Фотосинтез

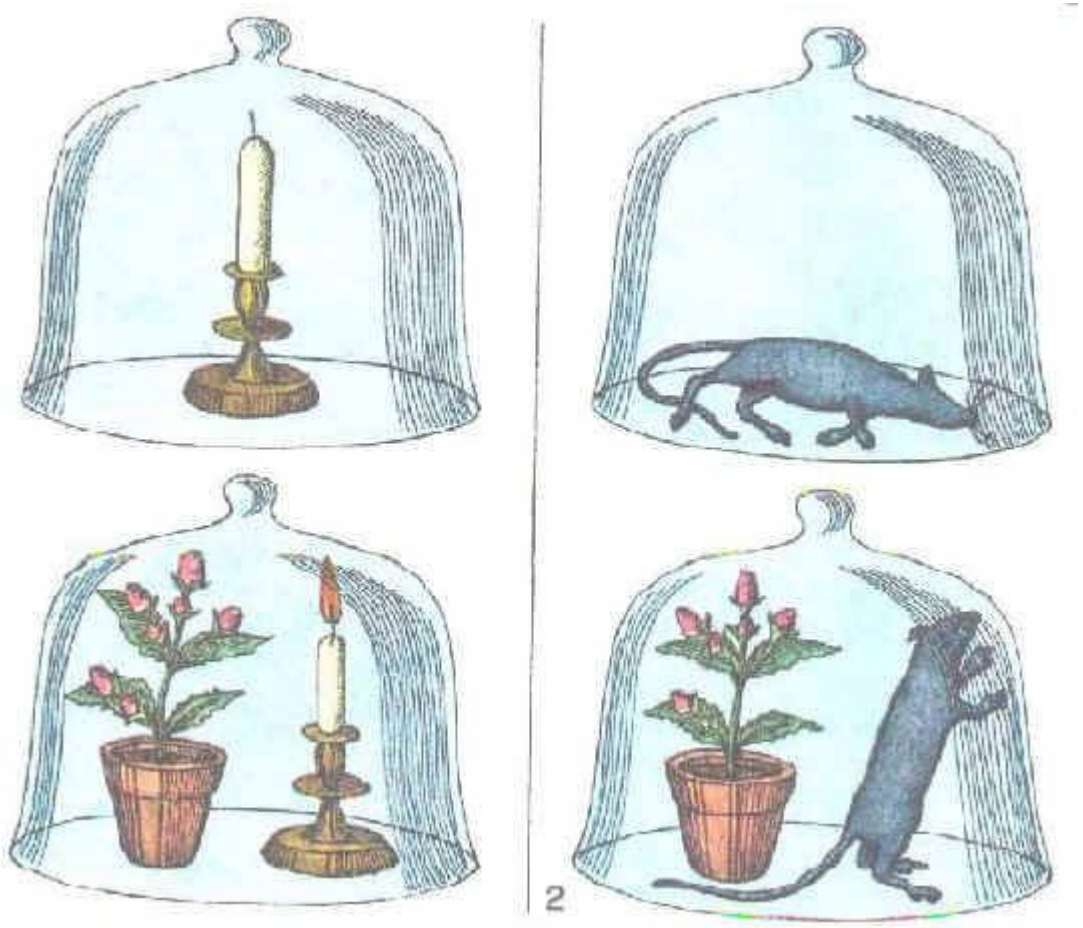
ФОТОСИНТЕЗ – образование органических веществ зелеными растениями и некоторыми бактериями с использованием энергии солнечного света.

Основной исходный материал для Ф/С:

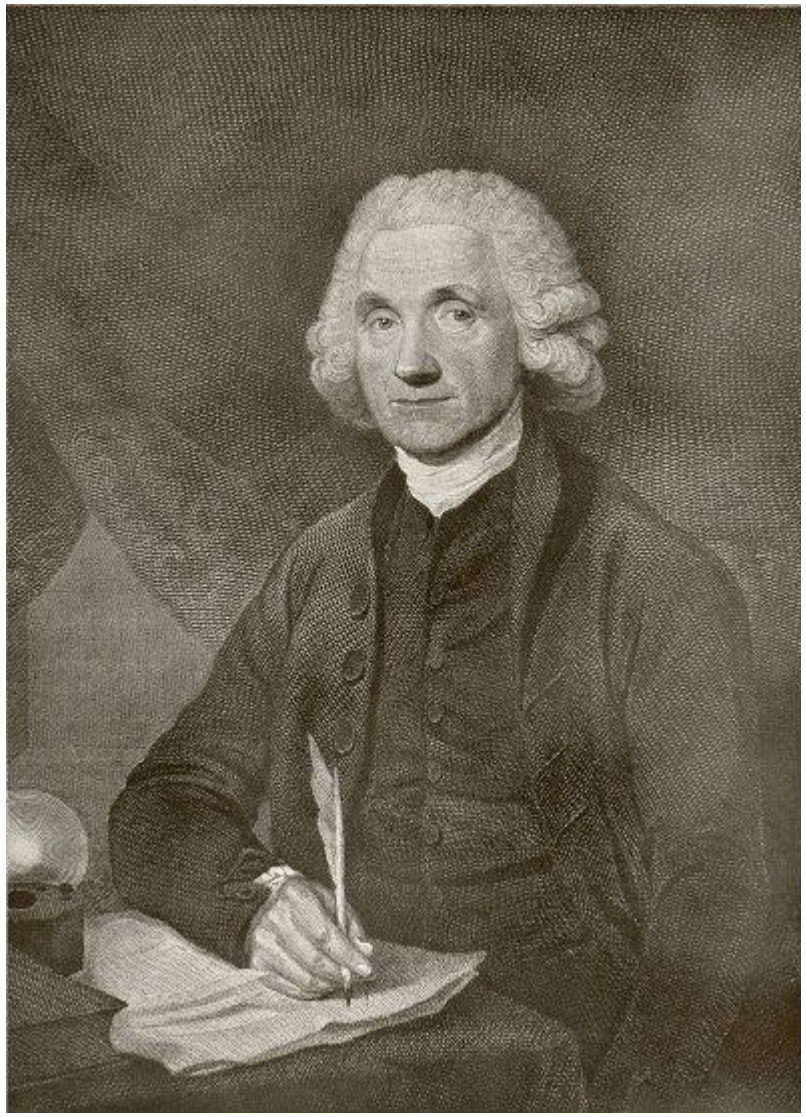
- CO_2 - атмосфера
- H_20 – почва
- N,P,S – в виде солей из почвы

В процессе Ф/С выделяется O_2, необходимый для дыхания.

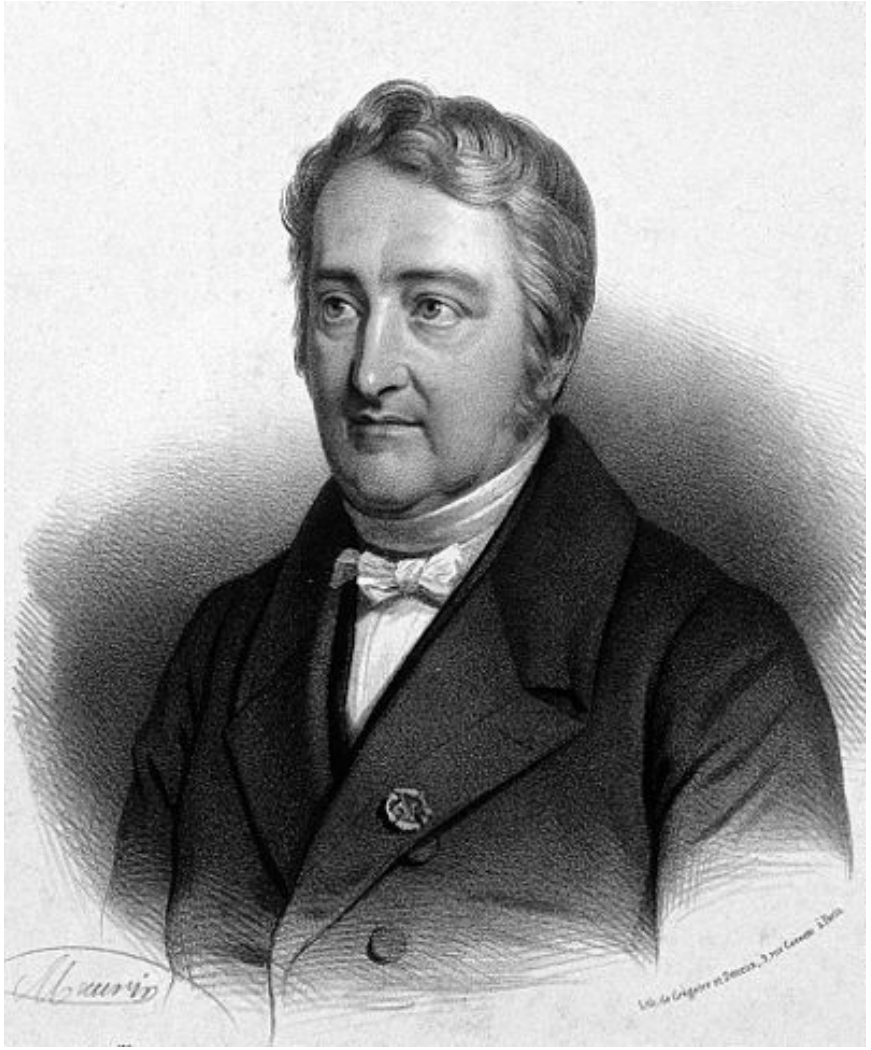
В 1771 году открыл фотосинтез
В 1778 году доказал, что при фотосинтезе растения поглощают углекислый газ и вырабатывают кислород.



Эксперимент Д. Пристли.



Джозеф Пристли



Вильгельм Пфеффер

в 1877 году предложил термин «фотосинтез»

Пьер Жозеф Пеллетье

Жозеф Бьенеме Каванту

Термин «хлорофилл» был предложен в 1818 году французскими химиками П. Пельтье и Ж. Каванту. Он образован из греческих слов «хлорос» - зеленый - и «филлон» - лист.

Фотосинте
з

- Осуществляется в хлоропластах

- Световая фаза проходит на мембранах тилакоидов

3 основных пути фиксации углерода:

- C_3-метаболизм
- C_4-метаболизм
- CAM-метаболизм

Донор углерода – CO_2

Донор электронов (первичный) – хлорофилл

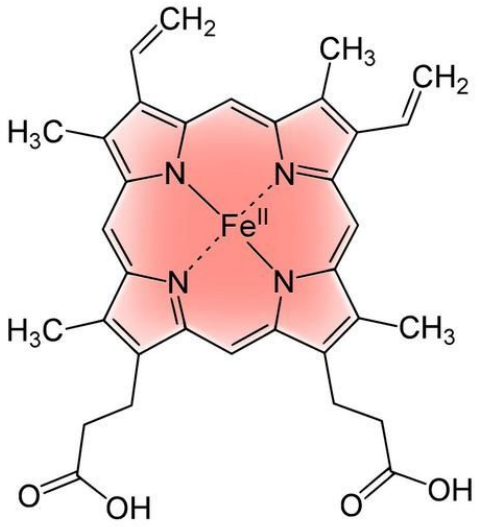
Донор электронов (вторичный) – вода

Акцептор электронов - NADP+

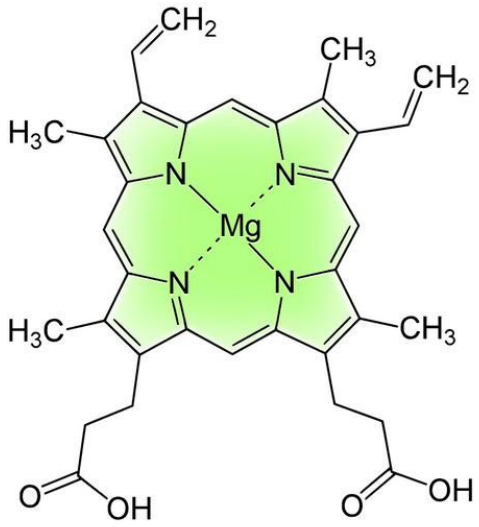
- **Фотосинтетические пигменты**
- Хлорофиллы
- Каратиноиды
- Ксантофиллы
- Пигменты зеленого листа:
  - хлорофилл a
  - хлорофилл b
  - β-каротин
  - ксантофиллы (виолоксантин, лютеин, зеаксантин, антероксантин, неоксантин)

Хлорофилл

- Единственная молекула, которая может поглощать солнечный свет и трансформировать его в энергию электронов, а также обратимо окисляться благодаря системе сопряженных π-связей.



Формула гемоглобина

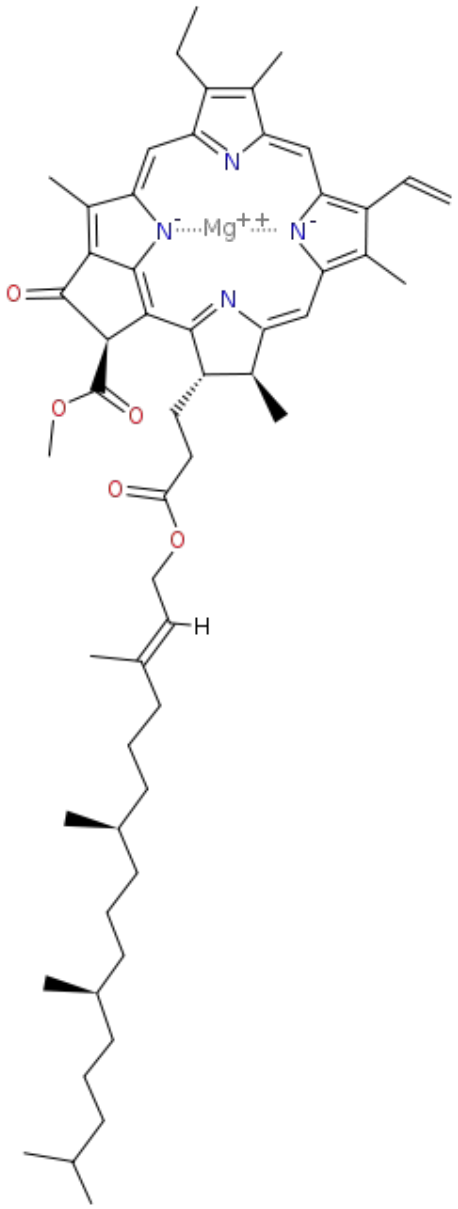


Формула хлорофилла

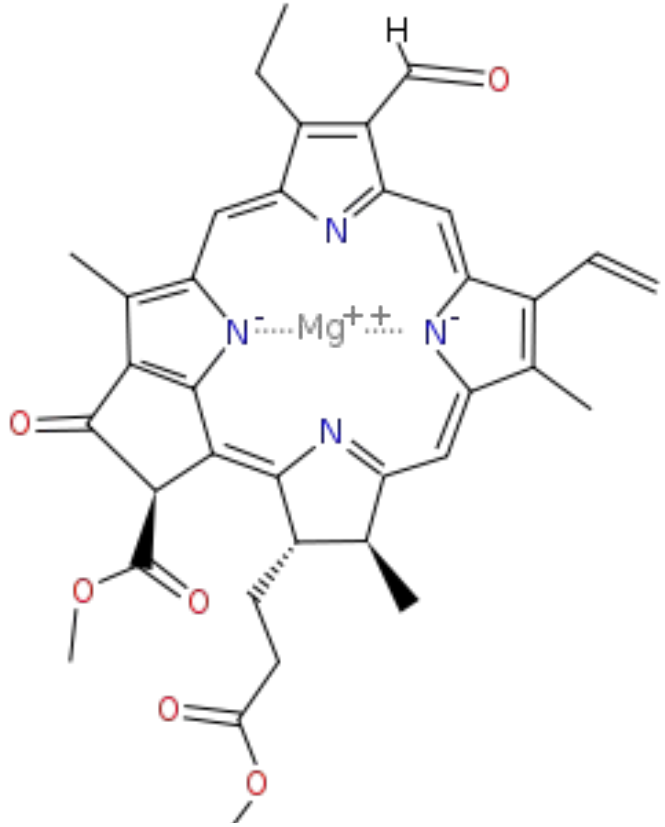
Фотосинтетические пигменты

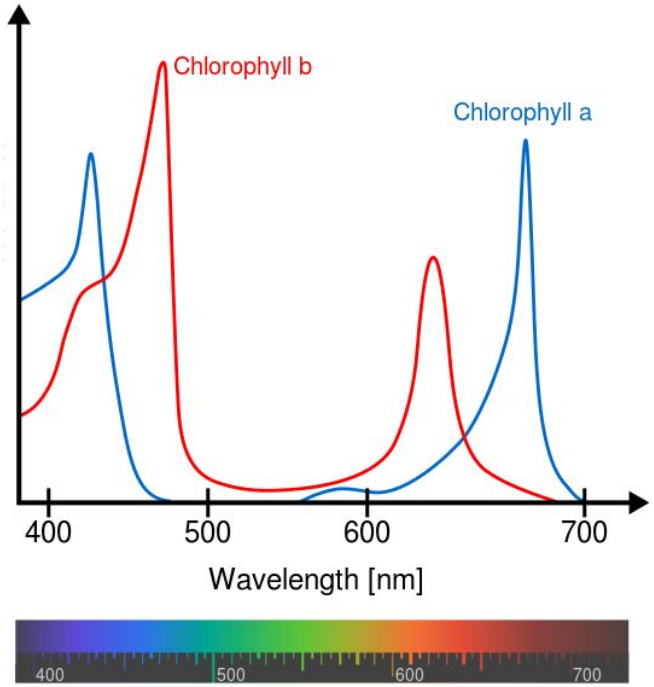
- Хлорофиллы
  - Содержат катион Mg^{2+}
  - Тетрапиррольное кольцо

- Хлорофилл а
  - Входит в реакционные центры обеих фотосистем
  - Имеется фитольный хвост → закрепление на мембране тилакоида
  - Максимум поглощения - 680 нм



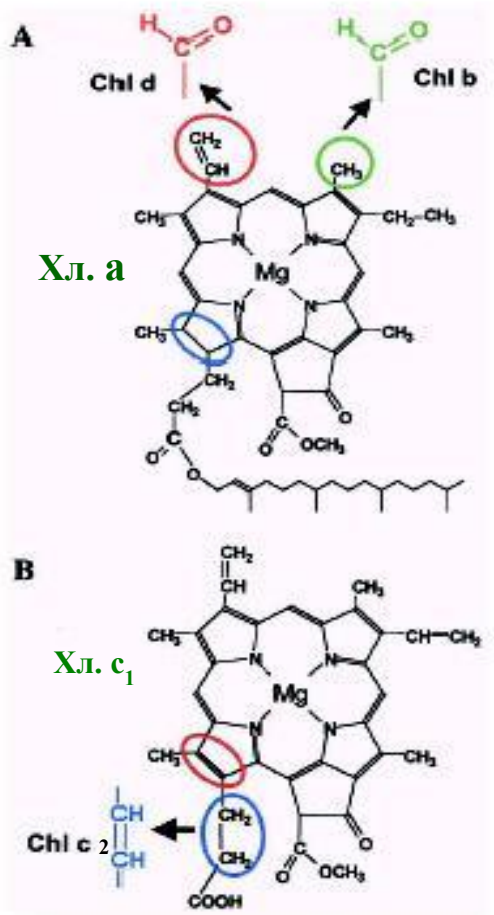
Фотосинтетические пигменты





- Хлорофилл b
  - Входит в светособирающие комплексы обеих фотосистем
- <u>Спектры поглощения хлорофиллов a и b.</u>
- Два основных максимума поглощения – в области синего (400-450нм) и красного (640- 700нм) света.

Различия между хлорофиллами



Structures of eukaryotic Chls. (*A*) Chlorophyll *a*. Note the reduced ring D (blue circle) and phytyl tail (not drawn to scale). Side-chain modifications resulting in Chl *b* (green) and Chl *d* (red) are shown. (*B*) Mg-divinyl protochlorophyllide *a* and Chl c_2 (blue). Note the double bond in ring D (red circle).

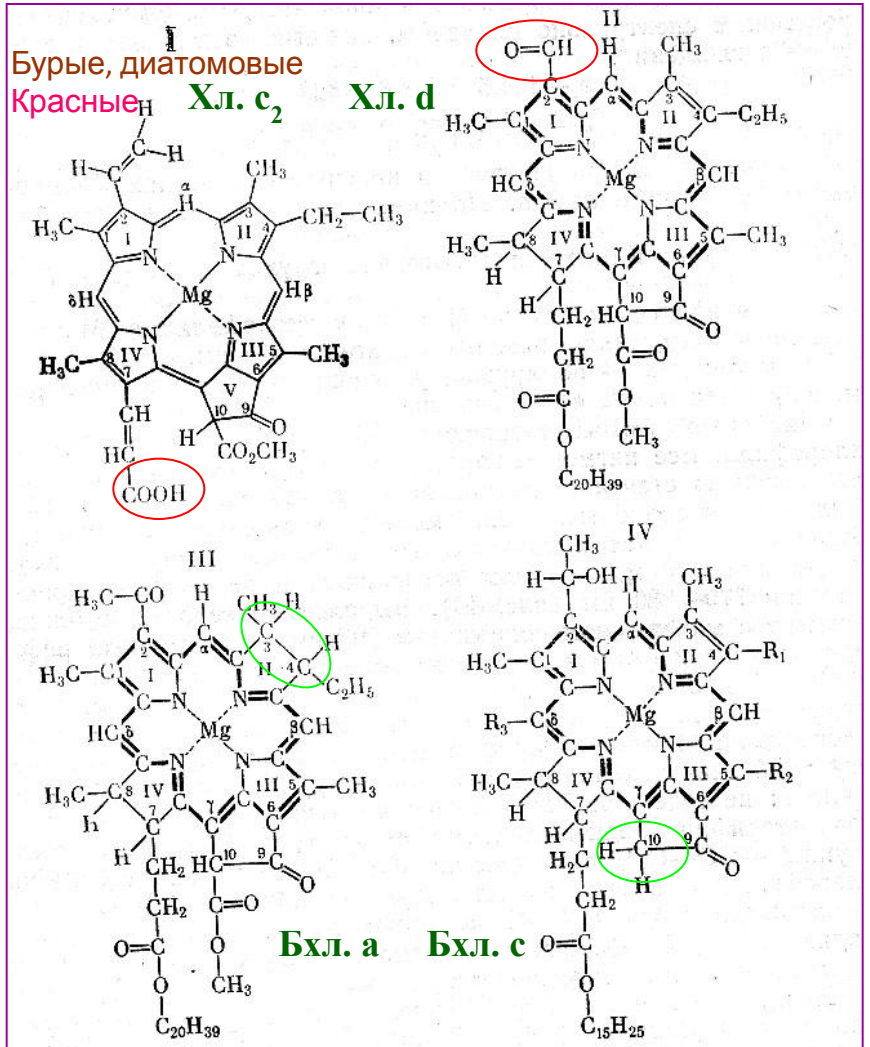


Рис. 14. Важнейшие представители группы магний-порфиринов: I — хлорофилл *c*, II — хлорофилл *d*, III — бактериохлорофилл *a*, IV — бактериохлорофиллы *c*, *d*

Возбуждение хлорофилла

Красный свет – наиболее эффективен для фотосинтеза, т.к. не перевозбуждает молекулы хлорофилла

- При поглощении кванта света электрон поднимается на более высокий уровень. Для перехода на S1 достаточно кванта света из длинноволновой (красной) области, а для перехода на S2 из синей (квант с большей энергией).
- При оптимальном освещении разделение зарядов в РЦ происходит 100-200 раз в секунду.
- При попадании в РЦ молекула хлорофилла окисляется – отдает свой электрон молекуле-акцептору.
- Далее электрон идет по цепи переносчиков в составе ЭТЦ, при этом идет запасание энергии в виде протонного градиента.

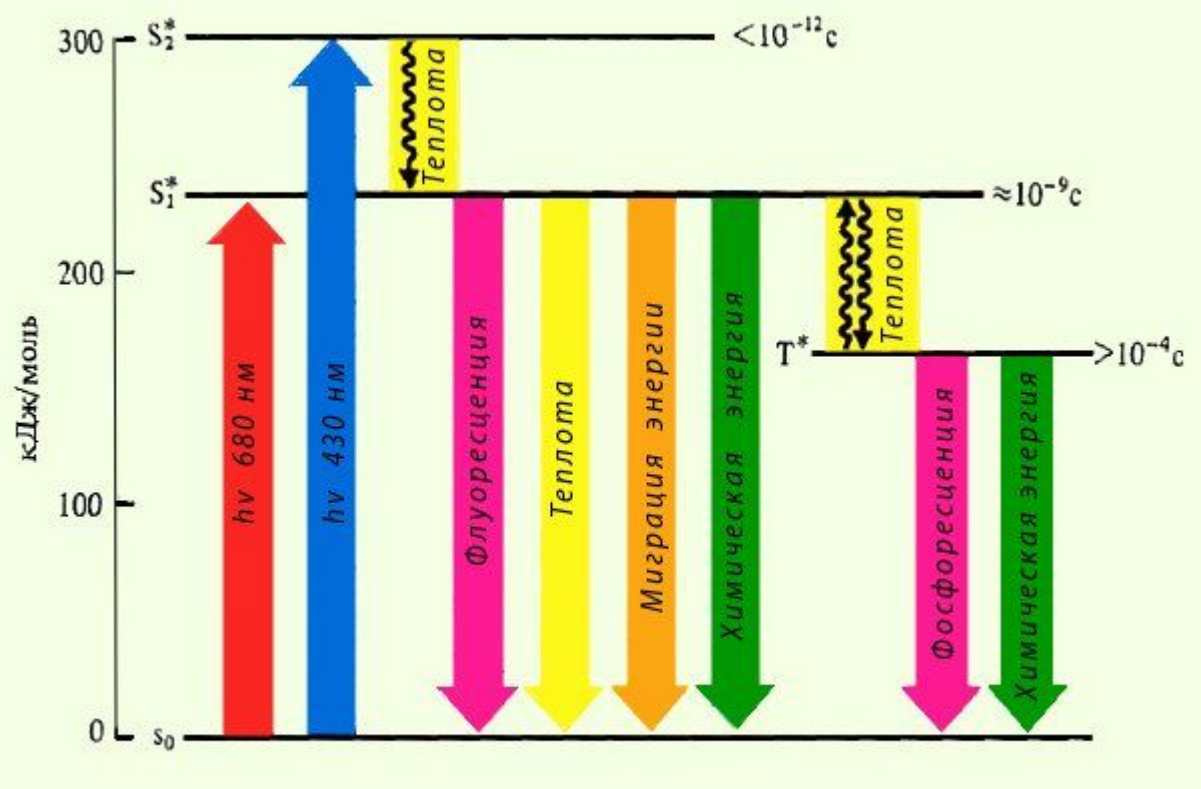
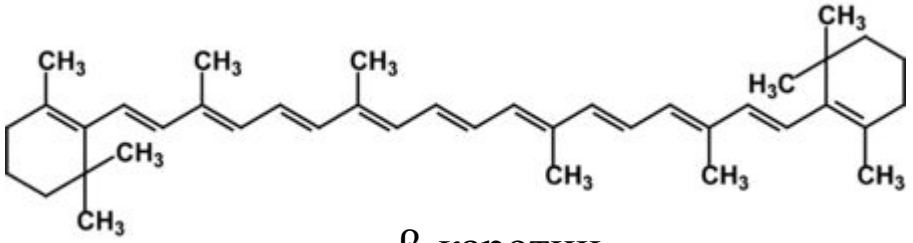


Рис. 4. Энергетические состояния молекулы хлорофилла

Каротиноиды

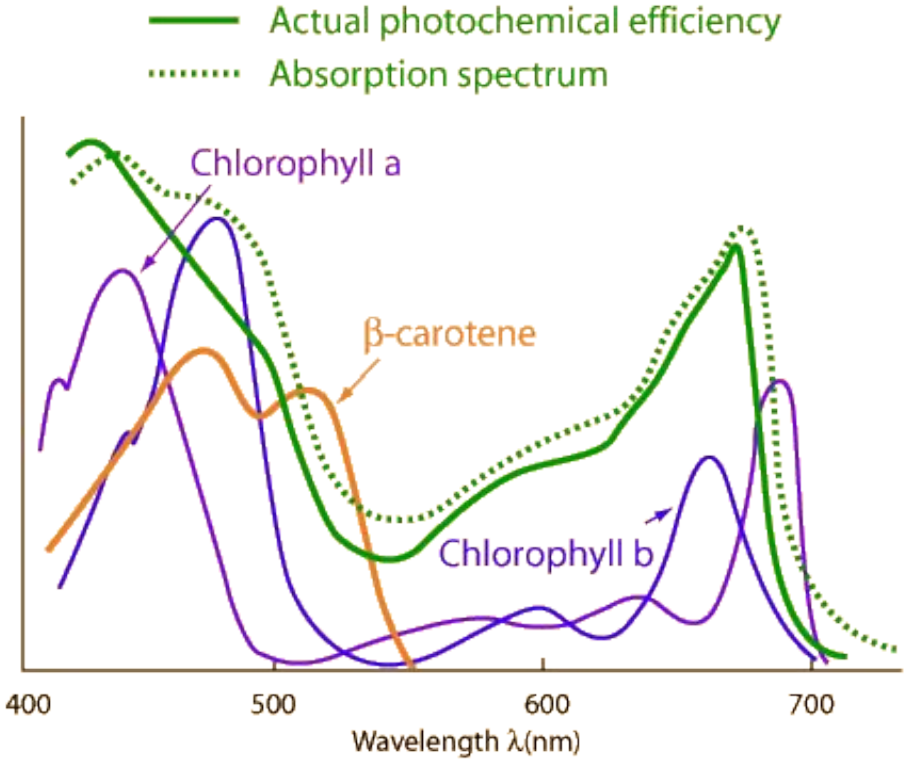


β-каротин

- Изопреновая структура
- Улавливание фотонов и передача в реакционные центры
- Рассеяние избыточной энергии

Каротины: β-каротин и другие

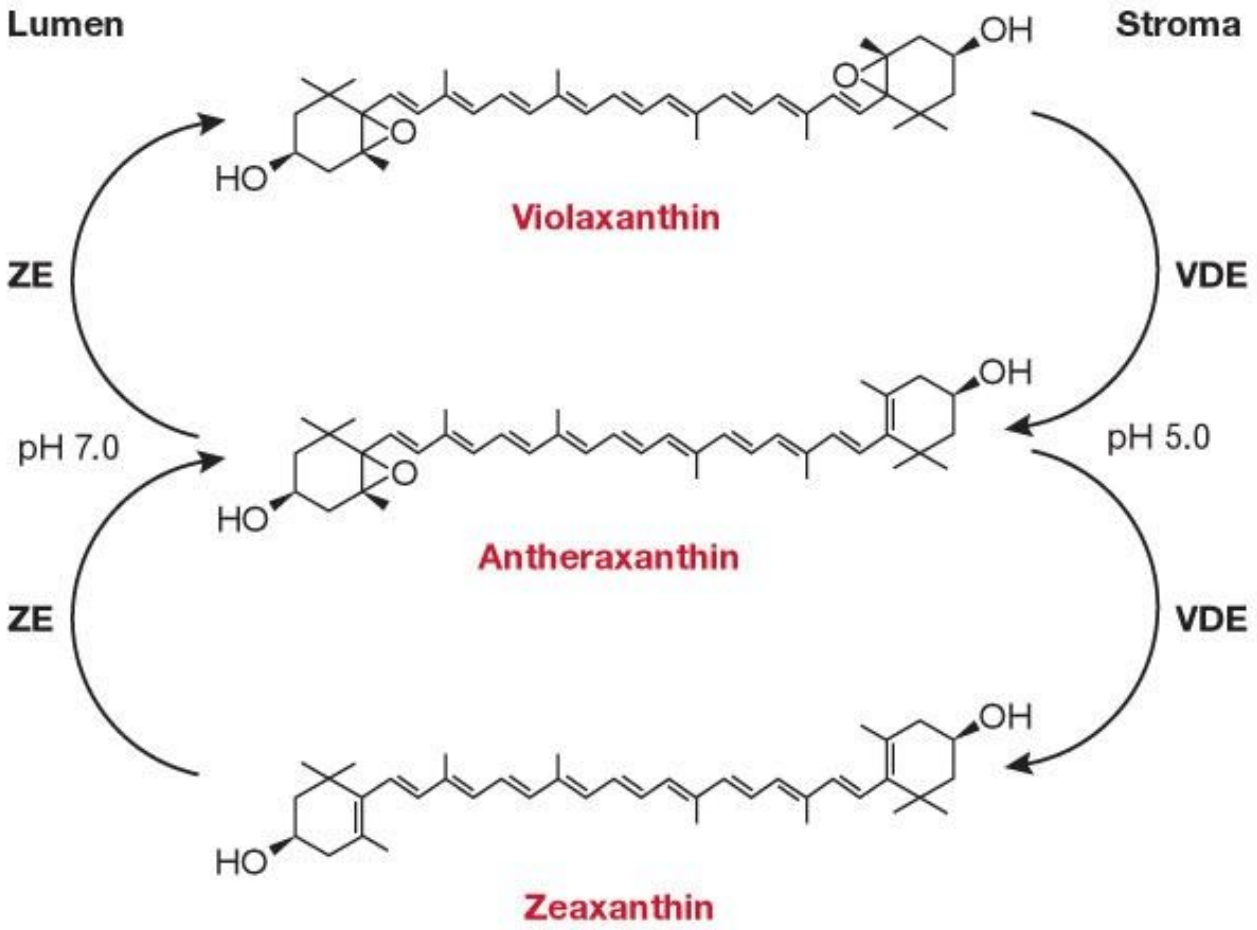
Максимумы поглощения –
синяя область спектра 400-550нм,



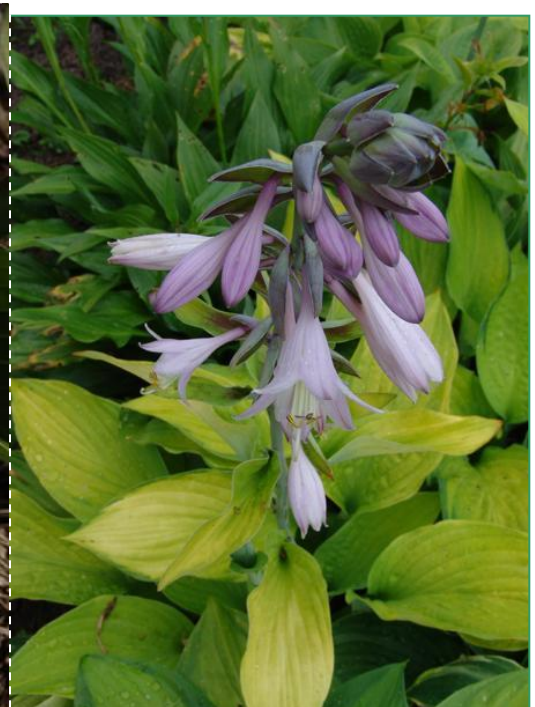
По содержанию кислорода каротиноиды делят на два класса: каротины (C40H56) — пигменты, не содержащие кислорода (α-, β- и γ-каротины), и ксантофиллы — пигменты, которые содержат кислород.

Фотосинтетические пигменты

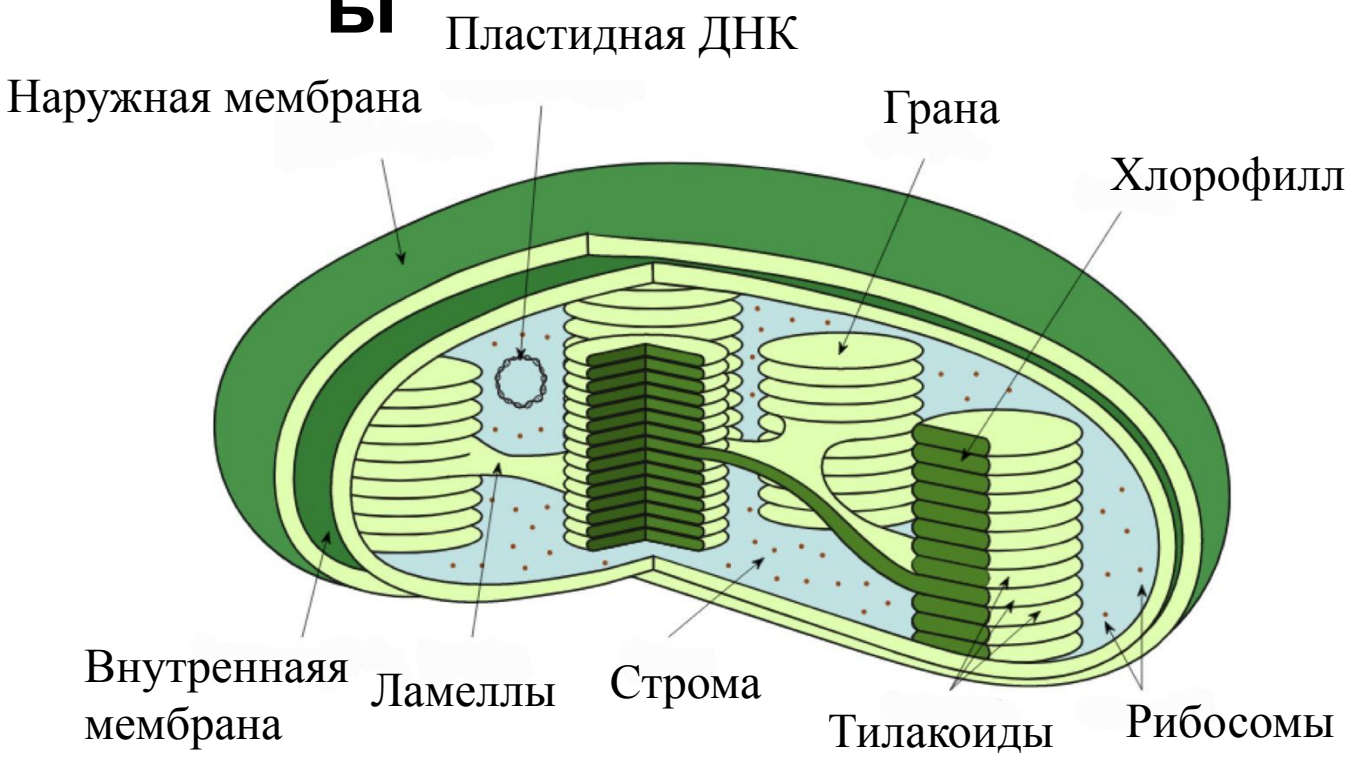
Ксантофиллы: зеаксантин, антераксантин,
виолаксантин →
<u>виолаксантиновый цикл</u> (защита от переосвещения)



Фотовыцветание



Пластиды


Пластидная ДНК
Наружная мембрана
Грана
Хлорофилл
Внутреннаяя мембрана
Ламеллы
Строма
Тилакоиды
Рибосомы

- Хлоропласты большинства растений способны перемещаться в клетке в зависимости от интенсивности освещения и его направления.
- Сильный свет вызывает отрицательный фототаксис хлоропластов, обуславливая их перемещение к боковым стенкам клеток палисадной паренхимы.

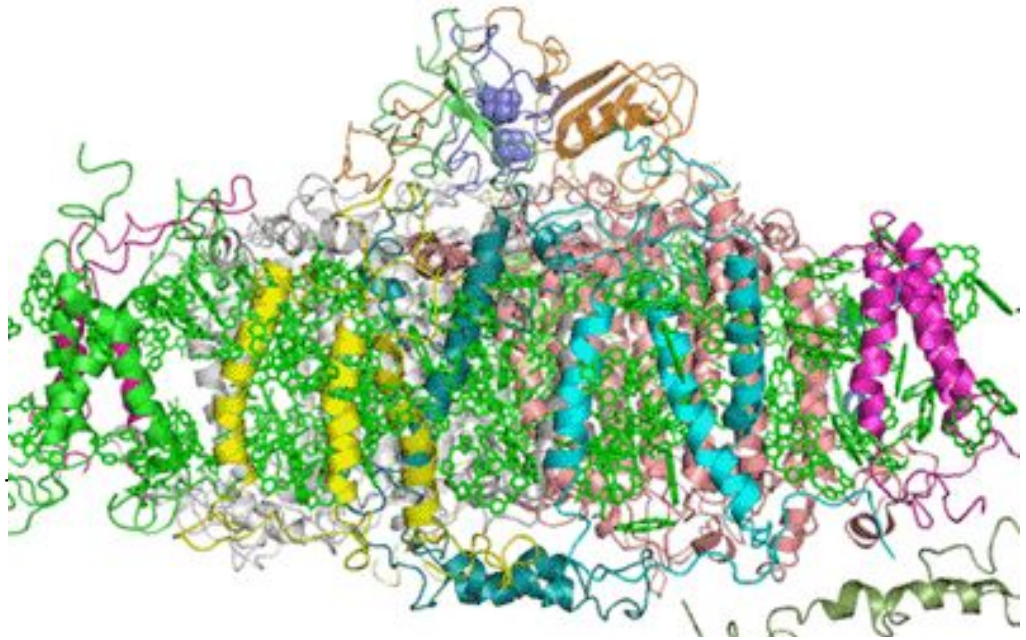
Фотосистемы

Фотосистема – примерно 300 молекул хлорофилла, собирающих свет. Осуществляют первичные реакции фотосинтеза: поглощение света, преобразование энергии и перенос e^-.

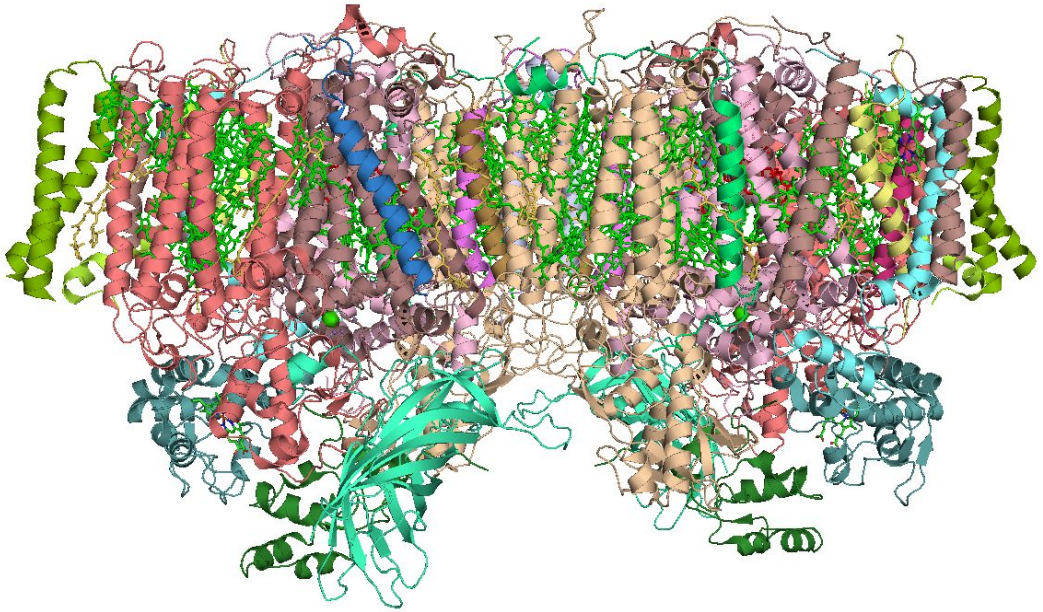
Все фотосистемы подразделяют на два типа - фотосистема I и подобные фотосистема II.

Фотосистема – примерно 300 молекул хлорофилла, собирающих свет. Осуществляют первичные реакции фотосинтеза: поглощение света, преобразование энергии и перенос e^-.

Все фотосистемы подразделяют на два типа - фотосистема I и подобные фотосистема II.



Пространственная структура фотосистемы 1 (ФС1)



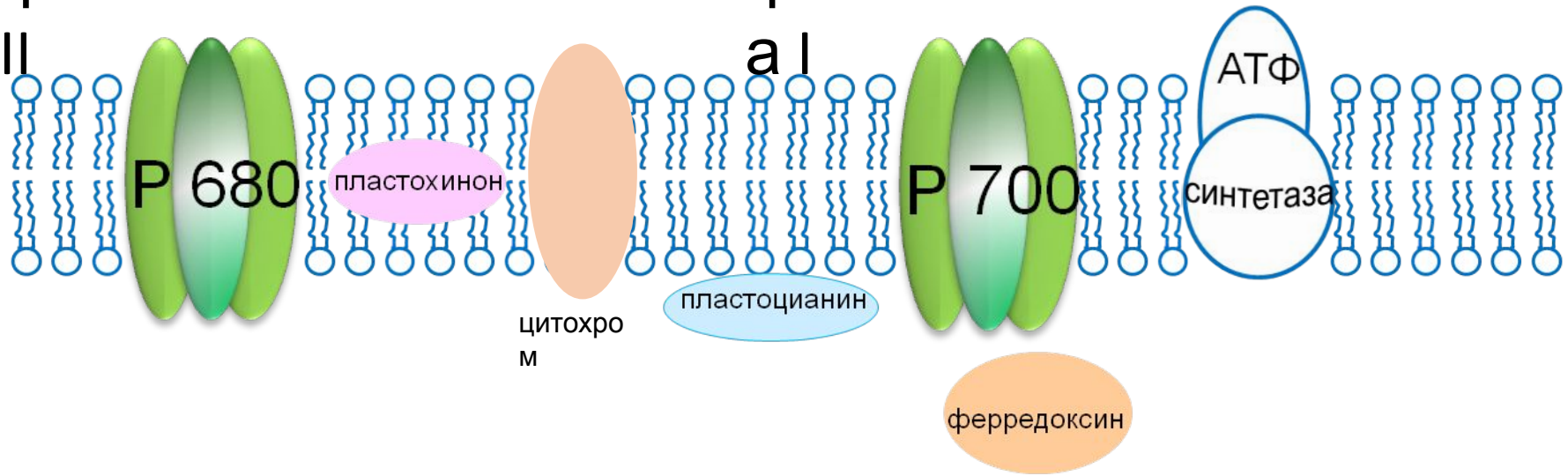
Пространственная структура фотосистемы 2 (ФС2)

Фотосистемы:

внутри тилакоида

фотосистема II

фотосистема I



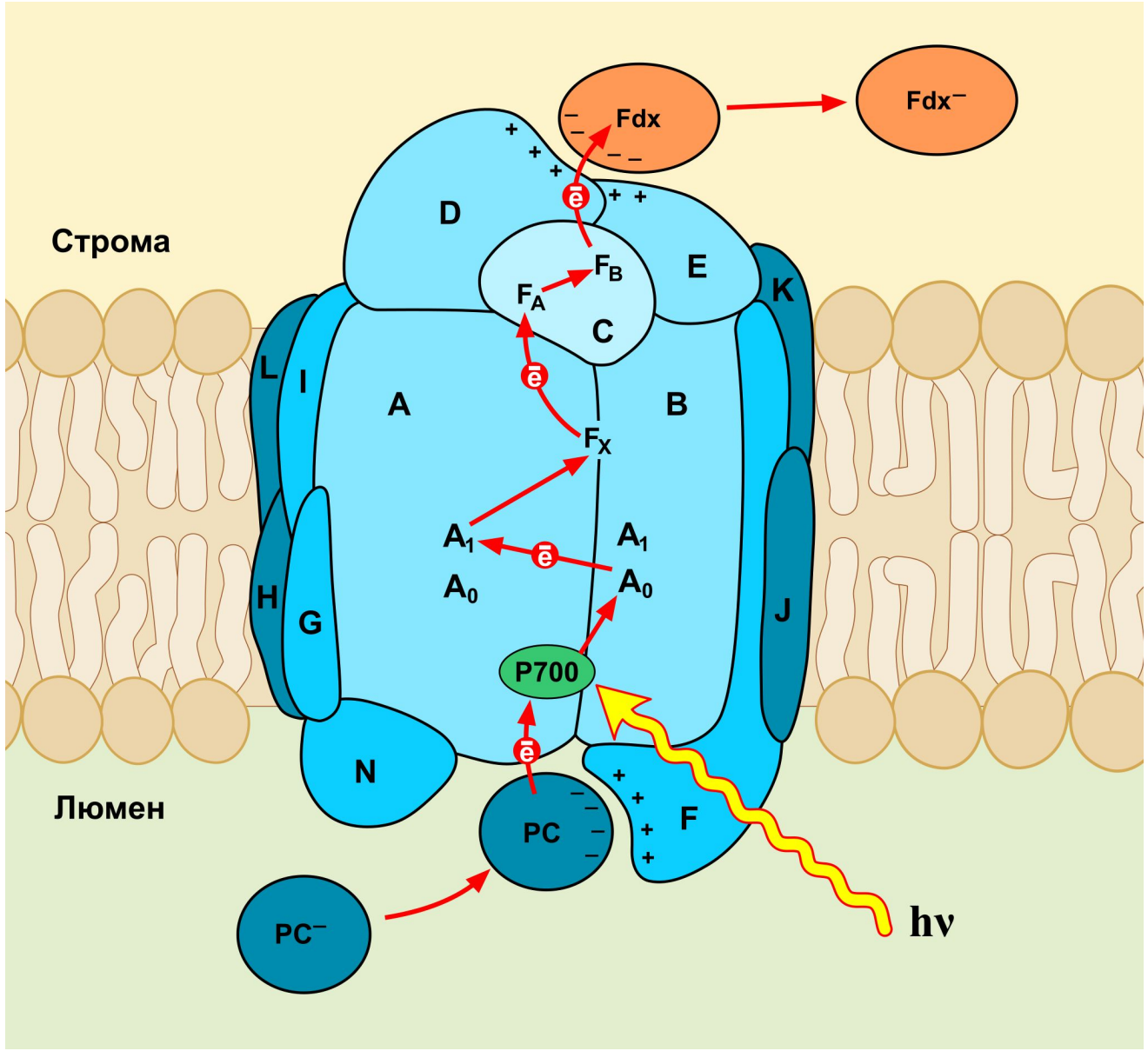
снаружи тилакоида

Фотосистема I.

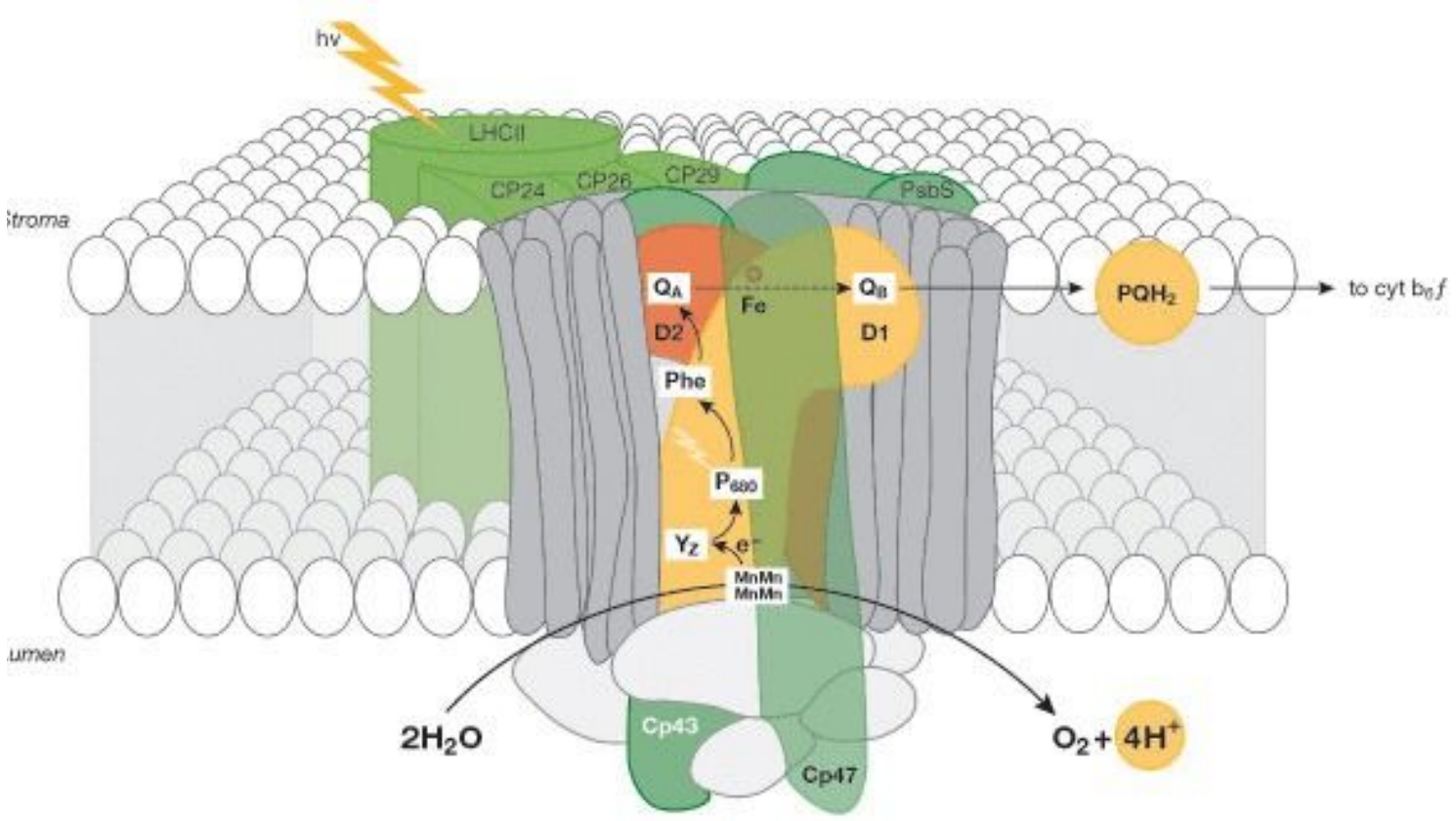
•Фотосистема I высших растений и водорослей представляет собой интегральный пигмент-белковый комплекс молекулярной массой около 340 кДа, состоящий из 13 пептидов.

• В структуре комплекса выделяют центральную часть из двух крупных белков (A и B) и два периферийных домена — со стороны стромы (белки C, D и E) и стороны люмена (белки F и N)).

•К комплексу белков фотосистемы I примыкают белки внешней антенны ССК I. Белки A, B и C включают первичный донор электронов — димер хлорофиллов a с максимумом поглощения 700 нм (П700);



Фотосистема II.

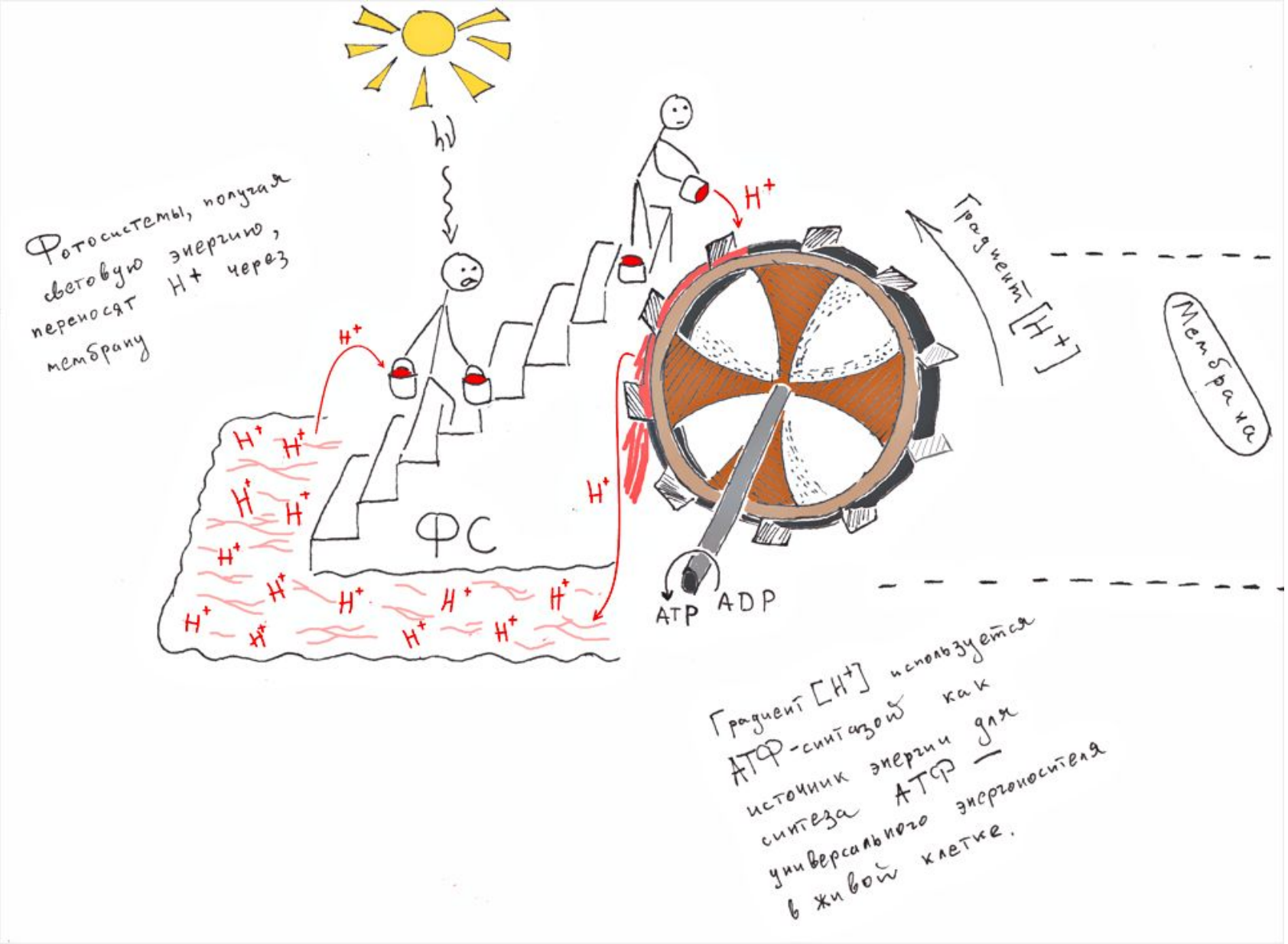


- Реакционный центр фотосистемы II включает первичный донор электронов — димер хлорофилла а с максимумом поглощения 680 нм (П680); два первичных акцептора электронов феофитина а (Phe); вторичные акцепторы — молекулы пластохинона (QA и QB . Ядро реакционного центра фотосистемы II составляют два мембранных белка, известных как D1 и D2.

- ФАЗЫ ФОТОСИНТЕЗА
- СВЕТОВАЯ ФАЗА.
- Происходит на свету в тилакоидах.
- **Световая фаза** – этап фотосинтеза, в течение которого за счёт энергии солнца образуются богатые энергией соединения АТФ и молекулы - носители энергии.

Световая фаза фотосинтеза

- Хлорофилл поглощает энергию солнечного света (*hv*), которая используется для:
- -синтеза молекул АТФ из АДФ и фосфорной кислоты.
- Фотолиза (расщепления) молекул воды: $\mathbf{2H_2O = 4H^+ + 4e^- + O_2}$. (реакция Хилла)
- Кислород, образующийся при расщеплении, выделяется в окружающую среду в свободной форме.
- Под действием Е *hv* молекула хлорофилла возбуждается и 1 e^- переходит на более высокий энергетический уровень.
- Этот e^-, двигаясь по цепи переносчиков (белков мембраны хлоропласта), отдаёт избыточную энергию на ОВР (синтез молекул АТФ).



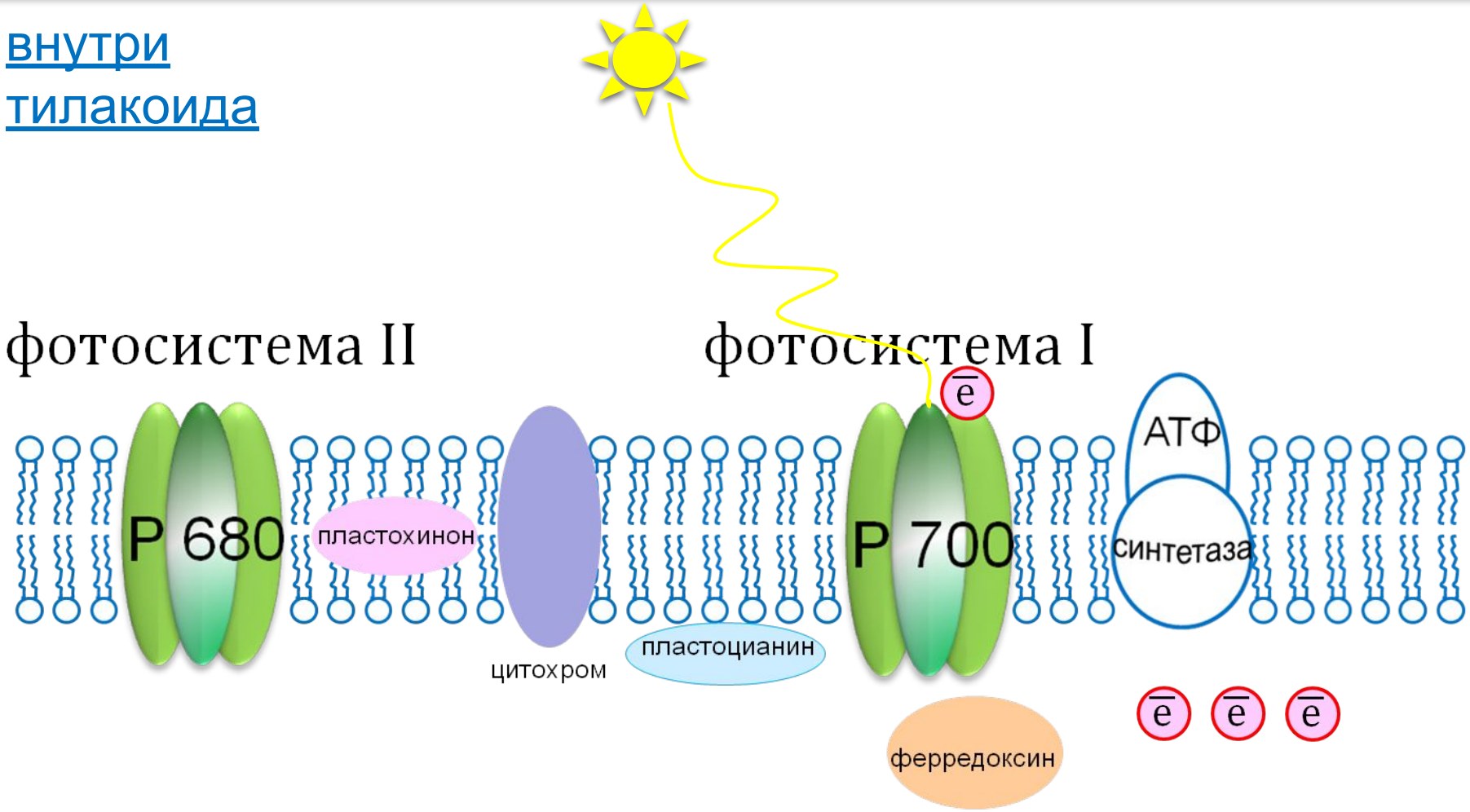
Световая фаза:

1. Молекула хлорофилла фотосистемы I поглощает квант света и переходит в **возбужденное состояние**. При этом электрон выбивается из молекулы хлорофилла

2. Богатый энергией электроны, поступает в особую цепь **переносчиков** и передаются на наружную поверхность мембраны тилакоидов, где накапливаются и мембрана заряжается отрицательно

Световая фаза:

внутри тилакоида



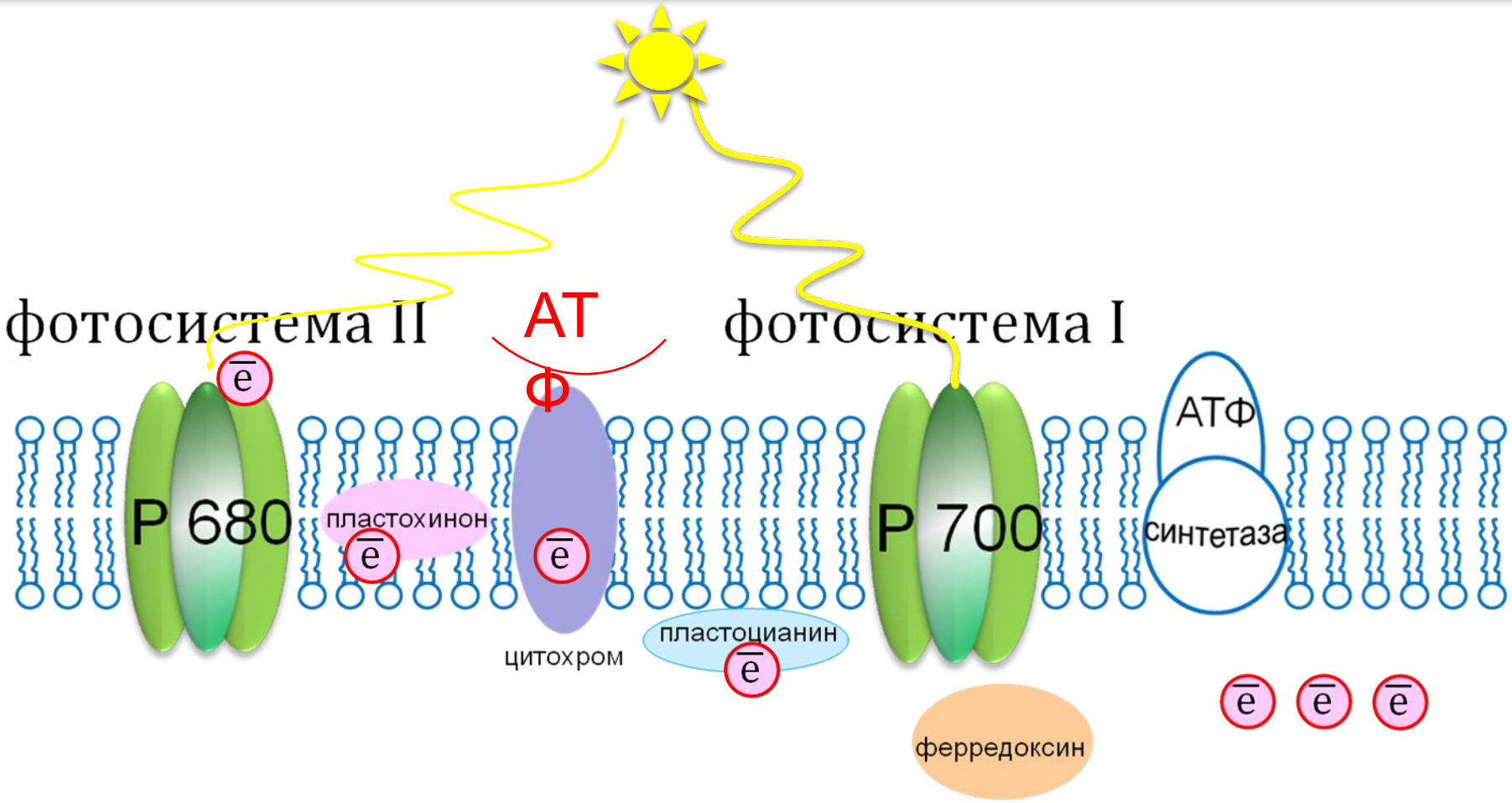
снаружи тилакоида

Световая фаза:

3. Квант красного света, поглощенный хлорофиллом П680 фотосистемы II, переводит электрон в возбужденное состояние и выбивает его из молекулы

4. Электрон захватывается акцепторами переносчиками, перемещаясь от одного акцептора к другому, он теряет энергию, которая используется для синтеза АТФ

Световая фаза:

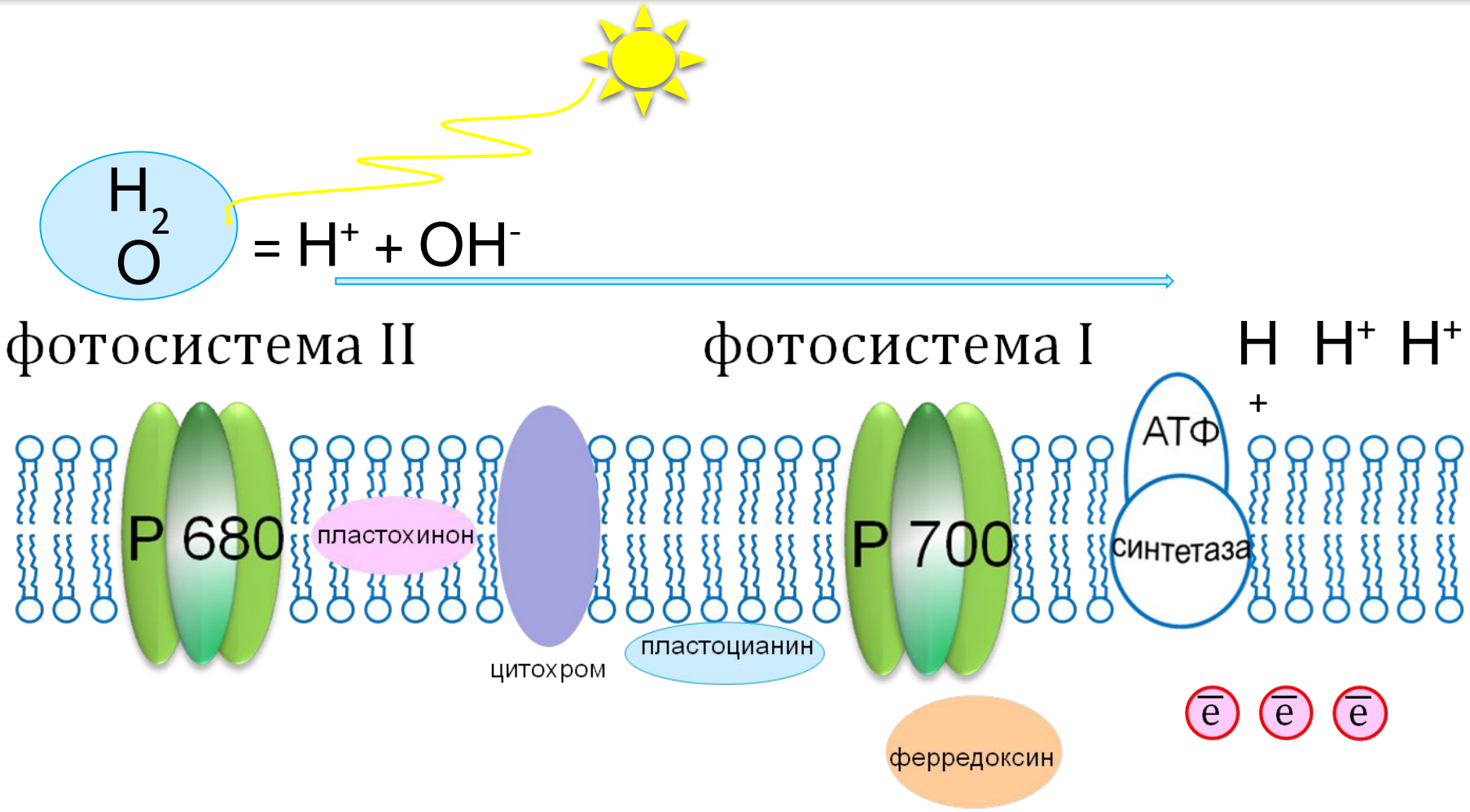


Световая фаза:

5. Электрон поступает в фотосистему I и восстанавливает молекулу $П_{700}$. При этом молекула $П_{70O}$ возвращается *в исходное состояние* и становится вновь способной поглощать свет

6. Молекула хлорофилла $П_{680}$ фотосистемы II восстанавливает свой электрон за счет фотолиза воды, т.е. расщепление воды под действием энергии света на $H^+ + OH^-$

Световая фаза:

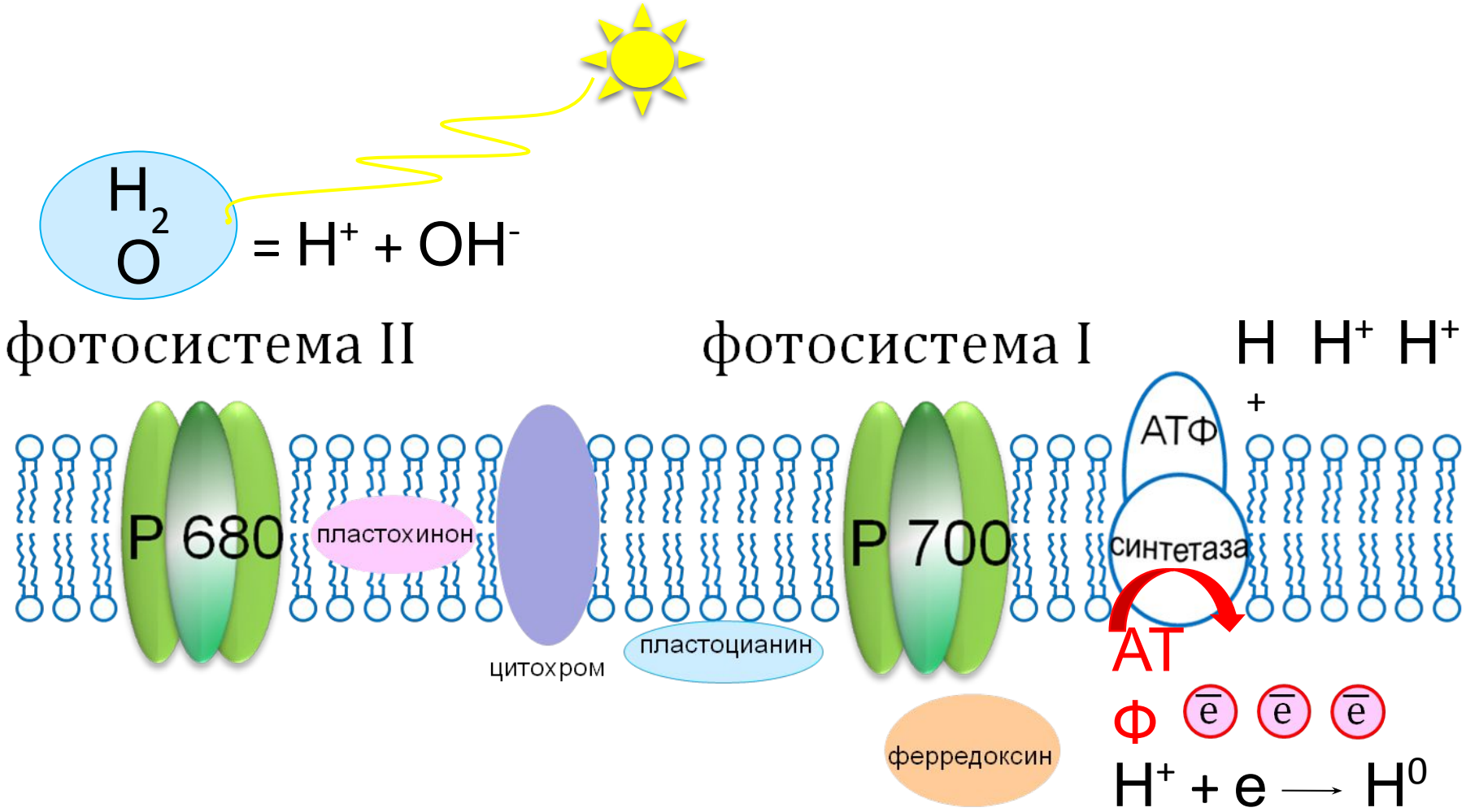


Световая фаза:

7. Протоны водорода накапливаются внутри тилакоида, создавая H^+-резервуар. В результате внутренняя поверхность мембраны заряжается положительно

8. При достижении критической величины разности потенциалов протоны H^+ проталкиваются через канал АТФ-синтетазы. Освобождающаяся при этом энергия используется для синтеза молекул АТФ

Световая фаза:



НАДФ +2H =
НАДФ·H_2

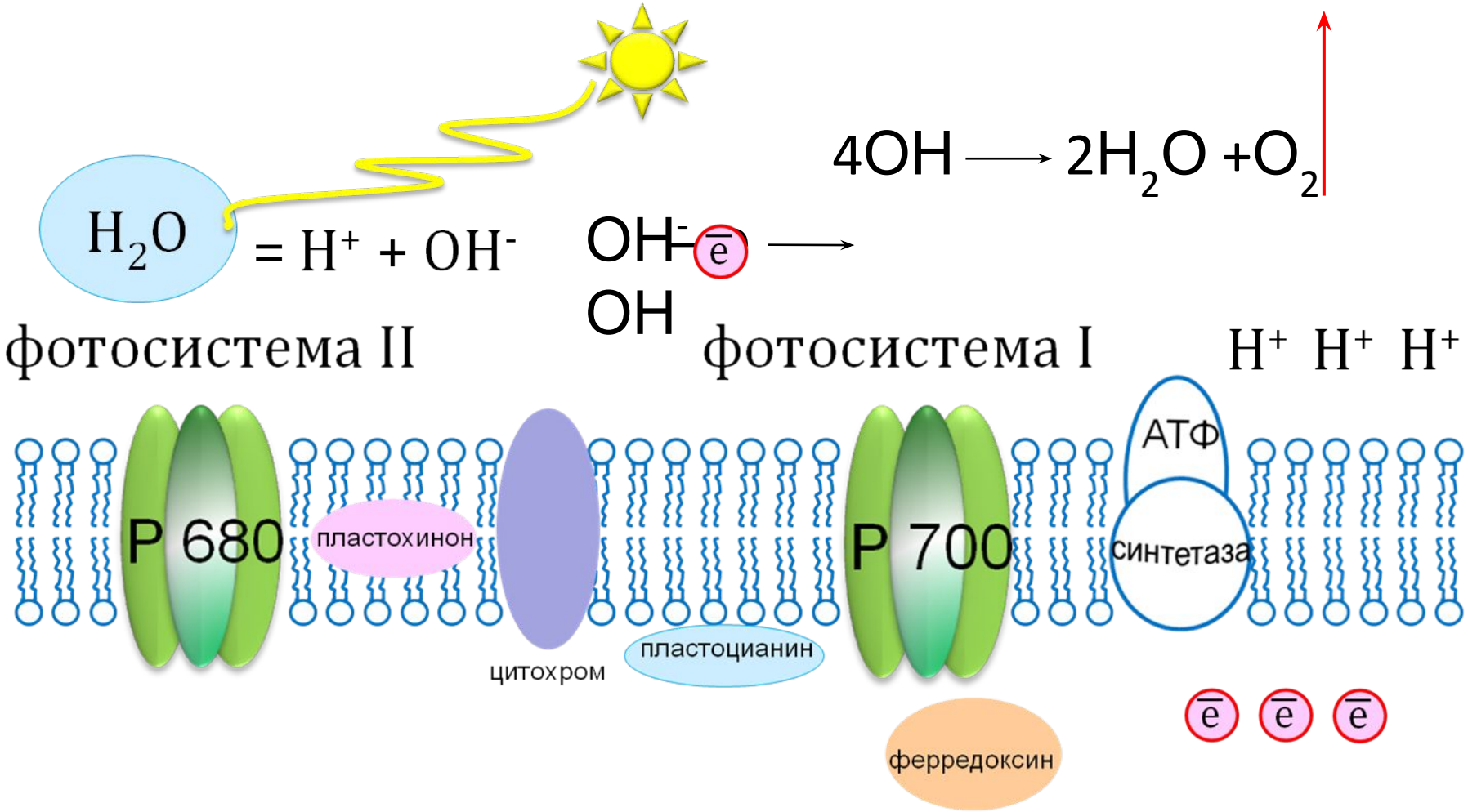
Световая фаза:

9. Катионы водорода на наружной стороне мембраны присоединяют электроны молекулы хлорофилла, образуя атомарный водород, который с помощью переносчика НАДФ *(никотинамидадениндинуклеотидфосфат)* поступает в строму хлоропласта на синтез глюкозы

$$H^+ + e \longrightarrow H^0$$

$$2H + НАДФ = НАДФ \cdot H_2$$

Световая фаза:



Световая фаза:

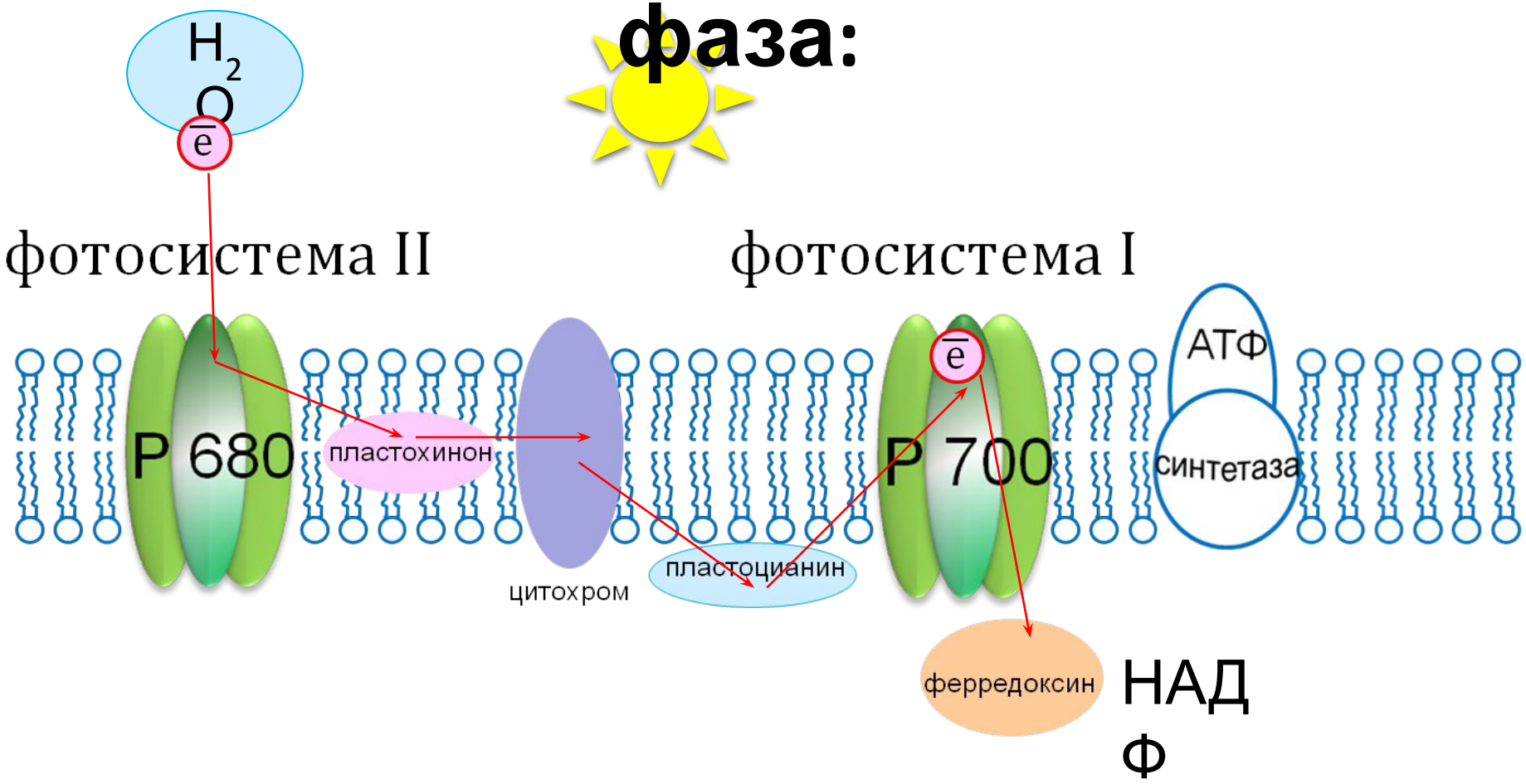
Ионы гидроксильной группы отдают свои электроны, превращаясь в радикалы:

OH^- e OH.

Этот электрон закрывает «дыру» в молекуле хлорофилла фотосистемы II. 4OH $2H_2O + O_2$

- Таким образом, в результате переноса электронов и протонов через мембрану происходит превращение световой энергии в химическую энергию связей молекул АТФ – фотофосфорилирование

Световая фаза:



Следовательно, на свету электроны перемещаются от воды к фотосистемам II и I, и затем к НАДФ – <u>нециклический поток электронов</u>

Световая фаза:

- Таким образом, энергия солнечного света порождает три процесса:
- 1) Образование кислорода вследствие фотолиза воды
- 2) Синтез АТФ
- Образование атомов водорода в форме НАДФ·H_2

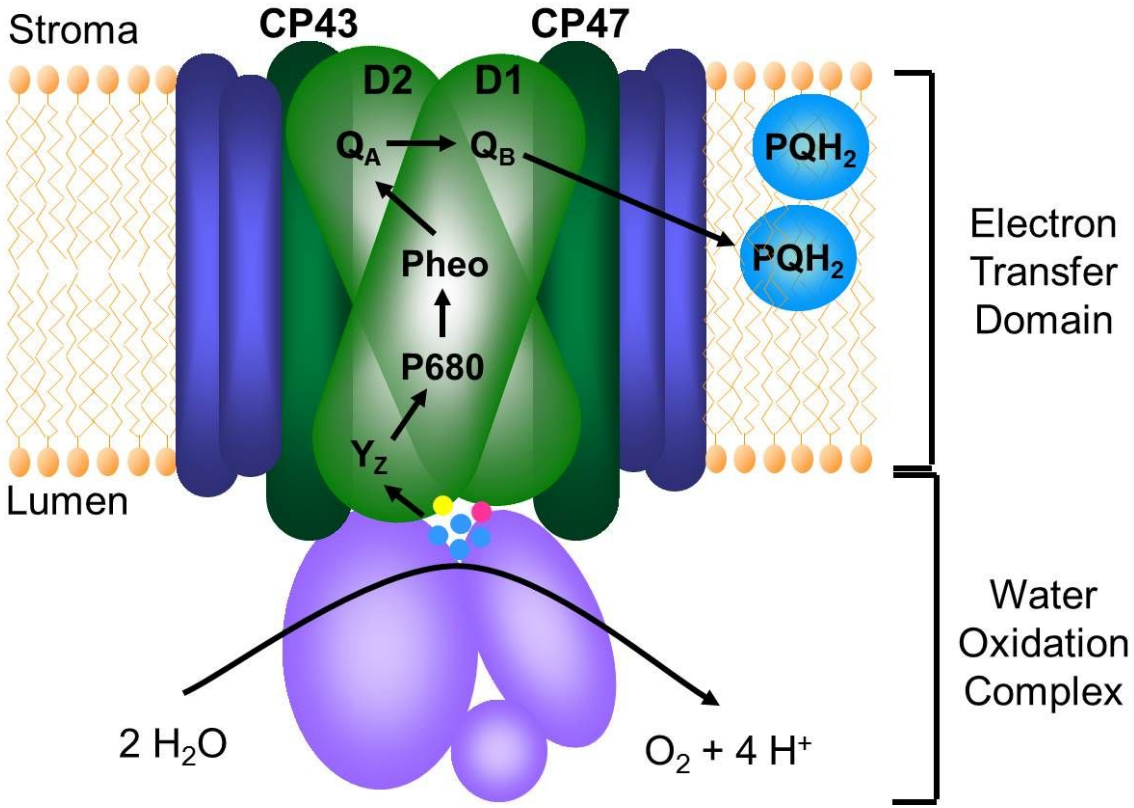
- Оба продукта световой фазы используются на следующем этапе при восстановлении CO_2.

Цепь переноса электронов в ФСII

В реакционном центре – 2 молекулы хл а (P_{680})

Электрон с молекулы хл а переходит на феофитин и тут же – на Q_A (связанный пластохинон), с него – на Q_B (свободный пластохинон).

Когда на Q_B приходит 2 электрона, он диссоциирует от ФСII (PQH_2) и диффундирует в мембране тилакоида до цит. b_6/f-комплекса



Фотолиз воды

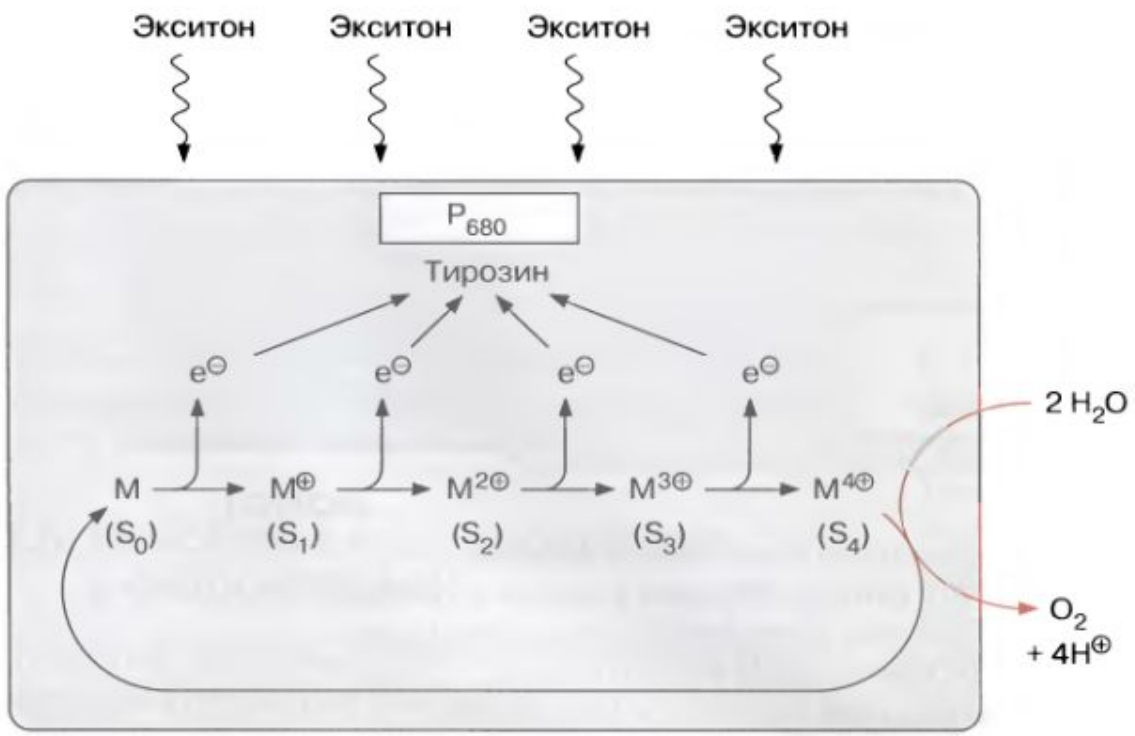
В ФСII должен проходить процесс регенерации пула электронов.

Окисленный хл a отнимает электрон у тирозина, входящего в состав белка реакционного центра

Тирозин отнимает электрон у катиона Mn (СО от +2 до +6), входящего в марганцевый кластер

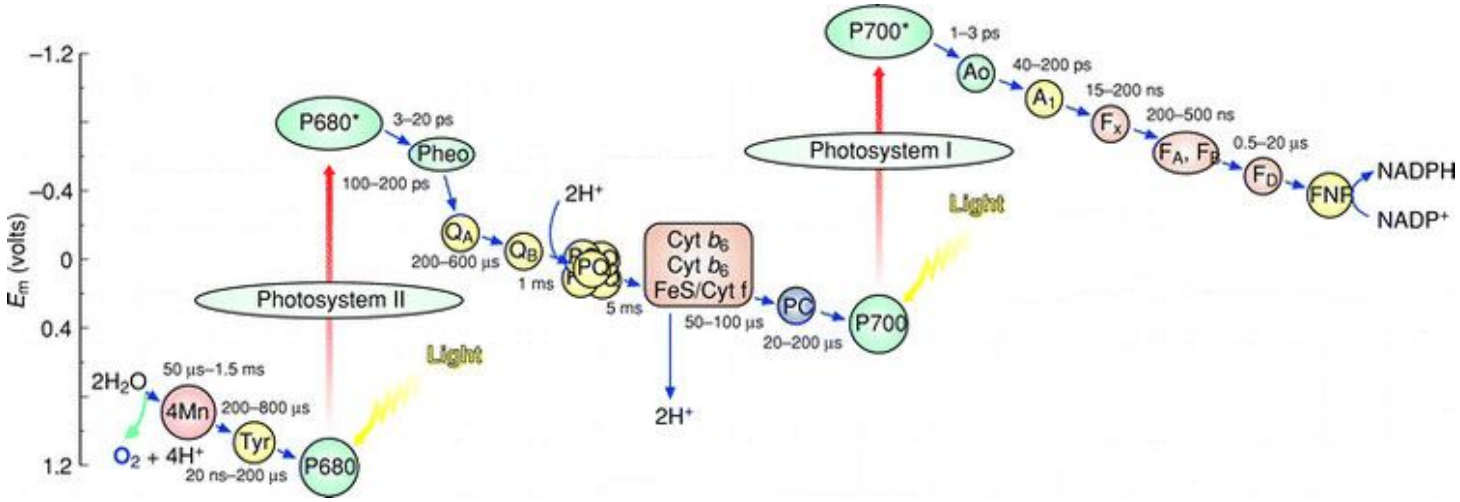
Марганцевый кластер накапливает 4 положительных заряда, после чего осуществляет фотолиз воды, отбирая у кислорода 4 электрона

Роль – не допустить образование радикальных форм кислорода.

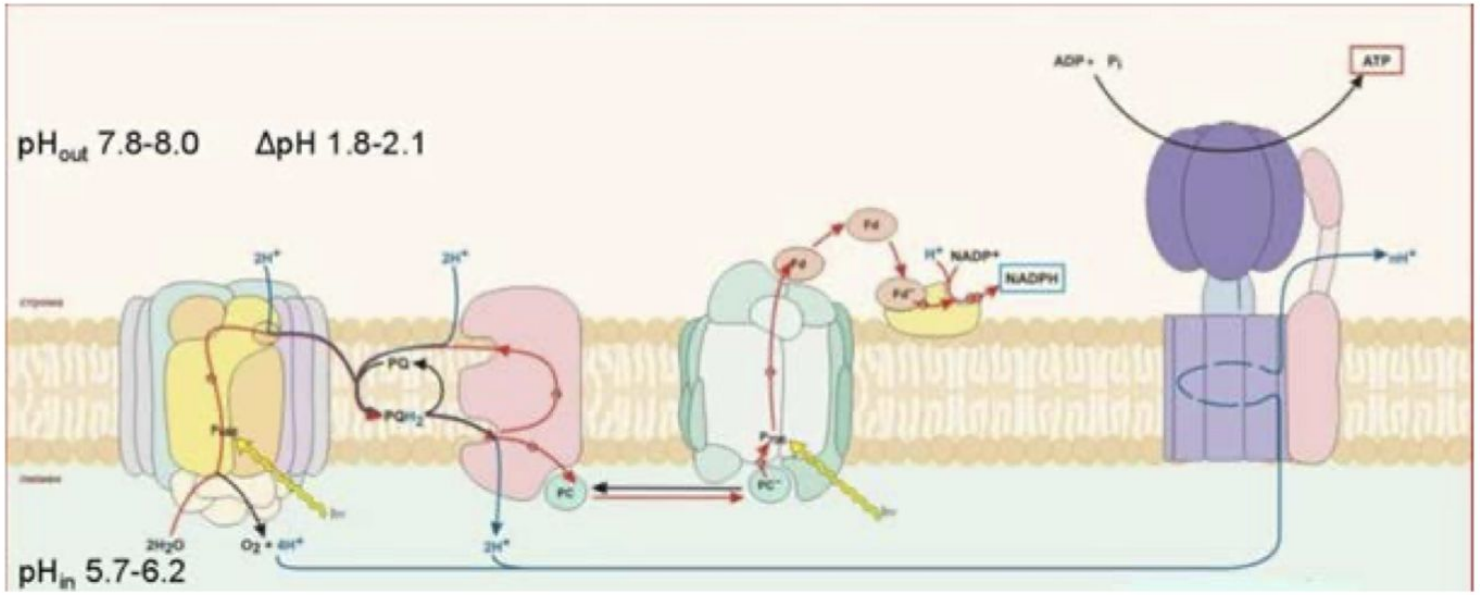


Общий план Z-схемы (линейный транспорт e^-)

- Последовательность расположения отдельных элементов электронтранспортной цепи (ЭТЦ) в тилакоидных мембранах
- Электрон благодаря энергии света переходит на более высокий энергетический уровень (более отрицательный E_m), затем перемещается по направлению к более сильным окислителям, постепенно теряя свою энергию.
- Часть энергии запасается, т.к. $E_m(NADPH)<E_m(O_2)$
- За счет протонного градиента, создаваемого b_6/f комплекса – синтез АТФ



•Варианты электронного транспорта в ЭТЦ хлоропластов.



•Варианты транспорта электронов:

•• нециклический (основной путь);

•• циклический у ФС I;

•• циклический транспорт у ФС II;

•• псевдоциклический (реакция Мелера);

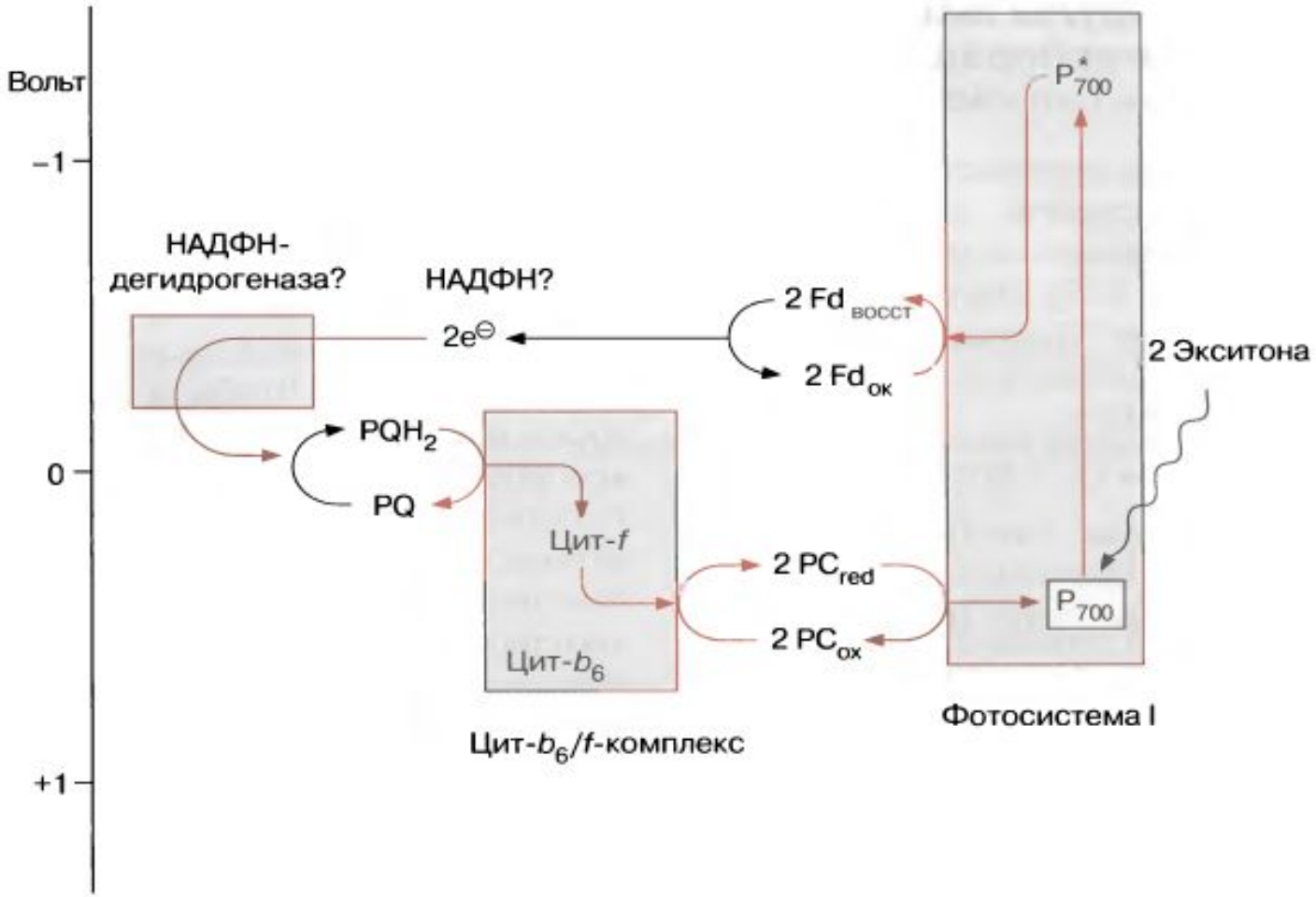
•• хлоропластное дыхание. (см.Ри.43).

Циклический транспорт

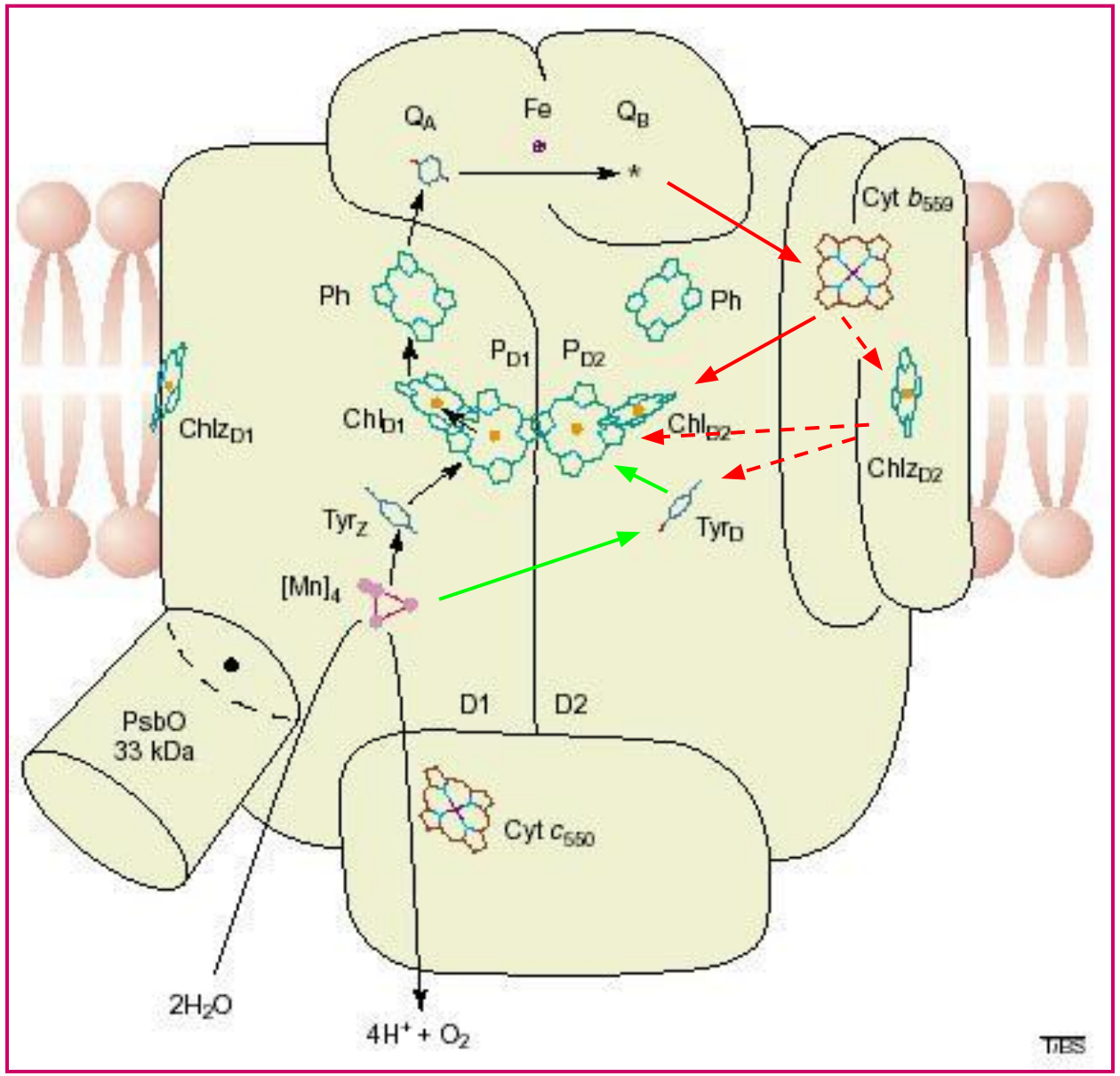
Циклический транспорт – образуется только АТФ, NADPH расходуется

Циклический поток электронов в фотосистеме II является защитным механизмом, который включается, когда электронтранспортная цепь тилакоидов не справляется с утилизацией световой энергии или при повреждении системы фотолиза воды.

Циклический поток электронов может быть альтернативным путем использования энергии света при его избытке.



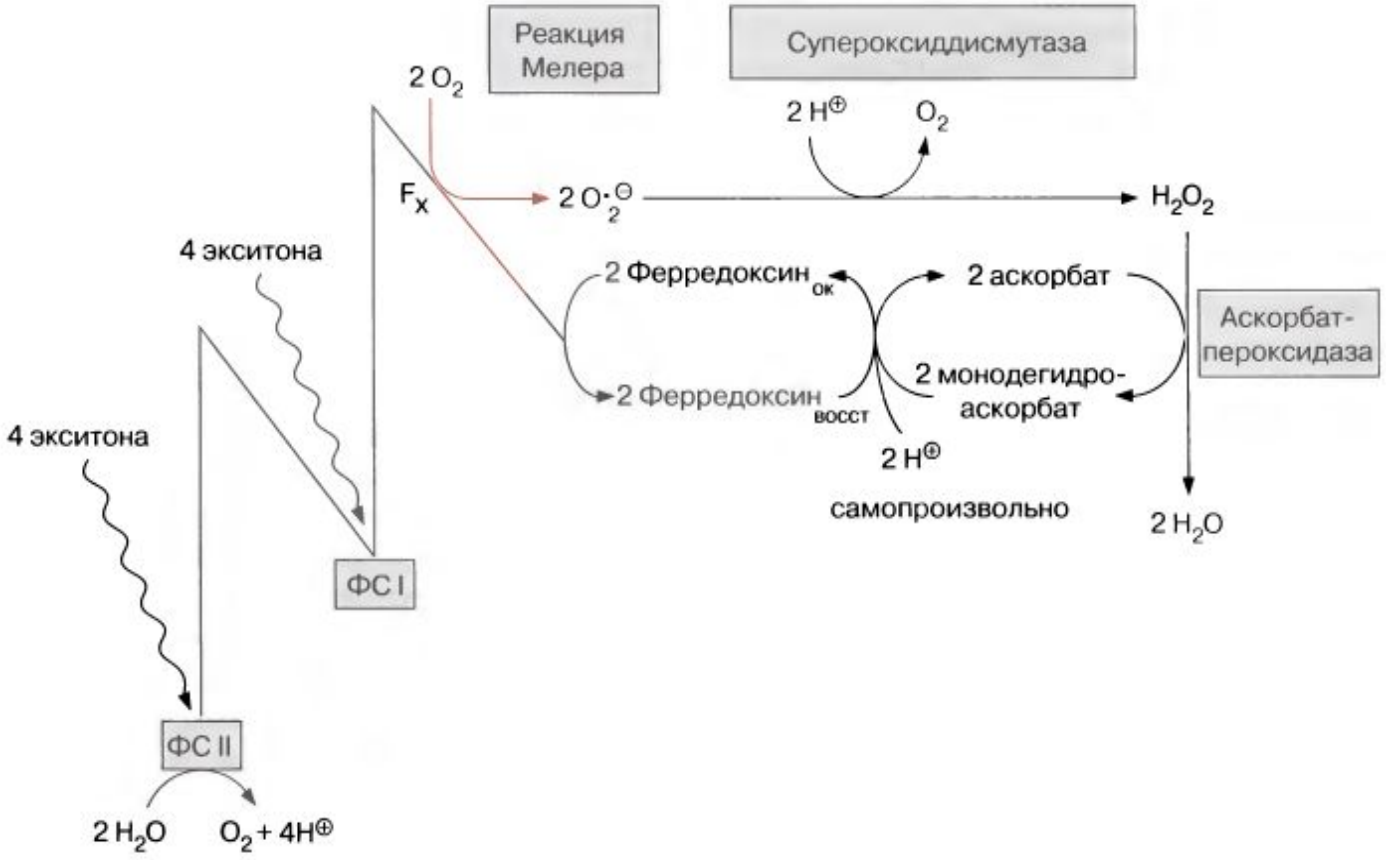
Циклические потоки электронов вокруг фотосистемы II



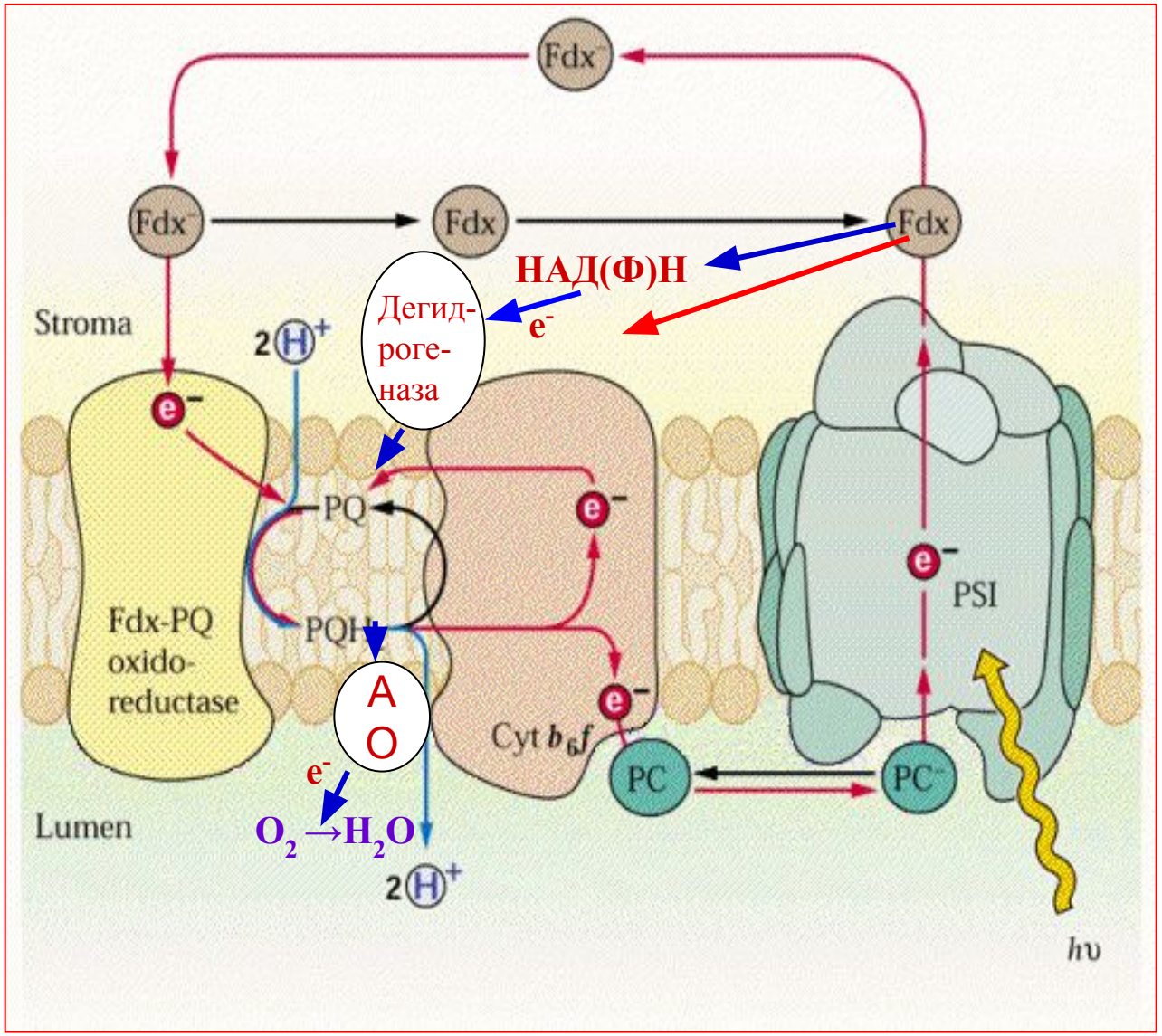
Реакция Меллера (псевдоциклический транспорт e^-)

высокий восстановительный потенциал, генерируемый на акцепторной стороне фотосистемы I, расходуется не на восстановление NADP , а используется для восстановления кислорода с образованием воды. Поэтому этот процесс называют также циклом "вода—вода"

При наличии достаточного количества окисленного НАДФ практически весь поток электронов идет на его восстановление. При дефиците НАДФ происходит переключение потока электронов на кислород и запуск реакции Мелера.



Циклический транспорт электронов вокруг фотосистемы I и хлоропластное дыхание

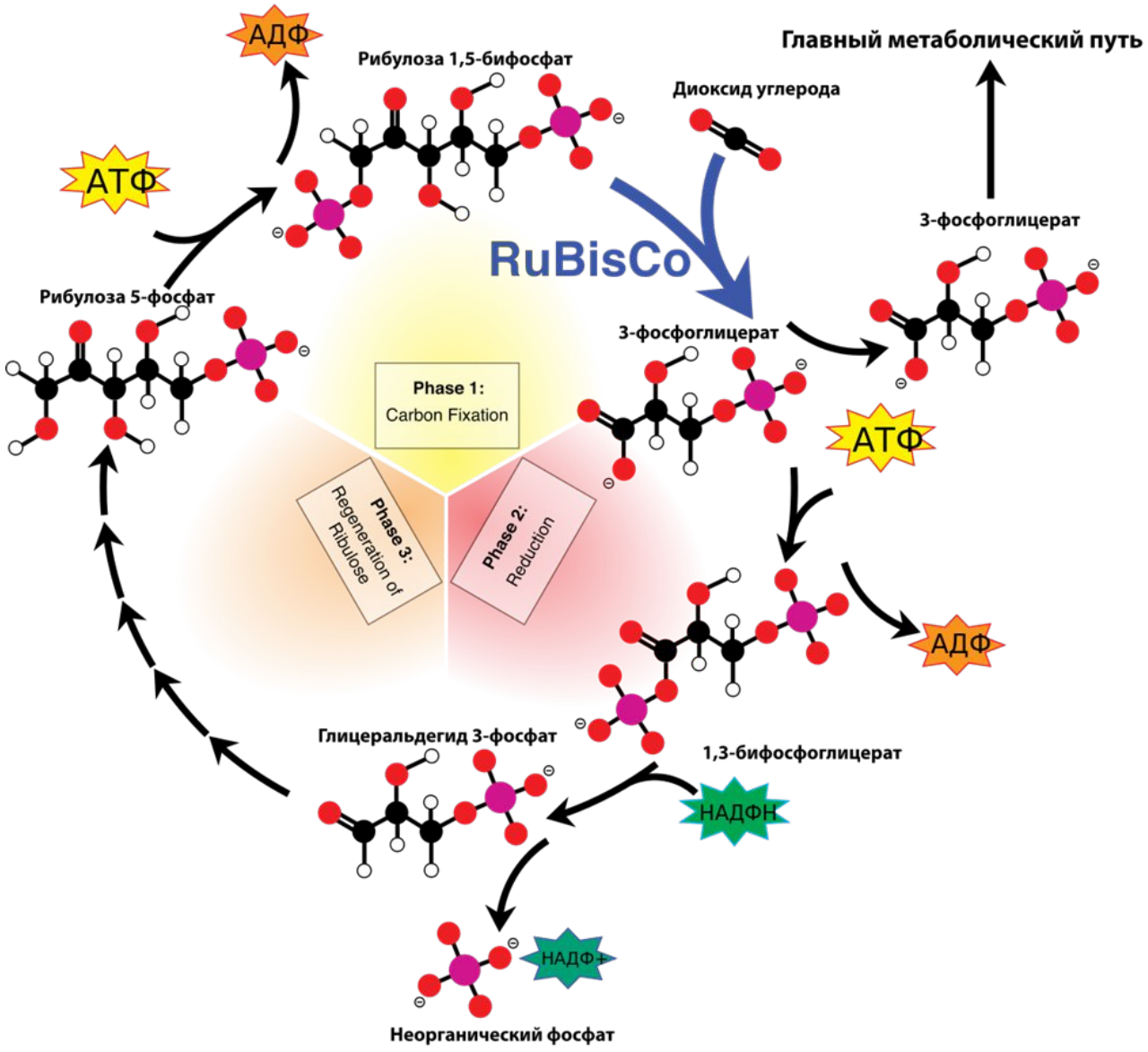


В мембранах тилакоидов обнаружена НАД(Ф)-дегидрогеназаи оксидаза, гомологичная АО митохондрий.

•Темновая фаза

- Протекает в строме, не нуждается в солнечном свете.
- В строме хлоропластов есть фермент, катализирующий соединение CO_2 с рибозой (пятиуглеродным сахаром)
- Путем сложных последовательных превращений CO_2 превращается в $C_6H_{12}O_6$ - цикл Кальвина.
- В этих реакциях используются энергии АТФ и НАДФ·H_2, образованных в световую фазу.
- Свет не требуется для осуществления данного процесса, он участвует в его регуляции.

- Полное уравнение фотосинтеза.
- $6\ CO_2 + 12$ НАДФ*Н+18АТФ = $C_6H_{12}O_6$+12НАДФ++18АДФ+18РН+$6H_2O$

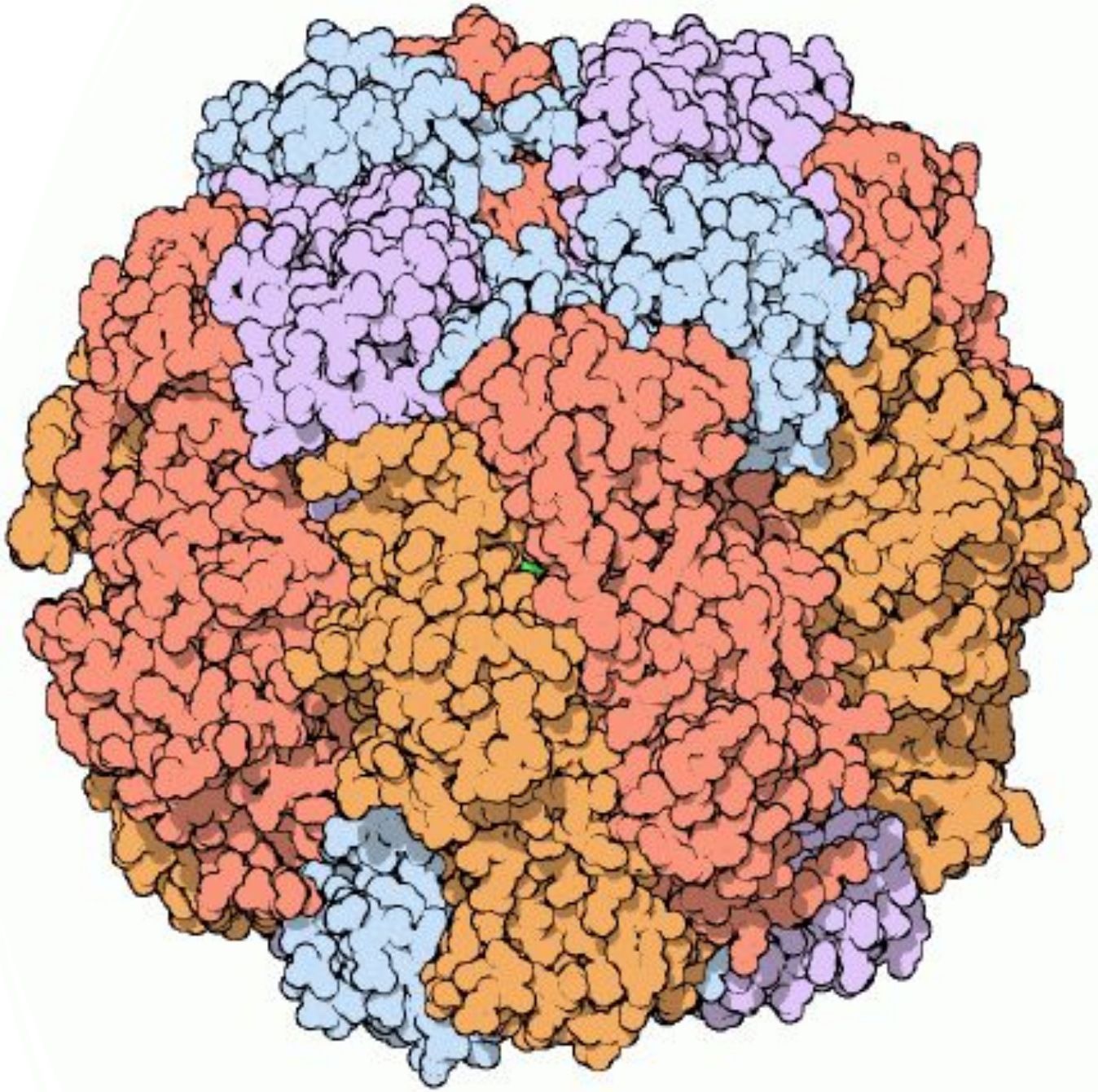


- цикла Кальвина — в честь его первооткрывателя, лорда Мелвина Кальвина, который получил за это открытие Нобелевскую премию по химии в 1961 году.

RuBisCO

Рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа - ключевой фермент фотосинтеза катализирующий соединение CO_2 с рибозой (пятиуглеродным сахаром)

- Состоит из 8 димеров больших и малых субъединиц
- Класс: лиазы
- ДНК больших цепей – в хлоропласте
- ДНК малых цепей – в ядре
- Для работы необходим Mg2+
- Константы Михаэлиса для CO_2 – 10 мкМ, для O_2 – 535 мкМ (однако т.к. кислорода в атмосфере намного больше, фотодыхание вносит существенный вклад)
- Активация – особый остаток Lys связывается с CO_2 → карбамат + Mg^{2+}



Темновая фаза фотосинтеза (цикл Кальвина)

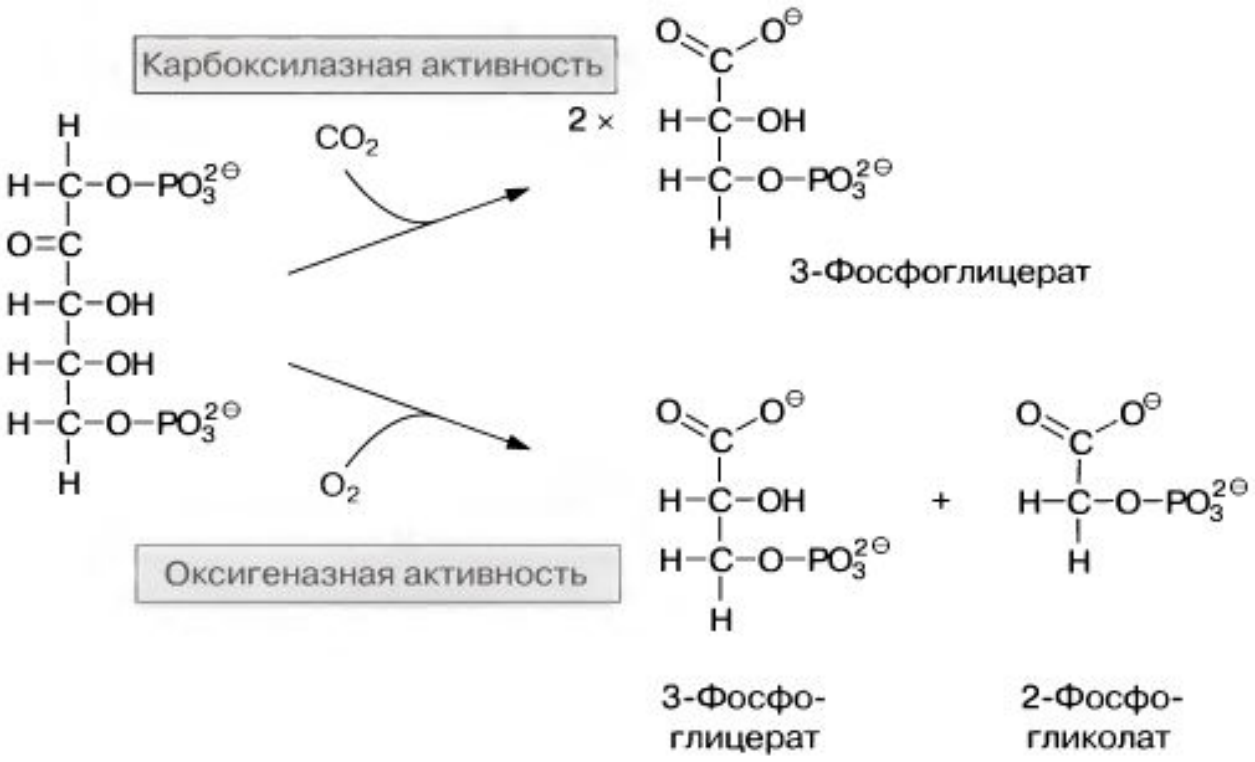
Продукты световой фазы: АТФ и NADPH

Цикл Кальвина присутствует у всех растений (и C_3, и C_4, и САМ)

Первый этап цикла – фиксация CO_2 (карбоксилирование)

Субстрат – рибулозо-1,5-бисфосфат и CO_2

Фермент – RuBisCO (самый распространенный белок на Земле)



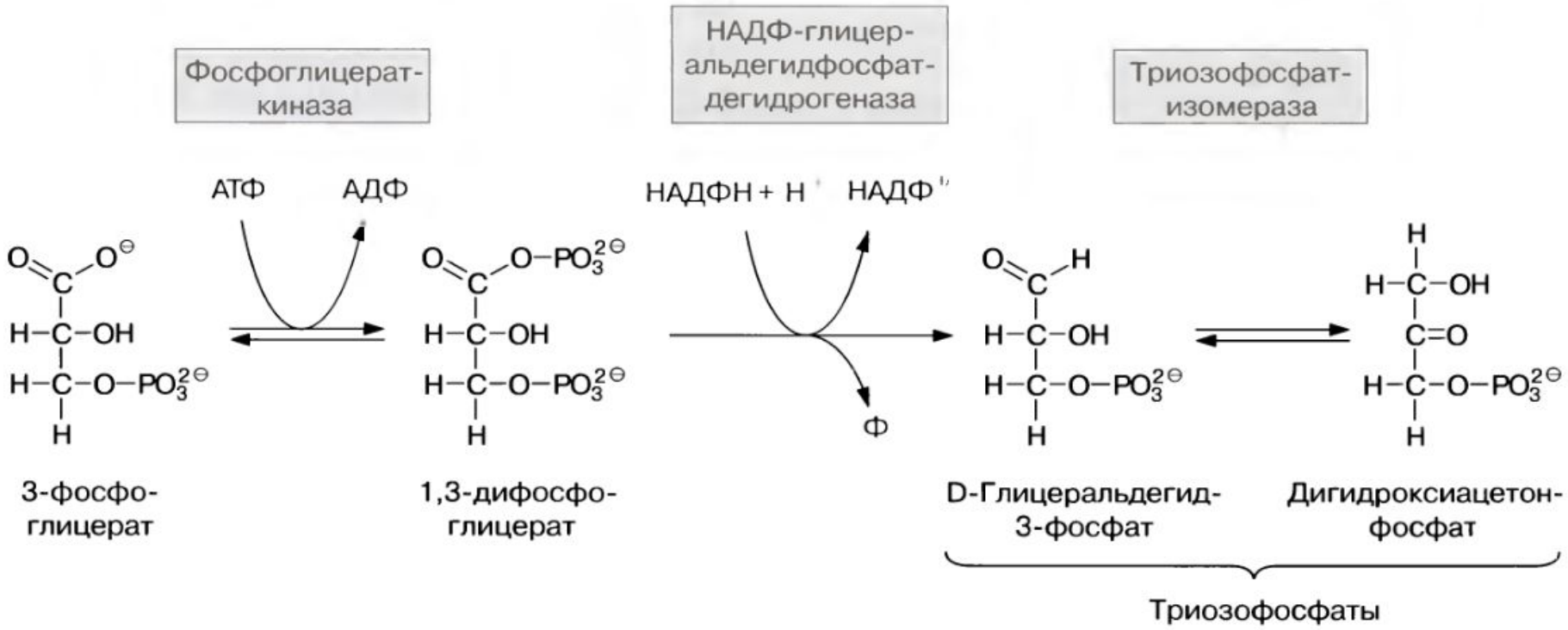
Темновая фаза фотосинтеза (цикл Кальвина)

Второй этап цикла – восстановление 3-фосфоглицерата

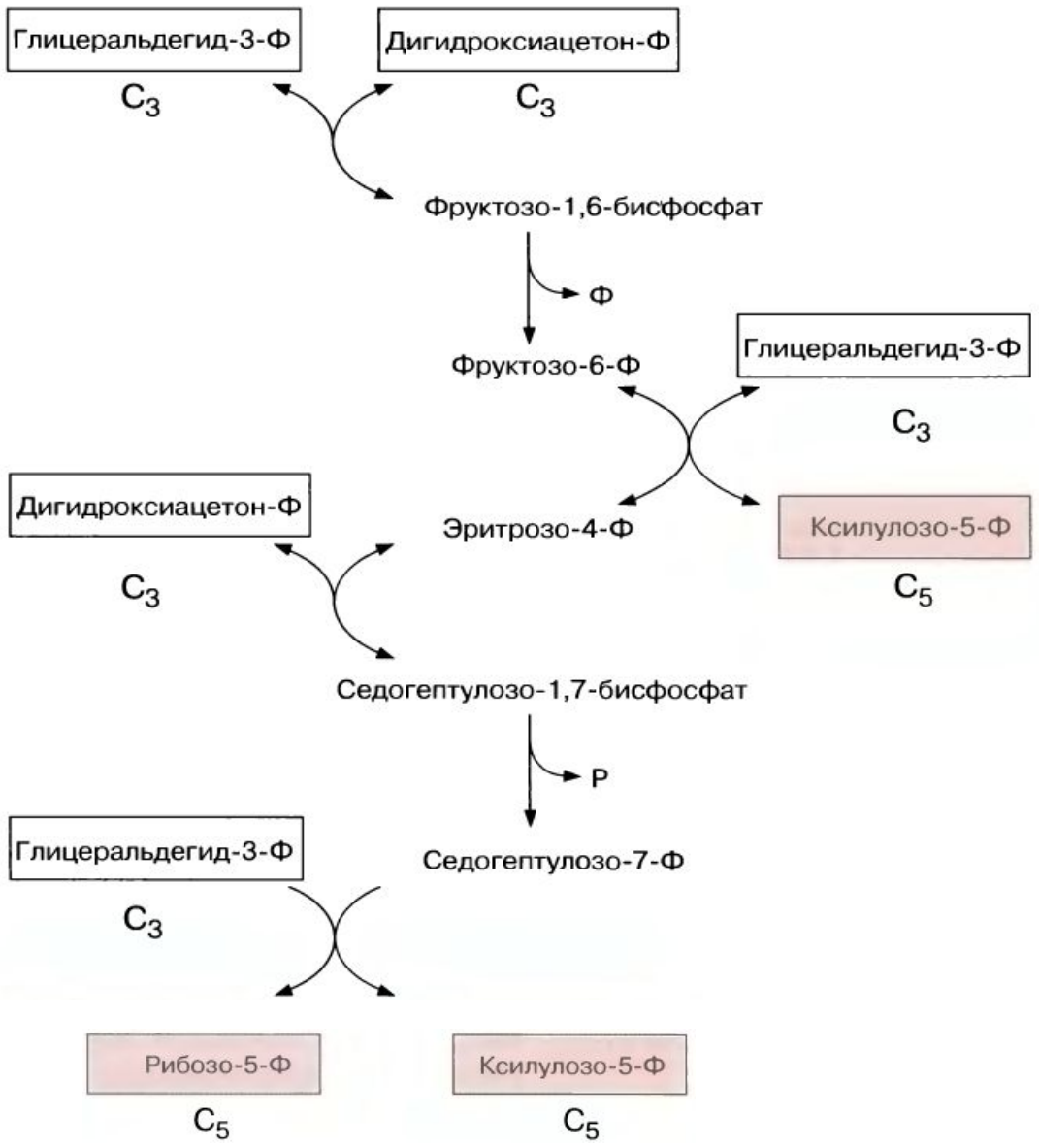
2 реакции: фосфорилирование (АТФ) и дегидрогенирование (NADPH)

При циклическом транспорте электронов синтеза углеводов почти не происходит

3-фосфоглицерат выходит из цикла Кальвина → глюкоза → крахмал



Темновая фаза фотосинтеза (цикл Кальвина)



Темновая фаза фотосинтеза (цикл Кальвина)

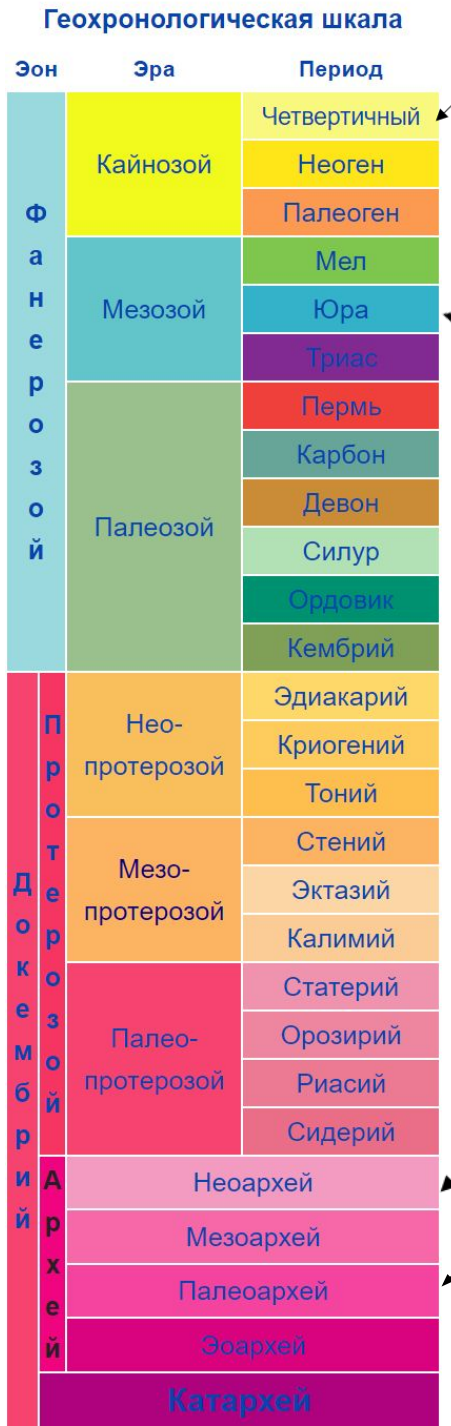
- Энергетический расчет на 1 молекулу глюкозы (6 оборотов цикла):
- 12х 3-фосфоглицерат→12х 1,3-фосфоглицерат 12 АТФ
- 12х 1,3-фосфоглицерат→12х глицеральдегид-3-фосфат 12 NADPH
- 6х Рибулозо-5-фосфат→ 6х рибулозо-1,5-бисфосфат 6 АТФ

- На 1 ассимилированный атом углерода – 3 АТФ и 2 NADPH

- **Аноксигенный фотосинтез** (англ. anoxygenic «бескислородный») — вариант **фотосинтеза** (процесса образования органических веществ на свету), при котором не происходит синтеза молекулярного кислорода.
- Характерен для зеленых и пурпурных несерных бактерий,

Зеленых и пурпурных серных бактерий.

Оксигенный фотосинтез (англ. oxygenic «кислородный») — вариант **фотосинтеза** при котором происходит синтеза молекулярного кислорода.



Наши дни

Диатомовые водоросли приобретают современный вид

Динозавры 201,3 ± 0,2 млн

Пик развития цианобактерий 1,4 млрд

Точка Пастера

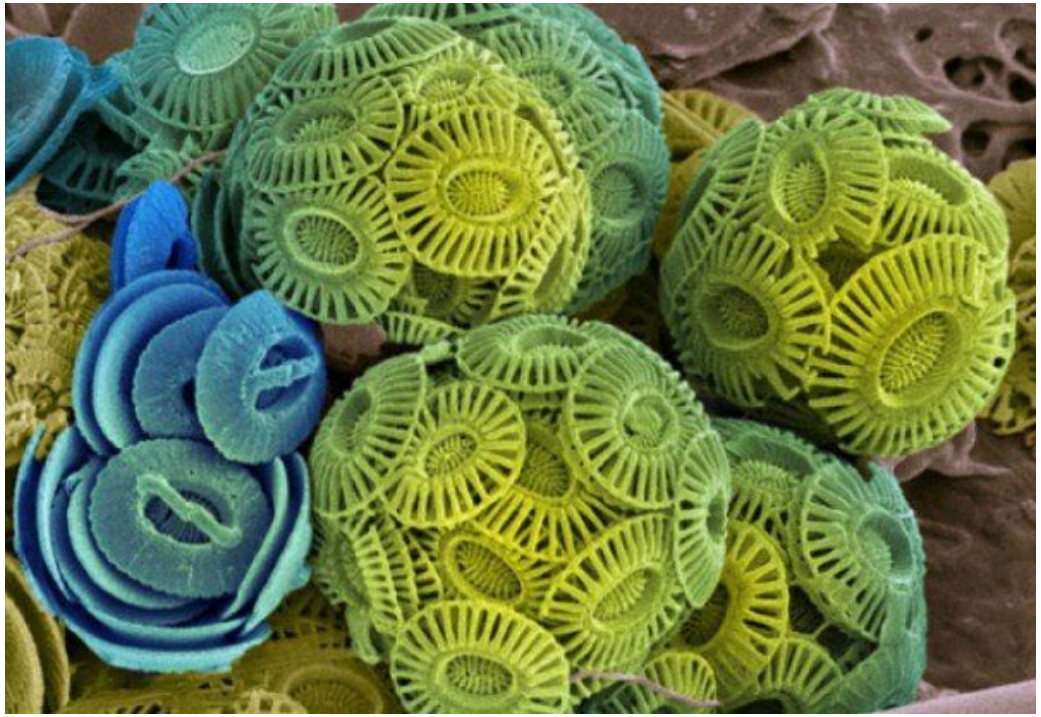
Появление кислородного фотосинтеза.

Способность использовать воду в качестве источника электронов

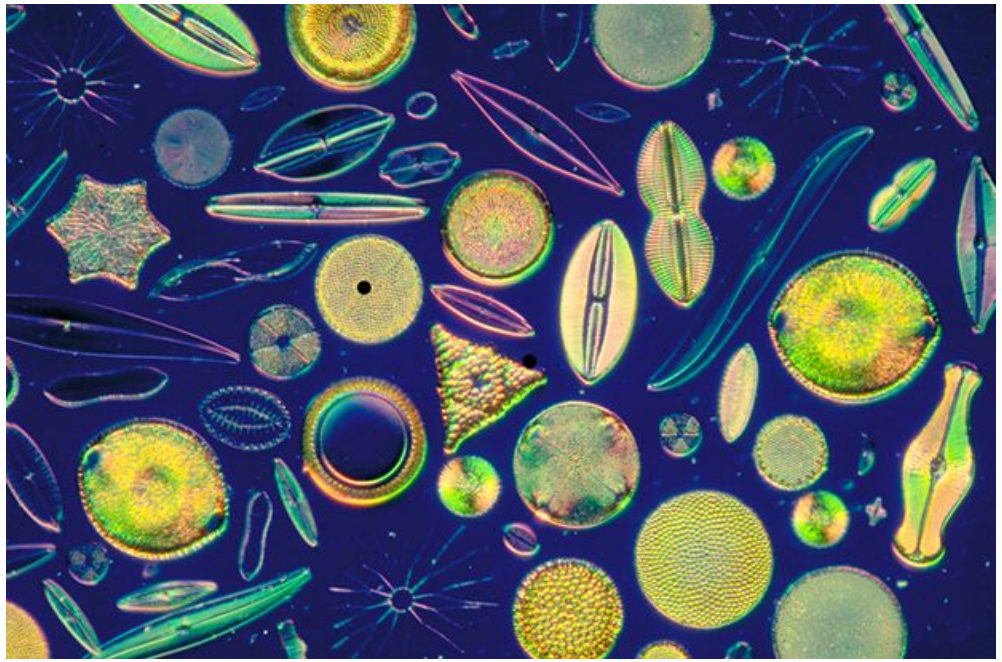
2,8 млрд лет назад

- 5 млрд-3млрд лет назад анаэробный этап жизни.
- 3 млрд лет назад на Земле возникают первые сине-зеленые водоросли
- Начался этап накопления O_2
- Через ещё 1 млрд лет концентрация O_2 достигла 1% - точки Пастера- появляются первые аэробные организмы.

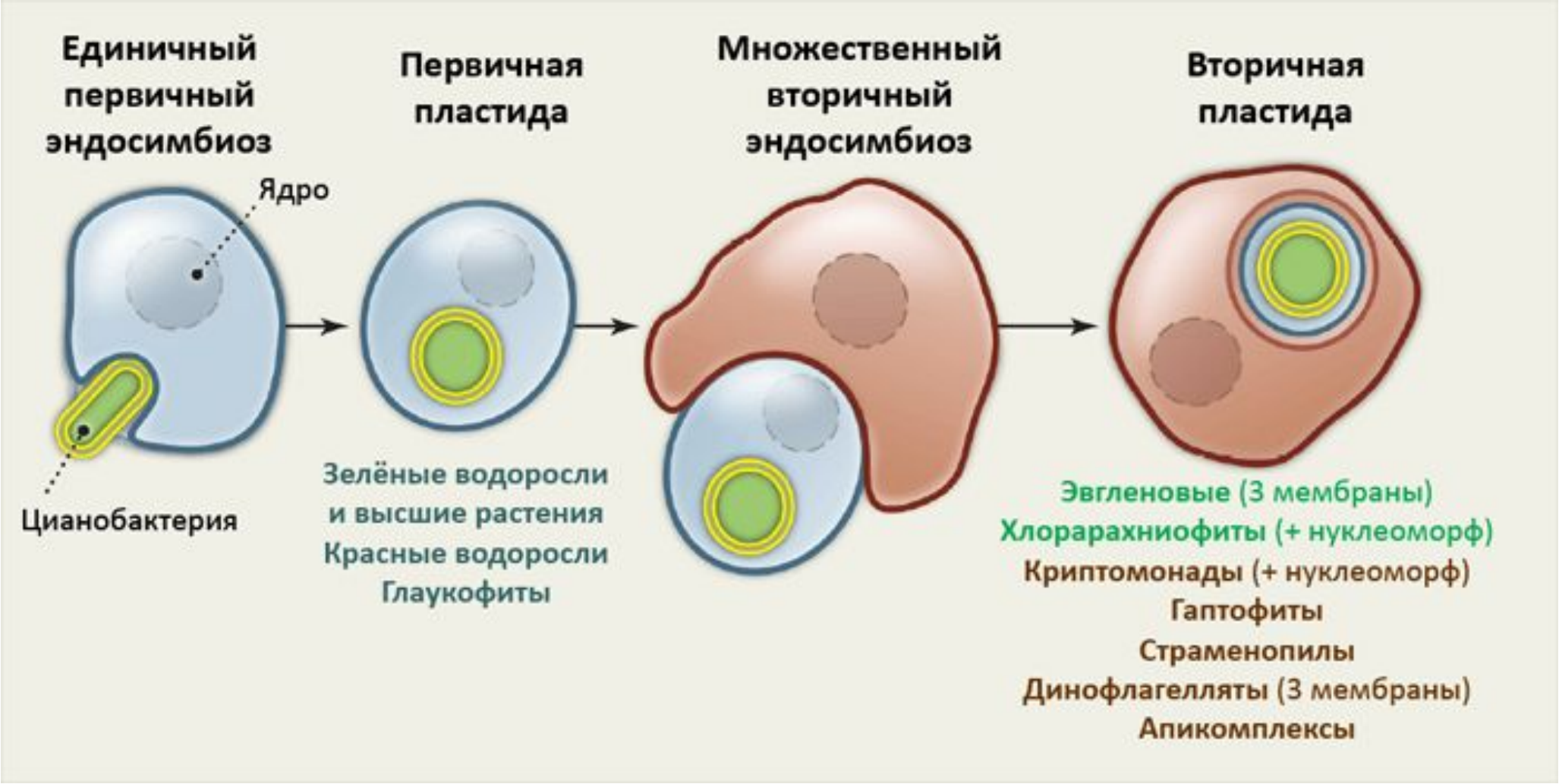
Динофлагелляты, или **динофитовые водоросли**



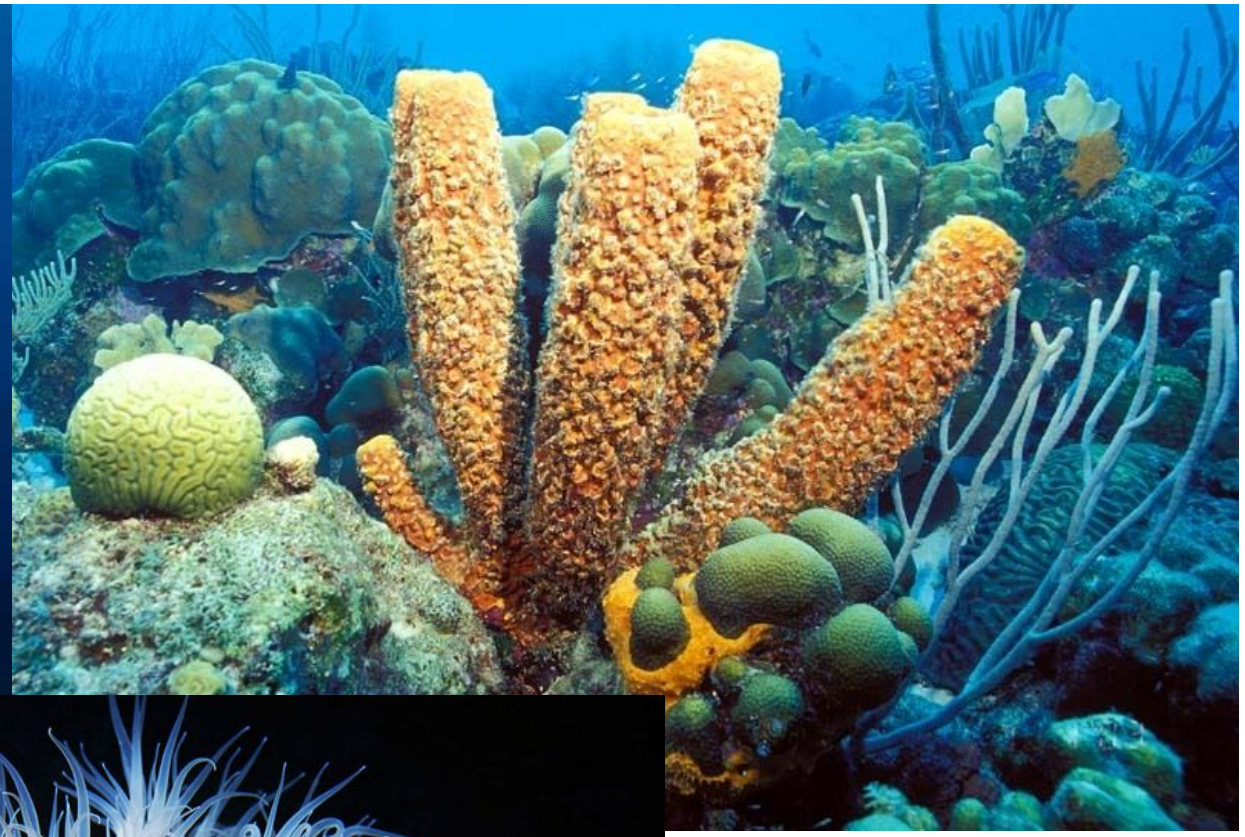
Кокколитофориды



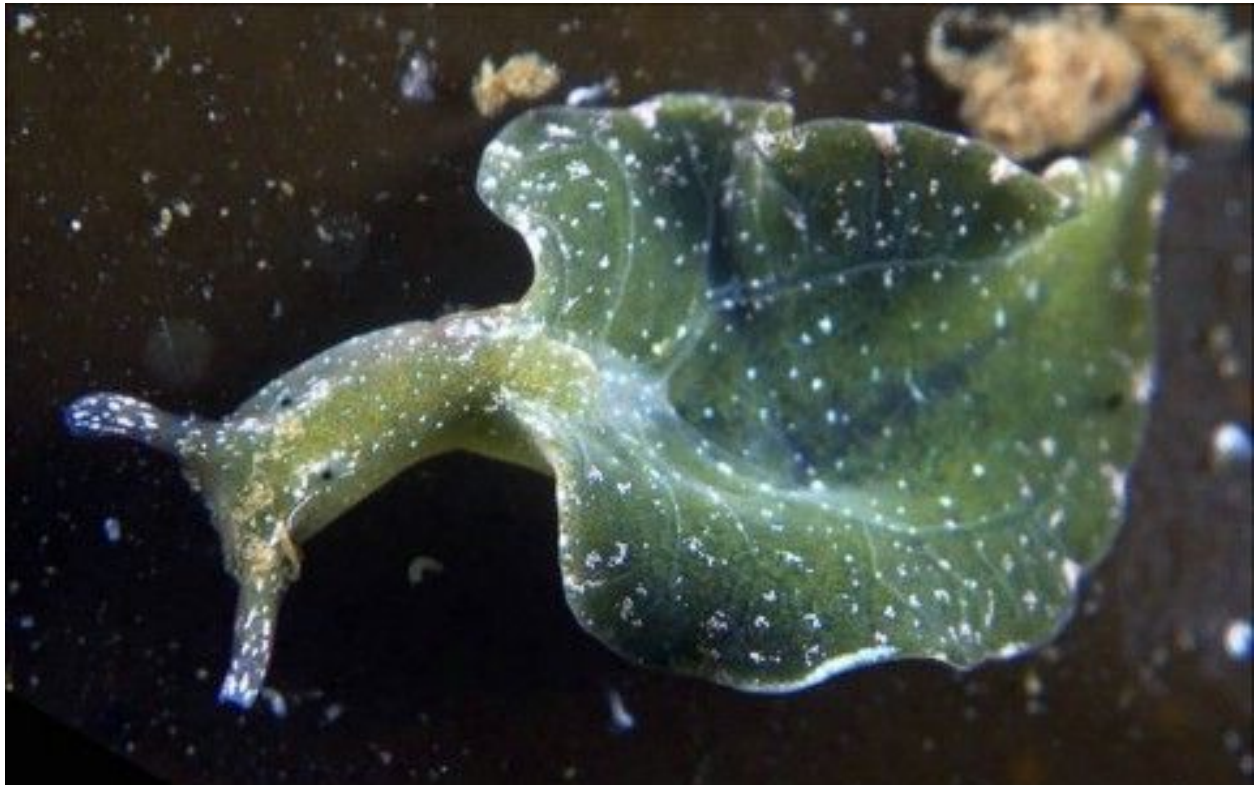
Диатомовые водоросли



Эндосимбиоз в эволюции водорослей. Можно представить, что когда-то эукариот пытался съесть цианобактерию, но передумал и решил ее «приручить». Правда ведь, зачем один раз есть бактерию, если можно заставить ее работать на себя и постепенно поглощать то, что она вырабатывает, то есть углеводы? Так и появились хлоропласты.



Elysia viridis

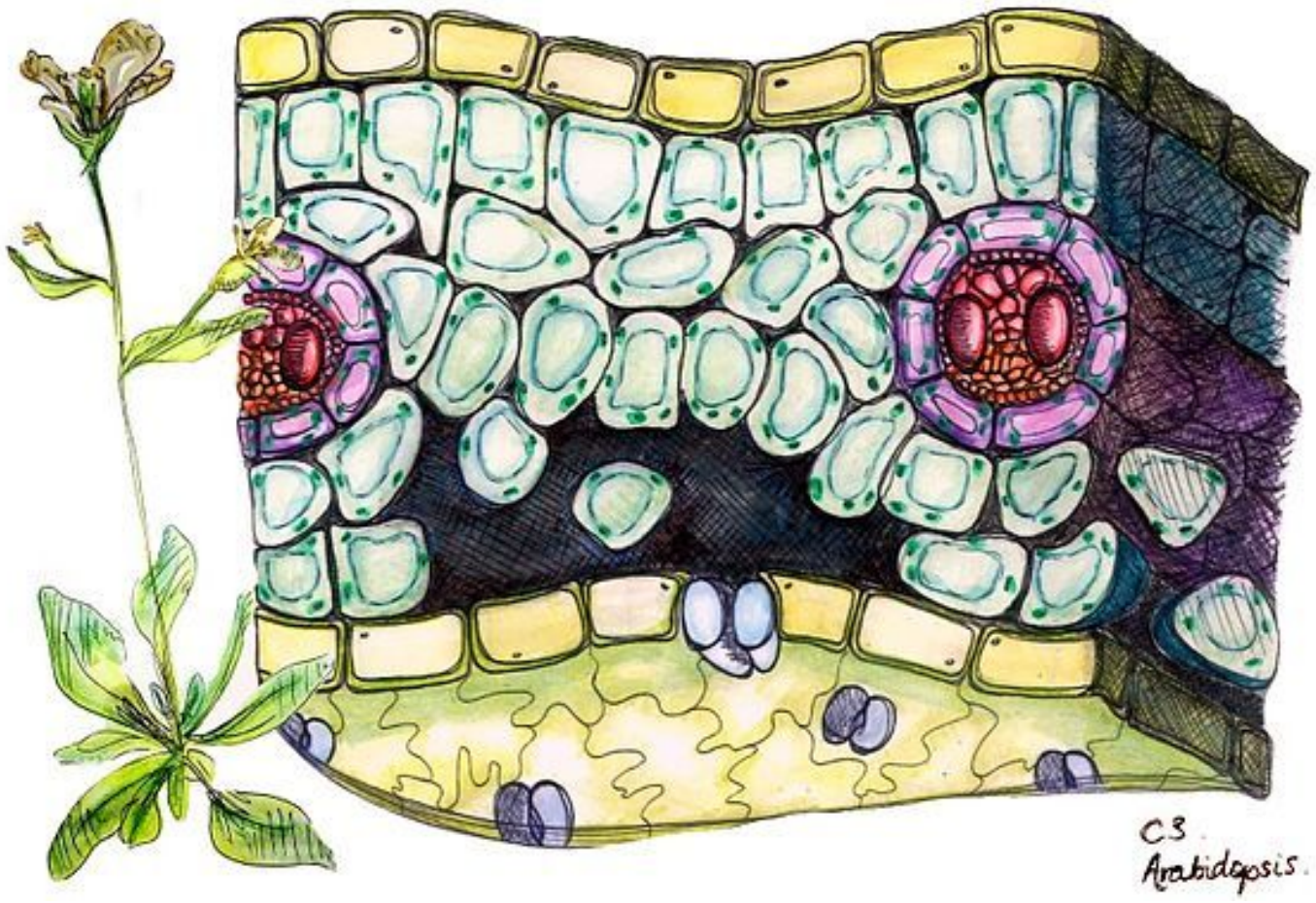


Elysia chlorotica

Восточный шершень (*Vespa orientalis*)

преобразует солнечный свет в электроэнергию с помощью пигмента ксантоптерина

С3 - фотосинтез



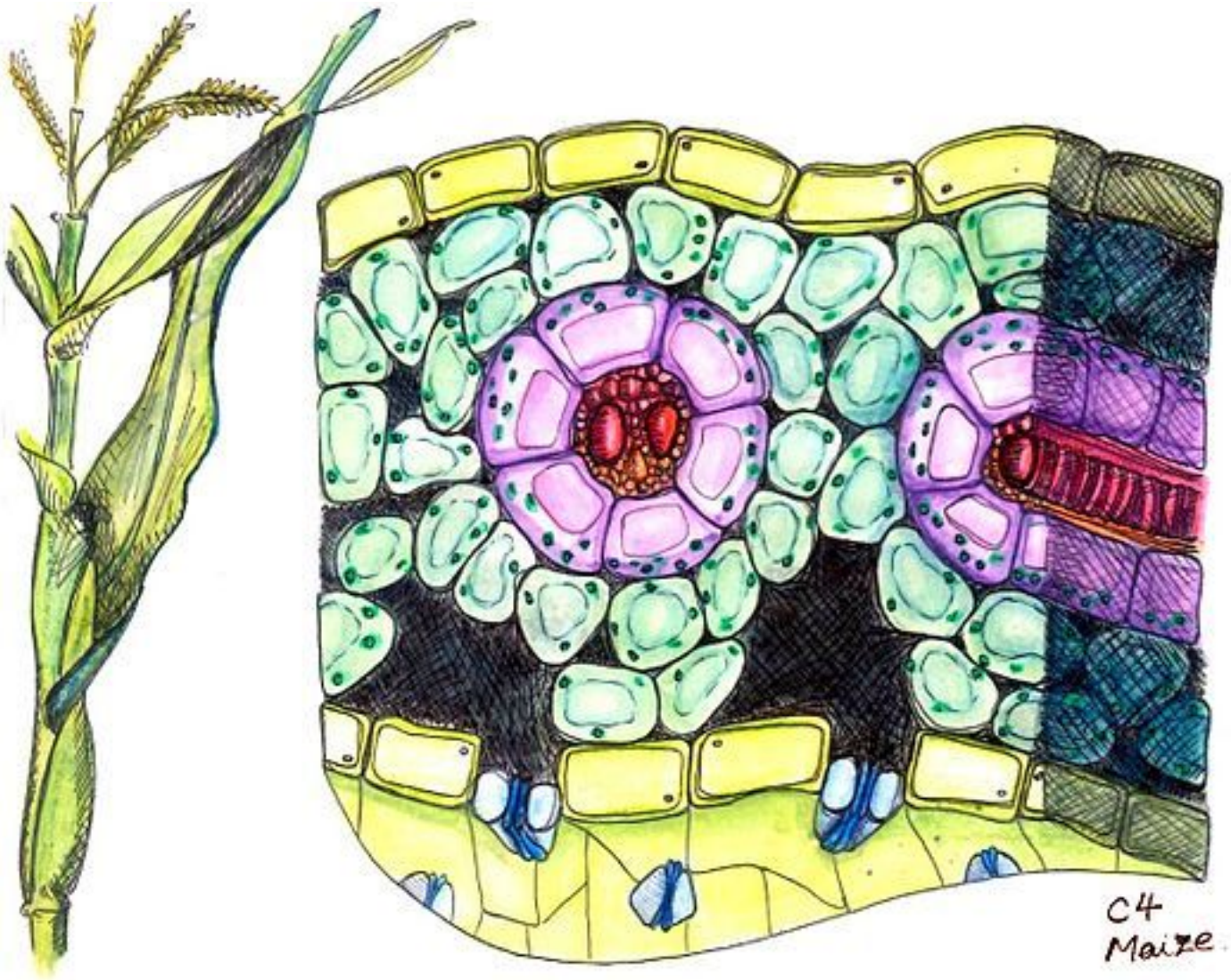
Поперечное сечение листа арабидопсиса — типичного C_3-растения. Хорошо видно строение сосудистых пучков.

С3-растения, как правило, процветают в районах с обилием подземных вод, умеренной интенсивностью солнечного света, умеренной температурой и концентрацией углекислого газа около 200 ‰ или выше составляют около 95 % растительной биомассы Земли

C4-фотосинтез

Для C4-растений характерна особая структура листа, так называемая кранц-анатомия (нем. Kranz — корона, венец)

Проводящие пучки у таких растений окружены двумя слоями зелёных клеток ассимиляционной паренхимы.



- Используют около 7600 видов растений – 3% всех наземных видов растений.

Механизм концентрации углерода:

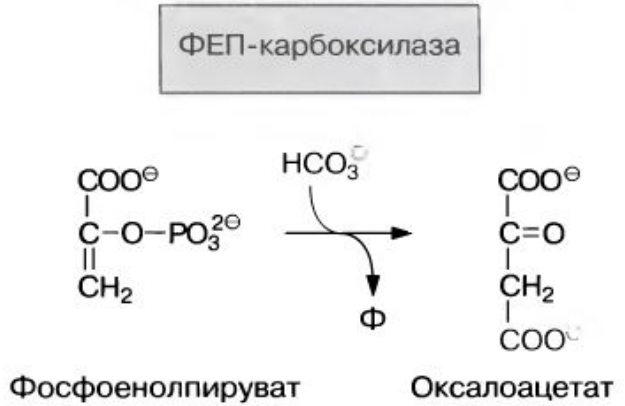
- Температура больше 25 °C
- Низкая концентрация CO_2
- Высокая концентрация O_2

C_4-фотосинтез

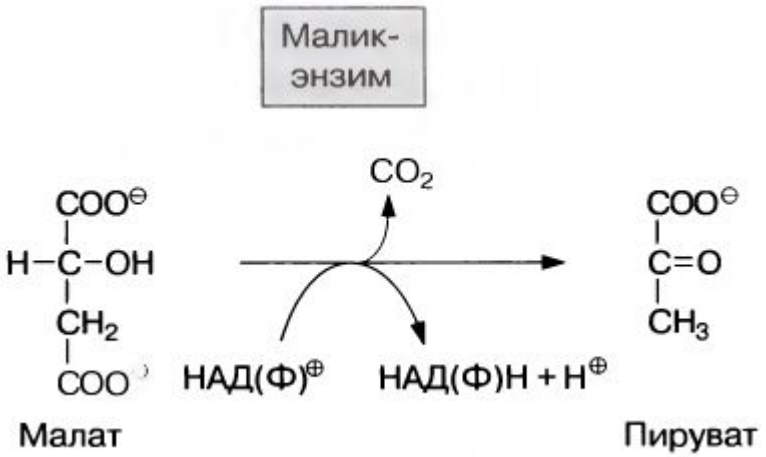
Характерен для растений жаркого и сухого климата, необходим для более эффективного поглощения CO_2 из атмосферы (с ростом температуры процент нежелательной оксигеназной реакции РуБисКО возрастает)

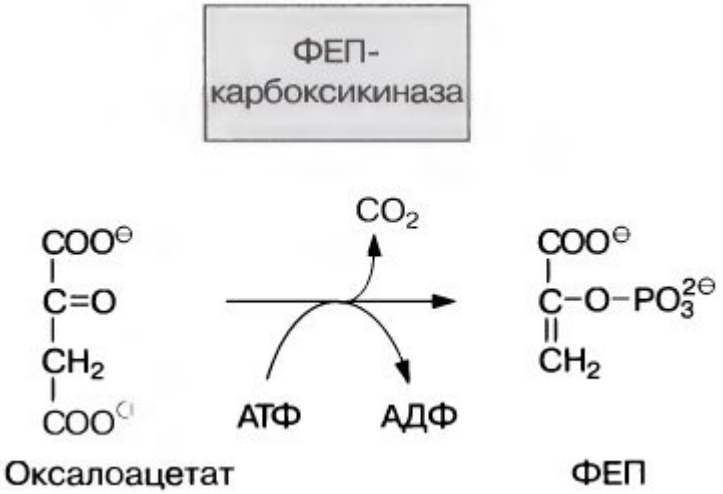
Типы C_4-фотосинтеза:

- NADPH-малатдегидрогеназный
- NAD-малатдегидрогеназный
- ФЕП-карбоксилазный (АТФ-зависимый)



2 типа реакций, высвобождающих CO_2 в клетках обкладки:





NADPH-зависимый C_4-фотосинтез

Представители: кукуруза, сахарный тростник

В корончатом мезофилле: ФЕП + HCO_3^- → оксалоацетат + NADPH → малат

В клетках обкладки: малат → пируват + CO_2 → в цикл Кальвина

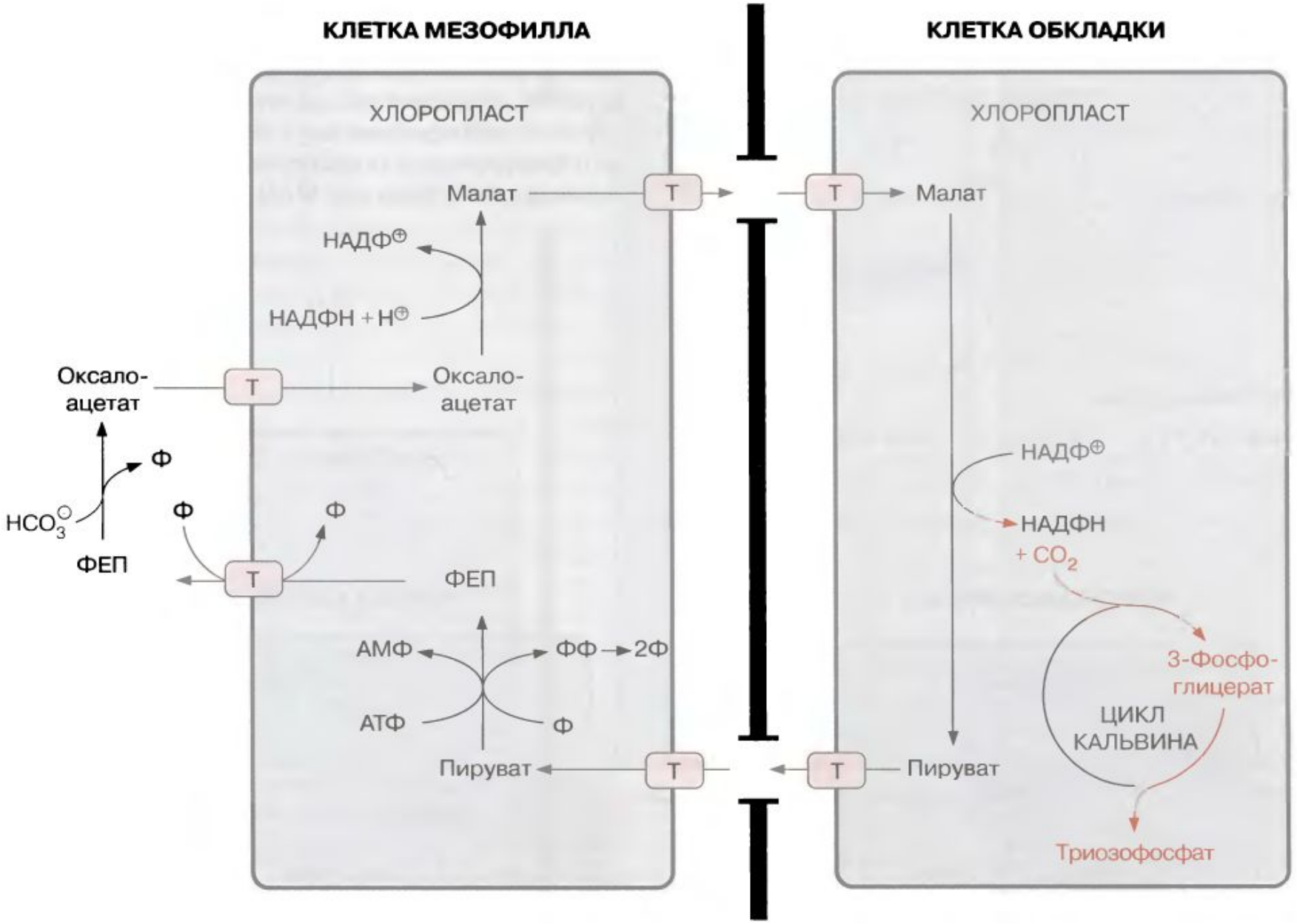
Восстановление ФЕП:

- Пируват мигрирует в хлоропласты корончатого мезофилла
- Пируватфосфатдикиназа переводит пируват в ФЕП и фосфат в пирофосфат (АТФ → АМФ), за счет этого – необратимость процесса
- ФЕП мигрирует в цитоплазму, цикл повторяется

Дополнительные затраты: на 1 CO_2 – 2 АТФ (АТФ до АМФ)

Таким образом, 1 молекула глюкозы «стоит» 30 АТФ и 12 NADPH (больше, чем получается в ходе дыхания)

NADPH-зависимый C_4-фотосинтез



NAD-зависимый C_4-фотосинтез

Представители: просо

В корончатом мезофилле: ФЕП + HCO_3^- → оксалоацетат → аспартат

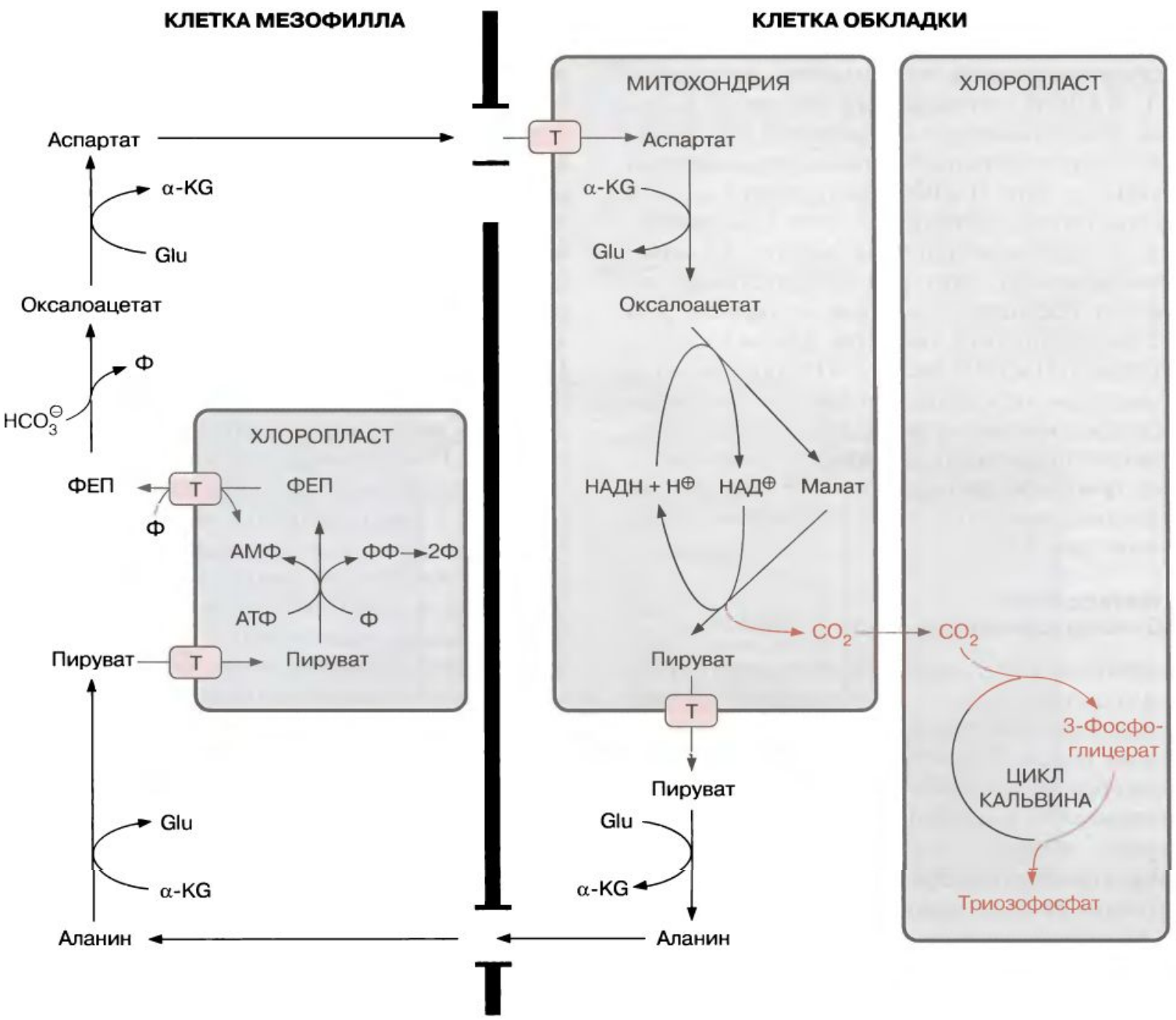
В клетках обкладки: аспартат → оксалоацетат → малат → пируват + CO_2 → в цикл Кальвина

Восстановление ФЕП:

- Пируват челночным механизмом (аланин) передается в клетку корончатого мезофилла и входит в её хлоропласт
- В хлоропласте – пируватфосфатдикиназа → ФЕП

Дополнительные затраты: на 1 CO_2 – 2 АТФ (АТФ до АМФ), NADH регенерируется

Таким образом, 1 молекула глюкозы «стоит» 30 АТФ и 12 NADPH (больше, чем получается в ходе дыхания)


КЛЕТКА МЕЗОФИЛЛА
КЛЕТКА ОБКЛАДКИ
МИТОХОНДРИЯ
ХЛОРОПЛАСТ
Аспартат
α-KG
Glu
Оксалоацетат
Ф
$HCO_3^{\ominus}$
ХЛОРОПЛАСТ
ФЕП
Т
ФЕП
Ф
АМФ
ФФ→2Ф
АТФ
Ф
Пируват
Т
Пируват
Glu
α-KG
Аланин
Т
Аспартат
α-KG
Glu
Оксалоацетат
НАДН + $H^{\oplus}$
$НАД^{\oplus}$
Малат
CO_2
Пируват
Т
Пируват
Glu
α-KG
Аланин
CO_2
3-Фосфо-
глицерат
ЦИКЛ
КАЛЬВИНА
Триозофосфат

ФЕП-карбоксилазный C_4-фотосинтез

Представители: тропические злаковые

В корончатом мезофилле: ФЕП + HCO_3^- → оксалоацетат → аспартат

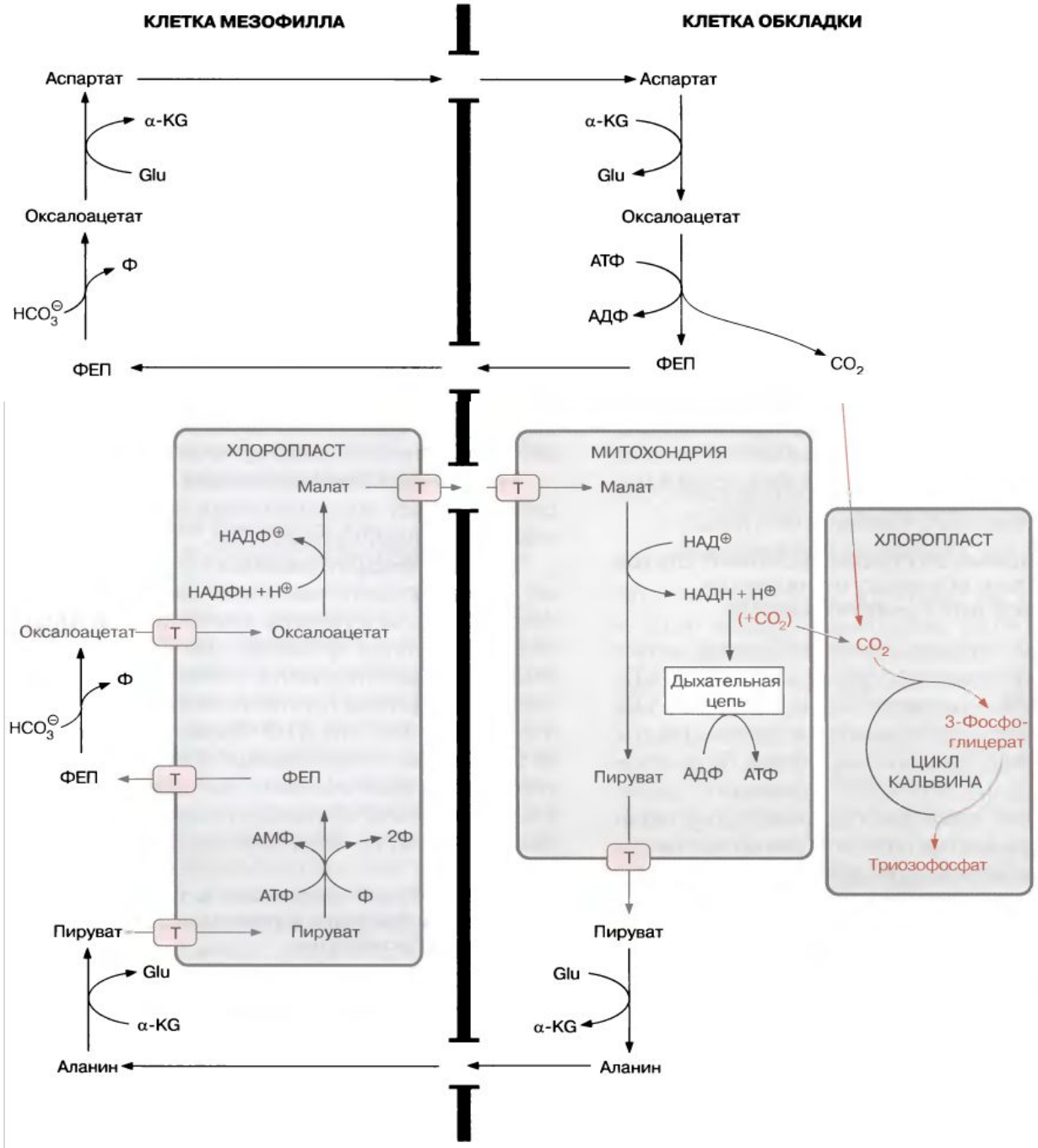
В клетках обкладки: аспартат → оксалоацетат → ФЕП + CO_2 → в цикл Кальвина

Энергия для ФЕП-карбоксилазы: окисление малата

- Пируват челночным механизмом (аланин) передается в клетку корончатого мезофилла и входит в её хлоропласт
- В хлоропласте – пируватфосфатдикиназа → ФЕП

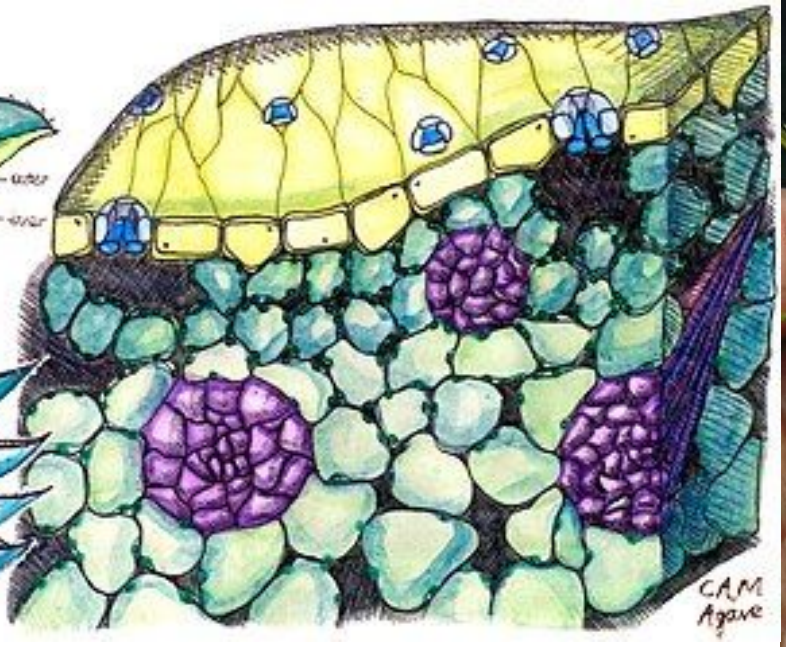
Дополнительные затраты: на 1 CO_2 – 3 АТФ (АТФ до АМФ)

Таким образом, 1 молекула глюкозы «стоит» 36 АТФ и 12 NADPH (больше, чем получается в ходе дыхания)


КЛЕТКА МЕЗОФИЛЛА
КЛЕТКА ОБКЛАДКИ
Аспартат
α-KG
Glu
Оксалоацетат
Ф
$HCO_3^{\ominus}$
ФЕП
Аспартат
α-KG
Glu
Оксалоацетат
АТФ
АДФ
ФЕП
CO_2
ХЛОРОПЛАСТ
Малат
Т
НАДФ⊕
НАДФН + H⊕
Оксалоацетат
Оксалоацетат
Ф
$HCO_3^{\ominus}$
ФЕП
ФЕП
АМФ
2Ф
АТФ
Ф
Пируват
Пируват
Glu
α-KG
Аланин
МИТОХОНДРИЯ
Малат
НАД⊕
НАДН + H⊕
(+CO_2)
Дыхательная цепь
Пируват
АДФ
АТФ
Пируват
Glu
α-KG
Аланин
ХЛОРОПЛАСТ
CO_2
3-Фосфо-глицерат
ЦИКЛ КАЛЬВИНА
Триозофосфат

САМ-фотосинтез

- Назван в честь семейства *Crassulaceae - Толстянковые*
- *Crassulaceae acid metabolism* — кислотный метаболизм толстянковых
- Зафиксирован у 16 000 видов – 7% всех растений
- У *Isoetes* – родственик Плауновых, Папоротников, Голосеменных.



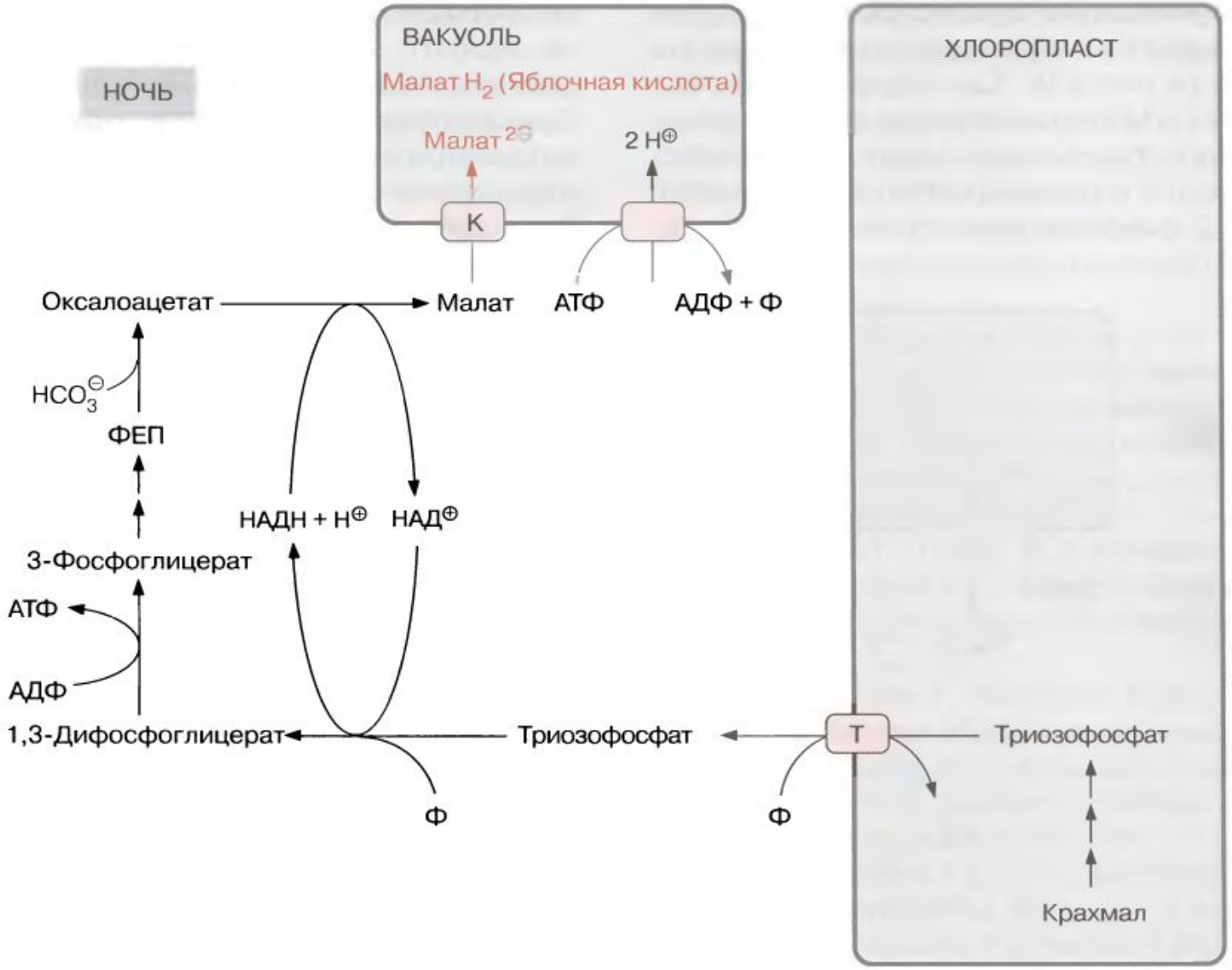
CAM-метаболизм

Разделение поглощения и использования CO_2 по времени
Примеры: толстянковые, полушники
Ночью устьица открыты, и CO_2 запасается
Днем устьица закрываются, растение использует запасенный CO_2

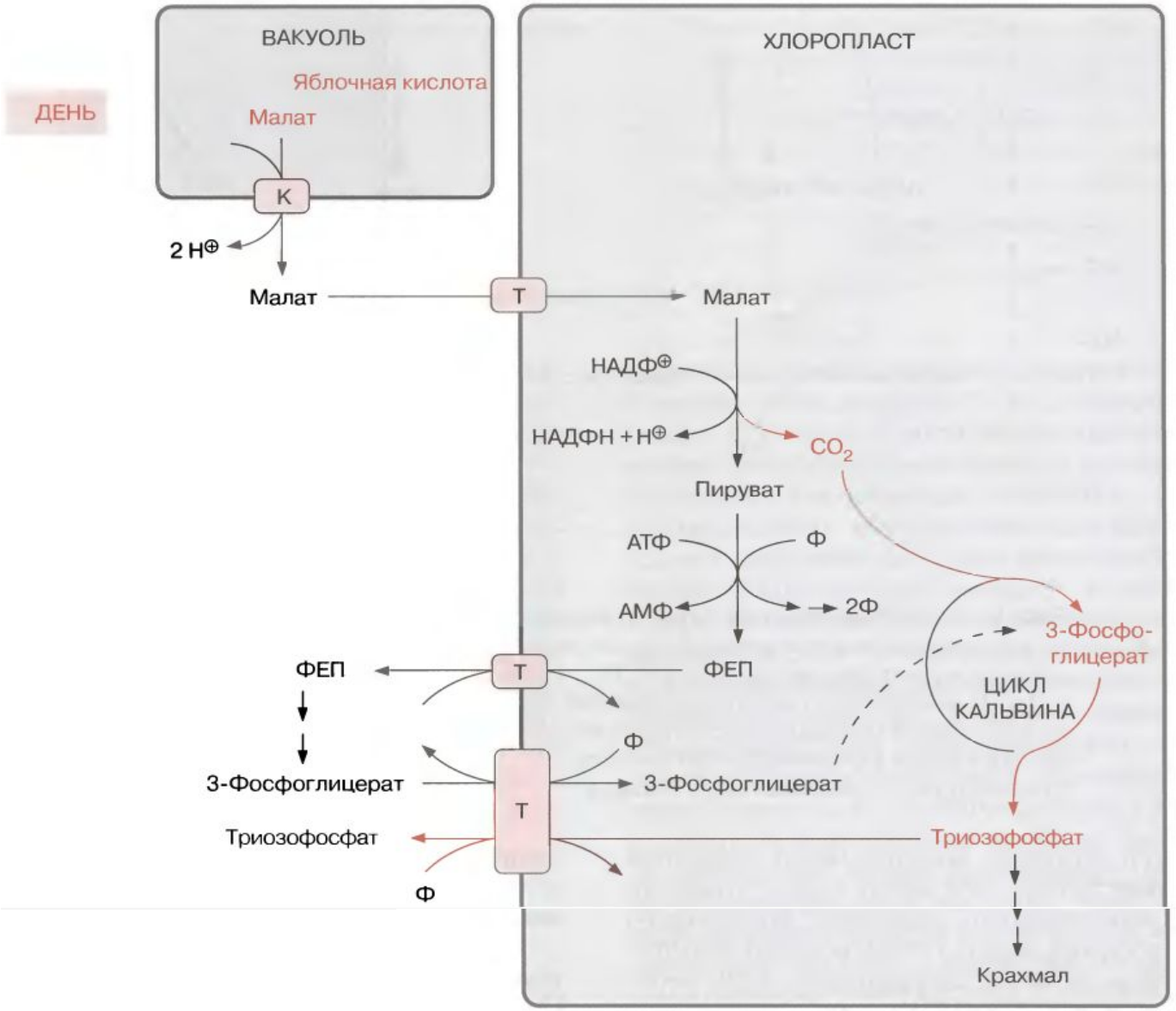
Запасание CO_2: ФЕП → оксалоацетат → малат в вакуоли
Высвобождение CO_2: малат → пируват + CO2
Регенерация ФЕП: пируватфосфатдикиназа

Затраты – как в NADPH-зависимом варианте (30 АТФ и 12 NADPH на 1 глюкозу)

САМ-метаболизм. Ночная фаза



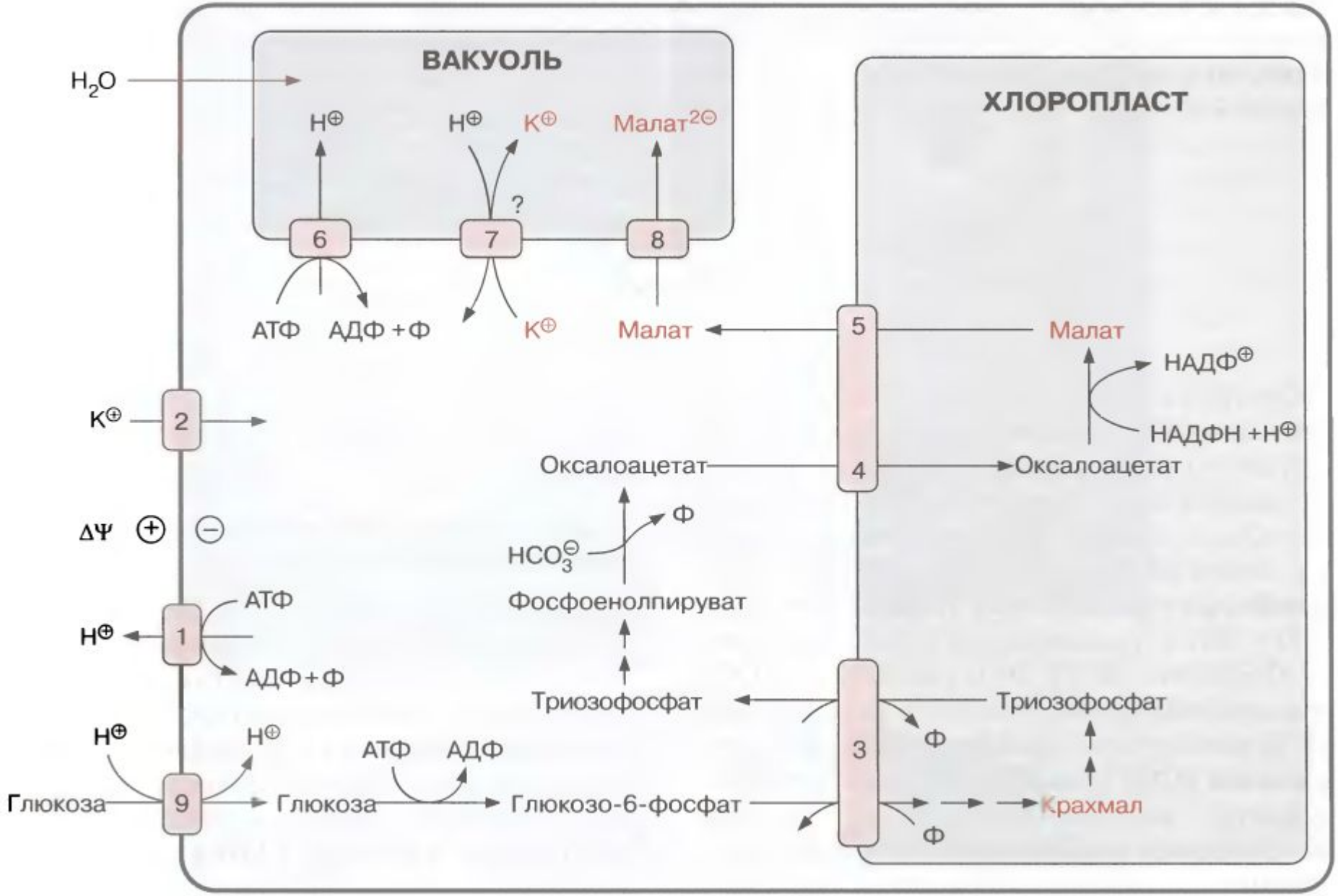
САМ-метаболизм. Дневная фаза



Регуляция транспирации

- Интенсивность транспирации регулируется осмотическим давлением замыкающих клеток устьиц
- При повышении осмотического давления в замыкающих клетках они набухают, и щель раскрывается шире
- Агенты, повышающие осмотическое давление: K^+ (основные катионы), малат или Cl^- (основные анионы)
- Ионы калия мобилизуются из вакуоли путем обмена их на протоны с помощью V-АТФазы и входят из межклеточного вещества по потенциал-зависимым K^+-каналам за счет потенциала, создаваемого H^+-помпой P-типа
- За счет V-АТФазы в вакуоль также входят противоионы: малат-ионы, хлорид-ионы
- Данные реакции ингибируются абсцизовой кислотой

Регуляция транспирации



Синтез сахарозы

Глюкоза → глюкозо-6-фосфат + UTP → UDP-глюкоза

UDP-глюкоза + фруктозо-6-фосфат (из гликолиза) → сахарозо-6-фосфат

Затраты на синтез сахарозы из 2 глюкоз – 4 макроэргические связи

Роль сахарозы – транспорт углеводов по растению, запасание (сахарный тростник, сахарная свекла)

Регуляция синтеза – Fru-2,6-бисфосфат (активатор), Glu-6-фосфат, фосфат (ингибитор)

Другие запасные олигосахариды:

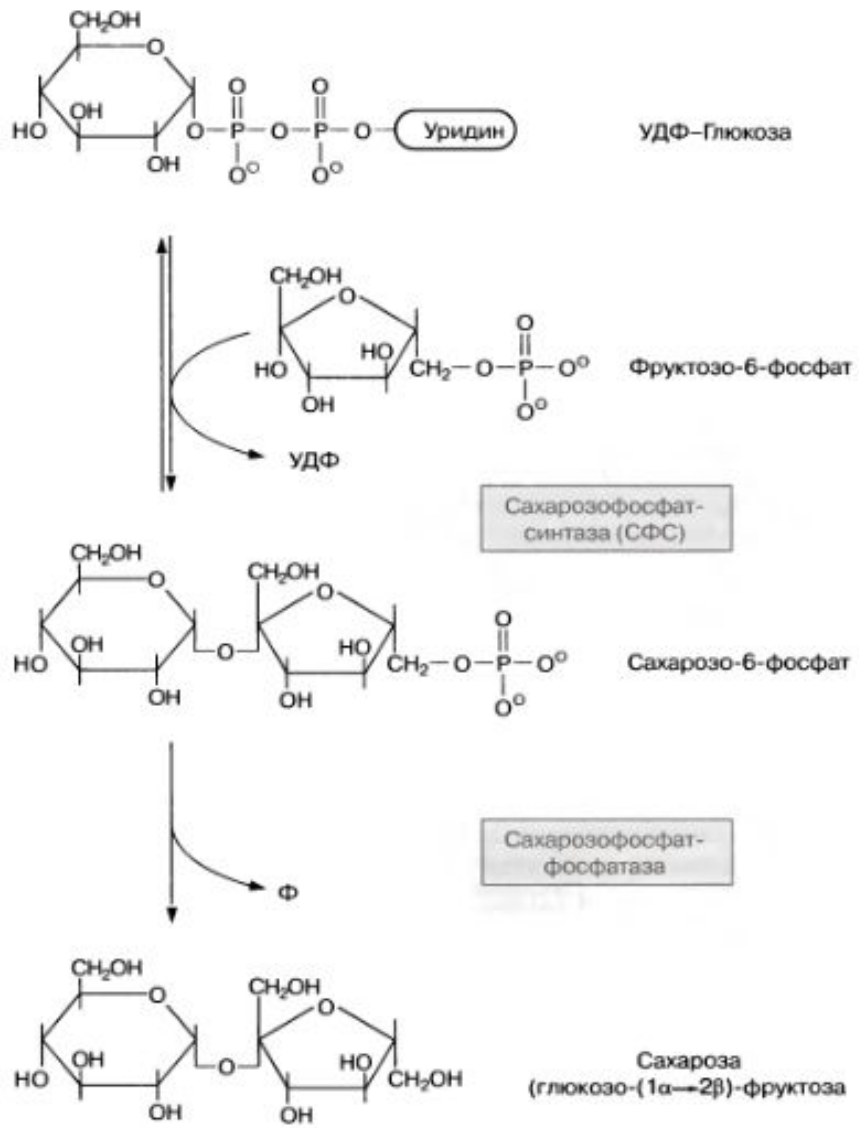
Раффиноза – Gal-Glu-Fru

Стахиоза – Gal-Gal-Glu-Fru

Вербаскоза – Gal-Gal-Gal-Clu-Fru

Характерны для вяза, тыквы, бобовых, организмом человека не усваиваются → бродильный эффект в толстом кишечнике

Синтез сахарозы



Синтез крахмала

Фруктозо-6-фосфат (из цикла Кальвина) → глюкозо-6-фосфат → глюкозо-1-фосфат + ATP → ADP-Glu → крахмал
Ферменты: гексозофосфатизомераза, фосфоглюкомутаза, АТФ-глюкозопирофосфорилаза, крахмалсинтаза

Разветвление: разветвляющий и деразветвляющий ферменты

Расщепление крахмала:

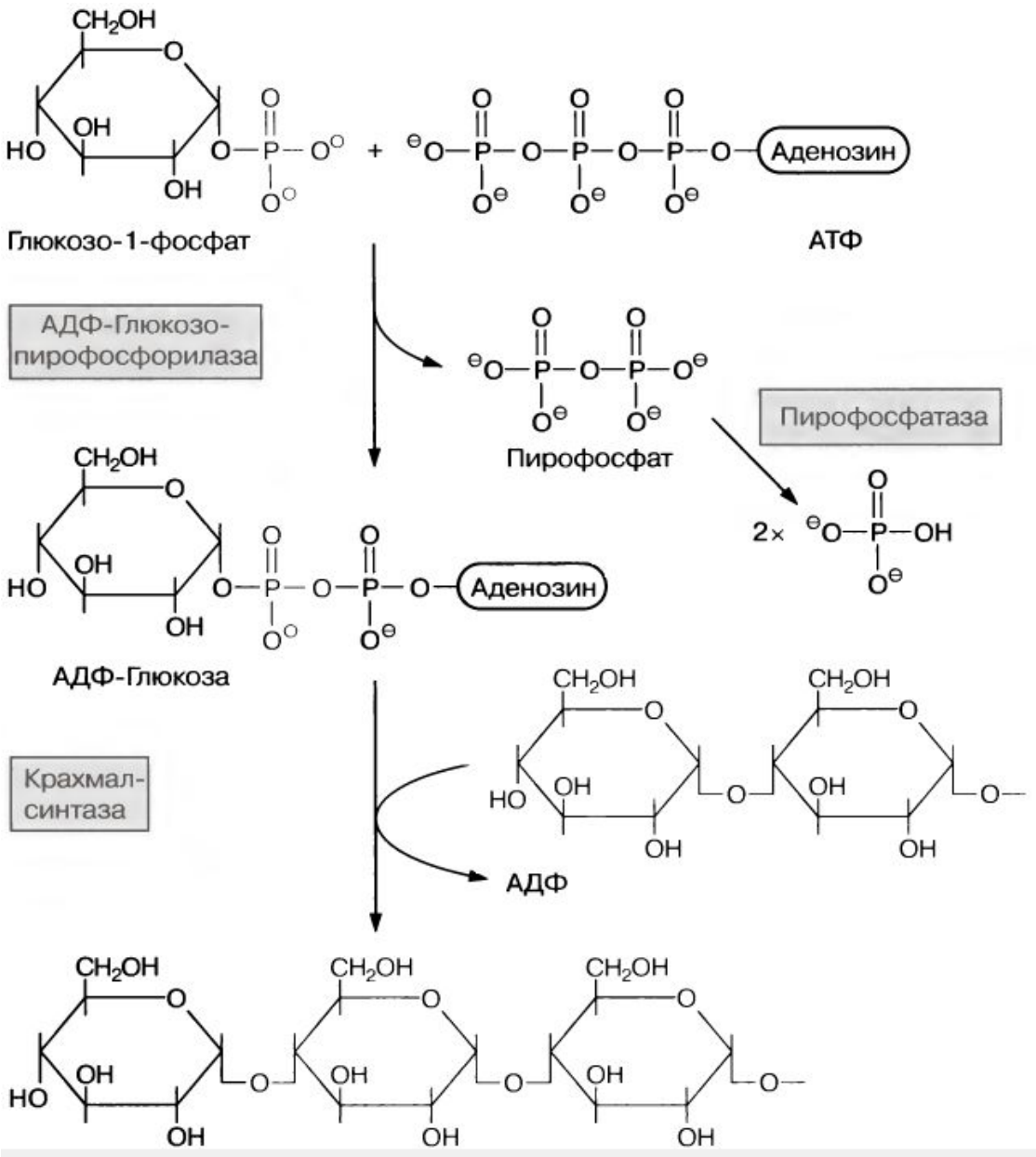
Амилазы – гидролиз (до мальтозы)

Фосфорилазы – фосфоролиз (до Glu-6-фосфата)

Другие запасные полимеры:

- Фруктаны [Glu-$(Fru)_n$] – ячмень, пшеница, георгины. Не усваиваются

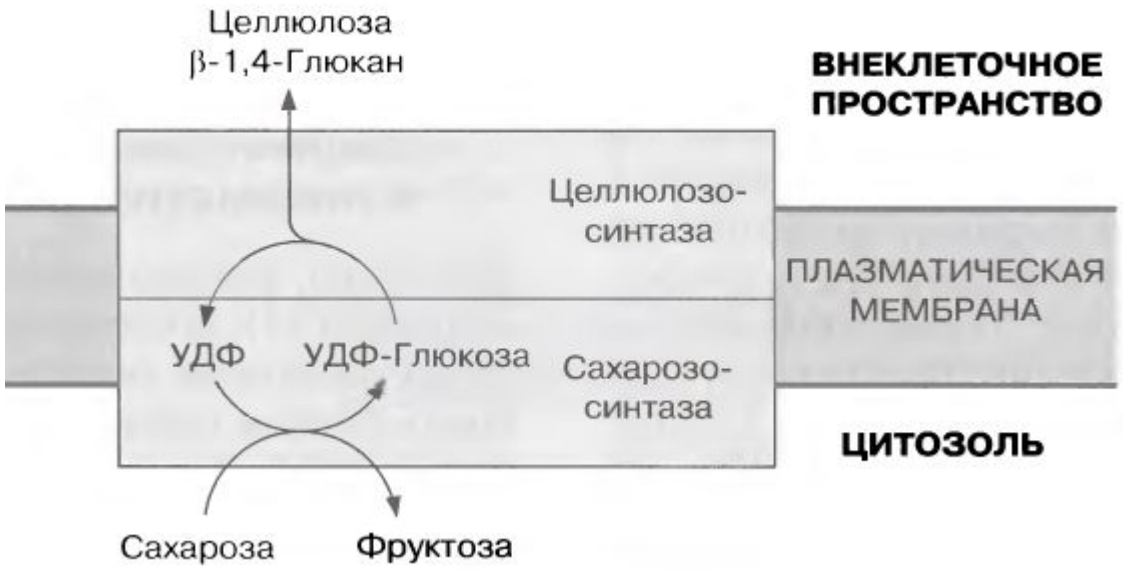
Синтез крахмала



Синтез целлюлозы

Сахароза→УДФ-глюкоза→целлюлоза

Целлюлозосинтаза – розеточный комплекс, синтезирует сразу микрофибриллу целлюлозы (6 цепей)



Фотодыхание

Роль: утилизация фосфогликолата, образующегося в ходе оксигеназной активности RubisCO

Суммарное уравнение:
2 (2-фосфогликолат) → 3-фосфоглицерат + CO_2
(впоследствии может снова зафиксироваться в цикле Кальвина)

В процессе задействованы: хлоропласт, митохондрия, пероксисома

Фотодыхание

Реакции в хлоропласте:

1,5-рибулозобисфосфат + O_2 → 3-фосфоглицерат + 2-фосфогликолат

2-фосфогликолат → гликолат

Обменник: 2 гликолат/глицерат

Глицерат + АТФ → 3-фосфоглицерат + АДФ

α-кетоглутарат + NH_3 + $2Fd_{Red}$ → глутамат + $2Fd_{Ox}$ gh

Обменник: глутамат/α-кетоглутарат

Фотодыхание

Реакции в пероксисоме:

2 гликолат + $2O_2$ → 2 глиоксилат + $2H_2O_2$

2 глиоксилат + глутамат + серин → α-кетоглутарат + гидроксипируват + 2 глицин

Гидроксипируват + NADPH → глицерат + $NADP^+$

Обменник: глицерат/2 гликолат

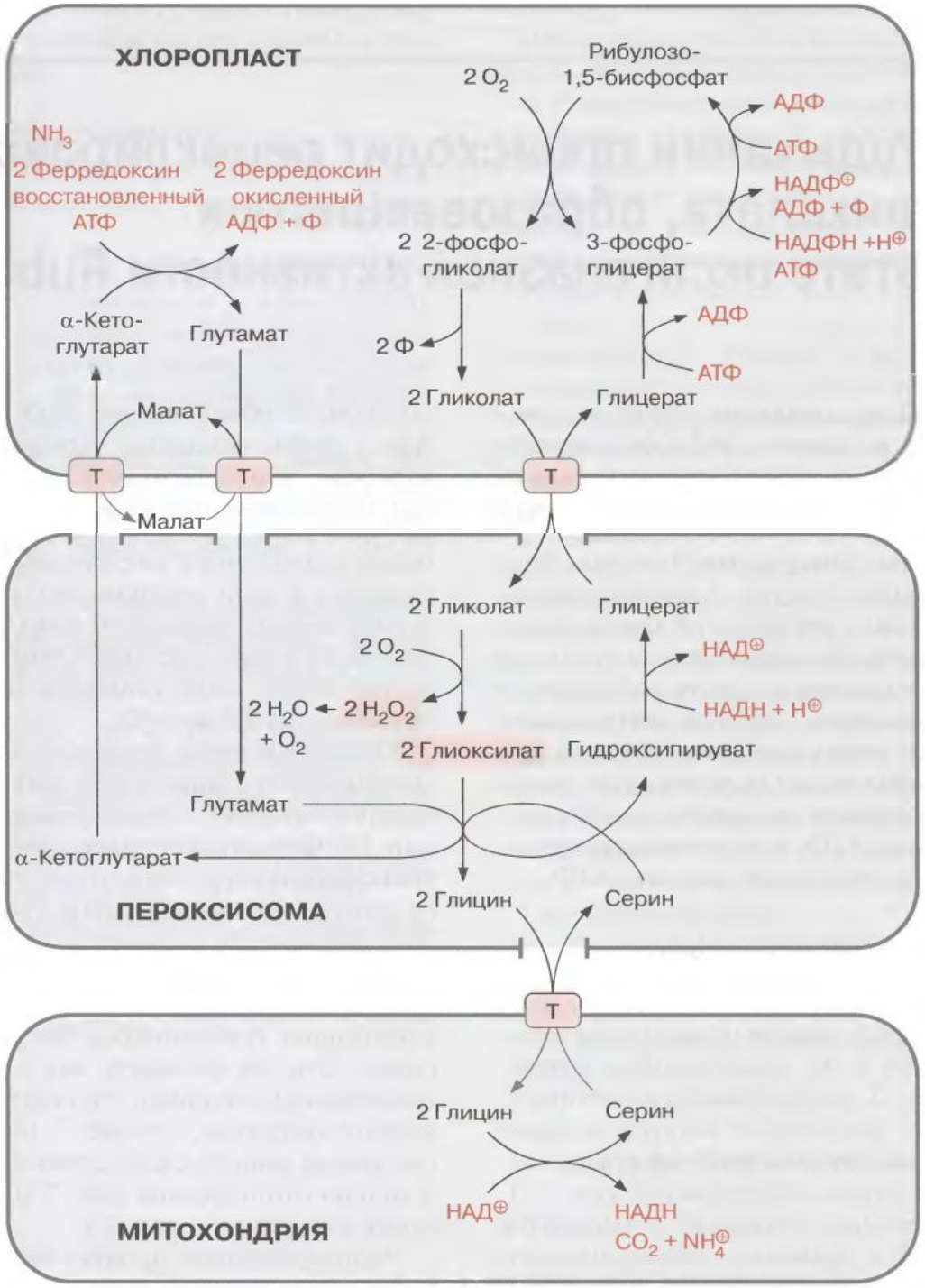
Обменник: 2 глицин/серин

Обменник: α-кетоглутарат/глутамат

Реакции в митохондрии:

2 глицин + NAD^+ → серин + NADH

Обменник: серин/2 глицин


ХЛОРОПЛАСТ
Рибулозо-1,5-бисфосфат
2 O_2
АДФ
АТФ
НАДФ⊕
АДФ + Ф
НАДФН +Н⊕
АТФ
NH_3
2 Ферредоксин восстановленный
АТФ
2 Ферредоксин окисленный
АДФ + Ф
2 2-фосфо-гликолат
3-фосфо-глицерат
α-Кето-глутарат
Глутамат
2 Ф
АДФ
АТФ
2 Гликолат
Глицерат
Малат
Т
Т
Т
Малат
2 Гликолат
Глицерат
2 O_2
НАД⊕
2 H_2O ← 2 H_2O_2
+ O_2
НАДН + Н⊕
2 Глиоксилат
Гидроксипируват
Глутамат
α-Кетоглутарат
2 Глицин
Серин
ПЕРОКСИСОМА
Т
2 Глицин
Серин
НАД⊕
НАДН
CO_2 + $NH_4^{\oplus}$
МИТОХОНДРИЯ

Фотодыхание

Энергетика реакции:

2х рибулозо-1,5-бисфосфат → 2х 3-фосфоглицерат + 2х 2-фосфогликолат (самопроизвольно)

2х 2-фосфогликолат → 3-фосфоглицерат + CO_2 (2 АТФ и 1 NADPH)

1х CO_2 → 1/3х 3-фосфоглицерат (3 АТФ и 2 NADPH)

3х 3-фосфоглицерат → 3х C_3-сахара (3 АТФ и 3 NADPH)

10/3х C_3-сахара → 2х рибулозо-1,5-бисфосфат (2 АТФ)

Всего: 10 АТФ и 6 NADPH

На 1 атом углерода – 5 АТФ и 3 NADPH

Точка углекислотной компенсации – концентрация CO_2, при которой суммарный выход АТФ и NADPH равен нулю

ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ

Различают первичные продукты обмена веществ клетки и вторичные, которые образуются из первичных в ходе б/х превращений

- **ПЕРВИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ** – низкомолекулярные соединения, **необходимые для жизнедеятельности** клетки, образующиеся в ходе фотосинтеза, дыхания, синтеза ДНК, РНК, белка, липидов (это нуклеотиды, аминокислоты, сахара, органические кислоты, витамины).

ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ – низкомолекулярные вещества, **не требующиеся для поддержания жизнедеятельности** клеток в нормальных условиях, образующиеся в ходе дальнейших биохимических превращений.

Известно более **200 000** вторичных метаболитов, функция многих еще не выяснена.

Функции вторичных метаболитов:

- участвуют в фотосинтезе и дыхании;
- регулируют рост и движение растений;
- защищают от патогенов и поедания животными;
- привлекают для опыления насекомых и животных;
- ингибируют (подавляют) прорастание семян конкурирующих видов растений и др.

Существует несколько классификаций веществ вторичного происхождения .

1. ХИМИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ

3 Класса:

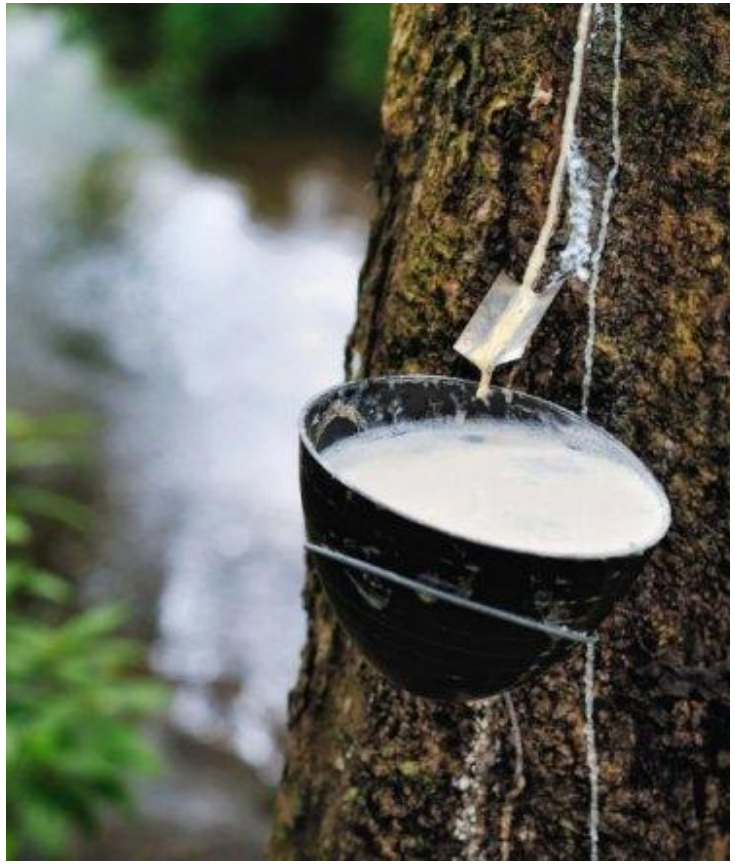
1. Фенольные соединения
2. Алкалоиды
3. Изопреноиды = терпеноиды

2. Классификация по функциям:

4 группы:

1. **Запасные** вещества: белки, жиры, углеводы.

2. Вещества, образующиеся в клетке, но выходящие на наружные части растения **для защиты** от испарения, бактерий и т.п. : кутин (далее – кутикула на листьях), воска, суберин.



3. **Физиологически активные вещества**: фитогормоны и витамины.
4. Вещества с **неизвестным физиологическим** значением: гликозиды, алкалоиды, таннины, фенолы, кумарины, смолы, млечный сок и др.

1. ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ

ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ – вещества ароматической природы, содержащие одну (фенолы) или более (полифенолы) гидроксильных групп у бензольного кольца.

- Известно 8 000 фенолов.

Фенольные соединения накапливаются в разных частях растения в зависимости от вида:

- цветках (медуница),
- плодах (малина),
- корнеплодах (свекла),
- корнях (солодка),
- побегах (пустырник),
- коре (дуба),
- листьях (чая)

ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ

1. Фенольные кислоты: кофейная, коричная, кумаровая, салициловая и др.

2. Флавоноиды:

антоцианы (водорастворимые пигменты цветков и плодов, придающие им цвет);

катехины (Р-витаминная активность).

Примеры окраски антоцианами

Богаты катехинами: виноград, чай

3. Полифенолы:

- лигнины (обеспечивают одревеснение, т.е. опору растению),
- таннины или дубильные вещества (защищают от животных, т.к. токсичны, повышают устойчивость деревьев к грибным заболеваниям).

Кора и листья дуба богаты таннинами

2. АЛКАЛОИДЫ

АЛКАЛОИДЫ – гетероциклические соединения, содержащие в цикле 1 или несколько атомов **азота**, придающие им щелочные свойства. Известно около 10 000 алкалоидов. Они найдены у 20% растений.

Функция: регулируют рост растения, защищают от поедания (горькие), являются запасом азота для клеток.

Алкалоиды накапливаются в разных частях растения в зависимости от вида:

- листьях (табака – никотин, чая - кофеин),
- цветках (мак снотворный - морфин).
- корнях, древесине,
- коре (хинное дерево - хинин)
- семенах (кофе - кофеин),

3. ИЗОПРЕНОИДЫ

ИЗОПРЕНОИДЫ – соединения, составленные из нескольких изопреновых единиц с общей формулой $(C_5H_8)_n$, где n [1; 1000 и более].

Известно более 23 000 этих соединений

Представители изопреноидов:

1. **Каротиноиды** – фотосинтетические пигменты, окрашенные от желтого до красно-фиолетового цвета, растворяются в жирах.

2. **Пластохинон** – участвует в световой фазе фотосинтеза.

3. **Убихинон** – участвует в процессе дыхания растения.

4. **Фитогормоны** – вещества, обеспечивающие ростовые и формообразовательные реакции.

5. **Стеролы** – вещества, входящие в состав мембран, хлоропластов. Защищают растения от бактерий, насекомых, животных, ран (содержатся в масле хвои, шишек, цветков розы, плодов, древесины, смол, латекса, эфирных масел).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ

Основное использование – это медицина и сельское хозяйство.

Но из растений выделено 17 000 токсичных метаболитов, некоторые в малых дозах используют в медицине.

1. Фенольные соединения – в медицине: для стерилизации, как лекарства; в качестве красителей (дубильные вещества). Флавоноиды – как желчегонное, бактерицидное, витаминные средства.

2. Алкалоиды – как лекарства (кодеин – от кашля; морфин, атропин – болеутоляющее; кофеин – тонизирует нервную и сосудистую системы).

3. **Изопреноиды** – как лекарства (камфора, ментол, сердечные гликозиды, витамин А).

4. Для борьбы с **насекомыми** (никотин и анабозин).

5. **В парфюмерии** (эфирные масла, кумарин - ароматизация табака).

6. **В генетике и селекции** (алкалоид колхицин – получение полиплоидов).

Эфирномасличные растения

Обзор класса терпенов и некоторые типичные представители

Класс	Пример	Функция (и) веществ (а)
ГЕМИТЕРПЕНЫ	ИЗОПРЕН	ЗАЩИТА МЕМБРАН ОТ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР
	ОСТАТОК ПРЕНИЛА В ЦИТОКИНИНАХ	ФИТОГОРМОНЫ
	ОСТАТОК ПРЕНИЛА В ПТЕРОКАРПАНАХ	ФИТОАЛЕКСИНЫ
МОНОТЕРПЕНЫ	ТИМОЛ, МЕНТОЛ, КАМФОРА	ВЕЩЕСТВА, ОТПУГИВАЮЩИЕ НАСЕКОМЫХ. В НИЗКИХ КОНЦ. ОБЛАДАЮТ БАКТЕРИЦИДНЫМИ СВОЙСТВАМИ
	1,8-ЦИНЕОЛ	АЛЛЕЛОПАТИК
СЕСКВИТЕРПЕНЫ	СИРЕНИН	АТРАКТАНТ ГАМЕТ *Allomyces*
	КАПСИДОЛ	ФИТОАЛЕКСИН
ДИТЕРПЕНЫ	ФИТОЛ	ЗАКРЕПЛЕНИЕ МОЛЕКУЛЫ ХЛ В МЕМБРАНЕ
	ГИББЕРЕЛЛИНЫ	ФИТОГОРМОНЫ
	ТАКСОЛ	ФУНГИЦИД, ИНГИБИТОР ДЕЛЕНИЯ КЛЕТОК

Класс	Пример	Функция (и) веществ (а)
ТРИТЕРПЕНЫ	ФИТОСТЕРОЛЫ	СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ МЕМБРАН
	СЕРДЕЧНЫЕ ГЛИКОЗИДЫ (КАРДЕНОЛИДЫ)	ЯДЫ, ПОРАЖАЮЩИЕ СЕРДЦЕ И Н.С.
	САПОНИНЫ	БАКТЕРИЦИДНЫЕ ВЕЩЕСТВА С ДЕТЕРГЕНТНЫМ ДЕЙСТВИЕМ
	БРАССИНОСТЕРОИДЫ	РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА
ТЕТРАТЕРПЕНЫ	КАРАТИНОИДЫ	ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЕ ПИГМЕНТЫ Ф-ЗА
ОЛИГОТЕРПЕНЫ	ПРЕНИЛОВЫЕ ОСТАТКИ ПЛАСТОХИНОНА, УБИХИНОНА	ЭЛЕМЕНТЫ ЭТЦ Ф-ЗА И ДЫХАНИЯ
	ДОЛИХОЛ	АКЦЕПТОР ОЛИГОСАХАРИДОВ ДЛЯ БИОСИНТЕЗА ГЛИКОПРОТЕИНОВ, ЗАКРЕПЛЯЕТСЯ В ЭПР
ПОЛИТЕРПЕНЫ	КАУЧУК	ВЕЩЕСТВО, ЗАЩИЩАЮЩЕЕ РАСТЕНИЕ ОТ ПОЕДАНИЯ ЖИВОТНЫМИ (В МЛЕЧНОМ СОКЕ)
	ГУТТАПЕРЧА	—-//—
	СПОРОПОЛЛЕНИНЫ	СТРУКТУРНЫЙ ИЗОМЕР ПЫЛЬЦЕВОЙ ЭКЗИНЫ