

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный
университет имени И. Т. Трубилина»

Ю. П. Федулов, Ю. В. Подушин

ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

Краснодар
КубГАУ
2019

УДК 581.132+581.121(075.8)

ББК 28.57

Ф32

Рецензенты:

М. А. Скаженник – д-р биол. наук;
заведующий лабораторией физиологии
Всероссийского научно-исследовательского института риса

Т. Н. Дорошенко – д-р с.-х. наук, зав. кафедрой плодоводства
Кубанского государственного аграрного университета

Федулов Ю. П.

Ф32 Фотосинтез и дыхание растений: учеб. пособие /
Ю. П. Федулов, Ю. В. Подушин. – Краснодар : КубГАУ,
2019. – 101 с.

ISBN 978-5-00097-980-8

В учебном пособии описаны основные молекулярные механизмы процессов фотосинтеза и дыхания, их функции в растениях, и влияние на эти процессы факторов внешней среды.

Предназначено для бакалавров, изучающих дисциплину «Физиология и биохимия растений», направления подготовки 35.03.03 Агрехимия и агропочвоведение, 35.03.04 Агрономия, 35.03.05 Садоводство.

УДК 581.132+581.121(075.8)

ББК 28.57

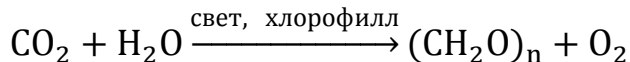
© Федулов Ю. П.,
Подушин Ю. В., 2019
© ФГБОУ ВО «Кубанский
государственный аграрный
университет имени
И. Т. Трубилина», 2019

ISBN 978-5-00097-980-8

ВВЕДЕНИЕ

Фотосинтез и дыхание – два процесса, обеспечивающие растительному организму постоянный приток не только энергии, но и первичных метаболитов для формирования множества необходимых молекул. Они являются фундаментальными метаболическими процессами в биосфере и одновременно одними из самых сложных для понимания студентами. В учебной литературе их описывают в отдельных разделах, однако они тесно взаимосвязаны. Именно взаимодействие фотосинтеза и дыхания обеспечивает постоянство потока энергии через растительный организм (рисунок 1).

Фотосинтез – образование зелеными растениями и некоторыми бактериями органического вещества с использованием энергии солнечного света. Зеленые растения в процессе фотосинтеза образуют органические соединения (углеводы) из углекислого газа и воды с помощью энергии света, что можно описывается уравнением:



В результате этого процесса с участием хлорофилла и энергии квантов света происходит **окисление воды**, выделение **свободного кислорода** и восстановление **углекислого газа** электронами, отнятыми от воды **до углеводов**, т. е. электромагнитная энергия света превращается в химическую.

Фотосинтез имеет огромное значение, как для биологических, так и для геохимических процессов биосферы.

Во-первых, за счет фотосинтеза растений суши образуется за год более 150 млрд т органического вещества, которое служит пищей для животных и человека, сырьем для производственной деятельности.

Во-вторых, в процессе фотосинтеза накапливается колоссальное количество энергии, более чем на порядок превышающее современное энергетическое потребление человечества.

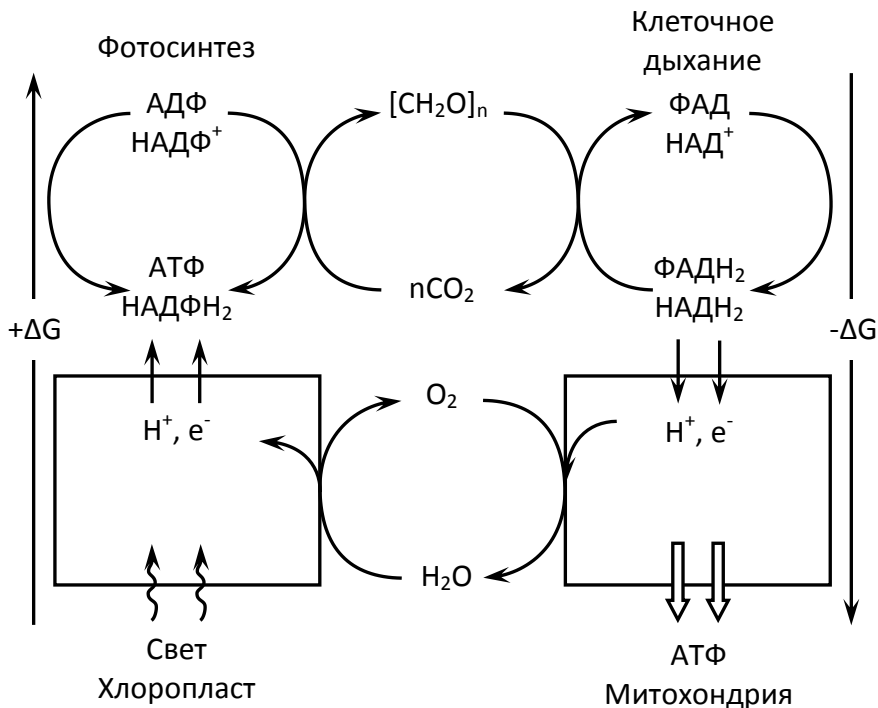


Рисунок 1 – Взаимосвязь двух фундаментальных процессов биосферы – фотосинтеза и дыхания

В-третьих, это единственный процесс, в результате которого CO_2 связывается и вовлекается в природный кругооборот. Ежегодно в процессе фотосинтеза связывается 200 млрд тонн углекислого газа. Фотосинтез совместно с дыханием и карбонатной системой океана поддерживает относительно постоянный уровень CO_2 в атмосфере.

В-четвертых, фотосинтез является поставщиком кислорода на нашей планете – 140 – 150 млрд т в год.

И в-пятых, фотосинтез, являясь поставщиком кислорода в планетарных масштабах, способствует образованию озонового слоя в атмосфере, который задерживает большую часть УФ (240–290 нм) губительного для живого.

1 ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

У высших растений основным органом фотосинтеза является лист, анатомическое строение которого приспособлено к тому, чтобы при интенсивном поглощении энергии света, обеспечить хорошее поступление CO_2 и воды к клеткам, содержащим зеленые пластиды (рисунок 2, А).

В поверхностном (**эпидермальном**) слое клеток листа находятся **устьица** – отверстия между двумя специализированными клетками, которые называются **замыкающими** клетками. Устьица служат для выделения паров воды, O_2 и поглощения CO_2 (рисунок 2, В).

У двудольных устьица для снижения потерь влаги расположены с нижней стороны листа, у однодольных, листья которых располагаются под углом к поверхности земли, устьица находятся по обеим сторонам листа.

Типичное строение листа двудольных: к верхней стороне листа прилегает палисадная паренхима, клетки которой расположены перпендикулярно поверхности листа, плотно соприкасаются друг с другом и содержат много хлоропластов. Это основная ассимиляционная ткань листа. К нижнему эпидермису прилегает губчатая паренхима с рыхло расположенными клетками, что облегчает доступ CO_2 ко всем клеткам. Лист пронизан проводящими пучками, которые обеспечивают постоянный приток воды к клеткам и отток продуктов фотосинтеза, что очень важно для нормального течения фотосинтеза (рисунок 2, В).

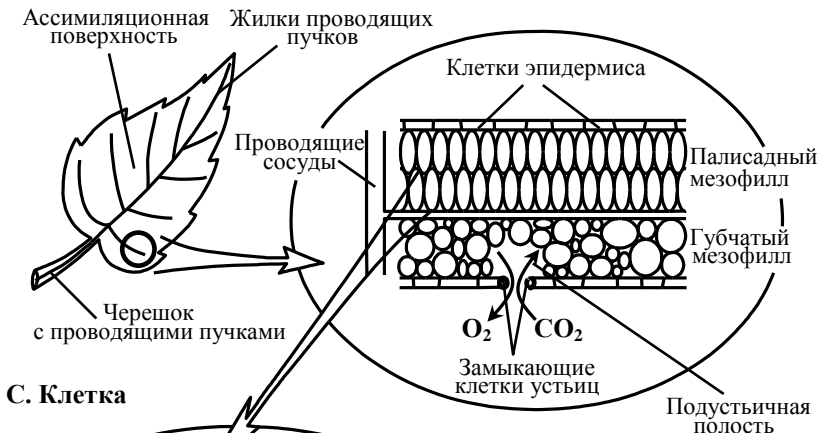
У однодольных в листе нет выраженной дифференциации тканей мезофилла на столбчатую и губчатую паренхимы, клетки расположены рыхло по обеим сторонам листа.

Процесс фотосинтеза протекает в зеленых пластидах – **хлоропластах**, имеющих форму двояковыпуклой линзы размером 4–10 мкм. Хлоропласты в клетке располагаются в пристенном слое и способны менять свою ориентацию в зависи-

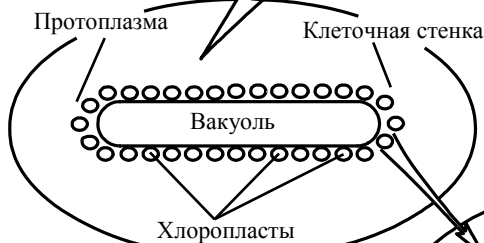
мости от уровня освещенности и насыщенности их продуктами фотосинтеза (рисунок 2, С).

А. Лист - орган фотосинтеза

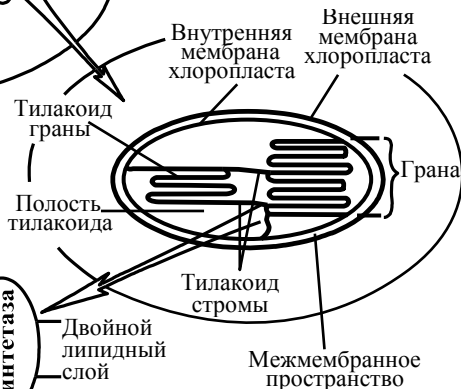
В. Организация фотосинтезирующих клеток



С. Клетка



Д. Хлоропласт



Е. Фотосинтетическая (тилакоидная) мембрана

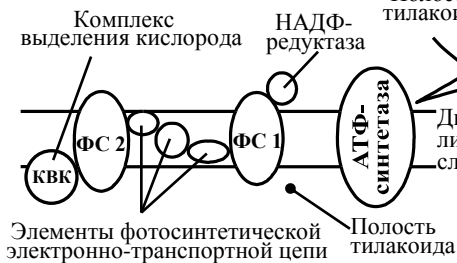


Рисунок 2 – Структура фотосинтетического аппарата высших растений

Хлоропласт представляет собой замкнутую структуру, отделенную от остальной части клетки двойной мембраной. Внутреннее пространство хлоропластов заполнено бесцветным содержимым – стромой и пронизано мембранами – **ламеллами** (рисунок 2, Д).

Ламеллы, соединенные друг с другом, образуют плоские незамкнутые "мешочки" – тилакоиды, собранные в пачки и расположенные друг над другом, напоминая стопку монет. Эти стопки называются **гранами**, а составляющие их ламеллы – ламеллами гран. Между гранами параллельно друг другу располагаются длинные тилакоиды. Составляющие их ламеллы получили название ламеллы стромы. Таким образом, в хлоропластах имеется два разделенных пространства – внутреннее (внутри тилакоидов, называемое люменом) и внешнее (вне тилакоидов, строма).

В мембране тилакоидов располагаются крупные комплексы макромолекул, осуществляющие отдельные фотосинтетические процессы: комплекс выделения кислорода (КВК), комплексы, поглощающие энергию квантов света – фотосистемы 1 и 2 (ФС I и ФС II), каждая со своим светособирающим комплексом из молекул хлорофилла, элементы фотосинтетической электронно-транспортной цепи (ЭТЦ), переносящие электроны от ФС II к ФС I, и ферменты, синтезирующие АТФ – фотосинтетические АТФ-синтетазы (рисунок 2, Е).

Хлоропласты содержат (в процентах на сухое вещество): белок 35–55 %; липиды – 20–30 %; углеводы – 10 %; РНК – 2–3 %; ДНК – до 0,5 %; хлорофилл – 9 %; каротиноиды – 4,5 %. Многие белки хлоропластов являются ферментами, принимающими участие в процессе фотосинтеза (оксидоредуктазы, гидролазы, синтетазы, трансферазы).

В хлоропластах, также, как и в митохондриях, имеется своя белоксинтезирующая система, что говорит о некоторой автономности этих органелл.

Хлорофилл – центральная молекула в процессе фотосинтеза, с которой начинается удивительный процесс превраще-

ния энергии квантов света в энергию химических соединений. Самый первый этап этого процесса происходит в мембранах тилакоидов гран.

По химическому строению хлорофилл – сложный эфир дикарбоновой **хлорофиллиновой кислоты** $C_{32}H_{30}ON_4Mg(COOH)_2$ и двух спиртов – **фитола** ($C_{20}H_{39}OH$) и метанола (CH_3OH).

Важнейшей частью молекулы хлорофилла является центральное ядро – Mg-порфирин (рисунок 3). Оно состоит из четырех пиррольных колец, соединенных метиловыми мостиками и образующих порфириновое ядро с атомами азота по середине, связанными с атомами магния. В молекуле хлорофилла имеется дополнительное циклопентановое кольцо, которое содержит карбоксильную группу, соединенную эфирной связью с метиловым спиртом, и карбонильную, обладающую большой реакционной способностью. Наличие в порфириновом ядре конъюгированной по кругу системы десяти двойных связей и магния обуславливает характерный для хлорофилла зеленый цвет.

Хлорофилл в живой клетке обладает способностью к обратимому фотоокислению. Способность к окислительно-восстановительным реакциям связана с наличием в молекуле хлорофилла сопряженных двойных связей с подвижными π -электронами и атомов азота с неподеленными электронами. Азот пиррольных колец может окисляться или восстанавливаться (отдавать или присоединять электрон).

В настоящее время известно около десяти хлорофиллов. У высших зеленых растений содержатся хлорофиллы *a* и *b*, которые различаются по структуре второго пиррольного кольца.

В молекуле хлорофилла *a* во втором пиррольном кольце содержится метильная группа, а в хлорофилле *b* - альдегидная (рисунок 3).

Все фотосинтезирующие организмы, которые используют для восстановления CO_2 электроны **воды**, имеют два хлоро-

филла, один из которых обязательно хлорофилл *a*, играющий основную роль в фотосинтезе.

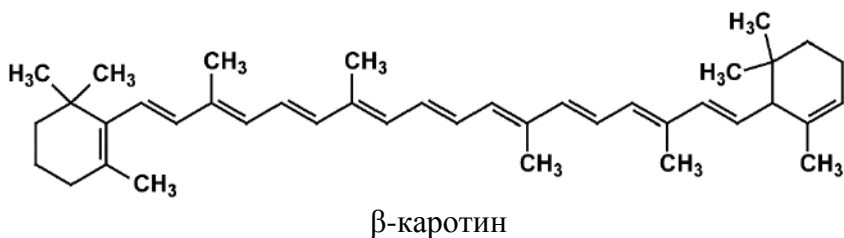
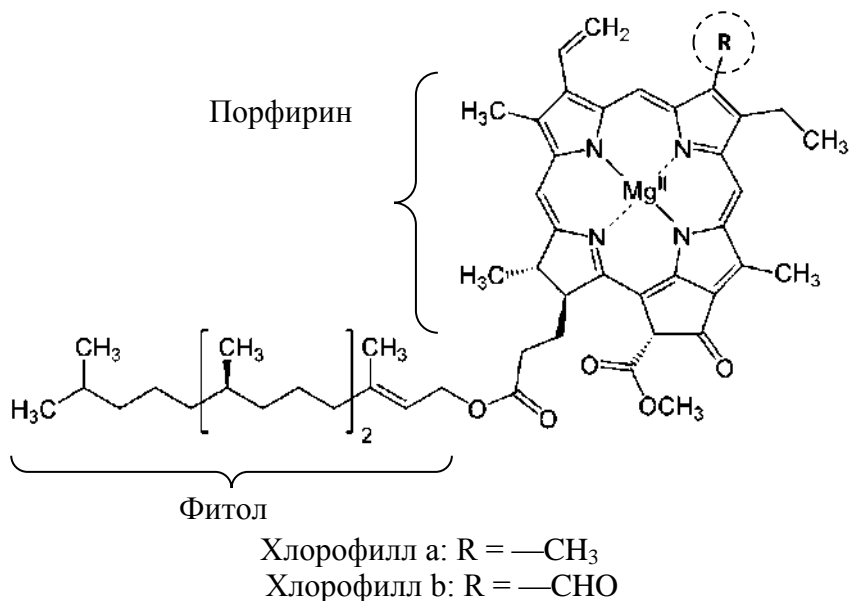


Рисунок 3 – Строение молекулы хлорофилла и каротиноида

Извлеченный из листа хлорофилл легко реагирует с кислотами и щелочами. При взаимодействии со щелочью происходит омыление хлорофилла, в результате чего образуется два спирта – фитол и метанол – и щелочная соль хлорофиллиновой кислоты. При взаимодействии со слабой кислотой хлорофилл теряет зеленый цвет, образуется пигмент **феофитин** бу-

рого цвета, у которого атом магния в центре молекулы замещен на два атома водорода.

Молекула хлорофилла амфифильна: ее порфириновое ядро обладает гидрофильными свойствами, а фитольный конец - гидрофобными. Спирт фитол является производным ненасыщенного углеводорода изопрена. Амфифильность молекулы хлорофилла обуславливает ее определенное расположение в мембранах тилакоидов хлоропластов. Фитольные цепи молекул хлорофилла погружены в липидный слой. Это способствует как близкому расположению молекул пигментов друг относительно друга, так и взаимной ориентации порфириновых ядер, обеспечивающей эффективную передачу энергии от одной молекулы хлорофилла к другой.

Хлорофилл способен к избирательному поглощению света. Максимумы поглощения находятся в **красном** и **сине-фиолетовом** участке солнечного спектра (рисунок 4).

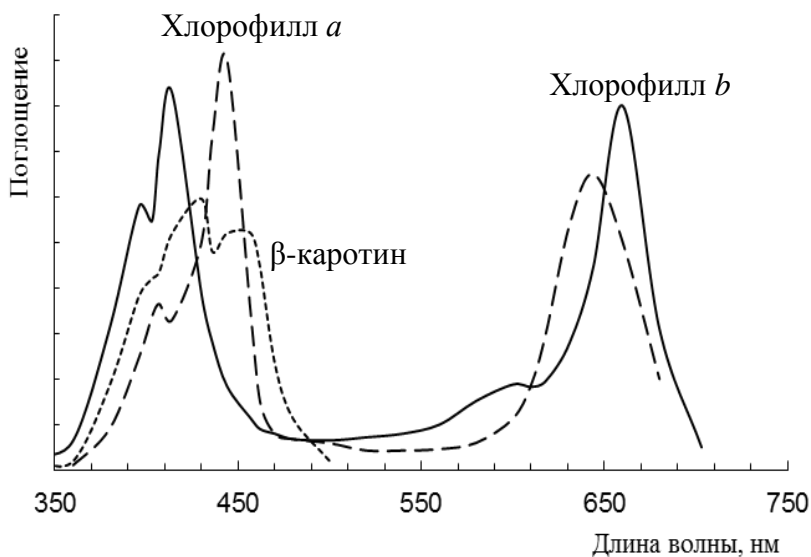


Рисунок 4 – Спектры поглощения пигментов пластид

При этом хлорофилл *a* имеет синезеленую окраску, а хлорофилл *b* – желтозеленую. Спектральный участок от 350 до 700 нм, в пределах которого молекулы хлорофилл способны поглощать кванты света, обозначается как фотосинтетически активная радиация (ФАР).

При поглощении энергии кванта света молекула хлорофилла переходит в возбужденное состояние, т.е. в состояние с избыточным запасом энергии.

Невозбужденная молекула хлорофилла имеет минимальную потенциальную энергию, и все ее электроны находятся в **основном синглетном состоянии** – S_0 (рисунок 5).

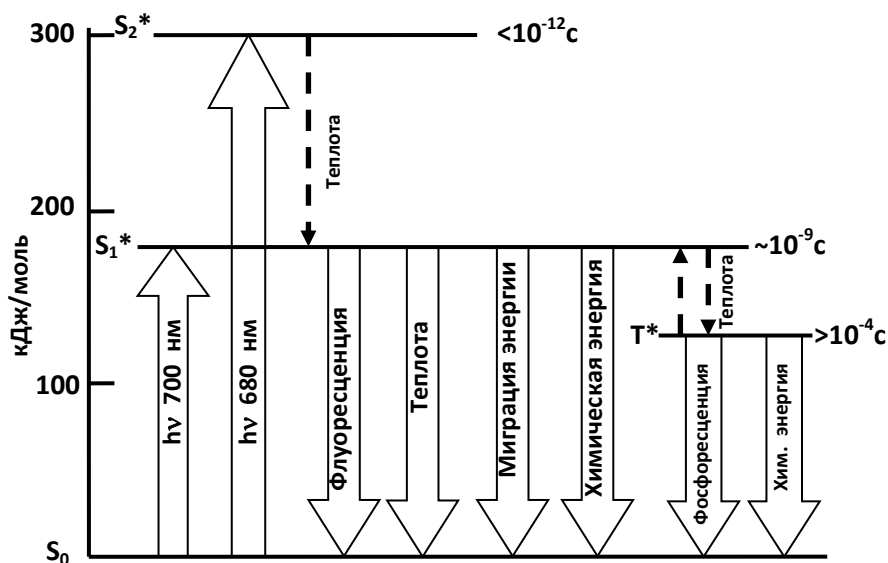


Рисунок 5 – Энергетические уровни молекулы хлорофилла и пути использования энергии возбуждения

Когда молекула хлорофилла поглощает квант света, то за счет энергии кванта света электрон переходит на более высокий энергетический уровень - **синглетное возбужденное состояние** – S^* .

Энергии кванта красного света хватает, чтобы электрон поднялся на синглетный уровень S_1^* , а квант синего света, несущий больше энергии, переводит электрон на более высокий синглетный уровень S_2^* (рисунок 5).

Молекула хлорофилла имеет еще один энергетический уровень, соответствующий **возбужденному триплетному состоянию** – T^* (рисунок 5). На этот уровень молекула хлорофилла может перейти только из состояния S_1^* с потерей части энергии возбуждения в виде теплоты. Это более стабильное состояние по сравнению с S_1^* и S_2^* , в этом состоянии молекула хлорофилла может находиться от 10^{-4} до нескольких секунд. При переходе из триплетного в основное состояние S_0 энергия возбуждения может быть использована на фотохимическую работу или на испускание кванта света, называемого фосфоресценцией.

Возбужденная молекула хлорофилла нестабильна и стремится вернуться в основное состояние. Это может происходить различными путями. Полученный избыток энергии может быть растрочен в виде тепла, использован на испускание кванта света (кванта флуоресценции) и, что самое важное в физиологическом отношении, может быть использован на фотохимическую работу. В этом случае особая молекула хлорофилла передает электрон первичному акцептору, а первичный акцептор отдает электрон в электронно-транспортную цепь (ЭТЦ).

Таким образом, физиологическая роль хлорофилла состоит в том, что эта молекула первой избирательно поглощает кванты света и за счет энергии поглощенного кванта переходит в возбужденное состояние, а также способна преобразовывать энергию своего кратковременного возбужденного состояния в более стабильную химическую энергию. Поэтому молекула хлорофилла является ключевой в процессе трансформации электромагнитной энергии света в энергию химических связей.

Наряду с зелеными пигментами в хлоропластах содержатся желтые пигменты – каротиноиды (рисунок 3), обязательные спутники хлорофиллов. Каротиноиды поглощают свет в синевфиолетовой части спектра и, в отличие от хлорофилла, не обладают способностью к флуоресценции.

Физиологическая роль каротиноидов заключается в следующем:

во-первых, эти молекулы поглощают свет и передают свою энергию возбуждения на хлорофилл;

во-вторых, выполняют защитную функцию, предохраняя различные органические вещества (в первую очередь молекулы хлорофилла) от разрушения на свету в процессе фотоокисления;

в-третьих, играют важную роль в генеративных процессах, так как каротиноиды, содержащиеся в пыльце, способствуют лучшему ее прорастанию.

Контрольные вопросы

1. Какие вещества вступают в процесс фотосинтеза и какие образуются в его результате? Напишите суммарное уравнение фотосинтеза.

2. Где локализованы пигменты зеленых растений, участвующие в процессе фотосинтеза?

3. Какие пигменты находятся в мембранах тилакоидов хлоропластов клеток высших растений?

4. Чем отличается хлорофилл b от хлорофилла a?

5. В каких двух участках оптического спектра находятся максимумы поглощения хлорофилла?

6. Каковы функции, выполняемые хлорофиллом в процессе фотосинтеза?

7. В какой области спектра находится флуоресцентное излучение хлорофилла?

8. Каковы основные функции каротиноидов в процессе фотосинтеза?

2 ЭТАПЫ ФОТОСИНТЕЗА

С химической точки зрения фотосинтез - это сложный многоступенчатый окислительно-восстановительный процесс, который условно можно разделить на три этапа: фотофизический, фотохимический и ферментативный.

2.1 Фотофизический этап фотосинтеза

На этом этапе под действием энергии кванта света молекула хлорофилла переходит в возбужденное состояние, т.е. в состояние с избыточным запасом энергии. Эта избыточная энергия может быть растрчена либо в виде тепла, либо использована на испускание кванта света (флуоресценция) или пойти на фотохимическую работу (рисунок 5).

Молекулы хлорофилла с помощью белковых молекул фиксированы определенным образом в мембранах тилакоидов хлоропластов и организованы группами. В центре каждой такой группы находится особая двойная молекула хлорофилла (димер), способная сама поглощать длинноволновый красный свет, а также получать энергию возбуждения от других молекул хлорофилла. Эта молекула называется реакционным центром. У зеленых растений есть два типа реакционных центров, которые различаются по длине волны максимума поглощения света. Первый реакционный центр (РЦ1) имеет максимальное поглощение при 700 нм, и обозначается как P₇₀₀, а второй (РЦ2) максимум поглощения имеет при 680 нм, и обозначается как P₆₈₀. Именно эти молекулы отдают электрон на первичный акцептор электронов.

С каждым реакционным центром с помощью белковых молекул тесно связано определенное число молекул хлорофилла. Они образуют внутренние, центральные светособирающие пигмент-белковые комплексы, обозначаемые как ПБК1 и ПБК2.

С внутренними светособирающими комплексами контактирует внешние подвижные пигмент-белковые комплексы, которые все вместе образуют периферический светособираю-

щий пигмент-белковый комплекс комплекс ССПБК (рисунок 6).

Молекулы всех комплексов находятся в непосредственной близости друг от друга и поглощают абсолютное большинство квантов фотосинтетически активной радиации. Когда одна из этих молекул поглощает квант света и переходит в возбужденное состояние, она способна передать полученную энергию возбужденного состояния соседней молекуле.

В результате последовательной передачи по цепи молекул светособирающих комплексов энергия возбуждения попадает на реакционный центр (рисунок 6).

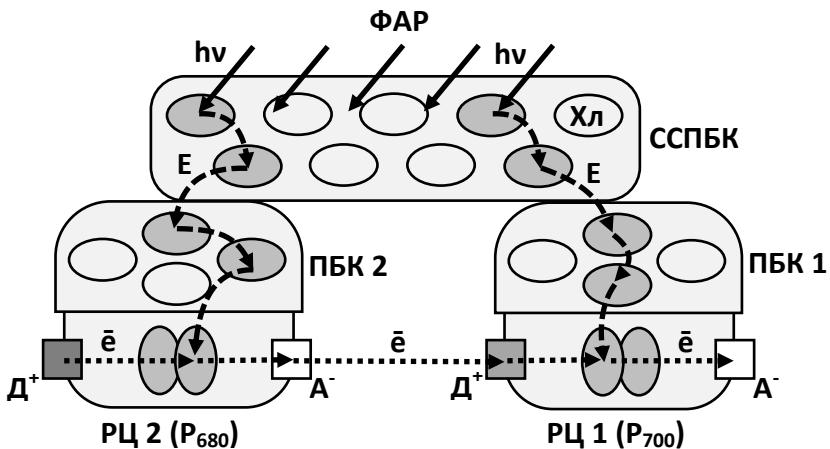


Рисунок 6 – Схема миграции энергии возбуждения от молекул светособирающего комплекса к реакционному центру

Условные обозначения: **ФАР** – фотосинтетически активная радиация; **Хл** – молекула хлорофилла; **ССПБК** – светособирающий пигмент-белковый комплекс; **ПБК 2** – пигмент-белковый комплекс фотосистемы II; **ПБК 1** – пигмент-белковый комплекс фотосистемы I; **РЦ 2 (P₆₈₀)** – реакционный центр фотосистемы II; **РЦ 1 (P₇₀₀)** – реакционный центр фотосистемы I; **D⁺** – донор электронов; **A⁻** – акцептор электронов.

Такая организация фотосинтетических пигментов в мембране тилакоидов позволяет не только обеспечить постоянный приток энергии возбуждения к обоим реакционным центрам, но и оптимально перераспределять энергию поглощенных квантов света между обоими реакционными центрами в зависимости от интенсивности света и его спектрального состава.

Реакционный центр, получив энергию возбуждения, отдает свой электрон на первичный акцептор электронов – первое звено в фотосинтетической электронно-транспортной цепи (ЭТЦ).

Совокупность пигментов внутреннего светособирающего комплекса, реакционного центра и молекул переносчиков электронов, встроенных с помощью белковых молекул в мембрану тилакоида образуют **фотосистему**.

В хлоропластах зеленых растений имеется две фотосистемы, которые обозначаются как ФС I и ФС II

При переходе электрона от молекулы реакционного центра (P_{680}) на первичный акцептор электронов (Q_A) (рисунок 7) происходит первичное разделение зарядов: P_{680} получает положительный заряд, а Q_A – отрицательный.

С химической точки зрения P_{680} - окислился, а Q_A - восстановился, т.е. энергия квантов света перешла в химическую форму и фотофизический этап фотосинтеза завершился. Возврат электрона, ушедшего к первичному акцептору Q_A , реакционный центр P_{680} получает новый электрон от комплекса выделения кислорода. Такая организация совокупности молекул хлорофилла и ряда других молекул обеспечивает непрерывное поглощение квантов света и функционирование электронно-транспортной цепи, которая обеспечивает непрерывную генерацию химической энергии в виде АТФ и восстановительного потенциала в виде НАДФН₂.

В улавливании и передаче энергии в реакционный центр участвуют и молекулы каротиноидов, входящие в состав светособирающих комплексов. Спектр поглощения каротиноидов отличается от спектра поглощения хлорофилла (рисунок 4),

поэтому в целом пигментный комплекс растений способен поглощать свет в более широком спектральном диапазоне.

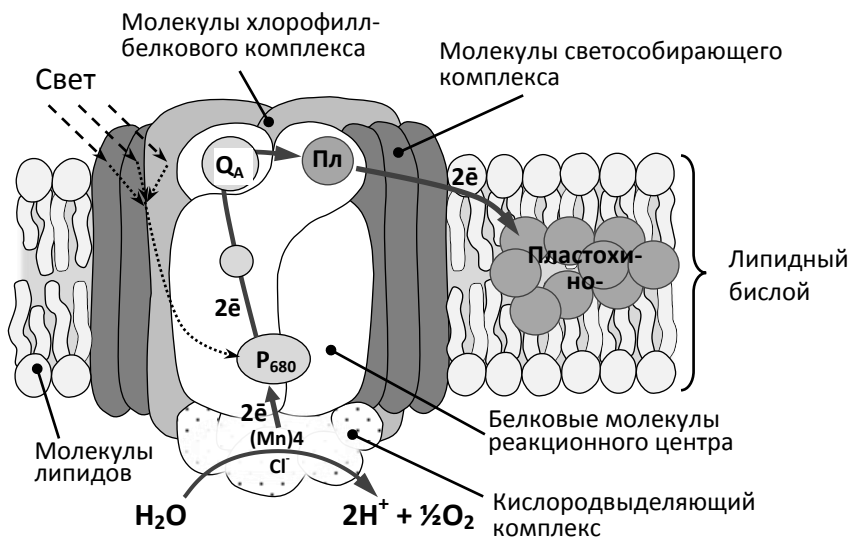


Рисунок 7 – Расположение компонентов фотосистемы II (ФС II) в тилакоидной мембране хлоропластов и путь движения электронов от воды в электронно-транспортную цепь

Другой важной функцией каротиноидов является защита молекул хлорофилла от повреждения при избыточных интенсивностях света. Такая ситуация складывается в случае затруднения использования поглощенной энергии света на последующих этапах фотосинтеза, например в весенний период, когда интенсивность светового потока уже достаточно высока, а пониженная температура воздуха тормозит энергопотребляющие биохимические реакции фиксации CO₂.

Контрольные вопросы

1. На какие этапы можно разделить процесс фотосинтеза?
2. Что такое фотосинтетическая единица?
3. Что происходит с молекулой хлорофилла при поглощении кванта света?
4. Как может быть использована энергия возбужденной молекулы хлорофилла?
5. Что такое флуоресценция?
6. Что такое светособирающий комплекс?
7. Что такое внутренний (центральный) светособирающий комплекс?
8. Что такое реакционных центр?
9. Какая молекула выполняет роль реакционного центра?
10. Куда передают свою энергию возбужденные молекулы антенного хлорофилла?
11. Кому отдает электрон возбужденная молекула реакционного центра?
12. Откуда молекула РЦ2 получает электрон для своего восстановления?
13. Почему молекулы реакционных центров обозначаются Р₆₈₀ и Р₇₀₀?
14. В чём отличие ФСII от ФСI?
15. Откуда молекула РЦ1 получает электрон для своего восстановления?

2.2 Фотохимический этап фотосинтеза

К фотохимическому этапу относят три реакции, в которых, благодаря поглощенной хлорофиллом энергии кванта света образуются новые химические вещества:

1) **фотоокисление или фотолиз воды** в результате которого от воды отнимаются электроны и образуются молекулы O_2 и свободные протоны H^+ ;

2) **перенос протонов во внутритилакоидное пространство, а электрона** воды на реакционный центр P_{680} и далее по электронно-транспортной цепи с участием двух фотосистем на $НАДФ^+$ и восстановление этого соединения до $НАДФН_2$;

3) **фотофосфорилирование** – образование АТФ из АДФ и неорганического фосфата за счет энергии света.

2.2.1 Фотоокисление воды

Фотолиз воды состоит в отнятии у молекул воды электронов и образовании кислорода и свободных протонов.

Фотолиз воды осуществляется целой группой полипептидов, объединенных в единый **комплекс выделения кислорода** - КВК (рисунок 7).

С одним из белков этого комплекса связаны атомы марганца (Mn), которые участвуют в ориентации молекул воды отрицательно заряженным атомом кислорода к атому Mn, а атомы водорода в противоположную сторону. Таким способом осуществляется дополнительная поляризация молекул воды, что облегчает последующее удаление из нее протонов. В отнятии протонов от воды участвуют положительно и отрицательно заряженные группы, расположенные на белках КВК и ионы хлора.

Процесс фотолиза воды и образования молекулы O_2 протекает в несколько этапов.

Когда P_{680} после поглощения энергии кванта света отдает свой электрон, он становится очень сильным акцептором электронов и отнимает электрон у одного из двух участвующих в разложении воды атомов Mn. В свою очередь атом Mn

забирает электрон у воды и связь одного из протонов с кислородом ослабляется. После этого, благодаря одной из отрицательно заряженных групп в белке, протон отрывается от атома кислорода. Действие этих отрицательно заряженных групп проявляется потому, что положительный заряд аминокрупп белков экранируется отрицательно заряженными ионами хлора. Затем происходит освобождение протонов и Cl^- , а протонотнимающий механизм приходит в исходное состояние.

После поглощения следующего кванта света КВК передает P_{680} следующий электрон, отнятый от воды, и выделяет второй протон. Процесс повторяется еще два раза, пока все четыре протона не перейдут в раствор, и не образуется молекула O_2 .

Таким образом, при разложении двух молекул воды образуется одна молекула кислорода и четыре протона. Этот процесс обеспечивается последовательным поглощением четырёх квантов света фотосистемой II. Отнятые у молекулы воды электроны через P_{680} поступают в электронно-транспортную цепь.

2.2.2 Перенос электрона по фотосинтетической электронно-транспортной цепи

Электрон, покинув под действием энергии кванта света молекулу хлорофилла (P_{680}) в реакционном центре ФСII, передается через ряд переносчиков на пластохинон Q_A в белковом комплексе ФСII, от которого он переходит на липидорастворимые молекулы пластохинона (PQ), способные свободно передвигаться в липидном слое мембраны и переносить наряду с электронами и протоны. Затем электроны поступают на железосерный белок FeS_R и цитохром f , жестко закрепленные в цитохромном комплексе $b_6 - f$. От цитохрома f электроны переходят на Cu -содержащий белок пластоцианин (PC), восстанавливая его (рисунок 8), а протоны выделяются в полость тилакоида.

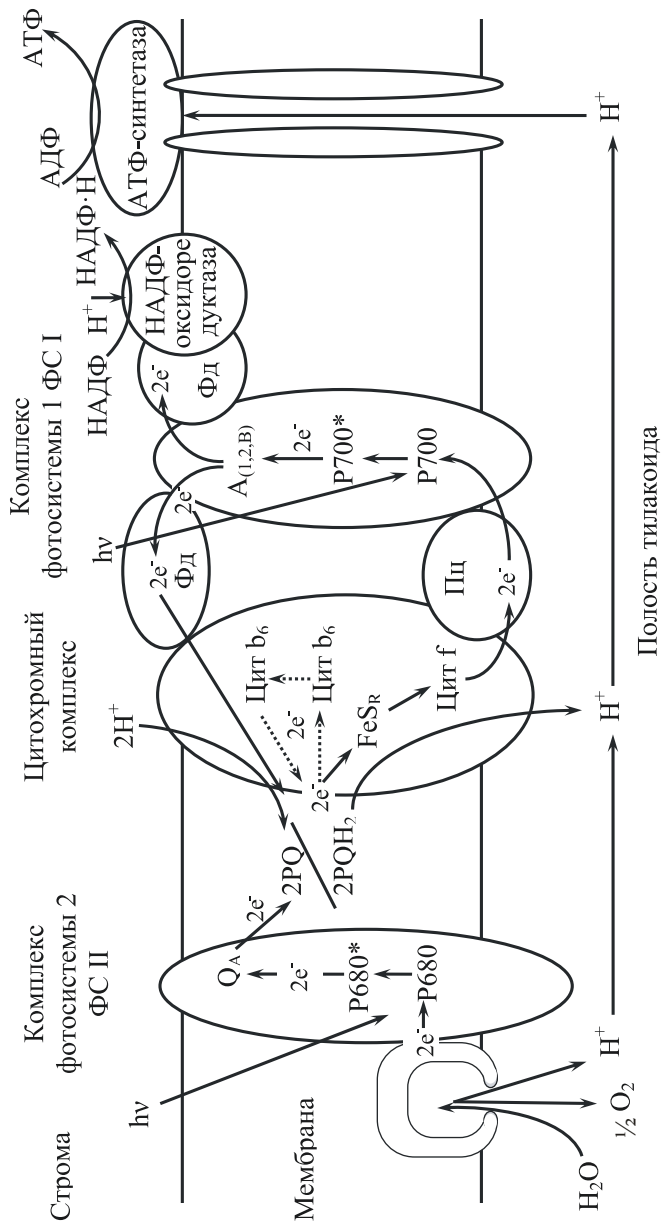


Рисунок 8 – транспорт электронов и протонов в тилакоидной мембране
 Примечание – В результате работы электронно-транспортной цепи происходит синтез восстановленного НАДФ·Н и запасается энергия в виде протонного Градиента (ΔpH) которая затем расходуется на синтез АТФ

От пластоцианина электрон должен перейти на молекулу реакционного центра первой фотосистемы I (ФС1), роль которого выполняет молекула хлорофилла, поглощающая кванты длинноволнового красного света с длиной волны 700 нм (P_{700}). Однако это возможно только в том случае, если молекула P_{700} находится в окисленном состоянии, т. е. от нее отнят электрон. Поэтому переходу электрона от РС на P_{700} предшествует процесс возбуждения первой фотосистемы (ФС1). При этом P_{700} , поглотив квант света, переходит в возбужденное состояние P_{700}^* и отдает электрон, который последовательно передается переносчикам A_1 , A_2 и A_B , фиксированным в белковом комплексе ФС 1. От A_B электрон поступает на ферредоксин (Fd), а затем на фермент НАДФ-оксидоредуктазу, который восстанавливает НАДФ⁺ до НАДФН₂ (рисунок 8).

На образовавшиеся в результате этого процесса вакантные места в P_{700}^+ переходят электроны от РС и цепь движения электронов замыкается.

Такой путь движения электронов от воды до НАДФ⁺ называется **нециклическим транспортом электронов**. Он происходит при благоприятных условиях внешней среды.

Наряду с нециклическим в мембранах хлоропластов происходит и **циклический транспорт электронов**, который осуществляют молекулы, входящие в состав ФС1 и комплекса цитохромов b_6-f . В этом случае электроны от возбужденных молекул P_{700}^* последовательно переходят на переносчики A_1 , A_2 , A_B , Fd, затем на молекулы свободного PQ. После этого электрон поступает на фиксированные в цитохромном комплексе переносчики цитохром b_6 , FeS_R, цитохром f, пластоцианин (PC) и, наконец, на P_{700} , замыкая цепь (рисунок 8). При таком движении электронов НАДФ⁺ не восстанавливается, а освобождающаяся энергия идет на процесс образования АТФ. Такой транспорт электронов преобладает в стрессовых условиях для растения (засуха, высокая температура, инфицирование), когда необходимо срочное поступление энергии в виде АТФ.

Энергия, освобождающаяся при движении электронов от P_{680} до P_{700} используется для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфора (фотосинтетическое фосфорилирование).

2.2.3 Фотофосфорилирование

Важнейшим результатом работы электронно-транспортной цепи является повышение концентрации протонов (H^+) во внутритилакоидном пространстве, обеспечиваемое в случае нециклического потока электронов двумя процессами.

Во-первых, в результате фотолиза одной молекулы воды внутри тилакоида остаются два протона (рисунок 7)

Во-вторых, свободно двигающийся в липидной фазе мембраны пластохинон (PQ), получив от P_{680} два электрона (и соответственно два отрицательных заряда) захватывает из стромы (внешней стороны мембраны тилакоида) два протона ($2H^+$). Затем пластохинон отдает электроны далее в ЭТЦ, а ионы водорода H^+ попадают в полость тилакоида (рисунок 8). Таким образом, в результате работы этих двух механизмов количество H^+ в строме убывает, а внутри тилакоида увеличивается, т.е. на мембране тилакоида создается градиент концентрации ионов H^+ (ΔpH), который является формой запасания энергии. Величина этой запасенной энергии равна разности электрохимических потенциалов H^+ по обе стороны мембраны - $\Delta \mu_{H^+}$. Кроме указанных выше двух механизмов переноса H^+ , градиент концентрации ионов водорода усиливается за счет того, что часть ионов водорода идет на восстановление НАДФ⁺ (рисунок 8).

Обратный поток протонов идет через специальный протонный канал, образованный комплексом белков и называемый H^+ -АТФ-синтетазой или H^+ -АТФ-азой. Пропуская через себя поток протонов, этот белковый комплекс синтезирует АТФ из АДФ и H_3PO_4 , т. е. осуществляет фосфорилирование, в данном случае **нециклическое фосфорилирование**.

В случае циклического движения электронов протонный градиент создается только за счет работы пластохинона PQ, а

образование АТФ в этом случае (за счет циклического движения электронов) называется **циклическим фосфорилированием**.

Контрольные вопросы

1. Какие три фотохимические реакции составляют фотохимический этап фотосинтеза?
2. Какие вещества образуются в каждой из трех фотохимических реакций?
3. Какой комплекс и каким образом осуществляет фотолиз воды?
4. Атомы какого элемента участвуют в отнятии электронов от молекулы воды?
5. Сколько квантов света необходимо поглотить для образования одной молекулы кислорода?
6. Опишите путь движения электронов при **нециклическом** транспорте электронов.
7. Опишите путь движения электронов при **циклическом** транспорте электронов.
8. Опишите механизм фотофосфорилирования.
9. Опишите работу фотосистемы 1.
10. Опишите работу фотосистемы 2.
11. Какое соединение в процессе фотосинтеза является источником кислорода?
12. Из каких элементов организована электронтранспортная цепь фотосинтеза?

2.3 Ферментативный (темновой) этап фотосинтеза

На этом завершающем этапе фотосинтеза происходит восстановление CO_2 до углеводов с использованием НАДФ·Н и АТФ, образованных в световых фотохимических реакциях.

2.3.1 C_3 -путь фотосинтеза

Последовательность биохимических реакций превращения CO_2 в сахара образует цикл (рисунок 9), названный в честь открывшего его американского биохимика циклом Кальвина.

Цикл Кальвина можно разделить на три этапа: 1) карбоксилирование восстановление и регенерация.

1. Карбоксилирование. Поступающий в хлоропласт CO_2 вначале присоединяется к акцептору – фосфорному эфиру пятиуглеродного сахара рибулозы – рибулозо-1,5-дифосфату (РДФ). Эта реакция катализируется ферментом рибулозодифосфаткарбоксилазой (РДФ-карбоксилазой¹). Этот фермент содержится в больших количествах в листьях и является основной фракцией белка хлоропластов. При взаимодействии РДФ-карбоксилазы с CO_2 вначале образуется промежуточное нестойкое шестиуглеродное соединение, которое затем распадается на две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК).

Это первое стабильное трехуглеродное соединение, в которое включена поступившая в лист углекислота. Поэтому растения, у которых CO_2 фиксируется только в цикле Кальвина, называются C_3 -растениями.

2. Восстановление. 3-ФГК восстанавливается до 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА) в два этапа. Сначала 3-ФГК фосфорилируется при участии АТФ (образовавшейся на фотохимической стадии фотосинтеза) до 1,3-дифосфоглицериновой кислоты. Затем происходит собственно восста-

¹ Этот фермент также называют рибулозобифосфаткарбоксилазой, в зарубежной литературе его называют рубиско (rubisco)/

новление 1,3-дифосфоглицериновой кислоты с помощью НАДФН₂ (также синтезированной в световой фазе фотосинтеза) до 3-ФГА, который является первым восстановленным продуктом фотосинтеза. Именно в этой молекуле встречаются CO₂ (в виде карбоксильной группы ФГК) и H₂O (в виде электрона воды, перенесенного на НАДФ⁺).

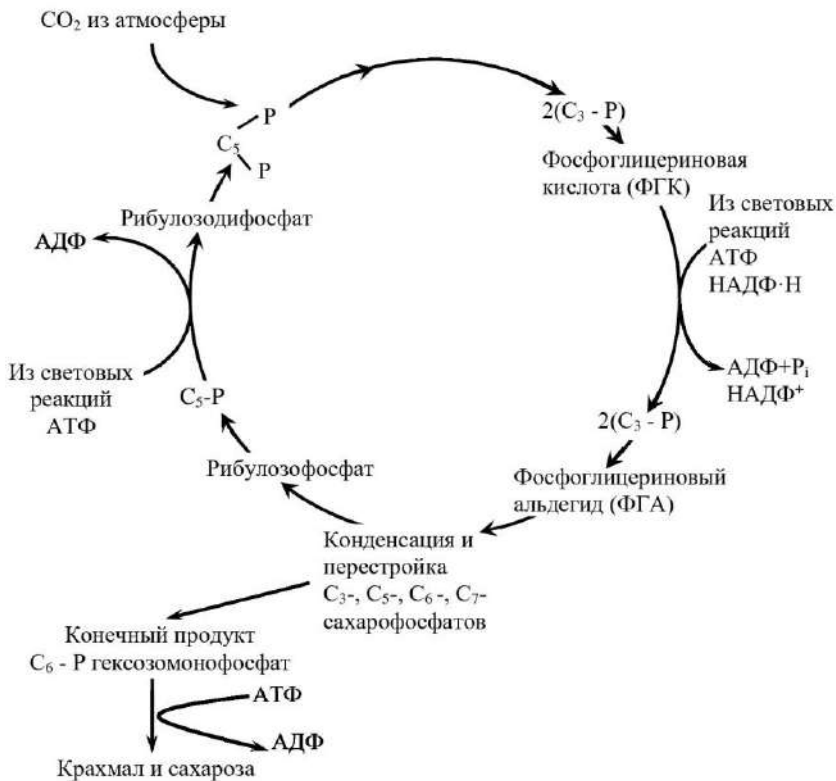


Рисунок 9 – Темновая (ферментативная) стадия фотосинтеза

3. Регенерация. На этом этапе вновь образуется акцептор CO₂ – рибулозо-1,5-дифосфат (РДФ). При фиксации шести молекул CO₂ образуется 12 молекул 3-ФГА. 10 из них исполь-

зуется для регенерации пять молекул РДФ, а из двух оставшихся триоз образуется гексоза.

Синтез конечных продуктов фотосинтеза. Образовавшаяся из 2-х молекул 3-ФГА гексоза – это молекула фруктозо-1,6-дифосфата, из которой могут образовываться глюкоза, сахароза или крахмал – стабильные конечные продукты фотосинтеза.

2.3.2 С-путь фотосинтеза (цикл Хетча–Слэка–Карпилова)

Ряд растений, происходящих из тропиков (например, кукуруза, сорго, сахарный тростник), имеют другой тип фиксации CO_2 , принципиально отличающийся от цикла Кальвина. Этот путь ассимиляции CO_2 был назван C_4 -путем фотосинтеза или циклом Хетча–Слэка–Карпилова, по имени австралийских ученых: М. Хетча, К. Слэка и русского исследователя Ю.С. Карпилова, впервые описавших этот цикл (рисунок 10). Растения с таким путем фотосинтеза называют C_4 -растениями.

C_4 -растения имеют особое анатомическое строение листьев. У них хорошо развита проводящая система, сосудистые пучки окружены крупными клетками паренхимы (клетки обкладки пучков). Листья этих растений содержат два разных типа хлоропластов: хлоропласты обычного вида – в клетках мезофилла и большое количество крупных хлоропластов, часто не имеющих гран, - в клетках, окружающих проводящие пучки (обкладка).

В мелких клетках мезофилла листа происходит первичное акцептирование CO_2 по C_4 -пути, характерной особенностью которого является то, что CO_2 присоединяется к фосфоенолпировиноградной кислоте (ФЕП) – трехуглеродному соединению, содержащему макроэргическую связь. В результате этого карбоксилирования образуется четырехуглеродная щавелевоуксусная кислота (ЩУК), что и позволило назвать этот путь C_4 -путь фотосинтеза.

Реакцию карбоксилирования катализирует фермент фосфоенолпируваткарбоксилаза (ФЕП-карбоксилаза), которая

может работать при гораздо более низких концентрациях CO_2 , чем рибулозодифосфаткарбоксилаза в цикле Кальвина. Затем образующиеся четырехуглеродные кислоты диффундируют из клеток мезофилла в клетки обкладки, где распадаются на пировиноградную кислоту (ПВК) и CO_2 с образованием восстановленного НАДФ $\cdot\text{H}_2$. Освобождающийся CO_2 поступает в цикл Кальвина и присоединяется к рибулозодифосфату, а пировиноградная кислота (ПВК) возвращается в клетки мезофилла, где с участием АТФ превращается в ФЕП и цикл повторяется (рисунок 10).

Таким образом, C_4 -путь является как бы дополнительным насосом (помпой), поставляющим добавочные порции CO_2 , повышает его концентрацию в растении, ибо концентрация CO_2 в ассимиляционной ткани ниже, чем в воздухе является лимитирующим фактором в процессе фотосинтеза.

Растения C_4 -типа являются одними из наиболее продуктивных культур. Так, при оптимальных условиях, интенсивность фотосинтеза у кукурузы (C_4 -растение) в 2-2,5 раза выше, чем у пшеницы (C_3 -растение).

Хлоропласты разных типов клеток характеризуются и разным типом фосфорилирования. В клетках мезофилла в основном идет нециклическое фосфорилирование и образуется НАДФ H_2 , необходимый для цикла Кальвина, идущего в клетках обкладки. В хлоропластах клеток обкладки осуществляется циклическое фосфорилирование.

К этому можно добавить, что положение клеток обкладки создает оптимальные условия для передачи конечных продуктов фотосинтеза (в частности, сахарозы) непосредственно в ситовидные трубки флоэмы, по которым эти продукты транспортируются в другие части растения.

C_4 -растения имеют еще ряд преимуществ. У них почти отсутствует фотодыхание, растения же C_3 -типа характеризуются высокой интенсивностью этого процесса. Под фотодыханием понимают процесс поглощения O_2 и выделения CO_2 активируемый светом, при котором может «сжигаться» до

50% органических веществ, образующихся в процессе фотосинтеза. При этом не происходит синтез АТФ.

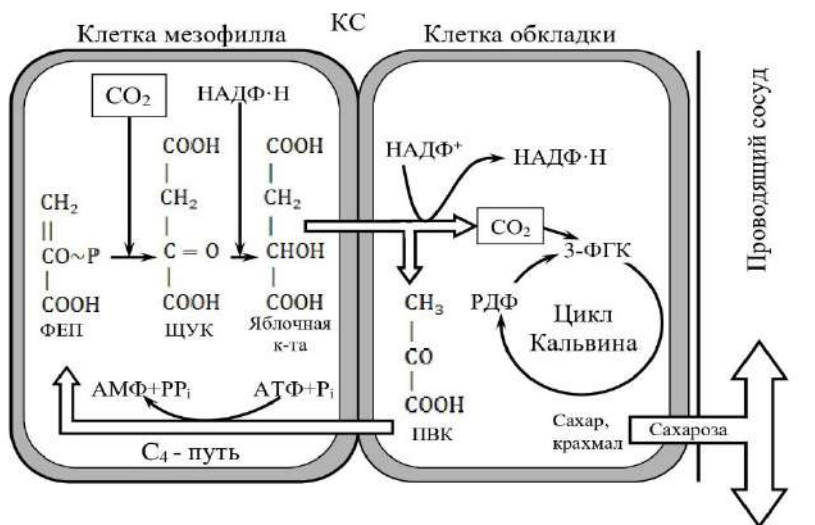


Рисунок 10 – C₄-путь фотосинтеза (цикл Хэтча–Слека–Карпилова). КС – клеточная стенка

C₄-растения являются теплолюбивыми, при температурах ниже 12°C фотосинтез у них протекает медленно, что ограничивает ареал их распространения и возможности возделывания в большинстве зон нашей страны.

2.3.3 Фотосинтез по типу толстянковых (САМ-метаболизм)

Особый C₄-путь фотосинтеза, характерен для более 100 видов суккулентов (кактусы, алоэ, агавы и др.). Он был открыт у растений семейства толстянковых, поэтому этот путь фотосинтеза получил название Crassulacean acid metabolism или САМ-путь (рисунок 11).

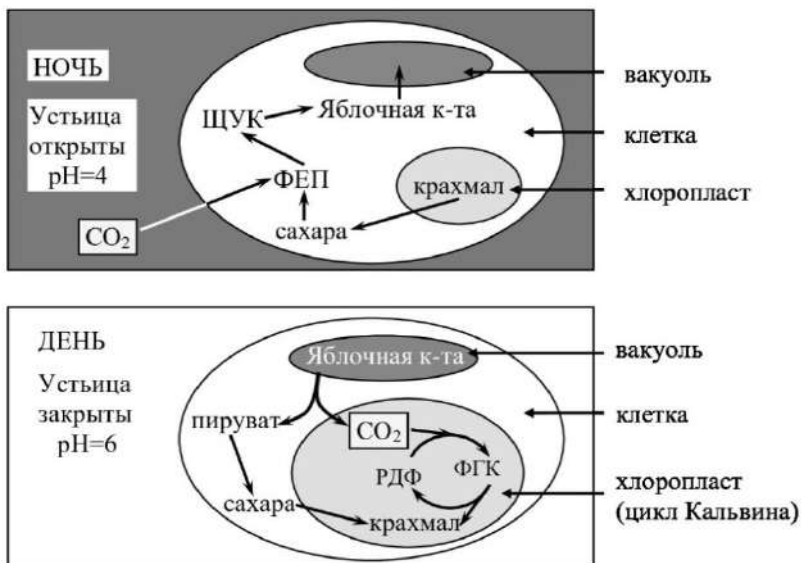


Рисунок 11 – Фотосинтез по типу толстянковых (САМ-метаболизм)

Отдельные этапы фотосинтеза у этих растений разделены не в пространстве, как у других растений C_4 -типа, а во времени.

Поглощение и фиксация CO_2 у них происходит ночью, когда устьица открыты, CO_2 присоединяется к акцептору – ФЕП с образованием одной из четырехуглеродных кислот – щавелевоуксусной, яблочной, аспаргиновой, которые накапливаются в вакуоли. Днем на свету происходит декарбоксилирование ЩУК и выделившийся CO_2 вступает в цикл Кальвина. Устьица днем у них закрыты, транспирация почти отсутствует, что предохраняет растения от излишней потери воды, повышает их устойчивость к засухе.

Растения с САМ-путем фотосинтеза менее продуктивны, чем C_3 и C_4 -растения, но более засухоустойчивы.

Контрольные вопросы

1. На какие 3 этапа можно разделить цикл Кальвина?
2. В какой части хлоропласта осуществляется темновая стадия фотосинтеза?
3. Что является первичным акцептором углекислоты у растений с C_4 -путем фотосинтеза?
4. Что является акцептором CO_2 у растений с САМ-метаболизмом?
5. Что является акцептором CO_2 у C_3 -типа растений?
6. Почему у растений кукурузы чистая продуктивность фотосинтеза выше, чем у пшеницы?
7. Какое вещество является первичным продуктом карбоксилирования у C_4 -растений?
8. Какое соединение является первичным продуктом фазы карбоксилирования в цикле Кальвина?
9. В чем состоит основная роль C_4 -пути фотосинтеза?
10. Какое соединение является первичным продуктом фазы восстановления в цикле Кальвина?
11. В каких клетках листа образуются конечные продукты фотосинтеза в цикле Хэтча–Слэка–Карпилова?
12. Чем отличается процесс фотосинтеза у C_4 -растений и САМ-растений?
13. Какие вещества являются конечными продуктами фотосинтеза, как они синтезируются и как транспортируются по растению?

3 ФОТОДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Фотодыхание растений – это активируемый светом процесс поглощения O_2 и высвобождения CO_2 , который полностью отличается от темнового дыхания. Фотодыхание осуществляется в результате взаимодействия трех органелл - хлоропластов, пероксисом и митохондрий без образования АТФ (рисунок 12). У некоторых C_3 растений интенсивность фотодыхания может достигать 50% от интенсивности фотосинтеза, что приводит к большой потере органического вещества.

Фотодыхание у C_3 - растений усиливается при низком содержании CO_2 и высоких концентрациях O_2 . В этих условиях фермент **рибулозодифосфаткарбоксилаза** (РДФ-карбоксилаза) в хлоропластах может функционировать как оксигеназа, катализируя окислительное расщепление рибулозо-1,5-дифосфата на 3-ФГК и 2-фосфогликолевую кислоту, которая затем дефосфорилируется в **гликолевую кислоту** (рисунок 12). Так как первичным продуктом фотодыхания является гликолевая кислота, то этот путь получил название **гликолатного**. Гликолат из хлоропласта поступает в пероксисому и там окисляется флавиновой гликолатоксидазой до глиоксилата. Образующаяся при этом перекись водорода устраняется каталазой. Глиоксилат аминирован, превращаясь в аминокислоту глицин, причем в качестве донора аминогруппы функционирует глутамат.

Глицин транспортируется в митохондрию, где из двух молекул глицина образуется аминокислота серин и выделяется CO_2 . Теперь цикл замыкается: серин может снова поступать в пероксисому и там передавать свою аминогруппу на пируват. При этом из пирувата образуется аланин, из аланина – гидроксипируват, который восстанавливается в глицерат. Затем глицерат может снова попасть в хлоропласты, фосфорилироваться и в виде 3-ФГК включиться в цикл Кальвина.

Последовательность реакций фотодыхания не обязательно образует цикл. Гликолатный путь C_3 -растений может завер-

шиться в митохондриях. Конечными продуктами в этом случае являются серин и CO_2 .

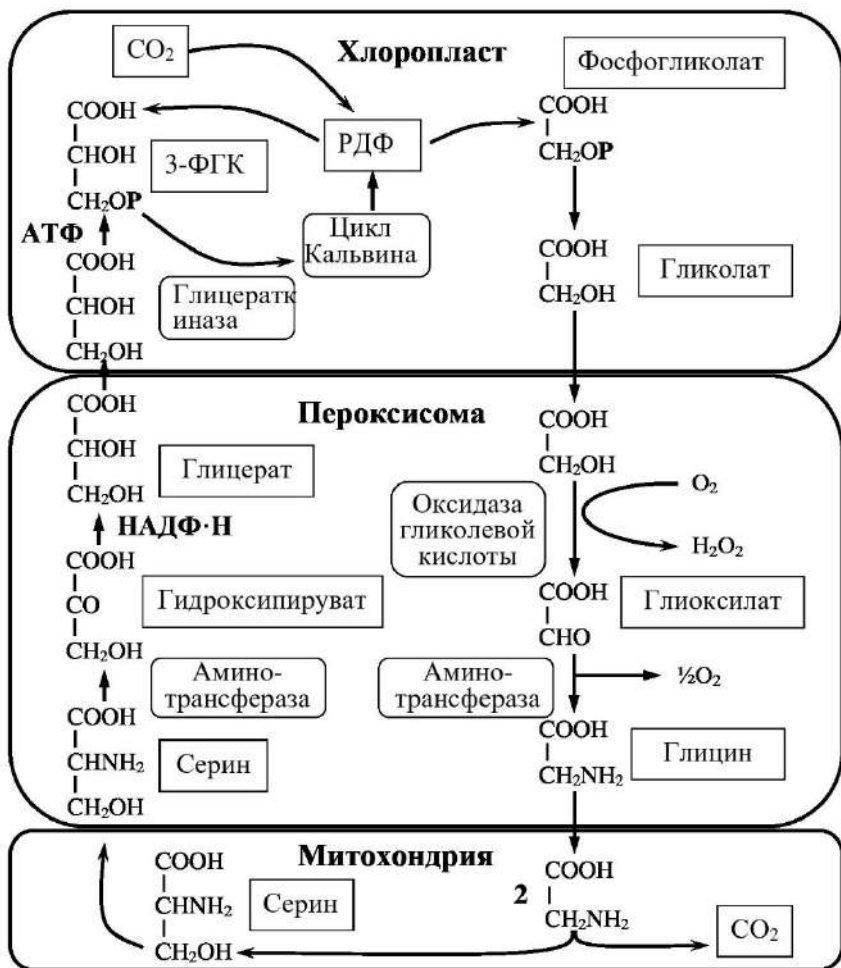


Рисунок 12 – Схема фотодыхания и метаболизма гликолевой кислоты (гликолатный цикл)

В настоящее время считается, что фотодыхание (гликолатный цикл) выполняет в растении ряд важных функций.

Во-первых, в ходе этого цикла происходит утилизация не собственных для фотосинтеза продуктов (гликолевой кислоты).

Во-вторых, в процессе фотодыхания, как и в других циклах фотосинтеза, образуются промежуточные вещества для различных синтезов, в том числе важные азотистые соединения – аминокислоты глицин и серии.

В-третьих, весьма вероятно, что при образовании серина из глицина восстанавливается митохондриальный НАД, который участвует в синтезе АТФ.

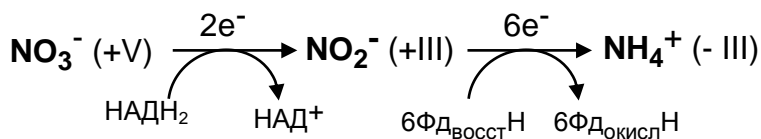
В-четвертых, соотношение гликолатного цикла и C_3 -цикла поддерживает гомеостаз в растительном организме: при избытке продуктов C_3 -цикла увеличивается скорость гликолатного цикла, а при их недостатке интенсивность цикла Кальвина усиливается.

Кроме того, фотодыхание поставляет CO_2 , что очень важно для C_3 растений при недостаточном водоснабжении, когда днем закрываются устьица и при отсутствии CO_2 фотосинтетический аппарат растений может быть выведен из строя.

4 РОЛЬ ФОТОСИНТЕЗА В ВОССТАНОВЛЕНИИ АЗОТА И СЕРЫ.

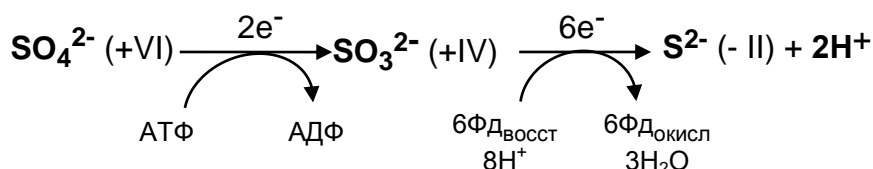
Восстановленные продукты световой стадии фотосинтеза могут использоваться не только для синтеза углеводов, но и для других важных метаболических процессов, в том числе для восстановления нитратов и сульфатов.

Восстановление нитратов до аммония – двухступенчатый процесс, который можно описать формулой (в скобках указана степень окисления):



Первая фаза этого процесса – восстановление нитрата до нитрита, – происходит в цитоплазме с помощью фермента нитратредуктазы. Донором электронов для этого процесса служит восстановленный НАДН₂. Образовавшийся нитрит поступает в хлоропласт, где восстанавливается до аммония ферментом нитритредуктазой. Это требует 6 электронов, которые поставляет восстановленный в световой стадии фотосинтеза ферредоксин. Образовавшийся аммоний используется для синтеза глутамата, осуществляющегося с участием восстановленного ферредоксина и АТФ.

Восстановление поглощенной в виде сульфата серы происходит преимущественно в хлоропластах. Этот процесс протекает в два этапа:



Сначала сульфат превращается в сульфит с участием двух молекул АТФ, а затем сульфит получает шесть электронов от ферредоксина и восстанавливается до сульфида, который используется для синтеза цистеина.

Непосредственная связь первичных процессов фотосинтеза с восстановлением этих важных элементов минерального питания обеспечивает ускорение поглощения и включения в метаболизм этих элементов при улучшении условий для фотосинтеза, особенно при повышении интенсивности света.

Контрольные вопросы

1. Что такое фотодыхание?
2. Какие органеллы участвуют в процессе фотодыхания?
3. Почему фотодыхание называют еще гликолатным циклом?
4. Какую роль играет гликолатный цикл в жизни растений?
5. В каких органеллах начинается и заканчивается цикл фотодыхания?
6. В каких растениях – C_3 или C_4 – интенсивность фотодыхания выше и почему?
7. Какой продукт световой фазы фотосинтеза обеспечивает восстановление нитратов? Каков механизм этого процесса?
8. Каким образом световые стадии фотосинтеза связаны с восстановлением сульфата?

5 ВЛИЯНИЕ НА ФОТОСИНТЕЗ ЭНДОГЕННЫХ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

Фотосинтез является многоуровневым процессом, и его интенсивность определяется сложным взаимодействием внутренних и внешних факторов, которые действуют на растение одновременно.

5.1 Влияние на фотосинтез эндогенных факторов

В интактных листьях фотосинтез может лимитироваться на уровне фотохимических реакций фотосинтеза – недостаточное поступление энергии в виде АТФ и НАДФН₂. Это может снизить как скорость восстановления СО₂, так и скорость регенерации первичного акцептора СО₂ – рибулозодифосфата.

Темновые биохимические реакции могут лимитировать фотосинтез из-за снижения интенсивности карбоксилирования, вызванном недостатком фермента РДФ-карбоксилазы и снижения вблизи него концентрации субстратов – рибулозодифосфата и СО₂.

На уровне листа способность обеспечивать доступ углекислого газа из атмосферы к хлоропласту определяется проводимостью листа для молекул СО₂. Проводимость имеет размерность см/с, и для углекислого газа проводимость 1 см/сек примерно равна 400 ммоль СО₂/(м² с) при 25 °С.

Проводимость листа для молекул СО₂ складывается из устьичной проводимости (газовая фаза) и проводимости мезофилла (жидкая фаза). Значения этих составляющих проводимости листа существенно различаются. Однако суммарная проводимость листа для молекул СО₂ выше для С₄-растений, и это в значительной степени определяет их более высокую интенсивность фотосинтеза.

Фактором эндогенной регуляции фотосинтеза может являться концентрация ассимилятов. Так, накопление углеводов (сахарозы, крахмала) может снижать интенсивность фотосинтеза. Причинами могут быть уменьшение свободного объема

стромы, механическое воздействие на тилакоиды, ухудшение светового режима, адсорбция на зернах крахмала ферментов, ионов магния.

Мощным фактором, влияющим на интенсивность фотосинтеза, является потребность растения в продуктах фотосинтеза.

В ходе вегетации изменяются потребности различных органов растения в фотоассимилятах и изменяется характер взаимодействия органов, поставляющих продукты фотосинтеза (доноры – листья и зеленые части растения) и частей растения, которые потребляют эти продукты (акцепторы). В качестве главных акцепторов выступают:

- меристемы (ростовые акцепторы), в которых происходит активный нуклеиновый и белковый обмены,
- запасающие органы, где происходит интенсивный однонаправленный синтез крахмала, сахарозы, жиров;
- метаболические акцепторы – корни, требующие значительных количеств углеводов не только для роста, но и для обеспечения энергией поглощения минеральных веществ.

Регулирование этих донорно-акцепторных отношений осуществляется гормональной системой растения. Так, при удалении с растения сои бобов (акцепторов фотосинтетических продуктов) в листьях растений повышается содержание абсцизовой кислоты, что приводит к закрытию устьиц и уменьшению потока CO_2 к хлоропластам, вследствие чего интенсивность фотосинтеза снижается.

Аналогично при уменьшении потребности в фотоассимилятах корней (метаболический акцептор), например при частичном их удалении, происходит снижение синтеза цитокинина, что резко снижает интенсивность фотосинтеза.

По мере старения листа происходит снижение интенсивности целого ряда параметров, обеспечивающих фотоассимиляцию CO_2 : уменьшается содержание хлорофилла в листьях, снижается скорость транспорта электронов по фотосинтетиче-

ской ЭТЦ, активность РДФ-карбоксилазы, содержание водорастворимых белков (рисунок 13).

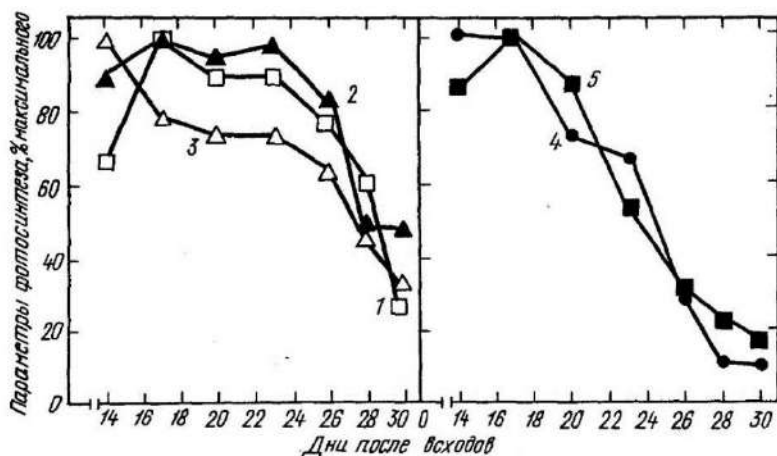


Рисунок 13 – Изменение фотосинтетических параметров в ходе старения листа пшеницы.

- Условные обозначения: 1 – транспорт электронов;
 2 – содержание хлорофилла; 3 – интенсивность фотосинтеза;
 4 – РДФ –карбоксилаза; 5 – водорастворимый белок

Эти изменения определены генетической программой конкретного вида растений и их следствием является снижение интенсивности фотосинтеза.

5.2 Влияние на фотосинтез факторов внешней среды

Для понимания характера влияния на фотосинтез как внутренних, так и внешних факторов, следует учитывать, что большинство изученных факторов взаимодействуют, т. е. оказывают влияние друг на друга.

Важнейшими факторами внешней среды, оказывающими влияние на интенсивность фотосинтеза (и соответственно на продуктивность растения) являются интенсивность света, его качество (спектральный состав), концентрация CO_2 , температура, водообеспеченность и минеральное питание растений.

Основные результаты по влиянию факторов внешней среды на фотосинтез были получены в опытах, в которых изменялось значение только одного фактора, тогда как значения остальных факторов поддерживались на постоянном уровне.

5.2.1 Влияние интенсивности света на ассимиляцию CO_2

В листе, помещенном в темноту не происходит ассимиляции углерода, и вместо поглощения происходит выделение CO_2 в результате дыхания. На графике это соответствует **отрицательному** значению поглощения CO_2 (рисунок 14).

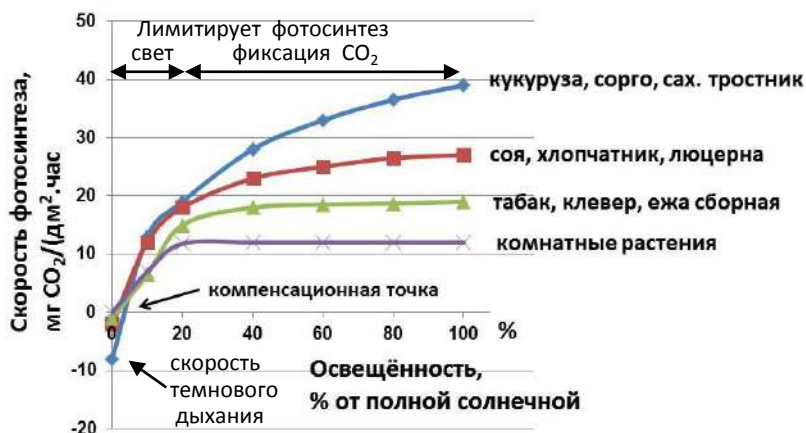


Рисунок 14 – Зависимость скорости фотосинтеза от уровня освещенности у C_3 и C_4 -растений

С ростом интенсивности света фотосинтетическое поглощение CO_2 возрастает и при определенной интенсивности света становится равной потоку CO_2 , выделяемому в результате митохондриального дыхания клеток листа. Значение интенсивности света, при котором поток поглощаемого в ходе фотосинтеза CO_2 точно соответствует потоку CO_2 , выделяемого в результате дыхания, называется **световой компенсационной точкой**.

Интенсивность света, при которой у листьев различных растений достигается компенсационная точка, зависит как от вида растений, так и от окружающих условий. Как правило, у светолюбивых растений (кукуруза, пшеница) компенсационная точка наблюдается при более высоких интенсивностях света, чем у растений теневыносливых, к которым относится большинство комнатных растений (рисунок 14).

При возрастании интенсивности света выше компенсационной точки сначала наблюдается зона линейной зависимости между интенсивностью света и скоростью фотосинтеза. Это свидетельствует, что процесс фотосинтеза лимитируется количеством поступающих квантов света.

При дальнейшем повышении интенсивности света нарастание скорости фотосинтеза замедляется – наступает **световое насыщение фотосинтеза** (рисунок 14). Оно происходит либо вследствие неспособности ферментов цикла Кальвина (темновая фаза фотосинтеза) полностью использовать поглощенную энергию света, либо из-за недостатка поступающего CO_2 . Интенсивность света, при которой наступает насыщение фотосинтеза существенно зависит от вида растений: у теневыносливых растений световое насыщение начинается при значительно более низких интенсивностях света, чем у светолюбивых (рисунок 14). Особо следует отметить, что у растений с C_4 -типом фотосинтеза светового насыщения фотосинтеза не наблюдается даже при очень высоких интенсивностях света.

Если лист получает световой поток, который он не может полностью утилизировать, то наступает повреждение фотосинтетического аппарата, которое называется **фотоингибированием**. В защите от повреждающего действия избыточного светового потока большую роль играют каротиноиды.

5.2.2 Влияние концентрации CO_2 на интенсивность фотосинтеза

При низких концентрациях углекислого газа фотосинтез в очень сильной степени зависит от содержания CO_2 , тогда как

скорость дыхания не изменяется. В результате этого складывается отрицательный баланс между потоком CO_2 , потребляемым в ходе фотосинтеза и потоком, выделяемым в ходе дыхания, и в сумме наблюдается выход CO_2 из растения.

Возрастание внутриклеточного содержания CO_2 усиливает его потребление фотосинтезом до концентрации, при которой оба эти процесса уравниваются друг друга и суммарный поток CO_2 из растения равен нулю. Эта концентрация называется **компенсационной точкой по CO_2** (рисунок 15).

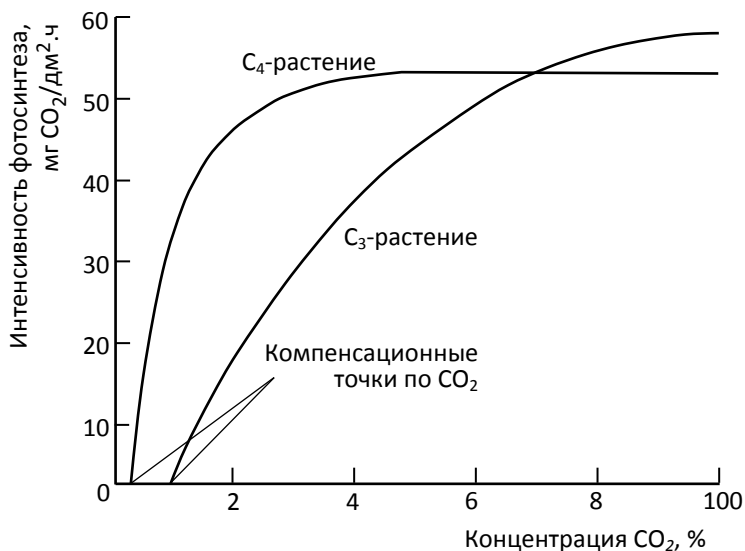


Рисунок 15 – Зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации CO_2 у C_3 и C_4 -растений

Таким образом, компенсационная точка по CO_2 отражает баланс между фотосинтезом и дыханием как функцию концентрации CO_2 , а световая компенсационная точка отражает этот баланс как функцию интенсивности светового потока.

Растения с C_3 и C_4 типом фотосинтеза существенно различаются по реакции на повышение содержания углекислого газа. Компенсационная точка по CO_2 у C_4 -растений близка к нулю (рисунок 15), что отражает их очень низкий уровень фо-

тодыхания, тогда как компенсационная точка по CO_2 у C_3 -растений наблюдается при существенно более высоких концентрациях углекислого газа. Это различие объясняется наличием у C_4 -растений механизма позволяющего повышать концентрацию CO_2 в зоне его фиксации РДФ-карбоксилазой.

Кроме того, у C_3 -растений возрастание концентрации CO_2 выше компенсационной точки стимулирует фотосинтез в широком диапазоне концентраций, а фотосинтез C_4 -растений, напротив, достигает насыщения уже при низких концентрациях CO_2 (рисунок 15).

Характер реакции фотосинтеза на изменение концентрации CO_2 зависит от уровня освещенности растения (рисунок 16).

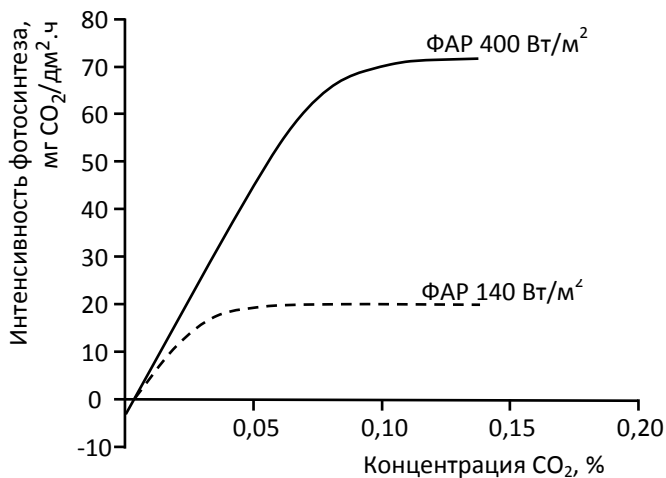


Рисунок 16 – Зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации CO_2 при различной интенсивности ФАР

При более низкой освещенности фотосинтез насыщается при меньших концентрациях CO_2 , тогда как при высоких уровнях освещенности для его насыщения требуется более высокое содержание CO_2 в воздухе (рисунок 16).

5.2.3 Влияние температуры на интенсивность фотосинтеза

Зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры описывается одновершинной кривой (рисунок 17). Ее нарастающая левая часть описывает усиление интенсивности фотосинтеза с ростом температуры до оптимального значения, а снижающаяся правая часть связана с нарушениями в работе фотосинтетического аппарата. При этом как положение оптимума на температурной кривой фотосинтеза, так и минимальные и максимальные температуры, при которых наблюдается фотосинтез, а также степень реакции на повышение температуры зависят от множества факторов: вида растения, условий среды, степени акклиматизации растений к условиям произрастания.

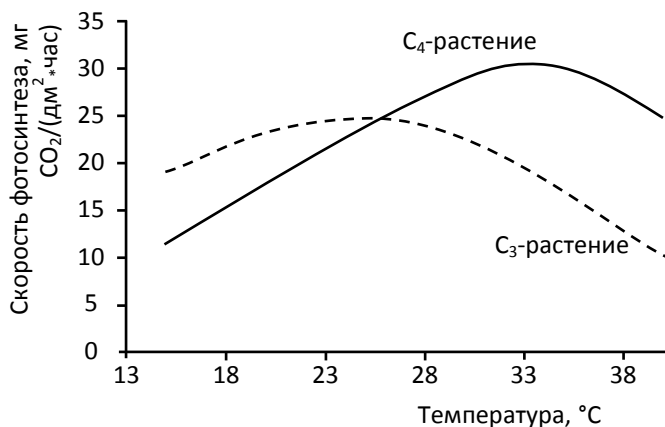


Рисунок 17 – Влияние температуры на скорость ассимиляции СО₂ у растений с разным типом фотосинтеза

У тропических и субтропических растений (жарких мест обитания), многие из которых относятся к C₄-растениям, фотосинтез начинается при температуре 5–7°C, а у большинства растений умеренной зоны – около 0°C. У некоторых хвойных растений (сосна, ель) фотосинтез может идти при отрицательных температурах, вплоть до -15°C.

Аналогично, максимальная интенсивность фотосинтеза у растений умеренной зоны, большинство из которых имеют C_3 тип фотосинтеза, наблюдается при температурах 22–28°C, а у C_4 -растений температурный оптимум находится в зоне 35–45°C.

Для C_3 видов умеренной зоны максимальными являются температуры 40–50°C, а для тропических видов 50–60°C.

Температура влияет на все процессы, связанные с ассимиляцией CO_2 : на поступление углекислого газа к хлоропластам, биохимические реакции фотосинтеза, отток ассимилятов. При этом все эти процессы по-разному зависят от температуры. Наиболее сильно температура влияет на биохимические реакции, тогда как на процессы первичного поглощения квантов света и миграции энергии температура практически не действует. С этим связан и различный характер влияния температуры на световые кривые фотосинтеза у C_3 и C_4 -растений (рисунок 18).

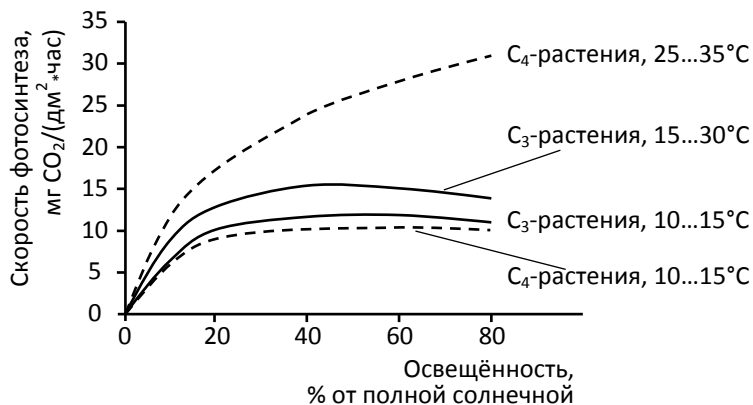


Рисунок 18 – Световые кривые фотосинтеза при разной температуре

Снижение температуры практически не изменяет характер зависимости фотосинтеза от освещенности у C_3 -растений, а у C_4 -растений начинает наблюдаться заметное изменение световой кривой: уже при относительно низких интенсивностях

света наблюдается световое насыщение фотосинтеза (рисунок 18).

Существенное влияние на характер температурной зависимости фотосинтеза оказывает и содержание в окружающей среде CO_2 . При насыщающей концентрации CO_2 степень зависимости фотосинтеза от температуры гораздо выше, чем при обычном содержании CO_2 в воздухе (рисунок 19).

Полагается, что в зоне температурного оптимума все процессы оптимально сбалансированы, а при повышении или понижении температуры отдельные этапы фотосинтеза начинают лимитировать общий процесс ассимиляции CO_2 .

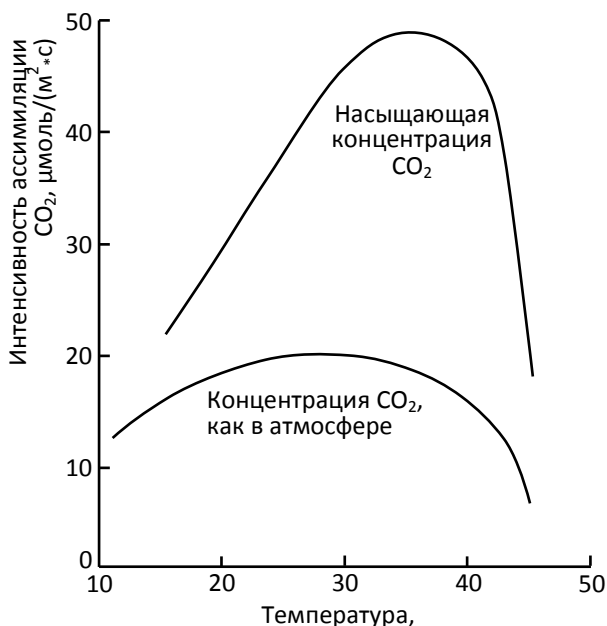


Рисунок 19 – Влияние температуры на скорость фотосинтеза при различной концентрации CO_2

При повышении температуры выше оптимальной интенсивность фотосинтеза уменьшается, а интенсивность дыхания возрастает (рисунок 20). Температура, при которой интенсив-

ность фотосинтеза равна интенсивности дыхания, называется температурной компенсационной точкой. При этом в растении не происходит накопления сухого вещества.

При дальнейшем повышении температуры инактивируются ферменты и затем нарушается структура хлоропластов.

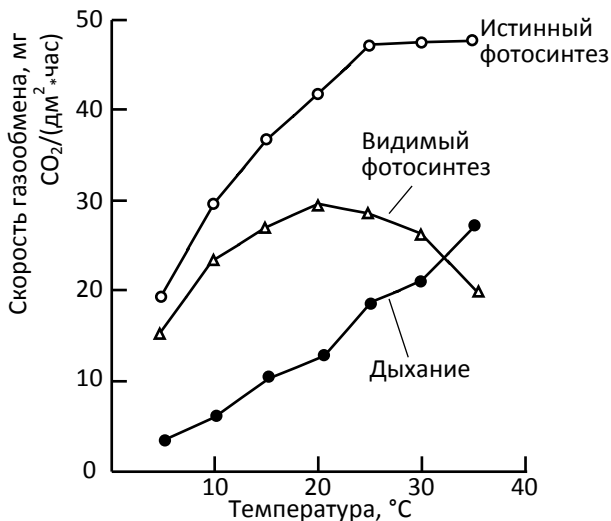


Рисунок 20 – Зависимость фотосинтеза и дыхания листьев пшеницы от температуры

5.2.4 Влияние водного дефицита на интенсивность фотосинтеза

Фотосинтез очень сильно реагирует на недостаток воды, хотя непосредственно в ходе фотосинтеза используется всего около 1% поглощенной воды (рисунок 21). Дефицит воды влияет на фотосинтез на разных уровнях организации фотосинтетического аппарата.

В результате водного дефицита закрываются устьица, что снижает транспирацию и поглощение CO₂ листом. Кроме того, при водном дефиците могут ингибироваться транспорт

электронов, фотофосфорилирование, активность РДФ-карбоксилазы.

Поскольку интенсивность дыхания при нарастании водного дефицита снижается гораздо слабее, то при достижении некоторого значения водного потенциала растение перестает накапливать биомассу, поскольку все продукты фотосинтеза будут использоваться на дыхание поддержания (см. стр. 98).

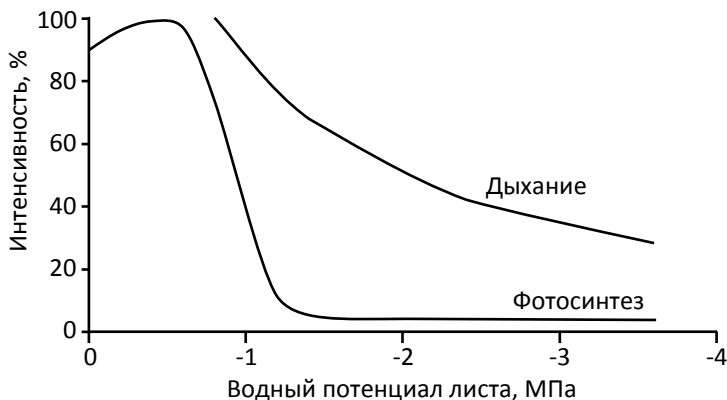


Рисунок 21 – Влияние водного дефицита на фотосинтез и дыхание

Особенно чувствителен фотосинтез к дефициту влаги в период роста листа, но по мере его постепенного старения устойчивость ассимиляции CO_2 возрастает.

5.2.5 Зависимость интенсивности фотосинтеза от обеспеченности растений элементами минерального питания

Уровень минерального питания растений существенно влияет на содержание фотосинтетических пигментов и вследствие этого и на интенсивность фотосинтеза.

Проведенные в полевых условиях исследования на озимой пшенице показали, что без внесения минеральных удобрений среднее суммарное содержание хлорофиллов в двух верхних листьях в фазу колошения составляло $4,65 \text{ мг/дм}^2$.

При внесении минеральных удобрений в дозе $N_{30}P_{30}K_{20}$ содержание хлорофиллов увеличивалось до $5,2 \text{ мг/дм}^2$, увеличение дозы удобрений в два раза повышало содержание хлорофиллов до $5,74 \text{ мг/дм}^2$, а доза $N_{120}P_{120}K_{80}$ обеспечила увеличение содержания хлорофиллов до $6,28 \text{ мг/дм}^2$.

Недостаток элементов минерального питания, в особенности азота, снижает эффективность использования листьями фотосинтетически активной радиации – у растений световое насыщение фотосинтеза наступает при более низких интенсивностях света (рисунок 22).

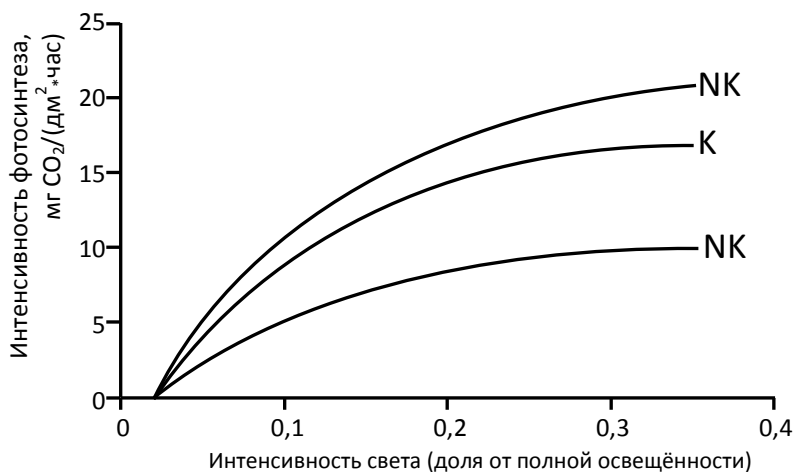


Рисунок 22 – Световые кривые фотосинтеза растений при дефиците калия (K), азота и калия (NK).

Полная питательная смесь (NPK) – контроль.

Кроме того, при дефиците азота снижается активность РДФ-карбоксилазы и скорость регенерации рибулозодифосфата, вследствие чего снижается и поток CO_2 через мезофилл.

Дефицит фосфора подавляет скорость световых реакций фотосинтеза, а недостаток калия приводит к ингибированию карбоксилазной активности.

Все факторы внешней среды влияют друг на друга, и большинство из них в природных условиях сложно контролировать. Это ограничивает возможности их использования в управлении продуктивностью полевых агроценозов. Однако, практически все эти факторы возможно регулировать в условиях закрытого грунта. Учитывая, что интенсивность фотосинтеза – ведущий фактор в формировании урожая, необходимо при управлении продукционным процессом в закрытом грунте очень хорошо представлять характер этих взаимодействий у выращиваемой культуры.

Контрольные вопросы

1. Какие эндогенные факторы могут влиять на интенсивность фотосинтеза?
2. В чем заключается механизм проводимости листа для молекул CO_2 и его особенности у C_3 - и C_4 -растений?
3. Каков механизм фотохимического и биохимического лимитирования фотосинтеза?
4. Каким образом донорно-акцепторные взаимоотношения органов растений влияют на интенсивность фотосинтеза?
5. Как скорость фотосинтеза зависит от интенсивности фотосинтетически активной радиации?
6. Как различается реакция у C_3 - и C_4 -растений на температуру и интенсивность освещения?
7. Как влияет уровень минерального питания на интенсивность фотосинтеза?
8. Что такое компенсационная точка фотосинтеза?
9. В чем различие видимого и истинного фотосинтеза?
10. Как зависит интенсивность фотосинтеза от концентрации CO_2 ?

6 ФОТОСИНТЕЗ И УРОЖАЙ

Продуктивность растений, а следовательно, и хозяйственный урожай, в значительной степени зависят от интенсивности фотосинтеза в динамичных условиях внешней среды.

В процессе фотосинтеза растений образуются органические вещества, часть которых расходуется в ходе дыхания, а часть входит в состав клеток и тканей растений в качестве конституционных и запасных веществ. Суммарным весом всех органов определяется биологический урожай ($U_{\text{биол}}$) отдельных растений или определенных растительных сообществ, в т. ч. агрофитоценозов – посевов сельскохозяйственных растений.

Величина $U_{\text{биол}}$ фитоценоза определяется, в основном, соотношением интенсивности фотосинтеза к интенсивности дыхания.

Большое практическое значение имеет не $U_{\text{биол}}$, а хозяйственный урожай (вес зерна, плодов) – $U_{\text{хоз}}$. Отношение $U_{\text{хоз}}/U_{\text{биол}}$ получило название коэффициент хозяйственной деятельности ($K_{\text{хоз}}$) или уборочный индекс. Повышение $K_{\text{хоз}}$ может быть достигнуто применением соответствующих приемов агротехники (внесение удобрений, посев по хорошим предшественникам, использование регуляторов роста растений и т.д.)

Улучшение условий питания и водоснабжения приводит к повышению продуктивности растений и, как правило, к увеличению показателей чистой ассимиляции.

Уровень потенциального урожая растения во многом зависит от величины листовой поверхности посева и от интенсивности фотосинтетических процессов, проходящих в нем.

Особую роль в формировании продуктивности агрофитоценозов играет архитектура растений. В современном земледелии наиболее перспективными являются малоконкурентноспособные сорта, имеющие вертикально расположенные листья, короткий стебель. Это позволяет увеличить густоту стояния растений, следовательно, и эффективность использования солнечной энергии агрофитоценозами в два раза и бо-

лее. В настоящее время интенсивные сорта полевых и плодовых культур имеют именно такие характеристики.

Процесс фотосинтеза является ключевым в формировании продуктивности агрофитоценоза. Для оценки влияния на фотосинтез различных факторов, в том числе и применяемые для управления формированием продуктивности агрофитоценоза (элементы минерального питания, стимуляторы роста, средства защиты растений, способы обработки почвы), необходимо использовать количественные параметры, характеризующие различные стороны процесса фотосинтеза.

Величины, характеризующие фотосинтез:

1. Интенсивность фотосинтеза (скорость процесса) может быть охарактеризована несколькими величинами:

1) Количеством мг углекислоты, поглощенной 1 м² листьев за 1 ч;

2) Количеством мл кислорода, выделенного 1 м² листьев за 1 ч;

3) Количеством сухих веществ, накопленных 1 м² листьев за 1 ч (метод листовых половинок).

2. Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) – это количество сухого вещества в граммах, образующееся в растении за сутки в расчете на 1 м² листовой поверхности, рассчитывается по формуле:

$$\Phi_{\text{ч.пр.}} = \frac{(B_2 - B_1)}{0,5(L_1 + L_2)T}; \text{ г/м}^2 \cdot \text{сутки}$$

где B_1 и B_2 – масса сухого вещества растения в начале (B_1) и в конце (B_2) учетного периода, г;

$0,5(L_1 + L_2)$ – средняя площадь листьев в начале (L_1) и в конце (L_2) учетного периода, м²;

T – продолжительность учетного периода, сут.

3. Продуктивность работы листьев – это отношение сухого вещества надземных органов к единице площади листьев:

$$Q = \frac{m}{S}, \text{ г/дм}^2$$

где m – масса сухого вещества растения во время учета, г;
 S – средняя площадь листьев во время учета, дм^2 .

4. Коэффициент эффективности фотосинтеза определяется отношением показателя чистой продуктивности фотосинтеза ($\text{г/м}^2 \cdot \text{сутки}$) к количеству усвоенной за день в процессе фотосинтеза CO_2 ($\text{г/м}^2 \cdot \text{день}$). Показывает, насколько эффективно используется усваиваемая в процессе фотосинтеза CO_2 на построение сухого вещества урожая. Чаще всего величина этого коэффициента близка к 0,5, при неблагоприятных условиях она снижается, а иногда равна нулю или отрицательна (например, при засухе и высокой температуре).

5. Коэффициент полезного действия (КПД) фотосинтеза характеризует эффективность фотосинтеза и определяется отношением количества энергии, накопившейся в органической массе урожая в кДж, к количеству энергии света, поступившей за период вегетации на 1 га посева, или энергии, которая была поглощена посевом. Обычно в посевах КПД фотосинтеза мал, близок к 1 %, при оптимальных погодных условиях и агротехнических мероприятиях его можно повысить до 2%. На посевах кукурузы при оптимальных условиях выращивания КПД фотосинтеза может достигать 5–6 %, так как эта культура относится к C_4 -типу растений.

6. Ассимиляционный коэффициент ($K_{\text{асс}}$) – это отношение количества усваиваемой в процессе фотосинтеза CO_2 к количеству хлорофилла в ассимиляционных органах. равен $\sim 5 \text{ мг } \text{CO}_2$ на 1 мг хлорофилла в час. Чем больше в листьях хлорофилла, тем ниже ассимиляционный коэффициент. Поэтому $K_{\text{асс}}$ у светолюбивых растений обычно выше, чем у тенелюбивых, поскольку листья последних содержат больше хлорофилла.

7. Листовой индекс показывает, во сколько раз площадь листьев растений превышает занимаемую ими площадь поч-

вы. Он зависит от вида растений, сорта, периода вегетации. Для получения высоких урожаев должен иметь оптимальное значение для конкретных условий. В среднем листовой индекс равен 3–4, у пшеницы интенсивных сортов перед колошением он может быть равен 6–7, при этом условии можно получать высокий урожай.

При высоких значениях листовых индексов количество энергии светового потока, используемого для фотосинтеза, существенно не увеличивается вследствие возрастающего взаимного затенения листьев. С другой стороны, большее количество растений на единице площади расходует на дыхание и большее количество образовавшихся фотосинтетических продуктов. Вследствие этого снижается доля пластических веществ, необходимых для роста вегетативных и плодовых органов, в результате чего снижается хозяйственный урожай.

8. Фотосинтетический потенциал посевов – сумма ежедневных показателей площади листьев посева за весь вегетационный период или часть его, выраженная в метрах квадратных на 1 га. Этот параметр характеризует потенциальную способность посева поглотить приходящую за определенный период энергию ФАР

9. Хлорофилловый фотосинтетический потенциал

Кроме площади листьев, на количество поглощенной ФАР влияет и содержание в листьях фотосинтетических пигментов, которое существенно изменяется в ходе онтогенеза. Поскольку интенсивность фотосинтеза зависит от содержания хлорофилла в листьях, то для более корректной оценки потенциальных возможностей посева в использовании ФАР предлагается использовать **хлорофилловый фотосинтетический потенциал** – сумму ежедневных показателей содержания хлорофилла на единицу площади посева за весь вегетационный период или его части, выраженной в тоннах на 1 га.

10. Вегетационный индекс. Площадь листовой поверхности посева и концентрация фотосинтетических пигментов в

листьях непосредственно определяет количество световой энергии, которую растение способно зафиксировать и в дальнейшем использовать для формирования урожая. При этом хлорофилловый фотосинтетический потенциал посева, учитывающий как площадь листовой поверхности, так и содержание хлорофилла в листьях, имеет более высокую корреляцию с урожаем, чем фотосинтетический потенциал посева, учитывающий только площадь листьев.

Оценка состояния посевов по этим параметрам весьма трудоемка, поэтому для оперативного мониторинга посевов на больших площадях используют дистанционные методы. Этот подход основан на оценке отраженного излучения.

В зависимости от длины волны падающего света степень его отражения и поглощения от объекта может существенно отличаться. Таким образом, для объекта формируется специфичный для него спектр отражения (рисунок 22).

На спектр отражения посева оказывает влияние большое количество факторов, ключевыми из которых являются: площадь листовой поверхности и химический состав тканей растений, в первую очередь содержание фотосинтетических пигментов. На основе сравнения интенсивностей отражения в различных участках спектра можно рассчитать параметр, характеризующий состояние посева и называющийся вегетационным индексом.

Вегетационный индекс – это показатель, рассчитываемый на основе разных спектральных диапазонов (каналов) данных дистанционного зондирования. В настоящее время существует более 160 вариантов вегетационных индексов. Они подбираются экспериментально (эмпирическим путем), исходя из известных особенностей кривых спектральной отражательной способности растительности и почв.

Расчет большей части вегетационных индексов базируется на двух наиболее стабильных участках кривой спектральной отражательной способности растений (рисунок 22). На красную зону спектра (0,62 – 0,75 мкм) приходится максимум

поглощения солнечной радиации хлорофиллом, а на ближнюю инфракрасную зону (0,75 – 1,3 мкм) – максимальное отражение падающего излучения листовой поверхностью. Таким образом, высокая фотосинтетическая активность (связанная, как правило, с большой фитомассой растительности) ведет к более низким значениям коэффициентов отражения в красной зоне спектра и большим значениям в ближней инфракрасной (рисунок 22).

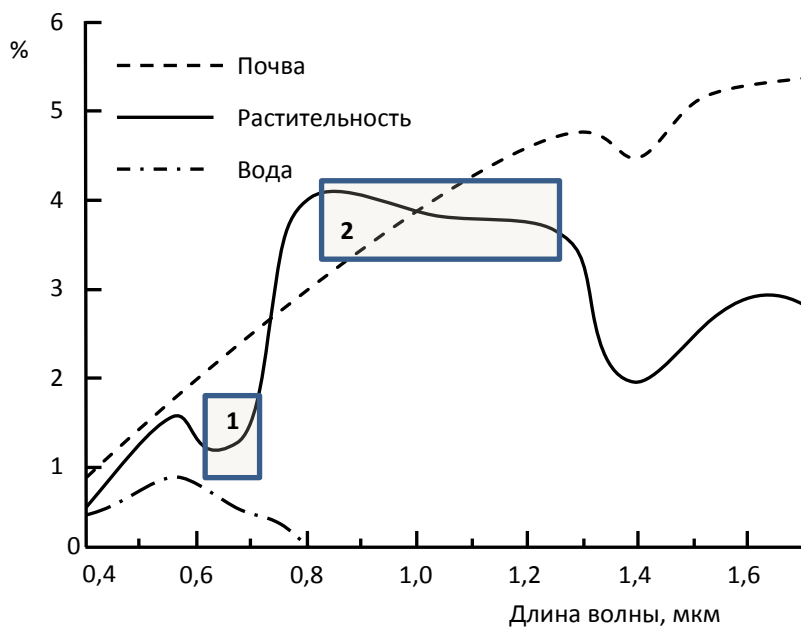


Рисунок 22 – Относительный спектр отражения различных объектов. 1 – зона отражения солнечного излучения в красной области спектра; 2 – зона отражения солнечного излучения в ближней инфракрасной области спектра

Эти параметры используются для расчета наиболее популярного и часто используемого вегетационного индекса – NDVI (normalized difference vegetation index, нормализованный разностный вегетационный индекс).

Он рассчитывается по формуле;

$$NDVI = \frac{NIR - RED}{NIR + RED}$$

где *NIR* – показатель отражения в ближней инфракрасной области спектра

RED – показатель отражения в красной области спектра.

Индекс может принимать значения от -1 до 1. Для растительности индекс NDVI принимает положительные значения, обычно от 0,2 до 0,8, и чем больше зеленая фитомасса, тем он выше. На значения индекса влияет видовой состав растительности, ее сомкнутость, состояние, экспозиция и угол наклона поверхности, цвет почвы под разреженной растительностью. При этом он умеренно чувствителен к изменениям почвенного и атмосферного фона, кроме случаев с бедной растительностью.

Основным преимуществом вегетационных индексов является легкость их получения и широкий диапазон решаемых с их помощью задач. Так, NDVI часто используется для построения карт продуктивности лесов и сельскохозяйственных земель, карт ландшафтов и природных зон, почвенных, аридных, фитогидрологических, фенологических и эколого-климатических карт.

Непрерывное совершенствование как способов дистанционного получения информации о состоянии посевов с помощью наземной техники, беспилотных летательных аппаратов, космической техники, так и развитие программного обеспечения для обработки получаемой информации делают дистанционное зондирование посевов перспективным инструментом в управлении продуктивностью агроценозами.

Контрольные вопросы

1. Что такое интенсивность фотосинтеза и какими величинами можно ее охарактеризовать?
2. Что такое чистая продуктивность фотосинтеза? Чему в среднем равна чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) у основных культур в посевах (г сухого вещества на 1 м^2 листовой поверхности в сутки)?
3. Что такое индекс листовой поверхности? Каков оптимальный листовой индекс у большинства сельскохозяйственных культур?
4. Что такое фотосинтетический потенциал? Какова может быть величина фотосинтетического потенциала (ФП) у хороших посевов ($\text{м}^2/\text{га} \cdot \text{сут}$).
5. Как рассчитывается КПД фотосинтеза посевов? Каков в среднем наблюдаемый КПД фотосинтеза посевов?
6. Как изменяется интенсивность фотосинтеза у большинства сельскохозяйственных растений средних широт в жаркий солнечный день?
7. Что такое ассимиляционный коэффициент ($K_{\text{асс}}$)? Каково среднее значение ассимиляционного коэффициента?
8. Что такое хлорофилловый фотосинтетический потенциал?
9. Что такое архитектура посева и как она может влиять на урожай?
10. Что такое уборочный индекс и как он связан с биологическим и хозяйственным урожаем?

7 ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Дыхание растений – сложный многоступенчатый процесс, в ходе которого происходит окислительный распад органических соединений (субстратов дыхания). Значительная часть выделяющейся при окислении энергии запасается в итоге в макроэргических связях АТФ. Поэтому основной функцией дыхания считается энергетическая.

Вторая важнейшая функция дыхания – пластическая, – состоит в образовании целого ряда промежуточных продуктов распада, необходимых для синтеза многих соединений.

Все процессы жизнедеятельности в растениях требуют постоянного притока энергии. Основным источником свободной энергии выступают макроэргические соединения, содержащие энергоемкие (макроэргические) связи и способные легко отдавать свою энергию другим молекулам. К числу этих соединений относится аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) – соединение азотистого основания аденина, сахара рибозы и трех остатков ортофосфорной кислоты, два из которых связаны макроэргическими фосфорноэфирными связями (рисунок 23).

АТФ называют «энергетической валютой» клетки, поскольку заключенная в ее макроэргических связях энергия велика, легкодоступна и используется в огромном числе биохимических процессов.

Чтобы биохимический процесс смог произойти, реагирующие молекулы должны быть активированы, то есть им должно быть передано определенное количество энергии. Активация субстрата, как правило, осуществляется путем переноса энергии макроэргической связи на его молекулу вместе с одним или двумя остатками ортофосфорной кислоты от АТФ, т. е. фосфорилированием субстрата. Так, активация глюкозы протекает по схеме:



Напротив, при фосфорилировании АМФ или АДФ происходит запасание энергии.

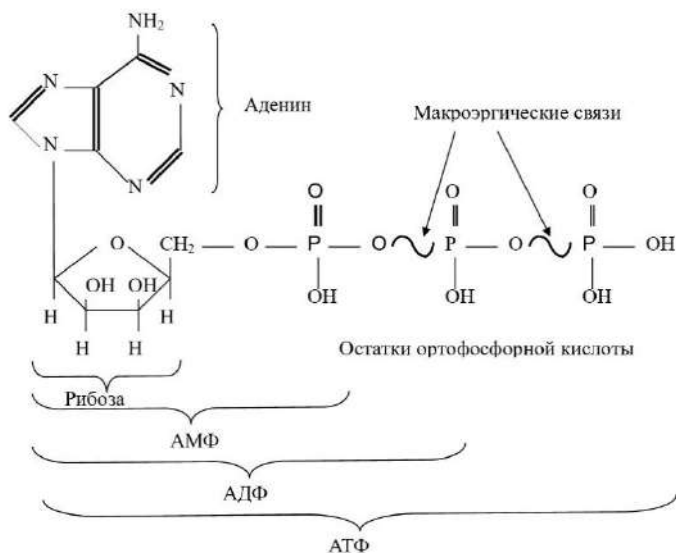
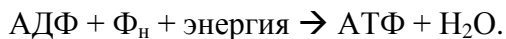


Рисунок 23 – Строение молекулы АТФ – аденозинтрифосфорной кислоты

Основным источником энергии для синтеза АТФ в клетках служит процесс дыхания, в ходе которого энергия высвобождается за счет распада дыхательных субстратов.

Образование АТФ за счет энергии окисления субстрата называется окислительным фосфорилированием:



В зависимости от механизма и места синтеза АТФ различают субстратное и коферментное окислительное фосфорилирование. При субстратном фосфорилировании макроэргическая связь образуется в молекуле окисляемого (расщепляемого) субстрата и затем переносится на АДФ. Коферментное окислительное фосфорилирование осуществляется в митохон-

дриях за счет окисления восстановленных коферментов дегидрогеназ.

8 ОБЩАЯ СХЕМА ПРОЦЕССА ДЫХАНИЯ

Распад и окисление потребляемых в процессе дыхания веществ протекают различными путями, которые, при всем их многообразии, в аэробных условиях могут быть разделены на три **этапа** или **две фазы** (рисунок 24).

На **первом этапе** происходит гидролиз сложных молекул до более простых (белков – до аминокислот, полисахаридов – до сахаров, жиров – до глицерина и жирных кислот) и их частичное разложение и окисление (аминокислот – до кетокислот и других продуктов путем переаминирования и окислительного дезаминирования, сахаров – до пировиноградной кислоты в ходе гликолиза, жирных кислот – до ацетилкоэнзима А в результате бета-окисления, глицерина – до пировиноградной кислоты, и т. д.

На этом этапе окисление субстратов осуществляется путем отнятия от них водорода (при участии воды) анаэробными дегидрогеназами. Высвобождающаяся энергия запасается в форме «восстановительной силы» восстановленных коферментов дегидрогеназ (НАДН₂). Поскольку прохождение реакций этого типа возможно в условиях недостатка или полного отсутствия кислорода, его относят к анаэробной фазе дыхания.

В анаэробных условиях часть образующейся пировиноградной кислоты или продуктов ее распада может подвергаться восстановлению водородом, отнятым от окисляемых субстратов дегидрогеназами. При этом коферменты дегидрогеназ окисляются и становятся способными к новым дегидрированиям, а из пирувата могут образоваться молочная кислота, этиловый спирт и другие продукты различных типов брожения (см. рисунок 30).

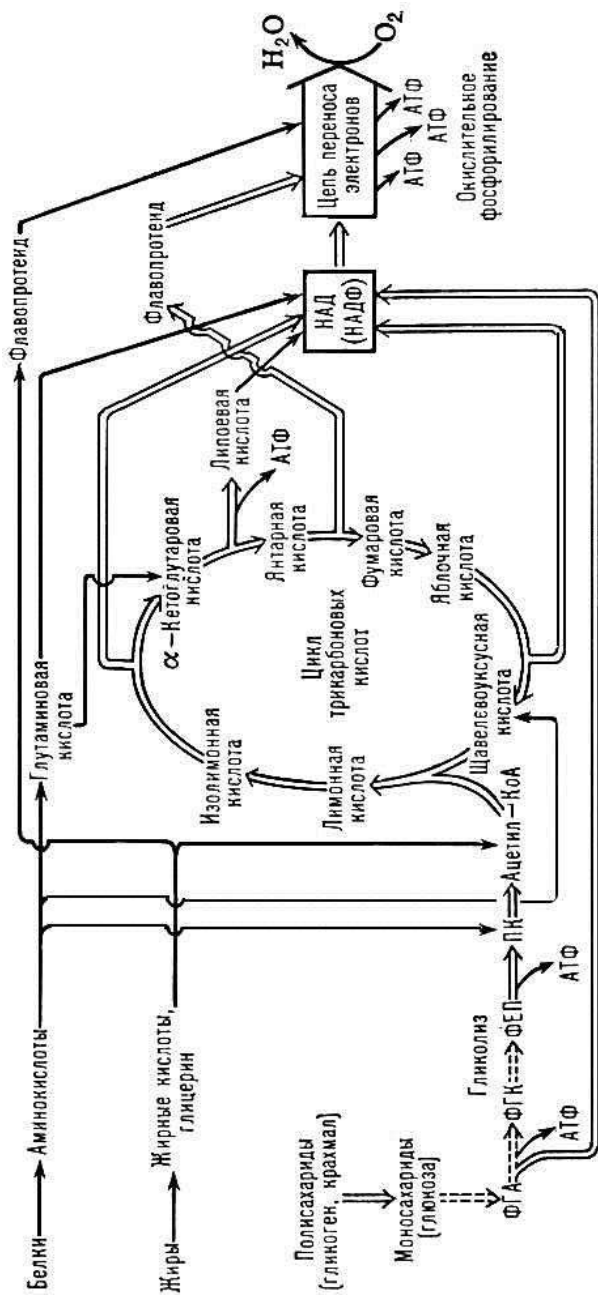


Рисунок 24 – Пути образования АТФ при дыхании: ФГА – 3-фосфоглицериновый альдегид; ФГК – 3-фосфоглицериновая кислота; ФЕП – фосфоенолпирувиновая кислота; ПК – пировиноградная кислота; Ацетил-КоА – ацетил-кофермент А. Количественные соотношения отдельных путей биологического окисления показаны одинарными и двойными стрелками

В присутствии молекулярного кислорода осуществляется **второй этап** аэробного дыхания, в ходе которого продукты первого этапа (анаэробной фазы) окончательно окисляются (при участии воды) дегидрогеназами и распадаются до углекислого газа.

Как правило, это происходит в митохондриях через цикл ди- и трикарбоновых кислот (цикл Кребса). На этом этапе, как и на первом, кислород воздуха также не принимает непосредственного участия в окислении субстратов, но его присутствие необходимо для регенерации окисленного состояния коферментов дегидрогеназ. Поэтому данный этап относят к **аэробной фазе** дыхания.

На **третьем, заключительном этапе** аэробного дыхания, в ходе окисления восстановленных на двух предыдущих этапах коферментов дегидрогеназ их «восстановительная сила» трансформируется в свободную энергию макроэргических связей АТФ. Конечным акцептором отнятых от субстратов электронов и протонов служит молекулярный кислород. Поэтому этот этап тоже относится к **аэробной фазе**.

Третий этап включает два взаимосвязанных процесса: транспорт электронов по электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) митохондрий и сопряженное с ним коферментное окислительное фосфорилирование. Конечные продукты этапа – окисленные коферменты дегидрогеназ, вода и АТФ.

Контрольные вопросы

1. В чем сходство и различия горения и дыхания?
2. Напишите суммарное уравнение процесса дыхания.
3. На какие стадии разделяют процесс дыхания?
4. Назовите универсальный источник энергии для процессов жизнедеятельности растений? Как оно устроено?
5. В чём различие субстратного и коферментного фосфорилирования?
6. Какие органические соединения могут использоваться в растительных клетках в качестве дыхательного материала?

9 ПУТИ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО РАСПАДА САХАРОВ

В качестве субстратов дыхания в растениях используются различные соединения. Преобладание того или иного субстрата определяется тканевой принадлежностью конкретной клетки, этапом развития ее и организма в целом, влиянием внешних факторов, но основной поток углерода, "сжигаемого" в ходе дыхания, приходится на углеводы (сахара). Поэтому основное внимание при рассмотрении химизма дыхания обычно уделяется именно превращениям сахаров. Окислительный распад сахаров в высших растениях осуществляется главным образом по двум путям: гликолитическому (гексозодифосфатному, дихотомическому) и пентозофосфатному (гексозомонофосфатному, апотомическому).

9.1 Гликолитический путь распада сахаров

Гликолитический путь включает два этапа: гликолиз, окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты и цикл Кребса.

1. Первый этап гликолитического пути – гликолиз (путь Эмбдена–Мейергофа–Парнаса, дихотомический путь окисления глюкозы, гексозодифосфатный путь) – цепь реакций анаэробного распада гексоз до пировиноградной кислоты (ПВК), сопровождающегося восстановлением НАД⁺ и синтезом АТФ (рисунок 25). Гликолиз протекает в цитоплазме и пластидах.

Процесс гликолиза можно разбить на три части:

А) подготовительную – гексоза дважды фосфорилируется и расщепляется пополам (отсюда название – дихотомический путь) на две триозы;

Б) первое субстратное фосфорилирование – образование АТФ, осуществляемое за счет энергии окисления фосфоглицеринового альдегида до кислоты;

В) второе субстратное фосфорилирование – образование АТФ, происходящее за счет дегидратации 2-фосфоглицериновой кислоты.

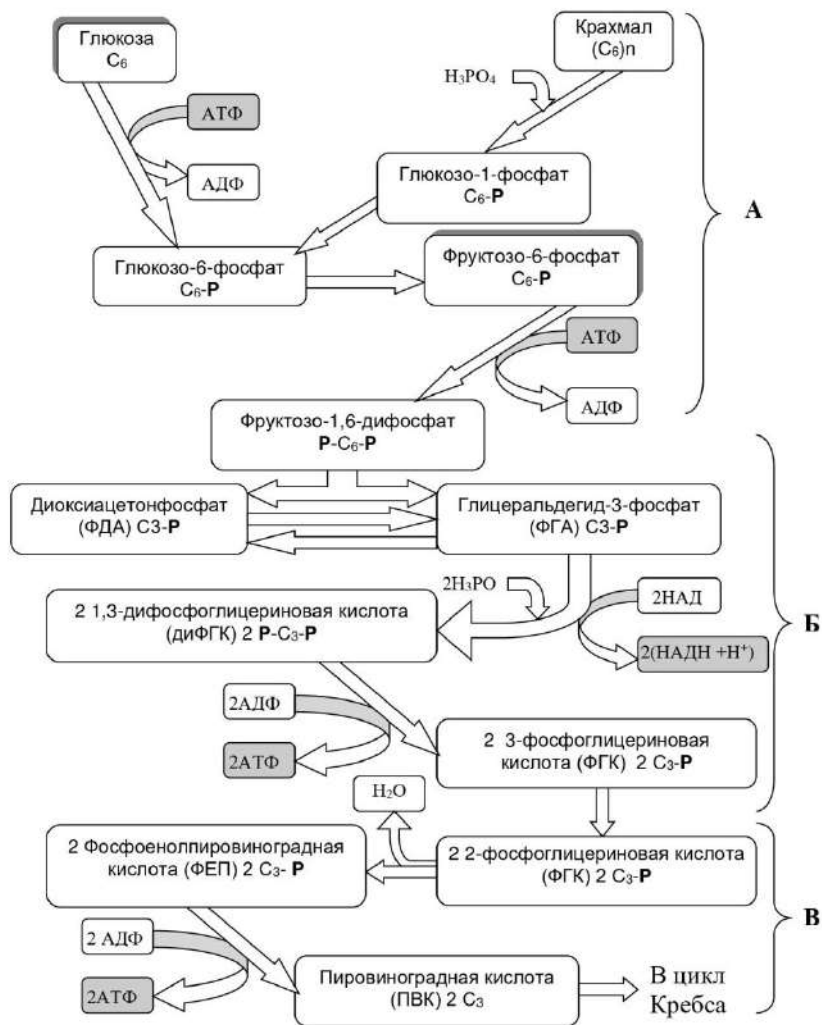


Рисунок 25 – Схема гликолиза;
 А – подготовительная фаза,
 Б – первое субстратное фосфорилирование,
 В – второе субстратное фосфорилирование.

При субстратном фосфорилировании макроэргическая связь образуется между остатком молекулы окисляемого или расщепляемого субстрата и потребляемой из раствора фосфорной кислоты за счет выделяющейся в ходе окисления или расщепления энергии. Эта энергия затем переносится вместе с фосфатной группой на АДФ или АМФ.

Поскольку, начиная со второй стадии, число участников процесса (триоз и др.) удваивается, то в результате гликолиза из одной молекулы гексозы образуются две молекулы ПВК, восстанавливаются два НАД⁺ и синтезируются $2 \cdot 2 = 4$ макроэргические связи АТФ (за счет первого и второго субстратных фосфориливаний). Так как на активацию гексозы предварительно были затрачены две молекулы АТФ, энергетический выход гликолиза при анаэробном дыхании составляет: $4 - 2 = 2$ АТФ. В присутствии кислорода воздуха, т. е. при аэробном дыхании, энергетический выход гликолиза составляет 8 АТФ, ибо каждый из двух восстановленных НАД⁺ при окислении в ЭТЦ дыхания добавит дополнительно по три молекулы АТФ: $2 + 2 \cdot 3 = 8$ АТФ.

Значение гликолиза. Он является начальным этапом аэробного дыхания (за счет сахаров) и всех видов брожения. Он поставляет пировиноградную кислоту в митохондрии, где в присутствии кислорода происходит окончательное ее окисление. В процессе гликолиза образуются исходные компоненты (ФГА, ФДА, ФЕП и др.), необходимые для синтеза различных соединений. Многие промежуточные продукты гликолиза являются общими и для фотосинтеза. Гликолиз – главный внемитохондриальный (а в анаэробных условиях – единственный) источник АТФ. Этот процесс обратим. Путем обращения гликолиза растения могут синтезировать сахара из фосфоглицериновой, пировиноградной, яблочной и других кислот (глюконеогенез).

2. Второй этап гликолитического пути начинается с переноса пировиноградной кислоты из цитоплазмы в матрикс митохондрий специфическим транспортным белком, располо-

женным на внутренней мембране митохондрий. Этот переносчик транспортирует ПВК в обмен на ион гидроксила (OH^-), который переносится в межмембранное пространство митохондрии.

Поступившая в митохондрию ПВК под действием пируватдекарбоксилазного мультиферментного комплекса подвергается окислительному декарбоксилированию (рисунок 24). При этом восстанавливается НАД^+ и выделяется CO_2 , а высвобождающаяся при окислении энергия запасается в макроэргической тиоэфирной связи продукта – ацетилкоэнзима А ($\text{CH}_3\text{CO}\sim\text{SCoA}$).

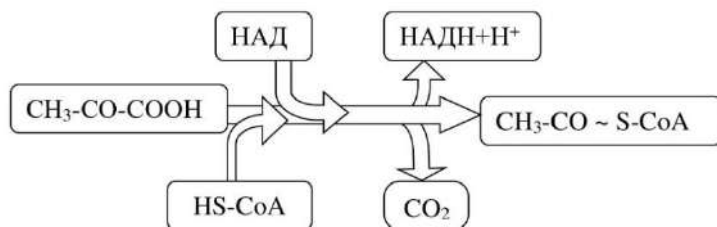


Рисунок 26 – Схема окислительного декарбоксилирования пирувиноградной кислоты в матриксе митохондрий

Цикл Кребса. Ацетил-кофермент А вступает далее в цикл Кребса – цепь протекающих в матриксе митохондрий окислительно-восстановительных реакций (цикл ди- и трикарбоновых кислот, цикл лимонной кислоты), в ходе которых в результате ряда последовательных превращений молекула пирувиноградной кислоты полностью распадается до трех молекул CO_2 при одновременном восстановлении четырех пиридиновых (НАД^+ -зависимых) и одной флавиновой (ФАД) дегидрогеназ (рисунок 22). Кроме того, за один оборот цикла Кребса путем субстратного фосфорилирования синтезируется одна молекула АТФ.

Хотя газообразный кислород не принимает непосредственного участия в цикле, он необходим для поддержания

окисленного состояния дегидрогеназ. Поэтому цикл Кребса относят к **аэробной фазе** дыхания. Восстановленные пиридиновые и флавиновые дегидрогеназы отдают отнятый от окисляемых субстратов водород в электрон-транспортную цепь дыхания и в конечном счете на кислород воздуха.

Значение цикла Кребса.

1. В цикле лимонной кислоты происходит окончательное расщепление дыхательного субстрата, сопровождающееся выделением углекислого газа.

2. В ходе цикла энергия окисления субстрата превращается в «восстановительную силу» восстановленных дегидрогеназ и этим подготавливается к трансформации в макроэргические связи АТФ.

3. Цикл ди- и трикарбоновых кислот служит источником углеродных скелетов для синтеза различных соединений (аминокислот и др.)

Контрольные вопросы

1. Какие органические соединения являются основным дыхательным материалом в клетках растений?

2. Как называется группа ферментов, роль которых состоит в активации водорода дыхательного субстрата, его отнятии от субстрата и переносе на акцептор с более высоким окислительно-восстановительным потенциалом?

3. Сколько молекул АТФ затрачивается в ходе гликолиза при расщеплении одной молекулы глюкозы?

4. В ходе каких этапов дыхания имеет место субстратное фосфорилирование?

5. Сколько молекул АТФ синтезируется в гликолизе и в цикле Кребса?

6. В чем состоит биохимическая сущность цикла ди- и три-карбоновых кислот?

7. Каково значение цикла Кребса для метаболизма растительного организма?

9.2 Пентозофосфатный путь распада сахаров

Пентозофосфатный путь распада сахаров (ПФП) протекает в растворимой части цитоплазмы, пропластидах, пластидах. В ходе его монофосфатный эфир глюкозы расщепляется посредством отнятия одного атома углерода, т. е. усекновением (апотомически). Отсюда происходят другие названия ПФП - гексозомонофосфатный, апотомический. Количество превращений окисляемого субстрата в ходе ПФП гораздо меньше, чем при гликолитическом распаде, поэтому данный путь окисления иногда называют пентозным шунтом.

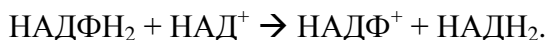
ПФП - процесс циклический, протекающий в два этапа (рисунок 27).

Первый этап ПФП – окислительный – состоит в окислении вначале глюкозо-фосфата, а затем фосфоглюконовой кислоты путем отнятия водорода (дегидрирования) НАДФ-зависимыми дегидрогеназами. Окисление фосфоглюконовой кислоты сопровождается ее декарбоксилированием, в результате чего образуется пентоза – рибулозо-5-фосфат.

Сущность второго этапа - регенерационного- состоит в образовании из шести молекул рибулозо-5-фосфата пяти молекул глюкозо-6-фосфата. В этом процессе участвуют фосфорные эфиры C₃ - C₇ сахаров.

Таким образом, для полного оборота цикла необходимо окислить шесть молекул глюкозы. При этом выделяется 6 молекул CO₂, восстановятся 12 НАДФ⁺.

Значение пентозофосфатного пути. Главным донором электронов и водорода для ЭТЦ дыхания служит восстановленный НАД. В нормальных условиях в клетке преобладает его окисленная форма – НАД⁺, тогда как фосфорилированное производное – НАДФ⁺, как правило, находится в восстановленном состоянии- НАДФН₂. Восстановленный НАДФ может послужить донором водорода для ЭТЦ дыхания только после трансгидрогеназной реакции:



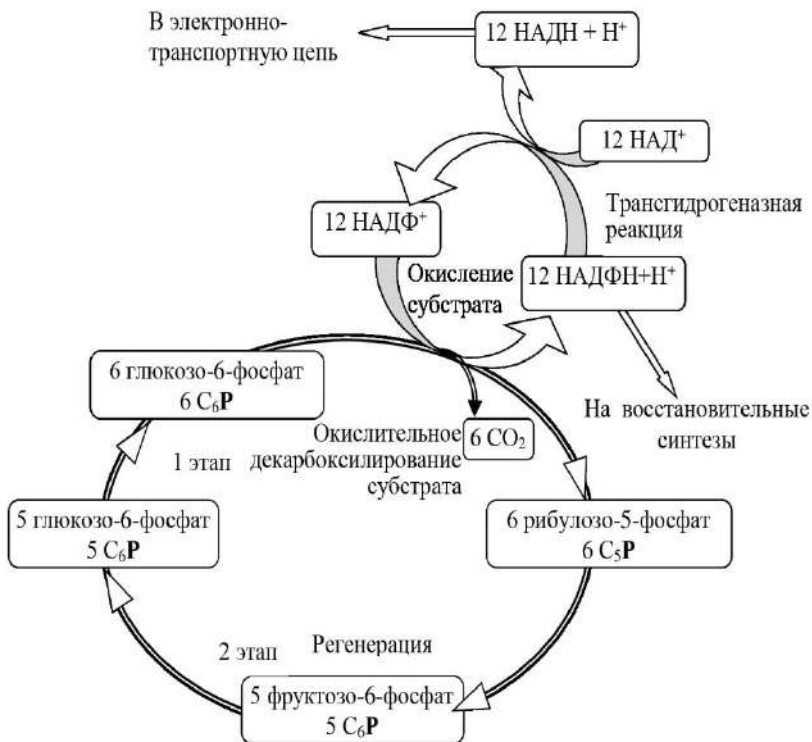


Рисунок 27 – Общая схема пентозофосфатного пути окисления глюкозы

Если все шесть пар атомов водорода, отнятые НАДФ-зависимыми дегидрогеназами ПФП, будут переданы на НАД⁺ и затем в ЭТЦ дыхания, энергетический выход ПФП составит: $6 \cdot 2 \cdot 3 = 36$ АТФ (без учета затрат АТФ на активацию гексозы), что почти соответствует энергетическому выходу гликолитического пути (38 молекул АТФ).

Однако главное предназначение ПФП состоит в его участии не столько в энергетическом, сколько в пластическом обмене. Особенно интенсивно ПФП протекает в клетках и тканях, в которых активно идут синтетические процессы, та-

кие как синтез нуклеиновых кислот, белков, липидов, полисахаридов и др.

Участие ПФП в пластическом обмене клеток проявляется с различных сторон:

1. ПФП – основной внехлоропластный и немитохондриальный источник восстановленного НАДФ, который необходим для гидрогенизации жирных кислот, восстановительного карбоксилирования, аминирования, восстановления нитратов, сульфатов и других веществ. НАДФН₂ участвует в поддержании необходимого уровня ОВП клетки, являясь первичным восстановителем глутатиона.

2. ПФП поставляет клетке пентозы и другие сахара с числом углеродных атомов от трех до семи. Пентозы используются на синтез нуклеотидов, компонентов клеточной стенки и т. д. Эритрозо-4-фосфат, конденсируясь с фосфодиоксиацетоном, образует шикимовую кислоту – предшественник ароматических соединений, например, фенолов, дубильных веществ, некоторых витаминов, ростовых веществ, ароматических аминокислот и др.

3. Участники ПФП (С₃-С₇-сахарофосфаты, НАДФН₂) в хлоропластах могут принимать участие в темновой фиксации углекислого газа. Не случайно цикл Кальвина называют восстановительным или обращенным ПФП.

4. ПФП имеет общие промежуточные продукты с гликолизом (ФГА, ФДА, Ф-1,6-диФ, Ф-6-Ф, Г-6-Ф), поэтому в хлоропластах в отсутствии света возможно превращение участников ПФП по гликолитическому пути с целью поддержания необходимого уровня АТФ.

Поскольку гликолиз и ПФП не разобщены пространственно, в клетках могут наблюдаться различные соотношения этих путей. В анаэробных условиях преобладает гликолиз. В хлоропластах, как правило, активность апотомического окисления гораздо выше, чем гликолитического, в цитоплазме – наоборот. Активность ПФП существенно возрастает при не-

благоприятных условиях – засухе, инфицировании, затенении, засолении, калийном голодании, при старении.

Контрольные вопросы

1. Какова биохимическая сущность пентозофосфатного пути распада сахаров? Где он протекает?
2. В чём различия гликолитического и пентозофосфатного пути распада сахаров?
3. В чем состоит участие пентозофосфатного пути распада сахаров в пластическом обмене клеток?
4. Как изменяется пентозофосфатный путь распада сахаров в неблагоприятных для растения условиях?
5. Каков энергетический выход пентозофосфатного пути распада сахаров?
6. Как пентозофосфатный путь распада сахаров связан с белковым и липидным обменами клетки?
7. Какова роль пентозофосфатного пути в пластическом обмене растительных клеток?
8. Как зависит активность пентозофосфатного пути в растительных клетках от условий среды?

9.3 Заключительный этап аэробного дыхания

Сущность третьего этапа аэробного дыхания состоит в превращении «восстановительной силы» восстановленных дегидрогеназ в энергию макроэргических связей АТФ. Осуществляется этот процесс на внутренней мембране митохондрий, где локализована цепь переносчиков электронов и протонов (электронно-транспортная цепь дыхания) (рисунок 28, 29).

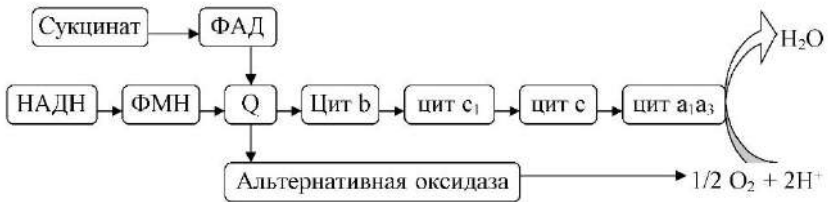


Рисунок 28 – Схема митохондриальной электронно-транспортной цепи дыхания

Внутренняя мембрана митохондрии образует выпячивания, складки, называемые кристами, позволяющие значительно увеличить ее поверхность.

Передача электронов по цепи переносчиков происходит в соответствии с величинами их окислительно-восстановительных потенциалов (ОВП) от более сильных восстановителей к более сильным окислителям. Стандартный ОВП наиболее восстановленного участника цепи – восстановленного НАД – имеет величину $-0,32$ мВ, тогда как наиболее окисленного – кислорода воздуха – $+0,82$ мВ. Перепад ОВП в ЭТЦ дыхания составляет, таким образом, $0,82 - (-0,32) = +1,24$ мВ, что соответствует стандартному изменению свободной энергии в 221 кДж/моль, или приблизительно семь макроэргических связей АТФ.

Восстановленные при гликолизе, в цикле Кребса и других окислительно-восстановительных процессах НАД-зависимые

(пиридиновые) дегидрогеназы отдают отнятый от субстратов водород (электроны и протоны) флавопротеидам, которые при посредничестве железо-серных белков и липидорастворимых убихинонов восстанавливают систему цитохромов. Цитохромы, (опять-таки при участии железо-серных белков) восстанавливают цитохромоксидазу. Этот фермент, захватывая из матрикса митохондрии протоны, восстанавливает молекулярный кислород до воды. В этой реакции кислород встречается с отнятым ранее от субстрата водородом.

Итог работы ЭТЦ состоит в сжигании отнятого от окисляемого субстрата водорода до воды. Высвобожденная при этом энергия запасается в форме градиента концентрации ионов водорода на внутренней мембране митохондрии, созданного в процессе транспорта электронов по ЭТЦ. Иначе говоря, энергия дыхания запасается в форме мембранного электрохимического потенциала протонов – $\Delta\mu\text{H}^+$. Таким образом, ЭТЦ дыхания выступает в роли ионного насоса (окислительной H^+ - помпы), активно перекачивающего протоны через внутреннюю митохондриальную мембрану (рисунок 29).

Механизм возникновения мембранного электрохимического потенциала ионов H^+ (протонного градиента) объясняют следующим образом.

Все участники ЭТЦ дыхания могут быть разделены на две группы: переносящие только электроны, и переносящие одновременно и электроны, и протоны. В первую группу входит большинство компонентов ЭТЦ (цитохромы, железо-серные белки и т. д.). Вторая группа представлена дегидрогеназами и липидорастворимыми убихинонами (коэнзим Q). Убихиноны (УХ) свободно диффундируют в липидной фазе мембран, играя роль своеобразных извозчиков, челноков, переносящих протоны через мембрану. Особенность убихинонов, как и дегидрогеназ, в том, что их окислительно-восстановительные превращения сопряжены с одновременным присоединением и отдачей и электронов, и протонов.

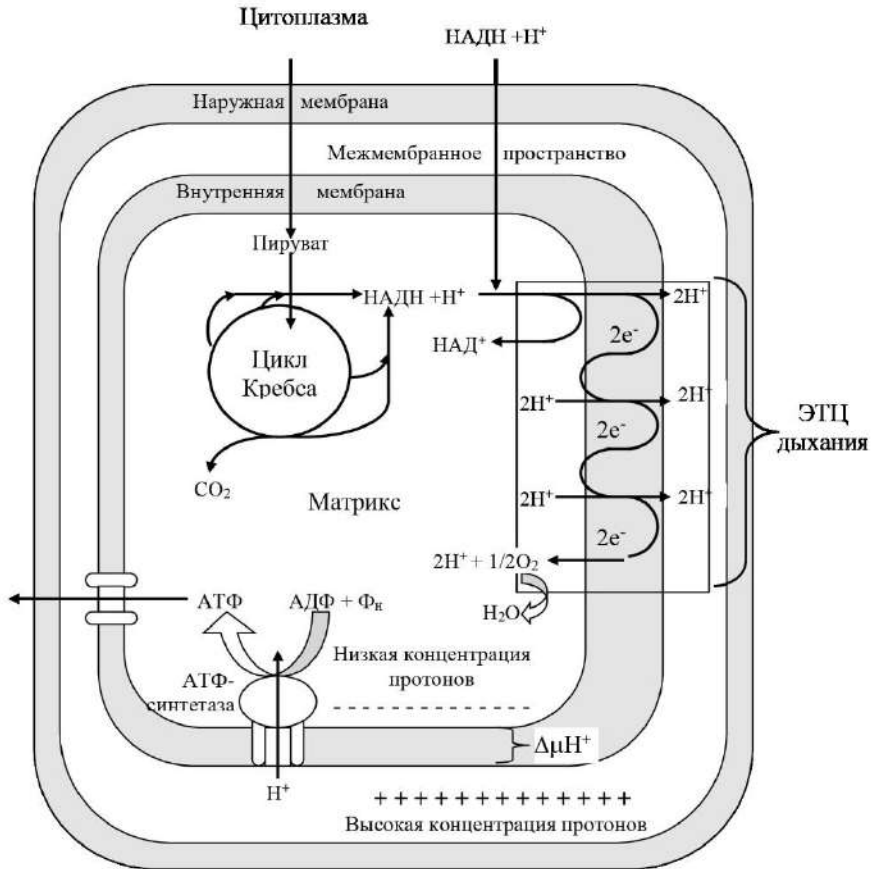
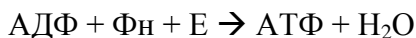


Рисунок 29 – Схема коферментного окислительного фосфорилирования в митохондриях

Убихиноны, восстанавливаясь со стороны матрикса, а окисляясь с наружной стороны внутренней мембраны, таким образом осуществляют перенос протонов через мембрану. Остальные переносчики перешнуровывают внутреннюю мембрану митохондрии таким образом, что транспорт через нее снаружи вовнутрь митохондрии электронов сочетается с транспортом в обратном направлении и электронов, и прото-

нов. Кроме того, часть протонов захватывается из матрикса цитохромоксидазой при восстановлении молекулярного кислорода до воды в заключительной реакции дыхания.

Коферментное окислительное фосфорилирование. Параллельно с транспортом электронов по ЭТЦ дыхания осуществляется сопряженный с ним процесс запасания энергии посредством синтеза на мембране АТФ из АДФ и ортофосфата - коферментное (мембранное) окислительное фосфорилирование:



АТФ синтезируется специфической АТФ-синтетазой, встроенной во внутреннюю мембрану митохондрий. Эта крупная молекула на электронно-микроскопических снимках имеет форму грибовидных выростов на внутренней мембране, обращенных «шляпками» в сторону матрикса митохондрии.

В настоящее время механизм сопряжения окисления и фосфорилирования при дыхании описывается **хемиосмотической теорией** П. Митчелла – В.П. Скулачева. В соответствии с ней, синтез АТФ на мембранах осуществляется за счет энергии протонов, пассивно движущихся по протонным каналам АТФ-синтаз по градиенту своего электрохимического потенциала, созданного дыхательной электронно-транспортной цепью. АТФ-синтазы можно уподобить турбинам теплоэлектростанций, вырабатывающим электроэнергию при прохождении через них водяного пара, а ЭТЦ дыхания – котлам, превращающим воду в пар.

Нарушение сопряжения окисления и синтеза АТФ (разобщение дыхания и фосфорилирования) снижает эффективность запасания энергии и может привести к гибели клетки.

Альтернативные пути электронного транспорта. Наряду с основным путем электронов по ЭТЦ дыхания, заканчивающимся цитохромоксидазой и молекулярным кислородом, в митохондриях возможен обходной (альтернативный)

путь, проявляющийся в случаях отравления металлсодержащих переносчиков ЭТЦ дыхательными ядами (угарным газом, азидами, цианидами и др.). При этом энергетическая эффективность дыхания резко снижается.

Кроме того, и в цитоплазме присутствуют различные окислительные системы, которые могут отдавать отнятые электроны и протоны молекулярному кислороду, то есть выступать в качестве терминальных оксидаз. В этих случаях электроны полностью или частично минуют митохондрии, происходит так называемое «свободное окисление», и эффективность запасаения энергии дыхания существенно понижается. К таким системам относятся каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза и некоторые другие. В роли акцепторов электронов могут выступать перекиси, нитраты и другие соединения. Значение этих систем состоит в поддержании определенной величины ОВП клетки и ее компонентов, в детоксикации ряда веществ, либо, напротив, повышении их токсичности (фенолы-хиноны), в образовании необходимых предшественников для биосинтеза вторичных веществ.

Иногда энергия дыхания расходуется непосредственно на повышение температуры органов (например, у ароидных во время цветения).

Значение альтернативных путей окисления особенно возрастает в неблагоприятных условиях. Так, флавиновые оксидазы гораздо менее чувствительны к понижению температуры по сравнению с цитохромоксидазой. При механических повреждениях клеток высокая активность полифенолоксидазы и пероксидазы способствует окислению фенолов до хинонов, что повышает устойчивость растения к патогенным микроорганизмам.

Контрольные вопросы

1. Каков механизм коферментного (мембранного) фосфорилирования?
2. Что является причиной возникновения электрохимического потенциала на внутренней мембране митохондрии при дыхании?
3. Какие вещества участвуют в переносе электронов по ЭТЦ?
4. В чем сущность хемиосмотической гипотезы синтеза АТФ?
5. Как организована окислительная электрон-транспортная цепь и где она локализована?
6. Какое вещество является конечным акцептором водорода, и какое – конечным продуктом окисления при аэробном дыхании?
7. Какое соединение является простетической группой у цитохромов?
8. Какие факторы могут вызвать разобщение окисления и фосфорилирования?
9. Какие могут быть альтернативные пути электронного транспорта и их значение для метаболизма растения?
10. Что является движущей силой транспорта электронов по ЭТЦ?

10 БРОЖЕНИЕ

Еще Л. Пастер обнаружил в растениях этиловый спирт. Ткани растений, лишенные доступа кислорода, продолжают выделять углекислый газ, т. е. переходят на анаэробный тип дыхания. Реакции, протекающие при этом, идентичны процессам, происходящим в дрожжевых клетках при брожении. В клубнях картофеля, корнеплодах моркови, свеклы, в прорастающих семенах может образовываться молочная кислота.

Общей начальной стадией аэробного дыхания и различных видов брожения является гликолиз (рисунок 30). В этом состоит генетическая связь брожения и аэробного дыхания. В процессах брожения пировиноградная кислота либо продукты ее превращений подвергаются восстановлению водородом, отнятым от ФГА в ходе гликолиза. За счет этого достигается регенерация окисленного состояния триозофосфатдегидрогеназы, что делает возможным протекание гликолиза в отсутствие окислителя – кислорода воздуха, т. е. анаэробное дыхание – брожение.

При молочнокислом брожении пировиноградная кислота восстанавливается НАД-зависимой лактатдегидрогеназой до молочной кислоты. В ходе спиртового брожения пируват.

вначале декарбоксилируется до уксусного альдегида, который затем восстанавливается НАД-зависимой алкогольдегидрогеназой до этилового спирта. В этом случае брожение сопровождается выделением CO_2 в отсутствие поглощения O_2 .

11 ДЫХАТЕЛЬНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ (ДК)

Дыхательным коэффициентом называется отношение объема или массы выделенного в процессе дыхания углекислого газа к объему или массе потребленного кислорода:

$$\text{ДК} = \text{M}_{\text{CO}_2} / \text{M}_{\text{O}_2}$$

Величина ДК определяется степенью обеспеченности дышащей ткани кислородом (аэрированностью) и типом

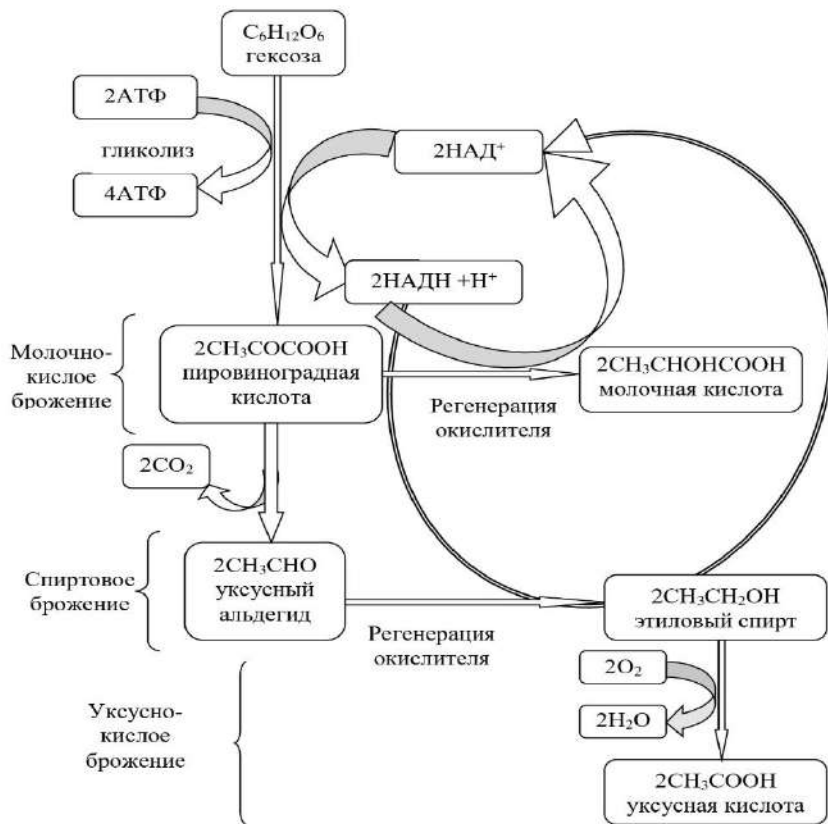


Рисунок 30 – Схема различных типов брожения и их связи с гликолизом.

окисляемого при дыхании субстрата, а также генетическими особенностями и возрастом растения. Если дыхательный субстрат представлен углеводами, ДК равен 1. В случае менее окисленных субстратов (белков, липидов, многоатомных спиртов и др.) ДК меньше единицы. Когда дыхание осуществляется с использованием некоторых ди- и трикарбоновых кислот, например, яблочной, лимонной, более окисленных по

сравнению с сахарами, ДК, как и при анаэробнозе, больше единицы.

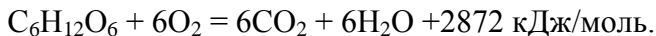
12 ЭНДОГЕННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ.

ЭФФЕКТ ПАСТЕРА

Луи Пастер обнаружил, что при обеспечении доступа кислорода к бродящему суслу резко снижаются потребление сахара и выделение углекислого газа при одновременном увеличении биомассы дрожжей – эффект Пастера. Интенсивность и энергетическая эффективность дыхания определяются действием комплекса факторов, как внешних, так и внутренних. В число последних входят наличие и качественный состав дыхательных субстратов, баланс фитогормонов, физико-химические условия, присутствие и активность ферментов и др. При прочих равных условиях интенсивность и качество дыхания зависят в первую очередь от потребности в главном продукте дыхания – АТФ. Чем интенсивнее она расходуется, тем выше в ней потребность, и тем выше отношение АДФ/АТФ. Скорость образования АТФ при дыхании определяется поэтому соотношением активностей (концентраций) АТФ и АДФ, и основным механизмом эндогенной (внутренней) регуляции дыхания считают акцепторный контроль дыхания, т.е. зависимость этого процесса от концентрации главного акцептора процесса фосфорилирования – АДФ.

С позиции механизма акцепторного контроля сущность эффекта Пастера объясняется конкуренцией гликолиза и аэробной фазы дыхания за АДФ. В ходе полного аэробного распада одной молекулы глюкозы синтезируется 38 молекул АТФ, тогда как в ходе брожения – только две, поэтому с энергетических позиций для растения аэробный тип дыхания гораздо выгоднее. Вместе с тем в растениях нередко аэробное дыхание сочетается с анаэробным. В таких случаях говорят об аэробном, или кислородном, брожении, или об аэробной ферментации.

Итак, суммарное (общее) уравнение процесса дыхания выглядит следующим образом:



В соответствии с ним, интенсивность дыхания можно определить тремя способами: а) по количеству поглощенного при дыхании кислорода, б) по количеству выделенного углекислого газа, в) по количеству израсходованного на дыхание сухого вещества.

Контрольные вопросы

1. Какова биохимическая сущность процесса брожения? Какие вещества образуются в результате брожения?
2. Что общего между аэробным дыханием и брожением?
3. Каков основной принцип эндогенной (внутренней) регуляции дыхания растений?
4. В чем состоит сущность эффекта Пастера?
5. Что такое дыхательный коэффициент? Какие заключения о природе субстрата можно сделать по величине дыхательного коэффициента?
6. Чему равен дыхательный коэффициент, если дыхательным субстратом служат углеводы? Липиды?
7. Что общего у процессов гликолиза и брожения?
8. В чем состоит сущность акцепторного контроля дыхания?
9. В чем различие спиртового, молочнокислого и уксуснокислого брожения?
10. Что входит в комплекс внутренних факторов, влияющих на интенсивность дыхания.

13 ЗАВИСИМОСТЬ ДЫХАНИЯ ОТ ВНУТРЕННИХ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

Интенсивность дыхания целого растений и органа изменяется в широких пределах в зависимости от возраста, метаболического статуса и от условий внешней среды и, как правило, отражает потребность в продуктах дыхания.

13.1 Влияние эндогенных факторов на дыхание.

Основным эндогенным фактором, определяющим интенсивность дыхания, является потребность в метаболитах и в энергии для физиологических процессов и биохимических реакций. В клетках скорость потребления O_2 зависит от соотношения $[АТФ]/[АДФ] [Ф_n]$. Эту зависимость называют **дыхательный контроль**. Биохимическим механизмом дыхательного контроля является зависимость активности ряда ферментов цикла Кребса от концентрации АТФ и АДФ. При повышении концентрации АТФ, когда клетка не испытывает недостатка в энергии (например, в покоящемся состоянии), активность цикла Кребса снижается, и наоборот, при повышенной потребности в энергии содержание АТФ в клетке снижается, а АДФ повышается. Это активизирует цикл Кребса, что сопровождается повышением потребления кислорода.

Интенсивность дыхания молодых растений, органов или тканей существенно выше, чем у зрелых (рисунок 31). Высокая интенсивность дыхания характерна для прорастающих семян, цветков, растущих пыльцевых трубок. Это обусловлено высоким уровнем синтетических процессов в быстро делящихся и растущих клетках этих частей растения. С возрастом растения запросы на метаболиты снижаются и интенсивность дыхания уменьшается. У многих органов, особенно у листьев и некоторых фруктов, наблюдается временное усиление дыхания, называемое **климактерическим**. Оно связано с дегенеративными изменениями в тканях, предшествующих смерти.

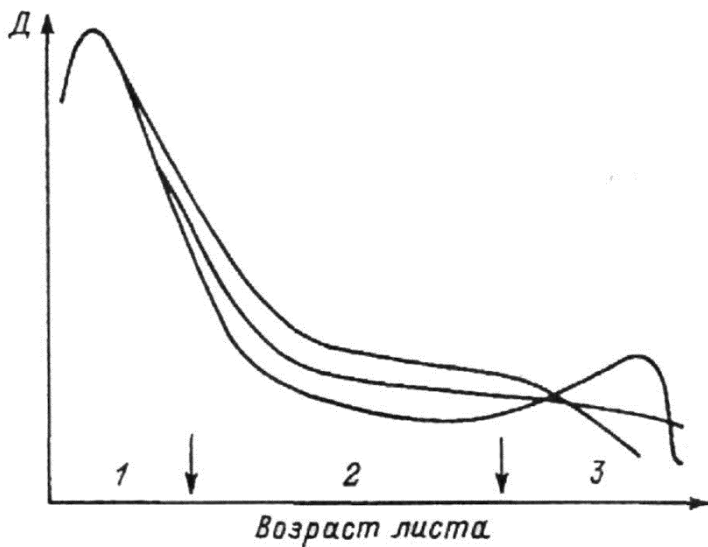


Рисунок 31 – Возрастные изменения интенсивности дыхания листа. 1, 2, 3 – периоды роста, зрелости и старения соответственно

13.2 Влияние газового состава атмосферы на дыхание

Доступность кислорода, терминального акцептора электронов в дыхательной цепи, является важным фактором, определяющим интенсивность дыхания. Надземные части растения, в отличие от корней, практически никогда не испытывают недостатка кислорода. Поступление O_2 к корням может ограничиваться высокой плотностью почвы, избыточным содержанием в ней влаги. Снижение содержания O_2 до 9–10% вызывает лишь небольшое снижение дыхания (рисунок 32).

При еще более низких концентрациях кислорода, менее 3%, энергетические потребности клетки в АТФ будут обеспечиваться за счет гликолиза. Это приводит к снижению уровня метаболических процессов в корне, как за счет существенно меньшего количества АТФ, получаемого из одной молекулы

глюкозы, так и за счет образования токсических продуктов – этанола и в некоторых случаях малата.

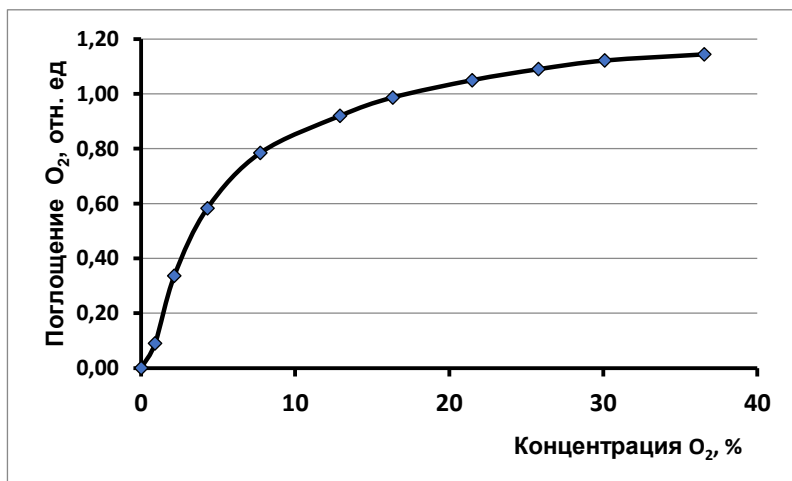


Рисунок 32 – Влияние концентрации кислорода на его поглощение в процессе дыхания проростков ячменя (по В.В.Полевому)

Высокая концентрация CO₂ может ингибировать некоторые ферменты дыхания, в результате чего его интенсивность снижается. У листьев высокая концентрация CO₂ приводит к закрыванию устьиц, что снижает поступление кислорода к клеткам. Концентрация CO₂ в воздушных полостях почвы почти в 30 раз выше, чем в атмосфере. Его высокая концентрация в почве может вызывать остановку роста корней, повреждение мембран корневых волосков, что приводит к нарушению поступления в корни воды и солей.

13.3 Влияние температуры на дыхание

У большинства растений при повышении температуры в пределах от 5°C до 25–30°C интенсивность дыхания экспоненциально возрастает (рисунок 33). Температурный коэффициент Q₁₀ в этих пределах равен двум, что характерно для ферментативных реакций. При температурах выше 30°C

у большинства растений Q_{10} начинает снижаться вследствие ограничения доступности субстратов дыхания. Кроме того, уменьшается приток O_2 , поскольку при повышении температуры снижается его растворимость. При температурах более $50^{\circ}C$ термическая денатурация дыхательных ферментов и повреждение мембран приводят к остановке дыхания.

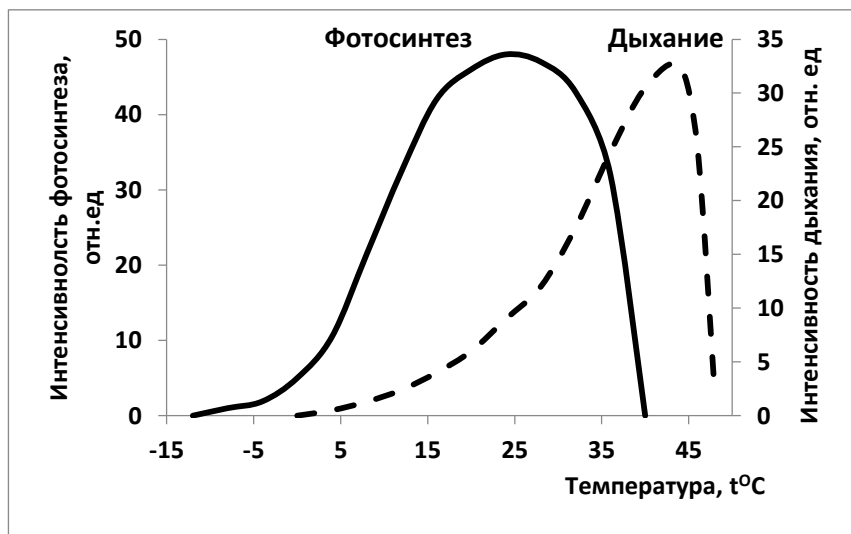


Рисунок 33 – Типичная зависимость интенсивности дыхания и фотосинтеза от температуры (по В.В.Полевому)

Положение температурного максимума дыхания зависит от продолжительности действия температуры. При относительно кратковременном действии этого фактора максимальный уровень дыхания может наблюдаться при довольно высоких температурах (более $47^{\circ}C$), а при более длительном воздействии температурный максимум дыхания смещается к более низким температурам (рисунок 34).

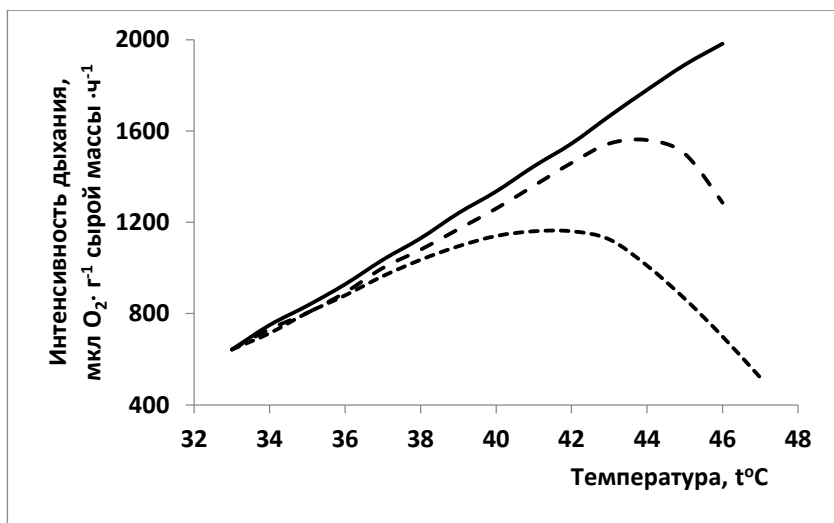


Рисунок 34 – Влияние длительности нагрева листьев на положение температурного максимума дыхания (по О. А. Семихатовой)

На характер зависимости интенсивности дыхания от температуры влияет физиологическое состояние растений, в частности содержание воды в тканях. При низкой оводненности тканей повышение температуры только незначительно усиливает дыхание, а при повышении содержания воды зависимость дыхания от температуры резко усиливается (рисунок 35).

13.4 Влияние водного дефицита на интенсивность дыхания

Содержание воды в тканях растения оказывает влияние на интенсивность дыхания на нескольких уровнях организации этого процесса. Во-первых, от количества воды зависит степень открытия устьиц, а значит и доступность кислорода. Во-вторых, содержание воды влияет на структуру мембран и на активность ферментов, в частности на цитохромоксидазу.

Кроме того, вода является непосредственным участником некоторых реакций цикла Кребса.

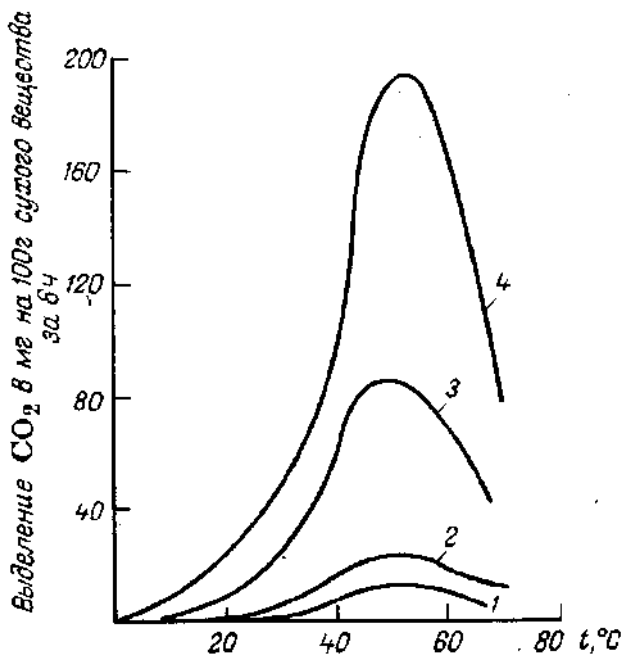


Рисунок 35 – Влияние температуры на интенсивность дыхания зерна пшеницы:

- 1 – влажность зерна 14 %; 2 – влажность зерна 16 %;
3 – влажность зерна 18 %; 4 – влажность зерна 22 %;

Небольшой водный дефицит растущих тканей увеличивает интенсивность дыхания потому, что он усиливает процессы распада сложных углеводов на простые сахара.

При нарастании водного дефицита интенсивность дыхания снижается, но в гораздо в меньшей степени, чем интенсивность фотосинтеза (рисунок 20). Основной причиной этого является закрытие устьиц уже при небольшом водном дефиците.

При высоком уровне водного стресса наблюдается разобщение дыхания и фосфорилирования – несмотря на достаточ-

ное высокое потребление кислорода синтез АТФ (фосфорилирование АДФ) снижается. Это связано с усилением потока электроном по альтернативному пути (рисунок 28) в 3-4 раза, что снижает синтез АТФ в митохондриях более, чем на 30 %.

Высокую зависимость интенсивности дыхания от содержания влаги имеют семена. У семян с влажностью менее 12-14 % дыхание очень мало. Повышение влажности с 14 % до 30-35 % увеличивает интенсивность дыхания в десятки тысяч раз. Это связано с активацией ферментов, часть из которых находились в семенах в латентном состоянии, а часть синтезировались заново и обеспечивали интенсивное накопление биомассы. Обратный процесс наблюдается при созревании семян при созревании семян – с уменьшением их влажности метаболическая активность снижается, интенсивность дыхания падает, и при влажности 12-14 % практически прекращается. В таком состоянии семена могут находиться достаточно длительное время.

13.5 Влияние минерального питания на дыхание

Поскольку участвующие в процессе дыхания молекулы включают разнообразные элементы (P, S, Fe, Cu, Mg), то для обеспечения необходимого уровня дыхания растению необходимо полноценное минеральное питание.

Быстрое увеличение концентрации ионов в питательной среде приводит к возрастанию интенсивности дыхания, называемое **солевым дыханием**. Оно обусловлено увеличением запроса на энергию, необходимую для ионного транспорта.

Влияние макроэлементов на дыхание опосредовано через их влияние на рост. Так, при низком азотном фоне интенсивность дыхания корней ниже, чем у растений с нормальной обеспеченностью азотом. Это связано с их более слабым ростом и соответственно с меньшими затратами энергии на поглощение ионов.

13.6 Влияние механических повреждений и патогенов на дыхание растений

Поражение корней и листьев патогенами приводит к усилению их дыхания. Однако характер реакции на патоген зависит от их чувствительности к данному патогену.

В общем случае у чувствительных к патогену видов интенсивность дыхания сначала возрастает, а затем возвращается к исходному уровню. У устойчивых видов, наоборот, сначала не происходит усиления дыхания, но через некоторое время (иногда несколько суток) интенсивность дыхания повышается.

Интенсивность дыхания может увеличиваться под действием механических раздражителей. Разрезание клубней, стеблей, корней во время уборки урожая вызывают усиление дыхания в несколько раз, что может привести к существенным потерям биомассы при последующем хранении собранного урожая.

Контрольные вопросы

1. Какие органы и ткани растения дышат наиболее интенсивно?
2. Как изменяются параметры дыхания при нарастании водного дефицита?
3. Как влияет температура на интенсивность дыхания?
4. Как интенсивность дыхания зависит от содержания кислорода?
5. Как изменяется интенсивность дыхания в течение жизни листа?
6. Как изменяется интенсивность дыхания при поражении растения патогенами?
7. Как влияют на дыхание механические повреждения тканей растения?
8. Что такое «солевое дыхание» и каков его механизм?
9. Как влияет на дыхание обеспеченность растения элементами минерального

14 СВЯЗЬ ДЫХАНИЯ, ФОТОСИНТЕЗА И ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Дыхание и фотосинтез относятся к разным типам метаболических процессов. Фотосинтез является анаболическим процессом, в результате которого создается сложное органическое вещество с повышенным содержанием химической энергии. В процессе дыхания, наоборот, органическое вещество распадается на простые неорганические вещества с выделением энергии. Однако оба эти процесса тесно связаны и имеют много сходства на всех уровнях организации.

Газообмен обоих процессов осуществляется по одним и тем же путям – диффузия по водной среде межклетников, затем через клеточные мембраны в цитоплазму и по цитоплазме до мест использования или образования. В листьях поступление и выход обоих газов регулируется одним и тем же устьичным аппаратом.

И фотосинтез и дыхание протекают в органеллах, имеющих сходное строение, они имеют общие метаболиты циклов Кальвина, Кребса и пентозофосфатного цикла. Оба процесса имеют одинаковую организацию электронно-транспортных цепей и одинаковые механизмы генерации АТФ.

Взаимодействуя друг с другом, фотосинтез и дыхание обеспечивают через растение стабильные во времени потоки энергии и вещества, необходимые для существования растительного организма и его воспроизводства.

Как в процессе фотосинтеза, так и в процессе дыхания образуются АТФ и восстановительные эквиваленты – восстановленные нуклеотиды. Однако образованные при фотосинтезе АТФ и восстановительные эквиваленты практически целиком используются внутри хлоропласта на синтез углеводов. Образованные же в результате дыхания АТФ и восстановленные нуклеотиды расходуются на обеспечение всех энергопотребляющих процессов клетки.

Рассматривая связь фотосинтеза и дыхания, следует учитывать, что кроме образования восстановительных эквивален-

тов и АТФ, важная роль дыхания заключается в формировании углеродных скелетов для синтеза самых разнообразных соединений – нуклеиновых кислот, аминокислот, целлюлозы и всех других соединений, необходимых для метаболизма клеток.

Поэтому устанавливается определенный баланс между расходом дыхательных субстратов на синтез АТФ и восстановительных эквивалентов для обеспечения энергозатратных метаболических процессов и потребностью в углеродных скелетах как для построения и поддержания клеточных структур, так и для образования запасных веществ. Соотношение расходов дыхательных субстратов по этим двум путям неодинаково в различные периоды онтогенеза и определяется генетической программой и существенно зависит от внешних условий. Полагается, что в «среднем листе» 60–70% накопленных при фотосинтезе углеводов расходуется на образование углеродных скелетов, а 30–40% идет на образование АТФ и восстановителей.

Интенсивность дыхания определяют три блока основных энергозатратных процессов: поддержание биомассы (дыхание поддержания, $D_{\text{под}}$), рост (дыхание роста, $D_{\text{рост}}$) и ионный транспорт (дыхание транспорта, $D_{\text{транс}}$), что можно представить в виде:

$$D_{\text{интегр}} = D_{\text{под}} + D_{\text{рост}} + D_{\text{транс}}$$

В среднем из накопленных в течение дня ассимилятов от 30 до 60 % расходуется на дыхание. Из этих дыхательных потерь основная часть приходится на корни и их доля у разных видов может составлять от 30 до 70 %..

Интенсивности всех этих процессов изменяются в течение онтогенеза и меняется углеродный баланс растения (рисунок 3б).

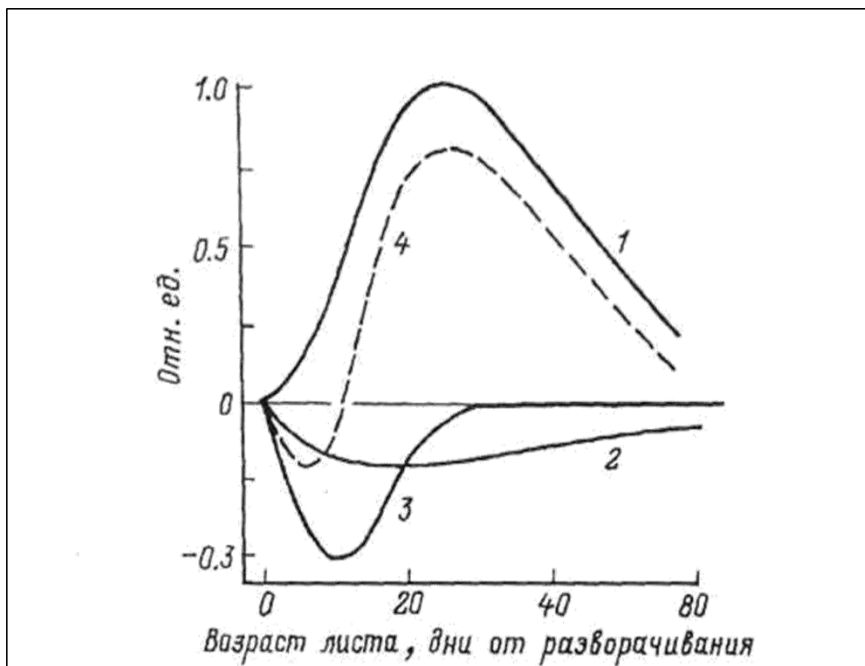


Рисунок 36 – Динамика составляющих углеродного баланса листа.

1 – нетто-фотосинтез, 2 – дыхание, 3 – рост, 4 – нетто-экспорт

По самым общим оценкам углеродного баланса посева 30–60% накопленных фотоассимилятов затрачиваются на дыхание, и 70–40% идут на накопление биомассы, которая у сельскохозяйственных растений включает как вегетивную массу, так и хозяйственно полезный урожай. Сбалансированное соотношение между фотосинтезом и дыханием обеспечивает продуктивность и устойчивость растений к внешним условиям среды

Контрольные вопросы

1. В чем заключается сходство органелл, осуществляющих фотосинтез и дыхание?
2. В чем заключается и физико-химическое и биохимическое сходство процессов фотосинтеза и дыхания?
3. Что такое дыхание поддержание?
4. Что такое дыхание роста?
5. На какие процессы расходуется основная доля энергии АТФ, синтезированной при фотосинтезе?
6. На какие процессы расходуются фотоассимиляты в результате дыхания?
7. Какова роль дыхания в формировании биомассы растения.
8. Какие три блока основных энергозатратных процессов определяют интенсивность дыхания?
9. Какая в среднем доля накопленных в течение дня ассимилятов расходуется на дыхание?
10. В какой пропорции накопленные фотоассимиляты распределяются между процессами накопления биомассы и затратами на дыхание?
11. Какова доля корней в общих потерях энергии на дыхание?
12. Какие агротехнические приёмы могут способствовать лучшему распределению фотоассимилятов между процессами накопления биомассы и потерями на дыхание?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растительные организмы в жизни биосферы играют ключевую роль. Они преобразуют огромный поток солнечной энергии в энергию химических соединений, ежегодно накапливают сотни миллиардов тонн органического вещества и продуцируют кислород. Этим они обеспечивают существование животного мира и человека, использующего растения как основной источник питания, а также строительных материалов, топлива для получения энергии.

Согласно современным представлениям энергетическая система растительной клетки сформировалась постепенно в результате последовательного симбиоза древнейших клеток (протоклеток) сначала с бактериями, способными к получению энергии в ходе окисления органических веществ с помощью кислорода, а затем с бактериями, которые для обеспечения своих энергетических потребностей могли использовать свет. Первые дали начало митохондриям, а вторые – хлоропластам. При этом клетка-хозяин сохранила ранее существовавшую систему своего энергообеспечения – гликолиз.

Каждый из компонентов энергообеспечения растительной клетки имеет собственную генетическую систему: гликолиз – клеточное ядро, а хлоропласты и митохондрии – собственные фонды ДНК. Это обеспечивает очень широкие возможности как для регулирования интенсивности фотосинтеза и дыхания и их взаимодействия, так и адаптацию к изменяющимся условиям внешней среды.

В результате в ходе эволюции образовался уникальный биологический преобразователь физической формы энергии – квантов света, – в химическую, оказывающий огромное влияние не только на биосферу, но и на развитие планеты Земля.

Если процесс фотосинтеза локализован в хлоропластах, то особенностью дыхания является рассредоточенность окислительного аппарата. Это позволяет всем клеточным структурам обеспечивать себя энергией за счёт собственных энергосистем

– ферментов гликолиза, которые присутствуют как в цитоплазме, так и практически во всех клеточных органеллах.

Другой принципиально важной особенностью дыхания является наличие альтернативных механизмов и путей окислительного обмена, что существенно расширяет возможности растительного организма быстро реагировать изменения условий внешней среды.

С точки зрения термодинамики – фотосинтез и дыхание это системы, обеспечивающие движение потока энергии через растительную систему – клетку, растение, фитоценоз.

Задача растениеводов – эффективно управлять этими потоками энергии, заставить агроценозы запасать максимальное количество энергии, большая часть которой перейдёт к следующему звену пищевой цепи биосферы.

На сегодняшний день управление процессами энергообмена в растительных системах возможно только методами агротехники, правильным использованием элементов минерального питания, водой, регуляторов роста растений, а в условиях закрытого грунта – поддержанием оптимального газового состава, освещённости и температуры.

Для этого надо хорошо знать не только механизмы энергообмена в растении, но и зависимость отдельных компонентов этой системы (фотосинтеза, дыхания, гликолиза) от внешних условий, необходимо хорошо понимать, как влияют не только отдельные факторы, но и их комплексы на компоненты энергосистемы растений.

Перспективы управления энергообменом растений и, в конечном счёте, продуктивностью агроценозов, связывают с интенсивно развивающимися молекулярно-генетические методами, которые уже позволили приблизиться к понимаю молекулярных механизмов взаимодействия процессов гликолиза, дыхания и фотосинтеза. Можно надеяться, что с развитием этих подходов растениеводы получать более тонкие и эффективные методы управления энергетическими процессами в растения и их сообществах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Физиология растений: учебник для студентов вузов / Н. Д. Алехина [и др.]. – М. : Академия, 2005, – 635 с.
2. Кузнецов В.В., Физиология растений: учебник / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – М. : Абрис, 2011. – 784 с.
3. Малышевский В. А. Создание карт-заданий для дифференцированного внесения азотной подкормки с использованием данных дистанционного зондирования Земли / В. А. Малышевский., Ю. П., Федулов П. В., Малышевский Ю. В., Подушин А. Н. Мязина // Энтузиасты аграрной науки: сб. ст. по материалам Междунар. конф. Отв. за выпуск А. Х. Шеуджен. – Краснодар : КубГАУ, 2018. – С. 7–14
4. Медведев, С. С. Физиология растений: учебник / С. С. Медведев. – СПб. : БХВ-Петербург, 2012. – 512 с.
5. Подушин Ю.В., Федулов Ю.П. Влияние агротехнических факторов на содержание хлорофилла в листьях озимой пшеницы сорта Нота / Подушин Ю. В., Федулов Ю. П. // Труды Кубанского государственного аграрного университета.– 2009. – № 16. – С. 83–88
6. Полевой В.В. Физиология растений: учеб.для биол. спец. вузов /В.В.Полевой.–М. : Высш. шк.,1989. – 464 с.
7. Семихатова О.А. Физиология дыхания растений / О.А. Семихатова, Т.В. Чиркова. – СПб. : СПб университет, 2001.– 224с.
8. Ботаника: учебные для вузов. Т.2. Физиология растений / П. Зитте [и др]; на основе учебника Э. Страсбургера; пер. с нем.– М. : Академия, 2008, – 496 с.
9. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: учебник / Н. Н. Третьяков –. М. : КолосС, 2005, – 639 с.
10. Формирование урожая основных сельскохозяйственных культур: монография / Петр И., Черны В. [и др]. – М. : Колос, 1984, – 367 с.
11. Федулов, Ю. П. Влияние факторов агротехники на содержание и соотношение пигментов в листьях озимой пшеницы в разные периоды вегетации [Электронный ресурс] /

Ю. П. Федулов, Ю. В. Подушин, В. Р. Урумян // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского ГАУ. – 2009. – № 52. – С. 103–119. – Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2009/08/pdf/09.pdf>.

12. Федулов Ю. П. Содержание и соотношение хлорофиллов в листьях озимой пшеницы в зависимости от агротехнических приемов ее выращивания [Электронный ресурс] / Ю. П. Федулов, Ю. В. Подушин. Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского ГАУ. – 2009. – № 51 (7). – Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2009/07/pdf/16.pdf>

13. Федулов Ю. П. Влияние факторов агротехники на содержание пигментов и нитратредуктазную активность листьев озимой пшеницы, возделываемой по предшественнику люцерны / Ю. П. Федулов, В. Р. Урумян, Ю. В. Подушин, А. В. Загорюлько // Энтузиасты аграрной науки: Сб. ст. по материалам Междунар. науч.-практ. конф., посв. 95-летию кафедры агрономической химии Кубан. гос. агр. ун-та и памяти академика В. Г. Минеева. – 2017. – С. 76–85.

14. Федулов Ю. П. Связь нормализованного индекса вегетации (NDVI) с урожайностью посевов озимой пшеницы / Ю. П. Федулов, Ю. В. Подушин, А. Н. Мязина, А. А. Чухиль, Т. Г. Сафонова // Научное обеспечение агропромышленного комплекса Сб. ст. по материалам 71-й научн.-практ. конф. преподавателей по итогам НИР за 2015 г. Отв. за выпуск А. Г. Кощаев. 2016. – С. 106–107.

15. Федулов Ю. П.. Фотосинтез: метод. указания к лабораторным занятиям для студентов агрономических специальностей / Федулов Ю.П., [и др]. – Краснодар : КубГАУ, 2010. – 45 с.

16. Федулов Ю.П. Дыхание растений: метод. указания к лабораторным занятиям для бакалавров агробиологических специальностей / Ю. П. Федулов [и др]. – Краснодар : КубГАУ, 2013. – 36 с.

17. Хелдт Г.-В. Биохимия растений / Г.-В. Хелдт ; пер. с англ. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. – 471 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1 ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА.....	5
2 ЭТАПЫ ФОТОСИНТЕЗА.....	14
2.1 Фотофизический этап фотосинтеза.....	14
2.2 Фотохимический этап фотосинтеза.....	19
2.2.1 Фотоокисление воды.....	19
2.2.2 Перенос электрона по фотосинтетической электронно-транспортной цепи.....	20
2.2.3 Фотофосфорилирование.....	23
2.3. Ферментативный (темновой) этап фотосинтеза.....	25
2.3.1 С3-путь фотосинтеза.....	25
2.3.2 С4-путь фотосинтеза (цикл Хетча–Слэка–Карпилова).....	27
2.3.3 Фотосинтез по типу толстянковых (САМ метаболизм).....	29
3 ФОТОДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ.....	32
4 РОЛЬ ФОТОСИНТЕЗА В ВОССТАНОВЛЕНИИ АЗОТА И СЕРЫ.....	34
5 ВЛИЯНИЕ НА ФОТОСИНТЕЗ ЭНДОГЕННЫХ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ.....	37
5.1 Влияние на фотосинтез эндогенных факторов.....	37
5.2 Влияние на фотосинтез факторов внешней среды.....	39
5.2.1 Влияние интенсивности света на ассимиляцию CO_2	40
5.2.2 Влияние концентрации CO_2 на интенсивность фотосинтеза.....	41
5.2.3 Влияние температуры на интенсивность фотосинтеза.....	44
5.2.4 Влияние водного дефицита на интенсивность фотосинтеза.....	47

5.2.5	Зависимость интенсивности фотосинтеза от обеспеченности растений элементами минерального питания	48
6	ФОТОСИНТЕЗ И УРОЖАЙ	51
7	ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ	59
8	ОБЩАЯ СХЕМА ПРОЦЕССА ДЫХАНИЯ	61
9	ПУТИ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО РАСПАДА САХАРОВ	64
	9.1 Гликолитический путь распада сахаров	64
	9.2 Пентозофосфатный путь (ПФП) распада сахаров	69
	9.3 Заключительный этап аэробного дыхания	73
10	БРОЖЕНИЕ	79
11	ДЫХАТЕЛЬНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ	79
12	ЭНДОГЕННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ. ЭФФЕКТ ПАСТЕРА	81
13	ЗАВИСИМОСТЬ ДЫХАНИЯ ОТ ВНУТРЕННИХ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ	83
	13.1 Влияние эндогенных факторов на дыхание	83
	13.2 Влияние газового состава атмосферы на дыхание	84
	13.3 Влияние температуры на дыхание	85
	13.4 Влияние водного дефицита на интенсивность дыхания.	87
	13.5 Влияние минерального питания на дыхание	89
	13.6 Влияние механических повреждений и патогенов на дыхание растений	90
14	СВЯЗЬ ДЫХАНИЯ, ФОТОСИНТЕЗА И ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА	91
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	95
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	97

Учебное издание

Федулов Юрий Петрович
Подушин Юрий Викторович

ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

В авторской редакции

Дизайн обложки – Н. П. Лиханская

Подписано в печать __.__.2019. Формат 60 × 84¹/₁₆.

Усл. печ. л. – 5,8. Уч.-изд. л. – 4,5.

Тираж 500 экз. Заказ №

Типография Кубанского государственного
аграрного университета.
350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13