

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
Имени Франциска Скорины»

О. М. Храмченкова

ЛИСТ КАК ОРГАН ФОТОСИНТЕЗА

Практическое руководство по теме УСР
для студентов специальности 1–75 01 01 «Лесное хозяйство»

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

О. М. Храмченкова

ЛИСТ КАК ОРГАН ФОТОСИНТЕЗА

практическое руководство по теме УСР
для студентов специальности 1 – 75 01 01 01 «Лесное хозяйство»

Чернигов
Издательство «Десна Полиграф»
2016

УДК 581.1:579:581.144.4(076)

ББК 28.57я73+28.4я73

Х 898

Рецензенты:

кандидат биологических наук А. В. Гулаков
кандидат биологических наук С.В. Пантелеев

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом
учреждения образования «Гомельский государственный
университет имени Франциска Скорины»

Храмченкова О. М.

Х 898 Лист как орган фотосинтеза: практ. рук-во по теме УСР /
О. М. Храмченкова; М-во образования РБ, Гомельский гос.
ун-т им. Ф. Скорины. – Чернигов: Десна Полиграф, 2016. –
32 с.

В практическом руководстве представлен учебный материал и перечень тестов для выполнения управляемой самостоятельной работы студентов по разделу «Лист как орган фотосинтеза» дисциплины «Физиология растений с основами микробиологии». Рассматриваются особенности морфологического и анатомического строения листа в связи с функцией фотосинтеза, энергетический баланс листа, строение и биогенез хлоропластов, пигменты фотосинтеза. Для закрепления пройденного материала приведены контрольные тесты и рекомендуемая основная и дополнительная литература по разделу изучаемой дисциплины.

Предназначено для студентов очной и заочной форм обучения по специальности 1 – 75 01 01 01 «Лесное хозяйство».

УДК 581.1:579:581.144.4(076)

ББК 28.57я73+28.4я73

© Храмченкова О. М., 2016

© УО «Гомельский государственный
университет им. Ф. Скорины», 2016

Содержание

Введение.....	4
1 Особенности морфологии и анатомии листа как органа фотосинтеза.....	5
2 Поглощение энергии света листьями.....	10
3 Строение хлоропластов.....	13
4 Пигменты фотосинтеза.....	19
Тестовые задания.....	25
Литература.....	29

Введение

Фотосинтез можно определить как процесс преобразования электромагнитной энергии в энергию химических связей, сопровождающийся увеличением энергетического потенциала системы. Солнечная энергия при участии зеленых растений и фотосинтезирующих бактерий преобразуется в свободную энергию органических соединений. Для осуществления этого уникального процесса в ходе эволюции был создан фотосинтетический аппарат

Задачи темы УСР «Лист как орган фотосинтеза»: выяснить морфологические и анатомические особенности листа как основного органа фотосинтеза. Уяснить, что фотосинтез является основой биоэнергетики на земном шаре. Составить представление о роли строения и особенностей химического состава хлоропластов в фотосинтезе. Изучить строение молекул, химические и спектральные свойства пигментов фотосинтеза в связи с их локализацией в структурах клеток листа.

Рекомендации:

- перед изучением предлагаемого учебного материала следует повторить темы «Морфология и анатомия листа» по учебному пособию Сауткина Т.А., Поликсенова В.Д. Морфология растений: учеб.пособие; Минск: БГУ, 2012. - 311 с. и «Физиология и биохимия растительной клетки» по одному из учебников, приведенных в конце пособия;
- при проработке темы УСР для полного понимания учебного материала рекомендуется внимательно ознакомиться с рисунками;
- для закрепления изученного материала следует ответить на тесты по теме, приведенные в конце пособия.

При подготовке практического руководства использована информация, приведенная в учебниках и практических руководствах отечественных и российских ученых – В. М. Юрина, А. В. Веретенникова, Вл. В. Кузнецова и Г. А. Дмитриевой, И. П. Ермакова с соавт., Н. Н. Третьякова с соавт., Н. И. Якушкиной и др. [1-12].

Форма отчетности по теме УСР «Лист как орган фотосинтеза»: тестирование и ответы на вопросы контрольной работы.

Предназначено для студентов очной и заочной форм обучения специальности «Лесное хозяйство».

1 Особенности морфологии и анатомии листа как органа фотосинтеза

Лист представляет собой боковую структурную часть (или орган) побега. Он выполняет три главнейшие функции: фотосинтез, транспирацию и газообмен. Первые листовые органы семенных растений – семядоли зародыша. Следующие листья формируются в виде меристематических бугорков – примордиев, возникающих на апексе побега.

Лист, как правило, – плоский дорсовентральный орган, форма и размеры которого способствуют созданию максимальной фотосинтезирующей поверхности при оптимальных значениях транспирации. Плоская форма делает лист бифациальным, т.е. двусторонним. Поэтому можно говорить о верхней и нижней сторонах листа, имея в виду ориентацию этих сторон по отношению к верхушке побега. Плоская форма также делает лист проницаемым для света, что имеет важное значение для фотосинтеза в фитоценозе. Верхняя и нижняя стороны листа нередко существенно различаются между собой по анатомическому строению, характеру жилкования и окраске. Размеры листьев чаще всего колеблются в пределах от 3 до 10 см, однако известны гигантские листья некоторых пальм, достигающие длины почти 15 м. Крупнейшие листья известной амазонской кувшинки виктории королевской (*Victoria regia*) достигают 2 м 17 см в диаметре. Размеры, форма и степень рассеченности листьев, хотя и являются наследственными признаками того или иного вида, зависят также от условий обитания его особей.

Взрослый лист обычно расчленен на пластинку или несколько пластинок (у сложных листьев) и черешок – узкую стеблевидную его часть между пластинкой и узлом побега – рисунок 1. Самая нижняя часть листа, сочлененная со стеблем, называется основанием листа. Пластинка – главнейшая часть листа, как правило, осуществляющая его основные функции. Редуцируется пластинка крайне редко, иногда ее функции принимают либо расширенный листовидный черешок – филлодий, либо крупные прилистники. Черешок обычно округлый или сплюснутый в поперечном сечении. Кроме опорной и проводящей функции он, длительно сохраняя способность к вставочному росту, может регулировать положение пластинки, изгибаясь по на-

правлению к свету. Нередко черешок не развивается, и тогда лист называют сидячим.



Рисунок 1 – Морфологическое строение листа

Как орган, осуществляющий ассимиляцию и испарение, он отличается плоской структурой и небольшой толщиной, измеряемой долями миллиметра. Благодаря этому при малых затратах строительного материала создается значительная общая поглощающая поверхность листьев. Так, сухая масса 1 м^2 листовых пластинок составляет 30–40 г. Тонкая листовая пластинка лучше просвечивается, что способствует полноценной работе всех клеток листа.

Толщина листа тесно коррелирует с интенсивностью света, при которой он развивается. При ограниченном освещении толщина листовой пластинки меньше. При детальном рассмотрении поверхность листа выглядит волнистой, что увеличивает полноту улавливания солнечных лучей.

Листовая поверхность иногда достигает значительных размеров и превосходит площадь почвы, которую занимает растение. Для характеристики размеров фотосинтетического аппарата используют *индекс листовой поверхности*, который рассчитывают как площадь листьев (м^2), приходящуюся на 1 м^2 почвы.

Благодаря большой поверхности и определенному размещению листьев в пространстве растение может использовать как прямой, так

и рассеянный свет, падающий под различными углами. Большое значение для эффективного улавливания света имеет *архитектоника растений*, под которой понимают пространственное расположение органов. Оптимизация листовой поверхности посева или насаждения – важный способ управления продукционным процессом.

В зависимости от вида растений и условий их произрастания листья отличаются большим разнообразием. Однако можно выделить общие *анатомические* особенности, обеспечивающие возможность эффективного фотосинтеза – рисунок 2.

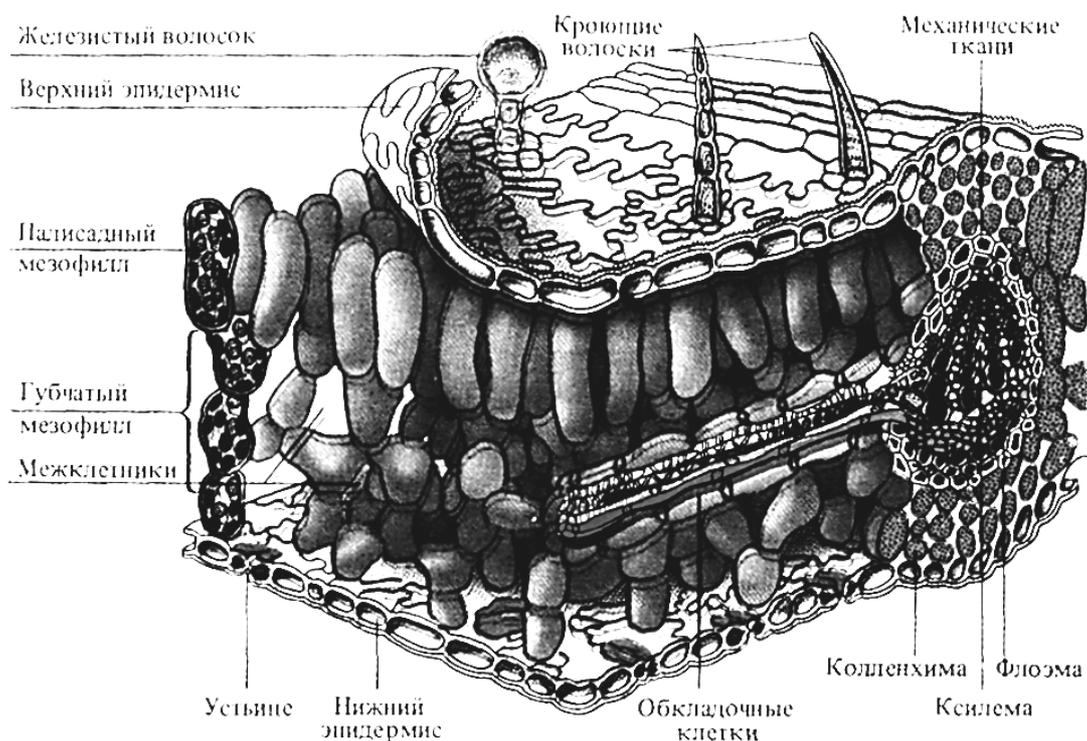


Рисунок 2 – Анатомическое строение листа [12]

1. Нижняя и верхняя эпидерма листовой пластинки, если не считать замыкающих клеток, состоит из клеток с большими вакуолями, лишенных хлоропластов. Крупные вакуоли, подобно линзам, фокусируют свет на расположенную глубже хлорофиллоносную ткань. Эпидермальные клетки, покрытые кутикулой и воском, уменьшающими транспирацию, помогают поддерживать водный гомеостаз листа. Последнее очень важно, так как скорость фотосинтеза зависит от количества воды в тканях. С другой стороны, через кутикулу проходит в 20–30 раз меньше CO_2 , чем через устьица. Создается противоречие между водным и газовым обменом, и только наличие устьиц то от-

крывающихся, то закрывающихся и регулирующих таким образом скорость транспирации и скорость поступления углекислого газа из атмосферы может ликвидировать данное противоречие. Итак, эпидерма задерживает воду и пропускает свет.

Устьица – основные «ворота» для поступления CO_2 . Правда, есть наблюдения, что у некоторых растений, например у яблони, углекислый газ может поступать в лист через временные трещины в кутикуле. Щели открытых устьиц занимают примерно 1 % площади листовой пластинки, диффузия CO_2 внутрь листа идет через них сравнительно быстро. Отдельное устьице позволяет за 1 с поступить в лист 2 500 млрд. молекул CO_2 . Поверхность листа поглощает CO_2 только в 1,5-2 раза меньше, чем открытая поверхность щелей той же площади, хотя открытые устьица составляют лишь сотую часть поверхности. Такая высокая скорость связана с особенностями диффузии газов через мелкие отверстия, находящиеся на значительном расстоянии друг от друга, за счет краевого эффекта.

2. Мезофилл у большинства растений состоит из столбчатой и губчатой паренхимы. В клетках мезофилла содержатся хлоропласты. Столбчатая паренхима, расположенная под верхней эпидермой, поглощает больше света, чем губчатая, и является главной тканью, где идет фотосинтез. Вытянутость клеток и перпендикулярное расположение их к эпидермису обеспечивают увеличение поверхности, вдоль которой могут располагаться хлоропласты, не затеняя друг друга, а также облегчают отток ассимилятов. Для губчатой паренхимы характерно наличие большого количества межклетников, объем которых составляет до 15–20 % общего объема листовой пластинки. Во-первых, межклетники помогают газообмену. Благодаря верхней и нижней эпидерме, а также межклетникам в листовой пластинке создается внутренняя газовая среда, которая, хотя и сообщается с внешней средой через устьица, практически всегда отличается от нее по своему составу. Во-вторых, межклетники увеличивают внутреннюю поверхность листа в 7–10 раз. Однако одновременно увеличивается испаряющая поверхность, а следовательно, опасность обезвоживания тканей.

Доказательством того, что столбчатая и губчатая паренхимы выполняют разные функции, являются и подсчеты числа хлоропластов в их клетках. Так, в одной клетке столбчатой паренхимы содержится 30–40, а в клетке губчатой паренхимы – около 20 хлоропла-

стов. Вообще число хлоропластов в одной клетке сильно варьирует: от 20 до нескольких сотен. В пересчете на 1 мм² поверхности листа число хлоропластов может достигать почти 1 млн. Усиленное азотное питание и хорошее водоснабжение растений вызывают увеличение размеров паренхимных клеток и числа хлоропластов в них. Суммарная поверхность всех хлоропластов может превышать в десятки раз поверхность листовой пластинки, что также способствует лучшему поглощению CO₂ и света.

3. В мезофилле находится сеть проводящих пучков, в состав которых входят сосуды, доставляющие клеткам воду и минеральные соли, и ситовидные трубки, отводящие из клеток продукты фотосинтеза.

Таким образом, лист лучше, чем другие органы, приспособлен к выполнению фотосинтетической функции, хотя фотосинтез идет и в зеленых клетках стеблей, цветков, околоплодников.

В зависимости от внешних условий, при которых происходят формирование и функционирование листьев, анатомическое строение их может существенно различаться – рисунок 3.



Рисунок 3 – Строение световых и теневых листьев, по [12]

Листья, формирующиеся в условиях недостаточной влагообеспеченности, имеют ксероморфную структуру. В зависимости от освещения меняется соотношение между полисадной и губчатой паренхимой в мезофилле. Имеются и другие приспособления для функционирования листа в определенных условиях. Еще более существенные отклонения от типичного строения листа связаны с физиолого-биохимическими особенностями фиксации CO_2 у C_4 -растений, к которым относятся кукуруза, сахарный тростник, ряд злостных сорняков наших полей.

Организация фотосинтетического аппарата на уровне листа может быть также охарактеризована на основе анализа его *мезоструктуры*. Понятие «мезоструктура» охватывает целый ряд *морфофизиологических характеристик листа*, позволяющих оценить ассимиляционную способность листа в целом. Основными показателями мезоструктуры листа являются: площадь листа, число клеток хлоренхимы на единицу площади листа, число хлоропластов в клетке и их объем, площадь поверхности хлоропластов, а также содержание хлорофилла в расчете на единицу площади листа, содержание ферментов углеродного цикла фотосинтеза в листе и их активность, общая интенсивность фотосинтеза. Показатели мезоструктуры листа могут значительно варьировать в зависимости от внешних факторов среды, а также от физиологического состояния растений.

2 Поглощение энергии света листьями

Лист как орган растения, приспособленный к фотосинтезу, сформировался в результате длительного эволюционного процесса. Он представляет собой эффективную систему для поглощения и преобразования энергии света в ходе фотосинтеза. Структура листа обеспечивает наиболее полное поглощение квантов света, поступление углекислого газа из атмосферы к хлоропластам, а также возможность оттока ассимилятов из автотрофных клеток.

Как все физические тела, лист поглощает, пропускает и отражает падающие на него солнечные лучи. Лучистая энергия, посылаемая от Солнца к Земле, представляет собой электромагнитные колебания с разными длинами волн. Около 40–45 % этой энергии приходится на область от 380 до 720 нм. Эта часть спектра воспринимается как ви-

димый свет. Здесь располагаются известные цвета радуги: фиолетовый, синий, голубой, зеленый, желтый, оранжевый и красный. К этой области со стороны более коротких волн примыкает ультрафиолетовая радиация, а со стороны более длинных – инфракрасная радиация. Последняя воспринимается как тепло. Инфракрасные лучи не участвуют непосредственно в фотосинтезе, но регулируют другие процессы жизнедеятельности. Коротковолновая радиация (ультрафиолетовые, γ -лучи и космические лучи), по-видимому, играет огромную роль в мутагенезе растений, в изменении их наследственности. Участок видимого спектра, поглощаемый пигментами хлоропластов (380 – 700 нм), получил название *фотосинтетически активной радиации* (ФАР).

Лист поглощает 85 % видимого света, пропускает 5 % и отражает 10 %. Инфракрасная радиация поглощается на 25 %, пропускается на 30 % и отражается на 45 % - рисунок 4.

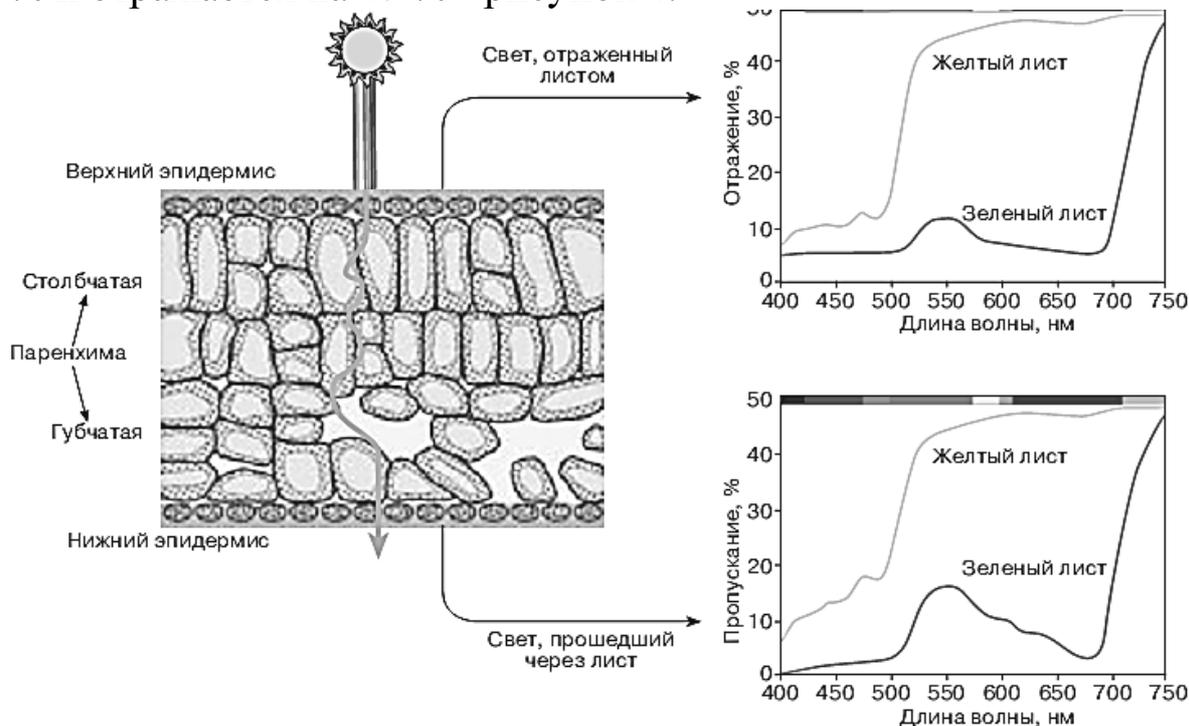


Рисунок 4 – Оптические свойства листа по [1 – 6]

Адаптация растений к определенным экологическим условиям мало влияет на поглощение, пропускание и отражение света. Средние величины, характеризующие оптические свойства листа у разных жизненных форм, тоже отличаются мало. Исключения составляют водные растения и растения сухих мест: у подводных листьев водных

растений значительно увеличивается пропускание, у суккулентов, напротив, оно приближается к нулю.

Оптические свойства листа могут изменяться. При недостатке воды и большой освещенности восковой слой и опушенность листовой пластинки увеличиваются. Волоски увеличивают отражение света. В тени плохо развивается столбчатая паренхима, что ухудшает поглощение света. Как уже было сказано, количество хлоропластов в листе зависит от условий азотного питания и водоснабжения.

Набухание хлоропластов увеличивает рассеивание ими света. Это показывает важность для фотосинтеза водного гомеостаза клетки. Поглощение света регулируется и движением хлоропластов в клетке. В условиях недостаточного освещения хлоропласты располагаются у клеточных стенок, перпендикулярных солнечным лучам, а в условиях излишней освещенности – у клеточных стенок, параллельных им. Первое расположение увеличивает, а второе уменьшает поглощение света.

Листовая поверхность, поглощающая свет, достигает значительных размеров. Так, общая листовая поверхность у растений умеренной зоны, растущих на 1 га пашни, составляет примерно 5 га, а в южных широтах с влажным климатом – 10–15 га. Размещение листьев в пространстве позволяет растениям использовать как прямой, так и рассеянный свет, падающий под разными углами. Здесь следует вспомнить основной закон фотохимии – закон Гротгуса: фотохимический процесс, следовательно, и фотосинтез, совершаются лишь под действием тех лучей, которые поглощаются. Однако растения умеренной зоны используют для фотосинтеза 1–2% (максимум 5%), а тропические – 5–6% и даже до 15% поглощенного видимого света. Остальная энергия расходуется на испарение воды. Свет поглощается пигментами листа.

Коэффициент полезного действия фотосинтеза листа показывает, сколько процентов поглощенной световой энергии запасено в форме энергии химических связей при превращении диоксида углерода в углеводы. В процессе фотосинтеза на 1 г полученного углевода используется 25,9 кДж энергии. Умножение этого коэффициента на интенсивность брутто-фотосинтеза дает количество связанной энергии (величины пересчитываются на одинаковую поверхность и одинаковый промежуток времени). КПД фотосинтеза обычно выражают по отношению либо к падающей, либо к поглощенной расте-

ниями ФАР. В большинстве случаев листья работают с КПД меньше 5–10 %, но у некоторых видов в особо благоприятных условиях он достигает 15 % (у С₄-злаков 24 %).

Несмотря на высокую эффективность начальных фотофизических и фотохимических стадий (около 95 %), в урожай переходит лишь несколько процентов солнечной энергии. Потери обусловлены лимитированием процесса на биохимическом и физиологическом уровнях, а также неполным поглощением света. Во всех сообществах получаемая солнечная радиация используется неэффективно. К факторам, ограничивающим первичную продукцию на суше, относятся: 1) недостаток воды, ограничивающий скорость фотосинтеза; 2) нехватка элементов минерального питания, замедляющая скорость образования ассимилирующей ткани и снижающая эффективность фотосинтеза; 3) неблагоприятная для роста температура; 4) попадание большей части радиации мимо фотосинтезирующих органов (из-за сезонного опадения листьев, действия фитофагов и паразитов); 5) низкая эффективность фотосинтеза в листьях (даже при идеальных условиях в наиболее продуктивных сельскохозяйственных системах она редко бывает выше 10 % ФАР). При изменяющихся условиях ассимиляции КПД растительных сообществ суши в среднем ниже 1 – 3%. Максимальная эффективность фотосинтеза интенсивных зерновых культур при идеальных условиях 3 –10 %. А если рассматривать планету в целом, то КПД падающей ФАР составляет всего около 0,2.

3 Строение хлоропластов

Фотосинтез в растительной клетке осуществляется специализированными органеллами – хлоропластами. От других типов пластид хлоропласты отличаются наличием зеленых пигментов хлорофиллов и сложно организованной системой внутренних мембран. Хлорофилл обеспечивает поглощение и первичное преобразование энергии света при фотосинтезе, а высокая степень организации внутренних мембранных структур хлоропластов составляет физическую основу для эффективного поглощения и преобразования энергии света в ходе фотосинтеза. Благодаря высокой степени организации внутренней мембранной структуры хлоропластов достигаются условия, необходимые для преобразования энергии:

1) определенная ориентация пигментов в мембране, обеспечивающая эффективное поглощение и преобразование энергии света;

2) пространственное разделение восстановленных и окисленных фотопродуктов, возникающих в результате первичных актов фотосинтеза, связанных с разделением зарядов в реакционном центре;

3) строгая упорядоченность компонентов реакционного центра, где сопряжены быстропротекающие (10^{-15} – 10^{-9} с) фотофизические и более медленные (10^{-4} – 10^{-2} с) ферментативные реакции; наличие определенных структур, где фотовозбужденный пигмент и химический акцептор жестко ориентированы относительно друг друга (необходимо для преобразования энергии в реакционных центрах);

4) пространственная организация электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) хлоропластов, основанная на определенной последовательности и строгой ориентации переносчиков в мембране (необходима для быстрого и регулируемого транспорта электронов и протонов);

5) определенным образом организованная система мембран в хлоропластах, обеспечивающая сопряжение транспорта электронов и синтеза АТФ.

Основные элементы структурной организации хлоропластов у высших растений представлены внешней оболочкой, стромой и хорошо развитой системой внутренних мембран – рисунок 5.

Внешняя оболочка хлоропластов отграничивает его внутреннее содержимое от цитоплазмы. Это барьер, осуществляющий контроль обмена веществ между хлоропластом и цитоплазмой. Оболочка состоит из двух мембран – наружной и внутренней. Наружная мембрана проницаема для большинства органических и неорганических молекул. Вместе с тем она содержит специальные транслокаторы белков, через которые поступают пептиды из цитоплазмы в хлоропласт.

Внутренняя мембрана оболочки хлоропластов обладает избирательной проницаемостью и осуществляет контроль над транспортом белков, липидов, органических кислот и углеводов между хлоропластом и цитоплазмой. Внутренняя мембрана оболочки участвует также в формировании внутренней мембранной системы хлоропластов.

Строма – гидрофильный, слабоструктурированный матрикс хлоропластов, содержащий водорастворимые органические соединения, а также неорганические ионы. В строме располагаются ферменты углеродного цикла фотосинтеза, здесь осуществляются реакции фотосинтетической ассимиляции углерода. Кроме того, строма содержит

ферменты синтеза фотосинтетических пигментов, а также полярных липидов мембран хлоропластов. В строме находятся кольцевая ДНК (может быть несколько одинаковых копий), рибосомы, ферменты матричного синтеза, обеспечивающие синтез белков, входящих в состав мультипептидных комплексов мембран тилакоидов, а также водорастворимого белка – большой субъединицы рибулозодифосфат-карбоксилазы – ключевого фермента углеродного цикла фотосинтеза.

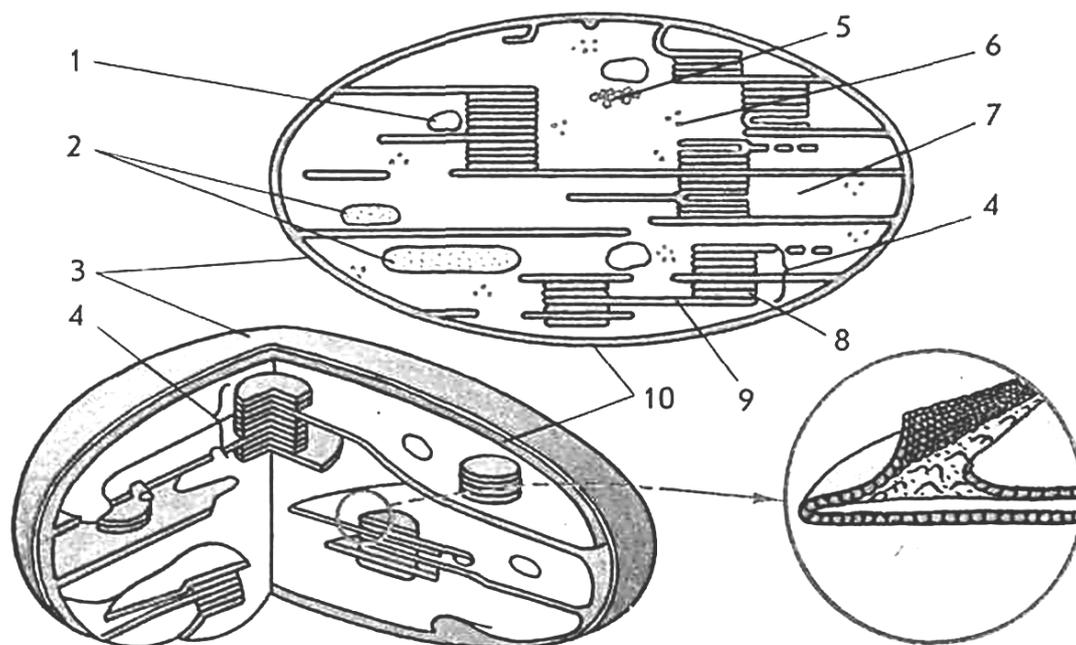


Рисунок 5 – Схема строения хлоропласта, по [1 – 6, 11, 12]:
 1 – липидная капля; 2 – зерна крахмала; 3 – наружная мембрана;
 4 – грана; 5 – ДНК; 6 – рибосома; 7 – строма; 8 – тилакоид граны;
 9 – тилакоид стромы; 10 – внутренняя мембрана

Внутренняя мембранная система хлоропластов – здесь протекают световые реакции фотосинтеза. Она хорошо развита и неоднородна. Внутренние мембраны (ламеллы), занимают большую часть общего объема хлоропластов. Мембраны образуют тилакоиды, которые либо тесно соприкасаются друг с другом и уложены в стопки, или граны (тилакоиды гран), либо пронизывают строму, соединяя граны между собой (тилакоиды стромы). Соответственно образующие их мембраны называют мембранами (ламеллами) гран и мембранами (ламеллами) стромы. Пространство внутри тилакоидов называется внутритилакоидным пространством, или люменом.

Согласно современным представлениям, при образовании гран внутренняя мембрана образует не замкнутые «мешочки», а, скорее, наслоения, складки. В результате внутри хлоропласта возникает единая внутренняя мембрана, которая разделяет внутреннее пространство хлоропластов на два отсека (компартамента) – строму и люмен. Интеграция внутреннего пространства тилакоидов гран и стромы достигается за счет того, что тилакоиды гран пронизаны одной или несколькими тилакоидами стромы. Тилакоиды стромы могут быть сильно перфорированы, в результате чего образуются узкие или широкие мембранные каналы, которые связывают грани между собой.

Значение столь сложной организации внутренних мембран хлоропластов состоит в следующем.

- Внутренние мембраны хлоропластов включают мультипептидные комплексы, обеспечивающие поглощение и преобразование энергии света в ходе световых реакций фотосинтеза. Благодаря значительному мембранному пространству достигается увеличение числа функциональных единиц, способных осуществлять световые реакции фотосинтеза.

- Единство внутренней мембранной системы хлоропластов позволяет отдельным компонентам мембраны мигрировать латерально и вступать между собой в структурный и функциональный контакт. Это необходимо для переноса энергии квантов света в реакционные центры, а также для транспорта электронов по электрон-транспортной цепи в ходе световых реакций фотосинтеза.

- Разделение мембраной всего внутреннего пространства хлоропластов на два компартмента – стромальное и внутритилакоидное пространство (люмен) – позволяет создавать электрохимические градиенты ионов между ними. Создание электрохимического градиента H^+ на внутренних мембранах хлоропластов – важный этап в трансформации энергии квантов света в энергию макроэргических связей АТФ.

Образование гранальной структуры внутри хлоропластов значительно повышает общую эффективность фотосинтеза и создает дополнительные возможности для регуляции световых реакций. Сегрегация (разделение) в отдельных отсеках мембраны (в стромальных или гранальных тилакоидах) компонентов мембран с различными функциями позволяет добиться определенной независимости их функционирования. Гранальная структура хлоропластов высших рас-

тений – итог длительного эволюционного процесса. Она впервые появилась у зеленых водорослей, что было сопряжено с появлением у них хлорофилла b.

Биогенез хлоропластов. Хлоропласты могут размножаться делением. Иногда можно наблюдать, как зеленый хлоропласт принимает форму гантели, а затем делится. Однако чаще они образуются из пропластид – рисунок 6. Пропластиды образуются из инициальных частиц (зачатков), содержащихся в меристематических клетках. Их образование связано с разрастанием внутренней мембраны оболочки и образованием из нее нескольких складок, направленных внутрь параллельно поверхности.

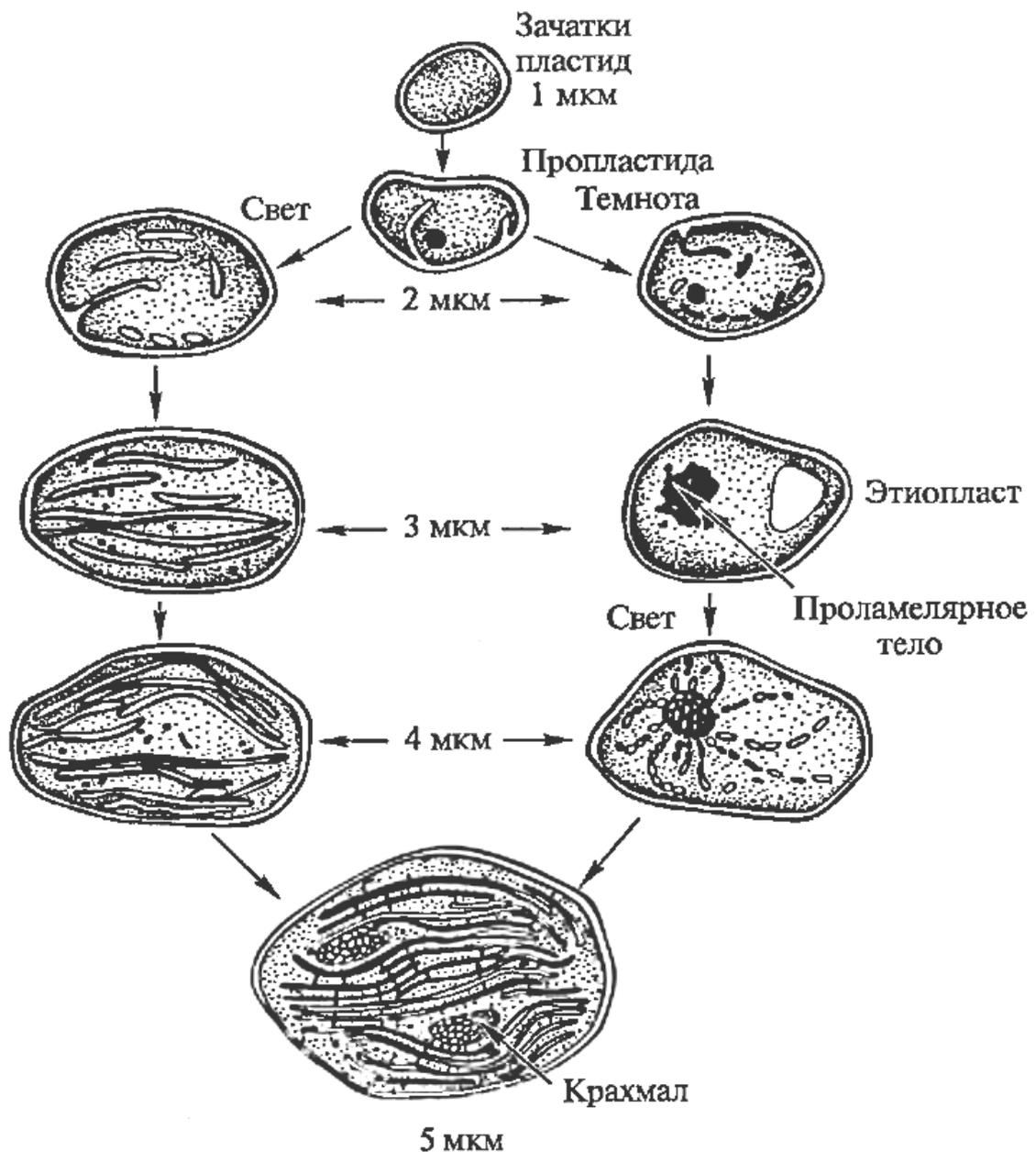


Рисунок 6 – Схема биогенеза хлоропластов, по [1 – 6, 11, 12]

Формирование хлоропласта может осуществляться двумя путями: непосредственно из пропластид и опосредованно, через образование этиопластов.

Первый путь биогенеза хлоропластов – непосредственное преобразование пропластид в хлоропласты – реализуется при росте растений в условиях нормального соотношения дня и ночи. Пропластиды меристематических клеток листа превращаются в хлоропласты параллельно с ростом и дифференцировкой клеток листа. Биогенез хлоропластов сопровождается формированием тилакоидных мембран хлоропластов при участии внутренней мембраны оболочки пропластиды.

Второй путь – образование хлоропластов из этиопластов. Этиопласты – органеллы клеток растения, растущего в отсутствие света (этиолированного растения). Они образуются из пропластид и имеют некоторые особенности внутреннего строения: содержат проламелярное тело, сформированное в результате скопления ограниченных мембраной пузырьков и разветвленных трубчатых структур. Мембраны проламелярного тела содержат небольшие количества каротиноидов и предшественника хлорофилла – протохлорофиллида. Формирование тилакоидных мембран хлоропластов в этиопластах происходит при участии мембран проламелярного тела в ответ на освещение.

Таким образом, формирование хлоропласта непосредственно из пропластиды или опосредованно, из пропластиды через этиопласт происходит только на свету.

Выделяют *три этапа фотоморфогенеза* хлоропластов из этиопластов.

На *первом* этапе из трубчатых элементов проламелярных тел образуются крупные пузырьки, располагающиеся по радиусу. Этот процесс сопровождается образованием хлорофилла из имеющегося в этиопластах протохлорофиллида.

На *втором* этапе происходит накопление белков, липидов, пигментов и самосборка мембран тилакоидов. Свет активирует синтез белков внутренних мембран хлоропластов и фотосинтетических пигментов. Самосборка мембран идет на основе белковых компонентов, синтезируемых как в хлоропластах, так и в цитозоле, при скоординированной работе их белоксинтезирующих систем и транспорте белковых компонентов из цитоплазмы в хлоропласт. В основе самосборки

мембран лежат физико-химические процессы (гидрофобные и электростатические взаимодействия), а также «молекулярное узнавание», обусловленное конформационными взаимодействиями.

На *третьем* этапе происходит дифференциация гран. Эта стадия совпадает с интенсивным синтезом хлорофилла. Для формирования гран необходим высокий уровень содержания хлорофиллов в хлоропластах, при этом особенно важна концентрация хлорофилла b.

4 Пигменты фотосинтеза

Пигменты – это вещества, избирательно поглощающие свет в видимой части спектра. При освещении белым светом их цвет определяется только лучами, которые они отражают или пропускают. Способность пигментов поглощать свет связана с наличием в их молекулах правильно чередующихся двойных и одинарных связей. Это так называемые сопряженные, или конъюгированные, связи. Между двумя атомами с двойными связями находится четыре электрона. Когда система состоит из сопряженных связей, то половина этих электронов способна свободно перемещаться вдоль системы. Поглотив квант света, такой электрон может оторваться от молекулы пигмента, т.е. становится донором электронов для восстановления веществ.

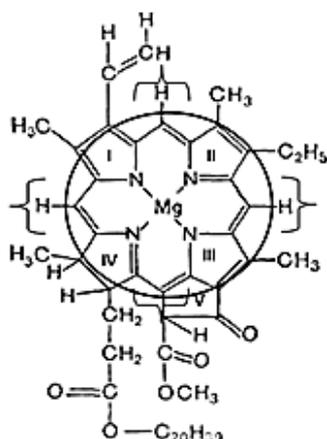
Пигменты, участвующие в фотосинтезе высших растений, делятся на 2 группы: хлорофиллы – зеленые пигменты – и каротиноиды – желтые.

Хлорофиллы. Различают хлорофилл a ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$) и хлорофилл b ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$). Хлорофилл a – сине-зеленый, а хлорофилл b – желто-зеленый. Хлорофиллы не растворяются в воде, но хорошо растворимы в органических растворителях и легко изменяются под действием кислот, солей и щелочей. В листе содержится примерно в три раза больше хлорофилла a по сравнению с хлорофиллом b.

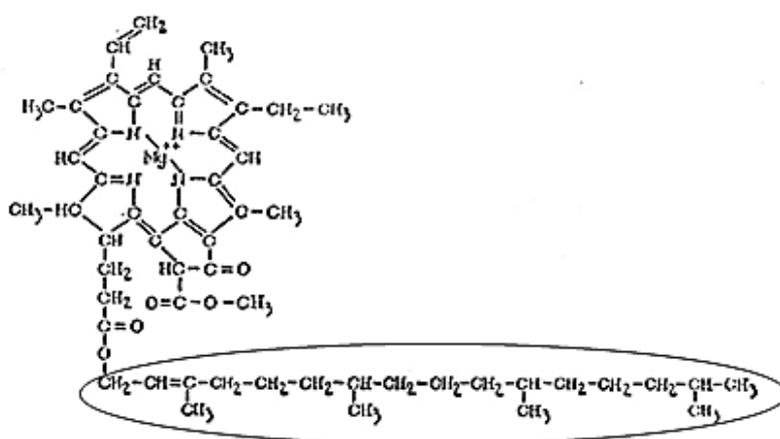
По химической природе хлорофилл представляет собой сложный эфир дикарбоновой кислоты – хлорофиллина – и двух спиртов: метанола (CH_3OH) и фитола ($C_{20}H_{39}OH$):

В основе молекулы хлорофилла лежит порфирин, состоящий из четырех пиррольных колец, соединенных метиновыми мостиками ($-C\equiv N$). Хлорофилл относится к тетрапирролам. Именно 4 пиррольных кольца и метиновые мостики создают сопряженные связи. В центре

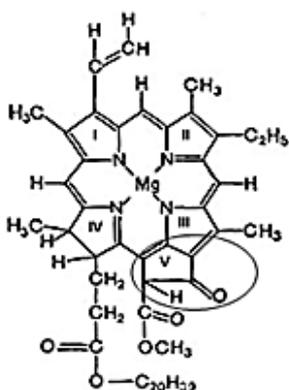
молекулы хлорофилла расположен атом магния, который соединен с четырьмя атомами азота пиррольных колец. Следовательно, хлорофилл относится к магний-порфиринам. На рисунке 7 приведены основные особенности строения молекулы хлорофилла.



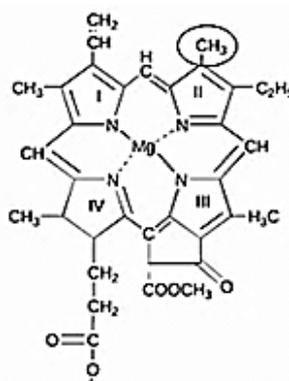
Четыре *пиррольных* кольца (I – IV) соединены между собой мостиками, образуя *порфириновое ядро*



Гидрофобная часть молекулы хлорофилла представлена остатком *фитола*



В состав молекулы хлорофилла входит еще *карбоциклическое кольцо* (V) с высокоактивной *кетогруппой*



Хлорофилл **b** отличается от хлорофилла **a** тем, что у него ко *второму пиррольному кольцу* присоединена не *метальная*, а *альдегидная группа*, поэтому хлорофилл **b** содержит кислорода на один атом больше, а водорода – на два атома меньше

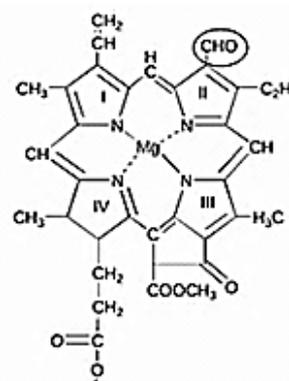


Рисунок 7– Особенности строения молекулы хлорофилла

Хлорофилл **b** отличается от хлорофилла **a** тем, что у него ко второму пиррольному кольцу присоединена не метальная, а альдегидная группа, поэтому хлорофилл **b** содержит кислорода на один атом больше, а водорода – на два атома меньше.

Благодаря наличию сопряженных двойных связей с подвижными π -электронами и атомов азота с неподеленными электронами молеку-

ла хлорофилла в интактной (неповрежденной) клетке способна к обратимым окислительно-восстановительным реакциям под действием света. Азот пиррольных колец может окисляться (отдавать электрон) или восстанавливаться (присоединять электрон).

Молекулу хлорофилла делят на две части: порфириновое ядро и фитольный хвост. Фитольный хвост в 2 раза длиннее. Благодаря атомам кислорода, азота и магния порфириновое ядро гидрофильно. Фитольный хвост – это углеводородная часть, следовательно, он гидрофобен.

Таким образом, молекула хлорофилла полярна. Эта полярность молекулы обуславливает ее расположение в мембранах хлоропласта: фитольный хвост располагается в гидрофобной части мембраны тилакоида, а порфириновое ядро – в гидрофильной. Имея разные свойства, обе части молекулы хлорофилла выполняют разные функции: порфириновое ядро поглощает свет, а фитольный хвост играет роль якоря, удерживающего молекулу хлорофилла в определенной части мембраны тилакоида.

Полученный из листа хлорофилл легко реагирует с кислотами и щелочами. При взаимодействии со щелочью образуются два спирта – метанол и фитол – и щелочная соль хлорофиллина:

Щелочь «отрезает» от молекулы хлорофилла фитольный хвост, в результате образующаяся соль теряет способность растворяться в бензине, но сохраняет зеленый цвет. Следовательно, растворимость хлорофилла в бензине, его гидрофобность обусловлены остатком фитола, а поглощение света связано с порфириновым ядром. В живом листе фитол может отщепляться от хлорофилла под действием фермента хлорофиллазы.

При действии слабой кислоты хлорофилл теряет зеленый цвет, образуется красно-бурое вещество феофитин, у которого атом магния замещен на два атома водорода.

Следовательно, атом магния тоже влияет на поглощение света хлорофиллом. В настоящее время роль магния в поглощении света связывают с тем, что с его помощью четыре пиррольных кольца располагаются в одной плоскости. Если молекула по какой-то причине приобретает другую форму, то взаимодействие π -электронных облаков нарушается, цепь сопряжения разобщается, цвет пигмента изменяется или исчезает. С помощью магния молекулы хлорофилла соединяются с другими молекулами этого пигмента. Кроме того, маг-

ний нужен для сохранения молекулой хлорофилла своего возбужденного состояния.

В естественных условиях образование феофитина происходит при старении листьев, осенью, под влиянием неблагоприятных факторов. В результате листья желтеют. В природе появление феофитина вызвано увеличением проницаемости мембран и проникновением в хлоропласт кислого клеточного сока. Поскольку избирательная проницаемость мембран увеличивается под действием любого фактора, то и листья желтеют под действием низких и высоких температур, дефицита воды и ее избытка. Этот факт лишний раз доказывает важность этого свойства мембран.

Кроме пиррольных колец, в состав молекулы хлорофилла входит еще карбоциклическое кольцо с высокоактивной кетогруппой. Предполагают, что эта группа участвует в окислении воды.

Хлорофиллы поглощают максимально красные и сине-фиолетовые лучи, хуже поглощают оранжевые, желтые и голубые, почти не поглощают зеленые и отражают дальние красные лучи. Небольшие различия в строении молекул хлорофилла а и в обуславливают некоторые различия в поглощении ими света. У хлорофилла в полоса поглощения в красной части спектра сдвинута в сторону коротковолновых лучей, а в сине-фиолетовой части – в сторону длинноволновых лучей.

Синтез хлорофилла – многоступенчатый процесс, который делят на две фазы: темновую и световую. В темноте синтезируется протохлорофиллид, отличающийся от хлорофилла отсутствием остатка фитола и двух атомов водорода. Протохлорофиллид синтезируется из аминолевулиновой кислоты (АЛК). В хлоропластах высших растений она образуется из гликокола и сукцинил-КоА или из глутамата. Затем на свету протохлорофиллид присоединяет два атома водорода и образуется хлорофиллид. К последнему присоединяется фитол, и он превращается в хлорофилл. Эта реакция также идет в темноте.

Поскольку синтез хлорофилла состоит из нескольких реакций, в нем участвуют различные ферменты, составляющие полиферментный комплекс. Одним из наиболее важных является фермент, катализирующий образование аминолевулиновой кислоты, АЛК-синтетаза. Образование ферментов ускоряется под действием света. Скорость образования АЛК лимитирует скорость всего процесса синтеза хлорофилла. Хлорофилл в образуется из хлорофилла а.

Каротиноиды – полиеновые углеводороды красного, желтого и оранжевого цветов, производные изопрена, содержащие 40 атомов углерода. Каротиноиды представляют собой цепи, обладающие, как и хлорофиллы, сопряженными двойными связями. На обоих концах цепи находятся иононовые кольца – рисунок 8. Каротиноиды присутствуют в хлоропластах всех растений. Они входят также в состав хромопластов. Свое название эти вещества получили от латинского названия моркови *Daucus carota*, в корнеплоде которой они содержатся в большом количестве.

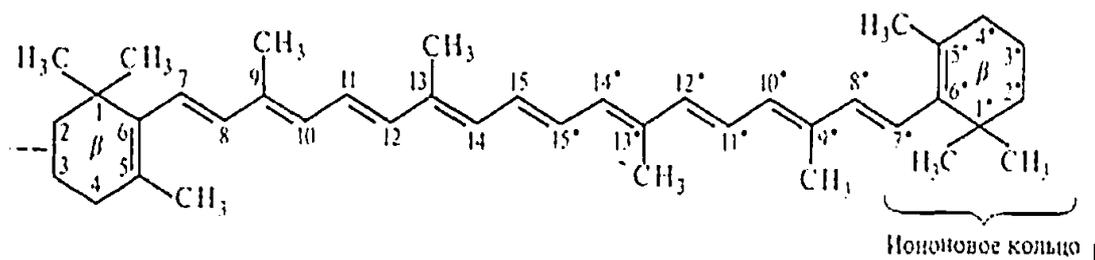


Рисунок 8 – Строение молекулы β-каротина [8]

В зеленых листьях каротиноиды обычно незаметны из-за присутствия хлорофилла, но осенью, когда хлорофилл исчезает, окрашивают листья в желтый и оранжевый цвета.

Относительная распространенность хлорофилла и каротиноидов в высших растениях составляет 4,5 : 1 (квантосомы содержат 230 молекул хлорофилла и 50 молекул каротиноидов). Интересно отметить, что животные обычно не синтезируют каротиноидов. Поэтому желтая и розовая расцветка птиц (например, канареек, фламинго), как и многочисленных беспозвоночных, обусловлена каротиноидами, которые они получают, поедая растения.

Каротиноиды делятся на 2 группы: каротины ($C_{40}H_{56}$) и ксантофиллы ($C_{40}H_{56}O_2$ и $C_{40}H_{56}O_4$). Каротины представляют собой углеводороды (тетратерпены), а ксантофиллы – содержат дополнительные гидрокси- и эпокси группы – рисунок 9.

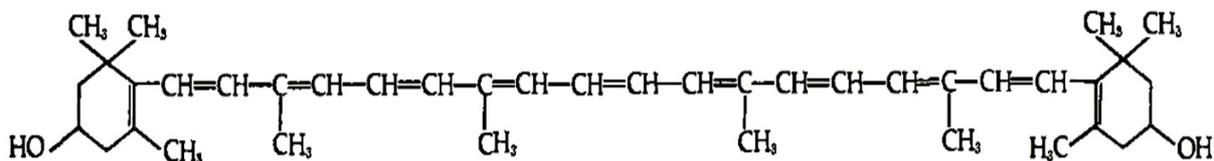


Рисунок 9 – Строение молекулы зеаксантина [8]

У высших растений известны два каротина (α -каротин и β -каротин) и 4 ксантофилла (лютеин, виолаксантин, зеаксантин и антероксантин). β -Каротин имеет два β -иононовых кольца (двойная связь между C_5 и C_6 атомами). α -Каротин отличается от β -каротина тем, что у него одно кольцо β -иононовое, а второе – ϵ -иононовое (двойная связь между C_4 и C_5 атомами). Лютеин – производное α -каротина, а зеаксантин – β -каротина – рисунок 10. Эти ксантофиллы имеют по одной гидроксильной группе в каждом иононовом кольце. Виолаксантин имеет еще дополнительно 2 атома кислорода по двойным связям C_5 и C_6 . Каротиноиды нерастворимы в воде, но хорошо растворяются в бензоле, бензине, ацетоне, сероуглероде.

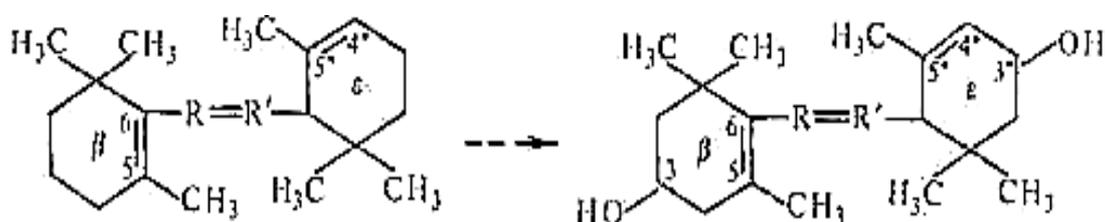


Рисунок 10 – Строение молекул α -каротина и лютеина [8]

Желтые пигменты поглощают лучше те лучи, которые плохо поглощают зеленые пигменты. Максимально они поглощают синевioletовые, хуже – голубые, немного поглощают зеленые лучи, не поглощают красные, желтые и оранжевые. Почему разные пигменты поглощают разный свет? Это зависит от числа и расположения двойных связей, присутствия в них ароматических колец и атома металла в молекуле пигмента.

Каротиноиды не только передают поглощенную световую энергию хлорофиллу, но и выполняют защитную функцию. Поглотившая квант света молекула хлорофилла способна прореагировать с кислородом атмосферы, в результате чего молекула хлорофилла переходит в основное состояние и образуется активный кислород, который может вызвать повреждение хлорофиллов и мембран. Каротиноиды защищают клетку от образования активного кислорода: забирают энергию от хлорофилла и выделяют ее в виде тепла. У растений-мутантов, не имеющих каротиноидов, в аэробных условиях хлорофилл быстро разрушается, и они погибают.

Тестовые задания

1. Как называются бесцветные пластиды?

1) лейкопласты; 2) хлоропласты; 3) хромопласты; 4) митохондрии.

2. В каких пластидах осуществляется процесс фотосинтеза?

1) хлоропласты; 2) лейкопласты; 3) хромопласты; 4) митохондрии.

3. В каких органоидах клетки протекает фотосинтез?

1) митохондрии; 2) пероксисомы; 3) хлоропласты; 4) рибосомы.

4. Укажите фотосинтетические пигменты высших растений.

1) антоцианы, хлорофиллы, каротиноиды;

2) каротины, ксантофиллы, хлорофиллы;

3) хлорофиллы, антоцианы, флавоноиды;

4) ксантофиллы, фикобилины, каротиноиды.

5. Какие из пигментов являются вспомогательными при фотосинтезе?

1) антоцианы; 2) каротиноиды; 3) хлорофилл *a*; 4) хлорофилл *b*.

6. В каких структурных компонентах хлоропласта локализованы пигменты растений?

1) в матриксе; 2) в тилакоидах; 3) в строме; 4) в матриксе и в тилакоидах.

7. Какая часть молекулы хлорофилла обуславливает ее гидрофильные свойства?

1) порфириновое кольцо; 2) циклопентановое кольцо; 3) остаток спирта фитола; 4) метанол.

8. При фотосинтезе поглощаются следующие лучи солнечного света:

1) красные, синие, зеленые;

2) красные, желтые, фиолетовые;

3) красные, синие, фиолетовые;

4) синие, фиолетовые и частично зеленые.

9. Какую область спектра солнечного света принято считать за фотосинтетически активную радиацию (ФАР)?

1) 380-720нм; 2) 290-380нм; 3) 450-860нм; 4) 720-4000нм.

10. У высших растений и водорослей обнаружены хлорофиллы

а) α , β ;

б) α , β , γ , δ , ϵ ;

в) a, b, c, d, e;

г) a, b.

11. Укажите формулу хлорофиллина:

а) $C_{40}H_{56}O_4$; б) $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$;

в) $C_{20}H_{39}OH$; г) $C_{34}H_{32}O_4N_4Mg$.

12. Укажите элемент структуры листа, который принимает прямое участие в процессе фотосинтеза

а) мезофилл; б) проводящие пучки;

в) устьица; г) верхний эпидермис.

13. Укажите *верное* утверждение. У растений открытых мест обитания

а) столбчатый мезофилл состоит из нескольких слоев клеток и имеет значительный общий объем;

б) столбчатый мезофилл состоит из одного слоя клеток и имеет незначительный общий объем;

в) листья крупнее и тоньше, чем теневые листья;

г) проводящая система менее протяженная, чем у теневых листьев.

14. Как называются пластиды, формирующиеся при выращивании растения в темноте?

а) лейкопласты; б) хромопласты;

в) этиопласты; г) протопластиды.

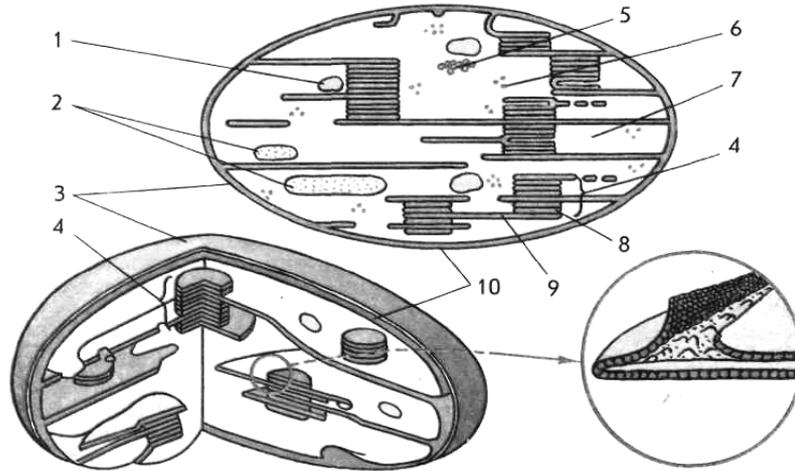
15. Благодаря какому приспособлению обеспечивается лучший доступ углекислого газа, выделяющегося из почвы?

а) дорсивентральная симметрия листа;

б) наличие межклетников в губчатой хлоренхиме листа;

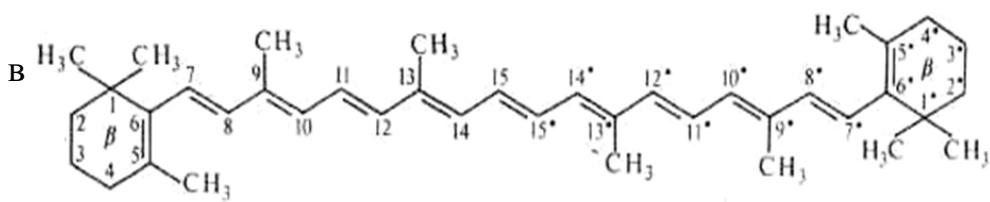
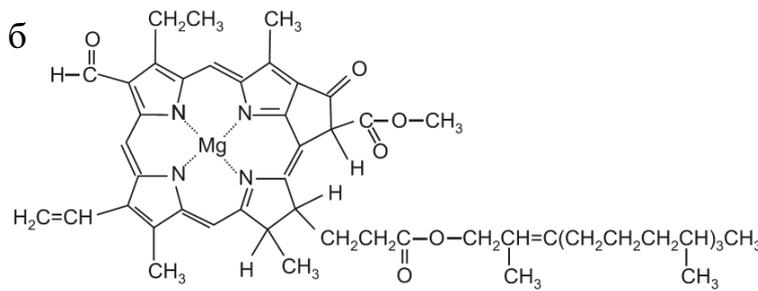
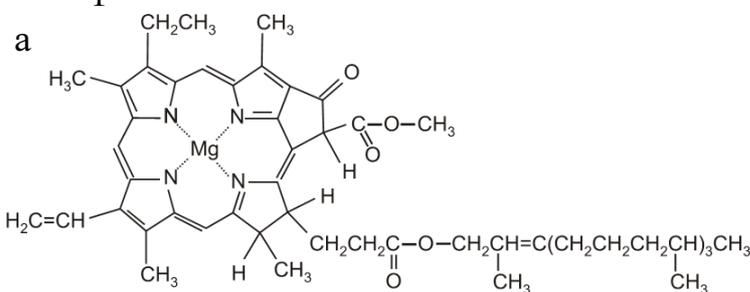
- в) расположение устьиц преимущественно в нижнем эпидермисе листьев;
- г) листовая мозаичность.

16. Номеру 4 соответствует структурный элемент хлоропласта



- а) наружная мембрана; б) строма; в) тилакоид стромы; г) грана.

17 Укажите правильную последовательность записи формул пигментов фотосинтеза



- а) хлорофилл b, хлорофилл a, β -каротин;
- б) хлорофилл a, хлорофилл b, β -каротин;
- г) β -каротин, хлорофилл a, хлорофилл b.

17 Какие клетки листа имеют следующие признаки: содержат, *относительно округлой формы с большими межклетниками, которые занимают больший объем, чем сами клетки:*

- а) клетки обкладки проводящих пучков;
- б) клетки столбчатого (палисадного) мезофилла;
- в) клетки эпидермиса;
- г) клетки губчатого мезофилла.

Литература

- 1 Физиология растений: Учебник для вузов по направлению «Лесное дело» / А.В. Веретенников. – М., 2006. – 479 с.
- 2 Физиология растений: Учеб.пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.
- 3 Физиология растений: Учебник / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2006. – 742 с.
- 4 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.
- 5 Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: Учебник / Под ред. Н.Н. Третьякова. – М., 2005. – 655 с.
- 6 Физиология древесных растений/ П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский; пер. с англ. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 464 с.
- 7 Физиология растений Учеб.пособие / Н.И. Якушкина. – М., 2005. – 464 с.
- 8 Физиология древесных растений / Х. Лир, Г. Польштер, Г.И. Фидлер; пер. с нем. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 424 с.
- 9 Кретович, В.В. Биохимия растений. – М.: Высш. школа, 1980. – 445 с. 12 Гэлстон, А. Жизнь зеленого растения/ А. Гэлстон, П. Девис, Р. Сэттер; пер. с англ. – М.: Мир, 1983. – 552 с.
- 10 Крючков, В.А. Практикум по физиологии древесных растений: учебное пособие/ В.А. Крючков, И.К. Булатова. – Екатеринбург: Изд-во Урал.ун-та, 2006. – 248 с.
- 11 Лотова, Л. И. Морфология и анатомия высших растений / Л. И. Лотова. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.
- 12 Ботаника: Морфология и анатомия растений / Васильев А.Е. [и др.]. – М.: Просвещение», 1988. – 480 с.

Для заметок

Для заметок

Учебное издание

Храмченкова Ольга Михайловна

ЛИСТ КАК ОРГАН ФОТОСИНТЕЗА

Практическое руководство по теме УСР
для студентов специальности 1 – 75 01 01 01
«Лесное хозяйство»

Технический редактор *О.Н. Ермоленко*

Подписано в печать 12.09.2016.

Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать на ризографе.

Усл. печ. л. 2,0. Усл. краск.-отт. 2,0. Уч.-изд. л. 1,86.

Тираж 100 экз. Заказ № 0054.

Отпечатано ООО «Издательство «Десна Полиграф»

Свидетельство о внесении субъекта издательского дела в Государственный реестр
издателей, изготовителей и распространителей издательской продукции.

Серия ДК № 4079 от 1 июня 2011 года

14027 г. Чернигов, ул. Станиславского, 40

Тел.: (0462)972-664