

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Лекція 2

Тема: Фізіологія фотосинтезу та дихання рослин

Єдиним невичерпним на цей час джерелом енергії є сонячне світло. Наша зірка ще кілька мільярдів років буде здатна забезпечувати свою систему неспинним потоком енергії.

На нашій планеті (єдиній де підтверджено існує життя) всі живі організми поділяються на гетеротрофні і автотрофні в залежності від типу їх живлення і джерела енергії.

Гетеротрофи – організми, які використовують готові органічні речовини, в яких накопичена потенційна хімічна енергія (тварини, люди, гриби, рослини-паразити, деякі органи рослин, наприклад корені).

Автотрофи – організми, які здатні синтезувати органічні речовини, використовуючи при цьому сонячну або хімічну енергію.

Фотосинтез – це процес синтезу рослинами органічних речовин з неорганічних (вуглекислого газу і води) під дією електромагнітної сонячної енергії. Процес перетворення сонячної енергії в енергію хімічних зв'язків органічних сполук.

В наш час найбільш уживаним є таке розгорнуте сумарне рівняння фотосинтезу:



Джерелом вуглецю при фотосинтезі є CO_2 , джерелом водню і кисню – вода.

Датою відкриття фотосинтезу є 1771 рік.

Значення фотосинтезу:

1. Зміна складу атмосфери:
2. Синтез органічної речовини.
3. Накопичення потенційної хімічної енергії.

Виділяють п'ять основних аспектів планетарної ролі фотосинтезуючих організмів.

Накопичення органічної маси. В процесі фотосинтезу наземні рослини утворюють до 170 млрд. тонн, а рослини світового океану – до 70 млрд. тон біомаси на рік в перерахунку на суху речовину, що використовується гетеротрофними організмами.

Забезпечення постійного вмісту CO_2 в повітрі. Зв'язування CO_2 в ході фотосинтезу значною мірою компенсує його виділення в результаті інших процесів (дихання, бродіння, діяльність вулканів, виробнича діяльність людства).

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Перешкода розвитку парникового ефекту. Частина сонячного світу відбивається від поверхні Землі у вигляді теплового інфрачервоного випромінювання. CO₂ поглинає інфрачервоне випромінювання і тим самим зберігає тепло на Землі. Підвищення вмісту CO₂ в атмосфері сприяє збільшенню температури, тобто створює парниковий ефект. Це призводить до затоплення прибережних зон через підняття рівня світового океану в результаті танення льодовиків в горах і на полюсах. Проте високий вміст CO₂ в повітрі активує фотосинтез і, отже, концентрація CO₂ в повітрі знову зменшується.

Накопичення кисню в атмосфері. Спочатку в атмосфері Землі кисню було дуже мало. Зараз його вміст складає 21 % за об'ємом повітря. В основному, цей кисень є продуктом фотосинтезу. Щорічно рослини і інші фотосинтезуючі організми поставляють в атмосферу приблизно 120 млрд. тон кисню.

Озоновий екран. Озон (O₃) утворюється в результаті фотодисоціації молекул кисню під дією сонячної радіації на висоті близько 25 км. Озон затримує значну частину ультрафіолетового світла, згубного для всього живого.

Основним фотосинтезуючим органом багатьох рослин є листок. Особливості морфології, анатомії та фізіології листка повною мірою забезпечують здійснення його основної функції – фотосинтезу.

Енергія Сонця являє собою електромагнітні коливання з різними довжинами хвиль. Близько 40-45% цієї енергії припадає на область від 400 до 700 нм. Ця частина спектру сприймається як видиме світло (кольори веселки). Цей спектр, який поглинається пігментами хлорофілу називається **фотосинтетично активною радіацією (ФАР)**. Як і всі фізичні тіла листок відбиває, поглинає і пропускає падаючі на нього промені. Для фотосинтезу рослини використовують 1-2 % ФАР.

Основною фотосинтезуючою тканиною листка є хлоренхіма або мезофіл, який складається зі стовпчастої (палісадної) і губчастої паренхіми. Клітини палісадної паренхіми, на відміну від губчастої, щільно прилягають одна до одної. Мезофіл знаходиться між верхньою і нижньою епідермою.

Фотосинтезуючими органелами клітин є хлоропласти. Кількість їх у клітині може бути від одного до 100 та більше в залежності в тому числі і від їх розмірів. Вони мають форму двоякоопуклої лінзи. Довжина їх коливається в межах 3-10 мкм, діаметр – 2-3 мкм. Це напівавтономна органела клітини, оскільки для розвитку і функціонування використовує генетичну інформацію як ядерного, так і свого власного геному.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Хлоропласт оточений подвійною мембраною. Крім того, вони мають внутрішню мембранну систему, яка формує **тилакоїди**. Це плоскі диски, оточені одношаровою мембраною, які містять хлорофіл, каротиноїди, білки, що беруть участь у фотосинтетичних реакціях (фотосистеми I та II). Тилакоїди, розміщуючись одні над одними, наче стопка монет, утворюють **грани**. Грани занурені в безбарвний матрикс, який називається **стромою**. Сусідні грани з'єднані між собою одиночними тилакоїдами, які називаються **ламелами стром**. Тобто розрізняють ламели гран і ламели стром. В стромі протікають реакції темної фази фотосинтезу, в тилакоїдах – світлової.

Усі фотосинтезуючі організми містять пігменти, які здатні поглинати видиме світло, запускаючи цим самим хімічні реакції фотосинтезу.

У пластидах вищих рослин і водоростей зустрічаються пігменти трьох основних класів – **хлорофіли**, **каротиноїди** і **фікобіліни**.

Хлорофіли – це основні пігменти фотосинтезу. Саме вони надають рослині зеленого кольору (забарвлення зумовлюється променями, які відбиваються: **хлорофіл поглинає червоні і сині** промені, а відбиває – зелені). Розрізняють такі хлорофіли:

Хлорофіл «а», що має синьо-зеленувате забарвлення і є основним пігментом хлоропластів.

Хлорофіл «b» – жовто-зеленуватого забарвлення., який переносить поглинуту ним енергію на хлорофіл «а». Співвідношення хлорофілу «а» і «b» у хлоропластах більшості рослин 3:1. Це співвідношення може охарактеризувати умови зростання рослини та дати уявлення про деякі її властивості та потенційну продуктивність.

Хлорофіл «с», що входить до складу хлоропластів бурих, діатомових і золотистих водоростей.

Хлорофіл «d», знайдений у червоних водоростях.

Бактеріохлорофіли, що є пігментами фотосинтезуючих бактерій. Їх відомо принаймні чотири види.

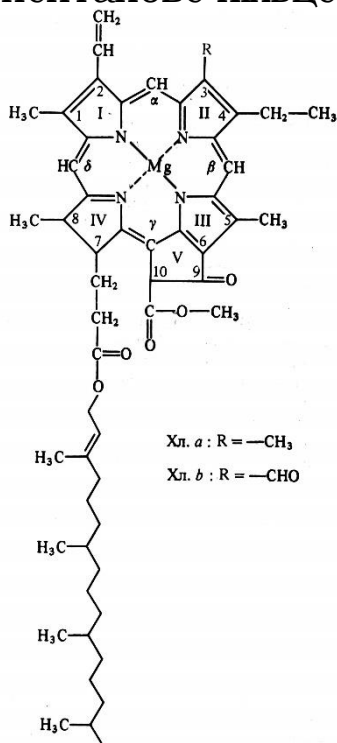
Хлорофіл «а» з хімічного погляду є складним ефіром дикарбонової кислоти хлорофіліну, в якій одна карбоксильна група заміщена на залишок метилового спирту (CH_3OH), а інша – на залишок спирту фітолу ($\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$). Залишки спиртів називаються спиртовими хвостами.

Елементарний склад хлорофілу «а» ($\text{C}_{55}\text{H}_{72}\text{O}_5\text{N}_4\text{Mg}$) і хлорофілу «b» ($\text{C}_{55}\text{H}_{70}\text{O}_6\text{N}_4\text{Mg}$) було визначено в 1914р. німецьким вченим Ріхардом Вільштеттером.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Основу молекули становить порфіринове ядро, що складається з чотирьох пірольних кілець. У центрі порфіринового ядра знаходиться атом магнію, який з'єднаний з 4-ма атомами азоту пірольних кілець. Між собою порфіринові кільця з'єднані метиновими містками. Крім того, є додаткове п'яте циклопентанове кільце, яке містить кетогрупу.



Хлорофіл «b» відрізняється від хлорофілу «a» тим, що в нього у другому пірольному кільці одна метильна група замінена альдегідною.

Молекула хлорофілу є полярною (порфіринове ядро є гідрофільним, а фітольний «хвіст» – гідрофобним), що зумовлює розміщення її в мембранах хлоропласту: фітольний «хвіст» розміщується в гідрофобній ділянці тилакоїда (відіграє роль якоря), порфіринове ядро – в гідрофільній. Молекула хлорофілу є електрично нейтральною, оскільки подвійний заряд магнію компенсується двома надлишковими електронами, які розподілені між чотирма атомами пірольних кілець.

Якщо з молекули хлорофілу видалити фітол, одержимо **хлорофілід**. У разі заміщення атома Mg²⁺ воднем утворюється **феофітин** бурого кольору.

Хлорофіл вибірково поглинає світло. Розрізняють два максимуми поглинання: в області коротких хвиль та відповідно в довгохвильовій. Хлорофіли поглинають максимально червоні (довгі хвилі) і синьо-фіолетові (короткі хвилі) промені. Спектри поглинання хлорофілу «a» – 420, 660 нм, а хлорофілу «b» – 455 і 644

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



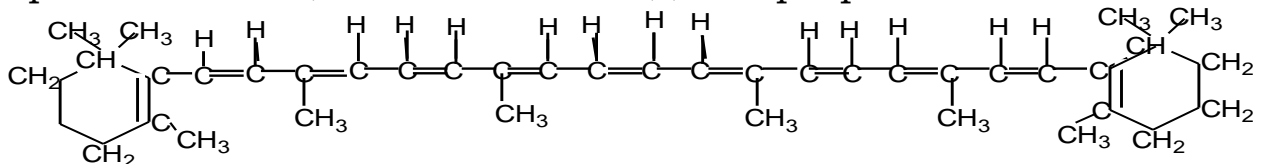
нм.

Каротиноїди – це жиророзчинні жовті, червоні, оранжеві пігменти.

Каротиноїди в хімічному плані є похідними ізопрену, містять 40 атомів вуглецю і, будучи ненасиченими вуглеводнями, містять значну кількість подвійних зв'язків, чим зумовлена їх оптична активність.

Каротиноїди поділяються на 2 групи: каротини, які мають оранжеве чи червоне забарвлення ($C_{40}H_{56}$ – β -каротин, α -каротин) і ксантофіли, жовтого забарвлення, які містять кисень ($C_{40}H_{56}O_2$ – лютеїн, $C_{40}H_{56}O_4$ – віолоксантин, ще у вищих рослин виділяють зеаксантин, антероксантин, тощо). Цікаво відмітити, що вітамін А є частиною молекули каротину.

Каротиноїди поглинають промені синьої і зеленої частин спектра, і в області спектра від 400 до 550 нм мають три основні смуги поглинання. Отже, каротиноїди відіграють роль додаткових світлозбираючих пігментів в тій частині спектру, де слабо поглинає хлорофіл. Від них енергія збудження передається на хлорофіл «а». Це особливо важливо для водних екосистем, куди проникають кванти синього і зеленого світла і відмічається дефіцит квантів червоного світла, необхідних для збудження молекули хлорофілу. Каротиноїди також відіграють роль фотопротекторів – захищають хлорофіл від фотоокислення на надто яскравому освітленні. Їх захисний ефект пояснюється здатністю каротиноїдів взаємодіяти зі збудженими молекулами кисню і хлорофілу. В цьому випадку енергія збудження хлорофілу передається на каротиноїди, а потім розсіюється у вигляді тепла. Каротиноїдам належить певна роль у статевому процесі рослин: вони надають забарвлення пелюсткам, плодам, коренеплодам, приваблюючи цим самим комах для перехресного запилення



Фікобіліни – ще одна група пігментів, які містяться у синьо-зелених та червоних водоростях. Фікобіліни являють собою тетрапірольні структури з відкритим ланцюгом, які мають систему кон'югованих подвійних зв'язків. У хімічному відношенні фікобіліни є речовинами білкової природи.

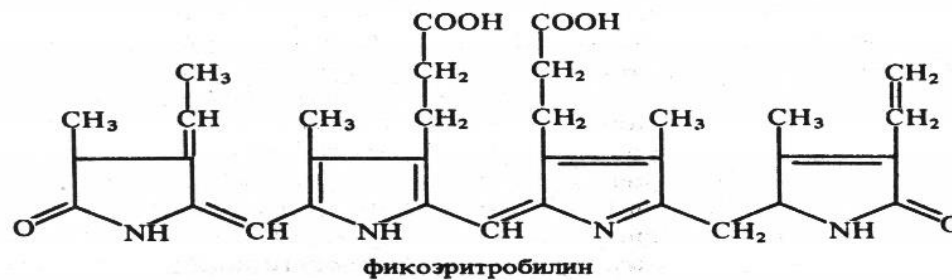
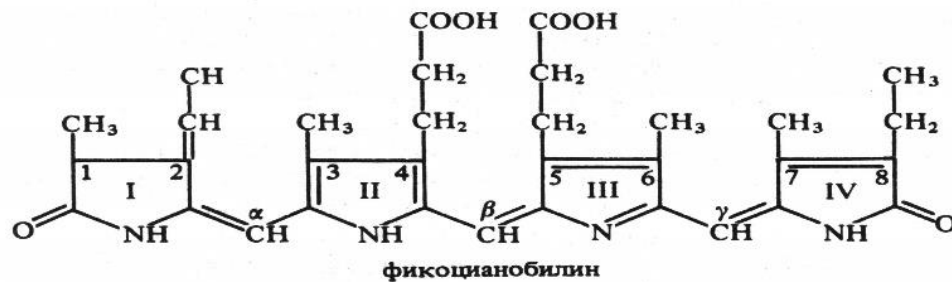
Фікобіліни є хромофорною частиною фікобіліпротеїну – глобулінподібного білка.

Виділяють такі фікобіліпротеїни: *фікоеритрини* – пігменти червоного кольору з максимумом поглинання 498-598 нм,

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



фікоціаніни – синьо-голубі пігменти з максимумом поглинання 585-630 нм і *алофікоціаніни* – сині, з максимумом поглинання 585-650 нм.



Отже, фікобіліпротеїни поглинають промені зеленої і жовтої частин спектра в зоні 500-650 нм.

Фікобіліпротеїни агрегують один з одним, утворюючи спеціальні гранули – *фікобілісоми*, які розміщуються або в стромі хлоропласта, або на поверхні мембран.

Фікобіліни, як і каротиноїди, є додатковими фотосинтетичними пігментами, оскільки поглинута ними енергія світла потім передається хлорофілу.

Фікобіліни зумовляють явище *хроматичної адаптації* водоростей в їх вертикальній зональності. Як відомо, червоні промені, як правило, не проходять глибше 34м. На глибині 177м затримуються жовті промені, 322м – зелені, 500 – сині та фіолетові. Тому біля поверхні води зростають зелені водорості, глибше синьо-зелені, ще глибше – червоні водорості.

Ще в 1905 р. англійський учений Ф. Блекмен встановив, що фотосинтез відбувається в два етапи: один з них відбувається лише на світлі – світлова фаза, інший – в темряві – темнова фаза. Світлова фаза, своєю чергою, поділяється на два етапи: фотофізичний і фотохімічний.

Самостійний характер світлових реакцій був встановлений у 1937 р. Р. Хіллом, і тому їх часто називають **реакціями Хілла**.

Світлові реакції можуть бути виражені такою загальною схемою: **світло** $12\text{H}_2\text{O} \rightarrow 12\text{H}_2 + 6\text{O}_2$.

Темнові реакції – схемою: $6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2 \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O}$.

Вперше ідею про те, що в хлоропластах існує як мінімум дві пігментні системи виказав Р.Емерсон в 1957. Виявилось, що

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



сумарний ефект (квантовий вихід) фотосинтезу був вищим при освітленні хлорели одночасно короткохвильовим (650 нм) і довгохвильовим (700 нм) світлом – *ефект посилення Емерсона*.

Пізніше вдалося виділити і вивчити комплекси **фотосистеми I** і **фотосистеми II** (ФС I, ФС II).

Кожна ФС складається з антенного або світолозбираючого комплексу (СЗК) з 200-400 молекул пігментів і реакційного центру.

До складу ФС I як реакційний центр входить димер хлорофілу a P_{700} , а антенний комплекс – це хромопротеїни, що містять 110 молекул хлорофілів a з максимумами поглинання 680-695 нм, 80-100 молекул хлорофілу b і β -каротин.

До складу ФС II як реакційний центр входить хлорофіл a P_{680} , а антенний комплекс – це хромопротеїни, що містять 40 молекул хлорофілів a з максимумами поглинання 670-683 нм, 30 молекул хлорофілу b і β -каротин.

На світловій фазі фотосинтезу відбувається поглинання світла молекулами пігментів і трансформація цієї енергії в хімічну енергію АТФ і відновленої NADPH-H⁺. Всі ці процеси здійснюються у фотохімічно активних мембранах хлоропластів і є складною системою фотофізичних і фотохімічних реакцій.

Фотофізичний етап. Роль пігментних антенних комплексів полягає в тому, щоб збирати і передавати енергію квантів світла, яку кожна молекула пігменту поглинає не частіше одного разу за 0,1с, на молекули реакційних центрів, підтримуючи його таким чином весь час у збудженому стані, «без простою». Передача енергії відбувається за принципом індуктивного резонансу, коли електричне поле навколо збудженої молекули з певною частотою коливань індукує осциляцію диполя (електрон – ядро) сусідньої (відстань не більше 10 нм) молекули і перехід її електрону в збуджений стан.

Таким чином, в антенних комплексах перенесення енергії здійснюється в ряду: каротин (400-550 нм) - хлорофіл a (650нм) - хлорофіл b (660-675 нм) - P_{680} . Швидкість резонансного перенесення енергії від молекули до молекули 10^{-10} - 10^{-9} с.

Міграція енергії до реакційного центру завершує фотофізичний етап фотосинтезу, в результаті якого енергія квантів світла трансформується в енергію збудженого стану електронів молекул реакційних центрів.

Фотохімічний етап. Молекули пігментів реакційних центрів здатні до первинного фотохімічного розділення зарядів і

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



це пов'язано з транспортом електронів по електронтранспортному ланцюгу тілакоїдної мембрани.

В реакційному центрі ФСII первинним донором електронів служить P_{680} , а первинним акцептором – білок феофетін (Фф). В реакційному центрі ФСI – донор – P_{700} , акцептор – мономерна форма хлорофілу a_{695} (A_1). Вторинними акцепторами є: в ФС I – заліzosіркові білки A_2 і A_B та фередоксин (Фд); в ФС II – пластохінони (Q_A , Q_B і PQ).

Нециклічний і циклічний транспорт електронів (Z-схема).

Вперше принцип Z- схеми послідовних реакцій транспорту електронів був розроблений Р.Хілом і Ф.Бендалом в 1960 році і є загальноновизнаним.

У ФС II димер P_{680} , поглинувши енергію 2 квантів переходить в збуджений стан і віддає 2 електрони Фф. Від Фф електрони передаються на пластохінони Q_A , Q_B , потім на пул ліпідорозчинних молекул PQ, які переносять електрони і протони крізь ліпідну фазу мембрани на заліzosірковий білок Ріске FeS_R і цитохром f (гемопротеїн) цитохромного комплексу b_6-f , відновлюючи білок пластоціанін, який містить Cu (Пц).

Вакантні місця («дірки») в P_{680} заповнюються двома електронами з переносника електронів Z, що містить марганець, який у свою чергу відновлюється за участю системи S. Окислений білковий комплекс S зв'язує воду (фотоліз) і відновлюється за рахунок електронів води. Для здійснення цих реакцій в білковому комплексі S необхідні Mn і Cl-. Крім електронів при фотолізі води утворюються протони H^+ , які накопичуються у тілакоїдному просторі і вивільняється молекулярний кисень, який виділяється в атмосферу, збагачуючи її на цей газ.

При збудженні P_{700} в реакційному центрі ФСI 2 електрона захоплюються мономерною формою хлорофілу a (A_1) і передаються послідовно на A_2 , A_B і Фд, з якого електрони за допомогою NADP-оксидоредуктази (з FAD у якості кофактору) йдуть на відновлення NADP⁺.

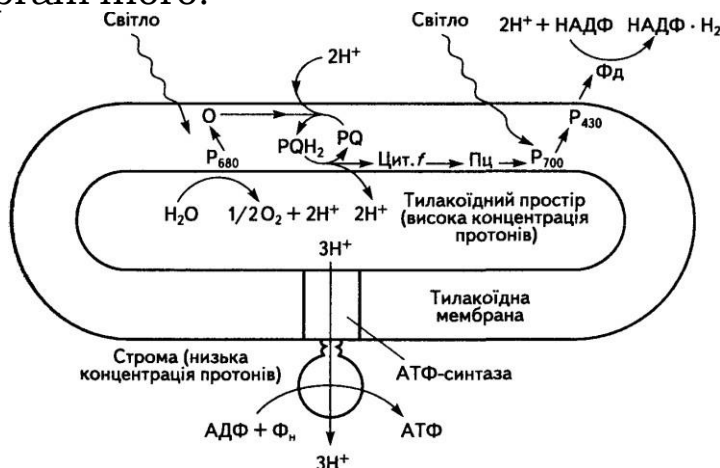
На вакантні місця в P_{700} переходять електрони з Пц і нециклічний ланцюг перенесення електронів таким чином замикається.

Разом з нециклічним в мембранах хлоропластів функціонує циклічний транспорт електронів, який включає тільки ФСI і комплекс цитохромів b_6-f . В цьому випадку NADP⁺ не відновлюється і енергія, що вивільняється, використовується лише для фосфорилування ADP.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Фотофосфорилування. Енергія, що вивільняється при транспорті електронів від P_{680} ($E_0 = -0,8В$) до P_{700} ($E_0 = +0,4В$), складає >50 кДж та використовується для синтезу АТФ з АДФ і фосфору неорганічного.



Механізм фотофосфорилування, пов'язаного з діяльністю електротранспортного ланцюга, пояснює хеміосмотична теорія П.Мітчелла. Сутність теорії полягає в наступному. Ланцюг переносників електронів і протонів, працюючий відповідно до окислювально-відновного градієнта, перешнуровує мембрану таким чином, що трансмембранне перенесення електронів і протонів H^+ в одну сторону сполучається з перенесенням у зворотний бік тільки електронів. В результаті функціонування такого механізму (H^+ -помпи) по одну сторону мембрани накопичується надлишок H^+ і виникає електрохімічний (тобто електричний і концентраційний) градієнт іонів H^+ , який служить формою запасання енергії. Зворотний пасивний виток протонів H^+ крізь протонний канал H^+ -АТФ-ази супроводжується утворенням високоенергетичного зв'язку АТФ.

В результаті фотохімічних реакцій в хлоропластах створюється необхідний рівень АТФ і $NADPH \cdot H^+$, які необхідні для функціонування темної стадії фотосинтезу, де CO_2 відновлюється до вуглеводу.

Існують різні шляхи відновлення CO_2 .

1) C_3 -фотосинтез або цикл Кальвіна.

Цей спосіб асиміляції властивий всім рослинам і був вперше описаний американським біохіміком М.Кальвіном в 1956 р. За допомогою міченого $^{14}CO_2$ вдалося знайти, що первинним стійким продуктом фіксації вуглекислого газу є C_3 – сполука – фосфогліцерінова кислота (ФГК). Це й дало назву шляху. Первинним акцептором CO_2 є рибулозо-1,5-біфосфат (РБФ). Весь процес складається з трьох етапів:

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Карбоксилювання. Молекула рибулозо-5-фосфата фосфорилується за участю АТФ, а до утвореного РДФ за допомогою РДФ-карбоксилази приєднується CO_2 , що поступив в мезофіл крізь продихи. Одержаний продукт тут же розпадається на дві тріози : дві молекули 3-ФГК.

Фаза відновлення. 3-ФГК відновлюється до 3-ФГА (альдегіду) в два етапи: спочатку відбувається фосфорилування 3-ФГК за допомогою АТФ до 1,3-ФГК, а потім її відновлення до 1,3-ФГА за допомогою $\text{NADPH}\cdot\text{H}^+$ і дегідрогенази фосфоглицеринового альдегіду.

Фаза регенерації первинного акцептора CO_2 і синтезу кінцевого продукту фотосинтезу. При фіксації 3 молекул CO_2 з тих, шести 3-ФГА, що утворилися, п'ять використовуються для регенерації рибулозо-5-фосфата, а один йде на синтез глюкози. Регенерація здійснюється за допомогою ферментів ізомераз, транскетолаз і альдолаз крізь проміжні C_4 , C_6 , C_7 -сполуки.

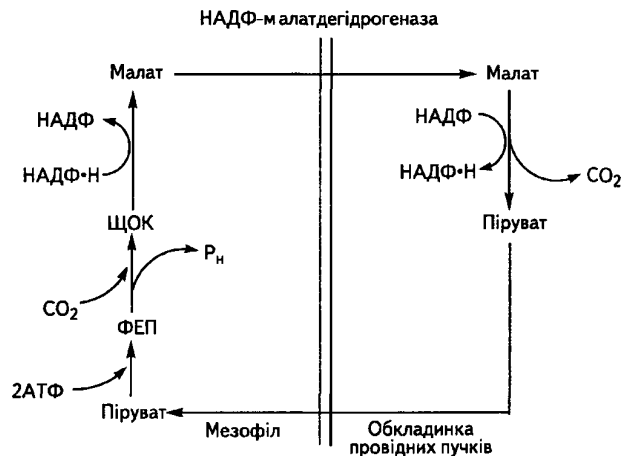
З невикористаної шостої молекули 3-ФГА, що залишилася, при повторенні циклу синтезується фруктозо-1,6-діфосфат, з якого можуть утворюватися глюкоза, сахароза і крохмаль.

2) C_4 -шлях фотосинтезу (Цикл Хетча і Слека).

До групи рослин з C_4 -шляхом фотосинтезу відносяться цукровий очерет, кукурудза, сорго і ін. Листя цих рослин містить два різні типи хлоропластів: хлоропласти звичайного вигляду – в клітинах мезофілу і велику кількість крупних хлоропластів в клітинах, оточуючих провідні пучки (обкладка).

CO_2 потрапляє в цитоплазму клітин мезофілу, де за участю ФЕП-карбоксилази вступає в реакцію з фосфоенолпіруватом (ФЕП), утворюючи щавелевооцтову кислоту (оксалоацетат). Потім вже в хлоропластах оксалоацетат відновлюється до яблучної кислоти (малата) за рахунок $\text{NADPH}\cdot\text{H}^+$, що утворюється в ході світлової стадії фотосинтезу. Потім малат переноситься в хлоропласти клітин обкладки судинного пучка, де він декарбоксилюється малатдегідрогеназою декарбоксилюючою до пірувата та CO_2 . CO_2 вступає в цикл Кальвіна, а піруват повертається в хлоропласти клітин мезофілу.

Така компартменталізація процесу фіксації і використання CO_2 дозволяє рослинам з C_4 -метаболизмом здійснювати фотосинтез навіть при закритих продихах (в посушливі або засолені умови), оскільки хлоропласти клітин обкладки використовують як донор CO_2 малат, що утворився раніше. C_4 -рослини можуть також використовувати CO_2 , що виникає при фотодиханні.



Порівняння С3-рослин і С4-рослин

	С3-рослини	С4-рослини
Фіксація CO ₂	Один раз	Двічі: у клітинах мезофілу і клітинах обкладки
Акцептор CO ₂	РуБФ (С5-сполука)	1- й – ФЕП (С3-сполука) 2- й – РуБФ (С5-сполука)
Фермент, що фіксує CO ₂	РуБФ-карбоксилаза – недостатньо активний	У клітинах мезофілу: ФЕП-карбоксилаза – активний; у клітинах обкладки: РуБФ-карбоксилаза – достатньо активний, оскільки багато CO ₂
1-й продукт фотосинтезу	С3-сполука – ФГК	С4-сполука – ЩОК, малат
Анатомічні особливості листка	Хлоропласти одного типу	Кранц-анатомія: клітини 2-х типів з різними хлоропластами. У клітинах обкладки хлоропласти великі, без гран, з крохмальними зернами; у клітинах мезофілу – дрібні, з гранами
Фотодихання	Присутнє	Пригнічене через велику кількість CO ₂
Продуктивність	Врожай нижчий, ніж у С4-рослин	Врожай вищий, ніж у С3-рослин

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



3) САМ-метаболізм (за типом толстянкових)

У сукулентів спостерігається добовий цикл метаболізму C_4 -кислот з утворенням яблучної кислоти вночі. Цей тип фотосинтезу називають САМ-метаболізм (crassulacean acid metabolism). Продихи цих рослин вдень за звичай закриті, що запобігає втраті води, і відкриваються вночі. CO_2 поступає в листя, де взаємодіє з ФЕП, утворюючи щавелевооцтову кислоту (оксалоацетат), яка відновлюється до яблучної кислоти. Вона накопичується у вакуолях клітин листка, що призводить до підкислення клітинного соку в нічний час.

Вдень в умовах високої температури, коли продихи закриті, малат транспортується з вакуолей в цитоплазму і там декарбоксилується за участю малатдегідрогенази декарбоксилуючої (малік-ензима) з утворенням CO_2 і пірувату. CO_2 поступає в хлоропласти і включається в них в цикл Кальвіна, беручи участь в синтезі вуглеводів.

Фотодихання – це процес вивільнення CO_2 і поглинання O_2 , що активується світлом, тобто процес, зворотній фотосинтезу. Цей процес посилюється при низькому вмісті CO_2 і високих концентраціях O_2 або при підвищенні температури. В цих умовах РДФ-карбоксилаза в хлоропластах може функціонувати як оксигеназа, яка каталізує окислювальне розщеплення рибулозо-1,5-діфосфата на 3-ФГК і 2-фосфогліколеву кислоту, яка дефосфорилується в гліколеву кислоту.

Гліколат з хлоропластів поступає в пероксисому і там окислюється до гліюксилата. Перекис водню, що при цьому утворюється, усувається каталазою. Гліюксилат амінується, перетворюючись на гліцин і транспортується в мітохондрію.

В мітохондрії з двох молекул гліцину утворюється серін і вивільняється CO_2 . Серін може знову поступати в пероксисому, де трансамінується з піруватом. Утворений гідроксіпіруват відновлюється до гліцерата, який може знову поступати в хлоропласти і включатися в цикл Кальвіна.

У C_4 -рослин CO_2 , що вивільняється при фотодиханні, перехоплюється в клітинах мезофілу, де з нього утворюються оксалоацетат і малат.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Екологія фотосинтезу.

Фотосинтез здійснюється в напівавтономних органелах – хлоропластах. Проте він значною мірою контролюється іншими процесами, що відбуваються в рослині, і факторами зовнішнього середовища.

Відтік асимілянтів. Накопичення фотоасимілянтів в хлоропластах і в навколопластидному просторі призводить до інгібування ферментів, що беруть участь у фотосинтезі.

Вік листа і рослини. В ході росту листа інтенсивність фотосинтезу збільшується. Після закінчення росту листа вона поступово знижується. У багатьох однорічних рослин інтенсивність фотосинтезу сягає максимуму у фазі бутонізації і цвітіння, а потім знижується.

Світло. Є нижній поріг освітленості, при якому рослини починають фотосинтезувати. Потім залежність інтенсивності фотосинтезу від освітленості має логарифмічний характер з подальшим виходом на плато. Кут нахилу кривої залежності інтенсивності фотосинтезу від освітленості залежить від впливу інших чинників. Так, у світлолюбних рослин вона виходить на плато при значно більш високій освітленості, ніж у тіньовитривалих рослин. Рівень освітлення, при якому поглинання CO_2 в ході фотосинтезу дорівнює виділенню CO_2 в процесі дихання, називається *компенсаційним пунктом*.

Важливим є і спектральний склад світла. При освітленні червоним світлом утворюються переважно вуглеводи, синім - аміно- і органічні кислоти.

Температура. При низькій освітленості фотосинтез йде з однаковою швидкістю при 15 і 25°C. Це пояснюється тим, що при низькій освітленості інтенсивність фотосинтезу залежить від швидкості світлових реакцій. При високій освітленості інтенсивність фотосинтезу лімітується швидкістю темнових реакцій і Q_{10} приблизно дорівнює 2. Для більшості рослин C_3 -типу оптимальна температура 20-25°C, для рослин C_4 -типу - 25-40°C. При температурі вище за оптимальну інтенсивність фотосинтезу знижується через інактивацію ферментів хлоропластів і закриття продихових щілин.

Вміст CO_2 в повітрі. Підвищення вмісту CO_2 з 0,03 % до 0,3 % викликає збільшення інтенсивності фотосинтезу. Подальше зростання концентрації CO_2 до 1 % не позначається на фотосинтезі, але більш високий рівень CO_2 в повітрі призводить до депресії фотосинтезу. Високі концентрації CO_2 особливо несприятливі при високому рівні освітленості, оскільки

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



відбувається інгібування темнових реакцій. Вплив вмісту вуглекислого газу на фотосинтез залежить від виду рослини.

Водозабезпечення. При значному водному дефіциті інтенсивність фотосинтезу знижується через закриття продихів, що зменшує надходження CO_2 в листя, знижує транспірацію і призводить до підвищення температури листка. Крім того, зневоднення змінює конформацію і, отже, активність ферментів.

Вміст кисню в повітрі, в середньому, дорівнює 21 %. Підвищення концентрації або відсутність кисню для фотосинтезу є несприятливим. Кисень знижує активність рибулозодіфосфаткарбоксилази.

Мінеральне живлення. Виключення будь-якого елемента мінерального живлення негативно позначається на фотосинтезі. Особливо важливі такі елементи як фосфор, магній, залізо, марганець, мідь, калій і азот. На всіх етапах фотосинтезу беруть участь фосфорильовані сполуки. Калій активує процеси фосфорилування і бере участь у відкритті продихів. Магній входить до складу хлорофілів, активує реакції карбоксилювання і відновлення НАДР. Залізо необхідне для синтезу хлорофілів. Марганець бере участь у фотолізі води. Мідь входить до складу пластоціаніну. Азот необхідний для формування хлоропластів і утворення пігментів.

Утворені в результаті фотосинтезу вуглеводи та інші органічні речовини використовуються клітинами рослинного організму (і тваринними організмами також) як поживні речовини. Найважливішим етапом живлення органічними речовинами на клітинному рівні виступає процес дихання.

Дихання – це складний, багатоступінчастий процес біологічного окиснення органічних речовин з використанням O_2 до простих неорганічних сполук CO_2 і H_2O з вивільненням енергії, яка використовується на життєдіяльність організму.

Значення дихання:

1. В процесі дихання відбувається дисиміляція органічних речовин з вивільненням енергії, яка запасується у вигляді макроергічної сполуки АТФ.

2. В процесі дихання утворюються проміжні продукти, що використовуються для синтезу інших сполук (амінокислоти, білки, пігменти (хлорофіли, каротиноїди), нуклеїнові кислоти, алкалоїди тощо).

3. Вода, яка утворюється в процесі дихання використовується рослиною при дефіциті води.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Значення дихання не обмежується тим, що цей процес поставляє енергію. Дихання, подібно до фотосинтезу, складний окислювально-відновний процес, що йде через етапів. На його проміжних стадіях утворюються органічні сполуки (органічні кислоти і пентози), які потім використовуються в різних метаболічних реакціях. Крім того, вода, що утворюється при диханні, в крайніх умовах зневоднення може бути використана рослиною і захистити організм від загибелі.

Таким чином, дихання – центральний метаболічний процес, що переплітається зв'язками іншими процесами обміну.

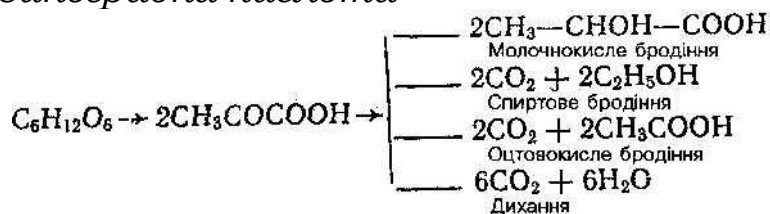
Основні положення теорії біологічного окиснення такі:

- обов'язковим учасником дихання є вода;
- вода, поряд із субстратом, який окиснюється, виконує функцію донора водню;
- у процесі дихання беруть участь специфічні активатори водню, які вилучають водень зі субстрату;
- перші етапи дихання є анаеробними і не вимагають присутності молекулярного кисню;
- молекулярний кисень необхідний на завершальному етапі дихання для регенерації акцепторів водню з утворенням води.

Розщеплення органічних речовин називають *дисиміляцією* або *катаболізмом*. Цей процес відбувається або анаеробно, тоді він називається **бродинням**, або аеробно – **диханням**.

Бродіння відкрив в 1860 р. Луї Пастер.

Бродіння є початковим етапом дихання. С.П. Костичев дослідив, що проміжним продуктом усіх бродінь і дихання є *пірвіноградна кислота*



Залежно від напрямку перетворень ПВК відбувається певне бродіння або при наявності кисню повне окислення до CO_2 та H_2O .

Таким чином, саме С.П. Костичев в 1910 р. обґрунтував теорію про генетичний зв'язок дихання і бродіння, згідно з якою анаеробний розклад цукрів – початкова фаза, яка є спільною як для процесу бродіння, так, і для процесу дихання

Процес бродіння більш давній тип дисиміляції, ніж дихання. В енергетичному відношенні він менш вигідний, тому що для

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



одержання тієї самої кількості енергії при бродінні витрачається значно більше субстрату, ніж при диханні. Адже при диханні органічна речовина повністю перетворюється на H_2O та CO_2 і при цьому виділяється значна кількість енергії. В той же час при бродінні органічна речовина не розкладається до кінця, тому накопичуються різні багаті на енергію продукти (спирти, молочна кислота та ін.). Доступ кисню забезпечує рослині значно менші витрати енергетичного матеріалу. Таке неоднакове відношення до використання енергетичного матеріалу виникло в процесі еволюції і є одним з найважливіших пристосувань до умов життя.

Слід розрізняти:

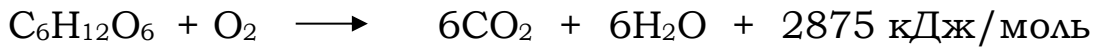
- Зовнішнє дихання – обмін газів між організмом і середовищем.
- Внутрішнє дихання – внутрішньоклітинні біохімічні процеси, які супроводжуються виділенням енергії.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Клітинне дихання – це окислювальний, за участю O_2 розпад органічних поживних речовин, що супроводжується утворенням хімічно активних метаболітів і вивільненням енергії, яка використовується клітинами для процесів життєдіяльності.

Сумарне рівняння дихання:



Існує два основні шляхи перетворення дихального субстрата або окислення вуглеводів:

1. Дихотомічний: гліколіз + цикл Кребса;

2. Апотомічний: пентозофосфатний шлях.

Відносна роль цих шляхів дихання може мінятися залежно від типу рослин, віку, фази розвитку, а також залежно від умов зовнішнього середовища (наприклад, дихання здійснюється в діапазоні температур $-50 \dots +50 \text{ }^\circ\text{C}$).

Основним дихальним субстратом є вуглеводи. Також як субстрати використовуються білки, жири, органічні речовини. Жири, білки як субстрати дихання використовуються, наприклад, під час проростання насіння. Розщепленню субстратів у процесі дихання передують гідроліз: вуглеводів – до моносахаридів, жирів – до гліцерину, білків – до амінокислот.

Для характеристики якості і типу дихального субстрату використовується *дихальний коефіцієнт*.

Дихальний коефіцієнт – це співвідношення об'єму виділеного вуглекислого газу до об'єму поглинутого кисню в процесі дихання:

$$ДК = V_{CO_2} / V_{O_2}$$

Якщо на дихання використовуються:

вуглеводи – то $ДК = 1$;

білки і жири – $ДК < 1$ (субстрати багаті на водень, тому кисень окиснює не лише вуглець, а водень);

органічні кислоти – $ДК > 1$ (субстрат багатий на кисень).

Збільшення $ДК$ спостерігається й тоді, коли дихання пов'язане з бродінням. В першу чергу рослини використовують як дихальний матеріал вуглеводи. При нестачі вуглеводів можуть бути використані і інші субстрати.

Окиснення субстратів у ході дихання здійснюється ферментами

Існує 4 способи окиснення:

1. Віднімання e^- ;

2. Віднімання водню;

3. Приєднання O_2 ;

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



4. Утворення проміжної гідратованої сполуки з подальшим відніманням двох електронів і протонів.

Оскільки окиснення однієї речовини – Д (донора e^- чи H^+) пов'язано з відновленням іншої сполуки – А (їх акцептора), то ферменти (Ф), які каталізують ці реакції, називають **оксидоредуктазами** (каталізують реакції окиснення-відновлення)

Їх ділять на 4 підкласи:

1. Дегідрогенази – вони активують і переносять водень субстрату (активатори водню):

а) анаеробні (піридинові) – переносять водень не на кисень, а на якийсь інший акцептор, яким часто виступає інша дегідрогеназа. Анаеробні дегідрогенази – це протеїди, двохкомпонентні ферменти, коферментами яких є НАД⁺ (алкоголь-, лактат-, малатдегідрогенази) або НАДФ⁺ (ізоцитрат-, глюкозофосфатдегідрогенази).

б) аеробні (флавінові) – переносять водень та e^- з окиснюваної речовини безпосередньо на кисень повітря або оксидази цитохромної системи. Це також двокомпонентні ферменти – флавопротеїни. Крім білку до їх складу входить міцно зв'язана простетична група – рибофлавін (вітамін В2).

Розрізняють два коферменти цієї групи: флавінмононуклеотид (ФМН) і флавінаденіндинуклеотид (ФАД).

2. Оксидази – ферменти, які активують кисень (можна сказати, що це аеробні дегідрогенази), тобто здатні транспортувати електрони від окиснювального субстрату лише на кисень. При цьому утворюються вода, якщо на O_2 переноситься 4 e^- , пероксид водню, якщо переноситься 2 e^- , супероксидний аніон кисню (O^-), якщо на O_2 переноситься 1 e^- .

H_2O_2 і O^- – токсичні і в клітинах швидко трансформуються на воду й кисень.

а) залізовмісні – простетична група представлена залізом (каталаза, пероксидаза, цитохромоксидаза). Серед залізовмісних оксидаз важливу роль відіграють ферменти **цитохромної системи**. До неї входять цитохроми (b, c1, c) і цитохромоксидаза (цит. a+a3). Уся система передає e^- від флавопротеїнів на молекулу кисню. В ланцюгу дихання напрям передачі e^- визначається величиною окисно-відновного потенціалу цитохромів:

б) мідьвмісні (поліфенолоксидаза, аскорбатоксидаза).

3. До ферментів, які активують кисень відносять оксигенази. В результаті кисень приєднується до молекули субстрату:

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



- диоксигенази – приєднують 2 атоми кисню;
- гідроксилази – приєднують 1 атом кисню (монооксигенази). В якості донора e^- оксигенази використовують НАД(Ф)Н, ФАДН₂ та ін. Беруть участь у гідроксилюванні багатьох ендогенних сполук (амінокислот, фенолів, стеринів), а також у детоксикації чужорідних токсичних речовин.

4. Допоміжні ферменти:

- а) фосфорилази (каталізують утворення фосфорних ефірів);
- б) ізомерази (перетворення сполук);
- в) карбоксилази (відщеплюють від сполук CO₂);
- г) трансферази (перенесення різних груп).

Розрізняють три етапи дихання:

Деполімеризація – гідроліз складних полімерних сполук на більш прості. Цей процес відбувається в цитоплазмі.

Анаеробне (неповне) окиснення. Цей процес також відбувається в цитоплазмі. Це розщеплення глюкози до ПВК (гліколіз), жирних кислот до ацетил КоА, амінокислот до кетокислот тощо.

Аеробне окиснення (повне), своєю чергою, включає 3 стадії:

Активування ПВК (відбувається в матриксі мітохондрій);

Перетворення ПВК в циклі Кребса (матрикс мітохондрій);

Перенесення електронів по ЕТЛ до O₂ (внутрішня мембрана мітохондрій). Саме на цьому етапі потрібен кисень.

Гліколіз – це процес розщеплення глюкози до 2-х молекул ПВК з утворенням АТФ. Гліколіз є спільним початковим етапом аеробного дихання та всіх типів бродіння.

Хоча гліколіз – процес анаеробний, однак часто він може відбуватися і за наявності кисню. Оскільки у вищих рослин стан анаеробіозу буває досить рідко, в клітинах вищих рослин гліколіз відбувається, як правило, в присутності кисню.

Гліколіз – найважливіший метаболічний шлях процесу дихання, оскільки він генерує енергію у формі АТФ у клітинах, де не відбувається фотосинтез. Особливо важливе його значення в нефотосинтезуючих органах і в тканинах насіння, що проростає.

Гліколіз складається із 3-х стадій:

Підготовчий етап – фосфорилування гексози (глюкози) і її розщеплення на дві фосфотріози. Глюкоза фосфорилується АТФ. Завершується цей етап утворенням фруктозо-1,6- дифосфату. В результаті витрачаються 2 молекули АТФ.

Перше субстратне фосфорилування, яке починається з

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

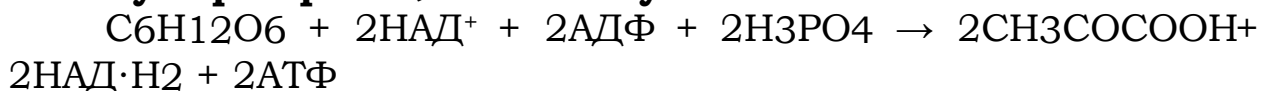


3- ФГА (фосфогліцеринний альдегід) і закінчується 3-фосфогліцеринною кислотою (3-ФГК). В результаті 2 етапу гліколізу утворюються на кожен тріоду (їх дві) 1 мол **АТФ** і відновлений **НАДН₂**.

Друге субстратне фосфорильовання. 3-ФГК через 2-ФГК перетворюється у фосфоенолпіруват – сполуку, яка містить високоенергетичний фосфатний зв'язок. Цей фосфат при участі **піруваткінази** передається на АДФ з утворенням АТФ (на кожен тріоду 1 мол. АТФ), а енолпіруват переходить у більш стабільну форму – піруват.

Продуктами гліколізу є 2АТФ, 2НАД·Н₂ і 2 ПВК.

Сумарна реакція гліколізу:



Енергетичний вихід гліколізу:

На 2 і 3 етапах гліколізу утворюється 4 мол. АТФ і 2 мол. НАДН₂, а на першому витрачається 2 мол. АТФ. 1 мол. НАДН₂ енергетично рівноцінна 3-м молекулам АТФ. Таким чином, у процесі гліколізу утворюється **8 мол. АТФ**.

Вільна Е гідролізу 1 мол АТФ = 41,87 кДж/моль (10 ккал), 8 мол. АТФ дають 335 кДж/моль (80 ккал).

В результаті гліколізу звільняється 4 атоми водню, які транспортуються до електронно-транспортного ланцюга в мітохондрії.

Функції гліколізу в клітині:

- здійснює зв'язок між субстратами дихання й циклом Кребса;
- постачає на потреби клітини АТФ і НАДН (в умовах аноксії - основне джерело АТФ);
- продукує інтермедіати, необхідні для синтетичних процесів у клітині;
- у хлоропластах – дає АТФ; метаболізує крохмаль у тріози, які експортуються з хлоропластів.

Остаточна участь ПВК, яка утворилась в процесі гліколізу залежить від наявності в клітині кисню.

В анаеробних умовах піруват зброджує й перетворюється на етанол або молочну кислоту.

В аеробних – піруват переноситься **до мітохондрій**, де окиснюється повністю до CO₂ з виділенням значної кількості енергії

Схема окиснення ди- і трикарбонових кислот була запропонована англійським біохіміком Гансом Кребсом в 1937 р.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



(вивчав взаємоперетворення різних органічних кислот і їх вплив на дихання літального м'яза голуба), за що він був удостоєний Нобелівської премії.

Функціонування такого циклу в рослинних клітинах першим дослідив англійський дослідник А.Чібнел (1939).

Окиснення пірувату відбувається у дві стадії:

- окиснювальне декарбоксилювання пірувату до ацетил-КоА (утворюється ацетил-КоА, 1 мол. НАД·Н₂, 1 мол. СО₂);
- окиснення залишку ацетил-КоА в циклі Кребса (вивільняється по 6 мол. СО₂ і Н₂О).

В **циклі Кребса** при наявності кисню піруват повністю окислюється до СО₂ і Н₂О. Усі ділянки цього процесу локалізовані в матриксі або на внутрішній поверхні мітохондрій. Виділяють 8 етапів

Безпосередньо в циклі окислюється не сам піруват, а його похідне – ацетил-СоА. Тому перший етап – це утворення активного ацетилу в ході окисного декарбоксилювання. Цей процес здійснюється за участі **піруватдегідрогеназного мультиферментного комплексу** (входять 3 ферменти і 5 коферментів – тіамінпірофосфат, ліпоєва кислота, КоА-SH, НАД⁺, ФАД⁺). В ході складних перетворень через проміжні сполуки з коферментами з ПВК утворюються ацетил-КоА (із високоенергетичним тіоефірним зв'язком), СО₂ і НАДН₂.

Цикл Кребса починається із взаємодії ацетил-КоА з енольною формою щавлево-оцтової кислоти, які при дії **цитратсинтази** перетворюються в лимонну к-ту (цитрат). При цьому витрачається енергія тіоефірного зв'язку.

Наступний етап циклу включає дві реакції (перша – дегідратація цитрату, з утворенням цисаконітової кислоти, друга – гідратація цисаконітату з утворенням ізоцитрату). Перша реакція каталізується цитразою, друга – цисаконітазою.

Перша окисно-відновна реакція (ОВР). Ізолимонна к-та під дією НАД-залежної **ізоцитратдегідрогенази** окиснюється в нестійку сполуку – щавлевоянтарну к-ту, яка декарбоксилюється з утворенням α-кетоглутарової кислоти (виділяється вуглекислий газ).

Друга окисно-відновна реакція. α-кетоглутарат піддається реакції окиснювального декарбоксилювання → α-**кетоглутарат-дегідрогеназний мультиферментний комплекс** — в результаті чого виділяється СО₂, утворюється НАДН₂ і сукциніл-КоА – високоенергетичний тіоефір.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



При участі **сукцинатсинтази** із сукцинілу-КоА, АДФ і H_3PO_4 утворюється сукцинат (янтарна (бурштинова) к-та), АТФ (субстратне фосфорилування – єдина реакція безпосереднього утворення макроергічного фосфатного зв'язку в циклі Кребса), регенерує молекула КоА (спочатку з ГДФ і H_3PO_4 утворюється ГТФ, яка при взаємодії з АДФ утворює АТФ).

Третя ОВР. Далі янтарна (бурштинова) к-та (сукцинат) окиснюється до фумарової. Акцептором протону в реакції є ФАД. Утворюється ФАДН₂.

Фумарова к-та, приєднуючи H_2O (гідратація), перетворюється в яблучну (малат).

Четверта ОВР. Яблучна з допомогою **малатдегідрогенази** окиснюється в щавлевоцтову, яка самочинно переходить в енольну форму, реагуючи з черговою молекулою ацетил-КоА і цикл повторюється.

В результаті одного обороту циклу при окисненні пірувату використовуються 3 молекули H_2O , виділяється 3 молекули CO_2 , 4 НАДН₂, 1 ФАДН₂, 1 АТФ. Отже, виділяється 5 пар атомів водню.

Оскільки 1 мол. НАДН₂ = 3-м молекулам АТФ, 1 мол. ФАД = 2 мол. АТФ, то **енергетичний вихід циклу Кребса** становить: 4 НАДН₂ x 3 = 12 АТФ, 1 ФАДН₂ x 2 = 2 АТФ: 12+2+1 = **15 мол. АТФ**. Оскільки в циклі Кребса беруть участь 2 мол. пірувату, то вихід – **30 мол. АТФ**.

Отже, при окисненні глюкози в процесі дихання при функціонуванні гліколізу й циклу Кребса утворюється 38 молекул АТФ (30 – з циклу Кребса, 8 – з гліколізу), що складає 380 ккал/моль.

Безпосередньо в циклі Кребса утворюється з однієї молекули ПВК 1 АТФ, а 14 – в ЕТА.

Значення циклу Кребса:

- Кінцевий етап окиснення вуглеводів, білків, жирів;
- Джерело енергії для клітини;
- Джерело проміжних продуктів окиснення

У рослин є також альтернативні шляхи ферментативного розщеплення вуглеводів – це **пентозофосфатний шунт (ПФШ)** або апопомічне окиснення.

Усі реакції проходять у цитозолі, пропластидах, хлоропластах.

У процесі ПФШ АТФ не утворюється, а енергія генерується у вигляді НАДФ·Н₂.

Цей шлях особливо активний у тих клітинах, де інтенсивно проходять синтетичні процеси. Це основне джерело надходження

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



в клітину пентоз – цукрів, що є складовою частиною АТФ, НАД, ФАД і нуклеїнових кислот. Пентозофосфатний цикл може функціонувати поряд із гліколізом і забезпечувати генерацію від 10 до 99 % енергії, яка надходить в клітину у разі розпадання вуглеводів у процесі дихання. Характерний в більшості для старих рослин. ПФШ подібний до циклу Кальвіна

Етапи ПФШ:

Пентозофосфатний цикл розпочинається на рівні глюкозо-6-фосфату гліколізу.

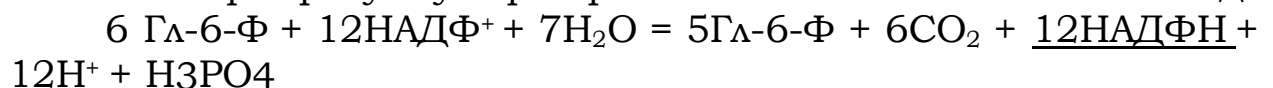
I. Відбувається окиснення (дегідрування) глюкозо-6-фосфату з утворенням рибульозо-5-фосфату і двох НАДФН.

II. Рекомбінація цукрів для регенерації вихідного субстрату.

З рибульозо-5-фосфату під дією **епімерази** утворюється ксилульозо-5-фосфат, а під дією **ізомерази** - рибозо-5-фосфат.

Рекомбінація цукрів з участю **транскетолази** і **трансальдолази** призводить до появи 3-ФГА і седогептульозо-7-фосфату, потім еритрозо-4-фосфату й фруктозо-6-фосфату. З них утворюються фруктозо-6-фосфати, які ізомеризуються (**гексозофосфатізомераза**) у глюкозо-6-фосфат.

В кінці з 6 молекул глюкозо-6-фосфату регенерує 5 молекул глюкозо-6-фосфату. Сумарне рівняння ПФШ має такий вигляд:



Енергетичний вихід ПФШ і його значення

При апотомічному окисненні Гл-6-Ф утворюється НАДФН, який окиснюється повільніше, ніж НАДН. Звичайно атоми водню передаються з НАДФН на НАД⁺, а лише потім на електронтранспортний ланцюг.

Енергетичний вихід ПФШ = 12НАДФН = 12·3 АТФ = 36 АТФ.

Однак головне значення ПФШ не в енергетичному, а в пластичному обміні. Тут можна виділити декілька аспектів:

ПФШ служить головним немітохондріальним джерелом НАДФН, який використовується переважно в синтетичних реакціях (синтез жирів, ізопреноїдів, відновлення SH-сполук).

В ході ПФ циклу синтезуються пентози, які входять до складу нуклеотидів, АТФ, коферментів НАД⁺, ФАД, коферменту А та ін. сполук.

ПФШ є джерелом вуглеводів із різним числом вуглецевих атомів – від С3 до С7, які є попередниками ароматичних амінокислот, вітамінів, дубильних, ростових та ін. речовин.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Компоненти ПФШ приймають участь у темновій фіксації CO_2 . ПФШ є, по-суті, зворотнім циклом Кальвіна.

У хлоропластах ПФШ в темноті постачає НАДФН і, в тому числі, АТФ, з ФГК, підтримуючи їх кількість на певному рівні.

Гліоксилатний цикл вперше описаний в 1957 р. Г. Корнбергом, Г. Кребсом. Він відсутній у тварин. Його можна розглядати як модифікацію **циклу Кребса**. Функціонує в проростаючому насінні олійних культур і в тих об'єктах, де запасні жири перетворюються в цукри (глюконеогенез).

Гліоксилатний цикл локалізований у спеціальних органелах – гліоксисомах.

Гліоксилатний цикл одержав назву від гліоксилової кислоти, що входить до його складу. Сутність гліоксилатного циклу полягає в окисному перетворенні двох молекул оцтової кислоти на бурштинову кислоту з виділенням води.

Повна схема гліоксилатного циклу свідчить, що його проміжними продуктами є яблучна, щавлевооцтова, лимонна (цитратна), ізолимонна (ізоцитратна) кислоти.

Гліоксилова кислота є вихідним матеріалом для синтезу хлорофілу (вона необхідна для утворення амінокислоти глікоколя, а він є вихідним матеріалом для синтезу хлорофілу).

Особливістю гліоксилатного циклу є наявність двох входів, обидва пов'язані з поглинанням оцтової кислоти. Акцепторами оцтової кислоти, що попередньо активується ацетил-коферментом, у першому випадку є гліоксилієва, а в другому – яблучна кислота.

Гліоксилатний цикл зв'язує дихання рослин з обміном жирів і вуглеводів і має особливе значення при перетворенні жирів у вуглеводи. При проростанні олійних насінин внаслідок роботи гліоксилатного циклу з оцтової кислоти виробляються напівфабрикати молекул вуглеводів. Остаточний продукт гліоксилатного циклу – бурштинова (янтарна) кислота – зв'язує цей цикл із циклом Кребса.

Цикл Кребса, гліоксилатний і ПФ шляхи функціонують лише в умовах достатньої кількості кисню. В той же час O_2 безпосередньо не бере участі в реакціях цих циклів. Кисень необхідний для кінцевого етапу дихання, зв'язаного з окисненням відновлених коферментів НАДН і ФАДН₂ у дихальному ланцюгу (ЕТА) мітохондрій. З переносом e^- по ЕТА спряжений і синтез АТФ.

ЕТА локалізований на внутрішній мембрані мітохондрій, служить для передачі e^- від відновлених субстратів на кисень, що супроводжується трансмембранним переносом іонів H^+ . Таким

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



чином, ЕТЛ (як і тилакоїдів) виконує функцію окисно-відновної помпи.

Компоненти ЕТЛ розміщуються у напрямку зменшення від'ємного та збільшення позитивного ОВП (чим вище значення E^o , тим яскравіше виражені окисні властивості речовини, чим воно нижче, тим більше виражені відновні властивості. Найвищий потенціал має кисень, а найнижчий – водень.

Пара e^- від НАДН або сукцинату (янтарна кислота) передається по електронно-транспортному ланцюгу до кисню, який, відновлюючись, утворює воду.

Згідно сучасних даних ЕТЛ включає в себе чотири мультиензимні комплекси і два невеликі за молекулярною масою компоненти – убихінон і цитохром с.

Комплекс I здійснює перенос e^- від НАДН до убихінону Q. До складу комплексу входить флавінова (ФМН-залежна) НАДН: убихінон-оксидоредуктаза, яка містить 3 заліzosірчані центри

Комплекс II каталізує окиснення сукцинату убихіноном. Цю функцію здійснює флавінова (ФАД-залежна) сукцинат: убихінон-оксидоредуктаза, до складу якої також входять три заліzosірчані центри.

Комплекс III переносить e^- від відновленого убихінону до *цитохрому с*, тобто функціонує як убихінол: цитохром с - оксидоредуктаза. У своєму складі він містить цитохроми *v556* і *v560*, *цитохром с1* і заліzosірчаний білок Ріске. У присутності убихінону комплекс III здійснює активний трансмембранний переніс H^+ .

В термінальному **комплексі IV** e^- переносяться від цитохрому с до кисню, тобто цей комплекс є *цитохром с*: кисень-оксидоредуктазою (цитохромоксидазою). До його складу входять чотири редокскомпоненти: *цитохроми a1*, *a3* і два атоми міді. *Цитохром a3* і *CuB* здатні до взаємодії з киснем, на який передаються e^- з *цитохрому a-CuA*. Транспорт e^- через четвертий комплекс спряжений з активним транспортом іонів H^+ .

Показано, що комплекси **I**, **III** і **IV** перешнуровують мембрану. На внутрішній стороні мембрани з матриксу 2 e^- і 2 H^+ із НАДН поступають на ФМН комплексу **I**. Електрони передаються на FeS- центри, звідти – на убихінон, який приймає і 2 H^+ , і дифундує до комплексу **III**, приймаючи по дорозі ще 2 електрони і протони. Тут віддає 2 e^- *цит v556* і 2 e^- FeSR-*цит. с1*. В результаті 4 H^+ звільняються в міжмембранний простір мітохондрії.

Окиснені молекули убихінону знову дифундують до комплексу **I** і готові приймати від нього (чи від комп. **II**) e^- і H^+ .

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



Водорозчинний *цит. с* на зовнішній стороні мембрани, отримавши $2 e^-$ від *FeSR-цит с1*, передає їх на *цит. а-CuA* комп. IV. *Цит а3-CuB*, зв'язуючи кисень, переносить на нього ці $2 e^-$, в результаті чого з участю двох H^+ утворюється вода.

Таким чином, із матриксу мітохондрій при транспорті кожної пари e^- від НАДН до $1/2 O_2$ в трьох ділянках ЕТЛ через мембрану переносяться щонайменше $6H^+$ і при цьому синтезується 3 молекули АТФ.

Передача $2 e^-$ від сукцинату на убихінон у комплексі II не супроводжується трансмембранним переносом протонів.

Відмінністю рослинних мітохондрій від тваринних є здатність окиснювати екзогенний НАДН. Вони містять спеціальні НАДН- дегідрогенази, локалізовані на зовнішніх частинах обох мембран.

Друга відмінність полягає у тому, що на внутрішній мембрані крім основного (цитохромного) шляху переносу e^- є альтернативний, стійкий до дії ціаніду.

Перенос e^- від НАДН до молекулярного кисню через ЕТЛ мітохондрій супроводжується втратою вільної енергії. При цьому утворюється АТФ. Це було встановлено працями В. Енгельгарда, В. Беліцера, Г. Калькара. Процес фосфорилування АДФ з утворенням АТФ, спряжений з переносом e^- по ЕТЛ мітохондрій, отримав назву **окиснювального фосфорилування**.

Потік e^- через систему молекул-переносників супроводжується транспортом іонів H^+ через внутрішні мембрани мітохондрій. В результаті на мембрані створюється електрохімічний потенціал іонів H^+ , який включає хімічний і електричний градієнти (електрохімічний потенціал). Електрохімічний трансмембранний потенціал іонів H^+ і виступає джерелом енергії для синтезу АТФ за рахунок зворотного транспорту іонів H^+ через протонний канал мембранної H^+ -АТФази.

Переносники перешнуровують мембрану, чергуючись таким чином, що в одну сторону можливий перенос e^- і H^+ , а у зворотну – лише e^- . В результаті іони H^+ накопичуються на одній стороні мембрани. Створений таким чином запас енергії використовується для синтезу АТФ, як результат розрядки мембрани при зворотному (по градієнту концентрації) транспорті протонів через АТФ-азу, яка працює в даному випадку як АТФ-синтетаза.

Синтез АТФ при фосфорилуванні здійснюється АТФ-синтазою (АТФ-аза). Цей фермент складається з двох частин:

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



гідрофобної, розміщеної в мембрані (CF₀), і гідрофільної, яка знаходиться в матриксі мітохондрії (CF₁). Протони проходять через канал в CF₀, потрапляють в комплекс CF₁, де процес транспорту іонів H⁺ спряжується з процесом фосфорилування АДФ і утворення АТФ.

Вважається, що синтез АТФ відбувається згідно теорії Мітчела або згідно з обмінно-зв'язуючим механізмом Бойера.

Хеміосмотична теорія Мітчела.

Згідно теорії, синтез АТФ відбувається таким чином. Спочатку АДФ і Фн зв'язуються з комплексом CF₁ ферменту АТФ-ази. Потім протони, переміщуючись по протонному каналі, взаємодіють з одним з атомів кисню фосфорної кислоти, який виділяється у вигляді води.

Після цього АДФ через атом кисню з'єднується з фосфатом, утворюючи АТФ.

Обмінно-зв'язуючий механізм Бойера.

Цей механізм передбачає, що на першому етапі відбувається приєднання АДФ і Фн до активного центру ферменту і синтез АТФ без надходження енергії. На другому етапі іони H⁺, переміщуючись по каналу АТФ-ази CF₀ викликають конформаційні зміни в каталітичному центрі F₁, в результаті чого відбувається звільнення АТФ.

Дослідження, пов'язані з аналізом кінетики процесу синтезу АТФ, призвели до висновку, що синтез АТФ відбувається згідно обмінно-зв'язуючого механізму Бойера.

Залежність дихання від чинників зовнішнього середовища.

Концентрація O₂.

При зниженні концентрації кисню від 21 до 9% інтенсивність дихання тканин змінюється лише трохи. Це пояснюється високою спорідненістю цитохромоксидази до кисню. А при тривалій дії високих концентрацій кисню рослина може загинути, оскільки в клітинах збільшуються вільнорадикальні реакції, які пошкоджують мембрани.

Концентрація CO₂.

Підвищення концентрації вуглекислого газу як кінцевого продукту дихання призводить до зниження інтенсивності дихання і закислення тканин – ацидозу. Крім того, в цих умовах продири.

Температура.

Температурний оптимум дихання у більшості рослин помірних широт лежить в межах 35-40°C, а при 45-55°C

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН



відбувається денатурація ферментів. В інтервалі температур від 0 до 20°C температурний коефіцієнт дихання $Q_{10}=2-3$, а при температурах вище за 20°C його величина може знижуватися через зменшення розчинності кисню при підвищенні температури.

Водний режим.

У листі проростків при швидкій втраті води спочатку спостерігається посилення дихання – короткочасна реакція на стрес. Водний дефіцит, який, поступове зниження інтенсивності дихання.

Дихання повітряно-сухого насіння (вміст води в яких 10-11%) вкрай мале. При підвищенні вологості насіння до 14-15% дихання зростає в 4-5 разів, а до 30-35% - в тисячі разів. Різкий підйом дихання набувнявілого насіння супроводжується значним виділенням тепла, що може привести до їх перегріву («самозагорання») при зберіганні.

Зміна інтенсивності дихання в онтогенезі.

Найбільш високу інтенсивність дихання мають молоді органи і тканини рослин, які знаходяться в стані активного росту. Потім дихання знижується до рівня, приблизно рівного половині максимального і досить довго залишається без змін. Цвітіння і плодоносіння супроводжуються посиленням дихання квіток і плодів. У період, передуючий повному дозріванню соковитих плодів (розм'якшенню), спостерігається значне короткочасне (на 2-3 дні) посилення дихання – клімактеричний підйом дихання, після чого неухильне падіння поглинання O_2 .