

## Лекція 8

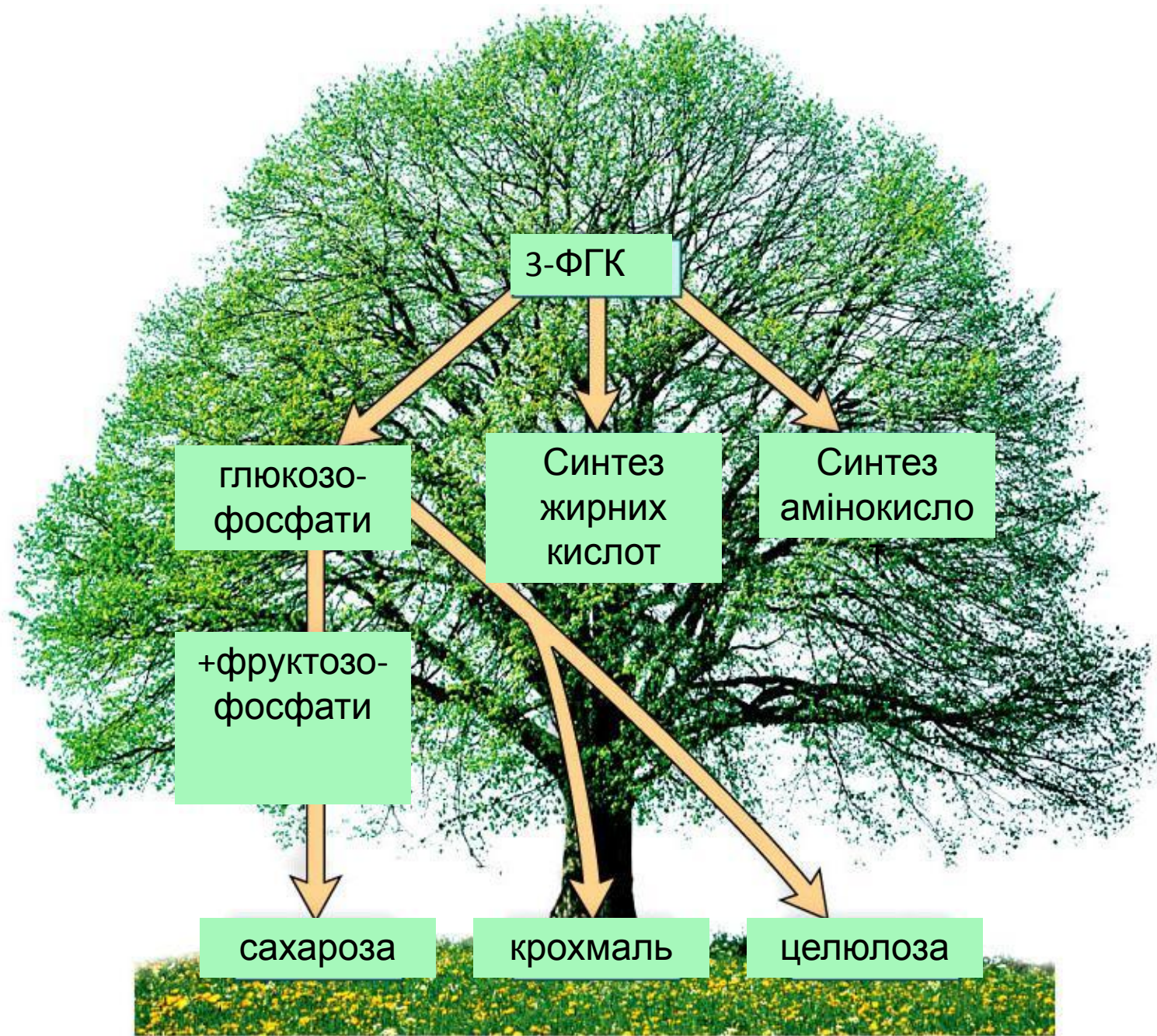
Транспорт асимілятів як  
основна об'єднуюча ланка для  
пересування метаболітів та їх  
використання в синтетичних  
процесах

Продуктами фотосинтезу вважають низку речовин, що утворюються в хлоропластах в результаті засвоєння вуглекислоти.

**Первинним продуктом фотосинтезу є 3-фосфогліцерінова кислота (3-ФГК).**

**Основними кінцевими продуктами фотосинтезу вищих рослин і водоростей є вуглеводи: сахароза і крохмаль.**

Продуктами фотосинтезу за різних умов можуть бути **амінокислоти, білки, органічні кислоти.**



3-ФГК

глюкозо-фосфати

Синтез жирних кислот

Синтез амінокисло

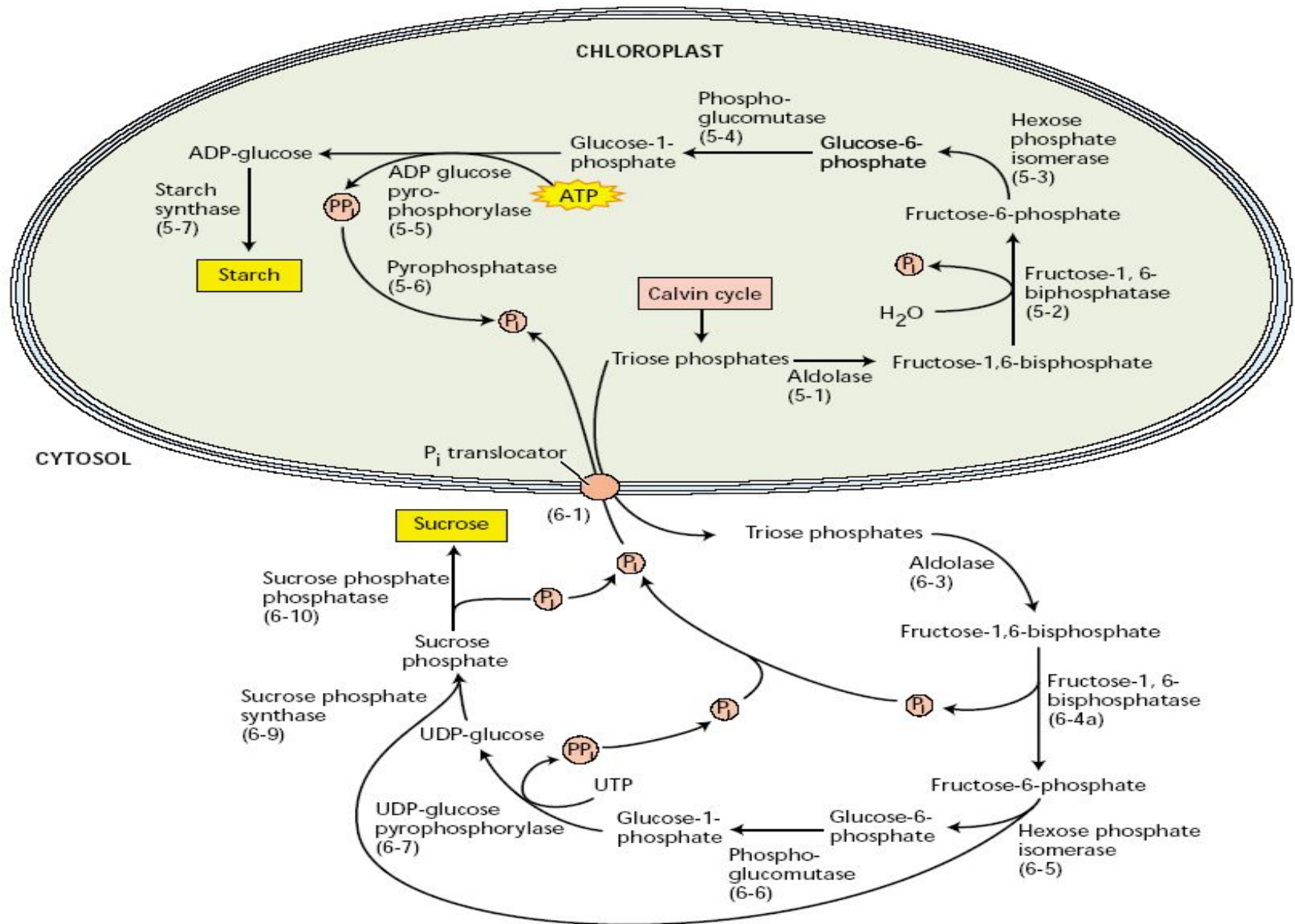
+фруктозо-фосфати

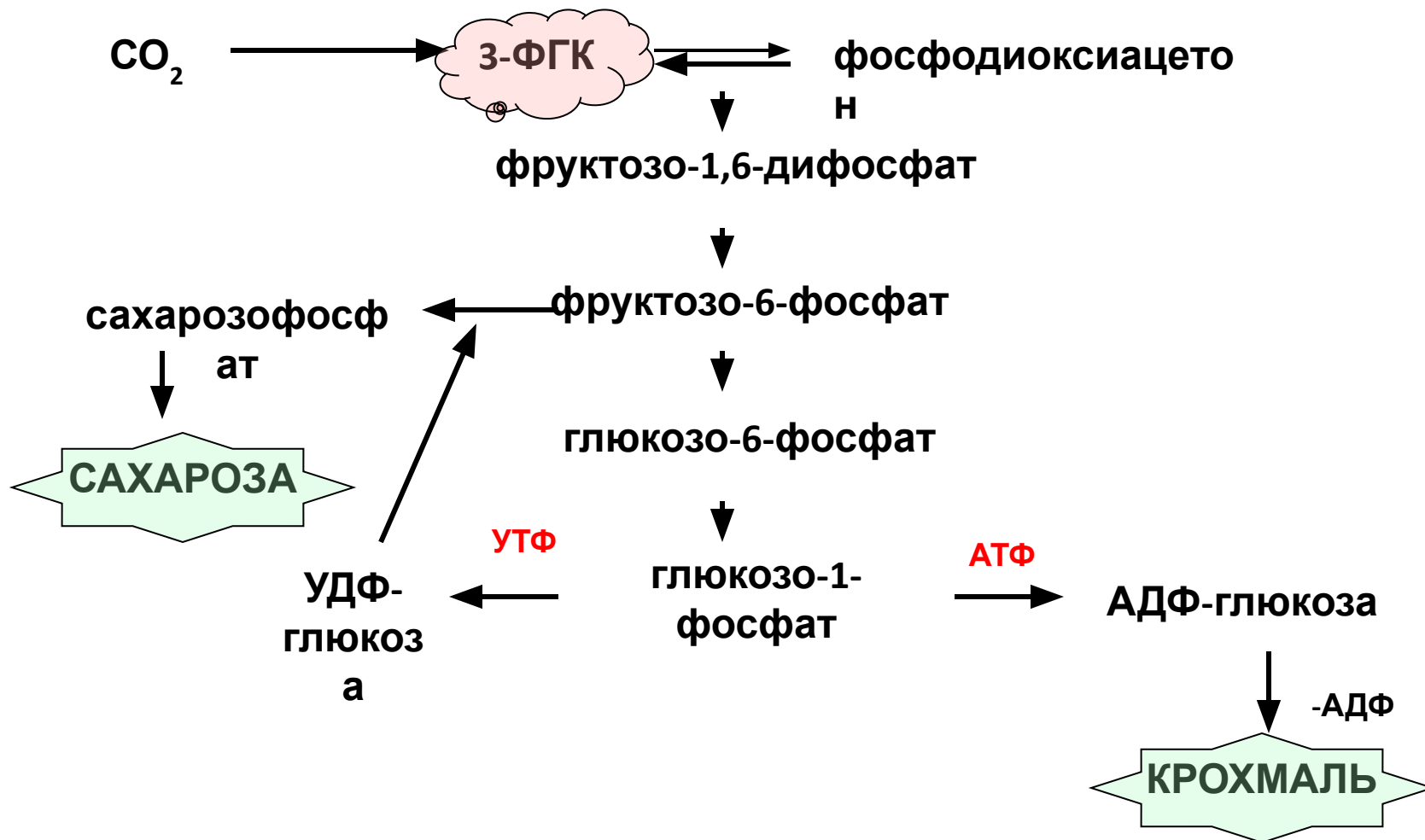
сахароза

крохмаль

целюлоза

# Синтез вуглеводів при фотосинтезі





Відбувається конкуренція між двома ферментними системами:

- Адф-глюкопірофосфорилази і спряженої з нею крохмальсинтази та
- удф-глюкопірофосфорилази і спряженої з нею сахарозофосфатсинтази

Значна частина продуктів фотосинтезу використовується безпосередньо в клітинах мезофілу, решта транспортується в інші органи рослини.

Відтік продуктів фотосинтезу від клітин мезофілу до провідних пучків (ближнє транспортування) здійснюється 3-ма шляхами:

- Проста **дифузія** крізь товщу протоплазми і оболонки клітин;
- Рух по плазмодесмам (**симпластний шлях**);
- Рух по вільному простору міжклітинників (**апопластний шлях**).

**Дальнє транспортування продуктів фотосинтезу здійснюється по провідних пучках та по флоемі.**

**Основна транспортна форма асимілятів – сахароза (для більшості рослин), або стахіоза (*трисахарид у гарбузових*), оскільки в провідних пучках відсутня інвертаза.**

**Рух асимілятів – активний процес, що відбувається за рахунок енергії дихання.**

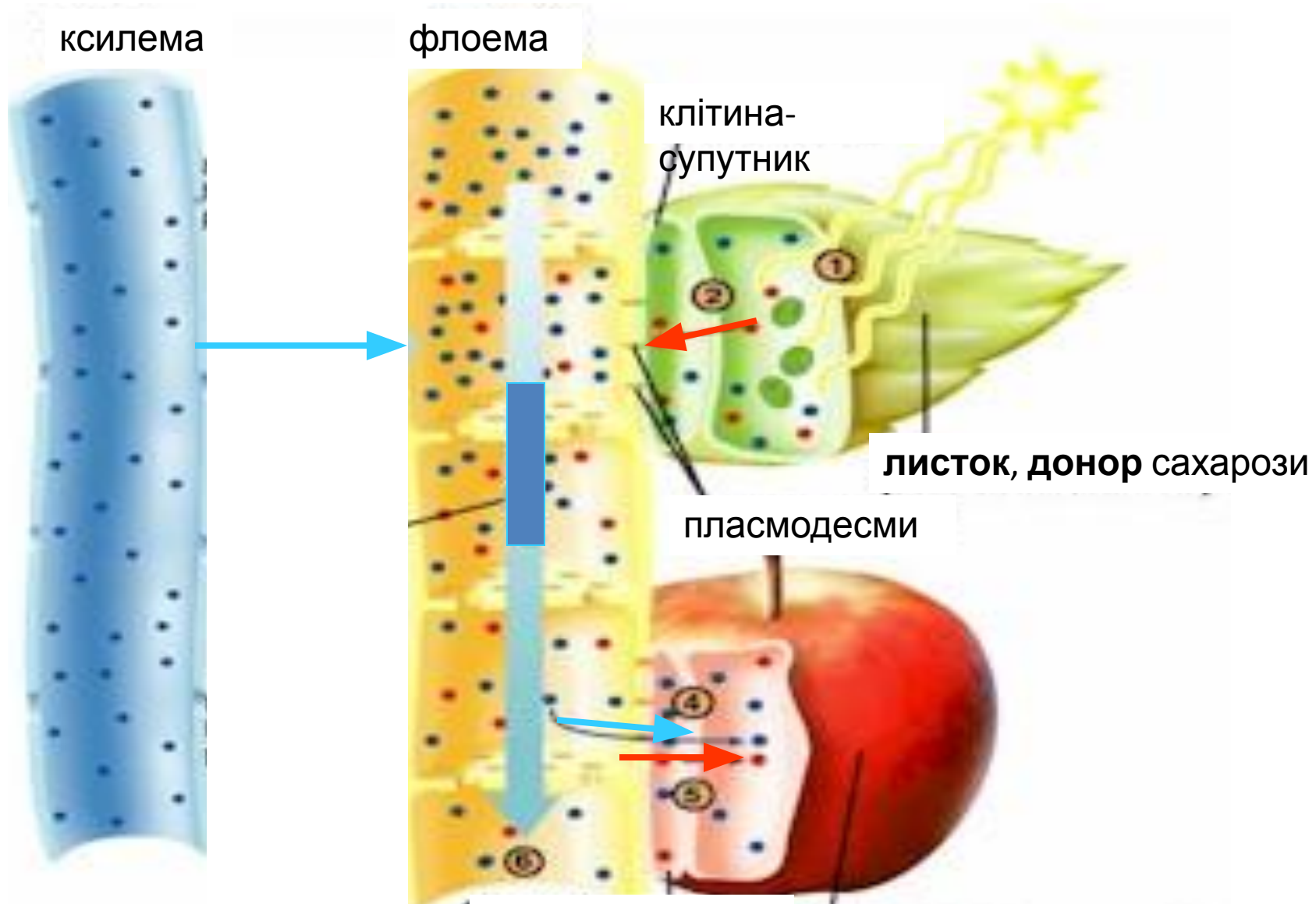
*Швидкість пересування асимілятів по флоємі 40-150 см/год.*



Дальнє транспортування продуктів фотосинтезу по рослині лежить в основі **донорно-акцепторних взаємозв'язків** між органами рослини.

**Зрілий листок, продуцент асимілятів, є донором поживних речовин для метаболічно активних органів-акцепторів (наприклад, плодів).**

Існує тісна взаємозалежність між інтенсивністю метаболізму органа-акцептора та ефективністю продукції асимілятів донором.



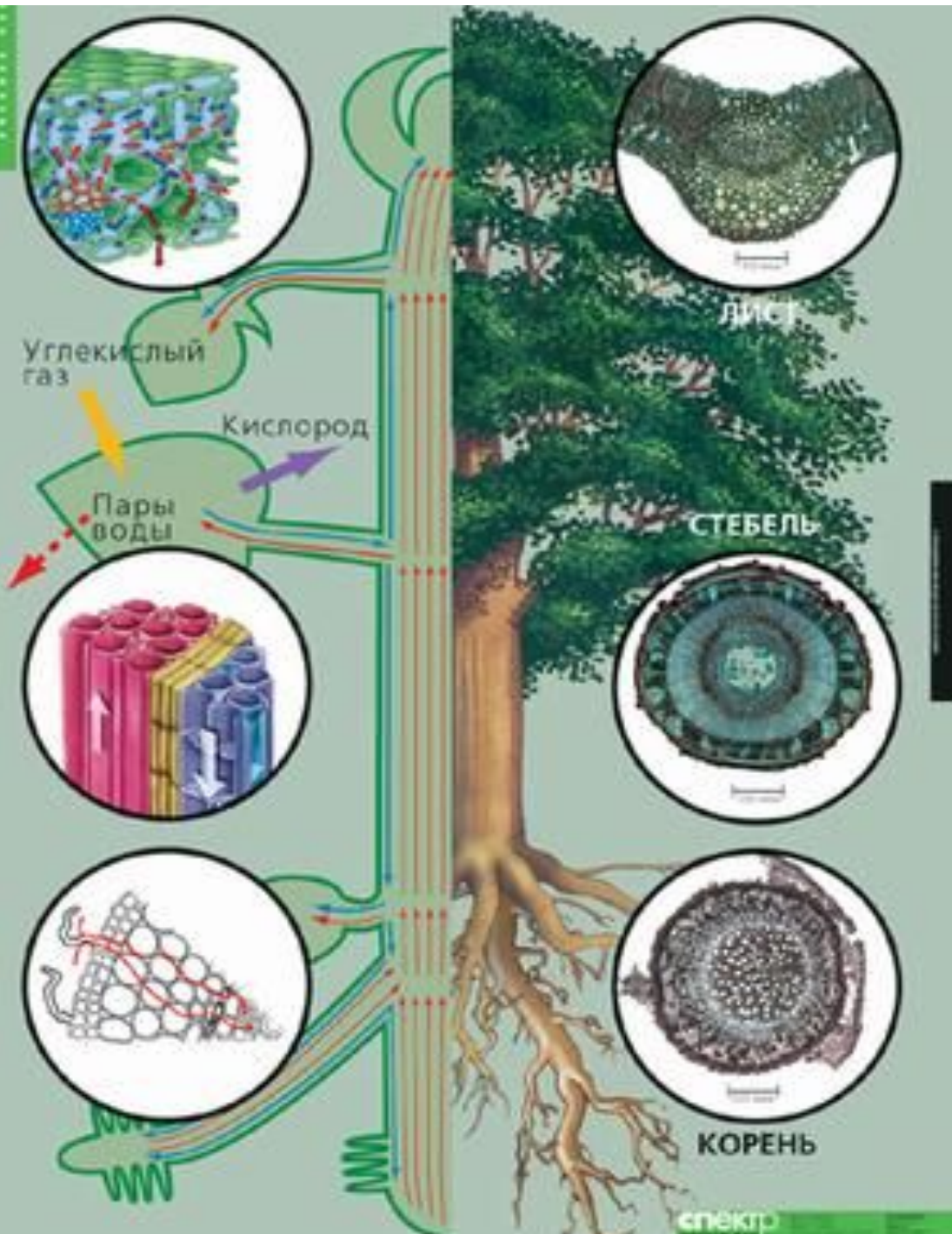


 осмос  
 активний транспорт сахарози

# Транспорт речовин по рослині

Проблема транспорту речовин має три аспекти:

- По яких тканинах відбувається
- Які є напрямки транспорту
- Механізми, що забезпечують транспортування



Пересування речовин по рослині

**Ближній транспорт** – переміщення іонів, метаболітів і води між клітинами й тканинами (на відміну від мембранного транспорту в кожній клітині).

**Дальній транспорт** – переміщення речовин між органами у цілій рослині.

Транспорт речовин у рослині може здійснюватися по будь-яких тканинах і по спеціалізованих пучках.

**Рух води з розчиненими речовинами**  
може відбуватись:

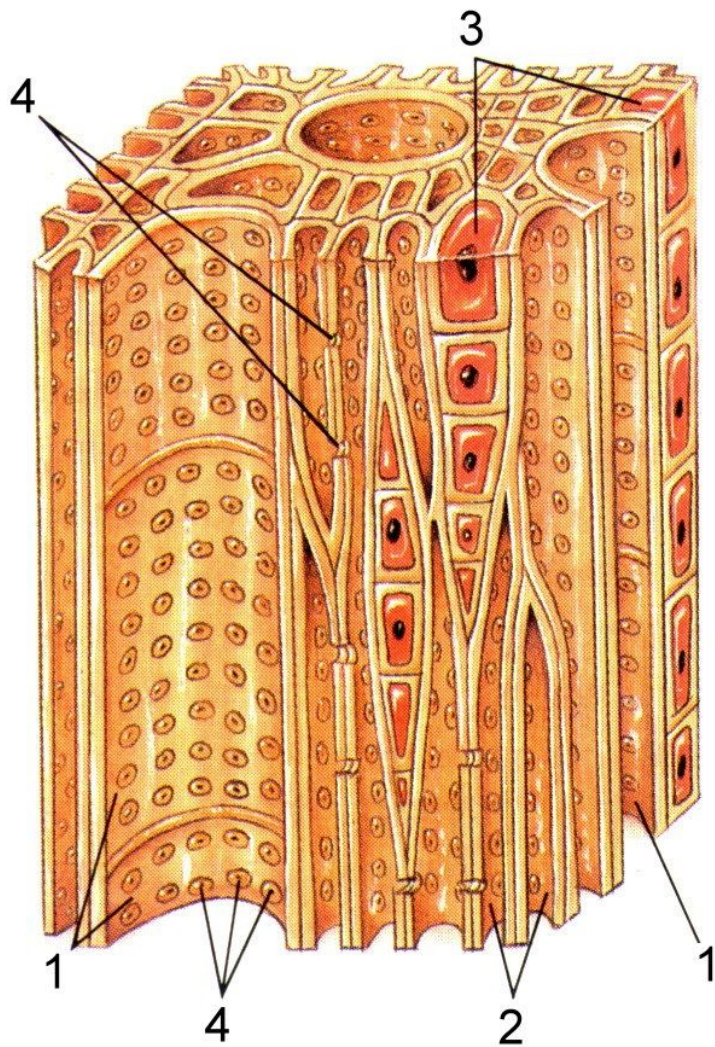
- по провідних пучках;
- по клітинних стінках (**апопласту**);
- по цитоплазмі клітин із плазмодесмами (**симпласту**);
- можливо, по ЕПР з участю плазмодесм.

**У всіх вищих наземних рослин є провідні пучки, які складаються з трахеїд і судин ксилеми; ситовидних трубок і клітин-супутників флоєми та інших спеціалізованих клітин.**

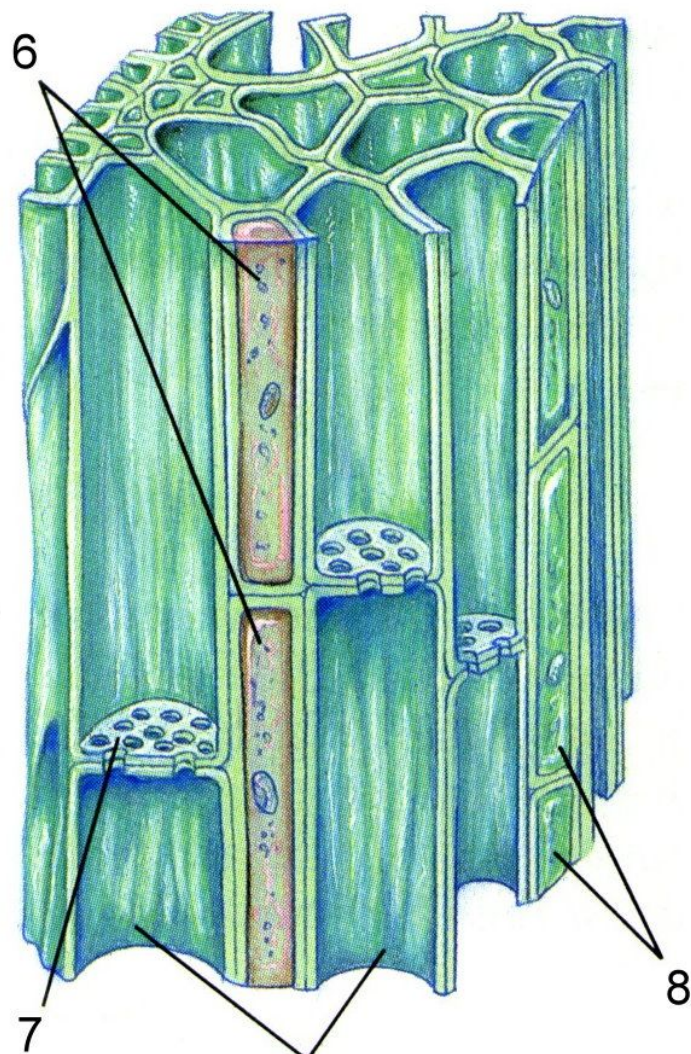
**Провідні пучки з'єднують всі тканини рослин. Транспорт по клітинних стінках і цитоплазмі здійснюється на невеликі відстані (мм).**

**Рух розчинених речовин по провідних пучках здійснюється:**

- **по ксилемі** (висхідний потік);
- **по флоемі** (низхідний потік від листків до зон споживання, і різної направленості при мобілізації запасних речовин).

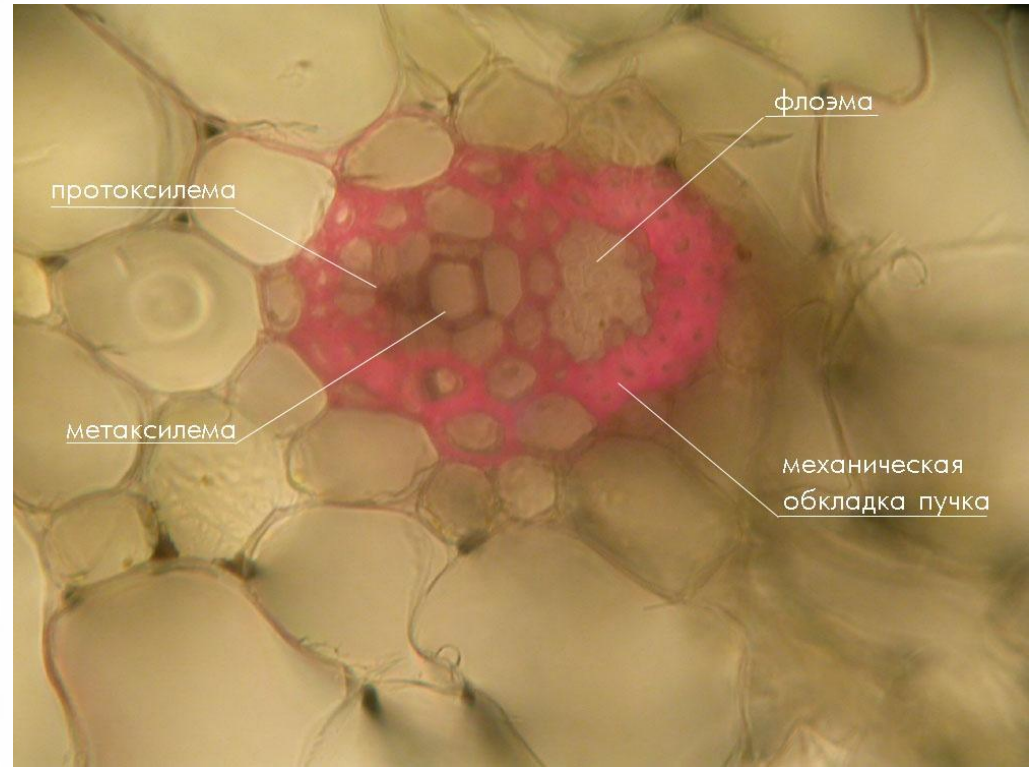
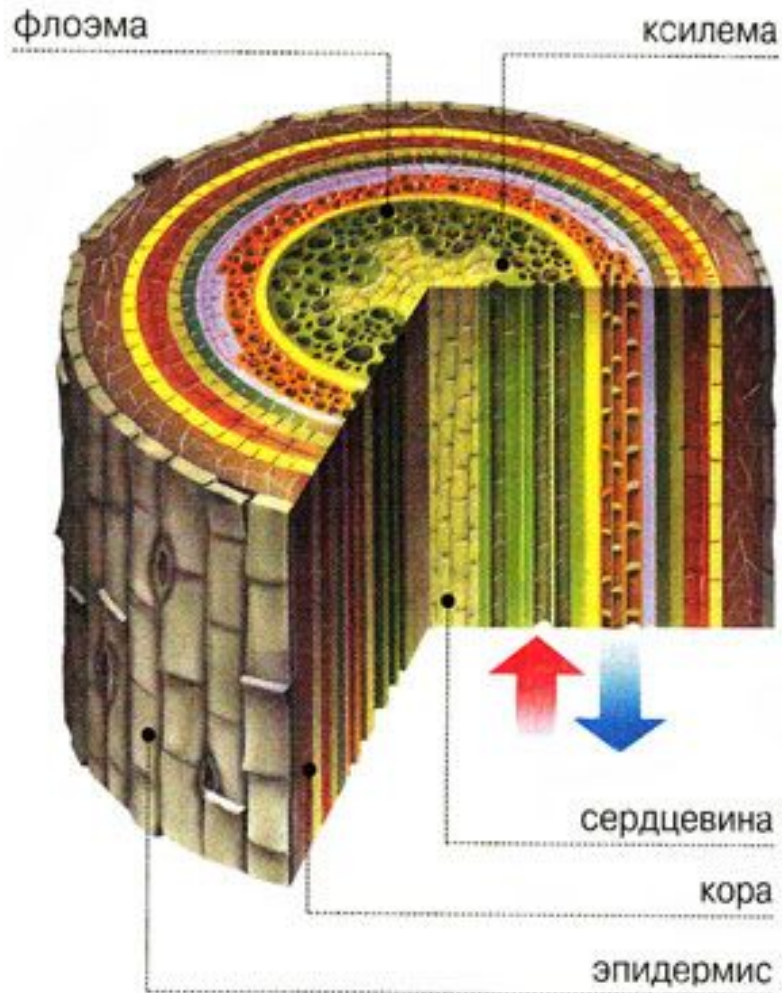


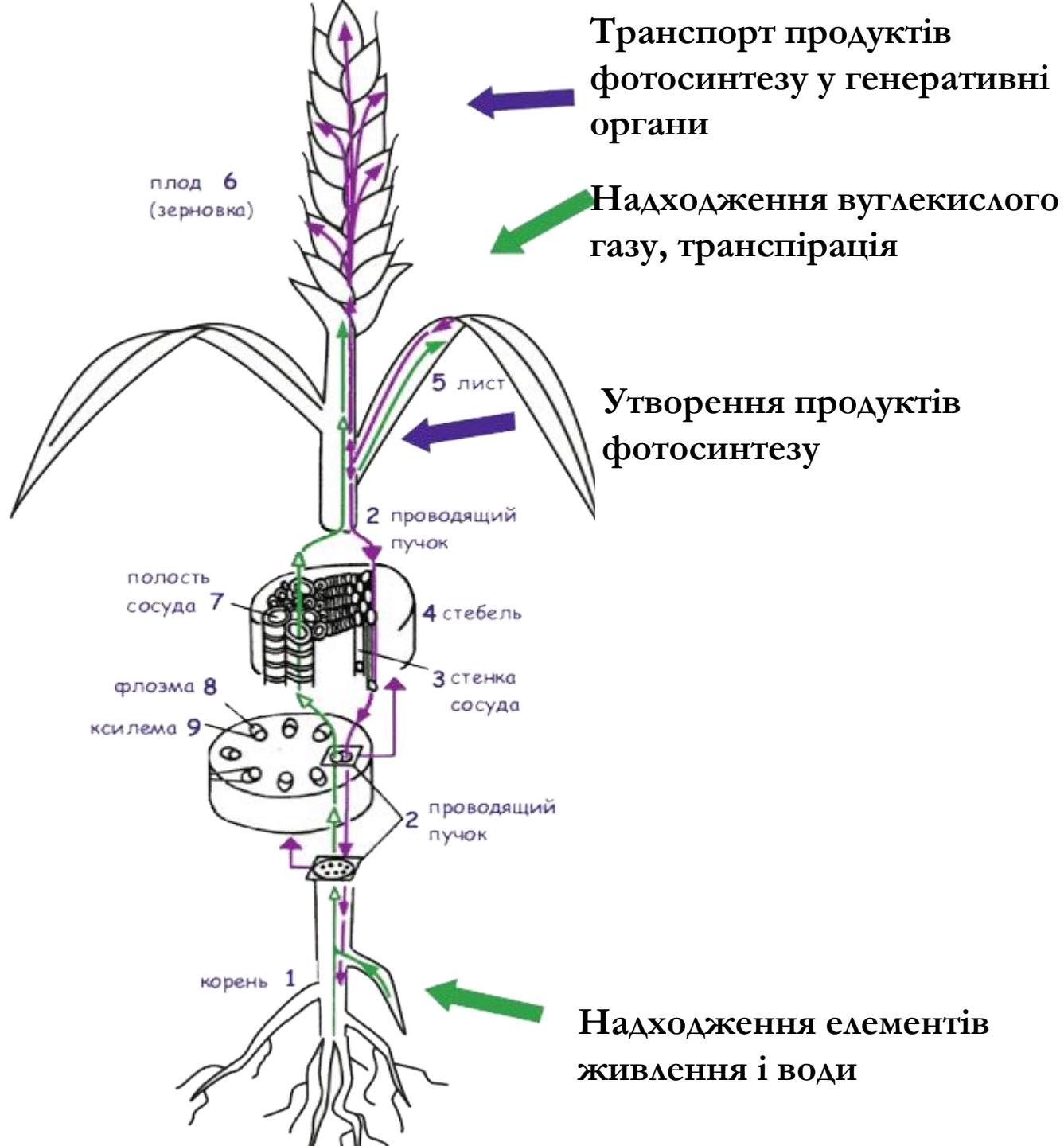
**ксилема**

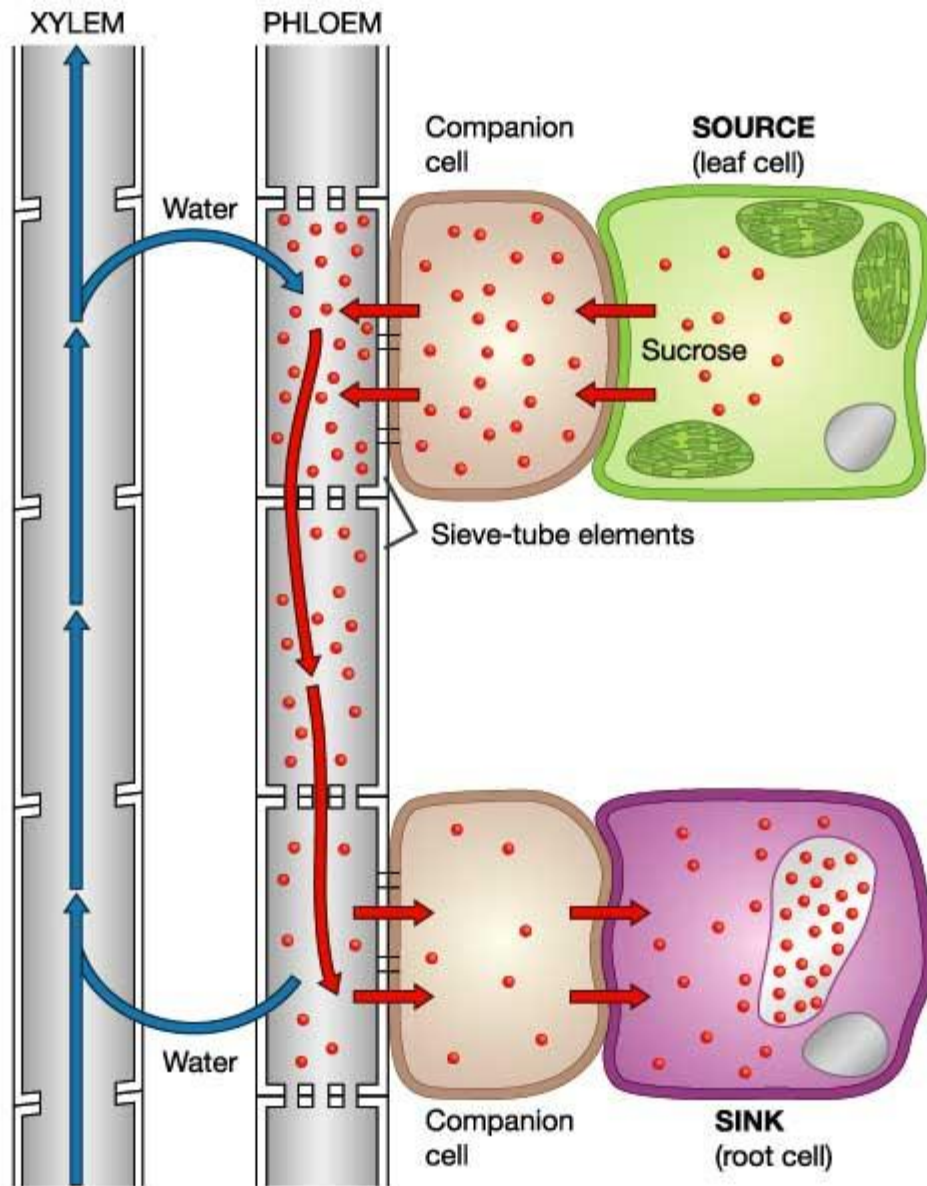


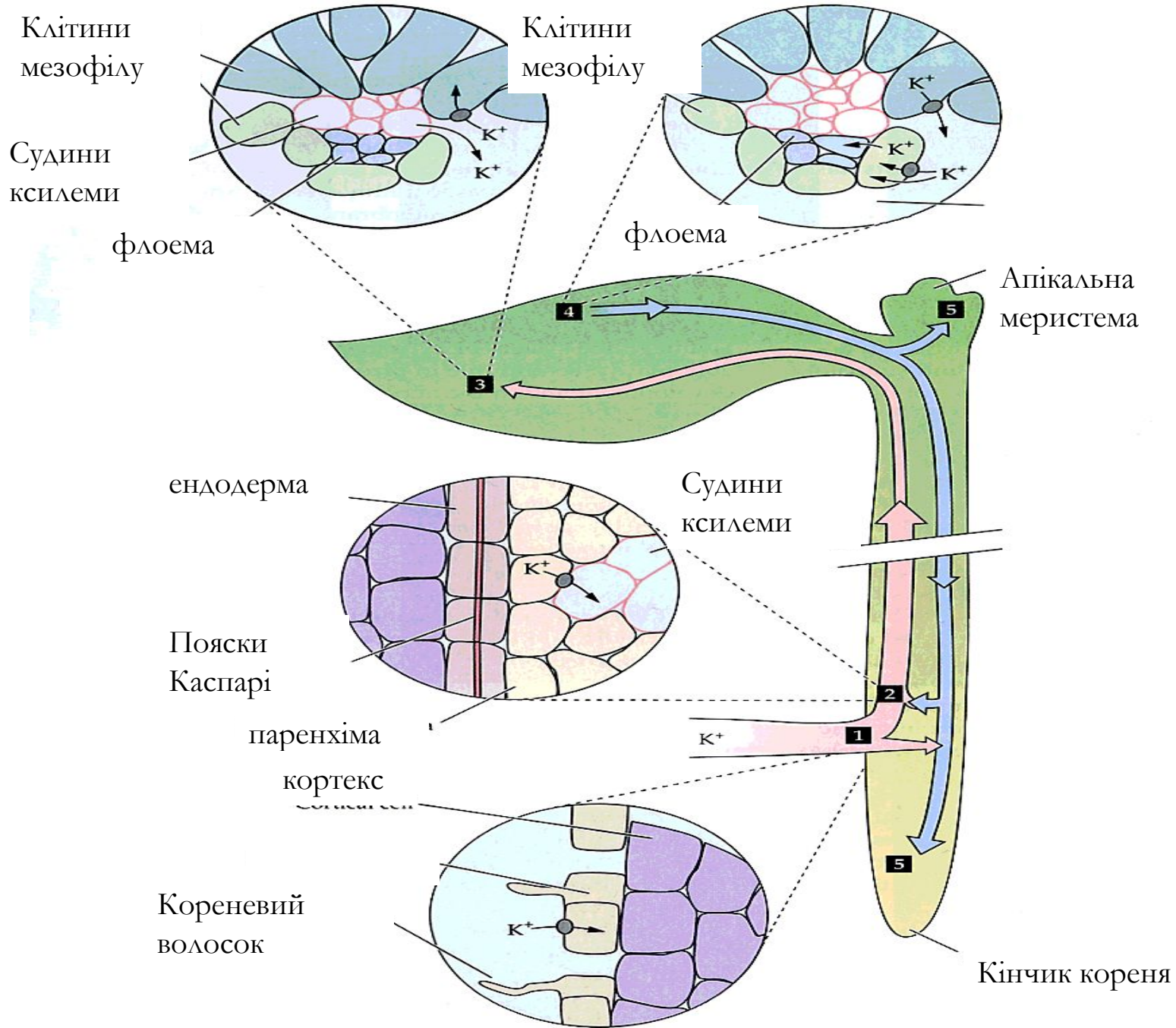
**флоема**



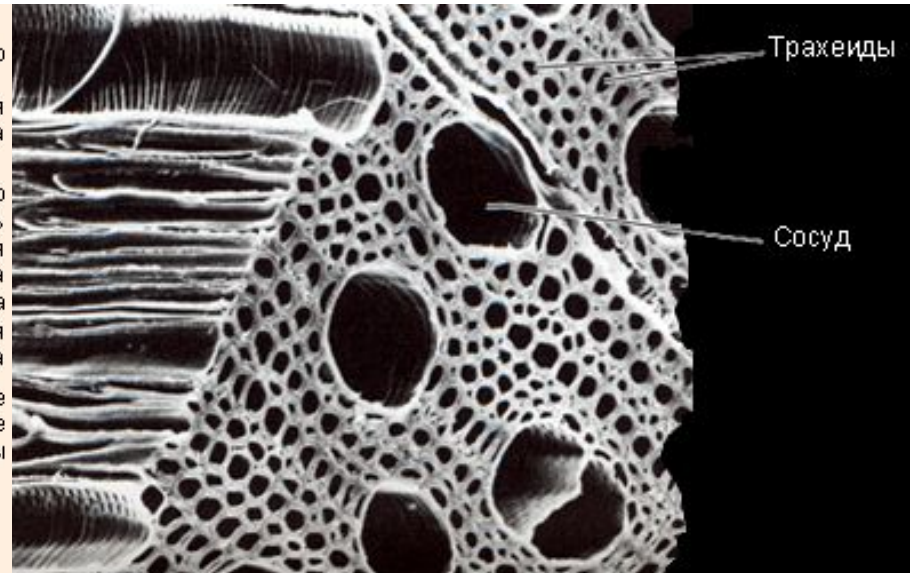
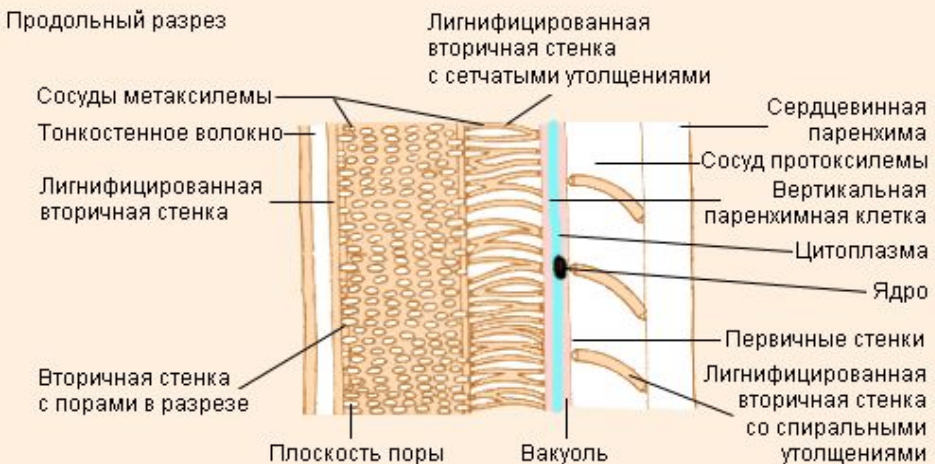
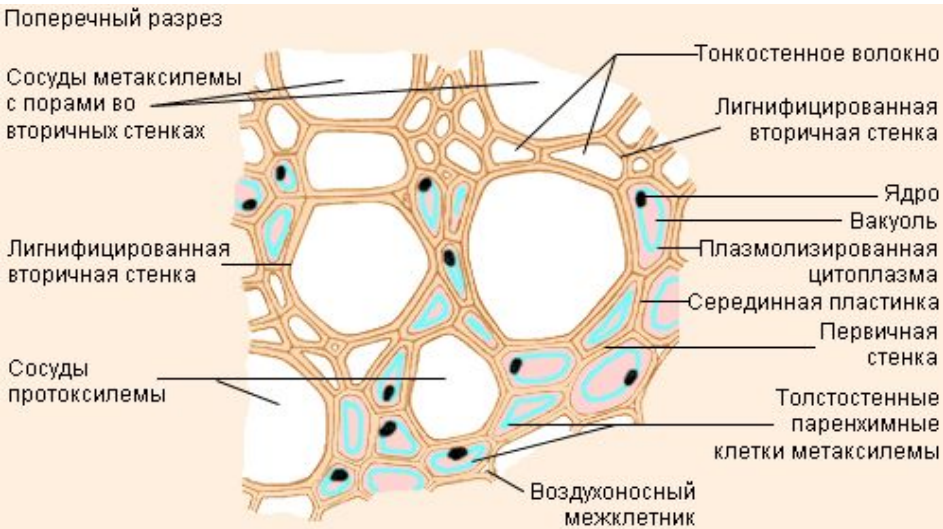








# Ксилемный транспорт



Судини і трахеїди в деревині клена (x350)

Будова

**Ксилемний сік** – розчин неорганічних речовин. Однак у пасоці із ксилеми пенька виявили різні азотисті сполуки (амінокислоти, амідни, алкалоїди та ін.), органічні кислоти, деякі цукри, багатоатомні спирти, фітогормони.

**Органічні компоненти ксилемного соку** міняються в залежності від виду рослин і від природи іонів ґрунтового розчину.

Ксилемний сік по складу різко відрізняється від вакуолярного: містить мало  $K^+$  (2-4 ммоль/л), вакуолярний сік – 55-78 ммоль/л, рН ксилемного соку  $\approx 5,9$ .

# Механізми ксилемного транспорту

**Завантажування ксилеми найінтенсивніше відбувається в зоні корневих волосків.**

Тут працює декілька насосів, на діяльність яких витрачається **метаболічна енергія**. Головний – у плазмалемі клітин ризодерми і корової паренхіми, зумовлений роботою  $H^+$ -помп ( $H^+$ -АТФаз, редокс-ланцюгів). В цих місцях катіони й аніони із клітинних стінок поступають у цитоплазму. Через клітини ендодерми з поясками Каспарі вода і мінеральні солі рухаються лише по **симпласту**.

В паренхімних клітинах пучків діє інша помпа, котра перекачує мінеральні речовини через пори трахеїд до їх порожнин.

В судинах збільшується **осмотичний потенціал і всисна сила**. Вода, згідно законів осмосу, поступає в трахеїди й судини, де зростає гідростатичний тиск і здійснюється подача води в наземні частини рослини (**нижній кінцевий двигун**). Усі ці процеси відбуваються з **витратою енергії АТФ**.

**Висхідний потік води**, який обумовлений транспірацією (верхній кінцевий двигун), здійснюється **пасивно** по фізико-хімічних законах і не пов'язаний з витратою метаболічної енергії.



Вода і розчинені в ній речовини рухаються по судинах ксилеми з великою швидкістю  $\approx 1-20$  м/год.

**Розвантажування ксилеми – надходження води та іонів із судин, обумовлене гідростатичним тиском у судинах, силами транспірації й атрагуючою дією оточуючих клітин.**

Воно також залежить від **вибіркової проникності мембран та потреб клітин** у тих чи інших елементах живлення. Ксилемний сік через клітинні стінки і плазмалему попадає в цитоплазму. Для росту листків необхідні різні неорганічні речовини. Тому молоді листки являються потужними акцепторними зонами для ксилемного соку.

**Вміст** органічних та неорганічних речовин у **ксилемі** залежить від виду рослини та умов мінерального живлення.

По мірі переміщення по ксилемі **склад висхідного потоку змінюється якісно й кількісно.**

Найбільша кількість іонів поглинається клітинами листків. Про це можна судити, виходячи зі складу гутаційної рідини, яка виділяється із ксилемних закінчень через гідатоди.

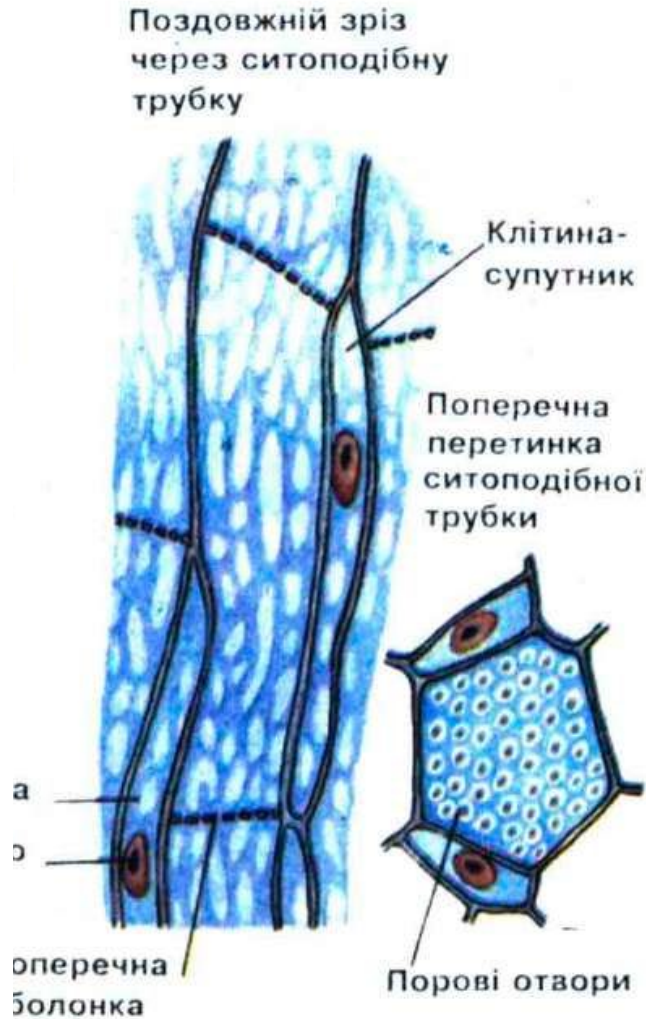
**Регуляція ксилемного транспорту** здійснюється через функціонування  $H^+$ -помп і інших іонних насосів, що пов'язано з **енергетикою дихання** та забезпеченням кореневої системи асимілятами та киснем.

Інший потужний регулятор ксилемного транспорту – **транспірація**, інтенсивність якої залежить від стану продихового апарату.

# Флоемний транспорт

Асиміляти із листків надходять у флоему, яка складається із спеціалізованих клітин. Транспортну функцію здійснюють **ситовидні клітини** (нижчі і голонасінні рослини) та **ситовидні трубки** (покритонасінні). Паренхімні клітини пучка є запасуючими або пропускними, а клітини-супутники виконують енергетичну функцію.

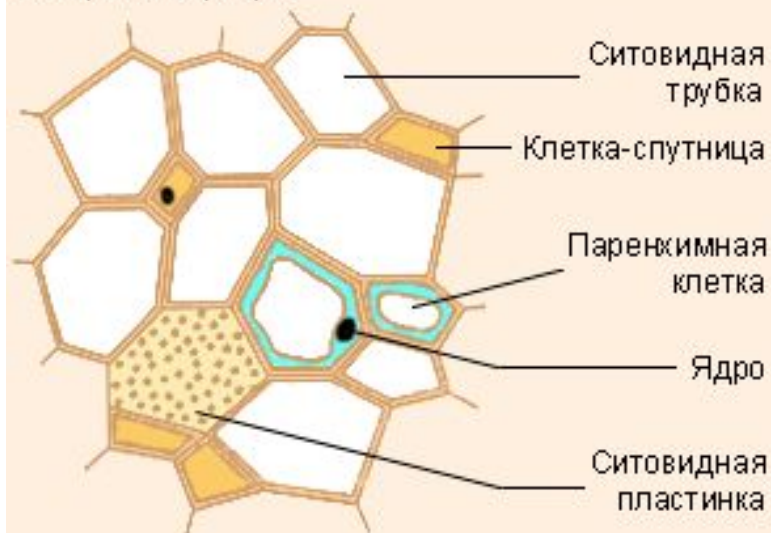
Клітини ситовидних трубок містять невелику кількість органоїдів, тонопласт зруйнований, у зрілих клітин ядро відсутнє. Поперечні стінки-пластинки мають перфорації. Трубки численними плазмодесмами пов'язані з клітинами-супутниками.



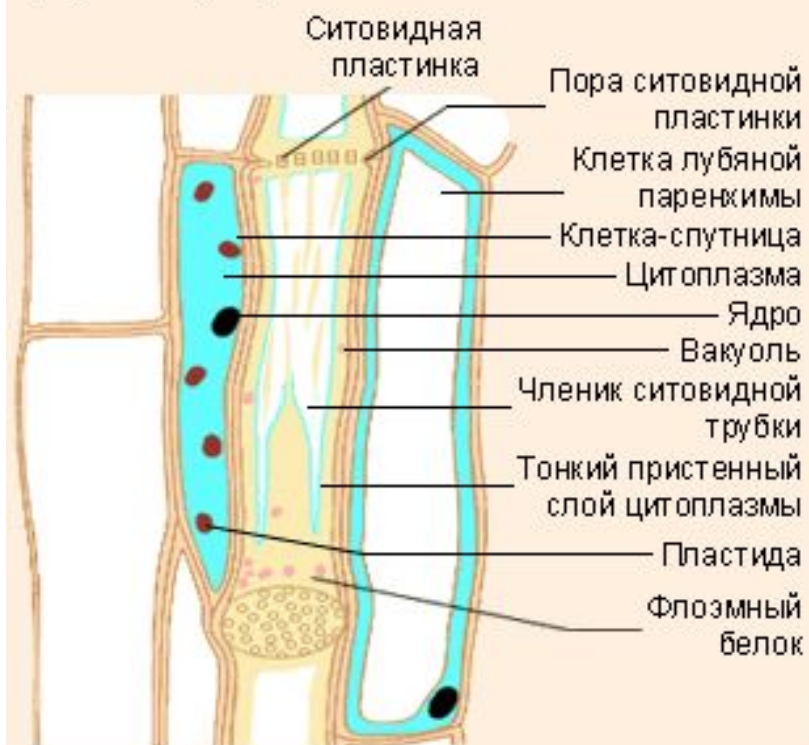
Б. Ситоподібні трубки

Клітини-супутники – невеликі, витягнуті вздовж ситовидної трубки, паренхімні клітини з великими ядрами, та великою кількістю органел. Клітинні стінки пронизані галузистими плазмодесмами. В щільній цитоплазмі безліч інвагінацій, вистелених плазмалемою.

Поперечный разрез



Продольный разрез



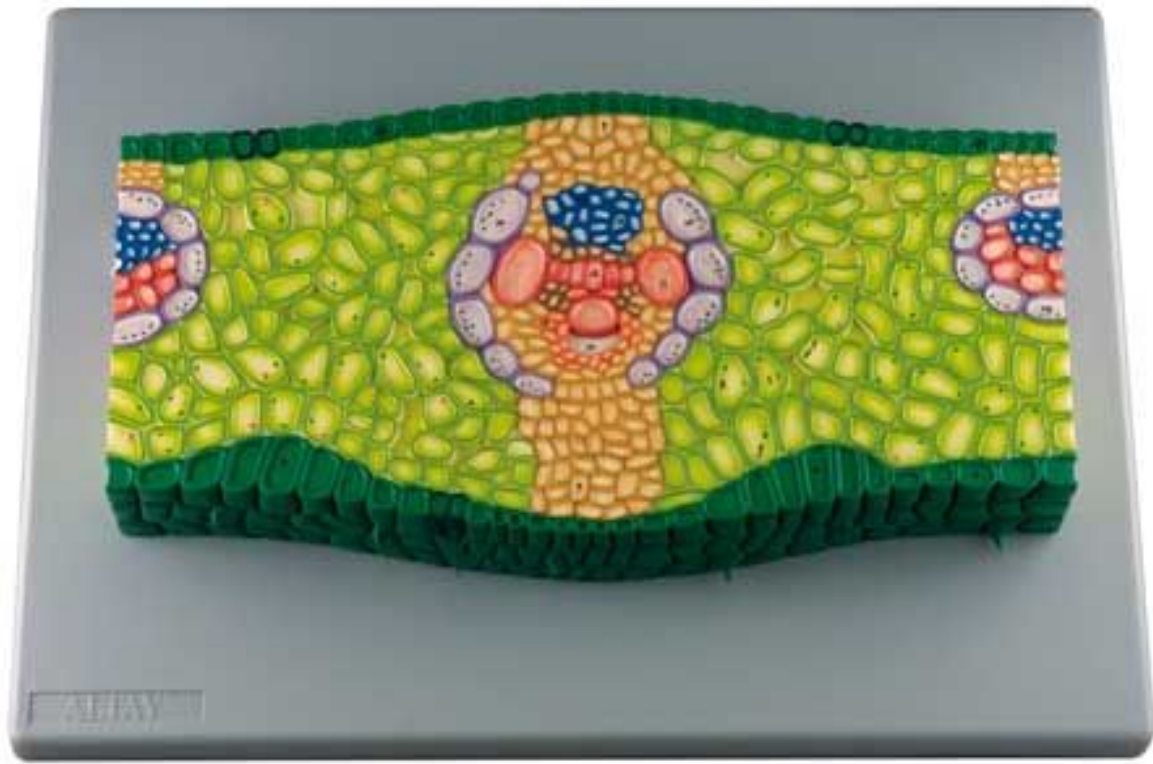
Ситовидные трубки тыквы



**Провідна система** складає 25 % від загального об'єму листка. Загальна довжина провідних пучків в 1 см<sup>2</sup> коливається в межах 20-100 см. З них 95 % припадає на атрагуючі тонкі пучки.

Первинне надходження асимілятів відбувається через **паренхімні клітини флоємних закінчень**. У С<sub>4</sub>-рослин провідні елементи оточені щільним шаром обкладки, клітини якої відповідають ендодермі осьових органів.

**Транспорт асимілятів у листку строго орієнтований:** із кожної мікрозони (декілька клітин мезофілу, радіус 70-130 мкм) до найближчого малого пучка.





## **Склад флоємного соку.**

Основна транспортна форма цукрів – **сахароза**. Її вміст у флоємному соку може досягати 1 моль/л (85% від сухої маси), що в 10-30 раз вище, ніж у клітинах мезофілу.

Можуть транспортуватися й інші **олігоцукри** (рафіноза, стахіоза), **спирти** (сорбіт).

Вміст азотистих речовин (білків, амінокислот та ін.) не перевищує 0,5 %.

Наявні фітогормони, органічні кислоти, вітаміни. рН  $\sim$  8,0-8,5. АТФ міститься в концентрації 0,5 ммоль/л і надходить, очевидно, із супроводжуючих клітин. Неорганічні солі становлять 1-3%.

Особливістю флоємного соку є високий вміст  $\mathbf{K}^+$  (50-200 ммоль/л).

# Механізми флоемного транспорту

Рух асимілятів по ситовидних трубках відбувається зі швидкістю **50-100 см/год** і включає в себе три взаємопов'язані процеси:

- завантажування флоеми,
- транспорт асимілятів
- розвантажування флоеми.

Завантажування флоеми пов'язане з діяльністю **іонних помп**.

Флоемний ексудат містить різноманітні іони. З ксилемного соку у флоемний легко циркулюють **K, Na, Mg, P, N**. Мікроелементи **Fe, Mn, Zn, Mo** здатні рухатися по флоемі в молоді листки від зрілих.

## **Транспорт речовин по ситовидних трубках.**

Рух асимілятів по ситовидних елементах – особливий випадок симпластичного транспорту. Механізм цього процесу до кінця не розкритий.

- **I-ша гіпотеза потоку під тиском** (Е. Мюнх, 1926). Між фотосинтезуючими клітинами листка, де в симпласті накопичується сахароза, і тканинами, які використовують асиміляти (напр. кореня) створюється осмотичний градієнт. В ситовидних трубках він перетворюється в градієнт гідростатичного тиску. В результаті у флоемі виникає потік рідини під тиском від листків до коренів. Плазмалема ситовидних трубок при цьому є важливою умовою підтримання потоку під тиском.

- **II-га гіпотеза.** Рушійною силою переміщення флоємної рідини з однієї ситовидної трубки в іншу через пори може бути транспорт іонів  $K^+$  в ході електроосмотичного процесу.
- **III-тя гіпотеза.** Також передбачається, що фібрили актиноподібного Ф-білку в порах ситовидних пластинок у взаємодії з міозином можуть мати контрактильні (скоротливі) властивості, що сприяє рухові рідини по флоємі.

Для розвантажування флоєми має значення підвищений гідростатичний тиск у ситовидних трубках.

Крім того, органи, які інтенсивно ростуть, та запасуючі органи володіють значною атрагуючою силою, тобто здатністю поглинати асиміляти із флоєми.

# Регуляція флоемного транспорту

Флоемний транспорт включає в себе ряд транспортних систем із своїми механізмами регуляції.

На рівні мезофілу листка (донор) регуляція здійснюється шляхом зміни інтенсивності фотосинтезу в хлоропластах, надходження тріозофосфатів у цитоплазму та використання їх на синтез сахарози.

Фотосинтез також служить джерелом енергії (АТФ) для активного транспорту.



При завантажуванні флоемних закінчень регуляція здійснюється на рівні  $H^+$ -помпи, яка активується фітогормонами (ауксин). АБК блокує  $H^+/K^+$  обмін, особливо при стресах (нестачі води).

Інтенсивність розвантажування флоєми залежить від **сили атрагуючої дії акцепторних органів** (яка підтримує поздовжній осмотичний градієнт). Остання визначається інтенсивністю росту зони акцептора й активністю  $H^+$ -помп.

Ці процеси контролюються фітогормонами.

**Регуляція флоемного транспорту** може здійснюватись на рівні мембранних переносників сахарози. При зростанні концентрації асимілятів у ситовидних трубках відбувається зростання тургорного тиску, що приводить до притискання плазмалеми у клітинах флоемних закінчень до клітинних стінок і, в результаті, до деформації структури переносника.

Флоемний транспорт **залежить від достатньої кількості калію**, а також від  $t^{\circ}$ , яка має вплив на ферментні системи. Він активується при проходженні по провідному пучку електричного імпульсу (потенціалу дії). Для енергетичного забезпечення функціональної активності трансмембранних pomp необхідний кисень.