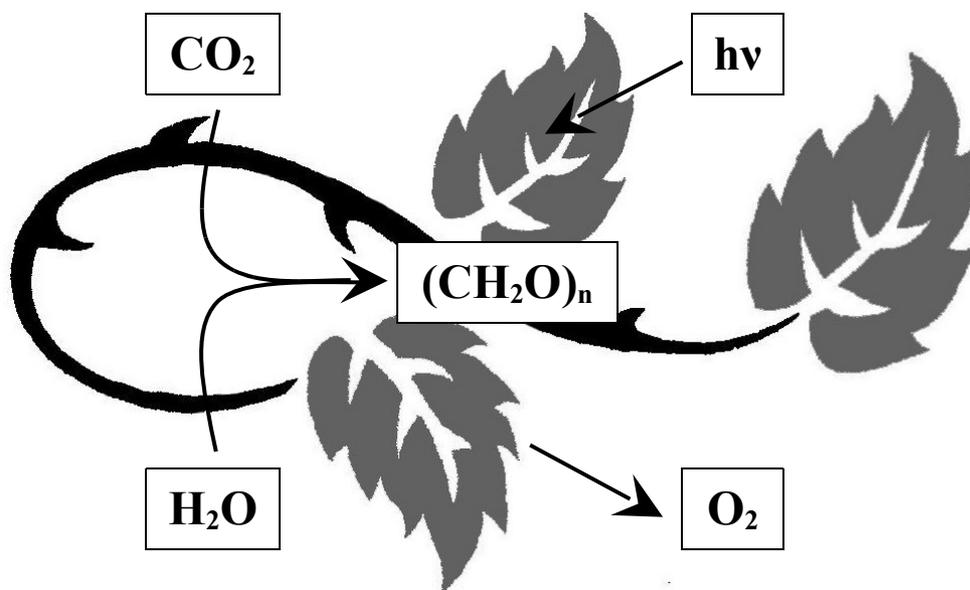


КУБАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ

КАФЕДРА ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ



Краснодар, 2013 г.

Составители:

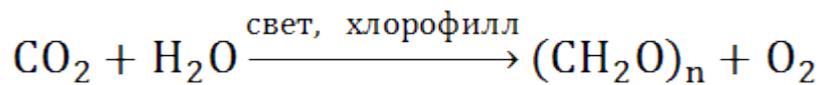
профессор Ю. П. Федулов, профессор В.В. Котляров,
доцент К.А. Доценко, доцент Я.К. Тосунов, ст.преп.
Ю.В. Подушин.

Утверждены учебно-методической комиссией
факультета:

протокол № 5 от 20.05.13 года

Рецензент: доктор биологических наук,
профессор С.Б. Криворотов

Фотосинтез – образование зелѐными растениями и некоторыми бактериями органического вещества с использованием энергии солнечного света. Зелѐные растения в процессе фотосинтеза образуют органические соединения (углеводы) из углекислого газа и воды с помощью энергии света, что можно описать уравнением:



В результате этого процесса с участием хлорофилла и энергии квантов света происходит **окисление воды**, выделение **свободного кислорода** и восстановление **углекислого газа** электронами, отнятыми от воды **до углеводов**, т.е. электромагнитная энергия света превращается в химическую.

Фотосинтез имеет огромное значение, как для биологических, так и для геохимических процессов биосферы.

Во-первых, за счёт фотосинтеза растений суши образуется 160-200 млрд. т. органического вещества. Образующееся в процессе фотосинтеза органическое вещество служит пищей для животных и человека и сырьём для производственной деятельности.

Во-вторых, в процессе фотосинтеза накапливается колоссальное количество энергии, приблизительно в 10 раз больше, чем современное энергетическое потребление человечества.

В-третьих, фотосинтез является поставщиком кислорода на нашей планете (100-150 млрд. т. в год).

И, наконец, **в-четвёртых**, фотосинтез – это единственный процесс, в результате которого CO_2 связывается и вовлекается в природный кругооборот.

ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

У высших растений основным органом фотосинтеза является лист, анатомическое строение которого приспособлено к тому, чтобы обеспечить поступление CO_2 к клеткам, содержащим зелёные пластиды, и максимальное поглощение энергии света (рис.1, А).

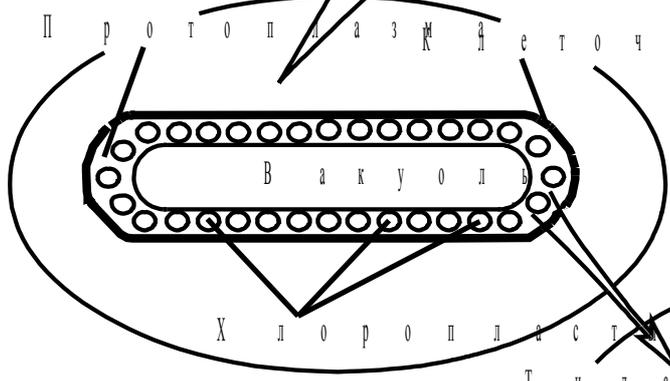
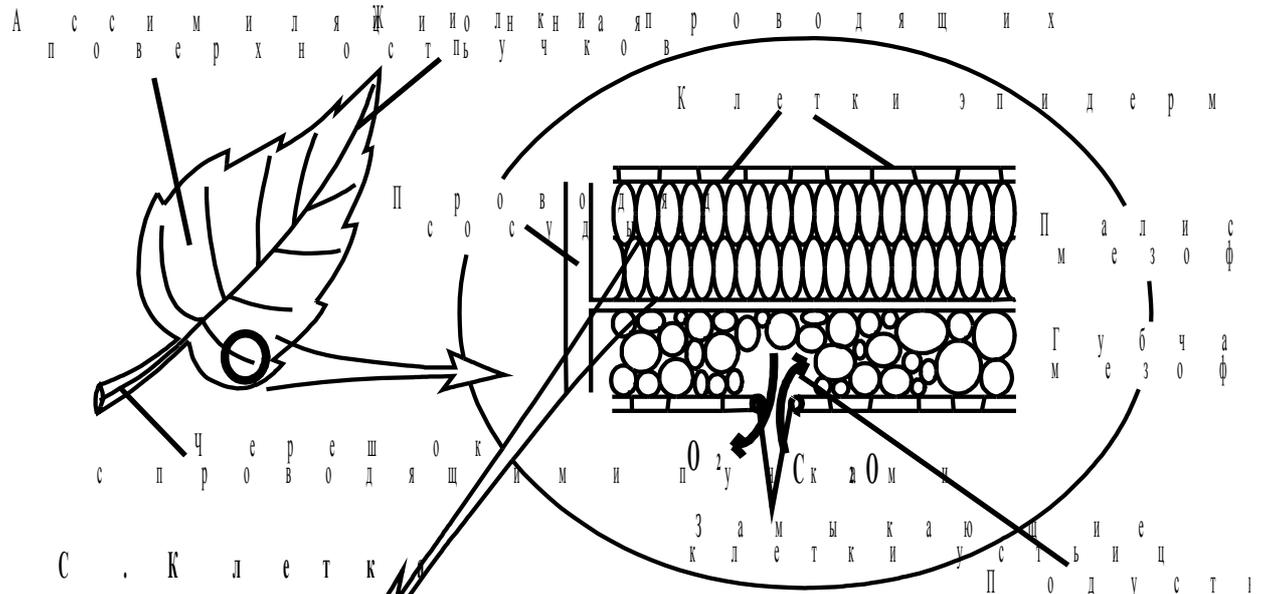
В поверхностном (**эпидермальном**) слое клеток листа находятся **устьица** - отверстия между двумя специализированными клетками, которые называются **замыкающими клетками**. Устьица служат для выделения паров воды и O_2 и поглощения CO_2 (рис.1, В).

К верхней стороне листа прилежит палисадная паренхима, клетки которой расположены перпендикулярно поверхности листа, плотно соприкасаются друг с другом и содержат много хлоропластов. Это основная ассимиляционная ткань листа. К нижнему эпидермису прилежит губчатая паренхима с рыхло расположенными клетками и межклетниками, что облегчает доступ CO_2 ко всем клеткам. Лист пронизан проводящими пучками, которые обеспечивают постоянный приток воды к клеткам и отток продуктов фотосинтеза, что очень важно для нормального течения фотосинтеза (рис. 1, В).

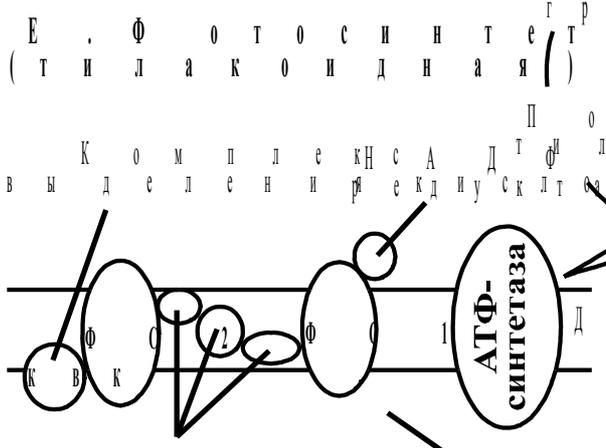
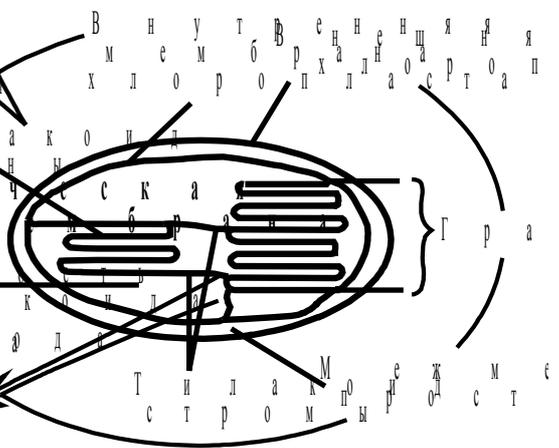
Процесс фотосинтеза протекает в зелёных пластидах - **хлоропластах**, имеющих форму двояковыпуклой линзы размером 4-10 мкм. Хлоропласты в клетке располагаются в пристенном слое и способны менять свою ориентацию в зависимости от уровня освещённости и насыщенности их продуктами фотосинтеза (рис. 1, С). Хлоропласт представляет собой замкнутую структуру, отделённую от

остальной части клетки двойной мембраной. Внутреннее пространство хлоропластов заполнено бесцветным содержимым - стромой и пронизано мембранами - ламеллами (рис. 1, Д).

А . Л и с т - о р г а н ф о т о с и н т е з и р у ю щ и й



Д . Х л о р о п л



Э л е м е н т ы ф о т о с и н т е з и р у ю щ и й э л е к т р о н н о - п р о н о с о с о в е т н о й ц е п и т и л а к о и д а

Р и с . 1 . С т р у к т у р а ф о т о с и н т е

Ламеллы, соединённые друг с другом, образуют плоские незамкнутые "мешочки" - тилакоиды, собранные в пачки и расположенные друг над другом, напоминая стопку монет. Эти стопки называются **гранами**, а составляющие их ламеллы - ламеллами гран. Между гранами параллельно друг другу располагаются длинные тилакоиды. Составляющие их ламеллы получили название ламеллы стромы. Таким образом, в хлоропластах имеется два разделённых пространства - внутреннее (внутри тилакоидов, называемое люменом) и внешнее (вне тилакоидов, строма).

В мембране тилакоидов располагаются крупные комплексы макромолекул, осуществляющие отдельные фотосинтетические процессы: комплекс выделения кислорода (КВК), комплексы, поглощающие энергию квантов света - фотосистемы 1 и 2 (ФС1 и ФС2), каждая со своим светособиравшим комплексом из молекул хлорофилла, элементы фотосинтетической электронно-транспортной цепи (ЭТЦ), переносящие электроны от ФС2 к ФС1, и ферменты, синтезирующие АТФ - фотосинтетические АТФ-синтетазы (рис.1, Е).

Хлоропласты содержат (в % на сухое вещество): белок - 35-55%; липиды - 20-30%; углеводы - 10%; РНК - 2-3%; ДНК до 0,5%; хлорофилл - 9%; каротиноиды - 4,5%. Многие белки хлоропластов являются ферментами, принимающими участие в процессе фотосинтеза (оксидоредуктазы, гидролазы, синтетазы, трансферазы). В хлоропластах, так же как и в митохондриях, имеется своя белоксинтезирующая система, что говорит о некоторой автономности этих органелл.

Хлорофилл - центральная молекула в процессе фотосинтеза, с которой начинается удивительный процесс превращения энергии квантов света в энергию химических

соединений. Он сосредоточен главным образом в мембранах тилакоидов гран.

По химическому строению хлорофилл - сложный эфир дикарбоновой **хлорофиллиновой кислоты** $C_{32}H_{30}ON_4Mg(COOH)_2$ и двух спиртов - **фитола** ($C_{20}H_{39}OH$) и метанола (CH_3OH). Важнейшей частью молекулы хлорофилла является центральное ядро - Mg-порфирин (рис. 2). Оно состоит из четырех пиррольных колец, соединённых метиловыми мостиками и образующих порфириновое ядро с атомами азота посередине, связанными с атомами магния. В молекуле хлорофилла имеется дополнительное циклопентановое кольцо, которое содержит карбоксильную группу, соединённую эфирной связью с метиловым спиртом, и карбонильную, обладающую большой реакционной способностью. Наличие в порфириновом ядре конъюгированной по кругу системы десяти двойных связей

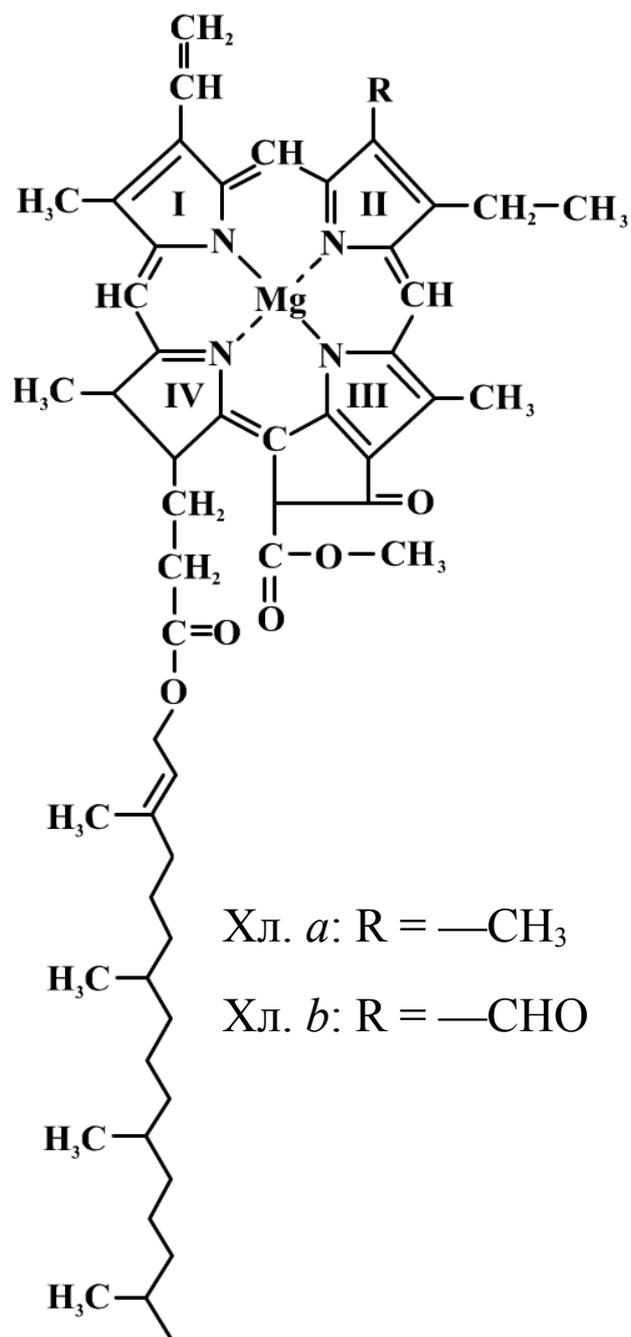


Рис. 2. Строение молекулы хлорофилла

и магния обуславливает характерный для хлорофилла зелёный цвет.

Хлорофилл в живой клетке обладает способностью к обратимому фотоокислению. Способность к окислительно-восстановительным реакциям связана с наличием в молекуле хлорофилла сопряженных двойных связей с подвижными π -электронами и атомов азота с неподелёнными электронами. Азот пиррольных колец может окисляться или восстанавливаться (отдавать или присоединять электрон).

В настоящее время известно около десяти хлорофиллов. У высших зеленых растений содержатся хлорофиллы *a* и *b*, которые различаются по структуре второго пиррольного кольца.

В молекуле хлорофилла *a* во втором пиррольном кольце содержится метильная группа, а в хлорофилле *b* - альдегидная.

Все фотосинтезирующие организмы, которые используют электроны **воды** для восстановления CO_2 , имеют два хлорофилла, один из которых обязательно хлорофилл *a*, играющий основную роль в фотосинтезе.

Извлеченный из листа хлорофилл легко реагирует с кислотами и щелочами. При взаимодействии со щелочью происходит омыление хлорофилла, в результате чего образуется два спирта - фитол и метанол - и щелочная соль хлорофиллиновой кислоты. При взаимодействии со слабой кислотой хлорофилл теряет зелёный цвет, образуется пигмент **феофитин** бурого цвета, у которого атом магния в центре молекулы замещен на два атома водорода.

Молекула хлорофилла полярна, её порфириновое ядро обладает гидрофильными свойствами, а фитольный конец - гидрофобными. Спирт фитол по своей природе подобен пигменту каротину и является производным ненасыщенного углеводорода изопрена. Это свойство

молекулы хлорофилла обуславливает её определённое расположение в мембранах тилакоидов хлоропластов. Порфириновая часть молекулы связана с белком, а фитольная цепь погружена в липидный слой.

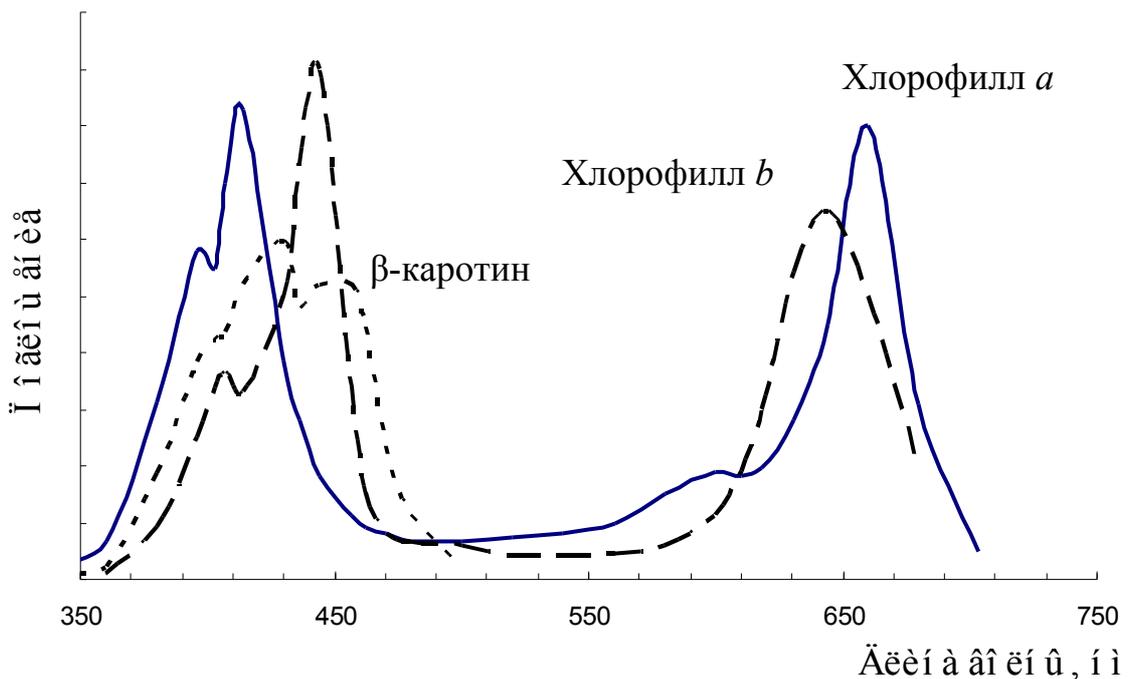


Рис.3. – Спектры поглощения пигментов пластид

Хлорофилл способен к избирательному поглощению света. Максимумы поглощения находятся в **красном** и **сине-фиолетовом** участке солнечного спектра (рис. 3). При этом хлорофилл *a* имеет синезелёную окраску, а хлорофилл *b* - светлозелёную.

Абсолютное большинство квантов света поглощается молекулами хлорофилла, входящими в светособирающие комплексы – ССК 1 и ССК 2.

При поглощении энергии кванта света молекула хлорофилла переходит в возбуждённое состояние, т.е. в состояние с избыточным запасом энергии.

В невозбуждённом состоянии молекула хлорофилла имеет минимальную потенциальную энергию, и все её электроны находятся в **основном синглетном состоянии (S_0)**. Когда молекула хлорофилла поглощает квант света, то за счёт энергии кванта света электрон переходит на более высокий энергетический уровень - **синглетное возбуждённое состояние (S^*)**. Энергии кванта красного света хватает, чтобы электрон поднялся на более низкий синглетный уровень S_1^* , а квант синего света, несущий больше энергии, переводит электрон на более высокий синглетный уровень S_2^* .

Возбуждённая молекула хлорофилла нестабильна и стремится вернуться в основное состояние. Это может происходить разными путями. Полученный избыток энергии может быть растрочен в виде тепла, использован на испускание кванта света (кванта флуоресценции) и, что самое важное в физиологическом отношении, может быть использован на фотохимическую работу. В этом случае молекула хлорофилла передает электрон первичному акцептору, а первичный акцептор отдает электрон в электронно-транспортную цепь (ЭТЦ).

Таким образом, физиологическая роль хлорофилла состоит в том, что эта молекула первой поглощает кванты света и является ключевой в процессе трансформации электромагнитной энергии света в энергию химических связей.

Наряду с зелёными пигментами в хлоропластах содержатся жёлтые пигменты - каротиноиды, обязательные спутники хлорофиллов. Каротиноиды поглощают свет в сине-фиолетовой части спектра и, в отличие от хлорофилла, не обладают способностью к флуоресценции.

Физиологическая роль каротиноидов заключается в следующем:

во-первых, эти молекулы поглощают свет и передают свою энергию возбуждения на хлорофилл;

во-вторых, выполняют защитную функцию, предохраняя различные органические вещества (в первую очередь молекулы хлорофилла) от разрушения на свету в процессе фотоокисления;

в-третьих, играют важную роль в генеративных процессах, так как каротиноиды, содержащиеся в пыльце, способствуют лучшему её прорастанию.

ЭТАПЫ ФОТОСИНТЕЗА

С химической точки зрения фотосинтез - это сложный многоступенчатый окислительно-восстановительный процесс, который условно можно разделить на 3 этапа: 1) фотофизический, 2) фотохимический и 3) ферментативный.

1. Фотофизический этап фотосинтеза

На этом этапе под действием энергии кванта света молекула хлорофилла переходит в возбуждённое состояние, т.е. в состояние с избыточным запасом энергии. Эта энергия может быть растрочена в виде тепла, испускания кванта света или пойти на фотохимическую работу.

Молекулы хлорофилла с помощью белковых молекул фиксированы определённым образом в мембранах хлоропластов и организованы группами (рис.4). В центре каждой такой группы находится особая молекула хлорофилла, способная поглощать длинноволновый красный свет, называемая реакционным центром. Именно эта молекула отдаёт электрон на первичный акцептор электронов. Вокруг реакционного центра располагается светособирающий комплекс, состоящий из 50-200 молекул хлорофилла, которые находятся в непосредственной

близости друг от друга. Когда такая молекула поглощает квант света и переходит в возбуждённое состояние, она способна энергию возбуждённого состояния передать соседней молекуле.

В результате такого процесса передачи энергии возбуждения от одной молекулы антенного хлорофилла к другой (миграция энергии) энергия возбуждения от всех молекул антенного хлорофилла стекается на реакционный центр, а реакционный центр, получая энергию возбуждения, отдаёт свой электрон на первичный акцептор электронов - первое звено в фотосинтетической электронно-транспортной цепи (ЭТЦ).

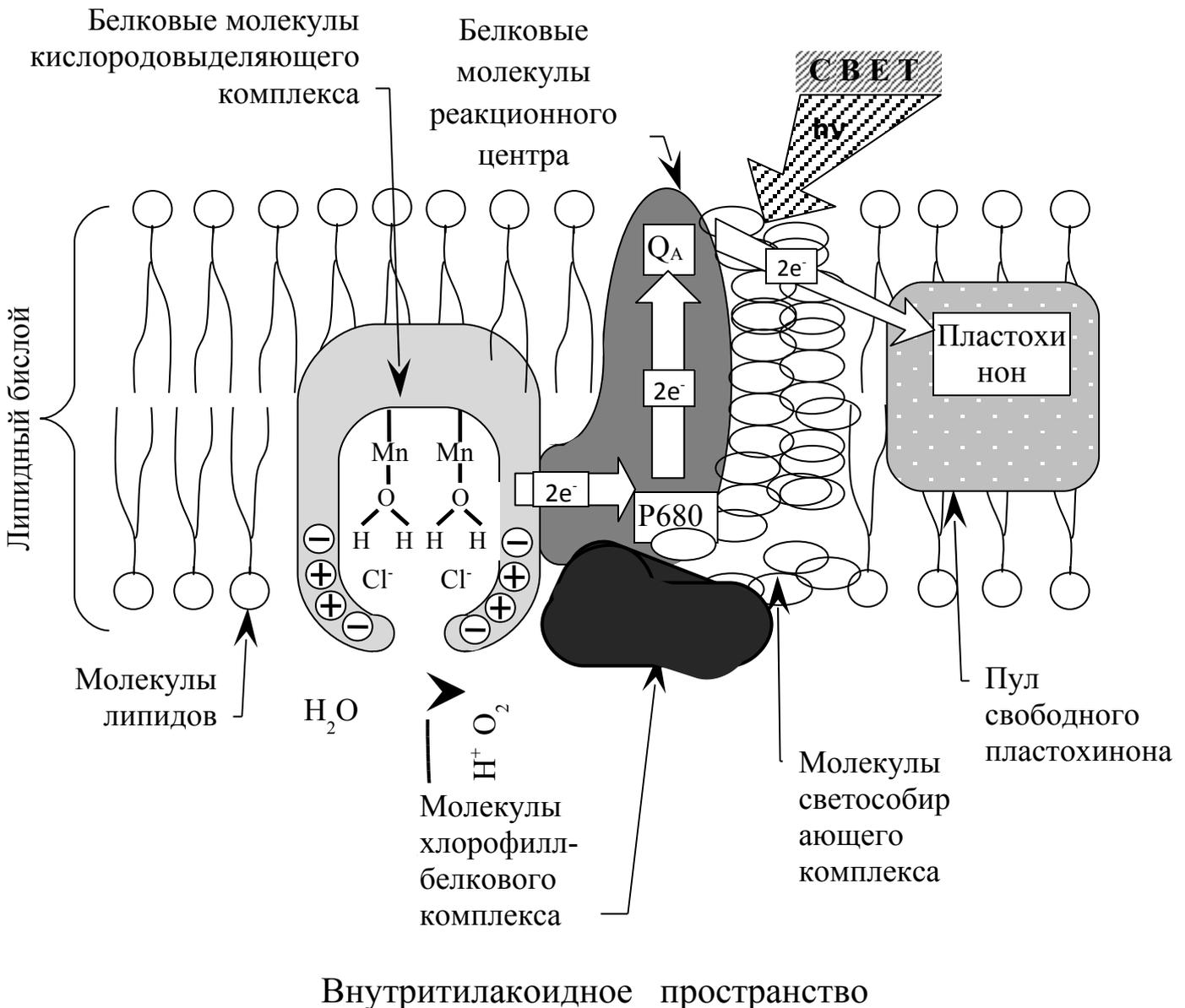


Рис. 4. Расположение компонентов фотосистемы 2 (ФС 2) в тилакоидной мембране хлоропластов и путь движения электронов от воды в электронно-транспортную цепь (ЭТЦ)

При переходе электрона от молекулы реакционного центра (P680) на первичный акцептор электронов (Q_A) (рис. 4) происходит первичное разделение зарядов: P680 получает положительный заряд, а Q_A – отрицательный. С химической точки зрения P680 - окислился, а Q_A - восстановился, т.е. энергия квантов света перешла в химическую форму и фотофизический этап фотосинтеза завершился.

Такая организация молекул хлорофилла обеспечивает непрерывное функционирование электронно-транспортной цепи и непрерывную генерацию химической энергии в виде АТФ и восстановительного потенциала в виде НАДФ·Н.

В улавливании и передаче энергии в реакционный центр участвуют и молекулы каротиноидов.

2. Фотохимический этап фотосинтеза

К фотохимическому этапу относят 3 реакции, в которых, благодаря поглощенной хлорофиллом энергии кванта света образуются новые химические вещества:

- 1) **фотоокисление или фотолиз воды** в результате которого из воды образуются молекулы O_2 и свободные протоны H^+ ;
- 2) **перенос протонов во внутритилакоидное пространство, а электрона** воды по электронно-транспортной цепи с участием двух фотосистем на

НАДФ⁺ и восстановление этого соединения до НАДФ·Н + Н⁺;

- 3) **фотофосфорилирование** - образование АТФ из АДФ и неорганического фосфата за счёт энергии света.

2.1 Фотолиз воды (фотоокисление воды)

Фотолиз воды состоит в отнятии у молекул воды электронов и образовании кислорода и свободных протонов.

Фотолиз воды осуществляется целой группой полипептидов, объединённых в единый **комплекс выделения кислорода - КВК** (рис. 4).

С одним из белков этого комплекса связаны атомы марганца (Mn), которые участвуют в ориентации молекул воды отрицательно заряженным атомом кислорода к атому Mn, а атомом водорода в противоположную сторону. Таким способом осуществляется дополнительная поляризация молекул воды, что облегчает последующее удаление из неё протонов. В отнятии протонов от воды участвуют положительно и отрицательно заряженные группы, расположенные на белках КВК и ионы Cl⁻.

Процесс фотолиза воды и образования молекулы O₂ протекает в несколько этапов.

Когда Р680 после поглощения энергии кванта света отдаёт свой электрон, он становится очень сильным акцептором электронов и отнимает электрон у одного из двух участвующих в разложении воды атомов Mn. В свою очередь атом Mn забирает электрон у воды и связь одного из протонов с кислородом ослабляется. После этого, благодаря одной из отрицательно заряженных групп в белке, протон отрывается от атома кислорода. Действие этих отрицательно заряженных групп проявляется потому,

что положительный заряд аминокрупп белков экранируется отрицательно заряженными ионами Cl^- . Затем происходит освобождение протонов и Cl^- , а протоноотнимающий механизм приходит в исходное состояние.

После поглощения следующего кванта света КВК передаёт Р680 следующий электрон, отнятый от воды, и выделяет второй протон. Процесс повторяется ещё два раза, пока все 4 протона не перейдут в раствор, и не сформируется молекула O_2 .

Таким образом, при разложении 2-х молекул воды образуется одна молекула кислорода и 4 протона. Этот процесс обеспечивается последовательным поглощением 4-х квантов света фотосистемой 2. Отнятые у молекулы воды электроны через Р680 поступают в электронно-транспортную цепь.

2.2 Перенос электрона по электронно-транспортной цепи

Электрон, покинув под действием энергии кванта света молекулу хлорофилла (Р680) в реакционном центре ФС2, передаётся через ряд переносчиков на пластохинон Q_A в белковом комплексе ФС2, от которого он переходит на липидорастворимые молекулы пластохинона (PQ), способные свободно передвигаться в липидном слое мембраны и переносить наряду с электронами и протоны. Затем электроны поступают на железосерный белок FeS_R и цитохром f , жёстко закреплённые в цитохромном комплексе $b_6 - f$. От цитохрома f электроны переходят на Cu -содержащий белок пластоцианин (PC), восстанавливая его (рис. 5), а протоны выделяются в полость тилакоида.

От пластоцианина электрон должен перейти на молекулу реакционного центра фотосистемы 1 (ФС1), роль

которого выполняет молекула хлорофилла, поглощающая кванты длинноволнового красного света с длиной волны 700 нм (P700). Однако это возможно только в том случае, если молекула P700 находится в окисленном состоянии, т. е. от неё отнят электрон. Поэтому переходу электрона от PC на P700 предшествует процесс возбуждения первой фотосистемы (ФС1). При этом P700, поглотив квант света, переходит в возбуждённое состояние P700* и отдаёт электрон, который последовательно передаётся переносчикам A₁ A₂ и A_B, фиксированным в белковом комплексе ФС1. От A_B электрон поступает на ферредоксин (Fd), а затем на фермент НАДФ-оксидоредуктазу, который восстанавливает НАДФ⁺ до НАДФ·Н (рис.5).

На образовавшиеся в результате этого процесса вакантные места в P700⁺ переходят электроны от PC и цепь движения электронов замыкается.

Такой путь движения электронов от воды до НАДФ⁺ называется **нециклическим транспортом электронов**. Он происходит при благоприятных условиях внешней среды.

Наряду с нециклическим в мембранах хлоропластов происходит и **циклический транспорт электронов**, который осуществляют молекулы, входящие в состав ФС1 и комплекса цитохромов b₆-f. В этом случае электроны от возбуждённых молекул P700* последовательно переходят на переносчики A₁ A₂, A_B, Fd, затем на молекулы свободного PQ. После этого электрон поступает на фиксированные в цитохромном комплексе переносчики цитохром b₆, FeS_R, цитохром f, пластоцианин (PC) и, наконец, на P700, замыкая цепь (рис. 5). При таком движении электронов НАДФ⁺ не восстанавливается, а освобождающаяся энергия идёт на процесс образования АТФ. Такой транспорт электронов преобладает в стрессовых условиях для растения (засуха, высокая

температура, инфицирование), когда необходима срочная наработка энергии в виде АТФ.

Энергия, освобождающаяся при движении электронов от Р680 до Р700 используется для синтеза АТФ и АДФ и неорганического фосфора (фотосинтетическое фосфорилирование).

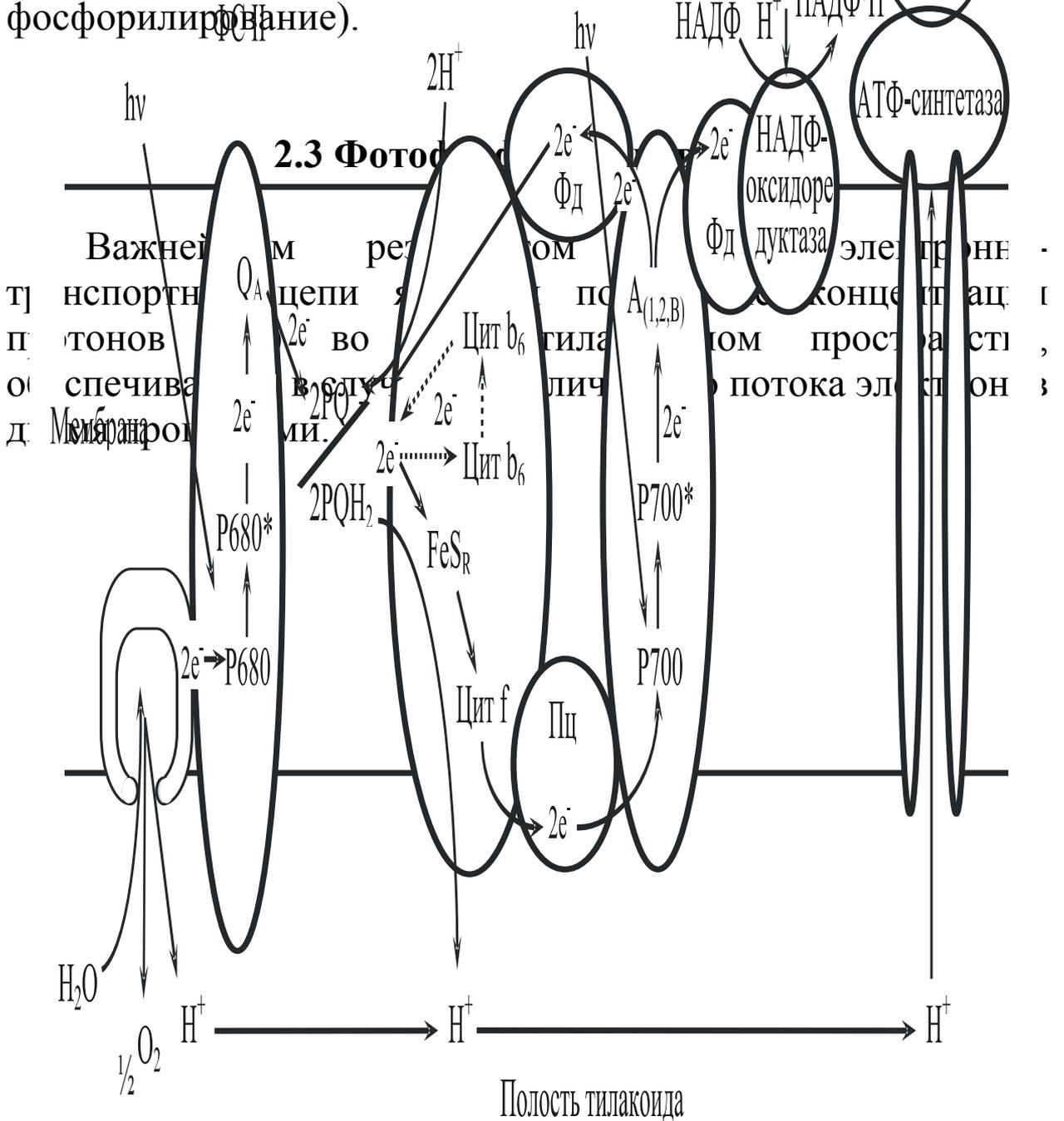


Рис. 5. Транспорт электронов и протонов в тилакоидной мембране. Обратите внимание, что в результате работы электронно-транспортной цепи происходит синтез восстановленного НАДФ·Н и запасается энергия в виде протонного градиента (ΔpH), которая потом расходуется на синтез АТФ ферментом АТФ-синтетазой

Во-первых, в результате фотолиза одной молекулы воды внутри тилакоида остаются два протона (рис. 4)

Во-вторых, свободно двигающийся в липидной фазе мембраны пластохинон (PQ), получив от P680 два электрона (и соответственно два отрицательных заряда) захватывает из стромы (внешней стороны мембраны тилакоида) 2 протона (2H^+). Затем пластохинон отдаёт электроны далее в ЭТЦ, а ионы водорода H^+ попадают в полость тилакоида (рис. 5). Таким образом, в результате работы этих двух механизмов количество H^+ в строме убывает, а внутри тилакоида увеличивается, т.е. на мембране тилакоида создаётся градиент концентрации ионов H^+ ($\Delta\mu\text{H}$), который является формой запасания энергии. Величина этой запасённой энергии равна разности электрохимических потенциалов H^+ по обе стороны мембраны - $\Delta\mu\text{H}^+$. Кроме указанных выше двух механизмов переноса H^+ , градиент концентрации ионов водорода усиливается за счёт того, что часть ионов водорода идёт на восстановление НАДФ⁺ (рис. 5).

Обратный поток протонов идёт через специальный протонный канал, образованный комплексом белков и называемый H^+ -АТФ-синтетазой или H^+ -АТФ-азой. Пропуская через себя поток протонов, этот белковый комплекс синтезирует АТФ из АДФ и H_3PO_4 , т.е. осуществляет фосфорилирование, в данном случае **нециклическое фосфорилирование**.

В случае циклического движения электронов протонный градиент создаётся только за счёт работы пластохинона PQ (рис. 5), а образование АТФ в этом случае (за счёт циклического движения электронов) называется **циклическим фосфорилированием**.

3. Ферментативный (темновой) этап фотосинтеза

На этом завершающем этапе фотосинтеза происходит восстановление CO_2 до углеводов с использованием НАДФ·Н и АТФ, образованных в световых фотохимических реакциях.

3.1 C_3 -путь фотосинтеза

Последовательность биохимических реакций превращения CO_2 в сахара образует цикл (рис. 6), названный в честь открывшего его американского биохимика М. Кальвина циклом Кальвина.

Цикл Кальвина можно разделить на три этапа:

- 1) карбоксилирование;
- 2) восстановление;
- 3) регенерация.

1. Карбоксилирование. Поступающий в хлоропласт CO_2 вначале присоединяется к акцептору - фосфорному эфиру пятиуглеродного сахара рибулозы - рибулозо-1,5-дифосфату (РДФ). Эта реакция катализируется ферментом рибулозодифосфаткарбоксилазой (РДФ-карбоксилазой) (рис. 6). Этот фермент содержится в больших количествах в листьях и является основной фракцией белка хлоропластов. При взаимодействии РДФ с CO_2 вначале образуются промежуточное нестойкое шестиуглеродное соединение, которое затем распадается на две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК).

Это первое стабильное трёхуглеродное соединение, в которое включена поступившая в лист углекислота. Поэтому растения, у которых CO_2 фиксируется только в цикле Кальвина, называются C_3 -растениями.

CO_2 из атмосферы

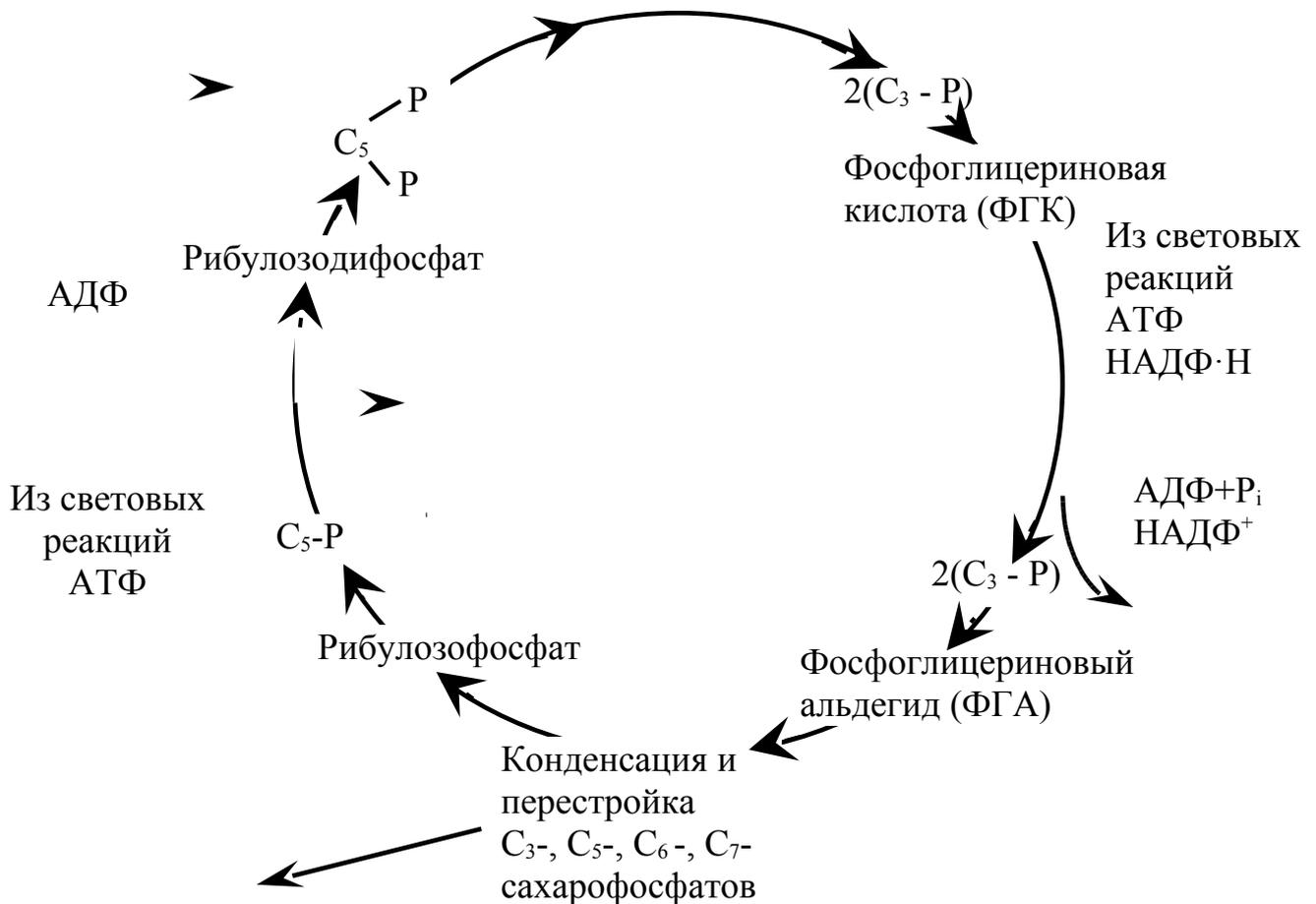




Рис. 6. Темновая (ферментативная) стадия фотосинтеза

2. Восстановление. 3-ФГК восстанавливается до 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА) в два этапа. Сначала 3-ФГК фосфорилируется при участии АТФ (образовавшейся на фотохимической стадии фотосинтеза) до 1,3-дифосфоглицериновой кислоты. Затем происходит собственно восстановление 1,3-дифосфоглицериновой кислоты с помощью НАДФ·Н+Н⁺ (также синтезированной в световой фазе фотосинтеза) до 3-ФГА, который является первым восстановленным продуктом фотосинтеза. Именно в этой молекуле встречаются СО₂ (в виде карбоксильной группы ФГК) и Н₂О (в виде электрона воды, перенесённого на НАДФ⁺).

3. Регенерация. На этом этапе вновь образуется акцептор СО₂ - рибулозо-1,5-дифосфат (РДФ). При фиксации шести молекул СО₂ образуется 12 молекул 3-ФГА. 10 из них используется для регенерации 5 молекул РДФ, а из двух оставшихся триоз образуется гексоза.

Синтез конечных продуктов фотосинтеза. Образовавшаяся из 2-х молекул 3-ФГА гексоза – это молекула фруктозо-1,6-дифосфата, из которой могут образовываться глюкоза, сахароза или крахмал - стабильные конечные продукты фотосинтеза.

3.2 С₄-путь фотосинтеза (цикл Хетча-Слэка-Карпилова)

Ряд растений, происходящих из тропиков (например, кукуруза, сорго, сахарный тростник), имеют другой тип фиксации CO_2 , принципиально отличающийся от цикла Кальвина. Этот путь ассимиляции CO_2 был назван C_4 -путём фотосинтеза или циклом Хетча-Слэка-Карпилова, по имени австралийских учёных: М. Хетча, К. Слэка и русского исследователя Ю.С. Карпилова, впервые описавших этот цикл (рис. 7), а растения с таким путём фотосинтеза называют C_4 -растениями.

C_4 -растения имеют особое анатомическое строение листьев. У них хорошо развита проводящая система, сосудистые пучки окружены крупными клетками паренхимы (клетки обкладки пучков). Листья этих растений содержат два разных типа хлоропластов: хлоропласты обычного вида - в клетках мезофилла и большое количество крупных хлоропластов, часто не имеющих гран, - в клетках, окружающих проводящие пучки (обкладка).

В мелких клетках мезофилла листа происходит первичное акцептирование CO_2 по C_4 -пути, характерной особенностью которого является то, что CO_2 присоединяется к фосфоенолпировиноградной кислоте (ФЕП) - трёхуглеродному соединению, содержащему макроэргическую связь. В результате этого карбоксилирования образуется четырёхуглеродная щавелевоуксусная кислота (ЩУК), что и позволило назвать этот путь C_4 -путём фотосинтеза.

Реакцию карбоксилирования катализирует фермент фосфоенолпируваткарбоксилаза (ФЕП-карбоксилаза), которая может работать при гораздо более низких концентрациях CO_2 , чем рибулозодифосфаткарбоксилаза в цикле Кальвина). Затем образующиеся четырёхуглеродные кислоты диффундируют из клеток мезофилла в клетки обкладки, где распадаются на пировиноградную кислоту

(ПВК) и CO_2 с образованием восстановленного $\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$. Освобождающийся CO_2 поступает в цикл Кальвина и присоединяется к рибулозодифосфату, а пировиноградная кислота (ПВК) возвращается в клетки мезофилла, где с участием АТФ превращается в ФЕП и цикл повторяется (рис. 7).

Таким образом, C_4 -путь является как бы дополнительным насосом (помпой), поставляющим добавочные порции CO_2 , повышает его концентрацию в растении, ибо концентрация CO_2 в ассимиляционной ткани ниже, чем в воздухе является лимитирующим фактором в процессе фотосинтеза.

Растения C_4 -типа являются одними из наиболее продуктивных культур. Так, при оптимальных условиях, интенсивность фотосинтеза у кукурузы (C_4 -растение) в 2-2,5 раза выше, чем у пшеницы (C_3 -растение).

Хлоропласты разных типов клеток характеризуются и разным типом фосфорилирования. В клетках мезофилла в основном идёт нециклическое фосфорилирование и образуется $\text{НАДФ}\cdot\text{H}$, необходимый для цикла Кальвина, идущего в клетках обкладки. В хлоропластах клеток обкладки осуществляется циклическое фосфорилирование

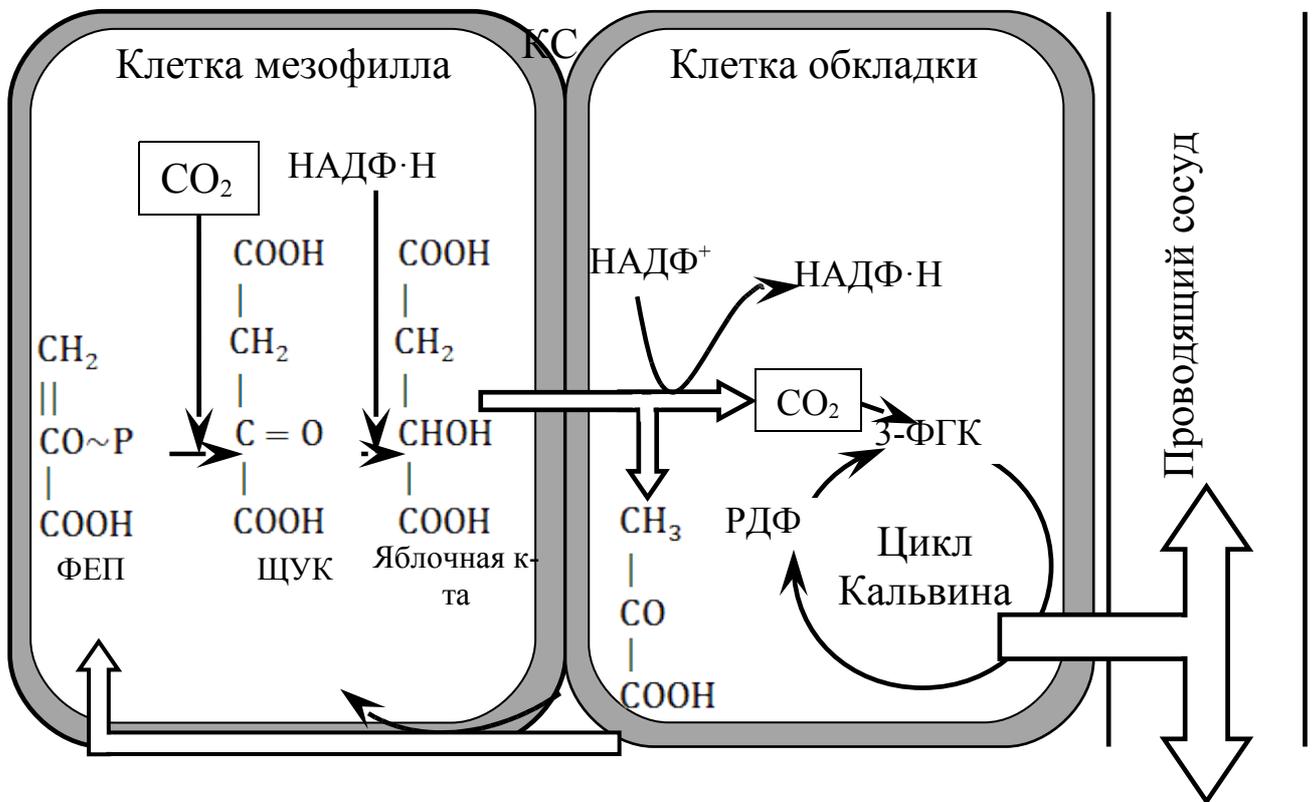




Рис.7. С₄ - путь фотосинтеза (цикл Хэтча-Слека-Карпилова); КС – клеточная стенка.

К этому можно добавить, что положение клеток обкладки создаёт условия для передачи конечных продуктов фотосинтеза (в частности, сахарозы) непосредственно в ситовидные трубки флоэмы, по которым эти продукты могут затем транспортироваться в другие части растения.

С₄-растения имеют ещё ряд преимуществ. У них почти отсутствует фотодыхание, растения же С₃-типа характеризуются высокой интенсивностью этого процесса. Под фотодыханием понимают процесс поглощения O₂ и выделения CO₂ активируемый светом, при котором может "сжигаться" до 50% органических веществ, образующихся в процессе фотосинтеза. При этом не происходит синтез АТФ.

3.3 Фотосинтез по типу толстянковых (САМ-метаболизм)

Особый С₄-путь фотосинтеза, характерен для более 100 видов суккулентов (кактусы, алоэ, агава и др.). Он был открыт у растений семейства толстянковых, поэтому этот путь фотосинтеза получил название Crassulacean acid metabolism или САМ-путь (рис.8). Отдельные этапы

фотосинтеза у этих растений разделены не в пространстве, как у других растений C_4 -типа, а во времени.

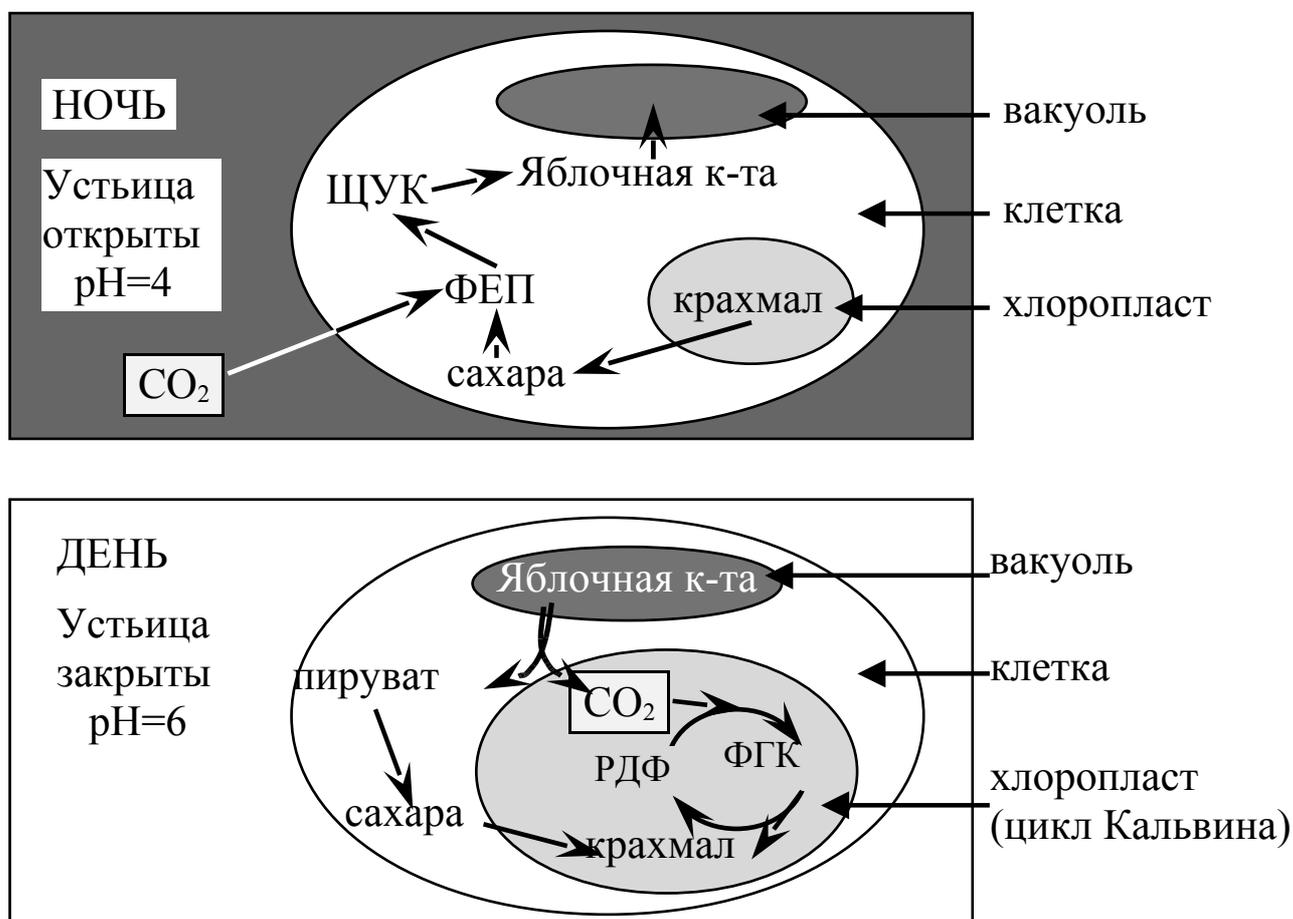


Рис.8. Фотосинтез по типу толстянковых (САМ-метаболизм)

Фиксация CO_2 у них происходит ночью, когда устьица открыты, CO_2 присоединяется к акцептору - ФЕП с образованием четырёхуглеродных кислот - щавелевоуксусной, яблочной, аспаргиновой, которые накапливаются в вакуоли. Днём на свету происходит декарбоксилирование ЩУК и CO_2 вступает в цикл Кальвина. Устьица днём у них закрыты, транспирация почти отсутствует, что предохраняет растения от излишней потери воды, повышает их устойчивость к засухе.

Растения с САМ-путём фотосинтеза менее продуктивны, чем C_3 и C_4 растения, но более засухоустойчивы.

ФОТОДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Фотодыхание растений - это активируемый светом процесс поглощения O_2 и высвобождения CO_2 , который полностью отличается от темнового дыхания. Фотодыхание осуществляется в результате взаимодействия трех органелл - хлоропластов, пероксисом и митохондрий без образования АТФ. У некоторых C_3 растений интенсивность фотодыхания может достигать 50% от интенсивности фотосинтеза, что приводит к большой потере органического вещества.

Фотодыхание у C_3 - растений усиливается при низком содержании CO_2 и высоких концентрациях O_2 . В этих условиях фермент рибулозодифосфаткарбоксилаза (РДФ-карбоксилаза) в хлоропластах может функционировать как оксигеназа, катализируя окислительное расщепление рибулозо-1,5-дифосфата на 3-ФГК и 2-фосфогликолевую кислоту, которая затем дефосфорилируется в гликолевую кислоту (рис. 9). Так как первичным продуктом фотодыхания является гликолевая кислота, то этот путь получил название гликолатного. Гликолат из хлоропласта поступает в пероксисому и там окисляется флавиновой гликолатоксидазой до глиоксилата. Образующаяся при этом перекись водорода устраняется каталазой. Глиоксилат аминирован, превращаясь в аминокислоту глицин, причем в качестве донора аминогруппы функционирует глутамат.

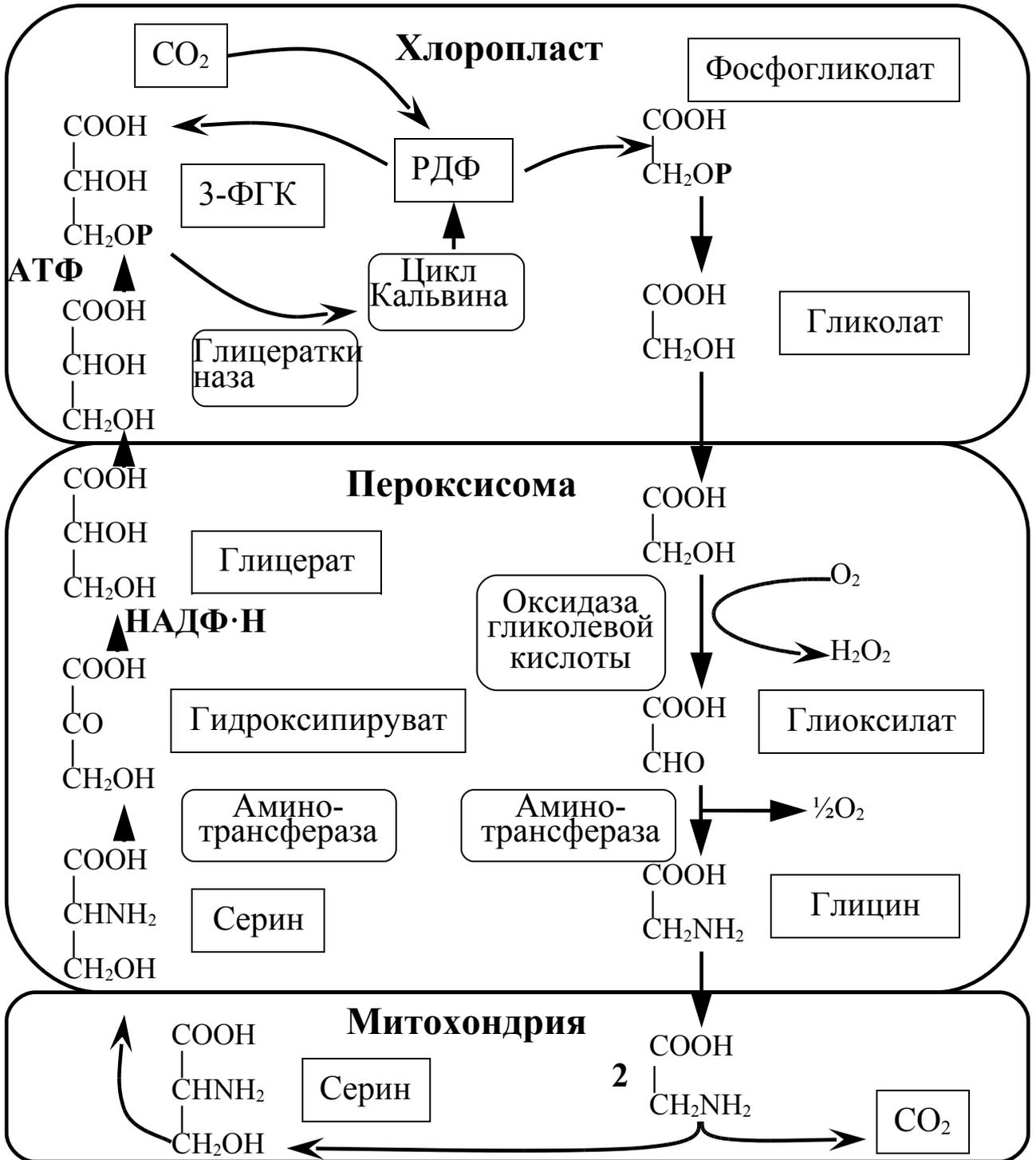


Рис. 9. Схема фотодыхания и метаболизма гликолевой кислоты

Глицин транспортируется в митохондрию, где из двух молекул глицина образуется аминокислота серин и выделяется CO_2 . Теперь цикл замыкается: серин может снова поступать в пероксисому и там передавать свою аминогруппу на пируват. При этом из пирувата образуется

аланин, из аланина - гидроксипируват, который восстанавливается в глицерат. Затем глицерат может снова попасть в хлоропласты, фосфорилироваться и в виде 3-ФГК включиться в цикл Кальвина.

Последовательность реакций фотодыхания не обязательно образует цикл. Гликолатный путь C_3 -растений может завершиться в митохондриях. Конечными продуктами в этом случае являются серин и CO_2 .

Биологическая роль фотодыхания до сих пор полностью не ясна. Высказываются следующие предположения:

1. Происходит утилизация не свойственных для фотосинтеза продуктов (гликолевой кислоты).

2. В процессе фотодыхания образуются важные азотистые соединения - аминокислоты глицин и серии.

3. Фотодыхание поставляет CO_2 , что очень важно для C_3 растений при недостаточном водоснабжении, когда днем закрываются устьица и при отсутствии CO_2 фотосинтетический аппарат растений может быть выведен из строя.

ФОТОСИНТЕЗ И УРОЖАЙ

В процессе фотосинтеза растений образуются органические вещества, часть которых расходуется в ходе дыхания, а часть входит в состав клеток и тканей растений в качестве конституционных и запасных веществ. Суммарным весом всех органов определяется биологический урожай ($Y_{\text{биол}}$) отдельных растений или определённых растительных сообществ, в т.ч. агрофитоценозов — посевов сельскохозяйственных растений.

Величина $U_{\text{биол}}$ фитоценоза определяется, в основном, соотношением интенсивности фотосинтеза к интенсивности дыхания.

Большое практическое значение имеет не $U_{\text{биол}}$, а хозяйственный урожай (вес зерна, плодов) - $U_{\text{хоз}}$. Отношение $U_{\text{хоз}}/U_{\text{биол}}$ получило название коэффициент хозяйственной деятельности ($K_{\text{хоз}}$) или уборочный индекс. Повышение $K_{\text{хоз}}$ может быть достигнуто применением соответствующих приёмов агротехники (внесение удобрений, посев по хорошим предшественникам, использование регуляторов роста растений и т.д.)

Улучшение условий питания и водоснабжения приводит к повышению продуктивности растений и, как правило, к увеличению показателей чистой ассимиляции.

Уровень потенциального урожая растения во многом зависит от величины листовой поверхности посева и от интенсивности фотосинтетических процессов, проходящих в нём.

Особую роль в формировании продуктивности агрофитоценозов играет архитектоника растений. В современной земледелии наиболее перспективными являются малоконкурентноспособные сорта, имеющие вертикально расположенные листья, короткий стебель. Это позволяет увеличить густоту стояния растений, следовательно, и эффективность использования солнечной энергии агрофитоценозами в 2 и более раз. В настоящее время интенсивные сорта полевых и плодовых культур имеют именно такие характеристики.

Величины, характеризующие фотосинтез:

1. Интенсивность фотосинтеза (скорость процесса) может быть охарактеризована несколькими величинами:

- 1) Количеством мг углекислоты, поглощенной 1 м² листьев за 1 час;
- 2) Количеством мл кислорода, выделенного 1 м² листьев за 1 час;
- 3) Количеством сухих веществ, накопленных 1 м² листьев за 1 час (метод листовых половинок).

2. Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) - это количество сухого вещества в граммах, образующееся в растении за сутки в расчёте на 1 м² листовой поверхности, рассчитывается по формуле:

$$\Phi_{\text{ч.пр.}} = \frac{(B_2 - B_1)}{0,5(L_1 + L_2)T}; \text{ г/м}^2 \cdot \text{сутки}$$

где, B_1 и B_2 - масса сухого вещества растения в начале (B_1) и в конце (B_2) учётного периода, г;

$0,5(L_1 + L_2)$ - средняя площадь листьев в начале (L_1) и в конце (L_2) учётного периода, м²;

T - продолжительность учётного периода, сутки.

3. Продуктивность работы листьев - это отношение сухого вещества надземных органов к единице площади листьев:

$$Q = \frac{m}{S}, \text{ г/дм}^2$$

где, m - масса сухого вещества растения во время учёта, г;

S - средняя площадь листьев во время учёта, дм².

4. Коэффициент эффективности фотосинтеза определяется отношением показателя чистой продуктивности фотосинтеза (г/м²·сутки) к количеству

усвоенной за день в процессе фотосинтеза CO_2 ($\text{г/м}^2 \cdot \text{день}$). Показывает, насколько эффективно используется усваиваемая в процессе фотосинтеза CO_2 на построение сухого вещества урожая. Чаще всего величина этого коэффициента близка к 0,5, при неблагоприятных условиях она снижается, а иногда равна нулю или отрицательна (например, при засухе и высокой температуре).

5. Ассимиляционный коэффициент ($K_{\text{асс}}$) - это отношение количества усваиваемой в процессе фотосинтеза CO_2 к количеству хлорофилла в ассимиляционных органах. В среднем ассимиляционный коэффициент равен ~ 5 мг CO_2 на 1 мг хлорофилла в час. Чем больше в листьях хлорофилла, тем ниже ассимиляционный коэффициент. Поэтому $K_{\text{асс}}$ у светолюбивых растений обычно выше, чем у тенелюбивых, т.к. листья последних содержат больше хлорофилла.

6. Листовой индекс показывает, во сколько раз площадь листьев растений превышает занимаемую ими площадь почвы. Он зависит от вида растений, сорта, периода вегетации. В среднем листовой индекс равен 3-4, у пшеницы интенсивных сортов перед колошением он может быть равен 6-7, при этом условии можно получать высокий урожай.

7. Фотосинтетический потенциал посевов - сумма ежедневных показателей площади листьев посева за весь вегетационный период или часть его, выраженная в $\text{м}^2/\text{га}$.

8. Коэффициент полезного действия (КПД) фотосинтеза характеризует эффективность фотосинтеза и определяется отношением количества энергии, накопившейся в органической массе урожая в кДж, к

количеству энергии света, поступившей за период вегетации на 1 га посева, или энергии, которая была поглощена посевом. Обычно в посевах КПД фотосинтеза мал, близок к 1%, при оптимальных погодных условиях и агротехнических мероприятиях его можно повысить до 2%. На посевах кукурузы при оптимальных условиях выращивания КПД фотосинтеза может достигать 5-6%, т.к. эта культура относится к С₄-типу растений.

Работа 1.

Изучение химических и оптических свойств пигментов листа

Задание

1. Получить спиртовую вытяжку пигментов листа.
2. Разделить смесь пигментов, содержащихся в спиртовой вытяжке, на две части. Определить содержание в каждой из них конкретных пигментов. Определить и зарисовать зону поглощения в световом спектре выделенных пигментов. Сравнить спектр поглощения каждой из них со спектром поглощения хлорофилла.
3. Получить каротин в чистом виде. Определить и зарисовать его спектр поглощения. Сравнить со спектром поглощения хлорофиллов.
4. Установить факторы, определяющие окраску хлорофиллов. Определить спектр поглощения феофетина и сравнить со спектром поглощения хлорофиллов. Опыт зарисовать.

Оборудование и материалы

Весы, ступка с пестиком, ножницы, спектроскоп, водяная баня, градуированная пипетка, воронка с фильтрами, пробирки, пробка к пробирке, капельница с

водой, этиловый спирт, кристаллическая щелочь (NaOH), концентрированная HCl.

Ход работы

1.1. Извлечение пигментов листа.

Сухие листья (1 г) мелко нарезать ножницами и тщательно растереть в фарфоровой ступке. Удалить жилки, затем прилить 15 мл 96%-ного этилового спирта, перемешать и дать настояться в течение 10 мин.

Полученную спиртовую вытяжку отфильтровать через сухой фильтр в чистую сухую пробирку. Фильтрат содержит два зелёных пигмента - хлорофиллы *a* и *b* и два жёлтых - каротин и ксантофилл.

1.2. Разделение пигментов листа по методу Крауса.

Метод разделения пигментов по Краусу основан на различной их растворимости в несмешивающихся растворителях, в спирте и бензине.

В пробирку налить 2 мл спиртовой вытяжки, прилить к ней 3 мл бензина и добавить 3-5 капель воды. Закрывать пробирку и энергично встряхивать в течение 1-2 минут, затем дать отстояться до разделения жидкости на два слоя. Бензин, как более легкий, поднимется вверх, а спирт останется внизу.

Спиртовый слой будет окрашен в желтый цвет от присутствия в нем ксантофилла, а верхний бензиновый слой останется зелёным от хлорофиллов, Второй жёлтый пигмент (каротин) также перейдет в бензиновый слой. Если разделение пигментов идет плохо, то нужно в пробирку еще добавить 1-2 капли воды и хорошо взболтать. От избытка же воды нижний спиртовый слой может помутнеть, тогда следует прибавить немного спирта, вновь встряхнуть и дать отстояться.

С помощью спектроскопа определить спектры поглощения выделенных пигментов. Для определения спектра поглощения света хлорофиллами исходную спиртовую вытяжку необходимо разбавить спиртом. Зарисовать полученную картину.

1.3. Выделение каротина путем омыления хлорофилла

Хлорофилл является сложным эфиром, поэтому его можно омылить щелочью. Для этого в пробирку с разделёнными по методу Крауса пигментами прибавляют кусочек NaOH и энергично встряхивают до растворения щёлочи. Хлорофиллы омыливаются (распадаются на натриевую соль дикарбоновой кислоты хлорофиллина и свободные спирты - метиловый CH_3OH и фитол $\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$) и переходят в нижний спиртовый слой. В верхнем бензиновом слое остаётся каротин. Определить спектр поглощения каротина. Зарисовать полученное распределение пигментов.

1.4. Получение феофитина и обратное замещение водорода металлом

Хлорофилл представляет собой металлорганическое соединение. В центре молекулы хлорофилла находится атом магния (Mg), который связан с азотом пиррольных колец. Под влиянием кислоты от хлорофилла отщепляется Mg, на место которого становится водород кислоты. В результате реакции образуется феофетин $\text{C}_{37}\text{H}_{32}\text{OH}_4(\text{COOH})-(\text{COOC}_{20}\text{H}_{39})$ бурого цвета и соль MgCl_2 .

Для опыта берут в пробирку 2-3 мл спиртовой вытяжки хлорофиллов и прибавляют каплю крепкой соляной кислоты. При взбалтывании зелёный цвет раствора меняется на бурый.

Полученный феофетин может быть вновь превращен в металлорганическое соединение с восстановлением зелёной окраски. Для этого в побуревший раствор бросают кристаллы уксуснокислой меди и нагревают раствор на горячей водяной бане. При этом бурый цвет меняется на ярко-зелёную окраску.

Работа 2

Разделение основных пигментов зелёного листа методом хроматографии на бумаге (по Д.И.Сапожникову)

Задание

Провести разделение пигментов методом одномерной хроматографии на бумаге. Зарисовать распределение отдельных зон пигментов на хроматограмме.

Оборудование и материалы

Хроматографическая камера, хроматографическая бумага, фарфоровая ступка с пестиком, стеклянный фильтр №3, весы, колбы Бунзена, вакуумный насос, мел, безводный Na_2SO_4 , смесь этилового спирта и ацетона (3:1), этиловый спирт, смесь бензола и петролейного эфира (2:1), пипетка на 1 мл, растительный материал.

Ход работы

Получение вытяжки пигментов. 500 мг листьев, свободных от крупных жилок, тщательно растирают в охлажденной на льду фарфоровой ступке с безводным Na_2SO_4 (около 1 г на 0,5 г сырого веса листьев) и небольшим количеством мела. Охлаждение и добавление Na_2SO_4 и мела необходимо, чтобы препятствовать образованию феофитина. Na_2SO_4 быстро обезвоживает растительный материал и прекращает деятельность ферментов. Измельченный в порошок растительный материал

переносят на стеклянный фильтр №3 и настаивают в течение 5 минут с 3-5 мл охлажденной смеси этилового спирта и ацетона в отношении 3:1. Для окончательной экстракции пигментов порошок промывают порцией этилового спирта. Общий объём экстракта доводят до 10 мл. Экстракт содержит зелёные и жёлтые пигменты.

Нанесение пигментов на бумагу. На лист хроматографической бумаги размером 16x16 см на расстоянии 2 см от нижнего края наносят (полоса длиной 12 см) 1 мл полученной вытяжки пигментов. Для удобства бумага может быть закреплена на специальном штативе. Участок бумаги, на который наносится раствор пигментов, должен помещаться над прорезью штатива. Снизу бумага подсушивается током воздуха.

Объём наносимой вытяжки зависит от плотности бумаги и концентрации пигментов в вытяжке.

Количество пигментов после разделения должно быть достаточным для их последующего количественного определения. При этом надо учитывать, что с увеличением концентрации вещества на единицу площади бумаги затрудняется разделение пигментов на хроматограмме.

После нанесения вытяжки бумагу хорошо подсушивают, свертывают в цилиндр (соединяя только верхние края бумаги скрепкой так, чтобы нижние края не соединялись вместе) и помещают в хроматографическую камеру для разгонки.

Разделение пигментов. В камеру предварительно наливают 30 мл смеси, состоящей из бензола и петролейного эфира (в объёмном отношении 2:1). Уровень растворителя должен быть ниже нанесения полосы пигментов на 1-2 см. Камеру плотно закрывают и затемняют черной бумагой. Через 30-40 минут, когда фронт растворителя поднимется на 14 см (2 см от верхнего края) и будет видно чёткое разделение пигментов, хроматограмму

вынимают и подсушивают. Отдельные зоны пигментов располагаются снизу вверх в следующем порядке: хлорофилл *b*, хлорофилл *a*, виолоксантин, лютеин, β -каротин.

Работа 3.

Спектрофотометрическое определение пигментов в растительном материале

Одним из наиболее точных и быстрых способов количественной оценки пигментов является определение их концентрации на спектрофотометре, который позволяет без калибровочных кривых на основании экспериментально полученных данных по оптической плотности известных для каждого пигмента величин молярного или удельного коэффициента поглощения при определённой длине волны рассчитать концентрацию пигментов.

Задание

Провести сравнительное определение содержания пигментов в листьях различных растений.

Оборудование и материалы

Спектрофотометр, торсионные весы, фарфоровая ступка с пестиком, пробирки на 10 мл с притертой пробкой, ацетон или спирт.

Ход работы

Содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов можно определить в исходной вытяжке пигментов без предварительного их разделения. Для этого измеряют оптическую плотность экстракта на спектрофотометре при двух длинах волн, соответствующих максимумам поглощения хлорофиллов *a* и *b* в красной области спектра и

при длине волны адсорбционного максимума каротиноидов. Предварительно необходимо установить положение максимумов и разбавить экстракт до такой степени, чтобы получить величину оптической плотности (E) в пределах от 0,1 до 0,8 при λ_{max} .

Получение вытяжки пигментов. Измельчить листья одного яруса, отбросить черешки и крупные жилки. Взвесить 5 мг материала и перенести в пробирки. В пробирки с навеской добавить 10 мл 96% спирта или 100% ацетона. Поместить пробирки с содержимым в тёмное место на двое суток до полного выхода пигментов из навески в раствор.

Оптическую плотность экстракта определяют на спектрофотометре при следующих длинах волн (нм):

1) для экстракта пигментов в 100% ацетоне хлорофилл a - 662, хлорофилл b - 645, каротиноиды - 470.

2) для экстракта пигментов в спирте (96%) хлорофилл a - 665, хлорофилл b - 649, каротиноиды - 470.

Для определения концентрации пигментов в вытяжке на основе ацетона применяются следующие формулы:

$$C_{\text{хл } a} = 11,75 \cdot E_{662} - 2,35 \cdot E_{645};$$

$$C_{\text{хл } b} = 18,61 \cdot E_{645} - 3,96 \cdot E_{662};$$

$$C_{\text{кар}} = \frac{(1000 \cdot E_{470} - 2,27 \cdot C_{\text{хл } a} - 81,4 \cdot C_{\text{хл } b})}{227};$$

где $C_{\text{хл } a}$, $C_{\text{хл } b}$ и $C_{\text{кар}}$ - количество хлорофилла a , b и каротиноидов, выраженное в мкг пигмента на 1 мл вытяжки;

11,75; 2,35 и др. - коэффициенты поглощения в ацетоне;

E - величина оптической плотности при толщине слоя 1 см при указанных длинах волн;

Если определение пигментов производится в этаноле (96%), то пользуются следующими формулами:

$$C_{\text{хл } a} = 13,95 \cdot E_{665} - 6,88 \cdot E_{649};$$

$$C_{\text{хл } b} = 24,96 \cdot E_{649} - 7,32 \cdot E_{665};$$

$$C_{\text{кар}} = \frac{(1000 \cdot E_{470} - 2,05 \cdot C_{\text{хл } a} - 114,8 \cdot C_{\text{хл } b})}{245};$$

где E_{665} , E_{649} и E_{470} - оптическая плотность спиртового экстракта пигментов при длинах волн (нм) соответственно 665, 649 и 470;

Чтобы определить содержание пигментов на единицу площади листа, нужно полученные концентрации пересчитать по следующей формуле:

$$C_s = \frac{C_{\text{пигм}} \cdot V_{\text{р-ра}} \cdot 10}{S_{\text{высечек}}}.$$

Для определения концентрации пигмента на единицу навески пересчитывают по следующей формуле:

$$C_m = \frac{C_{\text{пигм}} \cdot V_{\text{р-ра}}}{m_{\text{навески}}};$$

где C_s - концентрация пигментов на единицу площади листа, выраженное в мг/дм²;

C_m - концентрация пигментов на единицу сырой массы навески, выраженное в мг/г;

$C_{\text{пигм}}$ - концентрация пигмента в вытяжке, мкг/мл;

$V_{\text{р-ра}}$ - объём вытяжки пигментов, мл;

$S_{\text{высечек}}$ - суммарная площадь всех высечек, мм²;

$m_{\text{навески}}$ - масса сырой навески, мг.

Работа 4.

Изучение образования первичного крахмала на свету (проба Сакса)

Задание

Установить влияние освещения на интенсивность фотосинтеза по накоплению первичного крахмала в листьях растения. Прибор и результаты опыта зарисовать.

Оборудование и материалы

Обескрахмаленные растения, стеклянные колпаки с подставками, чёрная бумага, скрепки, стакан, два кристаллизатора на 50 мл, вата, мел, 10%-ная HCl, лампа для освещения листьев 200 В.

Ход работы

Прежде чем убедиться в образовании крахмала на свету, необходимо удалить крахмал, уже имеющийся в листьях. Для полного обескрахмаливания листьев растения предварительно выдерживают в темноте. После этого срезают лист растения с максимально длинным черешком и заключают его в непрозрачный экран из черной бумаги. В экране с двух сторон вырезают какую-нибудь фигуру, цифру или слово. После этого лист опускают черешком в стакан с водой и под водой обновляют срез, а экран закрепляют на стакане, чтобы открытая поверхность листа была перпендикулярна световому потоку.

С целью повышения содержания углекислоты и влажности под колпак вносят чашечку с увлажненной ватой и кусочком мела, заливают небольшим количеством (2-4 мл) 10%-ной HCl и сразу закрывают колпак. Продолжительность экспозиции 2-3 часа.

После окончания опыта лист освобождают от экрана и, свернув, помещают в пробирку с водой, которую кипятят на спиртовке с целью разрушения плазматических мембран. Затем лист кладут в спирт и выдерживают до обесцвечивания, которое может быть ускорено нагреванием на водяной бане. После этого лист, осторожно расправив, помещают в чашку Петри и заливают раствором йода.

В местах освещения за счёт цветной реакции с йодом проявляется ассимиляционный крахмал. По интенсивности окрашивания проявленного рисунка можно судить о влиянии освещения на ход фотосинтеза.

Работа 5.

Определение чистой продуктивности фотосинтеза

Чистая продуктивность фотосинтеза ($\Phi_{\text{ч.пр.}}$) характеризует активность фотосинтетического аппарата растений в период вегетации и определяется количеством граммов сухого вещества, образованного растением за сутки в расчёте на 1 м^2 листовой поверхности и выражается в г/м^2 сутки.

Задание

Определить чистую продуктивность фотосинтеза.

Оборудование и материалы

Растения пшеницы, кукурузы, ячменя и др.; технические и аналитические весы, сушильный шкаф, бюксы металлические, пробочное сверло, ножницы, бумага.

Ход работы

Чистую продуктивность фотосинтеза учитывают несколько раз за время вегетации растений по фазам развития или календарным срокам. Для её определения на опытных посевах отбирают пробы растений (10-20 шт.), наиболее типичные и однородные для данного посева и фазы развития. В пробу включают все опавшие и засохшие листья и побеги. Отобранные растения помечают этикетками, помещают в полиэтиленовые пакеты и

юден ия	т	сть	растен ий	лист	стебе ль	общая	лист	стеб ель	обща я	листь ев	тивност ь ф-за

Задания

для программированного контроля знаний студентов

Контрольное задание 1

Вопрос 1. Где локализованы пигменты зеленых растений, участвующие в процессе фотосинтеза?

1. В строме пластид.
2. Во внешней мембране хлоропластов.
3. В строме хлоропластов.
4. В мембранах тилакоидов хлоропластов.

Вопрос 2. Что представляет собой по химической структуре хлорофилл?

1. Окрашенный в зеленый цвет пигмент, содержащий остатки изопрена.
2. Магний-порфирин, соединенный с метиловым спиртом.
3. Сложный эфир дикарбоновой хлорофиллиновой кислоты и двух спиртов - метилового и фитола.

4. Сложный эфир, состоящий из хлорофиллиновой кислоты и спиртов - метилового и этилового.

Вопрос 3. Что является акцептором CO_2 у C_3 -типа растений?

- | | |
|------------------------|---------------|
| 1. | Рибулозо-1,5- |
| дифосфат. | |
| 2. | Фосфоенолпи |
| ровиноградная кислота. | |
| 3. | Рибозо-1,5- |
| дифосфат | |
| 4. | Ксилулозо -5- |
| фосфат | |

Вопрос 4. Каковы оптимальные температуры фотосинтеза для растений нашей зоны?

- | | | | |
|------|---------|----|-----|
| 1. | 15-20°C | 3. | 25- |
| 30°C | | | |
| 2. | 30-40°C | 4. | 10- |
| 15°C | | | |

Вопрос 5. Каков в среднем наблюдаемый КПД фотосинтеза посевов?

- | | |
|---------------|----------|
| 1. 0,5-1,5% | 3.2-2,5% |
| 2. 0,1-0,5%4. | 4.3,5-4% |

Контрольное задание 2

Вопрос 1. Какая часть молекулы хлорофилла обуславливает ее гидрофобные свойства?

- | | |
|--------------------|--------------|
| 1. | Mg- |
| порфириновое ядро. | |
| 2. | Спирт фитол. |

- | | |
|---------------------------------|--------------|
| 3. | Циклопентано |
| вое кольцо. | |
| 4. | Система |
| конъюгированных двойных связей. | |

Вопрос 2. Как называется в зелёном растении процесс восстановления углекислоты до углеводов с использованием НАДФ·Н и АТФ?

- | | |
|-----------------------|--------------|
| 1. | Фотофосфори |
| лирование. | |
| 2. | Световой |
| стадией фотосинтеза. | |
| 3. | Темновой |
| фазой фотосинтеза. | |
| 4. | Фотохимическ |
| им этапом фотосинтеза | |

Вопрос 3. Что является первичным акцептором углекислоты в С₄-пути фотосинтеза?

- | | |
|------------------------|---------------|
| 1. | Фосфоглицери |
| новая кислота. | |
| 2. | Рибулозо-1,5- |
| дифосфат. | |
| 3. | Рибозо-1,5- |
| фосфат. | |
| 4. | Фосфоенолпи |
| ровиноградная кислота. | |

Вопрос 4. Чему в среднем равна чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) у основных культур в посевах (г сухого вещества на 1 м² листовой поверхности в сутки)?

- | | |
|-------------|---------------|
| 1. 5 - 10г. | 3. 2 - 5г. |
| 2. 1 - 2 г. | 4. 20 - 30 г. |

Вопрос 5. Группа каких растений имеет C_4 -путь фотосинтеза?

- | | |
|------------------------------|---------------|
| 1. | Пшеница, рис, |
| кукуруза. | |
| 2. | Сахарная |
| свёкла, рис, кукуруза. | |
| 3. | Сорго, |
| кукуруза, сахарный тростник. | |
| 4. | Сахарный |
| тростник, кукуруза, рис. | |

Контрольное задание 3

Вопрос 1. Какие пигменты находятся в мембранах тилакоидов хлоропластов клеток высших растений?

- | | |
|-------------------------|--------------|
| 1. | Хлорофилл, |
| антоцианы, каротины. | |
| 2. | Хлорофиллы, |
| каротины. | |
| 3. | Ксантофиллы, |
| хлорофиллы, фикобилины. | |
| 4. | Каротиноиды, |
| хлорофиллы. | |

Вопрос 2. Почему у растений кукурузы чистая продуктивность фотосинтеза выше, чем у пшеницы?

- | | |
|--|-------------|
| 1. | Их листья |
| имеют большую ассимиляционную поверхность. | |
| 2. | Содержат |
| больше хлорофилла. | |
| 3. | Они имеют |
| C_4 -путь фотосинтеза. | |
| 4. | Относятся к |
| C_3 -растениям. | |

Вопрос 3. Какое примерное соотношение между хлорофиллами *a* и *b* у светолюбивых растений?

- | | |
|---------|-----------|
| 1. 1:1. | 3. 1 : 3. |
| 2. 3:1. | 4. 5:1. |

Вопрос 4. Как называется процесс преобразования энергии квантов света в химическую энергию, запасённую в высокоэнергетических (макроэргических) связях АТФ?

- | | |
|-------------------------------|---------------|
| 1.
фотосинтеза. | Световая фаза |
| 2. | Фотолиз воды. |
| 3.
еское фосфорилирование. | Фотосинтетич |
| 4.
е фосфорилирование. | Окислительно |

Вопрос 5. Какое вещество является первичным продуктом карбоксилирования у C_4 -растений?

- | | |
|------------------------------|---------------|
| 1.
уксусная кислота. | Щавелево- |
| 2.
новая кислота. | Фосфоглицери |
| 3.
дифосфат. | Рибулозо-1,5- |
| 4.
ровиноградная кислота. | Фосфоенолпи |

Контрольное задание 4

Вопрос 1. Чем отличается по строению хлорофилл *b* от хлорофилла *a*?

1. В циклопентановом кольце вместо метилового спирта находится фитол.

2. Во втором пиррольном кольце вместо метильной группы имеется альдегидная.

3. Не содержит пятое циклопентановое кольцо.

4. Во втором пиррольном кольце вместо альдегидной группы находится метильная.

Вопрос 2. Для какого процесса характерно участие двух фотосистем, наличие начала и конца транспорта электронов, образование АТФ, НАДФ и O_2 ?

1. Циклического фосфорилирования.

2. Цикла Кальвина.

3. Нециклического фосфорилирования.

4. Фотолиза воды.

Вопрос 3. Какое соединение является первичным продуктом фазы карбоксилирования в цикле Кальвина?

1. Фосфоглицериновая кислота.

2. Фосфоглицериновый альдегид.

3. Рибулозо-1,5-дифосфат.

4. Фруктозо-1,6-дифосфат.

Вопрос 4. В какой части хлоропласта осуществляется темновая стадия фотосинтеза?

- | | |
|------------------------|----------------------------|
| 1. | В тилакоидах |
| гран. | 3. Во внутренней мембране. |
| 2. | В строме. |
| 4. В мембранах ламелл. | |

Вопрос 5. Каков оптимальный листовой индекс у большинства сельскохозяйственных культур?

- | | | | |
|----------|-----------|---------|--------|
| 1. 5-10. | 2. 10-15. | 3. 1-2. | 4. 4-5 |
|----------|-----------|---------|--------|

Контрольное задание 5

Вопрос 1. В каких двух участках спектра находятся максимумы поглощения хлорофилла?

- | | |
|-----------------------|-----------|
| 1. | Зелёном и |
| красном. | |
| 2. | Синем и |
| оранжево-жёлтом. | |
| 3. | Красном и |
| сине-фиолетовом. | |
| 4. | Сине- |
| фиолетовом и зелёном. | |

Вопрос 2. Какова может быть величина фотосинтетического потенциала (ФП) у хороших посевов ($\text{м}^2/\text{га}\cdot\text{сутки}$).

- | | | | |
|-----------------|---------------|---------------|---------------|
| 1. 400-500 тыс. | 2. 1,5-2 млн. | 3. 70-80 тыс. | 4. 40-50 тыс. |
|-----------------|---------------|---------------|---------------|

Вопрос 3. Как называется совокупность молекул пигментов в тилакоидах хлоропластов, которые передают поглощенную энергию света в реакционный центр?

- | | |
|----|--------------|
| 1. | Квантосомами |
|----|--------------|

- | | |
|-----------------------------------|--------------|
| 2. | Антеннами |
| или светособирающими комплексами. | |
| 3. | Фотосинтетич |
| еской единицей. | |
| 4. | Электронно- |
| транспортной цепью фотосинтеза. | |

Вопрос 4. Для какого процесса характерно преобразование электромагнитной энергии квантов света в энергию химических связей АТФ и НАДФ·Н?

- | | |
|-------------------|-------------|
| 1. | Темновой |
| фазы фотосинтеза. | |
| 2. | Фотолиза |
| воды. | |
| 3. | Фотофосфори |
| лирования. | |
| 4. | Световой |
| фазы фотосинтеза. | |

Вопрос 5. Как называется величина, показывающая, во сколько раз площадь листьев растений превышает занимаемую ими площадь почвы?

- | | |
|------------------------------|--------------|
| 1. | Фотосинтетич |
| еским потенциалом. | |
| 2. | Листовым |
| индексом. | |
| 3. | Ассимиляцио |
| нным коэффициентом. | |
| 4. | Чистой |
| продуктивностью фотосинтеза. | |

Контрольное задание 6

Вопрос 1. Чем отличаются по химическому составу ксантофиллы от каротинов?

- | | |
|--|--------------|
| 1. | Каротины |
| содержат метиловый спирт. | |
| 2. | Ксантофиллы, |
| в отличие от каротинов содержат кислород. | |
| 3. | Ксантофиллы |
| не содержат двойных связей, а каротины содержат. | |
| 4. | Каротины |
| имеют в своем составе железо-порфирин. | |

Вопрос 2. Как называется сумма ежедневных показателей площади листьев посева за весь вегетационный период или часть его ($\text{м}^2/\text{га}$)?

- | | |
|----------------------------|--------------|
| 1. | Листовой |
| индекс. | |
| 2. | Ассимиляцио |
| нный коэффициент. | |
| 3. | Коэффициент |
| эффективности фотосинтеза. | |
| 4. | Фотосинтетич |
| еский потенциал. | |

Вопрос 3. В чём состоит основная роль C_4 -пути фотосинтеза?

- | | |
|---|------------|
| 1. | Активирует |
| восстановление CO_2 в клетках мезофилла листа. | |
| 2. | Поставляет |
| АТФ и НАДФН в цикл Кальвина. | |
| 3. | Поставляет |
| дополнительные порции CO_2 в цикл Кальвина. | |
| 4. | Играет |
| основную роль в синтезе пигментов. | |

Вопрос 4. Какое соединение в процессе фотосинтеза является источником кислорода?

1. Вода. 2. Углекислый газ. 3. Глюкоза. 4. Крахмал.

Вопрос 5. Какой из перечисленных наборов важнейших сельскохозяйственных культур относится к C_3 -растениям?

1. Пшеница, овес, ячмень, кукуруза.
 2. Кукуруза, ячмень, сахарная свекла, пшеница.
 3. Картофель, сахарная свекла, пшеница, подсолнечник, горох, ячмень, рис.
 4. Горох, сахарная свекла, подсолнечник, сорго.

Контрольное задание 7

Вопрос 1. Чему равен среднесуточный прирост сухой массы в посеве (в кг/га), если чистая продуктивность фотосинтеза составляет $6 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сутки}$, а листовой индекс равен 5?

1. 120. 2. 30. 3. 600. 4. 300.

Вопрос 2. Как называется показатель, определяющийся отношением количества усвояемого в процессе фотосинтеза CO_2 к количеству хлорофилла в ассимилирующих органах?

1. Коэффициент эффективности фотосинтеза.
 2. Ассимиляционный коэффициент.
 3. Интенсивность фотосинтеза.

4. Фотосинтетический потенциал.

Вопрос 3. Какой элемент химической структуры хлорофиллов обуславливает их зелёный цвет?

1. Наличие двух спиртов - метанола и фитола.

2. Циклопентановое кольцо.

3. Металлоорганическая связь.

4. Углеродные группы порфиринового ядра.

Вопрос 4. Какой элемент участвует в фотолизе воды?

1. Магний. 2. Железо. 3. Медь. 4. Марганец.

Вопрос 5. Какое соединение является первичным продуктом фазы восстановления в цикле Кальвина?

1. 3- фосфоглицериновая кислота (3-ФГК).

2. 3- фосфоглицериновый альдегид (3-ФГА).

3. Рибулозо-1,5- дифосфат (РДФ).

4. Фосфодиоксиацетон.

Контрольное задание 8

Вопрос 1. Что является результатом возникновения электрохимического потенциала на мембране тилакоида вследствие одностороннего переноса H^+ за счёт энергии света?

- | | | |
|-------------------|----------------------------------|-------------|
| 1. | | Поглощение |
| CO ₂ . | 3. Выделение кислорода. | |
| 2. | | Синтез АТФ. |
| 4. | Восстановление CO ₂ . | |

Вопрос 2. Каковы функции, выполняемые хлорофиллом в процессе фотосинтеза?

- | | | |
|----|--|--|
| 1. | | Участие в процессах фотофосфорилирования, восстановления CO ₂ и синтеза углеводов. |
| 2. | | Улавливание CO ₂ и восстановление его до глюкозы. |
| 3. | | Поглощение энергии света и передача её для превращения в энергию химических связей органических веществ? |
| 4. | | Фотолиз воды и восстановление CO ₂ водородом воды до углеводов. |

Вопрос 3. При каких концентрациях CO₂ наблюдается максимальная интенсивность фотосинтеза у большинства сельскохозяйственных растений?

1. 0,1-1,5%. 2. 0,03-0,05%. 3. 2-5%. 4. 5-10%.

Вопрос 4. Как называется процесс поглощения кислорода и выделения CO₂, активируемый светом?

- | | | |
|----|--|---------------------------------------|
| 1. | | Фотосинтезом |
| 2. | | Восстановительным этапом фотосинтеза. |
| 3. | | Фотосинтетическим фосфорилированием. |
| 4. | | Фотодыхание |
- М.

Вопрос 5. В каких клетках листа образуются конечные продукты фотосинтеза в цикле Хэтча-Слэка-Карпилова?

- | | | | |
|-------------|----|---|---------------------------|
| 1. | | В | клетках |
| мезофилла. | 3. | | В клетках обкладки пучка. |
| 2. | | В | клетках |
| эпидермиса. | 4. | | В палисадной паренхиме. |

Контрольное задание 9

Вопрос 1. В какой области спектра находится флуоресцентное излучение хлорофилла?

- | | | | |
|--------------|--|---|-----------|
| 1. | | В | красной. |
| 2. | | В | зелёной и |
| фиолетовой. | | | |
| 3. | | В | оранжево- |
| жёлтой. | | | |
| 4. | | В | сине- |
| фиолетовой и | | | красной. |

Вопрос 2. Как называется совокупность молекул белковой и небелковой природы, находящихся в мембранах тилакоидов хлоропластов и с участием реакционных центров выполняющих функции переносчиков электронов?

- | | | |
|--------------------------------|--|--------------|
| 1. | | Фотосинтетич |
| еская единица. | | |
| 2. | | Квантосома. |
| 3. | | Электронно- |
| транспортная цепь фотосинтеза. | | |
| 4. | | Светособираю |
| щий комплекс. | | |

Вопрос 3. Что такое феофетин?

1. часть хлорофилла, фрагмент Составная четвертого пиррольного кольца.

2. бурого цвета, образующийся при замещении магния на водород при действии кислоты. Пигмент

3. состояние молекулы хлорофилла с изменением спина электрона. Возбуждённое

4. омыления хлорофилла. Продукт

Вопрос 4. Чем отличается процесс фотосинтеза у C_4 -растений и САМ-растений?

1. в клетках мезофилла листа работает цикл Хэтча-Слэка-Карпилова, а у САМ-растений его нет. У C_4 -растений

2. растений (суккулентов) отмечается более высокая интенсивность фотосинтеза, чем у C_4 -растений. У САМ-

3. растений наряду с циклом Кальвина имеют C_4 -путь фотосинтеза, но у C_4 -растений эти два пути разделены в пространстве, а у САМ-растений - во времени. Обе группы

4. растения и C_4 -растения имеют цикл Хэтча-Слэка-Карпилова, но у первых он происходит днём, а у вторых - ночью. САМ-

Вопрос 5. Какова кривая дневного изменения интенсивности фотосинтеза у большинства сельскохозяйственных растений средних широт в жаркий солнечный день?

- | | |
|----|--|
| 1. | Наблюдается максимальная интенсивность фотосинтеза в полдень. |
| 2. | Двухвершинная кривая интенсивности фотосинтеза с депрессией в полдень. |
| 3. | Отсутствие выраженных максимумов в ходе дневного фотосинтеза. |
| 4. | Одновершинная кривая интенсивности фотосинтеза с максимумом в утренние часы. |

Контрольное задание 10

Вопрос 1. Чем объясняется побурение листьев щавеля при их погружении в горячую воду?

- | | |
|----|---|
| 1. | Разрушением каротиноидов. |
| 2. | Денатурацией ферментов - переносчиков электронов. |
| 3. | Образованием феофитина. |
| 4. | Омылением хлорофилла. |

Вопрос 2. Каковы основные функции каротиноидов в процессе фотосинтеза?

- | | |
|----|--|
| 1. | Поглощение и преобразование энергии света энергию химических связей АТФ. |
| 2. | Перенос поглощенной энергии света на хлорофилл и защита молекул хлорофилла от фотоокисления. |

3. Передача энергии света на восстановление CO_2 и защита хлорофилла от разрушения.

4. Участие в фотоокислении воды и фосфорилировании.

Вопрос 3. Что представляют собой фотохимические реакции фотосинтеза?

1. Перенос энергии возбуждения хлорофилла на восстановление CO_2 , фосфорилирование, образование НАДФ·Н.

2. Разложение воды, перенос водорода на CO_2 , синтез АТФ.

3. Возбуждение светом хлорофилла, переход его в триплетное состояние, фотолиз воды.

4. Фотоокисление воды, перенос водорода воды на НАДФ, фотофосфорилирование.

Вопрос 4. В какую фазу наблюдается максимальная интенсивность фотосинтеза у сельскохозяйственных растений?

1. На самых ранних этапах роста растений.

2. В период цветения.

3. В период образования семян.

4. В период созревания семян.

Вопрос 5. Как называется возбужденное состояние молекулы хлорофилла, при котором электроны, переходя на более удалённую орбиталь, меняют свой спин?

1. Триплетным.

3. Окисленным.

- 2.
4. Восстановленным.

Синглетным.