

ФОТОСИНТЕЗ

Бобочонова М.А.
Нарзуллоев М.С.



Душанбе, 2010 с.

М.А. Бобочонова, М.С. Нарзуллоев

ФОТОСИНТЕЗ

*Ба Соли маориф
ва фарҳанги техникӣ
баҳишида шудааст*

*Бо қарори Мушовараи
Вазорати маорифи Ҷумҳурии Тоҷикистон
ба сифати китоби дарсӣ барои донишҷӯёни ихтисосҳои
биологияи мактабҳои таҳсилоти олии касбии ҚТ
ба чоп тавсия карда шудааст.*

Душанбе, 2010 с.

ББК: 28.57

УДК: 581.1

Муқарризон:

Доктори илмҳои биология, профессор Эргашев А.Э.,
Доктори илмҳои биология, профессор Юлдошев Х.Ю
Доктори илмҳои биология, профессор Нӯъмонов М.

М.А. Бобочонова, М.С. Нарзуллоев

Фотосинтез: китоби дарсӣ барои таҳассусҳои биологияи муассисаҳои таҳсилоти олии касбии Ҷумҳурии Тоҷикистон. -Душанбе: « »,
2010

ISBN 5-06-001-604-8

Китоби дарсии мазкур нахустин сарчашмаи таълимӣ ба забони тоҷикӣ, ки роҷеъ ба илми фотосинтез ба таври муфассал маълумот медиҳад.

Соҳтори он иборат аз ҳафт фасл буда, натиҷаи мушоҳидаҳо, баёни ақидаҳо, шарҳи мазмуну усулҳои омӯзиш, пайдоиш, мавқеи ҷойгиршавӣ, тақомул, механизмҳои амалӣ гардидан ва экологияи фотосинтез, ҳамчунин моҳияту аҳамияти он дар табиат, роҳу усулҳои танзим намудани фотосинтез бо мақсади ба-ланд бардоштани ҳосилнокии растаниҳоро дар бар гирифтааст. Хусусан, мӯҳтавои ниҳиҳои онро натиҷаи дастовардҳои илмӣ-тадқиқотии даврони муосир доир ба хусусиятҳои ташаккули соҳтори молекулаи ферментҳои фотосинтетикӣ, дараҷаҳои аз молекула болотари ташаккулёбӣ ва механизмҳои таъсир намудани онҳо таҳким мебахшанд.

Китоб барои омӯзгорон, аспирантон ва донишчӯёни таҳассусҳои биологияи муассисаҳои таҳсилоти олии касбии Ҷумҳурии Тоҷикистон, алаҳусус ба му-таҳассисон ва аспирантону донишчӯёни соҳаҳои физиология ва биохимия тавсия карда мешавад.

ББК: 28.57
УДК: 581.4

Китоби дарсӣ

ФОТОСИНТЕЗ

Бобочонова Муҳаббат Абдурахмоновна
Нарзуллоев Муҳаммадтоҳир Саидович

Мухаррири масъул:
узви вобастаи АИ Ҷумҳурии Тоҷикистон,
доктори илмҳои биология, профессор
Алиев Қурбон Алиевич

Мухаррири забонӣ:
номзади илмҳои филология, дотсент
Саидҷаъфаров Озод

ИБ № _____

ISBN 5-06-001-604-8
©Бобочонова М.А., Нарзуллоев М.С.
Нашриёти « _____ », 2010

БА ҶОИ САРСУХАН

Дар баробари ба даст овардани истиқлолияти давлатӣ, талабот нисбати аз ҷоп баровардани дастуру китобҳои таълимӣ сол то сол меафзояд. Дар хошияи ҳамин маънӣ, мураттаб гардонидани китоби дарсии «*Фотосинтез*» аз ҷониби устодони Донишгоҳи миллии Тоҷикистон: профессори кафедраи физиологияи растанӣ, доктори илмҳои биология М.А. Бобочонова ва дотсенти кафедраи мазкур, номзади илмҳои биология М.С. Нарзуллоев, яке аз амалҳои нек ва хеле бамаварид мебошад.

Дар китоб шарҳи мазмуну усулҳои омӯзиш, пайдоиш, мавқеи ҷойгиршавӣ, тақомул, механизмҳои амалӣ гардидан ва экологияи фотосинтез (яке аз протсессҳои ҳаётан муҳими растанӣ), ҳамчунин моҳияту аҳамияти он дар табиат баён карда шуда, маълумотҳо доир ба тамоми паҳлӯҳои ин протсеси нодир, аз таърихи инкишофи таълимот дар бораи он шурӯъ карда, то дараҷаи молекулавӣ ташаккул ёфтани аппарати фотосинтетикӣ, гирд оварда шудаанд. Муаллифон ба моҳияти усулҳои омӯзиш, баҳодихӣ ва интегратсияи фотосинтез дар шароитҳои эксперименталӣ таваҷҷӯҳи хоса зоҳир намуда, масъалаҳои мазкурро дар сатҳи хеле баланди илмиву методӣ шарҳ додаанд. Аз ҷумла, маводи аёнии дар мавриди омӯзиши таъсири омилҳои экологӣ (равшанӣ, ҳарорат, миқдори CO_2 , O_2) ба шиддатнокии фотосинтез, таркиби пигментҳо, ташаккулёбии хлороплатҳо, сохторҳои мембранавӣ ва ғайра интиҳоб-кардашуда, моҳирона мавриди истифода қарор дода шудаанд. Ҳамчунин, маълумотҳо дар бораи муайян намудани роҳҳои танзимкунӣ ва самтҳои метаболитикии фотосинтез, тарзҳои баланд бардоштани самараи *коэффициенти таъсири ғоиданоки (КТФ)* равшанӣ, ҳосилнокии фотосинтетикӣ растанӣ хеле ҳуб дарҷ карда шудаанд.

Қиммати дигари китобро дастовардҳои илмӣ дар асри XX дар соҳаи омӯзиши фотосинтез бадастовардашуда, яъне шарҳи кашфи роҳҳои ассимилятсияи фотосинтетикӣ CO_2 дар растанӣ – сикли барқароршавандаи пентозофосфатии Калвин-Бессема-Бенсон (роҳи C_3 -фотосинтез), сикли Хэтч ва Слэк (роҳи C_4 -фотосинтез) ва фотосинтез аз рӯи типҳои суккулентҳо (роҳи САМ тип фотосинтез), ташкил медиҳанд. Дар асоси шарҳи масъалаҳои мазкур асосҳои экологӣ ва таксономии паҳнша-

вии растаниҳо дар табиат аз ҷиҳати илмӣ-методӣ хеле хуб нишон дода шудаанд.

Қайд кардан зарур аст, ки муаллифон чун мутахассисони варзида моҳияти механизмҳои фаъолнокии ферментативии реаксияҳои даври торикии фотосинтез, аз ҷумла рафти амалӣ гардидани сиклҳои дар боло номбурдаи метаболизми карбонро шарҳ додаанд.

Қисмати охирини китоб шарҳи мазмуни дастовардҳои навтарини илмӣ доир ба хусусиятҳои ташаккули сохтори молекулаи ферментҳои ибтидоии фотосинтез ва махсусияти ташаккули дараҷаҳои аз молекула болотари онҳоро дар бар гирифта, дар ин қисмат моҳияти механизмҳои таъсир намудани ферментҳо нишон дода шудааст.

Китоб бо маводи аёнӣ хеле хуб оро дода шуда, нақшаҳо, диаграммаҳо, расмҳо ва ҷадвалҳои ғангоми баёни мавод мавриди истифода қарордодашуда, аз худ намудани моҳияти протсессҳои мураккаби физиологӣ-биохимиявӣ ба фотосинтез бевоқифа ё бавосита алоқамандро осон мегардонад.

Мураттабсозии китоби мазкур яке аз кӯшишҳои нишонрас ва бомуваффақияти шарҳи чунин маводи мазмунан мураккаби таълимӣ – фотосинтез маҳсуб ёфта, маълумотҳои дар он дарҷёфта бо забони хеле содаву равони тоҷикӣ, бо сабки хоса баён карда шудаанд.

Китоб барои омӯзгорон, аспирантон ва доираи васеи донишҷӯёни муассисаҳои таҳсилоти олии касбии Ҷумҳурии Тоҷикистон аз рӯи ихтисосҳои биология, агрономия, ҳамчунин, тахассусҳои ботаника, физиология, биохимия, биофизика ва генетикаи растаниҳо бешубҳа, чун яке аз сарчашмаҳои пурбаҳо ва асосии таълимӣ хизмат хоҳад кард.

*Доктори илмҳои биология, профессор,
академики АИ ҶТ Х.Х. Каримов,
Доктори илмҳои биология, профессор,
узви вобастаи АИ ҶТ Х.А. Абдуллоев*

МУҚАДДИМА

Фотосинтез гуфта, протсеси табдилёбии энергияи равшани аз ҷониби организми растанӣ фурубурдашуда-ро ба энергияи химиявӣ меноманд.

Мавқеи асосиро дар рафти ин протсес ҳолати харҷшавии энергияи равшанӣ ҳангоми барқароршавии CO_2 то ба ангиштобҳо ишғол менамояд. Дар рафти амалӣ гардидани протсеси фотосинтез сулфат ва нитрат низ барқарор шуда, гидрогени молекулавӣ ҳосил мешавад. Энергияи равшани аз ҷониби организми растанӣ фурубурдашуда дар баробари ба энергияи химиявӣ табдил ёфтан, дар рафти протсесҳои дигари ҳаётии дар растани гузаранда сарф мешавад. Бинобар ин, дар бисёр мавридҳо ҳангоми баён намудани мазмуни гизогирии фототрофӣ ҳодисаеро мефаҳманд, ки дар натиҷаи он энергияи равшани фурубурдашуда дар рафти реаксияҳои гуногуни дар организм амалишаванда истифода карда мешавад.

Қобилияти гузаронидани протсеси фотосинтезро растаниҳои дараҷаи оӣ, обсабзҳо ва баъзе намуди бактерияҳо (бактерияҳои хлорофилдор) доро буда, онҳо дар протсесҳои энергетикӣ биосфера аз худ нақши ниҳоят муҳим доранд.

Аҳамияти протсеси фотосинтез дар табиат. Дар натиҷаи протсеси фотосинтез конҳои нафт, газ, ангиштсанг ва ғайраҳо ҳосил мешаванд. Яъне, пайвастагиҳои органикӣ дар рафти протсеси фотосинтез ҳосилшуда, ҳам аз ҷониби ҳуди растанӣ ва ҳам аз ҷониби организмҳои ҳайвонот, одам ва микроорганизмҳо истеъмол карда мешаванд. Ҳангоми шикаста рехтани баргу шохаҳои растаниҳо, мурда рафтани организмҳои зинда, аз ҷумла одаму ҳайвонот, ки минбаъд таҳти фаъолияти микроорганизмҳо ба протсесҳои пӯсиш дучор мешаванд, конҳои дар боло номбаршудаи пайвастагиҳои органикӣ ҳосил мешаванд.

Фасли 1. АЗ ТАЪРИХИ ИНКИШОФИ ТАЪЛИМОТ ОИД БА ФОТОСИНТЕЗ

Ҳанӯз аз давраҳои хеле қадим диққати одамонро ҳодисаи дар заминҳои бесамав (реғзорҳо, хокҳои кам-ҳосил) сабзиш ва инкишофёбии растаниҳо дар таъҷҷуб гузошта буд. Ботаники англис С. Гейлс дар китоби худ бо номи «Статистикаи растаниҳо» (соли 1727) навиштааст: «...растаниҳо қисмати зиёди ғизои худро на аз замин (аз таркиби хок), балки аз ҳаво (аз таркиби атмосфера) аз худ менамоянд». Дар баёни ин ақида ӯ дуҷумин шахсест, ки пас аз И. Нютон аз ҷониби баргҳо аз худ намудани равшанӣ ва дар натиҷаи он паст гардидани эҳтимолияти аз таркиби хок ғизогирии растаниҳоро тахмин намудааст. Ақидаҳои мазмунан ба ақидаҳои И. Нютон ва С. Гейлс шабоҳатдошта дар қорҳои М.В. Ломоносов бараъло мушоҳида карда мешаванд. Ҳамин тариқ, таълимот оид ба тағзия (ғизо)-и ҳавоии растаниҳо ба миён омадааст.

Ба гузаронидани тадқиқотҳои таҷрибавӣ дар соҳаи омӯзиши фотосинтез қорҳои химикӣ англис Ҷ. Пристлӣ асос гузоштаанд. Ӯ соли 1771 муайян намудааст, ки ҳангоми дар зарфи шишагин нигоҳ доштани растании пудина ва шамъи гулхангирифта, растанӣ ҳавои бар асари сӯختани шамъ ифлосгардидаи таркиби зарфро аз нав тоза мекунад; ё худ, ҳангоми дар як вақт дар як зарфи шишагин нигоҳ доштани растанӣ ва ҳайвон (муш) ва дар зарфи дигар – танҳо ҳайвон (муш), ҳайвони дар як зарф алоҳида нигоҳдошташуда пас аз чанд вақт аз ҳуш меравад, ҳайвони дар зарфи дуҷум бо растанӣ якҷоя гузошташуда солим мемонад. Дар асоси ин таҷриба ва таҷрибаҳои дигари худ, Ҷ. Пристлӣ соли 1774 ба таври таҷрибавӣ қобилияти аз нав барқарор намудани ҳаворо аз ҷониби растаниҳо исбот менамояд. Пас аз як сол, беҳабар аз қорҳои Ҷ. Пристлӣ, олим А.Л. Лавуазе оксигенро кашф намуда, онро номгузорӣ намудааст.

Соли 1776 химикӣ швед К.В. Шееле таҷрибаҳои Ҷ. Пристлиро тақрор намуда, натиҷаҳои мазмунан муқобил-

ро ба даст меорад. Растаниҳо дар таҷрибаҳои Шееле баръакс, чун шамъи гулхангирифта ва ё ҳайвони дар зарфи шишагин танҳо гузошташуда хаворо барои нафаскашӣ ғайримӯтадил (ифлос) мегардонанд. Сабаби мазмунӣ муқобил доштани натиҷаҳои таҷрибаҳои Шееле ва Ч. Пристлиро духтури голандӣ Я. Ингенхауз шарҳ додааст. Ё муайян намудааст, ки ин ҳодиса бевосита ба таъсири равшанӣ алоқамандӣ дорад. Яъне, Ч. Пристлӣ таҷрибаҳои хешро дар равшанӣ ва Шееле дар торикӣ гузаронидаанд. Ҳамин тариқ, Я. Ингенхауз исбот менамояд, ки растаниҳои сабз оксигенро танҳо дар зери таъсири равшанӣ ҷудо мекунанд. Ҳангоми дар торикӣ қарор доштани узвҳои сабз (баргҳо ва пояи растаниҳои алафӣ) ва новобаста аз он ки узвҳои ғайрисабзи растанӣ (реша ва ё пояи растаниҳои дарахтӣ) дар торикӣ ё дар зери таъсири равшанӣ қарор доранд, онҳо чун организмҳои ҳайвонот ва одам оксигенро нафас мекашанд.

Соли 1782 табиатшиноси шветсарӣ Ж. Сенебе нишон медиҳад, ки растаниҳо дар равшанӣ на танҳо оксигенро ҷудо мекунанд, балки CO_2 -ро фурӯ мебаранд. Ж. Сенебе ҳодисаи аз ҷониби растаниҳо фурӯбарии гази CO_2 -ро «тағзия (гизо)-и ҳавоӣ» меномад.

Бо истифодабарӣ аз усули таҳлили микдорӣ, олими дигари шветсарӣ, Т. Соссюр соли 1804 муайян намудааст, ки, дар ҳақиқат, растаниҳо дар зери таъсири равшанӣ CO_2 -ро аз худ мекунанд ва дар як вақт ба ҳамон микдор гази оксигенро ҷудо мекунанд. Лекин, дар баробари афзудани массаи хушкӣ тани растанӣ, микдори элементҳои карбон дар таркиби онҳо зиёд мегардад. Бо чунин роҳ азхудкунии CO_2 , дар муқоиса бо аз худ намудани элементҳои карбон аз таркиби ҳок дар шакли дохил шудан ба таркиби пайвастагиҳои гуногуни маъданӣ, боиси зиёдшавии микдори элементҳои карбон дар тани растанӣ гардидааст. Т. Соссюр ба хулосае меояд, ки массаи органикии тани растанӣ на танҳо аз ҳисоби фурӯбарии CO_2 -и таркиби ҳаво, ҳамчунин аз ҳисоби оби тавассути решӣ ҷаббида-

шуда низ зиёд мешавад. Яъне, об ҳам дар баробари CO_2 чузъи муҳими ғизои растанӣ ба шумор меравад.

Соли 1840 натиҷаҳои таҷрибаҳои Т. Соссюр аз ҷониби агрохимики франсавӣ Ж.Б. Бусенго ба таври қатъӣ санҷида шуда, тасдиқи илмии худро пайдо кардаанд.

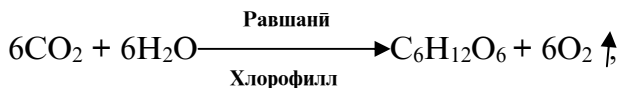
Соли 1817 ба олимони франсавӣ П.Ж. Пелете ва Ж. Каванту муяссар мегардад, ки аз таркиби барги растанӣ пигменти сабзро ҷудо намуда, онро «хлорофилл» ном гузоранд. Баъдтар муайян карда шудааст, ки хлоропластҳои хучайраи растанӣ, асосан, аз пигменти хлорофилл таркиб ёфтаанд. Соли 1865 физиологи олмонӣ Ю. Сакс нишон медиҳад, ки дар зерӣ таъсири равшанӣ дар барг крахмал ҳосил мешавад. Солҳои 60-уми асри XIX олими рус А.С. Фаминсин ҳосилшавии крахмалро дар хлоропластҳои хучайраҳои сабзи спирогира муайян намудааст. Таҷрибаҳои аз рӯйи муайян намудани ҷойи ҳосилшавии оксигени молекулавӣ, аввалин бор олими олмонӣ Т.В. Энгелман (соли 1881) гузаронидааст. Ӯ муайян намудааст, ки оксиген бевосита дар хлоропластҳои хучайра ҳосил мешавад.

Доир ба омӯзиши масъалаи мавҷеи равшанӣ дар фотосинтез дар асри XIX олимони амрикоӣ Ч.У. Дрепер (соли 1846), пас аз он Ю. Сакс ва В. Пфеффер тадқиқотҳо гузаронида, муайян намудаанд, ки фотосинтез бештар дар зерӣ таъсири равшании Офтоб ба амал меояд. Дар ҳамаи давраи муайян карда шуд, ки хлорофилл дорои максимумҳои фурӯбарии рангҳои сурх ва кабудӣ нурҳои Офтоб мебошад. Дар асоси натиҷаҳои ниҳонӣ хеш онҳо ба хулоса омадаанд, ки протсеси фотосинтез ба қонуни ниғадории энергия иттилоат намекунад ва равшанӣ бошад, ба барги сабз танҳо чун ангезандаи баҳаяҷонӣ таъсир мерасонад. Олимон Ю.Р. Майер ва Г. Гелмголд (муаллифони қонуни ниғадорӣ ва тақдирӣ энергия) ба ин ақида муқобил баромада, ба таври назариявӣ исбот менамоянд, ки растанӣҳои сабз энергияи равшании Офтобро фурӯ бурда, онро ба энергияи химиявӣ табдил медиҳанд. Яъне, фотосинтез ин протсеси табдилёбии энергияи равшанӣ ба энергияи бандҳои химиявӣ мебошад.

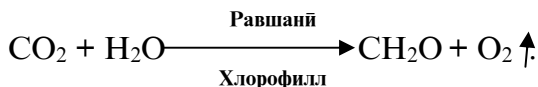
Лекин, натиҷаҳои эксперименталии тасдиқкунандаи ин гуфтаҳо ҳанӯз вучуд надоштанд. Чунин натиҷаҳои таҷрибавиро аввалин бор физиологӣ барҷастаи растаниҳо, олими рус К.А. Тимирязев ба даст овардааст. К.А. Тимирязев натиҷаҳои илмӣ оид ба ин масъала бадастовардаи худро соли 1875 дар рисолаи доктории хеш таҳти унвони *«Доир ба ҳолати азхудкунии равшанӣ аз ҷониби растаниҳо»* пешкаши илм гардонидаст.

Ҳамин тариқ, дар асоси таҷрибаҳои бисёрсолаи худ К.А. Тимирязев исбот менамояд, ки захирашавӣ (ассимилятсия)-и CO_2 дар растаниҳо аз ҷониби хлорофилл ба амал оварда мешавад. Хлорофилл бевосита дар фотосинтез иштирок намуда, ба таври барнагарданда, аз ҳолати барқароршуда ба ҳолати оксидшуда мегузарад. Ў, ҳамчунин, нақши кайҳонӣ доштани протсеси фотосинтезро шарҳ додааст: *«...фотосинтез ягона протсесе мебошад, ки дар натиҷаи он энергияи кайҳонии Офтоб фурӯ бурда шуда, дар сатҳи сайёраи Замин нигоҳ дошта мешавад ва аз як шакл ба шакли дигар табдил меёбад»*. К.А. Тимирязев навишта буд: *«Дар хлоропласт энергияи равшании Офтоб ба энергияи химиявӣ табдил ёфта, дар таркиби пайвастиҳои органикӣ захира мешавад. Крахмал, клековина ва дигар пайвастиҳои органикӣ барои организмҳои зинда чун манбаи ғизо баромад мекунанд»*.

Ҳамин тариқ, натиҷаҳои тадқиқотҳо доир ба тағзия (ғизо)-и ҳавоии растаниҳо пас аз 100 соли таҷрибаҳои амалии Ч. Пристлӣ инъикоси худро дар муодилаи умумии фотосинтез, ки таҳти мазмуни зерин тасвир карда шудааст, пайдо кардаанд:

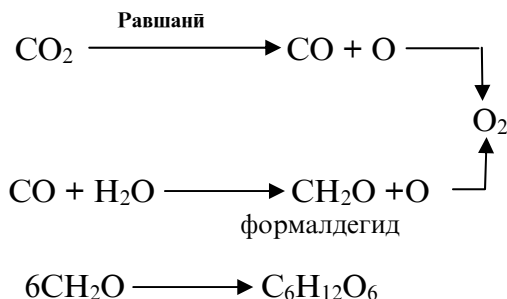


ё ин ки ба ҳисоби 1 моль CO_2 :



Пайдоиши оксиген дар фотосинтез. Дар муодилаи умумии фотосинтез ҳосилшавии оксиген аз ҳисоби CO_2 ё H_2O ифода нагардидааст. Аз ин муодила муайян карда намешавад, ки оксигени молекулавии дар фотосинтез ҷудошуда аз ҳисоби кадом модда – CO_2 ва ё H_2O ҳосил шудааст.

Дар нимаи дуюми асри XIX ва ибтидои асри XX аз ҷониби олимони ақидаҳое баён шудаанд, ки мувофиқи онҳо таҷзияи CO_2 дар протсеси фотосинтез гӯё дар зери таъсири равшанӣ бо ҳосилшавию барқароршавии атоми карбон то ангиштобҳо дар иштироки об ба амал меояд. Соли 1870 химикӣ олмонӣ А. Байер тартиби гузаштани ин реаксияҳоро чунин пешниҳод намудааст:

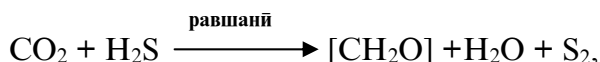


Дар асоси ин ақида, таҷзияи CO_2 дар рафти фотосинтез чун ҳолати ҳосилшавии қандҳо ва крахмал муайян карда шуда, аз худ намудани маҳсулоти мобайнии CO ё формалдегид аз ҷониби растаниҳо шарҳ дода шудааст. Мутаассифона, баъдтар муайян карда шуд, ки ҳар ду пайвастагӣ (формалдегид ва маҳсулоти мобайнии CO) ба растанӣ таъсири захролудкунанда мерасонанд. Ҳамин тавр, нодуруст будани нақшаи А. Байер нишон дода шудааст.

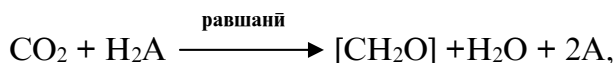
Соли 1893 олими бузурги рус (ихтисосманди соҳаи биохимия) А.Н. Бах исбот менамояд, ки захирашавии CO_2 дар фотосинтез на ба ҷудошавии O_2 аз таркиби он, балки ба барқароршавии CO_2 (дар натиҷаи ба он пайваست шуда-

ни атомҳои гидроген) алоқаманд мебошад. O_2 бошад, аз таркиби об ҷудо мешавад.

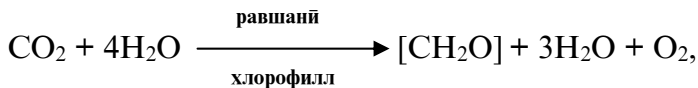
Микробиологи голландӣ К.Б. ван Нил (солҳои 1937-1941) ҳангоми омӯхтани хусусиятҳои автотрофии бактерияҳои хлорофилдор (фотосинтези бактериявӣ) ва қиёс намудани он бо фотосинтези растаниҳо ба хулосае меояд, ки реаксияи аввалини фотосинтез таҳти мазмуни диссоциатсияи молекулаи H_2O мегузарад. Бактерияҳои азхудкунандаи CO_2 (ба ҷуз сианобактерияҳо) ба барқароркунандагони типҳои гуногун (H_2S , H_2 , CH_4 ва ғайраҳо) эҳтиёҷ доранд. Бинобар ин, онҳо оксигени молекулавиро ҷудо намеkunанд. Бо чунин тарз сураи гирифтани фотосинтез «*фоторедуксия*» ном гирифтааст. Ван Нил дар асоси тадқиқотҳои хеш барои обсабзҳои сулфурӣ ва пурпурӣ муодилаи фотосинтезро ба таври зайл қор карда баромадааст:



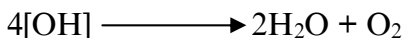
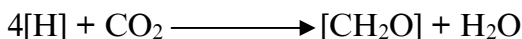
ё худ муодилаи мазкурро дар формулаи умумӣ чунин метавон ифода кард:



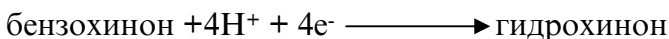
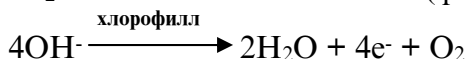
ки дар ин ҷо H_2A – модда (субстрат)-и оксидшаванда ва донори атомҳои гидроген ба шумор меравад. Ў пешниҳод намудааст, ки барои растаниҳои дараҷаи олий ва обсабзҳо H_2A ин H_2O ва $2A$ ин O_2 мебошад. Аз ин ҷо, ба сифати ҳодисаи аввалини химиявӣ дар фотосинтез гузаранда, таҷзияи молекулаи об то ба оксидкунанда $[OH]$ ва барқароркунанда $[H]$ баромад мекунад. Сипас, барқароркунандаи аввалин $[H]$ CO_2 -ро барқарор ва оксидкунандаи аввалин $[OH]$ дар реаксияе иштирок мекунад, ки он бо ҷудошавии O_2 ва азнавҳосилшавии молекулаи об ба охир мерасад. Дар асоси пешниҳоди ван Нил, муодилаи умумии фотосинтез чунин ифода карда мешавад:



ин муодилаи умумӣ аз се давра иборат мебошад:



Тадқиқотҳои ван Нил соли 1937 аз ҷониби олими англис (ихтисосманди соҳаи физиологияи растаниҳо) Р.Хил тасдиқи илмӣ хешро пайдо кардаанд. Р.Хилл исбот намудааст, ки хлоропластҳо дар зери таъсири равшанӣ бо иштироки аксепторҳои электронҳо (феррисионид, бензохинон ва ғайра) қобилияти таҷзия намудани молекулаи H_2O -ро ба молекулаҳои H_2 ва O_2 пайдо мекунанд. Дар асоси ақидаи пешниҳодкардаи Р. Хил протсеси таҷзияи об дар се давра мегузарад:



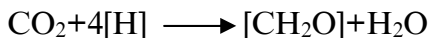
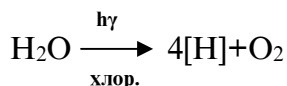
Натиҷаҳои таҷрибавӣ, ки дар фотосинтез аз таркиби H_2O ҳосил шудани O_2 -ро исбот менамоянд, соли 1941 дар як вақт дар собиқ Иттиҳоди Шӯравӣ аз ҷониби Виноградов ва дар Иёлоти Муттаҳидаи Амрико (ИМА) аз ҷониби Р.В. Тейс ба даст оварда шудаанд.

Ҳамин тариқ, муайян карда шудааст, ки дар фотосинтез оксигени молекулавӣ дар натиҷаи таҷзияи молеку-

лаи об дар зери таъсири равшанӣ ва бо иштироки хлорофилл чудо мешавад.

Кашфи давраҳои равшанӣ ва торикии фотосинтез.

Муодилаи умумии фотосинтез аввалин бор аз ҷониби ван Нил пешниҳод карда шудааст. Ин муодила дар худ ду гурӯҳи реаксияҳоеро муттаҳид гардонидаст, ки гурӯҳи якуми онҳо ба фотодиссоциатсияи об ва гурӯҳи дуюм ба барқароршавии CO_2 то ангиштобҳо алоқамандӣ доранд. Ре-аксияҳои гурӯҳи дуюм ба таъсири равшанӣ ягон вобастагӣ надоранд:



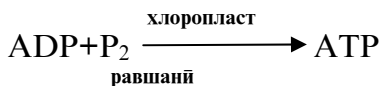
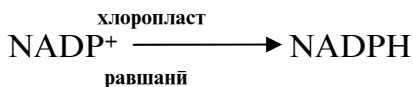
Реаксияҳои гурӯҳи якум *реаксияҳои давраи равшанӣ* ва реаксияҳои гурӯҳи дуюм *реаксияҳои давраи торикии фотосинтез* номида шудаанд.

Чи тавре ки қайд карда шуд, мавҷудияти давраҳои равшанӣ ва торикии фотосинтез дар Россия аз ҷониби А.Л. Рихтер (соли 1914) ва дар ИМА аз ҷониби Р. Эмерсон ва У. Арнолд (солҳои 1932-1941) ба таври таҷрибавӣ тасдиқ шуда буд. Онҳо дар рафти гузаронидани таҷрибаҳои хеш аз равшании импулснок (равшании дорои мавҷҳои кӯтоҳ ва дароз) истифода кардаанд. Ҳамин тавр, муайян карда шудааст, ки шиддатнокии аз ҳама баланди фотосинтез дар растаниҳо на танҳо таҳти афканиши пайвастаи нури равшанӣ, ҳангоми баъзан қатъ гардидани он мушоҳида мегардад. Яъне, самаранокии баланди таъсири равшании импулснок аз он шаҳодат медиҳад, ки, дар ҳақиқат, фотосинтез аз давраҳои равшанӣ ва торикӣ иборат аст; чунки реаксияҳои давраи торикӣ (реаксияҳои энзиматикӣ)-и фотосинтез нисбат ба реаксияҳои давраи равшанӣ (реаксияҳои фотохимиявӣ)-и он бо суръати паст мегузаранд.

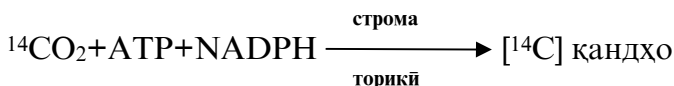
Нишондихандаи дигаре, ки мавҷудияти давраҳои равшанӣ ва торикии фотосинтезро исбот менамояд ин бузургии Q_{10} (коэффисенти ҳарорат) мебошад. Бузургии Q_{10} аз он шаҳодат медиҳад, ки ҳангоми то 10°C баландшавии ҳарорат суръати реаксияҳо то чанд маротиба меафзояд. Барои реаксияҳои химиявӣ, аз ҷумла реаксияҳои энзиматикӣ, бузургии Q_{10} натиҷаҳои аз 2 то 4-ро соҳиб мешавад.

Барои реаксияҳои фотохимиявӣ, яъне, реаксияҳое, ки аз ҳарорат вобастагӣ надоранд, натиҷаи Q_{10} , одатан, ба 1 баробар аст. Барои шиддатнокии фотосинтез таҳти ҳароратҳои $15-25^{\circ}\text{C}$, бузургии Q_{10} ба 2,0-2,5 баробар аст. Ҳамин тариқ, шиддатнокии фотосинтез аз рӯи суръати амалӣ гардидани реаксияҳои давраи торикии он муайян карда мешавад.

Масъалаи аз ду давра иборат будани протсеси фотосинтез ба таври қатъӣ аз ҷониби физиолог ва биохимики растаниҳо Д.И. Арнон (соли 1954) ҳал карда шудааст. Д.И. Арнон бо кормандони лабораторияи хеш нишон додаст, ки хлоропластҳои аз таркиби барги растании шпинат ҷудокардашуда дар зерӣ таъсири равшанӣ қобилияти барқарор намудани NADP^{+} ва фосфорнок гардонидани ADP -ро пайдо менамоянд:



Онҳо мавқеи ҷойгиршавии ин реаксияҳоро муайян намуда, нишон додаанд, ки ин протсесҳо дар тилакоидҳои хлоропласт мегузаранд. Соли 1958 Д.И. Арнон нишон медиҳад, ки шираи аз мембрана ва строммаҳои хлоропластҳо ҷудокардашуда дар ҳолати дар муҳит мавҷуд будани NADPH ва ATP CO_2 -ро захира мекунад, яъне:

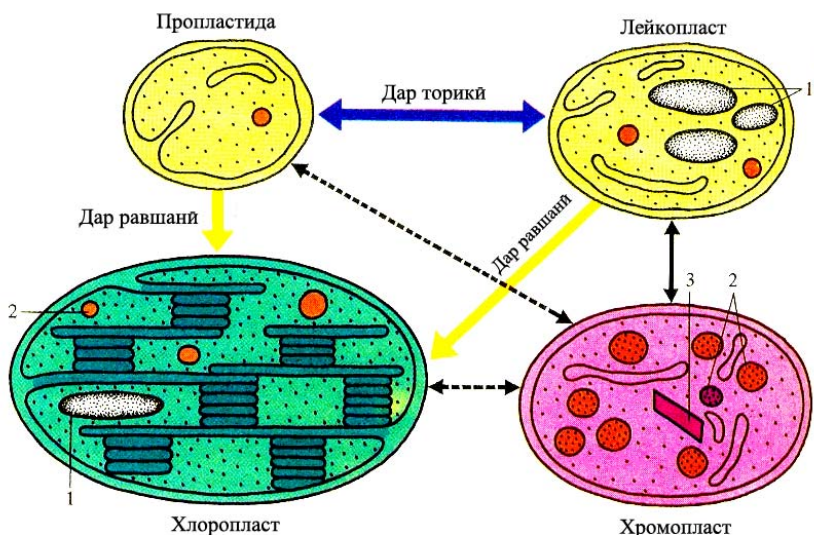


Ҳамин тариқ, дар асоси ин таҷрибаҳо ҳодисаи фотофосфорнокшавӣ кашф карда шуда, NADPH ва ATP маҳсулотҳои охирини давраи равшании фотосинтез доништа шудаанд. Ниҳоят, муайян карда шудааст, ки давраи равшании фотосинтез дар тилакоидҳо ва давраи торикии он дар строммаҳои хлоропласт мегузаранд.

Фасли 2. ПЛАСТИДАҲО

Барои ҳучайраи растаниҳо системаи сохторҳое хос мебошад, ки онҳоро *пластидаҳо* меноманд. Пластидаҳо сохторҳои ҳучайравие ҳастанд, ки бо мембранаи дуқабата пӯшида шуда, одатан, шакли дони гандумро доранд. Таснифоти пластидаҳо аз рӯи ранг аввалин бор соли 1896 аз ҷониби А. Шимпер гузаронида шудааст. Пластидаҳо беранг (пропластидаҳо, лейкопластҳо, этиопластҳо), ки соли 1854 аз ҷониби Крюгер пешкаши илм гардонида шудаанд ва ё ранга (сабз – хлоропластҳо, зард ё сурх – хромопластҳо) мешаванд (расми 1).

Дар таркиби ҳучайраҳои меристемавӣ пропластидаҳо мушоҳида мешаванд. Агар сохти пропластидаҳо дар ҳучайраҳои пурраташаккулёфтаи растаниҳо боқӣ монад, он гоҳ онҳоро *лейкопластҳо* меноманд. Дар таркиби лейкопластҳо моддаҳои гуногун захира мешаванд. Аз ин рӯ, номи онҳо дар асоси номи моддаҳои дар таркиби онҳо захирашаванда муайян карда мешавад. Масалан, агар дар таркиби пластидаҳои беранг крахмал захира шавад, онҳо-



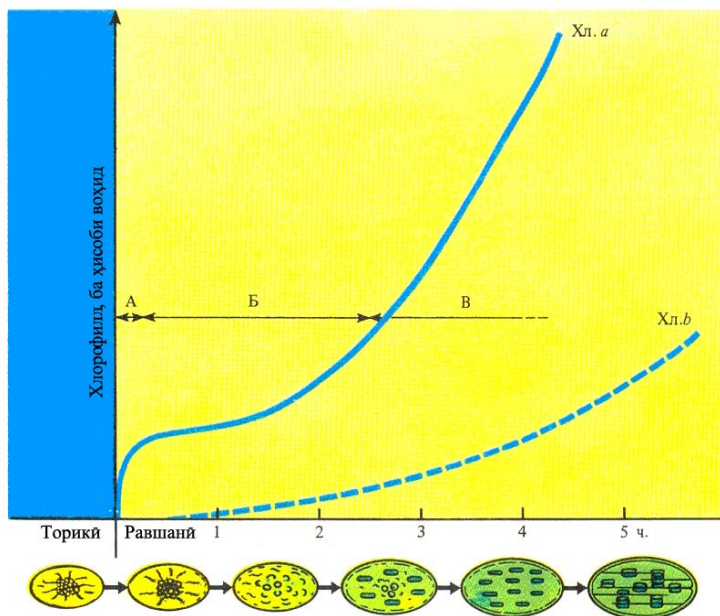
**Расми 1. Биогенези хлоропластҳо ва алоқамандии тарафайни
ҷузئيётҳои системаҳои пластидавӣ:**

1 - дончаҳои крахмалӣ; 2 - қатраҳои равшанӣ (липидӣ)-и аз каротиноидҳо таркибёфта; 3 - кристалҳои пигментӣ.

ро *амилопластҳо*, агар равшан захира шавад, *элайопластҳо*, агар сафеда захира шавад, *протеинопластҳо* ва гайраҳо меноманд.

Этиопластҳо хангоми дар торикӣ парвариш ёфтани растаниҳо ба вучуд меоянд. Дар баробари ба растанӣ афкандани нури равшанӣ, этиопластҳо ба хлоропластҳо мубаддал мегарданд (расми 2). Дар натиҷа, сохторҳои дохилии пластида ба тағйиротҳои мураккаб дучор мегарданд.

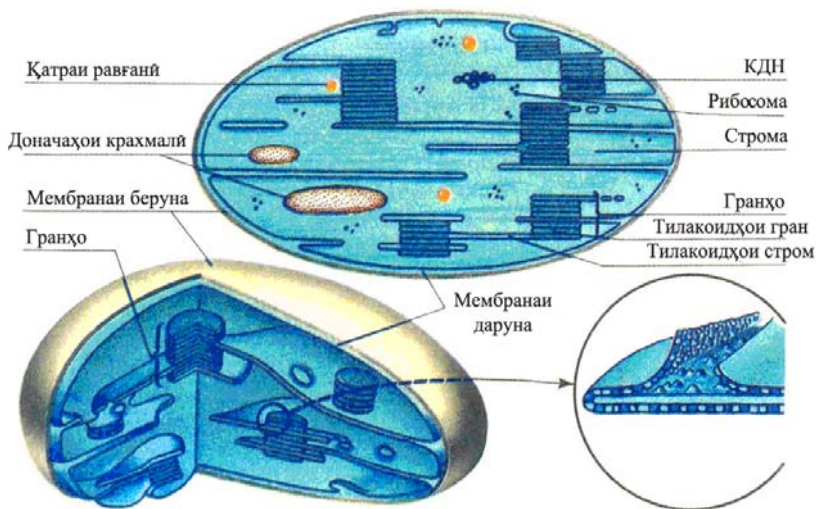
Протсеси барои тамоми организмҳо ҳаётан муҳим: фотосинтез, дар пластидаҳои сабзи ҳуҷайраи растаниҳо: *хлоропластҳо* мегузарад. Хлоропластҳо аввалин бор соли



Расми 2. Нақшаи дифференсировкаи этиопласти баргҳои нахӯд ба хлоропласт дар зери таъсири равшанӣ ва тағйирёбии миқдори хлоропластҳо дар протсеси пайдошавии ранги сабзи барг:

А – фототрансформатсияи протохлорофиллид ба хлорофилли а; Б – лағфазаи ҳосилшавии хлорофилл; В – давраи ба таври шиддатнок ҳосилшавии хлорофилл

1791 аз ҷониби Компаретти муайян карда шудаанд. Андозаи хлоропластҳо бо доштани дарозии 5-10 мкм ва диаметри 2-3 мкм муайян карда шудааст. Адади хлоропластҳо дар таркиби ҳуҷайраи растаниҳо гуногун буда, дар як ҳуҷайра ба 1-30 (ё аз ин ҳам бештар) мерасад. Дар ҳуҷайраи баъзе намуди обсабзҳо адади хлоропластҳо (хлоропластҳои ҳаҷман калон) ба 1-2 баробар аст. Хлоропластҳо ба монанди пластидаҳои дигар аз мембранаҳои беруна ва дохила таркиб ёфтаанд (расми 3).



Расми 3. Сохти хлоропласт

Мембранаи дохилии хлоропласт муҳити дохилии он (строма)-ро пӯшонида, дар натиҷаи кашишхӯрӣ қатъгардиҳои зиёд (*тилакоидҳо*)-ро ҳосил намудааст. Баъзе тилакоидҳо шаклан ба тангача шабоҳат доранд, бинобар ин онҳоро «*тилакоидҳои грана*» номидаанд. Тӯдаи болоиҳамхобидаи чунин тилакоидҳо *гранаро* ҳосил мекунанд. Тилакоидҳои гурӯҳи дигарро тилакоидҳои строма меноманд, ки онҳо ё гранҳои алохидаро байни ҳамдигар пайваست намудаанд ва ё ба таври озод ҷойгир шудаанд. Дар мембранаҳои тилакоидҳо пигментҳои сабз (хлорофилҳо), зард ё сурх (каротиноидҳо), ҷузъҳои таркибии редокс-занҷирҳо ва шаклҳои захирашудаи энергия ҷойгир шудаанд, ки онҳо дар фурубарии энергияи равшанӣ иштирок мекунанд. Системаҳои биохимиявии синтезкунанда ва табдилдиҳандаи ангиштовҳо дар стромаи хлоропластҳо мавқеъ гирифтаанд. Крахмал низ дар строма захира мешавад.

Хромопластҳо дар хубобча (везикула)-ҳои стромаи хлоропластҳо ҷойгир шудаанд. Аз ин рӯ, ранги меваҳои

помидор, читан (ё олуча) ва дигар растаниҳо бевосита аз мавҷудияти ин типи пластидаҳо вобастагӣ дорад. Дар таркиби стромаи ҳамаи типҳои пластидаҳо молекулаи КДН мушоҳида шудааст.

Ҳангоми сабзиши ҳучайра миқдори хлоропластҳо бо роҳи тақсимшавӣ зиёд мешавад. Тақсимшавии хлоропластҳо дар давоми 6-20 соат ба амал омада, аз тақсимшавии ҳучайра ягон вобастагӣ надорад. Тақсимшавии хлоропластҳо дар зери таъсири ранги сурхи спектри равшанӣ (дорои дарозии мавҷи 660 нм) танзим мегардад. Дар зери таъсири ранги сурхи нисбатан дарозмавҷи спектри равшанӣ (730 нм) ва ё ҳароратҳои паст протсеси тақсимшавии хлоропластҳо қатъ мегардад.

Фасли 3. ПИГМЕНТҲОИ ПЛАСТИДАҲО

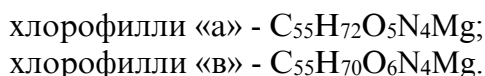
Пигментҳо ҷузъи муҳимтарини аппарати фотосинтетикӣ мебошанд. Ба омӯзиши пигментҳои растани қорҳои олими рус (ихтисосманди соҳаи физиологияи растаниҳо) М.С. Свет асос гузоштааст. Ў солҳои 1901-1903 бо мақсади коркарди тарзҳои ҷудо намудани пигментҳо чун моддаҳои ҳолис, ба кашфи усули нав, ки онро «*усули хроматографияи адсорбсионӣ*» номидааст, муваффақ мегардад. М.С. Свет ҳангоми истифодабарӣ аз ин усул номгӯйи ду намуди хлорофиллҳо: хлорофилли «а» ва хлорофилли «в»-ро муайян намуда, пигментҳои баргро ба се гурӯҳ ҷудо мекунад: хлорофиллҳо, фикобилинҳо ва каротиноидҳо.

3.1. Хлорофиллҳо

Сохт ва таркиби атоми хлорофиллҳо. Хлорофилл аввалин маротиба аз ҷониби физиолог ва ботаники рус И.П. Бородин (соли 1883) дар шакли кристалл ба даст оварда шудааст. Баъдтар муайян карда мешавад, ки ин пайвастагӣ на молекулаи хлорофилл, балки шакли дигар-

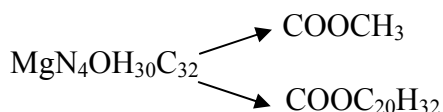
гунгардидаи он: этилхлорофиллид мебошад. Биохимикҳои полшагӣ М. Ненский ва Л. Мархлевский (соли 1897) муайян намудаанд, ки асоси молекулаи хлорофиллро чун қисмати гемии молекулаи гемоглобин ҳалқаи порфиринӣ ташкил медиҳад. Ҳамин тавр, асоси сохтори яхела доштани пигментҳои растанӣ ҳайвонот нишон дода шудааст.

Солҳои 1906-1914 химикони немис Р. Вилштеттер таркиби элементарии молекулаҳои хлорофилли «а» ва хлорофилли «в»-ро муайян намудааст:



Солҳои 1930-1940 олими дигари немис (ихтисосманди соҳаи биохимия) Г.Фишер формулаи сохтори молекулаи хлорофиллро пурра ошкор менамояд. Соли 1960 химикони амрикоӣ Р.Б. Вудворд ва М. Штрел молекулаи хлорофиллро ба таври сунӣ синтез намудаанд.

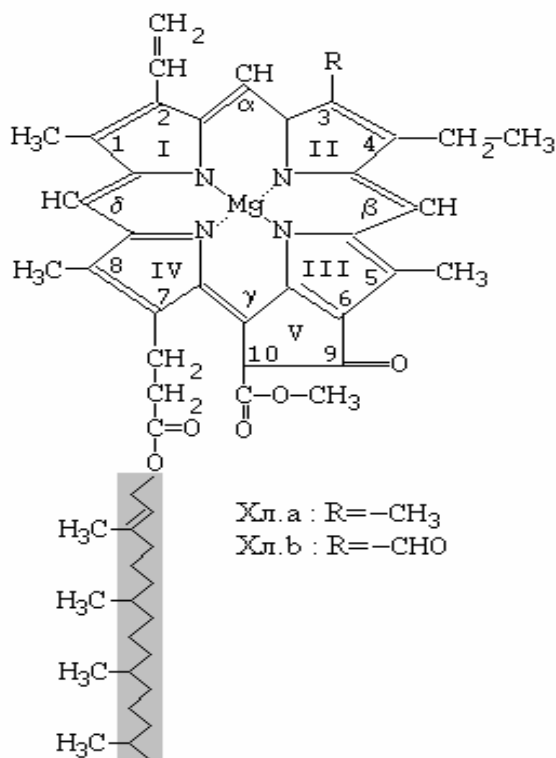
Ҳамин тавр, муайян карда шудааст, ки *хлорофилл* эфери мураккаби кислотаи дикарбонии хлорофиллин буда, дар таркиби он як гурӯҳи карбоксилӣ (COO-) тавассути боқимондаи спирти этилӣ эфирнок гардида, гурӯҳи дуюми карбоксилӣ бо спирти беҳади якатамаи фитоӣ, пайваست шудаанд:



Формулаи сохтори молекулаи *хлорофилли «а»* дар нақшаи 1 оварда шудааст.

Чор ҳалқаи пиролии молекулаи хлорофилл байни ҳамдигар ба воситаи пулчаҳои метинии α , β , γ ва δ бо ҳосил намудани ядрои порфиринӣ пайваст шудаанд. Атомҳои дар гӯшаҳои берунаи ҳалқаҳои тетрапиролӣ

ҷойгиршудаи карбонӣ тавассути рақамҳои 1, 2, 3,.....10 ишора карда шудаанд. Атомҳои нитроген ба воситаи алоқаҳои координатсионии хеш ба атоми магний, ки дар қисмати марказии молекулаи хлорофилл ҷойгир шудааст, пайваست гардидаанд. Ҳамчунин, ба таркиби ядрои порфиринии молекулаи хлорофилл ҳалқаи сиклопентанӣ дохил мешавад, ки бо рақами V ишора шудааст. Ин ҳалқа ба атомҳои карбонии дар гӯшаҳои берунаи он ҷойгиршуда, боқимондаи кислотаи кетопропионию гурӯҳи фаъоли карбонилӣ (ба атоми C₉) ва гурӯҳи карбоксилии метили оксидшударо (ба атоми C₁₀) пайваст намудааст.



Нақшаи 1. Формулаи сохтории молекулаи хлорофилли «а».

Сохтори аз ҳалқаҳои тетрапиrolӣ ва циклопентанӣ ҳосилшудаи молекулаи хлорофиллро – «форбин» меноманд.

Занҷири паҳлугии ҳалқаи IV-уми пиrolӣ дар худ пайвасти кислотаҳои пропионӣ ва спирти беҳадди полиизопрении фитоӣ ($C_{20}H_{32}OH$)-ро мутаҳид гардондааст. Ба атомҳои 1,3,5 ва 8-уми карбонии дар ғӯшаҳои берунаи ҳалқаҳои пиrolӣ ҷойгиршуда *гурӯҳҳои метилӣ* (CH_3), ба атоми 2-юм *гурӯҳи винилӣ* ва ба атоми 4-ум *гурӯҳи этилӣ* пайваст шудаанд.

Ҳалқаи порфиринӣ системае мебошад, ки дар худ 9 ҷуфт бандҳои як ва дучанда (18 бандҳои π -электронии дар онҳо пайдарҳам ҷойгиршуда)-ро дар бар мегирад. Хлорофилли «в» аз хлорофилли «а» бо он фарқ мекунад, ки ба атоми карбонии дар ҳалқаи порфиринии он таҳти рақами 3 омада, ба ҷойи гурӯҳи метилӣ ($-CH_3$) *гурӯҳи формилӣ* ($-CHO$) пайваст шудааст.

Соҳти аз қисмати думчаи фитоӣ маҳрумгардидаи молекулаи хлорофиллро «хлорофиллид» меноманд. Ҳангоми дар молекулаи хлорофиллҳо ба протонҳо иваз шудани атоми Mg, аз онҳо *феофитинҳо* ҳосил мешаванд.

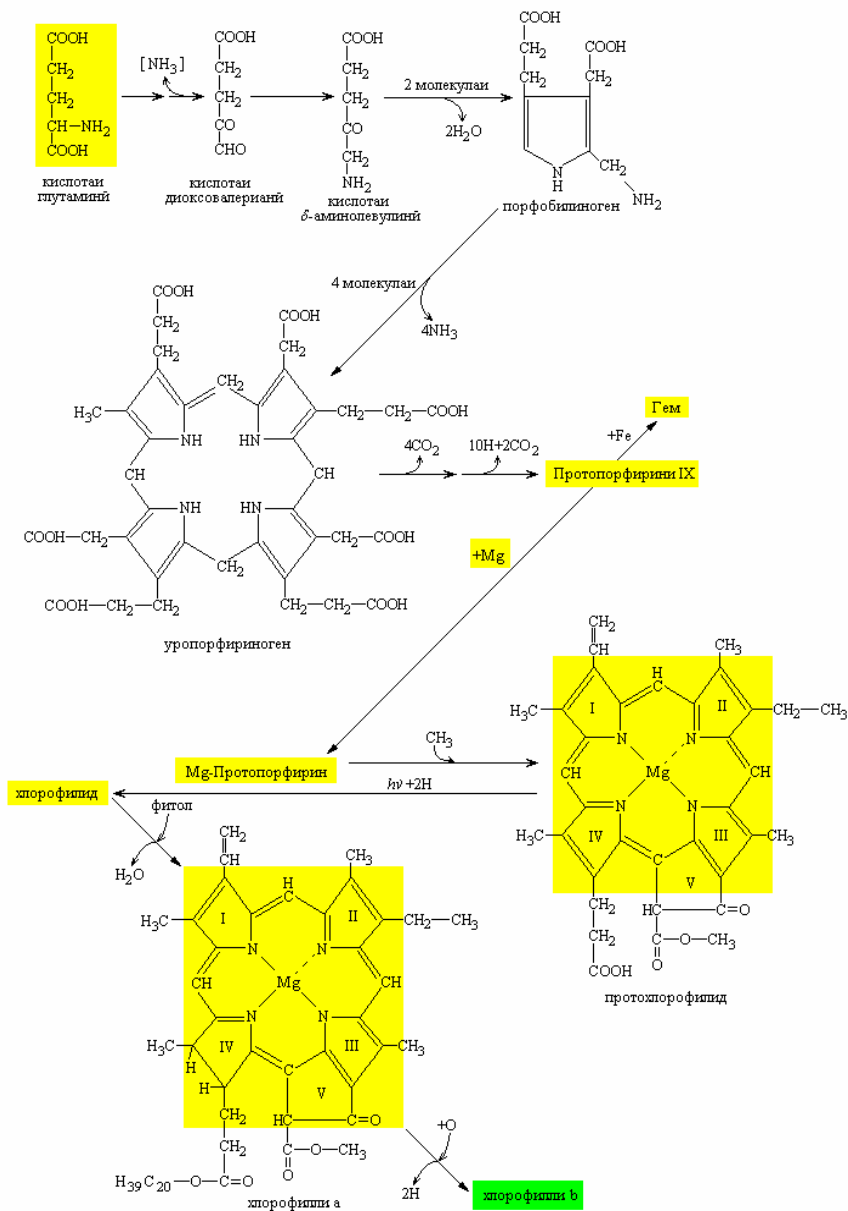
Дар растаниҳои дараҷаи олӣ ва обсабзҳои хлорофиллҳои а, в, с ва d муайян карда шудаанд. Ҳамаи растаниҳои фотосинтезкунанда, аз ҷумла тамоми намояндагони обсабзҳо, ҳамчунин сианобактерияҳо, дорои хлорофилли «а» мебошанд. Хлорофилли «в» дар растаниҳои дараҷаи олӣ, обсабзҳои сабз ва евгенаҳо мушоҳида карда мешавад. Дар обсабзҳои бӯрӣ ва диатомӣ ба ҷойи хлорофилли «в» хлорофилли «с» ва дар аксарияти обсабзҳои сурх хлорофилли «d» мавҷуд мебошад. Дар бактерияҳои фотосинтезкунанда, ки протсеси фоторедуксияро амалӣ мегардонанд, бактериохлорофиллҳо ёфт карда шудаанд.

Биосинтези хлорофиллҳо. Моҳияти даври якуми биосинтези хлорофиллҳо дар растаниҳо таҳти нақшаи ҳосилшавии кислотаи аминолевулинӣ (КАЛ) аз кислотаи дикарбонӣ (C_5) ифода мегардад (расми 4). Яъне, кислотаи

глутаминӣ пас аз 2 маротиба гидроксилнокшавӣ ба кислотаи 4,5-оксивалерианӣ мубаддал мегардад. Он минбаъд бо аланин ва ё дигар аминокислота ба реаксия дохил мешавад. Дар рафти амалӣ гардидани ин реаксия ба сифати кофермент пайвастагии пиридоксалфосфат амал мекунад. Ин реаксия аз ҷониби ферменти КАЛ-трансаминаза танзим мегардад. Муайян карда шудааст, ки барои синтези КАЛ кислотаи α -кетаглутарӣ низ истифода мешавад.

Такрорёбиҳои навбатии ҳалқаи ҳосилшавии КАЛ боиси ба амал омадани пайвастагии пироли – порфобилиноген мегарданд. Аз ҳисоби 4 ҳалқаи пиролии бо ин роҳ баамаломеда, минбаъд, уропорфириноген ҳосил мешавад. Сипас, уропорфириноген ба протопорфирини IX табдил меёбад. Роҳи минбаъдаи табдилёбии протопорфирин метавонад гуногун бошад. Масалан, ҳангоми дар муҳити реаксионӣ мавҷуд будани оҳан гем (пайвастагии ба таркиби ситохромҳо, каталазаҳо, пероксидазаҳо ва гемоглобин дохилшаванда) ҳосил мешавад. Ҳангоми дар реаксияи табдилёбии минбаъдаи протопорфирин иштирок намудани магний, гурӯҳи карбоксилии ба атоми таҳти рақами 10-омадаи карбонӣ пайваस्तшуда тавассути гурӯҳи метилии S-аденозил- α -метионин этирификатсия мешавад ва қисмати охирини ҳалқаи сиклопентани V-умро ишғол менамояд. Дар натиҷа хлорофиллид ҳосил мешавад. Ҳангоми муддати ҳамагӣ якчанд сония дар зери таъсири равшанӣ қарор доштан, протохлорофиллид дар натиҷаи гидрогеннок гардидани бандҳои дучандаи атомҳои 7 ва 8-уми карбонии ҳалқаи IV-уми пироли ба хлорофиллиди «а» мубаддал мегардад. Дар мисоли растаниҳои дараҷаи паст ва баъзе намояндагони растаниҳои лучтухм хлорофиллид метавонад дар торикӣ ҳосил шавад. Ҳосиятҳои спектралӣ хлорофиллид ва хлорофилли «а» якхелаанд.

Даври охирини ҳосилшавии хлорофилли «а» ин тавассути спирти фитоли этирификатсия гардидани он мебошад. Спирти фитоли чун пайвастагиҳои дигари поли-



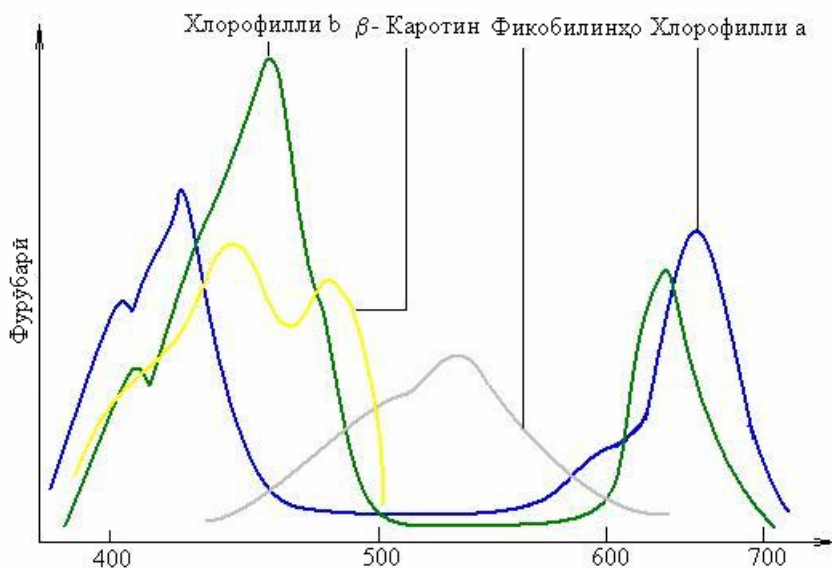
Расми 4. Давраҳои асосии биосинтези хлорофиллҳо

изопренӣ аз атсетил-СоА ва бо иштироки кислотаи мевалонӣ ҳосил мешавад.

Аз рӯи нишондодҳои аз ҷониби А.А. Шлик (соли 1965) бадастовардашуда чунин бармеояд, ки хлорофилли «в» метавонад аз молекулаҳои навҳосилшудаи хлорофилли «а» ба амал ояд. Ҳамаи протсесҳои шарҳодашуда (аз протсеси ҳосилшавии КАЛ сар карда, то протсеси ҳосилшавии хлорофилли «а») дар хлоропластҳо мегузаранд. Аломатҳои аввалини пайдошавии ранги сабзи растаниҳои дар торикӣ парваришёфтаистода ҳанӯз дар лаҳзаҳои аввали ба муддати 2-4 соат дар равшанӣ нигоҳ доштани онҳо, мушоҳида мегардад.

Ҳосиятҳои физикӣ ва химиявии хлорофиллҳо. Хлорофилли «а» дар ҳолати сахтӣ аз худ пайвастагии аморфӣ дорои ранги кабудӣ сиёҳчатобро мегузорад. Нуктаи гудозиши хлорофилли «а» ба 117-120°C баробар аст. Хлорофиллҳо дар маҳлулҳои эфири этилӣ, бензол, хлороформ, атсетон, спирти этилӣ нағз ҳал шуда, дар маҳлули эфири петролейнӣ суст ҳал мешаванд ва дар об тамоман ҳал намешаванд. Маҳлули хлорофилли «а» дар эфири этилӣ ранги кабудӣ сабзчатоб ва маҳлули хлорофилли «в» ранги зарди сабзчатобро ҳосил мекунад. Дараҷаҳои максими фурубарии хлорофиллҳо дар қисмати сурхи спектри равшанӣ дар ҳудуди 660-663 нм ва дар қисмати кабуд дар ҳудуди 428-430 нм меҳобанд (расми 5). Нишондиҳандаҳои максими фурубарии хлорофилли «в» дар қисмати сурху кабудӣ спектри равшанӣ ба 642-644 ва 452-455 нм баробар аст. Хлорофиллҳо дар маҷмӯъ рангҳои бунафш ва зарди равшаниро нисбатан суст фуру бурда, рангҳои сабзу инфрасурхро тамоман фуру намебаранд.

Фурубарии қисмати кабуду бунафши равшанӣ аз ҷониби хлорофиллҳо ба мавҷудияти системаи бандҳои конюгатӣ ва дучандаи дар ҳалқаи порфиринӣ ҷойгиршуда асоснок карда мешавад. Шиддатнокии аз ҳама баланди фурубарии қисмати сурхи спектри равшанӣ ба гидрогеннок гардидани бандҳои дучандаи атомҳои С₇ ва С₈-уми ҳалқаи IV-уми пиролӣ (ин ҳолат ҳангоми табдилёбии про-



Расми 5. Спектри фурубарии пигментҳои пластидаҳо

тохлорофиллид ба хлорофилл рух медиҳад) ва мавҷуд будани атоми магний дар ҳалқаи порфиринӣ вобастагӣ дорад.

Айнан ҳамин гуна шароитҳо боиси паст шудани шиддатнокии фурубарии қисматҳои зард ва сабзи спектри равшанӣ аз ҷониби молекулаи хлорофилл гаштаанд. Ҳангоми коркарди молекулаи хлорофилл тавассути кислота атоми магний ба протонҳо иваз шуда, дар натиҷа феофитин ҳосил мешавад. Феофитин дорои ранги бӯрии сабз буда, қисмати сурхи спектри равшаниро хеле суст фуру мебарад. Баръакс, дар натиҷаи гидролизи молекулаи хлорофилл дар зери таъсири ишқорҳо аз таркиби он кандашавии думчаи фитоли ва спирти метили ба амал омада, спектри фурубарии хлорофилл бетағйир мемонад. Бинобар ин, хлорофиллин ва хлорофилл хосиятҳои спектралӣ якхела доранд.

Ҳолати максимуми фурӯбарии спектралӣи молекулаи хлорофиллҳо аз табиати моддаи ҳалкунанда, таъсири мутақобилаи молекулаи хлорофилл бо чарбҳо, сафедаҳо ва ё молекулаҳои дигари хлорофиллӣ вобастагӣ дорад.

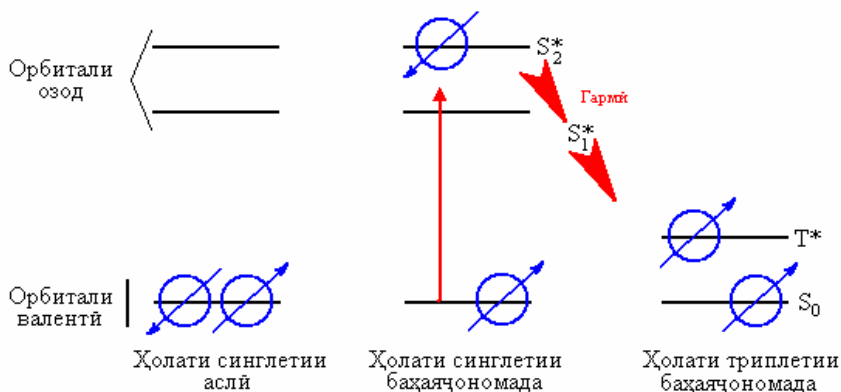
Молекулаҳои хлорофиллҳои агрегатӣ (хлорофиллҳои тавассути пленкаҳои саҳт пӯшидашуда ва ё дар таркиби хлоропластҳо мавҷудбуда) дорои максимумҳои фурӯбарии нурҳои дарозмавҷи равшанӣ (то 680 нм) мебошанд.

Маҳлули хлорофиллҳо дар ҳалкунандаҳои қутбнок қобилияти флуорессенсӣ (нурафканӣ) зоҳир мекунад. Масалан, дар таркиби эфири этилӣ *хлорофилли «а»* флуорессенсияи рубинӣ-сурхӣ дорои максимуми 668 нм ва *хлорофилли «в»* дорои максимуми фурӯбарии 648 нмро зоҳир мекунад. Мувофиқи қоидаи Стокс максимумҳои флуорессенсӣ нисбат ба максимуми фурӯбарии қисмати дарозмавҷи равшанӣ майл мекунад. Хлорофилли агрегатӣ ва хлорофилли дар ҳолати аслӣ (дар таркиби барги зинда) қарордошта флуорессенсияро суст мегузaronанд.

Маҳлули хлорофиллҳо, ҳамчунин, қобилияти фосфорессенсӣ низ доранд. Максимуми фосфорессенсияи хлорофиллҳо дар қисмати инфрасурхи спектри равшанӣ ҳобидааст.

Механизми протсесҳои флуорессенсия ва фосфорессенсия дар мисоли хлорофилл хуб омӯхта шудаанд. Ҳолатҳои нисбатан устувори атом ва молекулаҳо чун ҳолатҳои муайян қарда шудаанд, ки ҳангоми ҷой доштани онҳо электронҳои валентнок дараҷаҳои энергетикӣи пастаринро ишғол намуда, аз рӯйи Принципи Паулі (дар як орбита мавҷуд будани на зиёда аз ду электронҳои дорои спинҳои антипараллелӣ) ҷойгир шудаанд. Дар чунин ҳолат қарор доштани молекулаҳо ҳолати синглетии аслӣ (S_0) меноманд (расми 6).

Ҳолати синглетии аслӣ ҳолатест, ки ҳангоми ҷой доштани он ҷамъи спинҳо (вектори лаҳзаҳои магнитӣ)-и ҳамаи электронҳои молекулаҳо ба сифр (0) баробар аст.

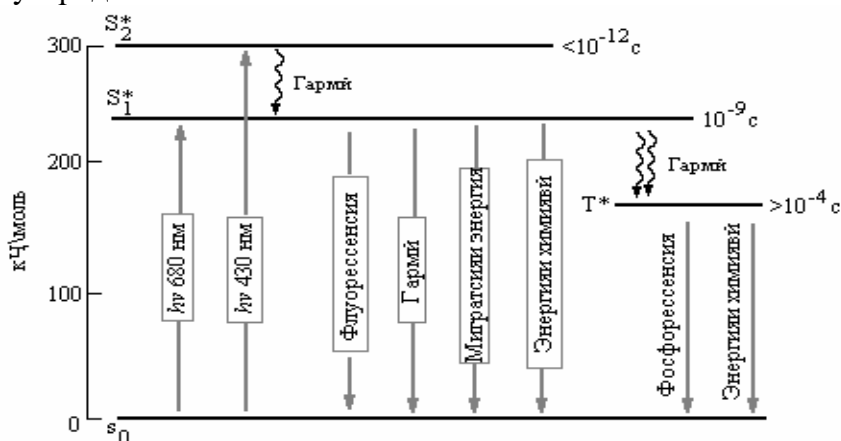


Расми 6. Накшаи дараҷаҳои энергетикӣ электронҳо дар молекулаи дар ҳолатҳои синглетии аслӣ (S_0) ва баҳаяҷономада қарордошта: Тавзеҳ: ҳолатҳои синглетии баҳаяҷономада (S_1^* ва S_2^*) – ду электрони тоқи дорои спинҳои муқобил; ҳолати триплетии баҳаяҷономада (T^*) – ду электрони тоқи дорои спинҳои параллелӣ

Вақте ки молекула кванти равшаниро фурӯ мебарад, дар натиҷа электронҳои он ба дараҷаҳои нисбатан баландтари орбиталии озод мегузаранд. Агар дар электрони бо ин роҳ фаъолгардида самти ҳаракати спин нигоҳ дошта шавад, он гоҳ молекула ба ҳолати синглетии фаъол (S^*) мегузарад. Агар ҳангоми гузаштани электрон ба ҳолати нисбатан баланди орбиталӣ (энергетикӣ) спини он самти дигар гирад, он гоҳ чунин ҳолати фаъолгардии молекуларо ҳолати триплетӣ (T^*) меноманд.

Якбора аз ҳолати синглетии аслӣ (S_0) ба ҳолати триплетӣ (T^*) гузаштани электрон ҳодисаи қариб имконпазир аст. Чунки барои рух додани ин ҳодиса бояд мавҷегирии спинҳо мусоидат намоёнд. Ҳамин тавр, гузаштани электрон аз ҳолати синглетии аслӣ (S_0) ба ҳолати нисбатан баланди орбиталӣ дар натиҷаи фурӯбарии кванти равшанӣ ба хатти рости дар спектри фурӯбарӣ ҳосилшаванда мусоидат мекунад.

Фурӯбарии кванти ранги сурхи равшанӣ аз ҷониби хлорофилл боиси гузаштани электронҳо аз ҳолати синглети аслӣ (S_0) ба ҳолати синглети фаъол (S_1^*) мегардад (расми 7). Ҳангоми фурӯбарии кванти ранги кабуд (қисмати дорои дараҷаи баландтарӣ энергетикӣ)-и равшанӣ, электрон ба ҳолати боз ҳам баландтари орбиталӣ (S_2^*) мегузарад.



Расми 7. Ҳолати энергетикӣ молекулаи хлорофилл ва роҳҳои истифодабарии энергияи электронҳои баҳаяҷономада

Тавзеҳ: Рақамҳо давомнокии ҳолати ба ҳаяҷон омадани молекулаҳоро ифода мекунанд.

Роҳҳои ба ҳолати синглети аслӣ (S_0) баргаштани молекулаи хлорофилл гуногун мебошанд:

-аз даст додани як қисми энергия дар шакли гармӣ (гузаштан аз ҳолати синглети S_1^* ба ҳолати синглети аслӣ - S_0), яъне аз рӯйи қоидаи Стокс молекулаи хлорофилл кванти энергияи фурӯбурдаи равшаниро таҳти мазмуни флуоресценсия инъикос менамояд. Чӣ тавре ки қайд карда шуд, хлорофилли «а» равшаниро дар қисмати сурх ва кабудии спектри он фуру бурда, флуоресценсияро танҳо таҳти ранги сурхи спектри равшанӣ мегузаронад. Даври ҳаётии ҳолати синглети электрон (лаҳзаи дар ҳолати синглети қарор доштани электрон) аз 10^{-13} то 10^{-9} с-ро дар бар мегирад;

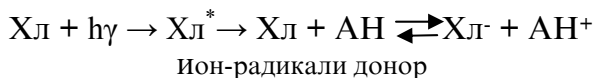
-роҳи дигари харчи энергияи равшани аз ҷониби молекулаи хлорофилл фурубурдашуда дар гузаштани электронҳо аз ҳолати синглетӣ (S_2^*) ба ҳолати триплетӣ (T^*) ифода мегардад. Чунин тарзи гузариши молекулаи хлорофилл аз дараҷаи баландтари энергетикӣ ба дараҷаи нисбатан пасттари энергетикӣ бо харчи энергия дар шакли гармӣ ба амал меояд. Лекин, дар ин маврид нурафканӣ аз ҷониби молекулаи хлорофилл рӯй наметад. Даври ҳаётии ҳолати триплетӣ (T^*) нисбат ба ҳолати синглетӣ (S_2^*) дарозтар ($>10^{-4}$ с) мебошад. Аз ҳолати триплетӣ (T^*) ба ҳолати синглетии аслий (S_0) гузаштани молекулаи хлорофилл нисбат ба флуорессенсия бо инъикосгардии нурҳои боз ҳам дарозмавҷи равшанӣ ба анҷом мерасад. Чунин нурафканӣ *нурафканиши нисбатан суст ё фосфорессенсия* номида мешавад;

-дар охир, энергияи равшани аз ҷониби молекулаи хлорофилл фурубурдашуда метавонад дар рафти амалӣ гардидани реаксияҳои фотохимиявӣ харҷ гардад. Дар чунин ҳолатҳо протсессҳои флуорессенсия ва фосфорессенсия ба амал намеоянд.

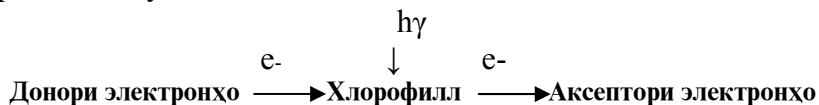
Соҳти дар протсеси эволюсионӣ интиҳобгардидаи молекулаи хлорофилл барои иҷро намудани нақши сенсабилизаторӣ ҳангоми гузаштани реаксияҳои фотохимиявӣ дар байни тамоми пигментҳои боқимонда пурра мутобиқат мекунад. Ба таркиби он 18 π -электронҳои делокализатсияшуда (электронҳое, ки дар формулаи структури молекулаи хлорофилл чун 18 аъзои ҳалқаи конюгатии бандҳои дучанда омадаанд) дохил мешаванд. Онҳо ҳангоми фурубарии кванти нурҳои равшанӣ ба молекулаи хлорофилл қобилияти ба осонӣ ғайбгардиро мебахшанд.

Ҳанӯз К.А. Тимирязев пешниҳод намуда буд, ки молекулаи хлорофилл қобилияти оксиду барқароршавиро зоҳир мекунад. Ҳамин тариқ, реаксияи дар зери таъсири равшанӣ барқароршавии молекулаи хлорофилл аввалин бор дар таҷрибаҳои А.А. Красновский (соли 1948) мушоҳида карда шудааст. Ӯ нишон додааст, ки молекулаи хло-

рофилли дар пиридин ҳалкардашуда дар шароитҳои анаэробӣ дар зери таъсири равшанӣ тавассути кислотаи аскорбинӣ барқарор мешавад. Дар натиҷа шаклҳои барқароршуда (сурх)-и молекулаи хлорофилл (шаклҳои дорои максимумҳои фурӯбарии равшанӣ таҳти дарозии мавҷи 525 нм) ҳосил мегарданд:



Ин протсес ҳангоми қатъ гардидани таъсири равшанӣ хусусияти баргардандагӣ зоҳир мекунад. Молекулаи хлорофилли дар зери таъсири равшанӣ барқароршуда метавонад аксепторҳои гуногуни электронҳоро барқарор гардонад. Айнан, дар ҳамон системаи модуль, ҳангоми ба он ҳамроҳ намудани аксептори электронҳо, хлорофилл дар зери таъсири равшанӣ чун сенсабилизатор ба ромад мекунад:



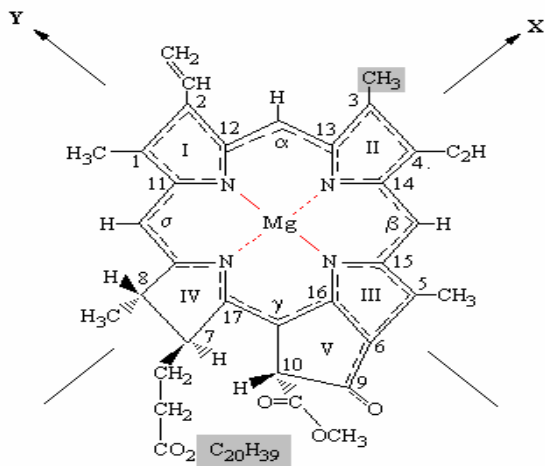
Бевосита дар чунин шароитҳо барқароршавии NAD^+ , рибофлавин, хинон, Fe^+ , оксиген ба амал меояд. Ин реаксияро «реаксияи Красновский» номидаанд. Ҳамин тавр, молекулаи хлорофилл на танҳо чун аксептори аввалии электронҳо, ҳамчунин чун донори аввалии электронҳо низ ба ромад мекунад.

Аз ин гуфтаҳо чунин бармеояд, ки молекулаи хлорофилл, бинобар доштани хусусиятҳои хоси сохторӣ ва физико-химиявӣ, се вазифаи муҳимро иҷро мекунад:

- 1) ба таври интихобӣ фурӯ бурдани равшанӣ;
- 2) захира намудани энергияи равшании фурӯбурда дар шакли электронҳои фаъолгардида;
- 3) табдили фотохимиявии энергияи дар шакли электронҳои фаъолгардида захирашуда ба энергияи хи-

миявии пайвастагиҳои дар зери таъсири равшанӣ оксидшуда ва барқароршуда;

Барои иштирок намудани молекулаи хлорофилл дар протсеси фотосинтез мавқеи ниҳоят муҳимро ташаққули фазоии он ишғол менамояд. Ҳалқаи магний-порфиринии молекулаи хлорофилл аз худ пластинкаи ҳамвори дорои ғафсии 0,42нм ва масоҳати 1нм²-ро меғузорад, ки қисмати гидрофилии молекулаи хлорофилл ба шумор меравад. Боқимондаи алифатикии думчаи фитоли (дорои дарозии 2нм) дар якҷоягӣ бо ҳалқаи порфиринӣ кунҷ (кутб)-и гидрофобиро ҳосил мекунанд. Молекулаи хлорофилл бо қисмати гидрофобии худ метавонад бо мембранаҳои сафедавӣ ва ҷарбӣ таъсири мутақобила дошта бошад (расми 8).



Расми 8. Ташаққули фазоии молекулаи хлорофилли *b*

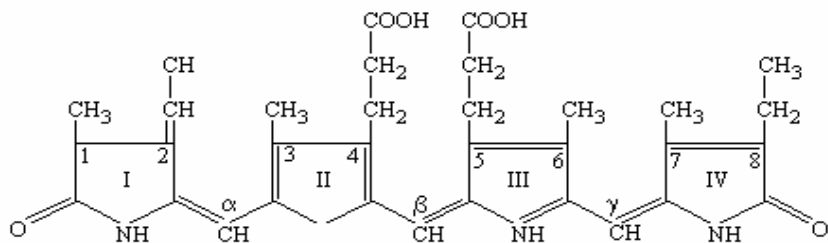
Обсабҳои сабз (сианобактерияҳо), обсабзҳои сурхи баҳрӣ ва баъзе намояндагони криптомонадаҳо дар баробари доштани молекулаи хлорофилли «а», ҳамчунин, дорои пигментҳои гурӯҳи дигар – фикобилинҳо низ мебошанд.

Намояндагони аз ҳама паҳншудатарини фикобилинҳо фикоэритробилин ва фикосианобилин мебошанд.

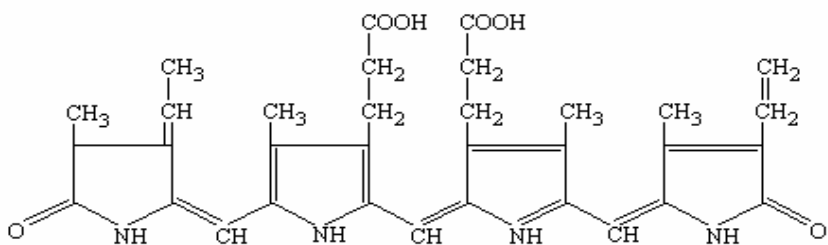
Фикоэритробилин, одатан, ба миқдорҳои зиёд ба таркиби обсабзҳои сурх дохил шуда, ба онҳо ранги хоса мебахшад. Фикосианобилин бештар дар таркиби обсабзҳои кабуду сабз ҳосил мешавад.

3.2. Фикобилинҳо

Сохт ва хосиятҳои фикобилинҳо. Фикобилинҳо аз ҷиҳати сохт ба таркиби пигментҳои талха – билинҳо дохил мешаванд. Мафҳуми фикобилин ифодагари мазмуни «*phycos*» - обсабз ва «*bilis*» - талха мебошад. Намояндаи ин гурӯҳи пигментҳо дар организми ҳайвонот билирубин меноманд.



фикосианобилин



фикоэритробилин

Фикобилинҳо пайвастагҳои тетраполиии дорои занҷири кушода ва системаҳои конюгатии бандҳои ду ва якҷанда мебошанд. Дар таркиби молекулаи онҳо атоми магний ва думҷаи фитолий мушоҳида карда намешавад. Дар молекулаи фикобилинҳо ҳалқаҳои I ва IV-уми пиролӣ

ба худ яктогӣ гурӯҳҳои карбони́ро пайва́ст намудаанд. Ба таркиби ҳалқаҳои пироли́и молекулаи фико́билинҳо радикалҳои зерин дохил шудаанд: 4 радикалҳои метилӣ (гурӯҳҳои метили́и ба атомҳои C_1 , C_3 , C_6 ва C_7 павастшуда), радикали винилӣ (ба атоми C_2 пайвастшуда), радикали этилӣ (ба атоми C_8 пайвастшуда) ва ду боқимондаҳои кислотаи пропионӣ (ба атомҳои C_4 , C_5 пайвастшуда).

Фико́билинҳо гурӯҳҳои хромофории фико́били-протеинҳо (сафедаҳои глобули́нӣ) ба шумор мераванд. Фико́билинҳо ба се гурӯҳи асосӣ чудо мешаванд: 1) фико-эритринҳо-сафедаҳои сурхи дорои максимумҳои фуру́барии 498-568нм; 2) фикосианҳо-сафедаҳои кабуду осмон-ранги дорои максимумҳои фуру́барии 595-630нм; 3) алло-фикосианинҳо - сафедаҳои кабудӣ дорои максимумҳои фуру́барии 585-685нм. Тамоми ин хромопротеинҳо қобилияти флуоресценсионӣ (нурафканӣ)-ро таҳти дарозии мавҷии 585-578нм зоҳир мекунанд.

Фико́билинҳо дар об нағз ҳал шуда, дар фико́били-сомаҳо (грануллаҳои дар сатҳи берунаи ламеллаҳои фото-синтезкунанда ҷойгиршуда)-и ҳуҷайраи обсабзҳо ҳал намешаванд.

Аҳамияти фико́билинҳо. Максимуми фуру́барии фико́билинҳо дар байни ду максимуми фуру́барии молекулаи хлорофилл (дар қисматҳои зарди сурхчатоб ва зарди сабзчатоби спектри равшанӣ) ҳобидааст. Барои дуруст дарк кардани мазмуни чунин мавқеъгирии максимуми фуру́барии фико́билинҳо зарур аст, ки хосиятҳои оптикӣ оби муқаррариро ёдовар шавем. Муайян карда шудааст, ки об пеш аз ҳама нурҳои дарозмавҷи қисми аёншавандаи спектри равшанӣ ро фуру мебарад. Дар баҳру укёнусоҳ нурҳои сурхи равшанӣ дар жарфо (чуқури)-ҳои беш аз 34м, нурҳои зард дар жарфо (чуқури)-ҳои беш аз 177м, нурҳои сабз дар жарфо (чуқури)-ҳои беш аз 322м ва дар охир, нурҳои кабуд ва бунафши спектри равшанӣ, дар жарфо (чуқури)-ҳои беш аз 500м нопадид мегарданд. Дар асоси ҷой доштани чунин тағйирёбии сифатии нурҳои равшанӣ дар баҳру укёнусоҳ, обсабзҳо бо тартиби зайл

пахн шудаанд: дар қисмати болоии об обсабзҳои сабз, поёнтар аз онҳо обсабзҳои кабуду сабз ва пас аз онҳо обсабзҳои сурх ҷойгир шудаанд. Ҷойгиршавии обсабзҳоро аз рӯи чунин хусусият В.Т.Энгелман ҳодисаи «*мутобиқшавии хроматикии комплементарнок*» номидааст. Ў дар асоси мушоҳидаҳои хеш (солҳои 1881-1884) муайян намулдааст, ки шиддатнокии захиракунии CO_2 аз ҷониби обсабзҳои дорои рангҳои ҳархела бевосита ба максимумҳои фурубарии системаи пигментиҳои онҳо алоқамандӣ дорад. Олими рус Н.М. Гайдуков (соли 1903) ба таври таҷрибавӣ (эксперименталӣ) нишон додааст, ки ҳангоми дар зери таъсири қисмҳои гуногуни аёншавандаи спектри равшанӣ нигоҳ доштан ва ё парвариш намудани обсабзҳои кабуду сабз (*Oscillaria sancta*) тани онҳо ранги комплементарӣ (иловагӣ)-ро ҳосил мекунад. Дар ҳолати ба онҳо бо қисмати сабзи спектри равшанӣ таъсир расондан, ранги обсабз ба ранги зарди сурхчатоб иваз мешавад. Дар натиҷаи таъсир намудан бо қисмати сурхи спектри равшанӣ ранги обсабз сабз мегардад. Дар давраи ҳозира муайян карда шудааст, ки тағйирёбии ранги хучайраҳои обсабзҳо аз ҳолати тағйирёбии синтези фикобилинҳо (пигментҳои дар рафти фотосинтез иштироккунанда) вобастагӣ дорад. Ҳамин тариқ, фикобилинҳо дар таркиби хучайраҳои обсабзҳо пигментҳои иловагӣ мебошанд, ки вазифаи хлорофилли «в» (вазифаи маҷмӯаи ҷамъкунандаи энергияи равшанӣ)-ро иҷро мекунанд. Тақрибан 90%-и энергияи равшанӣ аз ҷониби фикобилинҳо фурубурда ба хлорофилли «а» пешкаш карда мешавад. Ҳодисаи мутобиқшавии хроматикии комплементарнок ба тамоми намудҳои обсабзҳои кабуду сабз ва сурх хос мебошад. Дар мисоли аксари намудҳои ин обсабзҳо мутобиқшавӣ ба тағйирёбандагии таркиби спектри равшанӣ бевосита аз тағйирёбиҳои миқдорӣ ва таркибии хлорофилли «а» вобастагӣ дорад.

Дар таркиби обсабзҳо ба ғайр аз фикобилинҳои дар протсеси фотосинтез иштироккунанда ҳамчунин фикобилинҳои низ мавҷуд мебошанд, ки дар протсеси фотосинтез

иштирок намекунанд; масалан, фитохром пайвастагӣе мебошад, ки чун фоторетсептор муайян карда шуда, рангҳои сурх ва сурху зарди қисми аёншавандаи спектри равшаниро фурӯ мебарад. Фитохром дар ҳуҷайраи обсабзҳо вазифаи танзимкунамандаро иҷро мекунад.

3.3. Каротиноидҳо

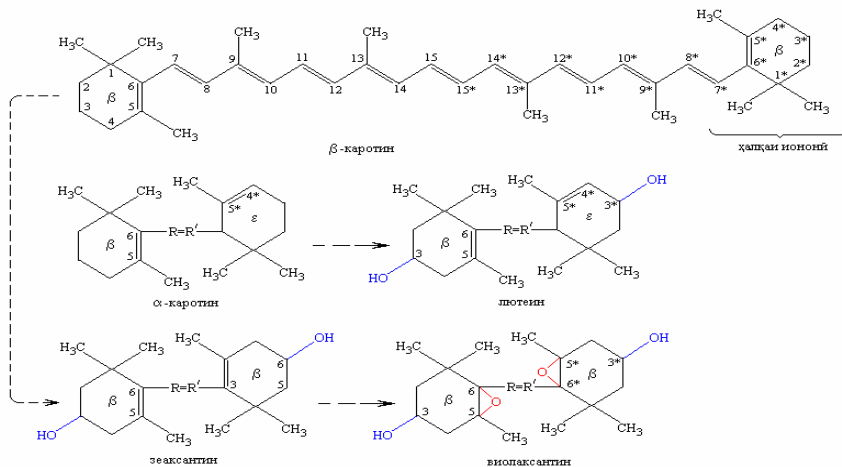
Каротиноидҳо пигментҳои ранга (зард, норинҷӣ ва сурх)-и хлоропластҳои ҳуҷайраҳои растаниҳо мебошанд. Онҳо ба таркиби пластидаҳои ҳуҷайраҳои узв ва ё сохторҳои ғайрисабзи организми растанӣ (масалан, ба таркиби решамаваи сабзӣ) дохил мешаванд. Бинобар дар таркиби барги сабз мавҷуд будани миқдори зиёди хлорофиллҳо, каротиноидҳо намоён нестанд. Лекин, дар фасли тирамоҳ, дар натиҷаи ҳодисаи «хлороз» (вайроншавии молекулаи хлорофилл) дар таркиби барг каротиноидҳо ниҳоят хуб намудор мешаванд. Аз ин рӯ, ранги барг ҳархела (ранга) менамояд. Пайдошавии рангҳои зард ва бунафш дар таркиби баргҳо дар фасли тирамоҳ мавҷудияти каротиноидҳоро бори дигар собит менамояд. Каротиноидҳо дар таркиби бактерия ва занбӯруғҳо низ ҳосил мешаванд. Танҳо организмҳои ҳайвонот қобилияти синтез намулдани каротиноидҳоро надоранд. Дар давраи ҳозира 400 номгӯӣи ин гурӯҳи пигментҳо муайян карда шудаанд.

Сохт ва хусусиятҳои каротиноидҳо. Таркиби воҳиди (элементарӣ)-и каротиноидҳоро Вилштеттер муайян намудааст. Солҳои 1920-1930 сохти пигментҳои асосии гурӯҳи каротиноидҳо кашф гардидааст. Соли 1950 дар лабораторияи П. Каррера каротиноидҳо ба таври сунъӣ синтез карда шудаанд. Ба каротиноидҳо се гурӯҳи пигментҳоро мансуб медонанд: 1) каротинҳо ($C_{40}H_{56}$) - *пигментҳои норинҷӣ ва сурх*; 2) ксантофиллҳо ($C_{40}H_{56}O_4$) - *пигментҳои зард*; 3) кислотаҳои каротиноидӣ - маҳсулоти дар рафти оксидшавии каротиноидҳо ҳосилшуда ва дорои занҷири карбонии нисбатан кӯтоҳу гурӯҳи карбоксилӣ,

масалан: $C_{40}H_{56}O_4$ – кросетин, пайвастагии дорои гурӯҳи функционалии $-COO$.

Каротин ва ксантофиллҳо дар маҳлули хлороформ, бензол, сулфиди гидроген ва атсетон, ҳамчунин, дар маҳлули спиртҳои петролейнӣ ва эфири диэтилий нағз ҳал шуда, дар маҳлули спиртҳои метанол ва этанол қариб ки ҳал намешаванд. Ксантофиллҳо дар маҳлули спиртҳо нағз ҳал шуда, дар маҳлули эфири петролейнӣ ҳал намешаванд.

Ҳамаи каротиноидҳо пайвастагиҳои полиенӣ мебошанд. Ду гурӯҳи аввали онҳо (каротинҳо ва ксантофиллҳо) аз 8-тоӣ боқимондаҳои изопренӣ иборат мебошанд, ки онҳо занҷири конюгатии бандҳои дучандаро ҳосил намудаанд. Каротиноидҳо асиклӣ (алифатикӣ), моно ва бисиклӣ шуда метавонанд. Ҳалқаҳои дар қисмати нӯгии молекулаи каротиноидҳо мавҷудбуда, ионҳои ҳосилавӣ ном доранд (расми 9).



Расми 9. Формулаҳои сохтории каротиноидҳо ва пайдарҳамии табиلىбии онҳо

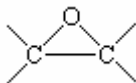
Мисоли каротиноиди асиклӣ – *ликотин* ($C_{40}H_{56}$) каротини асосии баъзе намуди меваҳо, аз ҷумла каротини памидор ва бактерияҳои пурпурӣ ба шумор меравад.

β -каротин дорои ду ҳалқаи β -ионӣ (ҳалқаҳое, ки дар онҳо банди дучанда дар байни атомҳои C_5 ва C_6 ҷойгир

шудаанд) мебошад. Дар натиҷаи гидролизи β -каротин дар қисмати банди дучандаи марказӣ ду молекулаи витамини А (ретинол) ҳосил мешавад.

α -каротин аз β -каротин бо он фарқ мекунад, ки дар таркиби он яке аз ҳалқаҳо β -ионӣ ва дигаре ϵ -ионӣ (ҳалқае, ки дар он банди дучанда дар байни атомҳои C_4 ва C_5 ҷойгир шудааст) мебошанд.

Ксантофиллҳои лютеин ҳосилаи α -каротин ва зеаксантин ҳосилаи β -каротин доништа шудаанд. Ҳалқаҳои ионии ин ксантофиллҳо дорои яктогӣ гурӯҳи гидроксилӣ мебошанд. Пайвасти иловагии ду атоми оксиген ба банди дучандаи дар байни атомҳои C_5 ва C_6 ҷойгиршуда (гурӯҳи эпоксидӣ):



дар молекулаи зеаксантин боиси ҳосилшавии виолаксантин мегардад. Фаҳмиши «виолаксантин» мазмуни ҷудошавии ин пайвастагиро аз таркиби гулбаргҳои гули *Viola tricolor* – чашмакони Анюта ифода мекунад. Зеаксантин аввалин бор аз таркиби дони ҷуворимаққа *Zea mays* ба даст оварда шудааст. Лютеин бошад, калимаи латинии *luteus* – зардро ифода мекунад. Худи лютеин дар таркиби зардии тухми паррандаҳо бештар мавҷуд аст. Ба изомери нисбатан оксидшудаи лютеин *фукоксантин* $C_{40}H_{60}O_6$ – ксантофили асосии обсабзҳо дохил мешавад. Каротиноидҳои асосии пластидаҳои растанӣҳои дараҷаи олӣ ва обсабзҳо *β -каротин*, *лютеин*, *виолаксантин* ва *неоксантин* доништа шудаанд. Синтези каротиноидҳо аз асетил СоА оғоз гардида, ба воситаи кислотаи мевалонӣ, геранилгеранилпирофосфат то ликопин, ки асосгузори тамоми каротиноидҳои боқимонда мебошад, ба амал меояд. Синтези каротиноидҳо дар торикӣ мегузарад. Лекин, дар зери таъсири равшанӣ шиддатнокии синтези онҳо баланд мегардад. Спектри фурӯбарии каротиноидҳо бо ду хатти дар рангҳои бунафшу кабуд ва кабуд (аз 400 то 500нм) мавҷудбуда асоснок мегардад. Микдор ва ҳолати максимум-

ҳои фурубарии онҳо аз рӯйи системаҳои конюгатии бандҳои дучанда муайян карда мешаванд. Дар натиҷаи зиёдшавии миқдори чунин бандҳо максимуми фурубарӣ бо қисмати дарозмавҷи равшанӣ омехта мешавад.

Каротиноидҳо чун хлорофиллҳо бо сафедаҳо ва ҷарбҳои мембранаҳои фотосинтетикӣ ба таври ковалентӣ пайваست нестанд.

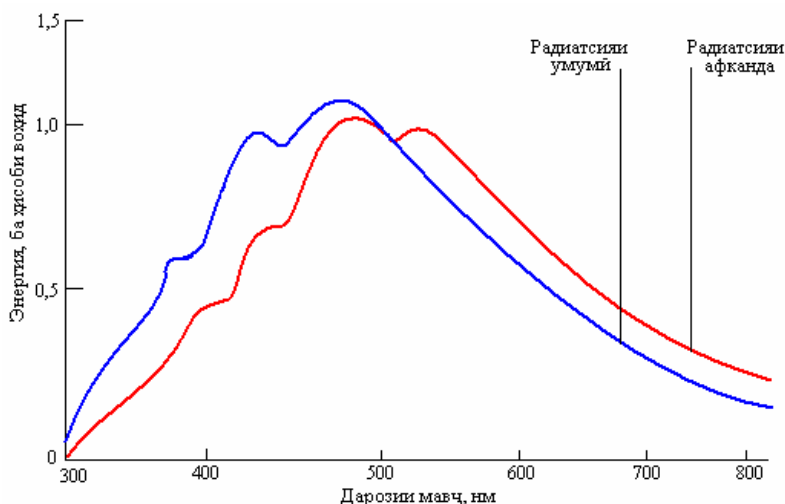
Мавқеи каротиноидҳо дар протсеси фотосинтез.

Каротиноидҳо ҷузъ (компонент)-ҳои муҳими системаи пигментҳои тамоми организмҳои фотосинтезкунанда ба шумор мераванд. Онҳо дар организмҳо якҷанд вазифаи муҳимро иҷро меkunанд: 1) фурубарии энергияи равшанӣ ба сифати пигментҳои иловагӣ (ёрирасон); 2) ҳифз намудани молекулаи хлорофилл аз протсеси оксидшавии барнагарданда дар зери таъсири равшанӣ.

Тахмин карда шудааст, ки каротиноидҳо дар протсеси мубодилаи оксигении фотосинтез низ иштирок менамоянд.

Аҳамияти бузург доштани каротиноидҳо чун пигментҳои иловагӣ (пигментҳои фурубарандаи нурҳои офтоб дар қисматҳои кабуду бунафш ва кабудӣ спектри равшанӣ) ҳангоми афканиши энергияи равшанӣ (спектри умумии нурҳои радиатсионии Офтоб) ба сатҳи Замин муайян карда мешавад. Чӣ тавре ки дар расми 10 нишон дода шудааст, максимуми фурубарии нурҳои радиатсионии ин пигмент ба қисматҳои кабуду осмонранг ва сабзии спектри равшанӣ (таҳти дарозии мавҷии 480-530нм) мувофиқат мекунад.

Дар шароитҳои табиӣ ҷамъи умумии нурҳои радиатсионии Офтоб аз ҷараёнҳои нурҳои радиатсионии рост (ба таври амудӣ) ба сатҳи Замин паҳншаванда ва аз ҷараёни нурҳои дар атмосфера (фазаи коинот) афканда ибo-



Расми 10. Паҳншавии энергия дар спектри радиатсияи умумӣ ва афканда дар рӯзҳои софу бегубори ҳаво

рат мебошад. Афкандагии чараёни нурҳои радиатсионии Офтоб дар атмосфера ба мавҷуд будани ҳиссачаҳои аэрозоли (қатраҳои об, чангҳо ва ғайра) вобастагӣ дорад. Таркиби спектралӣ чамъи нурҳои радиатсионӣ (нурҳои дар ҳудуди 350-800 нм ҳобида)-и Офтоб ҳангоми софу бегубор будани ҳаво дар давоми рӯз қариб ки тағйир намеёбад. Чунин ҳолат бо он асоснок карда мешавад, ки зиёдшавии ҳисса (миқдор)-и афкандагии нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ дар таркиби чамъи умумии нурҳои радиатсионии Офтоб, ҳангоми пас аз субҳ баромадани он (расми 25) боиси афкандагии онҳо дар фазои кушоди коинот мегардад. Бевосита, дар ҳамин вақт ба таркиби нурҳои дар фазои кушоди коинот паҳншаванда миқдори зиёди нурҳои кабуду бунафш дохил мешаванд. Дар атмосфераи Замин, одатан, нурҳои кӯтоҳмавҷи равшанӣ паҳн шудаанд. Аз ин рӯ, ҳангоми ҷой доштани чунин ҳолатҳо осмон ранги кабудро мегирад.

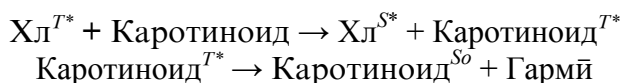
Ҳангоми пастшавӣ ва ё қатъ гардидани афкандагии нурҳои радиатсионии Офтоб ба Замин (дар рӯзҳои абрнок) ҳиссаи афкандагии нурҳои қисмати кабуду бу-

нафши спектри равшанӣ зиёд мегардад. Ин нишондиҳандаҳо мазмуни муҳим доштани таъсири нурҳои кӯтоҳмавҷи спектри равшанӣ ба организмҳои фотосинтезкунандаи дар сатҳи хушкӣ Замин паҳншуда исбот намуда, эҳтимолияти дар протсеси фотосинтез чун пигментҳои иловагӣ иштирок намудани каротиноидҳо боз ҳам дақиқтар мегардонанд. Дар асоси таҷрибаҳои моделӣ самаранокии баланди интиқол ёфтани энергияи равшанӣ тавассути каротиноидҳо ба хлорофилли «а» нишон дода шудааст. Муайян карда шудааст, ки қобилияти интиқол додани энергияи фурубурдаи равшанӣ на ба ҳамаи пигментҳо, балки танҳо ба каротиноидҳо хос мебошанд. Ба ксантофиллҳо доштани чунин хусусият хос нест.

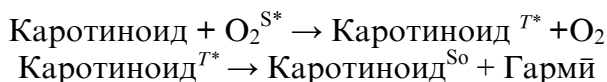
Вазифаи дигари каротиноидҳо ин вазифаи муҳофизатӣ мебошад. Натиҷаҳои таҷрибавии тавассути каротиноидҳо аз таҷзияшавӣ дар зери таъсири энергияи равшанӣ муҳофизат намудани молекулаи хлорофиллро аввалин бор Д.И. Ивановский (соли 1913) ба даст овардааст. Д.И. Ивановский дар таҷрибаҳои хеш аз маҳлулҳои дорои концентратсияи якхелаи хлорофиллӣ ва дорои концентратсияи гуногуни каротиноидӣ истифода карда, онҳоро ба роҳи омехтакунии дар найчашишаҳо ҷой медиҳад. Сипас, ҳар кадом найчашишаро ба муддати 3 соат дар равшанӣ нигоҳ медорад. Ӯ дар асоси мушоҳидаҳои хеш муайян намудааст, ки дар омехтаи маҳлулҳое, ки дар онҳо концентратсияи каротиноидҳо нисбат ба концентратсияи хлорофиллҳо баландтар буд таҷзия (вайроншавӣ)-и молекулаи хлорофилл камтар ба амал меояд ё ин ки қариб мушоҳида намегардад ва, баръакс, дар омехтаи маҳлулҳое, ки дар онҳо концентратсияи каротиноидҳо нисбат ба концентратсияи хлорофиллҳо пасттар буд таҷзияи молекулаи хлорофилл бештар ба ҷашм мерасад. Баъдтар ин натиҷаҳо ҳар чӣ бештар тасдиқи илмӣ хешро пайдо намудаанд. Ҳамин тавр, мутантҳои хламидомонадӣ, ки дар онҳо қобилияти синтезкунии каротиноидҳо нест карда шудааст, дар атмосфера дар зери таъсири равшанӣ nobуд гардида, дар торикӣ, хангоми бо тарзи гетеротрофӣ ғизо

гирифтан, фаъолияти ҳаётии хешро ниҳоят мӯътадил мегузаронанд. Дар мутанте, ки аз чуворимакка ба даст оварда шудааст қобилияти синтез кардани каротиноидҳоро надорад, дар шароитҳои аэробӣ хлорофилли нав ҳосил шуда, дар як муддати кӯтоҳ (бо суръати баланд) вайрон мешавад. Дар шароитҳои анаэробӣ бошад, дар онҳо протсеси таҷзия (вайроншавӣ)-и молекулаи хлорофилл ба амал намеояд.

Чӣ тавр каротиноидҳо молекулаи хлорофиллро аз таҷзияшавӣ (вайроншавӣ) дар равшанӣ муҳофизат мекунад? Дар давраи ҳозира нишон дода шудааст, ки каротиноидҳо ба молекулаи хлорофилли ба ҳолати фаъоли триплетӣ (T^*) гузашта таъсир расонда, онро аз протсеси оксидшавии барнагарданда нигоҳ медоранд. Дар натиҷа энергияи дар ҳолати триплетӣ азхудкардаи молекулаи хлорофилл дар шакли гармӣ хориҷ мешавад:

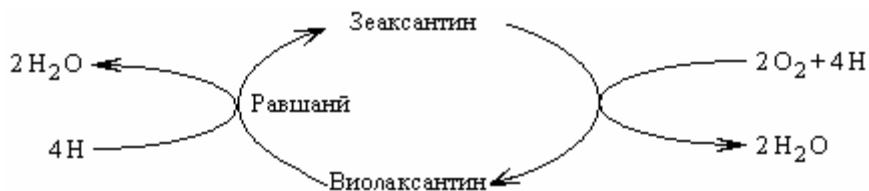


Ҳамчунин, каротиноидҳо бо молекулаи фаъолгардидаи оксиген низ таъсири мутақобила доранд, чунки оксигени фаъолгардида метавонад бо роҳҳои гайримахсус аксарияти пайвастагиҳои органикиро оксид гардонад. Каротиноидҳо бошанд, ба оксиген таъсир намуда, онро ба ҳолати аслии бармегардонанд:



Нақши каротиноидҳо дар мубодилаи оксигении протсеси фотосинтез на он қадар пурра муайян карда шудааст. Дар растаниҳои дараҷаи олий, ушнаҳо, обсабзҳои сабзу бӯрӣ протсеси дезэпонсилнокшавии ксантофиллҳо мушоҳида карда шудааст, ки он дар зери таъсири равшанӣ мегузарад.

Мисоли чунин шакли табдилёбии каротиноидҳо ҳалқаи виолаксантинӣ ба шумор меравад:



Аҳамияти ҳалқаи виолаксантинӣ то ҳол муайян нашудааст. Тахмин мекунанд, ки ин ҳалқа миқдори изофии оксигенро бартараф мекунад.

Каротиноидҳо дар организми растанӣ вазифаҳои дигарро низ иҷро мекунанд, ки онҳо ба протсеси фотосинтез алоқамандӣ надоранд.

Дар «чашмак»-ҳои ба таъсири энергияи равшанӣ ҷавобгӯяндаи организмҳои якхучайраи қамчинакдорон ва дар қисматҳои нӯгии пояи растаниҳои дараҷаи олӣ – каротиноидҳо ба равшанӣ таъсири мутақобила расонда, самти пахншавии онро муайян мекунанд. Ин ҳолат барои фототаксисҳо дар мисоли қамчинакдорон ва барои фототропизм дар мисоли растаниҳои дараҷаи олӣ ниҳоят муҳим мебошад.

Каротиноидҳо ранги гулбаргҳо ва меваҳои баъзе растаниҳоро муайян мекунанд. Ҳосилаҳои каротиноидҳо *витамины А* ва *ксантоксин* доништа шудаанд, ки чун туршии абссизинӣ (ТАБ) ва моддаҳои дигари фаъоли биологӣ таъсир мерасонанд. Хромопротеин ва родопсини дар таркиби баъзе намоёндагони бактерияҳои галофилӣ мавҷудбуда дар баробари фурӯ бурдани равшанӣ чун насосҳои ионҳои H^+ фаъолият мекунанд. Гурӯҳи хромофори бактерiorодопсин *ретинал* (*шакли алдегиди витамини А*) мебошад. Бактерiorодопсин ба родопсини анализаторҳои узвҳои босираи ҳайвонот шабоҳат дорад.

4. ДАВРАҲОИ РАВШАНӢ ВА ТОРИКИИ ФОТОСИНТЕЗ

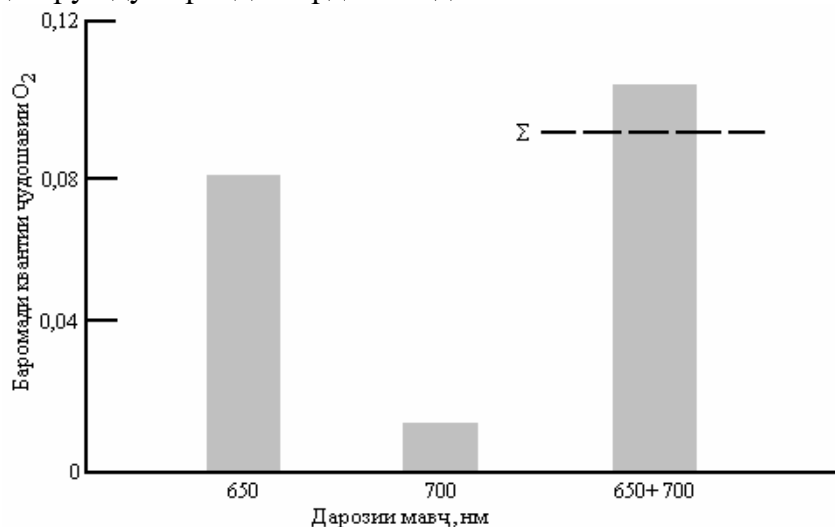
4.1. Давраи равшании фотосинтез

Фотофосфорнокшавӣ. Дар давраи равшании фотосинтез нурҳои офтоб аз ҷониби хлорофилли «а» ва дар иштироки пигментҳои иловагӣ (хлорофилли «в», каротиноидҳо, фикобилинҳо) фуру бурда мешаванд. Дар ин давра энергияи равшанӣ ба энергияи химиявии АТР ва NADP•H табдил меёбад. Ҳамаи ин протсессҳо дар мембранаҳои аз ҷиҳати **фотохимиявӣ** фаъоли хлоропластҳо амалӣ мегарданд ва дар худ системаи мураккаби реаксияҳои фотофизикӣ, фотохимиявӣ ва химиявиеро муттаҳид гардониданд, ки табиати онҳо хеле хуб омӯхта шудааст.

Ба таркиби ламеллаҳои хлоропластҳо 5 маҷмӯаи сафедавии бисёрҷузъа: маҷмӯаи равшаничамъкунанда (МРҶ), фотосистемаҳои I ва II, маҷмӯаи ситохромӣ (аз ситохромҳои B_6 ва f таркибёфта) ва маҷмӯаи АТР-азӣ (дар синтези АТР иштироккунанда) дохил мешаванд. Онҳо дар асоси ҷой доштани таъсири мутақобила фаъолият мекунанд.

Мигратсияи энергия ва нақлиёти электронҳо дар фотосинтез. Р. Эмерсон (соли 1957) аввалин олимест, ки ақидаи худро дар мавриди дар хлоропластҳо мавҷуд будани ду фотосистема баён намудааст. Ӯ натиҷаҳои илмӣ хешро дар асоси муайян намудани таъсири равшанӣ ба «баромади кванти»-и фотосинтез дар мисоли хлорелла ба даст овардааст. Таҳти мафҳуми «баромади кванти»-и фотосинтез микдори O_2 -и хориҷгардида ва ё CO_2 -и азхудкардашударо бар 1 квант энергияи фурубурдашудаи равшанӣ баробар медонанд. Нишон дода шудааст, ки хангоми ба хлорелла бо нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ (нурҳои дорои дарозии мавҷии – 660-680 нм) таъсир намудан натиҷаи ченаки «баромади квантӣ»-и фотосинтез баланд мешавад. Таъсири нурҳои қисмати сурхи спектри равшании дорои дарозии мавҷии аз ин ҳам зиёдтар ба камшавии натиҷаи «баромади квантӣ»-и фотосинтез овар-

да мерасонад. Ҳангоми бо нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ (нурҳои дорои дарозии мавҷии 700 нм) таъсир намудан протсеси фотосинтез қариб ки қатъ мегардад, ҳоло он ки нурҳои ин қисмати спектри равшанӣ аз ҷониби молекулаи хлорофилл озодона фуру бурда мешаванд. Ҳангоми ба хлорелла дар як вақт бо нурҳои дарозии мавҷашон 700 ва 650 нм-и қимати сурхи спектри равшанӣ таъсир намудан самарай умумӣ нисбат ба ҳолатҳои дар алоҳидагӣ таъсиррасонӣ хеле баланд мебошад (расми 11). Ин ҳодиса ҳодисаи «самарай баландбардорандаи Эмерсон» номида шудааст. Аз ҳамин давра инҷониб, ақидаи дар хлоропластҳо мавҷуд будани ду системаи пигменти байниҳамдигар таъсири мутақобиладошта тавлид ёфта, то ҳол рушду тараққӣ карда истодааст.



Расми 11. «Баромади квантии фотосинтез» дар мисоли обсабзи сабзи хлорелла, ҳангоми истифодабарии қисмати сурхи спектри равшанӣ таҳти дарозииҳои мавҷии гуногун

Тавзеҳ: Баландшавии «баромади квантӣ»-и фотосинтез дар зерин таъсири нурҳои иловагии сурхи спектри равшанӣ (бузургии баладбардорандаи самарай Эмерсон)

Тахмини Эмерсон дар мавриди дар хлоропластҳо мавҷуд будани ду системаи пигментӣ тасдиқи хешро дар тадқиқотҳои минбаъда пурра пайдо кардааст. Олимон та-вонистанд, ки аз таркиби мембранаи хлоропластҳо бо ёрии детергентҳо (моддаҳои сатҳӣ-фаъол, диссотсиатсия-кунандаи бандҳои гидрофобӣ) ва бо усули центрифугаку-нии дифференсиалӣ дар зичии градиенти қанд (сахароза) ё бо истифода аз усулу қоидаҳои дигар чузъҳои таркибии сафедавӣ - фотосистемаи I (ФС-I) ва фотосистемаи II (ФС-II)-ро чудо ва муайян намојанд.

Ба таркиби ФС-I ба сифати маркази реаксионии он димер (ду воҳид)-и молекулаи пигменти P_{700} (хлорофилли «а»-и дорои максимуми фурӯбарии 700 нм) ва хлорофилл-ҳои $a_{675-695}$ (чузъи антенавии ин фотосистема) дохил меша-ванд (ҷадвали1, расми 10). Аксептори аввалаи электронҳо дар ин фотосистема шакли мономери молекулаи хлоро-филли a_{695} (A_1), аксептори дуюмин – A_2 ва A_v (сафедаҳои оҳану сулфурдор – FeS) ба шумор мераванд. Маҷмӯаи ФС-I дар зери таъсири равшанӣ FeS-и дар об ҳалшаван-даро барқарор менамояд, ки дар натиҷа, ферредоксин (ФС) ҳосил ва пластоцианин (ПС) оксид мешавад.

Маҷмӯаи сафедавии ФС-II аз маркази реаксионии P_{680} (хлорофилли «а»-и дорои максимуми фурӯбарии 680 нм) ва пигментҳои антеннавӣ - хлорофиллҳои $a_{670-685}$ тар-киб ёфтааст. Аксептори аввалаи электронҳо дар ФС-II – феофитини «а» (Фф) буда, он электронҳоро ба пластохи-нони аввалин медиҳад. Минбаъд, пластохинони аввалин электронҳоро ба FeS (Q_A) ва FeS бошад, ба пластохинони дуюмин (Q_B)-и ҳамин фотосистема интиқол медиҳанд. Ба таркиби ФС-II, ҳамчунин, маҷмӯаи сафедавии S-система (оксидкунандаи молекулаи об) ва гузаронандаи электрон-ҳои Z (бо S-система пайванд ва чун донори электронҳо (e^-) барои P_{680} хизматкунанда) низ дохил мешаванд. Ин маҷмӯа бо иштироки марганес, хлор, калсий фаъолият ме-кунад. Дар ФС-II ситохроми B_{559} ҷойгир шудааст. ФС-II пластохинон (PQ)-ро барқарор, обро то ҷудошавии O_2 ва

**Ҷузъҳои занҷири нақлиёти электронҳо дар хлоропластҳо
ва иқтидорҳои муайяншудаи оксиду барқароршавии онҳо**

Аломат	Ҳосиятҳо	E'_0 , В
Фотосистемаи I:		
A_1	Шакли мономерии хлорофилли a_{695} – аксептори аввалии электронҳо дар ФС-I.	- 0,73
A_2, A_b	Сафедаҳои оҳану сулфурдор (FeS) – аксепторҳои дуумини электронҳо. Ба таркиби онҳо 4Fe ва 4S дохил мешаванд.	- 0,50...-0,55
ФД	Ферредоксин – сафедаи дар об ҳалшаванда ва дорои марказҳои аз оҳану сулфур таркибёфта:	0,42...-0,43
	$\begin{array}{c} \text{Сис.-S} \quad \quad \quad \text{S} \\ \quad \quad \quad \diagdown \quad \diagup \\ \quad \quad \quad \text{Fe} \quad \quad \quad \text{Fe} \\ \quad \quad \quad \diagup \quad \diagdown \\ \text{Сис.-S} \quad \quad \quad \text{S} \end{array}$	
FAD (редуктаза)	Ферредоксин: $NADP$ -оксидоредуктаза+FAD-и ба сифати кофермент баромадкунанда.	-0,36
$NADP^+$	Никотинамидадениндинуклеотидфосфати оксидушуда.	-0,32...-0,36
P_{700}	Хлорофилли a (димер), дорои максимуми фурубарии 700 нм – маркази реаксионӣ.	+0,40...+0,45
Маҷмӯаи ситохромҳои b_6-f:		
b_6	Сит. b_{563} (геопротейн).	-
Q_c-Q_e	Минтақаҳои пайвастшавии пластохинон ба маҷмӯаи Сит. b_6-f .	0,18...+0,1
FeS_R	Сафедаи оҳану сулфурдори Риске ($2Fe_2S$).	+0,32
Сит. F	Ситохром f – геопротейн.	+0,365...+0,400
Пс	Пластосианин – сафедаи дар об ҳалшавандаи мисдор, гузаронандаи электрон.	+0,37
Фотосистемаи II:		
S	Маҷмӯаи сафедавии пайвасткунандаи H_2O ва ҷудокунандаи O_2 . Маҷмӯаи мазкур дар ҳар як маркази реаксионии ҳеш дорои кластерҳои аз чор атомҳои Mg иборатбуда ба шумор рафта, ба мавҷудияти ионҳои Cl^- ва Ca^{2+} эҳтиёҷ дорад.	+0,8
Z	Донори фаъоли электронҳои P_{680} махсуб ёфта, дар таркиби худ ду атоми ба ҳамдигар мустаҳкам пайвастшудаи Mn-ро доро мебошад.	+0,8
P_{680}	Хлорофилли a -и дорои максимуми фурубарии 680 нм – маркази реаксионӣ.	+1,12
Сит. B_{559}	Геопротейн.	+0,365...+0,400
Фф	Феофитин a – аксептори аввалии электронҳо дар ФС-II.	-0,61
Q_A	Пластохинони аввалии ФС-II, ки бо атоми оҳан пайваст мебошад.	-0,13...-0,30
Q_B	Пластохинони дуумини ФС-II (қойи пайвастшавии PQ).	-0,01
PQ/PQH ₂	Пул (замина)-и пластохинонҳо – гузаронандаҳои дар зери таъсири ҷарбҳо ҳалшавандаи электронҳо ва H^+ .	0...+0,10

протонҳо оксид мекунад.

Ба сифати звенои пайвастукунандаи ФС-II ва ФС-I пул (замина)-и пластохинонҳо, маҷмӯаи сафедавии $B_6 - f$ ва пластосианин баромад мекунад.

Дар ҷараёни тақомул (эволютсия) ФС-I – аввал ва ФС-II баъд аз он пайдо шудаанд. ФС-I дар таркиби бактерияҳои фотосинтезкунанда мавҷуд буда, протсеси фотосинтез дар онҳо бе таҷзияшавии молекулаи об ва ҷудошавии гази O_2 (фоторедуксия) мегузарад. Дар чунин ҳолатҳо вазифаи донори электронҳоро дар давраи равшании фотосинтез *пайвастагиҳои зудоксидишаванда* ба монанди H_2S , H_2 , CH_4 ва ғайраҳо иҷро мекунад.

Маҷмӯаҳои антенавӣ ва мигратсияи энергия дар системаҳои пигментӣ. Эмерсон ва Арнолд нишон додаанд, ки дар хлоропластҳои растаниҳо ба ҳар як маркази реаксионӣ аз 200 то 400 молекулаи хлорофиллҳо мувофиқат мекунад. Аксарияти ин молекулаҳо вазифаи фурубаории энергияи равшаниро иҷро намуда, онро минбаъд ба марказҳои реаксионӣ интиқол медиҳанд. Муайян карда шудааст, ки молекулаҳои хлорофиллҳои «а» ва пигментҳои иловагӣ (хлорофилли «в», каротиноидҳо, фикобилинҳо) ба таркиби маҷмӯаҳои антенавӣ ва маҷмӯаҳои равшаниҷамъкунанда (МРЧ) дохил мешаванд. Масалан, аз таркиби ламеллаҳои хлоропластҳо МРЧ-е ҷудо карда шудааст, ки он аз хлорофиллҳои «а» ва «в», (МРЧ_{а-в}), ФС-II ва маҷмӯаҳои антенавии бевосита ба таркиби ФС-I ва ФС-II дохилшаванда таркиб ёфтааст.

Дар таркиби МРЧ_{а-в} хлорофилли «а» дар 2-3 шакл (шаклҳои дорой максимумҳои фурубаории 660-675 нм), хлорофилли «в» (дорой максимуми фурубаории 650 нм) ва каротиноидҳо мавҷуд мебошанд. Ҳар як МРЧ_{а-в} аз 120 то 240 молекулаҳои хлорофиллҳоро (бо таносуби хлорофилли «а» бар хлорофилли «в», яъне, 1,2-1,4) муттаҳид мегардонад. Аз ду як ҳиссаи сафедаҳои тилакоидҳо ва қариб 60%-и миқдори умумии хлорофиллҳо дар МРЧ ҷойгир шудаанд. Хлоропластҳои обсабзҳои кабуду сабз ва сурх

хлорофилли «в» надоранд. Бинобар ин, дар онҳо вазифаи МРҚ-ро фикобилисомаҳо (ҳиссачаҳои дорои табиати фикобилинӣ) иҷро менамоянд.

Ба таркиби маҷмӯаи антенавии ФС-II 40 молекулаи хлорофиллҳои «а» (хлорофиллҳои дорои максимуми фурӯбарии 670-683 нм дар P_{680}) ва β -каротин дохил мешаванд.

Маҷмӯаи антенавии ФС-I аз хромопротеинҳо таркиб ёфтааст. Он дар таркиби худ 110 молекулаи хлорофиллҳои «а»-ро (хлорофиллҳои дорои максимуми фурӯбарии 680-685 нм-ро дар P_{700}) муттаҳид гардондааст. Аз ин миқдор 60 молекулаи хлорофиллҳо ҷузъҳои таркибии маҷмӯаи антенавии ҳуди фотосистемаро ташкил дода, 50 молекулаи боқимонда ба таркиби маҷмӯае дохил мешаванд, ки онро чун МРҚ-и ФС-I меҳисобанд. Нишон дода шудааст, ки ба таркиби маҷмӯаи антенавии ФС-I β -каротин низ дохил мешавад.

Хромопротеинҳо маҷмӯаҳои антенавие мебошанд, ки фаъолиятнокии фотохимиявӣ ва энзиматикӣ зоҳир намеkunанд. Чунки, агар ҳар як молекулаи хорофилл қобилияти табдил додани кванти фурӯбурдаи энергияи равшаниро ба реаксияҳои фотохимиявӣ доро мебуд, он гоҳ зарурияти мавҷуд будани чунин система аз байн мерафт. Муайян карда шудааст, ки лаҳзаи дар ҳолати баҳаяҷонмадаи синглетӣ қарор доштани электронҳо ба 10^{-12} - 10^{-9} с баробар аст. Ҳатто, дар зери таъсири бевоситаи нурҳои офтоб 1 кванти энергияи равшанӣ аз ҷониби молекулаи хлорофилл танҳо як маротиба ва дар давоми 0,1 с фурӯ бурда мешавад. Дар бисёр мавридҳо молекулаи хлорофилл «дар ҳолати оромӣ» қарор дорад. Бинобар ин, нақшаи фаъолият намудани пигментҳои маҷмӯаҳои антеннавӣ аз он иборат аст, ки онҳо кванти энергияи равшаниро чамъ карда, онро ба молекулаҳои пигментҳои марказҳои реаксионӣ (P_{680} ва P_{700}) интиқол медиҳанд. Марказҳои реаксионии P_{680} ва P_{700} квантҳои азхудкардаи энергияи равшаниро табдил дода, дар натиҷа реаксияҳои фотохимиявиро амалӣ мегардонанд. Тартиби табдилёбии квантҳои энергияи равшанӣ ба реаксияҳои фотохимиявӣ ба қат-

раҳои боридаистодаи борон, ки пайдарҳам ба шифти хона бархӯрда, чараёни обро ҳосил мекунад, шабоҳат дорад.

Ҷойивазкунӣ (миграция)-и энергия ба воситаи пигментҳои маҷмӯаҳои антенавӣ аз рӯи принципи резонанси индуктивӣ (бе флуорессенсия ва интиқоли зарядҳо) ба амал меояд. Табиати резонанси индуктивӣ чунин аст: ҳар як молекулаи кванти энергияи равшаниро фурӯбурда ва дар ҳолати синглети фаъол қарордошта оссиляторӣ молекулавӣ ба шумор меравад. Майдони барқии дорои худудҳои муайяни лапишхӯрандаи дар атрофи молекулаи баҳаяҷономадаи хлорофилл ҳосилшуда ба оссилятсияи дипол (электрон-ядро)-и молекулаҳои ҳамсояи хлорофилл таъсири индуктивӣ мерасонад. Дар натиҷа, молекулаи донор ба ҳолати синглети аслӣ ва молекулаи аксептор ба ҳолати фаъол мегузаранд. Модули механикии гузариши энергия ба таври резонансӣ аз худ системаеро мегузорад, ки дорои ду мятники тавассути пружинаи сусткашишхӯранда пайваст мебошад. Ҷунбиши яке аз мятникҳо боиси лапишхӯрии дуум ва ором гаштани якум мегардад.

Ба сифати шароитҳои ба амал овардани тарзи резонансии гузариши энергия электронҳои баҳаяҷономада масофаҳои ниҳоят кӯтоҳи байни молекулаҳо (на зиёда аз 10 нм) ва ҳолати нестшавии ҳудуди лапишхӯрӣ дар байни ду молекулаи нисбат ба ҳамдигар таъсири мутақобилдошта, баромад мекунад. Ба ин ҳолат аз рӯи муайян намудани дараҷаи изофагии спектри флуорессенсияи молекулаи донори баҳаяҷономада ва спектри фурӯбарии молекулаи аксептор баҳо дода мешавад (расми 12). Флуорессенсияи ҳар як молекулаи донор нисбат ба максимуми фурӯбарии он (максимуми нисбатан дарозмавҷ) то андозае минтақаи фурӯбарии молекулаи аксепторро рӯйпӯш мекунад. Ҷойивазкунии энергия аз пигментҳои кӯтоҳмавҷ ба сӯи пигментҳои дарозмавҷ (пигментҳое, ки дараҷаи нисбатан баландтари синглети фаъол доранд) равона мегардад.



Расми 12. Спектрҳои фурубарӣ ва флуорессенсионии молекулаи донори аздастдиханда ва аксептори азхудкунандаи энергия

Дар маҷмӯаҳои антенавӣ интиқоли энергия бо тартиби зерин мегузарад: каротин (400-550 нм) → хлорофилли «в» (650 нм) → хлорофилли «а» (650-675 нм) → P_{680} (ФС-II). Суръати тарзи резонансии гузариши энергия аз як молекула ба молекулаи дигар дар муддати 10^{-10} - 10^{-9} с мегузарад. Самараи гузариши электронҳо дар байни молекулаҳои хлорофилл ба 100% ва дар байни молекулаҳои каротину хлорофилл ҳамагӣ ба 40% баробар аст. Дар обсабзҳои кабуду сабз ва сурх тарзи резонансии гузариши энергия бо тартиби зайл сурат мегирад: фикоэритрин (570 нм) → фикосианин (630 нм) → аллофикосианин (650-670 нм) → хлорофилли «а» (670-680 нм). Эҳтимолияти мавҷуд будани чунин тарзи гузариши энергияро ҳолати ҳамдигарро рӯйпӯш намудани хатҳои флуорессенсия ва фурубарии пигментҳо дар ин қаторҳо тасдиқ менамояд. Масалан, дараҷаи флуорессенсионии хлорофилли антенавӣ a_{680} ва дорои максимуми флуорессенсионии тақрибан 700 нм дар ҳамаи қисмати спектри равшанӣ ҳобидааст, ки он аз ҷониби P_{700} ба таври максималӣ фуру бурда мешавад.

Марказҳои реаксионӣ. Як молекулаи сафедаҳои до-рои шаклҳои хлорофиллҳои дарозмавҷ (P_{680} дар ФС-II ва P_{700} дар ФС-I) ба 200-400 молекулаҳои хлорофиллҳои дигар рост меояд. Чунин молекулаҳои сафедавӣ қобилияти ҷудокунии аввалини фотохимиявии зарядҳоро аз худ зо-хир менамоянд. Бинобар ин, онҳоро «марказҳои реаксио-нӣ» ном ниҳодаанд.

Ҷудокунии аввалини зарядҳо дар марказҳои реаксионӣ дар байни молекулаҳои хлорофиллӣ ба амал омада, бо интиколи электронҳо алоқаманд аст. Дар рафти ҷудошавии аввалини зарядҳо вазифаи донори аввалини электронҳоро молекулаи дар ҳолати синглети фаъол қарордоштаи хлорофилл, иҷро мекунад. Дар маркази ре-аксионии ФС-II, ки мембранаҳоро гӯё аз нав гиреҳбандӣ кардааст, чун донори аввалини электронҳо P_{680} ва чун ак-септори аввалин *феофитин* баромад мекунанд. Дар мар-кази реаксионии ФС-I донори аввалини электронҳо P_{700} ва аксептори аввалини электронҳо *шакли мономери молеку-лаи хлорофилли* a_{695} (A_1) ба ҳисоб мераванд.

Пайдарҳамии рафти амалӣ гардидани ҳодисаҳои минбаъда дар маркази реаксионии ФС-II, дар нақшаи 2 муайян карда шудааст. Тартиби ҷойгиршавии реаксияҳо аз рӯи давомнокии умри ин ё он ҳолати мавҷудияти молекулаҳо муайян мегардад. Ҷӣ тавре ки маълум аст, молекулаҳо дар ҳолати синглети фаъол дар муддати 10^{-10} - 10^{-9} с қарор доранд. Аксепторҳои аввалин (Φ_F ё ин ки A_1) электронҳоро аз донорҳои хеш (P_{680} ё ин ки P_{700}) тақрибан дар давоми 10^{-12} с аз худ мекунанд. Вақти азнаврекомбинатсияшавӣ аз Φ_F^- то ба P_{680}^+ ва аз A_1^- то ба P_{700}^+ якҷанд бор (тақрибан 10^{-6} маротиба) зиёдтар аст. Ду ҷуфти молекулаҳои минбаъд байни ҳамдигар таъсиррасо-нанда низ айнан ба ҳамин ҳолат гирифта мешаванд. Бинобар ин, самти гузариши ҳамаи реаксияҳо якбора ба тарафи рост равона гардидааст. Z, Ps, ва Q_A, A₂ донорҳо ва аксепторҳои дуюмин мебошанд. Онҳо дар ҳолати оксид ё барқароршуда нисбат ба ҷузъҳои оксид ё барқароршу-

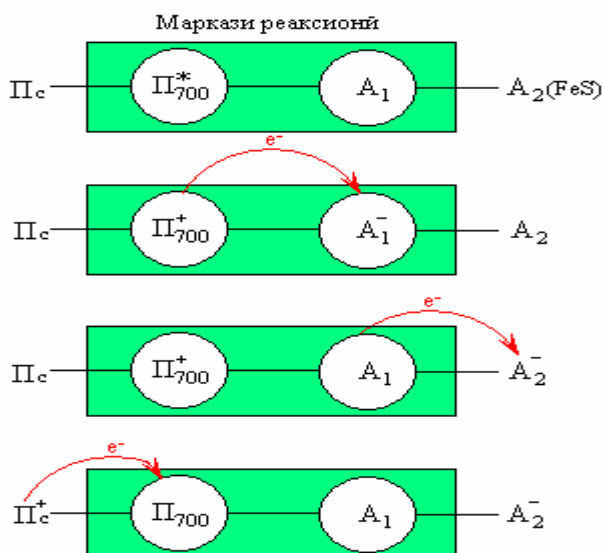
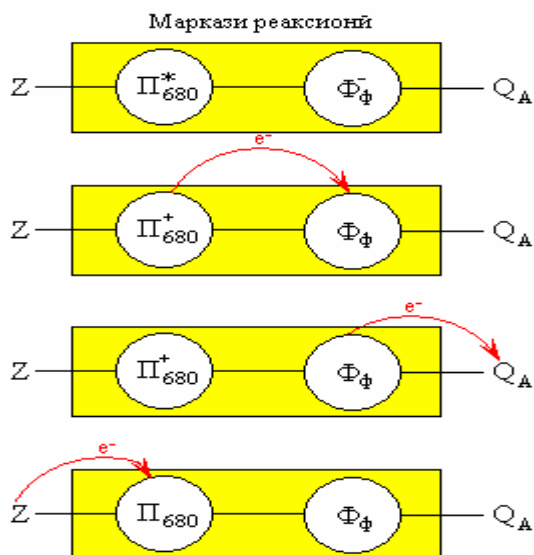
даи марказҳои реаксионӣ устуворанд. Ҳамин тариқ, энергияи молекулаи баҳаяҷономадаи хлорофилл дар маркази реаксионӣ ба энергияи зарядҳои ҷудошуда, яъне ба энергияҳои химиявӣ табдил меёбад (нақшаи 2).

Нақлиёти ғайридаврӣ ва даврии электронҳо. Барои дар протсеси фотосинтез барқароршавии як молекулаи NADP^+ ва ба сифати донор баромад кардани молекулаи об мавҷуд будани ду электрон ва ду протон зарур аст. Оксидшавии фотоиндутсивии об дар ФС-II ва барқароршавии NADP^+ - дар ФС-I мегузаранд. Аз ин рӯ, ин ду фотосистема бояд дар асоси зоҳир намудани таъсири мутақобила фаъолият намоянд.

Дар асоси натиҷаҳои доир ба омӯзиши «баромади квантӣ»-и фотосинтез бадастовардашуда муайян карда шудааст, ки аз ҳисоби ҷузъҳои ФС-I, ФС-II ва бузургҳои потенсиалии оксиду барқароршавии онҳо нақшаи пайдарҳам гузаштани реаксияҳои давраи равшании фотосинтез коркард шудааст (расми 13).

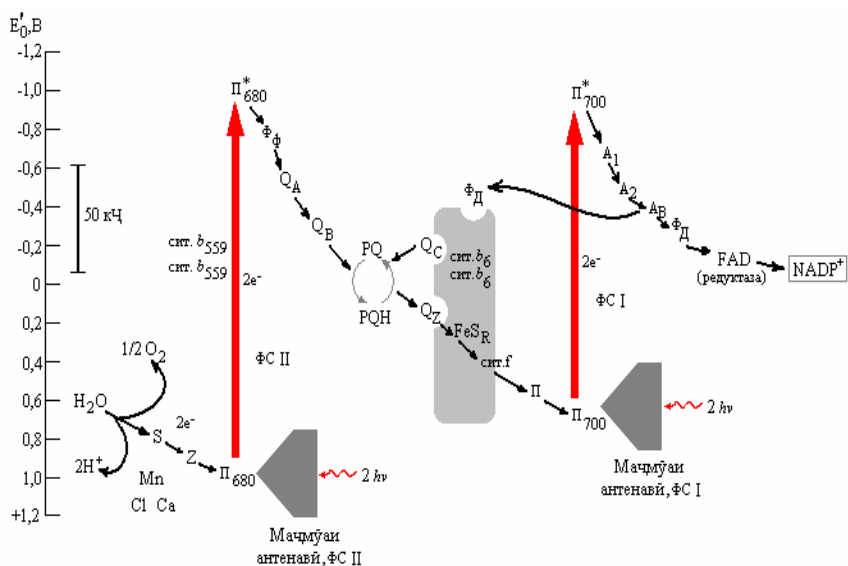
Бинобар шаклан ба ҳарфи Z шабоҳат доштани тартиби ҷойгиршавии ҷузъҳои нақлиёти ғайридаврии электронҳо, ба он Z-нақша ном ниҳодаанд. Асосҳои Z-нақша аввалин бор аз ҷониби Р. Хилл ва Ф. Бендалл (соли 1960) пешниҳод карда шуда, дар асоси корҳои Л. Дюйзейнс (соли 1961) ба таври таҷрибавӣ исбот шудаанд. Дар давраи ҳозира Z-нақша ё нақшаи нақлиёти ғайридаврии электронҳо дар фотосинтез ҳар чи бештар омӯхта шуда, пешкаши илм гардидааст.

Дар ФС-II димери P_{680} энергияи ба 2 квант баробарбудаи қисмати сурхи спектри равшаниро фурубурда, ба ҳолати синглетии фаъол мегузарад ва 2 электронро ба $\text{F}_\text{ф}$ медиҳад. Электронҳо аз $\text{F}_\text{ф}$ бо роҳи ҳарч намудани энергия аз рӯи пайдарҳамии зерин: ба пластохинонҳои ФС-II - $\text{Q}_\text{А}$ ва $\text{Q}_\text{В}$, яъне, ба пул (замина)-и пластохинон (PQ)- молекулаи ҷарбии ҳалшуда мегузаранд. PQ электрон



Нақшаи 2. Рафти амалӣ гардидани протсессҳо дар ФС-II

ва протонхоро тавассути қисмати чарбии мембрана ба сафедаи оҳану сулфурдор (FeS) ва ситохроми f -и маҷмӯаи ситохромии B_6 - f гузаронида, сафедаи мисдори пластосианин (P_4)-ро барқарор мекунад (расми 13, ҷадвали 1).



Расми 13. Нақшаи нақлиёти ғайридаврӣ ва даврии электронҳо дар хлоропластҳо

хи спектри равшанӣ ба ҳаяҷон омадани P_{700} 2 электрон аз ҷониби шакли мономерии хлорофилли «а» (A_1) аз худ карда мешавад. Сипас, ин электронҳо пайдарҳам аз A_1 ба гузаронандаҳои электронии A_2 ва A_v (сафедаҳои оҳану сулфурдор FeS), ферредоксин (сафедаи дар об ҳалшавандаи FeS) ва ферредоксин гузаронида мешаванд. NADP-оксидоредуктаза бо FAD дар рафти гузаштани ин реаксияҳо чун кофактор баромад мекунад. Дар охир, редуктаза NADP-ро барқарор мекунад.

Ба ҷойҳои холии P_{700} электронҳо аз Ps ва занҷири ғайридаврии нақлиёти электронҳо дохил шуда, онҳоро пур мекунад ва бо ҳамин қисмати охирини Z-нақшаро ишғол менамоянд. Z-нақша «самарани баландгардонандаи электронҳо»-ро ниҳоят хуб ифода менамояд, чунки танҳо ҳангоми дар як вақт (баробар) таъсир намудани нурҳои кӯтоҳмавҷ (ФС-I) ва дарозмавҷ (ФС-II)-и қисмати сурхи спектри равшанӣ, шиддатнокии фотосинтез мӯътадил мегардад.

Энергияи дар натиҷаи ҳаракат намудани электронҳо аз P_{680} ($E'_0 = -0,8$ В) то P_{700} ($E'_0 = +0,4$ В) ҷудошуда дар рафти синтези АТФ аз ADP ва фосфори ғайриорганикӣ (дар протсеси фотофосфорнокшавӣ) ҳарч мегардад.

Дар мембранаи хлоропластҳо ҳам нақлиёти ғайридаврӣ ва ҳам нақлиёти даврии электронҳо фаъолият мекунад. Фаъолияти нақлиёти даврии электронҳо дар фотосинтез дар якҷоягӣ бо ФС-I ва маҷмӯаи ситохромҳои b_6-f амалӣ мегардад. Яъне, молекулаи баҳаяҷономадаи P_{700}^* электронҳоро бо пайдарҳамӣ ба A_1 , A_2 , A_v , F_d , PQ, ситохроми b_6 , FeSR, ситохроми f , Ps ва дар охир ба P_{700} медиҳад. Дар натиҷаи чунин тарзи ҳаракати электронҳо барқароршавии NADP⁺ ба амал намеояд. Энергияи дар рафти нақлиёти даврии электронҳо (фотофосфорнокшавӣ) ҳосилшуда барои синтези АТФ ё фосфорнокшавии ADP харч мегардад (расми 13).

Тааҷҷубовар он аст, ки маҷмӯаи ситохромҳои b_6-f дар системаи нақлиёти фотосинтез чун маҷмӯаи III (ситохром b , C_1)-и митохондрияҳо фаъолият мекунад.

Фотофосфорнокшавӣ. Фарқи байни дараҷаҳои электрикии P_{680} ва P_{700} (яъне, $>50\text{кВ}$) ҷиҳати фосфорнокшавии ADP пурра кифоягӣ мекунад, зеро бузургии ниҳоят баланди энергетикӣ бандҳои фосфатии АТР ба $30,6\text{кВ/мол}$ ($\approx 7,3\text{ ккал}$) баробар аст. Пасту баландшавии энергия дар ФС-I хеле назаррас аст, лекин ҷудошавии энергия дар натиҷаи нақлиёти ғайридаврӣ ва даврии электронҳо худ аз худ моҳияти амалӣ гардидани протсеси фосфорнокшавиро ифода карда наметавонад.

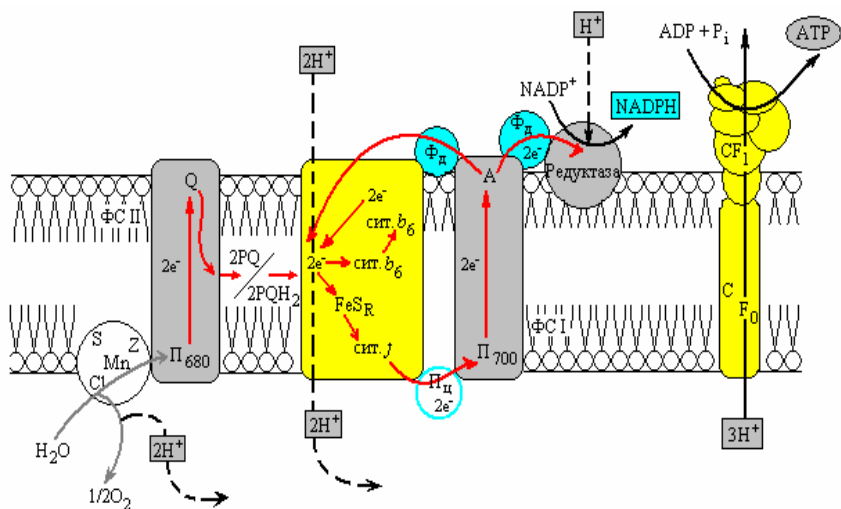
Механизми фосфорнокшавии ADP-и ба фаъолияти нақлиёти электронҳо алоқамандро *назарияи хемоосмотикӣ* шарҳ медиҳад. Назарияи хемоосмотикиро биохимики англис А. Митчелл (солҳои 1961-1966) кор кардааст. Ин назарияро бо мақсади шарҳ додани механизми протсеси фотофосфорнокшавӣ аввалин бор А.Ягендорф (соли 1967) истифода кардааст.

Моҳияти назарияи *хемоосмотикӣ* чунин аст: занҷири гузаронандаҳои электрон ва протонҳо аз рӯи градиенти оксиду барқароршавӣ фаъолият намуда, мембранаро тавре ғиреҳбандӣ мекунад, ки гузаронидани трансмембранавии e ва H^+ аз як сатҳ ба сатҳи дигар ба тариқи гузаштани электрон ба сатҳи муқобили мембранавӣ пайваستا иваз мешавад. Ҳангоми фаъолият намудани чунин механизм (насоси H^+) дар як сатҳи мембрана миқдори изофавии H^+ ҳосилшуда боиси ба амал омадани потенциали электрохимиявӣ (фарқи электрикӣ ва миқдорӣ)-и ионҳои H^+ мегардад. Потенциали электрохимиявӣ ҳосилшудаи ионҳои H^+ чун воситаи захиракунандаи энергия баромад мекунад. Чараёни нофаъоли самти муқобилдоштаи ионҳои H^+ тавассути канали протонии H^+ АТР-аза, омили вобастакунанда (сопрягающий) номида шудааст. Бевосита, дар асари ҷой доштани чунин чараён энергияи АТР (бандҳои баландэнергетикӣ фосфатӣ) ҳосил мешавад.

Дар расми 14 шакли ихтисоркардашудаи нақшаи ҷойгиршавии гузаронандаҳои электронҳо дар мембранаи тилакоидҳо, ки механизми фотофосфорнокшавиро шарҳ медиҳад, нишон дода шудааст. Дар сатҳи дохилии мембранаи тилакоидҳо дар зери таъсири равшанӣ P_{680} ва P_{700} баҳаяҷон меоянд.

Электронҳо аз таркиби P_{680} аз тарафи аксептори электронҳои дар сатҳи берунаи мембранаи тилакоидҳо ҷойгиршуда аз худ карда мешаванд ва аз он ҷо ба шакли оксидгардидаи пластохинон – PQ, ки вазифаи челнокро иҷро мекунад, дода мешаванд.

Пластохинон (PQ) дар баробари аз худ намудани ду электрон - $2PQ$ ба маҷмӯаи ситохромӣ дифундироват шуда, аз таркиби строма $2H^+$ -ро аз худ мекунад. Электронҳо бо $2PQH_2$ ба занҷири $(FeS_R \rightarrow \text{сит.}f \rightarrow \text{Пс} \rightarrow P_{700})$ ва ионҳои H^+ -и дар ковокии тилакоидҳо мавҷудбуда, дохил мешаванд.



Расми 14. Ҷойгиршавии реаксияҳои нақлиётии электрон ва протонҳо дар мембранаи тилакоидӣ

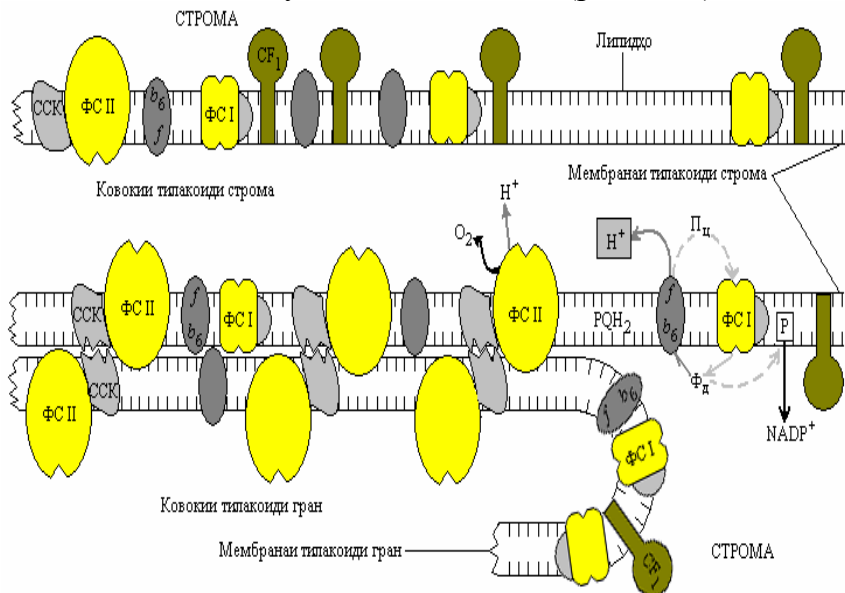
Чуфти дуҷуми ионҳои H^+ худи ҳамон лаҳза, дар натиҷаи дар зерӣ таъсири равшанӣ оксидшавии молекулаи H_2O озод мешавад. Дар ФС-I электронҳои P_{700} аз ҷониби A_1 аз худ карда шуда, ба фередоксин дода мешаванд. Минбаъд, электронҳо аз фередоксин ба $NADP^+$ -и дар сатҳи берунаи мембрана ҷойгиршуда мегузаранд. Як атоми H^+ бевосита дар барқароршавии $NADP$ сарф мегардад.

Ҳамин тариқ, ҳангоми фурубарии кванти энергияи равшанӣ аз тарафи пигментҳо он дар муҳити тилакоид-хоро ихотакарда нопадид гардида, дар ковокии тилакоидҳо дар шакли протонҳо пайдо мешаванд. Дар натиҷа, дар сатҳҳои мембрана потенциали электрохимиявии ионҳои H^+ ҳосил мешавад, ки он минбаъд дар рафти фотофосфорнокшавии ADP истифода карда мешавад. Ин протсесс фосфорнокшавии ғайридаврӣ номида мешавад.

Дар натиҷаи фосфорнокшавии даврӣ, ҳангоми фаъолият намудани танҳо як фотосистема – ФС-I, электронҳо аз Φ_d ба маҷмӯаи ситохромӣ бо истифодабарии пул (замина)-и PQ , ки чун гузаронандаи протон ва электронҳо хизмат мекунад, дохил мегарданд. Сипас, электронҳо тавассути ситохроми f ва Ps ба дараҷаи энергетикӣ аслӣ (аввала)-и ҳеш баргашта, протонҳо бошанд, ба ковокии тилакоидҳо ворид мешаванд. Ҳолати ба амал омадани $\mu^-_H^+$ синтези бандҳои фосфатии АТР-ро дар CF_1 таъмин менамояд.

Ҷойгиришавии реаксияҳои нақлиёти электрон ва протонҳо дар мембранаҳои тилакоидӣ. Маҷмӯаҳои сафедавии дар реаксияҳои фотохимиявии фотосинтез иштироккунанда дар мембранаҳои хлоропластҳо нобаробар ҷойгир шудаанд. Тафовути нисбатан назаррас дар байни мембранаҳои мушоҳида карда мешавад, ки онҳо бо гранаҳо ва ё бо он қисматҳои ҳеш, ки шаклҳои доиравии тилакоидҳои грана ва мембранаҳои стромаро доранд бо строма пайваست шудаанд, ба ҳамдигар алоқаманд мебошанд.

МРЧ ва маҷмӯаи пигменту сафедавии ФС-II, ода-тан, дар мембранаҳои бо ҳам зич алоқаманд, ҷойгир шу-даанд. Яъне, дар он ҳолат МРЧ дар адгезияи мембранаҳои тилакоидӣ нақши муҳим дошта бошад (расми 15).



Расми 15. Ҳолати ҷойгиршавии ҷузъҳои таркибии дар давраи равшании фотосинтез иштироккунанда дар мембранаҳои тилакоидӣ:
Тавзеҳ: P – редуктаза

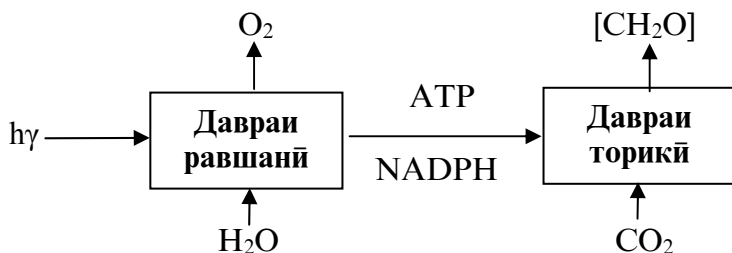
Нишон дода шудааст, ки дар мутантҳои хламидо-монадие, ки аз таркиби онҳо сафедаи бо хлорофилли «в» пайваست дур карда шудааст, гранаҳо ҳосил намешаванд. ФС-I бо МРЧ-и худ дар қисматҳои ба ҳамдигар зич алоқаманди мембранаҳо ҷойгир шудааст. Маҷмӯаи АТР-азӣ (CF₁+CF₀) чун коида дар қисматҳои дур-дур ҷойгиршудаи мембранаҳо мавқеъ гирифтааст. Маҷмӯаи ситохромии B₆-f бошад, ҳам дар қисматҳои зич ва ҳам дар қисматҳои дур-дур ҷойгирифтаи мембранаҳо мавҷуд мебошад, чунки тартиби ҷойгиршавии маҷмӯаҳои сафедавии давраи равшании фотосинтез масъалаи таъсири мутақобила доштани онҳоро ба миён меоварад.

Муайян карда шудааст, ки таъсири мутақобилаи байни маҷмӯаҳои гуногуни сафедавии давраи равшании фотосинтез бо ёрии пластохинони липофилӣ (PQ), дар фазаи липидӣ бо роҳи ҷойивазкунии пластосианини дар об ҳалшаванда дар сатҳи дохилии ламеллаҳо ва тавассути фередоксини дар сатҳи мембранаҳои беруна ба таври кўндаланг ҷойгиршуда ба амал меояд.

Маҷмӯаҳои сафедавӣ ба ҷойивазкунии латералии ба таври кўндаланг дар сатҳи мембрана баамалоянда майл мекунад. Сабаби рух додани чунин ҷойивазкуниҳо – ин заряднокии электрикии онҳо мебошад. Масалан, барқароршавии пластохинон PQ-и ФС-II боиси фаъолгардии ферменти киназа ва фосфорнокшавии МРЧ_{а-в} мегардад. Фосфорнокшавии МРЧ теъдоди зарядҳои манфии онро зиёд мегардонад. Ин ҳолат ба ҷойивазкунии МРЧ дар қисмати стромавии мембранаҳо ва баландшавии мигратсияи энергияи фурубурдаи равшанӣ ба сӯи ФС-I оварда мерасонад. Баландшавии фаъолиятнокии фотохимиявии ФС-I суръати оксидшавии PQ-ро метезонад. Ба амал омадани чунин ҳодиса сабаби ғайрифаволгардии киназа ва дар зери таъсири фосфатаза дефосфорнокшавии МРЧ мегардад. Ҳамин тариқ, фосфорнокшавии баргардандаи МРЧ аз худ гиреҳи бандҳои чаппаро дар системаи дутарафа танзимшавандаи фаволнокии ФС-I ва ФС-II боқӣ мегузорад. Механизми чунин тарзи танзимкунӣ дар мембранаҳои хлоропластҳо нақлиёти латералии маҷмӯаҳои сафедавиرو дар бар мегирад.

4.2. Давраи торикии фотосинтез (Роҳи карбон дар фотосинтез)

Ҳангоми амалӣ гардидани реаксияҳои фотохимиявӣ дар хлоропластҳо миқдори зарурии АТФ ва NADPH ҳосил мегардад. Ин пайвастагиҳо маҳсулоти охиринаи давраи равшании фотосинтез буда, минбаъд дар даромадгоҳ ба давраи торикии он (барқароршавии CO₂ то ба ангишт-обҳо) қарор мегиранд:



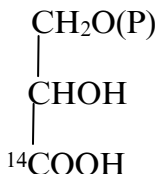
Мутаассифона, АТФ ва NADPH қобиляти худ ба худ барқарор кардани CO_2 -ро надоранд. Аз ин ҷо бармояд, ки давраи торикӣ фотосинтез протсеси мураккаб буда, теъдоди зиёди реаксияҳо дар бар мегирад. Ҷамчунин, роҳҳои гуногуни барқароршавии CO_2 низ вучуд доранд. Дар давраи ҳозира роҳҳои C_3 -, C_4 -фотосинтез (ё роҳҳои C_3 -, C_4 -захирашавӣҳои CO_2), роҳи САМ-метаболизм ва фотонафаскашӣ маълум мебошанд.

Роҳи C_3 -фотосинтез (сикли Калвин). Ин тарзи ассимилятсияи CO_2 , ки ба тамоми растаниҳо хос мебошад, солҳои 1946-1956 аз ҷониби биохимики амрикоӣ М. Калвин ва кормандони лабораторияи ӯ ошкор шудааст. Онҳо пеш аз ҳама дар назди худ чунин масъалаҳо ро гузошта буданд: 1) муайян намудани маҳсулоти аввалини фотосинтез; 2) ҷудо намудани пайвастиҳои ба сифати аксептори CO_2 баромадкунанда. Ҳангоми ҳал намудани масъалаи аввали дарназдиҳешгузошта, онҳо аз организмҳои якхучайраи обсабзҳои сабз (хлорелла ва ғайра) ва атоми нишонадори карбон ($^{14}CO_2$) истифода кардаанд. Онҳо дар таҷрибаҳои хеш хучайраҳои обсабзҳои фотосинтезкунандаро дар муҳити ғизоии дорои $^{14}CO_2$ ва таҳти давомнокиҳои гуногуни вақт гузошта, сипас, дар баробари аз таркиби муҳити ғизоӣ берун овардани хучайраҳо онҳоро зуд мекушанд (фиксатсия мекунанд). Минбаъд, дар омехтаи ҳосилшуда микдори $^{14}CO_2$ -ро дар пайвастиҳои гуногуне, ки $^{14}CO_2$ ба таркиби онҳо дохил шуда буд, муайян мекунанд. Онҳо микдори $^{14}CO_2$ -и ба таркиби ин ё он пайвастигӣ дохилшударо бо истифода кардан аз усули хромато-

графия муайян намуда, пас ба чудо намудани шакли тозаи онҳо мегузаранд.

Хамин тавр, ба онҳо муяссар мегардад, ки дохилшавии атоми нишонадори карбон (^{14}C)-ро ба таркиби кандҳои секарбона, фосфокандҳо, кислотаҳои органикӣ (кислотаи себ, ЦУК, ФЕП) ва аминокислотаҳо (аланин, аспаргин) ҳангоми ба муддати 1 дақиқа нигоҳ доштани ҳучайраҳои хлорелла дар муҳити ғизоии $^{14}\text{CO}_2$ -дор муайян намоянд.

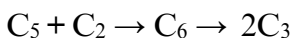
Ҳангоми то 0,1-2,0с кам кардани вақти нигоҳ доштани объект дар муҳити ғизоии $^{14}\text{CO}_2$ -дор дохилшавии миқдори аз ҳама зиёди атомҳои нишонадори карбон (^{14}C) ба таркиби кислотаи фосфоглитсеринӣ, аз ҷумла, ба таркиби гурӯҳи карбоксилии он мушоҳида мешавад:



Хамин тариқ, муаян карда шудааст, ки кислотаи 3-фосфоглитсеринӣ (кислотаи 3-ФГ) маҳсули аввалини протсеси фотосинтез ба шумор меравад.

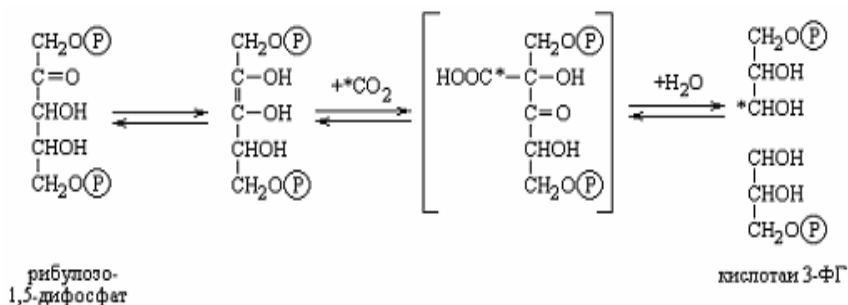
Масъалаи дуҷуми дар назди М. Калвин ва кормандони лабораторияи ӯ гузошташударо муайян намудани табиати химиявии акseptори аввалаи CO_2 дар бар мегирифт. Дар асоси тадқиқотҳои аз рӯйи ин масъала гузаронида, онҳо тахмин мекунанд, ки дар фотосинтез ба сифати акseptори аввалаи протсеси захирашавии CO_2 пайвастагии органикии дукарбона баромад мекунад. Лекин, аз ҷӣ сабаб бошад, ки ҳангоми ба муҳити инкубатсионӣ ҳамроҳ намудани винилфосфат, фосфогликол, алдегид ва дигар пайвастагҳои органикии дукарбона зиёдшавии миқдори атомҳои нишонадори карбонӣ (^{14}C) дар таркиби кислотаи 3-фосфоглитсеринӣ ба мушоҳида намерасад. Дар асоси ин натиҷаҳо онҳо нақшаи гузаронидани таҷрибаро дигар мекунанд. Минбаъд обсабзҳоро дар зери таъсири равшанӣ

ва таҳти концентратсияҳои баланд (1%-а)-и CO_2 нигоҳ дошта, миқдори CO_2 -ро якбора (то ба 0,003%) кам меку- нанд. Ҳолати якбора кам кардани миқдори CO_2 бо он асоснок карда мешуд, ки хангоми норасогии он дар муҳит дар як муддати кӯтоҳ миқдори пайвастагӣ, ки чун аксеп- тори CO_2 баромад мекунад, зиёд мегардад. Минбаъд, онҳо хангоми истифодабарӣ аз усули дученака (дувоҳида)-и хроматографӣ муайян кардаанд, ки дар ҳолати дар тарки- би ҳуҷайра дар як муддати кӯтоҳ қатъ гардидани протсеси карбоксилнокшавӣ, миқдори рибулозо-1,5-дифосфат (ё рибулозо-1,5-бисфосфат) якбора зиёд мешавад. Аз ҳамин сабаб, пешкаш карда шуд, ки реаксияи аввалии азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 ба таври зайл сурат мегирад:



Бо мақсади исбот намудани ин назария онҳо ба шираи аз таркиби баргҳои растании шпинат тайёркарда- шуда ё ба ҳуҷайраҳои хлорелла молекулаи нишондори ^{32}P -и рибулозо-1,5-дифосфатро ҳамроҳ мекунанд. Дар натиҷа, дар зери таъсири равшанӣ, дар таркиби шираи тайёркардашуда кислотаи 3-фосфолитсеринии радиоак- тивӣ пайдо мегардад.

Дар асоси ин натиҷаҳо моҳияти реаксияи аввалии азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 -ро ба таври зерин ифода кардан мумкин аст:



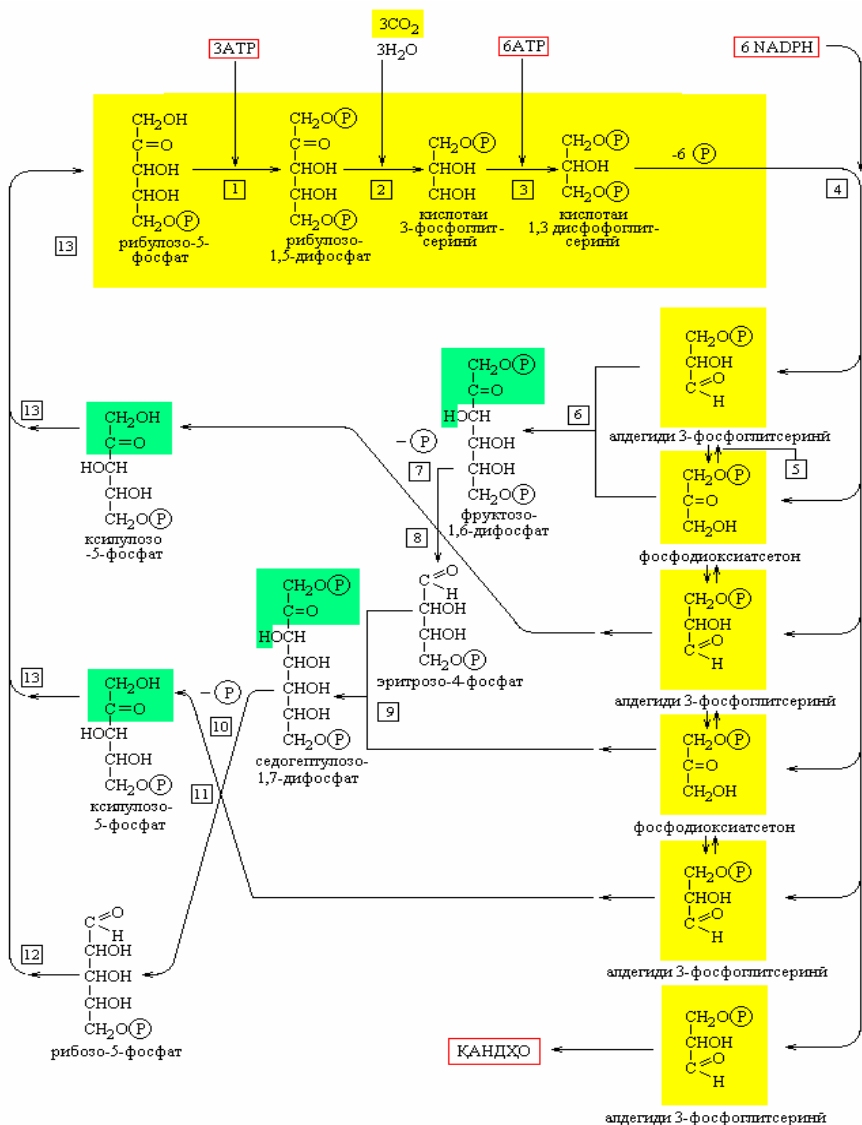
Ин рексия аз ҷониби ферменти рибулозодифосфат-карбоксилаза (РДФК) ё рибулозобисфосфаткарбоксилаза (РБФК) танзим карда мешавад. Максимуми фаъолнокии ин фермент таҳти нишондиҳандаҳои рН 7,8-8,0 ҳобида, аз таъсири ионҳои Mg^{2+} вобастагӣ дорад.

Тадқиқотҳои минбаъдаи дар лабораторияи М.Калвин ва дигар марказҳои илмӣ гузаронидашуда ба ошкор гардидани реаксияҳои боқимондаи роҳи C_3 -фотосинтез оварда расондаанд. Ин роҳи азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 сикли Калвин номида шудааст (расми 16). Ин сикл ба роҳи пентозофосфатии нафаскашӣ шабоҳат дошта, аз се фаза: карбоксилнокшавӣ, барқароршавӣ ва регенератсия (азнавҳосилшавӣ)-и аксептори аввала иборат мебошад.

Фазаи карбоксилнокшавӣ. Молекулаи рибулозо-5-фосфат дар иштироки АТР ва фосфорибулокиназа (ФРК) фосфорнок гардида, дар натиҷа молекулаи рибулозо-1,5-дифосфат ҳосил мешавад. Сипас, ба РДФК бо ёрии ферменти РДФ-карбоксилаза CO_2 пайваст мешавад. Пайвастагии ҳосилшуда, минбаъд, ба ду молекулаи триоза: кислотаи 3-фосфоглитсеринӣ (3-ФГ) таҷзия мешавад.

Фазаи барқароршавӣ. Дар ин давра кислотаи 3-ФГ то ба алдегиди 3-ФГ барқарор мешавад. Ин протсес дар ду давра мегузарад. Аввал, дар иштироки АТР ва фосфоглитсераткиназа фосфорнокшавии кислотаи 3-ФГ то ҳосилшавии кислотаи 1,3-дифосфоглитсеринӣ ба амал меояд. Сипас, тавассути NADPH ва ферменти дегидрогеназа кислотаи 1,3-ФГ то ба алдегиди фосфоглитсеринӣ барқарор мешавад.

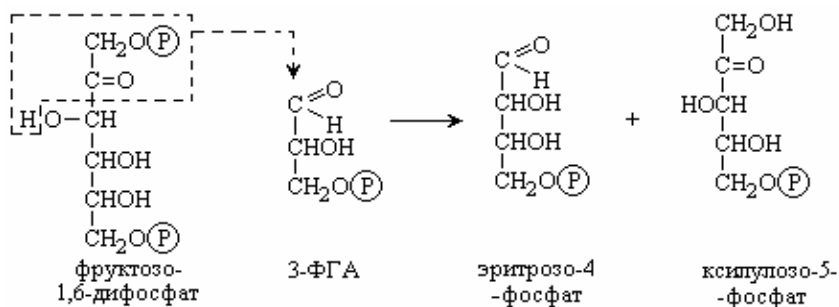
Фазаи регенератсия (азнавҳосилшавӣ)-и аксептори аввала. Ин фаза чун фазаи азнавҳосилшавии аксептори аввалаи CO_2 ва синтези маҳсулоти охирини фотосинтез муайян карда шудааст. Дар асоси реаксияҳои дар боло шарҳдодашуда ва дар натиҷаи аз ҷониби РДФК азхудкунии се молекулаи CO_2 , ҳамчунин, дар натиҷаи ҳосилшавии шаклҳои барқароршудаи молекулаи 3-фосфотриозаҳо 5 молекулаи онҳо барои азнавҳосилшавии рибулозо-5-фосфат ва як молекулаи боқимонда барои синтези глюкоза



Расми 16. Сикли Калвин (Роҳи С₃-фотосинтез):

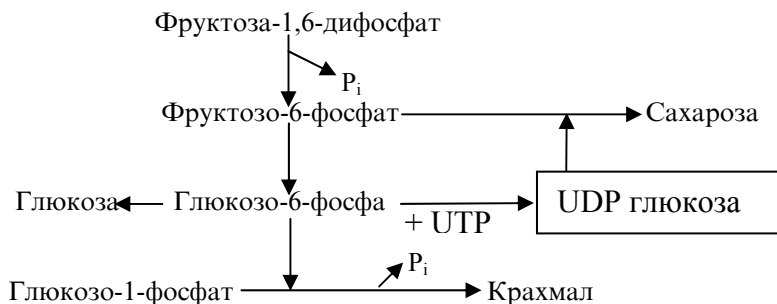
Тавзеҳ: 1-фосфорибулокиназа; 2-рибулозобисфосфаткарбоксилаза; 3-фосфоглицераткиназа; 4-триозофосфатдегидрогеназа; 5-триозофосфатизомераза; 6-алдолаза; 7-фосфатаза; 8-транскетолаза; 9-алдолаза; 10-фосфатаза; 11-транскетолаза; 12-рибозофосфатизомераза; 13-фосфокетопентозоэпимераза

истифода карда мешавад. Алдегиди 3-ФГ дар зери таъсири ферменти триозофосфатизомераза то ба фосфодиоксатсетон изомеризатсия мешавад. Кислотаи 3-ФГ-й ва фосфодиоксатсетон дар иштироки ферменти алдолаза конденсатсия шуда, дар натижа фруктоза-1,6-дифосфатро ҳосил мекунанд. Дар зери таъсири ферменти фруктозо-1,6-дифосфатаза аз таркиби фруктозо-1,6-дифосфат як фосфат канда мешавад. Дар реаксияҳои минбаъдаи бо азнавҳосилшавиҳои акцептори аввалаи CO_2 алоқаманд ферментҳои транскетолаза ва алдолаза иштирок мекунанд. Транскетолаза реаксияи интиқоли ду атоми карбонии алдегиди гликолевиرو аз кетоза ба алдоза танзим мекунанд:



Сипас, ферменти алдолаза гузариши боқимондаи секарбонаи фосфодиоксатсетонро ба алдоза таъмин менамояд. Дар ин ҳолат ба эритрозо-4-фосфат мегузаронад, ки дар натижа седогептулоза-1,7-дифосфат ҳосил мешавад. Седогептулоза-1,7-дифосфат боқимондаи фосфатии хешро аз даст медиҳад ва дар зери таъсири ферменти транскетолаза аз он ва алдегиди 3-ФГ ксилоулозо-5-фосфат ва рибозо-5-фосфат ҳосил мешаванд. Ду молекулаи ксилоулозо-5-фосфат бо иштироки рибулозофосфатэпимераза ва як молекулаи рибозо-5-фосфат дар иштироки рибозофосфатизомераза (РФИ) ба се молекулаи рибулозо-5-фосфат табдил меёбанд, ки минбаъд тавассути ин пайвастагӣ сикли нави азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 оғоз мегардад.

Аз молекулаи 6-уми боқимондаи алдегиди 3-ФГ дар зери таъсири алдолаза (ҳангоми такрорёбии сиклӣ) молекулаи фруктозо-1,6-дифосфат ҳосил мешавад. Минбаъд, аз ҳисоби ин пайвастагӣ глюкоза, сахароза ва ё крахмал ҳосил мешавад:



Ҳамин тариқ, барои ҳосилшавии як молекулаи глюкоза дар сикли Калвин мавҷуд будани 12 молекулаи NADPH ва 18 молекулаи АТР, ки онҳо дар рафти реаксияҳои фотохимиявии фотосинтез ҳосил мешаванд, зарур мебошад (расми 13).

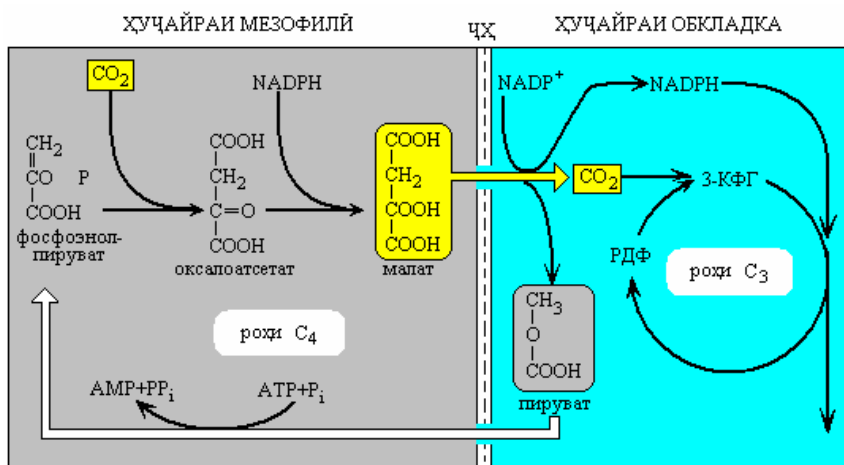
Роҳи C_4 – фотосинтез (сикли Хетчу Слэк). Дар асоси корҳои Л.А. Незговорова (1956-1967) муайян карда шудааст, ки ҳангоми дар муддатҳои кӯтоҳ дар равшанӣ нигоҳ доштани баргҳои ҳуворимакка атоми нишондори ^{14}C -и $^{14}CO_2$ дар таркиби кислотаи аспаргинӣ мушоҳида карда мешавад. Дар тадқиқотҳои минбаъдаи ҷи олимони шӯравӣ ва ҷи олимони хориҷӣ ин тасаввуротҳо боз ҳам амиқтар омӯхтаву шарҳ дода шудаанд. Дар натиҷа роҳи дигари азхудкуни (фиксатсия)-и карбон дар фотосинтез - роҳи C_4 - фотосинтез кашф карда шудааст.

Ҳамин тавр, соли 1960 Ю.С. Карпилов ва соли 1963 И.А. Тарчевский натиҷаҳои бадастовардаи ҳешро дар мавриди дар баргҳои ҳуворимакка бармаҳал ҳосил шудани кислотаи себ пешкаш менамоянд. Г.П. Корчак ва дигарон (соли 1965) аввалин шуда нишон додаанд, ки кислотаҳои дукарбона (кислотаи себ ва кислотаи аспаргинӣ)

маҳсулотҳои аввалини протсеси азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 дар мисоли растании найшакар ба шумор мераванд. Сипас, ин пайвастагиҳо ба воситаи кислотаи 3-фосфоглитсеринӣ то ба қандҳо табдил дода мешаванд. Аввалин бор олимони австралиягӣ М.Д. Хетч ва К.Р. Слэк (соли 1966) ин роҳи захирашавии CO_2 -ро дар фотосинтез ҳамчун роҳи аз сикли Калвин тафовутдошта, муайян намудаанд. Намояндагони растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез найшакар, чуворимакка ва ғайраҳо ба шумор мераванд. Барги ин гурӯҳи растаниҳо дорои ду типии гуногуни хлоропластҳо мебошанд: 1) хлоропластҳои шаклан мукалларӣ (хлоропластҳои хучайраҳои мезофиллӣ); 2) хлоропластҳои шаклан калонҳаҷм ва беграна (хлоропластҳои хучайраҳои бандчаҳои гузаронандаро ихотакарда хучайраҳои обкладка). CO_2 -и бо роҳи дифузионӣ ва ба воситаи масомаҳо аз ҷониби барг азхудкардашуда ба ситоплазмаи хучайраи мезофиллӣ дохил мегардад. Дар таркиби ситоплазмаи хучайраҳои мезофиллӣ CO_2 бо фосфоэнолпируват (ФЭП) ба реаксия дохил шуда, дар натиҷа кислотаи сирко (оксалат ё ЩУК)-ро ҳосил менамояд. Реаксияи байни CO_2 ва ФЭП-ро ферменти ФЭП-карбоксилаза танзим менамояд. Сипас, оксалат ба хлоропластҳо дохил шуда, дар он ҷо тавассути NADPH-и дар рафти реаксияҳои давраи равшании фотосинтез ҳосилшуда то кислотаи себ (малат) барқарор мешавад (расми 17). ЩУК дар иштироки NH_4 метавонад ба аспарат мубаддал гардад. Малат, минбаъд, аз хлоропластҳои хучайраҳои мезофиллӣ берун шуда, ба хучайраҳои обкладкаи дохил ва дар он ҷо тавассути малик-энзим (малатдегидрогеназаи декарбоксилноккунанда) то ҳосилшавии пируват ва CO_2 декарбоксилнок мешавад.

Чӣ тавре ки қайд гардида буд, дар хлоропластҳои хучайраҳои обкладкаи гранаҳо дида намешаванд. Бинобар ин, ФС-II (фотосистемае, ки нақлиёти ғайридавриии электронҳоро амалӣ мегардонад) дар онҳо нағз инкишоф наёфтааст. Бо вуҷуди ҳамаи ин, дар онҳо синтези крахмал ниҳоят хуб мегузарад. Ба амал омадани синтези крахмал дар хучайраҳое, ки хлоропластҳои онҳо аз гранаҳо маҳру-

манд, чунин шарҳ дода мешавад: дар хлорпластҳои хучайраҳои обкладка NADPH-и аз ҷониби малик-энзим азхудкардашуда ва CO₂-и дар рафти декарбоксилнокшавии малат ҳосилшуда истифода карда мешаванд. Ҳамчунин, дар хлоропластҳои ин хучайраҳо дар протсеси фотофосфорнокшавии сикли микдори зиёди АТФ ҳосил шуда, азхудкуни (фиксатсия)-и CO₂ аз рӯи сикли Калвин мегузарад. Дар баъзе растаниҳои роҳи C₄-фотосинтез, масалан: амарант, лебеда *кислотаи себ* дар митохондрияи хучайраҳои обкладка декарбоксилнок шуда, NAD барқарор мешавад.



Расми 17. Роҳи C₄-фотосинтез (сикли Хэтч ва Слек):

Тавзеҳ: ҶХ – ҷилди хучайра

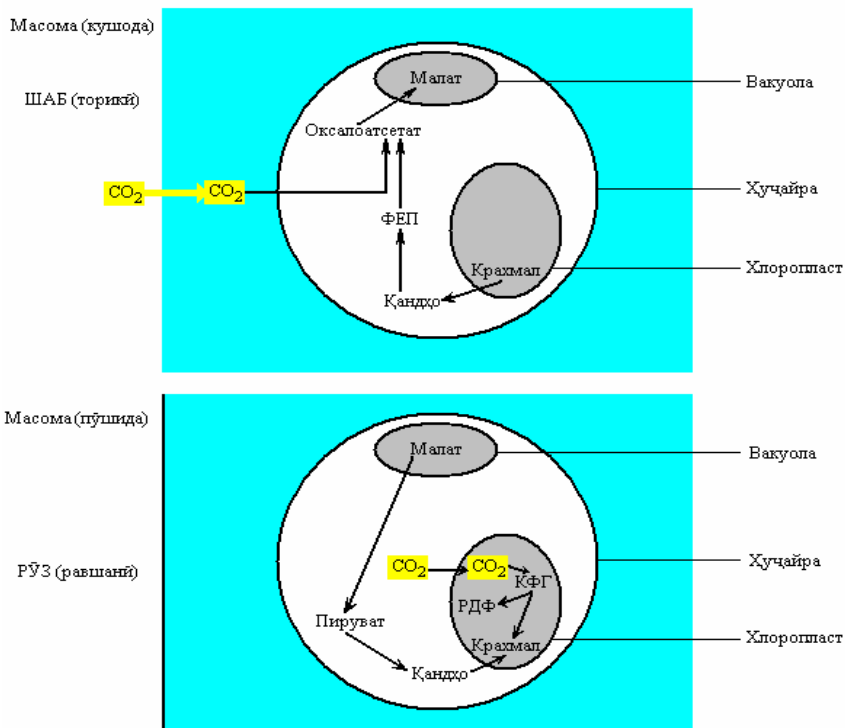
Пирувати дар хлоропластҳои хучайраҳои обкладка дар натиҷаи таҷзияшавии малат ҳосилшуда аз нав ба хлоропластҳои хучайраҳои мезофиллӣ дохил мешавад (расми 14). Малат дар таркиби хучайраҳои мезофиллӣ метавонад боз ба аксептори аввалии CO₂, яъне ба ФЭП табдил ёбад. Дорои чунин ҳолати компартментатсионӣ (яъне, тарзи ҷойгиршавӣ) будани протсесҳо ба растаниҳои роҳи C₄-фотосинтез имкон медиҳад, ки хлоропластҳои онҳо, ҳатто, хангоми дар ҳолати пӯшида будани масомаҳо низ протсе-

си фотосинтезро амалӣ гардонанд. Банобар аз малат (аспарат)-и пешакӣ чун донори CO_2 ҳосилшуда истифода кардан, хлоропластҳои ҳуҷайраҳои обкладкаи растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез метавонанд аз CO_2 -и дар рафти фотонафаскашӣ ҳосилшуда истифода баранд. Пӯшидашавии масомаҳо дар зери таъсири гармии аз ҳад зиёд ба камшавии ҳарчи об ҳангоми бухоршавӣ (транспиратсия) оварда мерасонад. Бинобар ин, тааҷҷубовар нест, ки ба гурӯҳи растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез аксарияти растаниҳои минтақаҳои хушки тропикӣ дохил мешаванд. Растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез, одатан, ба таъсири шӯрии ҳок низ устоворанд. Ҳолати истифодабарии об, яъне таносуби миқдори CO_2 -и дар рафти фотосинтез азхудкардашуда, бар оби дар рафти транспиратсия хориҷгардида дар растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез дар муқоиса ба растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез ду маротиба камтар аст. Ҳамин тариқ, бинобар доштани шиддатнокии баланди фотосинтетикӣ ҳангоми пӯшидашавии масомаҳо растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез дар ҷойҳои иқлими хушк нисбат ба растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез бартарӣ зоҳир менамоянд. Азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 тавассути ФЭП ва ҳосилшавии малат (аспарат) дар таркиби хлоропластҳои ҳуҷайраҳои обкладкаи, ки чун хлоропластҳои ҳуҷайраҳои растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез фаъолият мекунанд, ба сифати насоси танзимкунандаи рафти дохилшавии CO_2 хизмат мекунанд.

Фотосинтез аз рӯйи типӣ суккулентҳо.

Суккулентҳо (авлоди *Crassulla*, *Bryophyllum* ва ғайраҳо) баҳри амалӣ гардонидани фотосинтез дар шароитҳои иқлими хушк мутобиқ гардидаанд. Ба онҳо даври шабонарӯзии метаболизми кислотаҳои чоркарбона (C_4) бо ҳосилшавии кислотаи себ (шабона) хос мебошад. Дар асоси ифода кардани мазмуни ин протсес бо ибораи англисии «*crassulacean acid metabolism (CAM)*», дар бисёр мавридҳо ин типӣ фотосинтезро ба таври мухтасар чун *CAM-метаболизм*, ном мебаранд. Масомаи растаниҳои роҳи *CAM*-метаболизм, одатан, рӯзона – пӯшида ва шабона кушода аст. CO_2 , пас аз ба барги ин растаниҳо дохил шу-

дан, дар иштироки ФЕП-карбоксилаза бо фосфоэнолпируват таъсир мерасонад, дар натиҷа оксалоатсетат ҳосил мешавад. Манбаи ҳосилшавии ФЕП барои ин растаниҳо крахмал ба шумор меравад. CO_2 -и дар рафти нафаскашӣ дар барги растаниҳои суккулентӣ ҳосилшуда низ, айнан, ба ҳамин ҳодиса гирифтور мешавад. Оксалоатсетати бо ҳамин роҳ ҳосилшуда дар зери таъсири NADH-и аз малатдегидрогеназа вобаста то кислотаи себ, ки дар таркиби вакуолаҳои ҳуҷайраҳои барг захира мешавад, барқарор мегардад (расми 18).



Расми 18. Метаболизми пайвастагҳои органикӣ аз рӯи типҳои суккулентҳо

Ин ҳолат боиси шабона турш гардидани шираи ҳуҷайравӣ мегардад. Оксалоатсетат дар растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез метавонад ба сифати манбаи ҳосилшавии

малат (аспарат) баромад кунад. Мутаассифона, ин ҳодиса дар растаниҳои роҳи САМ-метаболизм на он қадар хуб мушоҳида карда мешавад. Рӯзона бошад, дар зери таъсири ҳароратҳои баланд, яъне дар лаҳзаҳои пӯшида будани масомаҳо, малат аз таркиби вакуола ба ситоплазма кашонда мешавад ва дар он ҷо бо иштироки ферменти малатдегидрогеназа (малик-энзим) то ҳосилшавии CO_2 ва пируват декарбоксилнок мегардад. CO_2 аз таркиби малат чудо шуда, минбаъд ба хлоропластҳо дохил мешавад ва дар реаксияҳои сикли Калвин иштирок мекунад.

Ҳамин тариқ, ба растаниҳои дорои фотосинтез аз рӯи суккулентҳо (растаниҳои роҳи САМ- метаболизм) ва растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез доштани хусусиятҳои умумӣ хос мебошад. Лекин, дар растаниҳои роҳи САМ-метаболизм азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 ва ҳосилшавии малат (шабона) декарбоксилнокшавии малат бо чудошавии CO_2 ва пируват (рӯзона) вобаста ба вақт чудо карда шудаанд. Ин хусусият дар растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез бошад, тавассути фазо (мавқеи ҷойгиршавӣ) муайян гаштааст, яъне: реаксияи якум дар хлоропластҳои ҳуҷайраҳои мезофиллӣ ва реаксияи дуюм дар хлоропластҳои ҳуҷайраҳои обкладка мегузаранд. Ҳангоми таъмин будан бо об аксарияти намояндагони растаниҳои суккулентӣ протсеси азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 -ро чун растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез мегузаронанд ва баръакс, баъзе намояндагони растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез бар асари норасогии об хусусиятҳои растаниҳои роҳи САМ-матаболизмро зоҳир менамоянд.

4.3. Фотонафаскашӣ ва метаболизми кислотаи гликолевӣ

Дар ҳуҷайраҳои хлоропластдори растаниҳо дар ба-робари амалӣ гардидани роҳҳои C_3 - ва C_4 -фотосинтез, ҳамчунин, протсеси фотонафаскашӣ (протсеси дар зери таъсири равшанӣ фаъол гардидани шиддатнокии чудошавии CO_2 ва азхудкунии O_2) низ ба амал меояд. Бинобар

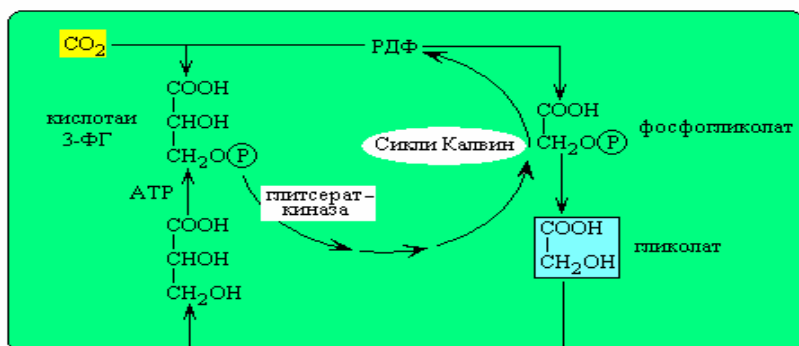
дар чунин мавридҳо ба сифати маҳсулоти аввалин ҳосил шудани кислотаи гликолевӣ, ин роҳи азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 -ро дар растаниҳо бештар роҳи гликолатӣ меноманд. Яке аз омилҳои пастгардонандаи самаранокии фотосинтезикии растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез (то 50%) ин баландшавии шиддатнокии протсеси фотонафаскашии онҳо ба шумор меравад.

Шиддатнокии фотонафаскашии растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез одатан дар шароитҳои норасогии CO_2 ва аз ҳад зиёд будани миқдори O_2 баланд мешавад. Дар чунин шароитҳо дар хлоропластҳо ферменти РДФ-карбоксилаза метавонад чун ферменти хусусияти оксигеназадошта фаъолият намояд. Дар натиҷа ин фермент метавонад реаксияи бо роҳи оксидшавӣ вайрон гардидани рибулозо-1,5-дифосфатро то кислотаҳои 3-ФГ ва 2-фосфогликолевӣ танзим гардонад. Кислотаи 2-фосфогликолевӣ бо роҳи аз даст додани боқимондаи фосфатӣ ба кислотаи гликолевӣ табдил меёбад (расми 19). Молекулаҳои O_2 ва CO_2 барои ишғол намудани маркази каталикии ферменти РДФ-карбоксилаза байни ҳамдигар муқобилият нишон медиҳанд: ҳангоми баланд будани миқдори CO_2 ва паст будани миқдори O_2 хусусияти карбоксилазӣ ва дар ҳолатҳои баръакс – хусусияти оксигеназии ин фермент зоҳир мегарданд. Ҳангоми зоҳир гардидани хусусияти оксигеназии ферменти РДФ-карбоксилаза/оксигеназа кислотаи фосфогликолевӣ ҳосил мешавад.

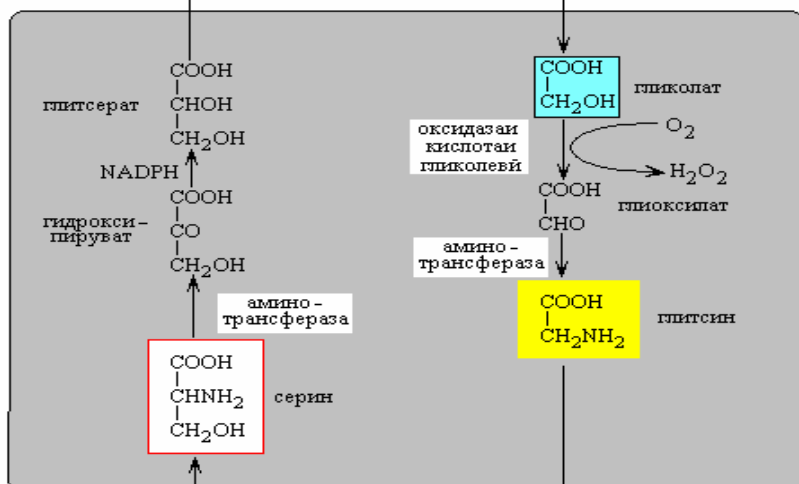
Баландшавии ҳарорат чун омил дигари пастгардонандаи самараи фотосинтетикӣ ва мусоидаткунандаи баландшавии шиддатнокии протсеси фотонафаскашӣ дар растаниҳо муайян карда шудааст.

Протсеси фотонафаскашӣ дар асоси таъсири мутақобила доштани се органеллаи ҳуҷайравӣ: хлоропластҳо $\rightleftharpoons$ пероксисомаҳо $\rightleftharpoons$ митохондрияҳо ба амал меояд. Гликолат аз хлоропласт ба пероксисома гузашта, дар он дар зери таъсири ферменти гликолатоксидаза оксид мешавад. Оксиди гидрогенӣ (H_2O_2)-и дар рафти

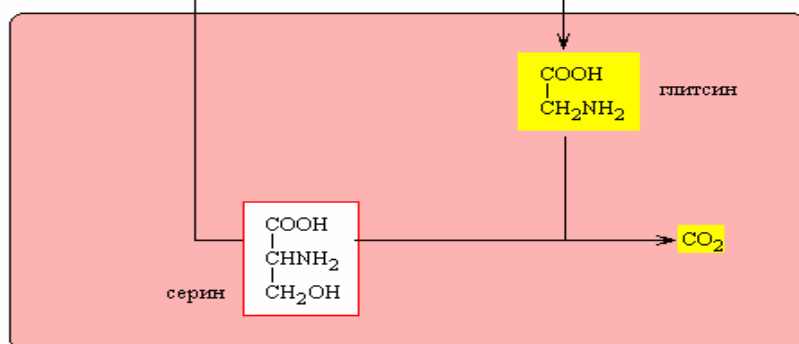
Х
Л
О
Р
О
П
Л
А
С
Т



П
Е
Р
О
К
С
И
С
О
М
А



М
И
Т
О
Х
О
Н
Д
Р
И
Я



Расми 19. Фотонафаскашӣ ва метаболити кислотани гликолейӣ

ин протсес ҳосилшуда аз тарафи каталазаи пероксисома бартараф карда мешавад. Гликолат минбаъд бо роҳи аминнок гардидан ба глитсин табдил меёбад. Дар ин реаксия ба сифати донори гурӯҳи аминӣ глютамаат баромад мекунад.

Глитсин аз таркиби пероксисома берун шуда, дохили органеллаи сеюм - митохондрия мегардад. Дар митохондрия аз ҳисоби ду молекулаи глитсин серин ҳосил шуда, CO_2 хориҷ мешавад. Бо ҳамин, тартиби амалӣ гардидани реаксияҳои протсеси фотонафаскашӣ самти муқобилро мегирад: серин аз нав ба пероксисома дохил шуда, дар он гурӯҳи аминии худро ба пируват медиҳад. Дар натиҷа, пируват ба аланин ва серин ба гидроксипируват табдил меёбанд. Пас аз ин, гидроксипируват якбора то ҳосилшавии глитсерат барқарор мешавад. Сипас, глитсерат метавонад ба таркиби хлоропластҳо дохил шуда, тавассути фосфорнокшавӣ вориди сикли Калвин гардад.

Пайдарҳам амалӣ гардидани реаксияҳои протсеси фотонафаскашӣ на ҳамеша боиси ба амал омадани як даври пурраи он гардида метавонанд. Роҳи гликолатии растаниҳои C_3 -фотосинтез метавонад дар митохондрия ба охир расад. Дар чунин ҳолатҳо маҳсулоти охирини протсес серин ва CO_2 ба ҳисоб мераванд. Ҷудошавии CO_2 ҳангоми баланд будани шиддатнокии фотонафаскашӣ сабаби паст гардидани нетто-фотосинтез (ҳосилнокии ҳоси фотосинтетикӣ)-ро маънидод ва тасдиқ менамояд.

Дар растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез CO_2 -и дар рафти фотонафаскашӣ ҳосилшуда аз нав аз ҷониби ҳучайраҳои мезофиллӣ аз худ карда мешавад. Молекулаи CO_2 дар хлоропластҳои ҳучайраҳои мезофиллӣ бо ФЭП ба реаксия дохил шуда, дар натиҷа оксалоатсетат ва малатро ҳосил мекунад. Сипас, малат CO_2 -и дар таркиби худ нигоҳдоштаро ба хлоропластҳои ҳучайраҳои обкладка медиҳад, яъне ба ҷое, ки дар он сикли Калвин амалӣ мегардад. Дарачаи баланди нетто-фотосинтези растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез бевосита дар асоси ҳамин маънӣ шарҳ дода мешавад.

Пас, *фотонафаскашӣ дар ҳаёти растаниҳо чӣ аҳамият ва чӣ мавқеъ дорад?* Чихати пайдо кардани ҷавоб ба ин суол онро ёдовар мебояд шуд, ки роҳи гликолатӣ ба ҳосилшавии глитсин ва серин оварда мерасонаду дар пероксисомаҳо барқароршавии NADP^+ ба амал меояд. Ҳамчунин, натиҷае ба даст оварда шудаанд, ки оид ба генератсияшавии АТР хангоми ҳосилшавии серин маълумот медиҳанд. Нишон дода шудааст, ки хангоми дар муҳитҳои дорои фишори персиалии O_2 ва концентратсияи баланди CO_2 нигоҳ доштани растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез онҳо чун растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез рафтор мекунад. Яъне, дар чунин ҳолатҳо онҳо низ дорои шиддатнокии пасти фотонафаскашӣ мебошанд.

Дар асоси ҳамаи ин гуфтаҳо чунин хулоса кардан имкон дорад, ки мафҳуми «фотонафаскашӣ» танҳо дорои мазмуни расмӣ мебошад, яъне, агар O_2 азхуд карда шавад – CO_2 хориҷ карда мешавад, лекин аз рӯи хусусияти функционалӣ протсеси фотонафаскашӣ ба протсеси нафаскашӣ ягон шабоҳат надорад.

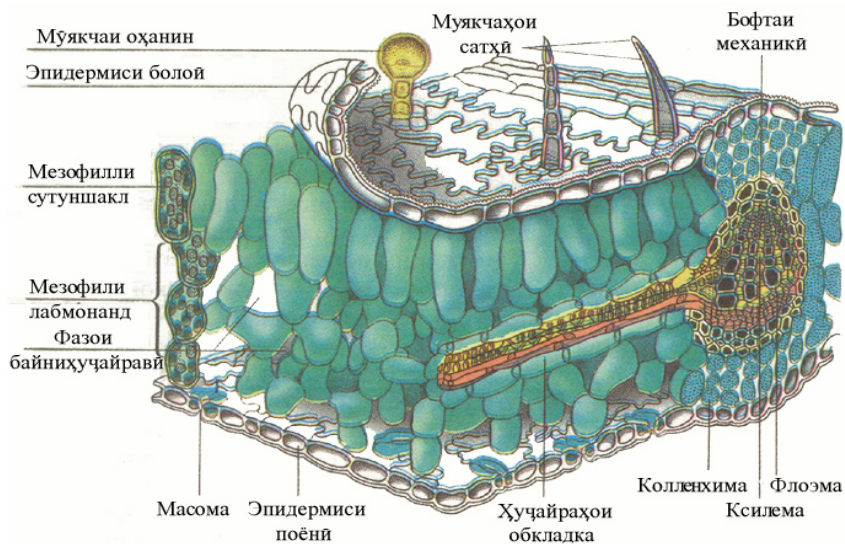
Фасли 5. МЕХАНИЗМҲОИ ЭНДОГЕНӢ (ДОХИЛӢ)-и ТАНЗИМ НАМУДАНИ ФОТОСИНТЕЗ

Танзими протсеси фотосинтез дар дараҷаи мембранаҳо, хлоропластҳо, ҳуҷайраҳо, бофтаҳо, узвҳо ва организми томи растанӣ ба амал оварда мешавад. Дар рафти амалӣ гардидани протсеси фотосинтез ҳамаи системаҳои танзимкунанда иштирок мекунад.

Танзими фотосинтез дар дараҷаи барг. Барг ҳамчун узви фотосинтетикӣ вазифаҳои гуногунро иҷро мекунад. Вазифаҳои асосии барги растаниҳои сабз ин гузаронидани фотосинтез (ғизогирии аз таркиби ҳаво), транспиратсия (бухоршавии об аз сатҳи баргҳо) ва синтези як қатор пайвастагиҳои органикӣ, аз ҷумла фитогормонҳо (ауксинҳо, гиббереллинҳо, кислотаи абсизинӣ) мебошанд. Барг, одатан сатҳи нисбат, ба ғафсии он хеле паҳн ва сохти дорсалию вентралӣ дорад. Сатҳи ниҳоят паҳн доштани барг

ба он имкон медиҳад, ки дар як воҳиди бофтавӣ масоҳати бештарро ишғол намояд. Сатҳи паҳн доштани баргҳо натиҷаи дурударози мутобиқшавии онҳо ба тарзи «ғизо-гирӣ аз таркиби ҳаво» мебошад.

Бофтаи муҳимтарини барг мезофилл ба шумор меравад, чунки дар он протсеси фотосинтез ба амал меояд (расми 20).



Расми 20. Сохти анатомии барг

Эпидермис бофтаи рӯйпӯшкунандаи барг буда, дар байни ҳуҷайраҳои он ба ҷуз ҳуҷайраҳои қисматҳои охи-рини аппарати масомавӣ ҳуҷайраҳои боқимонда хлоро-пласт надоранд. Эпидермиси барг бофтаҳои дохилии онро аз таъсири омилҳои беруна муҳофизат намуда, протсеси мубодилаи газҳо ва транспиратсияро дар барг танзим ме-кунад. Системаҳои гузаронандаи тамоми сатҳи баргро фарогирифта онро бо об, моддаҳои маъданӣ таъмин на-муда, дар ҷараёни пайвастагиҳои органикӣ ва ассимилят-

ҳои гуногун аз барг ба қисматҳои дигари растанӣ самт гирифта, иштирок менамоянд.

Мезофилл, одатан, ба ду хели бофтаҳо: бофтаи полисадӣ (сутуншакл – бофтаи дар зери эпидермиси болоии барг ҷойгиршуда) ва бофтаи лабмонанд (бофтаи дар болои эпидермиси поёнии барг ҷойгиршуда) чудо шудааст.

Дар мезофилли полисадӣ ҳучайраҳо ба таври нисбат ба сатҳи барг ҳолати перпендикулярдошта кашиш хӯрдаанд ва дар як ё якчанд қатор ҷойгир шудаанд. Ҳучайраҳои мезофилли лабмонанд, бинобар дар байни онҳо мавҷуд будани фазоҳои байнихучайравии ҳаҷман бузург, аз ҳамдигар дур-дур (пӯкмонанд) ҷойгир шудаанд. Масомаҳои аксарияти растаниҳо дар эпидермиси поёнии барг ҷойгир шудаанд, яъне фазоҳои бузурги байнихучайравии дар эпидермиси поёнӣ мавҷудбуда бевосита ба таъмин намудани протсеси мубодилаи газҳо мутобиқ гаштаанд. Бофтаи полисади (сутуншакл)-и ба тарафи равшанӣ нигаронидашуда қисми аз ҳама зиёди хлоропластҳои баргро дарбар гирифта, дар протсеси ассимилятсия (захирашавӣ)-и CO_2 нақши аввалиндараҷаро ишғол намудааст. Миқдори қабатҳои ҳучайраҳои мезофиллӣ дар таркиби барг аз дараҷаи шиддатнокии равшанӣ вобастагӣ дорад. Баргҳои дар зери таъсири равшанӣ инкишофёфтаи растанӣ дорои мезофилли пурраташаккулёфта мебошанд. Дар растаниҳои ареалҳои хушк – ксерофитҳо бофтаи полисадии паренхима дар бисёр ҳолатҳо дар ду тарафи барг ҷойгир шудааст, бофтаи лабмонанд бошад, ниҳоят сусти инкишофёфтааст ва ё ин ки тамоман вучуд надорад.

Акнун пайдарҳамии протсесҳои манзури диққати шумо мегардонем, ки онҳо дар ҳучайра ва бофтаҳои сабзи барг хангоми якдигарро иваз намудани равшанӣ ва ториқӣ мегузаранд.

Пас аз якчанд дақиқаҳои аввали ба барг бо равшанӣ таъсир намудан, ҳаҷми хлоропластҳо хурд шуда, онҳо дорои сатҳҳои нисбатан паҳн (дискмонанд) мегарданд. Дар натиҷа, тилакоид ва гранаҳо дар таркиби хлорофилл

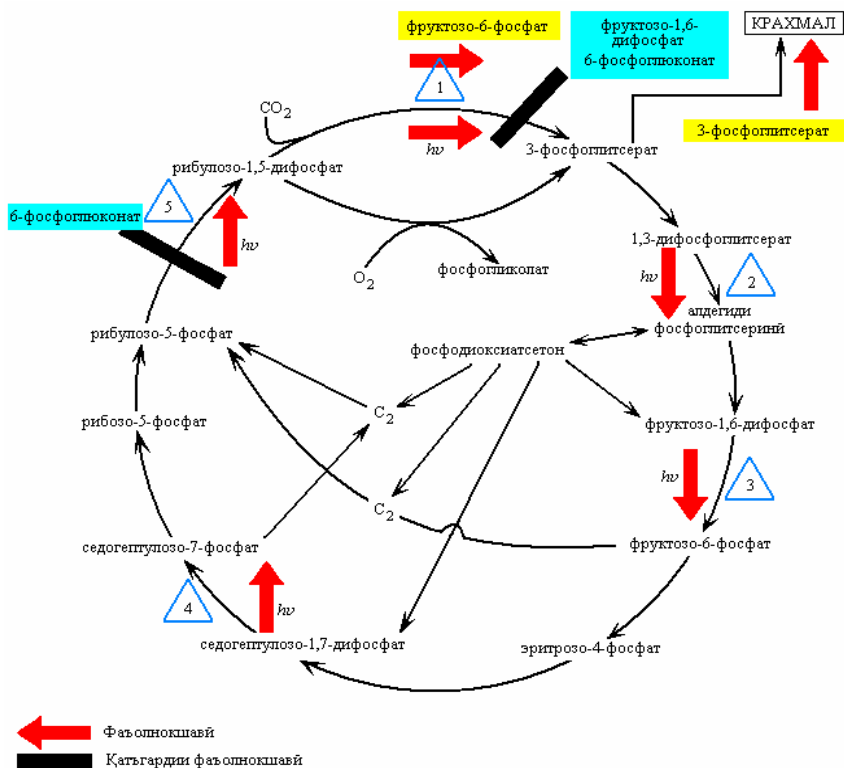
аз ҷо бечо шуда, нисбат ба ҳамдигар зичтар ҷойгир мешаванд. Дар зери таъсири равшанӣ кашишхӯрии хлоропластҳо боиси ба амал омадани градиенти протонҳои трансмембранавӣ ва тағйирёбии потенциали барқии мембранаи ҳуди хлоропластҳо мегарданд. Дарачаи муайяни кашишхӯрии хлоропласт барои самарабахш кор кардани занҷири нақлиёти электронҳо ва алоқаманд гардидани он бо протсеси ҳосилшавии АТФ зарур мебошад. Нақлиёти протонҳо ба дохили тилакоидҳо таҳти бузургҳои рН 5,0-5,5 ба туршшавии ковокии дарунии ҳуди тилакоидҳо, ишқорнок гардидани строммаҳои хлоропластҳо (дар торикӣ таҳти рН 7,0 ва дар равшанӣ таҳти рН 8,0) оварда мерасонад. Дар натиҷаи ба тилакоидҳо дохилшавии ионҳои H^+ , ионҳои Mg^{2+} аз таркиби онҳо хориҷ шуда, ба стромма ворид мегарданд.

Ба амал омадани NADP, ATP, O_2 , Mg ва тағйирёбии рН-и муҳит дар стромма ба реаксияҳои фотосинтезикии азхудкунии CO_2 бевосита ва ё бавосита таъсир мерасонанд. Дар асоси таҷрибаҳо нишон дода шудааст, ки азхудкунии CO_2 аз ҷониби хлоропластҳои аз таркиби хучайраҳои баргҳо ҷудокардашуда таҳти рН-и 7,2 мушоҳида намегардад, лекин таҳти рН 8,0 ниҳоят хуб мегузарад. Сабаби таҳти рН 8,0 хуб гузаштани реаксияҳои азхудкунии CO_2 аз ҷониби хлоропластҳои ҷудокардашуда дар тағйирёбии фаъолнокии як қатор ферментҳои ифода мегардад, ки онҳо дар муҳитҳои сусти ишқорӣ дорои рН-ҳои оптималӣ мебошанд. Масалан, рибулозофосфаткиназа (рН 7,9), дегидрогеназаҳои алдегиди фосфоглитсеринӣ (рН 7,8), рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилаза ва фруктозодифосфатаза (рН 7,5-8,0). Баландшавии рН-и строма хангоми ба хлоропласт бо равшанӣ таъсир расондан, боиси табдилёбии CO_2 -и азхудкунанда ба H_2CO_3 ва захирашавии HCO_3^- мегардад. CO_2 аз таркиби HCO_3^- дар зери таъсири карбогидраза то карбоксилнокшавии рибулозо-1,5-дифосфат озод мешавад.

АТФ ҳам дар рафти реаксияҳои фосфорнокшавии рибулозо-5-фосфат ва кислотаи ФГ ва ҳам дар реаксияҳои

ба синтези сахароза ва крахмал алоқаманд иштирок мекунад. NADPH бошад, барои барқароршавии кислотаи ФГ то ба алдегиди ФГ ва ҳосилшавии малат аз ҳисоби кислотаи шевелоуксусӣ ниҳоят зарур аст. Mg^{2+} барои нигоҳ доштани фаъолнокии функционалии РДФ-карбоксилаза зарур буда, дар протсесҳои синтези хлорофиллҳо ва сафедаҳо иштирок мекунад.

Протсеси азхудкунии CO_2 пеш аз ҳама дар зери таъсири равшание танзим карда мешавад (расми 21), ки он



Расми 21. Нақшаи танзим намудани сикли оксиду барқароршавандаи пентозофосфатӣ дар дараҷаи ферментҳо (аз рӯи М. Шампинӣ):

Тавзеҳ: 1 – РДФ-карбоксилаза; 2 – дегидрогенази кислотаи 1,3-ФГ; 3 – фруктозо-1,6-дифосфатфосфатаза; 4 – седогептулозо-1,7-дифосфатфосфатаза; 5 – рибулозо-5-фосфаткиназа

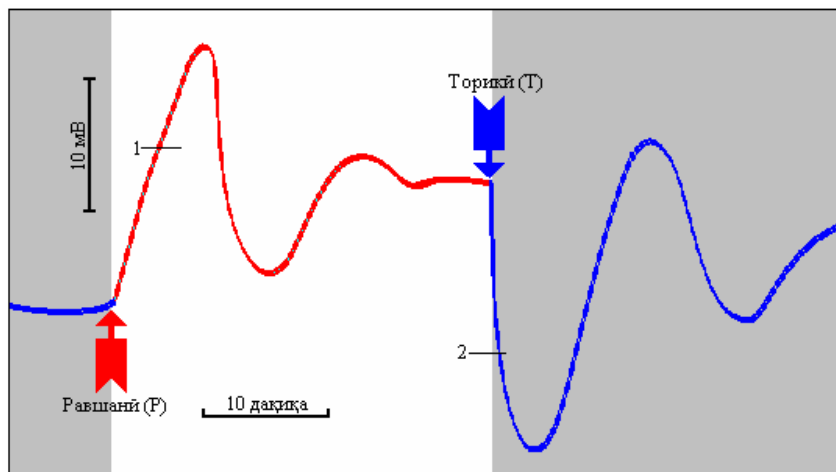
бевосита як қатор ферментҳои сикли Калвинро фаъол мегардонад. Аз ҷумла, ферментҳои РДФ-карбоксилаза, фруктозо-1,6-дифосфатфосфатаза ва рибулозо-1,5-фосфаткиназа дар зери таъсири равшанӣ фаъол мегарданд.

Танзими фаъолиятнокии ферменти ибтидоии сикли Калвин – РДФ-карбоксилаза моҳиятан гуногунмазмун мебошад. Дар баробари дар зери таъсири равшанӣ фаъол гардидан, ин фермент дар зери таъсири фруктозо-6-фосфат низ фаъол мегардад. Пайвастагии 6-фосфоглюконат, ҳамчунин, фаъолнокии ферменти дар реаксияи охирини сикли Калвин иштироккунанда – рибулозо-5-фосфаткиназаро низ паст мегардонад. Дар охир, маҳсулоти реаксияҳои азхудкунии CO_2 – кислотаи 3-ФГ ба синтези крахмал таъсири мусбат мерасонад.

Зиёдшавии миқдори O_2 дар таркиби строма метавонад ба паст гардидани шиддатнокии протсеси азхудкунии CO_2 оварда расонад. Ин ҳолат дар зери таъсири протсеси фотонафаскашӣ ба амал меояд.

Тағйирёбиҳои функционалӣ дар ҳучайраҳои мезофилл. Хлоропластҳои аксарияти растаниҳо вобаста ба шиддатнокӣ ва самти паҳншавии равшанӣ қобилияти аз як ҷо ба ҷойи дигар ҳаракат карданро пайдо мекунанд. Таъсири баланди равшанӣ фототаксисӣ манфии хлоропластҳо ба амал меоварад. Дар натиҷа, онҳо аз равшанӣ дур шуда, дар деворҳои паҳлӯии ҳучайраҳои паренхимаи сутуншакл (полисадӣ) ҷамъ мешаванд; таъсири пастии равшанӣ боиси ба амал омадани фототаксиси мусбат мегардад. Тахмин мекунанд, ки ҳаракати хлоропластҳо дар зери таъсири равшанӣ (паст ё баланд) тавассути сафедаҳои кашишхӯрандаи бо мембранаи хлоропласт алоқаманд ва бо сафедаҳои кашишхӯрандаи таркиби ситоплазма таъсири мутақобилдошта ба амал меояд.

Қисмати таҳти таъсири равшанӣ қарордоштаи барг муваққатан дорои зарядҳои барқии мусбат мегардад. Ба амал омадани чунин ҳолатҳо бо роҳи истифода аз электродҳои беруна мушоҳида кардан имкон дорад (расми 22). Чунин мавҷи аз ҷиҳати барқӣ мусбати иқтидори бофт-



Расми 22. Реаксияи биоэлектрики аз равшанӣ вобастаи баргҳои растани (аз рӯи И.А. Рибин, 1977):

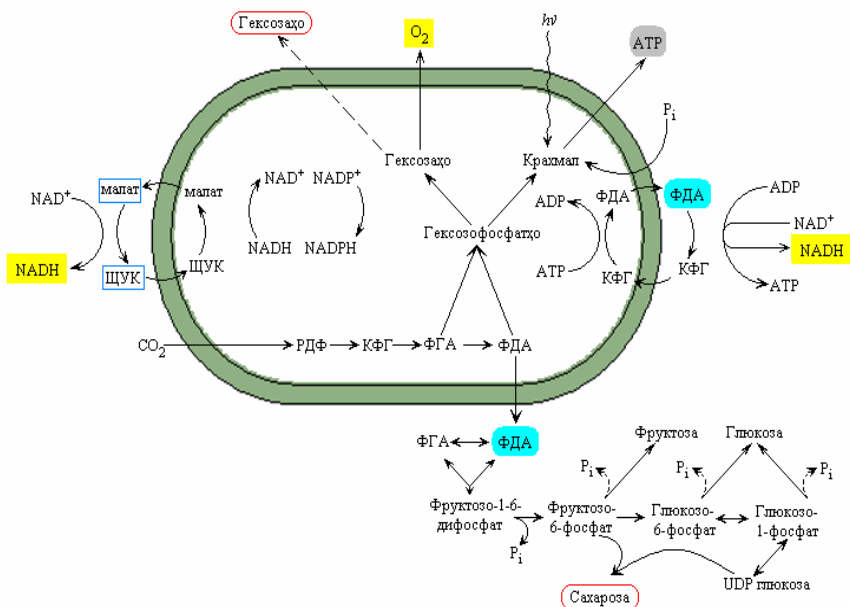
Тавзеҳ: 1 – мавҷи электромусбии иқтидори бофтавии дар зери таъсири равшанӣ баамалоянда; 2 – мавҷи электроманфии иқтидори бофтавии пас аз қатъ гардидани таъсири равшанӣ баамалоянда

тавии барг дар асоси гиперкутбнокшавии иқтидори мембранавии хуҷайраҳои мезофиллӣ шарҳ дода мешавад ва, бевосита, бо протсеси фотосинтез алоқаманд мебошад. Асосҳои ҷой доранд, ки мувофиқи онҳо ба амал омадани чунин мавқеъгирии иқтидори бофтавии баргро чун фаъолгардии насоси H^+ -ӣ дар плазмолеммаи хуҷайраҳои мезофиллӣ ҳисобидан мумкин аст. Нақлиёти фаъоли ионҳои H^+ аз ситоплазма ба ҷилди хуҷайра дар асоси механизми дохилшавии моддаҳо ба амал меояд, ки дар давраи ба таври фаъол иҷро намудани вазифаҳои худ ба хуҷайра зарур мебошанд.

Ба хуҷайра таъсири пуриқтидортаринро АТР, NADPH ва ассимилятҳои дар хлоропластҳо ҳосилшуда мебахшанд, чунки танҳо бар асари таъсири чунин пайвастагиҳо метаболизми хуҷайра муайян карда мешавад. Дар зери таъсири равшанӣ дар таркиби хлоропластҳо

таносуи микдории АТР бар АДР якбора баланд мегардад ва дар натиҷаи бо суръати баланд ба амал омадани мубодилаи эквивалентии энергетикӣ АТР худи ҳамон лаҳза дар таркиби ситоплазма пайдо шуда, аз он ҷо ба таркиби митохондрияҳо дохил мешавад. Азбаски дараҷаи гузаронандагии ҷилди хлоропласт барои АТР хеле паст аст, бинобар ин, гузариши онро аз хлоропласт ба ситоплазма механизми челнокӣ таъмин мегардонад. Ин механизм дар натиҷаи амалӣ гардидани реаксияи оксиду барқароршавии байни кислотаи ФГ-й ва фосфодиоксиатсетон фаъолият мекунад, чунки суръати баромади триозафосфатҳо тавассути мембранаи хлоропластҳо ба суръати дифузияи озод наздик буда, ин ҳолат дар як вақт боиси нақлиёти эквивалентҳои барқароркунанда (NADH) мегардад (расми 23).

Гузаронандаи дорои иқтидори баланди барқароркунандандаги (NADPH)-и системаи ЦУК малат доништа шудааст. Ҳар кадом ҷузъи ин системаи гузаронанда қобилияти озодона аз мембрана гузаштанро пайдо намуда, давраҳои ҷойивазкуниро аз таркиби хлоропластҳо ба ситоплазма амалӣ мегардонанд. Далели ин ақида он аст, ки дар таркиби хлоропластҳо NAD^+ ва NADP^+ -и аз малатдегидрогеназа вобаста мавҷуд мебошанд. Пайдошавии АТР дар таркиби ситоплазма ва эквивалентҳои барқароркунанда ба он оварда мерасонад, ки дар зери таъсири равшанӣ шиддатнокии чунин протсессҳои ба энергия эҳтиёҷдошта, ба монанди: синтези кислотаҳои равшанӣ, барқароршавии нитратҳо ва сульфатҳо, баланд мегардад. Ҳатто имкон дорад, ки эҳтиёҷи умумии энергетикии ҳуҷайра ба ҳолати таъмингардии протсеси азхудкунии CO_2 бо АТР монев шавад, яъне ба реаксияҳои сикли Калвин рақобат нишон дода, АТР-ро дар протсессҳои дигари ба энергия эҳтиёҷдоштаи метаболизм истифода кунанд.



Расми 23. Тарзҳои аз таркиби хлоропласт берун кардани эквивалентҳои энергетикӣ (АТР), барқароркунанда (NADH) ва ассимилятҳо

Ханӯз дар лаҳзаҳои аввали амалӣ гардидани фотосинтез баромади ассимилятҳо аз таркиби хлоропластҳо ба ситоплазма оғоз мегардад. Муайян карда шудааст, ки дар як лаҳзаи кӯтоҳ гузаштани фотосинтез, атомҳои карбонии нишондори таркиби $^{14}\text{CO}_2$ дар ситоплазма, пеш аз ҳама, ба таркиби фосфотриозаҳо, ба таркиби кислотаи ФГ ва фосфодиоксиатсетон ва баъд ба таркиби фруктозо-1,6-дифосфат дохил мешаванд. Дар мисоли хлоропластҳои аз таркиби ҳуҷайра ҷудокардашуда нишон дода шудааст, ки сахароза аз ҷилди хлоропластҳо тамоман намегузарад. Аз ин ҷо чунин бармеояд, ки ҷойи асосии синтези сахароза дар ҳуҷайра на хлоропластҳо, балки ситоплазма ба шумор меравад. Тасдиқи ин нишондиҳандаҳо он аст, ки ферментҳои асосии дар синтези сахароза иштироккунанда (сахарозафосфатсинтетаза ва UDP-глюкозопирофосфорилаза) дар таркиби ситоплазма мавҷуд мебошад.

Баромади пайвастигхое, ки минбаъд аз онҳо ангиштобҳо ҳосил мешаванд, аз таркиби хлоропласт ба ситоплазма дар шакли кислотаи ФГ, алдегиди ФГ ва фосфодиоксиатсетон сурат мегирад.

Табилёбиҳои минбаъдаи ба ҳосилшавии гексозофосфатҳо ва сахарозаҳо оваранда, аллакай, дар ситоплазма ба амал меоянд. Триозофосфатҳо низ дар таркиби хлоропласт айнан ба чунин табилёбиҳо дучор мегарданд, ки дар натиҷа, ҳангоми баландшавии шиддатнокии фотосинтез дар хлоропластҳо, крахмал захира мешавад. Крахмали дар хлоропластҳо синтезшуда ба сифати манбаи захиравие баромад мекунад, ки дар навбати дуюм аз хлоропласт ба ситоплазма интиқол дода мешавад. Дар бисёр мавридҳо натиҷаҳои захирашавии крахмал дар таркиби хлоропластҳо (ба миқдори умумии онҳо) назаррас мебошанд.

Ассимилятҳои аз таркиби хлоропластҳо беруншаванда дар ҳучайрае, ки дар он фотосинтез амалӣ мегардад, бо ду роҳ истифода мешаванд:

1) дар рафти реаксияҳои оксиду барқароршавандае, ки бо хориҷшавии CO_2 анҷом меёбанд;

2) барои зиёдшавии массаи ҳучайра дар протсеси сабзиш, ҳангоми захира намудани моддаҳои ғизоӣ ва синтези дуюмини онҳо. Қисмати зиёди ассимилятҳо аз таркиби ҳучайраҳои фотосинтезкунандаи барг ба дигар узву бофтаҳои растанӣ кашонда мешаванд.

Таъсири байниҳамдигарии бофтаҳои барг вобаста ба фотосинтез. Дар зери таъсири равшанӣ тағйиротҳо на танҳо дар ҳучайраҳои мезофиллӣ ба амал меоянд, балки равшанӣ чун омили муҳимтарини танзимкунандаи кори масомаҳо низ баромад мекунад. Ҳангоми дар зери таъсири равшанӣ қарор доштан масомаҳои аксарияти растаниҳо кушода ва дар баробари бартараф гардидани таъсири он пӯшида мешаванд. Ҳодисаи мазмунан баръакс дар миқсоли растаниҳои суккулентӣ мушоҳида мешавад, ки масомаҳои онҳо рӯзона пӯшида ва шабона кушодаанд. Ба кори масомаҳо (яъне ба ҳолати кушода ва пӯшидашавии онҳо)

микдори CO_2 низ таъсир мерасонад. Масалан, ҳангоми камшавии микдори CO_2 дар фазоҳои байнихучайравӣ доираи сӯрохиҳои масомавӣ васеъ мешавад. Кушодашавии масомаҳо дар зери таъсири равшанӣ ба фаъолияти пластидаҳои ҳучайраҳои қисматҳои охирина (замикающие)-и аппарати масомавӣ алоқаманд мебошад. Ҳангоми аз таркиби барг чудо намуда, парвариш кардани ҳучайраҳои масомавӣ, таъсири равшанӣ ба фаъолияти кори онҳо мушоҳида мегардад.

Дарачаи баланди кушодашавии масомаҳо ба баландшавии шиддатнокии транспиратсия (бухоршавии об аз сатҳи барг) мусоидат менамояд, ки дар натиҷа шиддатнокии ҷаббиши об ва моддаҳои маъданӣ аз ҷониби реша ва ҷараёни минбаъдаи онҳо тавассути ксилема то ба баргҳо баланд мегардад. Мавҷуд будани чунин шароитҳо барои фаъл гардидани кори ҳучайраҳои мезофиллӣ зарур аст.

Бар асари фаъолияти фотосинтезикии ҳучайраҳои мезофиллӣ бофтаҳои гуногуни барг бо қандҳо ва маҳсулоти дигари фотосинтетикӣ таъмин карда мешаванд, ки дар натиҷа фаълнокии функционалии бандчаҳои гузаронанда баланд мегардад.

Мавҷуд будани ду тарзи нақлиёти ассимилятҳо ба бандчаҳои гузаронанда ба таври назариявӣ чунин тахмин карда шудааст: 1) тавассути симпласт (яъне ба воситаи плазмодесмаҳо ва ситоплазмаи ҳучайраҳои нисбат ба ҳамдигар пайдарҳам ҷойгиршуда) ва 2) тавассути апопласт (ба воситаи деворҳои ҳучайравӣ); чунки дар мисоли аксарияти растаниҳо дар байни ҳучайраҳои мезофиллӣ ва флоэмавӣ плазмодесмаҳо сусти инкишоф ёфтаанд ва ё тамоман вуҷуд надоранд. Дар апопласти пахнаки барг имконияти мавҷуд будани қариб $1/5$ ҳисса қандҳо ва ҳиссаи муайяни аминокислотаҳои озод ҷой дорад. Ҳучайраҳои паренхимаи барг ассимилятҳоро ба муҳити беруна озодона чудо намуда, онҳоро нисбатан сусти аз худ мекунаанд. Ҳучайраҳои флоэмавӣ бошанд, баръакс, қобилияти аз муҳити беруна фаъллона аз худ намудани қандҳо ва

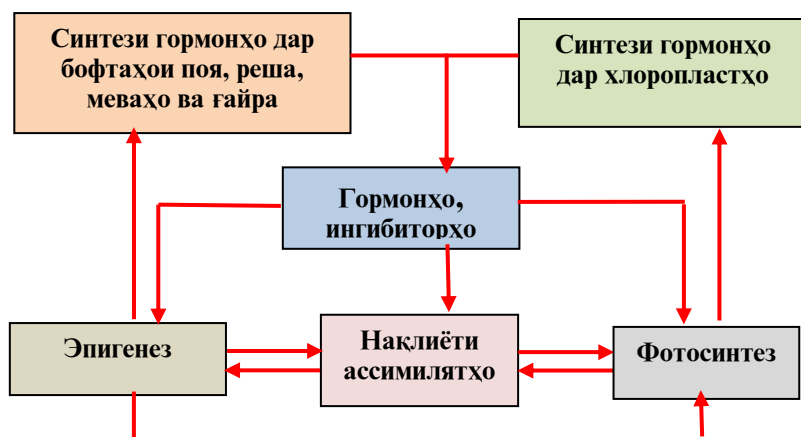
аминокислотаҳоро доранд. Доштани чунин хусусияти хучайраҳои флোмавӣ ба гузаронандаҳои энергияталаб вобаста буда, онҳо дохилшавии моддаҳоро ба муқобили градиенти концентратсионӣ таъмин менамоянд. Ақидаҳое баён карда шудаанд, ки мувофиқи онҳо сахарозаи дар хучайра ҳосилшуда ба таркиби чилди он гузашта, дар зери таъсири ферменти инвертаза ба гексозаҳо (фруктоза ва глюкоза) таҷзия мешавад. Минбаъд, гексозаҳо ба бандчаҳои гузаронанда дохил шуда, дар он ҷо аз нав ба сахароза табдил меёбанд. Хучайраҳои фломавии канорӣ дар барг нақши коллекторро иҷро мекунанд, яъне онҳо ассимилятҳоро ба муқобили градиенти концентратсионӣ ҷамъоварӣ мекунанд. Нақши асосӣ дар протсеси пур гардонидани элементҳои бофтаҳои гузаронанда бо ассимилятҳо ба хучайраҳои ҳамсафар ва паренхимавии флোма хос мебошад. Дар мисоли баъзе намуди растаниҳо ин амалро хучайраҳое иҷро мекунанд, ки барои иҷро намудани ин вазифа махсус гардидаанд. Натиҷаҳое низ ба даст оварда шудаанд, ки аз худ намудани қандҳоро аз ҷониби хучайраҳои фломавӣ дар иштироки ионҳои H^+ тасдиқ менамоянд. Яъне, хучайраҳои фломавӣ қандҳоро тавасути кор кардани насоси ионҳои H^+ -ии энергияталаб ҷаббида мегиранд. Дар натиҷаи бо ассимилятҳо пур гардонидани бофтаҳои барг шиддатнокии фотосинтез паст мешавад. Ҳолати аз ҳад зиёд аз қандҳо таркиб ёфтани пластидаҳо боиси ба амал омадани тағйиротҳои сохтории дар аввал баргарданда ва баъдтар барнагардандаи хлоропластҳо мегардад. Дар натиҷа шиддатнокии фотосинтез ниҳоят паст мешавад. Захирашавии миқдори аз ҳад зиёди крахмал дар пластидаҳо ва доштани таъсири манфӣи он ба протсеси фотосинтез чунин шарҳ дода мешавад: 1) таъсири механикӣ ба тилакоидҳо; 2) пастшавии реҷаи равшанӣ дар хлоропласт; 3) такшоншавии ферментҳо дар сатҳи крахмал; 4) такшоншавии ионҳо, аз ҷумла ионҳои Mg^{2+} , ки барои нигоҳ доштани фаъолнокии ферментҳо зарур мебошад; 5) паст гардидани диффузияи CO_2 .

Баргҳои аксарияти растаниҳо қобилияти оҳиста-оҳиста ба тарафи равшанӣ тоб хӯрданро доро мебошанд. Ҳамин тавр, онҳо шароитҳои хубтар амалӣ гардидани протсеси фотосинтезро таъмин менамоянд. Айнан бо ҳамин роҳ «мозаикаи барг» ҳосил мешавад.

Танзими протсеси фотосинтез дар растании том. Амалӣ гардидани вазифаи фотосинтетикии растании томъ аз як тараф, ба доштани мутақобилияти автономии ирсӣ ва биохимиявии сохторҳои дараҷаи пасти тани растанигӣ (хлоропласт, хучайра) ва, аз тарафи дигар, ба системаҳои мураккаби интегратсионӣ кооперативии алоқаи фотосинтез бо тамоми вазифаҳои ҳаётии он муайян карда мешавад. Протсесҳои ҳаётӣ (онтогенетикӣ) дар организми растанӣ мавҷудияти доимии минтақаҳои аттрагири (минтақаҳои ба худ ҷазбкунанда)-ро таъмин мегардонанд. Дар маркази чунин минтақаҳо ё протсесҳои навсозӣ ва сабзиши сохторҳои гуногун, ё синтези моддаҳои захиравӣ (дар таркиби меваҳо, лӯндаҳо, пиёзакҳо) ба амал меоянд. Дар ҳар ду ҳолат ҳам минтақаҳои аттрагирӣ нисбат ба протсеси фотосинтез талаботи хоса зоҳир менамоянд. Донор (фотосинтез) ва аксептор (протсесҳои сабзиш ва захирашавии моддаҳо)-и ассимилятҳо аз худ системаи таъсири мутақобилдоштаро мегузоранд. Агар шароитҳои беруна шиддатнокии фотосинтезро маҳдуд нагардонанд, он гоҳ иҷрои ин амал аз ҷониби протсесҳои энергетикӣ (ҳосилшавӣ ва ташаккулёбии узвҳои нав) ба амал оварда мешавад. Чунин ҳолатро дар мисоли ҳодисаҳои гуногуни дар ҳаёти растаниҳо ҷойдошта, мушоҳида кардан мумкин аст. Масалан, канда партофтани суттаҳои ҷавони ҷуворимака, меваҳои помидор, боимҷон ва ё себ боиси паст гардидани шиддатнокии устувори фотосинтетикии баргҳо мегардад; канда партофтани як қисми баргҳо, дар баробари пурра нигоҳ доштани фаъолиятнокии доимии марказҳои аттрагирӣ, баръакс ба баландшавии шиддатнокии фотосинтетикии баргҳои дар тани растанӣ боқимонда оварда мерасонад.

Механизмҳои чунин баҳамтаъсиркуниҳо дар асоси ҳодисаи репрессияи метаболитикии фотосинтез шарҳ дода мешавад. Муайян карда шудааст, ки фаъолияти кории марказҳои аттрагирӣ чи қадар пурқувват бошад, барг аз ассимилятҳои фотосинтетикӣ ҳамон қадар самаранок озод мешавад. Ин ҳолат барои баландшавии шиддатнокии фотосинтез чун шароити муҳим баромад мекунад.

Дар рафти ҳамаи ин протсессҳо мавқеи аввалинда-рача ба фитогормонҳо, ингибиторҳои эндогенӣ (дохилӣ)-и сабзиш ва метаболитҳо (баъзе намояндагони полифенолҳо) дода мешавад. Иштироки фитогормонҳо дар протсеси фотосинтез ба таври нақшаи аз ҷониби А.Т. Мокро-носов пешниҳодкардашуда ифода мегардад:



Аз нақшаи мазкур чунин бармеояд, ки фитогормонҳо дар қисмҳои гуногуни организми растанӣ, аз ҷумла дар хлоропластҳо, ҳосил шуда, ба протсеси фотосинтез ҳам таъсири масофавӣ ва ҳам таъсири бевосита мерасонанд. Таъсири фитогормонҳо, ҳамчунин, дар дараҷаи хлоропластҳо низ зоҳир мегардад. Таъсири масофавӣ таҳти мазмуни дорои хусусияти танзимкунанда будани таъсири

фитогормонҳо ба протсесҳои сабзиш ва инкишофёбӣ (эпигенез), яъне захирашавии моддаҳои ғизоӣ, нақлиёти ассимилятҳо, ҳосилшавӣ ва ғаёлнокии моддаҳои аттрагирӣ, маънидод карда мешавад. Аз ҷониби дигар, фитогормонҳо тавассути ба амал овардани тағйиротҳои ҳолати мембранаҳо, ғаёлнокии ферментҳо, генератсияи потенциали трансмембранавӣ ба ғаёлнокии хлоропластҳо таъсири бевосита мерасонанд. Иҷбот карда шудааст, ки мавқеи фитогормонҳо, аз ҷумла ситокининҳо, дар биогенези хлоропластҳо, синтези хлорофилл ва ферментҳои сикли Калвин назаррас мебошад.

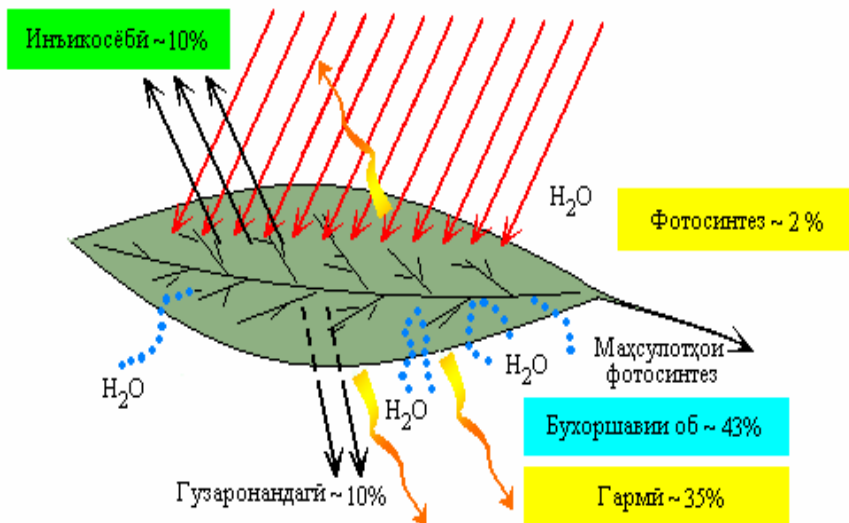
Як қатор фитогормонҳо (кислотаи ИУ, гиббереллин, кислотаи асбизинӣ), баъзе намоёндағони фенолҳои аз ҷиҳати физиологӣ ғаёл дар бофтаҳои барг ҳосил мешаванд. Ситокинин, ки дар протсеси сабзиши барг бевосита нақши муҳим дорад, аз дигар қисмҳои тани растанӣ, пеш аз ҳама аз таркиби реша, ба минтақаҳои ҳосилшавии муғчаҳои баргӣ омада мерасад. Мавҷуд будани чунин система алоқамандии тарафайни узвҳоро ба амал оварда, танзими функционалии ғаёлиятнокии растании томо таъмин мегардонад.

Ҷасли 6. ЭКОЛОГИЯИ ФОТОСИНТЕЗ

Вобастагии ҳосилнокии фотосинтезро аз омилҳои муҳит (шиддатнокӣ ва таркиби спектралӣи энергияи равшанӣ, миқдори CO_2 , ҳарорат, мубодилаи об дар бофтаҳои барг, ғизои маъдании барг ва ғайраҳо) экологияи фотосинтез меноманд. Омӯзиши таъсири ин омилҳо ба протсеси фотосинтез ва мутобиқшавии организми растанӣ ба таъсири онҳо дар соҳаи растанипарварӣ дорои аҳамияти ҳоса мебошад.

6.1. Вобастагии фотосинтез аз таъсири омилҳои муҳити беруна

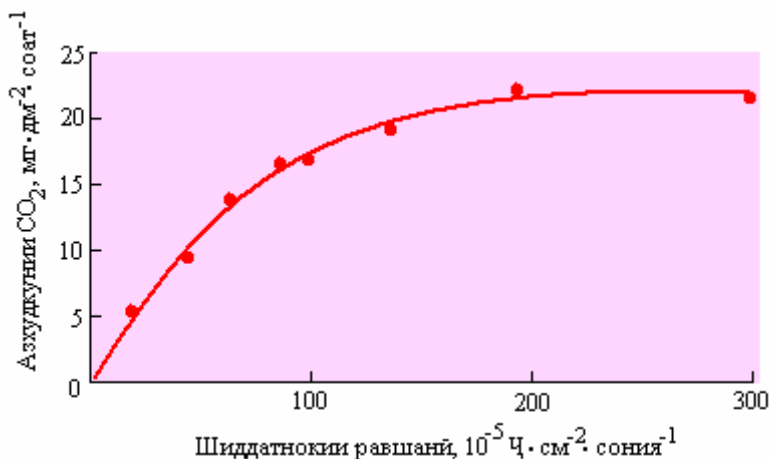
Шиддатнокӣ ва таркиби спектралӣи равшанӣ. Муайян карда шудааст, ки баргҳо 80-85%-и энергияи аз ҷиҳати фотосинтетикӣ фаъоли нурҳои қисматҳои гуногун (ҳудуди дарозии мавҷии 400-700 нм) ва 25%-и нурҳои қисмати инфрасурхи спектри равшаниро, ки онҳо дар маҷмӯъ 55%-и энергияи радиатсияи умумии Офтобро ташкил медиҳанд, фуру мебаранд. Дар рафти фотосинтез бошад, ҳамагӣ 1,5-2,0%-и энергияи равшании аз ҷониби баргҳо фурубурдашуда, ки онро радиатсияи фаъоли фотосинтетикӣ (РФФ) меноманд, масраф мегардад (расми 24).



Расми 24. Мувозинати энергетикӣи баргҳои растаӣ

Тавзеҳ: ҳолати ҳарч гардидани энергияи аз ҷониби барг фурубурда-шуда дар рафти амалӣ гардидани қорҳои гуногун ба ҳисоби фоиз оварда шудааст.

Вобастагии шиддатнокӣ (суръат)-и фотосинтез аз шиддатнокии равшанӣ ҳатти қачи логарифмиро ифода мекунад (расми 25).



Расми 25. Вобастагии шиддатнокӣ (суръат)-и фотосинтези баргҳои ҷуворимакка аз шиддатнокии равшанӣ

Вобастагии рост (бевосита)-и суръати фотосинтез аз ҷараёни афкандагии энергияи равшанӣ танҳо тахти шиддатнокии пасти он ҷой дорад. Фотосинтез ҳанӯз дар баробари паҳншавии шуоъҳои аввалини равшанӣ оғоз мегардад. Ин нишондиҳандаи фотосинтез аввалин бор ҳангоми истифода кардан аз равшании сунъӣ (равшании ҷароғи керосинӣ) дар соли 1880 аз ҷониби А.С. Фамингс муайян карда шудааст. Ӯ нишон додааст, ки равшании ҷароғи керосинӣ танҳо барои оғоз гардидани протсе-си фотосинтез кифоягӣ мекунад. Дар аксарияти растаниҳои равшанидӯст шиддатнокии аз ҳама баланд (максималӣ)-и фотосинтез (яъне ба ҳисоби 100%) ҳангоми афкандагии энергияи равшании нисфи энергияи афкандаи офтобро ташкилдиҳанда ба қайд гирифта шудааст. Айнан ба ҳамин миқдор афкандагии нури равшании сунъӣ, ҳолати аз таъсири энергияи равшанӣ қонеъ будани баргҳоро таъмин карда метавонад. Аз ин миқдор зиёдшавии таъсири равшанӣ шиддатнокии фотосинтезро оҳиста-оҳиста паст мегардонад.

Таҳлили хатти қачи таъсири равшанӣ ба фотосинтез имкон медиҳад, ки оид ба моҳият ва фаъолият (кор)-и системаҳои фотохимиявӣ ферментативӣ маълумотҳо ба даст орем. Масалан, кунчи моилро доштани хатти қачи таъсири равшанӣ ба фотосинтез, доир ба суръати амалӣ гардидани реаксияҳои фотохимиявӣ ва микдори хлорофилл маълумот медиҳад: чи қадар моил будани он зиёд бошад, дараҷаи фурубарии равшанӣ ҳамон қадар баланд мегардад. Одатан, нишондиҳандаи фурубарии фаъолонии равшанӣ ба растаниҳои соядӯсти ҷангалҳо ва обсабзҳои қисматҳои поёнии кӯлҳо, баҳрҳо ва уқёнусҳо хос мебошад, чунки онҳо ба шароитҳои таъсири сусти равшанӣ мутобиқ гаштаанд. Аппарати пигментии ниҳоят хубинкишофёфтаи ин гуна растаниҳо аз худ қобилияти фурубарии фаъолонии шиддатнокии пасти равшаниро зохир менамояд.

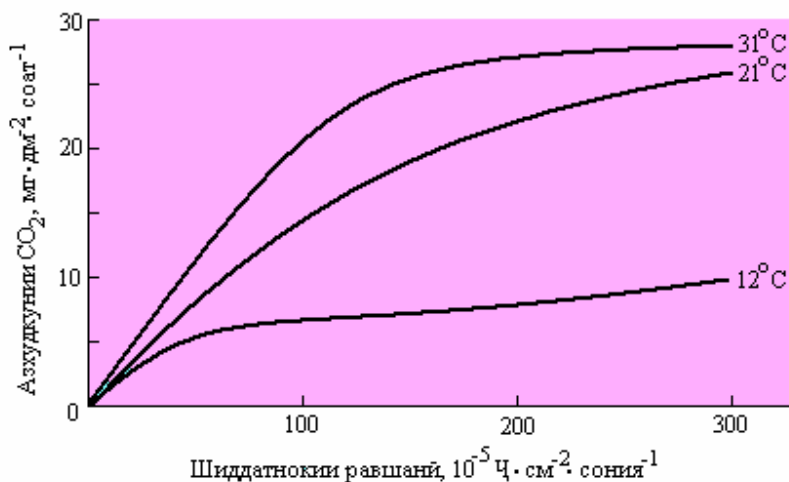
Фаъолнокии фотосинтез дар қисматҳои таъминкунандаи шиддатнокии максималии таъсири равшанӣ ба фотосинтез, доштани иқтидори баланди фурубарӣ ва барқароркунии CO_2 -ро ифода намуда, аз рӯи микдори CO_2 муайян карда мешавад. Қисмати таъминкунандаи шиддатнокии максималии таъсири равшанӣ ба фотосинтез чи қадар дорои натиҷаи баланд бошад, он гоҳ иқтидори аппарати азхудкунанда ва барқароркунандаи CO_2 низ ҳамон қадар меафзояд. Қонё гардидани эҳтиёҷи растаниҳои равшанидӯст (ба қисмати таъминкунандаи таъсири максималии равшанӣ ба фотосинтез) нисбат ба растаниҳои соядӯст таҳти афкандагӣҳои ниҳоят баланди энергияи равшанӣ мушоҳида карда мешавад. Масалан, ин нишондиҳанда барои баъзе растаниҳои соядӯст ба 1000 лк, барои растаниҳои дарахтии равшанидӯст 10-40 ҳазор лк, барои баъзе растаниҳои баландкӯҳи Помир (дар ҷойҳое, ки афкандагии энергияи равшанӣ ба сатҳи Замин 180 ҳазор лк-ро ташкил медиҳад) ба беш аз 60 ҳазор лк баробар аст. Ба гурӯҳи растаниҳои равшанидӯст аксарияти зироатҳои кишоварзӣ ва растаниҳои дарахтӣ, ҳамчунин, обсабзҳои обанборҳои камоб мансуб мебошанд.

Нишондиҳандаи қисмати таъминкунандаи шиддатнокии максималии таъсири равшанӣ ба фотосинтез дар растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез нисбат ба растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез пасттар мебошад. Фаъолияти фотосинтетикии растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез таҳти дараҷаи баланди афкандагии энергияи равшанӣ зоҳир мегардад.

Шиддатнокии фотосинтез ҳангоми муътадил будани бузургии қисмати таъминкунандаи шиддатнокии максималии таъсири равшанӣ нисбат ба шиддатнокии нафаскашӣ баландтар мебошад. Дар ҳолати то натиҷаҳои муайян пастшавии дараҷаи афкандагии равшанӣ, шиддатнокии фотосинтез ва нафаскашӣ баробар мешаванд. Дараҷаи афкандагии равшанӣ, ки дар зери таъсири он миқдори CO_2 -и дар рафти фотосинтез фурубурдашуда ба миқдори CO_2 -и дар рафти нафаскашӣ ҷудошуда баробар мешавад, «*нуқтаи компенсационии равшанӣ*» номида мешавад. Бузургии ин нишондиҳанда таҳти натиҷаи ба $0,03$ баробар будани миқдори CO_2 дар таркиби атмосфера ва ба $20^\circ C$ баробар будани ҳарорати муҳит муайян карда мешавад. Натиҷаи ченаки нуқтаи компенсационии равшанӣ на танҳо барои растаниҳои соядӯст ва равшанидӯст, ҳамчунин барои баргҳои нисбат ба ҳамдигар аз рӯи тартиби муайян ҷойгиршудаи як растанӣ низ гуногун мебошад. Дараҷаи афкандагии аз ҳад зиёди энергияи равшанӣ метавонад якбора протсеси биосинтези пигментҳо, реаксияҳои фотосинтетикӣ ва протсесҳои сабзишро тағйир дода, боиси пастшавии ҳосилнокии умумии растаниҳо гардад.

Муҳим он аст, ки ҳатто дар як муддати кӯтоҳ тағйирёбии шароитҳои афкандагии равшанӣ ба шиддатнокии фотосинтез бетаъсир наметонад. Доштани чунин хусусияти мутобиқшавӣ ба растаниҳо имкон медиҳад, ки дар фитосеноз (чамоаҳо) аз равшанӣ пурратар истифода баранд. Аппарати фотосинтетикӣ ба тағйироти даврагии афкандагии равшанӣ, ки бар асари вазидани шамол ва дигар омилҳо ба амал меоянд, мусоидат намояд.

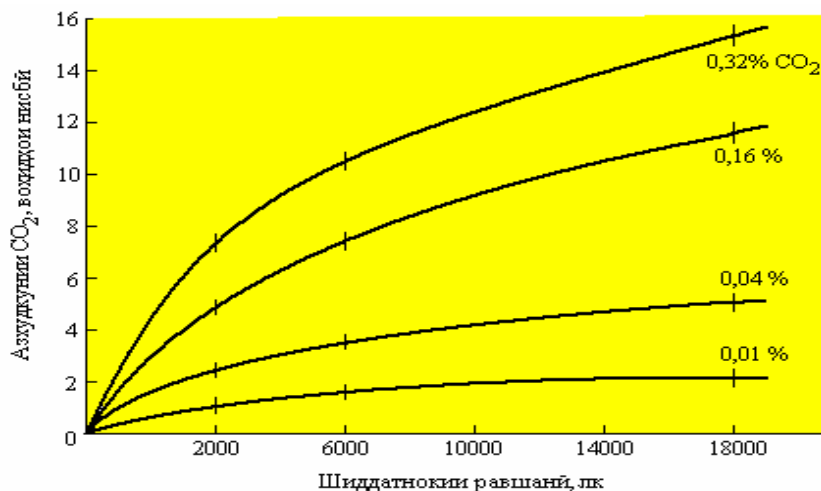
Ба ҷараёни афкандагии энергияи равшанӣ тағйирёбии омилҳои дигари муҳит низ таъсир мерасонанд. Масалан, баландшавии дараҷаи афкандагии энергияи равшанӣ таҳти ҳароратҳои пасти муҳит (то 12°C) дорои самарайи на чандон хуб мебошад (расми 26).



Расми 26. Таъсири мутақобилаи шиддатнокии равшанӣ ва ҳарорат ба суръати фотосинтез

Мӯътадил будани ҳарорат барои растанҳои роҳи C_3 -фотосинтез дар ҳудуди 25-35°C меҳобад. Зиёдшавии миқдори CO_2 дар баробари баландшавии дараҷаи афкандагии энергияи равшанӣ ба зиёдшавии суръати амалӣ гардидани фотосинтез оварда мерасонад (расми 27).

Дар баробари дар рафти фотосинтез муҳим будани дараҷаи афкандагии энергияи равшанӣ, сифати таркиби спектралии он низ муҳим мебошад. Суръати фотосинтез дар қисматҳои гуногуни спектри равшанӣ яхела нест. Шиддатнокии аз ҳама баланди фотосинтез дар зери таъсири нурҳои қисмати сурхӣ спектри равшанӣ ба қайд гирифта шудааст.



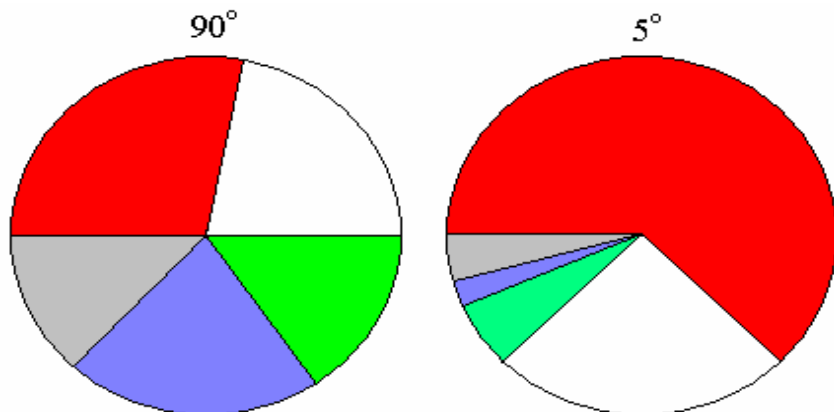
Расми 27. Таъсири мутақобилаи шиддатнокии равшанӣ ва миқдори CO₂ ба суръати фотосинтези мха (аз рӯйи Б.А. Рубин, В.Ф. Гавриленко, 1977)

Пас, савол ба миён меояд, ки сабаби самарани баланд доштани таъсири нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ ба фотосинтез дар чӣ зоҳир мегардад? Дорои самаранокии баланд будани таъсири нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ ба фотосинтез дар инҳо ифода мегардад: якум, 1 кванти энергияи нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ (176 кҶ/мол=42 ккал/мол) ба гузаштани молекулаи хлорофилл аз ҳолати синглетии аслӣ (S_0) ба ҳолати синглетии баҳаяҷномадаи якум (S_1^*) пурра кифоягӣ мекунад. Ин миқдор энергия дар рафти амалӣ гардидани реаксияҳои фотохимиявӣ ба тамом сарф мешавад. 1 квант энергияи нурҳои қисмати кабудӣ спектри равшанӣ (293 кҶ/мол=70 ккал/мол) нисбат ба 1 кванти энергияи нурҳои қисмати сурхи он зиёдтар мебошад. Дар натиҷаи фурубарии 1 квант энергияи нурҳои қисмати кабудӣ спектри равшанӣ молекулаи хлорофилл ба дараҷаи нисбатан баландтари энергетикӣ ба ҳолати синглетии баҳаяҷномадаи дуюм (S_2^*) мегузарад. Миқдори изофавии энергияи аз ҷониби молекулаи хлорофилл азхудкардашудаи равшанӣ

нӣ ҳангоми гузаштани он аз ҳолати S_2^* ба ҳолати S_1^* дар шакли гармӣ хориҷ мегардад. 1 кванти энергияи нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ ба энергияи иқтидори гузариши оксиду барқароршавандаи система аз $E_0' = +0,8$ В то ба $E_0 = -0,8$ В баробар аст. 1 квант энергияи нурҳои қисмати инфрасурхи спектри равшанӣ барои амалӣ гардидани протсеси дар зери таъсири равшанӣ таҷзияшавии молекулаи об кифоягӣ намекунад. Лекин, дар бактерияҳои сулфурии фотосинтезкунада ин миқдор энергия барои протсеси таҷзияшавии сулфиди гидроген дар рафти фоторедуксия бемалол кифоягӣ мекунад. Бинобар ин, фотосинтез дар бактерияҳои сулфурӣ бо иштироқи бактериохлорофилл ва дар зери таъсири нурҳои қисмати ба чашм ноаёни спектри равшанӣ – қисмати инфрасурх мегузарад.

Дуюм, нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ дар таркиби нурҳои ба сатҳи Замин ростпахншавандаи радиатсияи Офтоб доимо мавҷуд мебошанд. Агар офтоб таҳти кунҷи 90°C қарор дошта бошад, он гоҳ миқдори нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ $1/4$ ҳиссаи энергияи афкандаи Офтобро ташкил медиҳанд. Агар Офтоб паст фуromaда бошад, он гоҳ нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ таъсири аввалиндараҷаро соҳиб мешаванд. Ҳангоми таҳти кунҷи 5°C қарор доштани Офтоб миқдори нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ $2/3$ ҳиссаи умумии энергияи афкандаи онро ташкил медиҳанд (расми 28). Растаниҳои таҳти нурҳои қисмати кабуд ва сурхи спектри равшанӣ парваришёфта дорои маҳсулоти хоси фотосинтетикӣ мебошанд. Дар асоси натиҷаҳои аз ҷониби Н.П. Воскресенский (1965) бадастовардашуда, нишон дода шудааст, ки ҳангоми баробар таъсир намудани кванти нурҳои қисмати кабуд ва сурхи спектри равшанӣ, яъне ҳангоми фароҳам овардани шароитҳои якхелаи афкандагии равшанӣ барои давраи фотохимиявии фотосинтез нурҳои қисмати кабуди спектри равшанӣ пас аз якчанд сонияи таъсиррасонӣ дохилшавии ^{14}C -ро ба таркиби маҳсулоти ғайриангиштовӣ (аминокислотаҳо ва кислотаҳои органикӣ), пеш аз ҳама, ба таркиби аланин, аспаргин,

малат, ситрат ва бештар ба таркиби сафедаҳо таъмин мекунад. Нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ бошанд, дохилшавии ^{14}C -ро дар сонияҳои аввали таъсиррасонӣ ба таркиби ангиштобҳо ва пас аз як дақиқа ба таркиби крахмал таъмин менамоянд.



Расми 28. Таркиби спектралӣ радиатсияи ростпахншавандаи нурҳои Оғтоб ҳангоми ҷойҳои гуногунро ишғол намудани он (аз рӯи Н.Н. Калитин, 1947)

Ҳамин тариқ, дар зери таъсири нурҳои қисмати кабудӣ спектри равшанӣ нисбат ба нурҳои қисмати сурхи он дар таркиби баргҳо маҳсулоти иловагии ғайриангиштӣ ҳосил мешаванд. Ҷой доштани чунин хусусиятҳои фарқкунандаи таъсири равшанӣ ба метаболизми карбон дар мисоли растаниҳои рохҳои C_3 - ва C_4 -фотосинтез, обсабзҳои кабуд ва сурх мушоҳида карда шудааст. Ин хусусиятҳо ҳангоми гуногун будани миқдори CO_2 ва дараҷаи афкандагии энергияи равшанӣ ифода мегарданд. Мутаассифона, дар хлоропластҳои аз таркиби ҳуҷайраҳои барг ҷудокардашуда тафовути ҳосилшавии крахмал дар зери таъсири нурҳои қисмати сурху кабудӣ спектри равшанӣ мушоҳида карда намешавад. Аз ин рӯ, тахмин мекунанд, ки дар зери таъсири нурҳои қисмати кабудӣ спектри равшанӣ дар растаниҳои сабз чун фоторетсептори танзимкунандаи метаболизми карбон дар фотосинтез

флавинҳо баромад мекунанд. Муайян карда шудааст, ки хангоми илова намудани микдори кам (то 20%)-и нурҳои қисмати кабудӣ спектри равшанӣ ба нурҳои қисмати сурхӣ он шиддатнокии фотосинтез баланд мешавад. Эҳтимол, ин ҳодиса ба ҳолати танзимшавии давраи фотохимиявии фотосинтез дар зерӣ таъсири нурҳои қисмати кабудӣ спектри равшанӣ алоқамандӣ дорад.

Микдори CO_2 . Газӣ CO_2 субстрати асосии фотосинтез ба шумор меравад. Микдори CO_2 шиддатнокии фотосинтезро муайян мекунад. Микдори CO_2 дар таркиби атмосфера ба 0,03% баробар аст. Дар сатҳи 1 га масоҳати заминӣ шудгоркардашуда дар баландии 100 м микдори CO_2 550 кг-ро ташкил медиҳад. Аз ин микдор растаниҳо дар як шабонарӯз 120 кг-ро аз худ мекунанд. Вобастагии фотосинтез аз микдори CO_2 бо ҳатти қачи логарифмӣ ифода карда мешавад (расми 26). Хангоми дар таркиби ҳаво ба 0,03% баробар будани микдори CO_2 , шиддатнокии фотосинтез тақрибан 50%-ро ташкил медиҳад. Дар ҳолати то ба 0,3% расидан, шиддатнокии фотосинтез натиҷаи максималиро соҳиб мегардад. Ин ҳодиса аз он шаҳодат медиҳад, ки фотосинтез дар протсеси эволютсия хангоми дар таркиби ҳаво ниҳоят зиёд будани микдори CO_2 ба амал омадааст. Ҳамчунин, вобастагии ҳосилнокии фотосинтез аз микдори баланди CO_2 моро водор месозад, ки растаниҳоро дар биноҳои махсуси таҷҳизонидашуда парвариш намуда, аз онҳо ҳосили дилхоҳ ба даст оварем. Чунин шароитҳо ба ҳосилнокии растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез, ки ба мавҷуд будани микдори зиёди CO_2 -и таркиби атмосфера эҳтиёҷи калон доранд, таъсири баланд мерасонанд. Ҳолати мавҷуд будани микдори зиёди CO_2 дар таркиби атмосфера дар ҳаёти растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез ҳеҷ нақши муҳимро надорад, чунки онҳо дорои механизми махсуси зиёд гардонидани микдори CO_2 мебошанд.

Шиддатнокии аз худ намудани CO_2 аз ҷониби барги растаниҳо аз суръати ба таркиби хлоропластҳо дохилшавии он низ вобастагӣ дорад. Суръати дохилшавии CO_2

ба хлоропласт дар асоси дифузияшави (пахншавӣ)-и он тавассути масомаҳо, фазоҳои байнихуҷайравӣ ва ситоплазмаи хуҷайраҳои мезофилли барг муайян карда мешавад. Масомаҳо дар шакли кушода 1-2%-и масоҳати умумии паҳнаки баргро ташкил медиҳанд. Қисмати боқимондаи масоҳати паҳнаки баргро қабати кутинӣ (қабати барои дохилшавии газҳо монешаванда) ишғол намудааст, лекин дар баробари мавҷуд будани сӯрохиҳои кутикулавӣ дар барг, CO_2 ба воситаи масомаҳо дохил мешавад. Дохилшавии CO_2 тавассути масомаҳо ба барг дар асоси қонуни Стефан шарҳ дода мешавад. Моҳияти ин қонун аз он иборат аст, ки суръати ҷойивазкунии молекулаи газҳо ба воситаи сӯрохиҳои нисбатан хурд на ба масоҳати барг, балкӣ ба диаметри онҳо пропорсионалӣ мебошад. Дар қисматҳои канории сӯрохиҳо дараҷаи теладиҳии газҳо камтар мебошад. Бинобар ин, тавассути масомаҳо, ки дар ҳолати кушодашавӣ андозаи сӯрохиҳои онҳо ба 10 мкм баробар аст, молекулаи газҳо бо суръати баланд ҷой иваз мекунад. Ба протсеси кушода ва пӯшидашавии масомаҳо CO_2 , дараҷаи бо таъмин будани бофтаҳо, равшанӣ, фитогормонҳо таъсир мерасонанд.

Ҳарорат. Протсесҳои ибтидоии фотофизикавии фотосинтез (фурӯбарӣ ва мигратсияи энергияи равшанӣ, ҳолати баҳаяҷоноии молекулаи пигментҳо) аз таъсири ҳарорат вобастагӣ надоранд. Ба таъсири ҳарорат протсесҳои ниҳоят ҳассоси фотофосфорнокшавии фотосинтетикӣ ҷавобгӯ мебошанд. Суръати реаксияҳои энзиматикии ба протсеси барқароршавии карбон алоқаманди фотосинтез, ҳангоми то ба 10^0C баландшавии ҳарорат 2-3 бор зиёд мешаванд ($Q_{10}=2-3$). Вобастагии умумии фотосинтез аз таъсири ҳарорат дар шакли хатти қачи якқулладор ифода мегардад (расми 27). Хатти қачи вобастагии фотосинтез аз таъсири ҳарорат дорои 3 нуқтаи асосӣ мебошад: нуқтаи поёнӣ (минималӣ), нуқтаи миёна (оптималӣ) ва нуқтаи болоӣ (максималӣ). Шиддатнокии фотосинтез ҳангоми ниҳоят мӯътадил будани ҳарорат аз давомнокии таъсири он вобастагӣ дорад. Натиҷаи поёнии ҳудуди таъсири

ҳарорат ба шиддатнокии фотосинтез барои растаниҳои минтақаҳои шимолӣ (сӯзанбарг, арча)...– $0,5^{\circ}\text{C}$, барои растаниҳои тропикӣ – $4-8^{\circ}\text{C}$ ва барои растаниҳои иқлимҳои гармтар $20-25^{\circ}\text{C}$ -ро ташкил медиҳад. Баландшавии ҳарорат то 40°C ба суствавӣ ё қатъ гардидани шиддатнокии фотосинтез оварда мерасонад. Баъзе намояндагони растаниҳои иқлимҳои биёбон қобилияти таҳти нишондиҳандаҳои баланди ҳарорат (то 58°C) амалӣ гардонидани протсеси фотосинтезро пайдо мекунанд. Натиҷаҳои поёнӣ ва болоии ҳудуди таъсири ҳароратро ба фотосинтез, бо роҳи пешакӣ устувор гардонидан, мутобиқшавии растаниҳо ба градиенти ҳарорат тағйир додан мумкин аст. Ба таъсири ҳарорат беш аз ҳама реаксияҳои карбоксилнокшавӣ, табдилёбии фруктозо-6-фосфат ба сахароза ва крахмал, ҳамчунин нақлиёти қандҳо аз баргҳо ба дигар узвҳои растанӣ ҷавобгӯ мебошанд.

Қайд кардан зарур аст, ки таъсири равшанӣ, миқдори CO_2 -и таркиби ҳаво ва ҳарорат ба шиддатнокии фотосинтез таҳти мазмуни мураккаби мутақобила доштани онҳо амалӣ мегардад. Бахусус, таъсири мутақобилаи равшанӣ (ки ба суръати реаксияҳои фотофизикавӣ нигаронида шудааст) ва таъсири ҳарорат (ки суръати реаксияҳои энзиматикиро танзим менамояд) нисбат ба ҳамдигар бараъло мушоҳида карда мешаванд. Дар шароитҳои мавҷуд будани шиддатнокии баланди равшанӣ ва нишондиҳандаҳои пасти ҳарорат ($5-10^{\circ}\text{C}$), яъне дар ҳолатҳое ки чун омили тезонандаи суръати тамоми протсесҳо баромад намудани реаксияҳои ферментативӣ реаксияҳое, ки таҳти таъсири бевоситаи ҳарорат қарор доранд, натиҷаи Q_{10} метавонад >4 бошад. Дар зери таъсири нишондиҳандаҳои баландтари ҳарорат натиҷаи Q_{10} то дараҷаи ба 2 расидан, паст мешавад. Дар ҳолати ҷой доштани шиддатнокии пасти равшанӣ натиҷаи Q_{10} ба 1 баробар мегардад. Яъне, фотосинтез аз таъсири ҳарорат пурра вобастагӣ надорад, чунки дар ин мавридҳо суръати амалӣ гардидани он дар зери таъсири реаксияҳои энзиматикӣ маҳдуд карда мешавад.

Мубодилаи об. Об дар протсеси фотосинтез ба сифати субстрати оксидшаванда ва манбаи ҳосилшавии оксиген баромад мекунад. Бинобар ин, шиддатнокии фотосинтез, бе шакку шубҳа, аз мубодилаи об дар растанӣ вобастагии калон дорад. Ҷиҳати дигари таъсири микдори об ба протсеси фотосинтез аз он иборат мебошад, ки бузургии аз об сер будани баргҳо дараҷаи кушодашавии масомаҳо ва дохилшавии CO_2 –ро ба барг муайян менамояд. Ҳамин тариқ, таъсири мубодилаи об ба шиддатнокии фотосинтез таҳти мазмунҳои зерин ифода мегардад: аз ҳади зиёд бо об таъмин будани барг боиси пӯшидашавии масомаҳо мегардад, ки дар натиҷа қобилияти фурубарии CO_2 аз ҷониби барг суст шуда, шиддатнокии фотосинтез паст мегардад; дар натиҷаи ҷой доштани таъсири аз ҳади баланди хушкӣ атмосферавӣ бухоршавии микдори зиёди об аз сатҳи барг ба зиёдшавии микдори кислотаи абсиссинӣ оварда мерасонад, ки ин ҳолат низ ба пӯшидашавии масомаҳо мусоидат менамояд.

Муддати тӯлонӣ ҷой доштани норасоии об дар шароитҳои хушкӣ атмосферавӣ ба қатъ гардидани нақлиёти ғайридаврии ва даврии электронҳо дар бофтаҳои барг оварда мерасонад. Ҳангоми қатъ гардидани протсеси синтези АТФ таносуби микдории АТФ/НАДФ паст мешавад. Шиддатнокии аз ҳама баланди фотосинтез ҳангоми ҷой доштани норасоии начандон зиёди об дар барг (тақрибан ба микдорҳои 5-20% аз микдори умумии бо об сершавии он) ва ҳангоми кушода будани масомаҳо мушоҳида карда мешавад.

Ғизои маъданӣ. Барои мӯътадил ғаёлият намудани аппарати фотосинтетикӣ тани растанӣ бояд бо тамоми ҷузъиёти макро- ва микроэлементҳо таъмин бошад. Ба ҳамаи мо маълум аст, ки барои растанӣҳо ду протсеси ғизоирӣ: ғизоирии атмосферавӣ ва ғизоирӣ тавассути реша хос буда, онҳо байни ҳамдигар алоқамандии зич доранд. Вобастагии фотосинтез аз ғизои маъдани растанӣҳо дар асоси эҳтиёҷ доштани протсеси ташаккулёбии аппарати фотосинтетикӣ (синтези пигментҳо, ҷузъҳои гуно-

гуни занчири нақлиёти электронҳо, системаҳои каталитикии хлоропластҳо, сафедаҳои сохторӣ ва нақлиётӣ), ҳамчунин, барои таъмин гардонидани фаъолияти худи аппарати фотосинтетикӣ бо баъзе намояндагони элементҳои маъданӣ муайян карда мешавад.

Нақши физиологии элементҳои ҷудогонаи маъданӣ дар танзими шиддатнокии фотосинтез гуногун мебошад.

Магний (Mg). Элементи магний ба таркиби молекулаи хлорофиллҳо дохил шуда, фаъолиятнокии сафедаҳои дар протсеси синтези АТР иштироккунандаро таъмин менамояд. Он, ҳамчунин, ба суръати реаксияҳои карбоксилнокшавӣ ва барқароршавии NADP+ таъсир мерасонад. Бинобар ин, норасоии магний ба пастшавӣ ва ё катъ гардидани протсеси фотосинтез оварда мерасонад.

Оҳан (Fe). Оҳан дар шакли барқароршуда барои амалӣ гардидани протсеси биосинтези хлорофиллҳо ва пайвастагиҳои оҳандори таркиби хлоропластҳо (ситохромҳо ва ферредоксин) ниҳоят зарур мебошад. Норасоии оҳан рафти гузаштани фотофосфорнокшавиҳои сиклӣ ва ғайрисиклиро халалдор намуда, таркиби хлоропластҳо дигаргун месозад.

Марганес (Mn). Мавқеи физиологии марганес дар иштирок намудани он дар протсеси дар зери таъсири равшанӣ оксидшави (фотодиссоциатсия)-и молекулаи об ифода мегардад. Аз ин рӯ, норасоии ин элементи маъданӣ ба шиддатнокии фотосинтез таъсири манфӣ мерасонад. Муайян карда шудааст, ки дар рафти амалӣ гардидани реаксияҳои фотодиссоциатсияи молекулаи об мавқеи элементи маъдании хлор (Cl) низ муҳим мебошад.

Мис (Cu). Мис ба таркиби пластосианин дохил мешавад ва норасоии он бевосита шиддатнокии фотосинтезро паст мегардонад.

Нитроген (N). Норасоии нитроген дар организми растани ба ташаккулёбии системаҳои пигментӣ, сохторӣ ва фаъолиятнокии хлоропласт таъсири калон мерасонад. Микдор ва фаъолнокии ферменти РДФ-карбоксилаза низ аз микдори нитроген дар растани вобастагӣ дорад.

Фосфор (P). Дар шароитҳои норасоии фосфор рафти амалӣ гардидани реаксияҳои фотохимиявӣ ва реаксияҳои давраи торикии фотосинтез вайрон мегардад. Норасоии фосфор ҳангоми мавҷуд будани шиддатнокии баланди равшанӣ баръало ифода меёбад. Дар натиҷа суръати реаксияҳои давраи торикии фотосинтез тағйир меёбад. Лекин, ҳангоми то ду маротиба камшавии миқдори фосфор дар таркиби баргҳо шиддатнокии фотосинтез дар муқоиса ба шиддатнокии протсессҳои сабзиш, инкишофёбӣ ва ҳосилнокии растаниҳо чандон паст намегардад. Миқдори изофави (аз ҳад зиёд)-и фосфор низ ба суръати гузаштани фотосинтез таъсирбахш мебошад. Тахмин карда шудааст, ки таъсири миқдорҳои изофавии фосфор ба шиддатнокии фотосинтез аз тағйирёбии қобилияти нимгузаронандагии мембранаҳо вобастагӣ дорад.

Калий (K). Норасоии элементҳои маъдани калий дар таркиби бофтаҳои растани ба пастшавии шиддатнокии фотосинтез ва вайроншавии протсессҳои дигари метаболитикӣ оварда мерасонад. Аз ҷумла дар таркиби хлоропластҳо сохтори гранҳо вайрон мешавад; масомаҳо ҳангоми паст будани шиддатнокии равшанӣ кушода ва дар торикии бошад, пурра пӯшида намешаванд; протсеси мубодилаи об дар баргҳо суст мегузарад; рафти амалӣ гардидани протсессҳои фотосинтетикӣ вайрон мешаванд. Ҳамаи ин нишондиҳандаҳо мавқеи полифункционалӣ доштани калийро дар танзими ионии шиддатнокии фотосинтез маънидод мекунад.

Оксиген. Протсеси фотосинтез, одатан, дар шароитҳои аэробӣ, ҳангоми дар муҳит ба 21% баробар будани миқдори оксиген, амалӣ мегардад. Ҳолатҳои аз 21% зиёд ё камшавии миқдори оксиген дар муҳит барои гузаштани фотосинтез шароитҳои номусоидро фароҳам меоваранд.

Миқдори доими (21%)-и оксиген дар таркиби муҳит мазмуни таъсири мӯътадил доштани онро ба протсеси фотосинтез баён мекунад. Масалан, дар растаниҳои дорои шиддатнокии баланди фотонафаскашӣ (лӯбиёгӣҳо ва ғайра) камшавии миқдори оксиген дар муҳит то ба 3% шид-

датнокии фотосинтези онҳоро баланд мегардонад; дар растаниҳои дорои шиддатнокии пасти фотонафаскашӣ (чуворимакка) то 3% камшавии миқдори оксиген дар таркиби муҳит ба ҷой доштани чунин тағйиротҳо оварда намерасонад. Шиддатнокии фотосинтез дар онҳо ба таври муътадил боқӣ мемонад.

Миқдори зиёди оксиген дар муҳит (аз 25 то 30%) шиддатнокии фотосинтезро паст мегардонад. Ин ҳодиса дар ҳаёти растаниҳо «самараи Варбург» меноманд. Моҳияти ин ҳодиса чунин шарҳ дода мешавад: зиёдшавии фишори парсиалии оксиген ва дар як вақт камшавии миқдори CO_2 дар муҳит сабаби дар растаниҳо баланд гардидани шиддатнокии фотонафаскашӣ мегарданд. Дар зери таъсири оксиген фаъолнокии ферменти РДФ-карбоксилаза паст мешавад. Ҳамчунин, дар зери таъсири оксиген таҷзияшавии маҳсулоти барқароршудаи фотосинтез ба амал меояд.

6.2. Ритм (тағйирёбӣ)-ҳои шабонарӯзӣ ва мавсимии фотосинтез

Таҳқиқи фотосинтези растаниҳои системаҳои гуногуни экологӣ (табӣӣ) ҳанӯз дар нимаи аввали асри XX оғоз гардида буд. Таҳқиқотҳои аввалинро аз рӯи ин масъала корҳои аз ҷониби олимони В.Н.Любименко, С.П. Костичев ва дигарон гузаронидашуда, ташкил медиҳанд. Лекин, дар байни омилҳои ба протсеси фотосинтез таъсирбахш, мавқеи муҳимтаринро равшанӣ, ҳарорат ва мубодилаи об дар растани ишғол менамоянд.

Дар баробари тулӯи Офтоб протсеси фотосинтез оғоз мегардад. Шиддатнокии он дар баробари зиёдшавии дараҷаи афканиши энергияи равшанӣ меафзояд. Ҳамин тавр, шиддатнокии аз ҳама баланд (максималӣ)-и фотосинтез дар давраи аз соати 9 то 12-и рӯз ба қайд гирифта шудааст. Тавсифи минбаъдаи шиддатнокии фотосинтез бевосита, аз дараҷаи бо об сер будани баргҳо, ҳарорати атмосферавӣ ва шиддатнокии равшани вобастагӣ дорад.

Дар соатҳои нисфирӯзӣ (аз соати 12 то 16) шиддатнокии фотосинтез баланд не, баръакс, паст мешавад: ҳангоми на чандон гарм будани рӯз ва ё дар рӯзҳои нисбатан абрнок шиддатнокии фотосинтез метавонад ба дараҷаи шиддатнокии максималии пагоҳирӯзии он (яъне, ба шиддатнокии дар соатҳои 6-8-и сахар) баробар бошад ва ё аз он ҳам натиҷаҳои пасттарро соҳиб гардад. Дар давоми соатҳои 16-17-и рӯз бошад, шиддатнокии фотосинтез дубора баланд мешавад. Шиддатнокии фотосинтез дар рӯзҳои тобистон баъди соати 22, яъне пас аз ғуруби офтоб, ба таври минималӣ паст мешавад.

Паст гардидани шиддатнокии фотосинтез дар давоми рӯз (депрессияи рӯзонаи фотосинтез) ба тағйирёбии фаъолнокии аппарати фотосинтетикӣ ва ҷамъшавии микдори зиёди ассимилятҳо дар зерӣ таъсири гармӣ алоқаманд мебошад, чунки ҳарорати баргҳо дар ин давраи шабонарӯзӣ метавонад аз ҳарорати атмосферавӣ то 5-10°C баландтар бошад. Ҳангоми ҷой доштани бухоршавии микдори зиёди об аз бофтаҳои барг ва баландшавии шиддатнокии фотонафаскашӣ масомаҳо пӯшида мешаванд.

Тағйирёбиҳои мавсимии фотосинтез дар растаниҳои биёбон ва дар шароитҳои Арктика фаъолияткунанда аз ҷониби О.В. Зеленский омӯхта шудаанд. Натиҷаҳои аз ҷониби О.В. Зеленский бадастовардашуда нишон медиҳанд, ки тағйирёбиҳои мавсимии фотосинтез дар растаниҳои биёбон аз хусусиятҳои онтогенетикии онҳо вобастагӣ дорад. Шиддатнокии максималии фотосинтези ин гуна растаниҳо ва растаниҳои эфемерии дорои давраи нашвии кӯтоҳ дар охири моҳи март ва нимаи аввали моҳи апрел мушоҳида карда мешавад. Дар растаниҳое, ки давраи фаъоли нашвии хешро дар оғози фасли тобистон ба охир расонида, ба оромии тобистона мегузаранд, шиддатнокии максималии фотосинтез пеш аз фарорасии фасли тобистон ба қайд гирифта мешавад. Шиддатнокии максималии мавсимии фотосинтез дар растаниҳои дарахтӣ ва буттагии дорои давраи нашвии дарозмуддат дар ибтидои давраи гармии саҳттарини тобистон ва хушкӣ ҳаво зоҳир мегар-

дад. Тағйирёбиҳои мавсимии шиддатнокии фотосинтез дар растаниҳои арктикӣ таҳти мазмуни пастшавии он дар ибтидо ва интиҳои давраи нашвии инкишофёбии онҳо ифода меёбанд. Яъне, дар даврахое ки онҳо бештар дар зерӣ таъсири хунокиҳои зиёд қарор доранд. Шиддатнокии максималии фотосинтези растаниҳои арктикӣ дар давраи нисбатан муътадил будани тобистони ин кутби сайёраи Замин ба қайд гирифта шудааст.

6.3. Фотосинтез, сабзиш, инкишофёбӣ ва ҳосилнокии растаниҳо

Таъсири мутақобилаи сабзиши растаниҳо ва шиддатнокии фотосинтез дар давраи ҳаётии растаниҳо ва пайдарҳамию фаълнокии узвҳои сабзидаистодаи растани, ки ба мавҷуд будани чараёни ассимилятҳо эҳтиёҷ доранд, дар тағйирёбии мунтазами аппарати фотосинтетикӣ ифода мегардад. Давраи аввали инкишофёбии барг, пеш аз ҳама, ба тақсимшавӣ, сабзиши ҳучайраҳо ва, баъдан, ба кашишхӯрии онҳо алоқаманд мебошад. Дар ин давра хлоропластҳо тақсим шуда, инкишоф меёбанд ва миқдоран зиёд мешаванд. Дар ҳучайраҳои бофтаи лабмонанди барги картошка миқдори пластидаҳо нисбат ба ҳучайраҳои бофтаи исфанҷии он 1,5-2,0 бор камтар ҳосил мешаванд. Ҳосилшавии хлоропластҳо ниҳоят барвақт оғоз мегардад, лекин сабзиши ҳучайраҳо дар муқоиса ба зиёдшавии миқдори хлоропластҳо боз ҳам тезтар ба амал меояд. Дар натиҷа, дар давраи ҳаётии барг адади хлоропластҳо дар 1 см² ду баробар кам мешавад. Лекин, миқдори хлорофилл дар таркиби хлоропластҳо пас аз ҳосилшавии миқдорҳои муайяни онҳо зиёд шудан мегирад. Шиддатнокии аз ҳама баланди фотосинтез дар давраи сабзиши ҳучайраҳои барг тариқи кашишхӯрӣ мушоҳида карда шуда, дар баробари ба 0,4-0,8 баробар шудани масоҳати барг ба пастшавӣ майл мекунад. Пастшавии шиддатнокии фотосинтез ба давомнокии даври ҳаётии барг низ вобастагӣ дорад. Дар мисоли барги растаниҳои

хамешасабз шиддатнокии фотосинтез дурудароз паст на-
гардида, қариб ки ҳамеша яксон мемонад.

Барг худ дар давраҳои аввали сабзиш намудан (яъне, то ҳосил намудани 30-45%-и масоҳати хеш) ба ассимилятҳо эҳтиёҷ дошта, онҳоро аз ҳисоби баргҳои нисбатан хуб ташаккулёфта ва ё бофтаҳои захирақунанда аз худ менамояд. Дар баробари ташаккулёбии барг нақлиёти ассимилятҳо аз он ба дигар баргҳо ва узвҳои растанӣ зиёд шуда, оҳиста-оҳиста барг ба донор табдил меёбад. Барг қобилияти иҷро намудани ин вазифаро бо ҳосил намудани 60-90%-и масоҳати худ пайдо мекунад. Баргҳои пурраташаккулёфта ассимилятҳои ҳосилкардаи худро ба узвҳо ва минтақаҳои ба онҳо эҳтиёҷдоштаи организми растанӣ медиҳанд. Аз миқдори умумии моддаҳои синтезкардаи хеш танҳо 10-40%-и онҳоро ҳуди барг истифода мекунад. Аз рӯи маҳсулоти фотосинтез мубодила дар байни баргҳои пурраташаккулёфта тамоман ҷой надорад. Ин ҳолатро А.Л. Курсанов (соли 1961) «*қонуни шадид*» номидааст. Баръакс, ҷой доштани чунин ҳолат боиси беҳтар тақсимшавии ассимилятҳо дар организми томи растанӣ гардидааст. Баргҳои ба ҳазон расидаистода (баргҳои дорои фаъолнокии пасти фотосинтетикӣ) на танҳо ассимилятҳо, балки маҳсулоти протсесҳои таҷзияшавии дар ситоплазмаи онҳо гузарандаро низ ба узвҳои дигари растанӣ медиҳанд.

Дар чунин мазмун ивазшавии вазифаҳои барг дар давраи ҳаётии он дар ташаккулёбии ҳосил хеле муҳим аст. Аз худ намудани ассимилятҳо аз ҷониби баргҳои ҷавон ба ташаккулёбии аппарати иловагии фотосинтетикӣ оварда мерасонад, ки дар натиҷа шиддатнокии фотосинтез ба таври прогрессияи геометрӣ меафзояд. Ҳамчунин қайд кардан зарур аст, ки ин ҳолат боиси тағйирёбии таносуби метаболизми фотосинтетикӣ дар давраи ҳаётии барг мегардад. Ҳангоми ҷой доштани ҳолатҳое, ки дар он омилҳои муҳит шиддатнокии фотосинтезро тағйир намедиҳанд, ин протсес пурра аз ҷониби вазифаи сабзиши ҳуди барг муайян карда мешавад.

Тасаввуроти муосир оид ба протсеси фотосинтез ҳам дар дараҷаи растанӣ ва ҳам дар дараҷаи фитосенозҳо имкон медиҳанд, ки самтҳои асосии мӯътадил гардонида-ни протсеси фотосинтез ва роҳҳои баланд бардоштани ҳосилнокии растаниҳоро муайян намоем. Шарҳи нисба-тан пурраи масъалаҳои алоқаманд ба фаъолияти фотосин-тетикии растаниҳои зироатӣ, аз ҷумла, ба ҳосилнокии ҳоҷагӣ (ҳосили аз ҷониби инсон истеъмолшаванда) ва ҳиссаи он дар ҳосилнокии биологӣ (яъне, массаи умумии тамоми узвҳои растанӣ) алоқаманд дар қорҳои илмӣ-тадқиқотии А.А. Ничипорович баръало мушоҳида мегар-данд. Ҳамин тариқ, ҳосилнокии аз ҳама баланди растаниҳоро дар баробари таъмин намудани шароитҳои зерин ба даст овардан имкон дорад: 1) зиёд намудани масоҳати баргҳо дар кишт; 2) дароз намудани давраи фаъолони қор қардани апарати фотосинтетикӣ дар да-воми ҳар як шабонарӯз ва давраи ҳаётии растаниҳо (риояи қоидаҳои агротехникӣ ва истифодаи нуриҳои маъданӣ); 3) таъмини шиддатнокӣ ва ҳосилнокии баланди фотосинтез бо роҳи зиёдшавии массаи шабонарӯзии моддаҳои хушк; 4) таъмини ҳадди ақалли қараёни маҳсулоти фотосинтез аз таркиби тамоми узвҳои фотосинтетикӣ ба узвҳои ҳосил-диҳанда ва дараҷаи баланди аз худ намудани ассимилятҳо дар рафти протсесҳои биосинтетикӣ.

Барои ба даст овардани ҳосили баланди растаниҳои зироатӣ гузаронидани тадқиқотҳои генетикӣ-селексионии ба баланд бардоштани шиддатнокии фотосинтез, суръати қараёни ассимилятҳо, ҳосилнокии ҳоси фотосинтетикӣ раवонагардида зарур мебошанд.

6.4. Аҳамияти растаниҳои сабз дар биосфера

Аҳамияти қайҳонии растаниҳо. Асосгузори таъли-моти фотосинтези даврони муосир олими рус К.А. Тими-рязев, ки дар шумори аввалин муҳаққиқон ба омӯзиши нақши қайҳонии растаниҳо шурӯъ карда буд, соли 1875

дар яке аз маърузаҳои худ моҳияти ин масъаларо чунин ифода кардааст: «...нури равшании офтоб дар баробари афкандан ба сохторҳои сабзи навниҳоли гандум..., барои иҷрои корҳои дохилӣ ҳарч гардида, ба қанди ҳалшаванда табдил ёфт ва дар охир дар таркиби дони гандум дар шакли крахмал ё клековина захира шуд. Дар ин ё он шакл ба таркиби нон, ки барои организми мо ҳамчун манбаи гизо баромад мекунад, дохил гардид. Минбаъд ба мушакҳо (гӯшти бадан) ва асабҳои мо табдил ёфт. Ин нури равшанӣ моро гарм нигоҳ медорад. Вай моро ба ҳаракат медарорад. Эҳтимол, ин лаҳза нури равшанӣ дар асаби мо бозӣ карда истодааст».

Дар ҳақиқат, фотосинтез дар рӯи Замин ягона протсессест, ки дар ҳудуди ниҳоят васеъ амалӣ гардида, бевосита бо табдили энергияи равшании офтоб ба энергияи бандҳои химиявӣ ба анҷом мерасад. Ин энергияи кайҳонии аз ҷониби растаниҳои сабз захиракардашуда, барои тамоми организмҳои гетеротрофӣ аз ҳуҷайраи бактерия то организми мураккаби одам ҳамчун асос баромад мекунад. Дар давраи ҳозира аҳамияти кайҳонӣ ва сайёравӣ доштани растаниҳоро таҳти мазмунҳои зерин ифода мекунамд:

1. *Захирашавии массаи органикӣ.* Дар протсеси фотосинтез, дар як сол, ба ҳисоби моддаҳои хушк растаниҳои сатҳи хушкӣ – 100-172 млрд тонн. ва растаниҳои баҳру уқёнусҳо – 60-70 млрд. тонн биомасса ҳосил мекунамд. Дар давраи ҳозира массаи умумии растаниҳои рӯи Замин 2402,7 млрд. тоннро ташкил медиҳад, ки аз ин миқдор 90%-и массаи моддаҳои хушк танҳо ба селлюлоза рост меояд. Массаи умумии растаниҳои хушкӣ 2402,5 млрд. тонн ва массаи растаниҳои баҳру уқёнусҳо ҳамагӣ 0,2 млрд. тоннро ташкил медиҳанд. Қайд кардан зарур аст, ки массаи умумии ҳайвонот ва микроорганизмҳои рӯи замин дар якҷоягӣ ба 23 млрд. тонн баробар мебошад ва тақрибан 1%-и биомассаи организмҳои растанигиро ташкил медиҳад.

Дар давраи мавҷудияти ҳаёт дар рӯи Замин боқимондаҳои органикии растаниҳо ва ҳайвонот захира шуда, дигаргун гаштаанд. Дар сатҳи хушкӣ ин моддаҳои органикӣ дар шакли конҳои зеризаминии нафт, газҳои табиӣ, ангиштсанг, гумус ва торф вомехӯранд. Дар баҳру уқёнусҳо боқимондаҳои органикии организмҳои зинда, хусусан ҳайвонот, такшин шуда, ба таркиби чинсҳои такшоншуда дохил гаштаанд.

Шиддатнокии аз ҳама баланди захирашавии моддаҳои органикии ғайризинда дар рӯи Замин 300 млн. сол пеш дар давраи полеозой ба амал омадааст. Ҳанӯз аз давраҳои аввали пайдоиш инсон бо мақсади ба даст овардани энергияи дар ҳаёти маишӣ хеш зарур, аз захираҳои ҷӯбӣ ва дар муддати 200 соли охир аз захираҳои ангиштсанг, нафт, газҳои табиӣ васеъ истифода мебарад.

2. *Таъмини доимияти миқдории CO_2 дар таркиби атмосфера.* Дар натиҷаи ҳосилшавии пайвастагиҳои органикӣ (гумус, торф, чинсҳои такшоншуда ва канданиҳои ғоиданок) миқдори зиёди CO_2 аз протсеси гирдгариши карбон ҷудо гаштааст. Дар таркиби атмосфера (қабати ҳавои замин) миқдори CO_2 (аз ҷиҳати ҳаҷм) – 0,03% ё 711 млрд. тоннро ташкил медиҳад.

Дар давраи кайнозӣ миқдори CO_2 -и таркиби атмосфера охишта-охишта яхела шуда, танҳо дар натиҷаи пасту баландшавӣ (ритмҳо)-и геохимиявии шабонарӯзӣ ва мавсимӣ каме тағйир меёбад. Чунин доимияти миқдории CO_2 -и таркиби атмосфера дар натиҷаи дар ҳудуди глобалӣ амалӣ гардидани протсесҳои пайваستшавӣ ва хориҷшавии он таъмин мегардад.

Пайвастшавии CO_2 дар рафти фотосинтез рафти ҷудошавии CO_2 -ро дар натиҷаи протсесҳои дигар ҷуброн мекунад. Ҷудошавии солони CO_2 аз таркиби организмҳои зинда ва боқимондаҳои органикии онҳо ба таркиби атмосфера таносубан (ба ҳисоби млрд. тонн) чунин шарҳ дода мешавад: дар натиҷаи нафаскашии растаниҳо – 10, нафаскашиҳои аэробӣ ва анаэробӣ (туршшавӣ)-и микроорганизмҳо – 25, нафаскашии одаму ҳайвонот – 1,6, ғайро-

лияти истехсолии инсон – 5, протсесҳои гуногуни геохимиявӣ – 0,05. Дар сурати мавҷуд набудани чунин протсесҳо дар муддати ҳамагӣ 6-7 сол тамоми CO_2 -и таркиби ҳаво дар рафти фотосинтез захира мегардид. Захираи хеле бузурги CO_2 укёнуси ҷаҳонӣ ба шумор меравад, чунки миқдори CO_2 -и дар таркиби обҳои он ҳалшуда, аз миқдори CO_2 -и таркиби ҳаво 60 бор зиёд мебошад. Фотосинтез, аз як тараф, нафаскашии организмҳои зинда ва системаи карбонати укёнуси ҷаҳонӣ, аз тарафи дигар, миқдори CO_2 -и таркиби атмосфераро нисбатан доимӣ нигоҳ медоранд.

Мутаасфiona, даҳсолаҳои ахир, бинобар ғайриоклона истифода бурдани инсон аз сарватҳои табиӣ (васеъ гардидани доираи истифодабарии сӯзишворихо, бурида аз байн бурдани ҷангалҳо ва таҷзияи гумус), миқдори CO_2 -и таркиби атмосфера ҳар сол тақрибан ба миқдори 0,23% зиёд шуда истодааст. Чунин ҳолат метавонад боиси ба амал омадани оқибатҳои ғайриҷашмдошт гардад, чунки миқдори CO_2 ба речаи гармии Замин таъсир мерасонад.

3. *Гармшавии иқлими Замин.* Гармӣ ба сатҳи Замин аслан аз офтоб бармеояд. Як қисми гармии аз офтоб ба сатҳи заминомада аз нав дар шакли нурҳои инфрасурх ба кайҳон дохил мешавад. Гази карбонат ва оби дар таркиби қабати атмосферавии замин мавҷудбуда қобиляти фуру бурдани нурҳои инфрасурхро доро мебошанд ва, аз ин рӯ, қисми зиёди гармиро дар сатҳи замин нигоҳ медоранд. Бевосита бар асари чунин ҳодиса гармшавии иқлими Замин ба амал меояд. Микроорганизмҳо ва растаниҳо дар протсеси нафаскашӣ ва туршшавӣ аз миқдори умумии CO_2 -и дар давоми як сол ба таркиби атмосфера дохилшаванда 85%-и онро ҳосил намуда, дар натиҷа, ба ҳолати гармшавии иқлими сайёраи мо таъсири хоса мебахшанд.

Ҷараёни зиёдшавии миқдори CO_2 -и таркиби атмосфера бар асари сӯختани теъдоди аз ҳад зиёди нафт, газ ва таъсири дигар омилҳо боиси баландшавии ҳарорати миёна дар сатҳи Замин гардида, ба обшавии пирахҳои қуллаҳои баландтарин ва қутбҳои замин оварда мерасо-

над. Дар натиҷаи ҷой доштани чунин ҳолатҳо қисматҳои нисбатан ҳамвору дар сохилҳо қарордоштаи сатҳи хушкӣи замин зери об мемонанд. Ҳамчунин, эҳтимолияти бар асари зиёдшавии миқдори CO_2 -и ҳаво афзудани шиддатнокии фотосинтез низ ҷой дорад, ки сабаби аз байн бурдани ҳолати захирашавии гази карбонат дар таркиби ҳаво мегардад.

4. Захирашавии оксиген дар таркиби атмосфера.

Миқдори оксиген дар таркиби атмосфера дар давраҳои аввали ташаккулёбии Замин ниҳоят кам буд. Дар давраи ҳозира гази оксиген 21%-и массаи умумии атмосфераи Заминро ташкил медиҳад. Пайдоиш ва ҳолати дар таркиби атмосфера захирашавии оксиген, бевосита, ба фаъолияти ҳаётии растаниҳои сабз алоқаманд мебошад. Ҳар сол дар натиҷаи протсеси фотосинтез оксиген ба таркиби атмосфера ба миқдори 70-120 млрд. тонн дохил мешавад. Оксигени ба таркиби атмосфера дохилгардида барои нафаскашии тамоми организмҳои гетеротрофӣ (бактерияҳо, занбӯруғҳо, ҳайвонот ва одам), ҳамчунин, ба ҳуди растаниҳои сабз зарур мебошад.

Дар нигоҳ доштани миқдори доимии оксигени таркиби атмосфера, пеш аз ҳама, нақши ҷангалҳо хеле калон мебошад. Муайян карда шудааст, дар масоҳати 1 га ҷангал дар фаслҳои баҳору тобистон миқдори оксигени дар муддати 1 соат ҷудокардашуда барои нафаскашии 200 нафар инсон кифоя аст.

5. Қабати озонӣ. Натиҷаи дигари муҳим будани қобилияти ҷудо намудани оксиген аз ҷониби растаниҳо дар он ифода мегардад, ки дар таркиби атмосфера, дар баландиҳои тақрибан 25000 м (25 км) қабати махсус – қабати озонӣ ҳосил гардидааст. Озон (гази O_3) дар натиҷаи фотодиссоциатсияи молекулаҳои оксиген (гази O_2) дар зери таъсири нурҳои радиатсионии офтоб ҳосил мешавад. Қабати азонии атмосфера қобилияти нигоҳ доштан ва безарар гардонидани нурҳои ултрабунафш (нурҳои кӯтоҳмавҷи барои тамоми системаҳои зинда марговар)-ро доро мебошад. Ҳолати бар асари воридшавии

партовҳои захролудкунанда ба таркиби атмосфера ва дар натиҷаи он вайрон шудани қабати озонӣ тайи 100-150 соли охир, масъалаи муҳимми ҳифз намудани биосфераро ба миён овардааст.

6.5. Мувофиқати тақомули типҳои мубодилаи моддаҳо бо муҳити зист

Пайдоиш ва тақомули организмҳои зинда ба тағйирёбии шароитҳои физико-химиявӣ дар рӯи Замин алокаманд мебошад. Фаъолияти ҳаётии организмҳо, дар навбати худ, ба муҳити атроф таъсири ниҳоят бузург мерасонад. Ҳамин тариқ, системаи организм-муҳит чун моҳияти ягонаи мафҳуми биосфера ташаккул ёфтааст. Пайдарҳамии давраҳои тақомули биосфера ва давомнокии онҳоро ба таври нақшаи назариявии зайл (А – шароитҳои муҳит; Б – типҳои мубодилаи моддаҳо) метавон матраҳ намуд:

4,5 млрд. сол	А. Таркиби атмосфера: H_2O, CO_2 ва ба миқдори нисбатан камтар N_2, CH_4, NH_3, H_2S ва ғайра. O_2 дар ин давра дар таркиби атмосфера тамоман мавҷуд набуд. Ҳарорати ҳеле баланд, таъсири назарраси нурҳои ултрабунафш ва зарядҳои барқӣ дар ин давра ба синтезшавии пайвастиҳои органикӣ мусоидат намудаанд; Б. Синтези абиоти (ғайризинда)-и пайвастиҳои органикӣ ва захирашавии онҳо дар уқёнуси ҷаҳонӣ.
4,0 млрд. сол	А. Пастшавии ҳарорат, камшавии абрнокӣ таркиби ҳаво, пайдоиши пайҳои оксигенӣ ва қабати озонӣ дар натиҷаи диссоциатсияи об дар зери таъсири нурҳои ултрабунафш; Б. Ҳосилшавии молекулаҳои мураккаби органикӣ: полипептидҳо, полисахаридҳо, кислотаҳои нуклеинӣ, липидҳо, пайвастиҳои металорганикӣ дорои хусусиятҳои каталитикӣ ва фотохимиявӣ (аз ҷумла: металпорфиринҳо). Пайдоиши сохторҳои тобиологӣ, аз қабали коасерватҳо ё микросфераҳои протиеноидӣ. Пайдоиши давраҳои худтавлидкунандаи метаболиитикӣ. Муттаҳидгардии чунин системаҳо дар як система дар шакли протобионтҳо.

3,8 млрд. сол	А. Чой доштани айнан чунин равандҳо. Зиёдшавии афканиши микдории нурҳои равшанӣ ба сатҳи Замин; Б. Пайдоиши аввалин гетеротрофҳои анаэробӣ, ки дорои қобилияти ба амал овардани протсессҳои туршшавӣ ва даври оксидшавии пентозофосфатӣ буда, аз моддаҳои органикии ба таври абиогенӣ синтезшуда гизо мегиранд. Баъзе аз онҳо (фотоорганотрофҳо) дорои пигментҳои алоҳида буда, қобилияти дар зери таъсири равшанӣ таҷзия намудани моддаҳои органикиро аз худ зоҳир менамоянд; дар мисоли намоёндагон гурӯҳи дигари онҳо қобилияти дар шароитҳои физιοгирӣ гетеротрофӣ интиқол додани электронҳо тавассути ситохромҳо аз сулфат ба нитрат (хеморедуксия) пайдо мегардад.
3,0 млрд. сол	А. Зиёдшавии микдори CO_2 дар таркиби атмосфера, ки бевосита ба фаъолияти ҳаётии организмҳои гетеротрофии анаэробӣ алоқаманд мебошад. Харчи аз ҳад зиёди моддаҳои органикии ба таври абиогенӣ синтезшуда. Пайдоиши микдори аввалин молекулаи оксиген дар таркиби атмосфера дар шакли пайҳо; Б. Пайдоиши организмҳои автотрофии дорои қобилияти амалӣ гардонидани протсеси фотосинтез. Истифодабарии H_2S, CH_4, H_2 ва ғайра ба сифати моддаҳои зудоксидшаванда аз ҷониби организмҳои зинда.
2,0-2,5 млрд. сол	А. Амалӣ гардидани аслан ҳодисаҳои пештара. Харчи аз ҳад зиёди моддаҳои зудоксидшавандаи барои фоторедуксия зарур. Б. Пайдоиши автотроф - фотосинтетикҳои дорои системаи фосфорнокшавии ғайридаврӣ ва механизми дар зери таъсири равшанӣ таҷзия гардонидани молекулаи H_2O (сианобактерияҳо ва обсабзҳои сабз).
1,5 млрд. сол	А. Зиёдшавии микдори O_2 ва камшавии микдори CO_2 дар таркиби атмосфера ва гидросфера дар натиҷаи фаъолияти ҳаётии организмҳои фотосинтезкунанда; Б. Пайдоиши гетеротрофҳои дуоимин (дорои типҳои нафаскашии аэробӣ) ва хемосинтетикҳо.

Механизми ҳучайравии фотосинтез дар рафти эволютсия, пеш аз ҳама, дар организмҳои якҳучайра (бактерияҳо) ташаккул ёфтааст. Таъкид кардан бамаврид аст, ки ситохромҳо дар интиқоли электронҳо ҳанӯз дар

организми гетеротрофҳои аввалин пайдо шуда буданд. Чи тавре аз нақшаи дар боло зикргардида бармеояд, дар организмҳои зинда аввал механизми даври фотофосфорнокшавӣ (ФС-I) ва баъдан дар ҳуҷайраи сианобактерияҳо маҷмӯаи молекулавии фотофосфорнокшавии ғайридаврӣ (ФС-I + ФС-II) ташаккул ёфтааст. Даври оксидшавии пентозофосфатӣ низ дар гетеротрофҳои аввалин пайдо шудааст. Муносибати он ба равшанӣ боиси ба амал омадани роҳи барқароршавии CO_2 дар растаниҳо (яъне даври Калвин) гардидааст.

Механизми фотосинтез дар растаниҳо дар хлоропласт амалӣ мегардад. Дар шарҳ додани мазмуни такомулҳои он ба эътибор гирифтани назарияи симбиотикии пайдоиши хлоропластҳо, ки аввалин бор аз ҷониби А.С. Фаминтсин (солҳои 1886, 1907) пешниҳод карда шуда, аз тарафи К.С. Мережковский (солҳои 1905-1909) ҷонибдорӣ шудааст, хеле бамаврид мебошад. Мувофиқи ин назария, хлоропластҳо дар як давра чун организмҳои якҳуҷайравии фотосинтезкунанда фаъолият намуда, ба ҳуҷайраи ҳаҷман аз онҳо калонтар пайваست шуда, ба таври симбиотӣ фаъолияти ҳаётии худро зоҳир менамуданд. Дар ҷараёни эволютсия чунин муносибатҳои симбиотӣ ба пайдоиши ҳуҷайраи нави аз ҷиҳати сохт мураккаб ва дорои органонҳои махсус оварда расонидаанд. А.С. Фаминтсин протсеси симбиогенезро чун яке аз роҳҳои муҳимтарини мураккабшавии сохти ҳуҷайраҳо шарҳ додаст. Натиҷаҳои дар давраи муосир бадастовардашуда то андозае дурустии ин назарияро тасдиқ мекунанд. Масалан, хлоропластҳо дорои молекулаи КДН-и шаклан ба ангуштнамо шабоҳатдошта ва рибосомаҳои типии прокариотӣ мебошанд; синтези сафедаҳо дар хлоропластҳо чун синтези сафедаҳо дар ҳуҷайраи бактерияҳо дар зери таъсири хлорамфеникол қатъ мегардад, ҳол он ки қатъгардии протсеси транслятсия дар ҳуҷайраи эукариотҳо дар зери таъсири сиклогексимид ба амал меояд; хлоропластҳо бо тарзи тақсимшавии оддӣ афзоиш мекунанд. Дар мураккабшавии механизмҳои энергетикӣ ҳуҷайраҳо мавқеи ҳалкунандаро пайдоиши

қобилияти трансмембранавии фаъолона интиқол додани ионҳои H^+ ишғол намудааст. АТФ-азаи помпай H^+ -ӣ ханӯз дар ҳучайраҳои соддатарин прото-бионтҳо барои хориҷ намудани ионҳои изофавии H^+ , ки дар натиҷаи туршшавӣ (оксидшавии анаэробии глюкоза) дар онҳо захира мешуданд, фаъолият менамуд. Дар баробари бо чунин роҳ хориҷ намудани ионҳои изофавии H^+ , на танҳо рН-и муҳити дохилии ҳучайра нигоҳ дошта мешуд, ҳатто иқтидори электрохимиявии мембранавӣ низ ба амал меомад, ки бевосита асоси энергетикӣ нақлиёти мембранавии ионҳо ва танзими фишори осмотикии ҳучайраро ҳосил намуд.

Пайдоиши иқтидори электрохимиявии мембранавии ионҳои H^+ , эҳтимол, дар гузариши протобионтҳо аз ҳолати ғайризинда ба ҳолати зинда нақши ниҳоят муҳимро ишғол намояд, ки ин маънӣ ба назарияи аз ҷониби олими советӣ Э.С. Бауэр (соли 1935) пешниҳодкардашуда мувофиқат мекунад. Мувофиқи назарияи ӯ ҳолати зинда ба устувории бемувозинатӣ асос ёфтааст.

Ҳангоми гузариши ҳучайраи бактерияҳо ба тарзи физогирии фототрофӣ, иҷрои вазифаи помпай H^+ -ӣ дар мембранаи ҳучайраи онҳо ба занҷири нақлиёти электронҳо мегузарад. Мисоли вобастагии фаъолияти помпай H^+ -ӣ аз таъсири растанӣ бактериородопсин (ҳосилаи каротин)-и таркиби бактерияҳои галофиллӣ ба шумор меравад. Градиенти протонии дар сатҳи мембрана баамал-омада, ба нақлиёти ионҳои H^+ тавассути АТФ-аза ба пайдоиши фотофосфорнокшавӣ оварда расонидааст. Таъсири фотохимиявии бактериородопсин бошад, самарайи диссоциатсияшавии молекулаи об ва ҷудошавии молекулаи O_2 -ро надорад.

Дар организмҳои растанӣ асоси вобастагии помпай H^+ -ро ба таъсири равшанӣ системаи пигментӣ ташкил медиҳад, ки ба таркиби он молекулаҳои хлорофилл дохил шудаанд. Дар натиҷаи бо роҳи инвагинатсия (кашиш-хӯрда катъгардӣ)-и мембранаи дохилӣ ҳосилшавии тилакоидҳо дар симбионтҳое, ки аз онҳо хлоропластҳо ташак-

кул ёфтаанд, помпаи H^+ -ӣ ионҳои H^+ -ро ба қисмати дохилии тилакоидҳо интиқол медиҳад. Баромади нофаъоли ионҳои H^+ тавассути найчаи протонии АТФ-аза дар асоси градиенти микдорӣ бо синтези АТФ ба анҷом мерасад.

Дар мембранаи ҳуҷайравии бактерияҳои гетеротрофии аэробӣ ва дар мембранаи дохилии митохондрияҳои ҳуҷайраҳои эукариотӣ ба сифати помпаи H^+ -ӣ занчири нақлиёти электронҳои нафаскашӣ фаъолият мекунад. Занчири нақлиёти электронҳои нафаскашӣ ионҳои H^+ -ро ба сатҳи берунаи мембранаҳо мегузаронад. Дар натиҷаи нақлиёти нофаъоли протонҳо синтези АТФ (фосфорнокшавӣ бо роҳи оксидшавӣ) ба амал меояд. Ҳамин тариқ, эволютсияи таҳти мазмуни мутобиқшавӣ ба амаломатаи системаҳои энергетикӣ организмҳои зинда, ҳамчунин, мубодилаи газҳо дар байни ҳуҷайра ва муҳит ба дигаргуншавии механизми фаъолият намудани помпаи H^+ -ӣ алоқаманд мебошад.

Дар натиҷаи такомули минбаъдаи растаниҳо (пайдоиши организмҳои бисёрҳуҷайра ва аз об ба хушкӣ баромадани онҳо) ташаккули протсеси фотосинтез чандон тағйир наёфтааст. Мисоли дар рафти такомули минбаъдаи растаниҳо ба тағйиротҳо гирифтोर шудани фотосинтез дар амалӣ гардидани он дар C_4 -растаниҳо (ҷувори-макка, найшаккар) ва растаниҳои дорои САМ-метаболизм (суккулентҳо) ифода мегардад. Инкишофи прогрессивии моҳияти тарзи ғизогирии фототрофӣ дар организмҳои бисёрҳуҷайраи растанигӣ дар мутобиқати анатомӣ-морфологӣ онҳо мушоҳида мегардад. Мутобиқатӣ аз ҳама муҳимтарини онҳо – ин пайдоиши барг ва мураккабшавии сохти анатомии он ба шумор меравад.

Фасли 7. ЭНЗИМОЛОГИЯИ ФОТОСИНТЕЗ (ё тасаввуроти муосир доир ба дараҷаҳои ташаккули ва механизмҳои таъсир намудани ферментҳо)

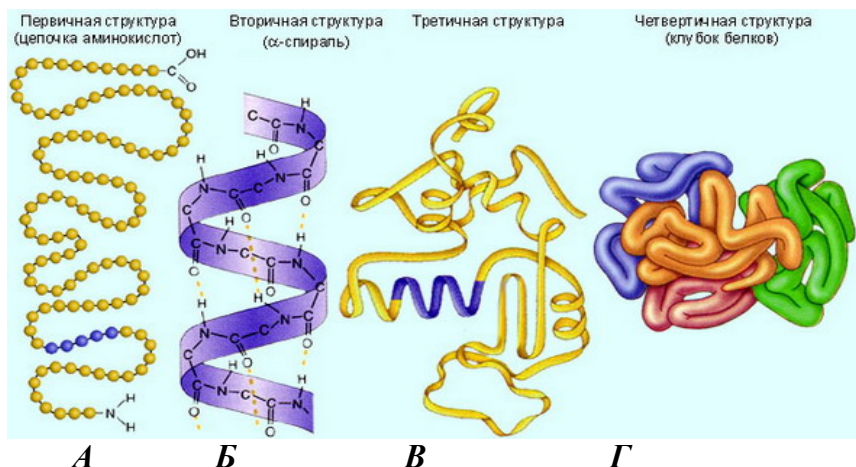
7.1. Дараҷаҳои ташаккули сохтори ферментҳо

Ферментҳо сафедаҳои глобулярӣ (молекулаҳои шаклан ба калоба монанд) ба шумор мераванд. Аз ин рӯ, дар мисоли ферментҳо ду типи сафедаҳои глобулярӣ – мономерӣ (аз калобаҳои алоҳида таркибёфта) ва олигомерӣ (аз ду ва зиёда калобаҳои таркибёфта)-ро фарқ мекунамд.

Ферментҳои мономерӣ аз як занҷири полипептидӣ, ки як глобуларо ҳосил намудааст, таркиб ёфтаанд. Мисоли чунин ферментҳои сода лизосим, трипсин, рибонуклеаза ба шумор мераванд. Баъзан як глобула аз якчанд занҷирҳои полипептидӣ ҳосил мешавад. Масалан, ферменти химотрипсин аз худ глобулаи аз якчанд занҷири полипептидӣ таркибёфтаре мегузорад. Ин фермент, аввал, дар шакли як занҷири химотрипсिनогенӣ синтез шуда, сипас, дар натиҷаи якчанд бор ба табдилёбиҳои протеолитикӣ дучор шудан, ба α -химотрипсин мубаддал мегардад. Ҳамин тавр, α -химотрипсини бо чунин роҳ ҳосилшуда дар худ як глобулаи аз се занҷирҳои полипептидии гуногун таркибёфтаре муттаҳид мегардонад.

Дар давраи ҳозира чунин дараҷаҳои ташаккули сохтори молекулаҳои ферментҳои мономерӣ муайян карда шудаанд (расми 29):

Сохти якумин дар худ мазмунӣ бо як тартиби муайян ҷойгиршавии боқимондаҳои аминокислотагиро дар занҷири полипептидӣ дар бар мегирад. Тахти мазмунӣ бо як тартиби муайян дар занҷири полипептидӣ ҷойгиршавии аминокислотаҳо ахбор дар бораи ҳолати конформатсионии молекулаи сафедавӣ маҳфуз гардидааст.



Расми 29. Дараҷаҳои ташаккули сохтории молекулаи ферментҳо (сафедаҳо):

Тавзеҳ: А-сохти якумин (занҷири аминокислотаҳо); Б-сохти дуюмин (α-спирал); В-сохти сеюмин; Г-сохти чорумин (дастаи калобаҳо)

Сохти дуюмини молекулаи фермент (сафеда) гуфта, ин ё он ҳолати рӯйиҳам ҳобидани занҷири полипептидиرو меноманд. Масалан, α-спирал, β-структура ва β-қатъгардӣ.

Сохти сеюмини молекулаи фермент (сафеда) - ин сохти сечандаи конформатсияи занҷири полипептидӣ мебошад, ки дар асоси тартиби пайдарҳам ҷойгиршавии аминокислотаҳо шарҳ дода мешавад.

Аксарияти намояндагони ферментҳо пайваस्ताгҳои олигомерӣ ба шумор мераванд.

Ферментҳои олигомерӣ аз ду ва зиёда занҷирҳои полипептидӣ таркиб ёфтаанд. Ҳар кадоме аз занҷирҳои полипептидӣ дар таркиби молекулаи олигомерҳо глобула (калоба)-ҳои ҷудогонаро ҳосил мекунанд, ки онҳоро *субҳиссачаҳо* меноманд. Агар молекулаи ферментҳо аз субҳиссачаҳои якхела ташаккул ёфта бошанд, он гоҳ онҳоро *протомерҳо* меноманд.

Барои ферментҳои дорои субҳиссачаҳои ҳархела иҷро намудани вазифаҳои гуногун хос аст. Чунки як

субҳиссаҷаи молекулаи фермент метавонад дар реаксияи катализ иштирок намояд ва субҳиссаҷаи дигари он вазифаи танзимкунандагиро иҷро кунад.

Ферментҳои мураккаб гуфта, ферментҳоеро меноманд, ки аз субҳиссаҷаҳои ҳархела таркиб ёфта, вазифаҳои гуногунро иҷро мекунанд.

Ба ферментҳои дорои субҳиссаҷаҳои якхела ё ин ки *протомерҳо* чунин ферментҳои фотосинтетикӣ (ферментҳои сикли Калвин) ба монанди рибозофосфатизомераза (РФИ) ва фосфорибулокиназа (ФРК) дохил мешаванд.

Мисоли ферментҳои мураккаб ферменти ибтидоии даври торикии фотосинтез – рибүлозобисфосфаткарбоксилаза/оксигенеза (РБФК/О) ба шумор меравад. Ин фермент дар растаниҳои дараҷаи оӣ, одатан, аз 8 субҳиссаҷаҳои каталитикӣ (L) ва 8 субҳиссаҷаҳои регуляторӣ (S) таркиб ёфтааст.

Ба молекулаҳои ферментҳои олигомерӣ доштани сохти чорумини ташаккули сохторӣ хос мебошад.

Сохти чорумини ташаккули сохтории молекулавии ферментҳо чун тарзи бунёди ассотсиатсия ва ҷойгиршавии субҳиссаҷаҳо дар таркиби олигомер муайян карда шудааст.

Олигомерҳои дорои адади ҷуфти субҳиссаҷаҳо нисбат ба олигомерҳои дорои адади тоқ бештар вомехӯранд.

Ҳангоми ба вучуд омадани сохти чорумини ташаккули сохтории молекулаи ферментҳо, устувории онҳо ба таъсири омилҳои гуногун (гармӣ, омилҳои ба денатуратсияи молекулаи сафедаҳо оваранда ва ферментҳои протеолитикӣ) баланд мегардад.

Фаъолнокии фермент дар асоси тағйирёбии сохти чорумини ташаккули сохтории молекулаи он танзим мегардад. Яъне, фаъолнокии каталитикии фермент ба таъсири мутақобилаи субҳиссаҷаҳои таркиби олигомер алоқаманд мебошад. Танзими фаъолнокии ферментативӣ, ҳамчунин, тавассути ассотсиатсия ва диссотсиатсияи олигомер ба амал оварда мешавад.

Ферментҳо дар ҳуҷайра дар шакли ферментҳои озод, ассотсиатҳои чандон ноустувор, маҷмӯаҳои мултиферментӣ ва метаболонҳо мавҷуд мебошанд, ки онҳо *дараҷаҳои аз молекула болотари ташаккули сохтори онҳоро* ифода мекунанд. Чунин шаклҳои мавҷудияти ферментҳо таҳти мувозинати динамикӣ қарор дошта, таносуби миқдории онҳо аз намуди организм, типҳои ҳуҷайра ва ё ҳолати функционалии ҳуди онҳо вобастагӣ дорад.

Ассотсиатҳои чандон ноустувор маҷмӯаҳои муваққатан фаъолияткунандаи ферментативие мебошанд, ки аз гурӯҳҳои нисбатан хурди ферментҳо ҳосил шуда, пайдарҳам амалӣ гардидани реаксияҳо ё аз таъсири омилҳои номусоид муҳофизат намудани системаҳои функционалиро таъмин менамоянд.

Маҷмӯаҳои мултиферментӣ, одатан, маҷмӯаҳои хеле устувори ферментативӣ маҳсуб ёфта, пайдарҳам гузаштани реаксияҳои яке аз занҷирҳои метаболитикиро танзим менамоянд.

Метаболонҳо маҷмӯаҳои мебошанд, ки дар худ ферментҳои роҳи умумии метаболитикиро муттаҳид гардонда, дар органеллаҳои гуногуни ҳуҷайравӣ ҷойгир шудаанд.

Ба қайд гирифтани маҷмӯаи мултиферментӣ дар як майдончаи махсуси сохторҳои ҳуҷайравӣ аз ҳолати мавҷудияти метаболон шаҳодат медиҳад.

7.2. Дараҷаҳои аз молекула болотари ташаккули сохтори ферментҳои сикли Калвин

Барои организмҳои растанӣ доштани механизми карбоксилнокшавии аввалин хос мебошад. Бинобар ин, гуфтан ҷоиш аст, ки механизми карбоксилнокшавии аввалин поягузори механизму роҳҳои дигари аз худ намудани элементи карбон ба шумор меравад. Карбоксилнокшавӣ ин роҳи биосинтези аввалин пайвастагҳои органикӣ (аз CO_2 ва H_2O) мебошад.

Механизми асосии карбоксилнокшавӣ дар рафти фотосинтез бояд ҷавобгӯии талаботи зерин бошад:

1. Таъмини регенератсия (азнавбарқароршавӣ)-и аксептори CO_2 ;

2. Ба сифати реаксияи истеҳсолкунанда (реаксияе, ки дар натиҷаи амалӣ гаштани он миқдори субстрати ҳосилшуда аз субстрати азхудкардашуда зиёд бошад) зоҳир намудани функсияи автокаталитикӣ;

3. Аз ҷиҳати энергетикӣ муфид будани мувозинати реаксияи карбоксилнокшавӣ дар азнавбарқароркунии миқдори CO_2 -и аз муҳит азхудкардашуда;

4. Дар шароитҳои норасоии CO_2 (кам будани миқдори CO_2 дар муҳит) нигоҳ доштани фаъолиятнокии баланди пайваст намудани CO_2 аз ҷониби ферменти танзимкунандаи реаксия.

Сикли барқароркунандаи пентозофосфатӣ (ё сикли Калвин) ба ҳамаи ин талаботҳо ҷавобгӯ аст.

Фотосинтез то ҳанӯз чун яке аз масъалаҳои дар мадди аввали таҳқиқотҳои илмӣ қарордошта боқӣ мондааст, чунки он дар раванди ҳосилнокии растаниҳо мавқеи муҳимро ишғол менамояд.

Ҳосилнокии фотосинтез, бевосита, дар асоси шиддатнокӣ ва хусусиятҳои ҳоси реаксияҳои ферментативии аз худ намудани CO_2 муайян карда мешавад. Бинобар ин, барои омӯзиши механизмҳои танзим намудани шиддатнокии метаболизми фотосинтетикӣ карбон зарурати доностани хусусиятҳои сохторӣ ва функционалии ферментҳои сикли Калвин пеш меояд.

Ферментҳои сикли Калвин ва реаксияҳои аз ҷониби онҳо танзимшаванда:

1. Рибүлозо-1,5-бисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (РБФК/О, КФ 4.1.1.39), массаи молекулавӣ - 120-550 кД.

Рибүлозо-1,5-бисфосфат + CO_2 → маҳсулоти мабайнӣ → 2 кислотани 3-фосфоглитсеринӣ;

Рибүлозо-1,5-бисфосфат + O_2 → маҳсулоти мобайнӣ + H_2O → 2-фосфогликолат + кислотани 3-ФГ;

Тавзеҳ: дар шароитҳои *in vivo* фаъолнокии карбоксилазии фермент нисбат ба фаъолнокии оксигеназии он то 3-5 бор меафзояд.

2. Фосфоглитсераткиназа (ФГК, КФ 2.7.2.3.), массаи молекулавӣ – 47-50 кД.

Кислотаи 3-ФГ + АТФ + Mg^{++} → кислотаи 1,3-ФГ;

3. Глитсералдегидфосфатдегидрогеназа (НАДФ⁺) (фосфорнокку-нанда) (ГАФД, КФ 1.2.1.13), массаи молекулавӣ – 74-1500 кД.

Кислотаи 1,3-ФГ + НАДФ·Н₂ → алдегиди 3-ФГ + НОРО(ОН)₂ + НАДФ;

4. Триозофосфатизомераза (ТФИ, КФ 5.3.1.1), массаи молекулавӣ – 53 кД.

Алдегиди 3-ФГ → Дигидроксиатсетонфосфат (ДГАФ);

5. Фруктозобисфосфаталдолаза (ФБФА, КФ 4.1.2.13), массаи молекулавӣ – 150 кД.

Алдегиди 3-ФГ + ДГАФ → фруктозо-1,6-бисфосфат (ФБФ);

6. Фруктозобисфосфатаза (ФБФ, КФ 3.1.3.11), массаи молекулавӣ – 160 кД.

ФБФ + Н₂О → фруктозо-6-фосфат (Ф-6-Ф);

7. Транскетолаза (ТК, КФ 2.2.1.1), массаи молекулавӣ – 140 кД.

Ф-6-Ф + алдегиди 3-ФГ → эритрозо-4-фосфат + ксилулозо-5-фосфат;

8. Алдолаза (КФ 4.1.2.13), массаи молекулавӣ – 150 кД.

эритрозо-4-фосфат + ДГАФ → седогептулозо-1,7-бисфосфат (СБФ);

9. Седогептулозобисфосфатаза (СБФ, КФ 3.1.3.37), массаи молекулавӣ – 50 кД.

СБФ + Н₂О → седогептулозо-7-фосфат (с-7-ф) + НОРО(ОН)₂;

10. Транскетолаза (ТК, КФ 2.2.1.1), массаи молекулавӣ – 140 кД.

С-7-ф + алдегиди 3-ФГ → рибозо-5-фосфат (Р-5-ф) + ксилулозо-5-фосфат (Кс-5-ф);

11. Рибозофосфатизомераза (РФИ, КФ 5.3.1.6), массаи молекулавӣ – 52-60 кД.

Р-5-ф → Рибулозо-5-фосфат (Ру-5-ф);

12. Рибулозофосфатэпимераза (РФЭ, КФ 2.7.1.19).

Кс-5-ф → Ру-5-ф;

13. Фосфорибулокиназа (ФРК, КФ 2.7.1.19), массаи молекулавӣ – 50-680 кД.

Ру-5-ф → рибулозо-1,5-бисфосфат.

Ҳамин тариқ, 13 реаксияҳои пайдарҳам гузарандаи сикли Калвин аз ҷониби 11 фермент танзим карда мешавад. Дар байни онҳо танҳо ду фермент – РБФК/О ва ФРК аз ҷиҳати иҷрои вазифа ферментҳои нодири сикли барқароркунандаи пентозофосфатӣ махсуб меёбанд.

Фаъолнокии ферменти РБФК/О яке аз механизмҳои муҳимтарини танзим намудани шиддатнокии протсеси

фотосинтез маҳсуб меёбад. Дар давраҳои гуногуни онтогенези баргҳо дар байни шиддатнокии фотосинтез ва фаъолнокии РБФК/О алоқаманди (коррелятсия)-и мусбат ҷой дорад. Ҳамчунин, алоқамандӣ дар байни фаъолнокии РБФК/О ва шиддатнокии фотосинтез дар мисоли як воҳиди масоҳати барг ва ҳосилнокии растаниҳо низ ифода мегардад. Ҳамин тариқ, вобастагии шиддатнокии фотосинтез аз фаъолнокии ферменти РБФК/О зарурияти ҷустуҷӯ намудани роҳҳои танзим намудани фаъолнокии ин ферментро ба миён меорад. Бинобар ин, яке аз роҳҳои баланд бардоштани ҳосилнокии растаниҳо, бевосита, дар танзим намудани фаъолнокии ин фермент ифода гардида, аз муҳим будани масъалаи омӯзиши ташаккули сохтори молекулаи он шаҳодат медиҳад.

Ақидаҳо дар бораи зоҳир намудани қобилияти ҳосил намудани маҷмӯаҳо аз ҷониби РБФК/О бо ферментҳое, ки онро бо субстрат таъмин менамоянд (РФИ ва ФРК), ҳанӯз аз соли 1961 то бад-ин дар тадқиқотҳои илмӣ як қатор олимон (Петерковски, Раккер, Мендиола, Аказава, Маккелрой, Рутгер, Бобочонова, Романова ва дигарон) баён карда шудаанд.

Бо мақсади омӯзиши масъалаи мазкур таҳқиқотҳо таҳти мазмунҳои гуногун гузаронида шудаанд. Аз ҷумла, мусоидат намудани зиёдшавии миқдори РБФК/О дар таркиби хлоропластҳо ба таъсири мутақобилаи сафеда-сафедавии ферментҳо; боқӣ мондани РФИ ва ФРК дар ҳайати РБФК/О ҳангоми дар шакли тоза ба даст овардани ин фермент (ҳоло он ки мебоист ҳангоми гузаронидани ин амал дар зери таъсири омилҳои ба ҷудошавии онҳо мусоидаткунанда таъсири мутақобилаи онҳо бо ферменти РБФК/О бартараф гардад); зоҳиршавии қобилияти пайваст намудани CO_2 дар иштироки рибозо-5-фосфат ва АТФ дар намунаҳои дар шакли тоза ҷудокардашудаи РБФК/О.

Ҳанӯз солҳои 70-80-уми асри XX аз ҷониби М.А. Бобочонова муайян карда шуда буд, ки дар намунаҳои дар шакли тоза бадастовардашудаи РБФК/О ферментҳои

РФИ ва ФРК боқӣ монда, онҳо дар иштироки риозо-5-фосфат қобилияти ба худ пайваст намудани CO_2 -ро пайдо мекунанд.

Солҳои 1981-1990 дар асоси гузаронидани таҳқиқотҳои мазмунан гуногун аз рӯйи хусусиятҳои кинетикии РФИ, ФРК ва РБФК/О (дар баргҳои арабидопсис ва пахта) ба М.А. Бобочонова ва кормандони озмоишгоҳи ӯ муяссар мегардад, ки комплементарнокии кинетикӣ ва танзими координативии ин ферментҳоро аз рӯйи эффе́кторе, ки аз иҷрои муташаккилона (якҷоя)-и вазифаҳои онҳо дар шакли муттаҳид будан дар як маҷмӯа (кластер) шаҳодат медиҳад, муайян созанд. Дар як маҷмӯа боҳам омадани ин ферментҳо, дар асоси аз баргҳои арабидопсис ва пахта ҷудо намудани маҷмӯаи мултиферментии дорои массаи молекулавии 520 кД нишон дода шудааст. Солҳои 1990-1992 М.А. Бобочонова ва Ю.С. Носиров муайян намудаанд, ки маҷмӯаи мултиферментии мазкур қобилияти пайдо намудани фаъолнокии ҳар се фермент (РФИ, ФРК ва РБФК/О)-ро доро мебошад.

Солҳои 1993-1994 Н.П. Бакаева, Г.П. Лебедева ва А.К. Мирзораҳимов аз таркиби баргҳои пахта, нахӯд, гандум маҷмӯаҳои мултиферментии дорои массаҳои гуногуни молекулавии сикли Калвин (180, 240, 400, 480 ва 520 кД)-ро ҷудо намудаанд.

Натиҷаҳои бадастовардашуда аз он шаҳодат медоданд, ки дар хлоропластҳо маҷмӯаҳои мултиферментии сикли Калвин дар шаклҳои гуногун (устувор ва динамикӣ) мавҷуд мебошанд. Таҳқиқотҳои кинетикии фаъолнокии ферментативии ин маҷмӯаҳо, ки солҳои 1994-1996 аз ҷониби Н.П. Бакаева М.А. ва Бобочонова гузаронида шудаанд, нишон медиҳанд, ки ҳангоми зоҳир намудани фаъолнокии ферментативии ин маҷмӯаҳо механизми танзими диссотсиативии ферментҳои пайдарҳам таъсирунада (РФИ, ФРК ва РБФК/О) ифода мегардад.

Дар баробари ба даст овардани чунин натиҷаҳои илмӣ, ҳанӯз масъалаи пайдо намудани қобилияти ҳосил

намудани маҷмӯаҳои мултиферментӣ аз ҷониби РБФК/О ҳалли пурраи худро наёфта буд.

Танҳо тайи 20-25 соли ахир дар озмоишгоҳҳои гуногун маҷмӯаҳои мултиферментӣ дар шакли тоза ҷудо карда шуда, хусусиятҳои сохторӣ ва функционалии онҳо ва ферментҳои ба таркиби онҳо дохилшаванда омӯхта шудаанд. Ҳамин тариқ, соли 1986 Саинис ва Гаррис аз хлоропластҳои баргҳои нахӯд маҷмӯаи мултиферментии дорои массаи молекулавии 800 ва 850 кД-ро ҷудо карда, дохилшавии се фермент (РФИ, ФРК ва РБФК/О)-ро ба ҳайати он нишон додаанд. Соли 1989 аз ҷониби Саинис, Мирям ва Гаррис маҷмӯаи мултиферментии аз ду фермент (ФРК ва РБФК/О) таркибёфта ҷудо карда шудааст. Ҳамчунин, онҳо дар асоси гузаронидани таҳқиқотҳои кинетикӣ доир ба восбастигии фаъолнокии карбоксилазии маҷмӯаҳои мултиферментӣ аз ҳолати истифодабарии субстратҳо (рибозо-5-фосфат, рибулозо-5-фосфат ва рибулозо-1,5-бисфосфат) муайян намудаанд, ки ҳангоми ба сифати субстрати реаксия истифода кардани рибулозо-1,5-бисфосфат фаъолнокии карбоксилазии маҷмӯаи мултиферментӣ якбора паст гардида, пас аз 20-25 дақиқа ба 10-12% баробар мешавад. Дар мавриди ба сифати субстрати реаксия истифода бурдани рибозо-5-фосфат ва рибулозо-5-фосфат фаъолнокии карбоксилазии маҷмӯаи мултиферментӣ пас аз 20-25 дақиқа ба 60-75% баробар мешавад.

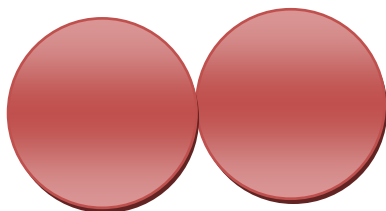
Соли 1988 Гонтеро ва кормандони озмоишгоҳи ӯ аз баргҳои шпинат маҷмӯаи мултиферментии аз 5 фермент (РФИ, ФРК, РБФК/О, ФГК-киназа ва ГАФД) таркибёфтаи сикли Калвинро ҷудо намудаанд. Онҳо моҳияти дар шакли маҷмӯаи мултиферментӣ фаъолият намудани ин панҷ номгӯи ферментҳоро дар ҳосилшавии глитсерат-3-фосфат аз рибозо-5-фосфат тавассути «*нақлиёти нақбӣ*»-и пайвастиҳои мобайнӣ дар дохили маҷмӯаи мазкур аз маркази реаксионии як фермент ба маркази реаксионии ферменти дигар шарҳ медиҳанд.

Массаи молекулавии маҷмӯаи мултиферментии аз ҷониби Гонтеро ва кормандони озмоишгоҳи ӯ ҷудокарда-

шуда вобаста ба истифодабарии усулҳои муайянкунӣ дар ҳудуди 520-536 кД меҳобид. Ҳамин тариқ, муайян карда шуд, ки массаи молекулавии маҷмӯаи мултиферментӣ аз суммаи массаҳои молекулавии ферментҳои дар шакли озод дар хлоропластҳо мавҷудбудаи ба ҳайати он дохилшаванда (904 кД) хеле кам мебошад. Қой доштани чунин тафовути калон дар байни массаи молекулавии маҷмӯаи мултиферментӣ ва суммаи массаҳои молекулавии ферментҳои дар шакли озод дар хлоропластҳо мавҷудбудаи ин панҷ номгӯи ферментҳо ба онҳо имкон дод, ки ақидаи ҳешро дар бораи тафовут доштани сохти чорумини ферментҳои дар шакли маҷмӯа бо ҳамомада аз сохти чорумини ферментҳои дар шакли озод дар хлоропласт қойгиршударо, баён намоянд.

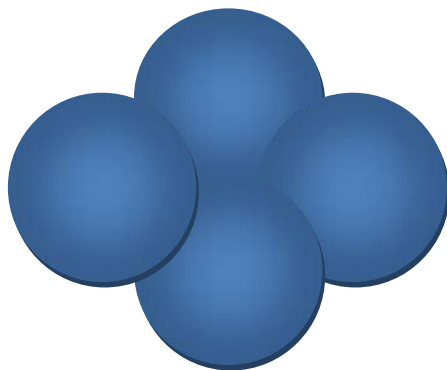
Дар баробари истифода кардан аз усулҳои иммунохимиявӣ ва денситометрӣ соли 1993 Раулт, Квидичӣ-Ортиконӣ, Гонтеро, Рикард тавонистанд, ки ҳангоми муайян намудани миқдор ва стехиометрияи занҷирҳои полипептидии ферментҳои ба таркиби маҷмӯаҳо дохилшаванда дурустии ақидаи мазкурро тасдиқ намоянд.

Ҳамин тариқ, муайян карда шудааст, ки РФИ дар шакли озод димери дорои массаи молекулавии 52-60 кД мебошад, ки аз ду субҳиссачаҳои шаклан якхелаи дорои массаҳои молекулавии 26 ё 30 кД-нӣ, таркиб ёфтааст (расми 30).



Расми 30. Сохти молекулавии рибозофосфатизомераза
(ферменти дорои массаи молекулавии 52 кД)

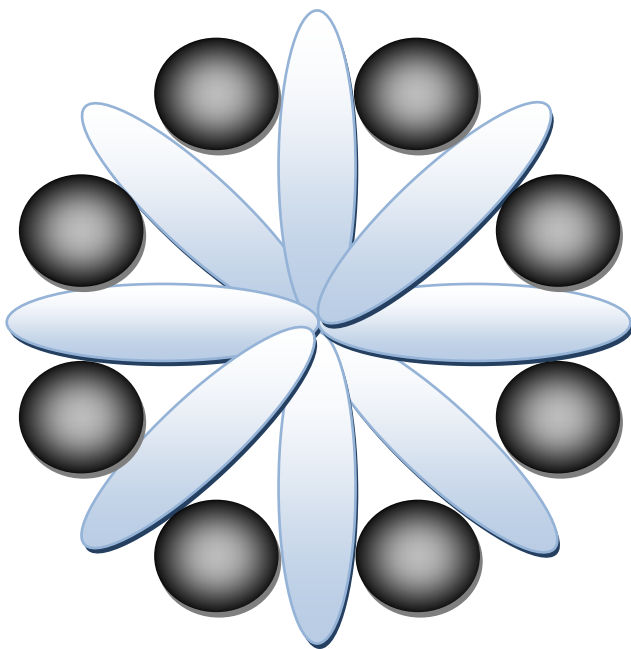
Массаи молекулавии ФРК дар баргҳои растаниҳо гуногун буда, дар ҳудуди 50-500 кД меҳобад. Масалан, массаи молекулавии ФРК дар баргҳои шпинат ба 50-80 кД, дар баргҳои пахта ба 240-250 кД (расми 31), дар баргҳои чуворимакка ба 500 кД ва дар баргҳои лӯбиё ба 680 кД баробар аст. Таркиби субҳиссачавии молекулаи ФРК низ гуногун мебошад. Масалан, ФРК-и баргҳои шпинат аз ду субҳиссачаи дорои 45 кД-нӣ, баргҳои пахта ва лӯбиёгиро аз чор субҳиссачаҳои дорои 60 кД-нӣ ва ғайра иборат мебошанд.



Расми 31. Сохти молекулавии фосфорибулокиназа
(ферменти дорои массаи молекулавии 240 кД)

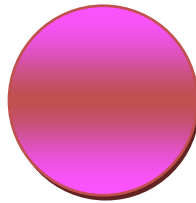
Массаи молекулавии РБФК/О дар баргҳои растаниҳои дараҷаи олій, дар тани талломии обсабзҳо ва сианобактерияҳо гуногун буда, ба 500-550 кД баробар аст. Ферменти РБФК/О аз ду типии субҳиссачаҳо: 8 субҳиссачаи калон (L) ва дорои массаи молекулавии 50-58 кД, 8 субҳиссачаи хурд (S) ва дорои массаи молекулавии 12-18 кД, таркиб ёфтааст (расми 32). Дар ҳуҷайраи бактерияи фототрофии *Photopseudomonas sphaeroides* ду шакли ферменти РБФК/О муайян карда шудааст, яке ба ферменти растаниҳои дараҷаи олій пурра шабоҳат дошта, дигаре хурдмолекула мебошад. Массаи молекулавии ферменти хурдмолекулаи

РБФК/О-и хучайраи ин бактерия ба 360 кД баробар буда, аз шаш суб-ҳиссаҷаҳои калон (L_6) таркиб ёфтааст. Массай молекулавии РБФК/О дар хучайраи бактерияи пурпурии *Rhodospirillum rubrum* ба 120 кД баробар аст ва аз ду субҳиссаҷаи калон (L_2) иборат мебошад. Соли 1991 аз ҷониби Романова сохторҳои L_2 дар ҳайати молекулаҳои L_8S_8 РБФК/О-и аз баргҳои шпинат ва тамоку ҷудо кардашуданд.



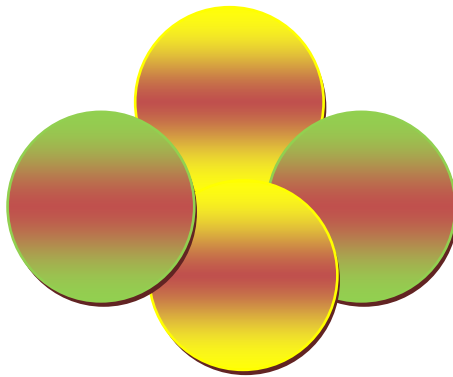
Расми 32. Сохти молекулавии рибулозобисфосфаткарбоксилаза
(ферменти дорои массаи молекулавии 520 кД)

Эдварс, Уокер (соли 1986) ва Лигуд (соли 1990) нишон додаанд, ки ФГК мономерии дорои массаи молекулавии 47-50 кД мебошад (расми 33).



Расми 33. Сохти молекулавии фосфоглитсераткиназа
(ферменти дорои массаи молекулавии 50 кД)

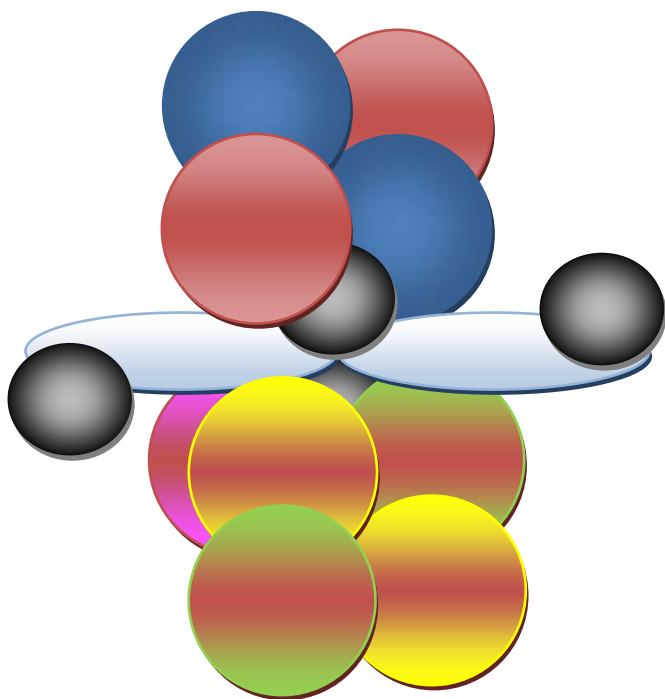
Янушот (соли 1970), Раулитски, Латско (соли 1974), Пупилло, Питссари (соли 1975) ва Серф (соли 1979) натиҷаҳои тадқиқотҳои илмӣ хешро доир ба ГАФД таҳти мазмуни зерин баён намудаанд: ферменти мазкур дорои массаи молекулавии 74-1500 кД буда, аз занҷирҳои гуногуни полипептидӣ (занҷирҳои типҳои А ва В) иборат мебошад. Сохти оддии чорумини он бо формулаи A_2B_2 ишора карда мешавад (расми 34).



Расми 34. Сохти молекулавии глицералдегидфосфатдегидрогеназа
(ферменти дорои массаи молекулавии 152 кД)

Ҳамин тариқ, дар маҷмӯаи мултиферментии аз хлоропластҳои баргҳои шпинат ҷудокардашуда, сохти чор фермент РФИ, ФРК, ФГК-киназа ва ГАФД бетағйир монда, таносуби субҳиссаҳои калон ва хурди РБФК/О нисбатан дигаргун – L_2S_4 гаштаанд.

Массаи молекулавии маҷмӯаи мултиферментии аз хлоропластҳои баргҳои шпинат соли 1993 аз ҷониби Раулт ва кормандони озмоишгоҳи ӯ ҷудокардашудаи сикли Калвин ба 510-520 кД баробар буда, аз субҳиссаҳои чунин ферментҳо таркиб ёфтааст: ду субҳиссаҳои РФИ (2х30 кД), ду субҳиссаҳои ФРК (2х40 кД), ду субҳиссаҳои калон (2х54 кД) ва чор субҳиссаҳои хурди РБФК/О (4х15 кД), як субҳиссаҳои ФГК-киназа (1х15 кД), ду субҳиссаҳои типии А (2х39 кД) ва ду субҳиссаҳои типии В-и ГАФД (2х37 кД) (расми 35).



Расми 35. Сохти молекулавии маҷмӯаи мултиферментӣ
(*дорои массаи молекулавии 520 кД*)

Соли 1989 Пирсон ва Иогансен бо истифода кардан аз системаи дуфазаи дорои декстран, полиэтиленгликол ва об (буфери фосфатӣ) таъсири мутақобилаи сафеда-сафедавии ферментҳои сикли Калвинро муайян мекунанд. Дар асоси муқоиса намудани коэффисентҳои паҳншавӣ барои фаъолнокии шаш ферменти аз хлоропластҳои баргҳои шпинат чудокардашудаи сикли Калвин ва препаратҳои ферментҳои чудоғонаи дар таркиби экстракти номувофик нигоҳдошташуда ба ҳулосае меоянд, ки ферментҳои РБФК/О, ФГК-киназа, ТФИ, ГАФД, алдолаза ва фруктозобисфосфатаза дар шакли маҷмӯаҳо бо ҳам меоянд. Ҳамчунин, тахмин намудаанд, ки маҷмӯа 58%-и сафедаҳои таркиби хлоропластро дар бар гирифта, эҳтимол, дар ҳамин асос аз маҷмӯаи мураккаби сафедаҳо иборат аст.

Соли 1992 аз ҷониби М.А. Бобочонова ва Ю.С. Носиров аз хлоропластҳои баргҳои пахта ва арабидопсис маҷмӯаи мултиферментии сикли Калвин чудо карда шудааст, ки масаи молекулавии он ба 520 ± 20 кД баробар мебошад. Онҳо нишон додаанд, ки маҷмӯаи мултиферментӣ аз худ фаъолнокии се фермент (РФИ, ФРК ва РБФК/О)-ро зоҳир намуда, дорои хусусиятҳои кинетикии комплекментарии ба маҷмӯаҳои мултиферментӣ хос, танзими координатсионии фаъолнокии ферментҳо дар зерӣ таъсири эффекторҳои табиатан яхела, зоҳир намудани фаъолнокии устувор дар ҳама давраҳои чудокунии онҳо мебошад. Солҳои 1994-2000-ум ба М.А. Бобочонова, Н.П. Бакаева муаяссар мегардад, ки аз хлоропластҳои баргҳои пахта ва арабидопсис маҷмӯаҳои мултиферментии дорои массаҳои гуногуни молекулавӣ (240, 400, 480 ва 520 кД)-ро чудо намуда, зоҳир гардидани фаъолнокии ферментативии се фермент (РФИ, ФРК ва РБФК/О)-ро дар маҷмӯаҳои дорои массаҳои молекулавии 400 ва 480 кД ба қайд гиранд. Ҳамчунин, аз ҷониби онҳо дар маҷмӯаи мултиферментии дорои масаи молекулавии 520 кД зоҳир гардидани фаъолнокии ферментативии боз ду ферменти дигар (ФГК-киназа ва ГАФД) низ муайян карда шудааст. Ҳамин тавр, таҳқиқотҳои кинетикии ҳар яке аз фаъолнокиҳои фермен-

тативии аз ҷониби маҷмӯаи мултиферментӣ зоҳиршаванда, боиси муайян намудани якчанд хусусияти хоси маҷмӯаҳои мултиферментӣ, аз қабili: «*нақлиёти самтноки метаболитҳо*», «*катализи сабукгардонидашуда*» ва «*самараи координатсионии танзимкунанда*» гардидаанд.

Соли 1993 аз ҷониби Гонтеро ва кормандони озмоишгоҳи ӯ вобастагии рафтори кинетикии РБФК/О ва ФРК аз ҳолати дар шакли маҷмӯаҳои мултиферментӣ боҳам омадан ё дар хлоропластҳо дар шакли озод мавҷуд будани онҳо таҳқиқ карда шудааст.

Муайян карда шудааст, ки бузургии K_m (коэффисиенти Михаелис ва Мэнтон) РБФК/О-и маҷмӯаи мултиферментӣ барои рибулозо-1,5-бисфосфат нисбат ба бузургии K_m РБФК/О-и дар хлоропластҳо дар шакли озод мавҷудбуда баробар паст мебошад. Бузургии V_{max} реаксияи карбоксилнокшавии РБФК/О-и маҷмӯаи мултиферментӣ нисбат ба бузургии V_{max} РБФК/О-и дар хлоропластҳо дар шакли озод мавҷудбуда то панҷ маротиба зиёдтар аст. Ҳамин тавр, таносуби V_{max}/K_m маҷмӯаи мултиферментӣ нисбат ба дар шакли озод мавҷуд будани ферментҳо даҳ маротиба зиёдтар аст. Натиҷаҳои бадастовардашуда аз он шаҳодат медиҳанд, ки РБФК/О ҳангоми дар ҳайати маҷмӯаи мултиферментӣ қарор доштан, нисбат ба ҳолати дар шакли озод мавҷуд будани он, дорои фаъолиятнокии карбоксилазии баландтар мебошад.

Натиҷаҳои таҳқиқотҳои овардашуда танҳо шарҳи хусусиятҳои ташаккули сохтори маҷмӯаҳои мултиферментии озоди сикли Калвинро дар бар гирифтаанд.

Ҳолати бо мембранаҳои тилакоидҳои хлоропласт пайваست будани маҷмӯаҳои ҳаҷман бузурги мултиферментӣ солҳои 1993-1995 аз ҷониби Сус, Аркон, Мантеуфел, Прохоренко дар асоси истифода кардан аз усули микроскопии иммуноэлектронӣ танҳо дар хлоропластҳои баргҳои шпинат муайян карда шудааст. Массайи молекулавии маҷмӯаи мултиферментии бо мембранаи тилакоидҳо пайвасти аз хлоропластҳои баргҳои шпинат ҷудокардашуда ба 900 кД баробар аст. Ба ҳайати ин маҷмӯа ферментҳои РФИ, ФРК,

РБФКО, ГАФД, седогептулозо-1,7-бисфосфатаза ва ферредоксин-НАД⁺-редуктаза дохил мешаванд.

Ҳамин тариқ, мавҷуд будани чунин маҷмӯаҳои ҳаҷман бузурги мултиферментӣ воридшавии CO₂-ро ба аппаратҳои захиракунандаи кофакторҳо (НАДН ва АТФ) таъмин намуда, ҳолатҳои ба таъсири роҳҳои дигари метаболитикӣ дучор гардидани онро бартараф менамояд.

7.3. Зарурияти дар шакли маҷмӯаҳои мултиферментӣ бо ҳам омадани ферментҳо

Самаран баҳамназдиқшавии ферментҳо. Ҳангоми дар шакли маҷмӯаҳои мултиферментӣ бо ҳам омадани ферментҳо марказҳои реаксионии онҳо ба ҳамдигар наздиқ мешаванд. Наздиқшавии марказҳои реаксионии ферментҳо ба маҳсулоти реаксия аз ҷониби ферменти аввала танзимшаванда имконияти зудтар ва осонтар ба ферментҳои дигар ба реаксия дохил шуданро муҳайё мегардонад.

Дар баъзе маҷмӯаҳои мултиферментӣ пайвастагиҳо ҳангоми аз як фермент ба ферменти дигар ба реаксия дохил шудан бо ҳуди маҷмӯа ба таври ковалентӣ пайваست мебошанд. Имконияти аз як молекулаи фермент ба молекулаи ферменти дигар ба реаксия дохил шудани пайвастагиҳои бо маҷмӯаҳои мултиферментӣ ба таври ковалентӣ пайваст ба 100% баробар аст, яъне дар чунин маҷмӯаҳо талафоти маҳсулот ҷой надорад.

Дар маҷмӯаҳои дигари мултиферментӣ интиқоли метаболитҳо аз як фермент то ферменти дигар ба таври диффузионӣ мегузарад. Рафти интиқолёбии метаболитҳо дар чунин маҷмӯаҳои мултиферментӣ се давраро дар бар мегирад:

- 1) *озодшавӣ аз маркази фаъоли ферменти А;*
- 2) *диффузияшавӣ аз фермент А то ба ферменти В;*
- 3) *таъсири мутақобила доштан бо ферменти В.*

Бо мақсади пешгирӣ намудани ҳолатҳои аз ҷониби интермедиат тарк намудани маҷмӯа, марказҳои фаъоли ферментҳои дар шакли маҷмӯаи мултиферментӣ боҳамомада, нисбат ба ҳамдигар наздик ҷойгир шудаанд. Бо ҳамин тарз компартментатсияи метаболитҳо ба даст оварда шудааст, ки, одатан, таҳти мазмунҳои «самараи нақлиёти самтнок» ё «нақлиёти нақбӣ» ифода мегардад.

Ҳифзи метаболит ё ҳучайра. Дар ҳолати компартментатсионӣ қарор доштани ферментҳо дар ҳайати маҷмӯаҳои мултиферментӣ, метаболитҳоро аз таъсирҳои ферментҳои бегона муҳофизат намуда, вақти гузариши онҳоро аз маркази фаъоли як фермент ба маркази фаъоли ферменти дигар кам мекунад. Ҳамчунин, эҳтимолияти дар зери таъсири омилҳои гуногун таъзияшавӣ (гидролизшавӣ)-и онро паст мегардонад. Аз тарафи дигар, маслан, алдегидҳо, барои ҳучайра таъсири захролудкунанда доранд. Бинобар ин, аз дигар сохторҳои ҳучайравӣ ҷудо намудани онҳо муҳим мебошад.

Кӯтоҳшавии вақти гузариши метаболитҳо. Вақти аз маркази фаъоли як фермент ба маркази фаъоли ферменти дигар гузаштани метаболитҳо гуфта, вақти диффузияшавии онҳоро меноманд. Ҳангоми ташаккули маҷмӯаҳои мултиферментӣ марказҳои фаъоли ферментҳо ба ҳамдигар наздик ҷойгир мешаванд. Чунин ҳолат боиси кӯтоҳ гардидани вақти гузариши метаболитҳо аз маркази фаъоли як фермент ба маркази фаъоли ферменти дигар гардида, самти ҳаркати моддаҳоро дақиқ мегардонад. Дар як вақт дар ҳайати маҷмӯаи мултиферментӣ зарурияти доимӣ нигоҳ доштани миқдори субстратҳо дар муҳити реаксионӣ нисбат ба муҳитҳое, ки дар онҳо ферментҳо дар шакли озод мавҷуд мебошанд, аз байн меравад. Дар натиҷаи интиқоли нақбӣ (бевосита)-и маҳсулоти як реаксияи ферментативӣ ба реаксияи дигар эҳтиёҷи аз субстрат сер будани ферментҳо бартараф гардида, суръати реаксия баланд мешавад. Кӯтоҳшавии вақти гузариши метаболитҳо ба баландшавии суръати умумии протсессҳои метаболитикӣ оварда мерасонад.

Фаъолгардии реаксияҳои физиологӣ ва сустшавӣ ё қатъгардии реаксияҳои ғайрифизиологӣ. Дар натиҷаи дар шакли маҷмӯаҳои мултиферментӣ бо ҳам омадани ферментҳо минтақаҳои ба ҳам пайваستшавии молекулаҳои онҳо ногузир тағйир меёбанд. Дар байни молекулаҳои ферментҳо ҷой доштани чунин таъсирҳои мутақобила ба тағйирёбии нишондиҳандаҳои кинетикии онҳо ($V_{\max}$, K_m) оварда мерасонанд. Ин аз он шаходат медиҳад, ки ҳангоми ҳосилшавии маҷмӯаи мултиферментӣ бузургии $V_{\max}$ -и ферментҳо зиёд шуда, K_m онҳо паст мегардад.

Ҳамин тариқ, таъсири мутақобилаи ферментҳо дар асоси тағйирёбии рафтори кинетикии онҳо боиси ба амал омадани «*катализи сабукгардида*» мегардад.

Аксарияти ферментҳо дар баробари зоҳир намудани қобилияти танзим намудани реаксияҳои физиологӣ, ҳамчунин, дорои қобилияти танзим намудани реаксияҳои ғайрифизиологӣ низ мебошанд. Чи тавре ки таъкид карда шуд, дар шакли агрегатҳо бо ҳам омадани ферментҳо шиддатнокии протсесҳои метаболитикиро метезонад. Бинобар ин, дар асоси самтнок сурат гирифтани реаксияҳои метаболитикӣ ва мавҷуд набудани субстратҳо эҳтимолияти дар ҳуҷайра амалӣ гардидани реаксияҳои ғайрифизиологӣ аз байн меравад.

Самараи танзими координативӣ. Танзими координативии маҷмӯаҳои мултиферментӣ гуфта, ҳолати таъсир расонидани як молекулаи эффекторро якбора ба якчанд молекулаи ферментҳо меноманд. Дар зери таъсири молекулаи эффектор нишондиҳандаҳои кинетикии молекулаи ферментҳо тағйир меёбанд. Танзими координативӣ метавонад ба амалӣ гардидани протсесҳое оварда расонад, ки онҳо ба фаъолнокии фермент ягон алоқамандӣ надошта, ба танзими дараҷаи ташаккулёбии онҳо, яъне ба гирдгардиши ферментҳо вобастагӣ дошта бошанд. Масалан, барои конюгати *arom*, ки пайдарҳамии рафти амалӣ гардидани реаксияҳои роҳи метаболитикии биосинтези аминокислотаҳои хушбӯйро дар ҳуҷайраҳои микроорга-низмҳо ва растаниҳои дараҷаи олӣ танзим мекунад, нишон дода

шудааст, ки субстрати аввала ба он устувори баъли ба таъсири протеолиз ҷавоб гардониданро мебахшад. Маълум аст, ки дар иштироки субстрати аввала таъзияшавии ҳар кадом аз ферментҳои маҷмӯа оқибатҳои манфӣ ба бор меорад. Назорати вайроншавии (деградатсия)-и молекулаи ферментҳои дар ҳайати маҷмӯаҳо қарордошта дар ҳуҷайра протсеси ниҳоят мураккаб мебошад. Ба амал омадани ҳолатҳои гирдгардиши молекулаи сафедаҳо дар асоси эҳтиёҷи ҳуҷайра имконияти азнавсозии маводи сохтмони он (масалан, аминокислотаҳо)-ро фароҳам меоварад.

Энергияи равшанӣ дар давраи аввали фотосинтез дар мембранаҳои тилакоидҳои хлоропласт барои оксидишавии молекулаи H_2O (бо хориҷишавии O_2), барқароршавии НАДФ⁺ ва ҳосилишавии иқтидори электрохимиявии трансмембрана-вии ионҳои H^+ , ки минбаъд ба энергияи бандҳои фосфатии баландэнергетикӣ АТФ (фотофосфорнокшавӣ) табдил меёбад, истифода мегардад. Молекулаҳои хлорофилл, ки нурҳои сурх ва кабудӣ спектри равшаниро фурӯ мебаранд, вазифаи фотосенсибилизаторҳоро иҷро мекунанд. Каротиноидҳо молекулаи хлорофиллро аз таҷзияшавӣ (вайронишавӣ) дар зери таъсири баланди энергияи равшанӣ муҳофизат намуда, чун фикобилинҳо (дар ҳучайраҳои обсабзҳо) ба сифати пигментҳои иловагӣ баромад мекунанд. Асоси даври равшании фотосинтезро механизми кори помпаи H^+ -ӣ ташкил медиҳад.

Дар рафти амалӣ гардидани реаксияҳои даври торикии фотосинтез энергияҳои АТФ ва НАДФН барои барқароршавӣ (захирашавӣ)-и молекулаи CO_2 бо ҳосилишавии алдегиди 3-фос-фоглитсеринӣ (роҳи C_3 -фотосинтез ё сикли Калвин) ё ин ки кислотаҳои органикӣ (роҳи C_4 -фотосинтез ё сикли Хэтч ва Слэк) ба сифати маҳсулоати реаксияҳои аввалин ҳарч мегарданд. Энергияи равшанӣ дар хлоропластҳо, ҳамчунин, барои барқароршавии NO_3^- ва SO_4^{2-} истифода мегардад. Ҳангоми дар муҳит ҷой доштани норасоии CO_2 ва баръакс, зиёд будани миқдори O_2 , дар иштироки перокси-сомаҳо протсеси фотонафаскашӣ мегузарад.

Сохти барг, тарзи ҳаракат намудани он, механизми кори масомаҳо, ҷараёни ассимилятҳо ва як қатор омилҳои дигар барои мӯътадил будани фаъолияти фотосинтетикӣ растаниҳо мусоидат мекунанд. Фотосинтез протсеси муҳимтарини биосфера ба шумор меравад. Фотосинтез дар давраи аввали пайдоиши ҳаёт дар рӯи Замин ташаккул ёфта, бинобар аз ҳисоби энергияи равшанӣ синтез намудани миқдори беандозаи биомассаи растанигӣ ва бо оксиген ганӣ гардонидани таркиби атмосфера мавқеи кайҳониро ишғол намудааст.

А д а б и ё т

Бабаджанова М.П. Надмолекулярная организация ферментов. Мультиферментные комплексы цикла Кальвина. Душанбе, 2003. -52с.

Базилевская Н.А., Белоконь И.Л., Щербакова А.А. Краткая история ботаники. -М., 1968. -310с.

Гавриленко В.Ф., Гусев М.В., Никитина К.А. Хоффманн П. Избранные главы физиологии растений. -М., 1986. - 440с.

Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. Т.1. -М., 1986. -392с.

Клейтон Р. Фотосинтез. Физические механизмы и химические модели. -М., 1984. -350с.

Манойленко К.В. Развитие эволюционного направления в физиологии растений. -Л., 1974. -255с.

Мокроносов А.Г. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма//42-е Тимирязевское чтение. -М., 1981. -64с.

Ничипорович А.А. Энергетическая эффективность и продуктивность фотосинтетических систем как интегральная проблема//Физиология растений. -1978. -Т.25. Вып. 5. -С.922-937.

Полевой В.В. Фитогормоны. -Л., 1982, -240с.

Полевой В.В. Физиология растений. -М.: «Высшая школа», 1989. -464с.

Рейвин П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. В 2-х томах. Том 1: перевод с англ. -М.: «Мир», 1990. -348с.

Рубин Б.А., Гавриленко В.Ф. Биохимия и физиология фотосинтеза. -М., 1977. -328с.

Сытник К.М., Мусатенко Л.И., Богданова Т.Л. Физиология листа. Киев, 1978. -392с.

Фотосинтез: в 2-х томах//Под редакцией Говинджи. -М., 1987. - 728с. и 460с.

Физиология фотосинтеза. -М., 1982. -317с.

Хлорофилл//Под редакцией А.А. Шлыка. Минск, 1974. -400с.

Холл Д, Рао К. Фотосинтез. -М., 1983. -134с.

Чайка М.Т., Савченко Г.Е. биосинтез хлорофилла в процессе развития пластид. -Минск, 1981. -168с.

Чайлахян М.Х. Целостность организма в растительном мире//Физиол. растений. -1980. -Т.27.Вып.5. -С.917-940.

Эдварс Дж., Уокер Д. Фотосинтез C_3 и C_4 -растений: механизмы и регуляция. -М., 1986. -590с.

Эсау К. Анатомия растений. -М., 1969. -564с.

М у н д а р и ч а

Ба ҷои сарсухан	7-8
Муқаддима	9
Фасли 1. Аз таърихи тараққиёти таълимот оид ба фотосинтез	10-19
Фасли 2. Пластидаҳо	19-23
Фасли 3. Пигментҳои пластидаҳо	23-47
3.1. Хлорофиллҳо	23-37
3.2. Фикобиллинҳо	37-40
3.4. Каротиноидҳо	40-47
Фасли 4. Давраҳои равшанӣ ва торикии фотосинтез	48-81
4.1. Давраи равшании фотосинтез	48-65
4.2. Давраи торикии фотосинтез (роҳи карбон дар фотосинтез	65-77
4.3. Фотонафаскашӣ ва метаболизми кислотаи гликолевӣ.....	77-81
Фасли 5. Механизмҳои эндогени (дохилӣ)-и танзим намудани фотосинтез	81-95
Фасли 6. Экологияи фотосинтез	95-123
6.1. Вобастагии фотосинтез аз таъсири омилҳои муҳити беруна	96-110
6.2. Ритм (тағйирёбӣ)-ҳои шабонарӯзӣ ва мавсимии фотосинтез	110-112
6.3. Фотосинтез, сабзиш, инкишофёбӣ ва ҳосилнокии растаниҳо	112-114
6.4. Аҳамияти растаниҳои сабз дар биосфера....	114-119
6.5. Мувофиқати тақомули типҳои мубодилаи моддаҳо бо муҳити зист	119-123
Фасли 7. Энзимологияи фотосинтез (ё тасаввуроти муосир доир ба дараҷаҳои ташаккулёбӣ ва механизмҳои таъсир намудани ферментҳо)	123-143
7.1. Дараҷаҳои ташаккули сохтори ферментҳо	123-127
7.2. Дараҷаҳои аз молекула болотари ташаккули сохтори ферментҳои сикли Калвин....	127-140
7.3. Зарурати дар шакли маҷмӯаҳои мултиферментӣ бо ҳам омадани ферментҳо	140-143
Хулоса	144
Адабиёт	145

**Бобочонова
Муҳаббат Абдурахмоновна**

**Нарзуллоев
Муҳаммадтоҳир Саидович**

ФОТОСИНТЕЗ

Китоби дарсӣ

**Мухаррири масъул:
узви вобастаи АИ Ҷумҳурии Тоҷикистон,
доктори илмҳои биология, профессор
Алиев Қурбон Алиевич**

**Мухаррири забонӣ:
номзади илмҳои филология, дотсент
Саидҷаъфаров Озод**

ИБ № _____

ISBN 5-06-001-604-8

**©Бобочонова М.А., Нарзуллоев М.С.
Нашриёти « _____ », 2010**