# КАРБОНАТ-АНГИДРИДА В ФОТОСИНТЕЗЕ

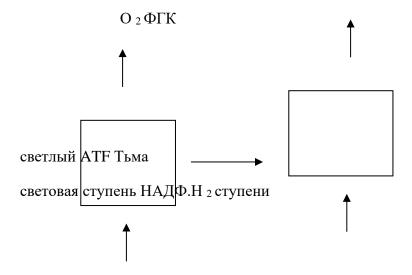
# КАСТОМИЗАЦИЯ. ДЫШИМ В СВЕТЕ ФОТОГРАФИИ

### ПЛАН:

# Основные фразы:

Фотосинтез, стадии, циклы, темновая стадия, поглощение CO  $_2$ , цикл Кальвина, рибулозо-дифосфат, FGK, FGA, FDA, цикл Хэтча-Слака, фосфоенолпируват, щавелевоацетат, яблочные кислоты, виды растений, SAM-путь, ротовой аппарат, яблочная кислота, вакуоли малатных клеток, фотодиханий, хлоропласты, пероксисомы, митохондрии, гликолат, глиоксалат, глицин, перекись водорода, каталаза.

Вторая стадия фотосинтеза называется темновой стадией. Потому что реакции на этом этапе не требуют света и характеризуются ассимиляцией СО 2. АТФ и ХАДФ.Н  $_2$ , являющиеся основными продуктами легкой стадии, участвуют в ассимиляции углекислого газа и образовании углеводов :



Усвоение углекислого газа также не является простым процессом. Он включает в себя множество биохимических реакций. Подробные сведения о природе этих реакций были получены только в результате использования новых методов биохимии.

В настоящее время выявлено несколько путей ассимиляции CO  $_2$ : 1) С  $_3$  - путь (цикл Кальвина), 2) С  $_4$  - путь (цикл Хэтча и Слэка) и другие.

С 3 - путь ФОТОСИНТЕЗА. Путь ассимиляции СО 2 в процессе фотосинтеза был определен в 1946-1956 гг. американским биохимиком М. Кальвином и его сотрудниками в Калифорнии дорилфуном. Поэтому его называют циклом Кальвина (рис. 33). По результатам исследований последующих лет этот цикл имеет место у всех растений.

Первой основной задачей было определение исходного органического вещества, образующегося в результате ассимиляции  ${\rm CO}_2$ . Следует сказать, что определить образующиеся в этом процессе углеводы очень сложно, поскольку образуются различные промежуточные вещества, количество которых невелико.

М. Кальвин для решения этой задачи использует радиоактивные атомы углерода (отмечены) <sup>14</sup>С. Период распада радиоактивного <sup>14</sup> С равен 5220 годам , и это считается очень удобным для проведения экспериментов . Одноклеточная водоросль хлорелла хранится и фиксируется в течение различных периодов времени при маркированных <sup>14</sup> СО <sub>2 условиях</sub>. Органические вещества, образовавшиеся в фиксированных водорослях, отделяют друг от друга методом хроматографии и методом радиоавтографии определяют содержание каждого органического вещества Рис. 42. Определено количество <sup>14 С</sup> цикла Кальвина , в результате чего 87 из <sup>14</sup> С остались в фосфоглицериновой кислоте за 5 секунд и были обнаружены в других веществах. Через минуту отмеченный <sup>14</sup> С был зафиксирован в нескольких органических и аминокислотах. Таким образом, оказалось, что первым веществом, образующимся в результате ассимиляции углекислого газа, является фосфоглицериновая кислота :

М.Кальвин определил путь образования фосфоглицериновой кислоты в результате использования Р  $^{32}$  и С  $^{14}$  . По его теории акцептором первоначального поглощения SO  $_2$  выступает рибулозо-1,5-дифосфат.

Поскольку исходное органическое вещество состоит из -3-фосфоглицериновой кислоты, S  $_{3}$  фотосинтеза - называется дорога. Из 3-фосфоглицериновой кислоты, образующейся в хлоропластах, в хлоропластах или в цитоплазме клеток синтезируются другие углеводы: простые, сложные сахара и крахмал. В этом процессе (т.е. цикле Кальвина) расходуются  $_{2}$  и  $_{18}$  ATF , образовавшиеся в световую фазу . Все растения, подвергающиеся фотосинтезу по циклу М.Кальвина, называются С  $_{3}$  - растениями.

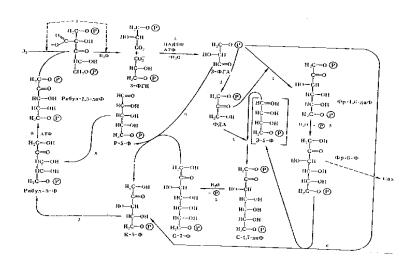


Рисунок 33 Цикл Кальвина

- дифосфатенольная форма рибулозы связывает углекислый газ с образованием нестабильного шестиуглеродного промежуточного продукта, который немедленно разлагается водой с образованием 3-фосфоглицериновой кислоты:

С 4 фотосинтеза - способ. Первоначально учёные Казани дорилфуну Ю. С. Карпов (1960), И. А. Арчевский (1963) установили, что некоторые растения и первичные органические вещества являются не трёхуглеродными, а четырёхуглеродными. Австралийские учёные MDXetch и KRSlek (1966 – 1969) подтвердили это на основании экспериментов. Вот почему этот путь фотосинтеза называется циклом Хэтча и Слэка. С 4-путь фотосинтеза встречается преимущественно у однодольных растений (кукуруза, белая кукуруза, сахарный тростник, просо и др.). Оксалоацетат и малат образуются в качестве первичных продуктов фотосинтеза у этих растений. Потому что меченый S <sup>14</sup> первоначально собирается на четвертом углероде этих кислот и лишь позднее появляется на первом углероде фосфоглицериновой кислоты.По мнению М. Хэтча, К. Слека и других ученых, фосфоенолпировиноградная кислота выполняет функцию акцептора СО 2 в этот цикл

:

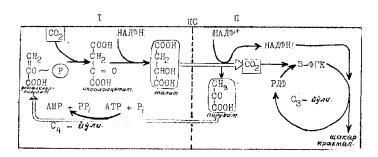


| COOH

Большинство однодольных и некоторые двудольные растения имеют ряд хлоропластов вокруг трубок и нитей листа (называемых клетками оболочки), в которых фотосинтез происходит по С 3 - пути (цикл Кальвина). В клетках, образующих мезофильный слой листа, происходит фотосинтез С 4 - пути (цикл Хэтча и Слэка).

Хлоропласты в кроющих клетках этих растений крупнее, имеют пластинчатое строение и не имеют гран. Хлоропласты в клетках мезофилла имеют преимущественно зернистый характер. 80% всех хлоропластов листа кукурузы приходится на клетки мезофилла, а остальные 20% — на хлоропласты клеток прицветников.

Первичные углеводы (оксалоацетат и яблочная кислоты), образующиеся в результате цикла Хэтча и Слэка в хлоропластах клеток мезофилла, передаются в проводящие трубочки и клетки стенок. Четырехуглеродные соединения , перешедшие в хлоропласты клеток оболочки, снова участвуют в цикле Кальвина и превращаются в крахмал. Вот почему эти хлоропласты содержат больше крахмала. Пировиноградная кислота, образующаяся в результате распада малата в хлоропластах кроющих клеток, переносится в хлоропласты мезофилла и превращается в фосфоенолпируват и выступает акцептором СО 2 (рис. 1).



1 - картинка. С 4 путь фотосинтеза ( Цикл вывода и замедления)

1 – клетка мезофилла, Р – клетка выстилки, КС – клетка кожи

Растения, которые подвергаются фотосинтезу посредством такой системы, называются растениями С  $_4$ . У таких растений, даже если устьица закрыты, процесс фотосинтеза продолжается, поскольку хлоропласты в покровных клетках используют ранее образовавшийся малат (аспартат). Он также использует СО  $_2$ , выделяющийся во время фотосинтеза (дыхания, вызванного светом) . Поэтому С  $_4$  - растения устойчивы к засухе и засолению .

Такие растения, как правило, светолюбивы, и чем больше дней они подвергаются воздействию света, тем больше органических веществ вырабатывается.

#### СЭМ – ПУТЬ ФОТОСИНТЕЗА

У растений, проводящих большую часть онтогенеза в очень засушливых условиях, фотосинтез идет по С  $_{4$ - пути, они поглощают СО 2 преимущественно ночью ( когда устьица открыты) и выделяют яблочную кислоту (малат). Потому что их рты днем закрыты. Закрытые рты не позволяют им использовать воду своего тела для транспирации.

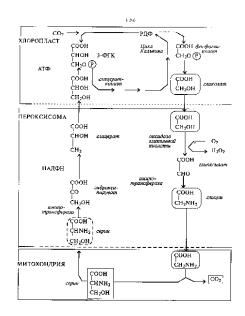
Поступивший ночью при открытом рте CO  $_{2}$  и выделяющийся при дыхании CO  $_{2}$  соединяются с фосфоенолпируватом с помощью ферментов (ФЕП-карбоксилазы) с образованием оксалоацетата (ОСЦ). Щавелосуксусная кислота превращается в малат под действием HADF и накапливается в клеточных вакуолях. В течение дня, когда воздух очень горячий и устьица закрыты , малат перемещается в цитоплазму, где расщепляется на CO  $_{2}$  и пируват под действием фермента малатдегидрогеназы. Образовавшийся CO  $_{2}$  переходит в хлоропласты и участвует в образовании сахаров по циклу Кальвина. Образующаяся пировиноградная кислота (ФГК) также используется для образования крахмала.

Этот способ фотосинтеза встречается преимущественно у представителей семейства суккулентов (Crassulaceae) (кактусы, агава, алоэ и др.), устойчивых к сильной засухе. Это называется - SAM - способом от английского понятия Crassu laceae oeid metalolism.

2, полученный ночью, участвует в фотосинтезе днем.

### ДЫШИМ В СВЕТЕ ФОТОГРАФИИ

Поглощение кислорода и выделение углекислого газа растениями под действием света называется дыханием на свету. Этот тип дыхания принципиально отличается от окислительного дыхания, которое происходит в митохондриях и характеризуется выделением химической энергии. В световом дыхании участвуют три органоида : хлоропласты, пероксисомы и митохондрии (рис. 2).

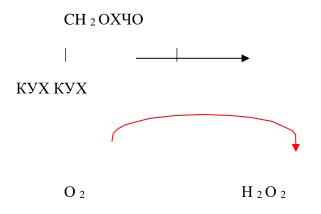


Фигура 2. Схема процесса дыхания на свету (фотодихание).

На свету дыхание начинается в хлоропластах. То есть в процессе фотосинтеза в качестве промежуточного продукта выделяется гликолевая кислота :

Канал <sub>2</sub> ВКЛ.

Гликолат перемещается из хлоропластов в пероксисомы и окисляется до глиоксиловой кислоты с помощью кислорода, поступающего извне :



Гликолат гликозилат

Перекись водорода, выделяющаяся в качестве промежуточного продукта, расщепляется ферментом каталазой. Глиоксилат превращается в глицин путем аминирования :

**COOH** 

CH<sub>2</sub>NH<sub>2</sub>

Образовавшийся глицин переносится в митохондрии, где из двух молекул глицина образуется серин и выделяется СО  $_2$ . Серин переносится обратно в пероксисомы, в результате чего в результате промежуточных реакций образуется глицериновая кислота. Затем глицерат переносится в хлоропласты и участвует в цикле Кальвина. Этот процесс также называют гликолатным путем, поскольку он начинается с образования гликолевой кислоты. Этот путь в значительной степени встречается у С  $_3$ -растений. В некоторых случаях скорость дыхания на свету достигает 50% скорости фотосинтеза. Но этот процесс слабо ощущается у С  $_4$  - растений. Потому что высвободившийся СО  $_2$  улавливается клетками мезофилла и соединяется с фосфоенолпируватом (ФЭП) с образованием оксалоацетата и яблочной кислоты. Затем выделяющийся из них СО  $_2$  поступает в хлоропласты и участвует в фотосинтезе. Именно поэтому растения С  $_4$  обладают высокой продуктивностью фотосинтеза.

### ДВИЖЕНИЕ И ДВИЖЕНИЕ ВОДЫ

В организме всех растений, живущих на суше, происходит непрерывный процесс водообмена. Такой процесс называется водным режимом растений и состоит из трёх стадий: 1) поглощения воды корнями, 2) движения и распределения по телу растения, 3) испарения через листья — транспирации. Каждый из этих этапов включает в себя несколько процессов.

Растения имеют очень небольшую часть потребности в воде надземных членов.

(в основном листья) они предоставляют. Это может произойти в основном в периоды осадков и высокой влажности. Основное количество воды, обеспечивающее нормальный рост и развитие, забирается из почвы корневой системой.

**ФОРМЫ ПОДЗЕМНЫХ ВОД.** Чтобы получить воду из почвы, поглотительная способность клеток корней растений должна быть несколько выше, чем поглотительная способность почвенного раствора. Поскольку в почве существуют силы, препятствующие такому поглощению, их называют водоудерживающими силами. Обычно вода в почве находится не в чистом виде, а в виде раствора определенной концентрации. Концентрация раствора зависит от количества водорастворимых солей и других веществ в почве.

Кроме того, помимо осмотической устойчивости, в почве существует еще и адсорбционная устойчивость. Это вызвано взаимодействием молекул воды с частицами почвы. То есть вода в разной степени соединяется с почвенными зернами, в результате чего в почве образуются разные формы (рисунок 1):

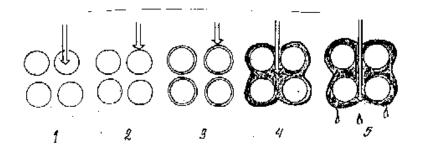


Рисунок 1.\_\_\_ В почве воды каждый другой формы Круги - грунт зерна . 1 - химический связанный \_ \_ вода , 2- гигроскопичен водная , 3 — пленчатая вода , 4 — капилляр вода , 5- гравитация вода

1) гравитация вода есть вода с заполненный \_ \_ и мобильный больше земля капилляры . Такая вода хорошо впитывается, 2) капиллярная вода - вода в более узких капиллярах почвы удерживается за счет поверхностного натяжения менисков и не опускается вниз за счет силы тяжести, сила, удерживающая эту воду, очень мала , поэтому она легко впитывается корневыми волосками, 3) мембранная вода — эта вода удерживается на уровне почвенных зерен молекулярными силами — адсорбцией, эти силы гораздо выше и возрастают по мере утончения мембраны. Такая вода усваивается растениями с трудом, 4) гигроскопичная вода — эта вода удерживается почвенными зернами с очень большой силой (около 1000 атм.) и растения вообще не могут ее усвоить, в зависимости от размера почвенных зерен 0,5 от % (в крупных песках).

оно может составлять до 14% (в тяжелой почве), 5) пропитка водой - химически комбинированная, чем больше в почве коллоидных веществ, тем ее больше. Такой воды особенно много в торфяных почвах и она не впитывается.

В целом формы воды в почве делятся на две группы: 1) свободная вода – формы воды, легко усваиваемые растениями.

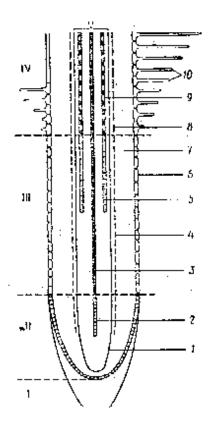
(гравитационная, капиллярная и частично мембранная), 2) связанные, т. е. гигроскопичные и имбибитивные формы воды, не усваиваемые растениями). Свободновпитанные формы воды в почве имеют среднюю прочность 0,5 МПа, частично поглощенные формы воды - 1,2 МПа, а трудновпитываемые формы воды - 0,25 - 3,0 МПа).

Воду, которая не усваивается растениями, называют мертвой водой. Количество мертвого запаса обычно варьируется в зависимости от типа и состава почвы.

Из почвы полный \_ \_ влажный с быть удовлетворены \_ полный способностей \_ \_ \_ влажный емкость \_ \_ называется \_ Полная влагоемкость также имеет разные величины в

зависимости от типов почв: песок крупный - 23,4%, песок мелкий - 28,0%, песок легкий - 33,4%, песок тяжелый - 47,2%, песок тяжелый - 64,6% и другие.

КОРЕНЬ СИСТЕМА И ЕГО ВОДА ВОПРОС. \_ Растения \_ полный \_ вода с быть удовлетворены \_ в процессе корень система основной роль Он играет \_ \_ Вот почему для слишком корня разработка скорость морфологический и анатомический структуры из почвы вода и в воде растворился минеральная элементы спрашивать адаптированный . корня большинство активный начальный в структуре один сколько? ткани чтобы увидеть возможно: корень оболочка, апикальная меристема, ризодерма, первичная кожа, энтодерма: перицикл\_\_ и передающий \_ \_ ткани ( рисунок 2). корня растущая вода часть длина 1 см вокруг быть, меристема (1,52,0 mm-) и растянуть ( 2 7 mm-) части собственный \_ \_ в берет \_ корня меристема в части клетки без колебаний \_ разделенный \_ \_ стоит \_ Хар один клетка собственный \_ \_ до 6-7 раз в жизни поделен \_ и корней о ' сиять обеспечивает \_ \_ Клетки из отдела \_ от остановки \_ так \_ \_ потягиваться \_ \_ начинается . корня потягиваться \_ \_ в части клеток дифференциация завершено, корни волосатость часть начинается и она на земле корня основной салфетка \_\_ формирование концы: корневище, первичный кора, эндодерма \_ \_ и центральный цилиндр ткани \_ \_ \_ Ризодерма один пол быть \_ \_ расположен из клеток состоит из По сути корень волосы урожай делает и этого как результат корня вода и в воде растворился минеральная вещества лох \_ \_ поверхность один сколько равно увеличивается. Корень \_ волосы покрытый часть сколько? много п \_ если это его \_ общий вода лох \_ уровень слишком вот и все много п \_ будет \_ \_ Такой волос каждый один земля капиллярный в в и в этом вода он спросил \_ и его собственный \_ основной физиологический функция выполняет



2 – картинка. Схематическое строение корня

1 - перицикл, 2 - незрелые элементы флоэмы, 3 - зрелые элементы флоэмы, 4 - элементы без Каспарова пояса, 5 - незрелые элементы ксилемы, 6 - ризодерма, 7 - первичная кора, 8 - энтодерма Каспарова пояса, 9 - зрелая элементы ксилемы, 10 — корневые волоски, 11 — центральный цилиндр, I — корневая оболочка, II — меристемная часть, III — часть удлинения, 1V — волосковая часть.

корня волосатость со стороны выше пассивный персонажу иметь \_ Потому что стенка первичных клеток кожи утолщается, шелушится, а некоторые клетки даже отмирают. В результате он не может поглощать воду и растворенные в нем вещества.

В первой фазе онтогенеза большинства наземных растений корневая система быстро развивается относительно верхней части и распространяется прочно и широко. Корень осоки может достигать 1,5- 2 тглубины. Корень пучка осенних листьев хорошо развивается в наиболее благоприятных условиях, его боковые ветви сильно размножаются, образуется 143 первичных, 35 тысяч - вторичных, 2 миллиона 300 тысяч - третичных, 11,5 миллионов четвертичных корней. Общее число корней достигает 14 миллионов, а длина 600 кти общий уровень 225 травны. Эти корни имеют 15 миллиардов волосков общей длиной около 10 000 км. В целом уровень корня растения более чем в 100 раз превышает площадь поверхности.

Фруктовый 5-7 веток деревьев был \_ \_ яблоко 50 тысяч за дерево больше, чем корень урожай будет \_ \_ \_

Клетки корня активно поглощают воду и выталкивают ее вверх за счет обмена веществ в корнях. В результате корневая система поглощает воду из почвенной полости и перемещает ее в определенном направлении от волосков к проводящим трубочкам. Это движение продолжается до корневых волосков, паренхимных клеток, образующих кору корня, энтодермы, паренхимы центра перицикла и проводящих трубочек (рис. 3).

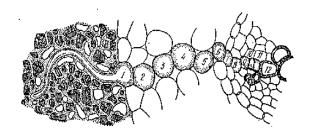


Рисунок 3. \_ \_ Корень из волос до передающий \_ \_ к трубкам воды движение способ \_ \_

1 - корень волосы , 2-6 паренхимы клетки , 7 — энтодерма , 8 — перицикл , 9—11 центральные. цилиндр паренхима , 12- й проводник флейта \_

Этот механизм действия, имеющий весьма активный характер, был выяснен лишь в 80-х годах нашего столетия. Движение воды через клетки ткани коры корня может происходить тремя путями (рис. 4): апопластным, симпластным и трансвакуолярным.

Симпласт воды клетка цитоплазма через движение означает \_ Ризодерма и паренхима в клетки воды вход и движение осмос законы на основе случаться будет \_ \_ \_ Этот к действию частично АТФ слишком тратится . В общем вода корень из волос до передающий \_ \_ под флейты симпласт способ \_ \_ с движение делает \_

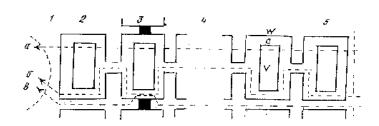


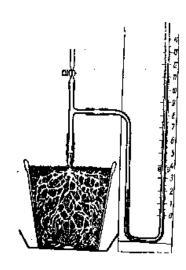
Рисунок 4. Корень клетки белый воды движение способы \_ \_ ( Ньюмал , 1976)

а — трансвакуолярный , б — симпласт , в — апопласт путь , - ячейка \_ кожа , s - цитоплазма , -вакуоль. \_ \_ \_ 1 — трубка , 2 — перицикл , 3 — энтодерма , 4 — кожа , 5 — эпидермис.

Апопласт означает движение воды через клеточную мембрану. Причиной активности движения апопласта является то, что сопротивление клеточной мембраны воде значительно ниже, чем сопротивление цитоплазмы. Это движение начинается от кожицы ризодермы — корневых волосковых клеток и продолжается до клеток энтодермы. Вода, достигающая энтодермы, не может продолжать свой путь через апопласт. Потому что здесь кожа очень утолщена (пояс Каспари) и имеется слой водонепроницаемых клеток. Однако среди них есть особые проводящие клетки, связанные с клетками ксилемы корня. Вода, достигшая энтодермы через апопласт, переходит в цитоплазму проводящих клеток и далее через симпласт к проводящим канальцам.

Трансвакуолярный воды клетка сок через движение означает \_ Поступление и движение воды в клетку зависит от осмотического давления насыщенного клеточного сока. Чем выше осмотическое давление, тем активнее может быть это движение, поскольку оно увеличивает всасывающую силу клетки.

Таким образом, вода движется в ксилемные трубки и создает гидростатическое давление, толкающее их снизу вверх. Это давление является корневым давлением. Это гарантирует, что раствор в ксилемных трубках достигнет от корня до надземных частей. Если ствол растения разрезать возле колена, на оставшуюся часть надеть резиновую трубку и вставить в нее короткую стеклянную трубку, то раствор в стеклянной трубке начнет подниматься за счет давления стволовых клеток. Корневое давление можно измерить, если вместо трубки, собирающей воду, установить ртутный монометр (рисунок 5).



Вытекание раствора из срезанного стебля называется плакунием растения. Выделившийся раствор называется соком. Потому что он содержит растворенные органические и неорганические вещества и образует определенную концентрацию.

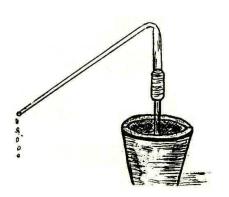
Корневое давление растений различно. У травянистых растений она составляет около 1-3 атм, а у древесных немного больше. Явление плача не у всех растений одинаково. У одних (подсолнечник, кукуруза и др.) его присутствие легко обнаруживается, а у других (сосна, можжевельник) оно почти незаметно. Кроме того, это явление зависит и от времени года, например, весной оно сильнее. Из срезанных стеблей некоторых (белой березы, виноградной лозы) вытекает много раствора (рис. 6). Это признак очень высокого корневого давления. В этот период давление в главном штоке достигает 10 атмосфер. Изучить функциональную активность корня можно, собрав сок, выделяющийся из организма, и проведя его химический анализ (рис. 6).

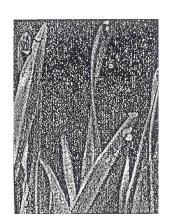


Рисунок 6. \_ \_ Белый береза дерева из тела текущий выход решение ' замаскировать .

Если растение, выращенное в горшке, поместить на несколько часов во влажную атмосферу или закрыть его чепчиком от дождя, на кончиках его листьев появляются капельки воды. Они есть время - время с уронить падает и вместо \_ \_ новые к телу придет .

Такое состояние называется гуттацией, которое можно наблюдать у большинства растений во влажную погоду (рис. 7).





7 - картинка В разрезанном теле

поток решения

8 – картинка. На ячменном листе

гуттация при накоплении раствора

Корневое давление также играет в этом важную роль. Образование гуттационных капель особенно характерно для тропических растений, поскольку они приспособлены к жизни в более влажных условиях. У них процесс транспирации сложнее. В таких условиях движение воды вверх происходит преимущественно за счет корневого давления.

### Обзор вопросов

- 1. В чем заключается физиологический процесс транспирации?
- 2. В чем разница между транспирацией и испарением воды?
- 3. Какая связь между транспирацией и ротовым аппаратом?
- 4. Какие факторы влияют на скорость транспирации?
- 5. Можно ли контролировать транспирацию?
- 6. листа транспирация для адаптация состав?
- 7. Контроль транспирации с помощью мундштуков?