

Lehrbuch der **Botanik**

für Hochschulen

Begründet von
E. Strasburger · F. Noll
H. Schenck · A. F.W. Schimper

35. Auflage

neubearbeitet von
Peter Sitte
Elmar W. Weiler
Joachim W. Kadereit
Andreas Bresinsky
Christian Körner

Ботаника

Учебник для вузов

На основе учебника

Э. Страсбургера, Ф. Нолля, Г. Шенка, А. Ф. В. Шимпера

35-е издание

Издание переработано

П. Зитте, Э. В. Вайлером, Й. В. Кадерайтом,

А. Брезински, К. Кёрнером



Москва
Издательский центр «Академия»
2008

П. ЗИТТЕ, Э. В. ВАЙЛЕР, Й. В. КАДЕРАЙТ,
А. БРЕЗИНСКИ, К. КЁРНЕР

Ботаника

Учебник для вузов

На основе учебника
Э. Страсбургера, Ф. Нолля, Г. Шенка, А. Ф. В. Шимпера

В четырех томах

Перевод с немецкого

Под редакцией
А. Г. Еленевского,
В. Н. Павлова,
А. К. Тимонина,
И. И. Сидоровой,
В. В. Чуба



Москва
Издательский центр «Академия»
2008

П. ЗИТТЕ, Э. В. ВАЙЛЕР, Й. В. КАДЕРАЙТ,
А. БРЕЗИНСКИ, К. КЁРНЕР

Ботаника

Учебник для вузов

Том 2

Физиология растений

Под редакцией
В. В. Чуба

*Допущено
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению 020200 «Биология»
и биологическим специальностям*



Москва
Издательский центр «Академия»
2008

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73
Б86

Рецензенты:

проф. *Г. Н. Огуреева* (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова);
чл.-кор. РАН, проф. *Р. В. Камелин*

Ботаника. Учебник для вузов : в 4 т. : / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Кадерайт, А. Брезински, К. Кёрнер ; на основе учебника Э. Страсбургера [и др.] ; пер. с нем. О. В. Артемьевой, Т. А. Власовой, И. Г. Карнаухова, Н. Б. Колесовой, М. Ю. Чередниченко. — М. : Издательский центр «Академия», 2008. — 496 с.

Т. 2. Физиология растений / под ред. В. В. Чуба

ISBN 978-5-7695-2741-8 (рус.)

ISBN 978-5-7695-2745-6 (Т. 2) (рус.)

ISBN 3-8274-1010-X (Elsevier GmbH)

Многократно переиздававшийся в Германии, переведенный на многие языки учебник «Ботаника» Э. Страсбургера уникален своей исторической преемственностью, широтой охвата материала и ультрасовременностью приводимых данных: каждое издание, в том числе и последнее, полностью перерабатывается и обновляется по сравнению с предыдущим.

На русском языке учебник выходит в четырех томах. Второй том посвящен физиологии растений.

Для студентов высших учебных заведений. Может быть полезен преподавателям и научным работникам.

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73

Данное произведение является переводом Strasburger Lehrbuch der Botanik, 35-е издание.

Elsevier GmbH и ИЦ «Академия» не несут ответственности за ущерб, который может быть причинен в результате использования материалов, содержащихся в книге, за их достоверность, а также за возможные нарушения авторских прав третьих лиц и права на неприкосновенность частной жизни.

Авторские права П. Зитте, Э. В. Вайлера, Й. В. Кадерайта, А. Брезински, К. Кёрнера защищены в этом и во всех последующих изданиях.

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

ISBN 978-5-7695-2741-8 (рус.)

ISBN 978-5-7695-2745-6 (Т. 2) (рус.)

ISBN 3-8274-1010-X (Elsevier GmbH)

© 2002 Elsevier GmbH, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg

© Издание на русском языке, перевод на русский язык, оформление. Издательский центр «Академия», 2008

Предисловие к 35-му немецкому изданию

Учебник «Ботаника» для высшей школы (35-е издание) Эдуарда Страсбургера вступает в новую фазу своей более чем 100-летней истории. Два соавтора, Хуберт Циглер и Фридрих Эрендорфер, активно участвовавшие соответственно более двадцати и тридцати лет в создании данного труда, выбыли из страсбургерской команды по возрасту. Мы, а также большая армия читателей курируемых Циглером и Эрендорфером разделов благодарны им за их выдающиеся достижения. Теперь авторами этих разделов стали более молодые эксперты. Часть материала по физиологии переработана и дополнена главой по аллелофизиологии Эльмаром В. Вайлером (Бохум), который, кроме того, обновил главу по молекулярным основам в структурной части. Материал в области эволюции и методы систематики переработал Йоахим В. Кадерайт (Майнц), взявший на себя также обзор семенных растений и историю растений. Наконец, Кристианом Кёрнером (Базель) в значительной мере заново составлены главы по экологии (экология растений, растения в биосфере, популяционная и вегетативная экология).

Новая команда старалась соответствовать задачам академического преподавания ботаники — представить на хорошем уровне все существенные основы этого предмета, а также проинформировать читателей о достаточно достоверных новых результатах исследований и их применении (например, трансгенные растения или биомасса и продуктивность). Неизменной осталась и цель — достойно отразить все разделы науки о растениях и смежные области. В соответствии с этим в учебнике уделяется большое внимание не только фотоавтотрофным, «зеленым», организмам, но и всем тем гетеротрофным группам,

которые происходят от автотрофных или важны для понимания филогении, физиологии и экологии автотрофов (прокариоты, грибы). Кроме того, мы стремились улучшить и так богатый иллюстративный материал (например, с помощью четырехцветных иллюстраций, унификации всех химических формул), а также структуру учебника (например, используя численное членение, обзоры содержания в начале каждой главы, ссылки, вставки по важным специальным темам и, наконец, перечни вставок и таблиц в оглавлении). Ссылки на новую литературу делают возможным углубление в предмет там, где более подробное обсуждение выходит за рамки учебника. Многочисленные ссылки экономят время студента на обращение к указателю, но в основном обозначают связи между дисциплинами и создают систему материала, вынужденно расположенного линейно. Наконец, набор некоторого материала мелким шрифтом позволяет «перепрыгнуть» те места в книге, содержание которых менее важно, прежде всего для начинающего. Поэтому учебник представлен как бы в двух вариантах: один для младших курсов, другой для старших.

Сердечно благодарим тех, кто помогал нам конструктивной критикой и предоставлением иллюстраций. (Их имена частично раскрываются в благодарностях, помещенных в начале текстовой части, и в подписях к рисункам. Иллюстрации, авторы которых не названы, делали мы сами.) В работе над книгой нам основательно помогал доктор Андреас Буль (Халле). Решающей помощью было для нас необычное приглашение к работе лектора Инги Айкен (Штутгарт) и госпожи Эльке Литтманн из производственного отдела издательства. Издательство Spektrum Verlag, возглавля-

емое доктором Ульрихом Г. Мольтманном, несмотря на давление постоянно обостряющейся конкуренции, не только полностью поддержало новое оформление традиционного труда, но и со своей стороны энергично продвигало его вперед. Обновление в этой области касается пакетных предложений, благодаря которым в Германии книга может быть получена вместе с уже зарекомендовавшей себя брошюрой «Помощь в обучении. Ботаника», а также со «Словарем по ботанике» Г. Вагеницца (Гёттинген)

на CD-ROM и/или постером «Систематика: Ботаника» А. Брезински и Й. В. Каде-райта.

Мы желаем всем читателям успешно освоить с помощью учебника «Ботаника» эту науку, важность которой растет вместе с ее комплексностью.

Фрайбург, Бохум, Майнц, Регенсбург
и Базель, февраль 2002

Авторы

Предисловие к 1-му немецкому изданию

Авторы учебника «Ботаника» уже много лет работают доцентами ботаники в университете г. Бонна. Они постоянно обмениваются научными мыслями и методическими предложениями. Теперь авторы пытаются совместно изложить в книге свой научный опыт, накопленный в течение жизни. Материал учебника был распределен так: Эдуард Страсбургер взял на себя обязанность по написанию введения и морфологии, Фритц Нолль — физиологии, Генрих Шенк — материала о споровых растениях, А. Ф. В. Шимпер — явнотрачных растениях.

Даже если каждый автор несет научную ответственность только за написанную им часть, единообразию всех частей обеспечивалось постоянным согласованием. Поэтому книгу, несмотря на то что у нее есть несколько авторов, можно считать единым произведением.

Учебник «Ботаника» предназначен для студентов вузов и должен прежде всего

пробудить у них научный интерес, стимулировать научные знания и выводы. Но одновременно авторы обращают внимание на практические требования обучения и удовлетворяют потребности медиков и фармацевтов. Так, медик сможет из цветных иллюстраций получить сведения о ядовитых растениях, важных для него, фармацевт — найти в книге необходимые указания на лекарственные растения и наркотики.

Многочисленные иллюстрации были подготовлены в основном авторами учебника, ряд иллюстраций имеют других авторов.

Нельзя недооценить любезность господина издателя, который не жалел расходов на цветные иллюстрации в тексте и прилагал все усилия, чтобы придать книге законченный вид.

Бонн, июль 1894

Авторы



Эдуард Страсбургер
*01.02.1844, Варшава — †19.05.1912, Бонн
основоположник учебника для высшей школы «Ботаника»

После изучения естественных наук в Париже, Бонне и Йене, а также написания докторской диссертации в Йене Эдуард Страсбургер защитил докторскую диссертацию в 1867 году в Варшаве и в 1869 году в возрасте 25 лет был приглашен в качестве профессора ботаники в университет Йены, а в 1881 году — в университет Бонна. Под его руководством Ботанический институт в Поппельсдорфском замке вошел в список международных центров ботаники. Здесь Э.Страсбургер со своими сотрудниками Ф.Ноллем, Г.Шенком и А.Ф.В.Шимпером написал в 1894 году учебник для высшей школы «Ботаника» (раньше коротко называемый «Боннский учебник»). Этот учебник вместе с много-

кратно издававшимся «Малым ботаническим практикумом» и более обширным «Ботаническим практикумом» отразили ботаническо-микроскопическую практику того времени в вузах. Исследовательская работа Страсбургера в первую очередь была важна и для истории развития цитологии. Ученый установил, что процессы деления ядра (образование, расщепление и движение хромосом) у растений протекают так же, как у животных, т.е. одинаково у всех организмов (1875). Он впервые наблюдал у цветковых растений процессы оплодотворения и слияния мужского ядра с ядром яйцеклетки и сделал вывод, что клеточное ядро — важнейший носитель наследственных структур (1884).

Авторы учебника «Ботаника»

Учебник «Ботаника» был написан в 1894 году учеными-ботаниками, работавшими в Бонне: Эдуардом Страсбургером, Фритцем Ноллем, Генрихом Шенком, А. Ф. Вильгельмом Шимпером, и в последующее время ими, а также ниже названными авторами переиздание учебника было продолжено.

Введение и морфология, или структура:

- 1—11-е издания (1894—1911) — Эдуард Страсбургер
12—26-е издания (1913—1954) — Ганс Фиттинг
27—32-е издания (1958—1983) — Дитрих фон Лендфер
33—35-е издания (1991—2002) — Петер Зитте

Физиология:

- 1—9-е издания (1894—1908) — Фритц Нолль
10—16-е издания (1909—1923) — Людвиг Йост
17—21-е издания (1928—1939) — Германн Зирп
22—30-е издания (1944—1971) — Вальтер Шумахер
31—34-е издания (1978—1998) — Хуберт Циглер
35-е издание (2002) — Эльмар В. Вайлер

Эволюция и систематика, общие основы:

- 30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер
35-е издание (2002) — Йоахим В. Калерайт

Низшие растения:

- 1—16-е издания (1894—1923) — Генрих Шенк
17—28-е издания (1928—1962) — Рихард Хардер
29—31-е издания (1967—1978) — Карл Мэгдефрау
32—35-е издания (1983—2002) — Андреас Брезински

Семенные растения:

- 1—5-е издания (1894—1901) — А. Ф. В. Шимпер
6—19-е издания (1904—1936) — Георг Карстен
20—29-е издания (1939—1967) — Франц Фирбас
30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер
35-е издание (2002) — Йоахим Калерайт

География растений, геоботаника или экология:

- 20—29-е издания (1939—1967) — Франц Фирбас
30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер
35-е издание (2002) — Кристиан Кёрнер

Издания на иностранных языках

Английский:

Лондон: 1896, 1902, 1907, 1911, 1920, 1930, 1965, 1971, 1975

Итальянский:

Милан: 1896, 1913, 1921, 1928, 1954, 1965, 1982, 2002

Польский:

Варшава: 1960, ND 1962, 1967, 1971, ND 1973

Испанский:

Барселона: 1923, 1935, 1943, 1953, 1960, 1974, 1986, 1994

Сербско-хорватский:

Загреб: 1980, 1982, 1988, ND 1991

Турецкий:

Стамбул: 1998

Хронология

ок. 300 до н.э.	«Естественная история растений»: Теофраст Эрезиос (371 — 286 до н. э.)	1835	Деление клетки у растений: Гуго фон Моль
1151 — 1158	Описание 300 лекарственных и сельскохозяйственных растений, пряностей и наркотиков «De plantis», «De arboribus»: Хильдегард фон Бинген	1838	Основание клеточной теории: Маттиас Якоб Шляйден совместно с анатомом и физиологом Теодором Шванном
после 1530	Старейшая «Книга трав»: Отто Брунфельс, Иеронимус Бок, Леонхарт Фукс	1839	Минеральное питание растений, опровержение гумусовой теории: Юстус фон Либих
1533	Первая кафедра ботаники в Падуе	1846	Термин «протоплазма»: Гуго фон Моль
1583	Первый общий учебник ботаники «De Plantis»: Андреа Чезальпино	1851	Сходства в смене поколений у растений: Вильгельм Хофмайстер
1590	Изобретение микроскопа: Йоханнес и Захариас Янссен	1855	«Omnis cellula e cellula»: Рудольф Вирхов
1665	Открытие клеточного строения тканей «Micrographia»: Роберт Гук	1858	Мицеллярная теория: Карл Нэгели
1675	«Anatome plantarum»: Марселло Мальпиги	1859	«Происхождение видов ...»: Чарлз Дарвин
1682	«Анатомия растений»: Неемия Грю	1860	Водная культура: Юлиус Сакс
1683	Первое изображение бактерий: Антони ван Левенгук	1860	Опровержение теории абиогенеза: Херманн Хоффманн, Луи Пастер
1694	Наличие полов у растений: Рудольф Якоб Камерариус	1862	Крахмал как продукт фотосинтеза: Юлиус Сакс
1735	Бинарная номенклатура. «Systema naturae»; «Species plantarum» (1753): Карл фон Линней (Каролус Линнеус, 1707 — 1778)	1866	«Опыты с растительными гибридами», правила наследования: Грегор Мендель (1822—1884)
1779	Открытие фотосинтеза: Ян Ингенхаус	1866	Концепция экологии: Эрнст Геккель
1790	«Метаморфоз растений»: Иоганн Вольфганг фон Гёте	1867—1869	Двойственная природа лишайников: Симон Швенденер
1793	Основание экологии цветков: Кристиан Конрад Шпренгель	1869	Открытие ДНК, фосфорсодержащей «нуклеин»: Фридрих Мишер
1804	Открытие растительного газообмена: Никола Теодор де Соссюр	1875	Открытие деления ядра у растений: Эдуард Страсбургер
1805	Основание географии растений: Александр фон Гумбольдт	1877	«Осмотические исследования»: Вильгельм Пфедфер
1809	«Philosophie zoologique», учение о происхождении видов: Жан Батист де Ламарк	1883	Пластиды как самореплицирующиеся органеллы, возможные потомки внутриклеточных симбионтов: Андреас Ф. В. Шимпер, Ф. Шмитц
1822	Открытие осмоса: Анри Дютроше		
1831	Открытие клеточного ядра: Роберт Браун		

1884	«Физиологическая анатомия растений»: Готтлиб Хаберландт	1928	Открытие пенициллина: А. Флеминг
1884	«Сравнительная морфология и биология грибов, миксомицетов и бактерий»: Антон де Бари	1928	Трансформация пневмококков: Ф. Гриффит
1884	Открытие слияния ядер при оплодотворении цветковых растений: Эдуард Страсбургер	1928	Эу- и гетерохроматин: Э. Хайтц
1887	Мейоз: Теодор Бовери	1930	Теория флоэмного транспорта: Э. Мюнх
1888	Функция корневых клубеньков бобовых: Х. Хелльригель и Х. Вильфарт, М. В. Байеринк, А. Празмовски	1930	Экспериментальный ресинтез аллотетраплоидного гибридного вида <i>Galeopsis tetrahit</i> : А. Мюнтцинг
1894	Первое издание учебника Эдуарда Страсбургера «Ботаника»	1930—1934	Физический анализ транспирации, транспирационные сопротивления: А. Зейбольд
1897	Сбраживание с помощью бесклеточного дрожжевого экстракта: Эдуард Бухнер	1930—1950	Синтез генетики и эволюционной теории: Р. А. Фишер, Дж. С. Холдейн, Ф. Г. Добжански, Э. Майр, Д. С. Хаксли, Дж. Г. Симпсон, Дж. Л. Стеббинс
1900	Переоткрытие менделевских правил наследования: Эрих Чермак фон Сейсенегг, Карл Корренс и Гуго де Фриз	1931	Фотосинтетический O ₂ происходит из воды: К. ван Нил
1901	Мутационная теория: Гуго де Фриз	1931	Первый электронный микроскоп: Э.Руска; с 1939 г. коммерческое изготовление «сверхмикроскопов» по Э.Руске и Б.фон Боррису на заводе Siemens, по Х. Малю и др. на заводе AEG
1902	Симбиогенез, пластиды как потомки цианобактерий: Константин Мережковский	1933	Теория клеточного дыхания: Х. Виланд
1904	Концепция экосистем: Т. А. Тэнсли	1934	Концепция ниш сосуществования организмов: Г. Ф. Гаузе
1909	Пластиды как носители наследственных структур: Карл Корренс и Эрвин Баур	1935	Физиологические основы производства лесов: П. Бойсен-Йенсен
1910	Полиплоидия: Эдуард Страсбургер	1935	Кристаллизация вируса табачной мозаики: У. М. Стэнли
1913	Объяснение структуры хлорофилла: Рихард Вильштеттер	1935	Первое использование изотопов для исследований обмена веществ: Р. Шёнхаймер и Д. Риттенберг
1913	«Микрохимия растений»: Ганс Молиш	1937	Цикл лимонной кислоты: Х. А. Кребс
1916	Экспериментальное производство полиплоидного томата: Ганс Винклер	1937	Фотолиз воды с помощью изолированных хлоропластов: Р. Хилл
1917	Математика формообразования, аллометрия: «О росте и форме»: Д'Арси В. Томпсон	1937—1943	«Сравнительная морфология высших растений»: В. Тролль
1920	Первые систематические исследования фотопериодизма: В. Гарнер и Х. А. Аллард	1938	«Субмикроскопическая морфология протоплазмы и ее производных»: А. Фрай-Висслинг
после 1920	Макромолекулярная химия: Х. Штаудингер	1938—1947	Цитогенетическая биосистематика и эволюционные исследования у сосудистых растений: Э. Б. Бэбкок, Дж. Л. Стеббинс
1922	Генотипическая концепция растительной адаптации: Г. Турессон		
1925	Двухслойная модель биомембран: Э. Гортер, Ф. Грендель		
1926	Доказательство образования фактора роста (гиббереллин) <i>Gibberella fujikuroi</i> : Э. Куросава		

- 1939—1941 Центральная роль АТФ в энергетическом балансе клетки: Ф. Липманн
- 1939—1953 Изменение ^{13}C у растений: А. Нир и Э. Гульбрансон, Х. К. Урей, М. Кальвин, Й. В. Вайгель, П. Берчи
- 1941 Данные по живым экземплярам *Metasequoia*, которая до этого была известна только как ископаемая: Т. Кан, В. Вонг, К. Ву. Описание *M. glyptostroboides* в 1948 г. Х. Х. Ху и В. К. Ченг
- 1943 Доказательство генетического действия ДНК: О. Т. Эвери, К. М. МакЛеод и М. МакКарти
- 1947—1949 САМ-метаболизм: В. и Й. Боннер, М. Томас
- 1950 Прыгающие гены у кукурузы: Барбара МакКлинток
- 1950 Кладистические методы биосистематики: В. Хенниг
- 1952 9 + 2-строение жгутиков: Ирэне Мантон
- 1952 Доказательство трансдукции наследственных структур у бактерий: Й. Ледерберг
- 1952—1953 Методы фиксирования и тонких срезов для электронной микроскопии: К. Р. Портер, Ф. С. Сёстранд, Г. Э. Паладе
- 1952—1954 Фитохромная система: Х. А. Бортвик, С. Б. Хендрикс
- 1953 Абиогенный синтез аминокислот в условиях первичной земли: С. Миллер
- 1953 Двуспиральная модель ДНК: Дж. Д. Уотсон, Ф. Х. К. Крик
- 1953 Закономерности использования света в растительных травостоях: М. Монси, Т. Сэки
- 1954 Фотофосфорилирование: Д. Арнон
- 1954 Инфракрасный газоанализатор для непрерывного измерения фотосинтеза: К. Эгле и А. Эрнст
- 1954 Выделение веществ с цитокининовым действием: Ф. Скруг, К. О. Миллер
- 1954—1966 Открытие C_4 -фотосинтеза: Х. П. Корчак, И. С. Карпилов, М. Д. Хэтч и К. Р. Слэк
- 1955 Первое доказательство «self-assembly»/самосборки (у ВТМ): Х. Френкель-Конрат и Р. Вилльямс
- 1957 Цикл фотосинтеза: М. Кальвин
- 1958 Экспериментальное доказательство полуконсервативной репликации ДНК: М. Мезельсон и Ф. В. Шталь
- 1960 Выделение протопластов: Э. К. Кокинг
- 1960—1961 Две световые реакции в эукариотических фототрофных организмах: Р. Хилл, Л. Н. М. Дуйсенс, Х. Т. Витт, Б. Кок
- 1961 Хемиосмотическая теория образования АТФ: П. Д. Митчелл
- 1961 Генетический код объяснен: М. В. Ниренберг, Й. Х. Маттэи и др.; универсальность кода: Ф. Х. К. Крик, Л. Барнетт, С. Бреннер и Р. Й. Уотс-Тобин
- 1961 Модель регуляции активности генов: Ф. Жакоб и Й. Моно
- 1961 «Жизнь, ее природа, происхождение и развитие»: А. И. Опарин
- 1961 ДНК-гибридизация: С. Шпигельман
- 1962 Фотодыхание: Н. Е. Толберт
- 1962 Хемотаксономия растений: Р. Хегнауэр
- 1963—1964 Открытие абсцизовой кислоты: П. Ф. Уоринг и Ф. Т. Эддикотт
- 1964 Закономерности компартиментации у настоящих клеточных: Э. Шнепф
- 1964—1966 Гаплонтные культуры: С. Гупта и С. К. Магешвари
- 1965 Первый коммерческий растровый электронный микроскоп: К. Оатс, Cambridge Instr.
- 1968 Повторяющиеся последовательности в составе генов эукариот: Р. Й. Бриттен и Д. Э. Конне
- 1970 Про- и эукариоты как отдельные империи организмов: Р. Й. Стенейр
- 1970 Современная формулировка эндосимбиотической теории: Линн Маргулис

- 1970 Родословные деревья последовательностей: Маргарет О. Дейхофф
- 1971 Получение высших растений из протопластов листа: И. Такебе и Г. Мельхер
- 1971—1972 Сигнальные последовательности при транспорте белков через мембраны: Г. Блобел и Б. Доберштайн, К. Мильштайн
- 1972 Жидкостно-мозаичная модель биомембраны: С. Й. Сингер и Г. Л. Николсон
- 1974 Рестрикционные эндонуклеазы как инструменты анализа ДНК: В. Эрбер
- 1976 Пэтч-кламп-техника для изучения ионных каналов в мембранах: Э. Неер, Б. Сакманн
- 1977 Секвенирование ДНК: В. Гилберт, Ф. Сэнгер
- 1977 Особое положение архебактерий: К. Р. Вёзе, О. Кандлер
- 1977 Мозаичные гены, интрон/экзонная структура генов: С. Хогнесс, Й. Л. Мандель, П. Чамбон
- 1979 *Arabidopsis thaliana* как модельное растение для молекулярной биологии («растительная дрожофила»): К. Р. Сомервиль, Э. М. Мейеровитц и др.
- 1979 *Agrobacterium tumefaciens* как переносчик генов: Й. Шелл, М. ван Монтагю и др.
- 1980 Реконструкция гаметофита псилофитов: В. Реми
- 1982 Объяснение структуры бактериального фотосинтетического реакционного центра: Й. Дайзенхофер, Х. Михель, Р. Хубер
- 1982 «Рибозимы», РНК как энзимы: Т. Р. Чех, С. Альтман
- 1985 Полимеразная цепная реакция: К. Муллис
- 1986 Первые полные секвенирования хлоропластной ДНК (*Nicotiana*: М. Сугиура с сотр.; *Marschandia*: К. Охайама с сотр.)
- 1991 Генетическая регуляция образования цветка гомеотическими генами, «АВС-модель»: Э. М. Мейеровитц, Э. С. Коэн, Х. Седлер
- 1993 Молекулярная кладограмма покрытосеменных на основе ДНК-последовательностей хлоропластного гена *rbcL*: М. Чейз с сотр.
- 1995 Первые полные ДНК-последовательности геномов бактерий (*Haemophilus influenzae* и *Mycoplasma genitalium*: Й. К. Вентер с сотр.)
- 1996 Первые полные ДНК-последовательности геномов архебактерий (*Methanococcus jannaschii*: Й. К. Вентер) и эукариот (дрожжи, *Saccharomyces cerevisiae*: участвовали свыше 100 лабораторий)
- 1999 Идентификация Amborellaceae как базальной группы покрытосеменных: С. Мэтьюс и М. Донохью; П. С. Солтис с сотр.; Й.-Л. Кью с сотр.
- 2000 Первая полная ДНК-последовательность высшего растения резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana*): The Arabidopsis Genome Initiative, участвовали 27 лабораторий в США, Европе и Японии
- 2001 «Золотой рис»: первое введение пути биосинтеза (провитамина А) в особенно важную для человеческого питания растительную ткань, эндосперм риса, путем трансформации: И. Потрикус и П. Бейер

Предисловие к русскому изданию

Предлагаемая вниманию читателей книга Э. Страсбургера «Ботаника» впервые вышла в свет более 100 лет назад и быстро получила признание мировой научной общественности за фундаментальность и широту охвата материала, оригинальность и наглядность его представления, доступность изложения, став классическим пособием для многих поколений исследователей. Жизнь растений во всем многообразии ее проявлений, сложность структурно-функциональных взаимосвязей, обеспечивающих роль и место растений в биосфере, становились более понятными и зримыми после прочтения книги. Переиздание книги после кончины Э. Страсбургера поддерживается международными коллективами авторитетных ученых, которые, сохраняя принципы построения книги, наполняют ее новым фактическим материалом, поддерживают теоретический уровень изложения согласно времени переиздания.

Постоянное обновление издания обеспечило ему необычно долгую жизнь. И настоящее издание очень отличается от предыдущих: в переработке четырех основных разделов из шести приняли участие новые авторы. Перевод 35-го издания этой оригинальной книги, без сомнения, классической сводки по ботанике, должен стать полезным и необходимым пособием для русскоязычных читателей, изучающих ботанику как интегральную науку о жизни растений. Его нельзя рассматривать в качестве стандартного учебника. Это пособие для всех тех, кто выбрал для себя растительный мир как интересный объект исследования и хочет получить о нем новейшие научные представления, что важно и для начинающего ботаника, и для опытного натуралиста-исследователя, и особенно для студентов, аспирантов, преподавателей вузов.

Книга начинается с описания структуры и свойств воды и биохимии полимеров растительной клетки (нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, липидов), что является достаточно обоснованным и позволяет при изучении последующих разделов — цитологического, морфологических и анатомических — лучше понять принципы функциональной организации клетки и растительного организма. В разделе о строении клетки дается описание методологии ее изучения, приводятся современные представления о биохимии, физико-химии и работе мембран, о компартментации и клеточных компартментах, их эволюции.

Значительная часть книги — это описание физиологических функций растительного организма, их метаболических систем, составляющих основу жизнедеятельности и обеспечивающих существование организма в разнообразных условиях среды. Такие метаболические системы находятся в сложных взаимоотношениях друг с другом, и координация их функционирования во времени и пространстве представлена на современном уровне.

Обменные реакции в организме требуют значительных затрат энергии, источником которой служат универсальные для клеток бактерий, хлоропластов и митохондрий растений и животных процессы трансформации энергии. Во всех этих системах световая энергия, или энергия окисляемых субстратов, используется для организации электронного транспорта в мембране, сопряженного с созданием протонного градиента, который применяется для синтеза молекул АТФ. Поэтому нужно понять общие принципы организации электрон-транспортных цепей в сопрягающих мембранах и дать характеристику основным компонентам, участвующим в переносе

электрона. Это возможно при внимательном изучении соответствующих глав. Важную роль в жизни растительного организма играют взаимодействия митохондрий и хлоропластов, во время которых между ними устанавливаются системы прямых и обратных связей, имеющих существенное значение для поддержания клетки как целостной функциональной единицы, гибко приспособляющей интенсивность дыхания к действию различных эндогенных и экзогенных факторов. Важнейшей задачей для понимания сущности процессов жизнедеятельности растения является изучение современных представлений в области фотосинтеза как физиологической функции, составляющей основу биоэнергетики. Фундаментальные процессы фотосинтеза — структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата, молекулярная структура и физико-химические свойства пигментных систем, механизм первичных процессов преобразования энергии и представления о структуре и функционировании реакционных центров — подверглись в последние годы переисследованию, что нашло отражение в соответствующих главах.

Растения — это компоненты биосферы, которые выполняют огромную геохимическую работу, обусловленную прежде всего их способом минерального питания и водообмена. За последние годы существенно изменились наши представления о поступлении ионов и воды в растение, значительно расширились знания о функциях элементов минерального питания. Большой объем материала о механизмах поступления ионов и воды в апопласт, системах их транспорта через мембраны, транспорте веществ на ближние и дальние расстояния и их круговороте по растению, изложенный в книге, позволяет понять роль этих процессов в формировании функционально-целостной системы.

Рост и развитие растений представляют собой интегральные физиологические функции, в которых раскрываются генетические возможности организма, обеспечивающие адаптивный и репродуктивный потенциал вида. Изучение принципов гормональной, световой, термо- и других видов

регуляции роста и развития растений составляет важнейший раздел ботаники. Жизнь растительного организма протекает в постоянном взаимодействии как с абиотическими (физическими, химическими), так и с биотическими (другими растениями, животными, микроорганизмами) факторами внешней среды. И эти взаимодействия могут существенно модифицировать развитие растения и его потенции к воспроизведению. Очевидны возможные изменения в структуре ценозов, обусловленные гипервливанием абиотических и биотических факторов. Эволюция выработала множество механизмов, позволяющих растению преодолеть неблагоприятные воздействия и сохранить потенциал размножения и распространения. Действие каждого стресс-фактора рассматривается как с позиций его повреждающего эффекта, так и с точки зрения ответных реакций растительного организма, направленных на формирование механизмов адаптации, которые позволяют преодолевать или избегать неблагоприятные воздействия.

Помимо текста несомненным достоинством книги является широкое использование многочисленных схем, таблиц и разнообразных иллюстраций: рисунков, микрофотографий высокого разрешения, карт и фотографий ландшафтной растительности. Можно отметить существенное увеличение объема раздела «Экология», включившего в этом издании все основные сведения современной науки о растительном покрове Земли, а также систематику растений в рамках системы, основанной на учете новейших молекулярно-генетических исследований родственных связей между различными таксонами. Разработанные ботаниками в последние годы подходы позволили значительно продвинуться в понимании принципов функционирования растительного организма или растительных сообществ как целостных биологических систем, что отражено в данной книге и несомненно будет интересно широкому кругу читателей.

*Профессор Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
И. П. Ермаков*

Предисловие научного редактора

Второй том учебника «Ботаника» Э.Страсбургера содержит главы, посвященные физиологии растений. Его материал органично соотносится с материалом, представленным в первом томе книги, например о структуре молекул, входящих в состав растительных организмов, о биологии клетки, анатомии и морфологии растений. Если в первом томе учебника даны структурные особенности (как бы «статика») растительного организма, то во втором преобладают его функциональные особенности, разворачивающиеся в динамике. Таким образом, второй и первый тома неразрывно связаны и взаимно дополняют друг друга.

Порядок изложения физиологии растений во втором томе опирается на традицию, принятую во многих отечественных и иностранных учебниках. В начале книги (гл. 6) конспективно рассмотрены основные принципы термодинамики, протекания каталитических ферментативных реакций, взаимопревращения энергии в биологических процессах. Это позволяет читателю, мало знакомому с физической химией, быстро освоить минимум знаний, необходимых для понимания материала последующих глав. Далее дан детальный обзор процессов фотосинтеза, дыхания, метаболизма азота и серы, других элементов минерального питания, приведены базовые сведения о вторичном метаболизме и синтезе полимеров клеточной стенки. Глава 6 наиболее обширна и включает в числе прочего процессы поглощения воды, минеральных веществ и углекислого газа, накопления разнообразных метаболитов в организме растения.

В главе 7 изложены принципы регуляции физиологических процессов, причем внимание уделено не только классической гормональной регуляции, но и регуляции

на уровне активности генома, а также современным методам генной инженерии, модельным объектам молекулярной биологии растений. Классические представления удачно сочетаются с самыми современными данными и тенденциями последних лет, например регуляция развития цветка с недавно разработанной ABCDE-моделью генетического контроля. Кроме того, рассмотрены явления фотопериодизма, фоторецепции и регуляции роста и развития светом.

Главы 8 и 9 несколько необычны для отечественных читателей-физиологов, поскольку подробно рассматривают движения растений и взаимодействие растений с другими организмами. Этот материал у нас в стране редко включают в учебные пособия по физиологии растений или классической ботанике.

Глава 8 обозревает таксисы у низших растений и тропизмы у высших, настические движения, движения, вызванные неравномерным натяжением слоев клеток в органах растений, «взрывные» движения. Особенно интересны сведения о быстрых движениях складывания листьев, ловчих аппаратах хищных растений, движениях частей цветка при опылении.

В главе 9 даны классические представления о взаимодействии бобовых растений с симбиотическими азотфиксаторами и об иммунитете растений против бактериальных и грибных патогенов. Однако перечень взаимодействий этим не исчерпывается. Авторы приводят также материал по физиологическим реакциям растений на нематод и личинок насекомых, а также данные по аллелопатии.

В целом для второго тома учебника Э.Страсбургера характерны энциклопедичность изложения, широкое привлечение

данных о биоразнообразии и экологии растений, а в изложении физиологических и биохимических процессов акценты расставлены так, чтобы не только подчеркнуть единство базовых реакций метаболизма, но и указать на специфические особенности, характерные лишь для некоторых растений. Перед читателем возникает картина уникальных процессов частной физиологии, разворачивающаяся на фоне общих принципов физиологии растений.

Можно отметить и некоторые особенности, характерные для немецких пособий по физиологии растений. Достаточно часто среди фактических данных встречаются натурфилософские размышления и мысленные эксперименты, количественная оценка тех или иных гипотез, что позволяет задуматься о неожиданных аспектах применения законов физики и химии к живым объектам. К сожалению, не все приводимые цепочки рассуждений можно принять без оговорок, а некоторые теоретические расчеты (например, энергетический выход от окисления одной молекулы гексозы) не учитывают всех физиологических факторов. В соответствующих местах научным редактором даны комментарии в виде сносок.

Одним из недочетов учебника Э. Страсбургера является сделанный акцент на достижения немецких ученых и недостаточное знание классических российских работ по физиологии растений. Это касается в первую очередь гормональной теории цветения М. Х. Чайлахаияна и его гипотезы о флоригене (М. Х. Чайлахан долгое время руководил лабораторией в Институте физиологии растений РАН). Благодаря открытиям последних лет международное научное сообщество вновь вернулось к рассмотрению идей М. Х. Чайлахаияна, поскольку современные методы молекулярной генетики подтвердили правоту нашего выдающегося ученого. Немецкое изложение соответствующего раздела грешит заметной неполнотой сведений. Не менее знаменита и гормональная теория тропизмов, носящая название теории Вента — Холодного. Ф. Вент работал в Нидерландах, а Н. Г. Холодный — у нас в стране. Однако авторы учебника упоминают только немецкого ученого Тиммана. В этом и аналогичных

местах, где вклад в физиологию растений ученых других стран оказался незаслуженно забыт, нам пришлось дать соответствующие примечания.

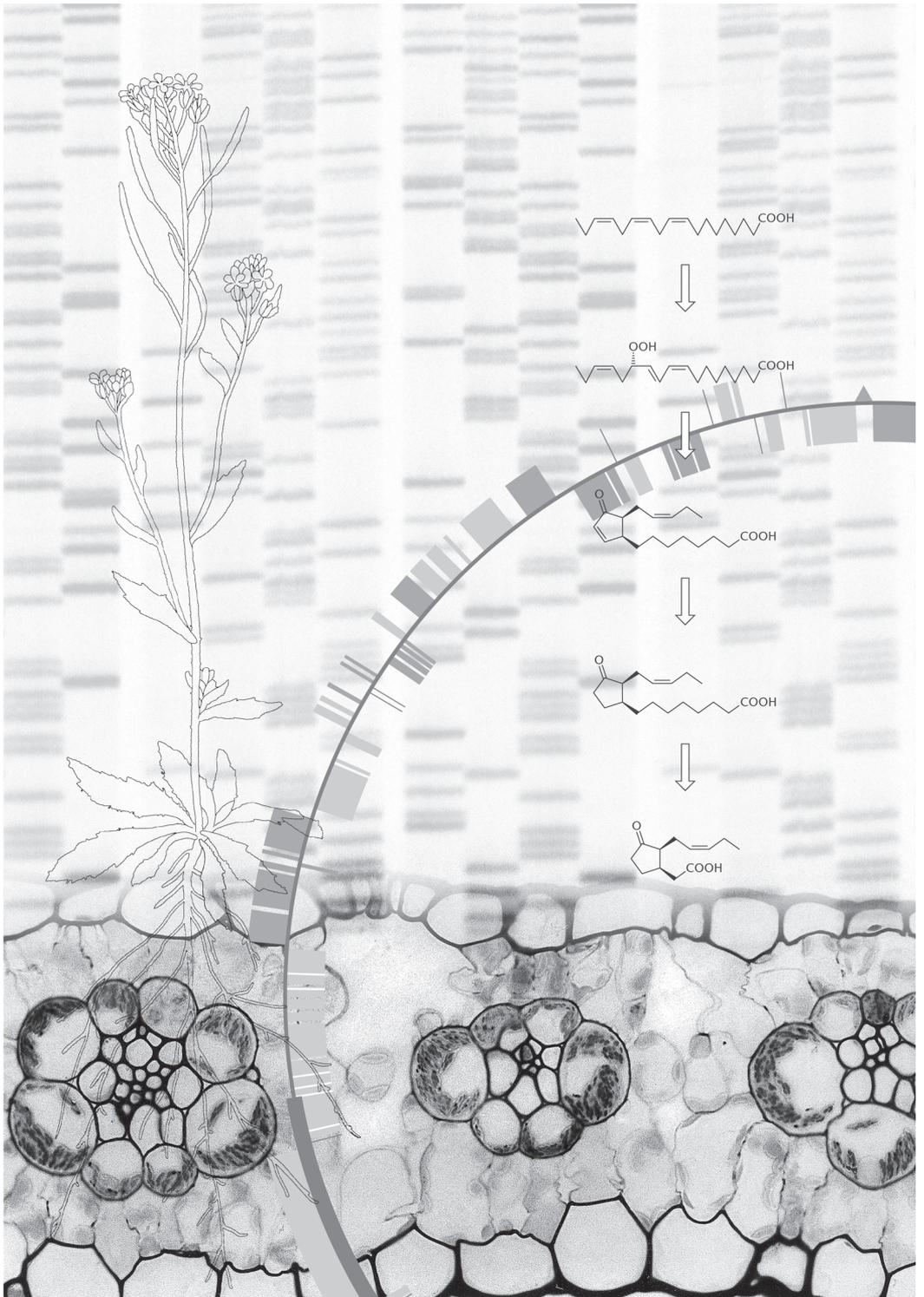
Физиология растений относится к бурно развивающимся дисциплинам, поэтому не удивительно, что в учебник Э. Страсбургера не вошли материалы последних нескольких лет, а отдельные сведения в настоящему моменту переосмыслены. В связи с этим мы приводим в сносках результаты исследований, полученные незадолго до выхода в свет второго тома учебника. Соответствующие комментарии в текст вставлены также при несовпадении немецкой и отечественной терминологии.

Оформление второго тома выдержано в стиле, принятом для всех четырех томов учебника. Петитом даны дополнительные сведения о практическом использовании того или иного физиологического явления, натурфилософские замечания или любопытные феномены растительной жизни. Врезки-боксы включают материал, не вошедший в основной текст: принципы современных методов работы, информация о модельных объектах и т. п.

Многочисленные иллюстрации снабжены развернутыми подписями. Приведенные схемы облегчают усвоение знаний по физиологии растений. С одной стороны, их можно использовать как для преподавания соответствующих дисциплин, так и при подготовке студентов к экзаменам. С другой стороны, подробные схемы помогают легко найти справочные сведения, которые, несомненно, делают книгу особенно интересной. Система перекрестных ссылок в тексте также облегчает поиск смежных тем и взаимосвязанных разделов.

Дополнительно можно отметить компактный, деловой стиль изложения материала учебника, что особенно ценно для такой науки, как физиология растений. Видна громадная работа по отбору сведений, проведенная авторами в целях систематизации и наиболее логичного изложения рассматриваемых разделов.

*Доцент Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
В. В. Чуб*



ФИЗИОЛОГИЯ

Если морфология занимается строением организма, начиная с молекулярной архитектуры характерных элементов клетки и заканчивая внешним видом живого существа, то задачей физиологии (греч. *physis* — существо; *logos* — высказывание) является не только описание проявлений жизни, т. е. возникновения и функционирования этих структур, но и объяснение их причинно-следственных взаимосвязей. При этом недостаточно учитывать их закономерность, т. е. их пользу при взаимодействии с окружающей средой. Целью физиологии в большей степени является логичное и полное объяснение процессов в организме в соответствии с известными физическими и химическими законами. Это требует использования физических и химических методов, в последнее время также все больше методов информатики. При этом следует исходить из целесообразной конструкции и функции частей, а также целого организма, потому что, как правило, только преимущественные признаки, т. е. признаки с положительной селекционной ценностью, могли филогенетически сохраняться. Правда, вопрос, будет ли когда-либо достигнута названная цель — решить загадку жизни в виде полной причинно объясненной физико-химической системы, — остается открытым. Практикующий физиолог сомневается в этом, однако не из принципиальных соображений,

а скорее принимая во внимание чрезвычайную сложность собственно относительно простых организмов.

Граница между морфологией и физиологией начинает исчезать, по крайней мере, в области молекулярной биологии. Область молекулярной биологии можно было бы описать так, что здесь причинная связь между формой и функцией становится понятной на молекулярном уровне с разложением до атомов. Так, например, в последовательности оснований ДНК определена не только молекулярная структура всех участвующих в синтезе протеина РНК-молекул, но и последовательность аминокислот протеинов и тем самым, в свою очередь, их молекулярная архитектура и, наконец, их функция.

Физиология растений может быть целесообразно разделена на пять подобластей: на физиологию обмена веществ, физиологию развития (включая физиологию клетки), физиологию движения или, соответственно, раздражения, аллелофизиологию и экофизиологию.

Физиология обмена веществ (см. гл. 6) рассматривает химические и физические процессы обмена вещества и энергии, которые должны протекать, чтобы организм мог материально и энергетически выделяться из неживого окружения, вступал с ним в обмен веществом и энергией и поддерживал метаболическое динамическое



Цель физиологии — на основе точных знаний всех молекулярных процессов дойти до общего понимания обмена веществ, развития растений и их разнообразных взаимодействий с органической и неорганической окружающей средой. Для этого необходимы (как изображено на рисунке) комплексные знания основ генетики, биохимических процессов и морфолого-анатомических данных.

равновесие, далекое от термодинамического равновесия. Объектом физиологии обмена веществ являются, следовательно, физические и химические основы жизненных процессов.

Физиология развития (см. гл. 7) занимается явлениями роста, дифференциации и размножения. Ее цель — причинно решать проблемы формы, описательно и сравнительно рассмотренные в морфологии. Наконец, важно понимать молекулярные процессы, с помощью которых закрепленная в генах информация преобразуется в структуру и функцию и передается потомству (наследуется). Правда, учение о наследовании (генетика) образует сегодня отдельную биологическую науку.

Каждый живой организм кроме обмена веществ и развития характеризуется также тем, что он взаимодействует со своим окружением, т. е. воспринимает раздражение и реагирует на него целесообразно. Раздражения могут быть физической или химической природы и происходить из неживого (абиотического) и из живого (биотического) окружения. Реакции растений на абиотические и иногда также на биотические раздражения служат часто для ориентации организма или же отдельных его органов, клеток или даже клеточных

органелл в пространстве. Эти реакции являются объектом **физиологии движения** (см. гл. 8). К тому же растения взаимодействуют разнообразными способами с другими организмами из своего окружения, будь то конкуренты, паразиты, патогены, растительноядные или симбионты. Молекулярная основа этих биотических взаимодействий лучше понимается зачастую лишь с недавнего времени. Эта быстро развивающаяся область исследований рассматривается в разделе **аллелофизиология** (греч. *allélos*, взаимный) (см. гл. 9).

Эта **общая и молекулярная физиология** дополняется **экологической физиологией** (см. гл. 13). Здесь организм растения рассматривается в его общности и положении в комплексном окружении, состоящем из абиотических и биотических факторов.

Подобласти, на которые ради наглядности была разделена физиология, пересекаются, правда, различными способами. Например, все движения растений (если речь не идет о пассивных движениях отмерших органов) сопровождаются обменом веществ, а раздражимость, т. е. восприятие и переработка сигналов из окружающей среды, играет также важную роль в физиологии обмена веществ и развития.

Благодарности

Быстрый, иногда стремительный прогресс знаний в области физиологии растений способствовал в некоторых местах появлению новой концепции и тем самым также изменению деления материала по сравнению с 34-м изданием. Была попытка, с одной стороны, по возможности «гладко» присоединять материал к проверенному представлению прежних изданий, с другой стороны, сделать его более доступным для учащихся, не отказываясь от концепции учебника, который в то же время должен быть справочником, и — насколько это возможно из соображений места — полно представлять область в целом. Принимая во внимание полноту материала, упущения были все-таки неизбежными, и иной чита-

тель воспринимает это болезненно. Автор очень благодарен за все конструктивные предложения по дальнейшему улучшению текста и за указания на ошибки, которые выдержали бы все корректуры (e-mail: elmar.weiler@ruhr-uni-bochum.de).

Сердечная благодарность всем, кто во время составления терпеливо отвечал на вопросы, предоставлял иллюстративный материал или подвергал части текста критическому просмотру. Особенно я благодарю студентов Хольгера Бирхоффа, Оливера Фельбера, Каролину Фихтнер, Штефана Клазена, Даниэлу Мюллер, Катарину Нюннинг и Даниэлу Шлюзенер, которые, с точки зрения учащихся, проверили весь текст на понятность и сделали различные

предложения по улучшению. Клаудиа Оэкинг я благодарен за тщательное чтение «Физиологии обмена веществ и развития» и за многочисленные ценные предложения по корректуре, Видмару Таннеру — за его ценный совет к главе «Водный режим».

Возможность писать в традиции этого «Института Страсбургера» я воспринимаю как награду, за которую благодарен прежде всего моим академическим учителям, которые указали мне дорогу в физиологию растений во всей ее широте, прежде всего Майнхарту Х. Ценку (Халле), Хуберту Циг-

леру (Мюнхен) и Николаусу Амрайну (Цюрих).

Особую благодарность выражаю Клаусу Хагеманну, который заново и самым лучшим образом создал почти все графики.

По моему решительному желанию физиологическая часть не была подвергнута корректуре в соответствии с нормами так называемого нового немецкого правописания.

Бохум, февраль 2002 г.
Эльмар В. Вайлер

6

Физиология обмена веществ

6.1. Энергетика обмена веществ ...	27
6.1.1. Основы биоэнергетики	27
6.1.2. Энергетика закрытых систем	28
6.1.3. Энергетика открытых систем	31
6.1.4. Химический потенциал	32
6.1.4.1. Общее определение	32
6.1.4.2. Водный потенциал	32
6.1.4.3. Химический потенциал ионов и трансмембранный потенциал	34
6.1.4.4. Окислительно-восстановительный потенциал	34
6.1.5. Превращение энергии и энергетическое сопряжение	36
6.1.6. Ферментативный катализ	40
6.1.6.1. Основные принципы катализа ...	40
6.1.6.2. Молекулярные механизмы ферментативного катализа	42
6.1.6.3. Кинетика	44
6.1.6.4. Влияние среды на активность ферментов	45
6.1.7. Регуляция ферментативной активности	47
6.1.7.1. Контроль количества фермента	47
6.1.7.2. Контроль ферментативной активности	48
6.1.7.3. Регуляция за счет объединения ферментов в мультиферментные комплексы или компартменты	50
6.2. Минеральное питание	51
6.2.1. Химический состав тела растения	51
6.2.1.1. Содержание воды	51
6.2.1.2. Сухая масса и содержание золы	52
6.2.2. Питательные элементы	53
6.2.2.1. Значение минеральных элементов для растения	54
6.2.2.2. Макроэлементы	55
6.2.2.3. Микроэлементы	57
6.2.2.4. Минеральные соли как факторы мест обитания растений	59
6.2.3. Поглощение и распределение минеральных элементов в растении ...	62
6.2.3.1. Доступность минеральных элементов	62
6.2.3.2. Поглощение минеральных элементов корнем	64
6.3. Водный обмен	71
6.3.1. Механизмы транспорта	72
6.3.1.1. Диффузия	72
6.3.1.2. Массовый ток	74
6.3.2. Водный обмен клетки	74
6.3.2.1. Осмос	74
6.3.2.2. Матричные эффекты	77
6.3.3. Поглощение воды растением	78
6.3.4. Выделение воды растением	81
6.3.4.1. Транспирация	82
6.3.4.2. Гуттация	88
6.3.5. Проведение воды	88
6.3.6. Водный баланс	93
6.4. Фотосинтез. Световые реакции	93
6.4.1. Свет и световая энергия	94
6.4.2. Фотосинтетические пигменты	97
6.4.3. Строение светособирающих антенн	105
6.4.4. Транспорт электронов и протонов при фотосинтезе	108
6.4.5. Фотосистема II	114
6.4.6. Цитохром- b_6/f -комплекс	115
6.4.7. Фотосистема I	116
6.4.8. Механизмы регуляции и защиты световой реакции	118
6.4.9. Фотофосфорилирование	119
6.4.10. Световые реакции бактериального фотосинтеза	121

6.5. Фотосинтез: пути ассимиляции углерода	125
6.5.1. Карбоксилирующая фаза цикла Кальвина	126
6.5.2. Восстановительная фаза цикла Кальвина	128
6.5.3. Фаза регенерации цикла Кальвина	128
6.5.4. Переработка первичных продуктов ассимиляции углерода	130
6.5.5. Механизмы регуляции синтеза и распределения углеводов	133
6.5.6. Фотодыхание	134
6.5.7. Поглощение CO ₂ растением	137
6.5.8. Предварительная фиксация CO ₂ у C ₄ -растений	140
6.5.9. Предварительная фиксация CO ₂ у САМ-растений	147
6.5.10. Дополнительное повышение концентрации CO ₂ посредством гидрокарбонатного насоса	149
6.5.11. Влияние внешних факторов на ассимиляцию углерода	149
6.5.11.1. Влияние освещения	150
6.5.11.2. Влияние концентрации углекислого газа	152
6.5.11.3. Влияние температуры	153
6.5.11.4. Влияние воды	153
6.6. Ассимиляция нитратов	154
6.6.1. Фотосинтетическая ассимиляция нитратов	155
6.6.2. Ассимиляция нитратов в фотосинтетически неактивных тканях	157
6.7. Ассимиляция сульфатов	157
6.8. Транспорт ассимилятов в растении	159
6.8.1. Состав флоэмного сока	159
6.8.2. Загрузка флоэмы	160
6.8.3. Транспорт ассимилятов по флоэме	161
6.8.4. Разгрузка флоэмы	162
6.9. Хемоавтотрофия	163
6.9.1. Поставляющие энергию реакции	163
6.9.2. Транспорт электронов и фосфорилирование в хемосинтезе	164
6.10. Выработка энергии в результате расщепления углеводов	165
6.10.1. Гликолиз	166
6.10.2. Виды брожения	167
6.10.2.1. Спиртовое брожение	168
6.10.2.2. Кисломолочное брожение и другие виды брожения	168
6.10.3. Клеточное дыхание	169
6.10.3.1. Образование ацетилкоэнзима А из пирувата	169
6.10.3.2. Цитратный цикл (цикл Кребса)	170
6.10.3.3. Дыхательная цепь в митохондриях	170
6.10.3.4. Связь цикла Кребса с другими метаболическими путями	177
6.10.3.5. Окислительный пентозофосфатный путь	179
6.10.3.6. Зависимость дыхания от внешних факторов	181
6.11. Образование структурных и запасных липидов	183
6.11.1. Биосинтез жирных кислот	183
6.11.2. Биосинтез мембранных липидов	187
6.11.3. Биосинтез запасных липидов	187
6.12. Мобилизация запасных липидов	188
6.13. Синтез аминокислот	191
6.13.1. Семейства аминокислот	191
6.13.2. Ароматические аминокислоты	191
6.13.3. Непротеиногенные аминокислоты и производные аминокислот	193
6.14. Синтез пуринов и пиримидинов	195
6.15. Синтез тетрапирролов	197
6.16. Вторичный метаболизм	199
6.16.1. Фенолы	201
6.16.2. Терпеноиды	206
6.16.3. Алкалоиды	211
6.16.4. Глюкозинолаты и цианогенные гликозиды	213
6.16.5. Химическая коэволюция	214
6.17. Основные типичные для растений полимеры	217
6.17.1. Полисахариды	217
6.17.1.1. Структурные полисахариды	218
6.17.1.2. Запасные полисахариды	219
6.17.2. Лигнин	221
6.17.3. Кутин и суберин	223
6.17.4. Запасные белки	224
6.18. Механизмы выделения веществ у растений	226

Жизненные процессы связаны с постоянным превращением вещества и энергии. Живые организмы поглощают определенные вещества и энергию из окружающей среды и отдают другие вещества и энергию (в особенности тепло) в окружающую среду. Такие системы в **термодинамике** (греч. *therme* — тепло; *dynamis* — движущая сила) называются **открытыми системами**. В конечном счете энергия, которая привносится в биосферу, в подавляющем большинстве происходит из солнечного света, и в процессе фотосинтеза переводится зелеными растениями в химическую форму. При этом из неорганических веществ образуются органические соединения. Организмы, которые создают из неорганических соединений все необходимые органические вещества, называют **автотрофными (первичные продуценты)**. Если растения используют энергию света, они **фотоавтотрофны**. Некоторые микроорганизмы живут **хемоавтотрофно**, т. е. используют как материю, так и энергию неорганических соединений. **Гетеротрофные организмы (консументы)** получа-

ют вещества и энергию от первичных продуцентов. Они таким образом зависят от органических соединений, которые синтезируют первичные продуценты, и покрывают свою потребность в энергии также из поглощаемого органического вещества. Из числа гетеротрофов, **сапрофиты**¹ питаются за счет уже неживых источников питания, **паразиты** — за счет живущих организмов (табл. 6.1; см. 9.1.1).

Превращение вещества и энергии в клетке, **метаболизм** (греч. *metabole* — изменение, перемена), может быть подразделен на **анаболические** (создающие) и **катаболические** (разлагающие) процессы. Основопологающе важные для жизненных функций метаболические пути формируют **первичный обмен веществ**. Именно растения отличаются в особенности богато дифференцированным

¹ Среди сосудистых растений сапрофитная стратегия питания в чистом виде не встречается. Как правило, при использовании неживых источников органики сосудистые растения вступают в симбиоз или паразитируют на грибах. — *Примеч. ред.*

Таблица 6.1. Различные пути ассимиляции углерода у организмов

Тип питания	Автотрофия			Гетеротрофия		
	Фотогидротрофия	Фотолитотрофия	Хемолитотрофия	Фотооргано-трофия	Сапрофитизм	Паразитизм
Источник энергии	Свет	Свет	Окисление	Свет	Диссимиляция	Диссимиляция
Источник углерода	CO ₂	CO ₂	CO ₂	CO ₂ или органические вещества	Органические вещества (от уже неживых источников)	Органические вещества (от живых организмов)
Донор электронов	H ₂ O	Неорганические вещества (например, H ₂ S)	Неорганические вещества (например, H ₂ S, NH ₃ , Fe ²⁺ , H ₂)	Органические вещества	Если необходимо, диссимиляция	Если необходимо, диссимиляция
Встречаемость	Зеленые растения, цианобактерии, прохлоробактерии	Сернопурпурные бактерии (Chromatiaceae), зеленые серобактерии (Chlorobiaceae)	Некоторые бесцветные прокариоты	Пурпурные бактерии (Rhodospirillaceae), бессерные зеленые бактерии (Chloroflexaceae)	Бактерии, грибы, животные	Бактерии, грибы, некоторые покрытосеменные и красные водоросли, животные

вторичным метаболизмом. Ко вторичному метаболизму относят специальные метаболические пути, которые начинаются от метаболитов первичного обмена веществ (и лишь только на этом основании, а ни в коем случае не по их значению, называются вторичными) и ведут к продуктам с дополнительными функциями, часто экологическими, как, к примеру, вещества защиты от поедания животными. Вторичные метаболиты в основном ограничены определенными группами растений и таким образом имеют таксономическое значение.

В первом разделе этой главы вначале будут рассмотрены основные термодинамические принципы жизненных процессов (см. 6.1), затем автотрофные функции растения, начиная с поглощения и переработки минеральных веществ (6.2), которые тесно связаны с водным обменом (6.3). Синтез органических соединений из поглощенных неорганических предшественников с использованием энергии света (фотосинтез) и распределение продуктов фотосинтеза (ассимилятов) в растении составляют два раздела (6.4, 6.5) описания первичного обмена веществ растения (6.4—6.15), за которым следует обзор важных аспектов вторичного метаболизма (6.16) и метаболизма характерных для растения полимеров (6.17). Глава завершается кратким описанием выделительных процессов у растений (6.18).

6.1. Энергетика обмена веществ

6.1.1. Основы биоэнергетики

Нет сомнений, что превращения вещества и энергии в живых организмах следуют законам физики и химии, а принципы **термодинамики**, т.е. учения об изменении энергии при протекании физических или химических процессов, действительны также для живых существ. Если превращения энергии в живой клетке часто объединяют под термином **биоэнергетика** (греч. *energeia* — действие), то это всего лишь означает, что в рамках термодинамически возможных процессов и превращений определенные

из них особенно характерны для живой клетки и что задействованные в реакциях типы молекул, прежде всего катализаторы, отличаются от таковых неживой природы и техники.

Живые существа являются **открытыми системами** (в термодинамическом смысле), т.е. находятся в постоянном обмене энергией и веществом с окружающей их средой. Они развиваются, а это значит, что их материальный и энергетический обмен подвержен изменениям во времени. К тому же жизненные процессы необратимы, и живой организм далеко отстоит от состояния термодинамического равновесия. Живые существа поэтому следует описывать на основе закономерностей необратимой термодинамики неравновесных состояний; что пока (если учесть чудовищную сложность жизненных процессов) представляется не реальным предприятием¹. Существенная принципиальная информация может быть получена уже из намного более простой термодинамики равновесных состояний в закрытых системах — системах, которые обмениваются со средой энергией, но не материей. По этой информации можно судить, реальна ли при данных условиях определенная химическая реакция. Законы равновесной термодинамики, однако, ничего не говорят о том, как быстро реакция будет протекать.

Метаболизм живой клетки служит для того, чтобы выполнять определенные функции и совершать **работу**, для которой требуется **энергия**.

Абсолютной мерой работы (сила × путь), как и энергии, является Джоуль (Дж; $1 \text{ кг} \cdot 1 \text{ м}^2 \cdot 1 \text{ с}^{-2} = \text{кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-2}$), т.е. единица силы (ньютон, Н: $\text{кг} \cdot \text{м} \cdot \text{с}^{-2}$) × единица пути (м). Часто можно встретить данные в килоджоулях (кДж; 10^3 Дж). Ранее используемой и еще часто встречающейся мерой энергии является калория ($1 \text{ кал} = 4,184 \text{ Дж}$), мера теплоты (1 кал соответствует количеству энергии, необходимому для повышения температуры 1 г воды при нормальном

¹ Полное описание всех термодинамических процессов в клетке невозможно в принципе, поскольку она связана с внешней средой. Всегда можно добавить новый фактор среды, который изменит метаболизм клетки, и тогда описание окажется неполным. — *Примеч. ред.*

давлении с 14,5 до 15,5 °С). Правомочность применения этой единицы как всеобщей меры энергии обусловлена взаимобратимостью отдельных форм энергии, переходом одной в другую (например кинетической, тепловой, химической, электрической и энергии излучения). Предпочтение для единицы теплоты было основано на том, что тепло есть наиболее общая форма энергии, все остальные виды энергии могут быть без остатка переведены в тепло (но не наоборот). Для температуры чаще используется единица в градусах Цельсия (°С), хотя корректно использовать абсолютную температуру в кельвинах, К (0 К = -273,15 °С). (Таблица с единицами СИ и пересчетными коэффициентами находится в конце книги.)

6.1.2. Энергетика закрытых систем

Термодинамика рассматривает, как правило, поведение (точнее, изменение состояния, Δ) некой ограниченной области (**системы**). Все, что находится вне системы, есть ее **окружающая среда**. Система и окружающая среда называются «целым», «вселенной», «universum» (рис. 6.1). Система обладает **внутренней энергией** U , которая представляет сумму всех форм энергии в системе. **Первый закон термодинамики** гласит, что внутренняя энергия **замкнутой системы**, т.е. системы, которая не обменивается со средой ни материей, ни энергией, постоянна ($U = \text{const}$). Количество энергии в системе зависит от состояния системы, но не от того, каким образом это состояние было достигнуто. Поэтому для кругового процесса, при котором система вновь возвращается в свое начальное состояние, $\Delta U = 0$. Таким образом, энергия не может быть создана из ничего и не может быть потеряна.

Если извне в систему вносится энергия, например определенное количество теплоты (Q) (тогда по определению это не замкнутая, а **закрытая система**, так как она обменивается с окружающей средой энергией, но не материей), то в соответствии с первым законом привнесенное тепло ведет или к изменению внутренней энергии системы, или к производству работы (W):

$$Q = \Delta U + W \text{ или } \Delta U = Q - W. \quad (6.1)$$

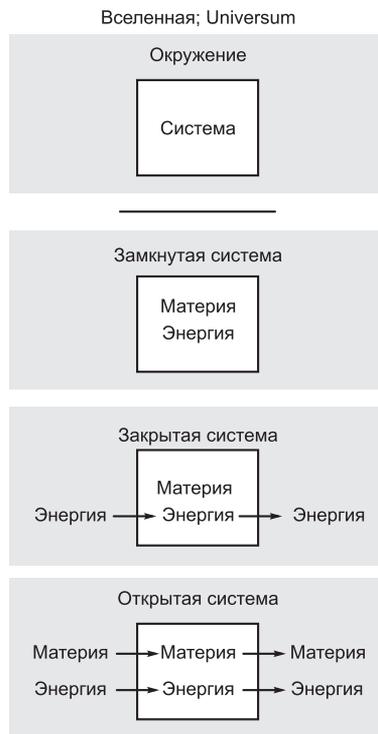


Рис. 6.1. Определения различных термодинамических систем

Процессы, при которых система поглощает тепло, называются **эндотермическими**, процессы, происходящие с выделением тепла, — **экзотермическими**. В реакциях при постоянном давлении ($p = \text{const}$), как они в общем случае происходят в организмах, изменение теплоты называется изменением энтальпии и обозначается ΔH ($Q = \Delta H$). Тогда

$$\Delta U = \Delta H - W, \quad (6.2)$$

причем W в общем случае осуществляется как работа по изменению объема: $W = p\Delta V$. При постоянном объеме и постоянном давлении, таким образом, не производится никакой работы ($W = 0$), и

$$\Delta U = \Delta H.$$

При этих условиях через определение теплоты реакции можно сделать заключение об изменении энергии во время ее протекания. Изменение энтальпии (ΔH) реакции мо-

жет быть определено путем калориметрии (греч. calor — тепло; métrein — мерить). Если $\Delta H > 0$, говорят об **эндотермическом**, а если $\Delta H < 0$, — об **экзотермическом** процессе. Органические соединения имеют определенную молярную теплоту сгорания, которая выражается как энергия (Дж), высвобождающаяся в окружающую среду при полном окислении 1 моля вещества (табл. 6.2).

Первый закон термодинамики не позволяет сделать вывод о направлении протекания физических или химических процессов. Из общего опыта, однако, известно, что самопроизвольно (т.е. автономно) протекающие процессы имеют направление. Так, например, тепло переходит от более теплого к более холодному телу; обратный процесс еще никогда не наблюдался. В общем случае известно, что лишь состояния с более низкой организацией спонтанно возникают из состояний с более высокой организацией, причем систему и ее окружение нужно рассматривать в совокупности. Мерой беспорядка служит термодинамическая функция S , **энтропия** (греч. entrepein — превращать). Каждое самопроизвольное изменение состояния связано с увеличением энтропии. Это — одна

из формулировок **второго закона термодинамики**. Белковая молекула, самопроизвольно переходящая из развернутой конформации с низкой степенью организации в свернутое, более высоко организованное состояние при формировании вторичной и третичной структур, кажется противоречащей этой закономерности. Процесс свертывания, однако, протекает при нарушении структуры воды в окружающей среде (водная среда) во время свертывания увеличивается. Таким же образом поддержание состояния высокой организации (низкой энтропии) живых существ неизбежно связано с возрастанием энтропии в окружающей их среде.

Размерность энтропии [Дж · К⁻¹]. При каждой данной температуре твердые тела имеют относительно низкую энтропию, жидкости — среднюю, газы — высокую. Энтропия возрастает с температурой, так как тогда молекулы имеют большее тепловое движение. Энтропия идеального кристаллического тела в точке абсолютного нуля (–273,15 °С = 0 К) равна нулю (это обстоятельство часто обозначают как **третий закон термодинамики**).

Как уже упоминалось, приток тепла в систему может быть использован для работы, что, например, происходит в тепловых машинах. В живой клетке, однако, температура практически не изменяется¹: клетка функционирует практически **изотермически**. Доля общей энтальпии системы, которая способна производить работу при изотермических условиях, обозначается как **свободная энтальпия (G)** (англ. Gibbs' free energy — **свободная энергия Гиббса**). Приведем основное уравнение отношения между изменениями энтропии и энтальпии и изменением свободной энтальпии:

$$\Delta G = \Delta H - T \Delta S. \quad (6.3)$$

При этом ΔG — изменение свободной энтальпии системы; изменение энтальпии

¹ В некоторых случаях колебания температуры значительны, как, например, при термогенезе в соцветиях ароидных. Повышение температуры связано с экзергоническими реакциями при дыхании (см. далее). — *Примеч. ред.*

Таблица 6.2. Теплота сгорания различных органических соединений, важных для обмена веществ клетки

Вещество	Молекулярная масса, Да	ΔH	
		кДж/моль	кДж/г
Глюкоза $C_6H_{12}O_6$	180	–2 817	–15,65
Молочная кислота $CH_3-CH(OH)-COOH$	90	–1 364	–15,16
Щавелевая кислота $HOOC-COOH$	90	–251	–2,79
Пальмитиновая кислота $CH_3-(CH_2)_{14}-COOH$	256	–10 037	–39,21
Трипальмитин $C_{51}H_{98}O_6$	809	–31 433	–39,00
Глицин NH_2CH_2-COOH	75	–979	–13,05

ΔH — теплота, которая обменивается между системой и окружающей средой в том случае, когда система не совершает работу (см. выше); T — абсолютная температура (К); ΔS — изменение энтропии системы.

Знак ΔG позволяет решить, может ли данная реакция протекать самопроизвольно или нет. Если $\Delta G > 0$, реакция не протекает самопроизвольно, и осуществляется только при $\Delta G < 0$ (хотя не обязательно быстро). Свободно протекающая реакция происходит с уменьшением свободной энтальпии и увеличением энтропии так долго, пока ΔH не уравнивается с $T \Delta S$ и таким образом будет достигнуто состояние $\Delta G = 0$ (**состояние равновесия**). Процессы, в которых $\Delta G < 0$, называются **экзергоническими**, а при $\Delta G > 0$ — **эндергоническими**.

При $T = 0$ или $\Delta S = 0$ ΔG реакции может быть определена из теплового эффекта реакции (т.е. изменения энтальпии ΔH). Эти условия, однако, не выполняются в биологических системах. Тем не менее ΔG и с ней движущую силу реакции можно приблизительно определить из теплового эффекта реакции, когда значение ΔH велико, как, например, при окислении питательных веществ (см. 6.10.3) в дыхании, а температура невысока (как это часто происходит в клетках), так что компонент $T\Delta S$ мало влияет на значение свободной энтальпии. Однако в процессах с низким тепловым эффектом, таких, как гидролитическое расщепление, а также при полимеризации (конденсации) — т.е. столь же важных биологических реакциях — изменение энтропии может существенно определять свободную энтальпию. Так как ΔS выступает в комплексе с температурой, влияние энтропии на ΔG возрастает пропорционально абсолютной температуре.

Для понимания течения химических реакций целесообразно связать свободную энтальпию реакции с изменением количества веществ и в конечном счете — с устанавливающимся в реакции равновесием. Возможность этого подтверждается тем, что химическая реакция $A \rightarrow B$ при уменьшении свободной энергии будет протекать так долго, пока минимум энтальпии ($\Delta G = 0$) не будет достигнут. Вслед за этим дальнейшего абсолютного изменения количества вещества уже не происходит, устанавливается равновесие $A \rightleftharpoons B$ и соотно-

шение концентраций конечного продукта и исходного вещества остается постоянным (**закон действующих масс**). Это соотношение называется **термодинамической константой равновесия, K**:

$$K = \frac{[B]}{[A]}, \quad (6.4)$$

а в общем случае для реакции $A + B \rightleftharpoons C + D$:

$$K = \frac{[C][D]}{[A][B]}. \quad (6.5)$$

Константа равновесия, таким образом, задается через произведение концентраций продуктов реакции, деленных на произведение концентраций исходных веществ в состоянии равновесия. Отношение между ΔG и K выражается уравнением

$$\Delta G^0 = RT \ln K \quad (\text{Дж} \cdot \text{моль}^{-1}), \quad (6.6)$$

причем ΔG^0 есть изменение **стандартной молярной свободной энтальпии** (на моль превращенного вещества при стандартных условиях: температуре $T = 25^\circ \text{C}$ и $p = 1 \text{ атм} = 0,1 \text{ МПа}$), T — абсолютная температура в Кельвинах (К), R — универсальная газовая постоянная ($= 8,314 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{К}^{-1}$).

Для реакций, в которых принимают участие ионы водорода, — как это часто имеет место в биологических системах, их стандартную концентрацию также нужно принять равной 1 моль. В биохимической литературе из практических соображений при определении стандартных условий принято указывать не количество вещества в молях, а изменение молярной концентрации ($\text{моль} \cdot \text{л}^{-1}$). Это означает, что для стандартного состояния изменение концентрации ионов водорода окажется равным 1 моль $\cdot \text{л}^{-1}$ ($\text{pH } 0$), что является совершенно не физиологической величиной. Поэтому в биохимической литературе употребляется несколько иное определение стандартного состояния, в котором концентрация H^+ -ионов равна 10^{-7} М ($\text{pH } 7$), а концентрация воды ($55,5 \text{ моль} \cdot \text{л}^{-1}$), практически не изменяющаяся при протекании реакции, вводится в число констант (если вода присутствует в уравнении реакции):

$$\Delta G^0 = RT \ln K'. \quad (6.7)$$

Таблица 6.3. Изменения молярной свободной стандартной энтальпии при рН 7 (ΔG^0) для некоторых важных реакций обмена веществ (реакций гидролиза)

Реакция	ΔG^0 , кДж · моль ⁻¹
Фосфоенолпируват + H ₂ O → → пируват + Ф _н ¹	-61,9
1,3-Дифосфоглицерат + H ₂ O → → 3-фосфоглицерат + Ф _н	-49,4
Пирофосфат + H ₂ O → 2 Ф _н	-33,5
АТФ + H ₂ O → АМФ + ФФ _н	-32,2
АТФ + H ₂ O → АДФ + Ф _н	-30,5
Глюкозо-1-фосфат + H ₂ O → → глюкоза + Ф _н	-20,9
Глюкозо-6-фосфат + H ₂ O → → глюкоза + Ф _н	-13,8
Глицерин-3-фосфат + H ₂ O → → глицерин + Ф _н	-9,2

¹ В отечественной литературе допускается вместо Ф_н обозначать неорганический фосфат Р₁ (от англ. inorganic). — *Примеч. ред.*

Изменения стандартной молярной свободной энтальпии (при рН 7) некоторых важных реакций приводятся в табл. 6.3.

В клетке, однако, господствуют условия, которые отличаются от стандартных. Так, рН часто отклоняется от 7,0, температура — от 25 °С, и в особенности концентрации веществ, как правило, не соответствуют стандартным условиям. Следует поэтому тщательно различать изменение стандартной молярной свободной энтальпии ΔG^0 , которая постоянна при данной температуре, и действительное изменение свободной энтальпии ΔG , которое зависит от реальной температуры и реальных концентраций компонентов реакции. Не ΔG^0 , а ΔG определяет направление протекания реакции в клетке. Во многих случаях, однако, установить эти значения ΔG чрезвычайно сложно, так как реальные условия (концентрации веществ, значения рН, температура) в отдельных реакционных пространствах (компартаментах) трудно определить точно.

6.1.3. Энергетика открытых систем

Из термодинамики закрытых или равновесных систем следуют важные заключения относительно энергетики отдельных биохимических реакций (особенно полезным может быть заключение о том, способен ли вообще определенный процесс протекать самопроизвольно или же нет), однако живые организмы — это открытые системы, которые постоянно обмениваются энергией и веществами с окружающей средой (см. рис. 6.1). В то время как любая закрытая система стремится к стационарному равновесному состоянию ($\Delta G = 0$), открытые системы способны сохранять стабильное состояние, весьма далекое от термодинамического равновесия, т.е. **стационарное состояние** (англ. steady state). Термодинамическое описание подобных открытых систем относится к задачам неравновесной, или необратимой, термодинамики, в которой прежде всего учитывается временной фактор и большую роль играют потоки веществ. Здесь нет возможности детально останавливаться на необратимой термодинамике, но понятие химического потенциала (см. 6.1.4) оказывается весьма полезным, чтобы лучше понять энергетику многих физиологических процессов.

Для стабильного стационарного состояния характерно, что поток веществ и энергии через систему постоянно создает в ней свободную энтальпию. Это происходит в конечном счете посредством экзергонического превращения органических соединений (питательных веществ) с высокой энтальпией и более низкой энтропией в «продукты распада» с низкой энтальпией и более высокой энтропией (см. 6.10). Фотосинтетически активные клетки производят эти продукты (**первичную продукцию**) прежде всего из неорганических соединений при помощи поглощенной энергии света в высокоэкзергоническом процессе фотосинтеза (см. 6.4—6.7). Свободная энтальпия в форме богатых энергией соединений, как, например, АТФ, употребляется для совершения биологической работы и поддержания высокого уровня упорядоченности, характерного для живых

существ. Если поток веществ и энергии прерывается, то через некоторое время устанавливается стационарное состояние равновесия ($\Delta G = 0$) — наступает смерть.

Было показано, что стационарное состояние — это состояние открытой системы, в котором она создает минимальную энтропию и в котором может поддерживаться максимально возможная упорядоченность при минимальных затратах энергии. Стационарное состояние, таким образом, — это состояние открытой системы с максимальной термодинамической эффективностью. Существенно, что в противоположность системе в стационарном равновесии, каким оно устанавливается для закрытой системы, система в стационарном состоянии может регулироваться (важное свойство всех живых клеток).

6.1.4. Химический потенциал

6.1.4.1. Общее определение

Свободную энтальпию открытой системы со сложным составом, которую представляет собой клетка, практически нельзя определить. Однако во многих случаях достаточно установить способность определенных компонентов этой системы производить работу. Так, например, представляет интерес лишь разность свободной энтальпии протонов (но не других ионов) с двух сторон клеточной мембраны, если удастся рассчитать движущую силу протонов для выполнения работы в сопряженных транспортных процессах и их направление. Или же интересно выявить различие свободной энтальпии воды в соседних водных растворах, разделенных клеточной мембраной, направление и масштабы потока воды через эту поверхность раздела.

Свободная энтальпия, рассчитанная на моль компонента i в смеси веществ из k компонентов, называется **химическим потенциалом** μ компонента i (μ_i). Сумма химических потенциалов всех k компонентов дает свободную энтальпию на моль смеси веществ. Таким образом, вклады отдельных компонентов взаимно дополняются. Химический потенциал каждого компонента

смеси веществ, в свою очередь, можно разложить на стандартный потенциал (μ_i^0) и сумму составляющих, отражающих отклонения от стандартного состояния:

$$\mu_i = \mu_i^0 + RT \ln x_i + p\bar{V}_i + ghM_i + FEz_i, \quad (6.8)$$

где $RT \ln x_i$ — концентрационная составляющая: R — универсальная газовая постоянная; T — абсолютная температура; x_i — мольная доля i ($x_i = n_i / (n_a + n_b + \dots + n_k)$). Мольная доля — это отношение количества вещества (в молях) данного компонента к общему количеству всех веществ, находящихся в растворе, включая растворитель; $p\bar{V}_i$ — составляющая давления: p — давление, \bar{V}_i — парциальный молярный объем i , соответствует изменению объема системы при добавлении 1 моля компонента i ; ghM_i — гравитационная составляющая: g — гравитационная постоянная ($9,806 \text{ м} \cdot \text{с}^{-2}$), h — высота подъема, M_i — молярная масса i ; FEz_i — электрическая составляющая: F — постоянная Фарадея ($96,49 \text{ кДж} \cdot \text{В}^{-1} \cdot \text{моль}^{-1}$), E — электрический потенциал, z_i — величина заряда i .

Размерность μ выражается в единицах энергии на моль ($\text{Дж} \cdot \text{моль}^{-1}$).

Поскольку часто представляет интерес не химический потенциал как таковой, а его изменение при изменении состояния системы относительно компонента i , то для расчета изменения химического потенциала (= свободной энтальпии) i в смеси при переходе состояний $A \rightarrow B$ выводится соотношение

$$\begin{aligned} \Delta\mu_i &= \mu_i(B) - \mu_i(A) = \\ &= \Delta(RT \ln x_i) + \Delta(p\bar{V}_i) + \Delta(ghM_i) + \Delta(FEz_i) = \\ &= RT \Delta \ln x_i + \bar{V}_i \Delta p + gM_i \Delta h + Fz_i \Delta E. \quad (6.9) \end{aligned}$$

Варианты общих уравнений 6.8 и 6.9 представляют интерес для следующих глав и будут рассмотрены ниже.

6.1.4.2. Водный потенциал

Поскольку растительные клетки, как и клетки других организмов, не могут активно транспортировать воду, она перемещается пассивно из участка с более высокой (более положительной) свободной энтальпией к участку с более низкой (более отрицательной) свободной энтальпией, т. е. это экзергонический процесс, протекающий самопроизвольно (но не обязательно быстро). Так как в биологическом аспекте су-

ществены лишь смеси воды с другими веществами (например, в клетках и почве — водные растворы, в воздушной среде — водяной пар в газовой смеси), то в энергетических расчетах целесообразно применять понятие водного потенциала, или потенциала воды ($\mu_{\text{H}_2\text{O}}$). Молекулы воды не заряжены электрически ($Z_{\text{H}_2\text{O}} = 0$), поэтому из уравнения 6.9 выпадает электрическая составляющая и оно принимает вид

$$\mu_{\text{H}_2\text{O}} = \mu_{\text{H}_2\text{O}}^0 + RT \ln x_{\text{H}_2\text{O}} + p\bar{V}_{\text{H}_2\text{O}} + ghM_{\text{H}_2\text{O}}. \quad (6.10)$$

Следовательно, для чистой воды ($x_{\text{H}_2\text{O}} = 0$) в стандартном состоянии ($p = 0$, $h = 0$) значение $\mu_{\text{H}_2\text{O}} = \mu_{\text{H}_2\text{O}}^0$.

Согласно соотношению $x_{\text{H}_2\text{O}} = \sum_i x_i = 1$, можно выразить концентрационную составляющую $RT \ln x_{\text{H}_2\text{O}}$ как функцию мольной доли всех растворенных частиц $RT \ln (1 - \sum_i x_i)$. Для разбавленных растворов можно приближенно подставить $\ln (1 - x) = -x$; применение соотношения $\sum_i x_i = \bar{V}_{\text{H}_2\text{O}} \sum_i c_i$, где c — молярная концентрация, дает в итоге уравнение

$$\begin{aligned} RT \ln x_{\text{H}_2\text{O}} &= RT \ln (1 - \sum_i x_i) \approx \\ &\approx -RT \sum_i x_i \approx -RT \bar{V}_{\text{H}_2\text{O}} \sum_i c_i. \end{aligned}$$

Для более концентрированных растворов (как правило, 0,1 М и выше) следует употреблять **моляльные концентрации** (моль · кг⁻¹) и активности вместо концентраций.

Теперь $RT \sum_i c_i = \Pi$ (Π — осмотическое давление, **закон Ван-Гоффа**), что дает

$$RT \ln x_{\text{H}_2\text{O}} \approx -\Pi \bar{V}_{\text{H}_2\text{O}}, \quad (6.11)$$

и отсюда

$$\mu_{\text{H}_2\text{O}} = \mu_{\text{H}_2\text{O}}^0 - \Pi \bar{V}_{\text{H}_2\text{O}} + p\bar{V}_{\text{H}_2\text{O}} + gh\rho_{\text{H}_2\text{O}} \bar{V}_{\text{H}_2\text{O}}, \quad (6.12)$$

где $M_{\text{H}_2\text{O}} = \rho_{\text{H}_2\text{O}} \bar{V}_{\text{H}_2\text{O}}$ ($\rho_{\text{H}_2\text{O}}$ — плотность воды).

Поскольку и в этом случае разность химических потенциалов воды, как правило, представляет больший интерес, чем абсолютная величина потенциала, то при дополнительном преобразовании относительно парциального молярного объема воды в первую очередь определяют отклонение химического потенциала воды в рассматриваемой системе от стандартного состояния

$$\Psi \equiv \frac{\mu_{\text{H}_2\text{O}} - \mu_{\text{H}_2\text{O}}^0}{\bar{V}_{\text{H}_2\text{O}}} \quad (6.13)$$

как **водный потенциал** раствора. Далее из уравнения 6.12 следует

$$\Psi = p - \Pi + gh\rho_{\text{H}_2\text{O}}. \quad (6.14)$$

Ψ имеет размерность энергия/объем (= сила/площадь = давление) и выражается в единицах бар или Па (1 бар = 0,1 МПа).

В клеточных масштабах различие в высоте не значительно, так что уравнение 6.14 после сокращения гравитационной составляющей упрощается далее до

$$\Psi = p - \Pi. \quad (6.15)$$

Водный потенциал раствора, т.е. свободная энтальпия воды на парциальный молярный объем воды ($\bar{V}_{\text{H}_2\text{O}} = 18$ мл), определяется, таким образом, тремя составляющими потенциалами:

- потенциал давления, p (гидростатическое давление, при котором раствор неподвижен);

- осмотический потенциал, $-\Pi$ (отрицательное значение осмотического давления Π);

- гравитационный потенциал (последним при рассмотрении процессов в клеточных масштабах можно пренебречь).

Следует отметить, что гидростатическое давление определяется как отклонение от давления окружающей среды. Оно может принимать как положительные значения («избыточное давление»), так и отрицательные («разрежение», «откачивание»). Абсолютное давление всегда положительно и в полном вакууме соответственно равно нулю. Следовательно, потенциал давления воды (p) в стандартном состоянии равен 0 ($p = 0$), а ее абсолютное давление составляет 1 бар (0,1 МПа).

Если между водными потенциалами двух компартментов имеется различие ($\Delta\Psi \neq 0$), то вода будет постоянно двигаться из зоны с более положительным водным потенциалом в зону с более отрицательным водным потенциалом. При этом снижается ее свободная энтальпия. Это также экзергонический процесс и, следовательно, он протекает самопроизвольно.

Понятие водного потенциала и следствия этой концепции оказываются весьма полезными для понимания всего водного обмена растения (см. 6.3).

6.1.4.3. Химический потенциал ионов и трансмембранный потенциал

Химический потенциал электрически заряженных частиц в растворе определяется главным образом их концентрацией и электрическим зарядом. Соответственно этому записывается уравнение химического потенциала для иона i :

$$\mu_i = \mu_i^0 + RT \ln a_i + FZ_i \varphi \quad (6.16)$$

(a_i = активность иона i ; для разбавленных растворов $a_i \approx c_i$; c_i — молярная концентрация и).

Если рассматривать два раствора A и B , разделенных электроизолирующей мембраной, то разность химических потенциалов i , $\Delta\mu_i$ (называемая также **электрохимическим потенциалом**), определяется как $\Delta\mu_i = \mu_i^B - \mu_i^A$:

$$\begin{aligned} \Delta\mu_i &= RT \ln \frac{a_i^B}{a_i^A} + FZ_i(E^B - E^A) \approx \\ &\approx RT \ln \frac{c_i^B}{c_i^A} + FZ_i(E^B - E^A). \quad (6.17) \end{aligned}$$

Особенное значение в дальнейшем будет иметь электрохимический потенциал ионов водорода на мембранах клетки, так как он представляет собой движущую силу многих транспортных процессов через клеточные мембраны и для синтеза АТФ в хлоропластах (см. 6.4.9), а также и митохондриях (см. 6.10.3.3). Для H^+ $z_{H^+} = 1$, и отсюда имеем

$$\Delta\mu_{H^+} = RT \ln \frac{[H^+]^B}{[H^+]^A} + F(E^B - E^A). \quad (6.18)$$

При этом реакционное пространство A представляет внутриклеточный, а реакционное пространство B — внеклеточный (или функционально внеклеточный) компартменты. Разность потенциалов $E^B - E^A = \Delta E_M$ обозначается как трансмембранный электрический потенциал (кратко: **мембранный потенциал**). В упрощенной форме можно записать

$$\frac{\Delta\mu_{H^+}}{F} = -\frac{2,3RT}{F} \log \frac{[H^+]^A}{[H^+]^B} + \Delta E_M, \quad 1$$

¹ Здесь и далее \log — десятичный логарифм. В отечественной литературе его обычно обозначают символом \lg . — *Примеч. ред.*

и при сведении вместе всех констант при стандартной температуре ($T = 298 \text{ K}$), применяя определение значения pH ($pH = -\log[H^+]$), получаем

$$\frac{\Delta\mu_{H^+}}{F} = -0,059 \Delta pH + \Delta E_M \text{ (В)}. \quad (6.19)$$

Выражение $\frac{\Delta\mu_{H^+}}{F}$ обозначается как **протон-движущая сила** (англ. proton motive force — pmf) и используется для характеристики энергии протонного градиента. При этом две составляющие, каждая по отдельности или совместно, способны выполнять работу: с одной стороны, концентрационный потенциал ионов водорода (ΔpH), с другой — электрический потенциал (ΔE_M). Примеры см. в 6.1.5.

Для состояния равновесия ($\Delta\mu_i = 0$) из уравнения 6.17 получаем

$$RT \ln \frac{a_i^B}{a_i^A} + FZ_i(E^B - E^A) = 0;$$

$$\Delta E_N = E^B - E^A = \frac{2,3RT}{Fz_i} \log \frac{a_i^A}{a_i^B},$$

так что при $T = 298 \text{ K}$

$$\Delta E_N = \frac{0,059}{z_i} \log \frac{a_i^A}{a_i^B} \approx \frac{0,059}{z_i} \log \frac{c_i^A}{c_i^B}. \quad (6.20)$$

Это уравнение называется **уравнением Нернста** (ΔE_N , равновесный потенциал Нернста, V).

Для $c_i^A \neq c_i^B$ между обоими компартментами возникает разность потенциалов. При эффективной 10-кратной разности концентраций (при $z_i = 1$) разница напряжений составит 59 мВ (при $z_i = 2$ соответственно 29,5 мВ). Верно обратное: при приложенном постоянном напряжении в 59 мВ, в состоянии равновесия для проникаемого иона между этими компартментами будет устанавливаться разность концентраций в 1 : 10.

6.1.4.4. Окислительно-восстановительный потенциал

Многочисленные имеющие отношение к биологии превращения веществ протекают с восстановлением или окислением метаболитов. Под **восстановлением** понимают присоединение электронов, под **окислени-**

ем — отдачу электронов молекулой. Окисление и восстановление протекают, как правило, как сопряженные процессы (**окислительно-восстановительные**, или **редокс-реакции**). Окислительно-восстановительные реакции можно описать также с помощью определенного для ионов в уравнении 6.17 химического потенциала (электрохимического потенциала). При этом для сопряженных реакций $A_{\text{ox}} + B_{\text{red}} \rightleftharpoons A_{\text{red}} + B_{\text{ox}}$ уравнение Нернста принимает следующий вид:

$$\Delta E = \Delta E^0 - \frac{2,3RT}{Fz} \log \frac{[A_{\text{red}}][B_{\text{ox}}]}{[A_{\text{ox}}][B_{\text{red}}]}, \quad (6.21)$$

где R , T и F — введенные ранее величины; z — число перенесенных согласно формуле реакции электронов; ΔE^0 — разница стандартных окислительно-восстановительных потенциалов окислителя и восстановителя: $\Delta E^0 = E^{\text{OB}} - E^{\text{OA}}$. Они определяются для восстановителя и окислителя как разница потенциалов относительно нормального водородного электрода при стандартных условиях (потенциал которого принимают равным 0) и сами представляют, таким образом, разность потенциалов.

E^0 - или ΔE^0 -значения, как обычно, стандартизуются к 25 °С, давлению в 1 атм (0,1 МПа) и для 1 моль · л⁻¹ изменению вещества. Если в окислительно-восстановительных реакциях принимают участие ионы водорода (протоны), то соответственно имеет место изменение количества вещества в 1 моль/л (рН 0, см. уравнение 6.6). Для биологических целей в силу этих обстоятельств выбирается также и здесь, как ранее для ΔG^0 , иное определение стандартных условий (E^0): рН 7. Существует зависимость

$$E^0 = E^0 - 0,42 \text{ В}. \quad (6.22)$$

Некоторые стандартные потенциалы для рН 7 сведены вместе в табл. 6.18 (см. 6.4.5).

Редокс-потенциал ΔE выражает электрохимическую энергию, которую окислительно-восстановительная реакция поставляет для выполнения работы на один перенесенный моль электронов. Разница свободной энтальпии реакции может быть легко определена из редокс-потенциала через отношение:

$$\Delta G = -zF \cdot \Delta E. \quad (6.23)$$

Соответственно

$$\Delta G^0 = -zF \cdot \Delta E^0. \quad (6.24)$$

Из стандартных редокс-потенциалов может быть определено направление, в котором для сопряженных окислительно-восстановительных реакций процесс будет протекать самопроизвольно (но не обязательно быстро) при стандартных условиях. Окислительно-восстановительная реакция экзергонична ($\Delta G < 0$), если электроны переходят от партнера реакции с более отрицательным стандартным редокс-потенциалом (т.е. восстановителем, который окисляется в процессе реакции) к участнику реакции с более положительным стандартным редокс-потенциалом (т.е. окислителю, который восстанавливается в течение реакции). Так как в клетке, однако, господствуют не стандартные условия, анализ значений ΔE^0 не обязательно отражает действительный ход реакции в клетке. Для этого необходимо знание ΔE (и отсюда ΔG), что предусматривает прежде всего знание действительных концентраций, участвующих в окислительно-восстановительной реакции (редокс-реакции) компонентов, а также реальной температуры и значения рН. Эти факторы, однако, как правило, не известны абсолютно точно, так что для рассмотрения принципиальных энергетических отношений окислительно-восстановительных реакций, как и вообще в биохимических процессах, часто оперируют стандартными значениями.

Окислительно-восстановительные реакции играют в обмене веществ центральную роль. Как фотосинтез, так и клеточное дыхание представляют собой окислительно-восстановительные процессы (рис. 6.2). При фотосинтезе углерод восстанавливается с уровня окисления CO_2 (степень окисления +4) до уровня восстановления углеводов ($[\text{CH}_2\text{O}]_n$, степень окисления 0). Электроны поставляются из воды и через сложную, движимую светом (эндергоническую) окислительно-восстановительную цепь переносятся вначале на окисленный никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ^+) с образованием НАДФН , который служит транспортной молекулой для

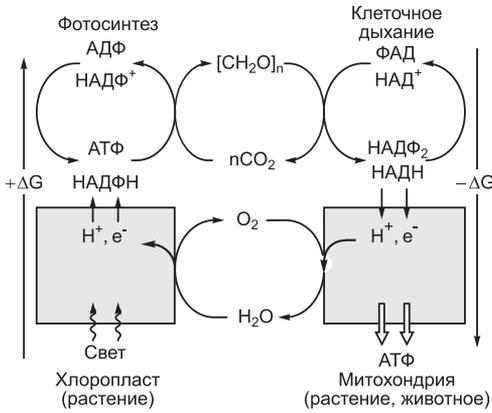


Рис. 6.2. Энергетические принципы двух фундаментальных метаболических процессов биосферы, фотосинтеза и клеточного дыхания. Серым выделены окислительно-восстановительные процессы, протекающие на мембранных системах, которые служат превращению энергии (фотосинтез, см. 6.4; клеточное дыхание, см. 6.10.3)

восстановительных эквивалентов и вновь окисляется в реакциях ассимиляции CO₂ (см. 6.5.2). Дыхательные процессы в митохондриях также включают окисление углеводов до уровня CO₂, чтобы использовать полученные электроны для второй широко распространенной молекулы, транспортирующей окислительно-восстановительные эквиваленты, восстановленного никотинамидадениндинуклеотида (НАДН) из окисленного никотинадениндинуклеотида (НАД⁺), и последующий транспорт электронов через мембранные комплексы к кислороду (см. 6.10.3.3.) Помимо этих двух фундаментальных окислительно-восстановительных процессов в обмене веществ играют роль также другие многочисленные окисления и восстановления метаболитов, которые катализируются окислительно-восстановительными ферментами (**оксидоредуктазами**).

6.1.5. Превращение энергии и энергетическое сопряжение

Из законов термодинамики следует, что изменение свободной энтальпии (ΔG) ка-

кой-либо серии сопряженных процессов (к примеру, химических реакций) равно сумме изменений свободной энтальпии отдельных реакций. Это имеет важные следствия для обмена веществ, так как многочисленные эндергонические процессы метаболизма могут протекать самопроизвольно лишь тогда, когда за счет сопряжения с экзергоническими реакциями изменение свободной энтальпии процесса в целом отрицательно ($\Delta G < 0$), вся реакция, таким образом, протекает экзергонически. Это обозначают как **энергетическое сопряжение**. Оно выступает в первую очередь в **последовательных биохимических цепях** и характерно практически для всего обмена веществ. Специфические доставляющие энергию реакции многократно используются в метаболизме, чтобы привести в действие сильно эндергонические реакции. В клетках энергия запасается чаще всего в виде аденозинтрифосфата (рис. 6.3; структуру см. на рис. 1.3).

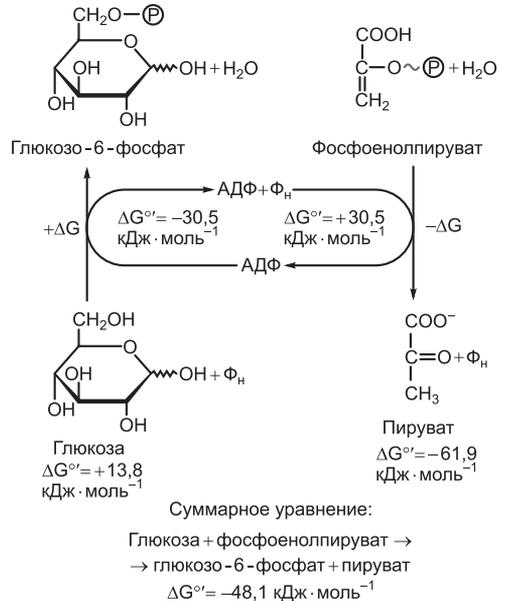


Рис. 6.3. Энергетическое сопряжение экзергонических и эндергонических реакций в метаболических процессах при участии аденилатной системы (АТФ, АДФ + Ф_н) на примере сопряжения гидролиза фосфоенолпирувата с фосфорилированием глюкозы до глюкозо-6-фосфата (по Н. Mohr, P. Schopfer)

До определенной степени при специфических биосинтезах (например, нуклеиновых кислот см. 1.2, углеводов см. 6.17.1, липидов см. 6.11) могут использоваться и другие богатые энергией нуклеозидтрифосфаты. Реакция гидролиза $\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{АДФ} + \text{Ф}_\text{H}$ (Ф_H — неорганический фосфат) является сильно экзергоническим процессом, что можно видеть по значению стандартной молярной свободной энтальпии (при рН 7) $\Delta G^{0'} = -30,5 \text{ кДж} \cdot \text{моль}^{-1}$. Образование АТФ по схеме: $\text{АДФ} + \text{Ф}_\text{H} \rightarrow \text{АТФ} + \text{H}_2\text{O}$ в силу этих причин сильно эндергонично: $\Delta G^{0'} = +30,5 \text{ кДж} \cdot \text{моль}^{-1}$. АТФ может образоваться за счет сопряжения с подходящей экзергонической реакцией. При этом донор фосфатной группы должен обладать по меньшей мере равной энергией фосфатной группы, т.е. при гидролизе должен обеспечивать столь же высокое значение свободной энтальпии. Это происходит при гидролизе, например, 1,3-дифосфоглицерата или фосфоенолпирувата (ФЕП) (см. табл. 6.3; рис. 6.3). Для таких реакций образования АТФ употребляется понятие «**фосфорилирование на уровне субстрата**», или «**субстратное фосфорилирование**». Преобладающая доля АТФ растительной клетки, однако, синтезируется **хемиосмотически**, т.е. за счет энергетического сопряжения с протонным градиентом, который образуется в митохондриях при окислении молекул субстрата (см. 6.10.3.3) и в хлоропластах в процессе световых реакций фотосинтеза (см. 6.4.9).¹

Таким образом, вторая возможность энергетического сопряжения эндергонических реакций с экзергоническими состоит в использовании электрохимической энергии **ионных градиентов** (рис. 6.4). У растений это градиенты ионов водорода (протонов), которые существуют на плазмалемме, тонопласте и мембранных системах митохондрий и хлоропластов. В двух последних случаях они служат, как было упомянуто, для синтеза АТФ; протонные градиенты на плазмалемме и тонопласте продуцируются за счет гидролиза АТФ протон-транс-

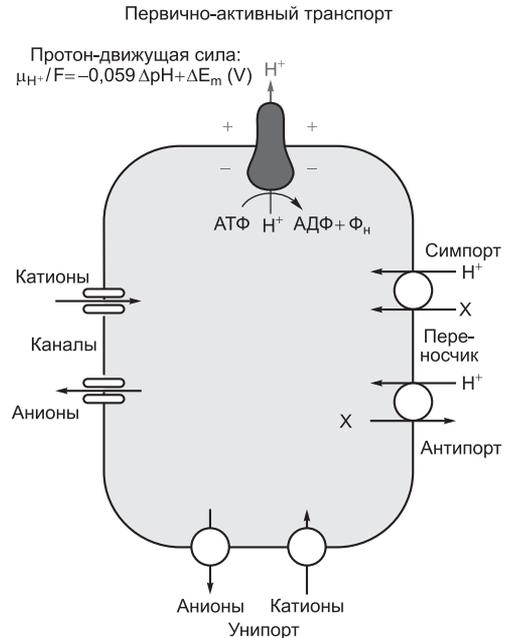


Рис. 6.4. Энергетическое сопряжение экзергонических и эндергонических реакций через ионные градиенты на клеточных мембранах (на примере плазмалеммы).

В отношении растений речь идет о градиентах ионов водорода. Эндергоническое накопление протонов во внеклеточном пространстве идет за счет сильно экзергонического гидролиза АТФ. Произведенная при этом протон-движущая сила используется для вторично активных процессов ионными каналами (двойные блоки) или транспортерами (переносчики, транслокаторы, *carrier*) (круги). Их подразделяют на унипортеры, симпортеры и антипортеры в зависимости от того, транспортируется ли только одна частица (унипорт) или же две частицы — в одном направлении (симпорт) либо в противоположных направлениях (антипорт). Ионные каналы и транспортеры в принципе могут быть задействованы также в пассивном транспорте, при котором должен присутствовать лишь концентрационный градиент транспортируемых частицы или частиц. Такие транспортные процессы, протекающие лишь до выравнивания концентраций и опосредованные белками, называют облегченной диффузией. Пример пассивного переносчика — триозофосфатфосфатный транслокатор внутренней мембраны хлоропласта (см. рис. 6.73). Пассивными каналами являются также порыны внешних мембран хлоропластов и митохондрий, а также мембраны пероксисом (или глиоксисом) (см. 6.5.6; 6.12).

¹ В этом случае используют термин «**мембранное фосфорилирование**», «**фосфорилирование на уровне мембран**». — *Примеч. ред.*

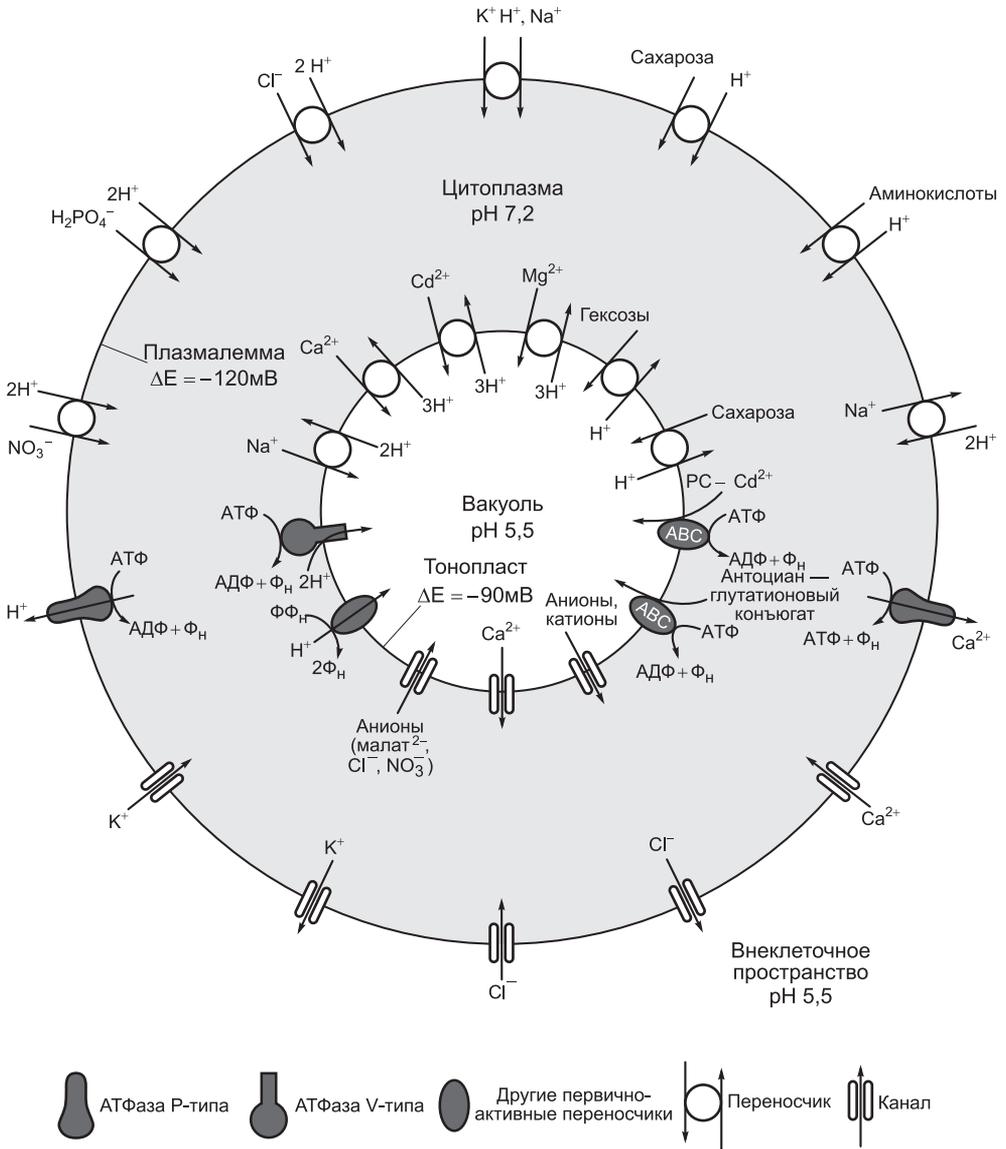


Рис. 6.5. Примеры разнообразных первично активных и пассивных, или вторично активных (показано черным), транспортных процессов на плазмалемме и тонопласте растительных клеток (по L.Taiz, E. Zeiger, с любезного разрешения).

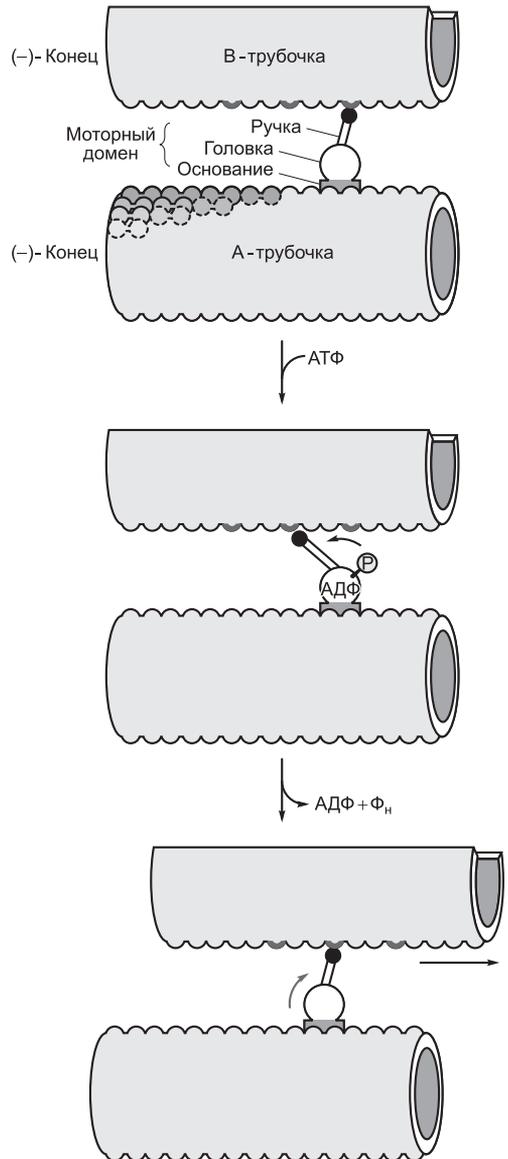
Стехиометрия симпортеров и антипортеров не во всех случаях известна, рисунок передает лишь тип транспортируемой частицы и направление переноса. АТФазы Р-типа образуют фосфорилированный интермедиат в процессе транспортного цикла (Р-фосфоинтермедиат); АТФазы V-типа напоминают по своему строению АТФ-синтазы митохондрий (F_1-F_0 -АТФаза) или хлоропластов (CF_1/CF_0 -АТФаза) (V — от вакуолярная). АВС-транспортеры используют энергию АТФ для транслокации более крупных органических соединений и комплексов, таких, как фитохелатин- Cd^{2+} -комплекс (PC-Cd^{2+}) или конъюгаты антоцианов с глутатионом (антоциан-GS). АВС-транспортеры характеризуются присутствием специальной аминокислотной последовательности, которая требуется для связывания АТФ (АВС = ATP-binding cassette)

портирующими АТФазами (H^+ -АТФазами, протонными помпами). В дополнение к этому на тонопласте существует протонная помпа, которая использует энергию гидролиза пироглутамата. Транспортные процессы, как в данном случае транслокация ионов водорода через клеточную мембрану, которые механически сопряжены с гидролизом богатой энергией связи (в данном случае — фосфоангидридной связи), называются **первично активными транспортными процессами**. Протон-движущая сила при использовании градиента состоит, как упомянуто (см. уравнение 6.19), из двух частных потенциалов: электрического и концентрационного. Этот электрохимический потенциал ионов водорода

да поставляет движущую силу для сопряженного с ним (эндергонического) транспорта других ионов или электронейтральных метаболитов (**вторично активный транспорт**). При этом может использоваться или электрическая составляющая протон-движущей силы (например, при ионном транспорте через зависящие от напряжения ионные каналы — **электрическое**

Рис. 6.6. Сопряжение механических и химических процессов в моторных белках на примере смещения микротрубочек, осуществляемого динеином (подвижность жгутиков и ресничек, см. 8.2).

Динеин — очень большой белковый комплекс с молекулярной массой $1-2 \cdot 10^6$ Да, который содержит от двух до трех силообразующих головок (представлена только одна), являющихся частью тяжелой субъединицы динеина и несущих АТФазную активность. Для наглядности представлена только тяжелая субъединица динеина, состоящая из основания, головки и ручки; головка и ручка образуют вместе моторный домен динеина. В случае аксонемной структуры жгутиков динеин связывается с А-трубочками, палочкообразные ручки динеиновых головок в отсутствие АТФ прочно связываются со специфическими сайтами на В-трубочках. Связывание и гидролиз АТФ в головке динеина приводят к изменению конформации, которая передается на ручки. В результате ручка на короткое время освобождается от В-трубочки, передвигается в направлении минус-конца В-трубочки (к основанию жгутика) и образует новый контакт с молекулой тубулина. При диссоциации АДФ и Φ_n восстанавливается исходная конформация динеина и связанное состояние ручки на В-трубочке. На этом этапе происходит передача механического усилия с динеина на В-трубочку, которая сдвигается относительно А-трубочки в направлении плюс-конца. Так как в аксонеме трубочки связаны нексиновыми мостиками и закреплены в основании, скользящее движение микротрубочек приводит к искривлению жгутика



сопряжении), или же как электрический, так и концентрационный протонный градиент (**электрохимическое сопряжение**), как, к примеру, при транспорте ионов водорода с электрически нейтральными метаболитами через переносчики-транспортеры (транслокаторы — англ. *carrier*). **Ионные каналы**, как правило, проводят в обоих направлениях и селективны для отдельных ионов или по крайней мере родственных типов ионов; **переносчики** главным образом высокоселективны для своего субстрата. По направлению транспорта различают **унипортеры**, **симпортеры** и **антипортеры** (см. рис. 6.4). Наиболее важные из известных сейчас первично или вторично активных транспортных систем плазмалеммы и тонопласта сведены вместе на рис. 6.5.

Исходным предназначением протонных помп плазмалеммы и тонопласта предположительно было установление цитоплазматического значения рН растительной клетки в узкой области значений между 7,5 и 8,0, в неравновесии в основном к кислым внешней среде и содержимому вакуоли. У морских водорослей хлорид накачивается внутрь клетки за счет действия Cl^- -транспортирующей АТФазы (хлоридной помпы); в соляных железках (*Limonium*, *Tamarix*), напротив, Cl^- выводится; Na^+ следует за ним по механизму электрического сопряжения.

Ca^{2+} -транспортирующие АТФазы плазмалеммы и эндоплазматического ретикулума отвечают за выведение пассивно диффундирующего в клетку Ca^{2+} из цитоплазмы и таким образом поддерживают низкий уровень Ca^{2+} в цитоплазме (порядка 10^{-7} М).

Третья возможность энергетического сопряжения состоит в сохранении свободной энтальпии в форме **активированной конформации** молекулы белка, переход которой в более бедное энергией основное состояние используется для выполнения работы. Моторные белки, как, к примеру, динеин, превращают энергию фосфоангидридной связи АТФ в механическую энергию; при этом в качестве активированной конформации выступает фосфорилированная форма белка (рис. 6.6). Транслокация ионов АТФазами основана на различной конформации нефосфорилированных и фосфорилированных молекул фер-

мента. За счет этого в реакционном цикле на обеих сторонах мембраны экспонируются ион-связывающие сайты с различной аффинностью.

Энергетическое сопряжение, как уже стало ясно на основании нескольких примеров, часто протекает при **конверсии энергии**. Так, растения переводят энергию солнечного света вначале в электрохимическую (электрохимическое разделение зарядов и концентрационный потенциал ионов водорода), а в заключение — в химическую форму (НАДФН, АТФ — см. 6.4.4, рис. 6.2). Моторные белки конвертируют химическую энергию в механическую, транспортирующие ионы АТФазы переводят химическую энергию в электрохимический потенциал, и электрохимический потенциал ионных градиентов (в растениях — градиентов ионов водорода) за счет разнообразнейших процессов транспорта веществ используется для выполнения осмотической работы (концентрирования веществ против падения электрохимического потенциала).

6.1.6. Ферментативный катализ

6.1.6.1. Основные принципы катализа

Равновесная термодинамика позволяет предсказать, возможна ли энергетически определенная реакция при данных условиях, т. е. может ли она протекать самопроизвольно. Она позволяет также рассчитать концентрации участников реакции, наблюдаемые при равновесии. Однако равновесная термодинамика не дает указаний о скорости, с которой протекают самопроизвольные реакции. В действительности же эта скорость может быть крайне мала. Так, к примеру, окисление глюкозы кислородом — весьма экзергонический процесс, однако при физиологических температурах и нормальном давлении глюкоза остается в присутствии кислорода практически неограниченно стабильной. Основная причина заключается в том, что участники химических реакций должны находиться в активирован-

ном состоянии, из которого и происходит реакция. Перевод реагирующих веществ из основного в это богатое энергией состояние требует притока энергии. Количество энергии, требующееся на моль вещества, называется **молярной свободной энтальпией активации** (ΔG^\ddagger), часто также кратко называемой **энергией активации**. При химических реакциях активация может произойти за счет повышения температуры. Оно увеличивает число реакционноспособных молекул и тем самым ускоряет реакцию (в основном в два раза при повышении температуры на 10°C). Биохимические реакции должны, однако, протекать при сравнительно низких температурах. К тому же в живых существах происходят только очень незначительные изменения температуры, метаболические процессы протекают практически изотермно. Повышение температуры как средство ускорения реакций обмена веществ поэтому исключается.

Катализаторы (греч. kata — вниз, lysis — разложение) — это вещества, добавление которых к реакционной смеси повышает

скорость реакции, причем энергия активации оказывается пониженной (рис. 6.7). Катализаторы выходят из реакции неизменными и не влияют на положение реакционного равновесия (таким образом, не изменяют свободной энтальпии реакции, ΔG). Они всего лишь ускоряют реакцию и, таким образом, достижение состояния равновесия. Так как при реакции они не изменяются и не используются, то могут использоваться вновь и вновь для выполнения своей задачи и должны быть в наличии лишь в малых количествах.

Ускорение реакций метаболизма является задачей **биокатализаторов**. За исключением нескольких каталитически активных рибонуклеиновых кислот (**рибозимов**), биокатализаторы — это белки. Они обозначаются как **энзимы** (греч. зуме — дрожжевое тесто) или **ферменты** (лат. fermentum — дрожжевое тесто) и подчиняются тем же самым закономерностям, что и химические катализаторы; энзимы также понижают энергию активации катализируемой реакции (рис. 6.7), не изменяя равновесия реакции (и при этом ΔG).

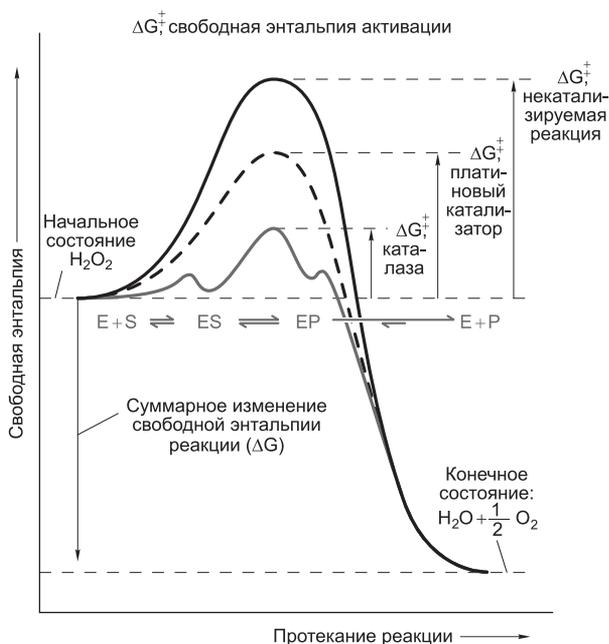


Рис. 6.7. График изменения во времени энергии системы для некатализируемой и катализируемой реакций на примере диспропорционирования H_2O_2 .

Для катализируемой ферментом реакции (показано серой линией) протекание реакции показано более точно. Длина стрелок на графике пропорциональна соответствующей свободной энтальпии реакции диспропорционирования H_2O_2 ; E — фермент; S — субстрат; ES — фермент-субстратный комплекс; EP — комплекс фермент-продукт; P — продукт реакции

Так, молярная свободная энтальпия активации (ΔG^\ddagger) реакции диспропорционирования перекиси водорода $\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \frac{1}{2}\text{O}_2$: $\Delta G^\ddagger = +75 \text{ кДж} \cdot \text{моль}^{-1}$; это значение может быть достигнуто за счет нагревания раствора H_2O_2 . В присутствии мелкоизмельченной платины $\Delta G^\ddagger = +49 \text{ кДж} \cdot \text{моль}^{-1}$. Платина выступает в роли катализатора, и реакция протекает с измеримой скоростью уже при комнатной температуре. Фермент каталаза осуществляет диспропорционирование с энергией активации $\Delta G^\ddagger = +23 \text{ кДж} \cdot \text{моль}^{-1}$. В присутствии каталазы перекись водорода при комнатной температуре стремительно разлагается на $\text{H}_2\text{O} + \frac{1}{2}\text{O}_2$. В каждом случае молярная стандартная энтальпия экзергонической реакции составляет $\Delta G^\ddagger = -97 \text{ кДж} \cdot \text{моль}^{-1}$. Ферменты — чрезвычайно эффективные катализаторы. Так, карбоангидраза ускоряет гидратацию CO_2 , согласно уравнению $\text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3$, в 10^7 раз при обороте 10^5 молекул CO_2 в секунду на одну молекулу фермента.

Ферментативная реакция (см. рис. 6.7) протекает вначале с образованием комплекса фермент-субстрат (ES); этот комплекс превращается в комплекс фермента с продуктом (EP), который быстро диссоциирует с высвобождением продуктов реакции и регенерацией свободного фермента. Как правило, общая необходимая энергия активации определяется тем количеством энергии, которое требуется для превращения ES в EP. Этот шаг и определяет скорость всей реакции.

6.1.6.2. Молекулярные механизмы ферментативного катализа

Ферменты обладают субстратной специфичностью и специфичностью действия. Степень **субстратной специфичности** различается для отдельных ферментов. Некоторые гидролазы, например, относительно неспецифичны, они гидролизуют различные субстраты; другие относительно специфичны для определенных группировок молекул. Так, α -глюкозидазы гидролизуют в различных субстратах α -глюкозидные, но не β -глюкозидные связи. Многие ферменты в высшей мере субстратспецифичны. Бросается в глаза часто наблюдаемое распознавание ими стереоизомеров. Под этим понимают различающуюся (в основном, очень значительно) скорость оборота метаболитов, которые от-

личаются друг от друга всего лишь пространственным расположением замещающих групп (например, *цис-транс*-изомеров, или оптических изомеров, которые ведут себя, как картина и ее зеркальное отражение, — их называют энантиомерами).

Субстратспецифичность основана на определенном специфическом соответствии между субстратом и каталитическим активным сайтом фермента, **активным центром**. В простейшем случае субстрат и каталитический центр подходят друг к другу как ключ и замок. Эта метафора, введенная Эмилем Фишером уже в 1890 г., не берет, однако, в расчет тот факт, что часто связывание ферментом субстрата — процесс динамический, в ходе которого конформация фермента и субстрата изменяет-

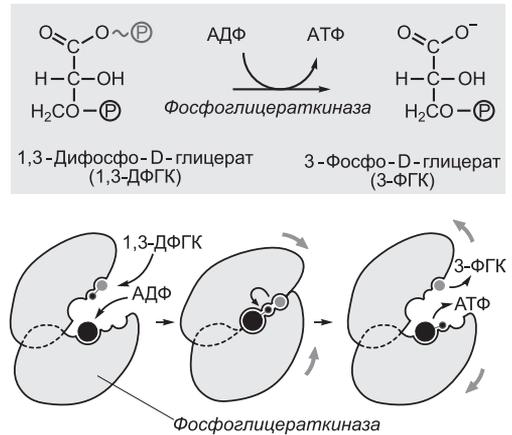


Рис. 6.8. Обусловленное связыванием с субстратом изменение конформации (индуцированное соответствие), схематично представленное на примере фосфоглицераткиназы.

После связывания субстратов АДФ и 1,3-дифосфоглицерата конформация белка коренным образом изменяется, при этом оба домена фермента смыкаются над связанными субстратами при одновременном исключении воды (в середине). В возникшем свободном от воды реакционном пространстве происходит перенос фосфатной группы. После восстановления «открытой» конформации фермента продукты реакции диффундируют из каталитического центра. Представлен схематический срез через активный центр фермента, участники реакции показаны в приблизительно одинаковом масштабе

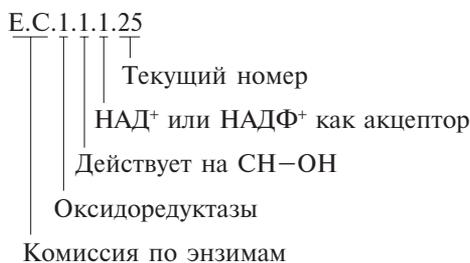
ся. Этот процесс, постулированный Э. Кошландом в 1958 г., называется **индуцированным соответствием** (англ. induced fit). Активный центр фермента часто формируется лишь после того, как состоялось связывание субстрата и индуцированное им изменение конформации, как в случае фосфоглицераткиназы (рис. 6.8).

Фосфоглицераткиназа, фермент гликолиза (см. 6.10.1), связывает 1,3-дифосфоглицерат и

аденозиндифосфат (АДФ) и катализирует перенос остатка фосфорной кислоты с карбоксильной группы 1,3-дифосфоглицерата на АДФ с образованием АТФ и 3-фосфоглицерата. При этом разрывается одна ангидридная связь (в 1,3-дифосфоглицерате) и образуется другая (в АТФ). Эта реакция в водной среде была бы совершенно невозможна, так как энергетически гидролиз был бы более предпочтителен. Решение проблемы заключается в том, что связывание АДФ и 1,3-дифосфоглицерата создает индуцированное соответствие, при котором оба домена фер-

Таблица 6.4. **Международная классификация энзимов: обозначение класса, кодовое число и тип катализируемой реакции**

Энзимы называются, как правило, по экспериментально обнаруженной реакции, однако катализируют в клетке при определенных условиях обратную реакцию (пример: шикиматдегидрогеназа, см. 6.13.2, рис. 6.107). Классификация составлена по правилам, установленным комиссией по энзимам (англ. Enzyme Commission), IUB (International Union of Biochemistry, Международный союз по биохимии). Каждый энзим получает 4-значное кодовое число: например, E.C.1.1.1.25 является кодом энзима шикиматдегидрогеназы (см. рис. 6.107):



<p>1. Оксидоредуктазы (редакция окисления-восстановления)</p> <p>1.1. Действует на >СН–ОН 1.2. Действует на >С=О 1.3. Действует на >СН=СН– 1.4. Действует на >СН–NH₂ 1.5. Действует на >СН–NH– 1.6. Действует на НАДН; НАДФН</p> <p>2. Трансферазы (перенос функциональных групп)</p> <p>2.1. С₁-группы 2.2. Альдегидные или кето-группы 2.3. Ацильные группы 2.4. Гликозильные группы 2.5. Алкильные или арильные группы (кроме метильных) 2.6. N-содержащие группы 2.7. P-содержащие группы 2.8. S-содержащие группы</p>	<p>3. Гидролазы (гидролитические реакции)</p> <p>3.1. Сложноэфирные соединения 3.2. Гликозидные соединения 3.3. Эфирные соединения 3.4. Пептидные соединения 3.5. Другие С–N-соединения 3.6. Кислотно-ангидридные соединения</p> <p>4. Лиазы (разрушают С–С, С–О, С–N и другие соединения)</p> <p>5. Изомеразы (изомеризация, т.е. внутримолекулярные изменения)</p> <p>5.1. Рацемазы, эпимеразы 5.2. Цис-транс-изомеразы 5.3. Внутримолекулярные оксидоредуктазы</p> <p>6. Лигазы (синтегазы*) (ковалентное соединение между двумя молекулами с одновременным расщеплением АТФ)</p>
---	--

* Энзимы анаболических реакций, которые протекают без расщепления АТФ, называют синтазами.

мента (см. рис. 6.8) складываются над связанными субстратами, исключая воду. Лишь при этом формируется активный центр и делается возможным перенос фосфатной группы. По окончании катализа «открытая» конформация вновь восстанавливается и продукты реакции диссоциируют от фермента.

Помимо субстратспецифичности ферменты обладают **специфичностью действия**. Это значит, что биокатализатор катализирует лишь одну из большей частью многочисленных термодинамически возможных реакций превращений субстрата. Что касается работающих при этом механизмов, существует лишь относительно немного типов реакций, на основе которых и создана систематическая **номенклатура** ферментов (табл. 6.4).

Название фермента (для расщепляющих субстрат ферментов) выбирают таким образом, что окончание -аза добавляется к названию субстрата: например, протеиназа — для расщепляющих белок, амилаза — для гидролизующих крахмал (лат. *amylum*) и липаза — для расщепляющих жир (греч. *lipos*) ферментов. Кроме этого, в употреблении были и остаются исторически сложившиеся названия, как, например, пепсин, каталаза. Единая систематическая международная обязательная классификация и наименование всех известных энзимов были предложены Международной комиссией по ферментам (International Enzyme Commission); при этом каждый фермент получил свой классификационный номер (E.C.), которым он однозначно идентифицируется (см. табл. 6.4). Так как систематические наименования отчасти сильно усложнены, в употреблении помимо них остаются также более краткие тривиальные названия.

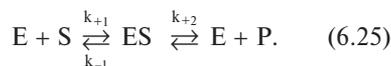
В то время как у ряда ферментов каталитически активен белок как таковой, другим требуются дополнительные вещества (**кофакторы**). Такими кофакторами могут быть ионы металлов (к примеру, Mg^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+} , Fe^{2+} , Fe^{3+} , Cu^{2+} , K^{+}), которые могут требоваться для закрепления субстрата на молекуле фермента или же могут участвовать в самой реакции в качестве каталитической группы. Если в качестве кофакторов требуются органические соединения,

то их называют **коэнзимами**. Если коэнзим соединен с белковой частью фермента так прочно, что отделяется от него лишь с трудом (например, не выделяется из комплекса с ферментом путем диализа), то его обозначают как **протестическую группу** (греч. *prosthotos* — добавленный). Так, например, в цитохромах гем ковалентно связан с белком (см. 6.4.6; 6.10.3.3). Весь комплекс фермента с кофактором обозначают как **холоэнзим**, а саму белковую компоненту (энзиматически неактивную) ферментов — как **апоэнзим**.

Если кофакторы (как, например, в окислительно-восстановительных реакциях) используются стехиометрически к субстрату, то их можно обозначить так же, как **косубстраты**.

6.1.6.3. Кинетика

Катализируемая ферментом реакция превращения субстрата в его продукт протекает согласно представленной на рис. 6.7 общей схеме. Для введения основных понятий кинетики ферментативных реакций реакцию можно представить в упрощенном виде



При этом k_{+1} , k_{-1} и k_{+2} означают константы скоростей отдельных частичных реакций (в обратных секундах). В упрощенной модели примем, что обратная реакция $E + P \rightarrow ES$ протекает пренебрежимо медленно ($k_{-2} \approx 0$) и распад комплекса энзим-субстрат (фермент-субстратного комплекса) (ES) на фермент + продукт (P) протекает намного медленнее, чем обратная реакция $ES \rightarrow E + S$ ($k_{+2} \ll k_{-1}$). Поэтому шагом, определяющим скорость всей реакции, будет превращение $ES \rightarrow E + P$, так как самая медленная частная реакция определяет и скорость общей реакции. Скорость превращения субстрата в его продукт при этих условиях задается уравнением

$$v = \frac{dP}{dt} = -\frac{dS}{dt} = k_{+2}[ES]. \quad (6.26)$$

Максимальная скорость будет достигаться, когда весь фермент присутствует в форме комплекса с субстратом:

$$v_{\max} = k_{+2}[E_{\text{tot}}]. \quad (6.27)$$

При скорости, равной половине максимальной ($1/2 v_{\max}$), в наличии имеется столько же свободного фермента, сколько и фермент-субстратного комплекса ES: $[ES] = [E]$. При равновесии формирование фермент-субстратного комплекса описывается выражением

$$\frac{d[ES]}{dt} = k_{+1}[E][S] - k_{-1}[ES] - k_{+2}[ES] = 0, \quad (6.28)$$

и таким образом, после преобразования, принимая, что $k_{+2} \ll k_{-1}$,

$$\frac{[E][S]}{[ES]} \approx \frac{k_{-1}}{k_{+1}}. \quad (6.29)$$

Отношение k_{-1}/k_{+1} называют **константой Михаэлиса — Ментен** (K_m). Она может быть определена как концентрация суб-

страта, при которой достигается $[ES] = [E]$ (см. выше). K_m , таким образом, указывает на концентрацию субстрата, при которой достигается точно половина максимальной скорости реакции.

Так как по графику зависимости v относительно $[S]$ (рис. 6.9, А) ни v_{\max} (и таким образом $1/2 v_{\max}$), ни соответствующую концентрацию субстрата нельзя определить с достаточной точностью, K_m лучше определять после линейной трансформации графика, представленного на рис. 6.9, А, что достигается отображением той же зависимости в обратных координатах ($1/v$ относительно $1/[S]$ — **диаграмма по Лайнвиверу — Бёрку**; рис. 6.9, В). Для данного фермента, данного субстрата и при данной температуре K_m есть константа и выражается она в моль \cdot л $^{-1}$. Значения K_m можно определить также и для кофакторов.

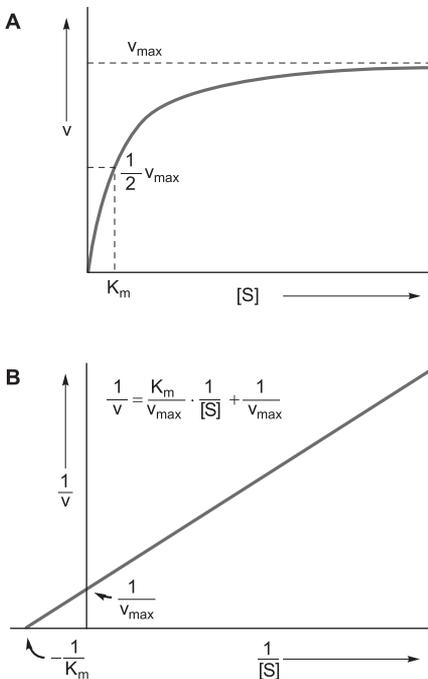


Рис. 6.9. Зависимость (А) скорости (v) от концентрации субстрата $[S]$ катализируемой ферментом реакции в соответствии с моделью Михаэлиса—Ментен (см. уравнения 6.25 и 6.26) (по Lineweaver — Burk). В — v_{\max} и K_m можно точнее определить после построения графика в обратных координатах

6.1.6.4. Влияние среды на активность ферментов

Ферментативная активность определяется в значительной степени температурой, значением pH и ионным составом среды. Эти факторы оказывают воздействие на структуру белка-фермента. Зависимость скорости реакции от температуры имеет вид кривой с оптимумом (рис. 6.10). Оптимум действия различается для отдельных ферментов и часто лежит между 30 и 50 °С. До достижения оптимума скорость реакции удваивается или утраивается при повышении температуры на каждые 10 °С. Соотношение между скоростями реакции v_{T+10}/v_T называется **значением Q_{10}** . Для катализируемых ферментами реакций значение $Q_{10} = 2-3$. При температурах выше оптимума в большинстве случаев активность очень быстро падает, что объясняется термической денатурацией белка-фермента; из-за сильного возрастания энтропии денатурация оказывается более предпочтительной реакцией. Отдельные ферменты очень термостабильны. Так, например, рибонуклеаза и пероксидаза могут выдерживать даже кипячение. Замораживание переносится большинством ферментов без вреда, по этой причине растворы ферментов обычно хранят в замороженном состоянии.



Рис. 6.10. Зависимость скорости (v) от температуры некатализируемой (или катализируемой небелковым катализатором) и катализируемой ферментом химической реакции (по E. Libbert). Температурные оптимумы большинства ферментов лежат между 30 и 50°C

Часто в связывании, в каталитическом превращении субстрата или в построении конформации белка-фермента задействованы ионизируемые группы субстрата или фермента¹. Тогда активность фермента зависит от значения pH окружающей среды. Зависимость ферментативной активности от pH может быть ярко выражена, а pH-оптимумы различных ферментов или для одного фермента, но для разных субстратов, могут лежать при весьма различных значениях pH.

Так, например, H^+ -АТФаза плазмалеммы имеет pH-оптимум 6,5, аргиназа для аргинина — pH-оптимум 9,7; фумараза имеет два pH-оптимума: с фумаратом в качестве субстрата — 6,5, а с малатом — 8,5; кислые фосфатазы обладают оптимумом pH в районе 5. В широкой области значений pH активность остается неизменной, например у инвертазы, которая расщепляет электрически нейтральный субстрат (сахароза) и для которой известны как внеклеточные, так и внутриклеточные изозимы (см. 6.8.4.)

Так как многочисленные ферменты клетки имеют различные pH-оптимумы и в отдельных компартментах значения pH различаются, изменения значений pH в

¹ В белках обычно представлены ионизируемые группы, способные обратимо присоединять ионы H^+ : $-COOH$, $-NH_2$ и др. Степень ионизации зависит от концентрации H^+ в растворе, т.е. от pH. — *Примеч. ред.*

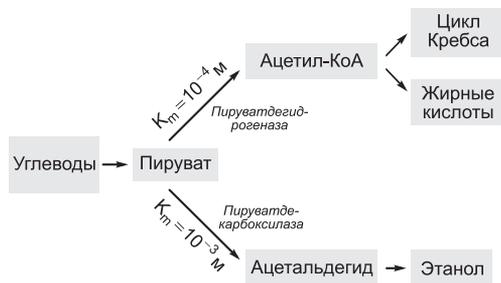


Рис. 6.11. Направление потоков метаболитов при разветвлении обмена веществ зависит от концентрации общего субстрата и значения K_m конкурирующих ферментов в точке разветвления (по E. Libbert).

Чем ниже концентрация субстрата, тем более предпочтительно протекает реакция через путь, катализируемый ферментом с наиболее низким значением K_m . Как пример представлен метаболизм пирувата за счет действия пируватдегидрогеназы или пируватдекарбоксилазы

клетке существенно влияют на обмен веществ. Ионный потенциал («ионная сила») также может влиять на белки-ферменты. Ионный потенциал оказывает влияние в числе прочего на конформацию ферментов через их степень гидратации.

В конце концов активность фермента прямо зависит также от концентрации субстрата и, если фермент работает в комплексе с отделяемым кофактором, — от концентрации кофактора (см. рис. 6.9). При разветвлениях путей метаболизма от концентрации общего субстрата может зависеть, какое направление будет предпочтительным. При ограниченном количестве субстрата будет преимущественно работать тот фермент, который имеет более низкую константу Михаэлиса — Ментен.

У организмов, которые способны к спиртовому брожению (например, дрожжей), пируват может либо декарбоксилироваться пируватдекарбоксилазой с образованием ацетальдегида, либо за счет действия пируватдегидрогеназы окислительно декарбоксилироваться. При низких концентрациях пирувата из-за более низкого значения константы Михаэлиса — Ментен пируватдегидрогеназы протекает преимущественно образование ацетил-коэнзима А, в то время как при более высоких концентрациях пирувата на первый план выступает образование ацетата (рис. 6.11).