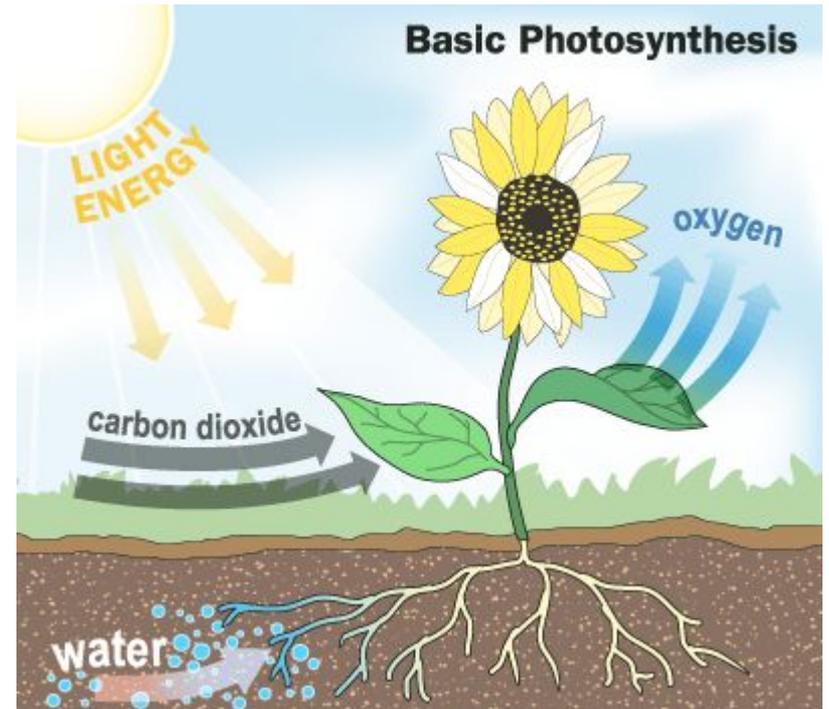




ФОТОСИНТЕЗ



Биосферное значение фотосинтеза

Обеспечение постоянства содержания CO_2 в воздухе.

Препятствие развитию парникового эффекта.

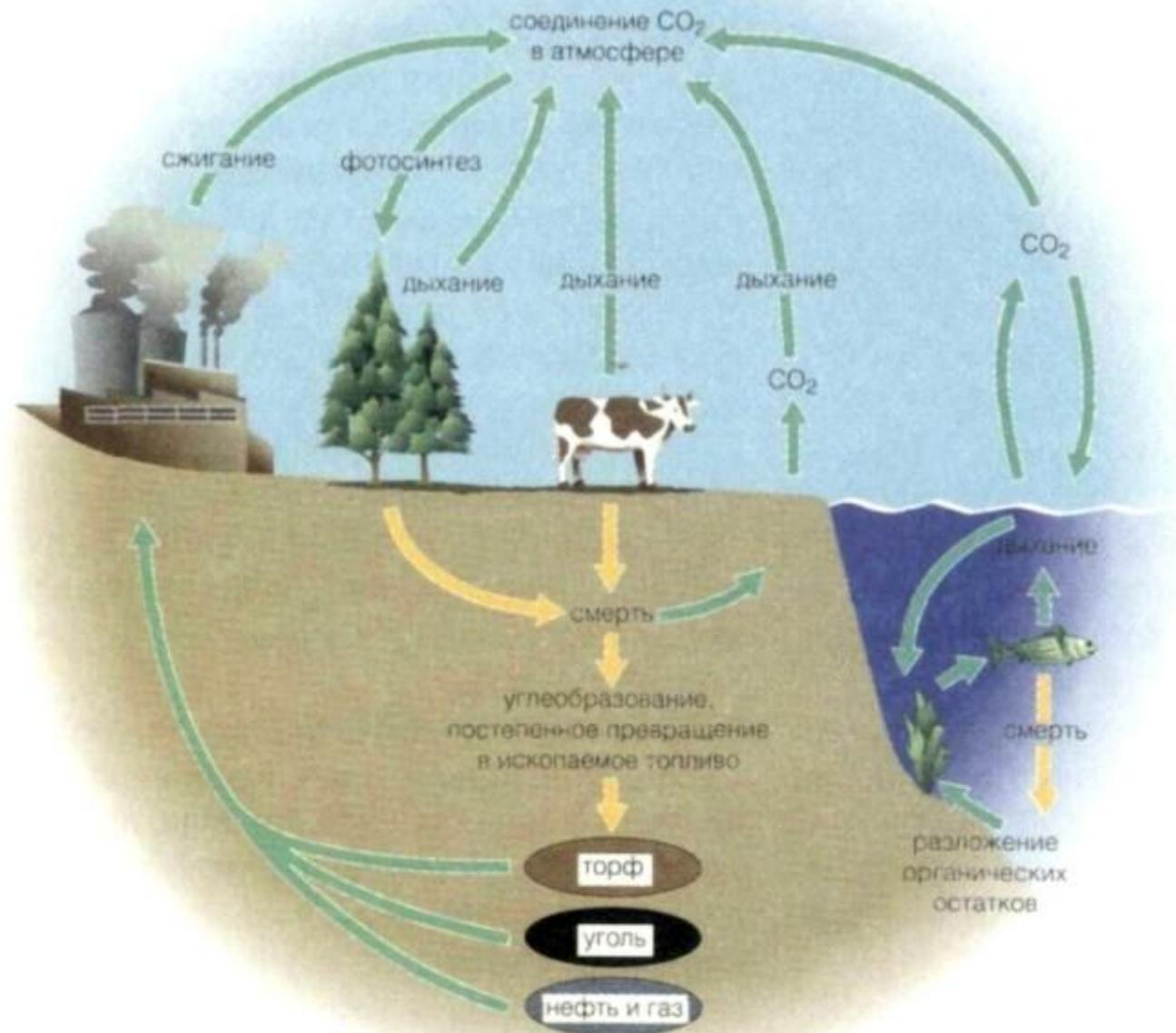
Накопление кислорода в атмосфере. Ежегодно растения и другие фотосинтезирующие организмы поставляют в атмосферу примерно 120 млрд. тонн кислорода.

Озоновый экран.

Накопление органической массы.

Биомасса Земли и ее распределение (сухой вес 10^9 т)

Биомасса	Суша	Мировой океан
Фитомасса	1837	3,9
Зоомасса	1,005	0,997
Человек	0,052	
Сумма	1838,057	4,897

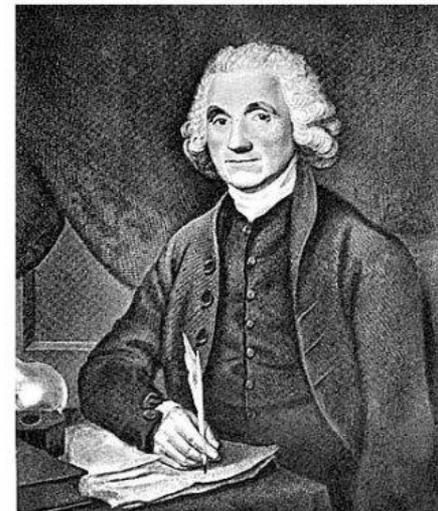


История развития представлений о фотосинтезе

XVII в. фламандский врач Ван Гельмонт - материал, из которого образовалось дерево произошел из воды.

1777 г. английский ботаник Стивен Хейлс - в качестве питательного вещества, необходимого для роста, растения используют главным образом воздух;

1770-1780-е гг - первые опыты по фотосинтезу английский химик Джозеф Пристли - растения выделяют кислород, который необходим для дыхания и горения.



Джозеф Пристли

Голландский врач Ингенхауз обнаружил, что растения окисляют кислород лишь на солнечном свете и что только их зеленые части обеспечивают выделение кислорода.



1817 г. французские химики, П. Ж. Пельтье и Ж. Кавенту, выделили из листьев зеленое вещество и назвали его хлорофиллом.



Разделить пигменты и изучить их по отдельности удалось М. С. Цвету с помощью созданного им метода хроматографии.

1845 г. немецкий физик Роберт Майер - зеленые растения преобразуют энергию, солнечного света в химическую энергию.



1877 г. В. Пфеффер назвал этот процесс фотосинтезом.

К середине 19 в. было установлено, что фотосинтез является процессом, как бы обратным дыхательному.

Французский ученый Жан Батист Буссенго (1802-1887) - в процессе фотосинтеза происходит выделение кислорода из углекислого газа.



К. А. Тимирязев – изучение спектров поглощения хлорофилла.

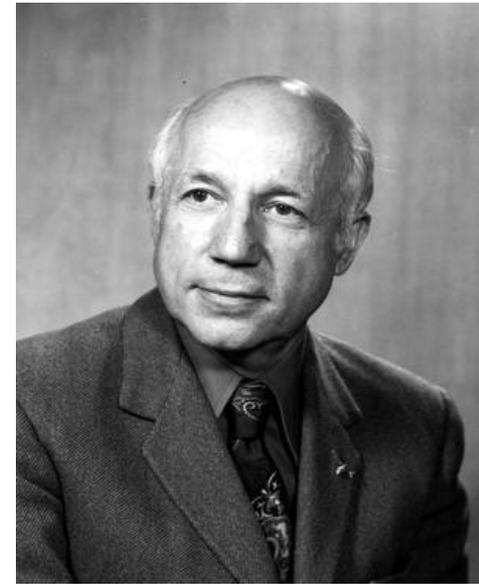


Корнелис ван Ниль - окислительно-восстановительная сущность и общее уравнение фотосинтеза.

Это означало что кислород в фотосинтезе образуется полностью из воды, что экспериментально подтвердил в 1941 А. П. Виноградов в опытах с изотопной меткой.

1941 г. - американский биохимик Мелвин Калвин - процесс фотосинтеза заключается в фотолизе молекул воды, в результате чего образуются кислород, выделяющийся в атмосферу, и водород, идущий на восстановление диоксида углерода до органических веществ.

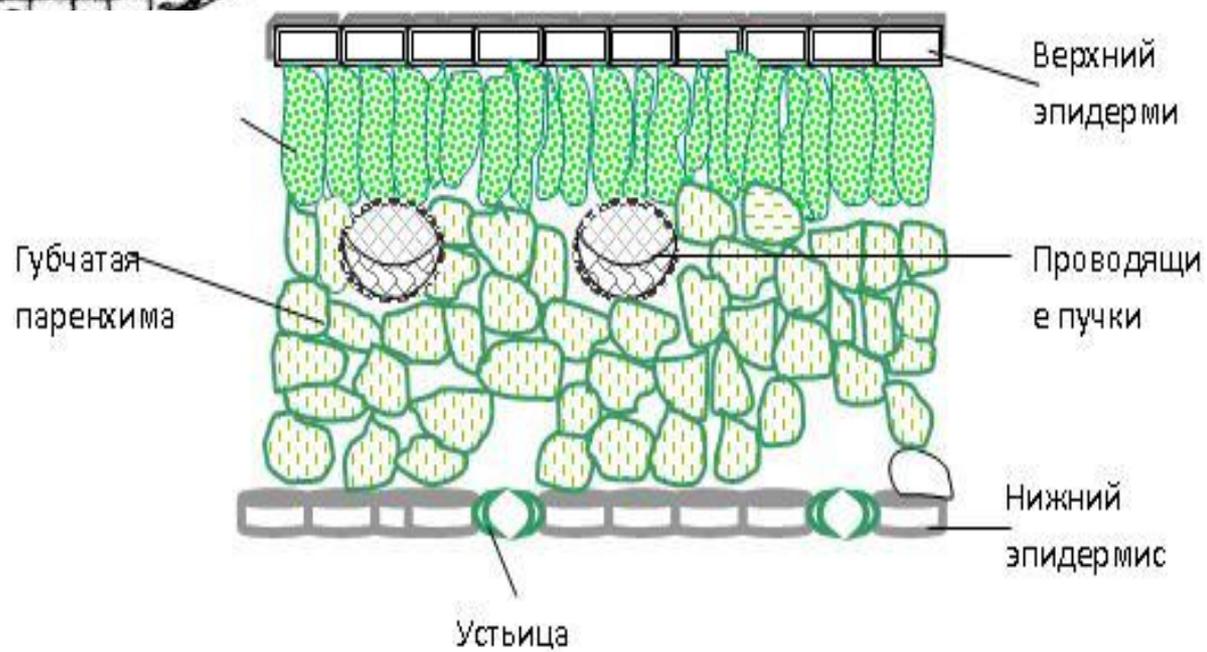
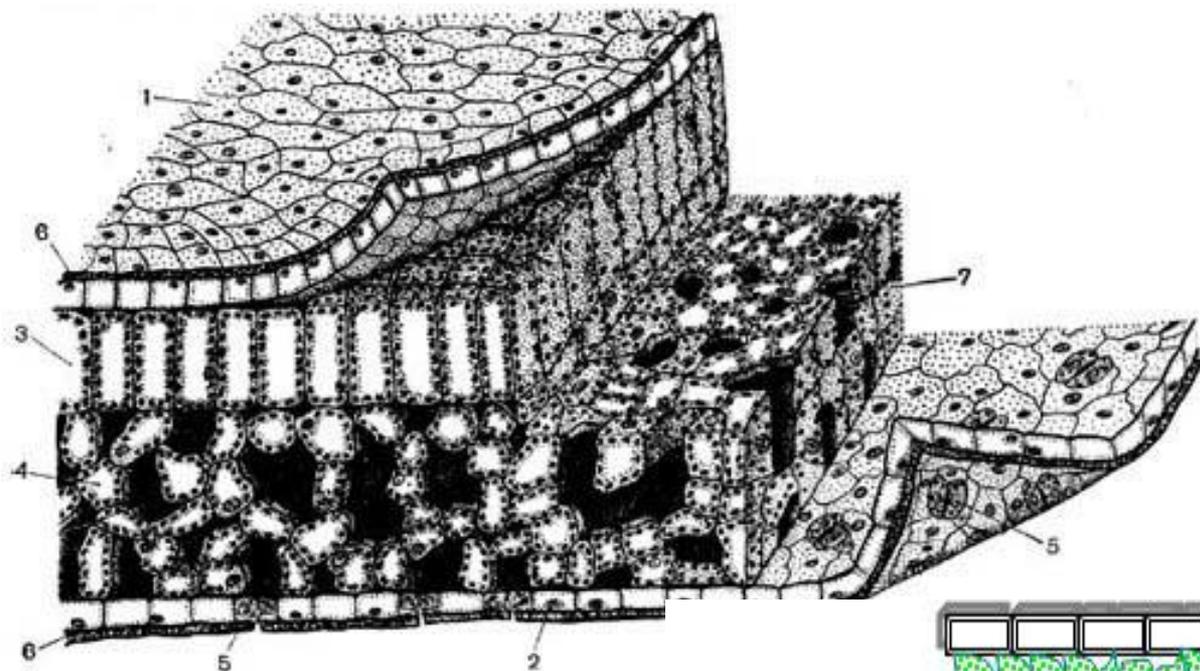
1961 г. Нобелевская премия по химии.



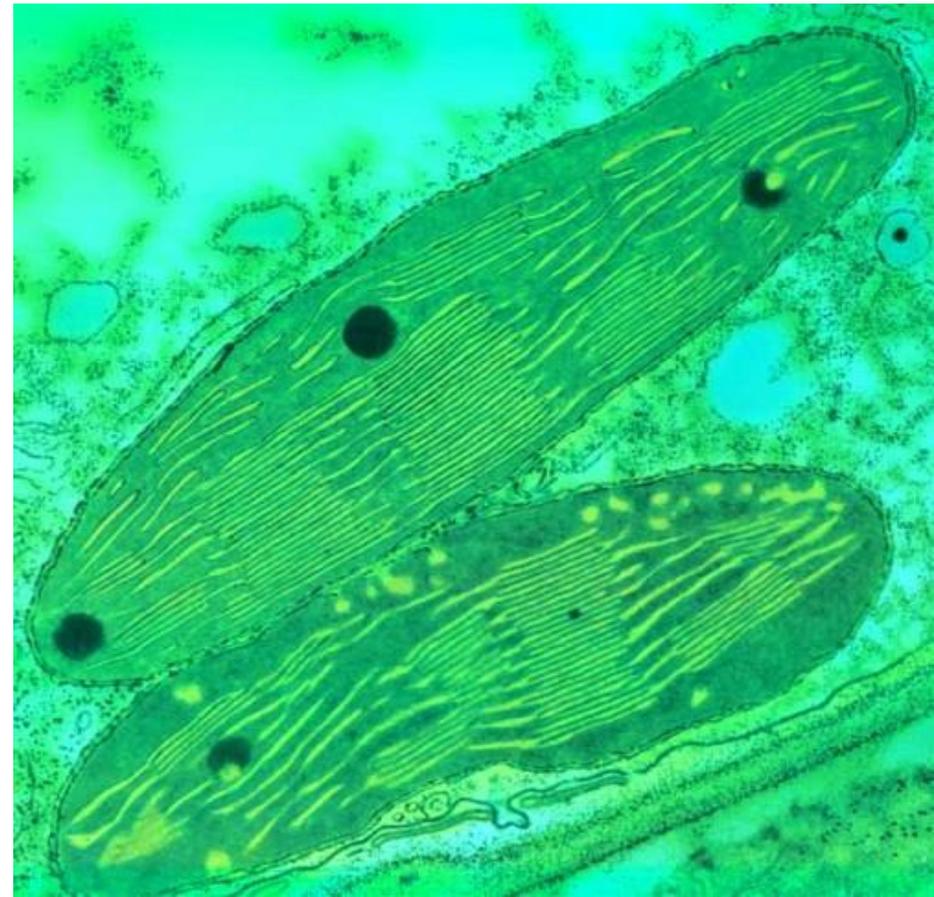
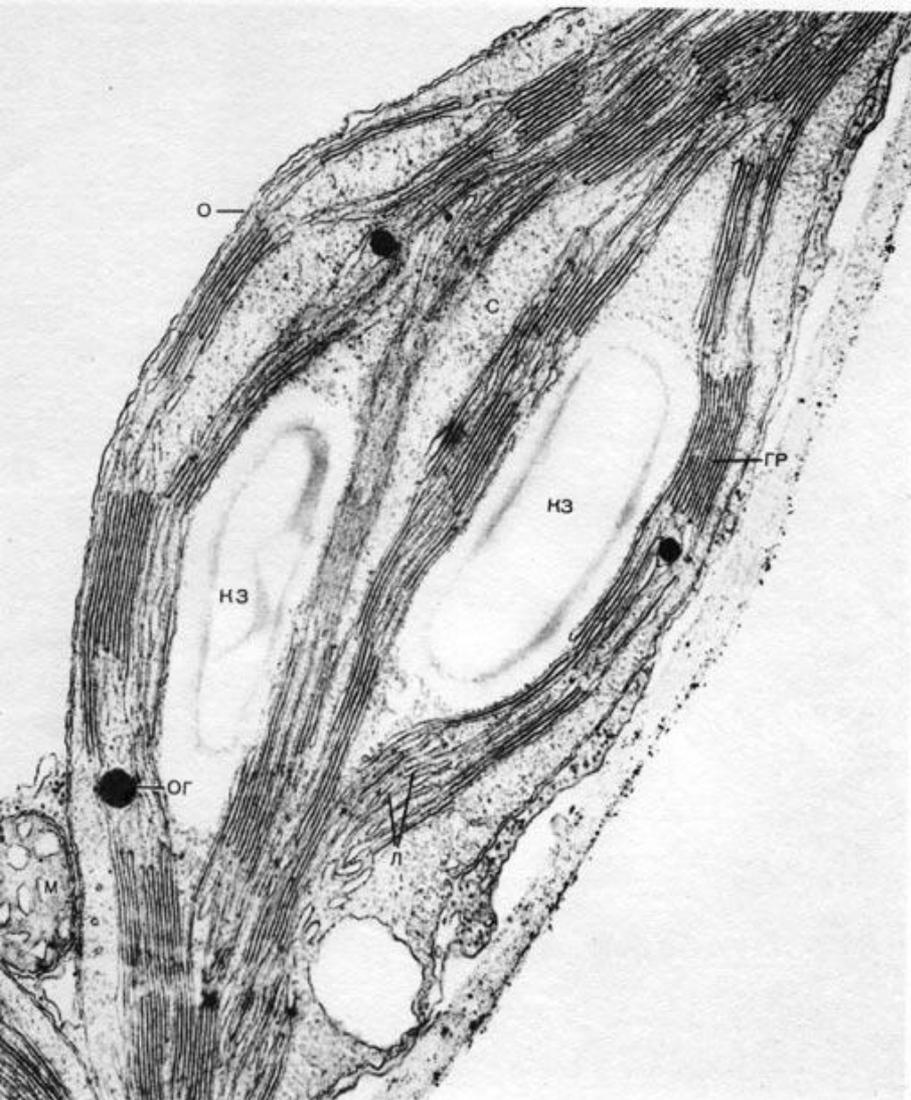
В 1937 г. Роберт Хилл установил что процесс окисления воды (и выделения кислорода), а также ассимиляции CO_2 можно разобщить.

В 1954—1958 Д. Арнон - механизм световых стадий фотосинтеза

Строение листа



Хлоропласты – органеллы фотосинтеза



Химический состав хлоропластов (на сухую массу):

белок — 35—55 %;

липиды — 20—30 %;

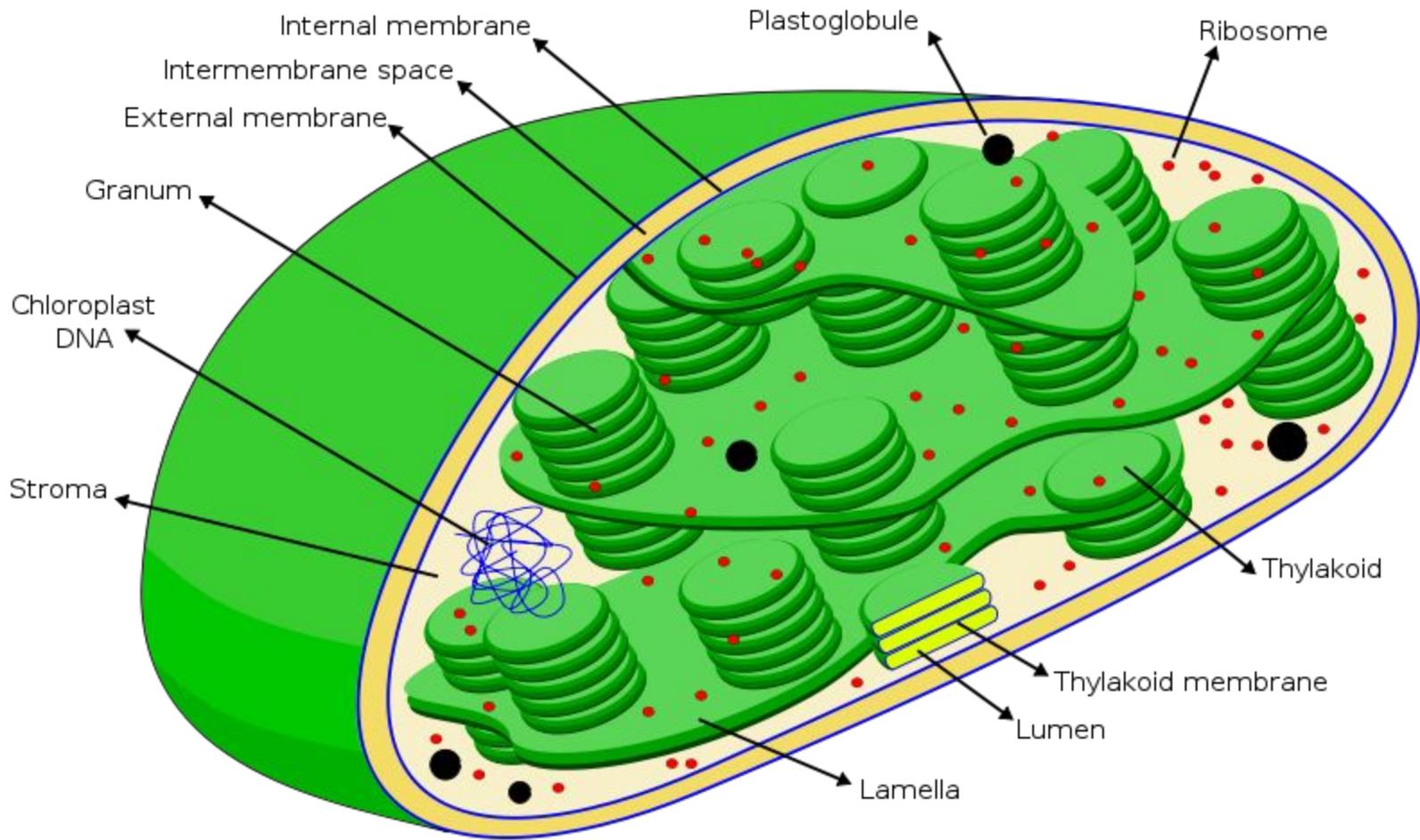
углеводы — 10 %;

РНК — 2—3 %;

ДНК — до 0,5 %;

хлорофиллы — 9 %;

каротиноиды — 4,5 %.

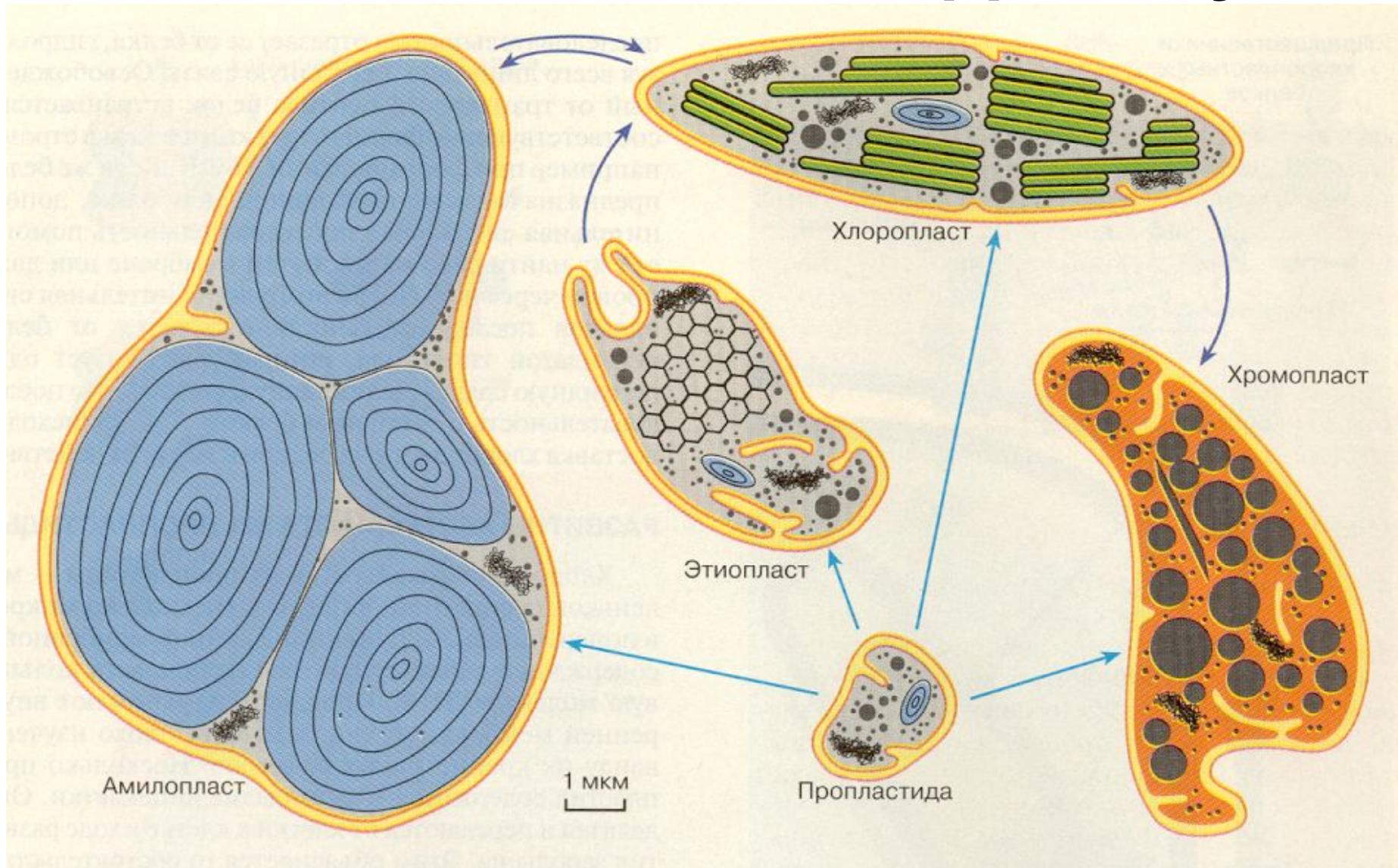


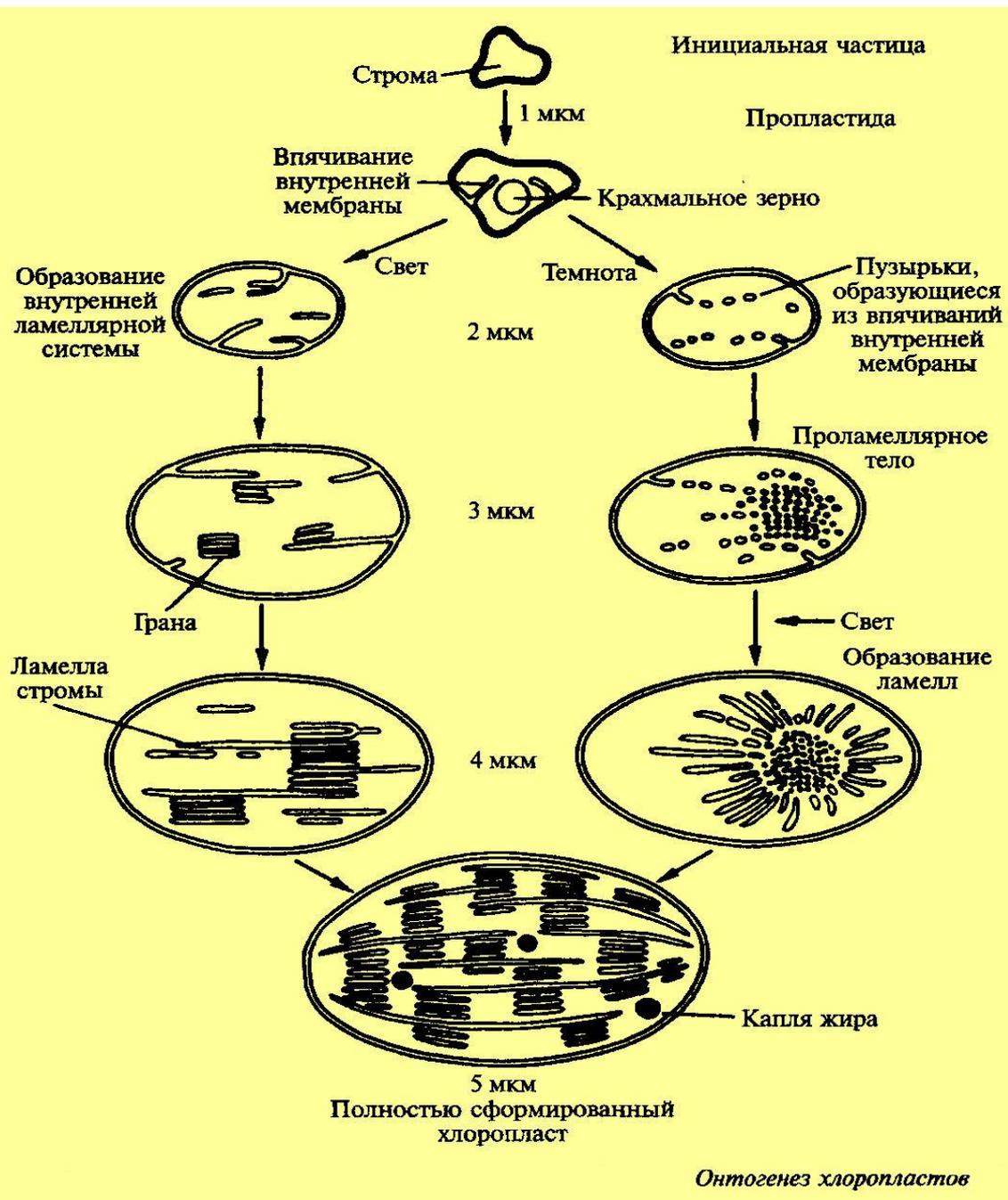
Пластиды растений

Пластиды



Схема взаимопревращения пластид (по Р.Г. Херрманну)



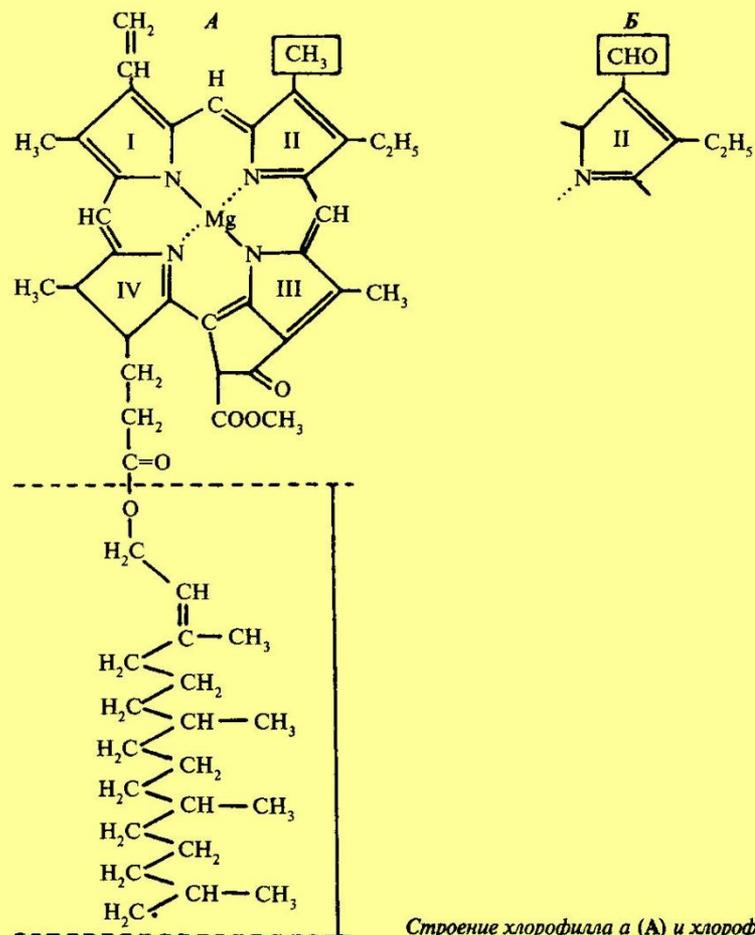
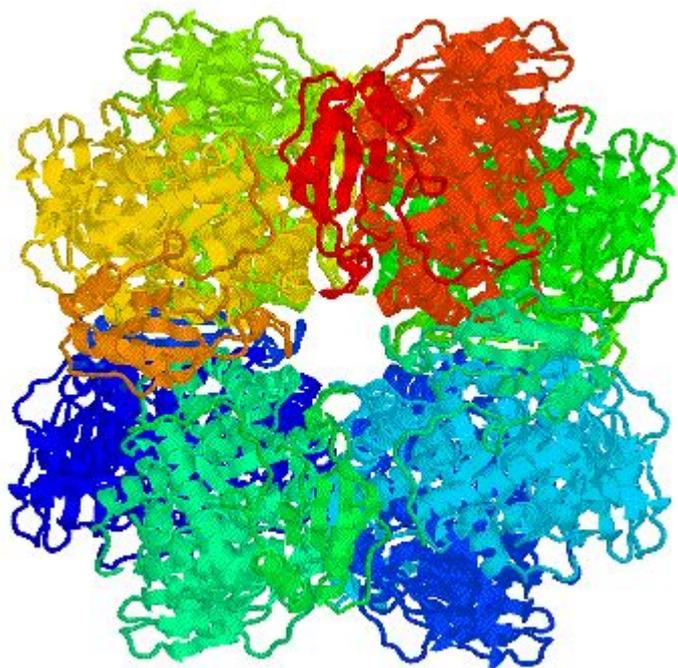


Онтогенез хлоропластов

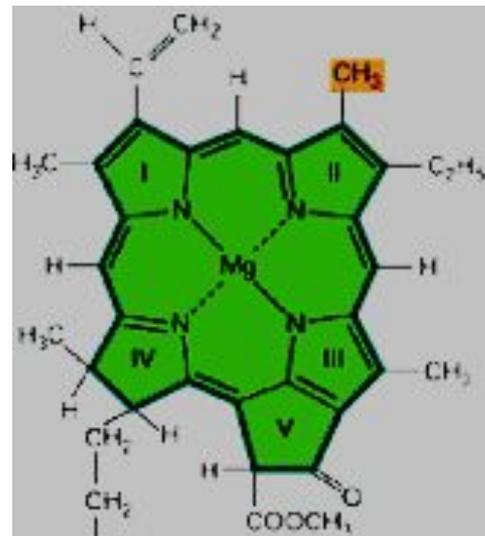
Основные классы фотосинтетических пигментов

- Хлорофиллы
- Каротиноиды
- Фикобилины

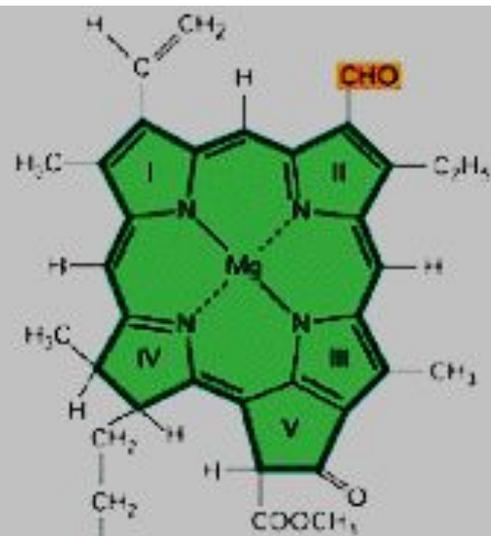
Хлорофилл



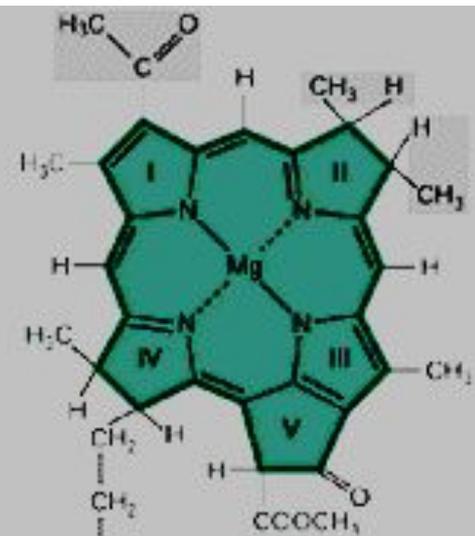
Строение хлорофилла а (А) и хлорофилла в (Б)



Chlorophyll a



Chlorophyll b



Bacteriochlorophyll a

Пигмент	Природный источник
Хлорофилл a	Все аэробные организмы
Хлорофилл b	Высшие растения, водоросли
Хлорофилл c ₁	Бурые водоросли
Хлорофилл c ₂	Бурые водоросли
Хлорофилл c ₃	Бурые водоросли
Хлорофилл d	Красные водоросли
Бактериохлорофилл a	Пурпурные бактерии
Бактериохлорофилл b	Пурпурные бактерии
Бактериохлорофилл g	Азотфиксирующие бактерии
Бактериохлорофилл c	бактерии
Бактериохлорофилл d	бактерии
Бактериохлорофилл e	бактерии

Каротиноиды - полиизопреноиды

ы



Beta-Carotene (in carrots and as an accessory pigment in all green leaves)

Виды: каротины (ненасыщенные углеводороды) – оранжевые, красные
ксантофиллы (содержат кислород) – желтые.

Функции:

Антенная

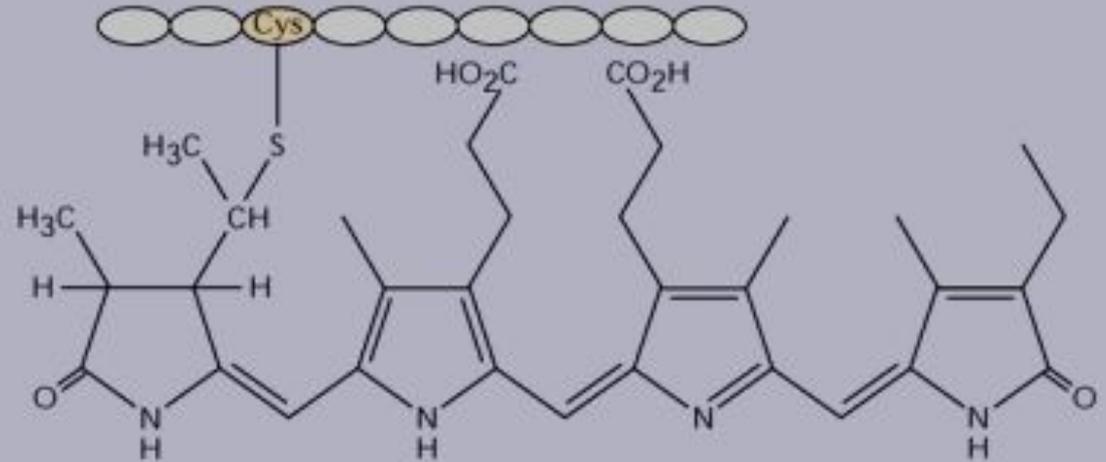
Защитная

Фотопротекторная (защита от фотоокисления)

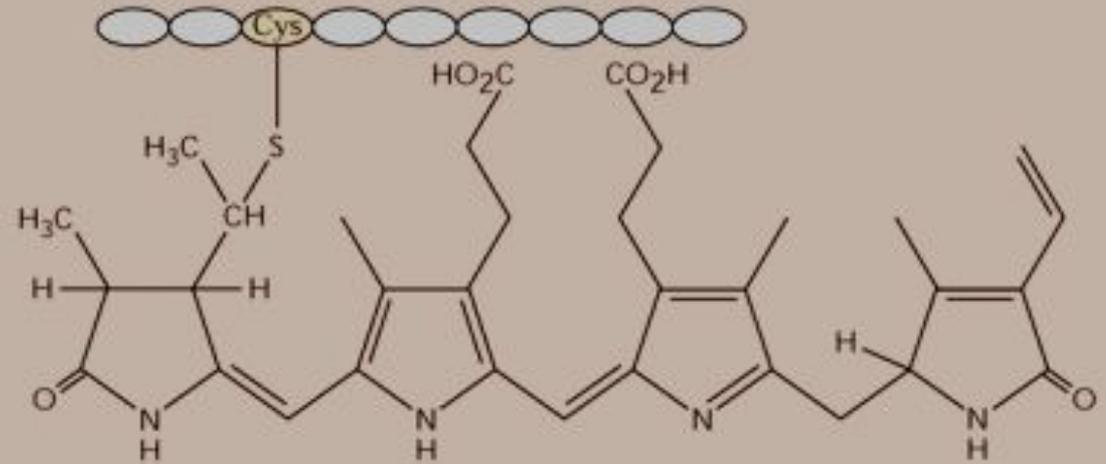
Фикобилины -

открытые
тетрапиррольные
структуры

Цианеи, красные
водоросли



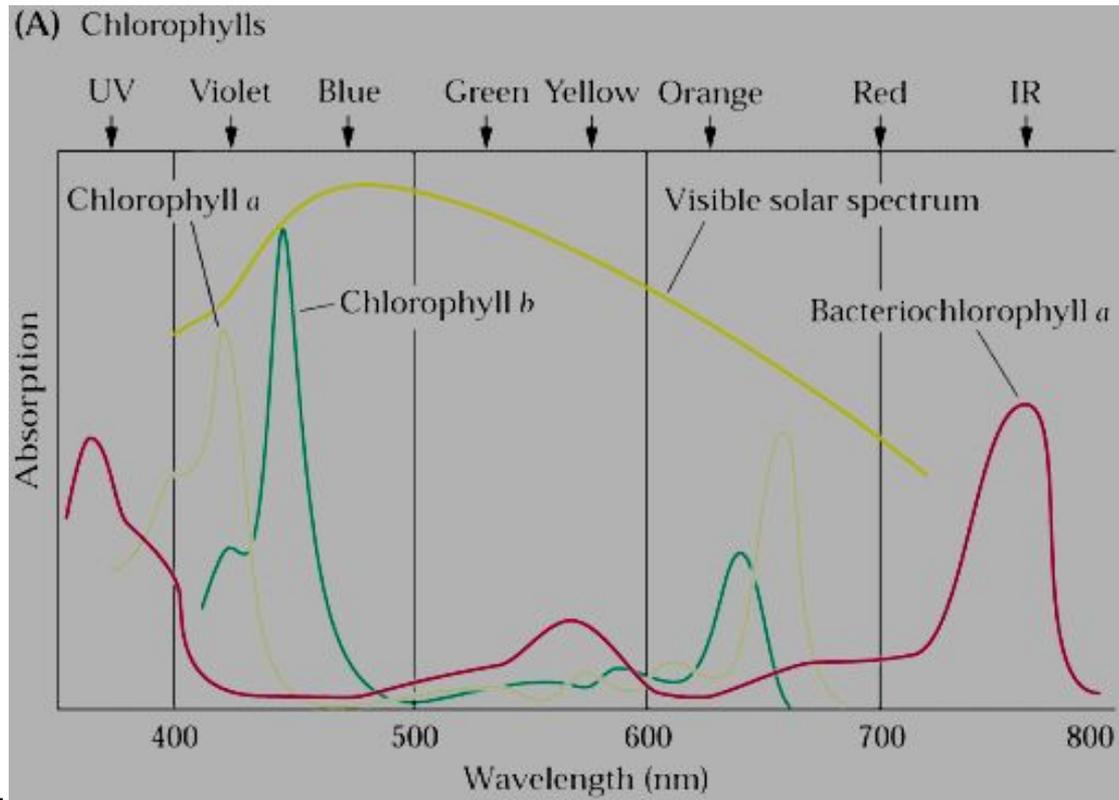
Phycocyanobilin



Phycoerythrobilin

Спектры поглощения

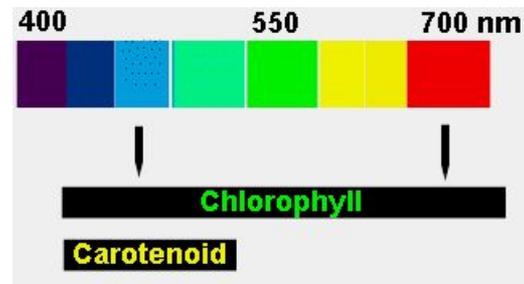
ФАР : 380 – 710 нм



Хлорофиллы:

в красной области
спектра 640-700 нм

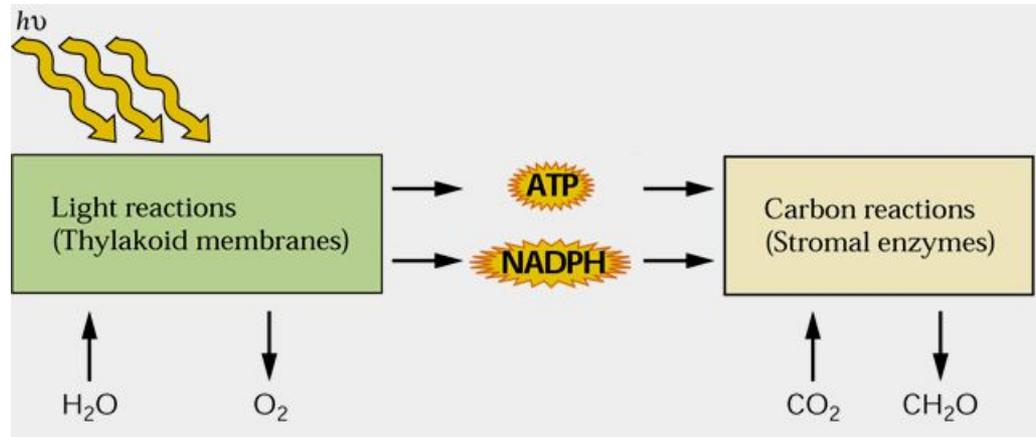
в синей - 400-450 нм



Каротиноиды:

400-550 нм главный
максимум: 480 нм

Световые и темновые реакции



Световые реакции:

Зависят от света

Не зависят от температуры

Быстрые < 10 (-5) сек

Протекают на мембранах

Темновые реакции:

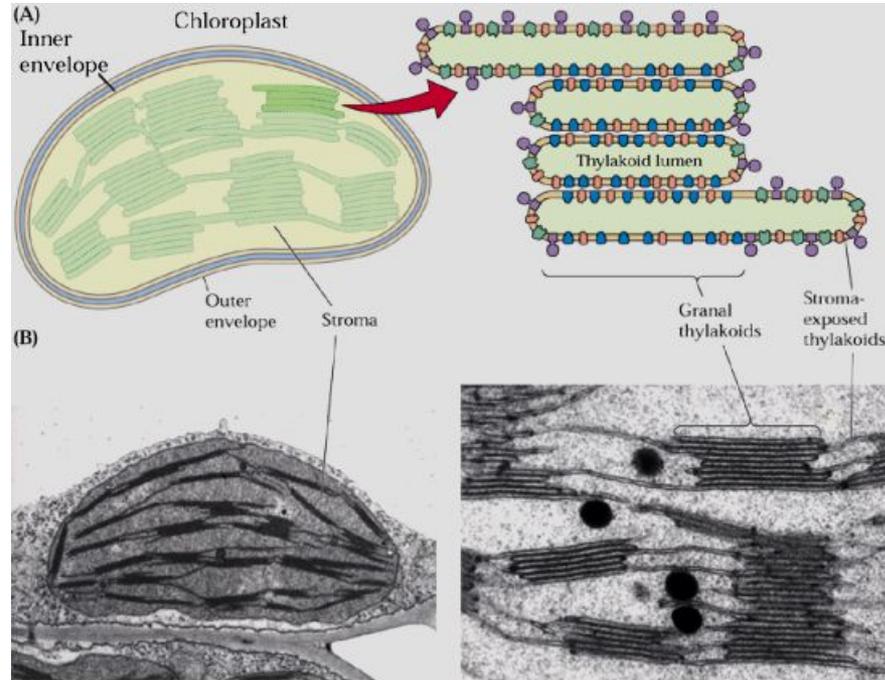
Не зависят от света

Зависят от температуры

Медленные ~ 10 (-2) сек

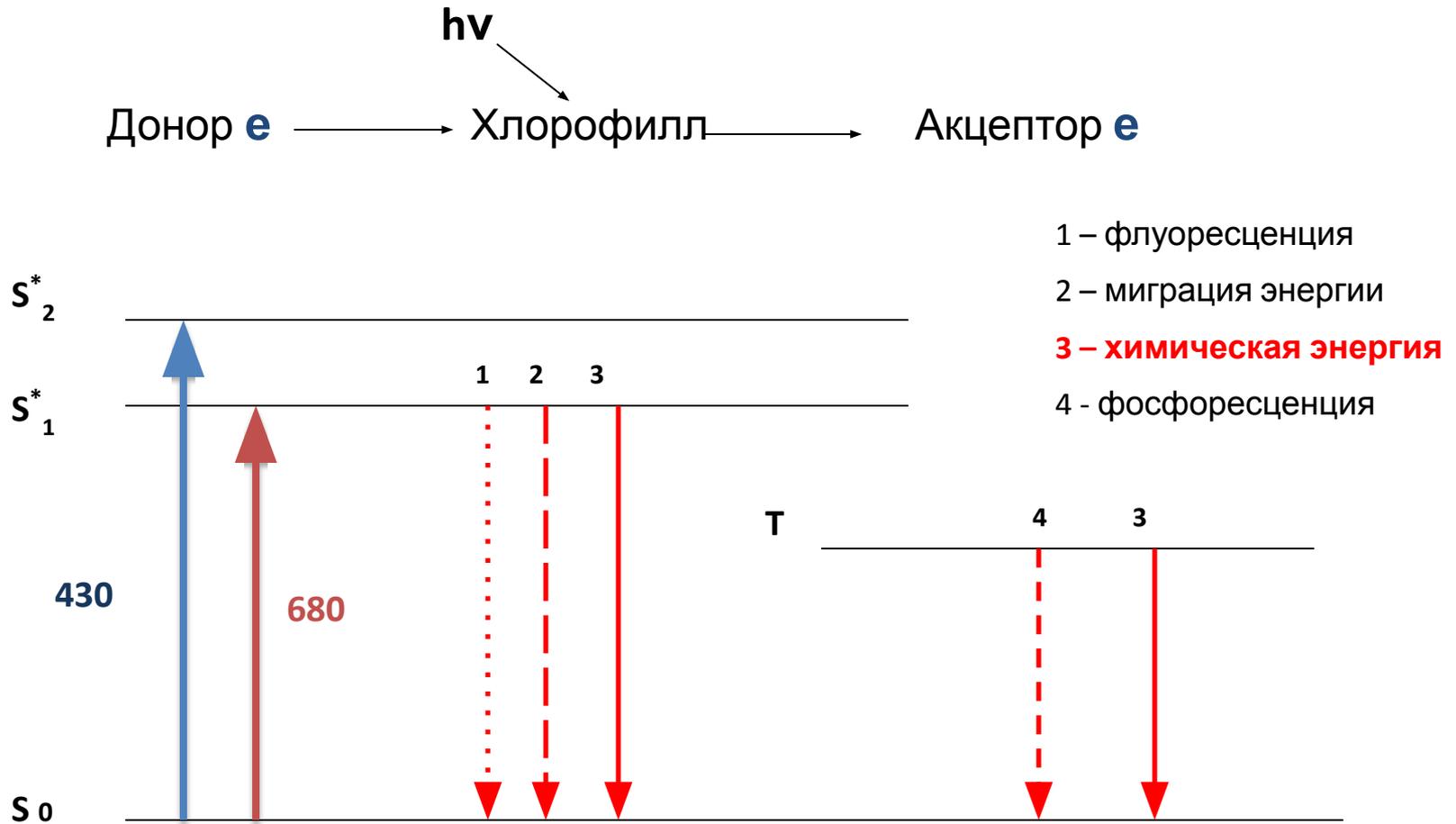
Протекают в строме Хл

Световые реакции



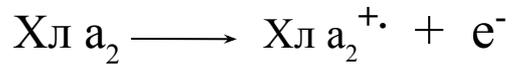
1. Введение энергии в биологические системы через воспринимающие пигментные системы
2. Преобразование энергии света в «биологическую энергию»

Хлорофилл способен к окислительно-восстановительным превращениям «реакция Красновского»



Фотосистема (ФС):

- антенный комплекс (светособиравующий комплекс);
- фотохимический реакционный центр – хлорофилл-белковый комплекс (димер Хл а 680 или 700);
- переносчики электронов.



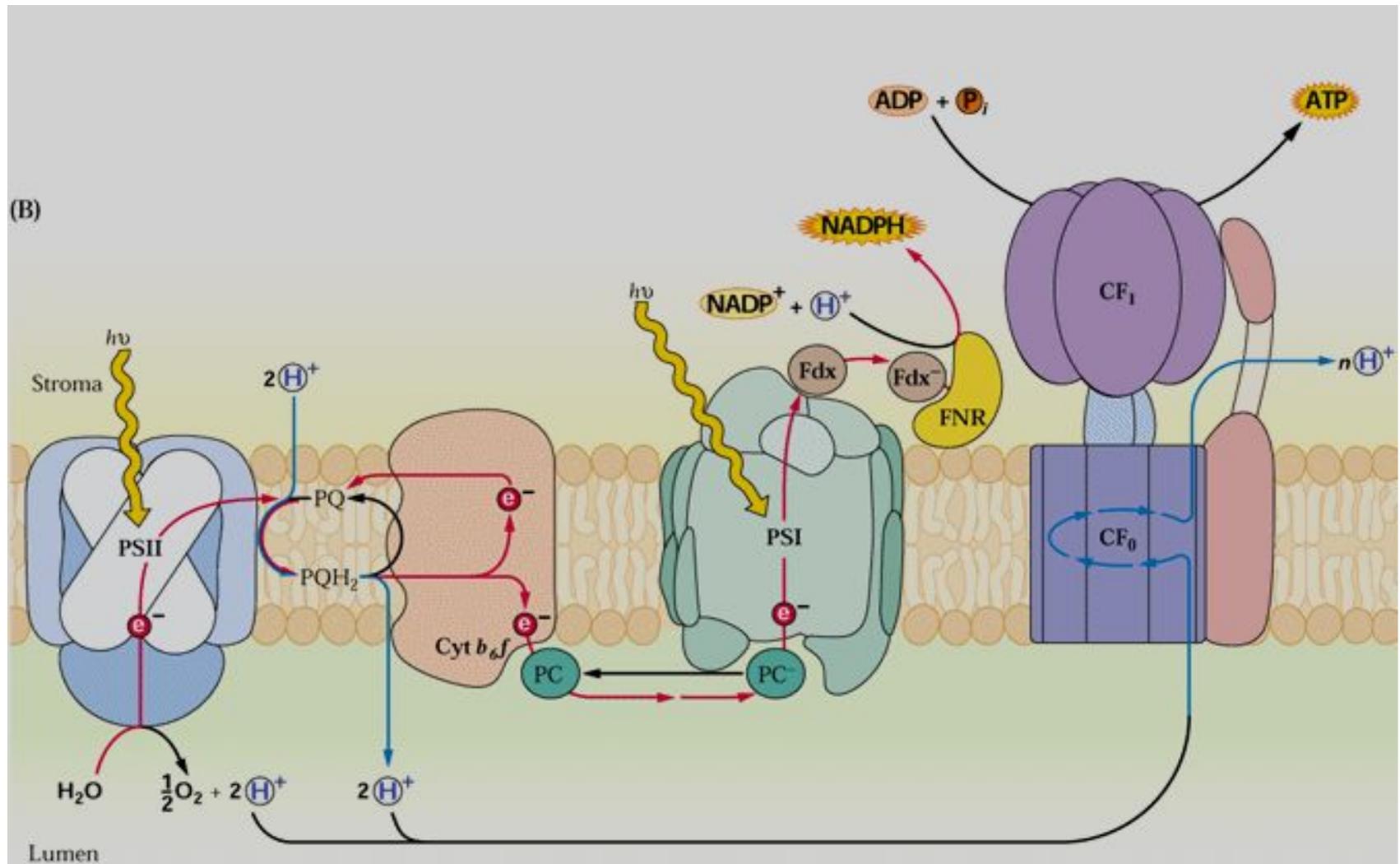
ФС I: донор e – пластоцианин, акцептор – филлохинон;

ФС II : донор e – водорасщепляющий комплекс, акцептор – феофитин

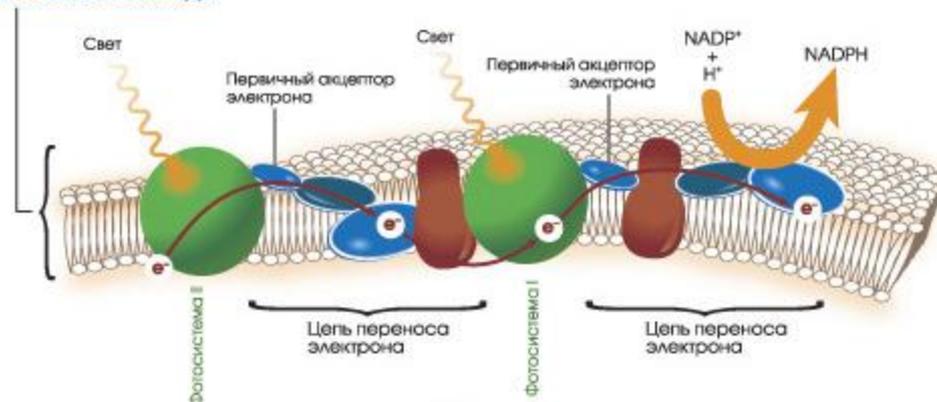


Схема миграции энергии возбуждения по

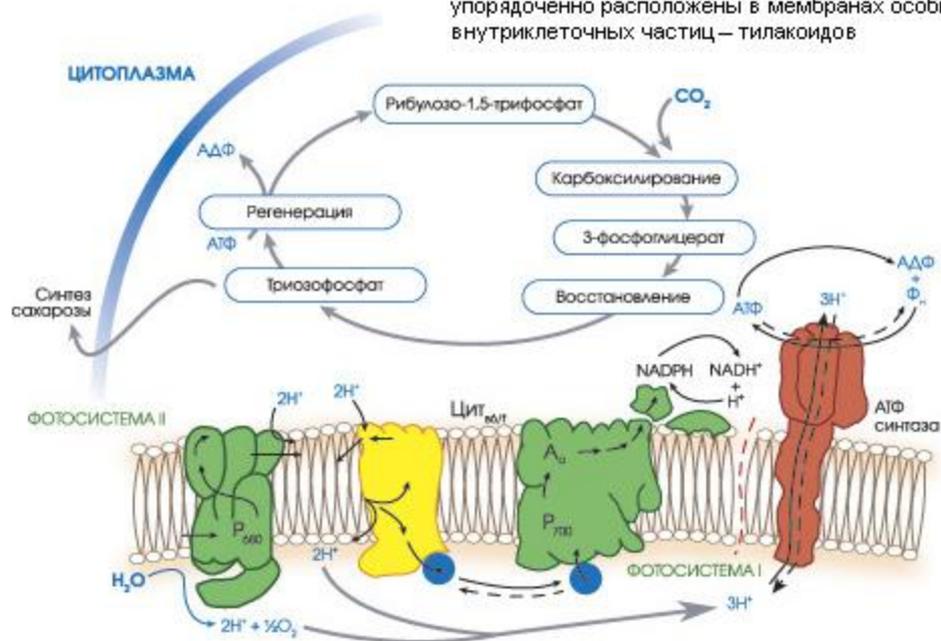
ЭТЦ



МЕМБРАНА ТИЛАКОИДА

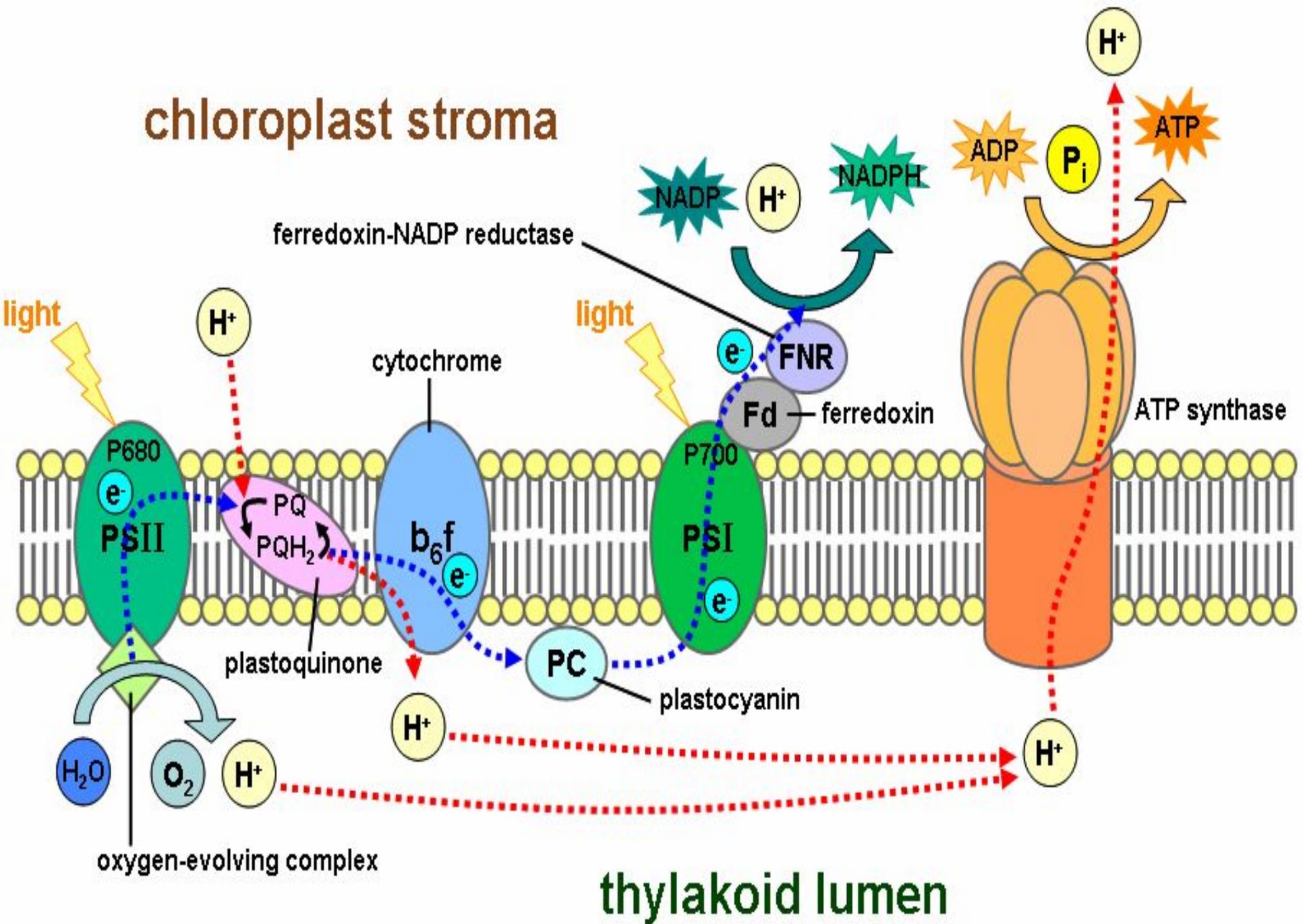


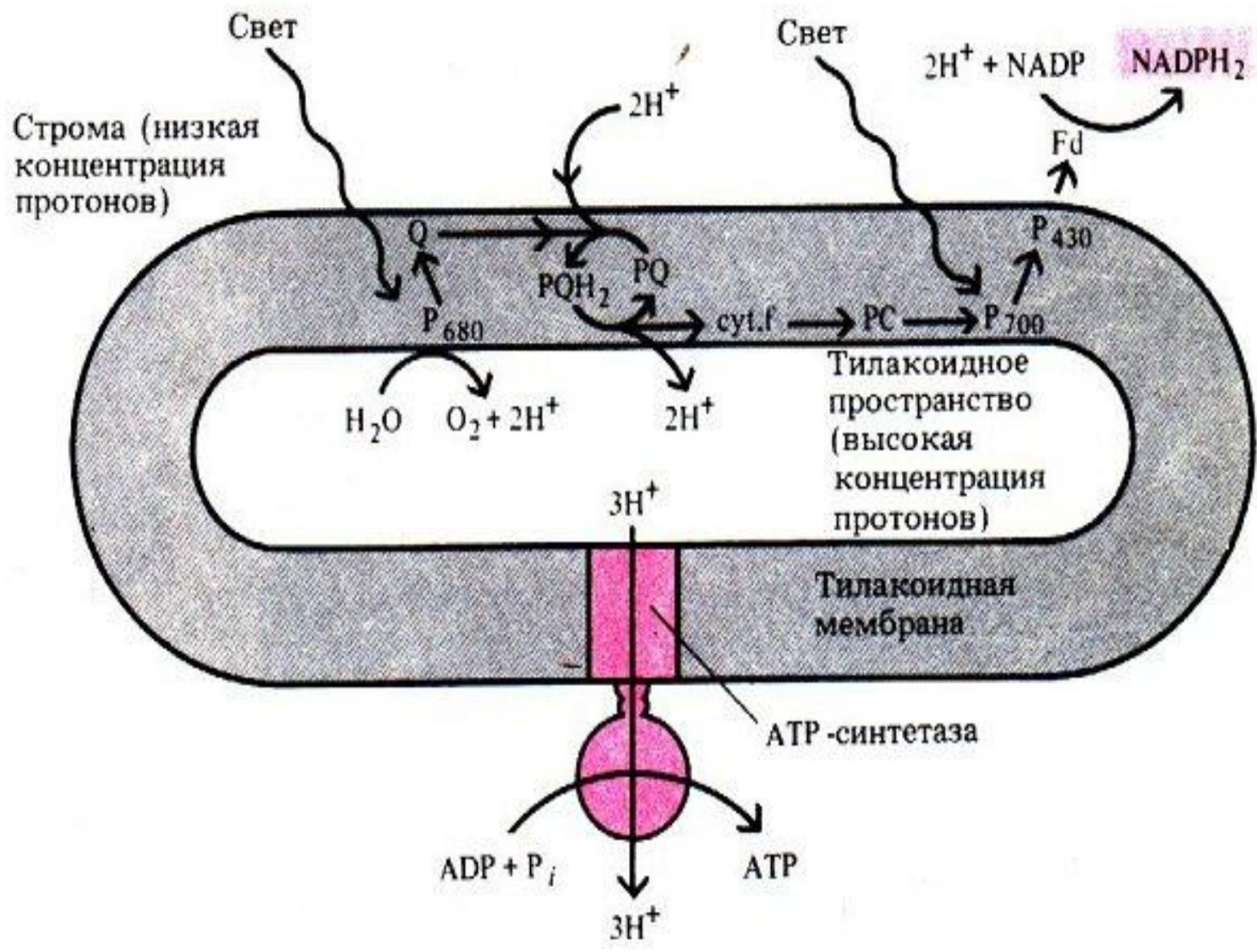
6. В листьях зеленых растений все компоненты фотосинтетического аппарата строго упорядоченно расположены в мембранах особых внутриклеточных частиц – тилакоидов



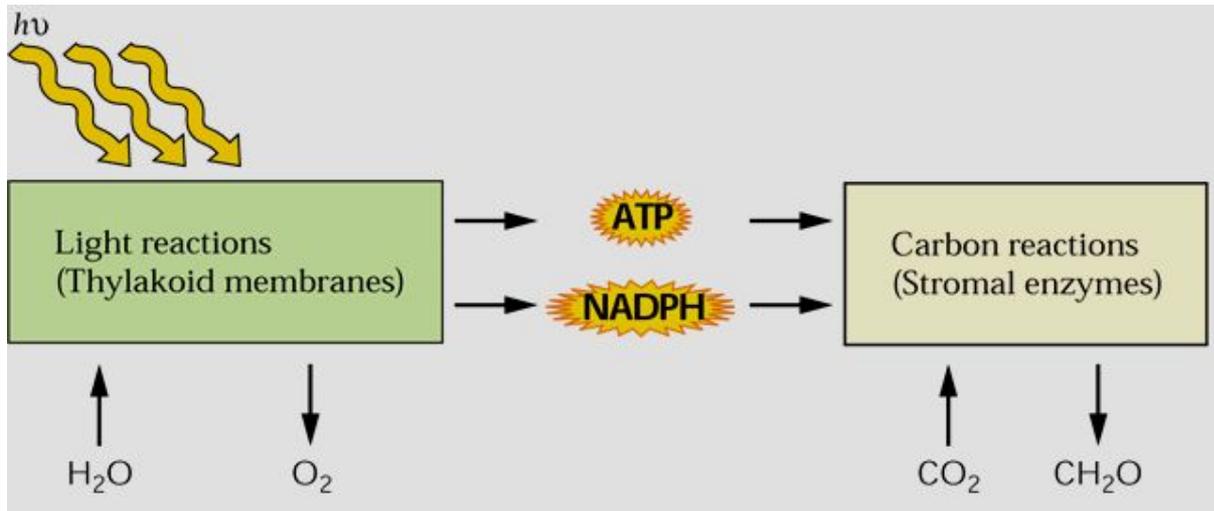
7. «Возбужденный» электрон передается по цепочке молекул трансформаторов, на каждом шагу отдавая часть энергии на работу по переносу протонов через мембрану. Таким образом энергия аккумулируется в форме мембранного потенциала, с помощью которого образуется АТФ. Кроме того, энергия накапливается в молекулах еще одного энергоемкого вещества: NADPH, и используется для синтеза сахаров

chloroplast stroma





Темновые реакции ФС



Фиксация CO_2 – реакции карбоксилирования



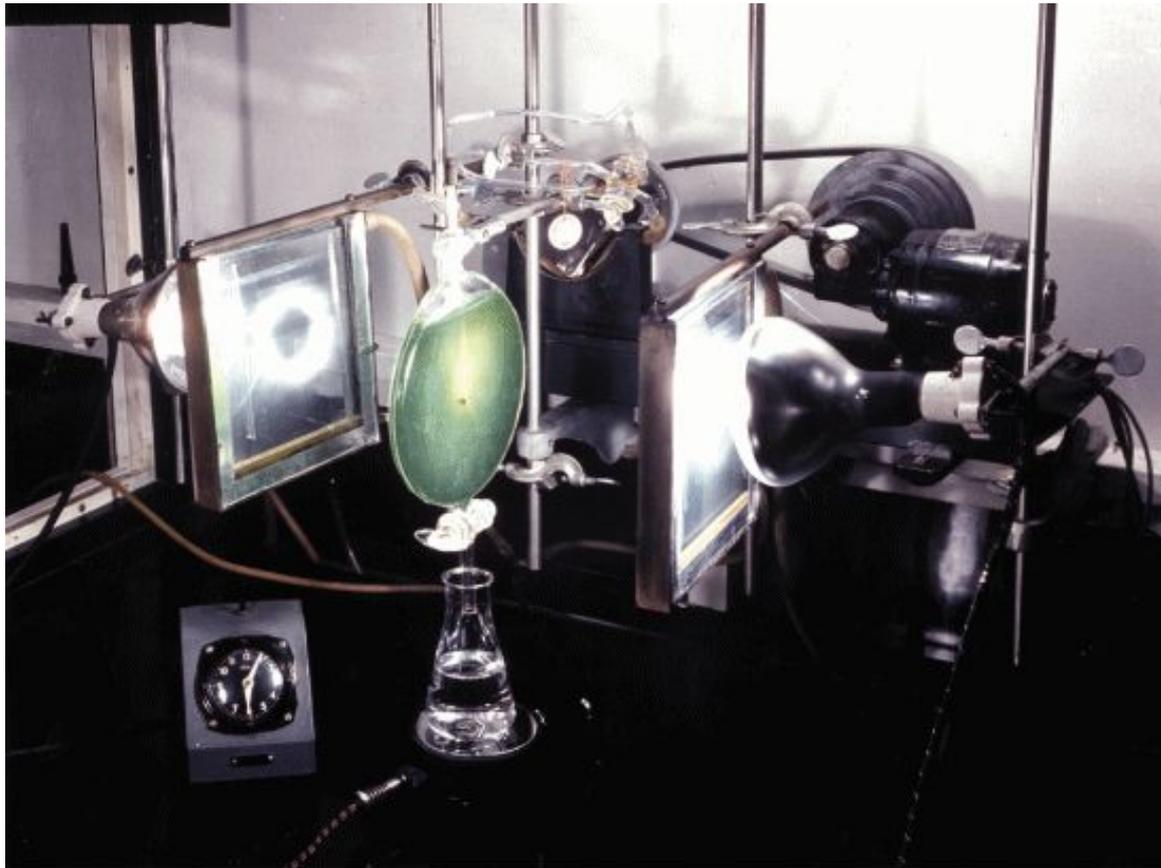
??? Продукт фиксации CO_2

??? Акцептор CO_2

Лоуренсовская лаборатория (Калифорния, США)

1946 – 1956

Мелвин Кальвин



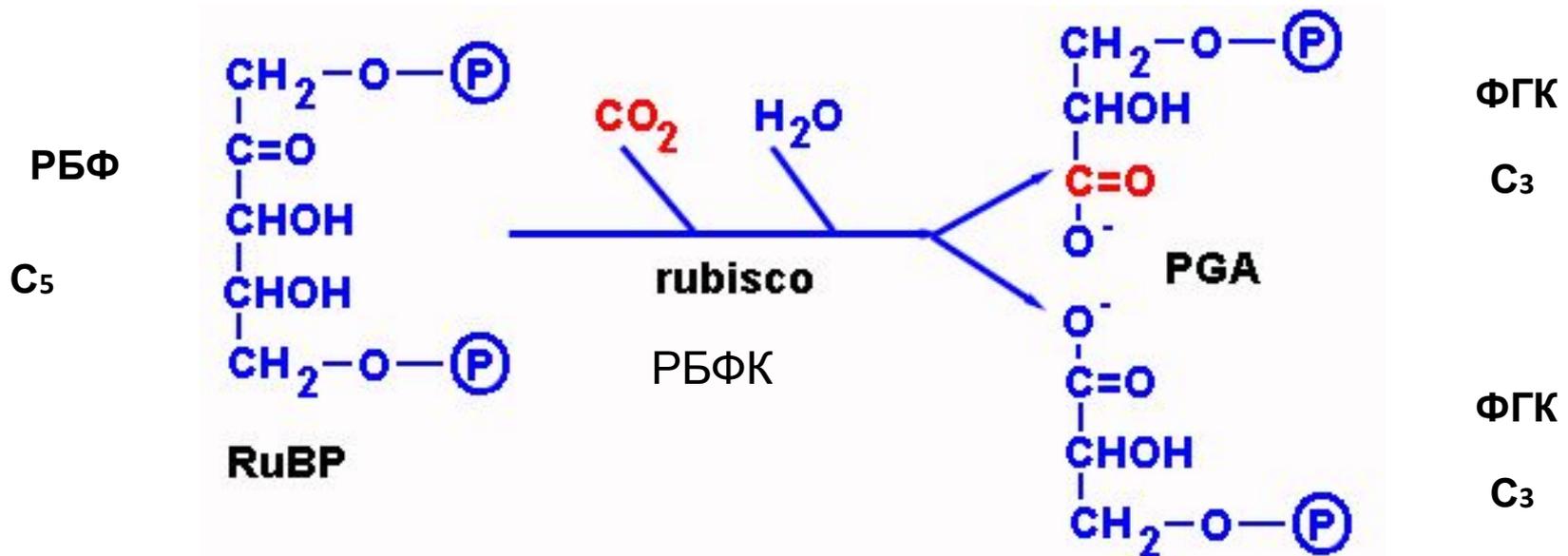
Объект: Chlorella

Методы:

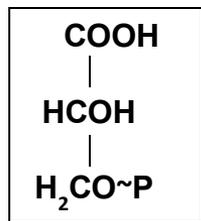
C(14), P(32),

**Двумерная
хроматография**

Карбоксилирование

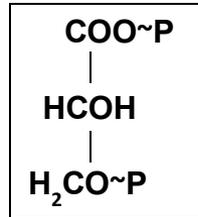


Восстановление



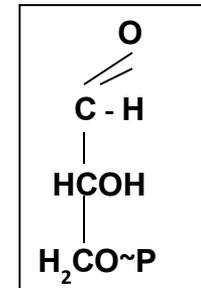
3-ФГК

АТФ

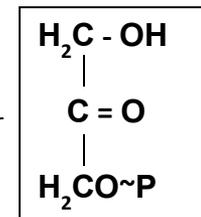
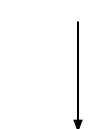


1,3-ФГК

НАДФН

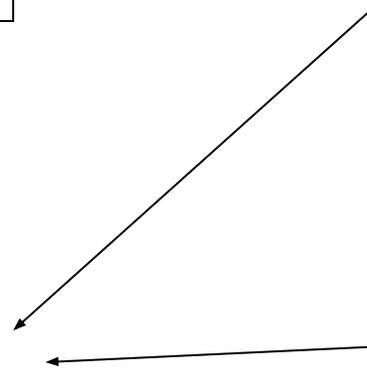


3-ФГА

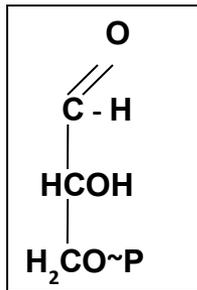


ДГАФ

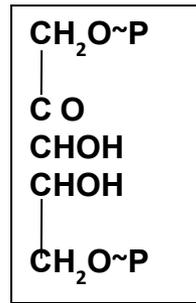
Транскетолазные и
трансальдолазные реакции



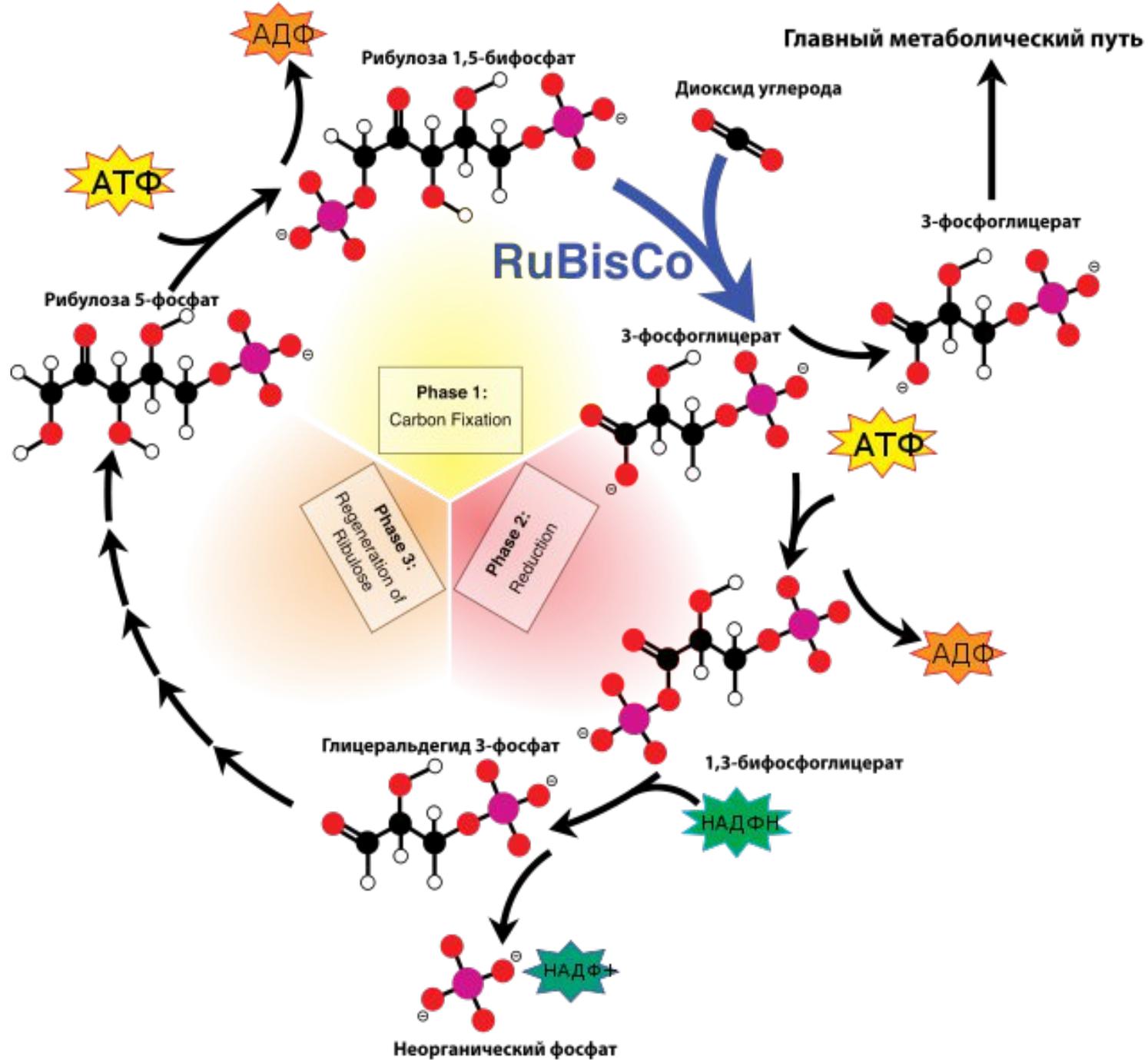
Регенерация



ФГ
А



РБФ



РБФК (Рубиско)

1. Optimum pH = 7,8 – 8,0 (pH стромы на свету)
2. Субстраты: CO₂ и РБФ
3. *Регуляторный центр:* E - CO₂ – Mg
4. Зависит от доступности АТФ
5. Аллостерическая регуляция (+Фр6Ф, -Фр1,6Ф)
6. Зависит от доступности CO₂
7. Зависит от концентрации O₂ (фотодыхание)
8. **Регуляторная роль света** (тиоредоксин, РБФК активаса, экспрессия гена малой субъединицы через фитохром)

Цикл Хэтча – Слэка - Карпилова

Незговорова Л.А. 1956 – 1957

Карпилов Ю.С. (кукуруза) 1960

Тарчевский И.А. 1963

М.Д. Хэтч и К.Р. Слэк (сах. Тростник) 1966

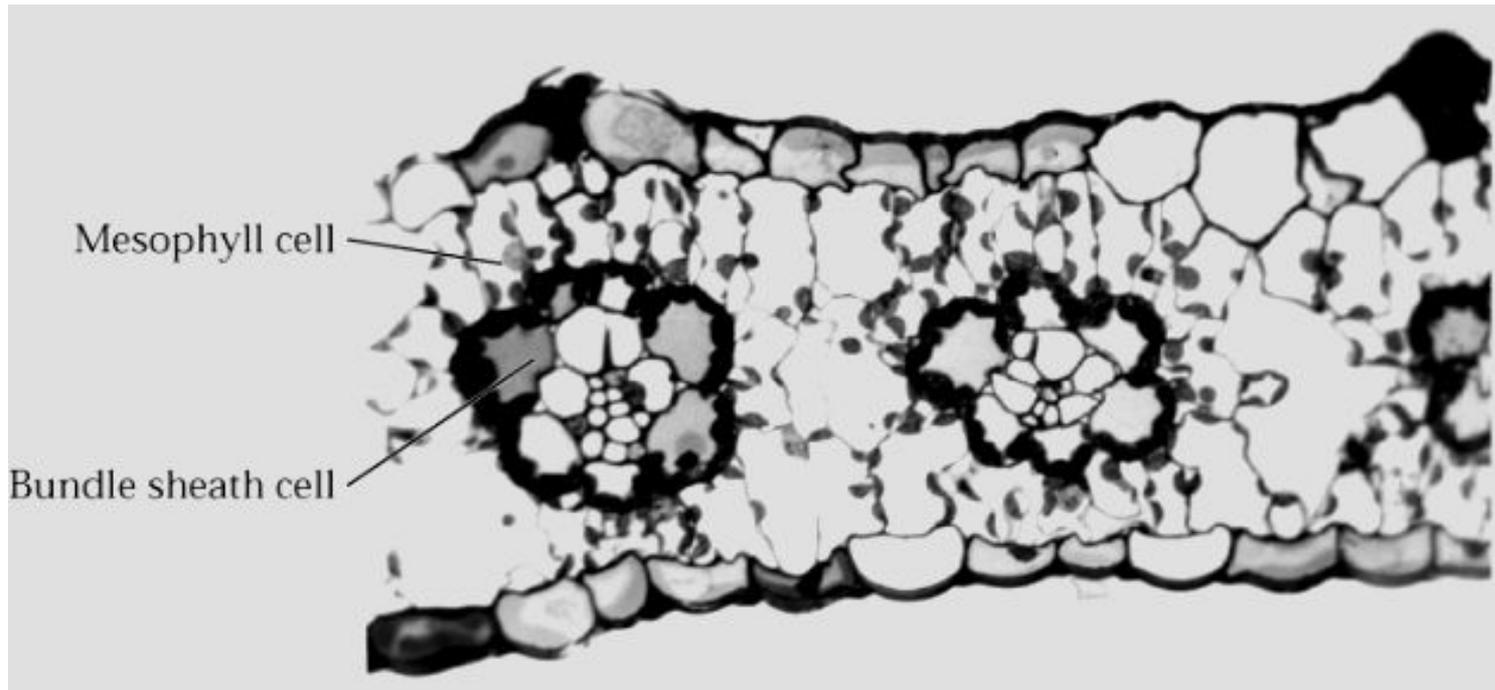
Продукт фиксации

C_4 – малат (ЩУК),
аспартат

Акцептор

C_3 – ФЕП

Кранц анатомия листа



Диморфизм хлоропластов



C4 растения различаются по способам декарбоксилирования

**Карбоксилирование у всех одинаково: в цитозоле
клеток мезофилла**

ФЕПК - фосфоенолпируват карбоксилаза

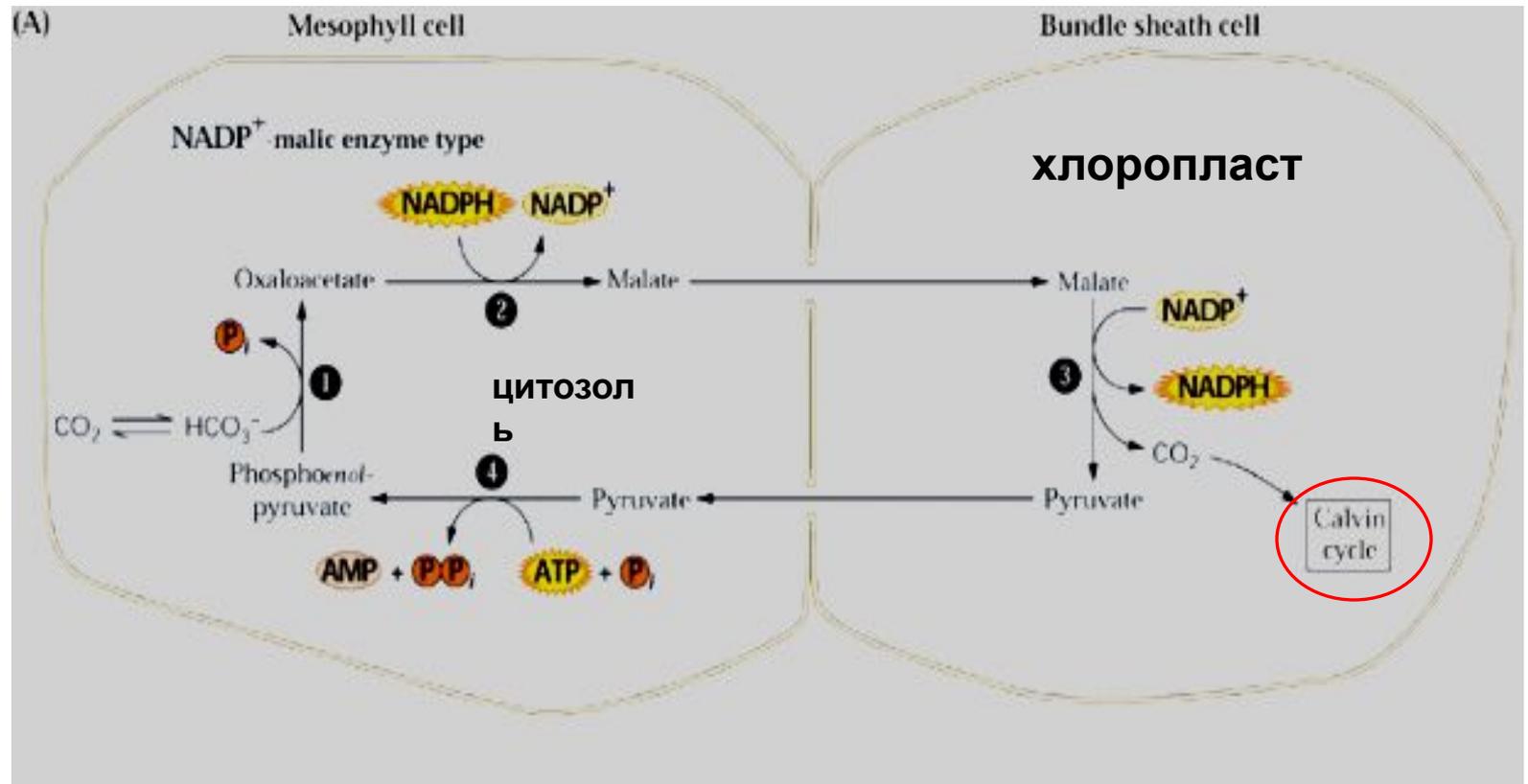
Пути декарбоксилирования

- 1. НАД-малатдегидрогеназный**
- 2. НАДФ-маликэнзимный**
- 3. ФЕП-карбоксикиназный**

ФЕПК

1. Локализована в цитозоле кл. мезофилла
2. Субстрат HCO_3
3. Оптимум $\text{pH} = 8$
4. Не ингибируется O_2
5. Аллостерическая регуляция (ЩУК, малат)
6. Фоторегуляция: активация светом ФЕПК-киназы

Кооперативный тип ФС (I группа)

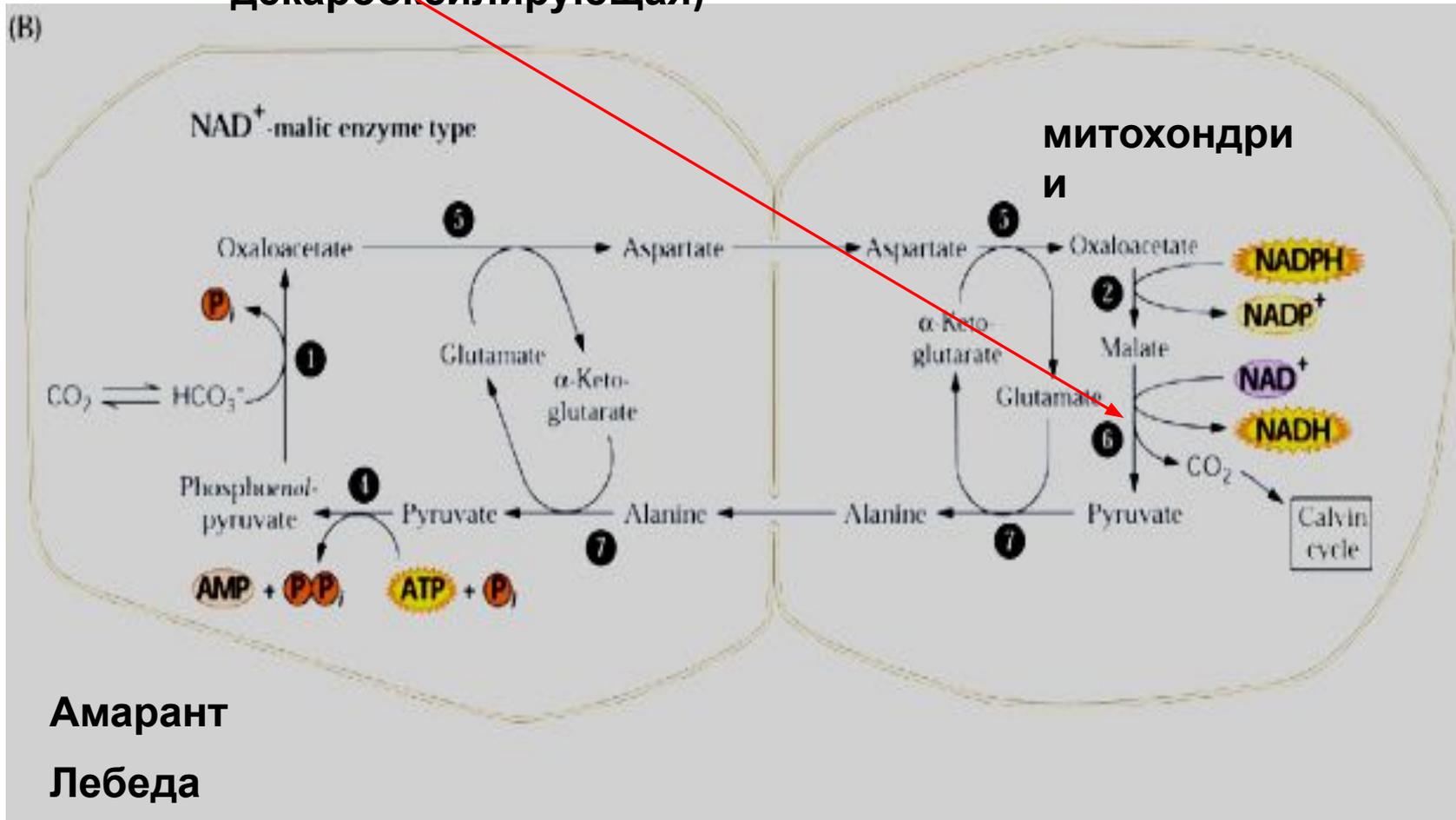


Кукуруза
Сорго
Сахарный
тростник

1. **ФЕПК**: фосфоенолпируват карбоксилаза
2. **НАДФ-малатдегидрогеназа**
3. **НАДФ-малик энзим** (МДГ декарбоксилирующая)
4. **Пируват-ортофосфат дикиназа**

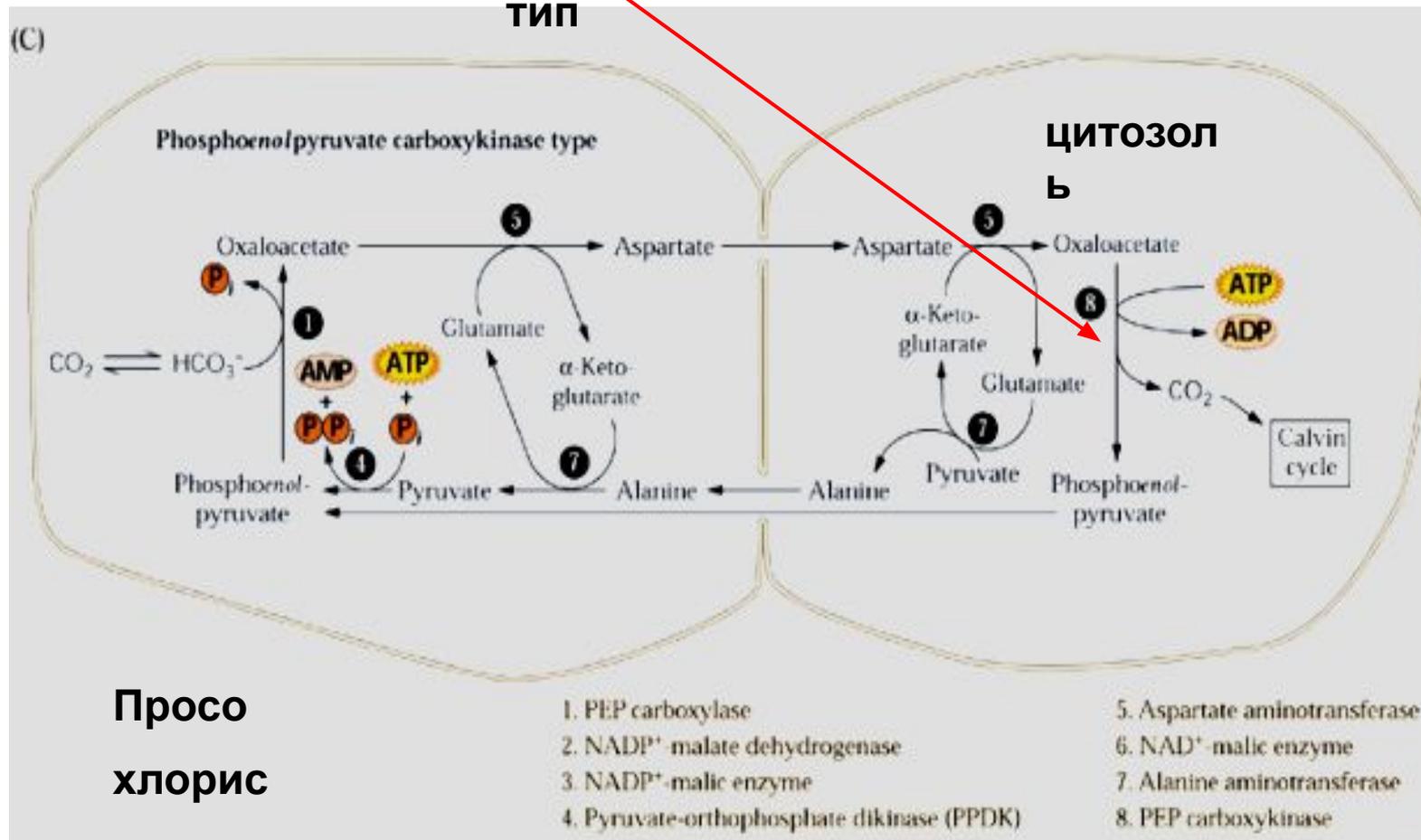
Кооперативный тип ФС (II группа)

НАД-МЭ (малик энзим, малатдегидрогеназа декарбоксилирующая)



Кооперативный тип ФС (III группа)

ФЕПМК: фосфоенолпируват карбоксикиназный тип



Кооперативный тип фотосинтеза

! Морфологические особенности
! Биохимические особенности

Продукт фиксации CO₂

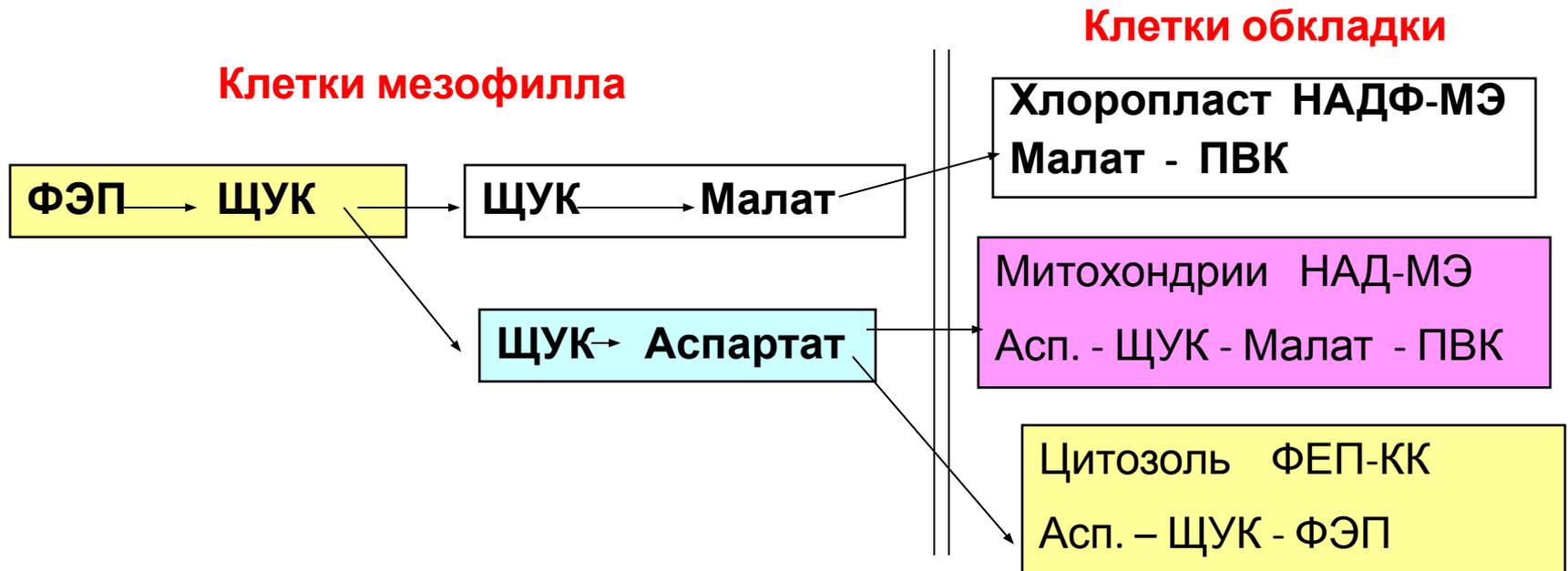
малат
аспартат

Фермент
декарбоксилировани

я
НАДФ-МЭ
НАД-МЭ
ФЕП-КК

C₄ - растения

1. C₄ + C₃ биохимические циклы
2. Кранц анатомия, диморфизм хлоропластов
3. Подавлено фотодыхание
4. Высокая продуктивность
5. Приспособлены к обитанию в жарких, засушливых местах и в условиях засоления



C₄ – растения: 18 семейств
90% видов в двух семействах

***Poaceae* (1000) и *Chenopodiaceae* (250)**

Злаки:

3 типа кранц анатомии, 3 энзиматические группы

Маревые:

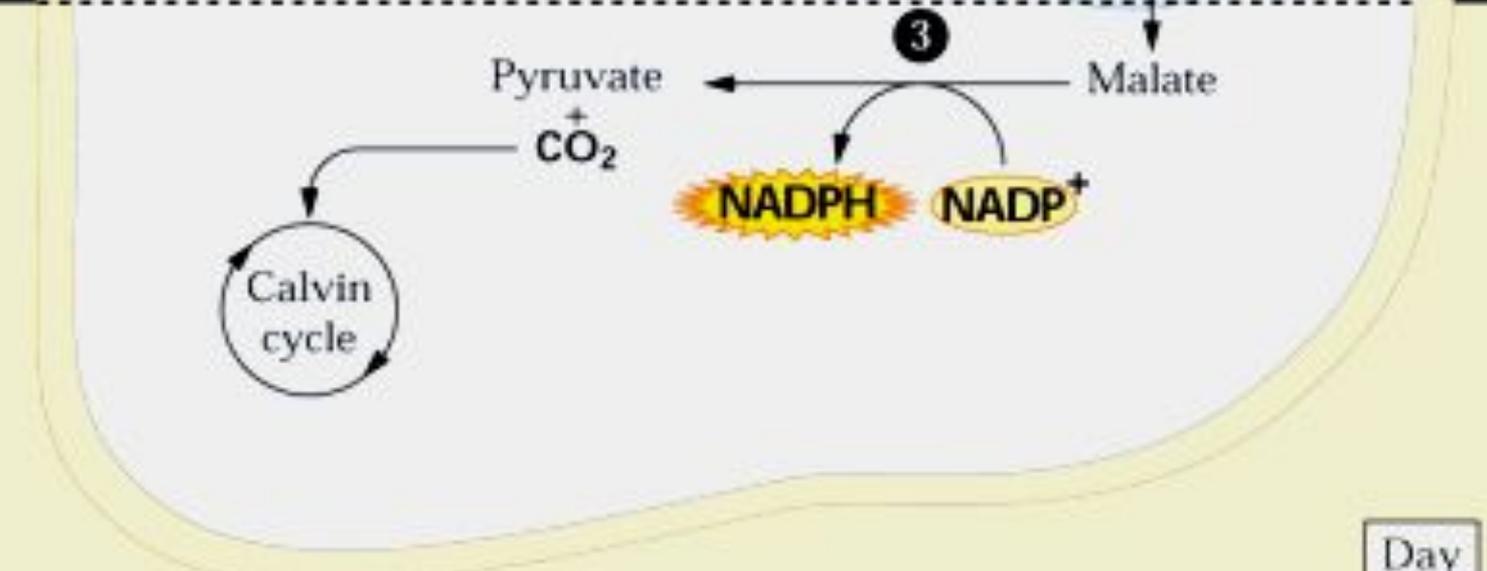
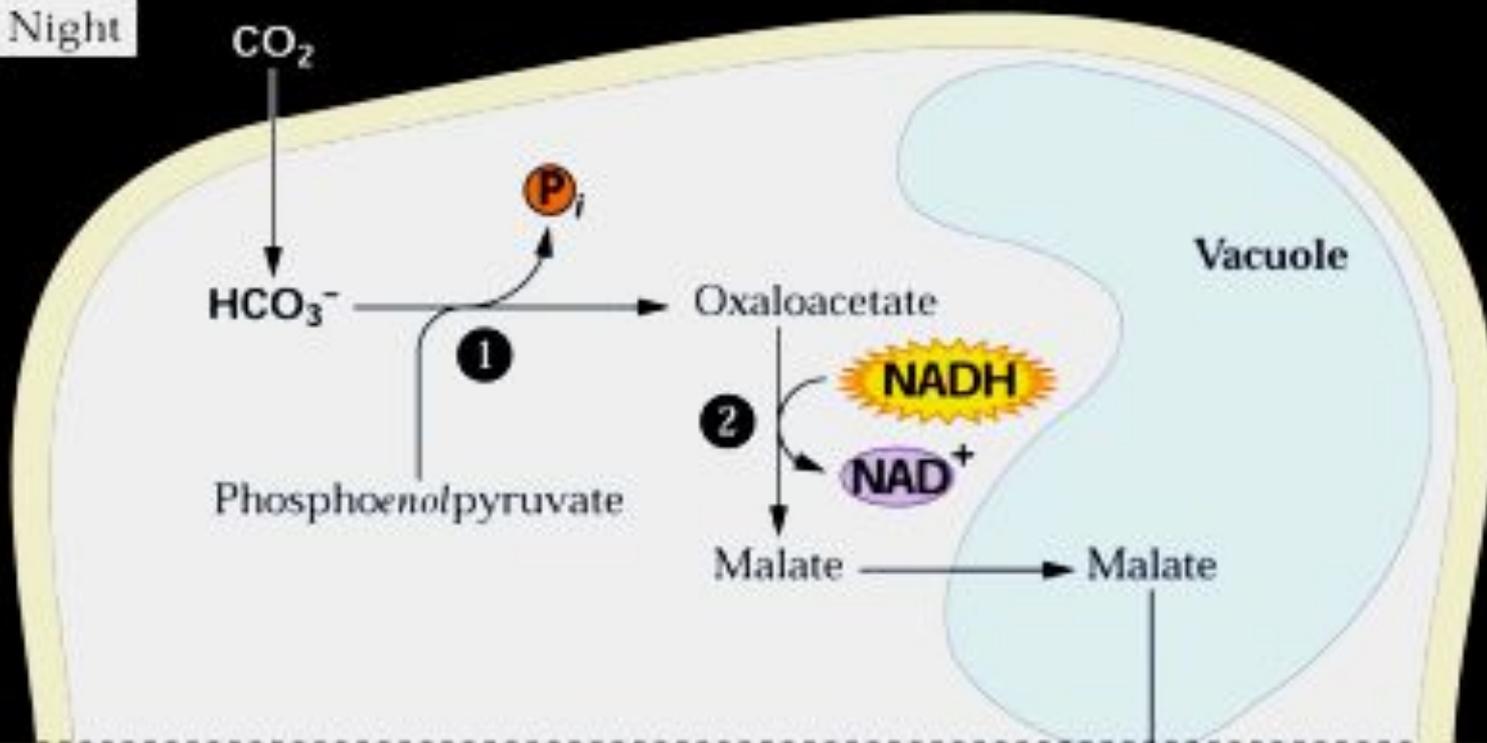
4 типа кранц анатомии, 3 энзиматические группы

CAM (Crassulaceae Acid Metabolism)

особый тип фотосинтеза

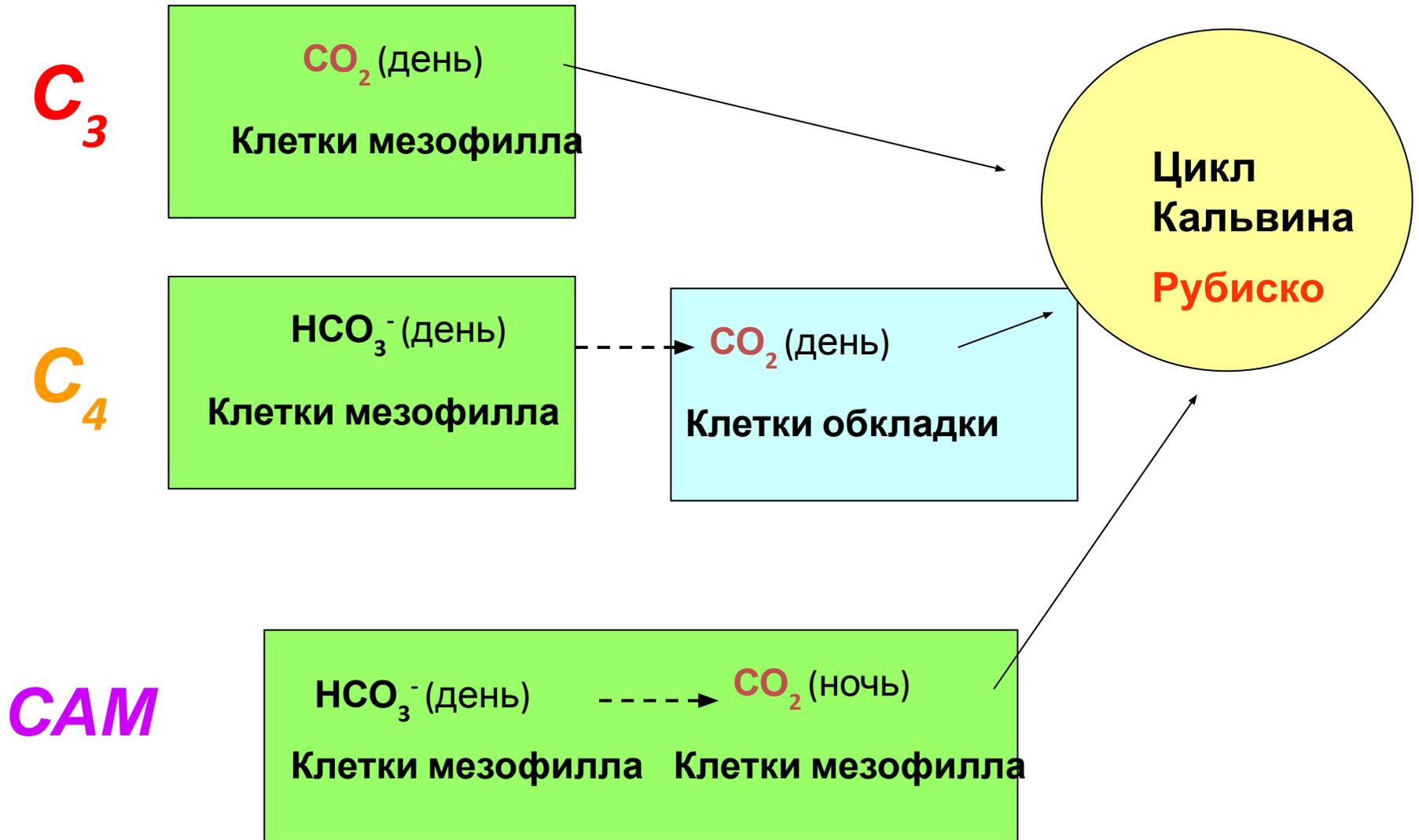
- Характерен для суккулентов (каланхоэ, очитки, толстянковые, агавовые, бромелиевые, орхидные, кактусовые, портулаковые) – около 300 видов

Night

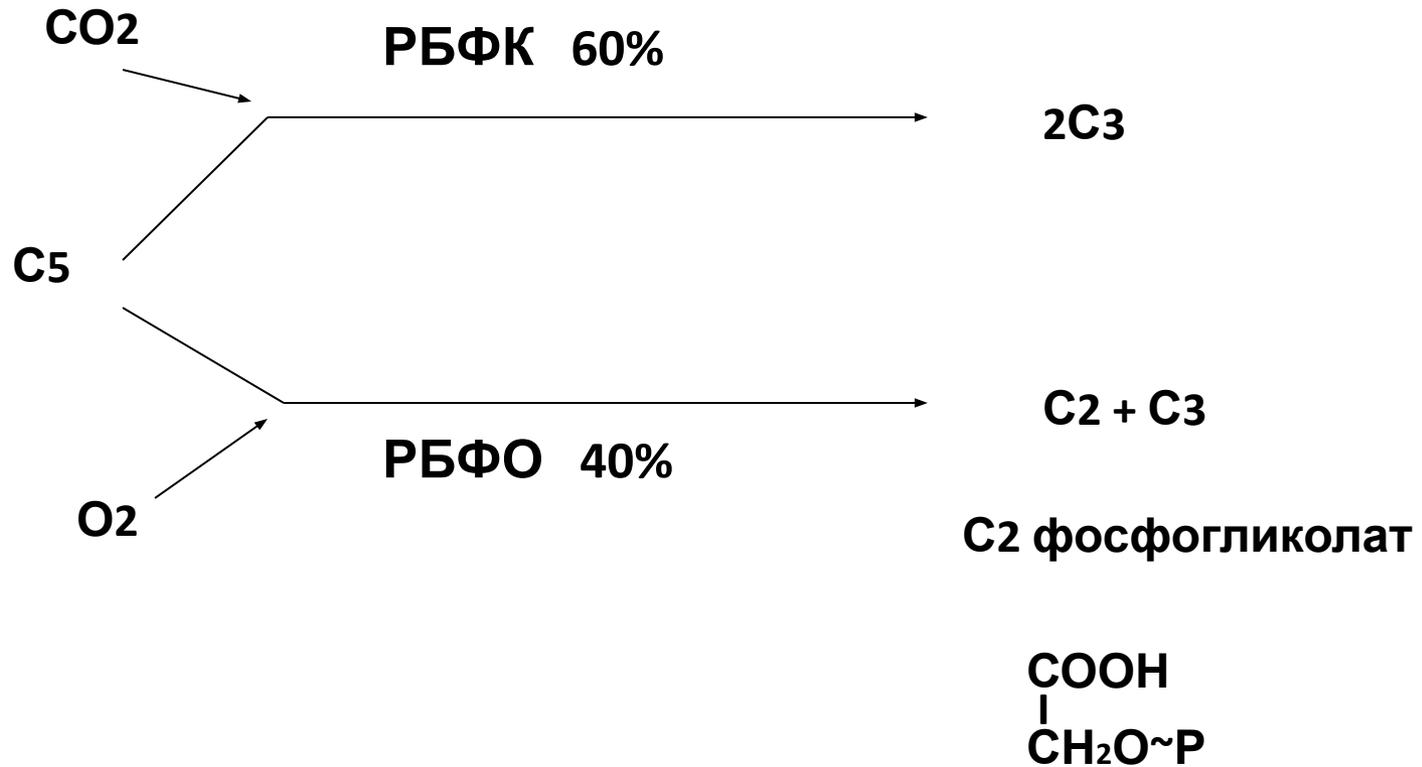


Day

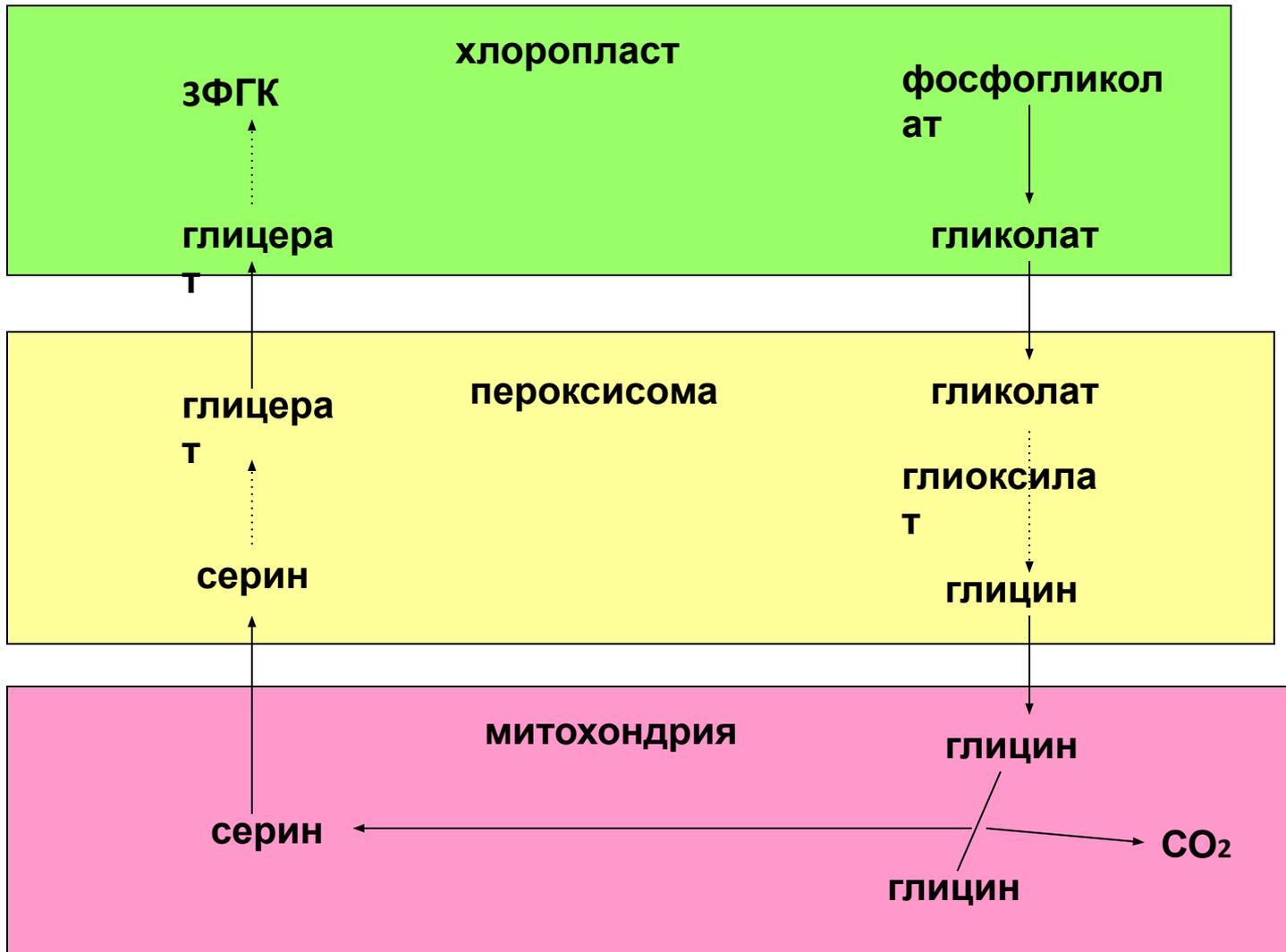
Схема ассимиляции CO_2 у растений с разным типом ФС



РБФК и РБФО (фотодыхание)



Фотодыхание

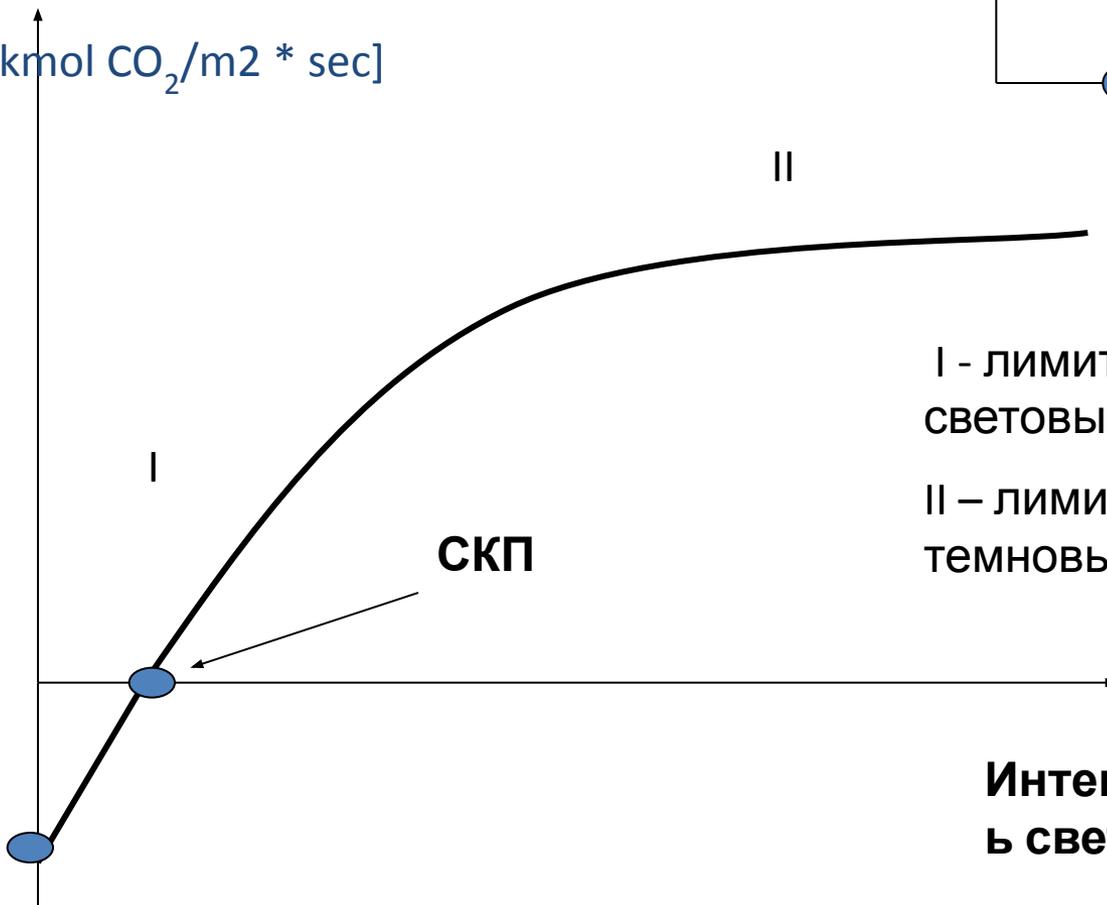


Зависимость интенсивности ФС от факторов среды

- 1. Интенсивность света**
- 2. Концентрация CO₂**
- 3. Температура**

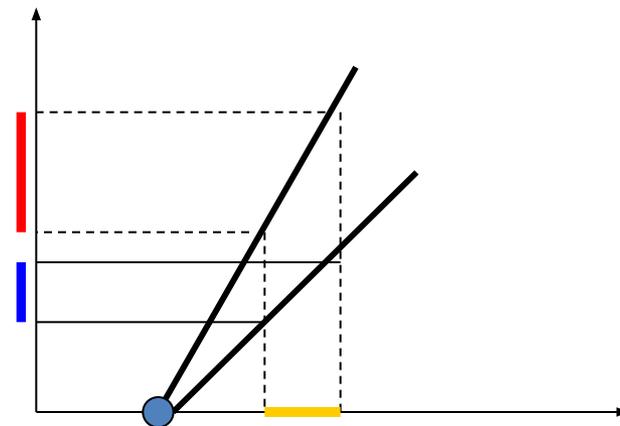
Световая кривая ФС

ФС [$\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{sec}$]



I - лимитируются световыми реакциями
II – лимитируются темновыми реакциями

Интенсивность
ь света



Дневной ход ФС

