

Москаленко М. П.

Фізіологія рослин. Частина II



Суми 2020

Сумський державний педагогічний університет імені А.С. Макаренка

Природничо-географічний факультет

Кафедра загальної біології та екології

Москаленко М. П.

Фізіологія рослин. Частина II

Суми - 2020

УДК 581.1(075.8)
М 81

*Рекомендовано до друку рішенням вченої ради
Сумського державного педагогічного університету
імені А. С. Макаренка
(протокол № від 2020 р.)*

Автор

М. П. Москаленко кандидат біологічних наук, доцент кафедри загальної біології та екології СумДПУ імені А. С. Макаренка.

Рецензенти:

В. Г. Скляр, доктор біологічних наук, завідувач кафедри екології та ботаніки Сумського Національного аграрного університету.

К.С. Кирильчук, кандидат біологічних наук, доцент кафедри екології та ботаніки Сумського Національного аграрного університету.

М 81 Москаленко М. П. Фізіологія рослин : навчальний посібник: у 2-х частинах. Ч. 2 / М. П. Москаленко.; Сумський державний педагогічний університет імені А.С. Макаренка, Кафедра загальної біології та екології. – Суми: ФОП Цьома С.П., 2020. – 93 с.

Навчальний посібник містить програмний навчальний матеріал з розділів «Клітинне дихання», «Фотосинтез», «Водний режим», «Стійкість».

Даний навчальний посібник стане у нагоді викладачам курсу фізіології рослин, студентам природничих факультетів педагогічних закладів вищої освіти, а також вчителям біології.

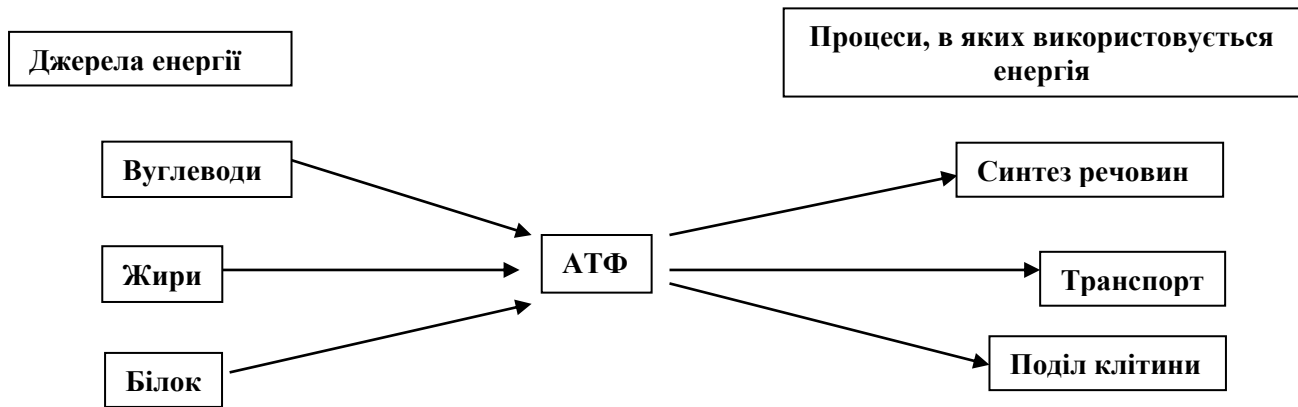
УДК 581.1(075.8)
© Москаленко М. П. 2020
© ФОП Цьома С.П., 2020

ЗМІСТ

Розділ 1. Клітинне дихання	6
1.1. Коротка характеристика АТФ (7)	
1.2. Аеробне дихання (7)	
1.3. Пентозофосфатний шлях (19)	
1.4. Гліюксилатний цикл (21)	
1.5. Анаеробне дихання. Бродіння (24)	
1.6. Фактори, що впливають на інтенсивність дихання (25)	
Питання до семінарських занять (28)	
Розділ 2. Фотосинтез.....	30
2.1. Загальна схема фотосинтезу (32)	
2.2. Світлова фаза фотосинтезу (33)	
2.3. Темнова фаза фотосинтезу (45)	
2.4. Фотодихання (49)	
2.5. С-4 фотосинтез (53)	
2.6. САМ-фотосинтез (56)	
2.7. Фактори, що впливають на інтенсивність фотосинтезу (58)	
Питання до семінарських занять (64)	
Розділ 3. Водний режим.....	66
3.1. Водний обмін на рівні клітини (68)	
3.2. Надходження води до рослини (70)	
3.3. Транспірація та кореневий тиск (72)	
Питання до семінарських занять (77)	
Розділ 4. Стійкість.....	78
Стійкість до посухи та перегріву (78)	
Холодостійкість та морозостійкість (80)	
Солестійкість (85)	
Стійкість до патогенних мікроорганізмів (87)	
Питання до семінарських занять (90)	
Список використаних джерел.....	92

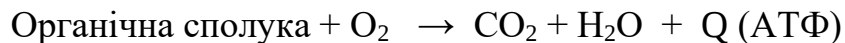
РОЗДІЛ 1. КЛІТИННЕ ДИХАННЯ

Клітинам постійно потрібна енергія для найрізноманітніших процесів – синтезу білків, активного транспорту речовин, клітинного поділу тощо. Найчастіше джерелом такої енергії є багаті на енергію органічні сполуки:



Усі організми, як автотрофні, так і гетеротрофні для утворення АТФ розщеплюють хімічні зв'язки в органічних сполуках. Для такого розщеплення використовується кисень, відбувається окиснення органічних речовин, під час якого карбон зі ступенем окиснення 0 у цих сполуках окиснюється до карбону зі ступенем окиснення +4 у CO_2 . Під час окиснення руйнуються хімічні зв'язки в органічних молекулах і вивільняється енергія, частина якої використовується для приєднання неорганічного фосфату до АДФ - синтезу АТФ. Таким чином, енергія хімічних зв'язків органічних речовин переходить до АТФ у вигляді так званого макроергічного зв'язку. За відсутності кисню (анаеробне дихання - бродіння) повне окиснення всіх хімічних зв'язків неможливе.

Сумарне рівняння процесу клітинного дихання має наступний вигляд:



Таким же сумарним рівнянням зображується й процес горіння. Відмінність полягає у тому, що при горінні енергія всіх зруйнованих зв'язків у органічній речовині виділяється одночасно відразу вся. Під час дихання ж вона виділяється поступово, невеликими порціями, при окисненні зв'язок за зв'язком в ланцюгу ферментативних реакцій. Це дозволяє клітині утримати частину енергії і

спрямувати її у АТФ, що було б неможливо, якби хімічні зв'язки між вуглецькими руйнувались усі миттєво, як при горінні.

Клітинному (тканинному) диханню передують газообмін – поглинання кисню із зовнішнього середовища та виділення в середовище вуглекислого газу.

1.1. Коротка характеристика АТФ

АТФ – органічна сполука, що складається з пуринової азотистої основи аденіну, п'ятивуглецевого цукру рибози і трьох фосфатних груп. Дві останні фосфатні групи пов'язані між собою макроергічним зв'язком. Енергія, що виділяється при відщепленні двох останніх фосфатних груп, становить близько 30,6 кДж/моль, а при відщепленні третьої – 13,8 кДж/моль. Тому АТФ може утворитися лише під час тих реакцій, при яких вихід енергії становить більше 30,6 кДж/моль. Увесь надлишок енергії (понад 30,6 кДж/моль) не може бути зафіксований у макроергічному зв'язку в АТФ, так як і вся енергія реакцій, що дають менше 30,6 кДж/моль. Оскільки вся хімічна енергія всіх різноманітних хімічних зв'язків, що є в клітині, переведена в одну форму – форму хімічного зв'язку між залишками фосфорної кислоти у АТФ, то всі енергозалежні процеси потребують здійснення лише однієї реакції, здатної вивільнити енергію із АТФ – реакції гідролізу цих зв'язків. Завдяки цьому досягається значна економія щодо діючих у клітині механізмів енергетичного обміну. Молекула АТФ відносно невелика і тому легко переходить через будь-яку мембрану клітини. АТФ діє як сполука, що пов'язує між собою дихання і всі процеси, які потребують енергії.

1.2. Аеробне дихання

Шлях дихального обміну, що ми розглянемо далі, є найбільш розповсюдженим і складається з анаеробної фази - гліколізу та наступних аеробних процесів. Вивчення процесу дихання найчастіше починають з розгляду окиснення молекули глюкози – найпоширенішого субстрату дихання.

Під час клітинного дихання глюкоза розщеплюється в ході довгого ряду послідовних ферментативних реакцій. Під час деяких із цих реакцій енергія хімічних зв'язків використовується для синтезу АТФ. У результаті частина енергії, яка раніше містилася в глюкозі, переходить у запас у високоенергетичні фосфатні зв'язки АТФ. Утворення таких зв'язків – це приєднання залишку фосфатної кислоти спочатку до АМФ, а далі до АДФ (реакції окисного фосфорилування). Реакція фосфорилування за нормальних умов не відбувається. Вона потребує для свого здійснення певної кількості енергії.

Загальна схема аеробного дихання може мати такий вигляд (рис. 1.2.1):

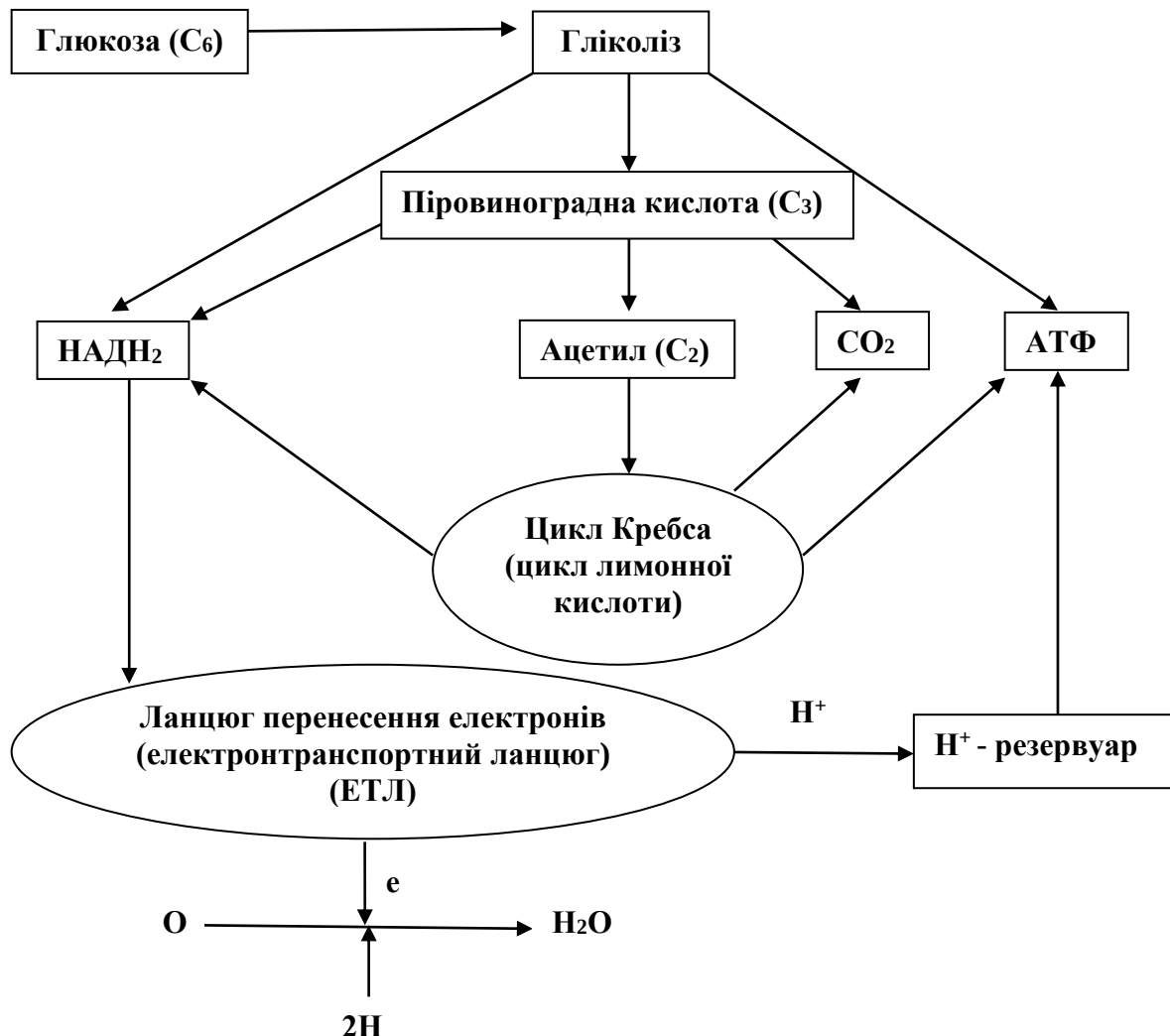


Рис. 1.2.1 Схема аеробного дихання

Існує наступна послідовність основних етапів синтезу АТФ: окиснення хімічних зв'язків у глюкозі із відщепленням від неї атомів гідрогену →

включення атомів гідрогену до складу коферменту НАДН₂ → вивільнення протону гідрогену Н⁺ із НАДН₂ та їх накопичення в міжмембранному просторі мітохондрій → виникнення електрохімічного градієнту концентрації між Н⁺-резервуаром і матриксом мітохондрій → рух протонів Н⁺ по електрохімічному градієнту до матриксу через внутрішню мембрану мітохондрій → використання енергії руху атомів водню для приєднання залишку фосфорної кислоти до АДФ із створенням АТФ на внутрішній мембрані мітохондрій.

Під час вивчення процесу дихання особлива увага приділяється руху атомів гідрогену, протонів і електронів, з яких вони складаються. Атоми гідрогену рухаються у складі спеціальних транспортних молекул – коферментів НАДН₂, що переносять групу атомів 2Н з глюкози до резервуару іонів гідрогену (протонів гідрогену) - міжмембранного простору мітохондрій. Головною характеристикою коферменту НАДН₂ є здатність легко окиснюватися та відновлюватися, приєднуючи або віддаючи при цьому атоми гідрогену.

Як видно із представленої схеми, процес клітинного дихання можна розділити на декілька етапів.

1. Гліколіз. Ферменти гліколізу локалізовані в цитоплазмі. Під час цього етапу молекула глюкози (С₆) розщеплюється на дві молекули піровиноградної кислоти (ПВК) (С₃). В ході цього розщеплення утворюються ще дві важливі речовини: 4 молекули АТФ і атоми гідрогену. Останні приєднуються до коферменту НАД⁺, який при цьому відновлюється до НАДН₂ і надалі здійснює функцію перенесення отриманих атомів гідрогену.

2. Окисне декарбоксилювання піровиноградної кислоти. У результаті цього процесу піровиноградна кислота окиснюється до ацетилу (С₂), відповідно одночасно відновлюється молекула НАДН₂ і виділяється перша молекула СО₂. Ацетил поєднується з коферментом СоА у сполуку ацетил-СоА, в складі якої ацетил стає здатним до руху із цитоплазми, де відбувався гліколіз і потрапляє до мітохондрій. Відновлений НАДН₂ надходить в ланцюг перенесення електронів, так званий електронтранспортний ланцюг (ЕТЛ) – послідовність

високомолекулярних сполук, розташованих на внутрішній мембрані мітохондрій, що забезпечують розділення атомарного гідрогену на електрони і протони гідрогену та накопичення останніх у міжмембранному просторі мітохондрій – H^+ - резервуарі.

3. Цикл лимонної кислоти (Цикл Кребса). Ферменти циклу Кребса розташовані у матриксі мітохондрій. У ході цього циклу ацетил відділяється від коферменту CoA і приєднується до оксалоацетату (C_4) з утворенням цитрату (C_6). За назвою цього першого проміжного продукту і було названо даний цикл. Далі перетворення іде через ряд ди- і трикарбонових органічних кислот з їх поступовим декарбоксилюванням. У результаті регенерує оксалоацетат і ланцюг реакцій замикається в цикл. Головним підсумком циклу Кребса є утворення чотирьох пар атомів гідрогену, що відновлюють коферменти НАД⁺ і ФАД⁺ до НАДН₂ і ФАДН₂. Далі ці коферменти переносять атомарний гідроген у електронтранспортний ланцюг. В циклі також утворюються три молекули води та дві молекули CO₂ під час послідовного декарбоксилювання лимонної кислоти (цитрату).

4. Ланцюг перенесення електронів (електронтранспортний ланцюг – ЕТЛ). Компоненти ЕТЛ (хінони і цитохроми) розташовані по обидва боки внутрішньої мембрани мітохондрій. Утворені на всіх попередніх етапах коферменти НАДН₂ і ФАДН₂ передають свої атоми гідрогену в ланцюг вказаних переносників (хінони і цитохроми), що розділяють атоми гідрогену на електрони та протони H^+ і спрямовують останні у міжмембранний простір (H^+ - резервуар). H^+ - резервуар надалі забезпечує енергію для реакції фосфоритування - синтезу АТФ. Електрони, що залишають електронтранспортний ланцюг, сполучаються з киснем та іонами гідрогену із іншого джерела, в результаті чого утворюється вода.

Наприкінці процесу клітинного дихання повне окиснення глюкози приводить до підвищення ступенів окиснення карбону з 0 у складі органічних речовин, до +4

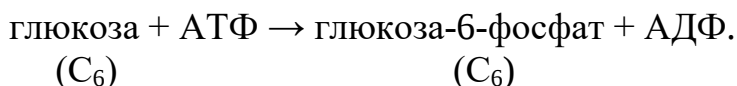
у CO_2 . Саме через це процес руйнування хімічних зв'язків у органічній сполуці за участю кисню називають процесом аеробного окислення.

Гліколіз

Усі реакції гліколізу можна розбити на три етапи.

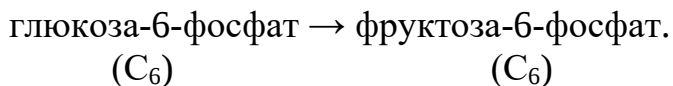
1. Підготовчий етап – фосфорилювання гексози і її розщеплення на дві фосфотріози (ФГА).

Реакція 1. Глюкоза в хімічному плані досить інертна речовина. Для переведення її в хімічно активний стан здійснюється активація фосфорилюванням фосфором АТФ. При цьому одна молекула АТФ гідролізується до АДФ. Залишок фосфатної кислоти переноситься на молекулу глюкози з утворенням глюкози-6-фосфату. Та частина енергії, що утворилася при розкладанні АТФ, запасається у формі хімічного зв'язку фосфату з глюкозою:

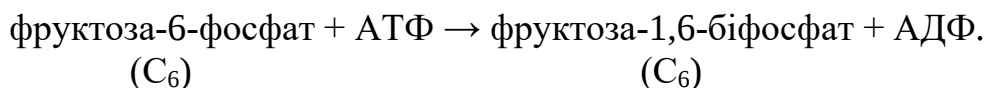


Як бачимо, АТФ у ході даної реакції не створюється, а використовується.

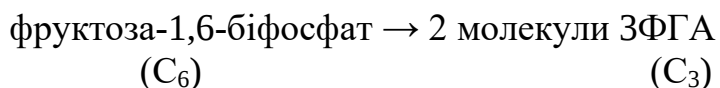
Реакція 2. Молекула глюкози-6-фосфату ізомеризується. Шестичленне кільце глюкози перетворюється на п'ятичленне кільце фруктози:



Реакція 3. Подібна до реакції 1. Відбувається активація тепер уже фруктози за рахунок її фосфорилювання. Фосфат із АТФ приєднується до першого вуглецевого атома фруктози з утворенням фруктози-1,6-біфосфату (друге місце використання енергії АТФ під час гліколізу):



Реакція 4. Реакція розщеплення. Молекула фруктози-1,6-біфосфату розщеплюється на дві трьохвуглецеві молекули 3-фосфогліцеринового альдегіду (3ФГА, сполуки C_3):

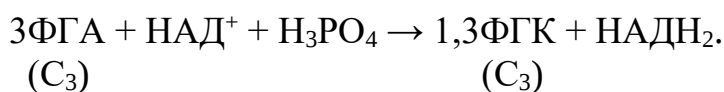


Ця реакція завершує підготовчий етап гліколізу. Надалі обидві молекули 3ФГА паралельно включаються в одні і ті ж реакції. Головний підсумок першого (підготовчого) етапу гліколізу – використання двох молекул АТФ, ступінь окиснення карбону у ФГА дорівнює 0.

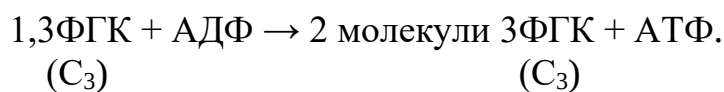
2. Перше субстратне фосфорилування.

Під час субстратного фосфорилування енергії, що виділяється при окисненні проміжного продукту дихання, достатньо, щоб синтезувати АТФ прямо на субстраті, без накопичення протонів H^+ в H^+ -резервуарі і створення електрохімічного градієнту (субстратне фосфорилування). Одночасно з цим за рахунок енергії окиснення та за участі неорганічного фосфату (H_3PO_4) відбувається утворення 1,3-дифосфогліцеринової кислоти (1,3ФГК).

Реакція 5. Відбувається окиснення 3ФГА шляхом віддачі атомів гідрогену на відновлення $НАД^+$ у $НАДН_2$ до фосфогліцеринової кислоти (ФГК). Одночасно Фн приєднується до 3ФГА макроергічним зв'язком:



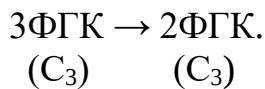
Реакція 6. Фосфатна група відщеплюється від молекули 1,3ФГК і приєднується до АДФ із створенням АТФ (субстратне фосфорилування). Це екзергонічна (екзотермічна) реакція, яка стимулює протікання всіх попередніх реакцій:



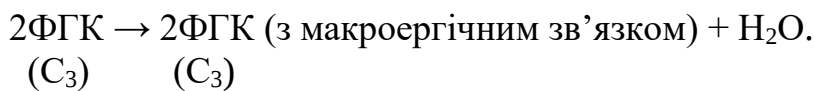
Суть цього етапу полягає у окисненні альдегідної групи у карбоксильну. Синтезовані дві молекули АТФ повертаються в початок гліколізу на підготовчий етап. Там вони використовуються для хімічної активізації субстрату (див перший етап гліколізу). Ступінь окиснення карбону у ФГК дорівнює $+2/3$. Також вперше утворюються дві молекули $НАДН_2$, гідроген яких буде використаний під час окисного фосфорилування у ЕТЛ (див. схему аеробного дихання).

3. Друге субстратне фосфорилування. Під час цього етапу за рахунок внутрішньомолекулярного окиснення 3ФГК віддає фосфат на утворення АТФ.

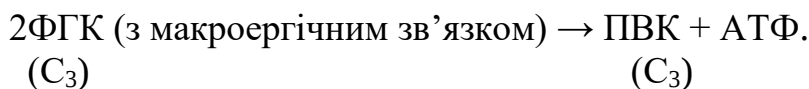
Реакція 7. Фосфатна група, що залишилася у складі 3ФГК переходить з положення 3 у положення 2:



Реакція 8. Дегідратація 2ФГК із перерозподілом енергії всередині молекули, внаслідок чого зв'язок між Фн та кислотою стає макроергічним:

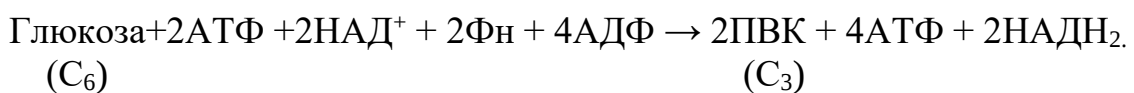


Реакція 9. Фн із 2ФГК переходить до АДФ для синтезу АТФ (друге субстратне фосфорилування) і молекули піровиноградної кислоти (ПВК). Ця реакція закінчує гліколіз:



Суть останнього етапу полягає у синтезі ще двох молекул АТФ. Необхідно зазначити, що, починаючи з реакції 5, усі наведені вище реакції відбуваються паралельно з двома молекулами 3ФГА.

Загальне рівняння гліколізу:

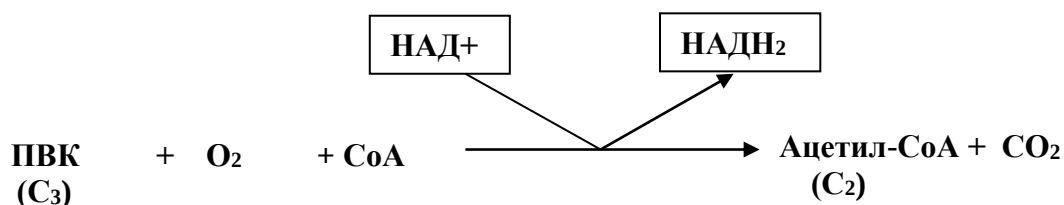


Таким чином, у результаті процесу гліколізу утворюються чотири молекули АТФ, дві з яких використовуються на активування субстрату (глюкози і фруктози) в самому гліколізі. Отже, чистий вихід АТФ після гліколізу – дві молекули. Окрім цього накопичуються дві молекули НАДН₂ і дві молекули ПВК (C₃). При повному окисненні молекули глюкози виділяється 586,6 кДж тепла. Дві молекули АТФ, що утворились в гліколізі, містять у своїх макроергічних зв'язках усього 61,2 кДж.

Отже, енергетична ефективність гліколізу невелика. Ступінь окиснення карбону у ПВК дорівнює +2/3. Таким чином під час гліколізу ступінь окиснення карбону підвищилась з 0 у глюкози до + 2/3 у піровиноградній кислоті.

Окисне декарбоксилювання піровиноградної кислоти

Цей етап відбувається в матриксі мітохондрій, куди ПВК потрапляє із цитоплазми, перетнувши дві мембрани мітохондрій. Зовнішня мембрана мітохондрій легко пропускає багато речовин. Внутрішня мембрана має меншу проникність взагалі, але гарну для ПВК та НАДН₂. Перед тим, як потрапити до циклу Кребса, піровиноградна кислота окиснюється і декарбоксилюється. Ця реакція, як і всі реакції окиснення, екзергонічна (екзотермічна). Гідроген, що виділяється під час даної реакції, йде на відновлення НАД⁺ до НАДН₂:



Від піровиноградної кислоти залишається двоховуглеца сполука (C₂), так звана ацетильна група (ацетил) - CH₃CO, виділяється дві молекули CO₂ і синтезуються дві молекули НАДН₂. Зміст цього етапу - у подальшому окисненні і декарбоксилюванні глюкози, точніше того, що залишилося від глюкози після гліколізу – піровиноградної кислоти (ПВК). Далі в дію вступає кофермент А (CoA) - високомолекулярна органічна сполука, що містить нуклеотид і пантотенову кислоту. CoA утворює з ацетилом транспортний комплекс ацетил–СоА, у складі якого ацетильна група переміщується до ферментів циклу Кребса, які продовжують окиснення субстрату.

Цикл Кребса (цикл лимонної кислоти)

Ферменти циклу Кребса локалізовані в матриксі мітохондрій.

Ацетил кофермент А (CoA) спрямовується у цикл Кребса і віддає свою ацетильну групу (C₂) до оксалоацетату (C₄), в результаті чого утворюється цитрат (C₆). Звільнений кофермент CoA повертається за наступною ацетильною групою, щоб принести її в цикл Кребса. Під дією ряду ферментів у циклі Кребса два з шести атомів карбону окиснюється до CO₂ і регенерується оксалоацетат. Таким чином, процес стає циклічним. При послідовному декарбоксилюванні субстрату в

циклі Кребса два атоми карбону із ацетилу окиснюються до CO_2 . При цьому декарбоксилюванні використовується кисень, що відщеплюється від двох молекул води. Тому таке декарбоксилювання називають окисним. У результаті окиснення в циклі Кребса атомів карбону молекули ацетилу (C_2), виділяється енергія, якої достатньо для перетворення 1 молекули АДФ у АТФ (субстратне фосфорилування) та відновлення 3 молекул коферменту НАДН_2 із НАД^+ , а також однієї молекули іще одного переносника водню – коферменту ФАДН_2 із ФАД^+ .

Загальну схему циклу Кребса можна представити у такому вигляді (рис. 1.2.2):

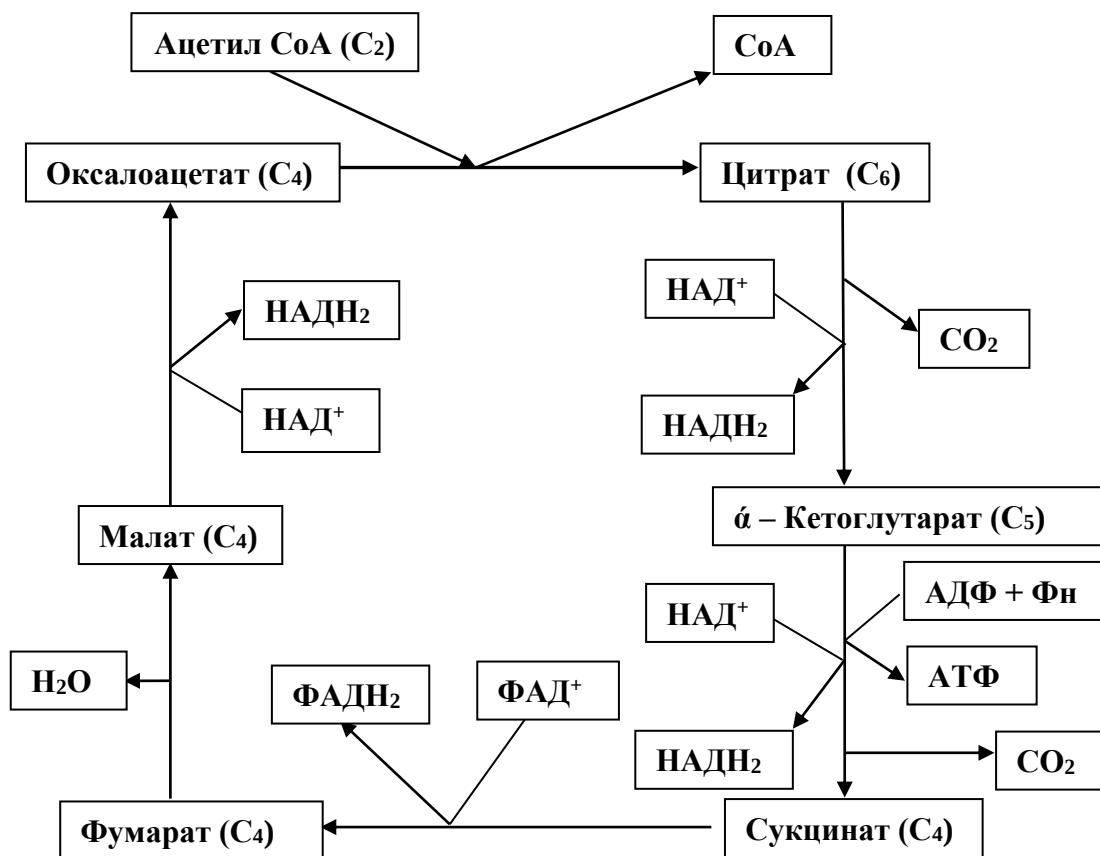
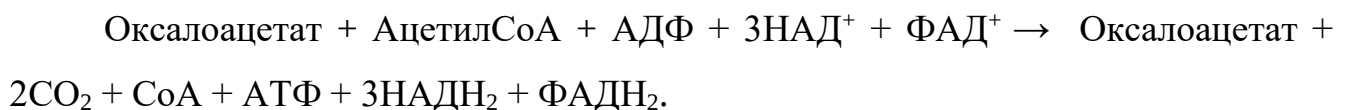


Рис. 1.2.2 Схема циклу Кребса

Загальне рівняння циклу Кребса:



Оскільки при окисненні молекули глюкози утворюється 2 молекули Ацетил СоА, то для повного окиснення молекули глюкози повинно пройти два обороти циклу. Підсумки функціонування циклу Кребса:

1. Кожна молекула ацетилену окиснюється до двох молекул CO_2 .
2. На різних етапах циклу Кребса атоми гідрогену відщеплюються від субстрату і відновлюють коферменти НАД^+ і ФАД^+ до НАДН_2 і ФАДН_2 .
3. Одна молекула АТФ утворюється при кожному обороті циклу Кребса в ході субстратного фосфорилування.
4. 3 молекули НАДН_2 і 1 молекула ФАДН_2 спрямовуються у електронтранспортний ланцюг.

Електронтранспортний ланцюг

Електонтранспортний ланцюг (ЕТЛ) являє собою послідовність переносників електронів та атомарного гідрогену, що розташовані на внутрішній мембрані мітохондрій (рис. 1.2.3).

В кінці ланцюга - кисень. За рахунок його окисних властивостей відбувається послідовне переміщення електронів від одного переносника (НАДН_2) до інших в напрямку кисню. Таким чином кисень приймає електрони з ланцюга, а H^+ - з матриксу мітохондрій, як результат дисоціації води на OH^- та H^+ . Рух електронів через внутрішню мембрану мітохондрій і назад пов'язаний з рухом протонів гідрогену з матриксу в H^+ - резервуар (міжмембранний простір). Накопичення протонів H^+ у цьому просторі створює електрохімічний градієнт між H^+ -резервуаром та матриксом мітохондрій. Протони гідрогену виходять по цьому градієнту в бік його менших значень – в матрикс, енергія руху H^+ використовується для синтезу АТФ у АТФ-синтетазі (система GF1-F0).

Переносники електронів можна розділити на дві групи:

1. Цитохроми - білки, що через внутрішню мембрану переносять тільки електрони (металоорганічні сполуки, містять ферум).

2. Хінони – органічні речовини небілкової природи, здатні рухатися через внутрішню мембрану мітохондрій. Хінони легко переходять з окисленої форми у відновлену і переносять втоми гідрогену.

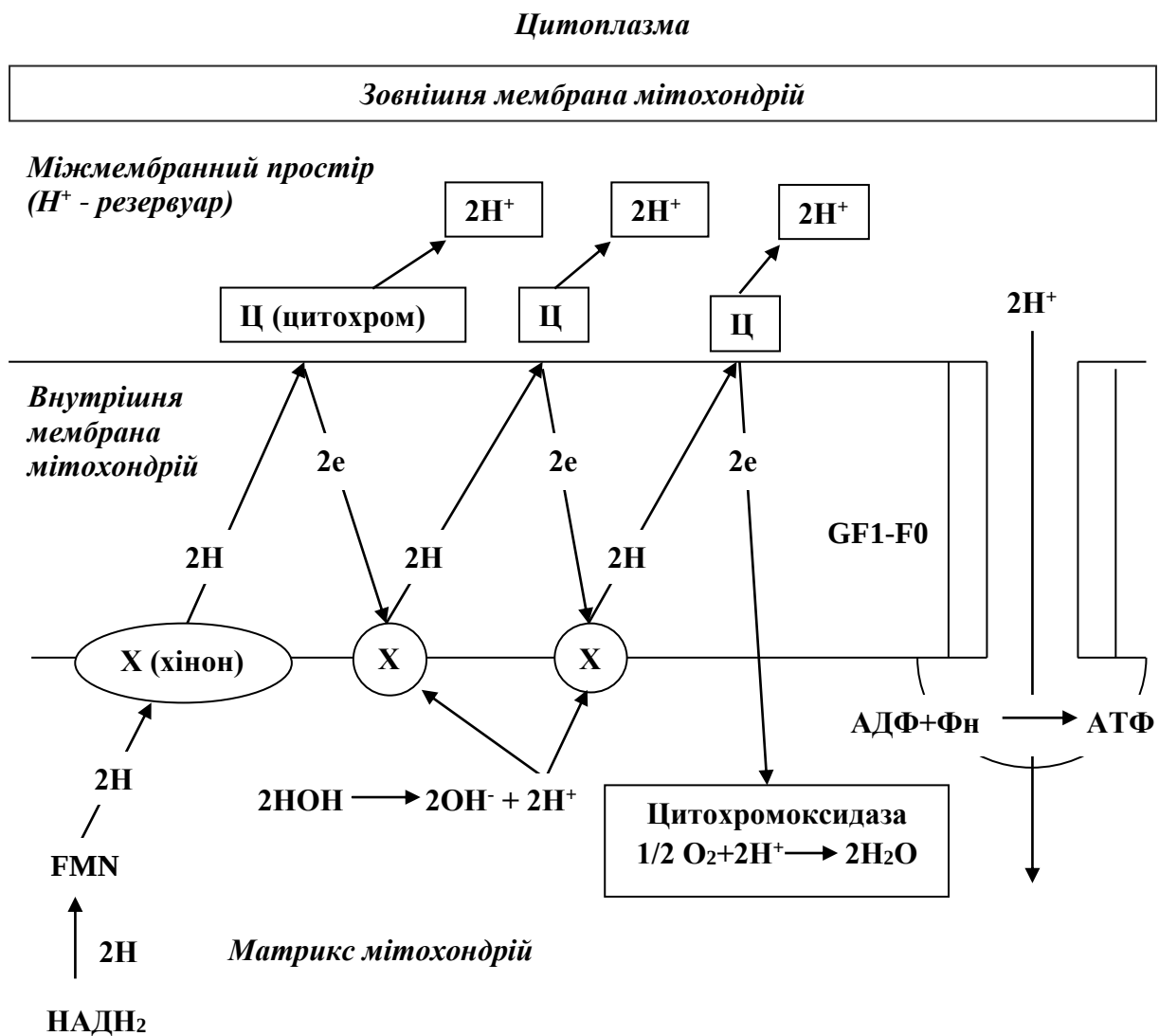


Рис. 1.2.3 Схема ЕТЛ

Електрони рухаються по ЕТЛ від переносника до переносника, поступово знижуючи свій енергетичний рівень. Енергія, що при цьому вивільняється, використовується для синтезу АТФ. У дихальному ланцюгу кожний наступний переносник є більш сильним окисником, ніж попередній; забирає у попередника електрони, переводячи його у окиснену форму. І так відбувається до кисню в кінці ланцюга. Кисень, як остаточний найсильніший окисник, отримані електрони далі не передає, а з'єднує їх із протонами гідрогену з утворенням молекули води.

Першим акцептором атомів гідрогену в дихальному ланцюгу є флавомононуклеотид (FMN). НАДН₂ віддає йому гідроген, як сильнішому окиснику. Сам НАДН₂ при цьому переходить в окиснену форму НАД⁺. Від FMN два атоми гідрогену приймає хінон на внутрішньому боці внутрішньої мембрани мітохондрій. Хінон рухається з отриманим гідрогеном далі через мембрану на її зовнішній бік до цитохрому. Цитохром у свою чергу розділяє атоми гідрогену на протони, які залишаються у міжмембранному просторі та електрони, що повертаються на внутрішній бік внутрішньої мембрани мітохондрій. Тут їх приймає наступний хінон. Він об'єднує отримані електрони з протонами гідрогену із дисоціації води, утворюючи атоми водню. Останній знову спрямовується до цитохрому на зовнішній бік внутрішньої мембрани мітохондрій.

Під час останнього переходу електронів через внутрішню мембрану мітохондрій фермент цитохромоксидаза каталізує відновлення молекулярного кисню до H₂O. На цьому етапі клітинне дихання може блокуватися ціанідами або оксидом вуглецю CO₂.

Такі переходи здійснюються три рази. Таким чином завдяки присутності окиснену відбувається рух електронів та протонів гідрогену через внутрішню мембрану мітохондрій, і, як наслідок, створюється електрохімічний градієнт – різниця концентрації протонів гідрогену між матриксом мітохондрій та міжмембранним простором (H⁺ - резервуаром) на користь останнього. H⁺ починають рухатися за цим градієнтом до матриксу мітохондрій. Енергія їхнього руху використовується для каталізу реакції окисного фосфорилування (синтезу АТФ) у системі GF₁-F₀ (АТФ-синтетазі).

Контроль окисного фосфорилування здійснюється через співвідношення АДФ/АТФ. Активне використання АТФ в енергозалежних процесах у клітині приводить до збільшення кількості АДФ та Фн, що стимулює пряму реакцію синтезу АТФ у системі GF₁-F₀ (АТФ-синтетазі), (закон „попиту і пропозиції”). Коли в клітині знижуються енергетичні потреби, використовується менше АТФ,

відповідно і вивільняється менше молекул АДФ та Фн, зменшується потік електронів.

Загальний енергетичний ефект окислення однієї молекули глюкози.

Пройходження двох електронів, що містилися у двох атомах гідрогену НАДН₂ через ЕТЛ приводе до створення абсолютних значень електрохімічного градієнту, достатніх для синтезу трьох молекул АТФ при виході протонів гідрогену за цим градієнтом із Н⁺ - резервуару. Використання електронів, що містилися у ФАДН₂ у ЕТЛ, достатнє для створення двох молекул АТФ, так як ФАДН₂ віддає свої гідрогени до ЕТЛ за місцем другого, а не першого хінону, пропускаючи одне перенесення гідрогену через мембрану мітохондрій.

Отже:

I. Гліколіз :

- 1) 2АТФ (субстратне фосфорилування);
- 2) 2НАДН₂ = 6АТФ (після ЕТЛ).

З восьми молекул АТФ дві використовуються на активне транспортування ПВК через мембрану мітохондрій із цитоплазми у матрикс мітохондрій. Отже, чистий вихід АТФ у гліколізі – 6АТФ.

II. Окисне декарбоксилування піровиноградної кислоти :

- 1) НАДН₂ = 3АТФ × 2молекули ПВК = 6АТФ.

III. Цикл Кребса:

- 1) АТФ (субстратне фосфорилування) × 2 молекули ацетилу = 2АТФ;
- 2) 3НАДН₂ = 9АТФ × 2молекули ацетилу = 18АТФ;
- 3) ФАДН₂ = 2АТФ × 2молекули ацетилу = 4АТФ. Разом 24 АТФ.

Таким чином, окиснення однієї молекули глюкози дає 36 молекул АТФ. Це приблизно 39% від загальної кількості енергії хімічних зв'язків у глюкозі.

1.3. Пентозофосфатний шлях (ПФШ)

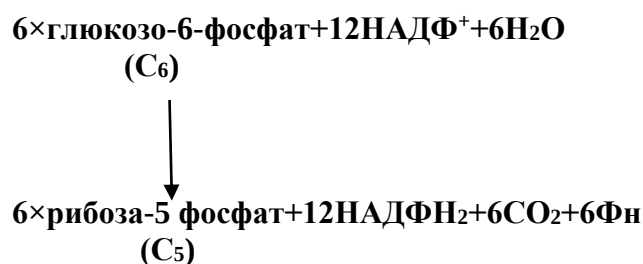
Цей метаболічний шлях є головним джерелом п'ятикарбонових цукрів, що входять до складу важливих нуклеотидів (АТФ, НАД, ФАД) та нуклеїнових кислот (РНК, ДНК). ПФШ відбувається в цитоплазмі і хлоропластах.

ПФШ здійснюється у присутності кисню одночасно із звичайним аеробним окисненням, даючи від 10 до 90% енергії, яка отримується за рахунок розщеплення вуглеводів у процесі дихання.

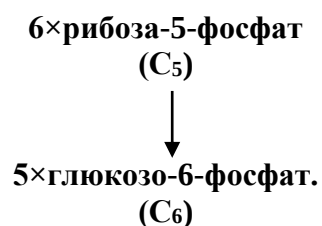
Зміст перетворень зводиться до того, що шість молекул глюкозо-6-фосфата (C_6) спочатку дегідруються, а потім декарбоксилуються. Акцептором гідрогену виступає НАДФ⁺. У результаті утворюється шість молекул рибози-5-фосфату (C_5) та шість молекул CO_2 . Із шести молекул рибози-5-фосфату через ланцюг складних перетворень знову створюється глюкоза-6-фосфат, але вже п'ять молекул. Загальна кількість атомів карбону, таким чином, залишається незмінною – 30 атомів. У ПФШ виділяють два етапи:

I. Окиснення глюкози.

При окисненні кожного атома карбону створюється дві молекули НАДФН₂.



II. Рекомбінація цукрів (рибози) для регенерації вихідного субстрату (глюкози).



Цей етап проходить в декілька стадій, в яких проміжними продуктами є цукри з вуглецевими скелетами C_3 , C_4 , C_5 , C_6 , C_7 .

Створені 12 молекул НАДФН₂ дають у загальній кількості 36 молекул АТФ. Перевагою ПФШ перед циклом Кребса є те, що в ньому менше реакцій, а значить, і менша кількість ферментів. Основними характеристиками ПФШ є наступні:

1. Участь не стільки у енергетичному, скільки у пластичному обміні у клітині.

2. НАДФ аналогічний НАД, але має додаткову фосфатну групу, тому його роль в метаболізмі зовсім інша. НАДН₂ - лише кофермент, який передає електрони атомарного гідрогену іншим переносникам із поступовим зменшенням електронного енергетичного рівня для створення АТФ (окисне фосфорилювання). НАДФН₂ сам служить джерелом енергії (позамітохондріальним і позахлоропластним) для синтезу жирних кислот, жирів, відновлення ацетил-СоА до жирних кислот під час синтезу ліпідів тощо.

3. У ході ПФШ синтезуються пентози (C₅), які входять до складу нуклеїнових кислот та різних нуклеотидів.

4. ПФШ – джерело вуглеводів з різною кількістю вуглецевих атомів у ланцюгу (від C₃ до C₇).

5. Компоненти ПФШ беруть участь у темновій фіксації CO₂ – пов'язують процеси дихання і фотосинтезу.

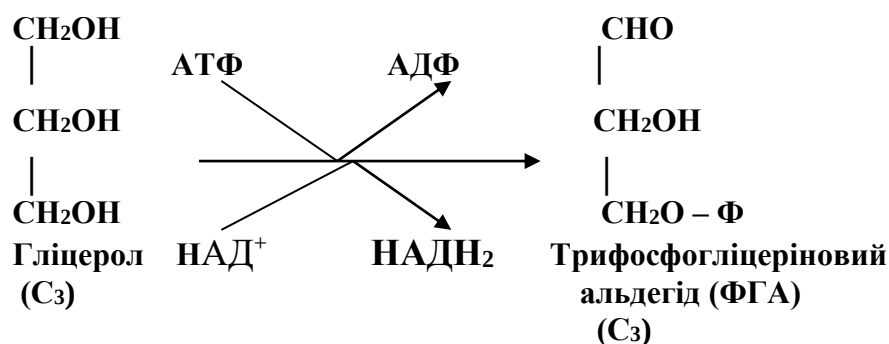
6. У хлоропластах ПФШ функціонує в темноті і запобігає різкій зміні концентрації НАДФН₂ за умови відсутності світла.

1.4. Гліоксилатний цикл

В якості основного субстрату дихання рослини використовують вуглеводи, при чому основними шляхами окиснення є гліколіз і цикл Кребса. При використанні інших субстратів суть процесу зводиться до створення продуктів, які можна включити на одному із етапів до гліколізу або циклу Кребса. У більшості випадків таким другим субстратом дихання виступають жири, наприклад, у насінні рослин. Білки як джерела енергії рослинами практично не використовуються.

Особливістю окиснення жирів є створення набагато більшої кількості ацетильних груп, ніж при окисненні вуглеводів. Окиснення жирів починається з їх гідролізу ферментами ліпазами до жирних карбонових кислот і трьохатомного спирту гліцеролу (жири є складними ефірами трьохатомного спирту гліцеролу та жирних карбонових кислот). Ця реакція відбувається у спеціальних органоїдах –

сферосомах (жирових краплинах або олеосомах). Перший продукт гідролізу – гліцерол - спочатку фосфорилується під дією АТФ, а потім дегідрується під дією NAD^+ з його відновленням до NADH_2 . Енергетика цього процесу: використана 1 молекула АТФ та створені із NADH_2 після їх проходження через ЕТЛ, 3 молекули АТФ. Трифосфогліцеріновий альдегід (3ФГА) вступає в процес окиснення на стадії другого етапу гліколізу (перше субстрат не фосфорилування), тому із 3ФГА утворюється ще 17АТФ. Загалом маємо 19 АТФ при окисненні однієї молекули гліцерилу.



Але це тільки менша частина жиру. Залишаються ще жирні карбонові кислоти. Кожна молекула такої кислоти окиснюється в результаті процесу, який називається β -окиснення.

Під час β -окиснення від молекули жирної кислоти послідовно відщеплюються двохкарбонові фрагменти і утворюють комплекси ацетил-СоА. Останній спрямовується в цикл Кребса або у так званий гліюксилатний цикл. Призначення гліюксилатного циклу – це постачання NADH_2 для ЕТЛ та створення чотирьохкарбонових органічних кислот з метою підтримки надійності функціонування циклу Кребса та інших біохімічних процесів.

Гліюксилатний цикл можна розглядати як модифікацію циклу Кребса, яка перестає функціонувати після використання всіх запасів жирів. Гліюксилатний цикл починається, як і цикл Кребса, з оксалоацетату (C_4), але цитрат (C_6) розщеплюється на сукцинат (C_4) і гліюксилат (C_2). Молекула сукцинату виводиться із процесу і спрямовується на окиснення в циклі Кребса. Ще один варіант подальшої долі сукцинату: він потрапляє до загального пулу

чотирьохкарбовоних органічних молекул і надалі є джерелом карбовоних ланцюгів у різних біологічних синтезах (рис. 1.4.1).

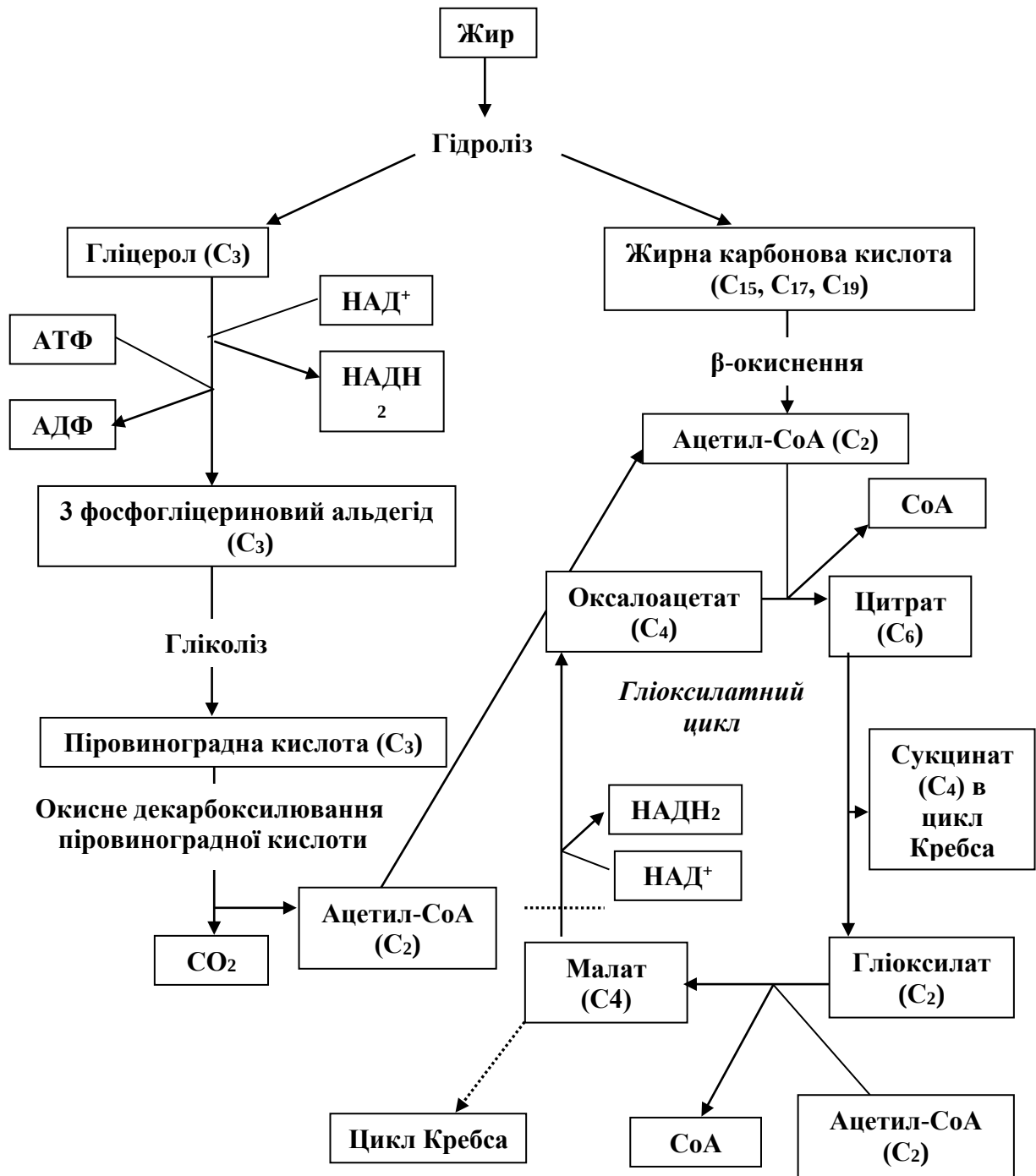


Рис. 1.4.1 Схема гліоксилатного шляху

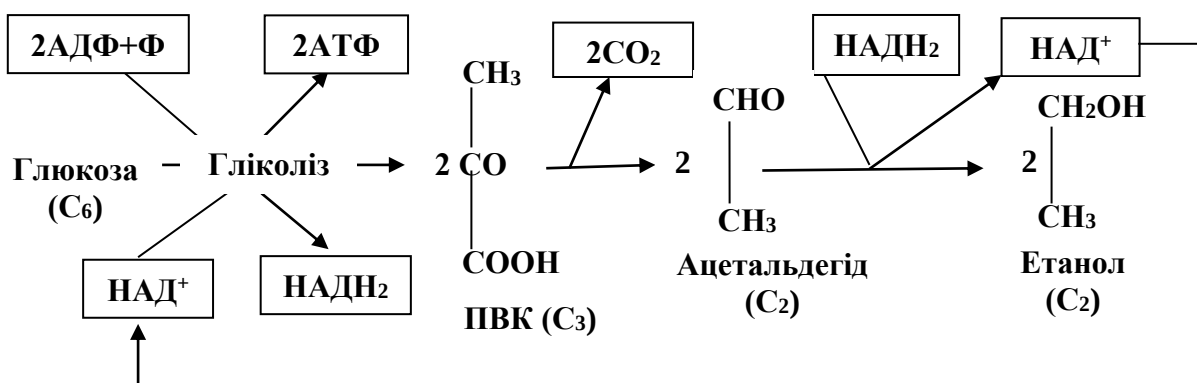
Молекула гліоксилату (C₂) конденсується з другою молекулою ацетил-СоА (C₂), яка, як і перша молекула ацетил-СоА є продуктом β-окиснення жирних карбовоних кислот. В результаті утворюється малат (C₄). На цьому цикл може

перерватися, якщо малат надходить у цикл Кребса, або ж він продовжується шляхом окиснення малату до оксалоацетату із відновленням НАД^+ до НАДН_2 . Цикл таким чином замикається.

Гліюксилатний цикл є у рослин, дріжджів і деяких бактерій і відсутній в клітинах тварин. В рослинній клітині цей цикл здійснюється в мікроорганойдах – гліюксисомах, де відбувається розщеплення жирних кислот. Завдяки розглянутому процесу практично не буває нестачі в проміжних сполуках циклу Кребса, що підвищує надійність його функціонування. Чистий енергетичний вихід гліюксилатного циклу – 1 НАДН_2 - це 3АТФ після ЕТЛ, якщо не враховувати окиснення сукцинату в циклі Кребса, де: 1 ФАДН_2 – це 2 АТФ та 1 НАДН_2 – 3 АТФ. Разом – 8 АТФ за одне проходження циклу з використанням 2 молекул ацетиу із субстрату (жир).

1.5 Анаеробне дихання. Бродіння

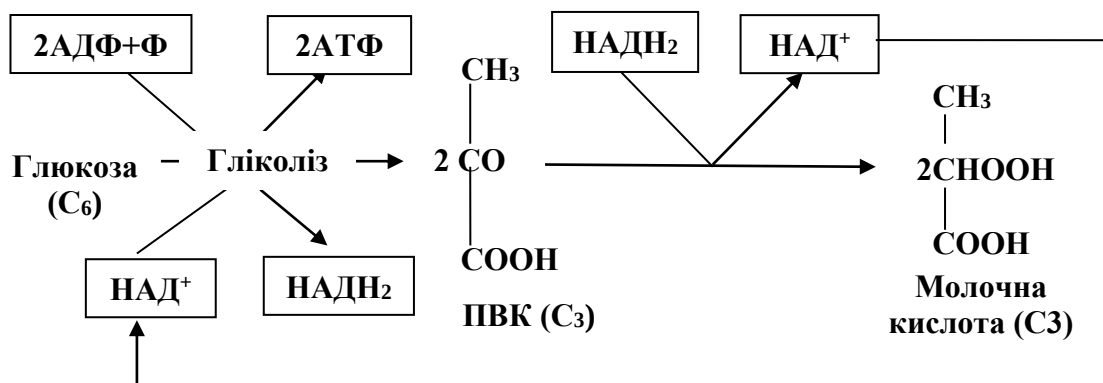
За відсутності, або нестачі кисню, який відіграє роль акцептора електронів і гідрогену, електронтранспортний ланцюг не функціонує, а значить, і не створюється електрохімічний градієнт, здатний забезпечити синтез АТФ. За наявності кисню НАДН_2 швидко віддає атоми гідрогену в ЕТЛ. Вивільнений при цьому НАД^+ повертається в гліюколіз та цикл Кребса, готовий прийняти наступні атоми гідрогену від окислення гліюкози. Це ж стосується і ФАДН_2 . Якщо ж кисню не вистачає для того, щоб приєднати всі електрони, що рухаються до нього по електронтранспортному ланцюгу, ланцюг блокується і перестає приймати атоми H^+ від НАДН_2 на переносники:



А оскільки НАДН₂ не може при цьому знову перетворитися в НАД⁺, то, відповідно, перестають функціонувати ті шляхи, для яких НАД⁺ необхідний - це гліколіз і цикл Кребса. У таких умовах використовуються інші акцептори для зв'язку атомів гідрогену із НАДН₂

Усі біохімічні шляхи, де НАДН₂ звільняється від атомів гідрогену без участі кисню, називають анаеробним диханням, або бродінням. Так, під час спиртового бродіння у дріжджів в якості акцептора гідрогену виступає ацетальдегід:

У рослинному світі існує ще багато інших видів бродіння. Так, під час молочнокислого бродіння утворюється молочна кислота, коли функцію акцептора атомарного водню виконує піровиноградна кислота (ПВК):



Обидва типи бродіння не дають додаткової кількості АТФ, так як вихід енергії на одну молекулу глюкози, розщеплену шляхом анаеробного дихання, складає дві молекули АТФ, створені у гліколізі, що передуює бродінню.

У кінцевих продуктах бродіння – етиловому спирті і молочній кислоті - залишається значна кількість енергії невикористаних хімічних зв'язків. Тому вихід енергії у анаеробному диханні в порівнянні з аеробним є незначним:

1. Під час аеробного дихання $\Delta Q = 2880$ кДж/моль (субстрату).
2. Під час спиртового бродіння $\Delta Q = 210$ кДж/моль.
3. Під час молочнокислого бродіння $\Delta Q = 150$ кДж/моль.

1.6 Фактори, що впливають на інтенсивність дихання

Інтенсивність дихання (ІД) виражається у кількості виділеного вуглекислого газу за одиницю часу або кількості поглинутого кисню за одиницю часу (мл/год). Можливо також вираження ІД через кількість окисненого субстрату (глюкози) в одиницю часу (г/год). У знаменник також додають суху вагу рослини, органу або площу листової поверхні (г/год · г, г/год · м²). На інтенсивність дихання впливає концентрація кисню та вуглекислого газу в атмосфері, температура, водний режим, мінеральні речовини, освітлення.

1. Концентрація кисню. Процес дихання пов'язаний із безперервним поглинанням кисню тканинами рослин. У той же час окиснення субстратів включає і анаеробні процеси (гліколіз, бродіння). При зниженні концентрації O₂ з 21 до 9% інтенсивність дихання тканин рослин дещо знижується. Суттєве ж зниження ІД починається лише за концентрації кисню в тканинах біля 5% (рис. 1.6.1).

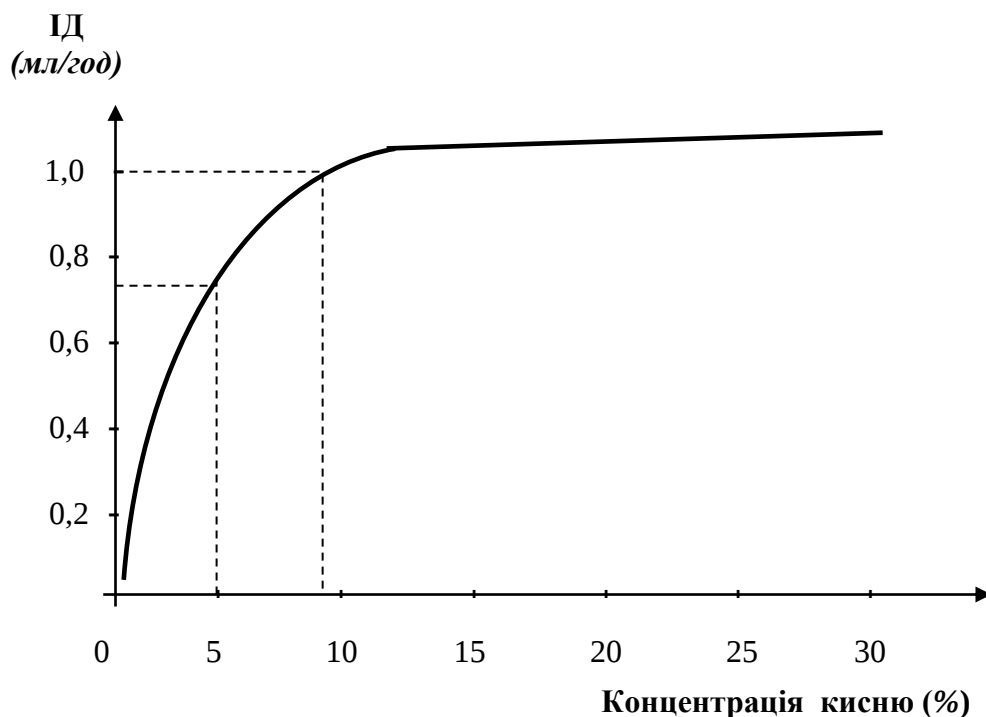


Рис. 1.6.1 Залежність інтенсивності дихання від концентрації кисню в середовищі.

Ці факти можна пояснити тим, що дихальні системи рослин формувались у умовах низьких концентрацій кисню в атмосфері, тому остаточна оксидаза ЕТЛ – цитохромоксидаза - має надзвичайно високу спорідненість до кисню і може функціонувати при мінімальному його вмісті в середовищі. Дана адаптивна ознака забезпечує високу надійність енергетики рослин. Це важливо через значні коливання вмісту кисню в різних тканинах рослини протягом доби – від 7 до 17%. Ці коливання обумовленні рухом продихів листків.

У рослин, що існують в умовах дефіциту кисню (болота, систематичне затоплення), існує ряд адаптацій до нестачі даного газу в середовищі: розвинута аеренхіма, здатність використовувати кисень нітратів, видалення надлишків продуктів бродіння (етанол, молочна кислота).

Надлишок кисню виникає в рослинах дуже рідко і локально. Цей надлишок приводить до окиснення ліпідів мембран і, як наслідок, порушення обміну речовин та загибелі рослин.

2. Концентрація CO_2 . Підвищення концентрації вуглекислого газу як продукту дихання приводить до інгибування ІД. При підвищенні концентрації CO_2 гальмуються реакції декарбоксилювання і активність сукцинатдегідрогенази в циклі Кребса і, відповідно, зменшується виділення CO_2 (принцип негативного зворотного зв'язку). При цьому спостерігається закиснення тканин – ацидоз, що також може призвести до шкідливих наслідків. CO_2 добре розчиняється в ліпідах і через це може впливати на стан мембран. Інгибуюча дія високих концентрацій CO_2 на дихання також пов'язана із закриттям продихів у таких умовах. В природі високий вміст CO_2 у тканинах насіння – один із засобів підтримки стану спокою.

3. Температура. Дихання, як і всі ферментативні процеси, залежить від температури (рис. 1.6.2).

В інтервалі температур від 0° до 20°C ІД подвоюється відповідно до правила Вант-Гоффа – подвоєння швидкості хімічної реакції при підвищенні температури на 10°C . Після 20°C подвоєння ІД вже не відбувається через зменшення розчинності O_2 у воді при підвищенні температури.

Температурний оптимум ІД для більшості видів помірних широт лежить в межах 35-40⁰С, що на 5-10⁰С вище, ніж оптимум ІФ. Максимальні температури можливого дихання - 45-55⁰С визначаються денатурацією білків. Також, на відміну від фотосинтезу, дихання у зимуючих рослин відбувається при дуже низьких температурах (у хвойних при -25⁰С).

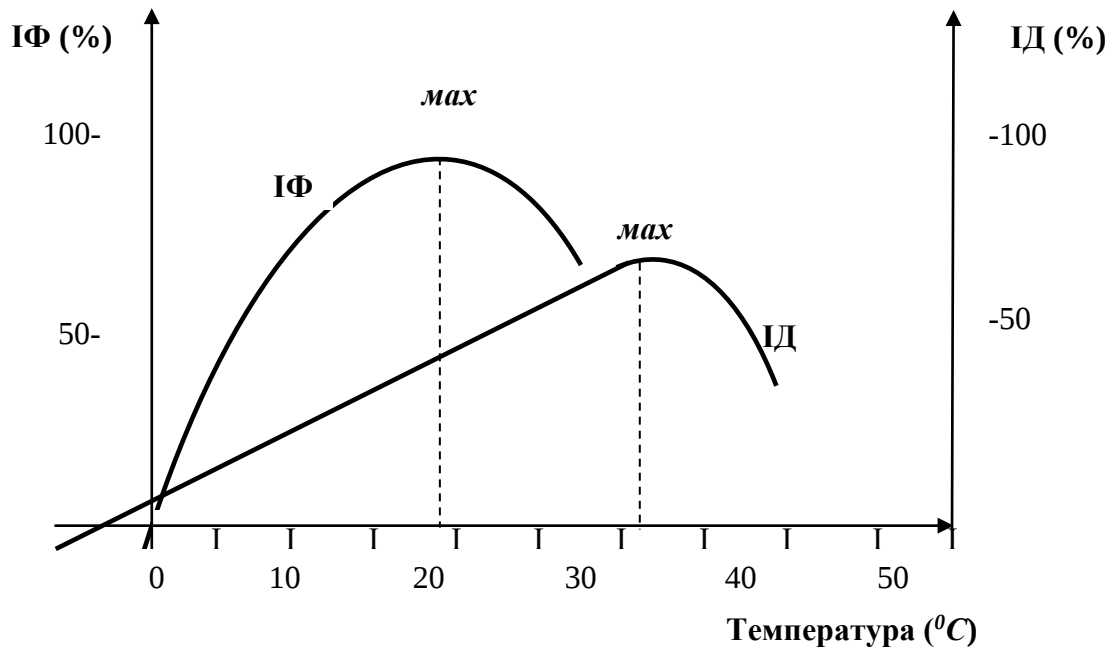


Рис. 1.6.2 Залежність інтенсивності дихання та фотосинтезу від температури

4. Водний режим. При швидкій втраті води спочатку спостерігається підсилення дихання. Це звичайна реакція на подразнення. При поступовій втраті води цього не відбувається. Залежність дихання від кількості води в тканинах найкраще вивчено на насінні. Дихання повітряно-сухого насіння (10-12% H₂O) надзвичайно мале. При підвищенні вологості насіння до 14-15% дихання збільшується у 4-5 разів, а при подальшому насиченні насіння водою до 30-35% дихання збільшується в тисячі разів. При цьому виділяється велика кількість тепла, що може привести до їх „загоряння”. Реакція тканин на втрати води залежить від виду рослин, їх фізіологічного стану, віку, екологічних умов.

5. Мінеральні речовини. Додавання розчину солей у розчин при гідропонному вирощуванні рослин підсилює дихання коренів: ефект „сольового дихання”. Вважається, що сольове дихання відбиває необхідне енергетичне

забезпечення активного транспорту іонів коренем. Але відомі факти збереження сольового дихання і після видалення солей із розчину.

Питання до семінарських занять

Заняття I

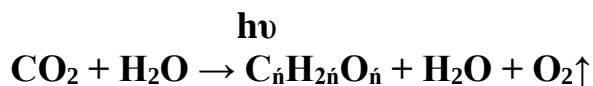
1. Обґрунтуйте необхідність існування АТФ як єдиного енергетичного еквіваленту.
2. Вкажіть подібність і відмінність процесу дихання і горіння.
3. Вкажіть, чим відрізняється окисне і субстратне фосфорилування.
4. Дайте коротку характеристику основних етапів аеробного дихання (загальна схема дихання).
5. Чому процес руйнування хімічних зв'язків у органічних сполуках під час дихання називається окисненням?
6. Вкажіть локалізацію ферментів, головні етапи і підсумки гліколізу.
7. Сформулюйте значення коферментів у процесі дихання.
8. Вкажіть локалізацію ферментів, головні етапи і підсумки циклу Кребса.

Заняття II

1. Поясніть виникнення і біологічне значення електрохімічного градієнту.
2. Обґрунтуйте необхідність існування у мітохондрії подвійної мембрани.
3. Поясніть, чим відрізняються хінони і цитохроми, НАДН₂ і ФАДН₂.
4. Визначте роль кисню в процесі дихання.
5. Які речовини виконують функцію кисню при анаеробному диханні?
6. Чому ПФШ називають більше пластичним, ніж енергетичним шляхом?
7. За яких умов здійснюється гліоксилатний шлях?
8. Як впливає на ІД зміна екологічних факторів?

РОЗДІЛ 2. ФОТОСИНТЕЗ

Органічні молекули складаються з трьох основних хімічних елементів – карбону, кисню та гідрогену. Різноманітність та велика абсолютна вага органічних речовин на нашій планеті вказує на існування джерел вказаних хімічних елементів, необхідних для створення такої кількості органічних молекул. Джерелами гідрогену та кисню є вода - H_2O , карбону – вуглекислий газ CO_2 . Виходячи з цього, загальне рівняння процесу синтезу органічних речовин в рослинному організмі (фотосинтезу), який має багато стадій, може виглядати наступним чином:



Як бачимо, процес синтезу органічних сполук відбувається з поглинанням сонячної енергії – $h\nu$. Ми добре знаємо, що органічні молекули в світі живої природи масово використовуються як джерела енергії, в той час як неорганічні речовини майже ніколи не використовуються з цією метою. В молекулах будь-яких речовин енергія виділяється при руйнуванні хімічних зв'язків. Отже, відмінність між органічними і неорганічними молекулами з точки зору їх енергетичної насиченості визначаються відмінностями у будові хімічних зв'язків у цих молекулах. Розглянемо будову хімічного зв'язку в обох типах речовин. Принцип створення хімічного зв'язку є однаковим (рис.2.1).

Перекриття електронних хмарин сусідніх атомів приводить до утворення між ними зони надлишкового від'ємного заряду, яка утримує за рахунок сил електростатичної взаємодії позитивно заряджені ядра сусідніх атомів. Як бачимо з рисунка, головна відмінність полягає у тому, що при створенні хімічного зв'язку в органічних молекулах електрони розташовуються на вищих орбітах. Це забезпечує можливість створити більшу спільну площу від'ємного заряду при перекритті електронних хмар, який утримує позитивно заряджені ядра з більшою силою і, відповідно, при руйнуванні цього хімічного зв'язку енергії

виділяється набагато більше, ніж при руйнуванні такого ж зв'язку в неорганічних молекулах.

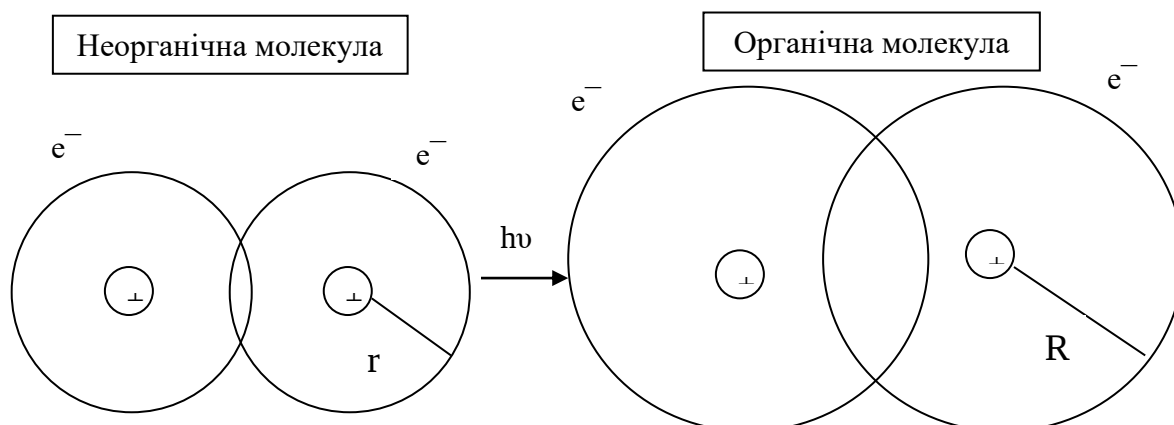


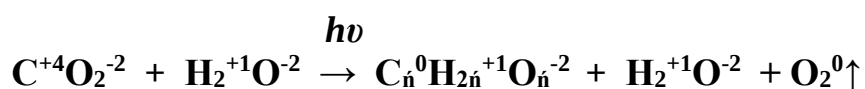
Рис. 2.1 Відмінність хімічного зв'язку в органічних та неорганічних речовинах

Таким чином, в основі більш енергетично насиченого хімічного зв'язку лежить розміщення електронів на відносно вищих орбітах. Із переміщенням електронів на вищі орбіти їх потенціальна енергія збільшується. Різниця у виділеній енергії при розщепленні хімічного зв'язку у органічних і неорганічних речовинах прямо пропорційна різниці радіусів руху електронів в атомах цих речовин ($R - r$).

Енергія, що використовується для підняття електронів з низьких орбіт в неорганічних речовинах на високі в органічних – це енергія сонячного світла.

Отже, реакції фотосинтезу відбуваються з поглинанням енергії сонячного світла, тобто є ендотермічними. Основною групою ендотермічних хімічних реакцій, тобто таких, що супроводжуються поглинанням енергії, є реакції відновлення.

З'ясуємо, який хімічний елемент відновлюється під час реакцій фотосинтезу:



Як бачимо, таким хімічним елементом є карбон. Його ступінь окиснення до реакції дорівнювала +4, а після реакції - 0. Таким чином, головним напрямком

хімічних реакцій фотосинтезу є відновлення карбону із ступенем окиснення +4 в CO_2 до карбону із ступенем окиснення 0 в органічній речовині.

Першим продуктом фотосинтезу є вуглевод, із якого в ході наступних додаткових хімічних перетворень можна отримати інші групи органічних речовин.

2.1. Загальна схема фотосинтезу

Перший етап перетворення світлової енергії в енергію хімічних зв'язків знов створених органічних сполук - це поглинання сонячного світла. Процеси, що відбуваються до пунктирної лінії умовно називають світловою фазою фотосинтезу, а після неї – темною фазою фотосинтезу.

Світлові реакції здійснюються в порожнині тилакоїду хлоропласту, а темнові – в матриксі хлоропласту. Під час світлової фази фотосинтезу синтезуються два головних проміжних продукти – АТФ та НАДФН₂. Необхідність створення цих речовин полягає у їх використанні в наступній темновій фазі. Схематично головні етапи фотосинтезу можна зобразити так (рис. 2.1.1).

1. АТФ. Під час реакцій темної фази синтезуються численні проміжні речовини, які за своєю хімічною активністю будуть різними, в тому числі і хімічно інертними. Якщо їх залишити в такому вигляді, то ланцюг послідовних реакцій перерветься через те, що ці речовини не будуть вступати в наступні хімічні перетворення. Дані сполуки необхідно перевести в хімічно активний стан. Вони стають хімічно активними після фосфорилування – приєднання фосфатної групи від АТФ, створеної під час попередньої світлової фази фотосинтезу. Це дозволяє завершити багатостадійний процес синтезу органічних речовин.

2. НАДФН₂ є коферментом, який переносить два атоми гідрогену із однієї реакції в іншу. В темновій фазі фотосинтезу атоми водню із НАДФН₂ використовуються на відновлення карбону CO_2 із ступенем окиснення +4 до карбону із ступенем окиснення 0 у складі органічної речовини, яку можна

вважати формально кінцевим продуктом фотосинтезу. НАДФН₂ легко віддає атоми гідрогену на відновлення вуглецю, при цьому сам окислюється до НАД⁺. Останній легко приєднує атоми гідрогену у світловій фазі фотосинтезу, переходячи у свою відновлену форму НАДФН₂.

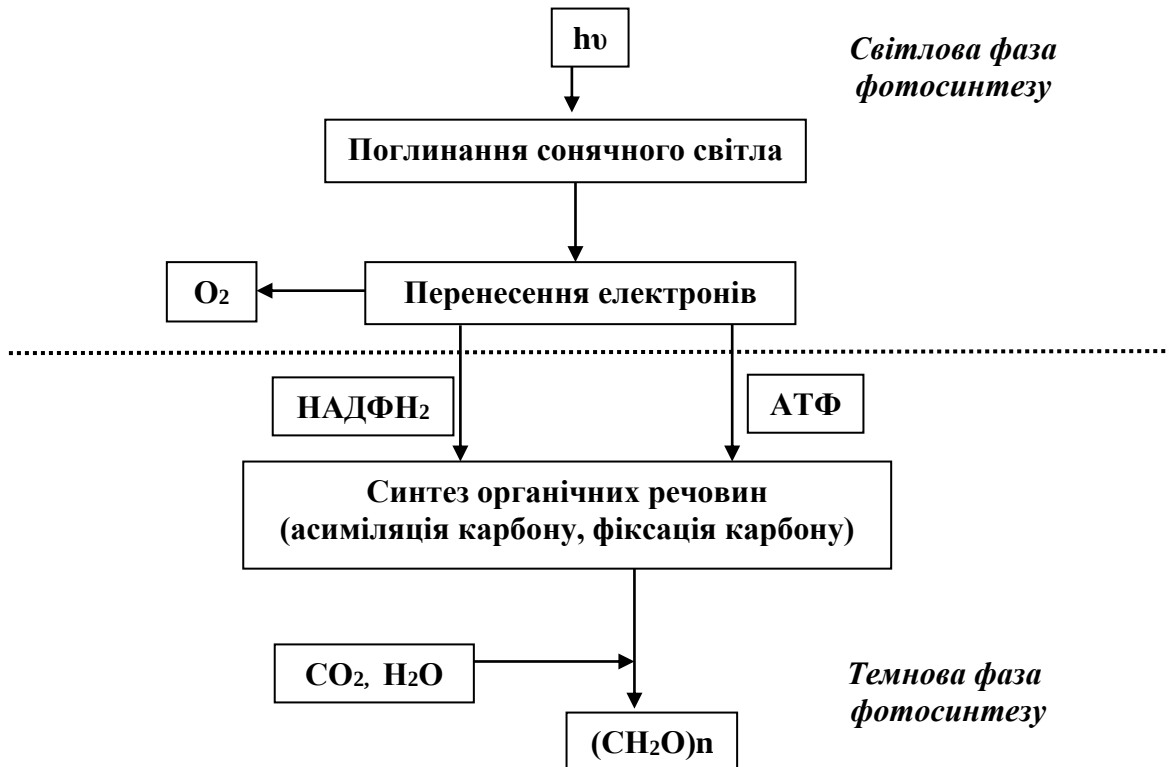


Рис. 2.1.1.1 Схема послідовності головних етапів фотосинтезу

У темновій фазі фотосинтезу відбувається синтез органічних речовин з використанням вуглекислого газу та води, а також АТФ і НАДФН₂.

2.2 Світлова фаза фотосинтезу

Поглинання сонячного світла. Функцію первинного сприйняття сонячного світла виконує пігмент хлорофіл. Молекула хлорофілу є металорганічною сполукою, що складається з порфіринового кільця (голови), стінки якого в свою чергу утворені з молекул органічних речовин циклічної будови з полуторними зв'язками. До складу кільця входять також атоми нітрогену, здатні взаємодіяти з атомом магнію, розташованим у центрі порфіринового кільця.

Порфіринове кільце („голова” хлорофілу) гідрофільна, тому вона виступає над поверхнею мембрани тилакоїду і обернена в строму хлоропласту. Функція

„голови” – сприйняття, поглинання сонячного світла. До порфиринового кільця приєднаний довгий вуглеводневий гідрофобний та ліпофільний „хвіст”. Його основна функція – закріплення молекули хлорофілу в мембрані тилакоїду (внутрішній мембрані хлоропласту).

Порфиринове кільце молекули хлорофілу дуже подібне за структурою до гему молекули гемоглобіну, що вказує на єдність органічного світу та його спільного походження.

Розташування молекули хлорофілу в мембрані тилакоїду зображено на рис. 2.2.1.

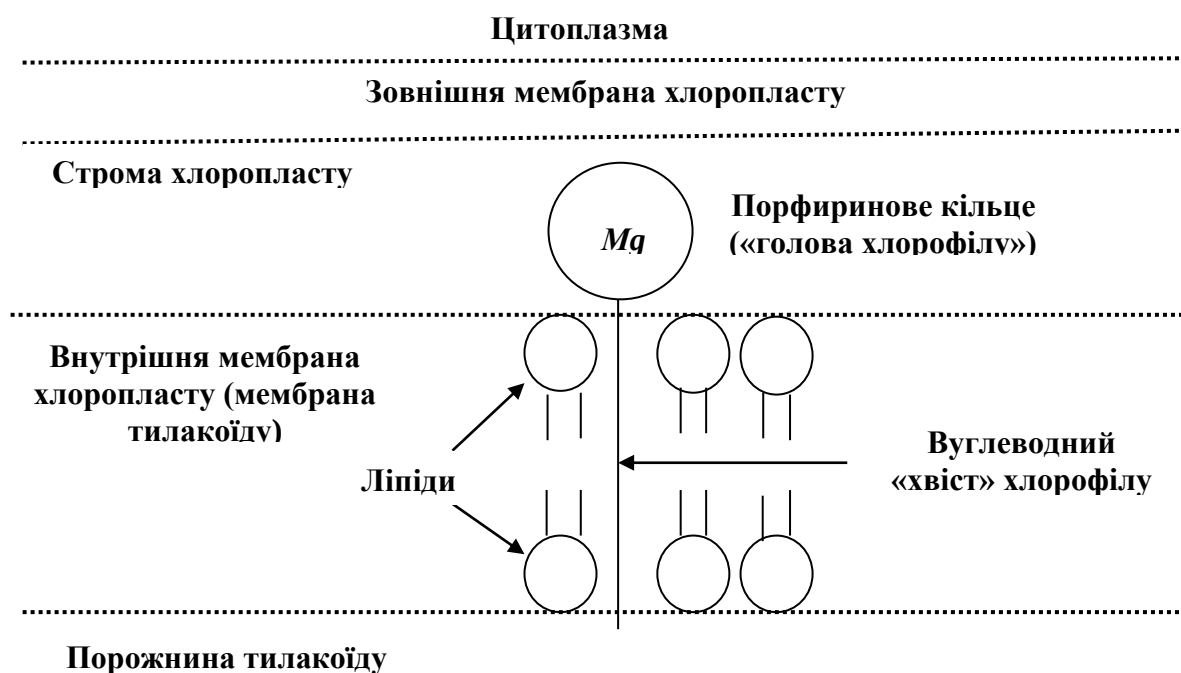


Рис. 2.2.1 Розташування молекули хлорофілу у мембрані тилакоїду

Як відомо, сонячне світло – це енергія хвильової природи з різними довжинами хвиль: від 10 до $30000 \cdot 10^{-9}$ м. Рослини здатні використовувати сукупність хвиль від 400 до 700 нм (рис. 2.2.2). Найкоротші хвилі відповідають фіолетовій частині спектру, найдовші – червоній.

Представлене на рисунку графічне вираження ефективності поглинання хлорофілом різних довжин хвиль сонячного світла називається спектром поглинання хлорофілу. Спектр поглинання характеризує долю енергії

поглинутого хлорофілом світла залежно від довжини хвилі. На представленому рисунку зображено спектри поглинання хлорофілу *a* та хлорофілу *b*.

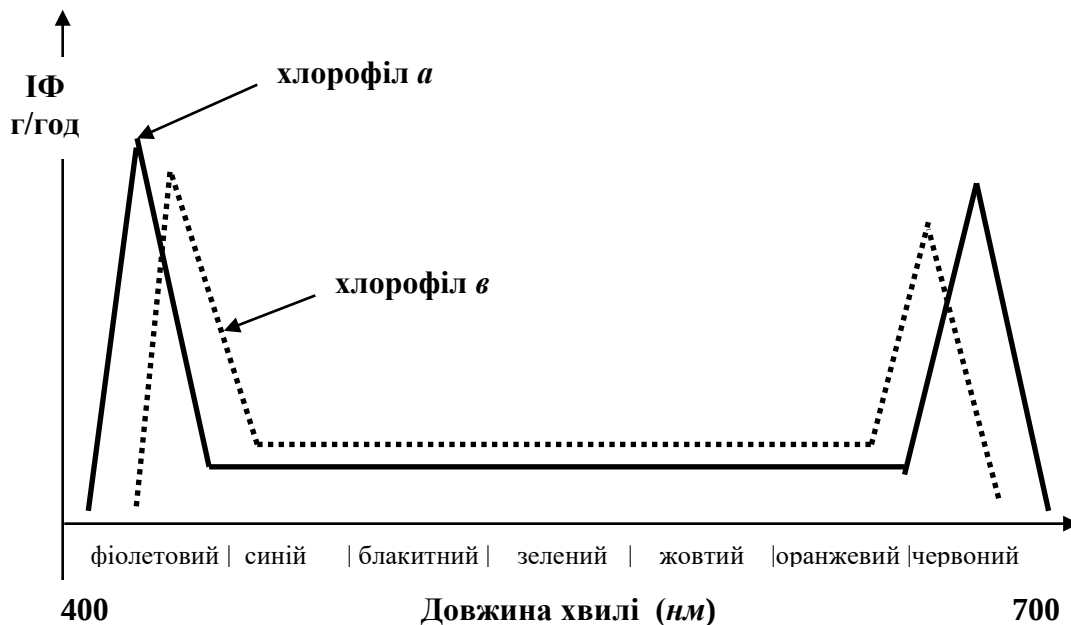


Рис. 2.2.2 Спектри поглинання хлорофілів

Справа в тому, що існує кілька форм хлорофілу: хлорофіл *a*, *b*, *c*, *d*, бактеріохлорофіли. Кожен із цих хлорофілів має власний спектр поглинання, який не співпадає із спектрами поглинання інших форм хлорофілів. Існування кількох різновидів хлорофілів в одній рослині дозволяє ефективніше використовувати сонячне світло, бо в цьому випадку зона довжин сонячних хвиль, які максимально ефективно поглинаються, стає більшою. Особливо це важливо для рослин, що ростуть у нижньому ярусі лісу, де кількість сонячної енергії мінімальна. Зазвичай рослини цього ярусу містять хлорофіл *a* і *b* (темно-зелений колір), а рослини відкритих місцевостей – лише хлорофіл *a* (світло-зелений колір).

За хімічним складом і будовою різні форми хлорофілів відрізняються мінімально. Так, у хлорофілу *b* біля порфіринового кільця знаходиться група СНО а в молекулі хлорофілу *a* - група CH_3 .

Хлорофіл поглинає хвилі різної довжини по-різному, з різною ефективністю. Найкраще поглинаються фіолетова і червона частини спектру, а найгірше - зелена частина, хвилі середньої довжини. Тому непоглинута зелена

частина спектру визначає зелений колір листя при сприйнятті цих хвиль зоровими аналізаторами людини.

Поглинання сонячного світла молекулою хлорофілу приводить до стрибку одного із електронів порфиринового кільця із стаціонарної орбіти на більш високу: перехід його у збуджений стан (рис. 2.2.3).

Надалі отримана електроном сонячна енергія потрапить до нового хімічного зв'язку в нових синтезованих органічних речовинах в темновій фазі фотосинтезу. Тому на системі координат *рисунок* зазначена інтенсивність фотосинтезу (г/год.), як показник ефективності поглинання сонячного світла молекулами хлорофілу.

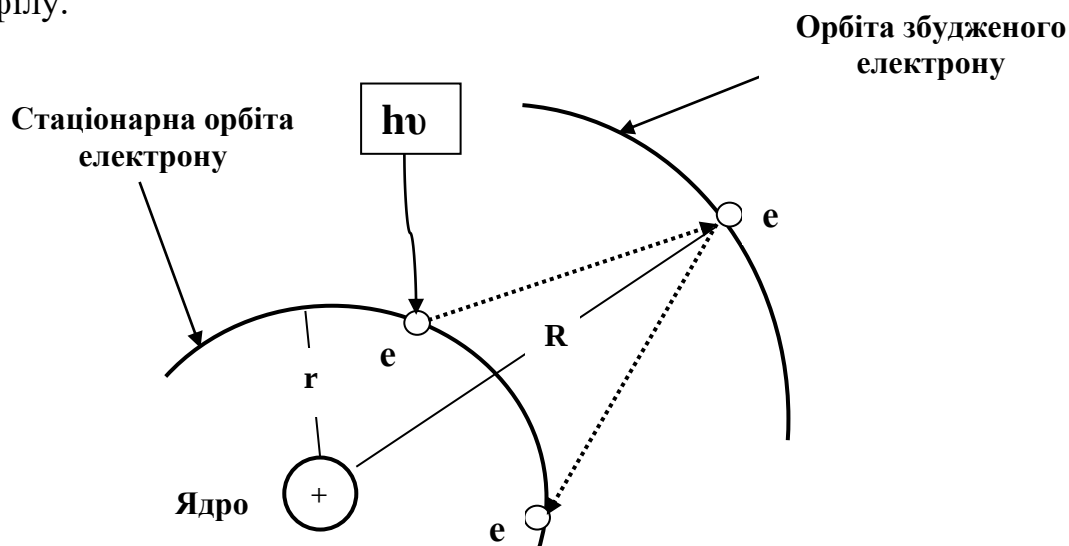


Рис. 2.2.3 Наслідки поглинання хлорофілом сонячного світла

Таке положення електрону є нестійким, і він швидко повертається на попередню орбіту.

Фотосистеми. Молекули хлорофілів функціонально об'єднані в мембрані тилакоїду у так звані фотосистеми - сукупності молекул хлорофілу, в яких відбувається сприйняття та передача сонячної енергії. Фотосистема складається із хлорофілів двох функціональних типів:

1. Допоміжні хлорофіли (антени), які сприймають сонячну енергію і передають її від одного допоміжного хлорофілу до іншого в напрямку головного хлорофілу. У фотосистемі може бути від 200 до 400 допоміжних хлорофілів.

2. Головний хлорофіл (реакційний центр), отримує енергію від допоміжних та спрямовує її в ланцюг окисно-відновних реакцій, тому називається реакційним центром.

Таким чином фотосистема – це фотосинтетична одиниця, яка складається із 200-400 допоміжних і одного головного хлорофілу – реакційного центру. Існує дві фотосистеми:

- ФС I включає 200 молекул хлорофілу *a*, каротиноїди і головний хлорофіл P_{700} ,

- ФС II, яка включає 200 молекул хлорофілу *a*, 200 молекул хлорофілу *b* і головний хлорофіл P_{680} . Нормальне здійснення процесу фотосинтезу потребує участі обох фотосистем.

Модель фотосистеми може виглядати як лійка, отвір на дні якої – це головний хлорофіл (реакційний центр), до якого по стінкам (допоміжним хлорофілам) спрямовується сонячна енергія (рис. 2.2.4).

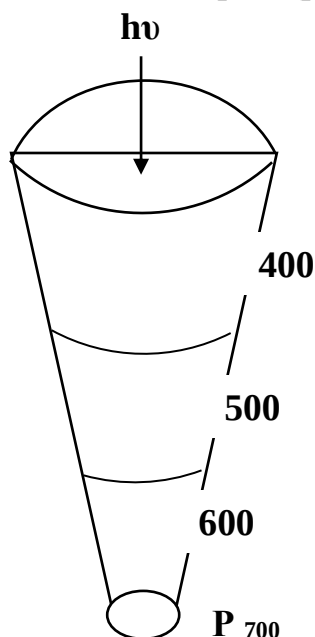


Рис. 2.2.4 Модель функціонування фотосистеми

У позначенні головних хлорофілів (реакційних центрів) присутні цифри 700 і 690, які відповідають максимальній довжини хвилі спектра поглинання цих хлорофілів. Між довжиною хвилі та кількістю енергії, яку вона містить, існує обернено пропорційна залежність. Під час передачі енергії по ланцюгу

допоміжних хлорофілів у фотосистемі частина цієї енергії втрачається, і до реакційних центрів вже надходить менша кількість енергії, яка відповідає найдовшій хвилі в спектрі поглинання – біля 690 -700 нм.

Необхідно зазначити, що реакційний центр за хімічним складом і будовою не відрізняється від допоміжних хлорофілів.

Співвідношення між реакційним центром і допоміжними хлорофілами 1/200-400 встановилося, очевидно, протягом тривалої еволюції фотосистем. Здавалося б, чим більша кількість допоміжних хлорофілів, тим більше енергії вони зберуть і тим більше її отримає реакційний центр. Але збільшення кількості допоміжних хлорофілів автоматично означає збільшення моментів передачі енергії від одного хлорофілу до наступного, а значить - збільшення втрат цієї енергії. У цьому випадку до реакційного центру потрапляло б дуже мало енергії.

Передача отриманої сонячної енергії від одного допоміжного хлорофілу до іншого у фотосистемі здійснюється шляхом так званого індукційного резонансу (рис. 2.2.5).

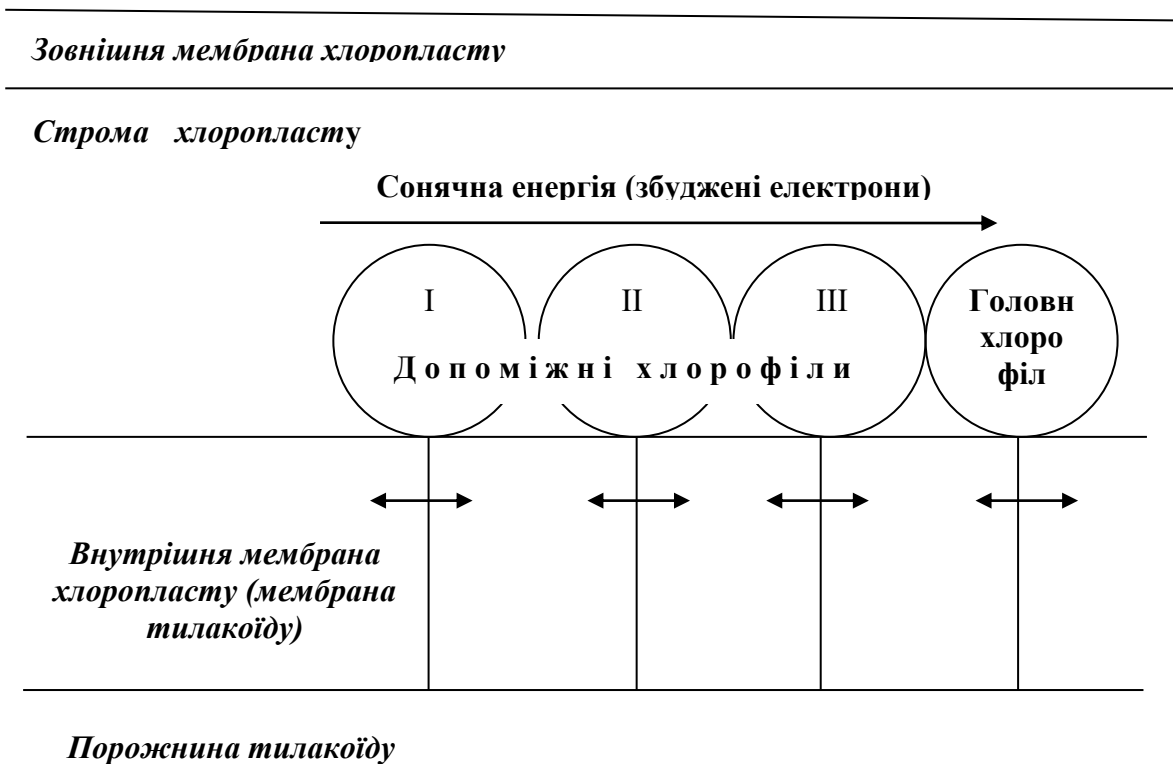


Рис. 2.2.5 Напрямок передачі сонячної енергії у фотосистемі

Після сприйняття кванту сонячного світла один із електронів порфіринового кільця першої молекули хлорофілу переходить на більш високий енергетичний рівень. Таке його положення нестабільне, і через короткий проміжок часу він повертається на свою стаціонарну орбіту. Електрон – частинка, яка має від’ємний заряд. Згідно законів електрофізики, якщо заряджена частинка переміщується в просторі, навколо неї виникає електромагнітне поле, яке поширюється у просторі у вигляді електромагнітних коливань. Під дією цього поля починає коливатися перша молекула хлорофілу.

Так як всі молекули хлорофілу розміщені у мембрані хлоропласту досить щільно, перша молекула під час свого коливання штовхає сусідню. Тепер вони коливаються одночасно, лише у першій молекулі коливання будуть затухаючими, а у другій такі, що наростатимуть. У певний момент часу амплітуди їхніх коливань співпадуть і виникне явище резонансу – різке збільшення внутрішньої енергії системи внаслідок співпадіння амплітуди власних коливань та коливань, накладених ззовні. В результаті явища резонансу різко підвищується рівень внутрішньої енергії другої молекули хлорофілу. Цього стрибка енергії буде достатньо для підняття електрону другої молекули хлорофілу на вищу орбіту, аналогічно до підняття електрону першої молекули хлорофілу після сприйняття кванту сонячної енергії.

Таким чином, електрон другої молекули хлорофілу піднімається на вищу орбіту, не отримуючи безпосередньо енергію сонячного променю. Потім він повертається на стаціонарну орбіту і ситуація повторюється.

Отже, збуджені електрони не залишають свою молекулу хлорофілу. Відбувається лише послідовне збудження електронів сусідніх молекул хлорофілу, що можна вважати передачею сонячної енергії від першого, збудженого безпосередньо сонячним світлом, допоміжного хлорофілу, до наступних у фотосистемі (індукційний резонанс). Цей процес триває до тих пір, поки енергія сонячного світла не досягне головного пігменту (реакційного центру). Зазначимо, що висота підняття електрону над ядром буде весь час зменшуватись у кожній

наступній збудженій молекулі хлорофілу, що вказує на часткову втрату енергії під час кожного наступного моменту її передачі у фотосистемі.

Перенесення електронів (нециклічне фотофосфорилування).

Реакційним центр фотосистеми називається так, тому що на відміну від допоміжних хлорофілів свої збуджені електрони він спрямовує у ланцюг окисно-відновних реакцій від одного переносника електронів до іншого. Ці переносники розташовані на мембрані тилакоїду. Головним результатом перенесення електронів є створення НАДФН₂ та АТФ. Обидві ці речовини будуть використані у темновій фазі фотосинтезу: НАДФН₂ - для відновлення карбону СО₂ до карбону в органічній речовині, АТФ для переведення проміжних сполук темної фази фотосинтезу у хімічно активний стан.

Синтез АТФ – це приєднання фосфору неорганічного до АДФ (реакція фосфорилування). Загалом ця реакція енергозалежна і відбувається лише за умов використання певного джерела енергії. Під час фотосинтезу такою енергією є енергія сонячного світла, тому синтез АТФ називають фотофосфорилуванням. Паралельно відбувається лінійний, нециклічний рух електронів, в результаті якого створюється НАДФН₂, тому загалом процес перенесення електронів у мембрані тилакоїду отримав назву нециклічного фотофосфорилування.

Послідовність процесів під час нециклічного фотофосфорилування представлена на рис. 2.2.6.

Реакційний центр ФСІ Р₇₀₀ передає свої збуджені електрони на зовнішній бік мембрани тилакоїду, де вони акцептуються переносником білкової природи ферредоксином, що містить залізо та сірку. Він об'єднує отримані електрони з протонами гідрогену (продукт дисоціації води у стромі хлоропласту) у повноцінні атоми гідрогену. І, нарешті, кофермент НАДФ⁺ отримує цей гідроген від ферредоксини відновлюється до НАДФН₂. Останній буде використаний у темнових реакціях фотосинтезу для відновлення карбону із ступенем окиснення +4 у СО₂ до карбону зі ступенем окиснення 0 у синтезованій органічній речовині.

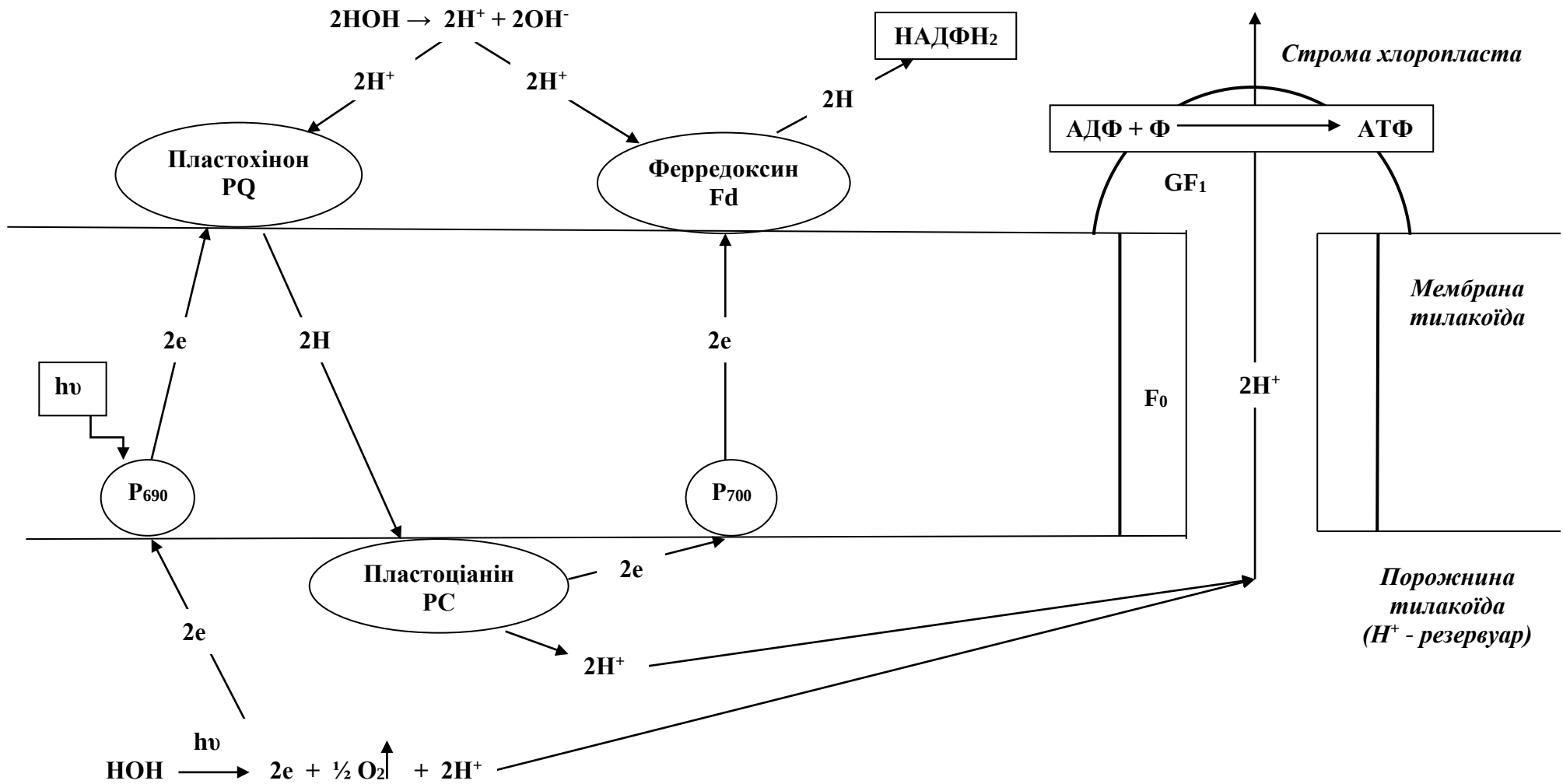


Рис. 2.2.6 Нециклічне фотофосфорилування

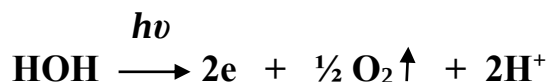
Реакційний центр ФСІ, віддавши свої збуджені електрони до ферредоксину, переходить в окиснений стан і не може приймати нову порцію сонячної енергії від допоміжних хлорофілів своєї фотосистеми. Таким чином, виникає необхідність у відновленні позитивної „дірки” в реакційному центрі P_{700} . Джерелом електронів для відновлення P_{700} стає реакційний центр ФСІІ – P_{690} . Два електрони цього реакційного центру, збуджені сонячною енергією, сприйнятою від допоміжних хлорофілів, передаються на зовнішній бік мембрани тилакоїду до переносника небілкової природи пластохінона. P_{690} окиснюється.

Пластохінон об'єднує два отримані електрони з двома протонами гідрогену від дисоціації води у два атоми гідрогену і відновлюється. Створені два атоми гідрогену пластохінон переносить назад на внутрішній бік мембрани тилакоїду, де їх приймає наступний переносник – пластоціанін, який при цьому відновлюється, а пластохінон, відповідно, окиснюється. Пластоціанін в свою чергу розділяє отримані атоми гідрогену на два електрони, що ідуть на відновлення нормального стану реакційного центру ФСІ - P_{700} та два протони гідрогену, що залишаються в порожнині тилакоїду.

Таким чином, першим результатом нециклічного руху електронів – від реакційного центру ФСІІ P_{690} до НАДФ⁺ - є відновлення останнього до НАДФН₂. Цей рух електронів здійснюється від одного переносника до іншого, причому кожний наступний є сильнішим окисником, ніж попередній, що, власне, і забезпечує даний напрямок переміщення електронів. Кожен із переносників послідовно відновлюється і окиснюється, тобто здійснюються окисно-відновні реакції.. Електрони потрапляють у ланцюг цих реакцій від головних хлорофілів фотосистем, тому останні іще мають назву «реакційні центри».

Іще одним результатом спрямованого перенесення декілька разів електронів через мембрану є збільшення у порожнині тилакоїду кількості протонів гідрогенів на два, а у стромі хлоропласту - відповідне зменшення їх кількості. Реакційний центр ФСІІ P_{690} , віддавши два свої збуджені електрони, залишається в окисненому

стані. Джерелом електронів для відновлення P_{690} є процес фотолізу води – руйнування молекули води сонячним світлом:



Доля продуктів фотолізу води:

1. Два електрони закривають позитивну «дірку» в окисненому P_{690} , він відновлюється і стає здатним до сприйняття наступної порції енергії сонячного світла від допоміжних хлорофілів у своїй фотосистемі.

2. Кисень дифундує в атмосферу. Якщо він залишиться в хлоропласті, електрони від реакційних центрів будуть рухатися не до НАДФ⁺, а до кисню, як хімічного елементу з високою електронегативністю. В результаті припиниться створення НАДФН₂, необхідного для наступної темної фази фотосинтезу.

3. Два протони гідрогену залишаються в порожнині тилакоїду, збільшуючи різницю концентрацій протонів гідрогену між порожниною тилакоїду та матриксом хлоропласту. В наслідок цього виникає так званий електрохімічний градієнт: різниця концентрацій H^+ забезпечує хімічний градієнт, а так як протони заряджені позитивно, то одночасно створюється і електричний градієнт – різниця позитивних зарядів між порожниною тилакоїду і строю хлоропласту. У зв'язку з накопиченням H^+ у порожнині тилакоїду останню іще називають « H^+ -резервуар».

Прямим наслідком появи електрохімічного градієнту є рух протонів H^+ за цим градієнтом із порожнини тилакоїду у строму хлоропласту через так звану систему $\text{GF}_1\text{-F}_0$, розташовану у мембрані тилакоїду. Цей рух надзвичайно важливий, так як енергія руху протонів гідрогену використовується для каталізу реакції фосфорилування: приєднання фосфору неорганічного до АДФ із створенням АТФ. Безпосередню участь у створенні АТФ бере система $\text{GF}_1\text{-F}_0$ (АТФ-синтетаза) (рис. 2.2.7).

АТФ-синтетаза виглядає як наріст у вигляді гриба на поверхні мембрани тилакоїду і є мультиферментним комплексом із дев'яти білків, який складається із двох різних функціональних частин:

1. GF_1 - п'ять білків («шляпка»), розташовані на зовнішньому боці мембрани тилакоїду, основна функція - каталіз реакції фосфорилування ($АДФ + \Phi = АТФ$).

2. F_0 – чотири білки («ніжка»), занурені в мембрану тилакоїду, функція – створення каналу для проходження протонів гідрогену, каталітичні властивості відсутні. Білки GF_1 легко видаляються з мембрани, а білки F_0 можна видалити, лише зруйнувавши саму мембрану.

Існує дві поширені гіпотези, які пояснюють діяльність системи GF_1-F_0 :

1. Гіпотеза Мітчела. Згідно цієї теорії фосфатна група пов'язується з активним центром GF_1 . Два протони H^+ , що за електрохімічним градієнтом виходять із порожнини тилакоїду, з'єднуються з атомом кисню фосфатної групи (кислотний залишок фосфатної кислоти з утворенням молекули води. Звільняється один хімічний зв'язок, фосфатна група стає здатною до хімічної взаємодії і приєднується до АДФ (рис.).

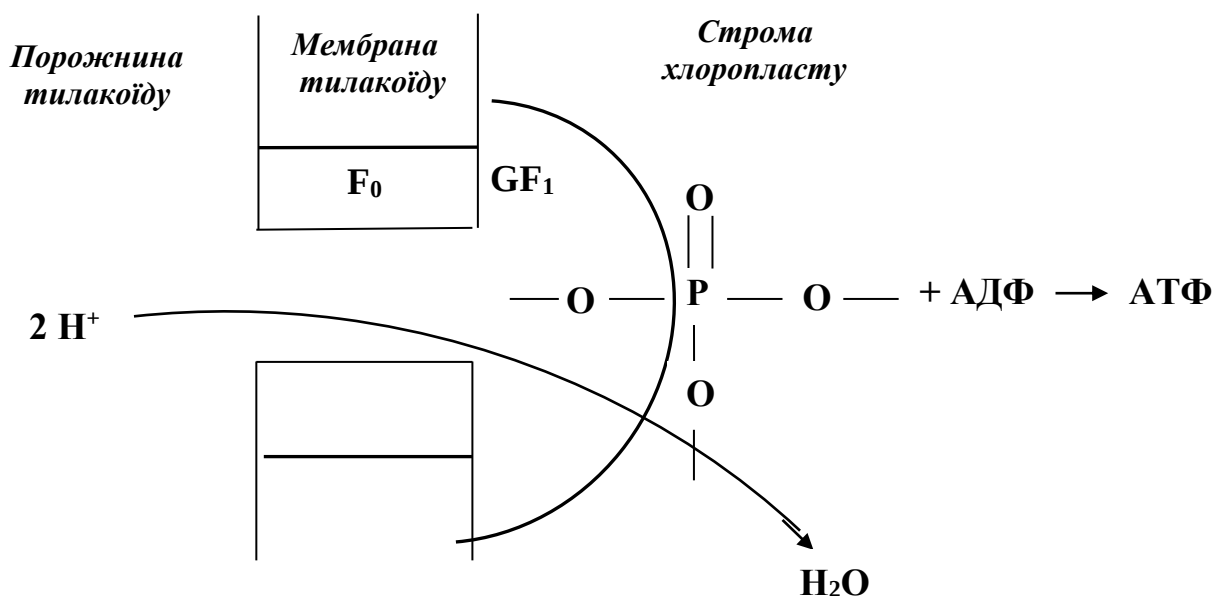


Рис. 2.2.7 Функціонування системи GF_1-F_0 за Мітчелом

2. Гіпотеза Бойєра. На думку Бойєра, протони H^+ у каталізі реакції фосфорилування відіграють іншу роль: при їх виході із порожнини тилакоїду за електрохімічним градієнтом через комплекс GF_1 може змінюватися конформація білків комплексу (рис. 2.2.8).

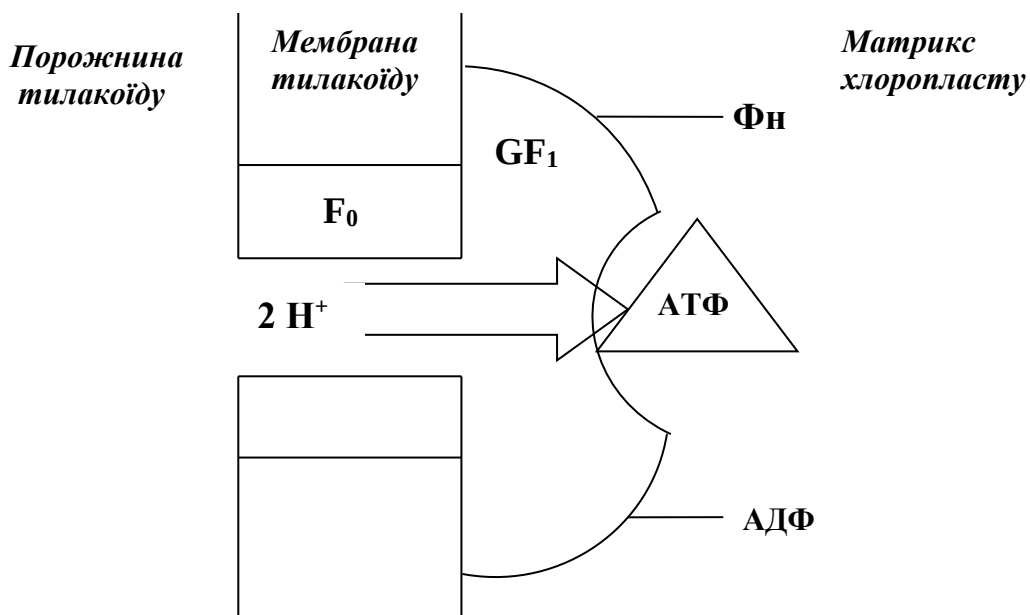


Рис. 2.2.8 Функціонування системи GF_1 - F_0 за Бойєром

$АДФ$ і $Ф_n$ за нормальних умов не можуть взаємодіяти, але реакція може відбутися спонтанно, якщо обидві молекули незалежно одна від одної контактують із білками системи GF_1 . Утворена молекула $АТФ$ залишається пов'язаною з активним центром і відділяється від нього лише при додаванні енергії. Ця енергія забезпечується зміною конформації білку, яка в свою чергу викликається рухом протонів H^+ за електрохімічним градієнтом. Активний центр $АТФ$ -синтетази звільняється від продукту реакції – молекули $АТФ$.

2.3. Темнова фаза фотосинтезу

Для темнових реакцій, що відбуваються в стромі хлоропласту, світло не потрібне. Відновлення CO_2 до CH_2O відбувається за рахунок енергії $АТФ$ і відновлюючої сили $НАДФН_2$, речовин, створених під час світлових реакцій.

Послідовність реакцій темної фази фотосинтезу було визначено у Сполучених Штатах Америки вченими Кальвіном, Бенсоном і Бессемом у період з 1946 по 1953 рр. У 1961р. Кальвіну було присуджено за цю роботу Нобелівську премію.

Кальвін працював з хлорелою і радіоактивним ізотопом ^{14}C у складі CO_2 , продуваючи $^{14}\text{CO}_2$ через судину з культурою хлорели і встановлюючи через короткі проміжки часу (декілька секунд), до складу яких сполук включається радіоактивний ізотоп. Так було встановлено послідовність реакцій, що відбуваються у темній фазі фотосинтезу (цикл Кальвіна).

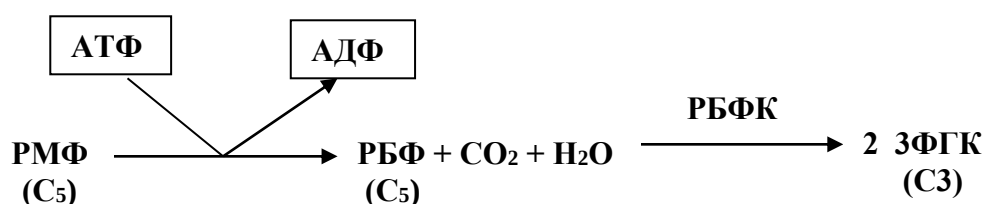
Біологічний зміст циклу полягає у акцептуванні вуглекислого газу з повітря і створенні за його участі високомолекулярних органічних речовин. Умовно цикл Кальвіна розділяють на три етапи, локалізація реакцій циклу – строма хлоропласту.

Цикл Кальвіна

1. Карбоксилювання (фіксація діоксиду карбону).

Акцептором CO_2 є п'ятиуглецевий цукор рибулоза 1,5 бифосфат (C_5). Під час реакції карбоксилювання рибулоза приєднує CO_2 . Цю реакцію каталізує фермент рибулозабифосфаткарбоксилаза (РБФК).

Особливістю цього етапу є те, що перед карбоксилюванням рибулозамонофосфат активізується за рахунок приєднання ще однієї фосфатної групи з утворенням уже дифосфату. Джерелом фосфору для цього є АТФ, створена на попередньому етапі у світловій фазі під час нециклічного фотофосфорилування. Це перше місце використання АТФ, синтезованої системою $\text{GF}_1\text{-F}_0$, АТФ-синтетазою у світловій фазі фотосинтезу:

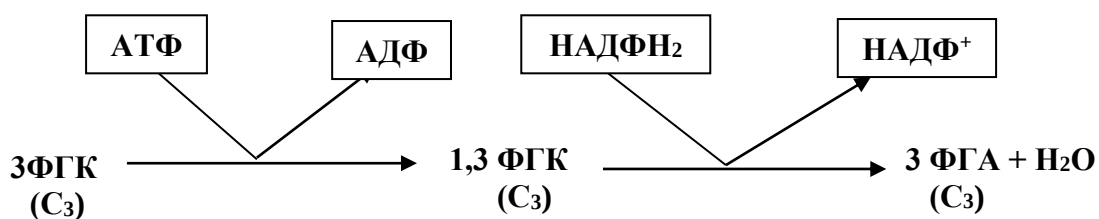


Продукт реакції – нестійка шестивуглецева сполука, яка відразу розпадається на дві молекули фосфогліцеринової кислоти – ФГК (C_3). Фосфор залишається приєднаним до третього атома вуглецю у кислоті, яка тепер записується як 3ФГК. Ступінь окиснення карбону у ФГК - $+2/3$.

Фермент РБФК є найпоширенішим білком на нашій планеті, складає до 40% білків листка рослини.

2. Відновлення. Згадаємо, що основним напрямком хімічних реакцій процесу фотосинтезу є відновлення карбону вуглекислого газу із ступенем окиснення $+4$ до карбону у складі вуглеводів із ступенем окиснення 0 . У фосфогліцериновій кислоті (3ФГК) ступінь окиснення вуглецю вже дорівнює $+2/3$. Під час другого етапу циклу Кальвіна відбувається відновлення кислотної групи $-COOH$ (ФГК) до альдегідної $-CHO$ – фосфогліцеріновий альдегід (ФГА) за допомогою НАДФН₂. Для цього використовується весь НАДФН₂, створений у світловій фазі фотосинтезу.

Фосфогліцеринова кислота є малоактивною в хімічному плані, тому спочатку відбувається переведення її в хімічно активний стан шляхом фосфорилювання за рахунок АТФ, створеної під час світлової фази фотосинтезу. При цьому монофосфорна кислота перетворюється у 1,3 дифосфогліцеринову кислоту (друге місце використання АТФ). І лише після цього відбувається її відновлення до альдегіду:

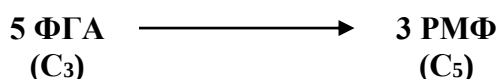


При відновленні видаляється кисень із ФГК із залученням відновлюючої сили НАДФН₂ і його водню з утворенням молекули води. При цьому карбоксильна група перетворюється в альдегідну. Остаточний продукт даної реакції – ФГА фосфорилюваний цукор (тріоза) - тріозофосфат (ТФ). Хоча він і не

має смаку цукру, відноситься до класу вуглеводів. Окрім цього, вуглець у складі ФГА має ступінь окислення – 0. Таким чином ФГА можна вважати остаточним продуктом фотосинтезу.

3. Регенерація акцептора. Процес фотосинтезу на світлі повинен відбуватися постійно, тобто має носити циклічний характер. Це значить, що остаточні продукти фотосинтезу, або їх частина, повинні модифікуватися у речовини, з яких процес починався, тобто повинна відбутися регенерація вихідних сполук циклу Кальвіна. Так як вихідна сполука – рибоза приєднує, акцептує вуглекислий газ, то останній етап темної фази фотосинтезу називається етапом регенерації акцептора.

Змістом останнього етапу є перетворення п'яти молекул, що мають карбоновий ланцюг із трьох атомів карбону (ФГА) у три молекули по п'ять карбонів у кожній молекулі (РМФ):



Цей етап складається з декількох реакцій, під час яких створюються проміжні сполуки з 4, 5, 6, 7 атомами карбону у ланцюгу.

Таким чином, із кожних шести молекул ФГА, утворених на перших двох етапах циклу Кальвіна, п'ять молекул ідуть на регенерацію акцептора, а одна виходе за межі циклу і використовується для синтезу органічних сполук на потреби клітини.

Необхідно зазначити, що АДФ, Фн та НАДФ⁺, вивільнені при фіксації карбону, повертаються на поверхню фотосинтезуючих мембран і знову перетворюються в АТФ та НАДФН₂.

Енергетичний баланс циклу Кальвіна. Цикл Кальвіна починається з трьох молекул рибулози монофосфату (РМФ), які фосфорилуються, отже, використовується три молекули АТФ. Далі під час етапу відновлення використовується вже шість АТФ для відновлення шести молекул ФГК до ФГА та

шість молекул НАДФН₂. Загалом на синтез тріози (ФГА) йде 9 АТФ та 6 НАДФН₂, а на синтез глюкози удвічі більше – 18 АТФ та 12 НАДФН₂.

Рослини, в яких у темновій фазі фотосинтезу здійснюється цикл Кальвіна, називаються рослинами з С₃ типом фотосинтезу (С₃ рослини), через те що головними сполуками в цьому циклі є сполуки із трьохвуглецевим скелетом – ФГК і ФГА.

Темнова фаза фотосинтезу називається так через те, що сонячне світло безпосередньо не бере участі у реакціях цієї фази, але потрібно зауважити, що використовуються продукти, синтезовані у попередній світловій фазі - АТФ та НАДФН₂, тобто сонячна енергія опосередковано бере участь в темновій фазі фотосинтезу.

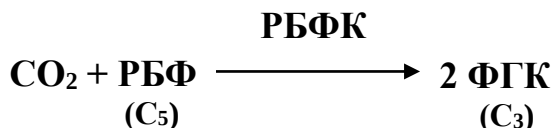
2.4. Фотодихання

Фотосинтез є джерелом кисню в атмосфері. Отже, коли виникав процес фотосинтезу, кисню в атмосфера було дуже мало: близько 0,002% (зараз – 21%), але вона була набагато багатшою на вуглекислий газ, ніж тепер. Фактично співвідношення СО₂ та О₂ в атмосфері було протилежним до сучасного. Таким чином ключовий фермент циклу Кальвіна – РБФК, формувався в умовах надлишку СО₂. Пізніше з'ясувалося, що активний центр ферменту, що каталізує ключову реакцію темної фази фотосинтезу - реакцію карбоксилювання, має подвійну природу: він може утворювати фермент – субстратний комплекс як із вуглекислим газом, так і з киснем, залежно від зміни концентрації того чи іншого газу в атмосфері (листку). Очевидно, така просторова спорідненість активного центру ферменту РБФК до цих двох субстратів пояснюється газовим складом атмосфери під час формування ферменту (переважання СО₂ над О₂). Адже не абсолютна просторова відповідність активного центра ферменту до субстрату (СО₂) компенсувалась високою концентрацією останнього для здійснення реакції карбоксилювання. Уже в 1920 р. було відомо, що підвищені концентрації кисню

гальмують процес фотосинтезу (ефект Варбурга), але пояснення цьому ефекту було знайдено тільки у 1971 р.

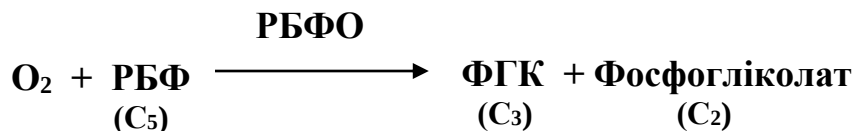
Необхідно все ж підкреслити, що просторова відповідність конфігурації активного центру ферменту РБФК до конфігурації молекули CO_2 , як первинного субстрату, є на декілька порядків більшою, ніж до молекули O_2 .

Якщо в атмосфері достатня кількість вуглекислого газу, то РБФК каталізує реакцію карбоксилування:



Утворена фосфогліцеринова кислота спрямовується в цикл Кальвіна.

Якщо в атмосфері звичайне співвідношення концентрацій CO_2/O_2 (0,003%/21%) порушено на користь кисню, то фермент каталізує оксигеназну реакцію (приєднання кисню) і в цьому випадку називається РБФО (рибулозабіфосфат оксигеназа):



Головним у цій реакції є те, що в результаті синтезується не дві молекули ФГК, які б надалі забезпечували нормальне функціонування циклу Кальвіна, а лише одна та ще молекула сполука із двох карбонів - фосфогліколат (фосфогліколева кислота, C_2). Це значить, що продуктивність темної фази фотосинтезу зменшиться в такому випадку у два рази. Гліколат не може бути спрямований у цикл Кальвіна, так як ферменти цього циклу не розраховані на сполуки C_2 .

Виникає проблема гліколату: з одного боку, він не може бути використаний в темновій фазі фотосинтезу, а з іншого - втрата для фотосинтезу двох атомів карбону у складі гліколату є дуже суттєвою. Адже із п'яти атомів карбону рибози, на асиміляцію яких було витрачено велику кількість енергії, два не будуть

використані для синтезу органічної речовини. Тому в ході еволюції з'явився метаболічний шлях, названий фотодиханням (цикл гліколевої кислоти, гліколатний шлях). Схема фотодихання або гліколатного шляху виглядає таким чином (рис. 2.4.1).

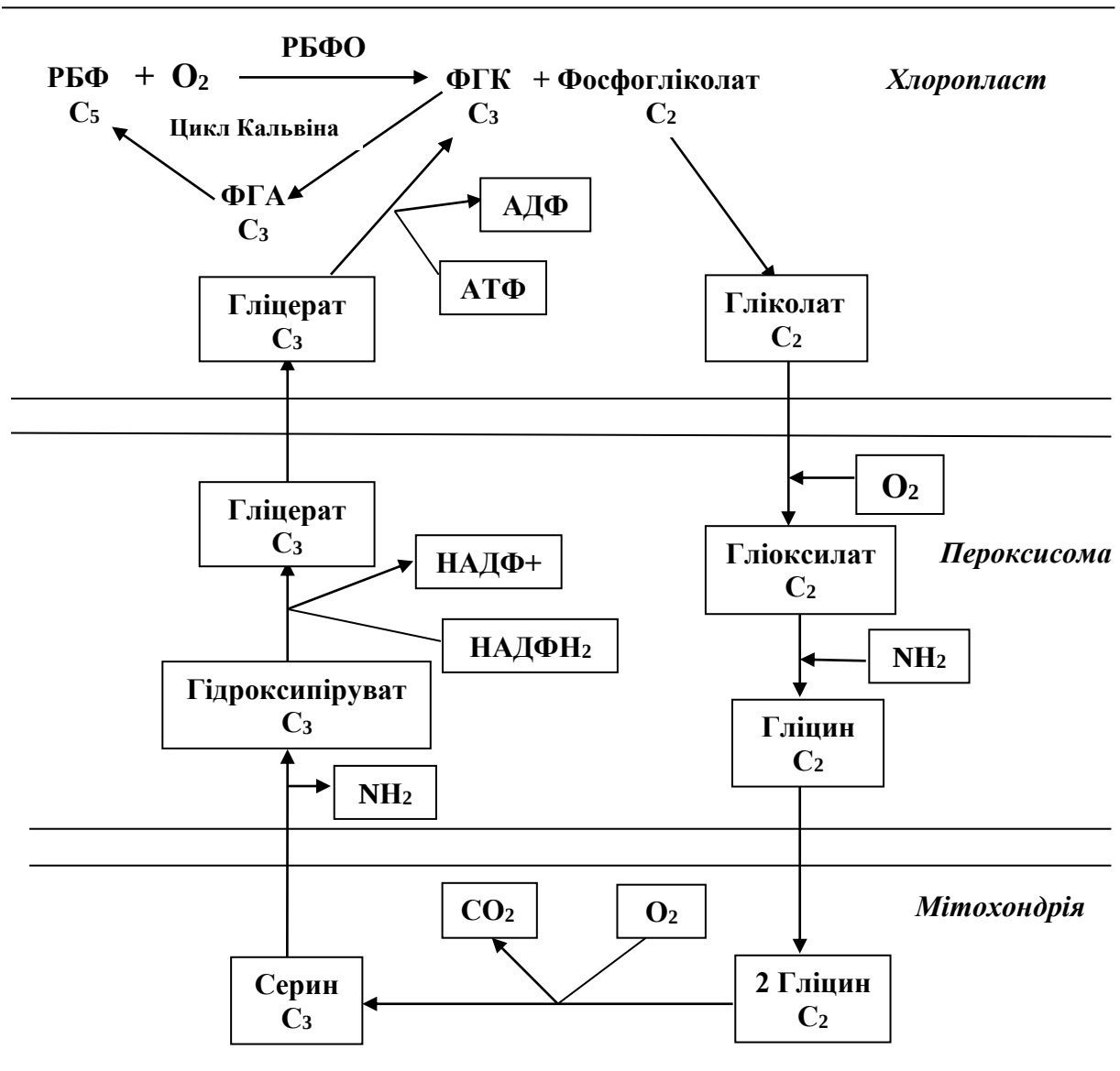


Рис. 2.4.1 Схема процесу фото дихання (гліколатного шляху)

Біологічний зміст цього шляху – максимально можливе повернення двох карбонів гліколату у цикл Кальвіна для зменшення втрат карбону, на асиміляцію яких раніше було витрачено значну кількість енергії. Зрозуміло, що втрати все одно будуть, але не такі суттєві, якщо б не було процесу фотодихання. Фотодихання здійснюється в результаті взаємодії трьох органел: хлоропластів,

пероксисом та мітохондрій. У деяких рослин із низькою інтенсивністю фотосинтезу, фотодихання може складати 50% від інтенсивності фотосинтезу. Починається фотодихання, із дефосфорилювання фосфогліколату у хлоропластах до гліколату. Надалі гліколат транспортується до пероксисом. У цих органоїдах він окиснюється до гліоксилату. Тут же гліоксилат амінується і перетворюється у амінокислоту гліцин. Гліцин транспортується в мітохондрії, де відбувається найважливіша реакція гліколатного шляху – із двох молекул гліцину (C_2) створюється одна молекула амінокислоти серину (C_3) з одночасним декарбоксилюванням. Один атом карбону дифундує в атмосферу у складі CO_2 .

Важливість цієї реакції полягає у тому, що із чотирьох атомів карбону, що могли бути втрачені для фотосинтезу, три повертаються у цикл Кальвіна. Вони опинилися у складі амінокислоти серину (C_3), а ферменти темної фази фотосинтезу розраховані на взаємодію саме з трьохвуглецевими сполуками. Надалі серин модифікується до фосфогліцеринової кислоти – основної трьохвуглецевої сполуки і потрапляють у цикл Кальвіна.

Модифікація серину у фосфогліцеринову кислоту здійснюється у декілька етапів. Спочатку серин повертається до пероксисоми, де дезамінується (відщеплення аміногрупи NH_2), перетворюючись у гідроксипіруват. Останній відновлюється з використанням НАДФН₂ до гліцерату. Гліцерат транспортується у хлоропласт. Тут він фосфорилюється з використанням АТФ, перетворюючись нарешті у необхідну фосфогліцеринову кислоту. ФГК включається у цикл Кальвіна на синтез органічних сполук, частково компенсуючи нестачу цієї важливої речовини у циклі Кальвіна після першої оксигеназної реакції.

У підсумку із двох молекул гліколату утворюється одна молекула ФГК. Таким чином, із гліколату, цього „відходу виробництва,” повертаються до Кальвіна три атоми вуглецю із чотирьох, які могли бути втрачені. „Чисті” втрати для фотосинтезу становлять один атом вуглецю у складі молекули CO_2 , який не включається в продукти фотосинтезу.

До втрат необхідно віднести і додаткові енергетичні витрати у вигляді НАДФН₂ та АТФ, тобто процес в цілому проходить із витратами енергії.

Вказані вище факти приводять до того, що фотодихання знижує потенційну продуктивність рослин приблизно на 30%. Але це набагато менші втрати від тих, які б зазнала рослина за оксигеназної активності ферменту РБФО без даного компенсаторного процесу.

Поглинання кисню на початку гліколатного шляху, проходження цього шляху на світлі та виділення СО₂ дало підстави для того, щоб назвати цей шлях фотодиханням. Тепер ми можемо дати визначення фотодихання – залежне від світла поглинання кисню і виділення СО₂.

2.5 С₄ фотосинтез

С₃ - тип фотосинтезу, властивий рослинам помірного поясу, де температура повітря не дуже висока, вологи в ґрунті достатньо, вода випаровується вільно і продихи майже завжди відкриті. Через відкриті продихи в рослину надходить достатня кількість СО₂ для здійснення реакції карбоксилювання на РБФК.

У багатьох рослин жарких тропічних кліматичних зон, де вологи в ґрунті замало (степ, савани, прерії, пампаси), продихи частково прикриті для зменшення втрати води. Це приводить до зменшення надходження в листок СО₂. Між тим, вище було показано, що активний центр ферменту РБФК, що здійснює каталіз приєднання СО₂ до РБФ (С₅), має подвійну природу і краще працює при високих концентраціях вуглекислого газу. При низьких концентраціях СО₂ відбувається явище фотодихання, що знижує інтенсивність фотосинтезу. Отже, в умовах часткового дефіциту вологи С₃ рослини мають значно нижчу продуктивність, що робить їхнє існування в таких умовах достатньо проблематичним.

Очевидно, у зв'язку з цим, у рослин відкритих тропічних та субтропічних рівнин (прерії, пампаси) із відносно високою річною температурою, в ході еволюції з'явився так званий С₄ тип фотосинтезу. Він відбувається з високою інтенсивністю навіть при низьких концентраціях СО₂ і високих температурах.

Так, у однієї з рослин з C_4 типом фотосинтезу у Долині смерті (Каліфорнія) максимальна активність фотосинтезу була зареєстрована при $t + 47^{\circ}\text{C}$.

Для C_4 рослин характерна особлива анатомічна будова листка: всі провідні судини у них оточені подвійним шаром клітин, це так звана „кранц – анатомія”. Цикл Кальвіна здійснюється не в листку, а в цих клітинах обгортки судинних пучків. Саме там розташований фермент РБФК. Це відрізняє рослин тропічних сухих зон від рослин помірного поясу з C_3 фотосинтезом.

Друга відмінність полягає у тому, що у C_4 рослин первинним акцептором CO_2 є ФЕП – фосфоенолпіровиноградна кислота (C_3), а не РБФ і первинне карбоксилювання каталізує інший фермент - ФЕП-карбоксилаза (ФЕПК), який знаходиться у цитоплазмі клітин стовпчастого мезофілу. ФЕПК має велику перевагу перед ферментом РБФК: його активний центр має надзвичайно високу спорідненість до CO_2 (просторову відповідність), тому ФЕПК взаємодіє з будь-якою найменшою кількістю вуглекислого газу і ніколи не взаємодіє з киснем.

Іще одна особливість C_4 рослин полягає в тому, що в листку здійснюється транспорт акцептованого CO_2 у складі малату до місця розташування ферменту РБФК. Тому РБФК завжди працює в оптимальних умовах високої концентрації CO_2 . Відповідно у цих рослин відсутнє фотодихання та більш висока продуктивність.

Рослини з C_4 фотосинтезом, додатково до циклу Кальвіна, мають ще так званий цикл Хетча – Слека, який і реалізує всі вказані вище особливості цих рослин (рис. 2.5.1).

Основні етапи циклу Хетча – Слека:

1. Фіксація CO_2 в клітинах мезофілу. В клітинах мезофілу листка C_4 рослин присутній фермент ФЕПК (ФЕП-карбоксилаза), який замінює функцію РБФК, розташованого в клітинах обгортки судинних пучків. ФЕПК приєднує CO_2 до фосфоенолпіровиноградної кислоти ФЕП (C_3) із створенням оксалоацетату (щавелеоцтової кислоти) (C_4).

2. Малатний шунт. Оксалоацетат відновлюється до малату (яблучної кислоти) (C_4) з використанням НАДФН₂. Малат рухається із клітин мезофілу в клітини обгортки судинних пучків листка.

Фактично він транспортує карбон CO_2 до циклу Кальвіна, а конкретно – ферменту РБФК. Там малат декарбоксилюється з виділенням CO_2 і піровиноградної кислоти (ПВК) (C_3). Таким чином штучно підвищується концентрація CO_2 в клітинах, в яких локалізований фермент РБФК. CO_2 вступає в цикл Кальвіна, реагуючи з рибулозою (РБФ) (C_5) з утворенням фосфогліцеринової кислоти (ФГК) (C_3) і наступних продуктів циклу Кальвіна.

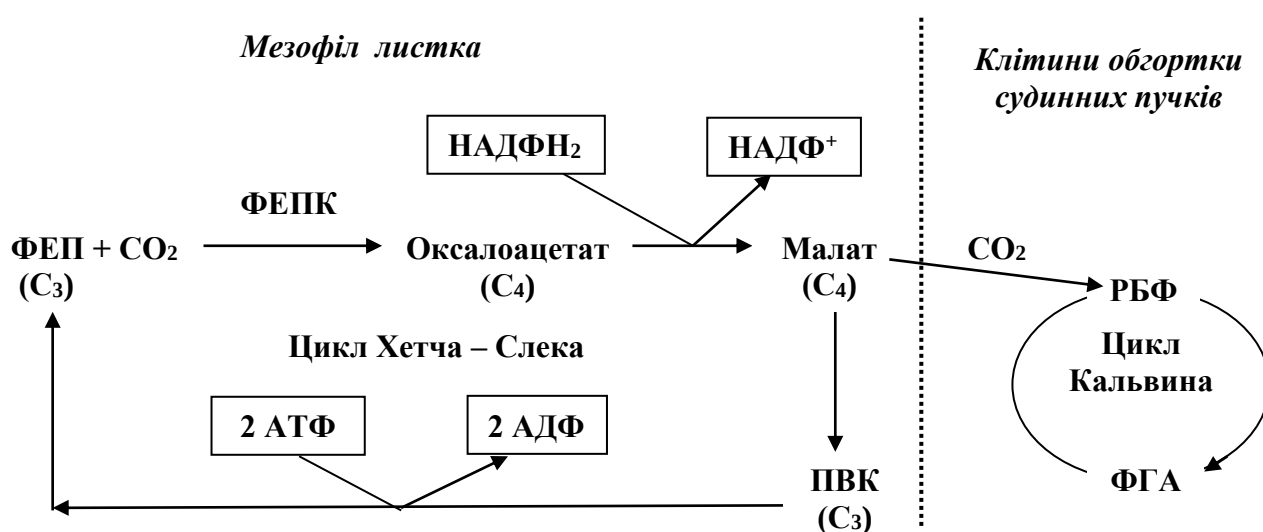


Рис. 2.5.1 Схема C_4 фотосинтезу (цикл Хетча-Слека)

3. Регенерація первинного акцептора. Так як темнова фаза C_3 фотосинтезу (цикл Кальвіна) має циклічний характер, то і шлях, що забезпечує надходження CO_2 до цього циклу також повинен бути циклічним. Тому відбувається регенерація первинного акцептора ФЕП (C_3) в циклі Хетча-Слека. Для цього піровиноградна кислота (ПВК) повертається в клітини мезофілу. Під час повернення вона фосфорилується з використанням АТФ до ФЕП – первинного акцептора CO_2 . Так замикається цикл Хетча - Слека. На рис. показано фосфорилування з використанням двох молекул АТФ. Друга молекула АТФ використовується на активний транспорт CO_2 і гідрогену із клітин мезофілу в клітини обгортки судинних пучків.

Основні підсумки C-4 фотосинтезу.

1. Оскільки кожна молекула CO₂ при C-4 фотосинтезі акцептується двічі (ФЕП у мезофілі і РБФ у обгортці), витрати енергії при C-4 фотосинтезі приблизно удвічі більші, ніж при C₃ фотосинтезі. C₃ рослини на фіксацію однієї молекули витрачають 3 АТФ, а C-4 рослини – 5 АТФ. Для C-4 рослин кількість енергії не є лімітуючим фактором, тому що АТФ для фотосинтезу створюється під час нециклічного фотофосфорилування, за рахунок енергії збуджених світлом електронів, а ці рослини існують в умовах надходження дуже великої кількості фотосинтетично активної радіації – ФАР (висота сонця над горизонтом, тривалість світлового дня), тобто кількість збуджених електронів у фотосистемі надзвичайно велика. Тому і електрохімічний градієнт має великі абсолютні значення і, отже, у C-4 рослин через систему GF1-F0 проходить велика кількість протонів H⁺, що забезпечує створення кількості АТФ, достатньої для забезпечення додаткових енергетичних витрат у циклі Хетча-Слека.

2. За рахунок цілеспрямованого транспортування малату з подальшим декарбоксилюванням у клітинах обгортки постійно підтримується висока концентрація вуглекислого газу. Це забезпечує постійну карбоксилазну, а не оксигеназну активність РБФК у циклі Кальвіна. Таким чином, можливості для фотодихання відсутні і падіння продуктивності не відбувається. Якщо ж фотодихання все ж відбудеться і CO₂ виділиться в клітинах обгортки, він буде рефіксованим ферментом ФЕПК у клітинах мезофілу листка.

Чистий вихід органічної речовини під час фотосинтезу у C-4 рослин, так званих тропічних трав – кукурудзи, сорго, проса, цукрової тростини та ін. у 2-3 рази більший, ніж у C₃ рослин зони достатнього зволоження.

2.6 САМ-фотосинтез

Серед існуючих на нашій планеті кліматичних зон є не лише зони із певним дефіцитом вологи, а й пустелі та напівпустелі, де дощу не буває по декілька років. Температура протягом дня в таких місцях сягає +50-55⁰С, рослини прорихи

взагалі не відкривають через загрозу миттєвої втрати вологи. Єдиною можливістю для випаровування є відкриття продихів вночі, коли температура знижується до +20°C. Таким чином, надходження вуглекислого газу до рослини в таких умовах можливе тільки вночі. Це привело до появи ще одного типу фотосинтезу - САМ-фотосинтезу, коли фіксація карбону (цикл Хетча-Слека) здійснюється вночі, а збудження електронів хлорофілу світлом та синтез органічної речовини (цикл Кальвіна) – вдень (рис. 2.6.1).

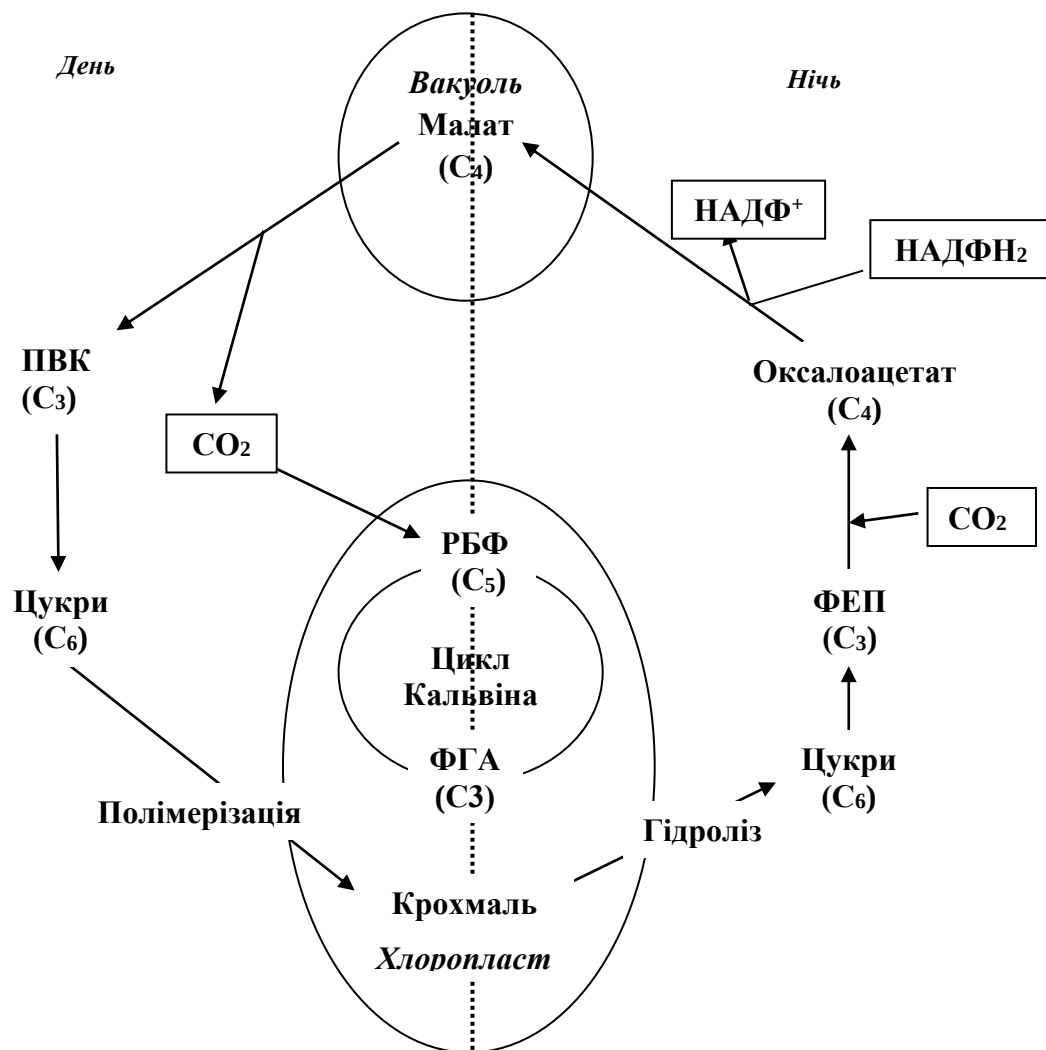


Рис. 2.6.1 Схема САМ-фотосинтезу

У назві САМ-фотосинтез перша літера С взята із латинської назви родини товстянкових (Crassulaceae), серед представників якої даний тип фотосинтезу найпоширеніший. Літера А – це acid (карбон із латинської), М – metabolism. Отже

САМ-фотосинтез – це метаболізм карбону по типу товстянкових. Даний тип фотосинтезу більш поширений, ніж C_4 фотосинтез.

У рослин із САМ-метаболізмом цикли Кальвіна і Хетча - Слека розділені не лише просторово, а й у часі. Цикл Кальвіна функціонує вдень, а Хетча-Слека – вночі

Вночі відбувається первинне карбоксилування CO_2 повітря за участю фермента ФЕПК (цикл Хетча-Слека). Вдень – вторинне карбоксилування CO_2 , вивільненого із малату, за участю фермента РБФК (цикл Кальвіна). Перехід ніч-день здійснюється через малат, який накопичується у вакуолі. Перехід день-ніч – через крохмаль, який зберігається у хлоропласті і є одним із продуктів фотосинтезу.

Наведені вище характеристики C_3 , C_4 , та САМ-фотосинтезу дають зрозуміти, що фотосинтез - єдиний фактор, який визначає екологічну нішу даної рослини. Всі три типи фотосинтетичних механізмів мають свої переваги й недоліки. Рослина може успішно існувати, коли користь від того чи іншого типу фотосинтезу буде переважати інші фактори. Так, хоча C_4 - рослини в цілому більш стійкі до посухи і високих температур, ніж C_3 -рослини, при t нижче $-25^{\circ}C$, вони не можуть успішно конкурувати з ними, почасти через більшу чутливість до холоду. САМ-рослини краще адаптовані до суворої посухи, вони запасують воду, закриваючи продихи вдень. Однак ця властивість значно зменшує їх здатність поглинати та асимілювати CO_2 . Тому САМ-рослини ростуть повільно і слабо конкурують із C_3 та C_4 видами при менш екстремальних умовах. Таким чином, пристосованість рослин до умов середовища обмежена. В разі їх змін сталий механізм фотосинтезу не перебудовується.

2.7 Фактори, які впливають на інтенсивність фотосинтезу

Загальний принцип дії всіх лімітуючих факторів було сформульовано ще у 1905 році вченим Блекменом: при одночасному впливі декількох факторів швидкість хімічного процесу лімітується тим фактором, який ближче за всіх до

мінімального рівня. Зміна саме цього фактора буде безпосередньо впливати на даний процес.

Отже, теоретично, швидкість фотосинтезу, як і швидкість будь-якого процесу, який має багато стадій, повинна лімітуватися швидкістю самої повільної реакції. Так, наприклад, для темнових реакцій потрібні НАДФН₂ та АТФ, тому вони залежать від світлових реакцій. При слабкому освітленні швидкість утворення цих речовин буде занадто мала, щоб забезпечити максимальну швидкість темнових реакцій, тому лімітуючим фактором буде освітлення. Швидкість або інтенсивність фотосинтезу (ІФ) – це кількість створеної органічної речовини (г сухої речовини) за одиницю часу (г/год.). Цей показник може бути віднесений іще до сухої ваги рослини, органу (г/год г) або до одиниці площі листової поверхні (г/год.см²).

Інтенсивність фотосинтезу залежить від освітлення, а також від концентрації в повітрі вуглекислого газу, температури.

1. Освітлення. При оцінці впливу світла на той чи інший процес головне - розрізняти вплив його окремих характеристик: інтенсивності, часу експозиції, якості (спектрального складу).

Інтенсивність освітлення – це кількість сонячної енергії (квантів світла), яка потрапляє на одиницю площі поверхні. Виражається вона у люксах (лк), вимірюється люксметром.

В ясний літній сонячний день ІС складає приблизно 100000 люкс. Крива залежності інтенсивності фотосинтезу від освітлення називається світловою кривою. Ця крива носить характер кривої насичення (рис. 2.7.1).

При низькій освітленості ІФ прямо пропорційна інтенсивності світла. Тому в умовах малої кількості світла (затінення) світло виступає лімітуючим фактором для фотосинтезу. Надалі настає світлове насичення – крива виходить на плато, тобто подальше збільшення приходу світла на одиницю площі поверхні не приводить до збільшення створення органічної речовини під час фотосинтезу.

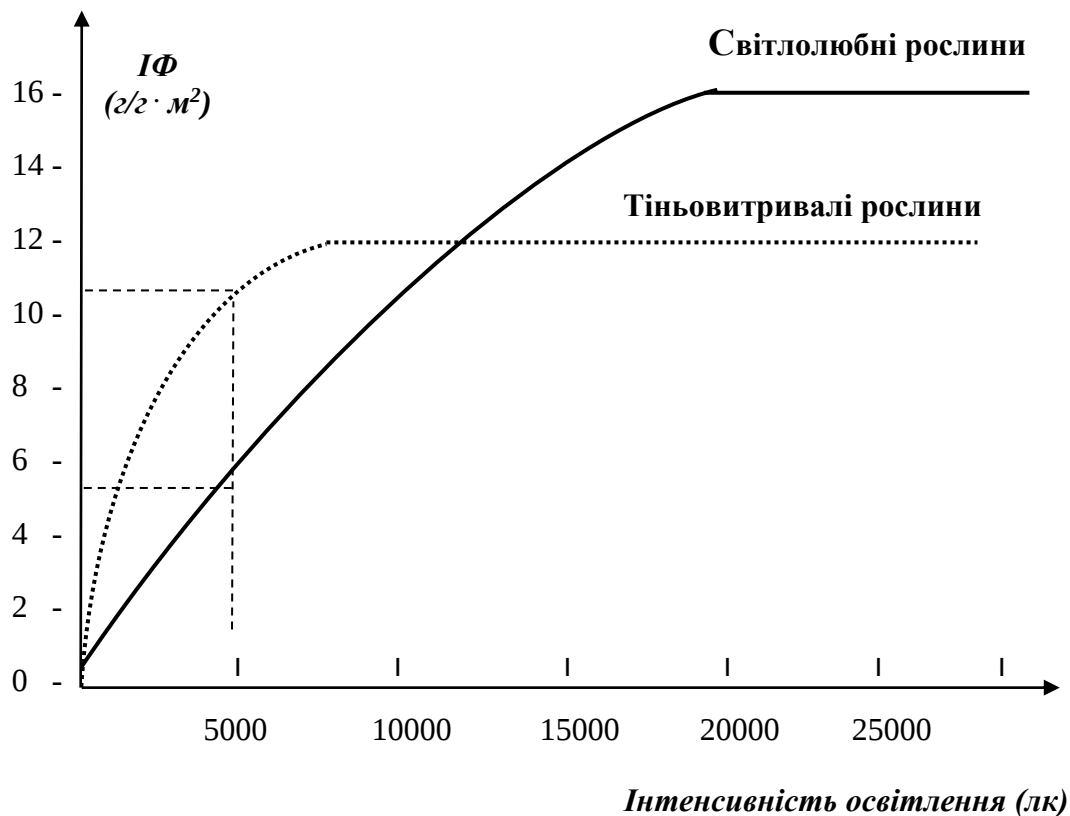


Рис. 2.7.1 Залежність інтенсивності фотосинтезу від інтенсивності освітлення ($[\text{CO}_2]=0,03\%$)

При дуже високій інтенсивності освітлення починається руйнування хлорофілу і знебарвлення листка – світлова крива загинається вниз. Рослини, які в природі знаходяться в таких умовах, захищаються від цього певним способом (товста кутикула, опушені листки тощо). Це так звані еректоїдні форми. Аналіз світлових кривих фотосинтезу дозволяє отримати інформацію про характер роботи фотосинтетичних систем і ферментативного апарату. Чим більший кут нахилу кривої (наближається до 90°), тим активніше використовується світлова енергія, створюється більше органічних речовин. Дослідження світлових кривих показало, що тіньовитривалі рослини, які ростуть в умовах нижніх ярусів лісів, найкраще використовують малу кількість світла (рис. 2.7.1). Так, наприклад, умовно, при освітленні в 5000 лк вони синтезують більше 9 г сухої речовини, а світлолюбиві рослини лише 5 г. У той же час у тіньовитривалих рослин насичення світлової кривої (вихід на плато і припинення подальшого синтезу органічної речовини при збільшенні інтенсивності освітлення) настає набагато раніше, ніж у

світлолюбивих. Отже, високу інтенсивність світла вони використовують погано або зовсім не використовують. У рослин, які ростуть в умовах дефіциту світла, набір пігментів відрізняється від набору інших рослин. Темно-зелене забарвлення листків таких рослин нижнього ярусу лісу, як копитняк, барвінок та ін. обумовлене присутністю у мезофілі окрім хлорофілу *a*, ще і хлорофілу *b*.

Світлолюбиві рослини містять, в основному, хлорофіл *a* (світло-зеленого кольору) і використовують для синтезу органічних речовин високі інтенсивності світла.

Тривалість освітлення (фотоперіод). Фотосинтез здійснюється на світлі, але тривалість освітлення ніяк не впливає на швидкість цього процесу.

Якість світла (спектральний склад). Вплив якості світла на процес фотосинтезу можна оцінити за спектром поглинання хлорофілу. Цілком очевидно, що найбільше органічної речовини синтезується при дії тих довжин хвиль, які поглинаються хлорофілом найкраще (максимуми спектра поглинання). Це фіолетова і червона частини спектра. Виключення цих хвиль зі спектру за допомогою світлових фільтрів приводе до різкого зниження ІФ.

2. Концентрація CO₂. Для темнових реакцій фотосинтезу потрібний вуглекислий газ, який включається в органічні сполуки. У звичайних польових умовах саме CO₂ є головним лімітуючим фактором фотосинтезу. Нормальна концентрація двооксиду вуглецю в атмосфері коливається між 0,03%. Їй відповідає певна ІФ (рис. 2.7.2).

Підвищення концентрації вуглекислого газу в повітрі приводе до підвищення інтенсивності фотосинтезу. Оптимальна концентрація CO₂ для C₃ рослин – 0,1%. У такій газовій атмосфері рослини тривалий час підтримують високий рівень фотосинтезу за рахунок відсутності фотодихання. Коли концентрація двооксиду вуглецю висока, C₃ рослини поведуться як C₄ рослини, у яких насичення світлової кривої практично не настає до досягнення таких інтенсивностей світла, які руйнують хлорофіл.

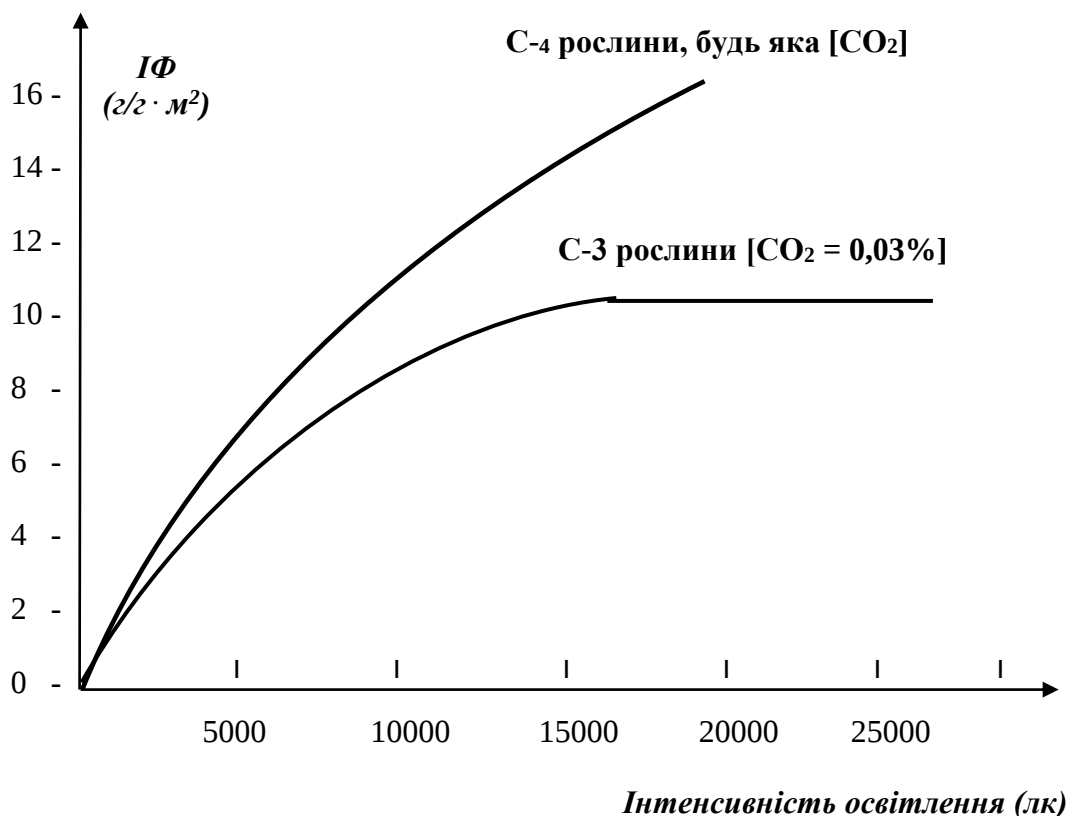


Рис. 2.7.2. Вплив вмісту CO₂ в атмосфері на інтенсивність фотосинтезу

При короткочасному впливові оптимальна концентрація складає близько 0,5%, але така концентрація CO₂ пошкоджує рослини. Вже зараз інтенсивна технологія вирощування рослин у закритому ґрунті передбачає вирощування овочевих культур в атмосфері, збагаченій на CO₂.

3. Температура. Вплив температури на інтенсивність фотосинтезу буде здійснюватися за двома напрямками.

По-перше, темнові реакції фотосинтезу контролюються ферментами, тому вони залежать від температури. Особливо чутливими є процеси нециклічного фотофосфорилування. Для рослин помірного клімату (C-3) оптимальною температурою фотосинтезу є +15-25°C. C-4 рослини особливо гарно себе почувають при температурі +30-35°C. Фотосинтез C-3 рослин більш чутливий до підвищеної температури (рис. 2.7.3).

По-друге, вплив температури на фотосинтез пов'язаний із фізичними явищами розчинності газів при різних температурах. Розчинність CO₂ у воді при

підвищенні температури зменшується. Це значить, що концентрація його в тканинах також зменшується, незважаючи на постійну зовнішню концентрацію цього газу в атмосфері. У таких умовах фермент РБФК проявляє оксигеназну активність і починається фотодихання замість фотосинтезу. Тому у C_3 рослин при відносно низькій температурі ефективність фотосинтезу збільшується, що пов'язано з високою розчинністю CO_2 у воді при низьких температурах.

У той же час у C_4 рослин, які еволюційно виникли як форма з іншим метаболізмом вуглецю в жарких кліматичних зонах, ферменти циклу Хетча – Слека при відносно низьких температурах – $15-20^{\circ}C$ інактивуються і працюють повільно. Тому ІФ у цих рослин у таких температурних умовах поступається ІФ C_3 рослин.

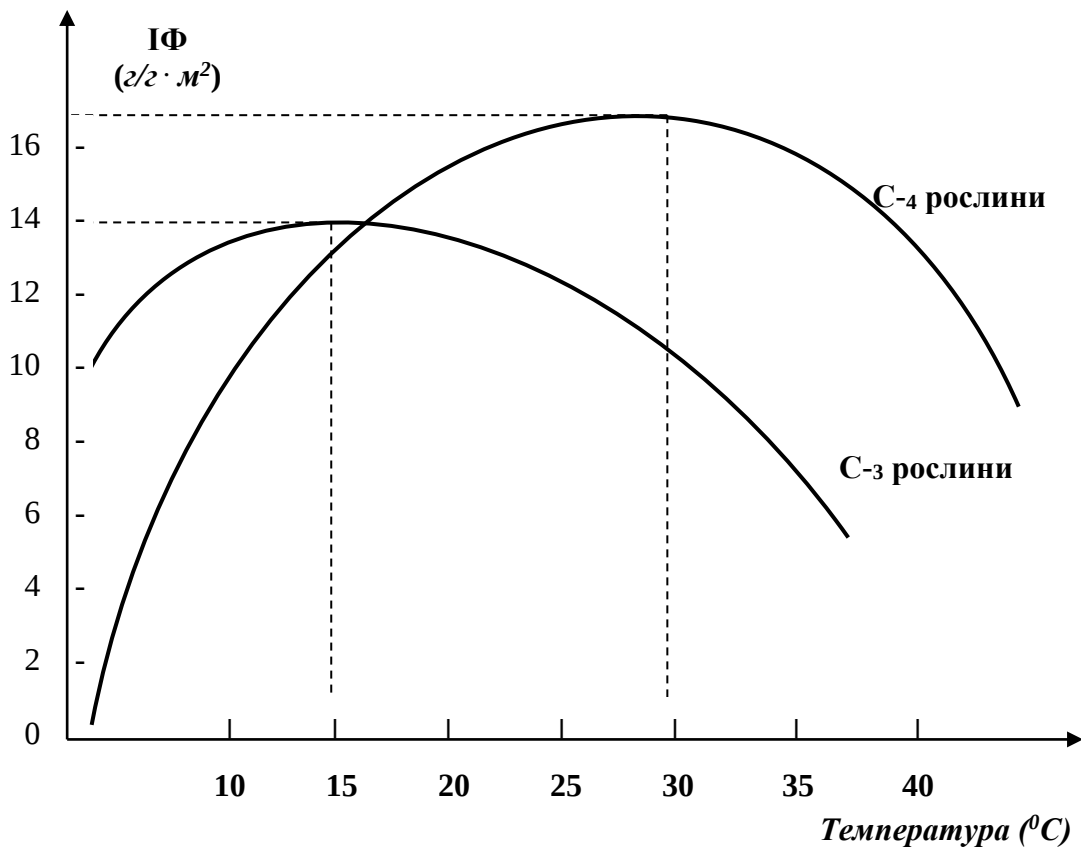


Рис. 2.7. 3 Вплив температури на інтенсивність фотосинтезу

При $+30-35^{\circ}C$, фотосинтетичні ферменти C_4 рослин діють найактивніше. При температурі $+30-35^{\circ}C$ розчинність вуглекислого газу у воді знижується. Це спричиняє появу фотодихання у C_3 рослин і зниження ІФ. C_4 рослини змін концентрації вуглекислого газу не відчують через високу спорідненість

активного центру ферменту ФЕПК до CO_2 і, як наслідок, – відсутність фотодихання. Подальше підвищення температури понад $+40^\circ\text{C}$ приводе до початку денатурації білку і, відповідно, падіння ІФ. Це ж стосується і рослин із C_3 типом фотосинтезу.

4. Вода. Хоча вода – один із субстратів для синтезу органічних речовин в рослині, виділити безпосередній вплив води на фотосинтез неможливо, тому що її нестача впливає на багато різноманітних клітинних процесів. Досліди доводять, що тимчасове зав'ядання призводить до втрат врожаю. Однією із причин може бути те, що в цей період у рослин закриваються продихи і припиняється надходження CO_2 для фотосинтезу.

5. Концентрація хлорофілу. В нормально розвиненій рослині кількість хлорофілу на одиницю площі листка або одиницю ваги не буває лімітуючим фактором. Концентрація хлорофілу може знизитися при хворобах рослини, нестачі мінеральних речовин або з віком. Нестача хлорофілу (хлороз) може бути викликаний і нестачею світла, так як світло потрібне для кінцевої стадії біосинтезу хлорофілу. В таких випадках кількість хлорофілу стає лімітуючим фактором.

Питання до семінарських занять

Заняття I

1. Поясніть, чому неорганічні речовини майже не використовуються як джерела енергії.
2. У чому полягає фізіологічна роль сонячної енергії у фотосинтезі?
3. Вкажіть загальний хімічний напрямок процесу фотосинтезу.
4. У чому полягає необхідність синтезу АТФ і НАДФН₂ під час фотосинтезу?
5. Проілюструйте будову хлорофілу і його участь у сприйнятті сонячної енергії.
6. Поясніть факт існування кількох видів хлорофілів.

7. Поясніть, чому рослини мають саме зелений, а не інший колір.

Заняття II

1. Що відбувається з хлорофілом при потраплянні на нього сонячного світла?

3. Поясніть, чому фотосистема – це саме функціональне угруповання хлорофілів.

4. Якою моделлю можна проілюструвати діяльність фотосистеми?

5. Поясніть, чому в фотосистемі існує саме таке, а не інше співвідношення допоміжних і головних хлорофілів.

6. Поясніть, чому головні хлорофіли мають цифрове позначення 690 і 700, а не інше.

7. Головний хлорофіл у фотосистемі іще називають реакційним центром, чому?

8. Як пов'язана відстань між хлорофілами у фотосистемі і перенесення сонячної енергії в ній?

9. Поясніть, чому механізм перенесення сонячної енергії у фотосистемі назвали індукційний резонанс.

Заняття III

1. Чим фотофосфорилування відрізняється від окисного і субстратного фосфорилування?

2. Вкажіть подальшу долю продуктів фотолізу води.

5. В чому принципові відмінності моделей функціонування системи GF_1-F_0 (АТФ – синтетази) за Боєром і Мітчелом.

6. Поясніть причини виникнення C_4 фотосинтезу.

7. Поясніть причини виникнення САМ - фотосинтезу.

8. Проілюструйте відмінності сприйняття світла тіньовитривалими і світлолюбними рослинами.

9. Проілюструйте відмінності впливу зміни температури та концентрації CO_2 на рослини з C_3 та C_4 типом фотосинтезу.

РОЗДІЛ 3. ВОДНИЙ РЕЖИМ

Значення води для рослин визначається будовою молекули води, її електричною дипольністю, водневими зв'язками між молекулами:

1. Вода – відмінний розчинник полярних речовин, до яких відносяться іонні сполуки (солі), що дисоціюють на іони в розчині, а також деякі неіонні сполуки (цукри, спирти), у молекулах яких присутні полярні групи, наприклад ОН. Молекули та іони розчинених речовин отримують можливість рухатися більш вільно і їх реакційна здатність збільшується.

2. Вода має велику теплоємність, що означає наступне: суттєве збільшення теплової енергії викликає лише порівняно невелике підвищення її температури. Це пояснюється тим, що значна частина цієї енергії використовується на розрив водневих зв'язків між молекулами води. Велика теплоємність води зводить до мінімуму температурні зміни в ній. Завдяки цьому біохімічні процеси відбуваються в меншому інтервалі температур із постійною швидкістю без значних відхилень.

3. Для випаровування води необхідна досить велика кількість енергії (прихована теплота випаровування). Ця енергія береться із найближчого оточення, таким чином випаровування супроводжується охолодженням поверхні або середовища.

4. Вода із усіх рідин має найбільшу силу поверхневого натягу. На поверхні води діють сили когезії – зчеплення молекул води за рахунок електростатичної взаємодії. Рідина намагається набути такої форми, щоб площа її поверхні була мінімальною, в ідеалі – форму шару.

5. Вода являє є одним із необхідних реагентів, який бере участь у хімічних реакціях (гідроліз), вона також використовується як джерело водню в процесах фотосинтезу (фотоліз).

Найважливіші біологічні функції води в рослинному організмі є такими:

1. Вода забезпечує осмос і тургесцентність. Від цього залежить ріст клітин підтримка їх структури, рух протидіхів тощо.
2. Бере участь у фотосинтезі.
3. Забезпечує транспірацію, а також транспортування неорганічних іонів і органічних молекул.
4. Забезпечує проростання насіння – набухання, розрив насіннєвої шкірки і подальший розвиток.

Всі наземні рослини, що знаходяться у повітряному середовищі і постійно випаровують воду, розділяють за пристосуванням до короткочасних змін умов випаровування.

Пойкілогідричні рослини – це рослини з непостійним вмістом води у тканинах, які не мають центральної вакуолі. При зменшенні води в середовищі вони врівноважують внутрішній вміст води з вологістю навколишнього середовища за рахунок переходу протопласту із рідкого стану – золю - в щільний стан – гель. Коли ж ці рослини знову поглинають воду, у них відновлюється нормальний метаболізм. Такий спосіб регулювання метаболізму зустрічається у бактерій, синьо – зелених водоростей, деяких нижчих водоростей, грибів та лишайників, мохів сухих місць, небагатьох спорових судинних рослин і дуже небагатьох покритонасінних. Серед окремих органів пойкилогідричними є пилкові зерна та зародки в насінні.

Гомойгідричні рослини – це рослини, що мають велику центральну вакуоль. Завдяки внутрішньому водному резервуару цитоплазма стає менш залежною від змін кількості води ззовні. Ступінь насичення клітин водою стабілізується запасом води у вакуолі. Однак клітина з крупною вакуолею втрачає здатність до висихання-набухання, і тому перші наземні гомойгідричні рослини зустрічалися виключно у місцях сильного зволоження, на кордоні водойм та суші. Подальше заселення суші такими рослинами було б неможливе. Потрібні були пристосування, які б забезпечували захист від нестачі вологи далеко від її джерел

(водойм). Це майже водонепроникні кутикула, продихи, диференційована судинна система, корінь та ін., які виникли пізніше.

3.1 Водний обмін на рівні клітини

У клітині розрізняють три форми води – вільну, зв'язану та резервну.

Вільна вода – це молекули води, не зв'язані ні з якими іншими молекулами, як органічними так і неорганічними. Завдяки високій проникності плазмалемі для води молекули її достатньо рухливі. Це стосується як руху води між клітинами, так і всередині самої клітини.

Зв'язана вода – це молекули води, які за рахунок різних типів сил взаємодії зв'язані з молекулами неорганічних і органічних речовин, а також з іонами. Зв'язана вода, в свою чергу, має такі різновиди;

1) гідратаційна або осмотично-зв'язана вода. Це вода, яка утворює гідратні оболонки навколо заряджених частинок іонів та полярних молекул. Осмотичний тиск визначається концентрацією речовини, яка знаходиться в даному розчині. Саме концентрація речовин у різних ділянках клітини визначає напрямок руху вільної води за осмосом. Вода гідратних оболонок заряджених частинок не може рухатися за осмотичними закономірностями, тому її називають осмотично-зв'язаною;

2) колоїдно- зв'язана вода. До цієї групи відносять молекули води гідратних оболонок високомолекулярних полімерних органічних молекул (білки, полісахариди). Молекули води утворюють гідратні оболонки навколо полярних груп цих молекул (гідроксо, карбоксо та аміногрупи). Цим дана форма води відрізняється від попередньої, де молекули води утворюють суцільні оболонки навколо іонів або полярних молекул різних речовин. До колоїдно – зв'язаної води включають так звану іммобілізаційну воду, яка знаходиться всередині макромолекул, наприклад білкових глобул. До цієї ж групи відносять і інтерміцелярну воду, яка знаходиться у просторі між міцелами полімерних речовин;

3) капілярно – зв’язана вода, розташована в клітинних стінках. Основою клітинної стінки є мікрофібрили целюлози, між якими знаходяться речовини матриксу. В першу чергу це пектинові речовини, молекули яких є довгими ланцюгами, багатими на гідрофільні метильні та гідроксильні групи. Ці групи атомів зв’язують велику кількість води. Більш рухома вода у проміжках між фібрилами. До капілярно – зв’язаної води відноситься також вода, яка знаходиться в судинах провідної системи.

Резервна вода знаходиться у водозабірних компартментах та вакуолях. Загалом її можна віднести до колоїдно – зв’язаної води. Вона зв’язана з розчинними органічними кислотами, цукрами та ін. Високомолекулярні речовини можуть накопичуватися у великій кількості, майже не підвищуючи осмотичного тиску, бо для осмотичного тиску головне -кількість розчинених молекул, а не їх розміри. Тому шляхом полімеризації осмотично активних дрібних молекул в макромолекули (наприклад, цукрів у крохмаль) та шляхом зворотного гідролізу клітина може швидко регулювати осмотичне зв’язування резервної води.

Вище показано стан і кількість води в цитоплазмі і клітинній стінці. Що стосується окремих органоїдів клітини, то вони значно відрізняються за вмістом води. В органоїдах, які містять багато ліпофільних речовин в мембранах, відсоток вмісту води завжди менший, ніж у середньому у клітині. Так, пластиди і мітохондрії з добре розвинутою системою мембран лише на 50% складаються з води.

Ядро, хоча і має подвійну мембрану, за вмістом води знаходиться в динамічній рівновазі з цитоплазмою.

У вакуолях із високим вмістом води клітинний сік можна розглядати як водний істиний розчин цукрів, органічних кислот та їх солей, неорганічних солей та колоїдних речовин (білків). У вакуолях із високим вмістом колоїдних речовин значна частка води адсорбується на поверхні колоїдних часток і клітинний сік не можна розглядати як водний розчин, за багатьма показниками він нагадує гель.

3.2 Надходження води до рослини

Надземна частина рослини постійно втрачає воду і для її поповнення вода поглинається із ґрунту і транспортується в надземну частину. Отже, водний обмін цілої рослини – стан постійної динамічної рівноваги надходження і втрати води.

Рослини втрачають до 90% поглинутої води. Тварини використовують воду набагато ефективніше, багаторазово повертаючи її в процеси обміну після очищення в нирках. У рослин системи такого багаторазового використання води немає.

Рослинам для здійснення процесу фотосинтезу потрібен CO_2 . Але потрапити в клітину він може лише в розчиненому стані, бо плазмалема майже непроникна для газоподібної форми двооксиду вуглецю. Тому перед потраплянням до клітини CO_2 повинен увійти в контакт із вологою поверхнею клітини. Але як тільки вода виходить на поверхню клітини у міжклітинний простір тканин листка, вона починає випаровуватися. Таким чином, перед рослиною завжди стоїть дилема: вода чи CO_2 .

Для постійного надходження води до кореня концентрація клітинного соку в вакуолях корневих волосків повинна бути вище за концентрацію водного розчину ґрунту. Тільки за такої умови сисна сила кореню більша, ніж сисна сила ґрунту. Але надходження води до клітин кореню призведе до швидкого зниження концентрації клітинного соку, вирівнювання її з концентрацією ґрунтового розчину і припинення надходження води за осмосом. Вихід полягає у тому, що по ксилемі вода постійно піднімається вгору і концентрація клітинного соку у клітинах кореню відновлюється. В корені в радіальному напрямку від периферійних корневих волосків до клітин ксилеми осмотичний тиск зростає, водний потенціал знижується і тому вода в корені рухається в бік найменшого водного потенціалу – до ксилеми.

Існує два шляхи надходження ґрунтового розчину до ксилеми – апопластний і сипластний. Апопластний шлях – це рух водного розчину фазою клітинних стінок. Безперервний апопластний рух ґрунтового розчину триває до

клітин ендодерми, клітинні стінки яких просякнуті водонепроникним суберином (пояски Каспарі). Ці пояски перешкоджають подальшому рухові розчину. Це анатомічне місце, де стикаються два фізіологічні процеси – надходження води і надходження мінеральних речовин до рослини. При досягненні поясків Каспарі апопластний шлях переривається, вода і розчинені в ній солі повинні пройти через плазмалему в цитоплазму клітин ендодерми. Вважається, що завдяки цьому переходу відбувається регулювання плазмалеюю об'єму переміщення води і якісного складу мінеральних речовин. Можливо, цей механізм слугує також для захисту від проникнення токсичних речовин, патогенних грибів тощо.

Одночасно з рухом розчину по апопласту від кореневого волоска здійснюється і рух по симпластному шляху (через плазмодесми). У цьому випадку розчин двічі перетинає плазмалему: в кореновому волоску і при виході в ксилему. Відносний об'єм кожного із шляхів надходження ґрунтового розчину не з'ясовано.

Очевидно, що разом із пасивним транспортуванням водного розчину за рахунок градієнту концентрації залежно від ситуації можливе і активне транспортування за рахунок інтегральних білків – переносників плазмалеми.

Ґрунт утримує дипольну молекулу води на поверхні кожної своєї негативно зарядженої глинистої частки. Тому, чим менші за розміром ґрунтові частинки, тим більше води утримується на їх поверхні в одиниці об'єму ґрунту. До ґрунтів із дрібними глинистими частками відносяться глинисті ґрунти, які добре тримають воду, і рослини можуть використати тільки незначну її частину на такому ґрунті. Піщані ґрунти з крупними частками віддають воду легко і тому для більшості рослин є занадто сухими.

Вже при незначному зменшенні вмісту води у ґрунті його сисна сила різко збільшується. Подальше надходження води в рослину можливе лише за рахунок притоку її із ділянок ґрунту, вільних від коренів. У цьому процесі важливу роль відіграє система капілярів ґрунту. У зернистих піщаних ґрунтах водні нитки в системі капілярів розриваються навіть при незначному натягуванні, бо сили

поверхневого натягу не втримують стовп води в капілярах великого діаметру. В глинистих ґрунтах з капілярами малого діаметру вода піднімається і при високій сисній силі ґрунту, але повільно і на невеликі відстані. При зменшенні запасів води безпосередньо біля коренів рослини можуть дістати воду за рахунок росту коренів та збільшення їх активної поверхні.

Із теплого ґрунту рослини дістають воду легше, ніж із холодного. При низьких температурах зменшується водопроникність протопласту і погіршується ріст коренів. Залежно від поглинання води коренями рослин і від температури можна зробити висновок про ступінь пристосованості рослин до ґрунтових температур. Види з раннім початком розвитку навесні, як правило, менш страждають від температури ґрунту, а тундрові рослини можуть поглинати воду навіть із частково замерзлого ґрунту. Квасоля, огірки, томати припиняють поглинання води навіть при -5°C .

3.3 Транспірація та кореневий тиск

У ксилемі вода потрапляє до системи так званого дальнього транспорту, тобто транспортування по ксилемним шляхам. Рух води по ксилемі забезпечується двома механізмами: транспірацією та кореневим тиском.

Транспірація. Головну роль у переміщенні води по рослині у вертикальному напрямку відіграє транспірація – це перехід води із рідкого стану у пароподібний і вихід води за межі рослини.

Транспірація потрібна для доставки мінеральних солей до всіх органів рослини, бо вони переносяться з водою. У той же час потрібно зазначити, що для переміщення мінеральних речовин існуюча швидкість транспірації завелика. Окрім цього, мінеральні речовини можуть надходити у рослину і тоді, коли транспірація відсутня, наприклад, вночі. Таким чином, поглинання мінеральних речовин суттєво не залежить від транспіраційного току, хоча швидке надходження води дозволяє кореням діставати воду із більш віддалених ділянок ґрунту.

Транспірація починається з випаровування води із мезофілу. Це випаровування іде з витратами енергії, тому приводе до охолодження листків, що важливо у спекотну погоду. Так досягається оптимальна температура для діяльності білків у листку. Однак, навряд такий ефект має вагоме значення в нормальних умовах.

У нормальних умовах вода виходить із рослини у вигляді пару. Для переходу води із стану рідини у пароподібний стан потрібна додаткова енергія, яку називають прихованою теплотою пароутворення. Джерелом цієї енергії є сонячне світло, тому транспірація відбувається вдень і, згідно з найбільш визнаною теорією транспірації – теорії зчеплення-натягу (когезії-адгезії) - якраз ця енергія забезпечує загальне протікання води через рослину.

Суть зазначеної теорії полягає в наступному. Під час транспірації вода випаровується з поверхні клітинних стінок клітин мезофілу листка за рахунок енергії сонячного світла, так званої прихованої енергії пароутворення. Ця енергія руйнує водневі зв'язки молекули води з іншими молекулами води і остання відривається з поверхні рідкої фази і переходить у пароподібний стан. Тому міжклітинний простір у листку заповнений пароподібною водою.

Клітинна мембрана плазмалема проникна для води але малопроникна для речовин, розчинених у цитоплазмі. У результаті в клітинах, які втрачають воду, концентрація речовин підвищується, а водний потенціал, відповідно, знижується. Виникає водний градієнт між даною клітиною і сусідніми, в яких концентрація речовин менша, бо вони воду не втратили і водний потенціал у них більший. Вода рухається в бік більшої концентрації і меншого водного потенціалу, сусідні клітини віддають воду першій клітині і одночасно відбирають воду у наступних, у яких водний потенціал ще більший. Цей ланцюг тягнеться до жилки листка (елементів ксилеми) і встановлює натяг води в ксилемі. Через велику силу зчеплення (когезії) молекул води між собою за рахунок сил електростатичної взаємодії цей натяг існує протягом всього стебла до кореня. На місце молекули води, що перейшла в пароподібний стан, стає нова молекула, яка за рахунок свого

дипольного заряду зв'язана з наступною, яка також підтягується і тягне за собою наступну, і так від листка до кореня. Так, вода витягується із кореня і піднімається по ксилемі на місце клітин, що випаровуються в атмосферу. Внаслідок втрати води водний потенціал клітин кореню стає меншим, ще більш від'ємним, що збільшує їх сисну силу.

На допомогу явищу зчеплення молекул води (когезії) приходить механізм „прилипання” (адгезії). Молекули води „прилипають” до стінок судин ксилеми. Це дозволяє витримати вагу стовпа води в судині та витримати воду від падіння на дно судини в корінь.

Транспірація складається з двох етапів. Перший – це випаровування, перехід води із рідкого агрегатного стану в пароподібний на поверхні клітин губчатого мезофілу. Другий – це дифузія водяного пару із міжклітинного простору в атмосферу через продихи. Продихова транспірація складає у рослин з різною товщиною кутикули від 70 до 95% від об'єму води, яка випаровується. Можлива також дифузія водяного пару не через продихи, а через кутикулу.

За допомогою продихів здійснюється регуляція кількості води, що випаровується. Замикаючі клітини продихів мають неоднакову товщину клітинних стінок. Внутрішні стінки товщі і менш еластичні за рахунок специфічного розташування міцел. Зовнішні стінки тонкі і більш еластичні. Коли в рослині достатня кількість води, замикаючі клітини продихів знаходяться в тургесцентному стані, їх зовнішні тонкі стінки розтягуються, і між клітинами збільшується отвір, через який дифундує вода. При дефіциті вологи в рослині, тургесцентність замикаючих клітин продихів знижується, вони зближуються і закривають продиховий отвір, припиняють втрату води. Продихи повинні бути відкриті вдень не лише для випаровування води, а й для надходження CO_2 .

Одностайної думки про механізм зміни тургорного тиску в замикаючих клітинах немає. За цукрово-крохмальною теорією, вдень у цих клітинах гідролізується крохмаль, підвищується концентрація цукрів, збільшується осмотичний тиск і сисна сила. Вода надходить до замикаючих клітин і продихи

відкриваються. За другою гіпотезою в замикаючих клітинах вдень підвищується концентрація іонів K^+ , в клітини надходить вода і продиhi відкриваються. Резервом катіонів калію слугують сусідні клітини. Для збереження електричної нейтральності клітини повинні мати і негативно заряджені аніони. Такими аніонами виступають іони малату (яблучна кислота). Відбувається гідроліз крохмалю до ПВК із перетворенням останньої в малат.

На інтенсивність транспірації впливає багато зовнішніх і внутрішніх факторів.

1. Світло. Продиhi відкриваються вдень, на світлі, а у товстянкових навпаки, вночі. Чому для відкриття продиhiv необхідне світло, точно не встановлено.

2. Температура. Чим вище температура, тим швидше випаровується вода із клітин мезофілу, тим більше водяних парів у листку. Підвищення температури веде до зменшення відносної вологості повітря, що збільшує градієнт молекул води між листком і атмосферою. Це приводить до того, що молекули води залишають листок з високою швидкістю, тобто інтенсивність транспірації збільшується. Але через деякий період високих температур рослини закривають продиhi для збереження вологи і транспірація припиняється.

3. Вологість повітря. За високої вологості повітря кількість води в повітрі і листку близька, водний градієнт на межі листок / атмосфера є незначним і транспірація невелика. При сухому повітрі ситуація протилежна.

4. Рух повітря (вітер). Без вітру на поверхні листка створюється повітряний шар, насичений молекулами води, який пом'якшує водний градієнт при переході листок / атмосфера. Це зменшує інтенсивність транспірації. При слабкому вітрі транспірація збільшується, при сильному продиhi закриваються і транспірація припиняється. Волоски і лусочки на листку створюють на поверхні листка окрім тіні шар спокійного повітря, насиченого вологою.

5. Площа листової поверхні. Транспірація збільшується із збільшенням загальної площі поверхні листка. Вихід у цьому випадку – зменшення листової

поверхні (хвойні). У листопадних – скидання листків період посухи або низьких температур.

6. Кутикула. Чим тонший шар кутина на поверхні листка, тим сильніша так звана кутикулярна транспірація. На верхньому боці листка кутикула товща, блискуча і частково відбиває сонячні промені. У водних рослин кутину найменше, а у рослин пустель – найбільше.

7. Кількість продихів. Чим більше продихів на одиницю площі листкової поверхні, тим більше випаровується вологи. Продихи розташовані переважно на нижньому боці листка у дводольних рослин і приблизно однаково з кожного боку – у однодольних. Більш адаптовані до посушливих умов рослини, які продихів мають менше.

Кореневий тиск. Як уже зазначалося вище, транспірація здійснюється не цілодобово, а лише вдень. У той же час надходження мінеральних речовин із кореня в надземну частину рослини здійснюється протягом доби. Надходження мінеральних речовин вночі здійснюється за допомогою так званого кореневого тиску. Що він собою являє? Вночі за рахунок діяльності білків – переносників із використанням енергії АТФ у корені в ксилемі створюється висока концентрація речовин, високий осмотичний тиск і, відповідно, зменшується значення водного потенціалу. За законами осмосу вода із ґрунту починає швидко рухатися в ксилему. В ній створюється високий тиск води, який називають корневим. Так як судини ксилеми мають мікроскопічний діаметр, вода під тиском піднімається цими судинами в надземну частину рослини. Разом із нею рухаються і мінеральні речовини. Судинні елементи ксилеми закінчуються отворами на кінці листків – гідатодами. Вода під дією кореневого тиску вночі рухається вгору і виступає вранці у цих кінцевих ксилемних отворах як краплина води - явище гутації.

Явище кореневого тиску спостерігається лише у трав'янистих рослин. Очевидно, для підняття води вгору на висоту дерев'янистої рослини у корені повинна створитися дуже велика концентрація речовин. Така надвисока концентрація речовин може бути для рослини токсичною. Таким чином, на

сьогоднішній день немає чіткого пояснення механізму підняття води вночі у дерев'янистих рослин.

Питання до семінарських занять

Заняття I

1. Обґрунтуйте значення води для існування рослини.
2. Чим відрізняється вільна та зв'язана форми води?
3. Назвіть необхідні умови безперебійного надходження води до кореневої системи рослини.
4. Визначте біологічне значення транспірації.
5. Поясніть механізм руху замикаючих клітин.
6. Поясніть, як зовнішні і внутрішні фактори впливають на інтенсивність транспірації.
7. Визначте причини виникнення та існування явища кореневого тиску.
8. Поясніть, чому явище кореневого тиску виявлене лише у трав'янистих рослин.

РОЗДІЛ 4. СТІЙКІСТЬ

Здатність рослини протистояти дії несприятливих факторів середовища називають його стійкістю. Оскільки таких несприятливих факторів багато, виникло і багато засобів захисту – від морфологічних пристосувань до метаболічних механізмів. Усі явища, пов'язані із стійкістю рослин, розглядаються у двох площинах: 1) напрямки впливу несприятливих факторів на стан рослини; 2) механізми запобігання, захисту та боротьби з небажаними наслідками такого впливу.

4.1. Стійкість до посухи та перегрівання

Для повноцінного розвитку рослин важливо, щоб опади рівномірно розподілялися протягом вегетаційного періоду. Посуха - це результат тривалої відсутності опадів, часто супроводжується високою температурою. Зазвичай вона починається із атмосферної посухи, яка характеризується низькою вологістю повітря. Надалі розвивається ґрунтова посуха, коли рослини відчують значний дефіцит вологи.

Вплив нестачі вологи на рослину. Дія посухи, в першу чергу призведе до зменшення в клітині вільної води. Руйнуються гідратні оболонки білків цитоплазми. Це позначається на функціюванні білків-ферментів синтетичного напрямку. Зменшується активність рибонуклеаз і кількість РНК різко знижується. Надалі при розвитку посухи ці зміни стосуються вже і ДНК, розпадаються і полірибосомні комплекси.

Навпаки, ферменти гідролітичної дії, наприклад, протеази, в умовах дефіциту вологи активуються, що веде до збільшення кількості низькомолекулярних білків. У наслідок гідролізу поліцукрів накопичуються розчинні вуглеводи, відтік їх із листків припиняється. Надлишок низькомолекулярних вуглеводів провокує різке підвищення інтенсивності дихання.

Через зменшення кількості вільної води збільшується концентрація вакуолярного соку, вихід іонів із клітини за градієнтом концентрації полегшується.

При дефіциті вологи інтенсивність фотосинтезу знижується. Це може бути наслідком:

1. Нестачі CO_2 через закриті продихи.
2. Порушення синтезу хлорофілів.
3. Порушення структури хлоропластів.
4. Затримки відтоку асимілятів із листків при тривалому водному дефіциті.

В умовах водного дефіциту гальмується клітинний поділ, а особливо розтяг, що приводить до формування дрібних клітин. Відповідно затримується ріст рослини.

Механізми запобігання посухи, та боротьби з нею. До таких механізмів відноситься закриття продихів, що припиняє втрату води через листки.

Корені реагують на посуху опробковінням, суберенізацією екзодерми, прискоренням диференціації клітин.

Вплив перегрівання на рослину. Під впливом високих температур $+35^{\circ}\text{C}$ і вище збільшується в'язкість цитоплазми, концентрація клітинного соку підвищується. Надалі тонопласт втрачає свою вибірккову проникність і стає більш проникним для сечовини, гліцерилу та інших молекул, які виходять із вакуолі. Відповідно концентрація клітинного соку і осмотичний тиск знижується. Надалі осмотичний тиск знову зростає через гідроліз крохмалю і збільшення вмісту моноцукрів.

Як і посуха, перегрів значно активує розпад білків. Вони розкладаються з утворенням аміаку, який діє на клітину, як отрута.

Механізми запобігання впливу перегрівання на рослину та боротьби з ним. Захистом від перегрівання може служити інтенсивна транспірація, забезпечена добре розвиненою кореневою системою. Але можливості такого захисту досить обмежені, бо перегрівання часто супроводжується дефіцитом вологи (умови

пустелі). У рослин, які ростуть в умовах пустелі - сукулентів жаростійкість визначається високою в'язкістю цитоплазми і великою кількістю зв'язаної води. У жаростійких рослин спостерігається збільшення вмісту органічних кислот, які зв'язують надлишковий аміак, утворений при розпаді білків.

4.2. Холодостійкість та морозостійкість

Стійкість рослин до низьких температур розділяють на холодостійкість – здатність рослин тривалий час існувати в умовах низьких позитивних температур (від +1 до +10⁰C) та морозостійкість – здатність витримувати температури нижче 0⁰C без суттєвих ушкоджень і зниження продуктивності.

Вплив низьких позитивних температур на рослин. Тривале незначне охолодження пошкоджує рослину сильніше, ніж жорстке, але короткочасне. Після короткочасного впливу холоду теплолюбиві рослини звичайно відновлюють нормальну життєдіяльність.

Внаслідок зниження температури порушується обмін речовин і змінюються колоїдно-хімічні властивості протоплазми. Підсилюються гідролітичні процеси. Порушується зв'язок ліпідів і білків у мембранах хлоропластів. Хлоропласти дегенерують і розпадаються. При цьому вивільняється низка ферментів і ферментативні процеси, які відбувалися у пластидах, починають здійснюватися в цитоплазмі. В'язкість цитоплазми збільшується. При одночасному зневодненні цитоплазма стає більш щільною і починається її коагуляція.

При постійному та тривалому впливові низької температури ріст рослини уповільнюється через пропорційне збільшення тривалості всіх фаз мітотичного циклу і швидкості росту за допомогою розтягу. Відбуваються зміни в напрямку дрібноклітинності, збільшується жорсткість клітинних стінок. Цитоскелет деполяризується, зменшується кількість води у протопласті за рахунок зменшення вакуолі і розростання цитоплазми. Збільшується в'язкість протопласту та його здатність утримувати воду.

Низькі температури викликають затвердіння ліпідного шару та перехід мембран із рідинно-кристалічного стану в стан гелю. Внаслідок гетерогенності мембрани такий перехід відбувається не рівномірно по всій поверхні мембрани, а в окремих її ділянках. На цих ділянках ліпідні шари переходять у новий стан, а білкові комплекси, які раніше були рівномірно розподілені по площині ліпідних шарів, витискуються за межі своїх ділянок. Щільність розташування білків на іншій поверхні ліпідного шару суттєво збільшується. Це викликає збільшення міжбілкових взаємодій, внаслідок чого ферменти, вбудовані в мембрану, інактивуються. Також відбувається деполяризація цитоскелету, що призводить до збільшення можливості руху інтегральних білків у ліпідних шарах і до зниження в'язкісних властивостей ліпідних шарів при зниженні температури.

Найбільш чутлива до холоду мембрана – плазмалема. При позаклітинному льодоутворенні та супутньому стисканні протоплазми плазмалема тісно контактує з прилягаючими до неї цитоплазматичними мембранами, зокрема – із зовнішньою мембраною хлоропластів. У місцях такого контакту пізніше плазмалема розривається при збільшенні об'єму протопласту, викликаного поглинанням води під час відтаювання позаклітинного льоду. Також при позаклітинному льодоутворенні збільшується тиск на ліпідні шари плазмалеми. Внаслідок цього вона „зморщується,” і її площа зменшується. При відтаюванні, коли тиск знижується, повинен відбуватися зворотній процес відновлення площі до попередніх розмірів. Але при зморщуванні частина ліпідного матеріалу втрачається внаслідок ендоцитозу, тому при відтаюванні мембрана розривається.

Механізми адаптації рослин до низьких позитивних температур. Будь - яке зниження в'язкості протоплазми обумовлює підвищення стійкості рослини до низьких позитивних температур, так як при цьому порушення обміну речовин відбувається пізніше. Стійкість до низьких температур не є незмінною ознакою, а виникає в результаті пристосування рослин до несприятливих температур.

Стійкість рослин до охолодження можна підвищити впливом низьких позитивних або незначних мінусових температур на насіння під час його

проростання; закалюванням ювенільних рослин холодом. Після такого впливу на ранніх етапах онтогенезу рослини надалі краще протистоять порушенню обміну речовин під час охолодження. Фотосинтетичний апарат у них більш стійкий. В'язкість цитоплазми при охолодженні підвищується значно повільніше, що сприяє збереженню нормального протікання фізіолого-біохімічних процесів.

Адаптація до низьких температур на субклітинному рівні, перш за все, проявляється у збільшенні розмірів і кількості органел. У найбільшій мірі це стосується енерговиробляючих органел – мітохондрій, а в паренхімі листка - хлоропластів. Оскільки при низьких температурах енергосинтезуюча функція клітин інгибована, розростання мітохондрій і пластид є собою компенсуючою реакцією.

Порушена рідинність ліпідних шарів може бути відновлена за рахунок дезорганізації цитоскелету, зменшення концентрації білків у ліпідному бідарі, зміни ліпідного складу мембрани.

До адаптивних змін структури клітинних мембран слід віднести безпосередній контакт зовнішніх мембран хлоропластів та мітохондрій і навіть злиття їх зовнішніх мембран. При цьому можливий обмін газами (O_2 та CO_2), НАДФН та АТФ не опосередковано через дифузію в цитоплазмі, а безпосередньо. Ці контакти сприяють підтриманню гомеостазу клітин при низьких температурах.

Адаптацією до небажаного контакту плазмалеми із зовнішньою мембраною хлоропластів під час збільшення об'єму протопласту можна вважати формування плівки, яка розташована під плазмалемою і повністю ізолює її від цитоплазматичних мембран.

У незагартованих протопластів викликане холодом зменшення поверхні плазмалеми досягається за рахунок ендоцитозної везикуляції і є незворотнім. У загартованих протопластів аналогічний ефект спостерігається за рахунок екзоцитозних вигинань мембрани і є зворотнім. У рослин, здатних переносити зиму, цитоплазма зберігає еластичність і легко відновлює свої вихідні розміри. Так, під час сезонної акліматизації клітин білої акації вторинна структура

плазмалеми сильно відрізняється від її структури в літній період. Багаточисельні інвагінації і зморшки плазмалеми дають можливість повністю поновити мембрану після відтаювання і набрякання протопласту навесні. Складчастість мембран у клітинах загартованих рослин властива не лише плазмалемі, а й зовнішній мембрані хлоропластів, що було знайдено в загартованих клітинах таких різних рослин, як плющ, ялина, шпінат.

Збільшення стійкості рослин до низьких температур досягається збагаченням мембран ліпідами. При цьому зменшується щільність розташування білкових комплексів на поверхні мембрани. Загартування рослин супроводжується змінами співвідношення різних форм ліпідів у мембранах. Інтенсивно синтезуються полярні фосфоліпіди і ненасичені жирні кислоти з довгими ланцюгами (лінолева). Збагачення мембрани цими компонентами зсуває точку фазового переходу мембрани в область більш низьких температур.

Зниження температури приводе до зміни конформації і каталітичної активності мембраннозв'язаних білків-ферментів. Структура останніх визначається нестабільною рівновагою гідрофобних і гідрофільних зв'язків, які залежать від амінокислотної послідовності білка. Збільшення в'язкосних властивостей мембрани при низьких температурах приводе до послаблення взаємодій „білок-ліпід” і посилення взаємодій „білок-водна фаза”. Внаслідок цього в ліпідному шарі мембрани відбувається вертикальна міграція білків: вони ніби виштовхуються з шару в оточуюче середовище, при цьому вони можуть повністю втратити зв'язок з мембраною. Така міграція дозволяє швидко зменшити в'язкість мембран, за рахунок зменшення частки поверхні подвійного шару, зайнятого білками. Частково виштовхнутий з ліпідного шару фермент активується.

Єдино можлива умова адаптації рослини до стрес-фактора - це нормалізація співвідношення продуктів реакцій синтетичної та гідролітичної спрямованості. Але каталітична активність більшої частини ферментів синтезу при низьких температурах сильно знижена. Компенсація відбувається за рахунок стратегії

кількісної адаптації, тобто збільшення кількості ферментів синтетичного спрямування. Так, у озимих злаків після холодового загартування вміст водорозчинних білків у паренхімі листка і в хлоропластах збільшується вдвічі. Прикладом стратегії якісної адаптації до низьких температур може бути поява „стресових” білків, які відсутні при температурах, сприятливих для росту.

Найбільш вивченою адаптацією рослин до низьких температур є накопичення водорозчинних вуглеводів: сахарози, глюкози, фруктози, рафінози та ін. Усі вони підвищують стійкість до низьких температур завдяки їх кріопротекторній дії як джерела енергії, осмотичній дії, яка зменшує інтенсивність позаклітинного льодоутворення. Так, після загартування озимих злаків вміст цукрів у листках збільшувався у 2-2,5 рази.

Вплив низьких температур на рослину. Як відомо, рослини, пошкоджені морозом, втрачають тургор, із тканин після відтаювання вода витікає легко, як із губки. Лід утворюється не всередині клітин, а в міжклітинному просторі. У рослин, які загинули від морозу, клітинні стінки залишаються неушкодженими. Причина загибелі від морозу – коагуляція протоплазми. Кристали льоду в міжклітинному просторі відтягують воду із клітин, клітинний сік стає більш концентрованим, протоплазма втрачає воду. Окрім цього, протоплазма стискається кристалами льоду, які ростуть. У результаті відбувається не обернене згортання колоїдних речовин протоплазми, - після відтавання вона є вже мертвою і втрачає вибіркову проникність. Підвищення концентрації клітинного соку при замерзанні змінює його звичайну кислотність, що також сприяє коагуляції білків.

Якщо під час замерзання в тканинах утворилося небагато льоду, то після відтавання листки виглядають в'ялими, але поступово їх тургор відновлюється, і клітини знову поглинають воду.

Якщо після замерзання рослини потрапляють під прямі сонячні промені то вони гинуть, а якщо будуть затіненими, – залишаються живими. На сонці вода, яка вийшла із клітин у міжклітинний простір швидко випаровується і рослини гинуть від висихання.

Механізми адаптації рослин до низьких температур. Основою захисту від низьких температур є хімічні зміни в клітинах. У зимовий час в листках рослин практично відсутній крохмаль, але в них накопичується багато цукрів. Цукор є речовиною, яка захищає білкові молекули від згортання при заморожуванні. Можливе загартування рослин низькими позитивними температурами. При загартуванні завжди збільшується кількість цукрів у тканинах рослин. Зміни при загартуванні полягають головним чином, у збільшенні здатності колоїдів утримувати воду. Завдяки цьому вони утримують воду при замерзанні і навіть при низьких температурах в них залишається відносно велика кількість води в рідкому стані. Окрім цього, білки цитоплазми частково гідролізуються і переходять у більш прості конформаційні форми, які не так сильно денатурують при замерзанні.

Не всі рослини здатні до загартування. Такі теплолюбиві рослини, як рис, бавовник при тривалому охолодженні не лише не отримують більшої стійкості до морозу, а просто гинуть.

4.3. Солестійкість

Солестійкість – це здатність рослин протидіяти підвищеним концентраціям неорганічних солей у ґрунті та нормально існувати в таких умовах.

Вплив підвищеної концентрації солей у середовищі на рослину. Збільшення навіть нешкідливих солей у ґрунті підвищує осмотичний тиск ґрунтового розчину, що ускладнює надходження води до рослини. Поряд із цим, деякі солі діють на рослину як специфічна отрута. Тому розділити осмотичну і токсичну дію солей важко.

Під впливом високих концентрацій солей змінюється ставлення рослин до середовища. Фактори, які позитивно впливали на рослину за нормальних умов (освітлення, температура тощо), в умовах засолення можуть діяти навіть негативно.

Негативна дія солей супроводжується порушенням у тканинах рослин нормального співвідношення основних елементів мінерального живлення. У багатьох дослідках при таких умовах зафіксовано несприятливе співвідношення солей калія і кальція. Рослина стосовно одних солей відчуває шкідливий надлишок, а по відношенню до інших - голодування.

У рослин при високій концентрації солей пошкоджується цитоплазма і вибіркове поглинання солей змінюється на пасивне надходження. Зазвичай інтенсивність обміну речовин (фотосинтез, дихання, водообмін, ферментативні реакції) у рослин на засолених ґрунтах значно нижча.

Механізми адаптації рослин до високої концентрації солей у ґрунті. Часто природу солестійкості пов'язують із величинами осмотичного тиску клітинного соку, сисною силою і проникністю протоплазми клітин. За основними адаптаційними характеристиками до вмісту солей у ґрунті рослини розділяють на дві основні групи:

- 1) галофіти – рослини з високою адаптивною здатністю до значного вмісту солей у середовищі;
- 2) глікофіти – рослини, які існують у прісних місцях з обмеженими адаптаційними можливостями до засолення ґрунтів.

Необхідно зазначити, що такий поділ є досить умовним. Існують і рослини з проміжними адаптаційними характеристиками – факультативні галофіти.

Пристосування галофітів до засолення ґрунтів досягається різними механізмами по декількох основних напрямках.

- євгалофіти (галофіти, що накопичують солі). До цієї групи відносяться найбільш солестійкі рослини, які заселяють сильно засолені і вологі ґрунти. Тривале існування рослин цієї групи в таких умовах зробило присутність солей фізіологічною необхідністю. Галофіти цієї групи мають підвищену проникність плазми клітин для солей і здатністю накопичувати велику їх кількість у своїх органах. Внаслідок цього вони мають осмотичний тиск клітинного соку, що перевищує осмотичний тиск ґрунтового розчину, а значить, і велику сисну силу.

Завдяки цьому галофіти здатні поглинати воду із надзвичайно засолених ґрунтів. Правда, залишається відкритим питання про те, чому таке накопичення солей не є токсичним для рослини.

- кріногалофіти (галофіти, які виділяють сіль). Існують як на сильно, так і на слабо засолених ґрунтах. Протоплазма клітин досить добре проникна для солей. Виділення їх на поверхню здійснюється за допомогою солевидільних залоз, кількість яких позитивно корелює із вмістом солей у ґрунті. Окрім цього, вони звільняються від надлишку солей шляхом скидання листків, переповнених солями, і через кореневі виділення.

- глікогалофіти (соленепроникні галофіти). Ця група заселяє менш засолені ґрунти. Протопласт клітин таких рослин мало проникний для солей і осмотичний тиск створюється, головним чином за рахунок накопичення водорозчинних продуктів асиміляції (вуглеводів).

- солеізолюючі галофіти. Солі, які надходять до протопласту клітин подібних рослин, локалізуються в особливих пухирчатих волосках, які суцільним шаром покривають листки. Рослини цієї групи, які ростуть на незасолених ґрунтах, не утворюють подібних волосків

До загальних механізмів солестійкості відносять також зв'язування мінеральних елементів органічними речовинами рослинної клітини. Такими речовинами можуть бути гідрофільні білки – альбуміни, які попереджають коагулюючу дію електролітів.

4.4. Стійкість до патогенних мікроорганізмів

Стійкістю до хвороб є здатність рослин попереджати, обмежувати або затримувати їх розвиток. Інфекційні хвороби рослин викликають паразитичні гриби і бактерії, віруси, фітогельмінти, паразитичні квіткові рослини.

Стійкість може бути неспецифічною, видовою і специфічною, або сортовою. Неспецифічна видова стійкість (фітоімунітет) стосується хвороб, які є неінфекційними для даного виду рослин. Завдяки фітоімунітету кожний вид

рослин інфікується лише деякими певними збудниками. Неспецифічна (сортова) стійкість стосується паразитів, здатних долати видову стійкість рослини. Саме такі специфічні патогени обумовлюють близько 90% втрат від хвороб сільськогосподарських культур.

Патогени діють на рослину–хазяїна за допомогою гідролітичних ферментів і токсинів, які вони виділяють. Ферменти розчиняють компоненти клітинних стінок, полегшуючи таким чином проникнення паразита в тканини хазяїна. Токсини паразита вбивають тканини хазяїна.

Механізми захисту від патогенних мікроорганізмів. Загальна стратегія захисту рослин полягає в тому, щоб не допустити вплив паразита на клітини, локалізувати інфекцію або знищити патогенна.

Стійкість до інфекцій побудована на різноманітних механізмах захисту.

I. Конституційні механізми. Присутні в тканинах рослини-хазяїна до інфекції:

- 1) механічні бар'єри на шляху проникнення інфекції;
- 2) виділення речовин з антибіотичними властивостями (наприклад, фітонциди);
- 3) створення в тканинах нестачі речовин, життєво важливих для росту і розвитку паразита.

Механічні бар'єри. Взаємодія рослини хазяїна і паразита відбувається на поверхні рослини. Цьому заважає шар гідрофобної кутикули. Покривні тканини також містять різноманітні антибіотичні речовини. Ці компоненти захисту існували і до інфекції, тобто забезпечували видову, або неспецифічну стійкість. Інфекція викликає активну реакцію рослини на зараження – механізми специфічної або сортової стійкості, пов'язані з механічними бар'єрами:

- а) швидка додаткова лігніфікація клітинних стінок на місці інфікування (обмеження розповсюдження паразиту і його токсинів);

б) потовщення клітинної стінки безпосередньо під місцем прикріплення паразита до листка (наприклад, під органом – присоскою - апресорієм мучнистої роси злаків);

в) утворення перидерми між некротичними і живими клітинами у місці зараження (обмеження розповсюдження паразита і його токсинів, утруднення притоку речовин до некрозу із живих клітин);

г) при проникненні патогену через корінь у провідну систему на його шляху утворюються вигинання в судинах, вкриті пектиновим чохлам – тілли.

д) Виділення речовин з антибіотичною активністю (фітонциди і феноли). Фітонциди були відкриті у 20-х роках ХХ ст. Б.П.Токінім. Це низькомолекулярні органічні речовини різноманітної природи, здатні затримувати розвиток, або вбивати мікроорганізми (аліфатичні сполуки, хінони, глікозиди з фенолами, спиртами). Фенольні сполуки інактивують екзоферменти патогенів і потрібні для синтезу лігніна. Вони накопичуються у вакуолях. При ушкодженні тканини кількість фітонцидів різко збільшується.

Вказані речовини формують лише неспецифічний видовий фітоімунітет, а специфічні для даного сорту паразити легко пристосовуються до антибіотичних речовин свого хазяїна.

II. Індукційні механізми стійкості характеризуються реакцією хазяїна на інфекцію:

- 1) підсилюється інтенсивність енергетичного обміну;
- 2) синтез речовин, які забезпечують неспецифічну стійкість;
- 3) створення додаткових механічних бар'єрів;
- 4) виникнення реакції надчутливості;
- 5) синтез фітоалексинів.

Надчутливість. Спороношення паразиту відбувається лише при контакті його з живими клітинами (джерело необхідних компонентів живлення) і при швидкому утворенні некрозу стає неможливим. Надчутливість полягає у швидкому відмиранні клітин хазяїна в місці контакту із патогеном і утворенні

некрозу, внаслідок чого спороношення стає неможливим. Таку реакцію мають лише стійкі рослини з підвищеною чутливістю на інфекцію.

Синтез фітоалексинів – це синтез низькомолекулярних антибіотичних речовин вищих рослин у відповідь на контакт з патогенами. У здорових тканинах фітоалексини відсутні. Вони мають антибактеріальні, фунгітоксичні та антинематодні властивості. Фітоалексини – кінцеві продукти метаболізму рослини, зміненої патогенами (принцип негативного зворотнього зв'язку). Внаслідок різноманітності рослин, патогенів та їх взаємодій існує і велика хімічна різноманітність фітоалексинів.

Фітоалексини синтезуються в живих клітинах, які межують із зараженими. Із останніх надходить сигнал про необхідність синтезу фітоалексинів, які надалі переміщуються в некротичні клітини. Фітоалексини зменшують ріст фітопатогенів, дезактивуючи їх екзоферменти.

Стійкість до некротрофів забезпечують такі механізми:

- а) детоксикація токсинів паразиту;
- б) втрата рослинами чутливості до спеціалізованих патотоксинів;
- в) відсутність у плазмалемі хазяїна рецепторів, здатних зв'язувати токсини;
- г) інактивація екзоферментів патогену неспецифічними інгібіторами типу фенолів;
- д) затримка синтезу екзоферментів маскуванням їх субстратів;
- є) ушкодження клітинних стінок паразита ферментами рослини хазяїна (хітіназа, глюканаза).

Питання до семінарських занять

Заняття I

1. Дайте визначення поняття стійкості і вкажіть на його біологічне значення.
2. Визначте вплив нестачі вологи на рослину та механізми адаптації до дефіциту вологи.

3. Визначте вплив перегрівання на рослину та механізми адаптації до критично високих температур.
4. Визначте вплив низьких позитивних температур на рослину та механізми адаптації до них.
5. Визначте вплив низьких температур на рослину та механізми адаптації до них.
6. Поясніть механізми захисту рослини від патогенних мікроорганізмів.
7. Чим відрізняються специфічна і неспецифічна стійкість рослини до патогенів?

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Албертс Б. Молекулярная биология клетки / Б. Албертс, Д. Брей, Дж. Льюис и др. – М.: Мир, 1994. – 517с.
2. Грин Н. Биология. В 3-х томах / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1990. – 1341с.
3. Злобін Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин / Ю. А. Злобін - Суми. «Університетська книга» 2004. – 336с.
4. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин: підручник / М. М. Мусієнко. - К.:Вища школа. 2001.- 391 с.
5. Мусієнко М. М. Екологія рослин / М. М. Мусієнко. – К. Либідь. 2006. – 440 с.
6. Полевой В. В. Физиология растений / В. В. Полевой. – М.: Высшая школа. 1989.
7. Рейв П. Современная ботаника. В 2-х томах / П. Рейв, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М.: Мир, 1990. -692с.

Фізіологія рослин. Частина II
Навчальний посібник

Автор

Москаленко Микола Павлович

Комп'ютерна верстка **Москаленко М.П.**

Здано в набір . .20. Підписано . .20. Формат 60х84/16.
Гарнітура Times. Друк ризограф. Папір офсет. Умови друк. арк. 1,0
Обл. – вид. арк. 1,0. Тираж 100.

Сумський державний педагогічний університет імені А.С. Макаренка

40007, Суми, вул. Роменська, 87

Виготовлено на обладнанні ФОП Цьома С.П.