

# Физиология растений. Часть первая: физиология

**БЭС:** Физиология (от греч. *physis* – природа и ...*логия*), наука о жизнедеятельности целого организма и его отд. частей – клеток, органов, функциональных систем. Ф. изучает механизмы разл. функций живого организма (рост, размножение, дыхание и др.), их связь между собой, регуляцию и приспособление к внешней среде, происхождение и становление в процессе эволюции и индивид. развития особи.

**Словарь русского языка Ожегова:** Физиология:

1. Наука о функциях, отправлениях организма.
2. Совокупность жизненных процессов, происходящих в организме и его органах.
3. *перен.* Грубая чувственность (разг.)

**Учебник ФР (Либберт):** Физиология – учение о протекающих в живой материи процессах. Предмет физиологии – функции живых существ, их органов.

**Учебник ФР (Полевой):** Ф. - наука о функциональной активности организмов

**Китайский язык:** 生理学 - жизнь, логика, познание.

## **Иерархия познавательных (естественно-научных) исследований**

**Что** происходит – *классическая ботаника, зоология, фитохимия*

**Как** происходит – *теория эволюции, генетика, биохимия*

**И зачем все это** – *физиология*

**«Только физиолог может позволить себе роскошь задать вопрос – а зачем?»**

*Б.А.Кудряшов*

**«Знание без рассуждения бесполезно, рассуждение без знаний губительно»**

*Конфуций*

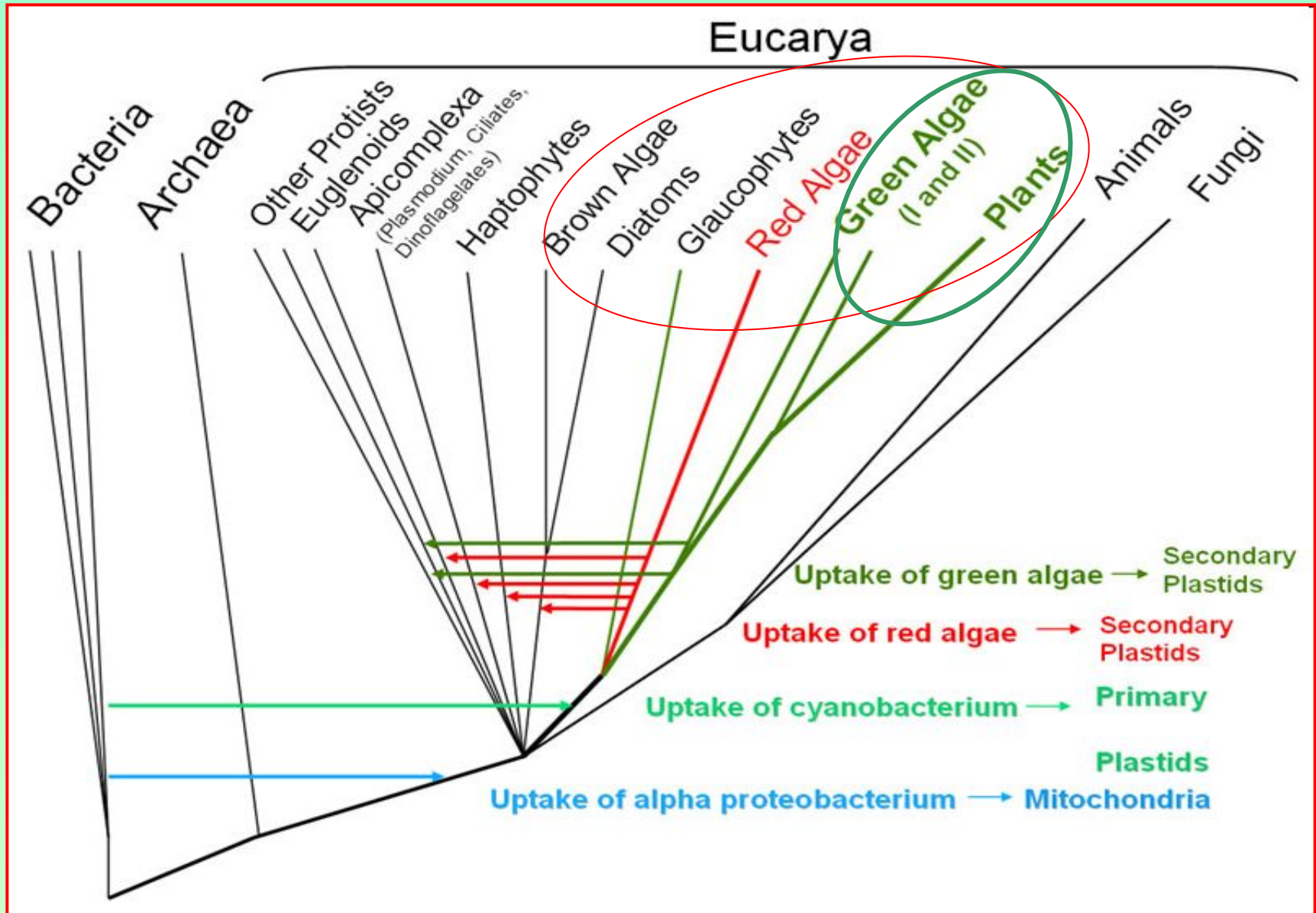
**Методы и подходы.** NB – **оставить объект живым.**

- **спектральные** (*в том числе с использованием витальных красителей*)
- **генетические** (*исследование мутантов, дефектных по определенному признаку; весьма эффективны генно-инженерные подходы – например, «нокаут» гена*)
- **модели** (*культура клеток, математическое моделирование*)
- **использование достижений наук «низлежащих уровней иерархии»**

**Жизнь принципиально непознаваема, поскольку необходимость оставить объект живым позволяет ему скрыть от исследователя самые сокровенные тайны...**

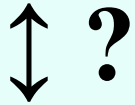
*Нильс Бор*

# Физиология растений. Часть вторая: растения



# Физиология растений. Часть вторая: растения

## Автотрофность



## Прикрепленное существование

### Клетка:

- Три генома; их взаимодействие
- Клеточная стенка: другая стратегия водного обмена, обмена информацией
- Пластиды: фабрики «горячих производств»
- Вакуоли: многоцелевые органеллы

### • Фотосинтез

• Минеральное питание. Бережное отношение к азоту

• Метамерное строение, другой тип симметрии

• Стадийность развития, зависимое от внешних условий (например, закладка репродуктивных органов)

• Постоянный рост

• Особенности эмбрионального развития

• Расселение зачатками. Семя – особая структура – растение в миниатюре и упаковке

• Специфичная стратегия устойчивости (дублирование функций, мультифункциональность)

• Механизмы устойчивости – на морфологическом или биохимическом уровне (вторичный метаболизм)

### Стратегия существования:

«жить согласно с окружающей средой».

# Физиология растений. Часть третья. Дополнительная...

## Экологические аспекты.

«Космическая роль» зеленого растения».

Леса - 10% поверхности земли, 1/3 от площади континентов. Но при этом они составляют 80 – 90% биомассы земли (биомасса животных – 1,5 – 2% от биомассы растений).

В год связывается 300 – 400 млрд. тонн  $\text{CO}_2$ , на долю океана приходится 30-35%, континентов – 65-70%.

Полный оборот  $\text{CO}_2$  – всего 300 лет.

## Политические аспекты

Рамочная Конвенция ООН, Киотский протокол – контроль за соотношением  $\text{CO}_2 \downarrow / \text{CO}_2 \uparrow$  на территории разных стран. При соотношении меньше единицы – надо платить, если больше единицы - можно заработать

По мнению ряда ученых, Россию лишили потенциальных доходов от использования ее «поглотительного ресурса». При расчетах по методологии Киотского протокола «недоучтенная» разница поглотительного ресурса лесов России - 41 млн. т С в год. По ценам Европейского «углеродного рынка» это около 1.23 млрд. US\$ в год в период 2008-2012гг.

К этому можно добавить неучет 14 млрд. т сокращений выбросов  $\text{CO}_2$  за период 1990-2007гг. Плюс неучет поглотительного баланса территорий России - 0,868 млрд. т С в год, -

Итого, по оценкам ряда экспертов, начиная с 1995г. (начало переговоров по Киотскому протоколу) Россия ежегодно теряет около 36.4 млрд. US\$

## Экономические, этические и другие аспекты.

Научные основы современного растениеводства. Растительная биотехнология. Получение и физиологические характеристика трансгенных растений. Опасность их выращивания и использования. Сохранение генофонда. Etc.и etc...

## Биоэнергетика: правила игры (законы термодинамики).

*Мало не покажется...*

**Первый закон.** Энергия вселенной не может ни создаваться, ни исчезать. Энергия вселенной постоянна

**Второй закон.** Энтропия Вселенной всегда возрастает. Существует общая тенденция к увеличению хаоса и беспорядка

**Третий закон.** Энтропия равна нулю лишь для совершенного кристалла при температуре абсолютного нуля

**Первый закон.** **Вы не можете выиграть**

**Второй закон.** **Вы не можете остаться «при своих»**

**Третий закон.** **Вы не можете не участвовать в игре**



## Биоэнергетика. Что же делать?

**Самая вредная формула:  $\Delta E = \Delta H = \Delta G + T\Delta S$**

(второй закон термодинамики), E- полная энергия системы,  
H – свободная энтальпия, G – свободная энергия Гиббса,  
T – абсолютная температура, S – энтропия

Для самопроизвольных реакций  $\rightarrow \Delta G < 0$

Для синтеза упорядоченных структур  $\rightarrow \Delta G > 0$

**Живые системы – весьма упорядоченные образования!**

**Решение проблемы - сопряжение реакций (за все надо платить!) :**

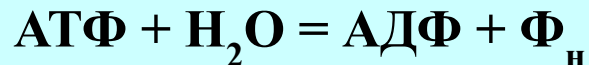
Реакция 1:  $A + B \rightarrow C \quad \Delta G > 0$  («реакция интереса»)

Реакция 2:  $X + Y \rightarrow Z \quad \Delta G < 0$  («оплата»)

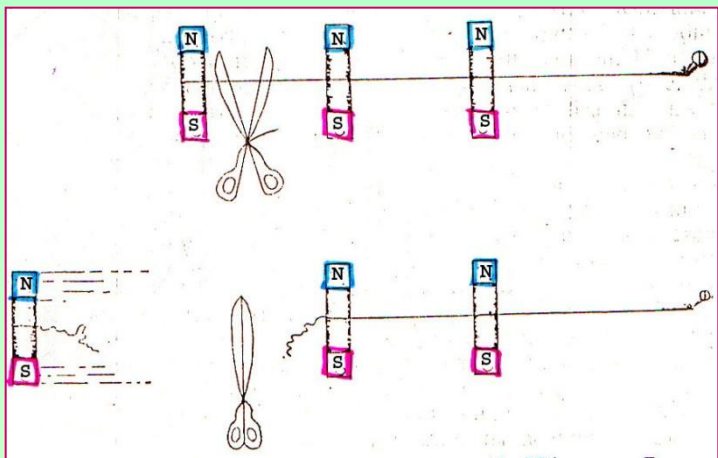
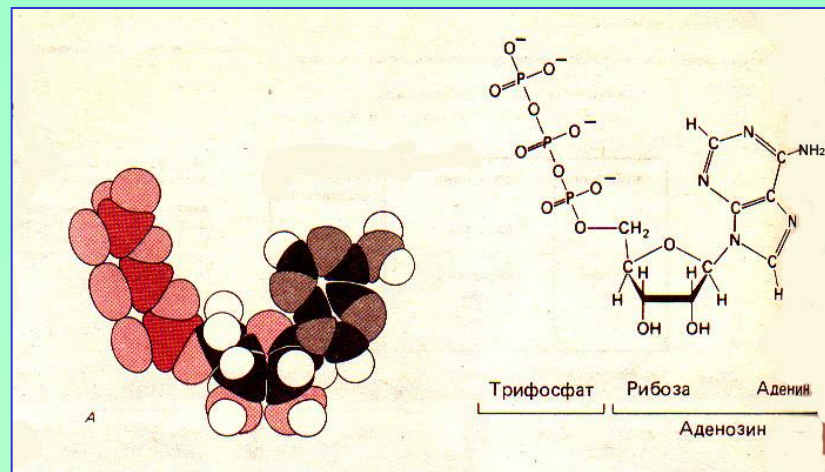
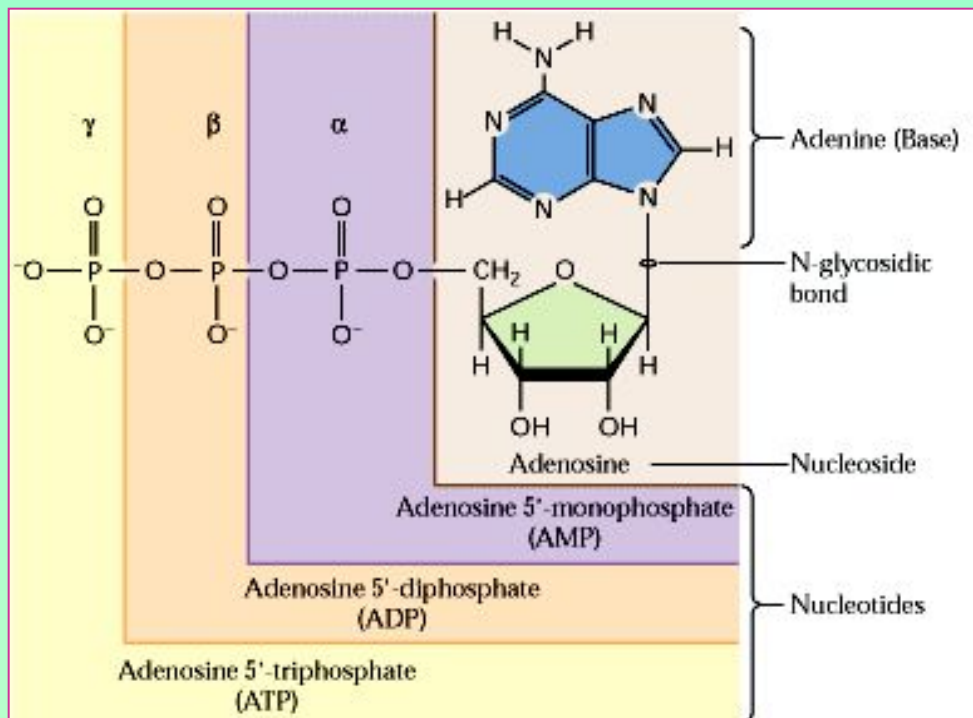
---

$$\sum \Delta G < 0$$

Реакцию 2 («оплату») полезно унифицировать – это **гидролиз АТФ:**



# АТФ (АТР) - основная «энергетическая денежка» клетки



$$\Delta G^{\circ} = 29,4 \text{ кДж / моль}$$

или  $7,0 \text{ ккал / моль}$



**Изменением концентрации АТФ можно регулировать  
«выход» энергии ее гидролиза**

$$\Delta G = \Delta G^0 + RT \ln \frac{[АДФ][\Phi_H]}{[АТФ]}$$

	<b>АТФ/АДФ</b>	<b>[АТФ]</b>	<b>ΔG (ккал/моль)</b>	<b>ΔG (кДж/моль)</b>	
<b>pH=0</b>	<b>1/1</b>	<b>1M</b>	<b>- 5,6</b>	<b>- 23,5</b>	<b>ΔG<sup>0</sup></b>
<b>pH=7</b>	<b>1/1</b>	<b>1M</b>	<b>- 7,0</b>	<b>- 29,4</b>	<b>ΔG<sup>0'</sup></b>
<b>pH=7</b>	<b>10/1</b>	<b>0,01M</b>	<b>- 9,0</b>	<b>- 37,8</b>	
<b>pH=7</b>	<b>100/1</b>	<b>0,001M</b>	<b>- 14,0</b>	<b>- 58,8</b>	

1 ккал = 4.2 кДж.

## Откуда взять АТФ?

(или - где ключ от квартиры где деньги лежат?)

“Элементарно, Ватсон !”:

Реакция 1:  $\text{АДФ} + \text{Ф}_\text{Н} \longrightarrow \text{АТФ} \quad \Delta G > 0$  «реакция интереса»

Реакция 2:  $\text{А} \longrightarrow \text{В} + \text{С} \quad \Delta G < 0$  «оплата»

---

$$\Sigma \Delta G < 0$$

Реакция 2 – это **окисление восстановленных молекул.**

$\Delta G^0 = - nF\Delta E^0$  где  $n$  – число молей  $e^-$  ( $N_A = 6.02 \times 10^{23}$ )  
 $F$  – число Фарадея, 96 487 Кл/моль.

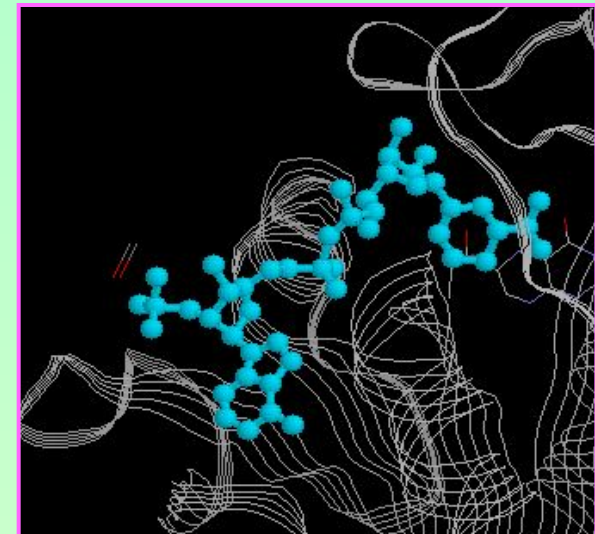
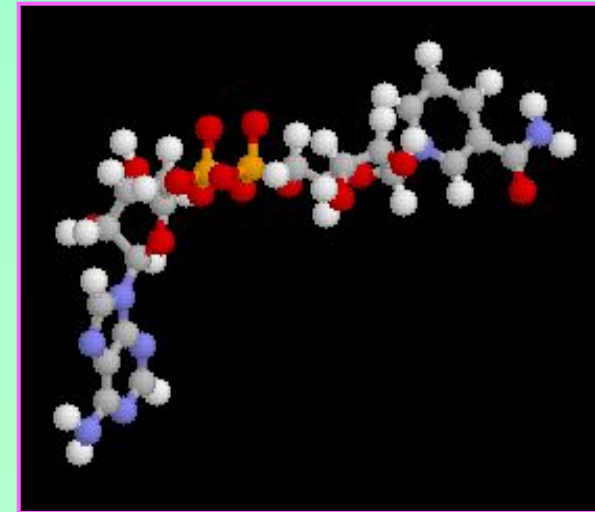
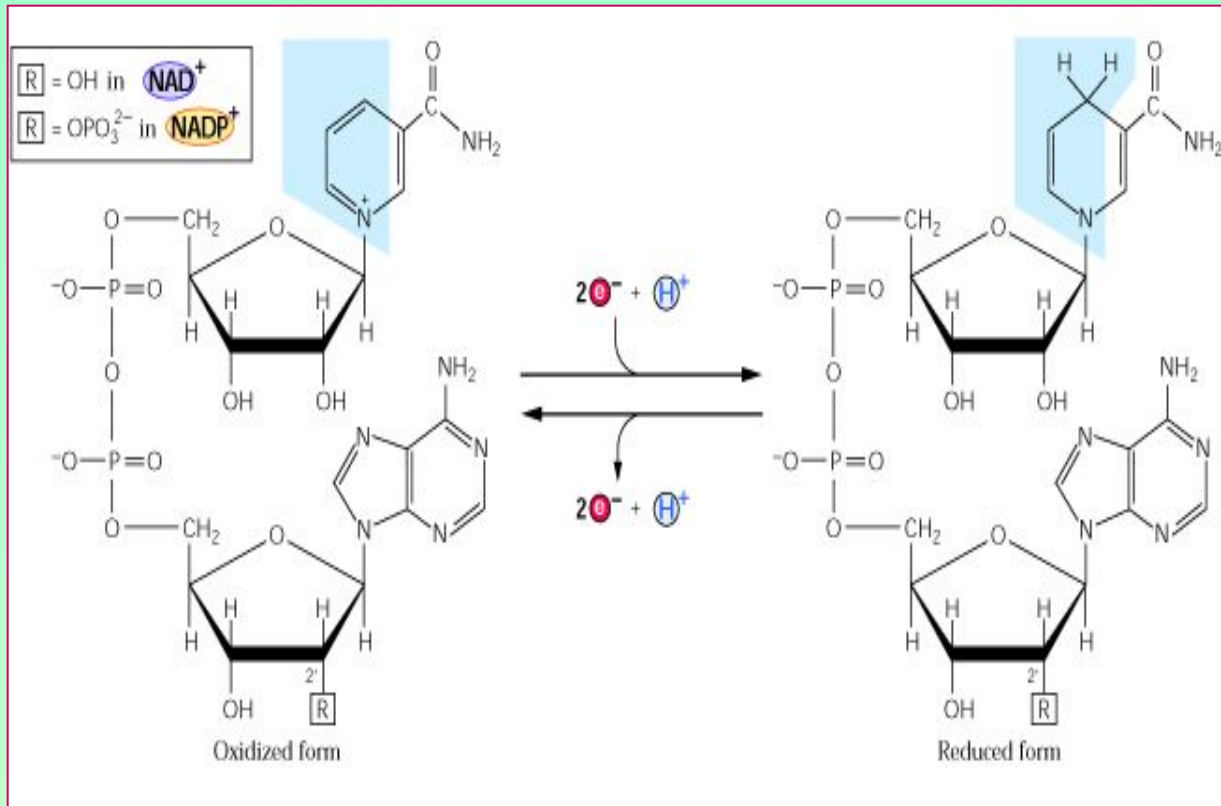
$$\Delta E = 1.0\text{v} \approx 100 \text{ кДж/моль}$$

Реакцию 2 тоже полезно унифицировать – **это окисление НАДН:**



$\Delta E$  окисления НАДН также можно регулировать ее концентрацией - уравнение Нернста

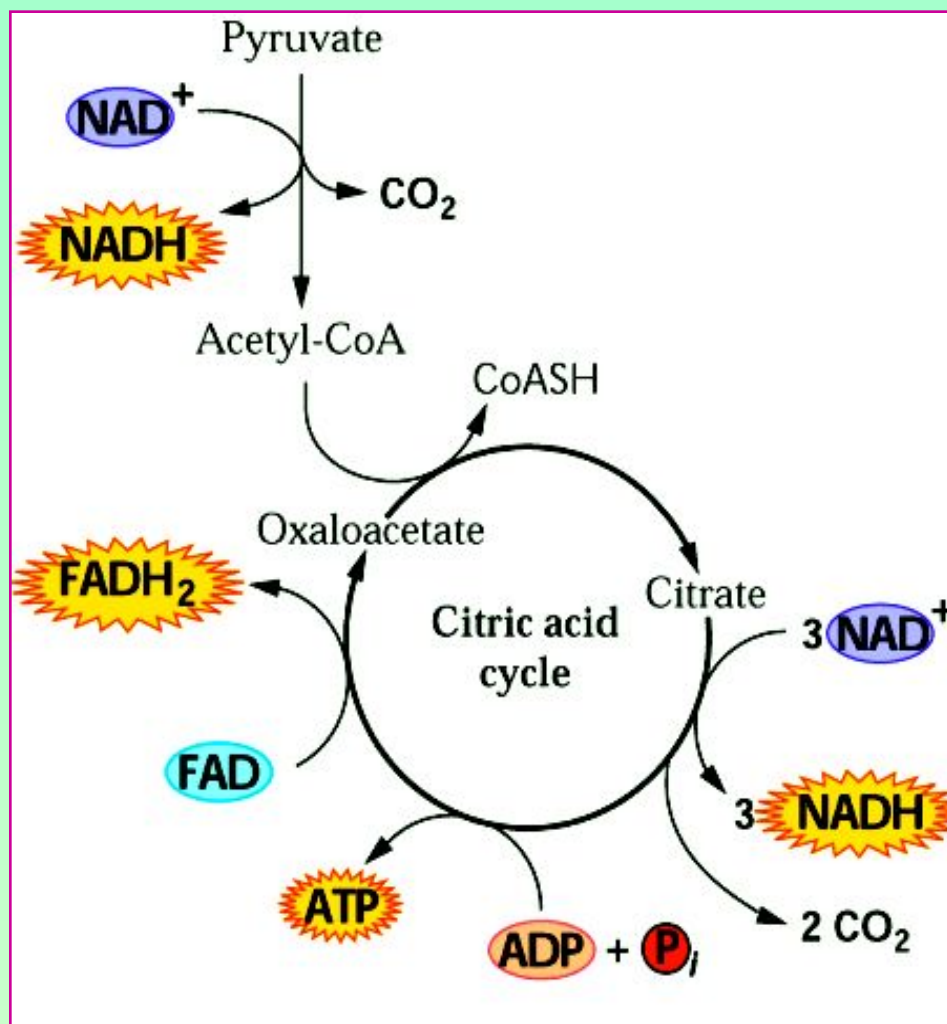
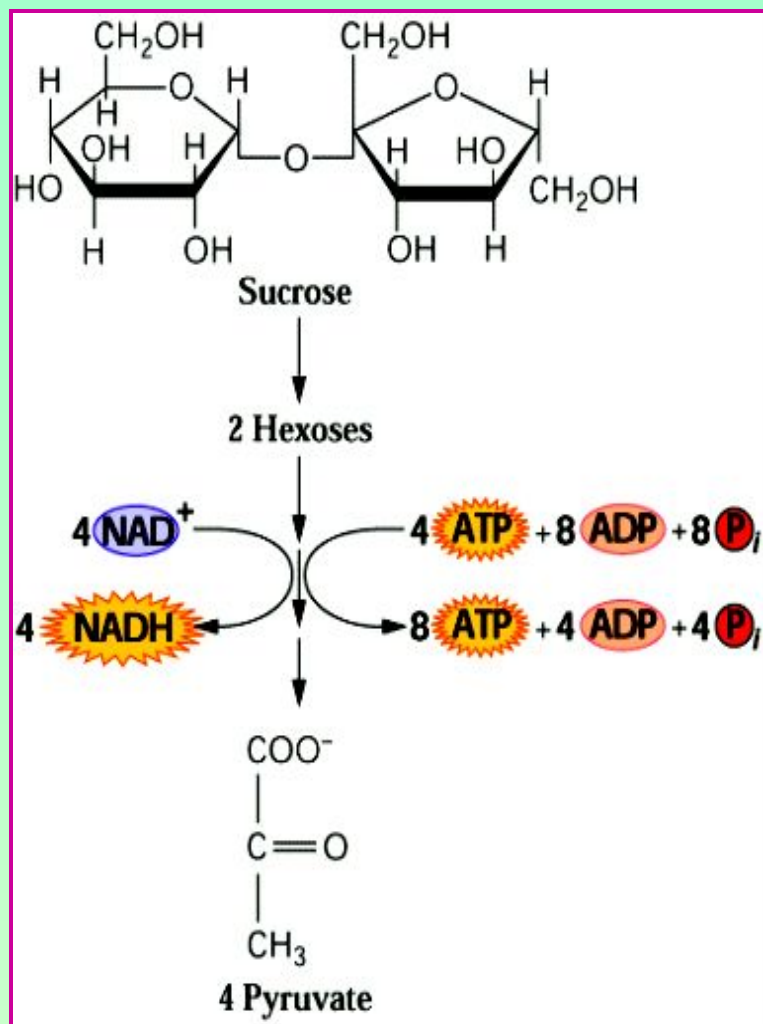
**НАД<sup>+</sup> (NAD<sup>+</sup>) и НАДФ<sup>+</sup> (NADP<sup>+</sup>) – «золотой запас»  
и универсальные «рабочие лошадки» Red-Ox реакций в клетке.**



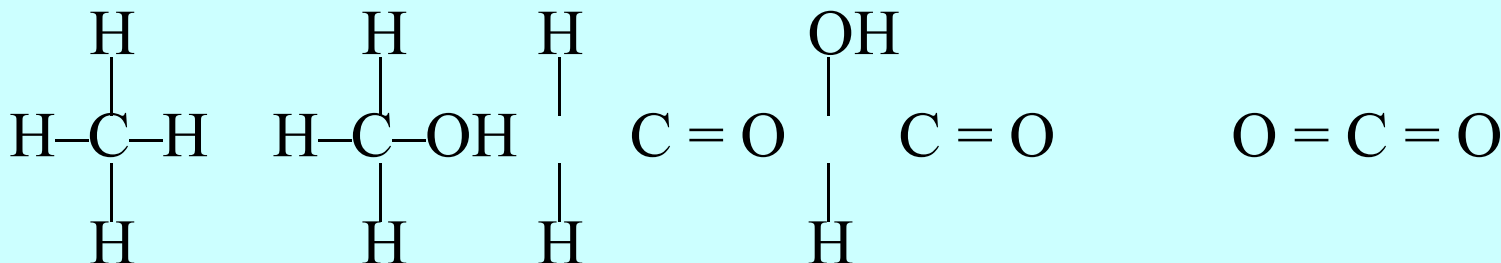
$E^{\circ'} = - 0,32 \text{ v}$

# Откуда взять восстановленный НАДН? (или – как пополнить «золотой запас»?)

НАДН получается за счет окисления восстановленных соединений - например:  
сахарозы – в цитозоле (гликолиз):      пирувата и ацетил-СоА – в митохондриях:



**Чем сильнее окислена молекула, тем меньше энергии она содержит**



**Метан      Метанол      Форм-      Муравьиная      Углекислый газ**  
**(спирт)      альдегид      кислота      (диоксид)**



**Увеличение степени окисленности**



**Увеличение запаса энергии в молекуле**

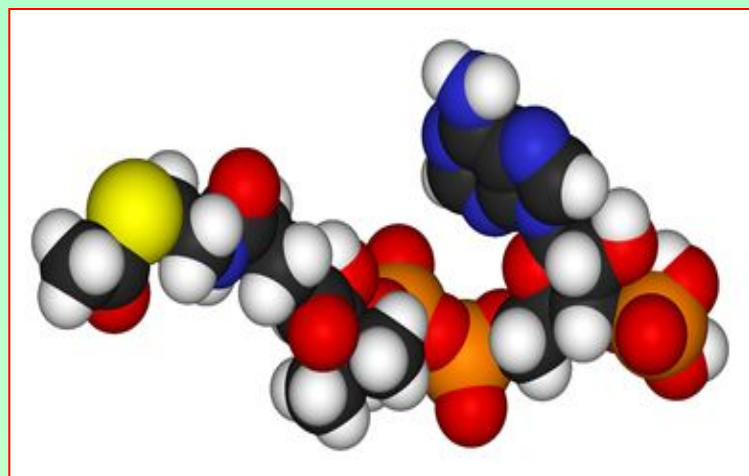
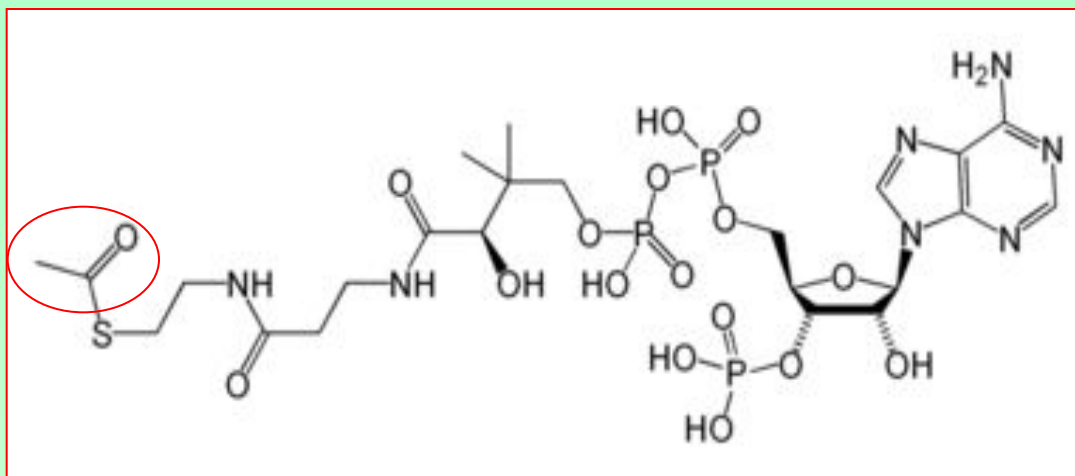
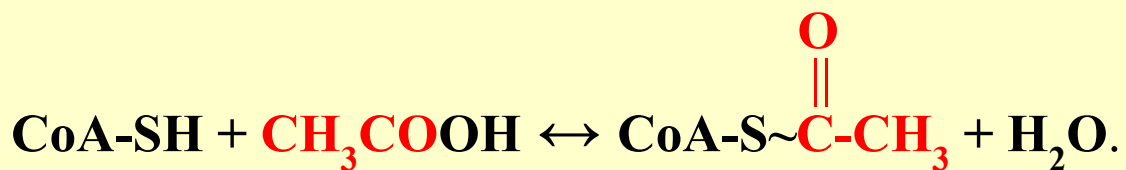
По окислительно-восстановительному потенциалу можно определить уровень энергии молекулы и вероятность реакции

Red-Ох-пара	$E^{\circ}, v$
Пируват/ацетат + $CO_2$	- 0,70
$\alpha$ -кетоглутарат/сукцинат + $CO_2$	- 0,67
$H^+ / 1/2H_2$	- 0,42
НАДФ <sup>+</sup> / НАДФН + $H^+$	- 0,32
НАД <sup>+</sup> / НАДН + $H^+$	- 0,32
Пируват/ лактат	- 0,19
Оксалоацетат/ малат	- 0,17
Фумарат/ сукцинат	+ 0,03
Дегидроаскорбат/ аскорбат	+ 0,08
$1/2 O_2 / H_2O$	+ 0,82

**Окисляемый углеводный компонент тоже полезно унифицировать...**

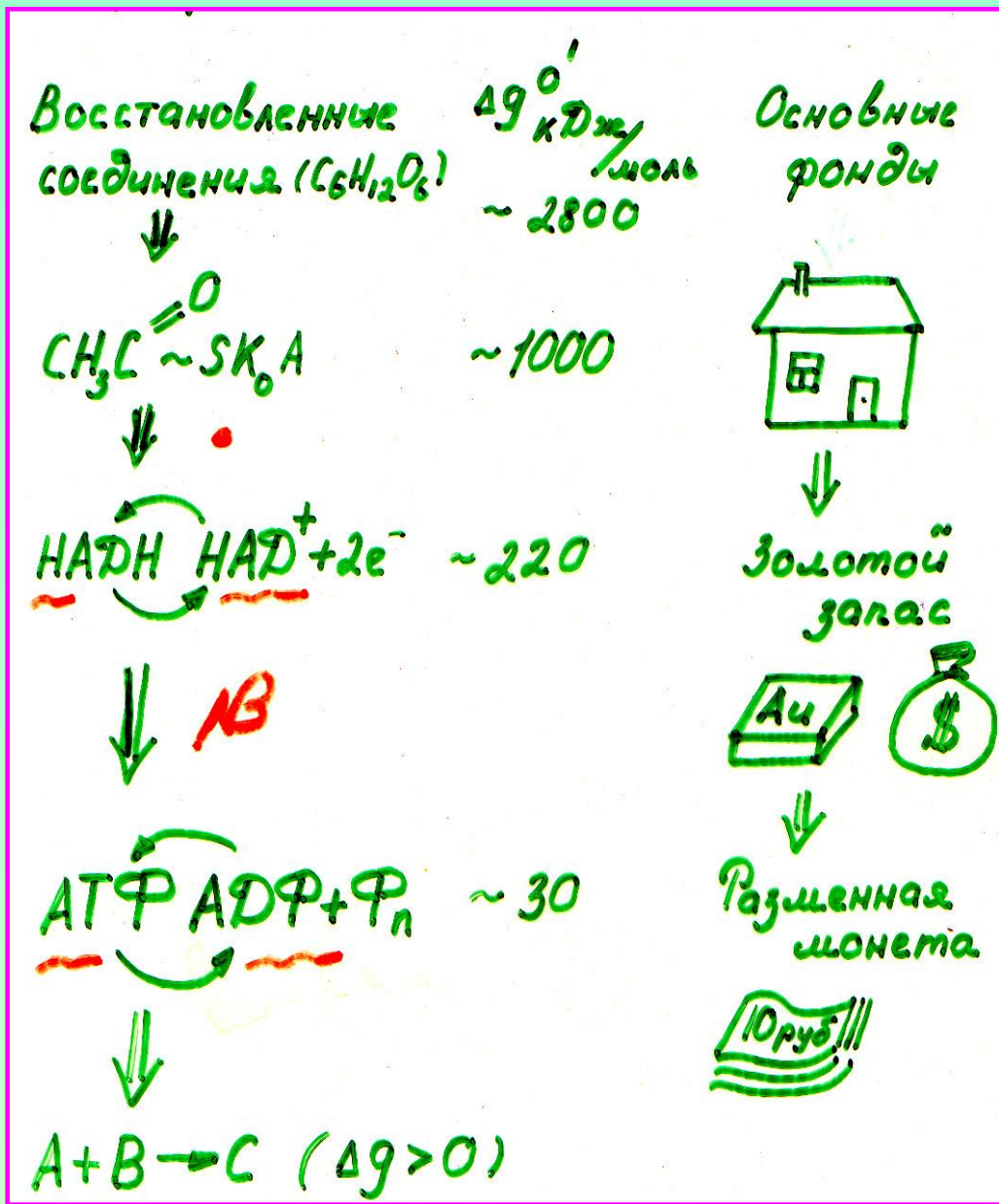
**Ацетил-кофермент А (Acet-CoA) – восстановленный углеводный фрагмент, который окисляется в митохондриях для восстановления НАДН**

**Кофермент А - универсальный переносчик и “активатор” ацильных групп**



**Пантетеин (пантотевая к-та + β-аланин + цистеамин) + АДФ-3Ф**

# Биоэнергетика: иерархия



Для валютных операций нужны обменные пункты..



Для сопряжения окисления НАДН с синтезом АТФ необходима особая форма запасаения энергии – на мембране.

Что-то вроде конденсатора, но гораздо лучше...

Градиент электрохимического потенциала протонов на мембране

$$\Delta\mu_{\text{H}} = F\Delta\varphi + RT \ln \frac{[\text{H}^+]_{\text{p}}}{[\text{H}^+]_{\text{n}}}$$

$$\Delta\mu_{\text{H}} = F\Delta\varphi - RT\Delta p_{\text{H}}$$

$\Delta\varphi$

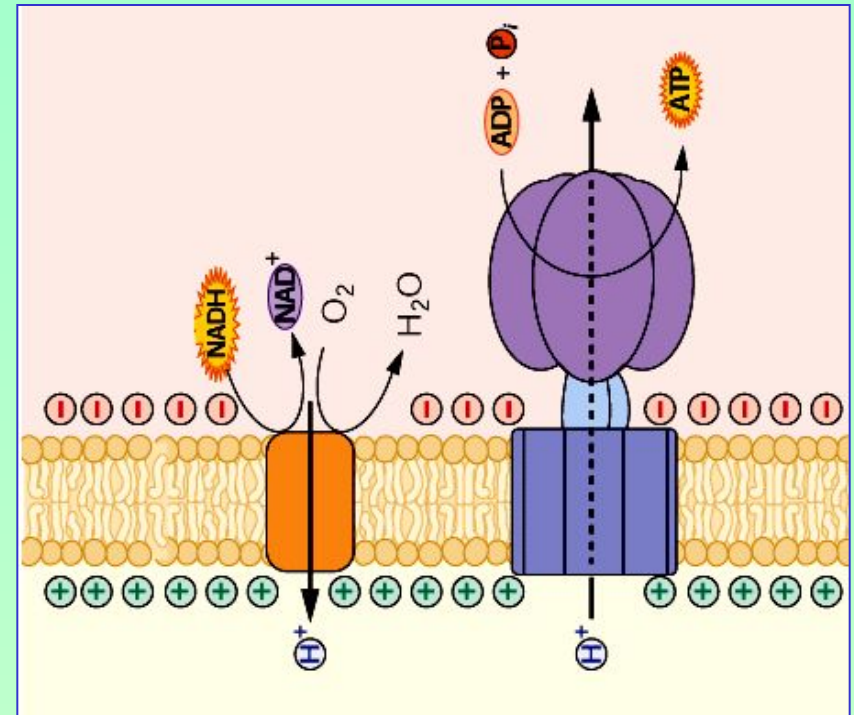
$$\Delta p = \Delta\varphi - 0.06\Delta p_{\text{H}}$$

протон-движущая сила

$\Delta\varphi$  - электрическая составляющая

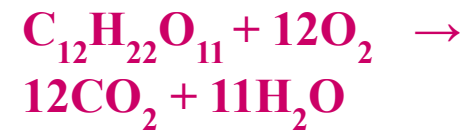
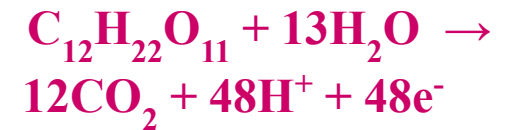
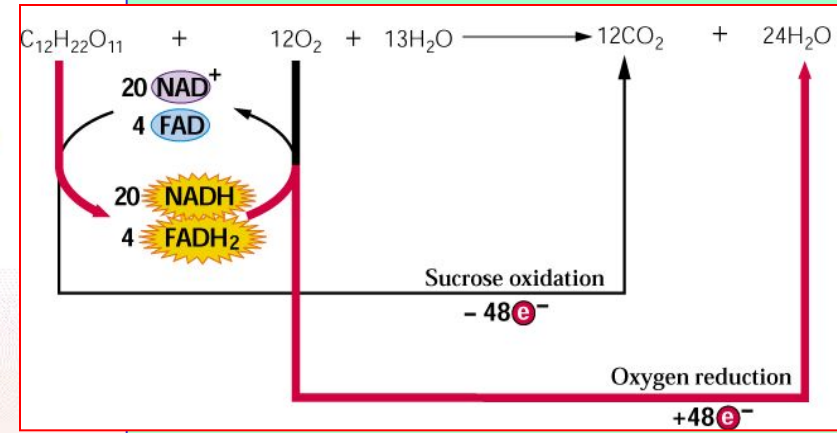
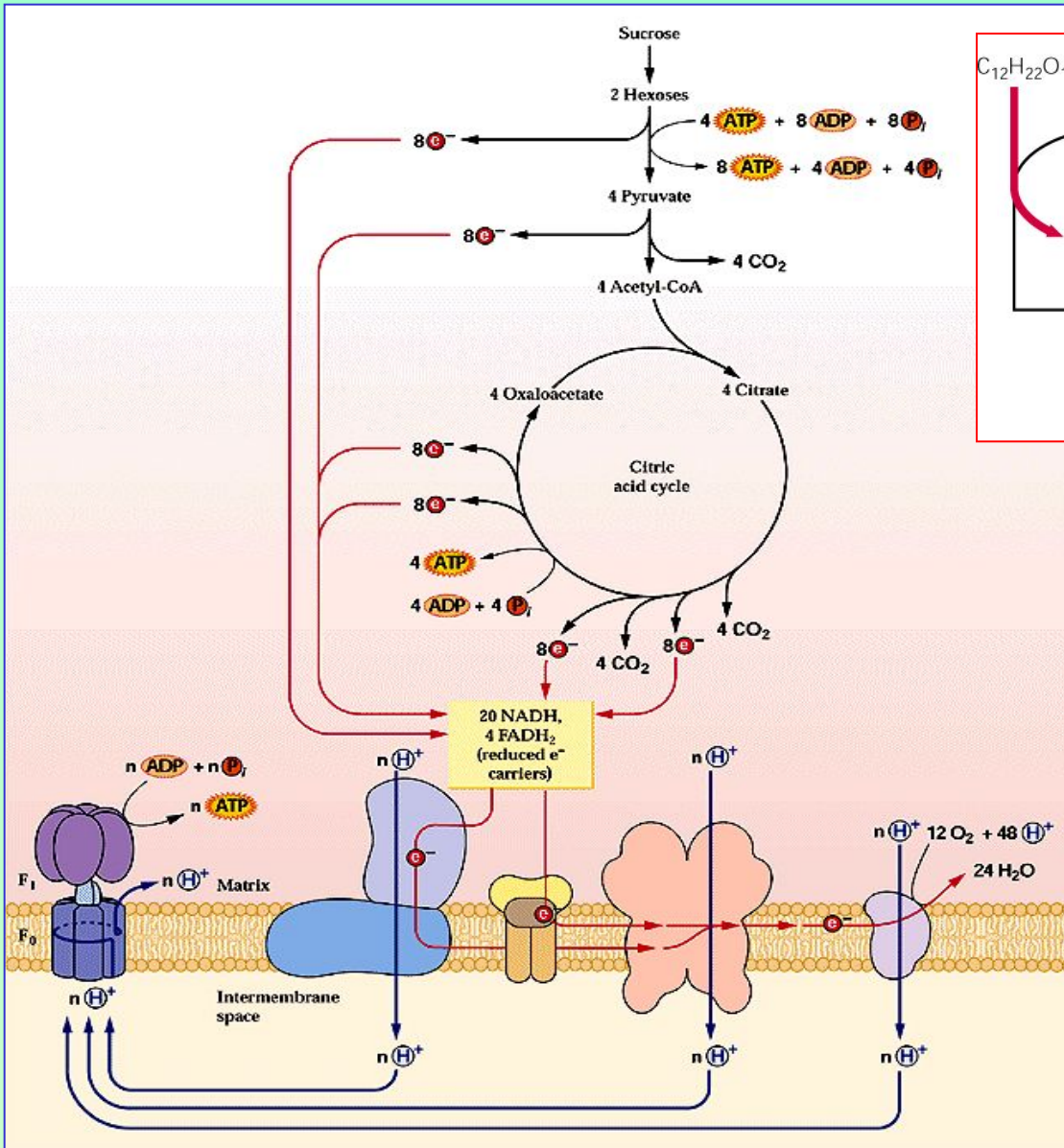
$\Delta p_{\text{H}}$

$\Delta p_{\text{H}}$  - химическая составляющая

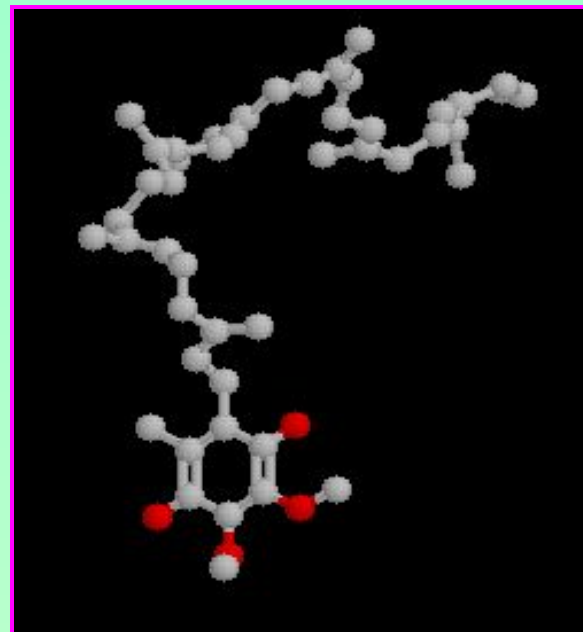
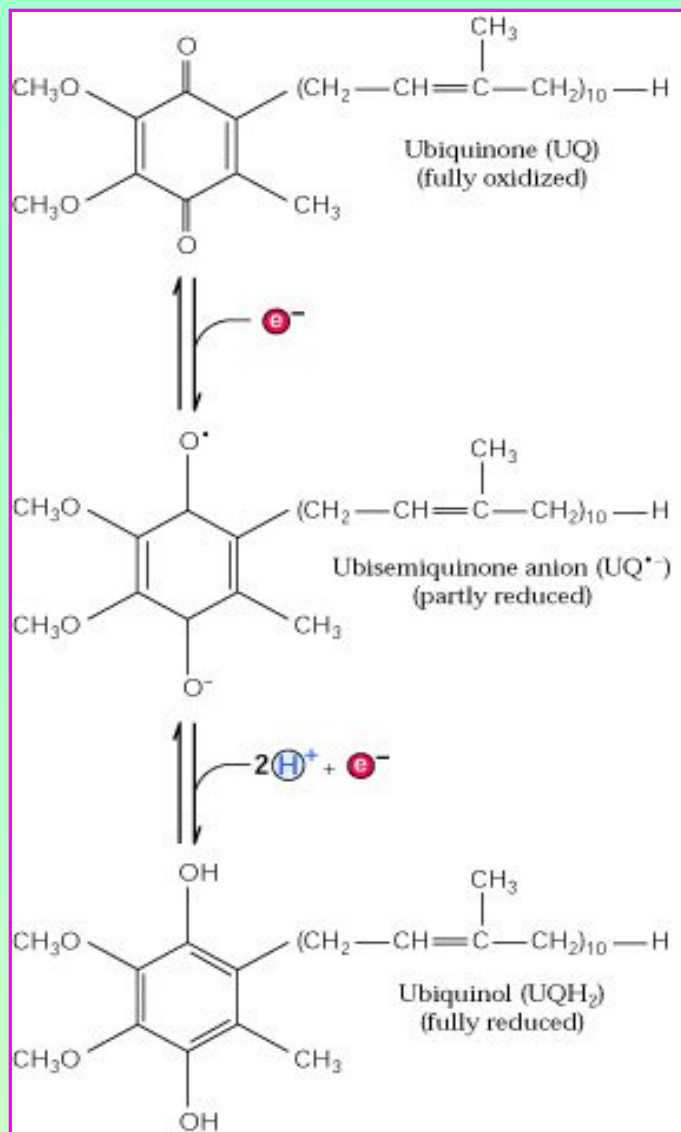


1 ед.  $\Delta p_{\text{H}} = 60\text{mV} = 5,7 \text{ кДж/моль} = 1,4 \text{ ккал/моль}$

# Результат: энергетическая система клетки - дыхание

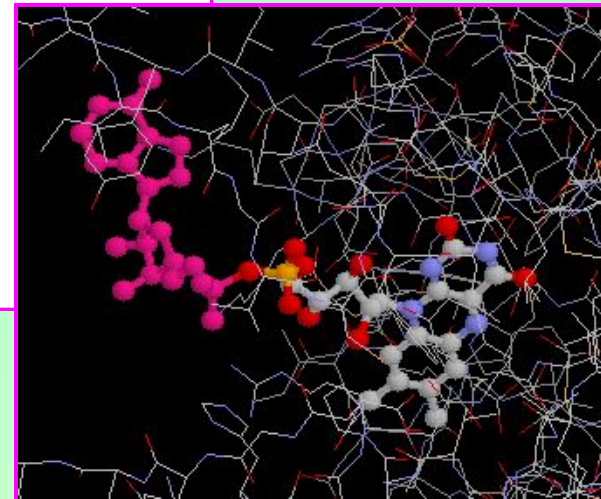
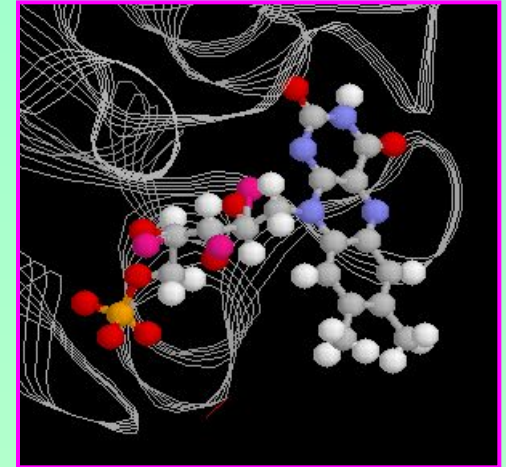
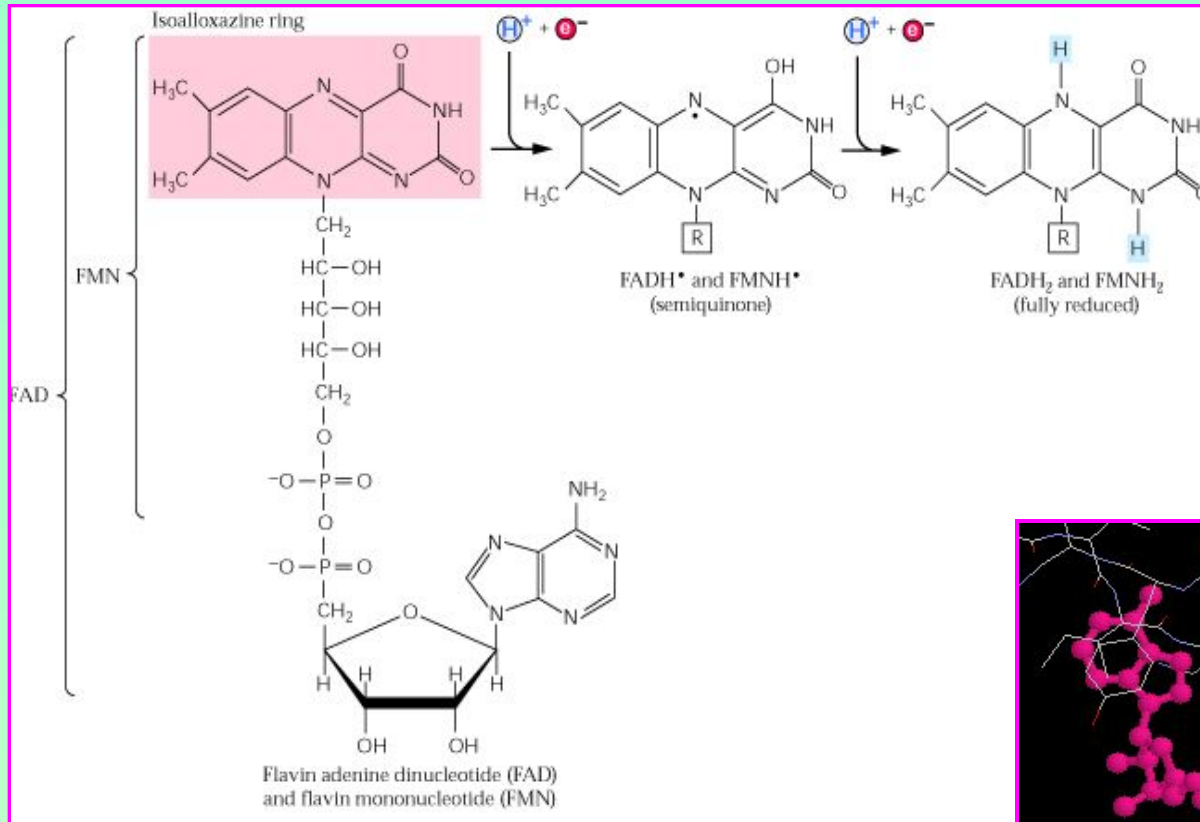


**Хиноны (убихиноны и пластохиноны) - липофильные молекулы с Red-Ox свойствами: перенос  $2e^- + 2H^+$**



**$E^{\circ}$ : от 0,0 до +0,10 v**  
**(в связанном виде – до -0,3 V)**  
**в среднем – около 0 v**

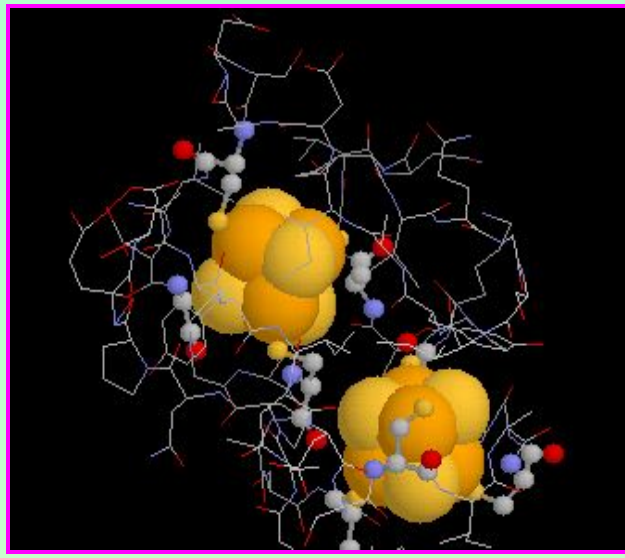
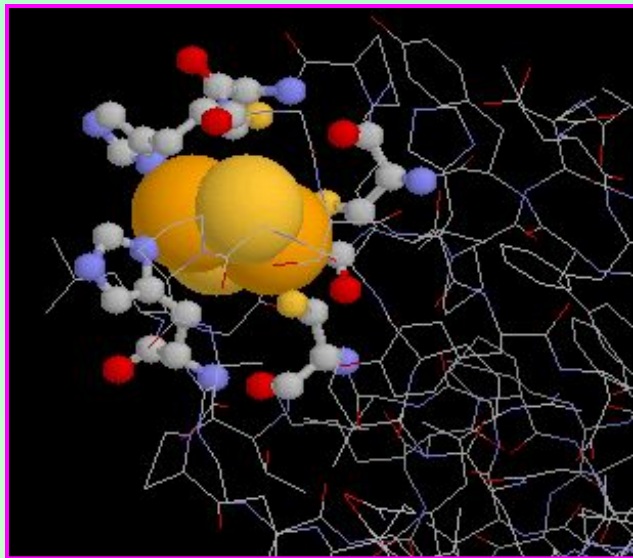
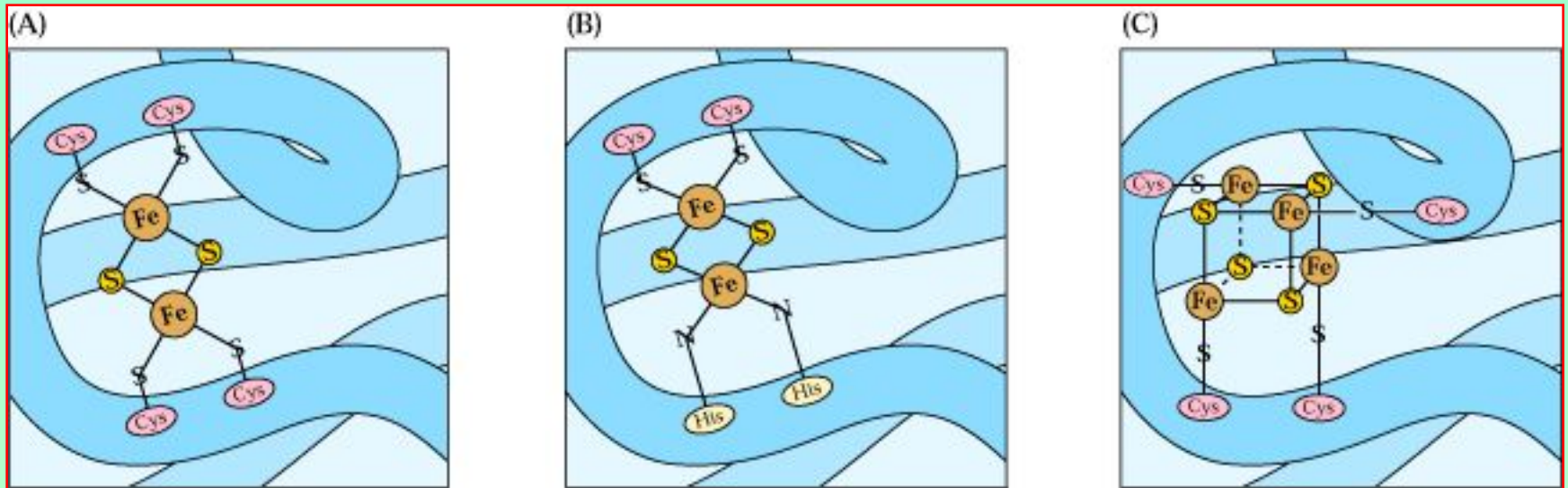
**Флавинадениндинуклеотид (ФАД, FAD) и флавинмоноклеотид (ФМН, FMN) - компоненты многих Red-Ox ферментов: перенос  $2e^- + 2H^+$**



**$E^0$  : от -0,5 до +0,2 v**

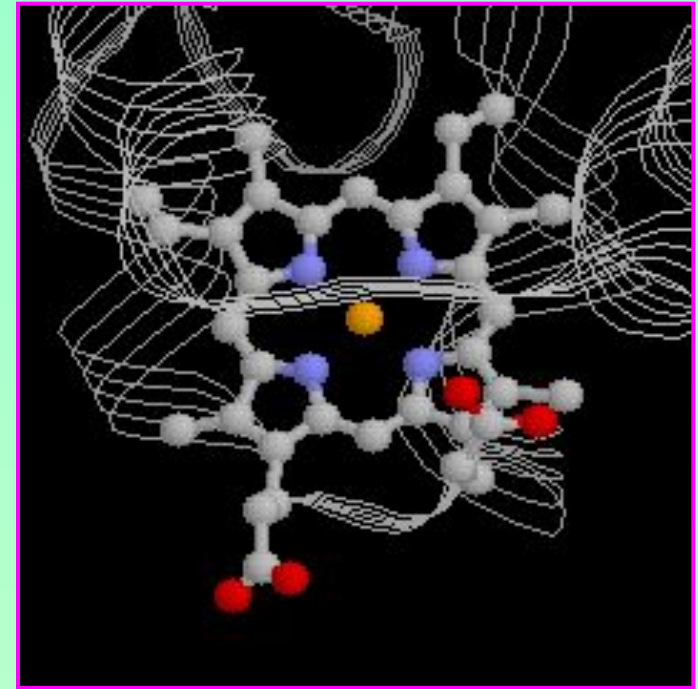
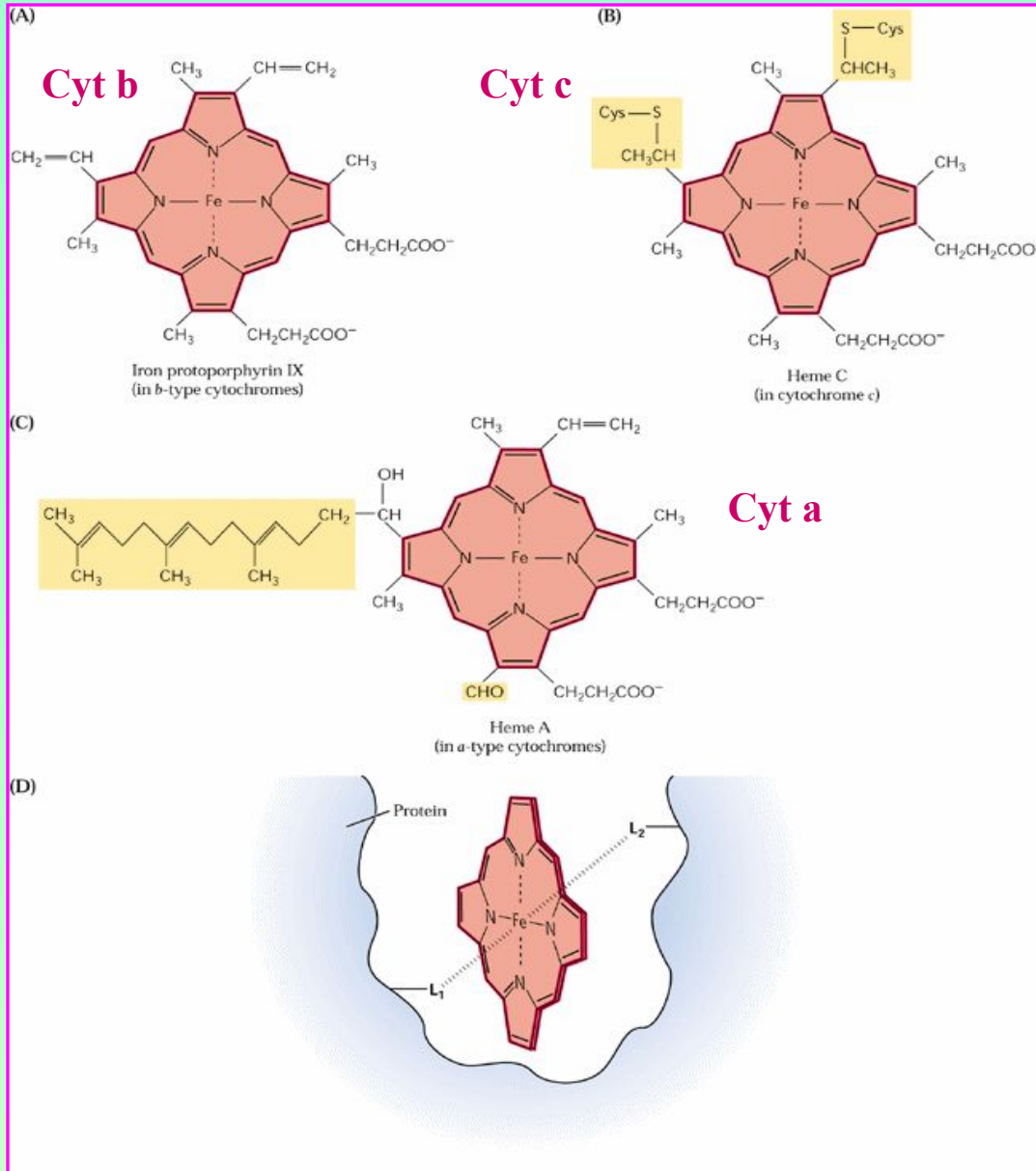
в зависимости от белка,  
стабилизации кольца, резонанса

# Железо-серные белки - 2Fe-2S и 4Fe-4S: перенос только $e^-$



$E^{\circ'}$ :  
от  $-0,42V$  (Fd)  
до  $+0,35V$   
(Fe-S бел. Риске)

# Гемы - коферменты цитохромов: перенос только $e^-$



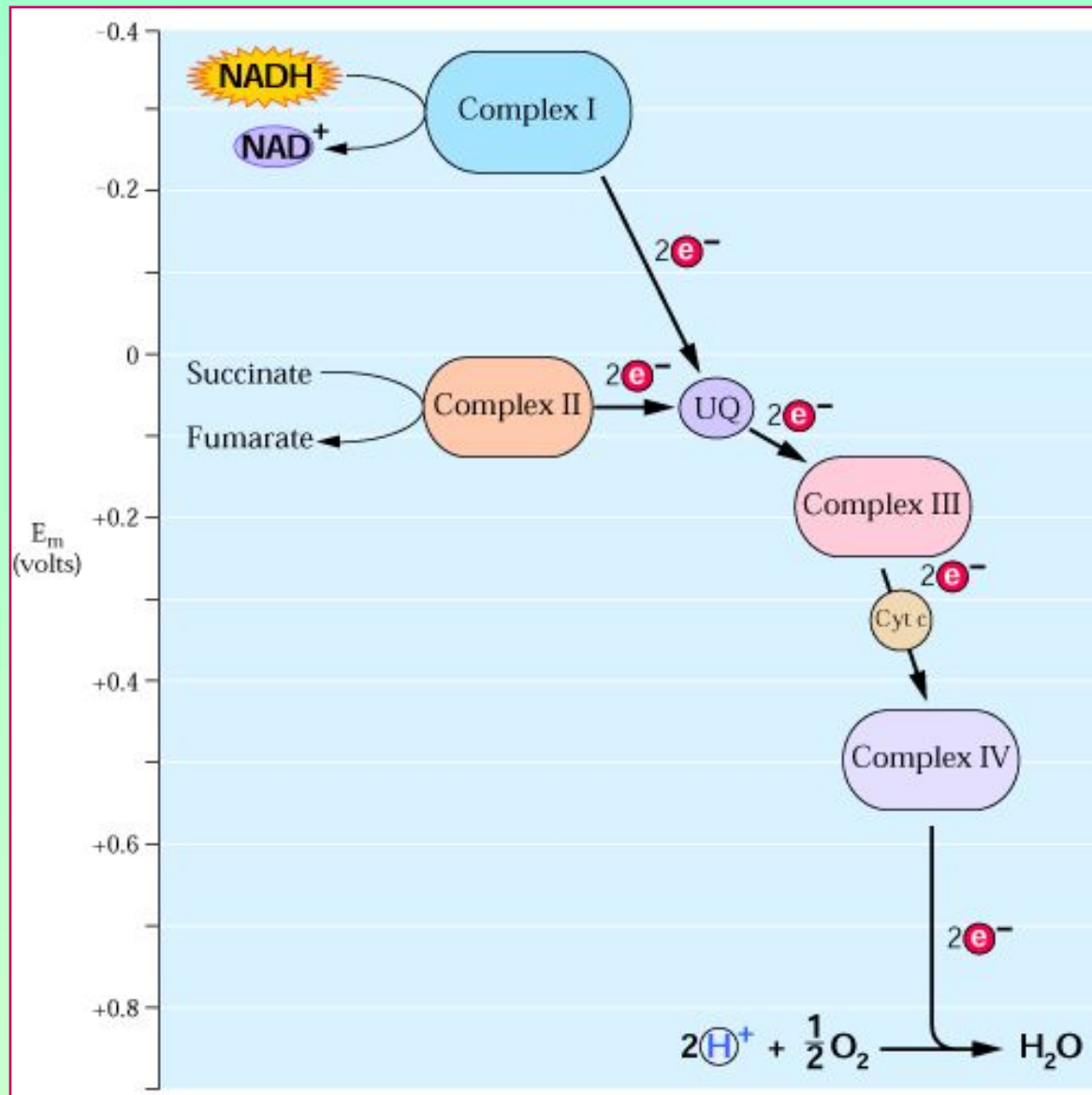
$E^{\circ}$ :  
от  $-0,18 \text{ V}$  (cyt  $b_6$ )  
до  $+0,55 \text{ V}$  (cyt  $a_3$ )

Переносчики  $e^-$  в ЭТЦ выстраиваются согласно своим  $E^{o'}$  –  
«под горку»

**НАДН** → **ФП (ФМН)** → **FeS (min 5шт)** → **UQ(пул)** →  
-0,32v      -(0,3 – 0,1)v      -(0,37-0,02)v      0v

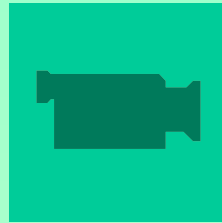
→ **цит b** → **FeS** → **цит c<sub>1</sub>** → **цит c** → **цит a-a<sub>3</sub>** → **O<sub>2</sub>**  
0.1v      0,28v      0,22v      0,25v      0,29-0,55v      0,82v

**Общая схема дыхательной ЭТЦ: четыре белковых комплекса, объединяемые подвижными переносчиками e<sup>-</sup>**

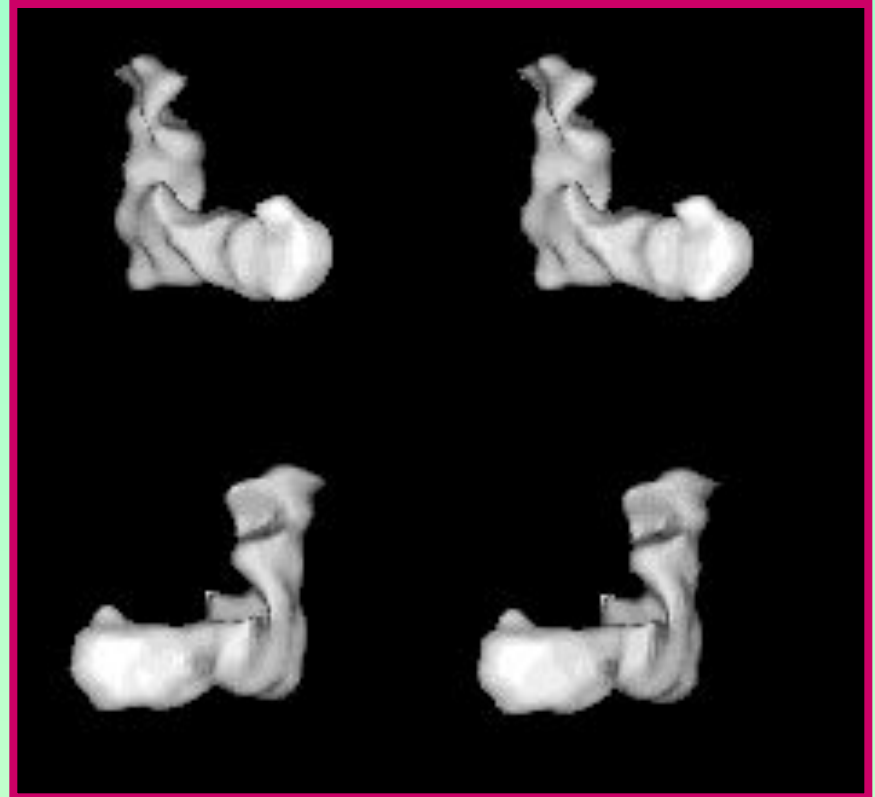
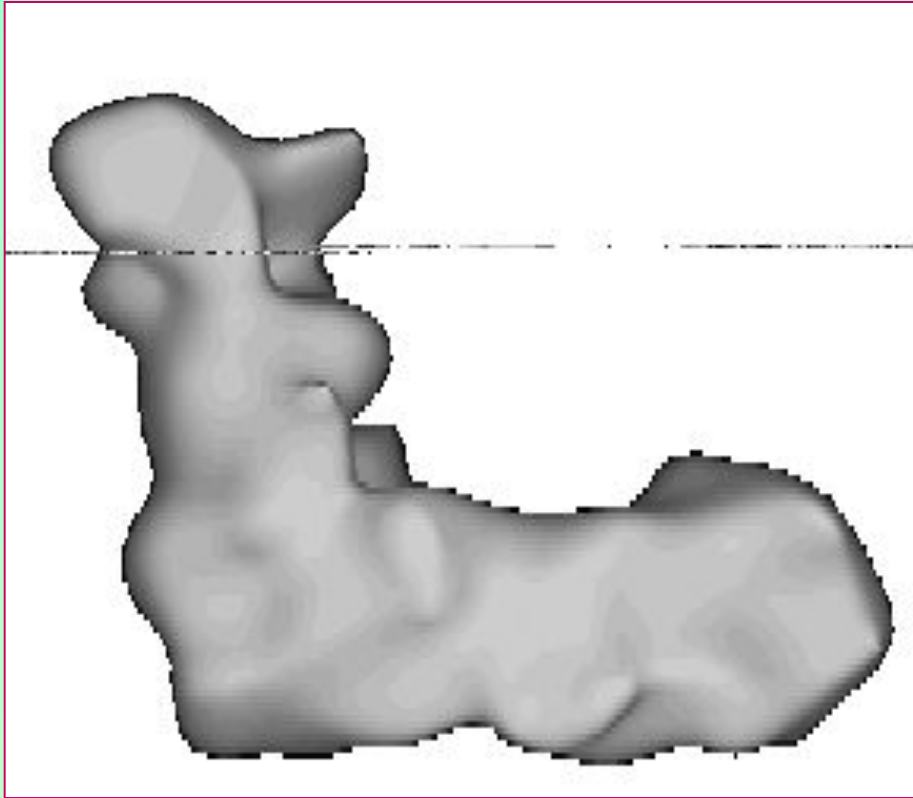




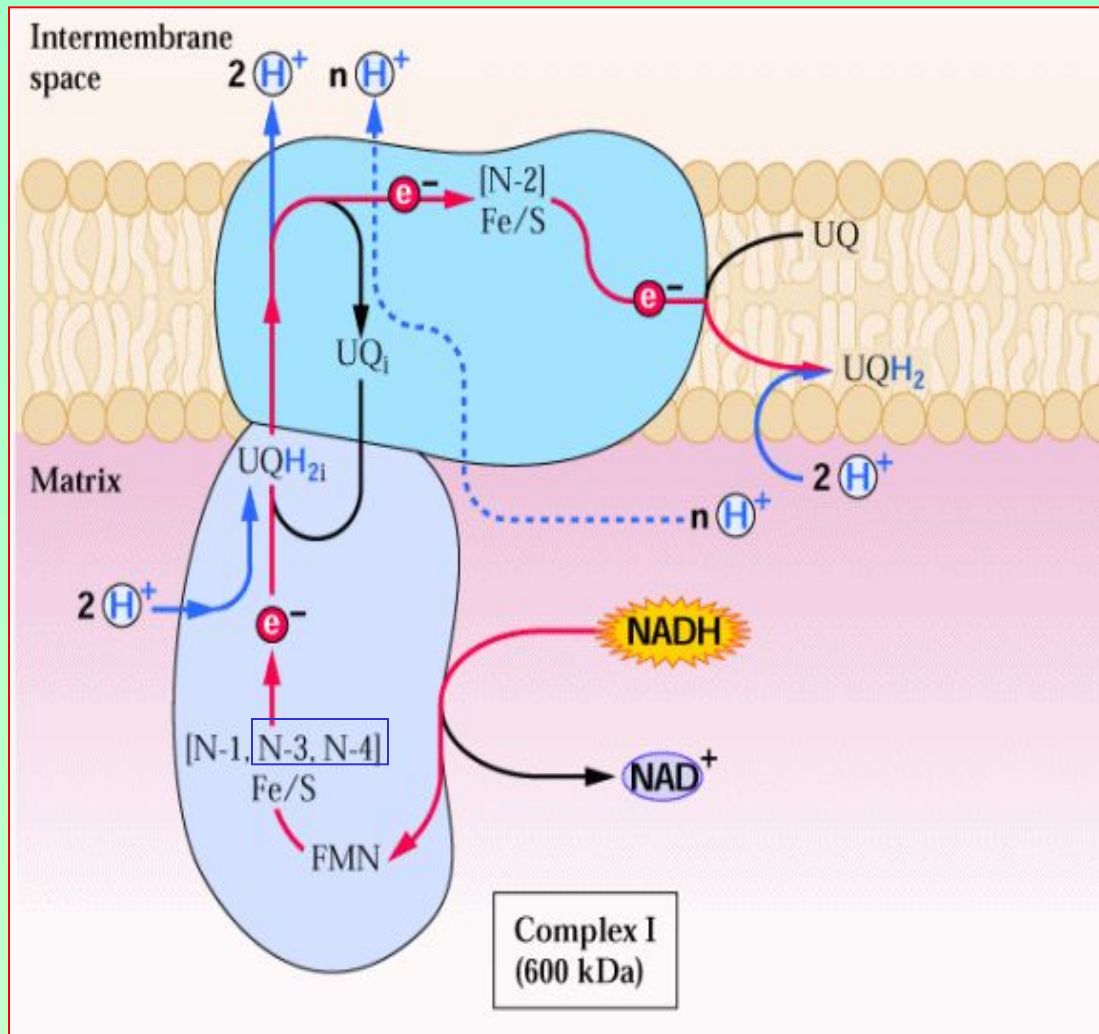
# Результат: энергетическая система клетки - дыхание



# Комплекс I: НАДН-дегидрогеназа. Старый башмак...



# НАДН-дегидрогеназа: принцип работы



**М.в. 600-900kDa**

До 40 белков (min – 14)

**I субкомплекс «голенище»:**

- **Флавопротеин** -3 белка 51, 24 и 10 kDa, содержат ФМН, 2 2Fe2S-центра (N1)

- **Железопро테인** – 6 белков 75, 49, 30, 18, 15 13 kDa, 3 4Fe4S-центра (N3, N4)

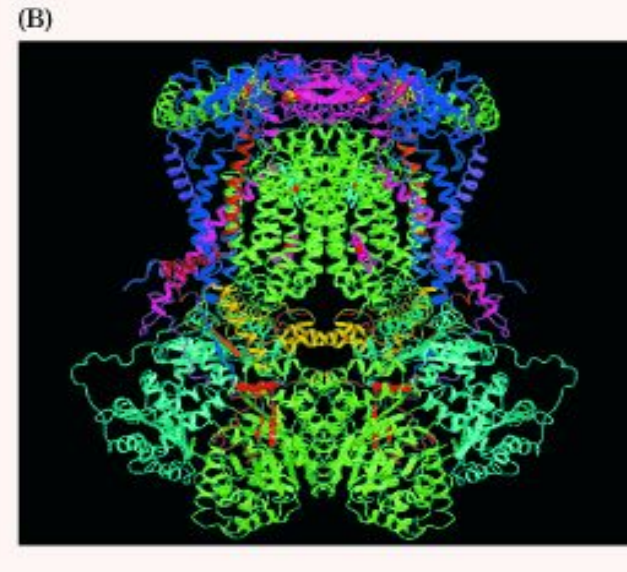
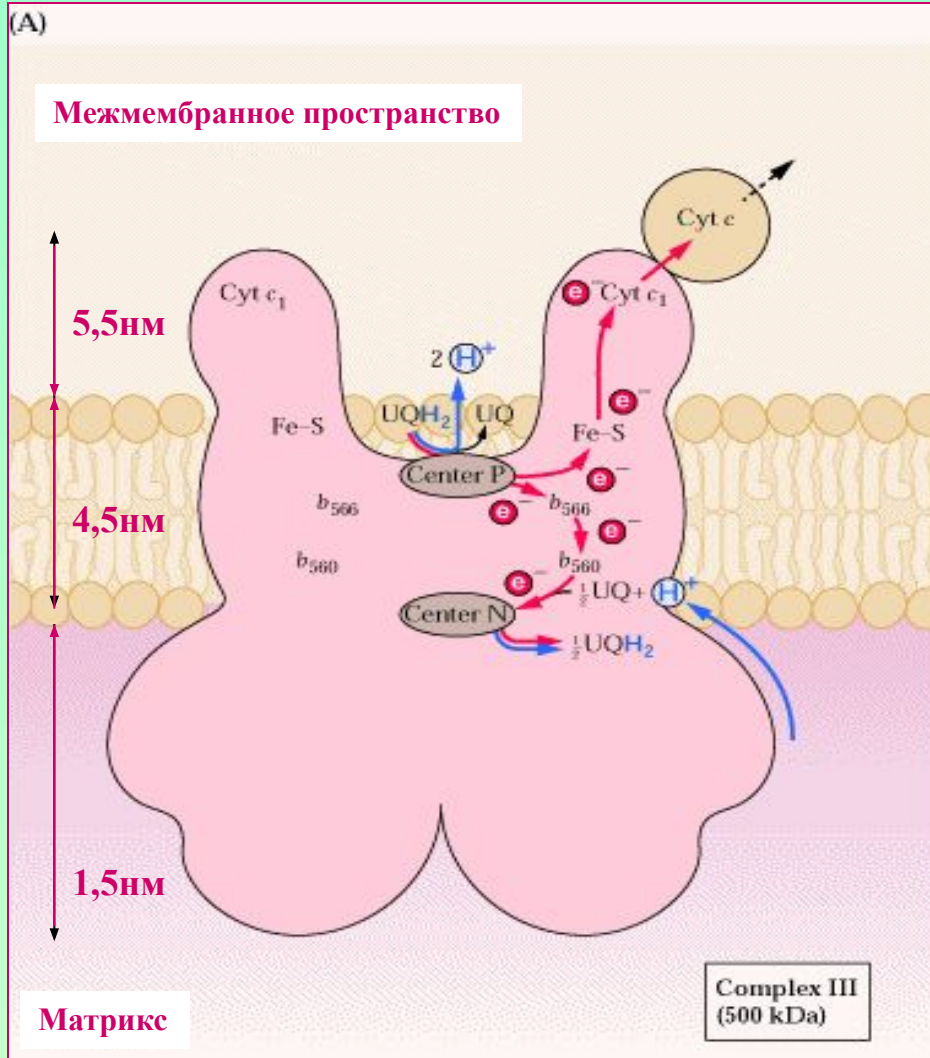
**II субкомплекс «подошва»:**  
4Fe4S-центр (N2).

**Кодирование:**

в ядре – 7 белков - Fr, Ir  
в м-геноме – 7 белков

$$\Delta E = -0,32v - 0v \approx 0,3v$$

# Комплекс III: КоQН<sub>2</sub>:цитС-редуктаза; цитохром В<sub>6</sub>С-комплекс

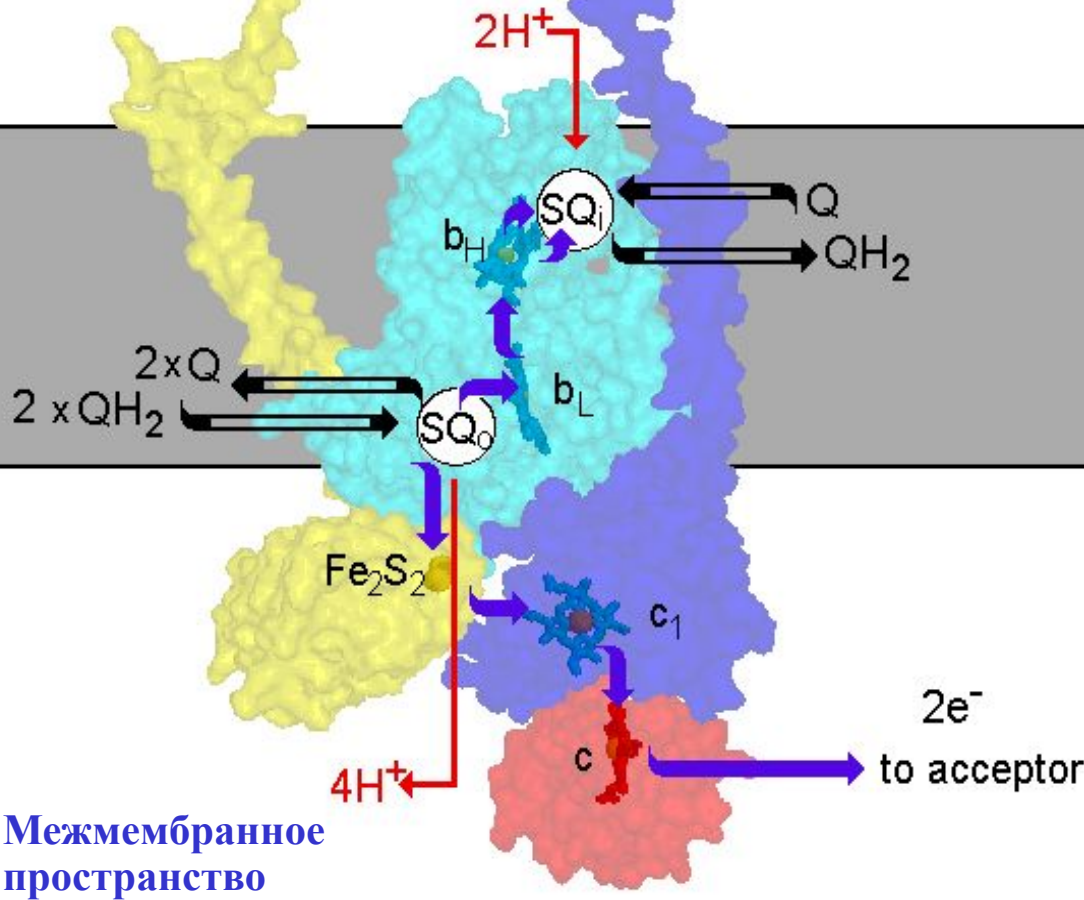


**Структура:** димер,  
 мономер - до 11 белков,  
 min – 3 белка:  
**Cyt b** (2 гема b<sub>L</sub> и b<sub>H</sub>), 45kDa  
**FeS-белок** (2Fe2S), 21,5kDa  
**Cyt c<sub>1</sub>**, 27kDa, 240а-к

$E_0'$ : b<sub>L</sub> -0,04v, b<sub>H</sub> +0,04v, FeS-белок +0,28v, Cyt c<sub>1</sub> +0,22v, Cyt c +0,25v

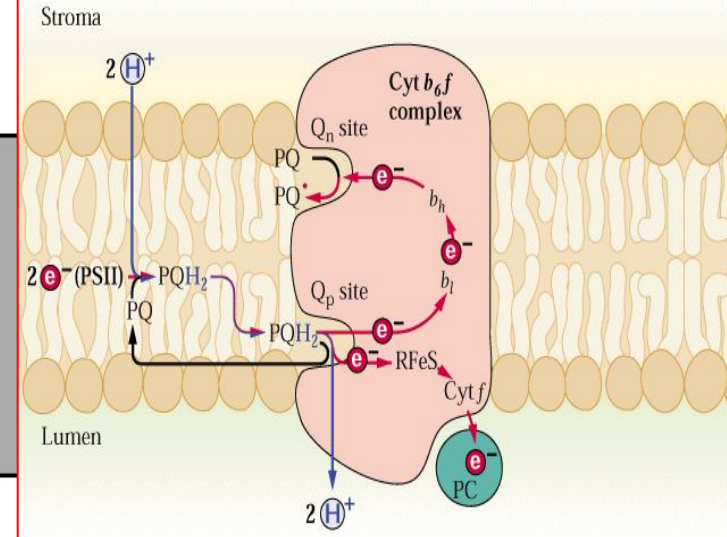
# Белковый состав $\text{cyt-}b_6\text{-}f_1$ -комплекса и работа Q-цикла (в хлоропластах – аналогично, но об этом позже...)

Матрикс

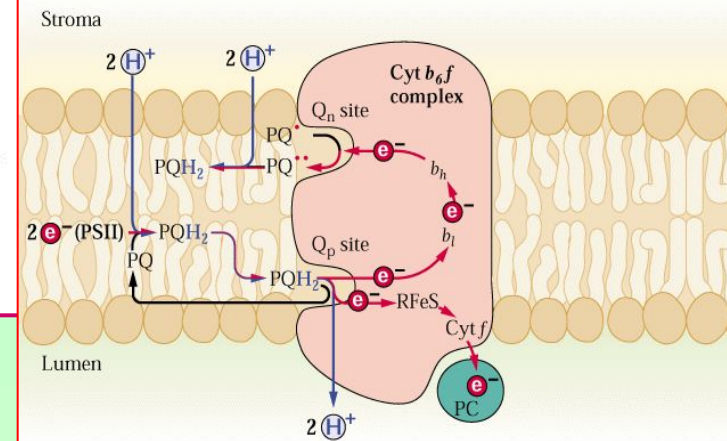


$$\Delta E = 0 - 0,25v = 0,25v$$

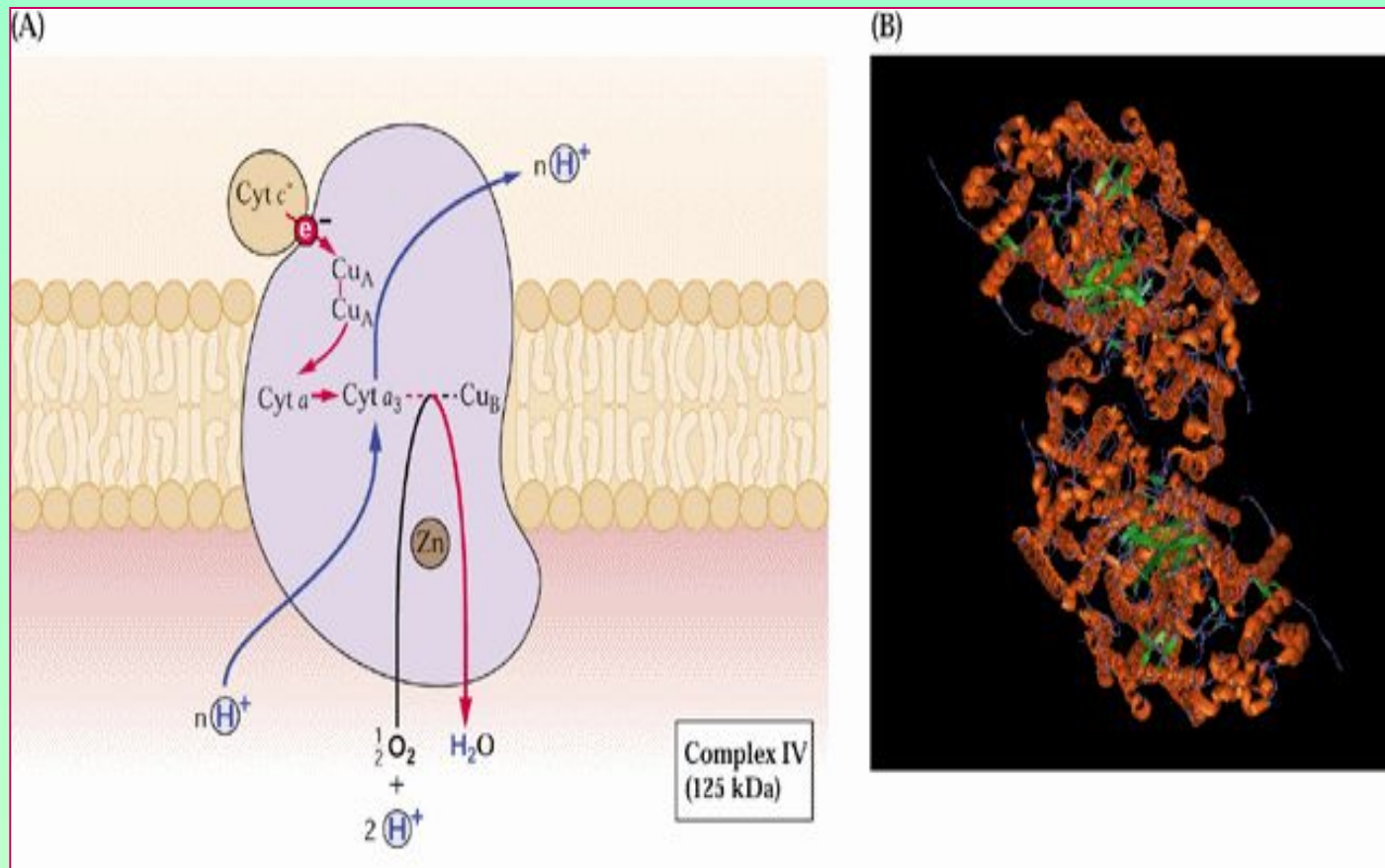
(A) First turnover



(B) Second turnover



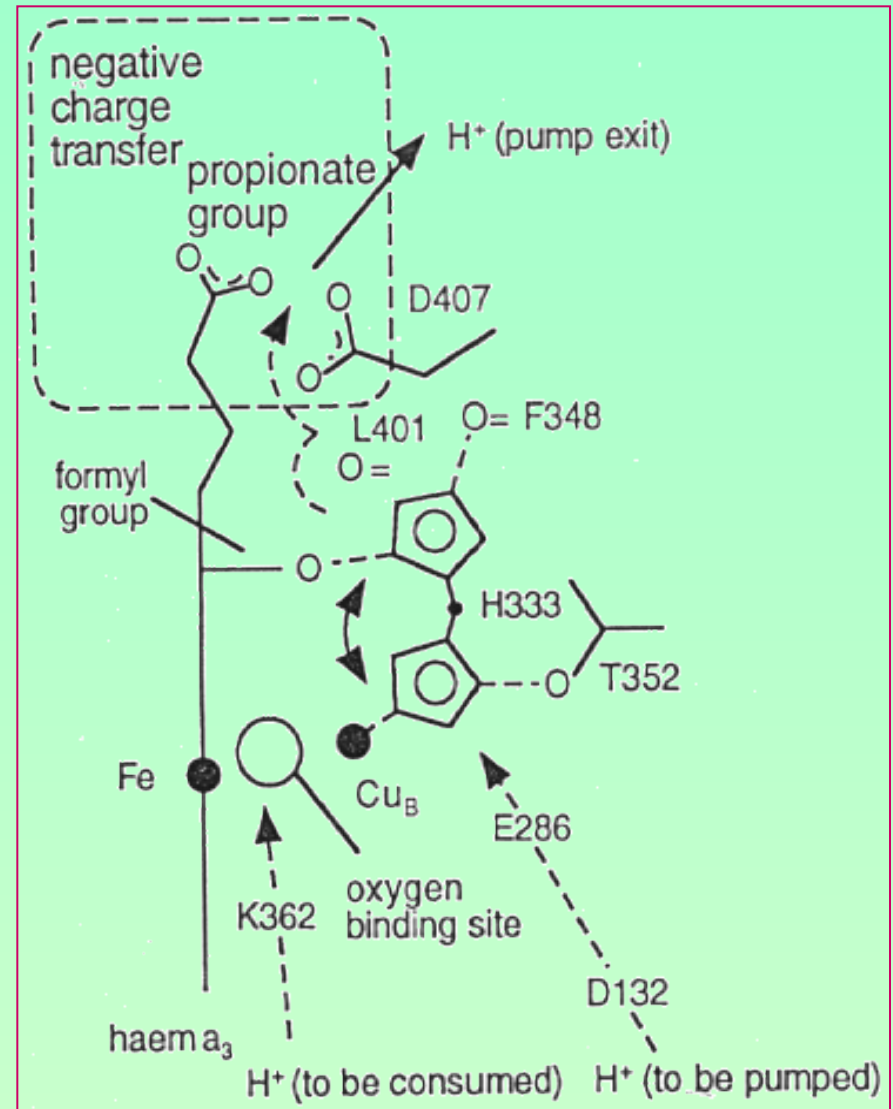
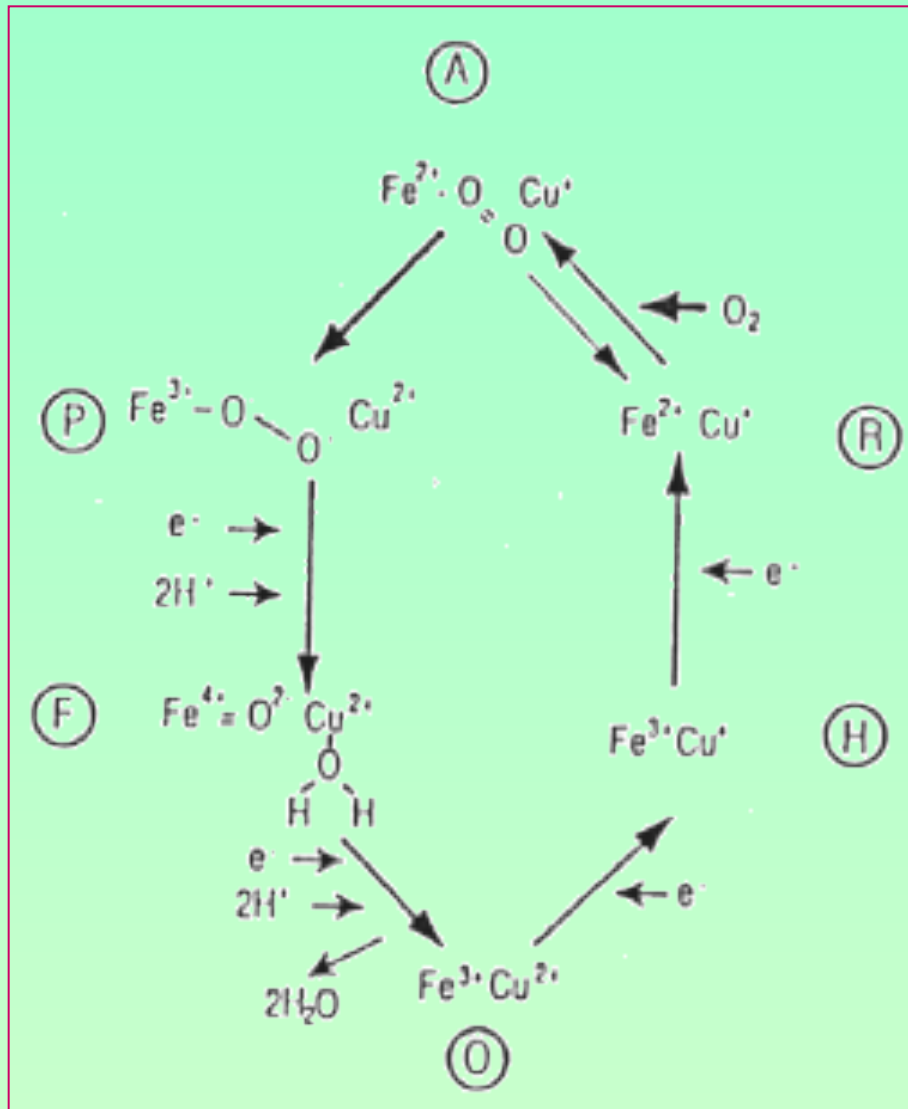
## Комплекс IV: цитохром a-a<sub>3</sub>, цитохромоксидаза



$$\Delta E = 0,25\text{v} - 0,82\text{v} \approx 0.55\text{v}$$

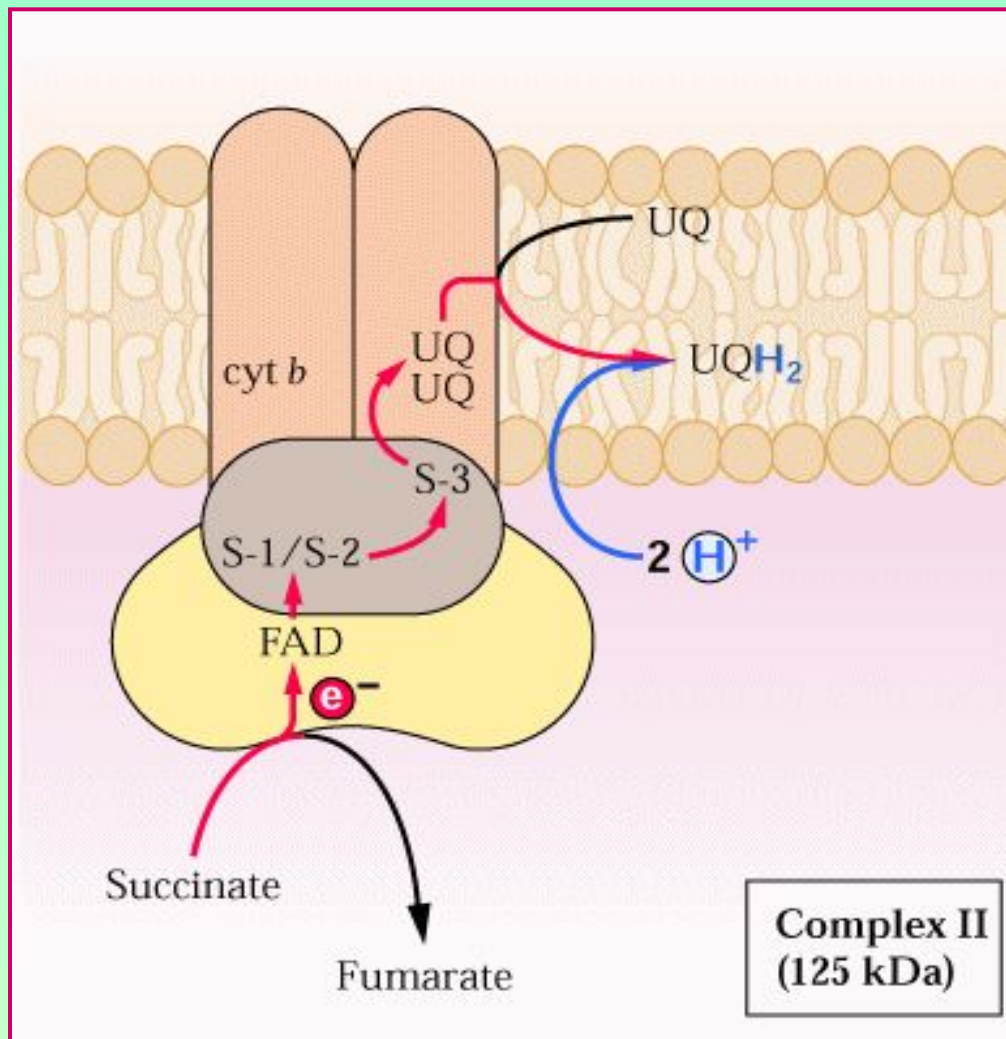
**Структура: димер.** Мономеры: 3 больших полипептида, кодируются в м-геноме: I - 57, II - 26 и III - 30kDa, 9 небольших белков ядерного кодирования. 4 Red-Ox центра: два гема a (a и a<sub>3</sub>) и два Cu-центра: Cu<sub>A</sub> (2атома) и Cu<sub>B</sub>. Гемы и Cu<sub>B</sub> – на I белке, Cu<sub>A</sub> – на II.

# Предполагаемая схема работы цитохрома a-a<sub>3</sub>



## Комплекс II: Сукцинатдегидрогеназа.

Единственный фермент цикла Кребса, встроенный в мембрану митохондрий..



**Свойства:** 4 субъединицы  
**SDH1**, 67kDa, FAD,  
**SDH2**, 28kDa, 3FeS центра  
**SDH3**, 20kDa, гем cyt<sub>b</sub><sub>560</sub>  
**SDH4**, 16.5kDa

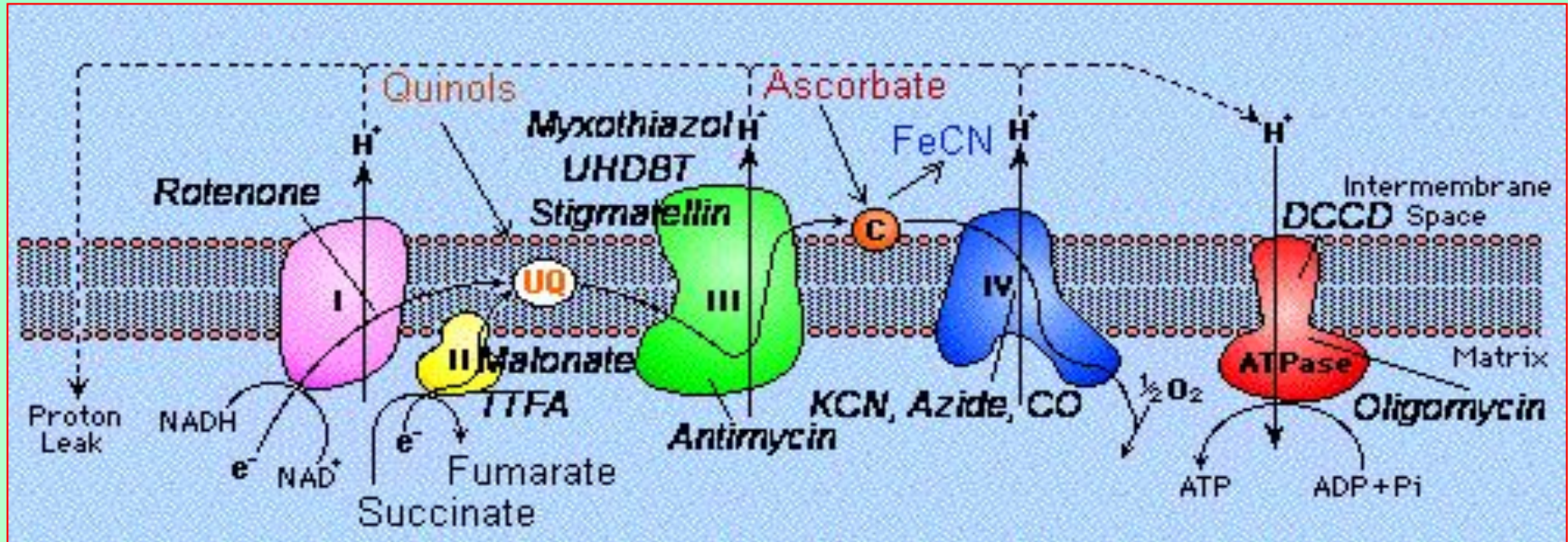
**Зачем нужен комплекс II ?**  
**Вход e<sup>-</sup> в ЭТЦ от соединений с разным уровнем запаса энергии:**  
E<sub>o</sub><sup>3</sup> фумарат/сукцикат +0,03v  
- для работы комплекса I не хватает...

Но передать электроны на убихинон – вполне..

У ряда водорослей и печеночников 3 субъединицы кодируются в геноме митохондрий.



Итак, общая схема дыхательной ЭТЦ: четыре белковых комплекса, объединяемые подвижными переносчиками  $e^-$

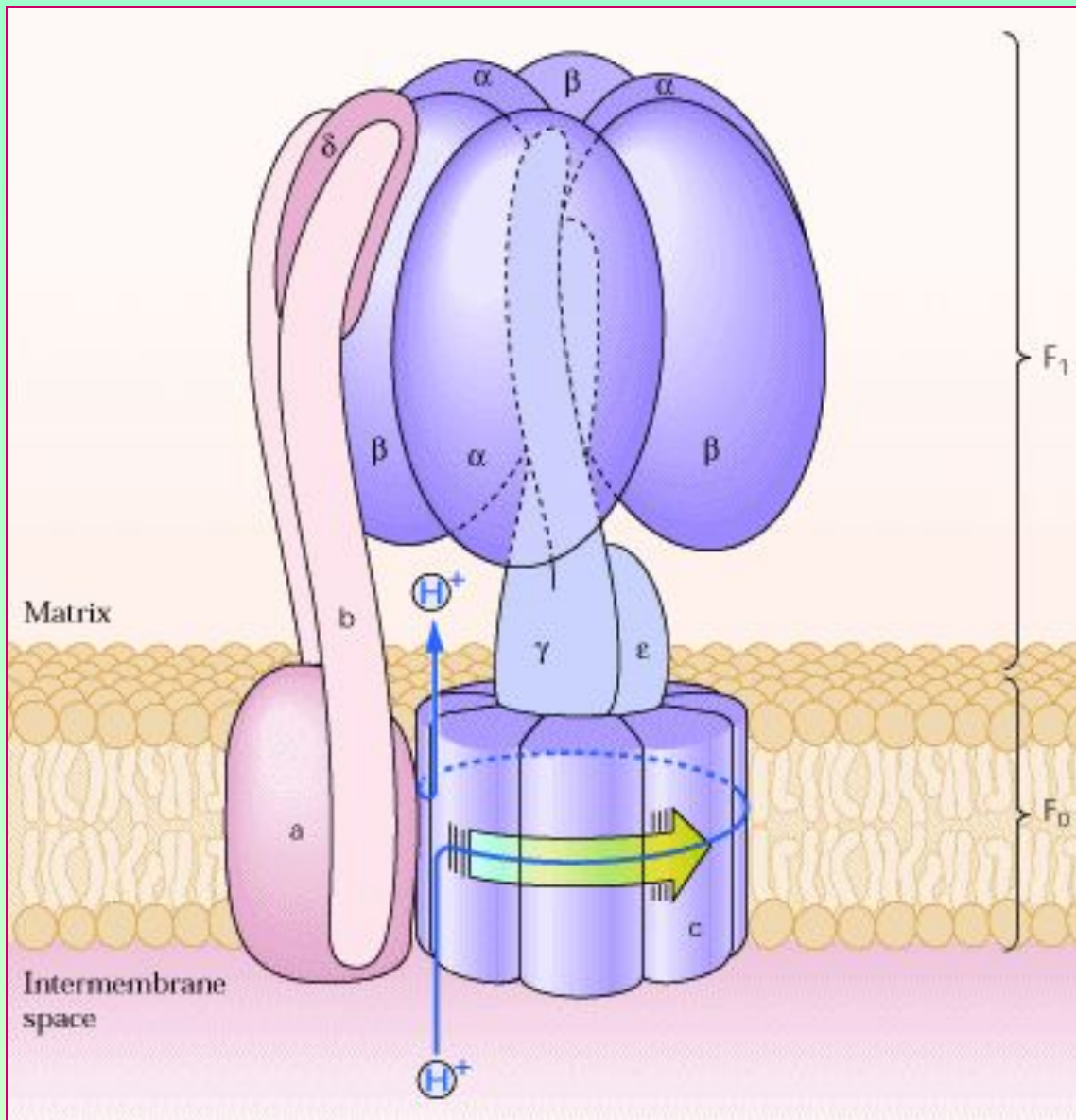


**Подвижные переносчики:**

1. **Убихиноны** – их много («пул убихинонов»)
2. **Цитохром c** – 104 ак. Локализован с наружной стороны внутренней мембраны. Гем ковалентно связан с белком (через cys14 и cys17)

**Примерная стехиометрия: 1 комплекс I : 3  $bc_1$  : 7  $aa_3$  : 9 cyt c : 50 UQ**

# АТФ-синтаза: «вальсирующий» комплекс



## Структура:

Две субъединицы:  $F_0$  и  $F_1$

$F_1$ :  $\alpha_3\beta_3\gamma\delta\varepsilon$

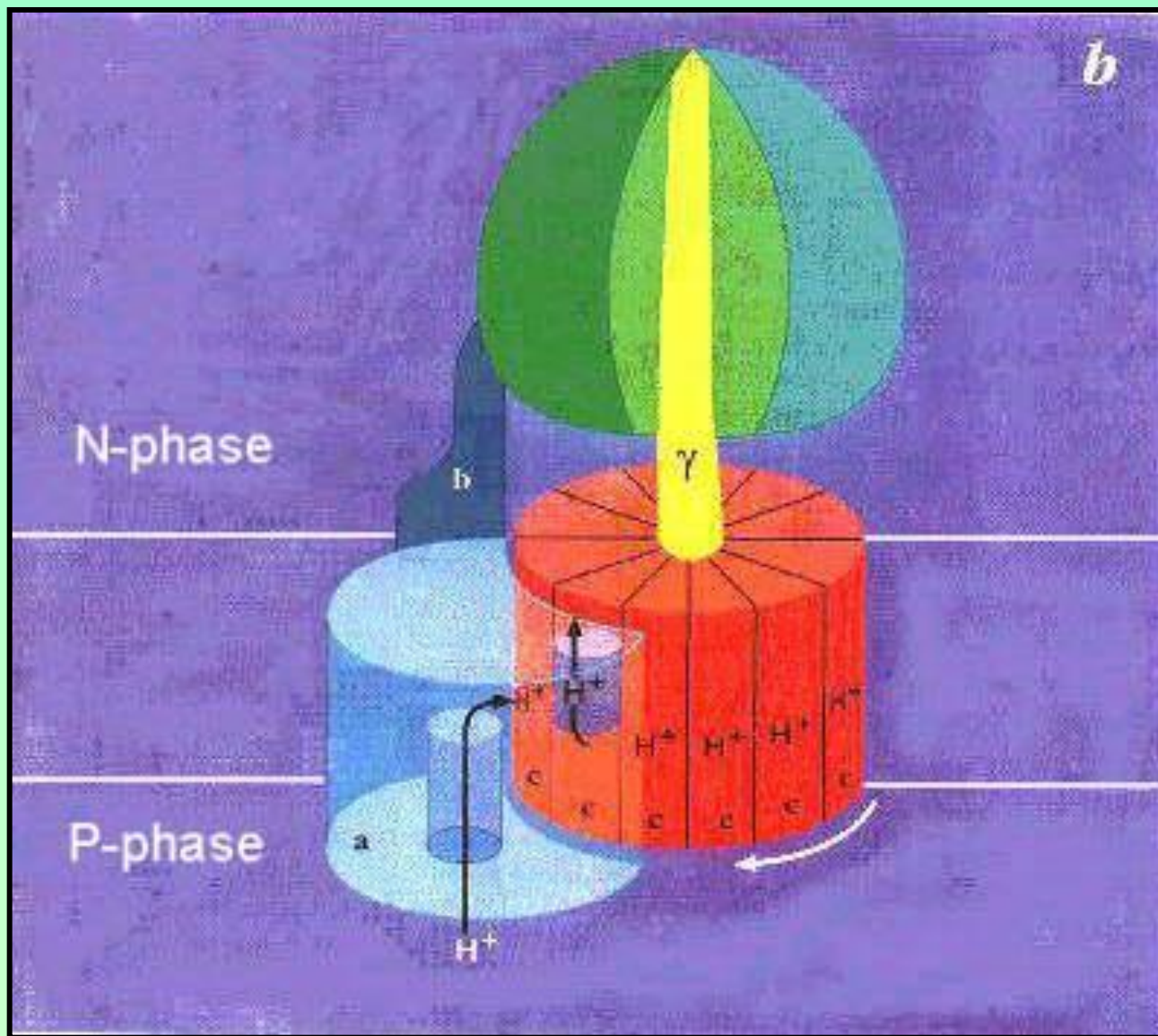
$\alpha$  - 59,  $\beta$  - 56,  $\gamma$  - 36  
 $\delta$  - 17,5,  $\varepsilon$  - 13,5kDa

$F_0$ : a (I), 15kDa,  
b (II), 12,5kDa  
c (III), 8kDa

**a:b:c** – 1:2:(6-15)

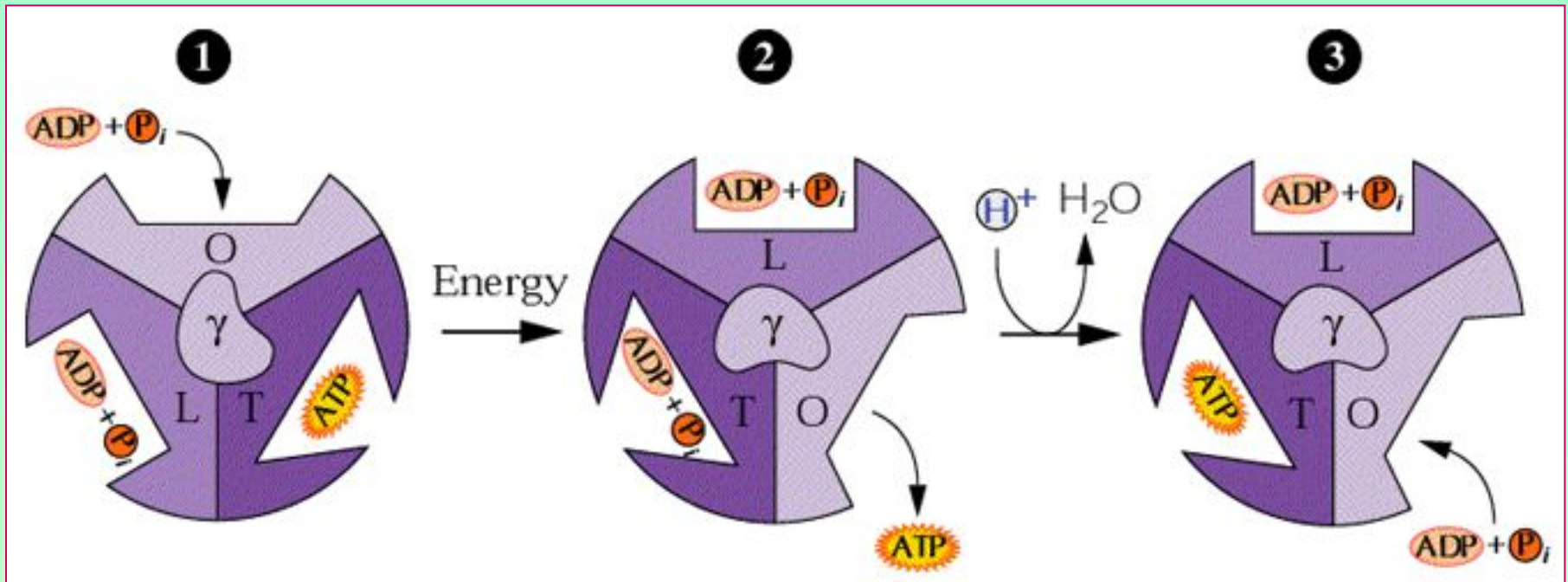
$\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\varepsilon$  субъединицы  $F_1$   
и субъединица a (I)  $F_0$   
кодируются в  
МИТОХОНДРИАЛЬНОМ ГЕНОМЕ.

# Работа АТФ-синтазы чем-то напоминает работу электродрели...



## «Трехтактная» работа АТФ-синтазы

Вращательная энергия  $\gamma$ -субъединицы нужна для «выталкивания» АТФ из активного центра  $\beta$ -субъединицы

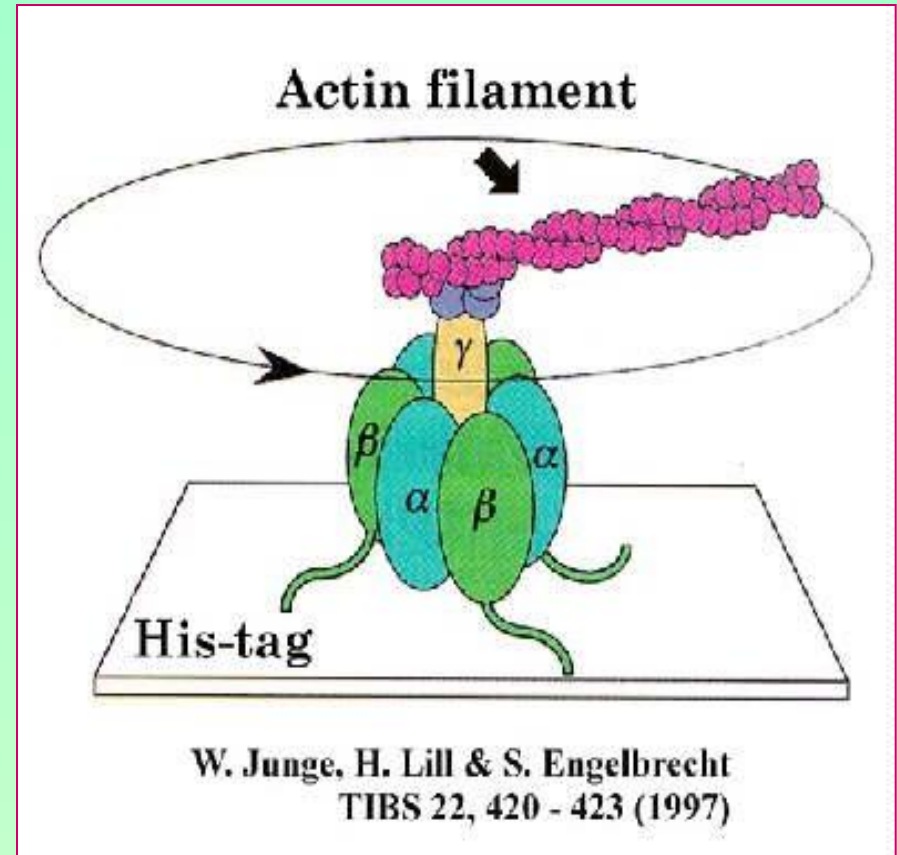
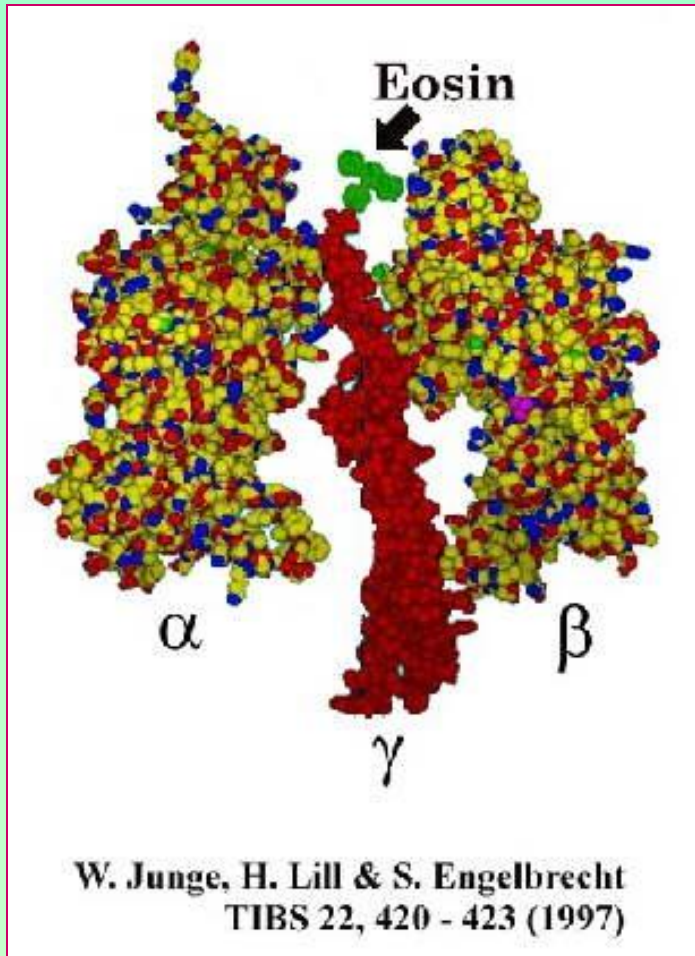


Состояния активных центров  $\beta$ -субъединиц АТФ-синтазы:

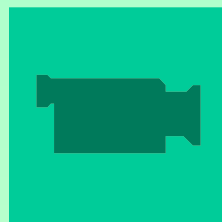
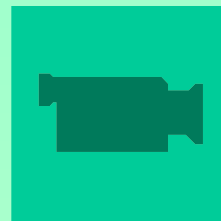
**O** – открыт («open»), **T** – закрыт («напряжен» - tight),

**L** – полуоткрыт («высвобождающийся» - loose)

# Красивое доказательство вращательной работы АТФ-синтазы



# Рбота АТФ-синтазы



# Транспорт интермедатов дыхания через мембрану митохондрий.

