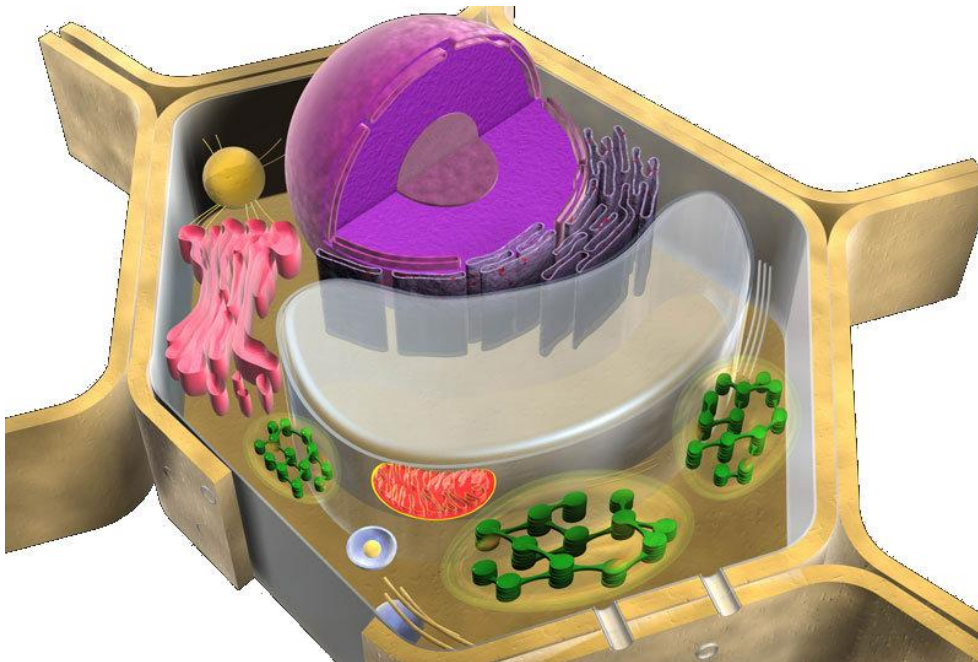


Физиология растений

Демидчик
Вадим
Викторович



План лекции



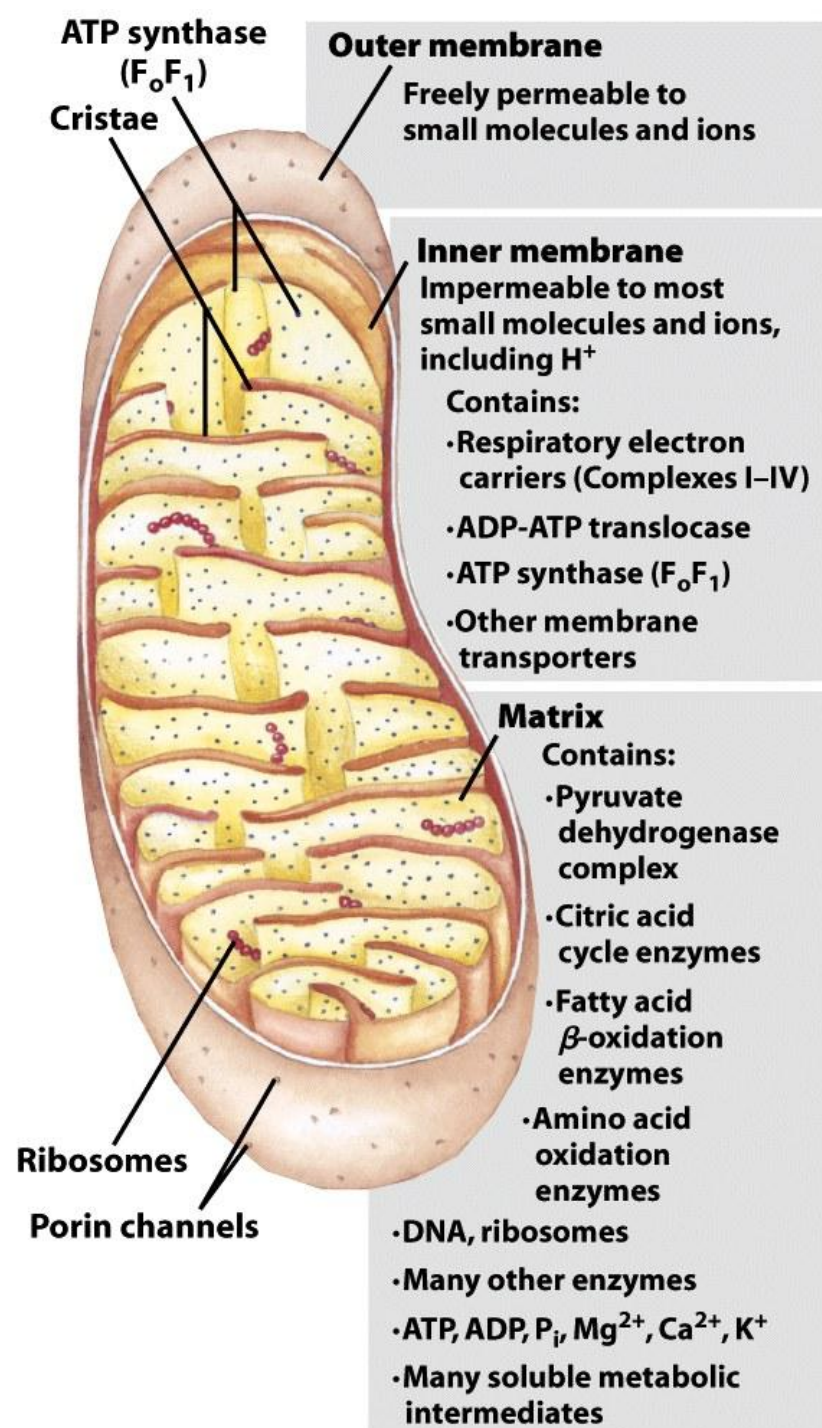
- 1 – синтез АТФ и механизм работы АТФ-синтазы**
- 2 – введение в водообмен растений**
- 3 – свойства воды**
- 4 – общие принципы передвижения воды в растении

Сопряженный с транспортом протонов синтез АТФ идёт во внутренней мембране митохондрий.

Кристы обеспечивают увеличение площади поверхности внутренней мембраны.

Одна митохондрия обычно может содержать от 5 до 30 тысяч полных «наборов» ЭТЦ, включающих в себя 4 комплекса и АТФ-синтазу.

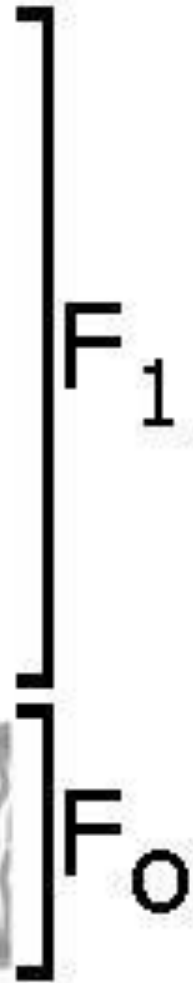
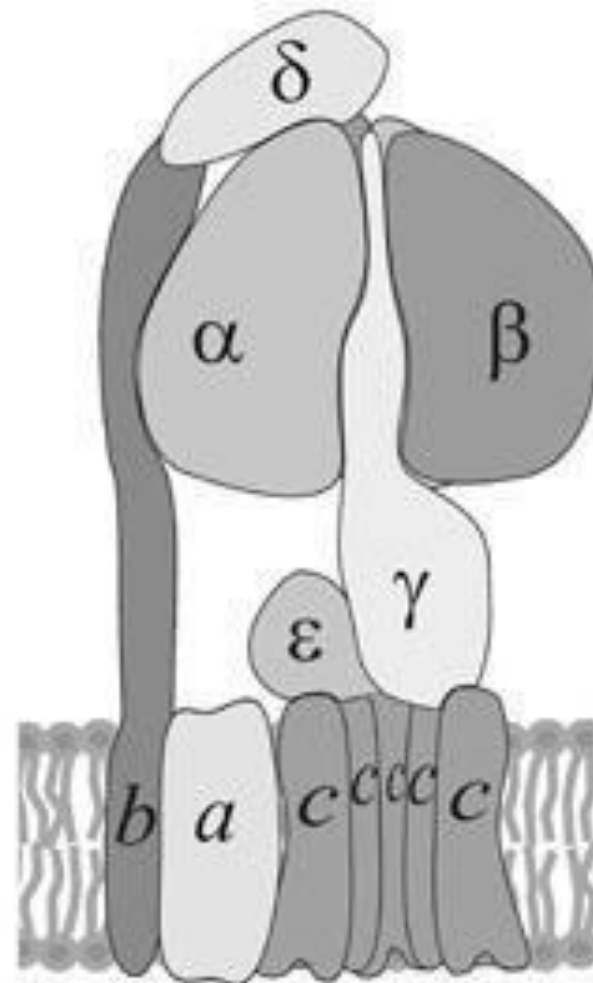
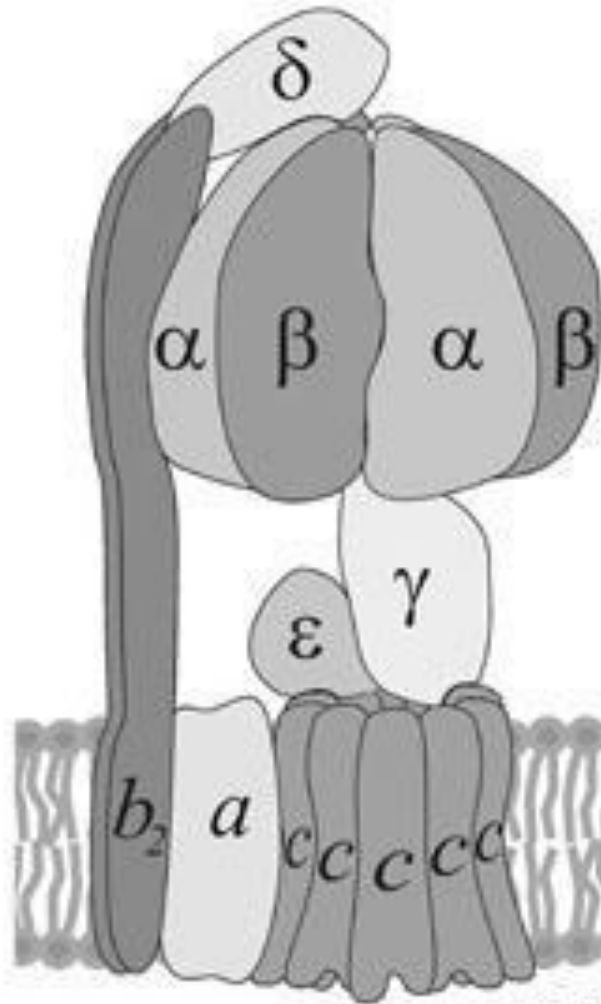
Пул ферментов митохондрий отделен от ферментов цитоплазмы.



Комплекс митохондриальной АТФ-синтазы:

Side view

Cut view



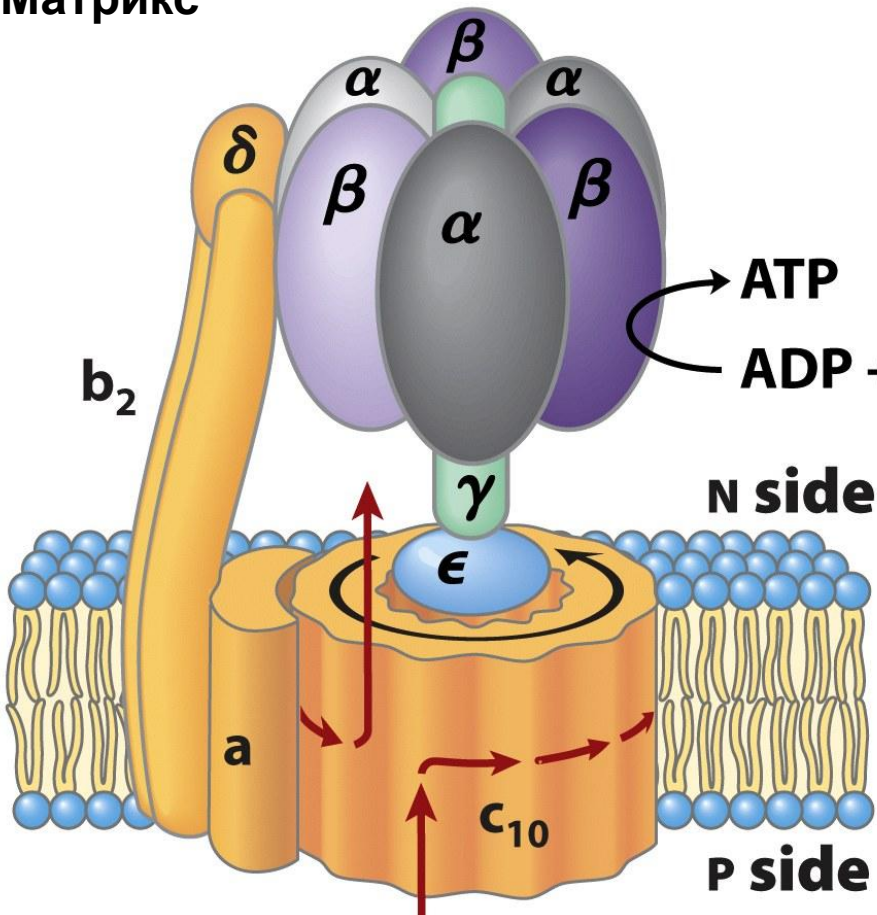
Субъединицы комплекса митохондриальной АТФ-синтазы:

F₁		F₀	
Alpha	3	<i>a</i>	1
Beta	3	<i>b</i>	2
Gamma	1	<i>c</i>	10
Delta	1		
Epsilon	1		

Комплекс митохондриальной АТФ-синтазы:

синтазы:

Матрикс



Внутримембранное пространство

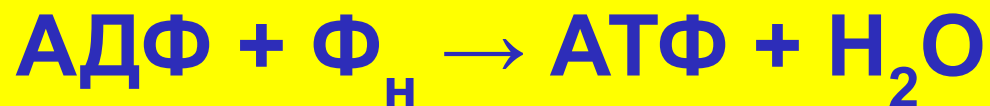
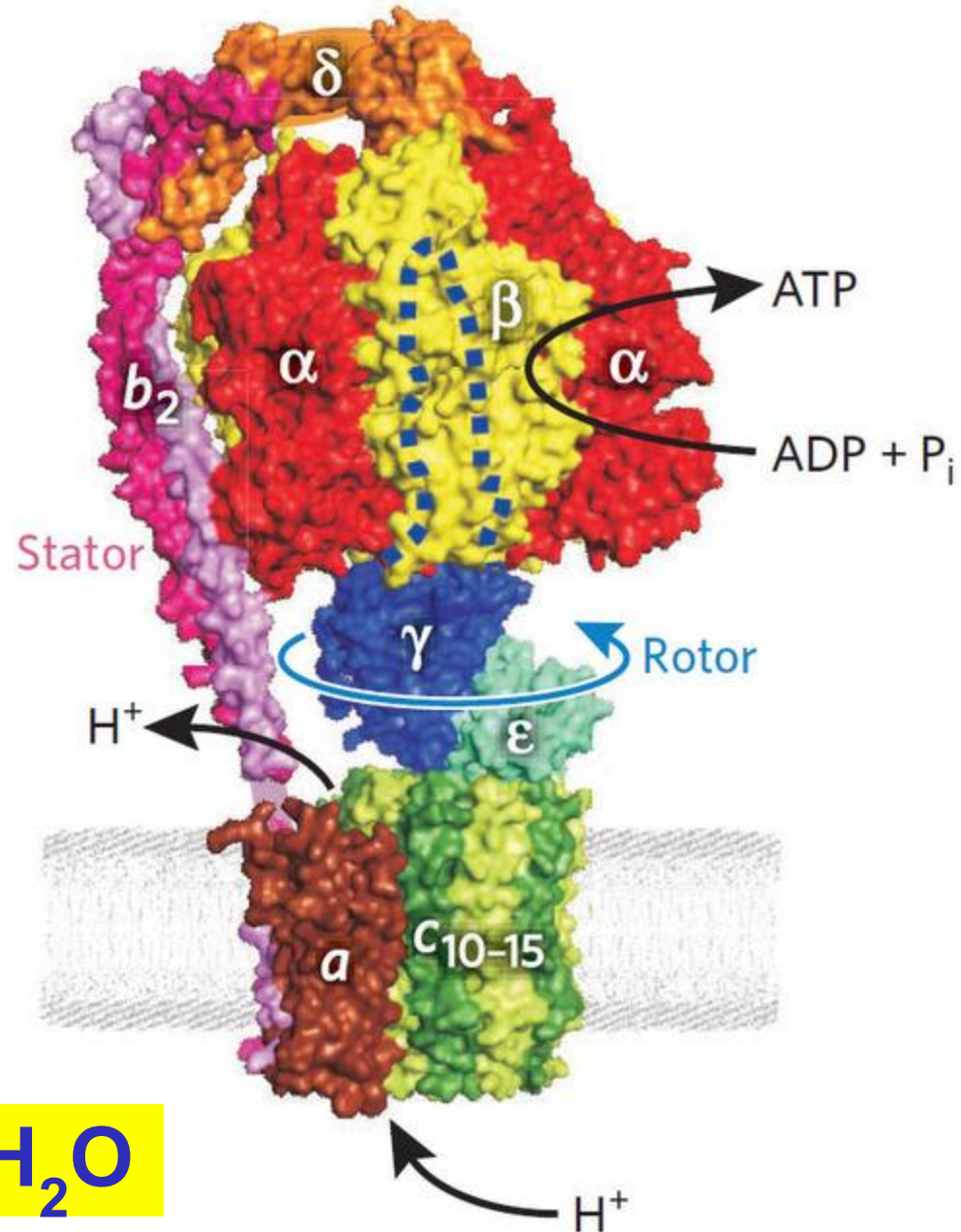
Две β -субъединицы (b_2) комплекса F_0 тесно связаны с тремя парами α - и β -субъединиц комплекса F_1 , удерживая его в фиксированном положении относительно мембраны.

В комплексе F_0 (оранжевый цвет на рис.), погруженном в мембрану, центральный комплекс – цилиндр с 10 субъединицами c (c_{10}) прикреплен к стержню комплекса F_1 (он образуется субъединицами γ и ϵ).

Когда протоны двигаются из стороны P (пи-сайд, P side) к стороне N (эн-сайд, N side) через F_0 , цилиндр c_{10} и стержень γ - ϵ поворачиваются, приводя к изменению конформации субъединицы β комплекса F_1 (с этими субъединицами поочередно реагирует γ -субъединица, что приводит к «постоянному» синтезу АТФ).

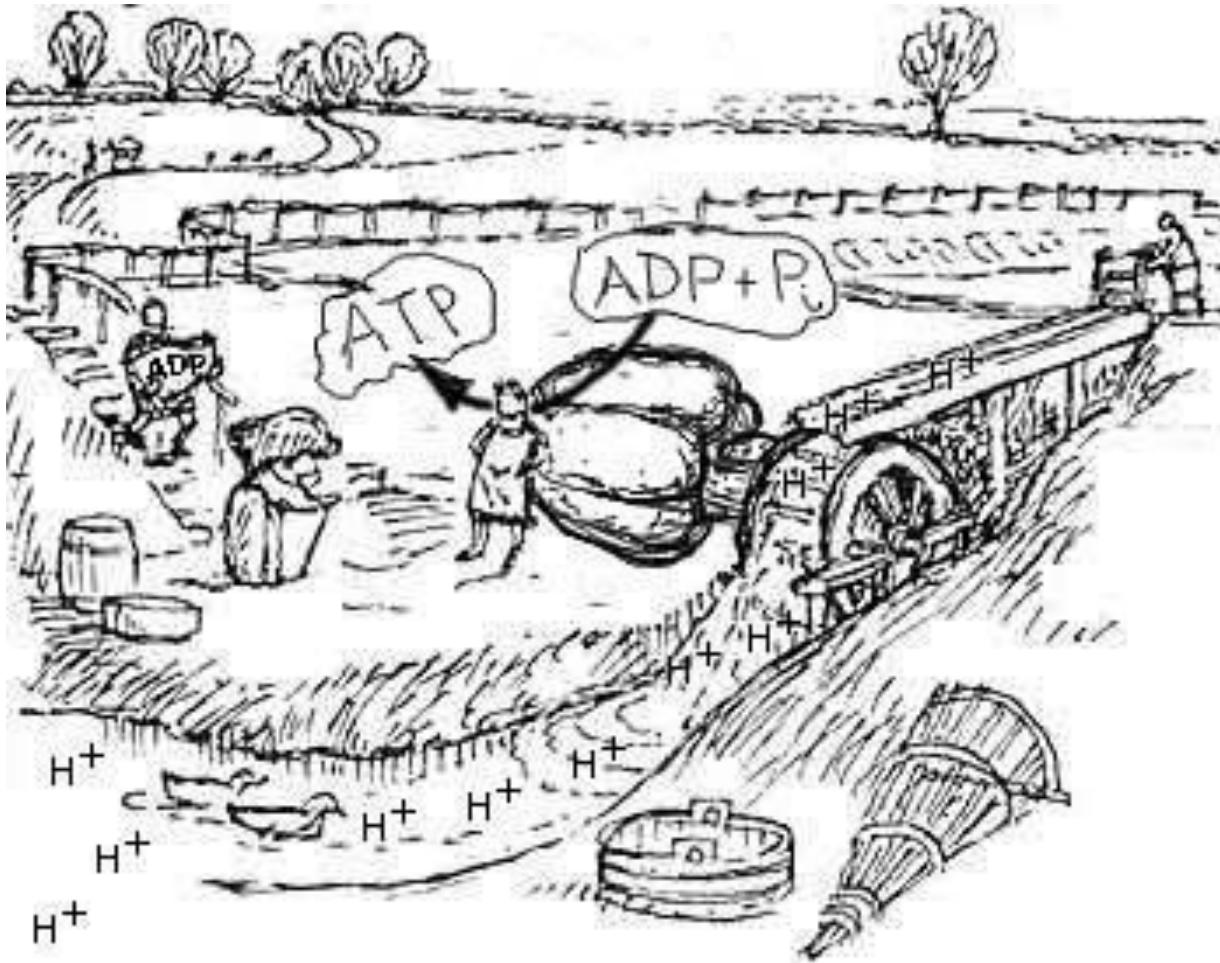
Комплекс митохондриальной АТФ-синтазы:

- Протон-движущая сила вызывает вращение центрального стержня γ (поэтому механизм называют «вращательным»)
- Это вызывает конформационное изменение у всех трех $\alpha\beta$ -пар
- Конформационное изменение одной из трех пар приводит к «конденсации» АДФ и P_i в АТФ.



Комплекс митохондриальной АТФ-синтазы:

- 3 H^+ дает 1 АТФ.
- 10-100 молекул АТФ в секунду на одну АТФ-синтазу



Водный режим растений



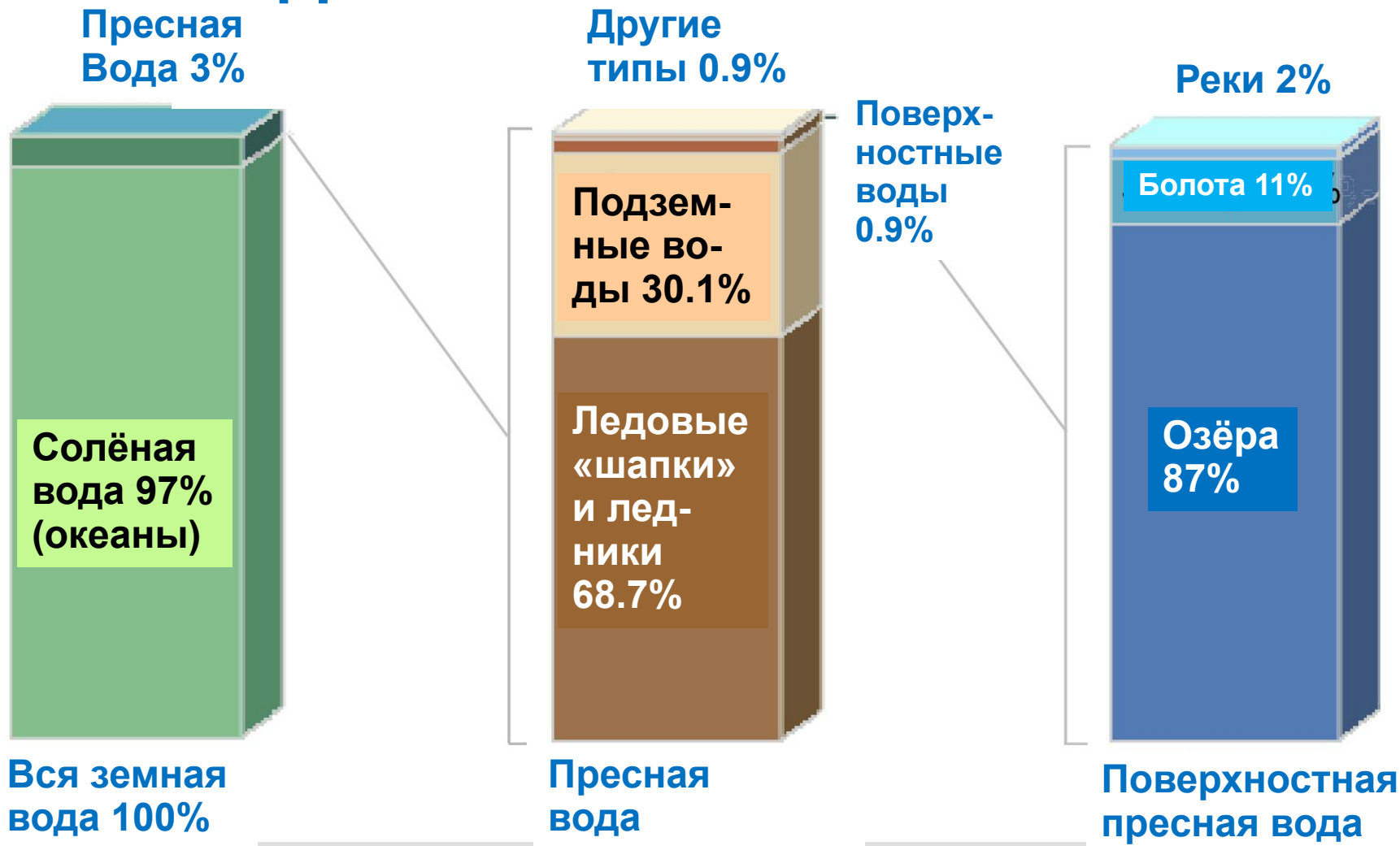
Водный режим растений

- структура, свойства и роль воды в жизнедеятельности растений;

- термодинамические основы водообмена растений:

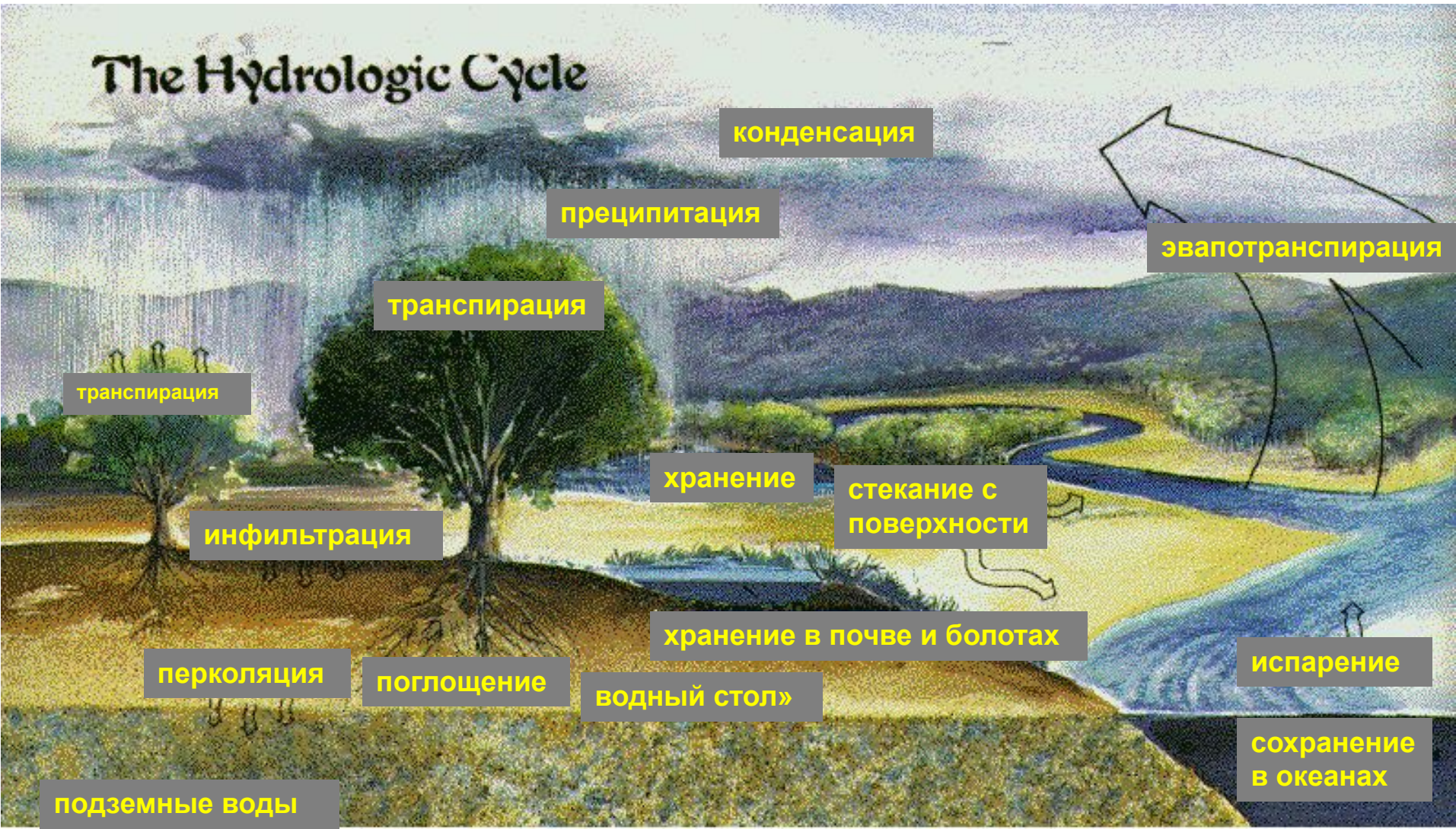
- * активность воды,
- * химический потенциал воды,
- * водный потенциал,
- * матричный потенциал,
- * осмотический потенциал,
- * гидростатический потенциал давления.

Распределение земной ВОДЫ:



Цикл воды (гидрологический цикл)

Растения поглощают воду из почвы и испаряют её в атмосферу.



Вода - полярный растворитель.

Полярные соединения, растворимые в воде –

- **ионные соединения** – главным образом соли, кислоты и основания (в ходе процесса взаимодействия с водой – диссоциации - разлагаются на заряженные частицы – ионы);
- некоторые **неионные соединения**, такие как альдегиды, сахара и простые спирты, в молекуле которых присутствуют заряженные (полярные) группы (у сахаров и спиртов это OH^-);
- **многие сложные органические молекулы** – аминокислоты и многие белки, полисахариды и нуклеиновые кислоты; большинство белков только в водной среде приобретают третичную структуру.

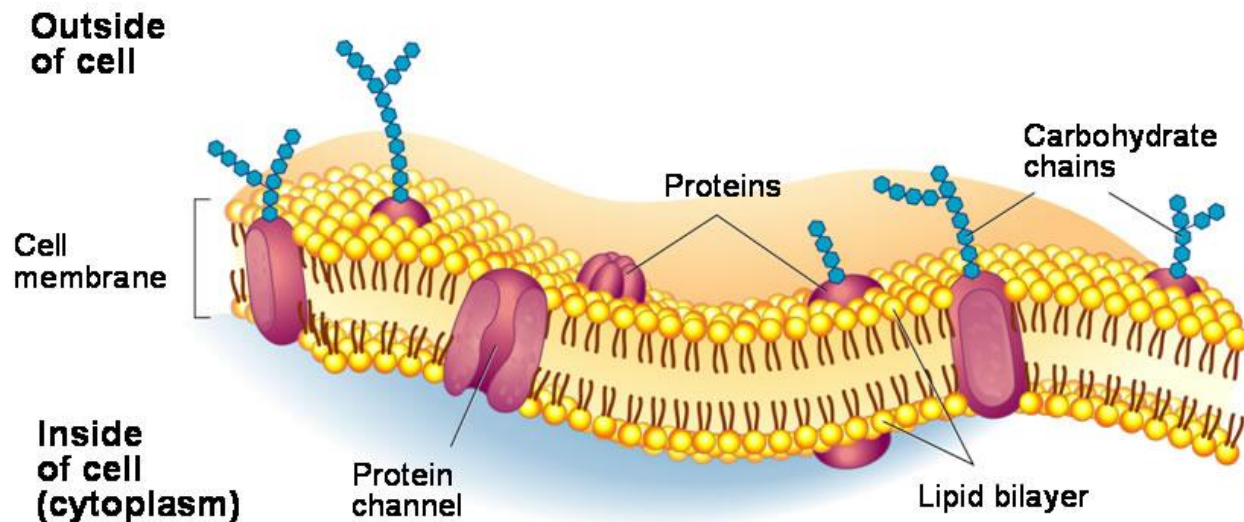
В водном растворе молекулы или ионы получают возможность двигаться более свободно и реагировать друг с другом.

В клетке большая часть химических реакций протекает в водных растворах.

Неполярные молекулы, например липиды, не смешиваются с водой и поэтому могут разделять водные растворы на отдельные компартменты, образуя липидные мембраны.

Неполярные части молекул отталкиваются водой, т. е. неполярные молекулы гидрофобны.

Гидрофобные взаимодействия играют важную роль в обеспечении стабильности мембран, а также многих белковых молекул и других субклеточных структур.



Вода – основной компонент большинства растительных клеток и тканей.
Содержание воды в клетках варьирует в зависимости от типа клеток и физиологических условий.

Например, в корне моркови содержится около 85 % воды, тогда как молодые листья салата состоят из нее на 95 %.

В некоторых сухих семенах и спорах содержание воды составляет всего лишь 10 %; однако чтобы они стали метаболически активными, содержание воды в них должно существенно увеличиться.

Еще некоторые важные функции воды:

- вода является средой, в которой происходит диффузия растворенных соединений по клеткам растения;
- представляет собой вещество, необычайно удобное для регуляции температуры (высокая теплоемкость);
- служит растворителем, необходимым для протекания реакций (большинство неорг. и орг. соед. растворимы лучше всего в воде);
- вода мало сжимаема при давлениях, что подчеркивает ее роль в поддержании структуры растения – в результате многие ткани растения имеют «водный» скелет в виде высоко-тургесцентных клеток.

Минеральные вещества, необходимые для жизнедеятельности растений и производства биомассы, топлива, продуктов питания – все они транспортируются из почвы в растение и потом перераспределяются по растению в виде водных растворов.

Обычно у растений наблюдается непрерывный водный поток из почвы через тело растения к листьям, где вода испаряется в основном через устьица.

Большинство растений Беларуси не приспособлены к водному дефициту, что Вы легко можете наблюдать сами на даче или на собственном окне.

Эффект содержания (в процентах) воды в субстрате на рост растений петунии. Фотография сделана после 30-дневного периода роста. Ирригация (увлажнение) контролировалась водным сенсором и поддерживалась на заданном уровне в течение последних 20 дней.



Вода – важнейший метаболит.

Это источник кислорода, выделяемого в ходе фотосинтеза, и водорода, используемого для восстановления углекислого газа.

При образовании важнейшего макроэргического соединения – АТФ из АДФ и фосфата отщепляется молекула воды. Подобное фосфорилирование есть не что иное, как процесс дегидратации, происходящий в водном растворе в биологических условиях.

Вода участвует в реакциях гидролиза (используется в них), например, гидролизе белков, ДНК или амидов, а выделяется в ходе реакций дегидратации.

Одно из определений «Биологических условий» – это условия, при которых вода находится в растворимом состоянии.

Таким образом, знание свойств воды имеет громадное значение для общего понимания физиологии растений.

Для исследования водного обмена в растении большое значение имело создание так-называемой «меченой» воды.

В воду можно ввести атом трития (^3H), который радиоактивен и имеет период полураспада 12,4 лет.

Измеряя накопленную радиоактивность можно изучить механизмы перемещения воды в клетках и тканях растений.

Можно пометить воду, замещая обычный изотоп воды ^{16}O на тяжелый изотоп ^{18}O . Такой подход использовался для доказательства того, что кислород, выделяемый в ходе фотосинтеза, происходит из воды, а не из CO_2 .



Важное свойство воды – ее полная прозрачность для лучей видимой части спектра (400-800 нм), что позволяет солнечному свету достигать хлоропластов, находящихся в клетках листьев, а также растений, погруженных в толщу воды.

Считается, что свойства воды необычны и связаны главным образом с малыми размерами молекул, с полярностью и со способностью последних соединяться («сцепляться») друг с другом при помощи водородных связей.

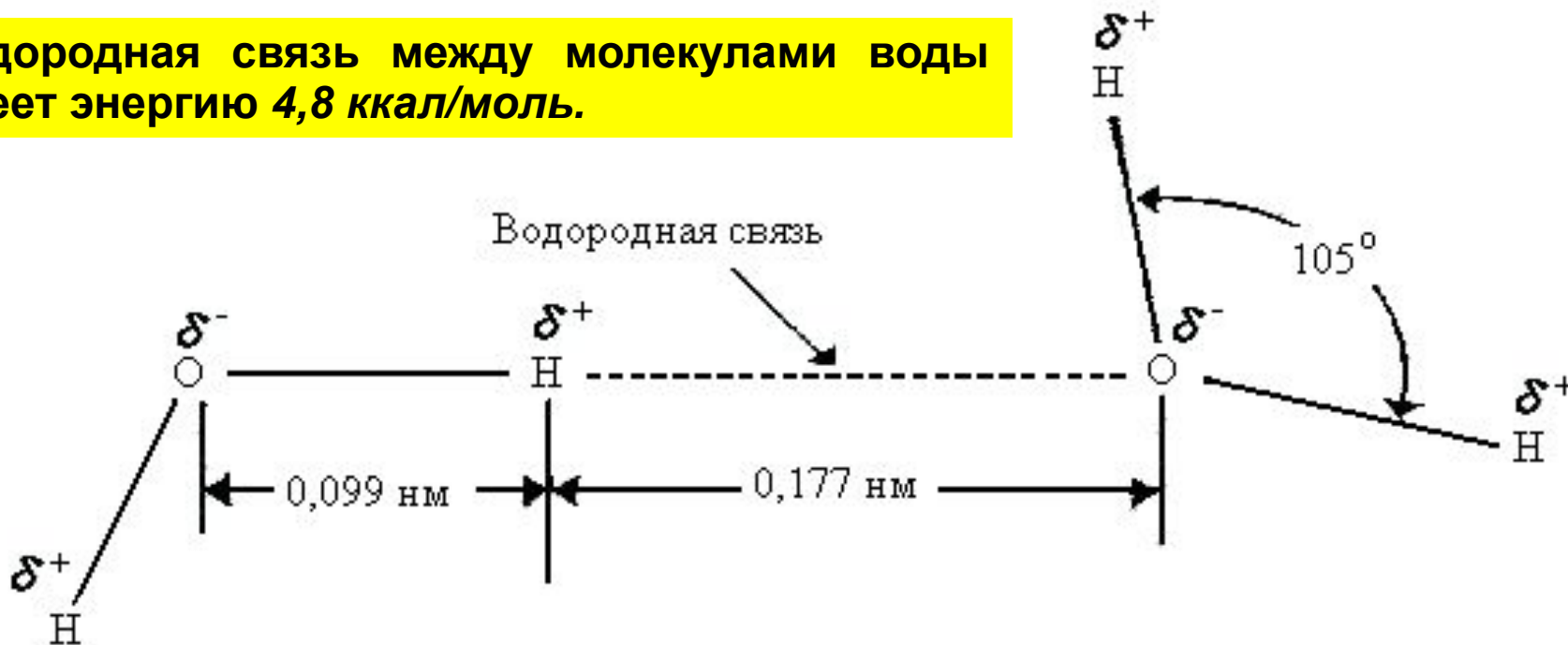
Под полярностью подразумевают неравномерное распределение зарядов в молекуле. У воды один конец молекулы несет небольшой положительный заряд, а другой – отрицательный. Такую молекулу называют диполем.

Сильные (ковалентные) взаимодействия между молекулами воды обусловлены структурой молекул этого соединения. Расстояние между ядром кислорода и ядрами одного из двух атомов водорода равно примерно 0,099 нм, а угол между связями Н-О-Н равен примерно 105°.

Атом кислорода обладает сильной электроотрицательностью и стремится оттянуть электроны от атомов водорода. Благодаря этому на атоме кислорода возникает частично отрицательный заряд (δ^-), в то время как два атома водорода приобретают положительный заряд (δ^+).

Несущие положительный заряд атомы водорода испытывают электростатическое притяжение со стороны отрицательно заряженных атомов кислорода соседних молекул воды.

Водородная связь между молекулами воды имеет энергию 4,8 ккал/моль.



Греческий алфавит:

Greek Letter		Name	Equivalent	Sound When Spoken
Α	α	Alpha	A	al-fah
Β	β	Beta	B	bay-tah
Γ	γ	Gamma	G	gam-ah
Δ	δ	Delta	D	del-tah
Ε	ε	Epsilon	E	ep-si-lon
Ζ	ζ	Zeta	Z	zay-tah
Η	η	Eta	E	ay-tay
Θ	θ	Theta	Th	thay-tah
Ι	ι	Iota	I	eye-o-tah
Κ	κ	Kappa	K	cap-ah
Λ	λ	Lambda	L	lamb-dah
Μ	μ	Mu	M	mew
Ν	ν	Nu	N	new
Ξ	ξ	Xi	X	zzEye
Ο	ο	Omicron	O	om-ah-cron
Π	π	Pi	P	pie
Ρ	ρ	Rho	R	row
Σ	σ	Sigma	S	sig-ma
Τ	τ	Tau	T	tawh
Υ	υ	Upsilon	U	oop-si-lon
Φ	φ	Phi	Ph	figh or fie
Χ	χ	Chi	Ch	kigh
Ψ	ψ	Psi	Ps	sigh
Ω	ω	Omega	O	o-may-gah

В результате формирования большого числа водородных связей возникает большая упорядоченность в водных растворах.

На отдельных участках жидкая вода приобретает почти кристаллическую структуру, что чрезвычайно важно, поскольку может играть определенную роль во взаимодействиях и ориентации молекул в водных растворах.

Вода обладает большой теплоемкостью. Удельной теплоемкостью воды называют количество теплоты, которое необходимо, чтобы поднять температуру 1 кг воды на 1° С.

Большая теплоемкость означает, что существенное увеличение тепловой энергии вызывает лишь сравнительно небольшое повышение ее температуры. Объясняется это во многом тем, что значительная часть энергии расходуется на разрыв водородных связей, ограничивающих подвижность молекул воды.

Плотность воды в интервале температур от +4 до 0 °C понижается, поэтому лед легче воды и в воде не тонет. Вода – единственное вещество, обладающее в жидком состоянии большей плотностью, чем в твердом.

Поскольку лед плавает в воде, он образуется при замерзании сначала на ее поверхности и лишь под конец в придонных слоях. Если бы замерзание шло в обратном порядке, то жизнь в пресноводных водоемах вообще не могла бы существовать.

Еще одной важной физической характеристикой воды является необычайно высокая диэлектрическая проницаемость (Д), что является следствием молекулярной структуры. Высокая диэлектрическая проницаемость воды делает электрические силы между растворенными в ней заряженными веществами относительно слабыми.

Можно обобщить некоторые наиболее важные уникальные свойства воды:

1 – термальные (точки кипения и замерзания очень высоки для соединений О и Н), огромная теплоемкость, изменения формы – «легкая» твердая, тяжелая жидкая, газ.

2 – свойства растворителя (изменение точек плавления и кипения при растворении различных соединений), кислород и углекислота растворимы в воде

3 – особая проводимость для света (весь красный свет поглощается первым метром воды, весь желтый первыми 10 м, остальная высокоэнергетичная часть проходит в глубь, придавая голубой цвет океану)

4 – особенно высокая проводимость для звука

Диэлектрическая проницаемость воды равна 80,2 при 20 °С и 78,4 при 25 °С (безразмерная физическая величина, характеризующая свойства изолирующей – диэлектрической – среды).

Для неполярной жидкости – гексана – $D = 1,87$. Следовательно, электрическое притяжение для таких ионов, как Na^+ и Cl^- , в гексане больше ($80,2/1,7$) в 43 раза, чем в воде.

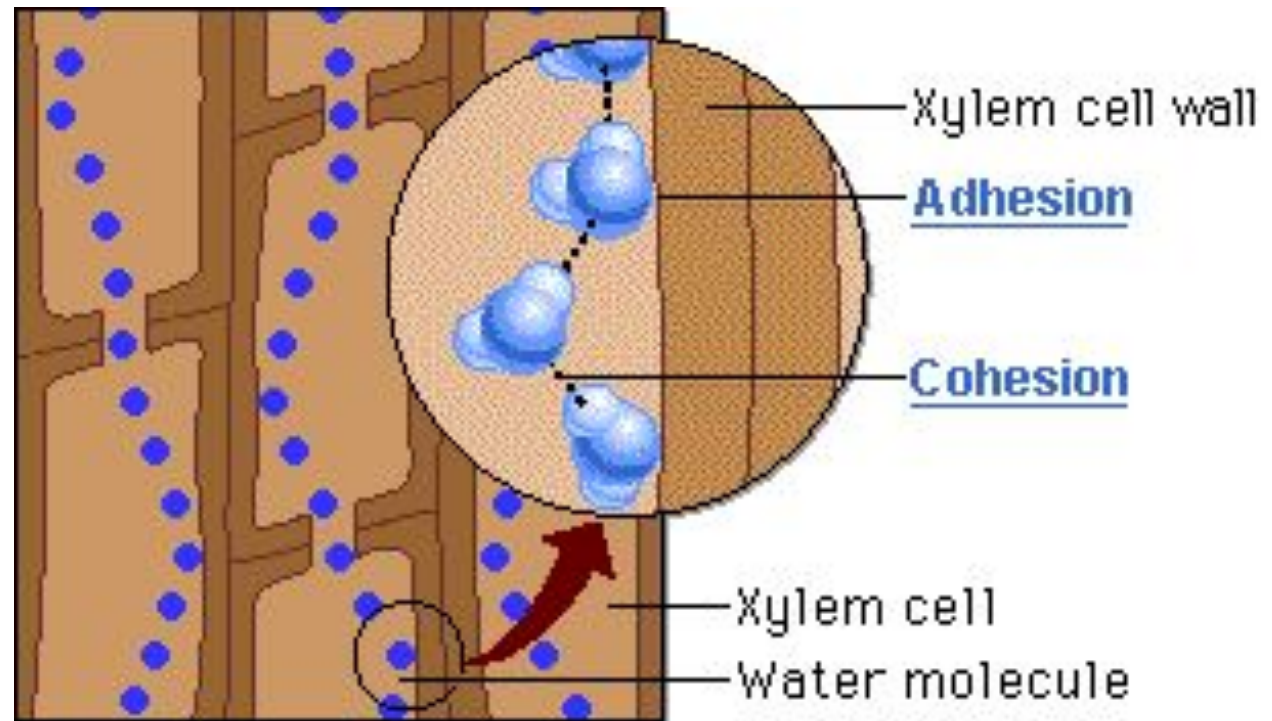
Значительно более сильное притяжение в гексане, чем в воде, уменьшает степень ионизации NaCl по сравнению с диссоциацией этой соли в водном растворе, *т. е. вода – хороший растворитель для заряженных частиц.*

Из всех жидкостей самое большое поверхностное натяжение у воды (поверхностное натяжение – результат действующих между молекулами сил на поверхности раздела фаз).



Притяжение между молекулами воды, наблюдаемое в жидкой фазе, обычно называют когезией, и притяжение между жидкой водой и твердой фазой, например стенками тонкой трубочки или капилляра, – адгезией.

В случае воды в стеклянных капиллярах или в сосудах ксилемы притяжение между молекулами воды и стенками велико, и поэтому жидкость поднимается.





Вода в клетке находится в двух состояниях: свободном и связанном (3-10 % от всей воды), причем последнее может быть нескольких видов.

В вакуолях вода удерживается относительно низкомолекулярных соединений (осмотически связанная), и большая часть воды находится в свободном состоянии.

В клеточной стенке часть молекул воды адсорбируется на поверхности фибрилл клеточной стенки. Вода тут связывается, главным образом, целлюлозой, гемицеллюлозой, пектиновыми веществами, т. е. коллоидно-связанная вода.

Кроме того, в клеточной стенке есть свободная вода (в порах). В цитоплазме – свободная, коллоидно- и осмотически связанная вода.

Вода, которая находится на расстоянии 1 нм от поверхности белковой молекулы, связана сильно.

Осмотически связанная вода цитоплазмы – это вода, связанная с ионами.

Заключение по лекции



1 – синтез АТФ происходит в митохондриях с участием ЭТЦ и комплекса АТФ-синтазы в результате движения протонов по градиенту их электрохимического потенциала.

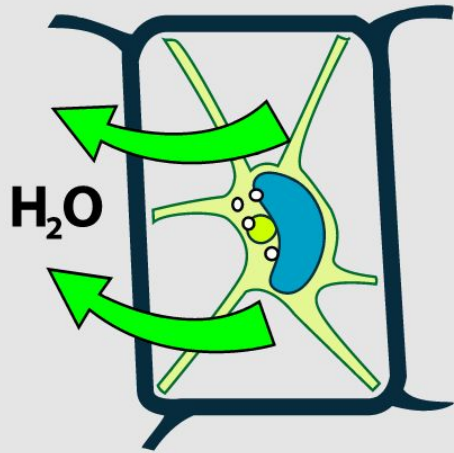
2 – вода имеет уникальные физико-химические свойства, является главной «матрицей» всех процессов клетки

Состояние протоплазмы зависит от активности воды

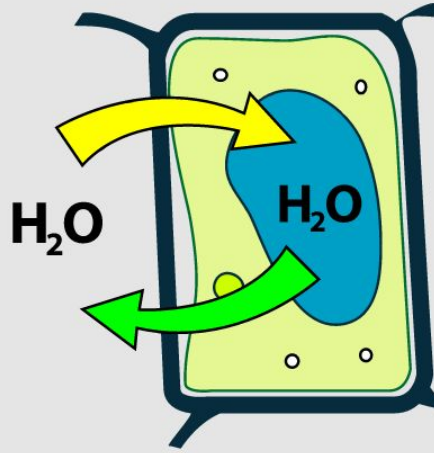
Гипертонический
раствор

Изотонический
раствор

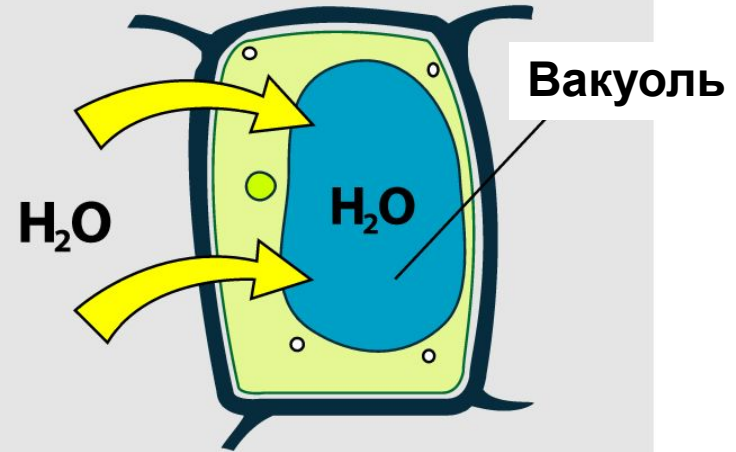
Гипотонический
раствор



Плазмолиз



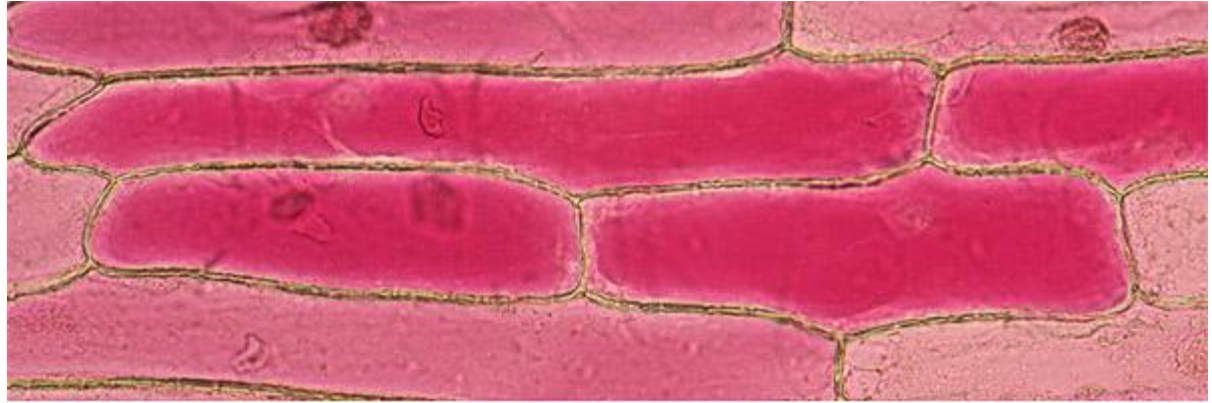
Нормальное
состояние



Тургесцентное
состояние

Состояние протоплазмы зависит от активности воды

НОРМА:
Гипотонический
раствор
(ПОЧВА, АПОПЛАСТ)



**Гипертонический
раствор**

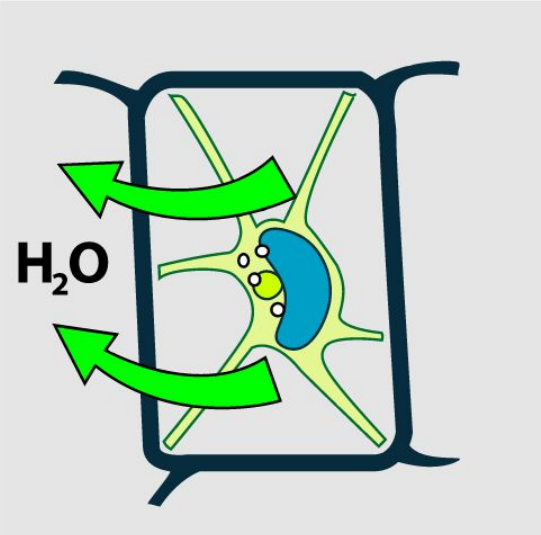


клетки лука (внешний раствор: 20% сахарозы)

Опыт описан Архимедом.

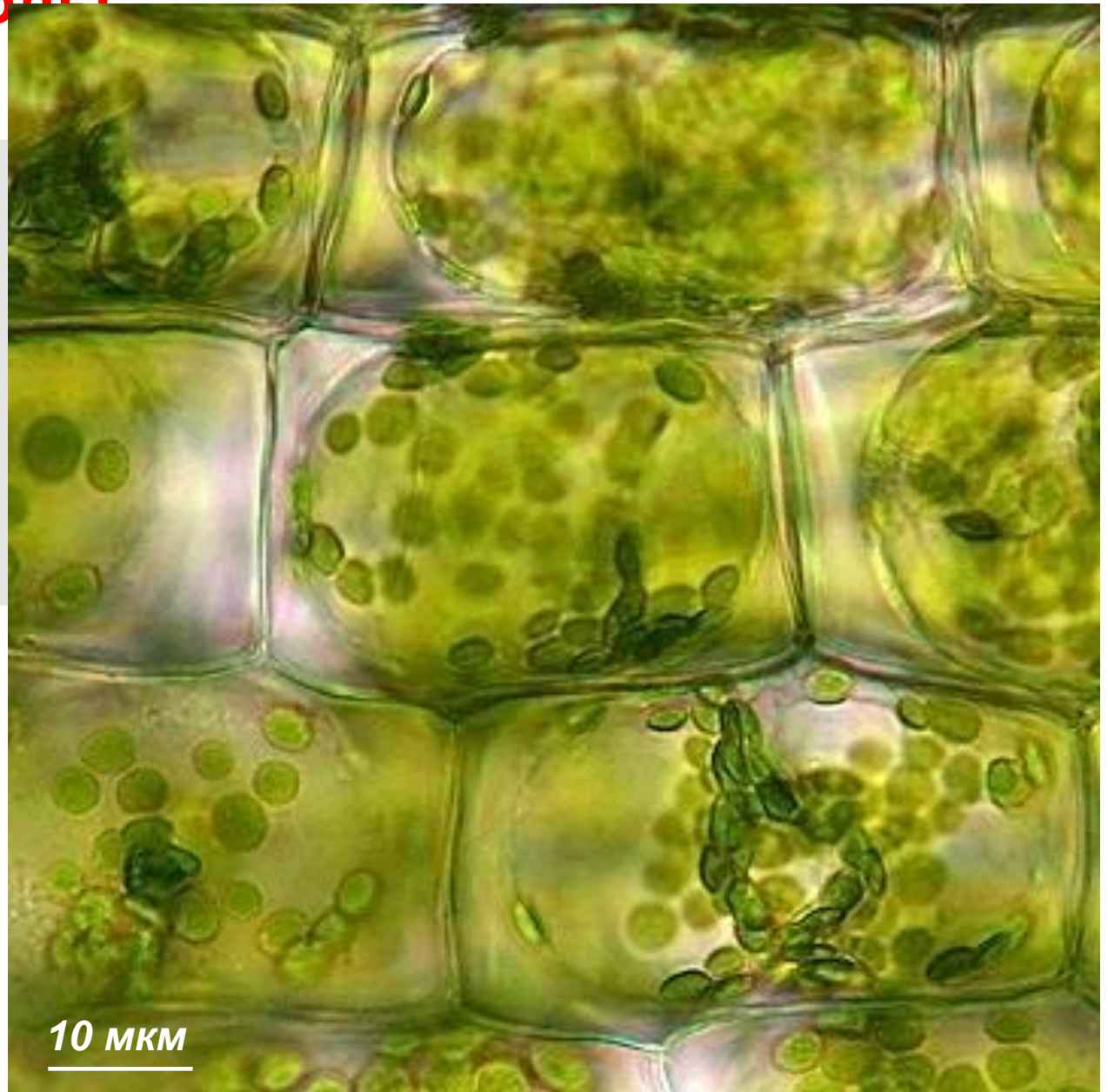
Состояние протоплазмы зависит от активности воды

Гипертонический раствор



Плазмолиз

Плазмолизованные клетки элодеи в растворе, содержащем 30% сахарозы - вода начинает выходить мгновенно

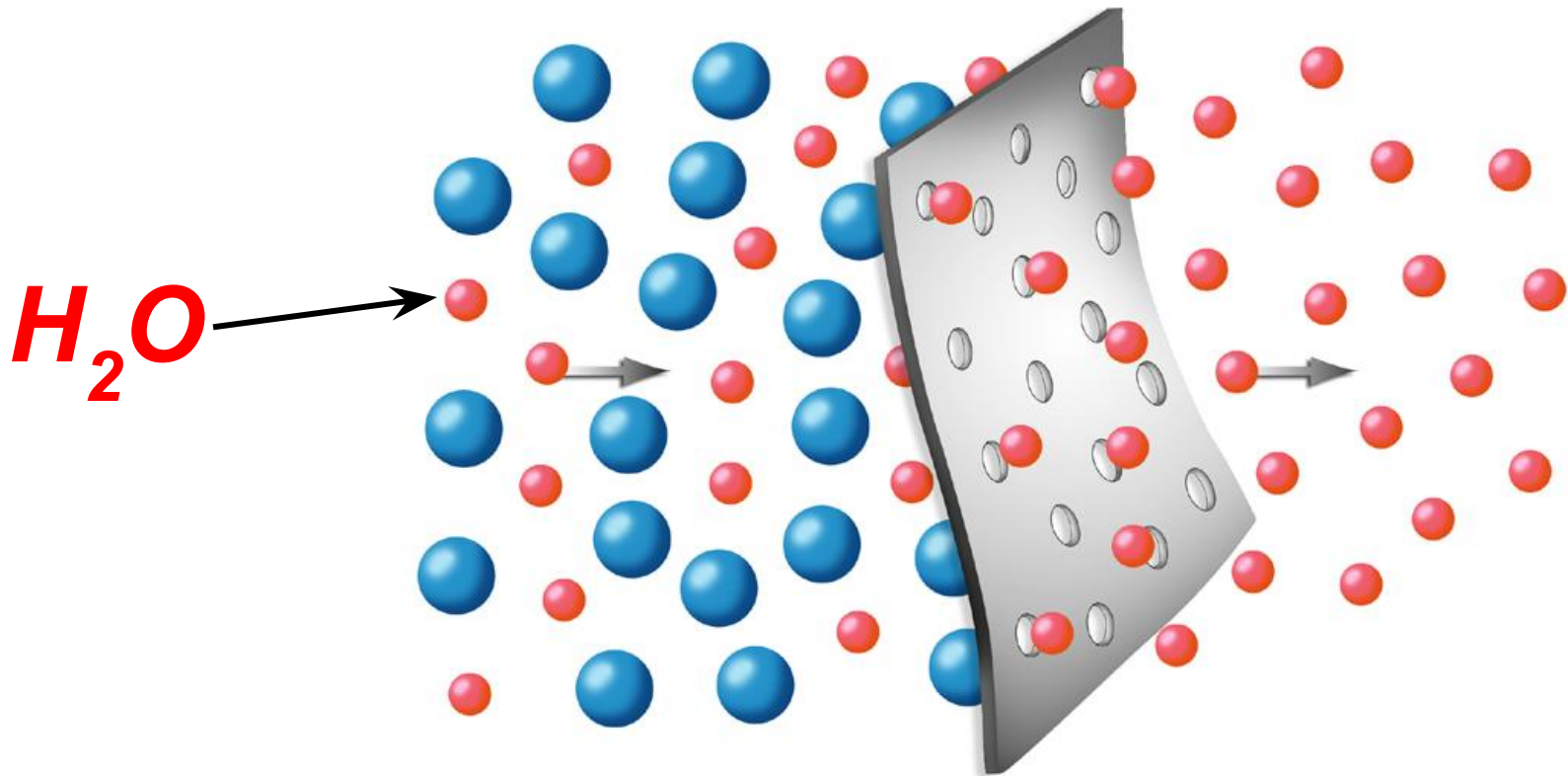


Как движется вода? Каков механизм? Почему так быстро?

Какой белок/ген регулирует этот процесс?

Этим занимается раздел Физиологии Растений называемый "Водообменом"
Основной механизм транспорта воды в растении – пассивный транспорт

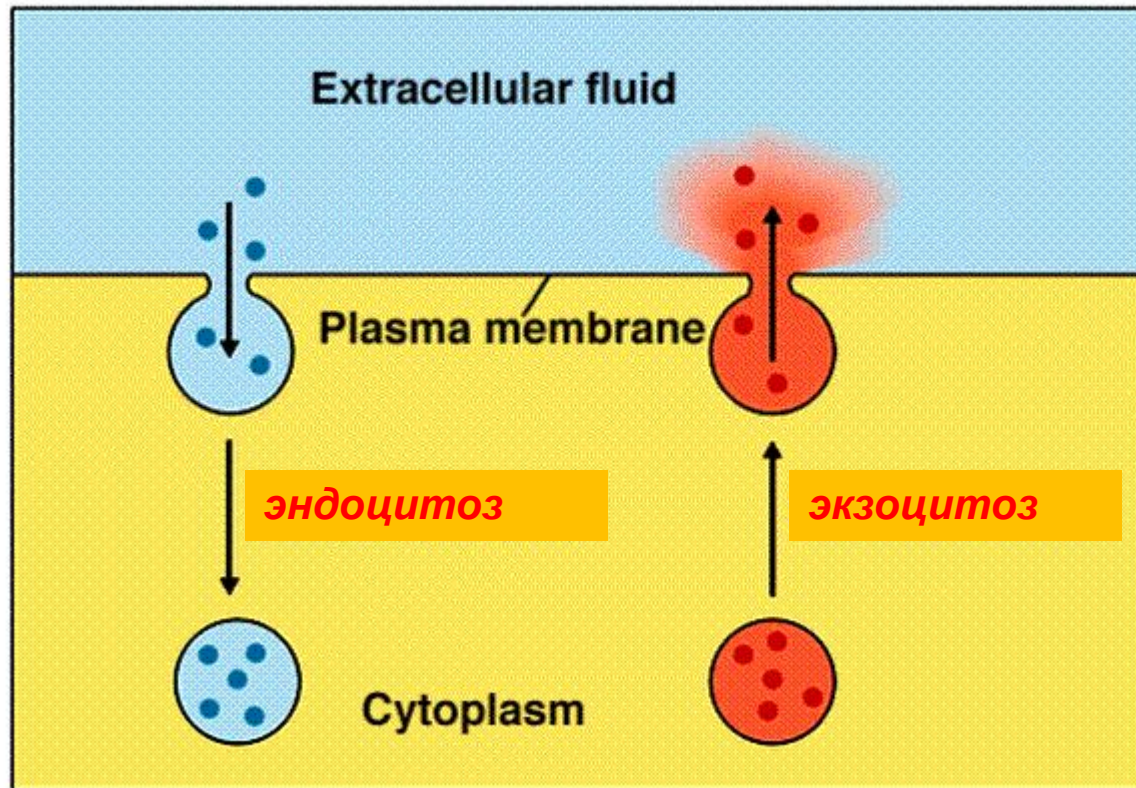
осмос – диффузия растворителя через полупроницаемую мембрану, например, плазматическую мембрану или эндомембраны



Удивительно, но сейчас есть данные и об активном транспорте воды

Это только эндоцитоз - не основной путь переноса воды через мембрану клетки

Endocytosis and Exocytosis



Некоторые фундаментальные физические основы процессов движения воды в клетке и организме.

Химический потенциал воды μ_w

- Растворимые вещества понижают активность молекул воды, находящихся в клетке.
- Кинетическая энергия молекул воды в клетке и в вакуоли ниже, чем в чистой воде снаружи, в частности, в свободном пространстве.
- Энергетический уровень молекул вещества, который характеризуется скоростью их диффузии, получил название химического потенциала.

Химический потенциал воды μ_w

выражает максимальное количество внутренней энергии молекул воды, которое может быть превращено в работу, т. е. означает количество свободной энергии (размерность **ккал/моль** или **Дж/моль**):

$$\mu_w = \mu_w^0 + RT \ln a_w$$

μ_w – химический потенциал чистой воды (принят равным нулю);

a_w – активность молекул воды;

RT – множитель необходимый для перевода активность в единицы энергии.

- Активность чистой воды равна единице, а внутри клетки в растворах a_w меньше единицы, поэтому величина $\ln a_w$ будет отрицательной.

- Таким образом, химический потенциал воды в растворах и в клетке меньший, чем в чистой воде.

- **Водный потенциал Ψ_w** выражает способность воды в растворе произвести работу в сравнении с работой, которую производит чистая вода в этих же условиях:

$$\Psi_w = \frac{(\mu_w - \mu_w^0)}{\bar{V}_w}$$

где \bar{V}_w – парциальный молярный объем воды, т. е. объем 1 моля воды (18,0 см³/моль).

Водный потенциал характеризует способность воды диффундировать, испаряться или поглощаться (и чем он выше, тем выше эта способность!).

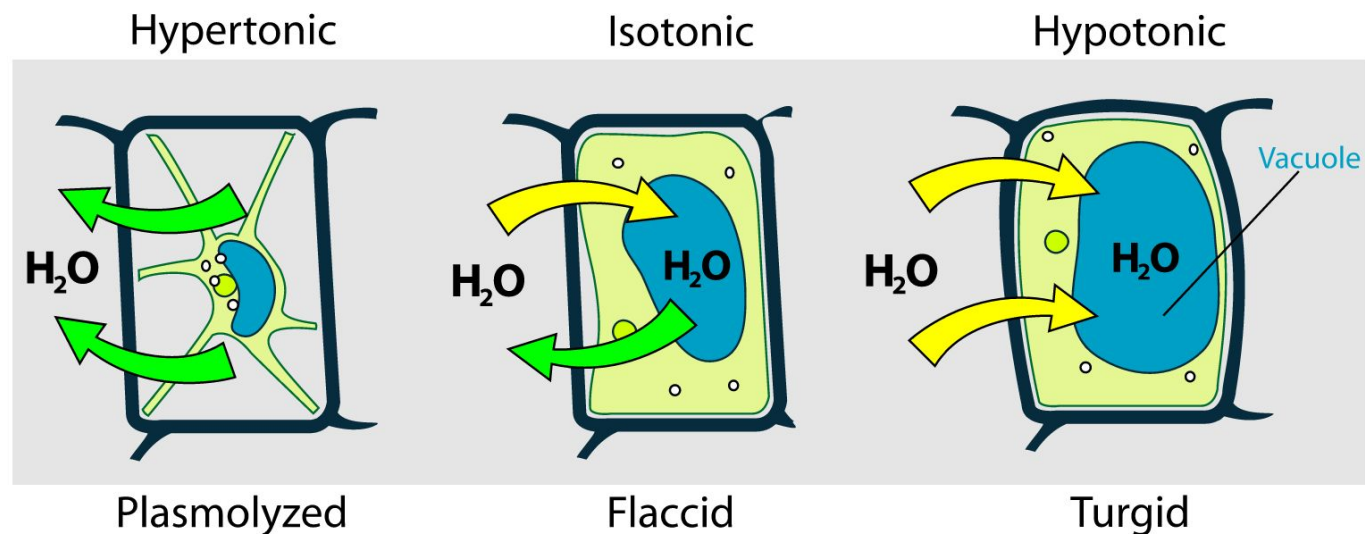
Ψ_w имеет размерность энергии, поделенной на объем (что совпадает с размерностью давления).

Его величину выражают в атмосферах или барах (1 атм = 1,013 бар = 10^5 Па).

- Водный потенциал чистой воды равен нулю.
- При увеличении концентрации растворенных веществ он становится отрицательным.
- Водный потенциал раствора всегда меньше, чем чистой воды, поэтому молекулы воды в вакуоли обладают меньшей свободной энергией, меньшим потенциалом, чем находящиеся снаружи клетки.

В соответствии со вторым законом термодинамики процессы переноса веществ и энергии самопроизвольно происходят от более высокого уровня химического потенциала к более низкому, т. е. по градиенту потенциала. Так и вода движется в соответствии с этим законом из области высокого потенциала в область низкого, т.е. направление потока воды определяется падением градиента энергии.

Вода не поглощается клеткой, а поступает в клетку за счет разницы водных потенциалов.



Водный потенциал клетки, ткани или органа, целого растения – величина интегральная (комбинированная).

Он состоит из осмотического Ψ_p , матричного Ψ_w , тургорного Ψ_t и гравитационного Ψ_g потенциалов:

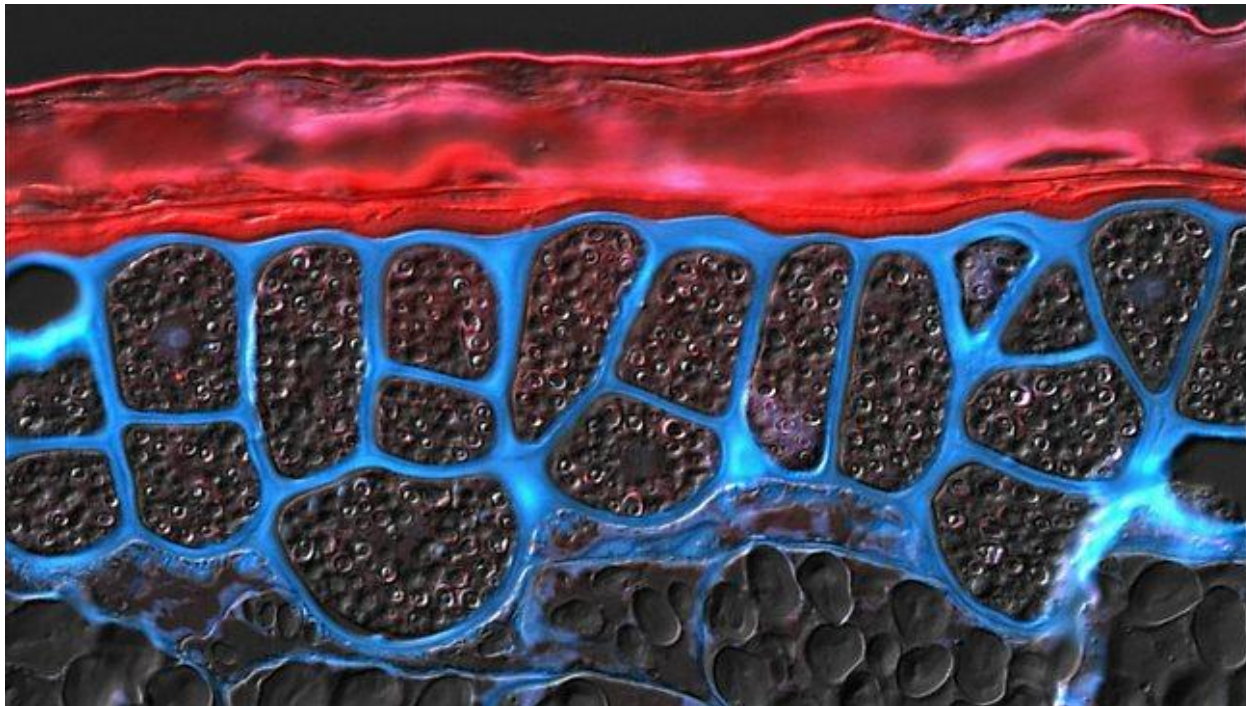
$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_m + \Psi_t + \Psi_g$$

Матричный потенциал Ψ_m

Связан со снижением активности воды за счет гидратации коллоидных веществ и адсорбции на границе раздела фаз в почве и клеточной стенке.

Определяется слабыми взаимодействиями (нековалентными). Большую роль играют капиллярные силы (образование менисков в почве).

Величина матричного потенциала определяется силами адсорбции между биополимерами цитоплазмы и молекулами воды, т. е. Ψ_m отражает влияние макромолекул полимеров на активность воды.



Осмотический потенциал Ψ_p обусловлен наличием в клетках осмотически активных веществ и отражает их влияние на активность воды. Величина его равна величине осмотического давления с обратным знаком.

Осмотическое давление: $P = iCRT$

где C – концентрация раствора в молях;

T – абсолютная температура;

R – газовая постоянная;

i – изотонический коэффициент, равный $1 + \alpha \cdot (n-1)$;

α – степень ионизации;

n – количество ионов, на которое диссоциирует молекула электролита.

Тургорный потенциал Ψ_t обусловлен эластичным противодействием клеточной оболочки разбуханию и характеризует влияние на активность воды тургорного (гидростатического) давления.

Гравитационный потенциал Ψ_g отражает влияние на активность воды сил притяжения.

Величины Ψ_p , Ψ_m и Ψ_g всегда отрицательные, так как присутствие растворенных веществ, биополимеров, а также действие сил тяжести снижают активность воды. Ψ_t , наоборот, положительный, поскольку при действии на воду механического давления (тургорного или гидростатического) активность молекул воды увеличивается.