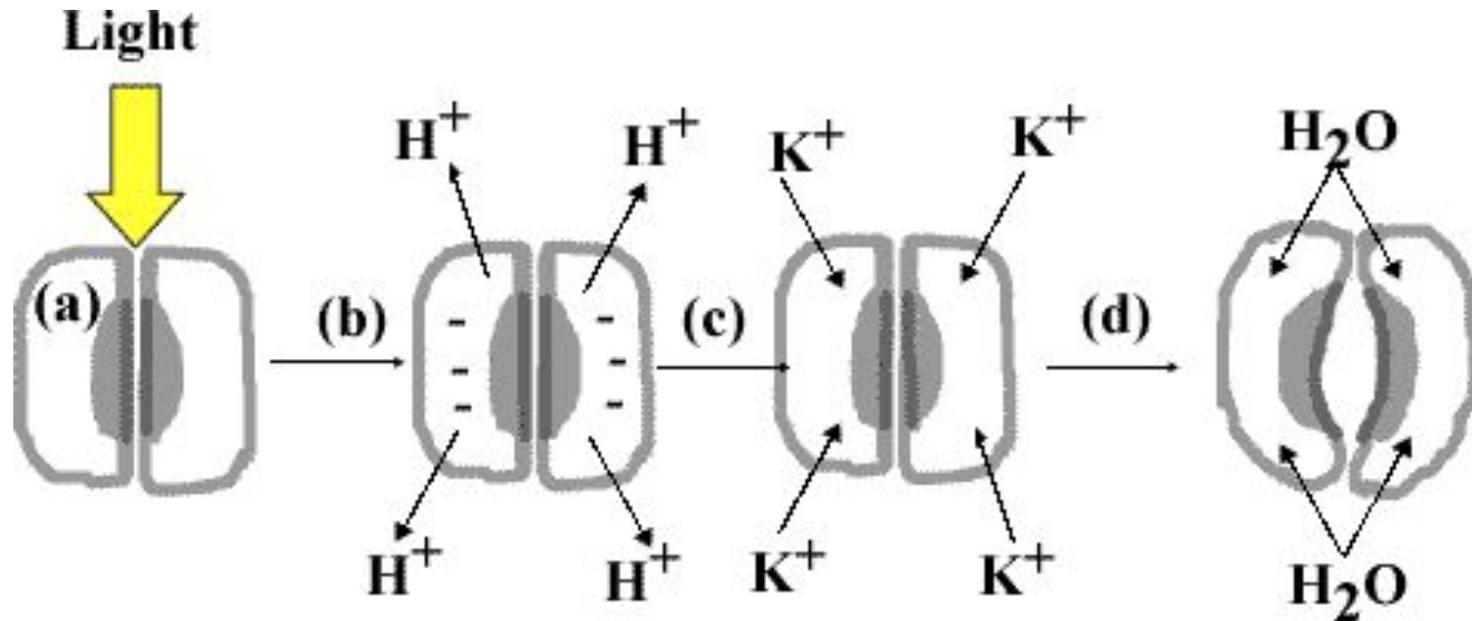
На влажной клеточной поверхности CO_2 растворяется в воде, гидратируется и преобразуется в уголекислоту H_2CO_3 .

Часть этой кислоты нейтрализуется катионами в клетке с образованием бикарбонат-ионов (HCO_3^-). Этот бикарбонат служит для клетки резервом CO_2 , который клетка может использовать для фотосинтеза.



ФОТОСИНТЕЗ

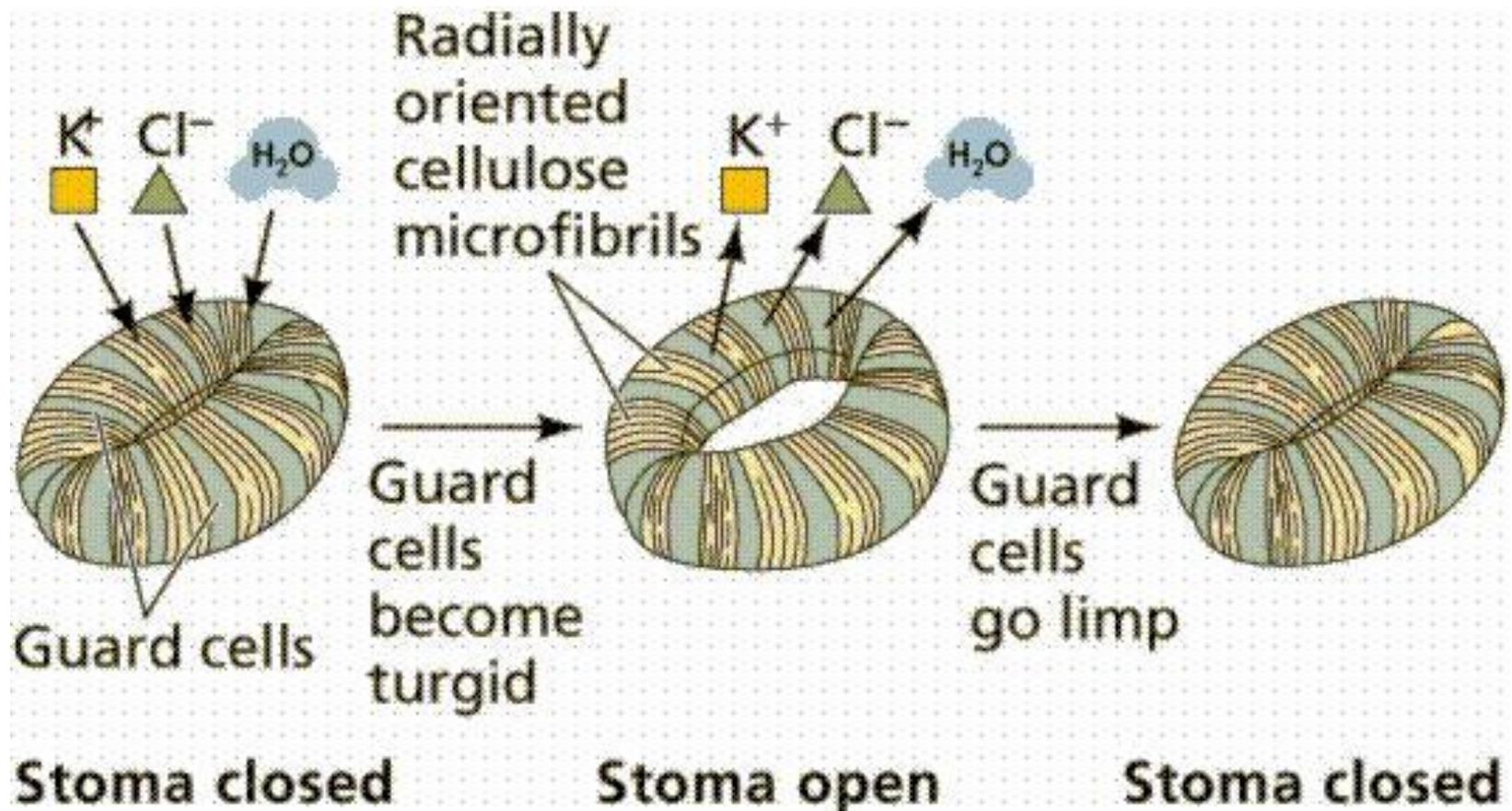
Регуляция работы устьиц (открытие)



-

ФОТОСИНТЕЗ

Регуляция работы устьиц (открытие)



ФОТОСИНТЕЗ

ABA



K^+ Cl^-
 $malate^{2-}$ efflux



closure

