

Ніжинський державний університет  
імені Миколи Гоголя

**Кучменко О. Б.**

**БІОХІМІЯ РОСЛИН.  
МЕТАБОЛІЧНИЙ АТЛАС  
(в схемах і таблицях)**

*Навчально-методичний посібник*

Ніжин – 2020

УДК 577.1:573.4](072)

К88

Рекомендовано Вченою радою  
Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя  
(НДУ ім. М. Гоголя)  
Протокол № 10 від 27.02.2020 р.

**Рецензенти:**

*Данченко О. О.* – професор кафедри ХТ та ГРС Таврійського державного агротехнологічного університету імені Дмитра Моторного, доктор сільськогосподарських наук;

*Гавій В. М.* – доцент кафедри біології Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя, кандидат біологічних наук

**Кучменко О. Б.**

К95 Біохімія рослин. Метаболічний атлас (в схемах і таблицях): навч.-метод. посібн. Ніжин: НДУ ім. Миколи Гоголя, 2020. 170 с.

В навчально-методичному посібнику наведені відомості про рослинну клітину, механізми фотосинтетичних процесів, синтез АТФ, біологічне окислення, механізми фотосинтетичної асиміляції CO<sub>2</sub>, фотодихання, надходження CO<sub>2</sub> в клітину, особливості C<sub>3</sub>-, C<sub>4</sub>-, САМ-метаболізму, обмін вуглеводів, амінокислот, ліпідів та білків, механізми асиміляції нітрату, симбіотичної азотфіксації, метаболізм сірковмісних сполук, транспорт фотоасимілятів, біосинтез вторинних метаболітів, механізми регуляції клітинних функцій та сигналювання. Матеріал у даному посібнику викладено у вигляді схем і таблиць, що значно полегшить засвоєння матеріалу, самостійну роботу з ним. Навчально-методичний посібник адресовано студентам біологічних та фармацевтичних спеціальностей, а також біологам, хімікам, агрономам, фармацевтам та спеціалістам суміжних спеціальностей.

**УДК 577.1:573.4](072)**

© О. Б. Кучменко, 2020

© НДУ ім. М. Гоголя, 2020

## ЗМІСТ

Вступ.....	4
1. Рослинна клітина.....	5
2. Фотосинтез.....	10
3. Синтез АТФ.....	21
4. Біологічне окислення.....	23
5. Фотосинтетична асиміляція CO <sub>2</sub> .....	30
6. Фотодихання.....	36
7. Надходження CO <sub>2</sub> до клітин. C <sub>3</sub> -, C <sub>4</sub> -, САМ-метаболізм.....	40
8. Обмін вуглеводів.....	49
9. Асиміляція нітратів.....	63
10. Обмін амінокислот.....	67
11. Симбіотична азотфіксація.....	76
12. Метаболізм сірковмісних сполук.....	80
13. Транспорт фотоасимілятів.....	86
14. Обмін білків.....	88
15. Обмін ліпідів.....	101
16. Вторинні метаболіти.....	117
17. Регуляція клітинних функцій та механізми сигналювання..	140
Додаток 1. Деякі гербіциди та механізми їх дії.....	156
Контрольні запитання.....	158
Завдання.....	160
Література.....	170

## ВСТУП

Метаболізм – це сукупність біохімічних процесів, які відбуваються в організмі (перетворення білків, ліпідів, вуглеводів, нуклеїнових кислот та інших сполук). Метаболічні процеси поділяються на катаболічні та анаболічні, які тісно пов'язані між собою.

Вивчення метаболічних процесів в організмі, їх взаємозв'язків та механізмів регуляції потребує наочних засобів. Схематичні зображення складних біохімічних процесів дозволяють всебічно охопити механізми їх протікання та регуляції, їх взаємозв'язки між собою. Наявність схематичних зображень біохімічних процесів значно полегшує викладання дисциплін біологічного напрямку, сприйняття та засвоєння навчального матеріалу студентами.

Даний навчально-методичний посібник укладено відповідно до навчальної програми дисципліни «Біохімія рослин». В нього увійшли деякі таблиці із підручників, монографій, статей (Хелдт Г.-В. Биохимия растений; Кретович В. Л. Биохимия растений та ін.) в модифікації автора, а також власні розробки автора.

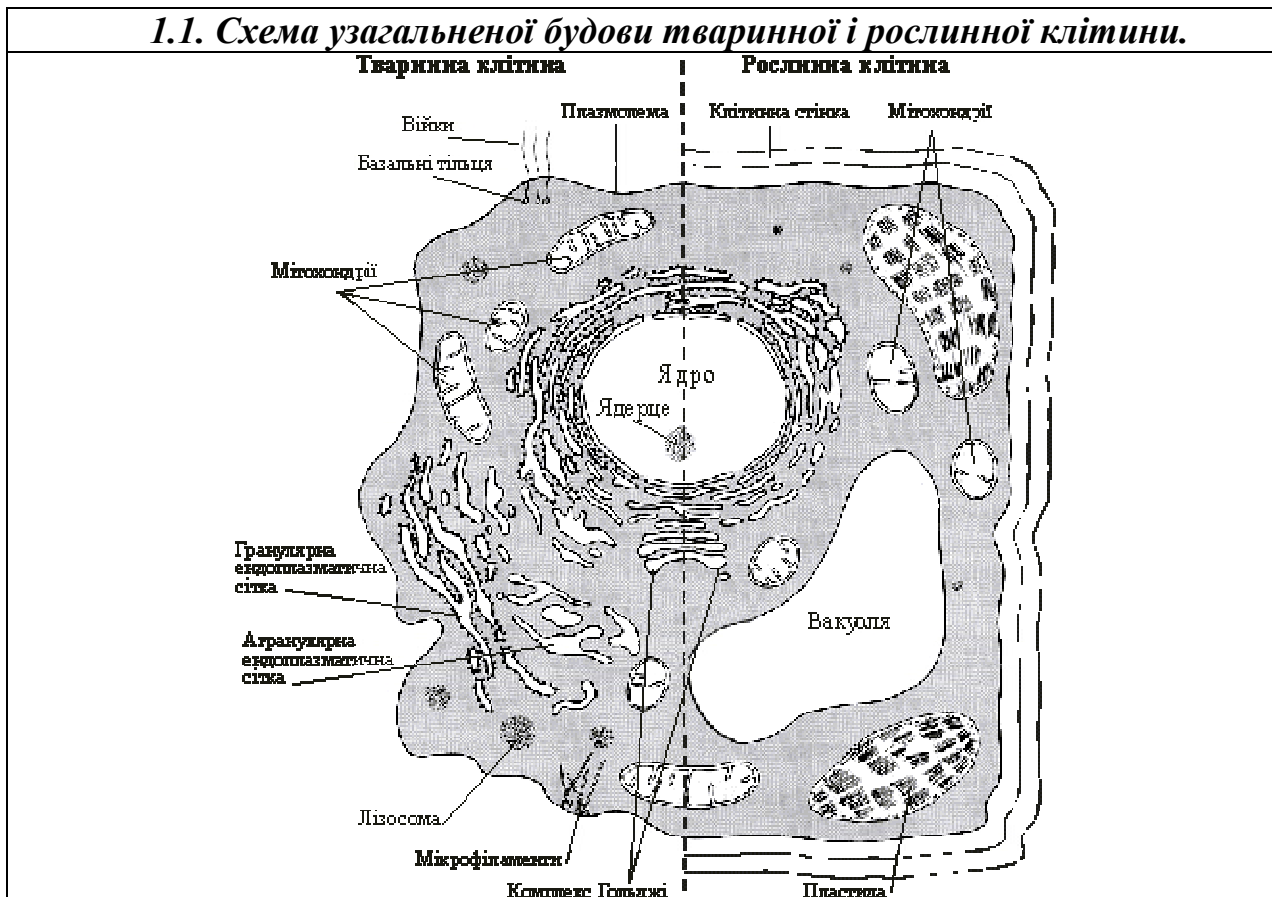
Навчально-методичний посібник складається з 17 розділів, де у вигляді схем та таблиць представлено інформацію про рослинну клітину, механізми фотосинтетичних процесів, синтез АТФ, біологічне окислення, механізми фотосинтетичної асиміляції  $\text{CO}_2$ , фотодихання, надходження  $\text{CO}_2$  в клітину, особливості  $\text{C}_3$ -,  $\text{C}_4$ -, САМ-метаболізму, обмін вуглеводів, амінокислот, ліпідів та білків, механізми асиміляції нітрату, симбіотичної азотфіксації, метаболізм сірковмісних сполук, транспорт фотоасимілятів, біосинтез вторинних метаболітів, механізми регуляції клітинних функцій та сигналювання.

Навчально-методичний посібник є не тільки гарним доповненням на лекційних заняттях, але й посібником при самостійному вивченні основних положень біохімії рослинного організму.

Навчально-методичний посібник адресовано студентам біологічних та фармацевтичних спеціальностей, а також біологам, хімікам, агрономам, фармацевтам та спеціалістам суміжних спеціальностей.

# 1. Рослинна клітина

## 1.1. Схема узагальненої будови тваринної і рослинної клітини.



**Цитозоль** (3 % від загального об'єму клітини): внутрішньоклітинний метаболізм, синтез сахарози.  
**Ядро** (0,3 % від загального об'єму клітини): зберігання генетичної інформації, місце синтезу нуклеїнових кислот (реплікація, транскрипція).

**Мітохондрії** (0,5 % від загального об'єму клітини): дихання клітини.

**Хлоропласти** (16 % від загального об'єму клітини): фотосинтез, синтез ліпідів і крохмалю.

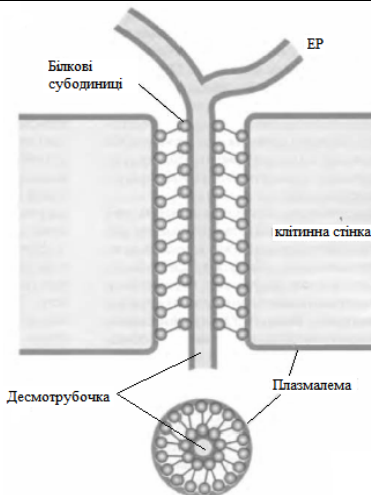
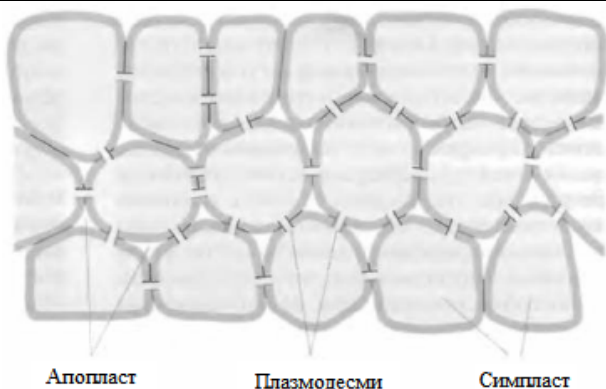
**Ендоплазматичний ретикулум**: депо  $Ca^{2+}$ , синтез і транспорт білків у вакуоль, експорт білків із клітини.

**Апарат Гольджі**: модифікація, сортування і транспорт білків у вакуоль, експорт білків із клітини.

**Пероксисоми**: метаболічні реакції з утворенням і розпадом активних форм кисню.

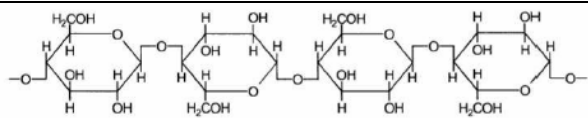
**Олеосоми**: запасання три(0,3 % від загального об'єму клітини): ацилгліцеридів.

**Вакуоль** (79 % від загального об'єму клітини): підтримання тургору клітини, накопичення запасних і токсичних речовин.

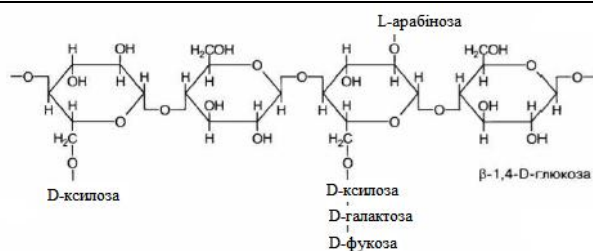


Будова плазмодесми

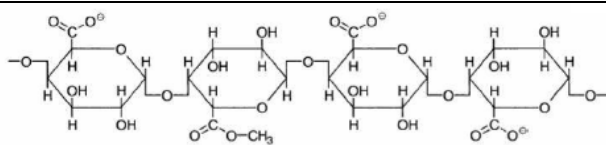
## 1.2. Клітинна стінка



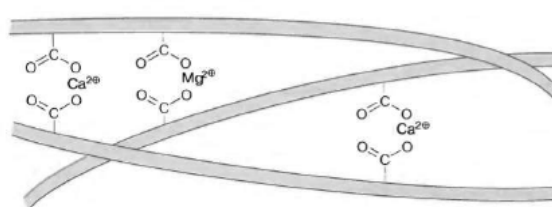
$\beta$ -1,4-D-глюкан (целюлоза)



Ксилоглікан (геміцелюлоза)

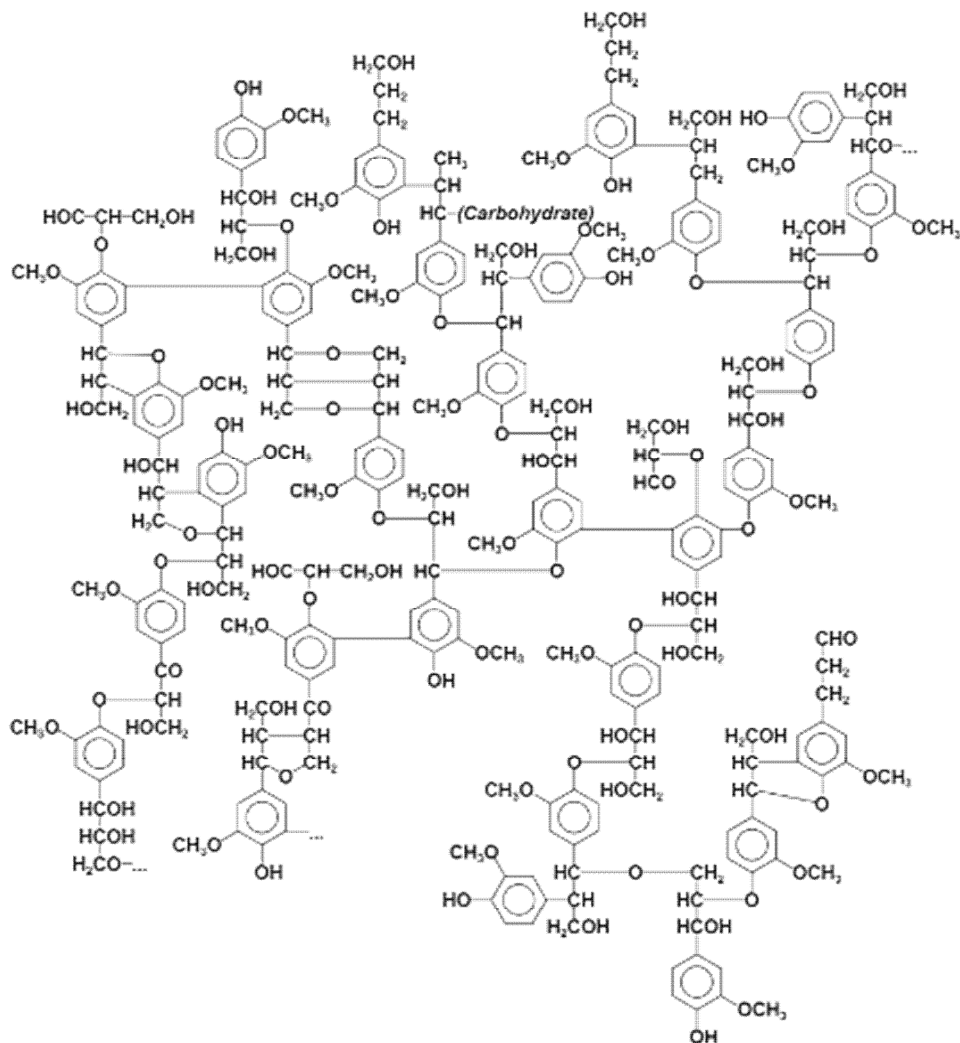


Полі- $\beta$ -1,4-D-галактуранова кислота  
(основна структурна одиниця пектину)

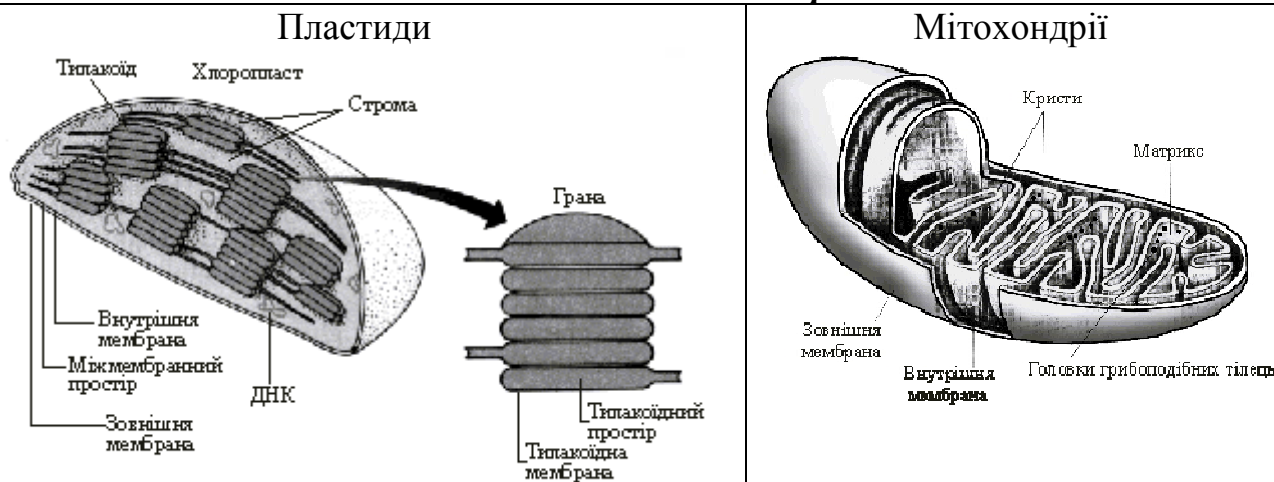


Зшивання окремих макромолекул  
полігалактуранових кислот іонами  $\text{Ca}^{2+}$  і  
 $\text{Mg}^{2+}$

## Лігнін



### 1.3. Пластиди і мітохондрії



#### Розмір геномів рослин і людини

	<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Zea mays</i>	<i>Vicia faba</i>	<i>Homo sapiens</i>
	Кількість пар основ в одній копії			
Ядро	$7 \times 10^7$	$390 \times 10^7$	$1450 \times 10^7$	$280 \times 10^7$
Пластиди	$156 \times 10^3$	$136 \times 10^3$	$120 \times 10^3$	-
Мітохондрії	$370 \times 10^3$	$570 \times 10^3$	$290 \times 10^3$	$17 \times 10^3$

#### Кількість хромосом

	n (плоїдність) / m (кількість хромосом в залози/рид наборі)
<b>Дводольні:</b>	
<i>Arabidopsis thaliana</i> (резуховидка)	2/5
<i>Vicia faba</i> (боби)	2/6
<i>Glycine max</i> (соя)	2/20
<i>Brassica napus</i> (рапс)	2/19
<i>Beta vulgaris</i> (цукровий буряк)	6/19
<i>Solanum tuberosum</i> (картопля)	4/12
<i>Nicotiana tabacum</i> (тютюн)	4/12
<b>Ододольні:</b>	
<i>Zea mays</i> (кукурудза)	2/10
<i>Hordeum vulgare</i> (ячмінь)	2/7
<i>Triticum aestivum</i> (пшениця)	6/7
<i>Oryza sativa</i> (рис)	2/12

#### Гени, ідентифіковані в геномі мітохондрій вищих рослин

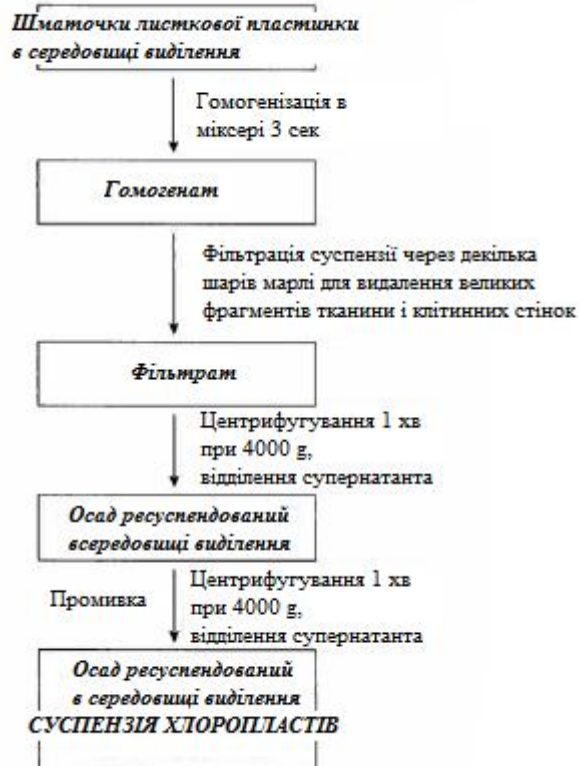
Апарат трансляції	5S, 18S, 26S рРНК 10 рибосомних білків 16 тРНК
НАДН-дегідрогеназа	9 субодиниць
Сукцинатдегідрогеназа	1-3 субодиниці
Цитохром-b/c <sub>1</sub> -комплекс	1 субодиниці
Цитохром-a/a <sub>3</sub> -комплекс	3 субодиниці
F-АТФ-синтаза	4 субодиниці
Біогенез цитохрома c	> 3 генів
Консервативна відкрита рамка зчитування з невідомим продуктом	> 10 генів

## Гени, ідентифіковані в геномі пластид рослин (на прикладі кукурудзи)

Фотосинтетичний апарат	RubisCO, велика субодиниця F-АТФ-синтаза, субодиниці $\alpha$ , $\beta$ , $\epsilon$ F-АТФ-синтаза, субодиниці I, II, III Фотосистема I, субодиниці $A_1$ , $A_2$ Фотосистема II, субодиниці $D_1$ , $D_2$ Фотосистема II, субодиниці цит.b559, I-білок, 10P <sub>i</sub> , G Цитохром-b <sub>6</sub> /f-комплекс: цит. F, цит. B <sub>6</sub> , субодиниця IV НАДН-дегідрогеназа: субодиниці 1, 2, 3, 4 НАДН-дегідрогеназа: субодиниці ND4L, 5
Синтез білка	16S, 23S, 4.5S, 5S рРНК тРНК (30 генів) 30S-рибосомні білки 2, 3, 4, 7, 8, 11 30S-рибосомні білки 12, 14, 15, 16, 818, 19 50S-рибосомні білки 2, 14, 16, 7, 20, 22 50S-рибосомні білки 23, 33, 36
Транскрипція генів	Фактор ініціації 1 РНК-полімераза $\alpha$ , $\beta$ , $\beta'$ SSB – білок, що зв'язує залози риди8ни ДНК

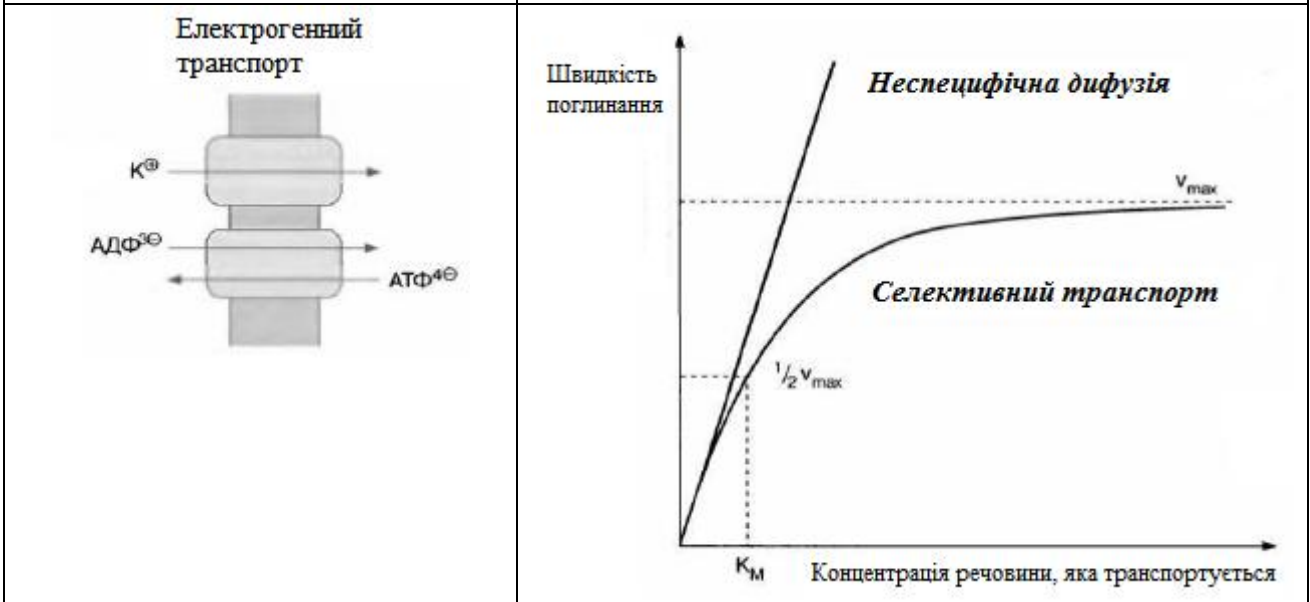
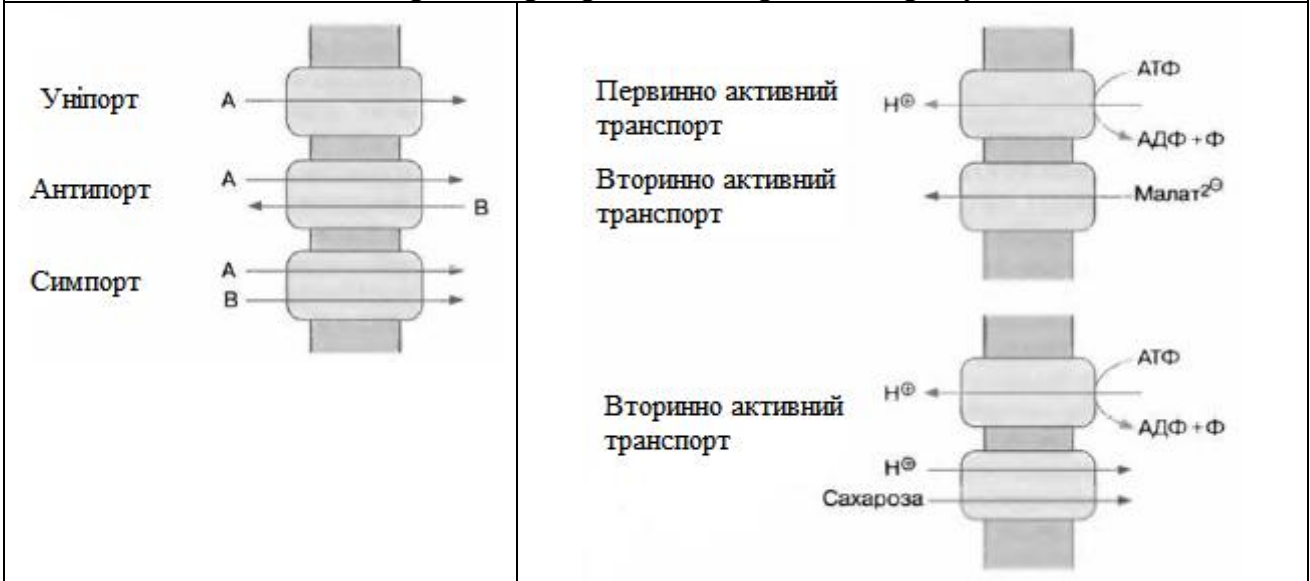
### 1.4. Схема виділення хлоропластів із листків

*Всі операції проводяться при температурі 0С*

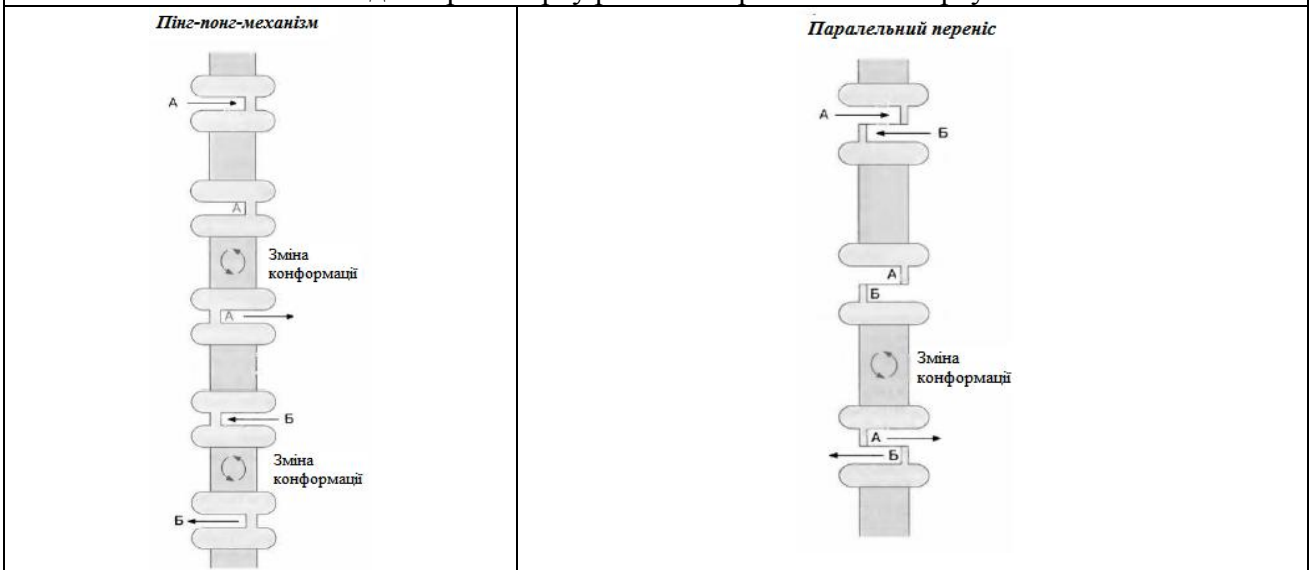




## 1.5. Транспорт речовин через мембрану

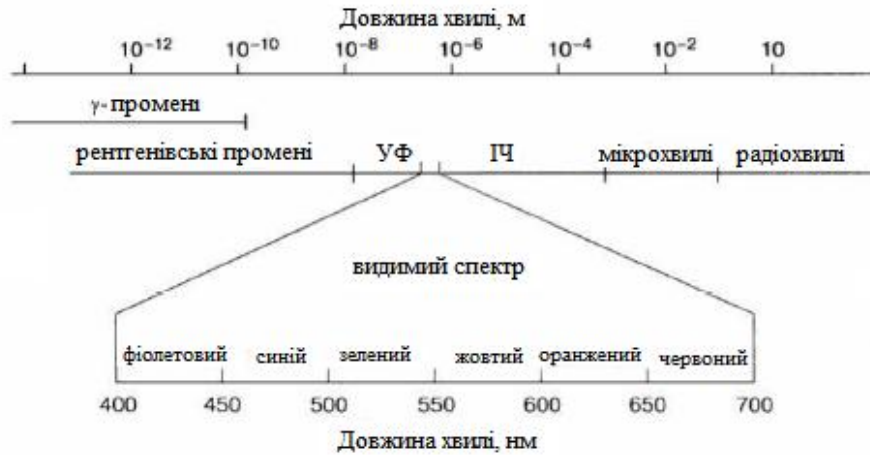


### Моделі транспорту речовин в режимі антипорту



## 2. Фотосинтез

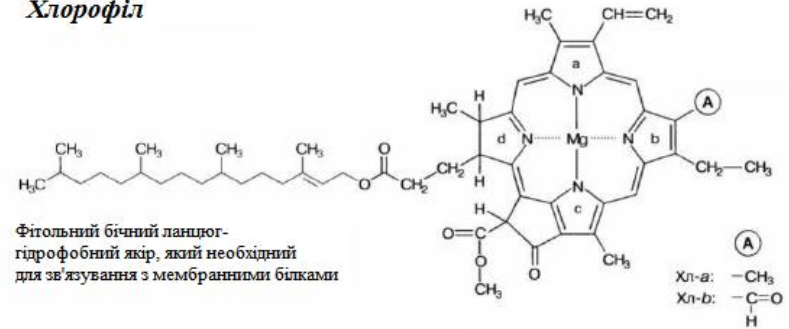
### 2.1. Використання енергії сонячного світла. Хромофори і пігменти



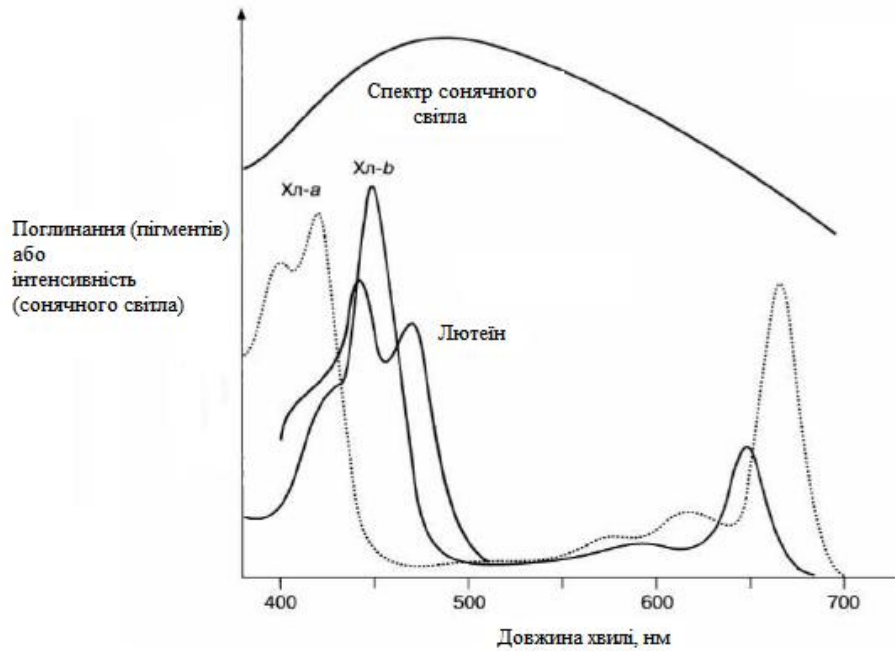
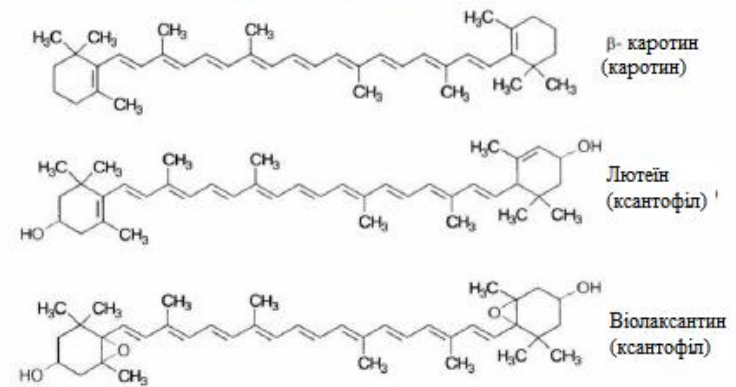
Вміст енергії для фотонів різних довжин хвиль

Довжина хвилі, нм	Колір	Вміст енергії, кДж/моль фотонів
700	червоний	170
650	червоно-оранжевий	183
600	жовтий	199
500	синьо-зелений	238
440	Синій	271
400	фіолетовий	298

#### Хлорофіл

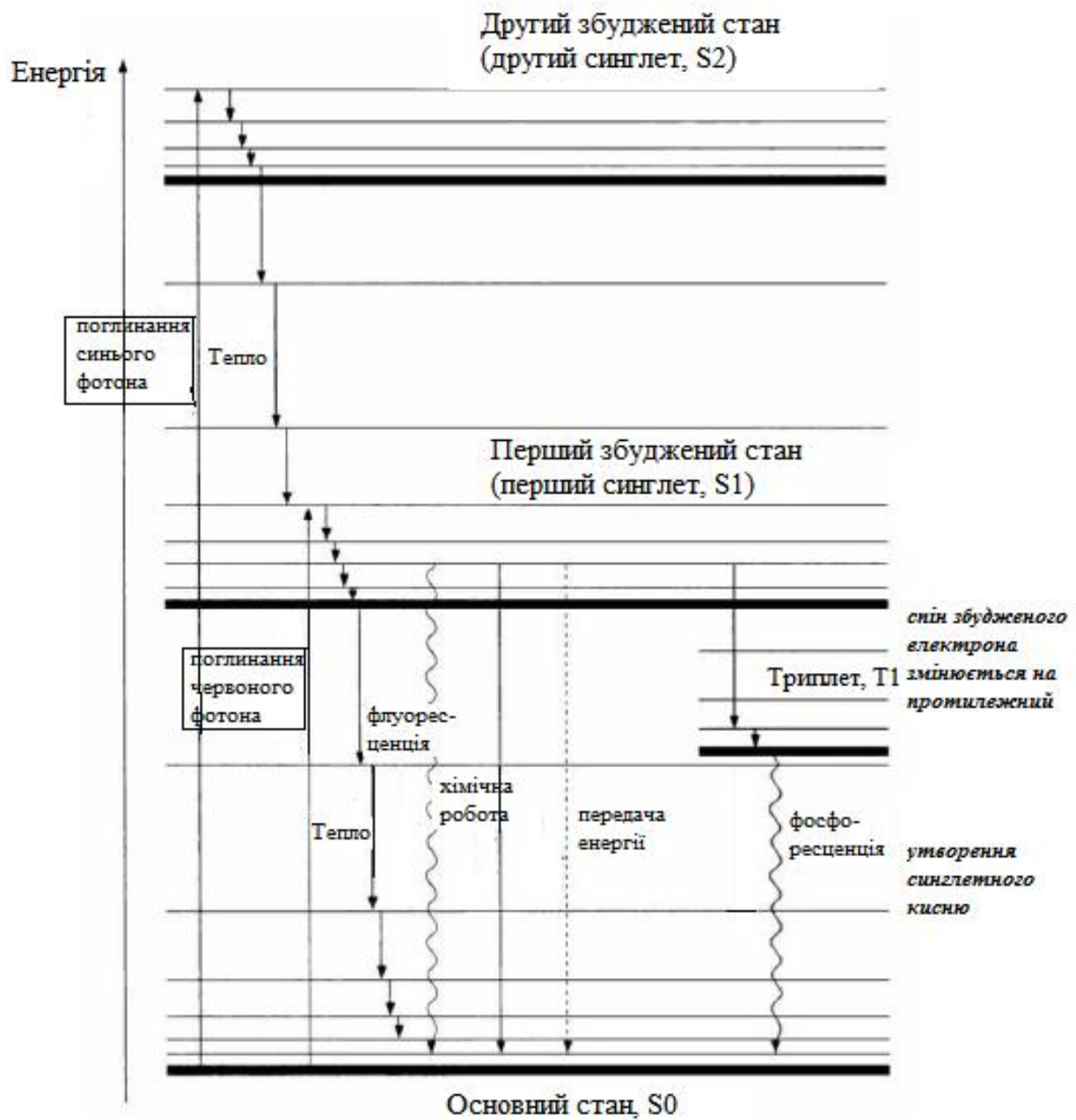


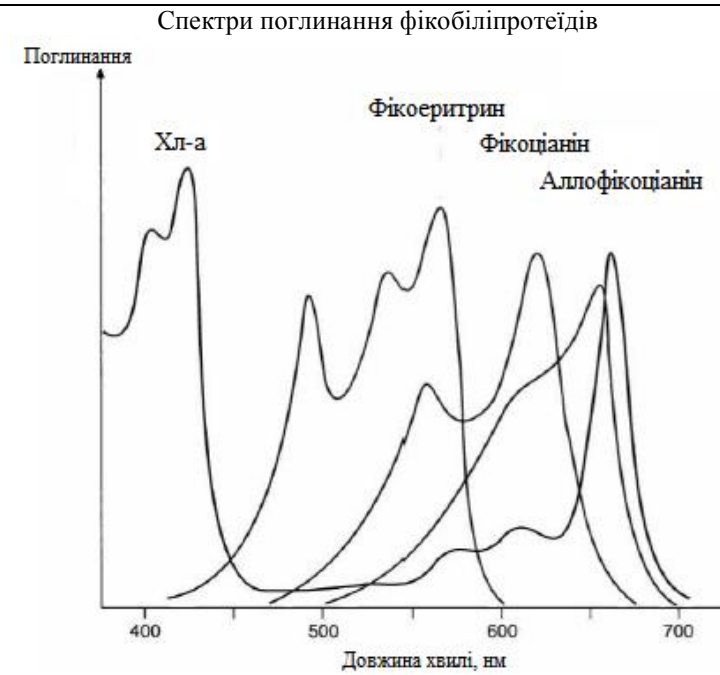
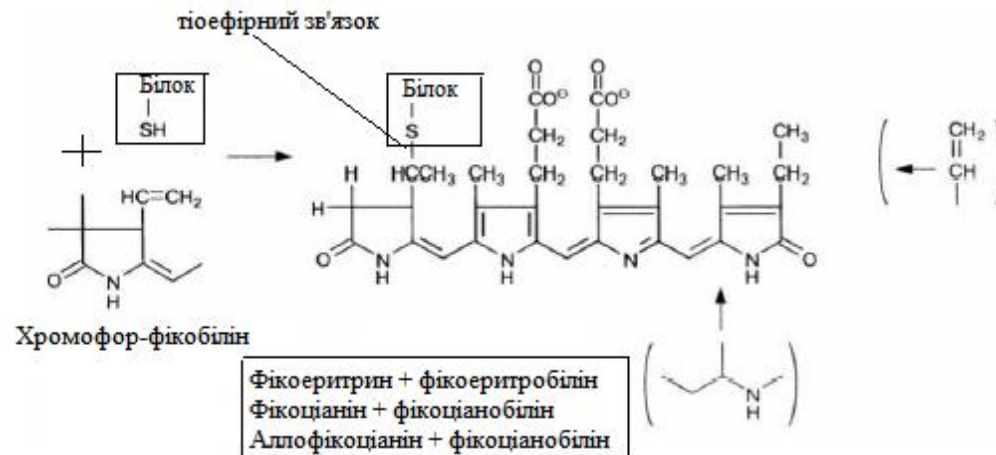
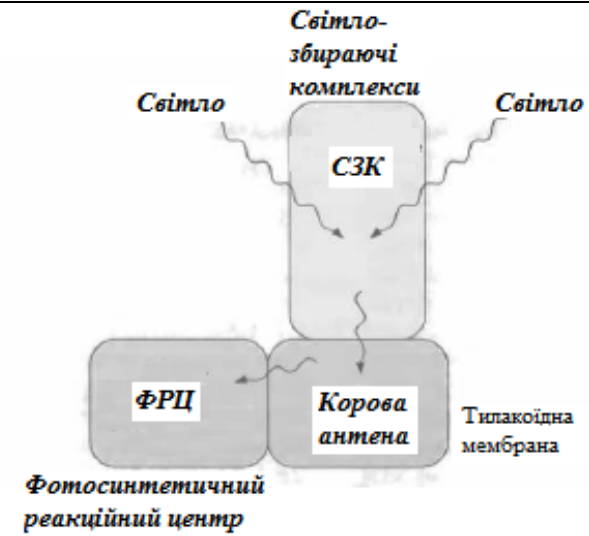
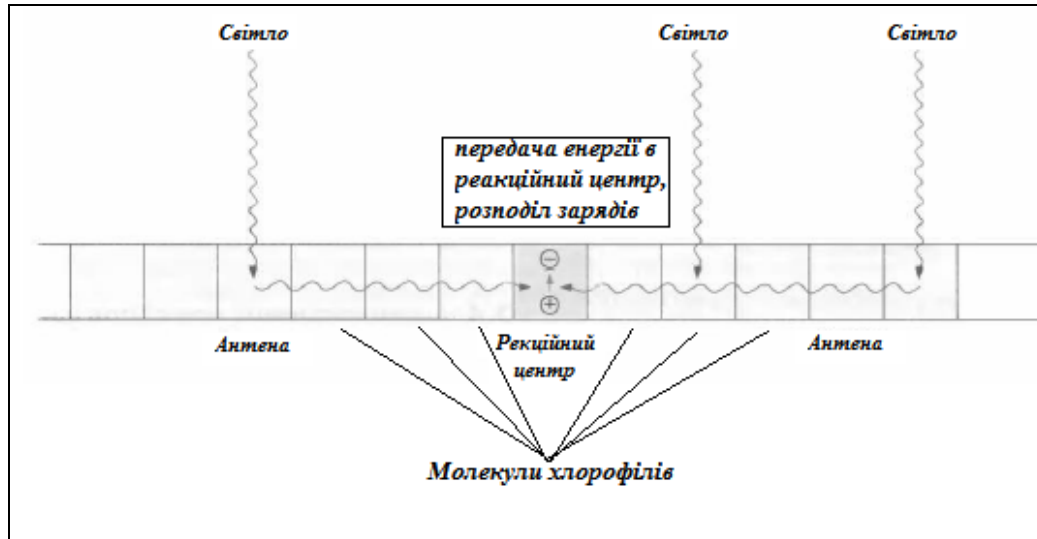
#### Каротиноїди



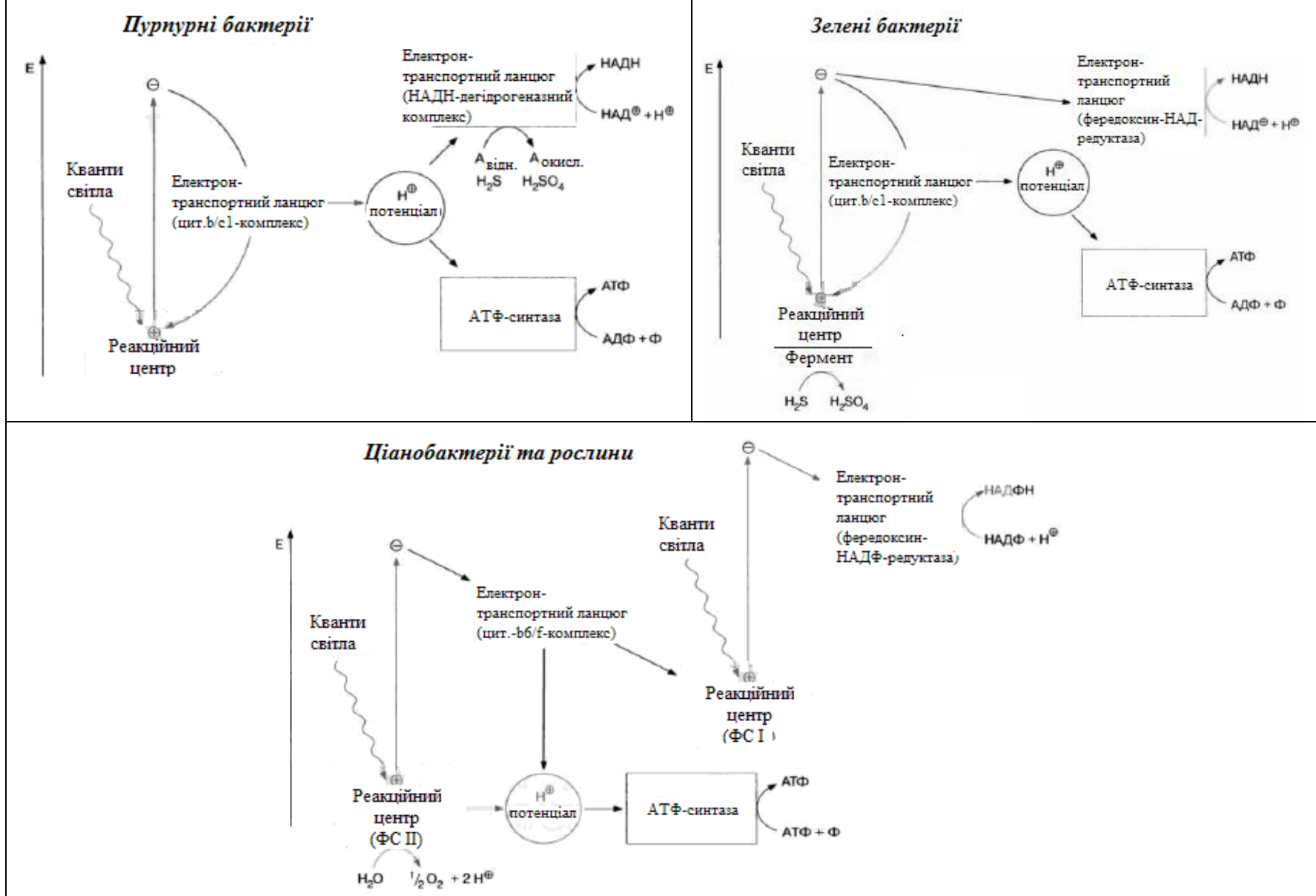
## 2.2. Схема збуджених станів хлорофілу-а та його повернення в основний стан

(збуджені стани, що відповідають двом основним максимумам поглинання хлорофілів)





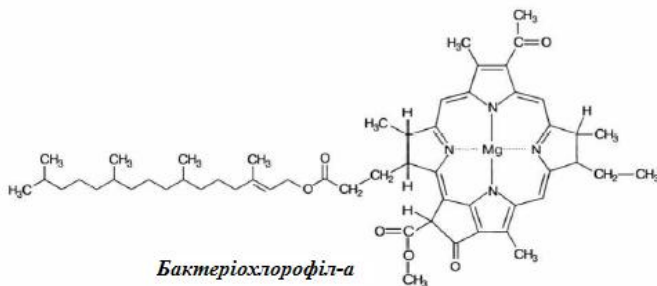
### 2.3. Транспорт електронів в процесі фотосинтезу



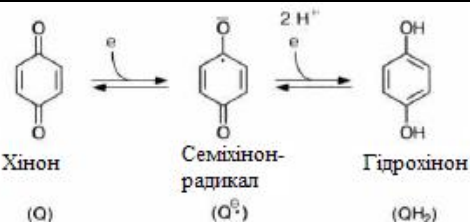
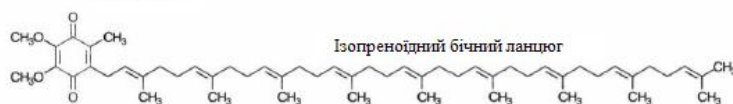
## 2.4. Будова та функціонування реакційного центру у пурпурних бактерій

Склад реакційного центру  
*Rhodobacter sphaeroides* (P<sub>870</sub>)

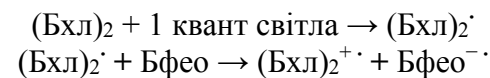
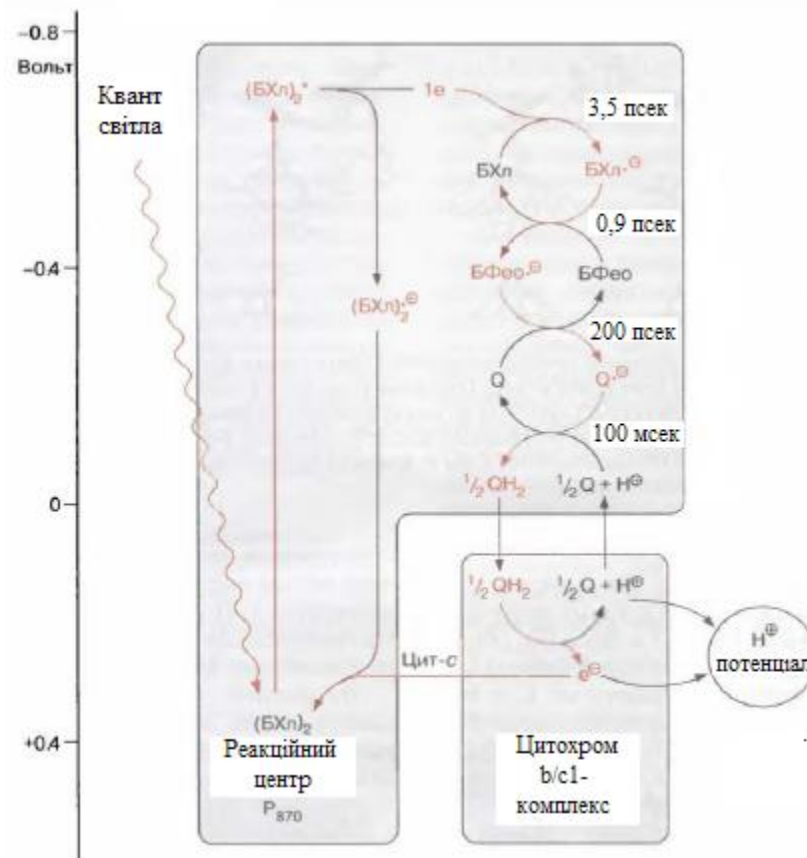
	Молекулярна маса
1 субодиниця L	21 кДа
1 субодиниця M	24 кДа
1 субодиниця H	28 кДа
4 бактеріохлорофіла- <i>a</i>	
2 бактеріофеофітина- <i>a</i>	
2 убіхінона	
1 білок, що містить негемінове залізо	
1 каротиноїд	



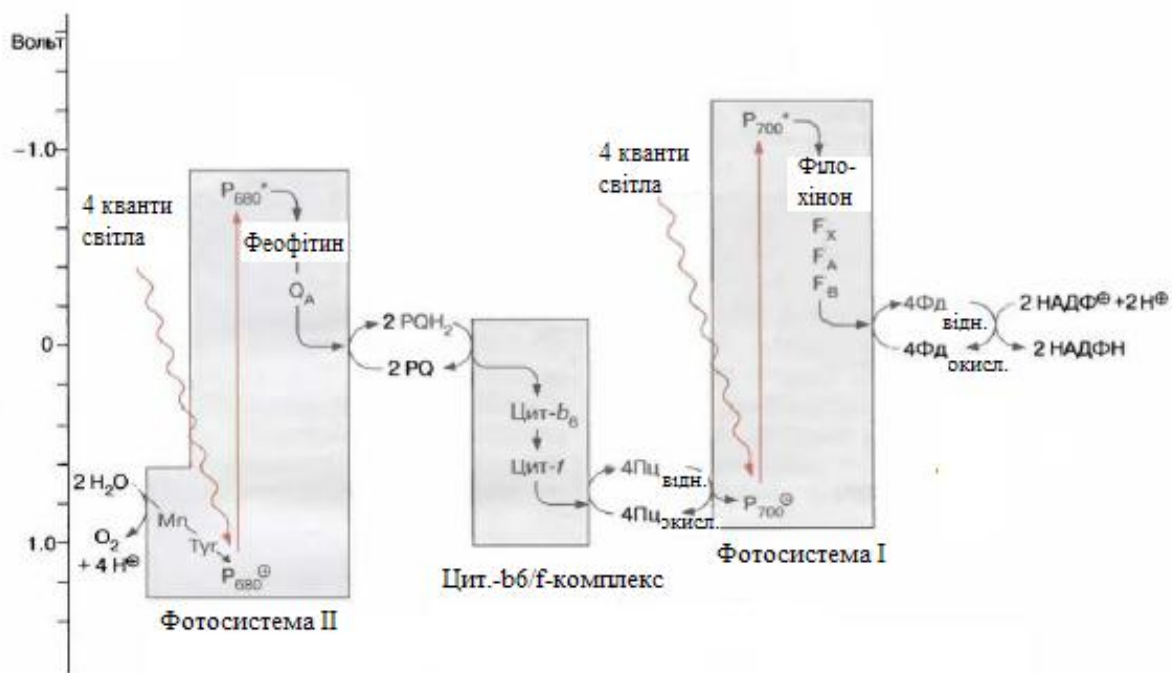
Убіхінон



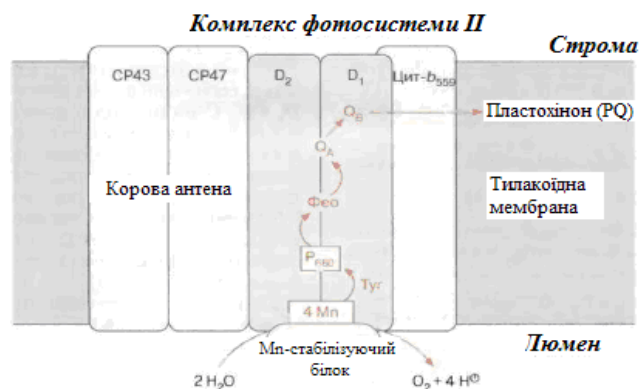
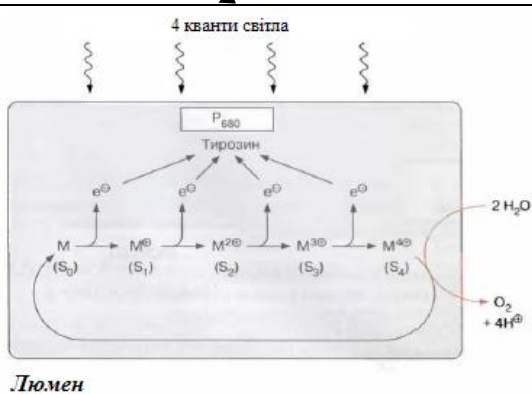
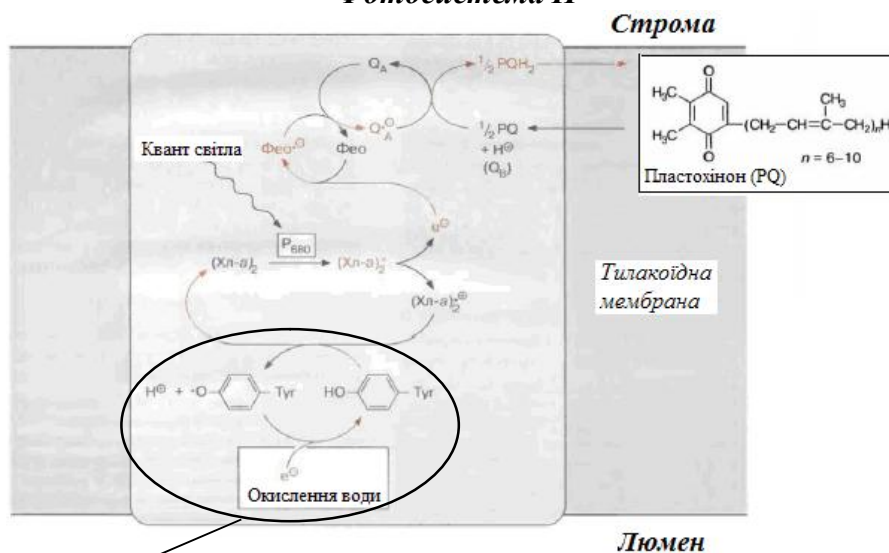
Циклічний транспорт електронів в процесі фотосинтезу у *Rhodobacter sphaeroides*

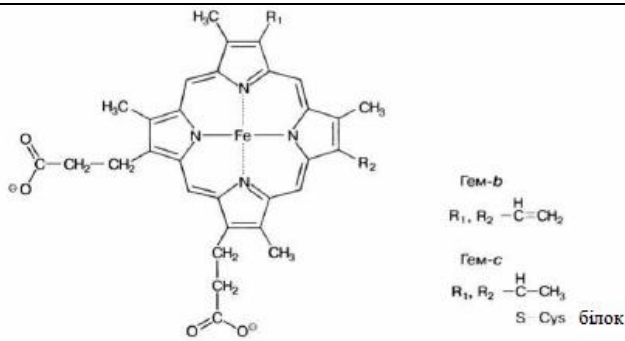


## 2.5. Нециклічний транспорт електронів у рослин

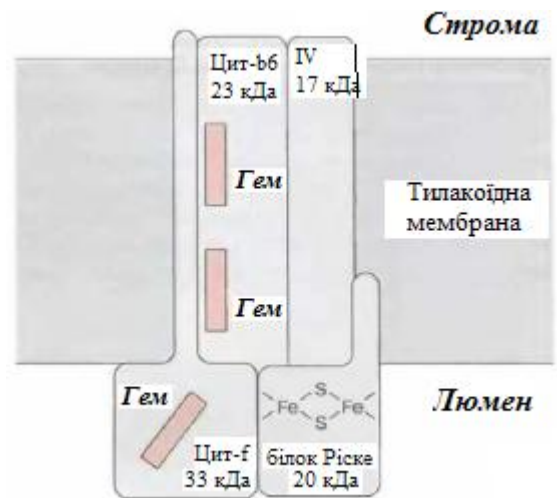


### Фотосистема II

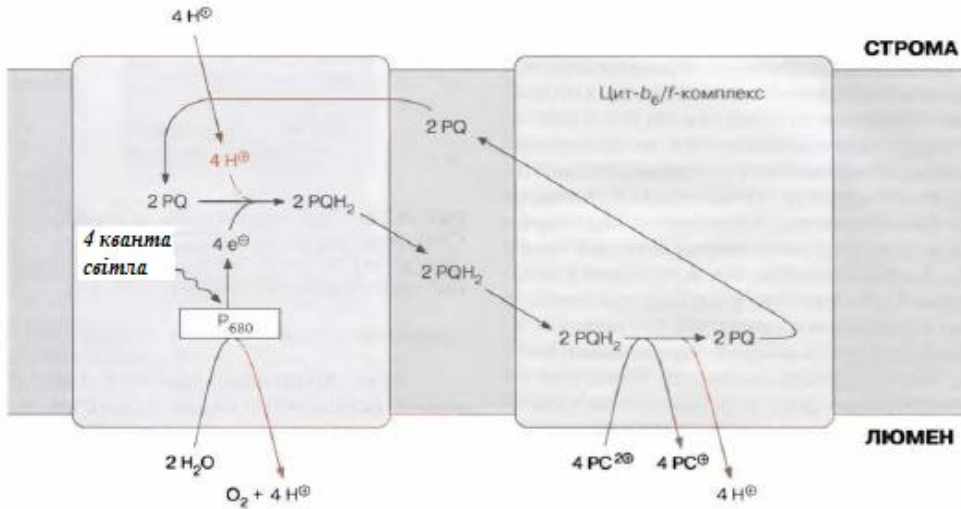




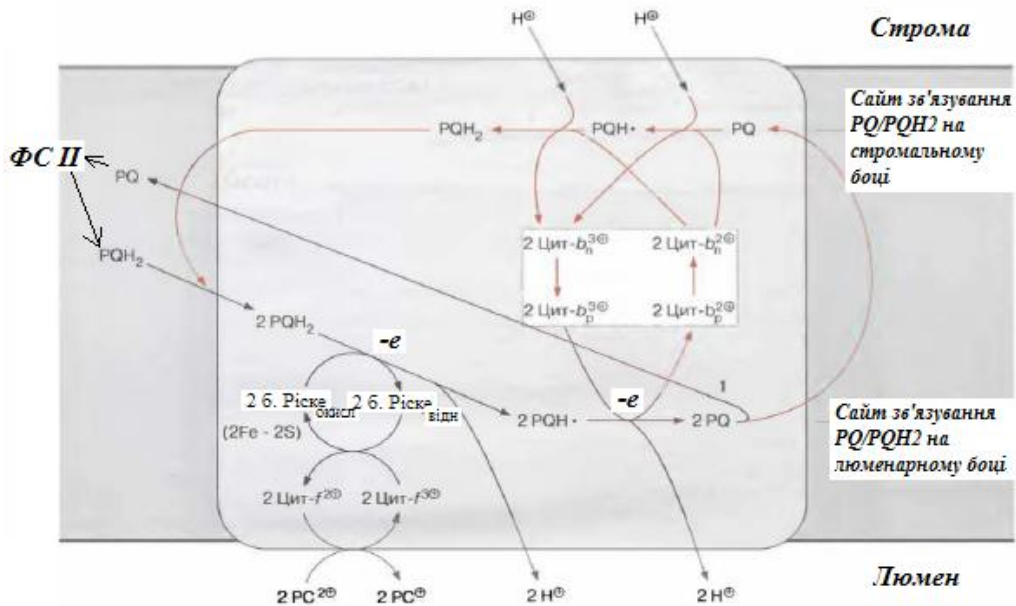
Структура цитохром-*b*<sub>6</sub>/*f*-комплексу



Протонний транспорт спряжений з транспортом електронів в ФС II і цит.-*b*<sub>6</sub>/*f*-комплексі за відсутності *Q*-циклу

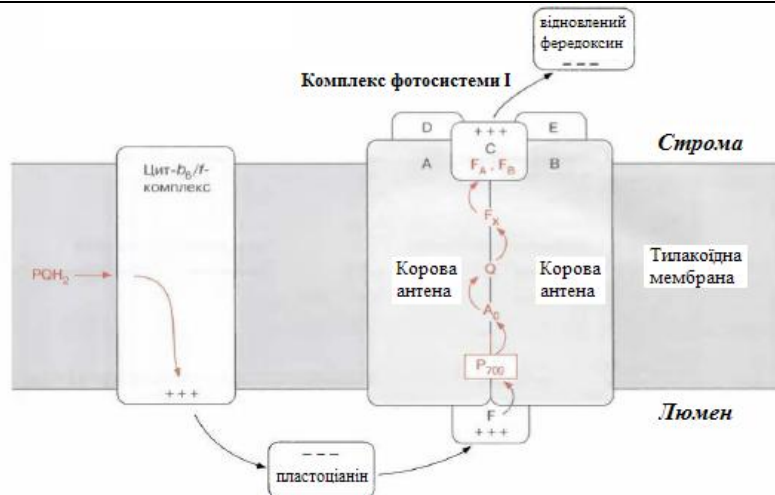
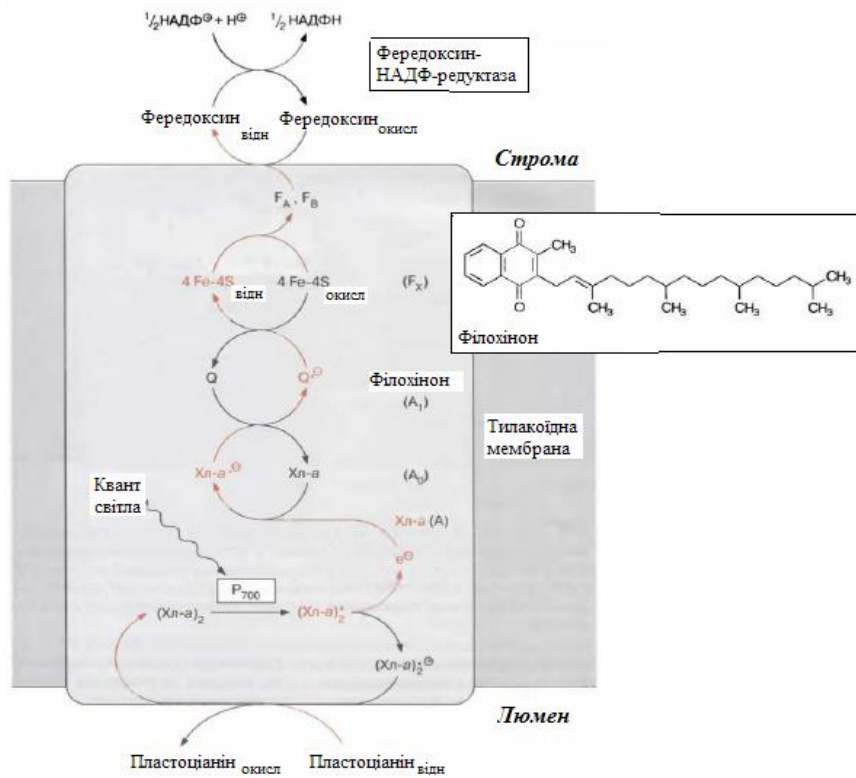


Кількість протонів, яке вивільнюється із цит.-*b*<sub>6</sub>/*f*-комплексу в люмен, подвоюється в результаті *Q*-циклу

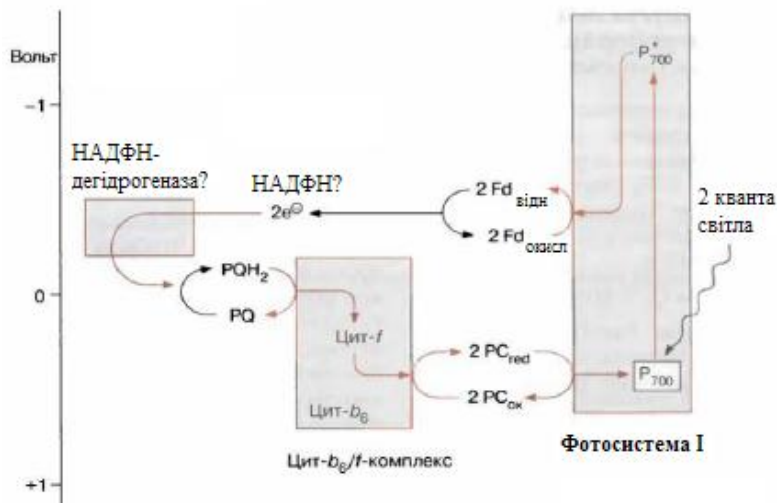




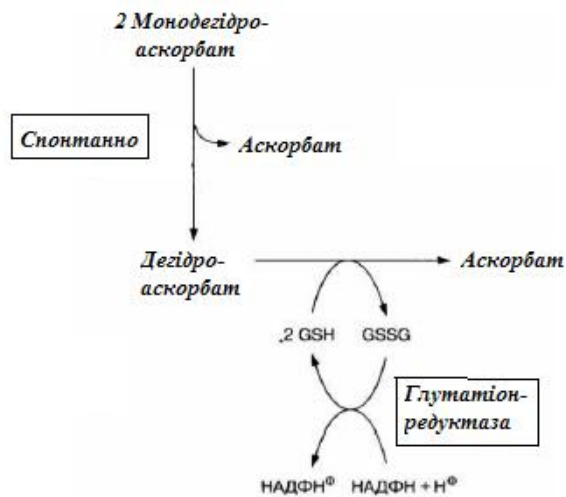
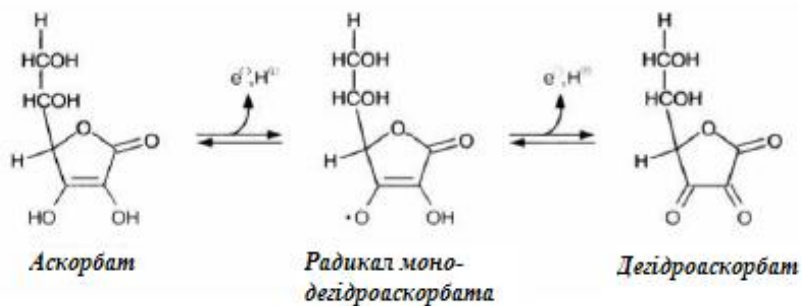
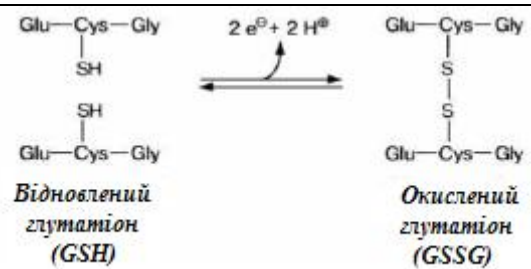
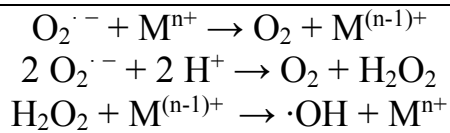
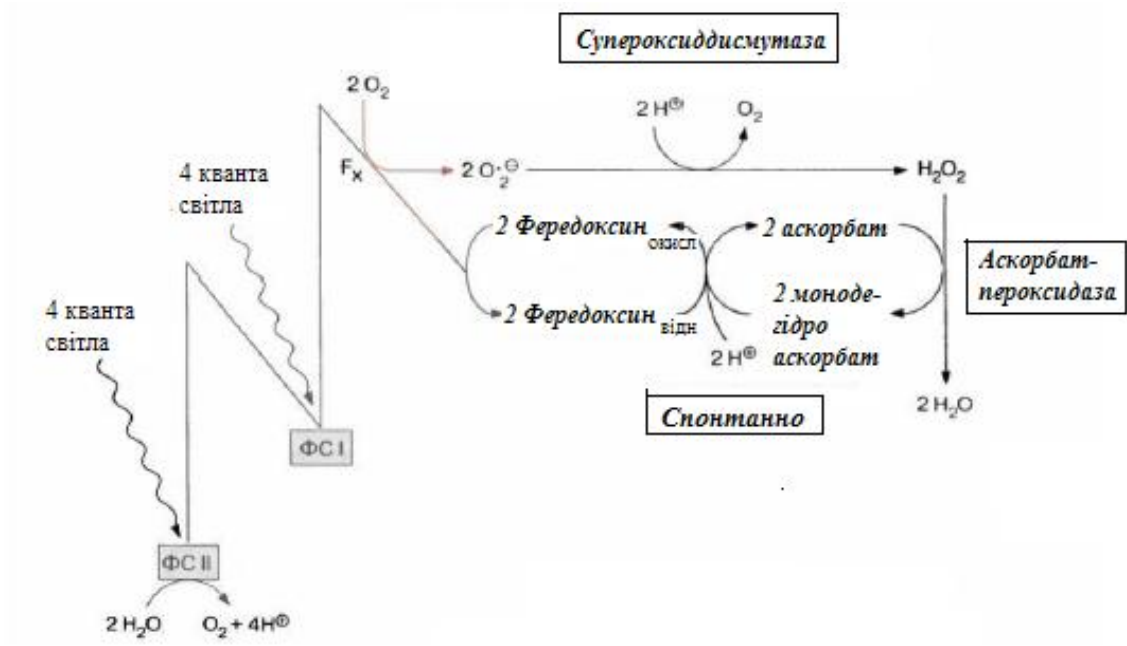
## Фотосистема I



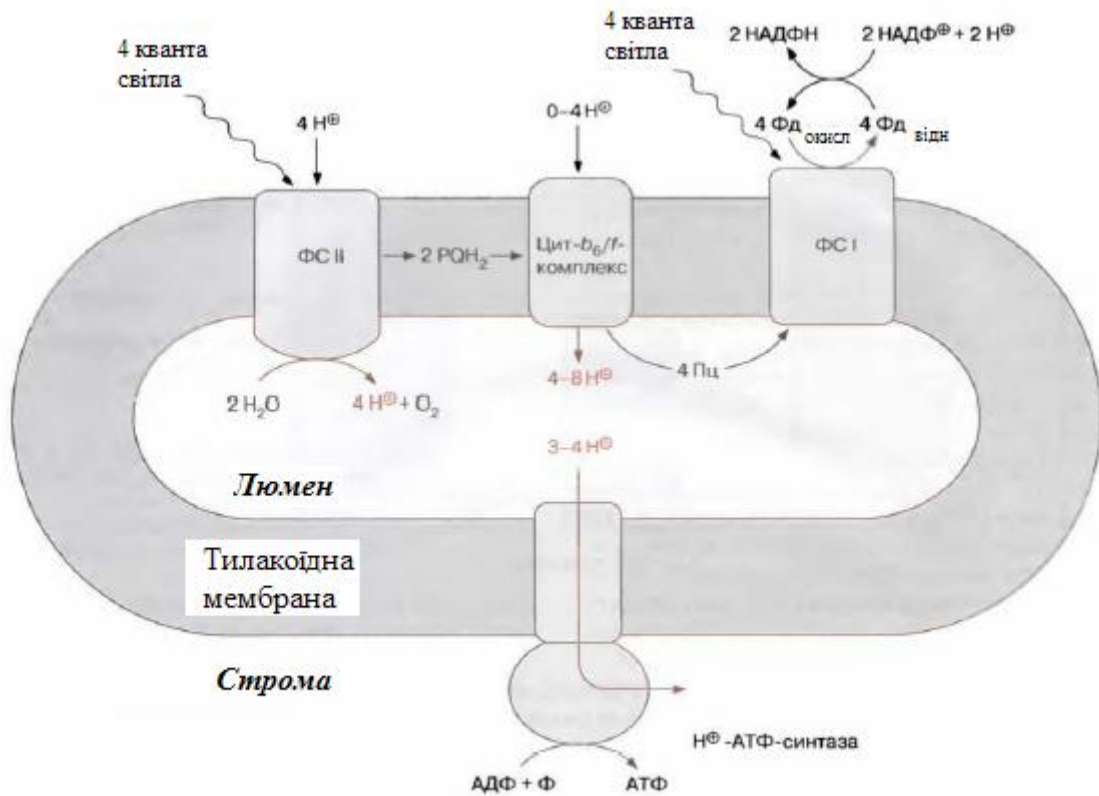
### Циклічний транспорт електронів за участі фотосистеми I і цит.- $b_6/f$ -комплекса



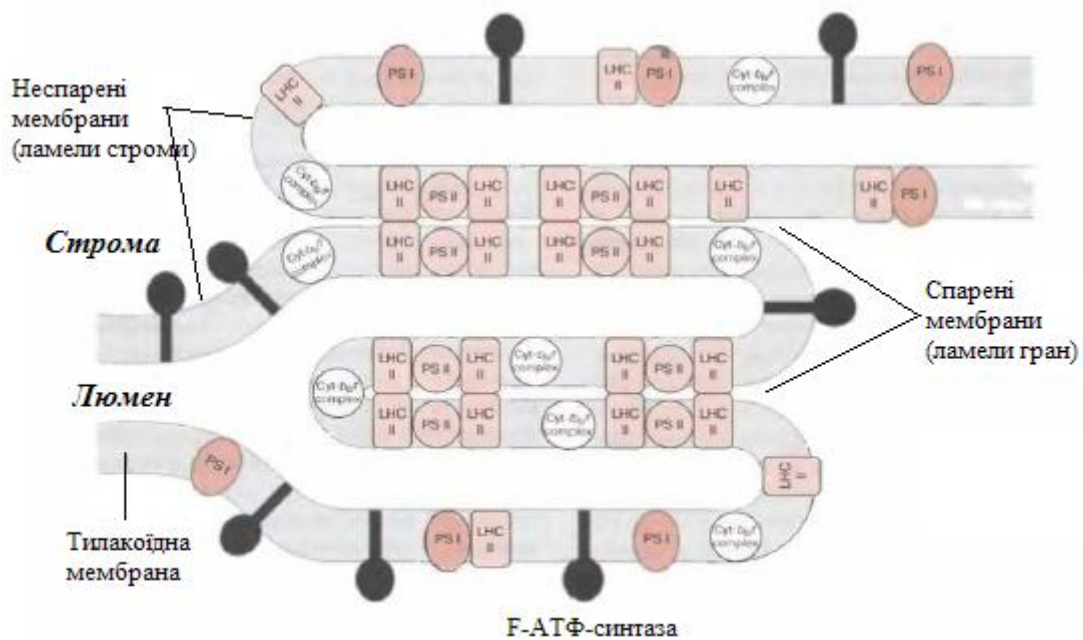
## 2.6. Реакція Мелера



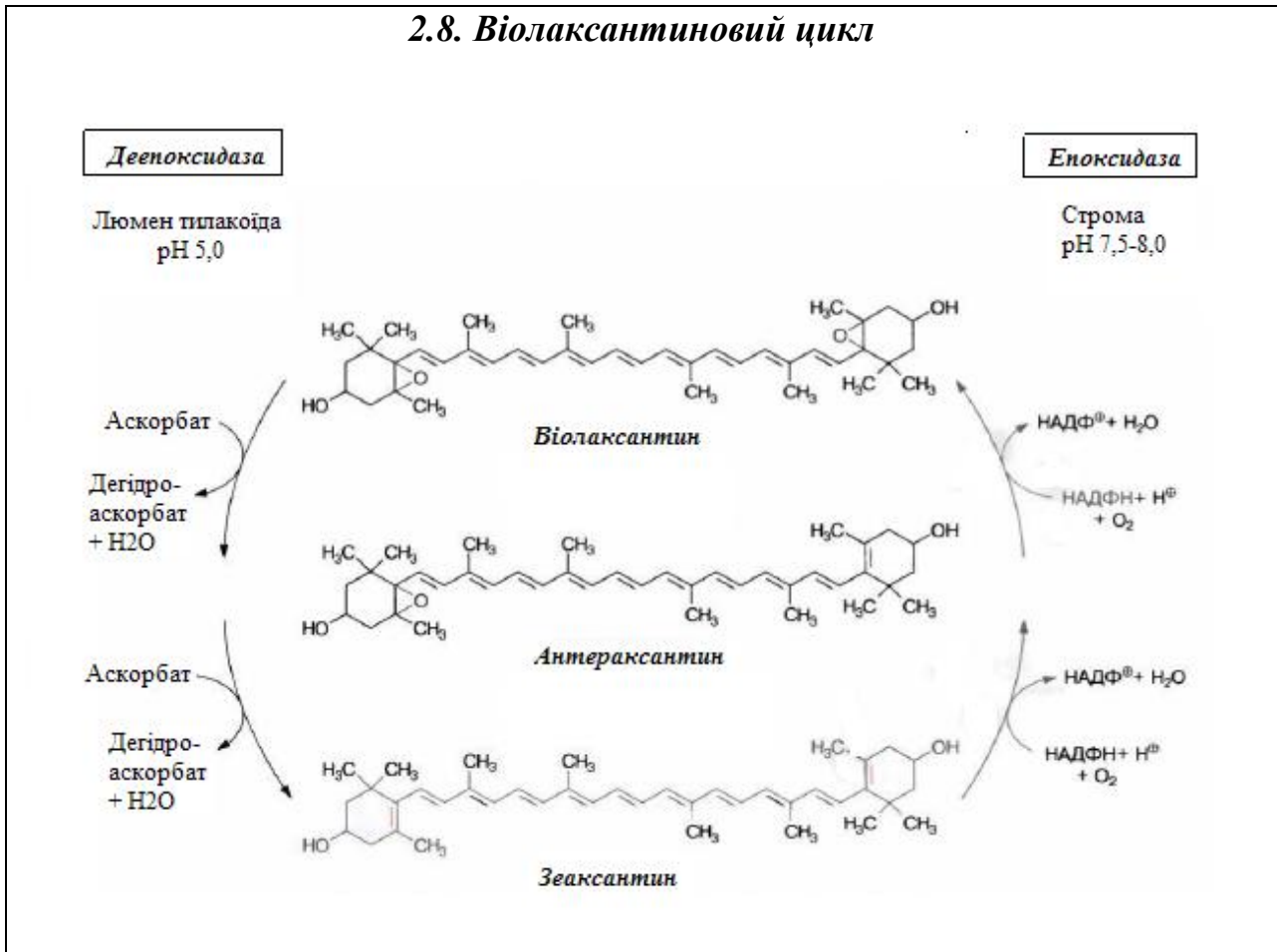
**2.7. Схема розташування фотосинтетичних комплексів і  $H^+$ -АТФ-синтази в тилакоїдній мембрані**



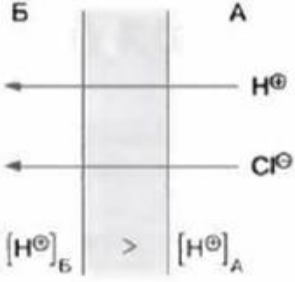
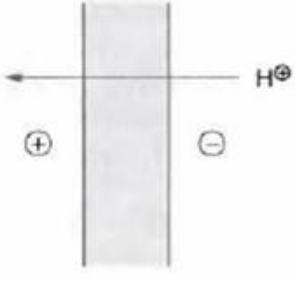
**Розподіл фотосинтетичних білкових комплексів між спареними і неспареними ділянками тилакоїдної мембрани**



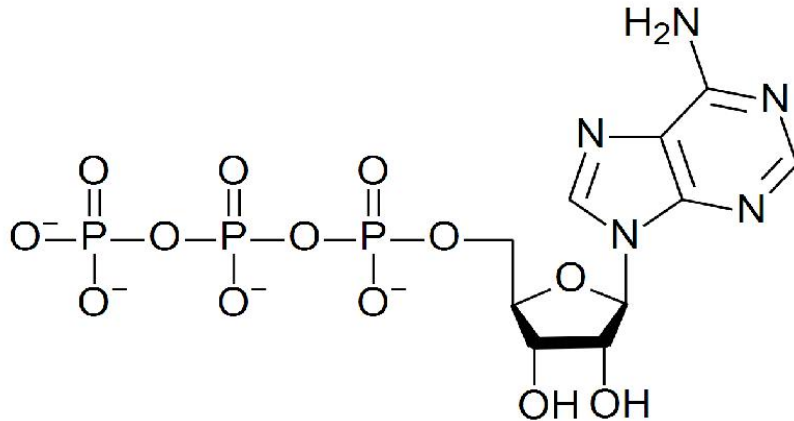
## 2.8. Віолаксантиновий цикл



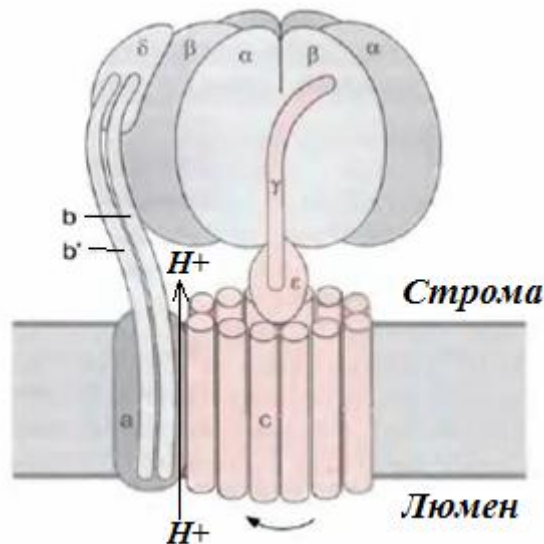
### 3. Синтез АТФ

$\Delta G = RT \ln \frac{[H^+]_B}{[H^+]_A} \quad [\text{Дж/моль}]$ $\Delta G = m F \cdot \Delta \Psi,$ $\Delta G = RT \ln \frac{[H^+]_B}{[H^+]_A} + F \Delta \Psi$ $\Delta G = RT \ln \frac{[H^+]_S}{[H^+]_L} + F \Delta \Psi,$ $\Delta G = 2,3 \cdot RT \log \frac{[H^+]_S}{[H^+]_L} + F \Delta \Psi$ $\log[H^+]_S - \log[H^+]_L = -\Delta pH$ $\Delta G = -2,3 RT \cdot \Delta pH + F \Delta \Psi$ <p>При 25 °C: <math>2,3 \cdot RT = 5700 \text{ Дж/моль}</math></p> $\Delta G = -5700 \Delta pH + F \Delta \Psi \quad [\text{Дж/моль}]$	<p><i>Мембрана проникна для протівіона</i></p>  <p><math>\Delta pH</math></p> <p><i>Мембрана непроникна для протівіона</i></p>  <p><math>\Delta \Psi</math></p>
$\Delta G = \Delta G^0 + RT \ln \frac{[ATP]}{[ADP] \cdot [P]}$ $\Delta G^0 = +30,5 \text{ кДж/моль.}$ <p>АТФ = <math>2,5 \cdot 10^{-3} \text{ М};</math>  АДФ = <math>0,5 \cdot 10^{-3} \text{ М};</math>  Ф = <math>5 \cdot 10^{-3} \text{ М.}^2</math></p> $\Delta G = +47,8 \text{ кДж/моль.}$	<p><i>Протон-рушійна сила</i></p> $\frac{\Delta G}{F} = PMF = -\frac{2,3RT}{F} \Delta pH + \Delta \Psi \quad [V]$ <p>При 25 °C: <math>\frac{2,3RT}{F} = 0,059 \text{ В}</math></p> $PMF = -0,059 \cdot \Delta pH + \Delta \Psi \quad [V]$ <p><i><b><math>\Delta pH</math> на тилакоїдній мембрані ~ 2,5</b></i></p> $\Delta G = -14,3 \text{ кДж/моль}$

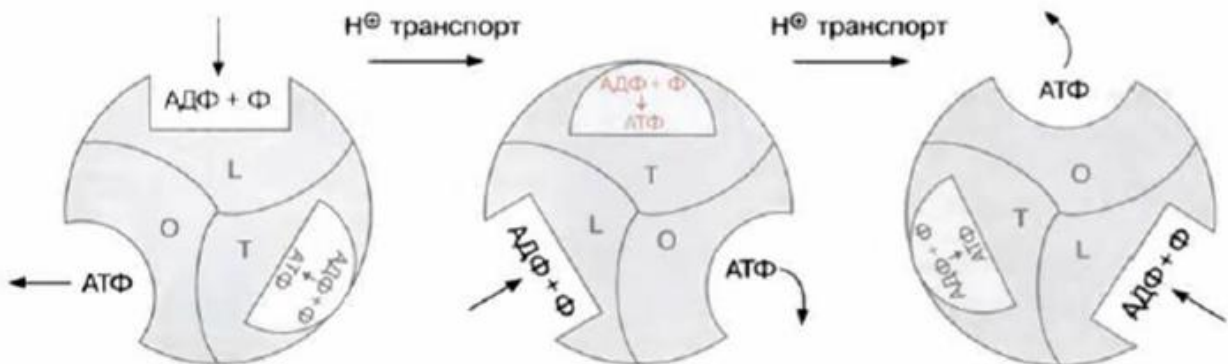
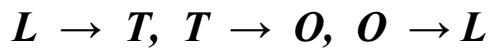
**АТФ (аденозинтрифосфатна кислота)**



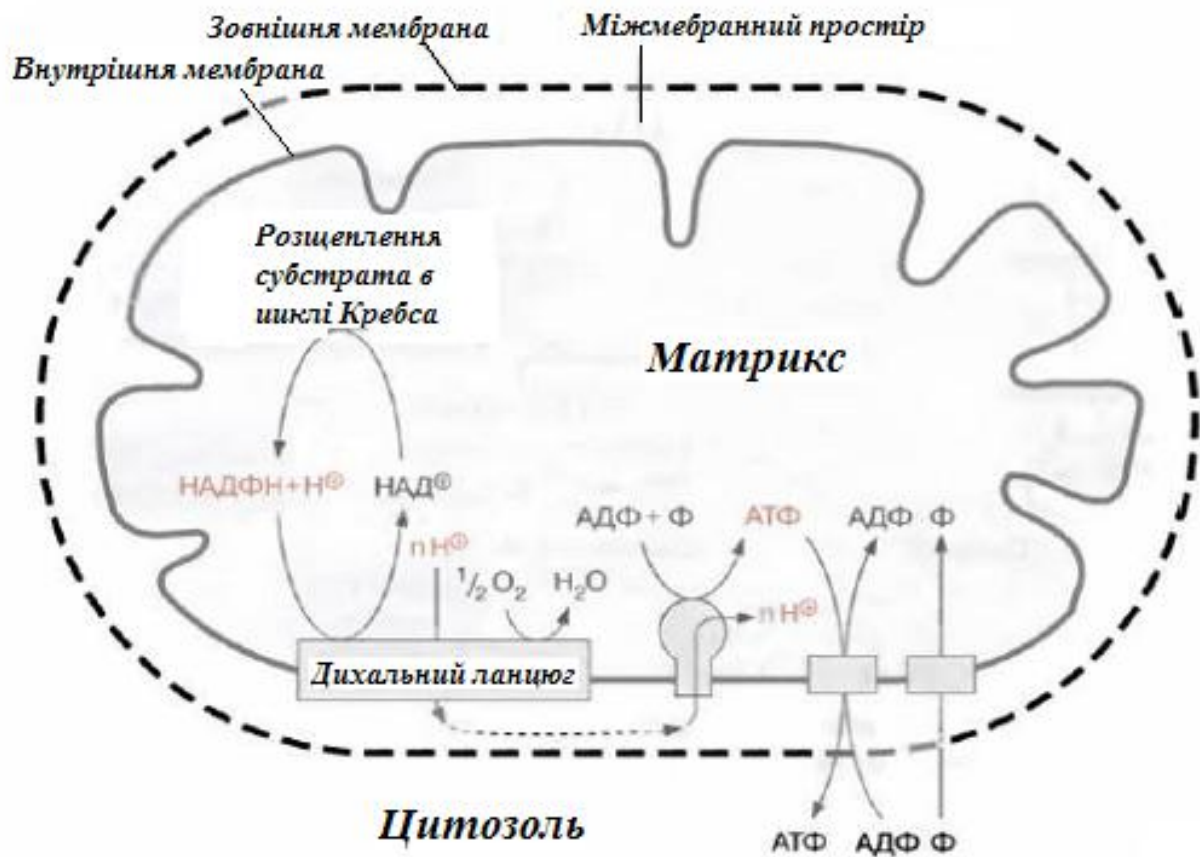
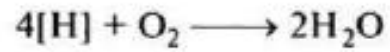
**Структура F-АТФ-синтази**

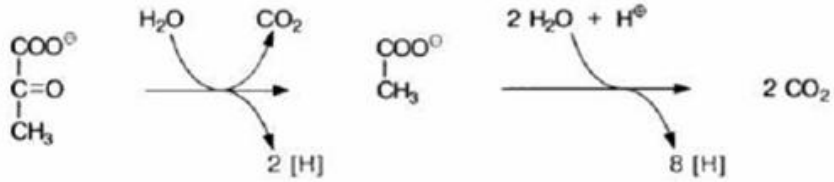


**Синтез АТФ за механізмом зміни конформації сайтів зв'язування (за Бойєром)**



## 4. Біологічне окислення

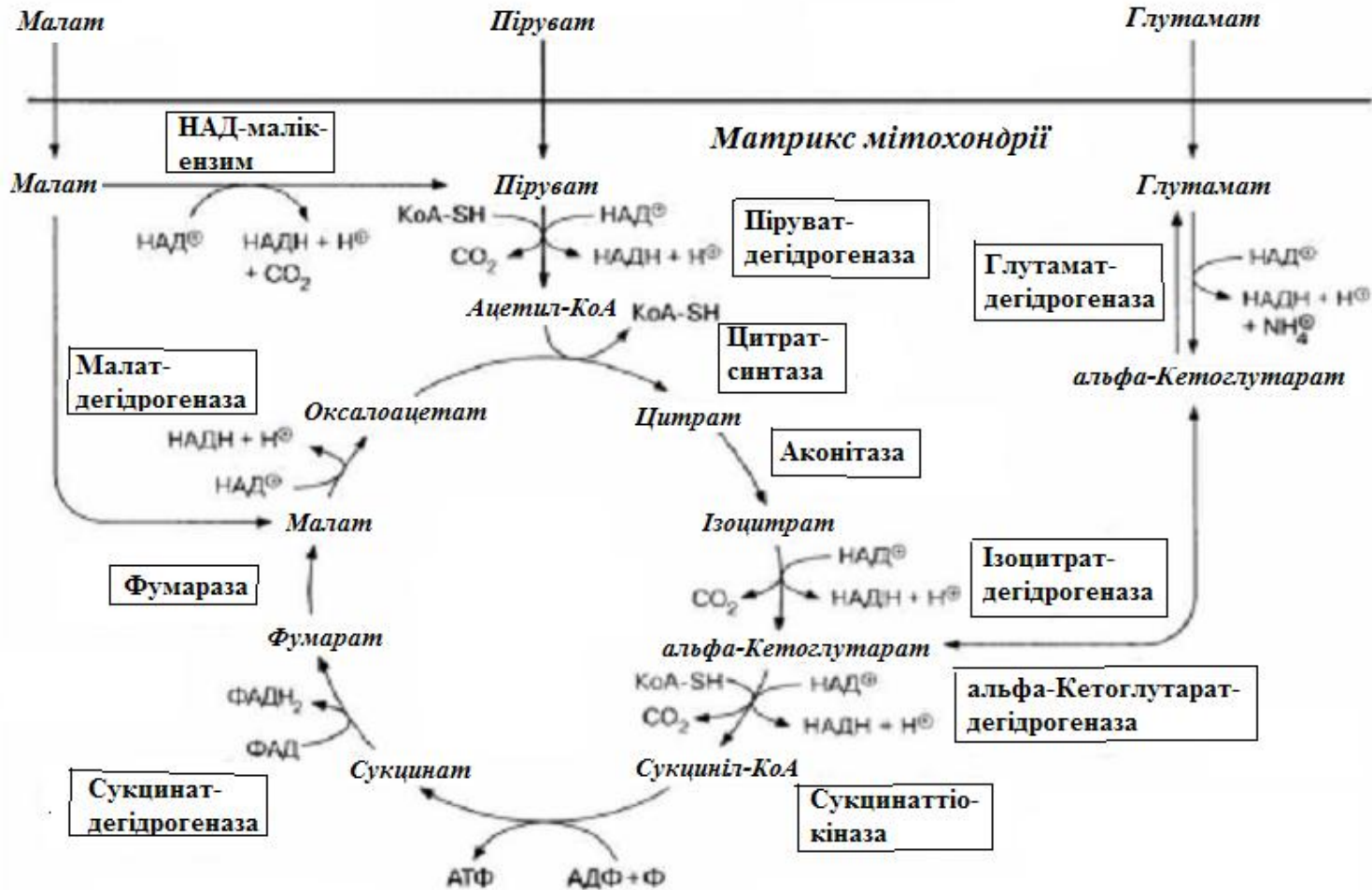




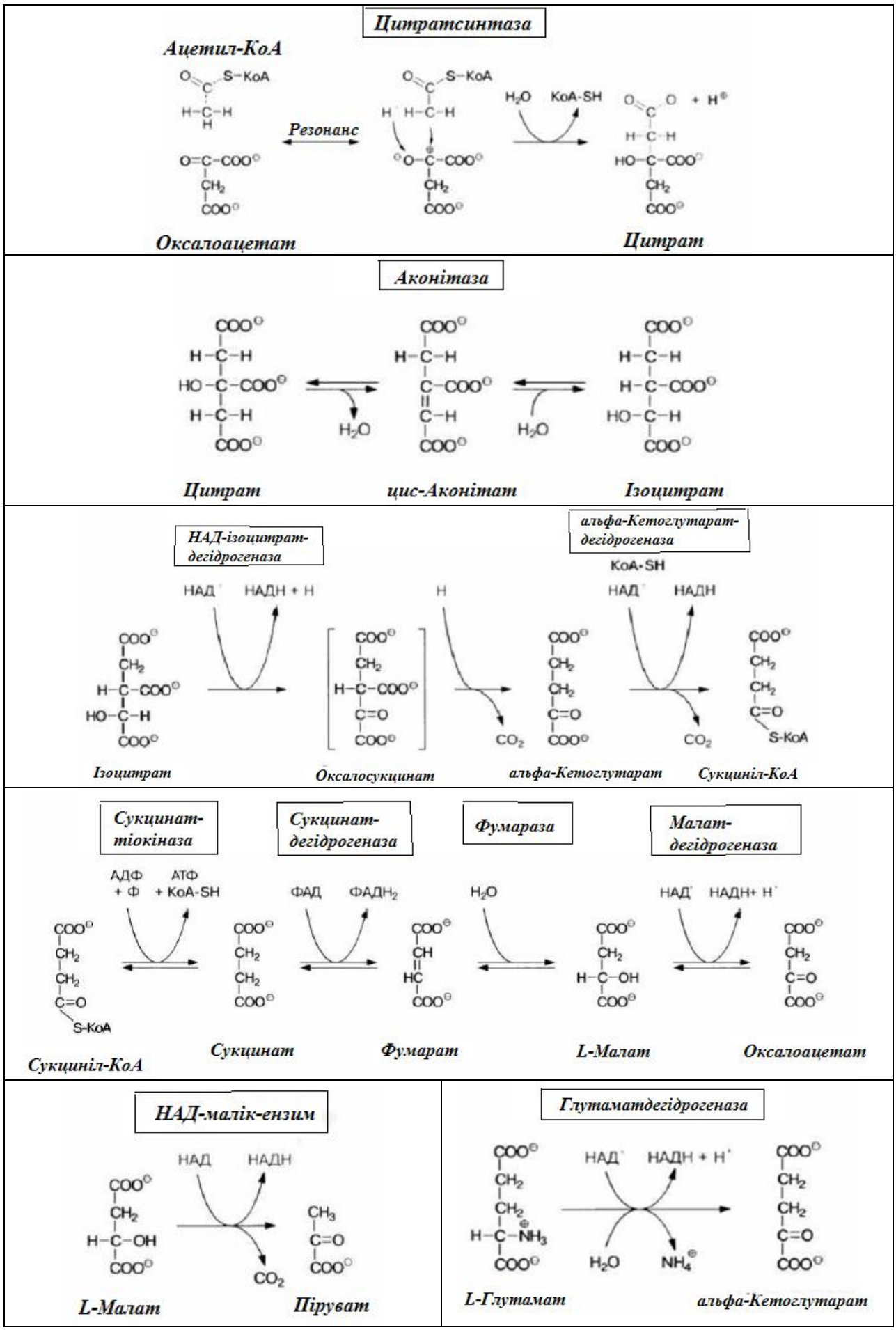
Піруват

Ацетат

### 4.1. ЦИКЛ ТРИКАРБОНОВИХ КИСЛОТ (ЦИКЛ КРЕБСА)







#### 4.2. Скільки енергії може запастися в результаті окислення НАДН?

$$E = E^{\circ} + \frac{RT}{nF} \ln \frac{[\text{окисленне вещество}]}{[\text{восстановленное вещество}]}$$

Стандартний потенціал редокс-пари НАД<sup>+</sup>/НАДН

$$E^{\circ} = -0,32 \text{ В.}$$

Якщо НАД<sup>+</sup>/НАДН = 3

$$E_{\text{НАД}^+/\text{НАДН}} = -0,320 + \frac{RT}{2F} \ln 3 = -0,306 \text{ В}$$

Стандартний потенціал редокс-пари Н<sub>2</sub>О/О<sub>2</sub>

$$E^{\circ} = +0,815 \text{ В (} [\text{H}_2\text{O}] \text{ в воде составляет 55 М)}$$

$$E_{\text{H}_2\text{O}/\text{O}_2} = 0,815 + \frac{RT}{2F} \ln \sqrt{p} \text{ O}_2$$

$$p\text{O}_2 = 0,2$$

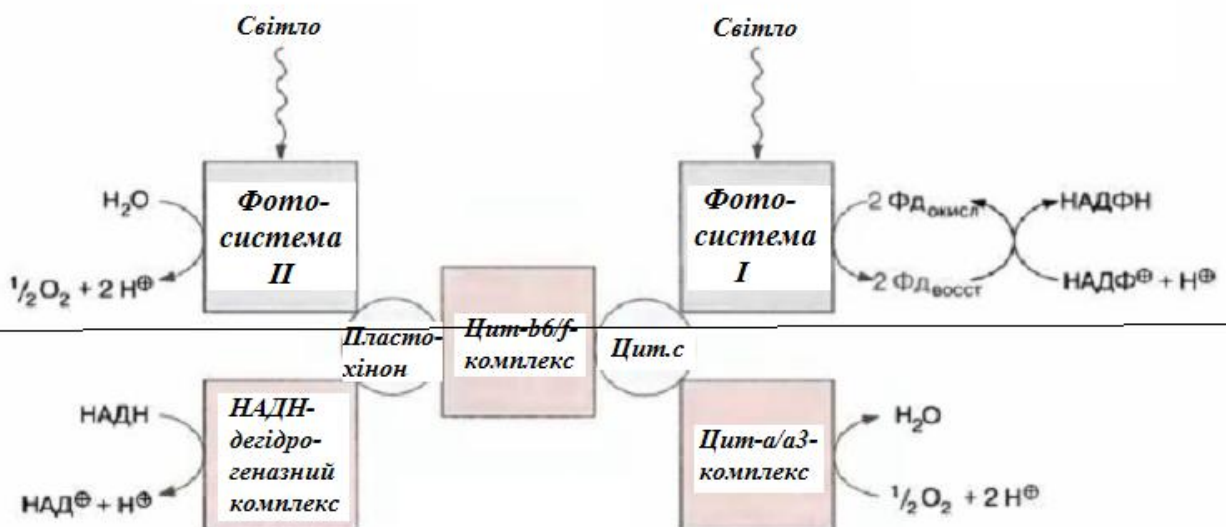
$$E_{\text{H}_2\text{O}/\text{O}_2} = 0,815 \text{ В}$$

$$\Delta E = E_{\text{H}_2\text{O}/\text{O}_2} - E_{\text{НАД}^+/\text{НАДН}} = +1,11 \text{ В}$$

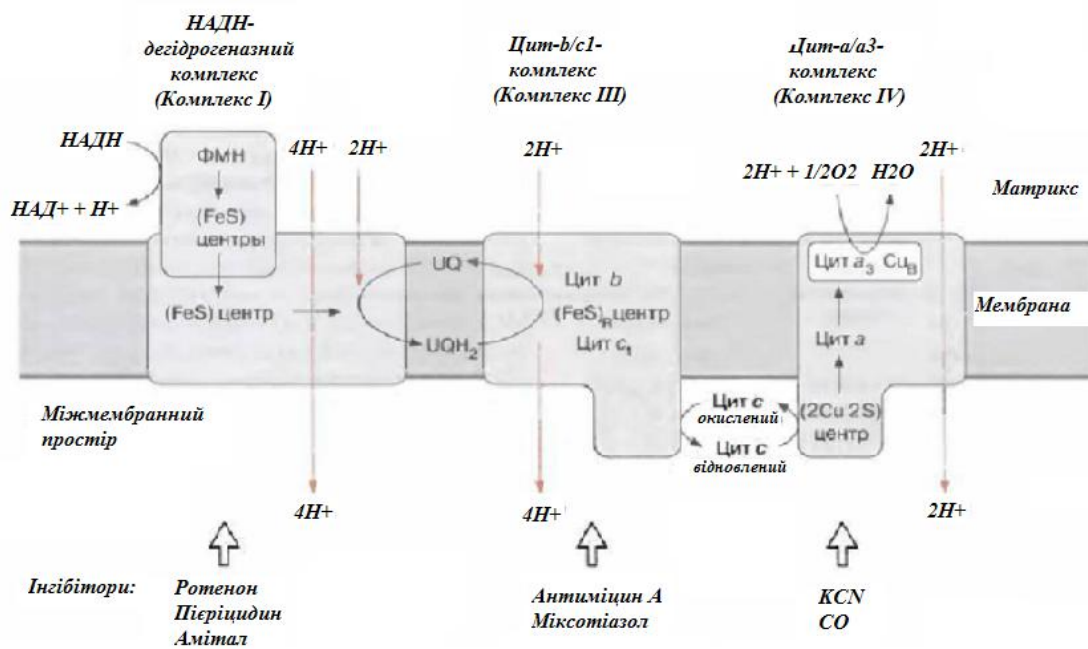
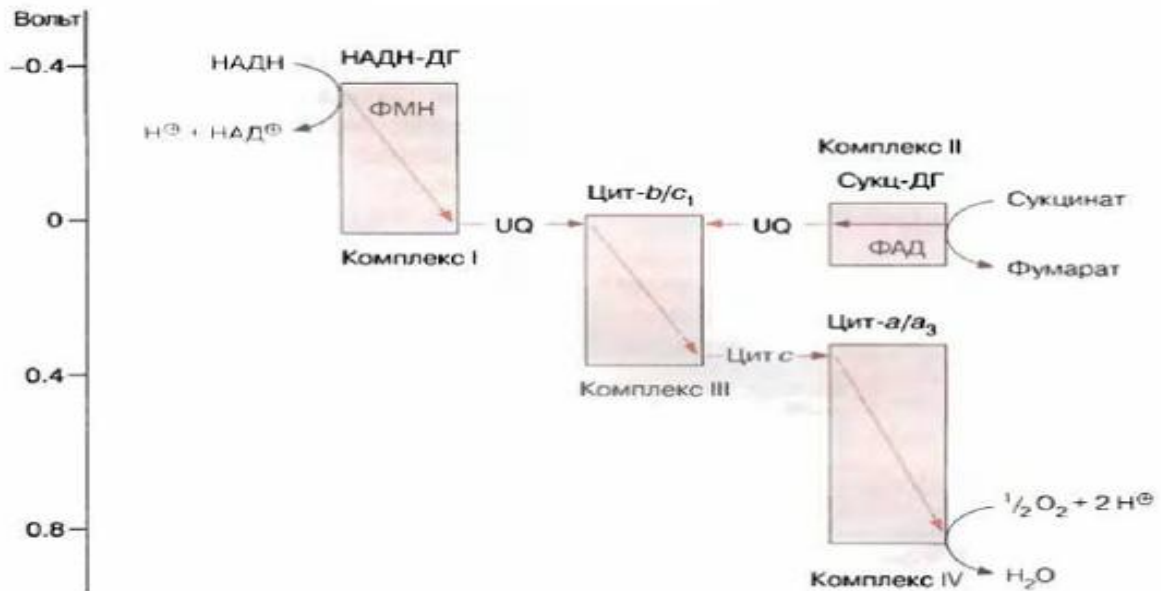
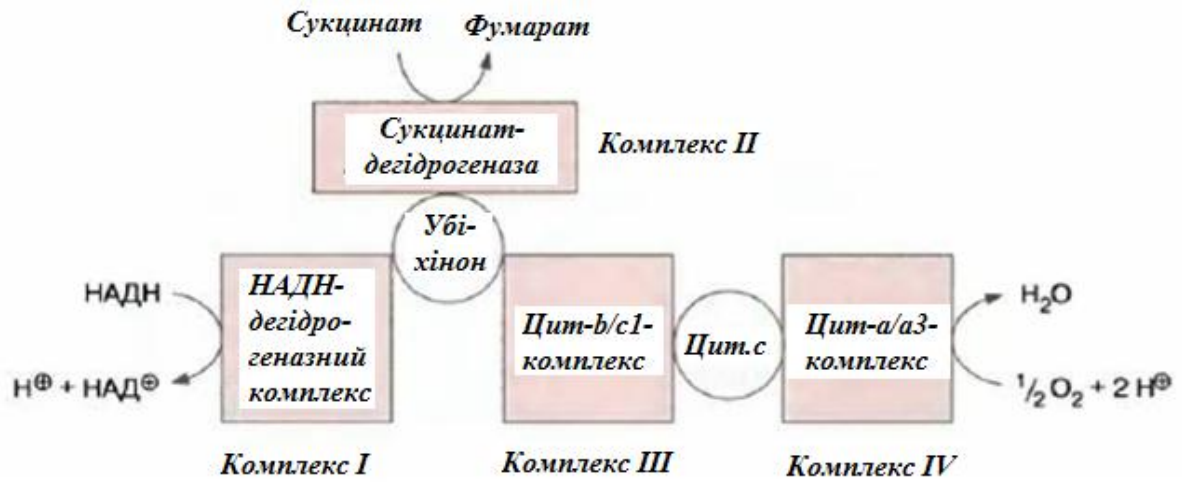
$$\Delta G = -nF\Delta E$$

$$\Delta G = -214 \text{ кДж/моль}$$

#### 4.3. Схема фотосинтетичного і окислювального електронного транспорту у ціанобактерій



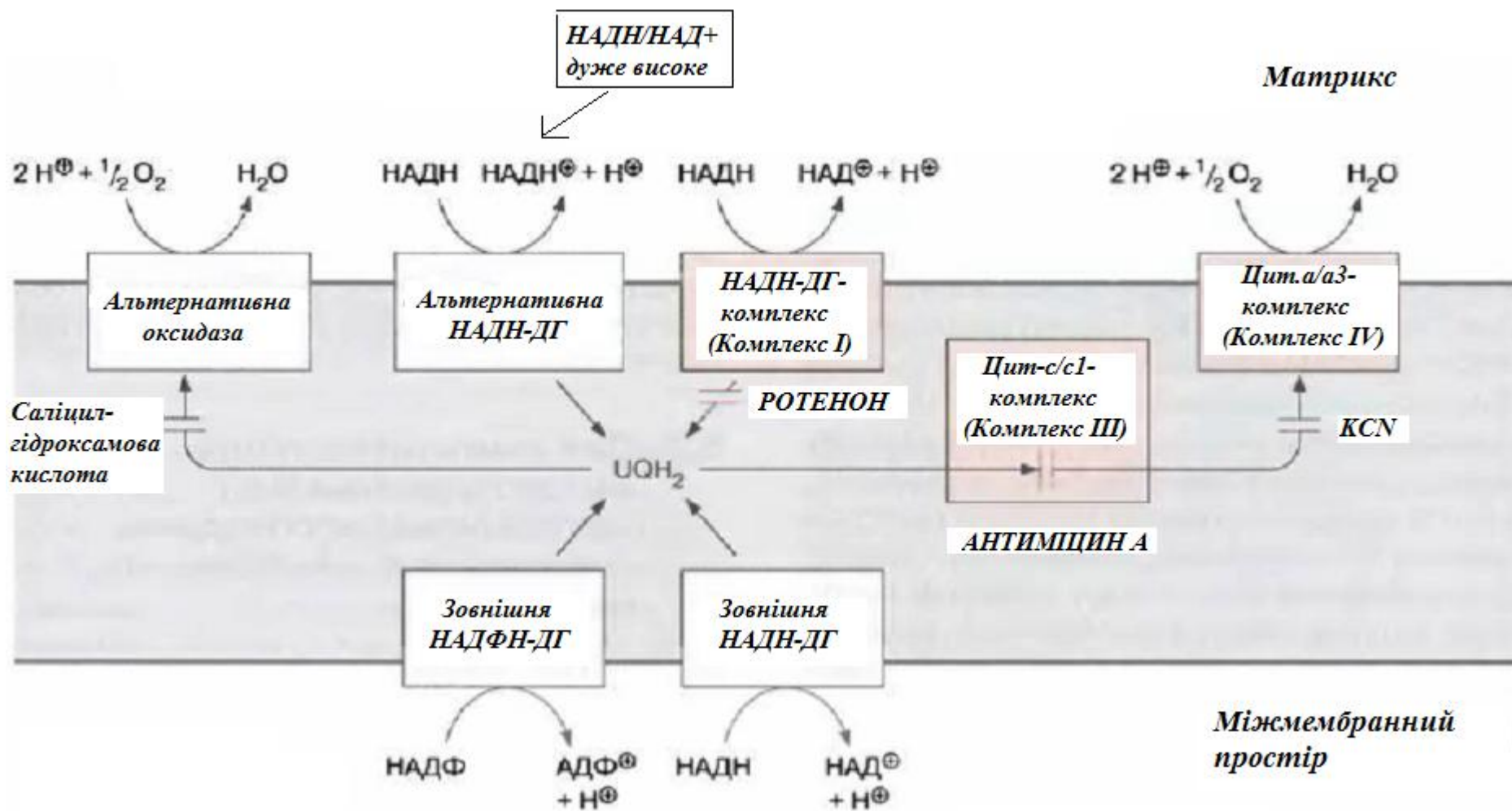
### 4.4. Транспорт електронів в мітохондріях



### 4.5. Транспортні системи мітохондріальної мембрани

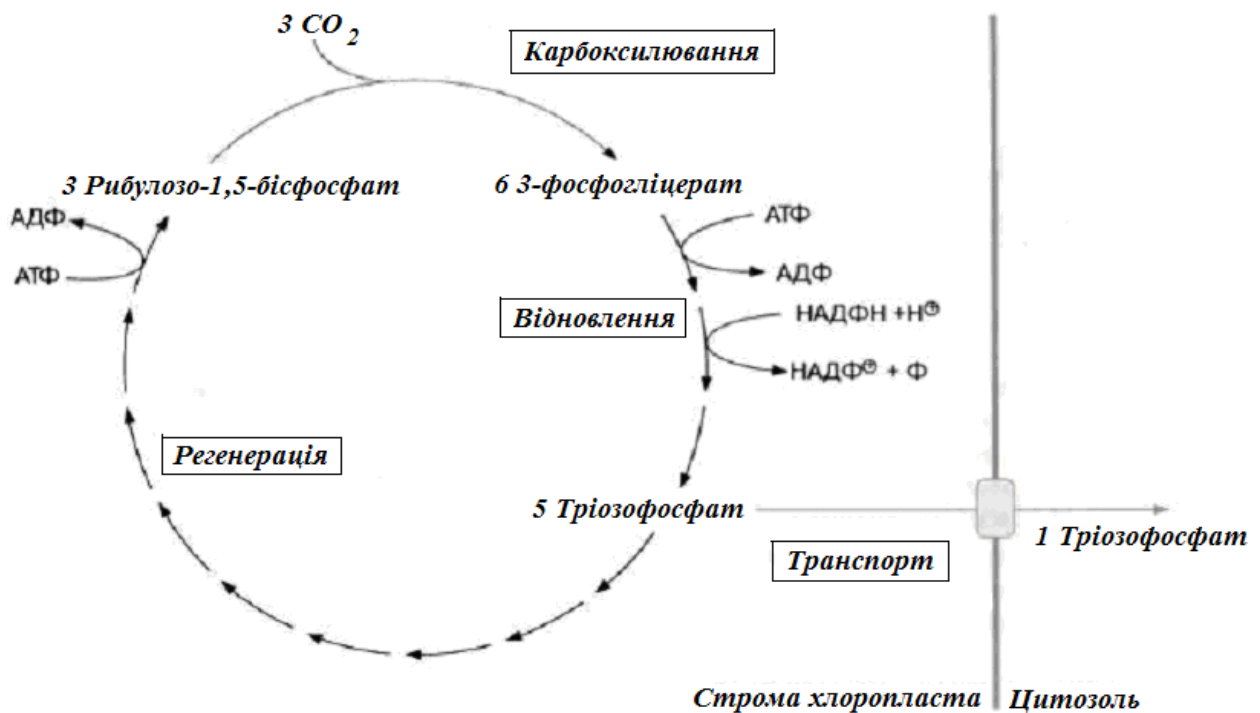
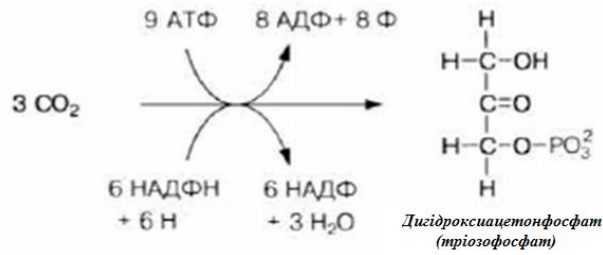


#### 4.6. Альтернативні ферментні системи ланцюга транспорту електронів в мітохондріях

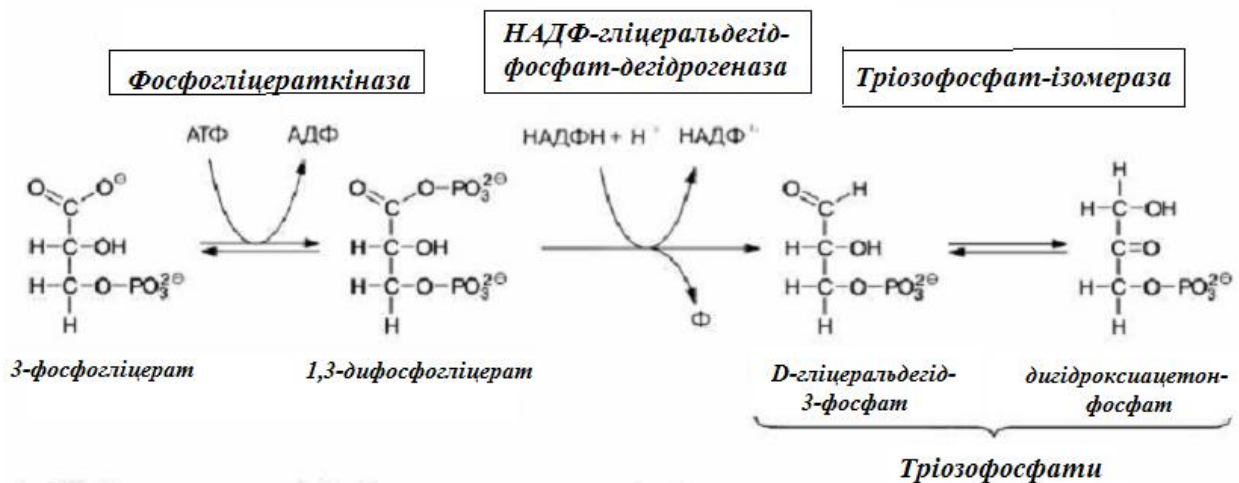


## 5. Фотосинтетична асиміляція CO<sub>2</sub>

### 5.1. Цикл Кальвіна



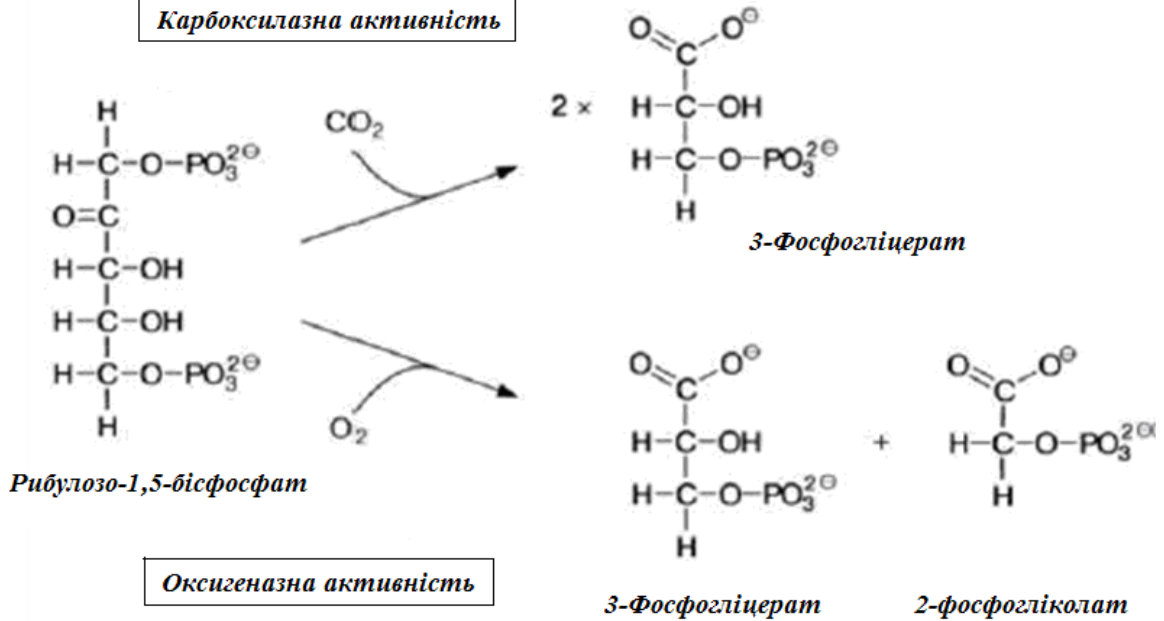
### ЕТАП ВІДНОВЛЕННЯ



## ЕТАП КАРБОКСИЛЮВАННЯ

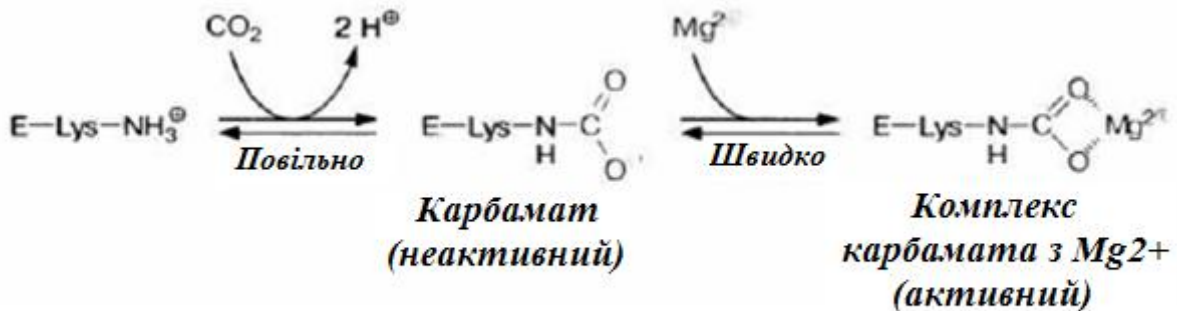
### *Рибулозобісфосфаткарбоксилаза-оксигеназа (RubisCO)*

Карбоксилазна активність



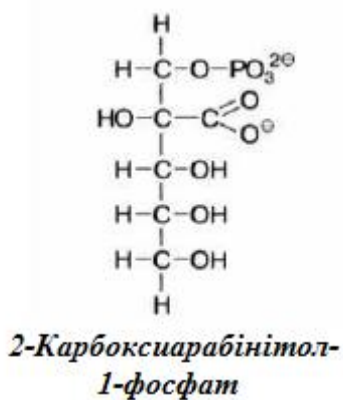
Оксигеназна активність

#### Активация RubisCO



*Для активації RubisCO необхідний АТФ за участі активази RubisCO*

#### Інгибування RubisCO



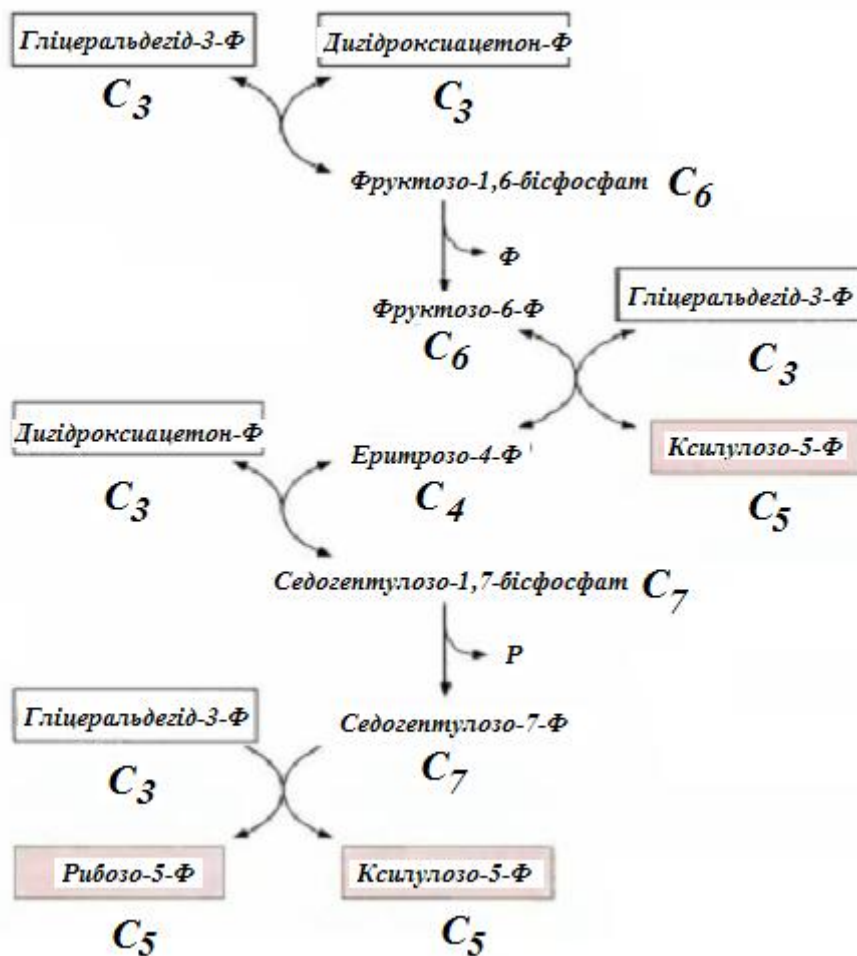
1) спорідненість до RubisCO в 1000 разів вища порівняно з залози31ри-1,5-бісфосфатом;  
2) у деяких видів накопичується в листках вночі та блокує сайти зв'язування RubisCO, вдень вивільнюється за допомогою активази RubisCO.

#### Інгібітори:

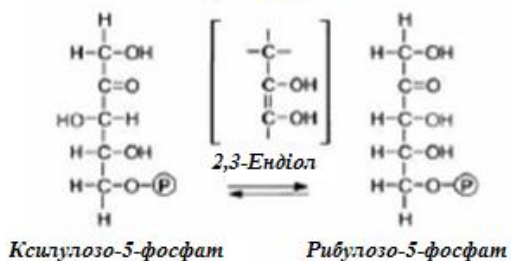
- 1) залози31риди31ним,
- 2) 3-фосфогліцерат,
- 3) гліюксилат,
- 4) 2-карбоксиарабінітол-1-фосфат.

*Приблизно третина фотонів, які поглинаються в процесі фотосинтезу цілого листка, витрачається на виправлення «наслідків оксигеназної реакції».*

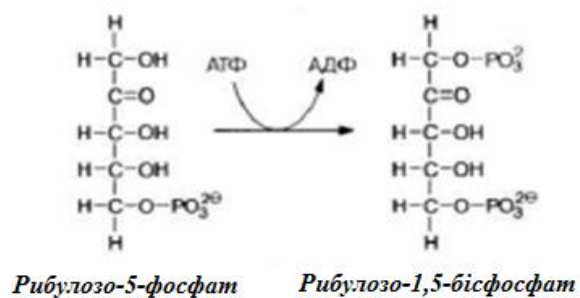
## ЕТАП РЕГЕНЕРАЦІЇ



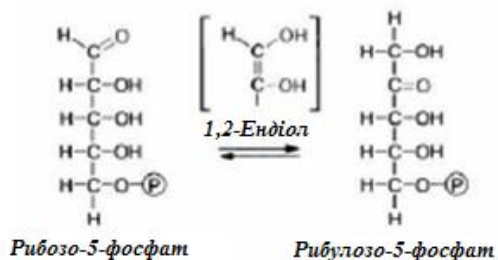
### Рибулозофосфат-енімераза



### Рибулозофосфат-кіназа

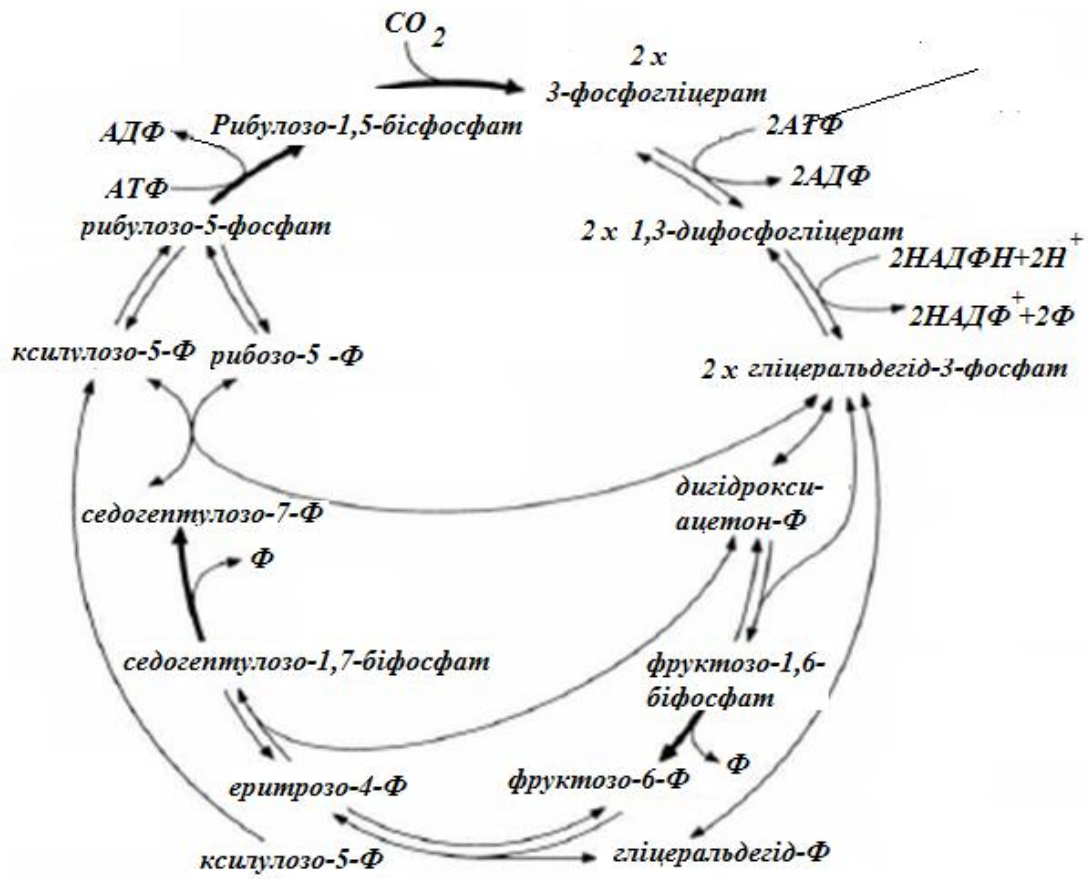


### Рибозофосфат-ізомераза

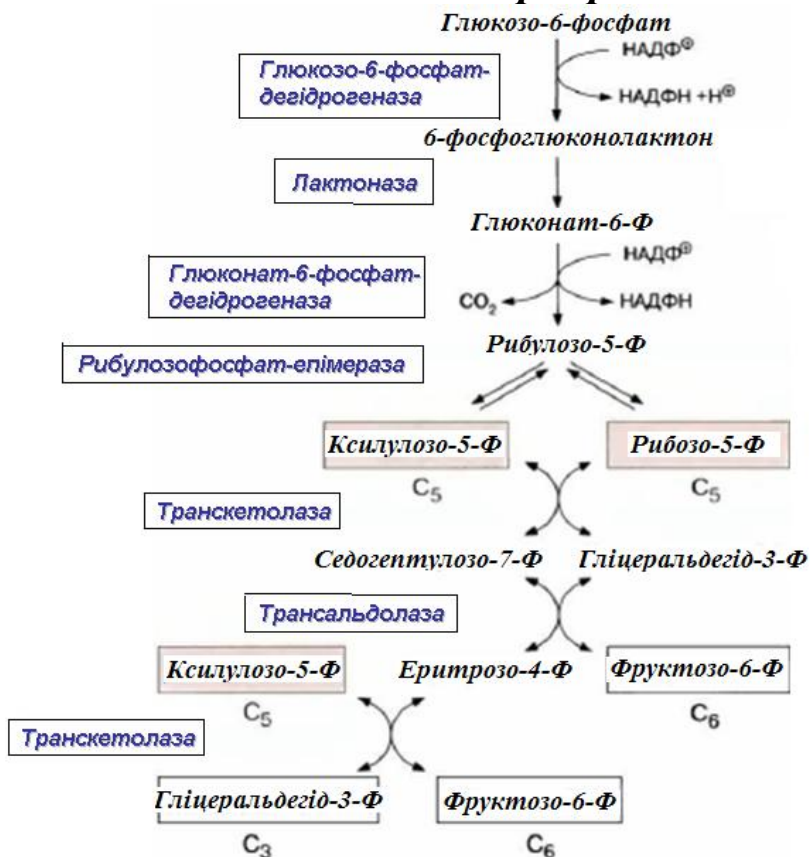




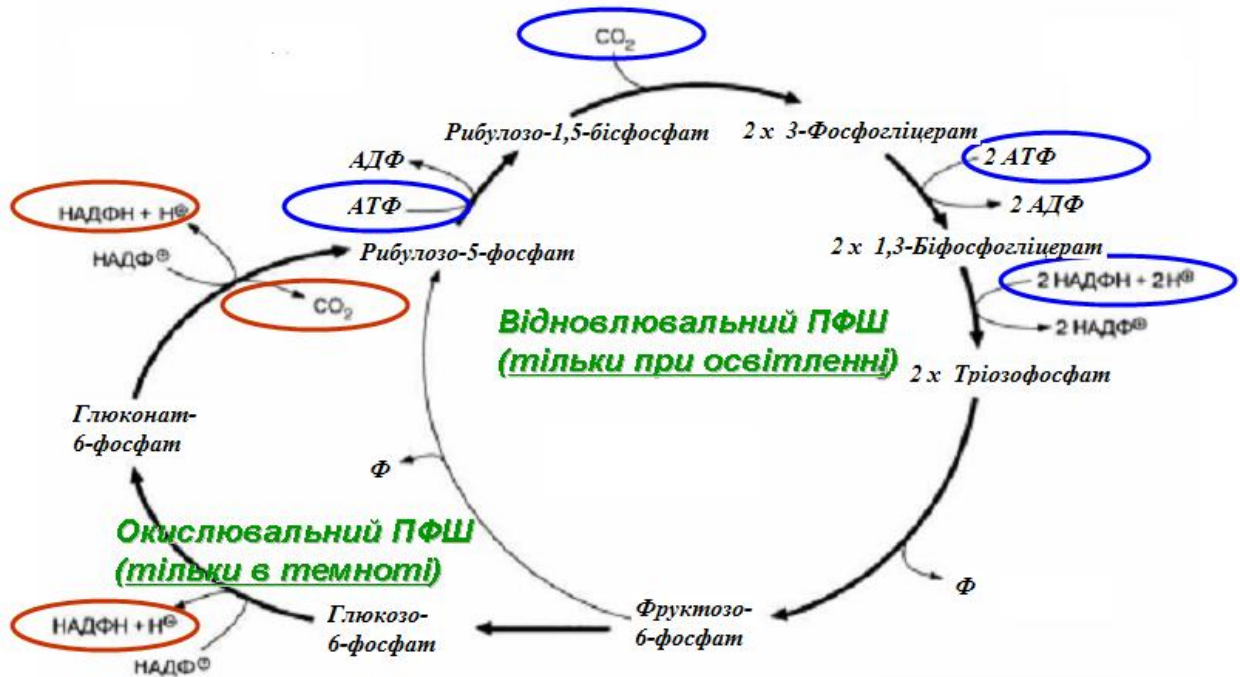
## 5.2. Цикл Кальвіна – відновлювальний пентозофосфатний шлях



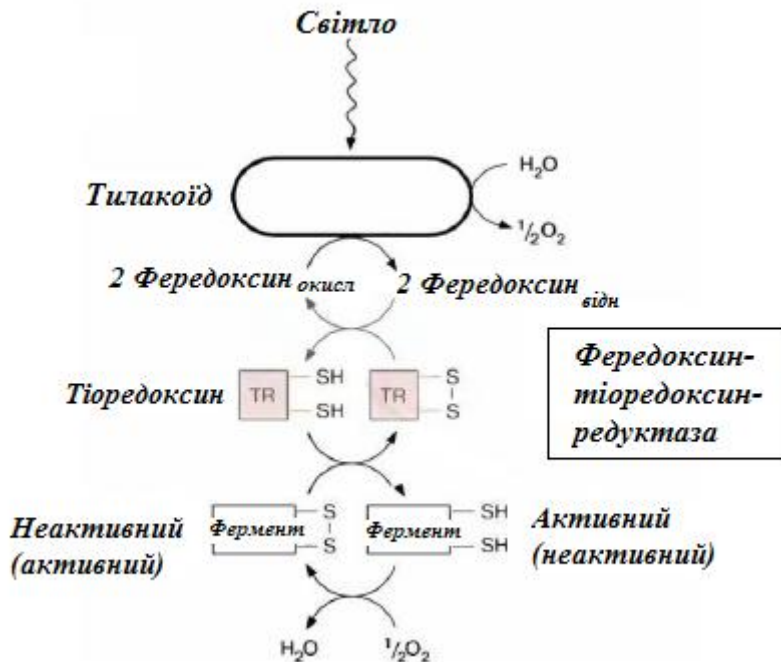
## 5.3. Окислювальний пентозофосфатний шлях



### 5.4. Інтеграція відновлювального і окислювального пентозофосфатних шляхів

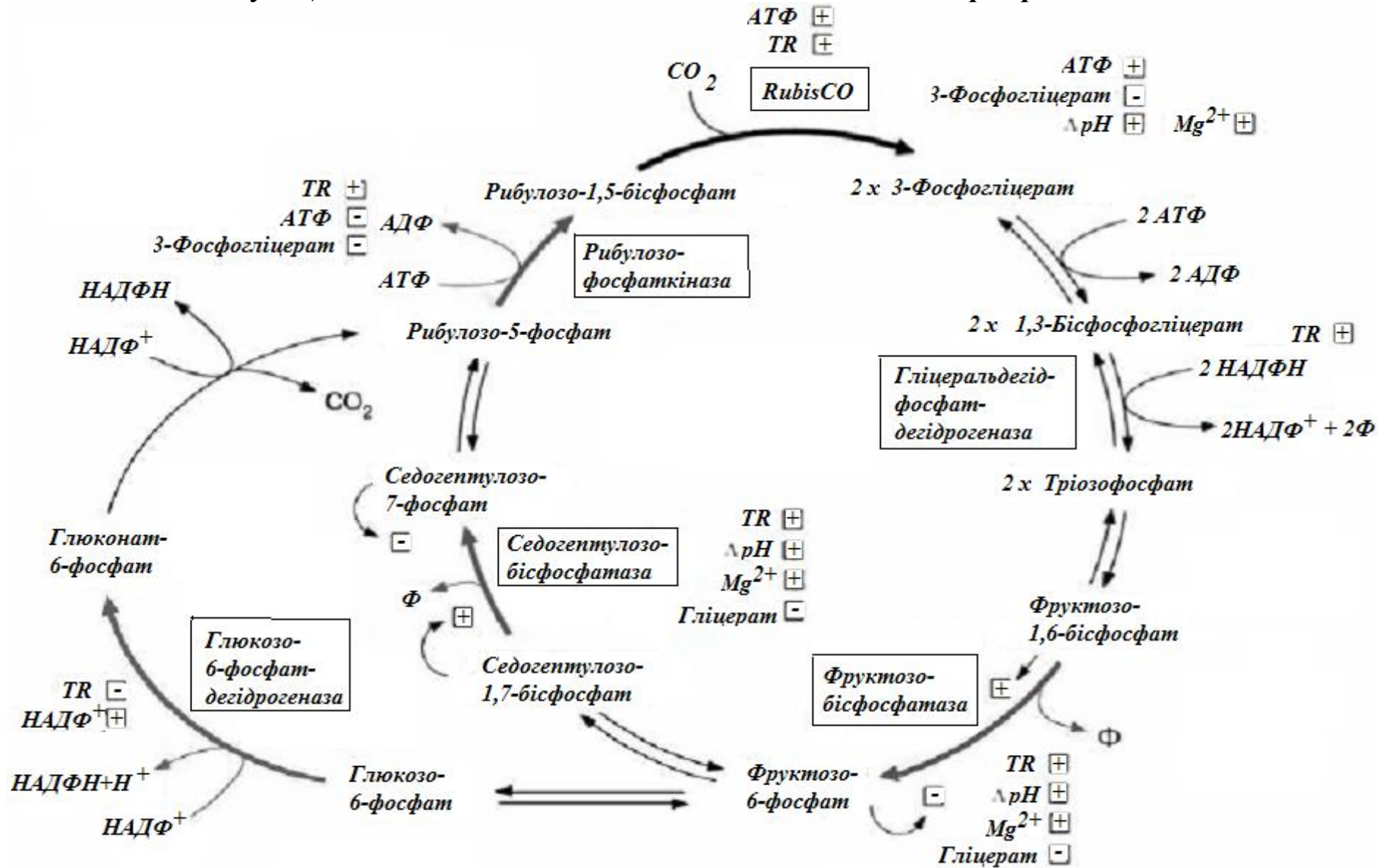


### 5.5. Схема регуляції активності білків хлоропластів, яка опосередкована відновленням тіоредоксином



залози. → акт.	Акт. → залози.
<p>Рибулозофосфаткіназа, седогентулозо-1,7-бісфосфатаза, фруктозо-1,6-бісфосфатаза, НАДФ-малатдегідрогеназа, F-АТФаза, активаза RubiscoCO, НАДФ-глицеральдегідфосфат-дегідрогеназа.</p>	<p>Глюкозо-6-фосфатдегідрогеназа</p>

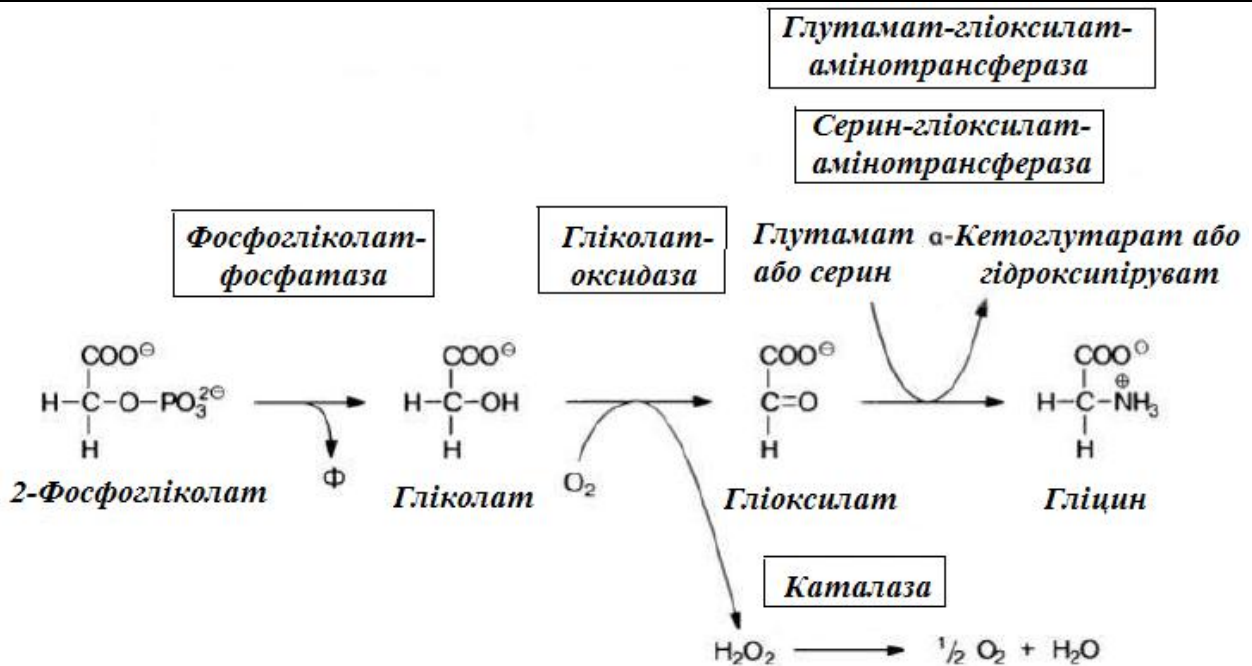
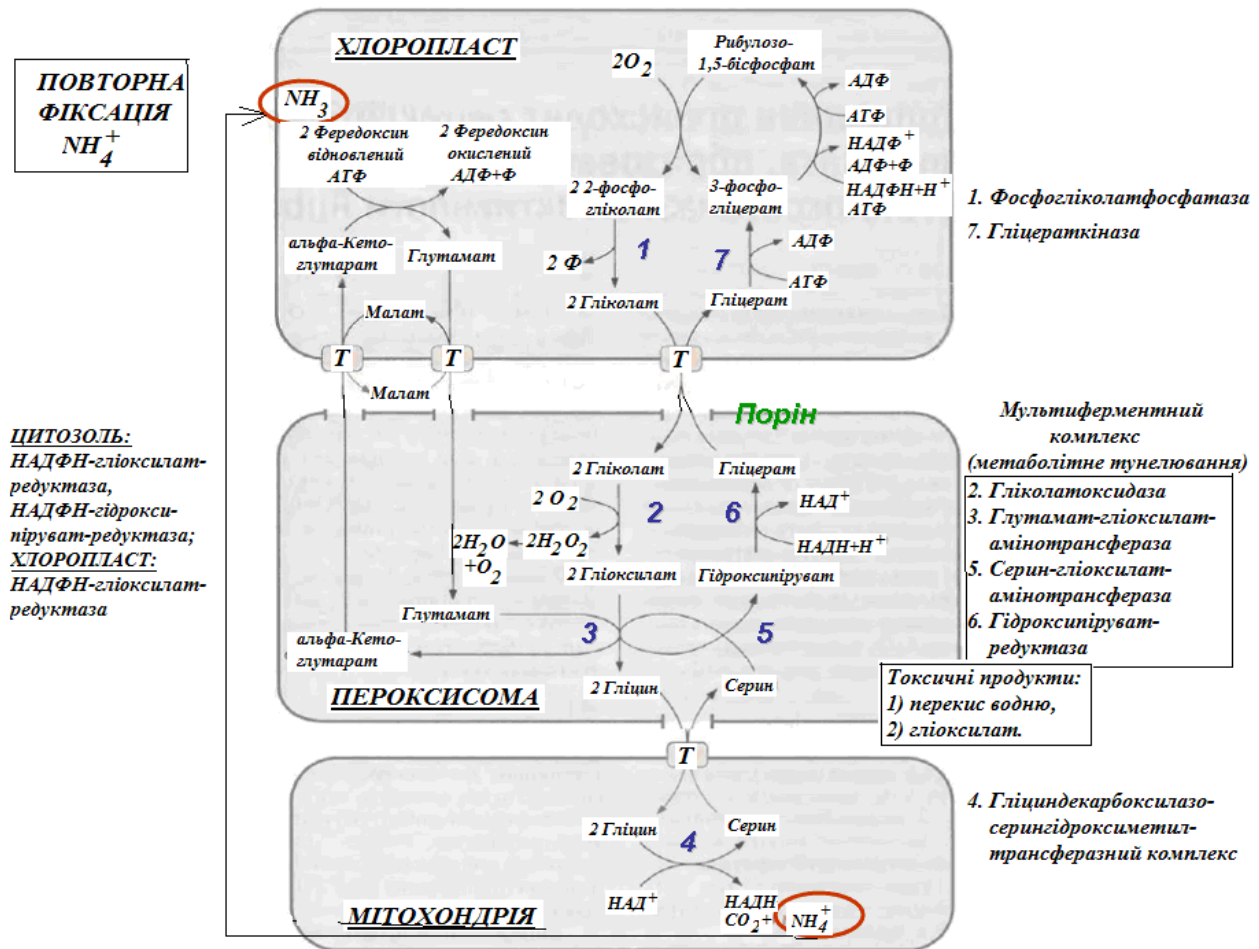
### 5.6. Регуляція відновлювального і окислювального пентозофосфатних шляхів



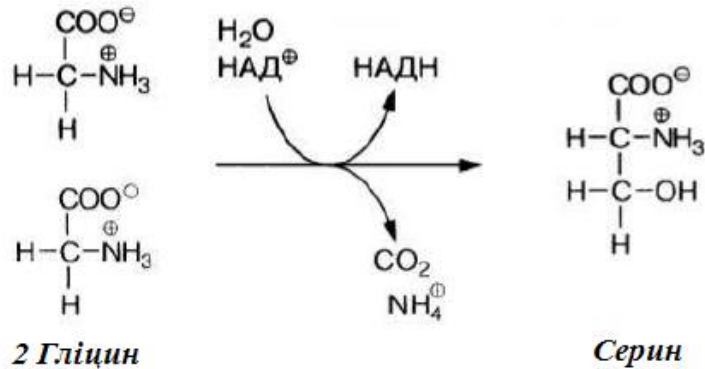
## 6. Фотодихання

### 6.1. Фотодихання

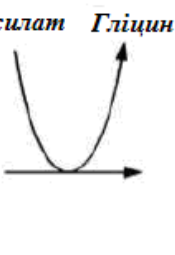
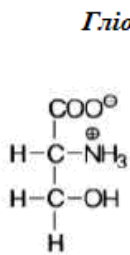
(захист фотосинтетичного апарату за умов надлишку АТФ і НАДФН)



**Гліциндекарбоксилазно-серингідрокси-метилтрансферазний комплекс**

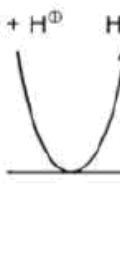
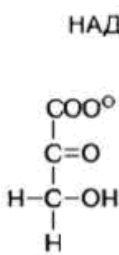


**Серин-гліоксилат-аміотрансфераза**



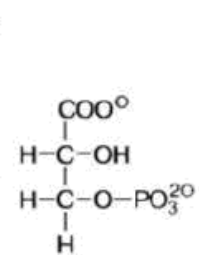
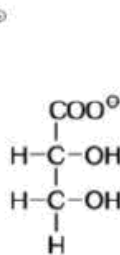
Серин

**Гідроксипіруват-редуктаза**



D-гліцерат

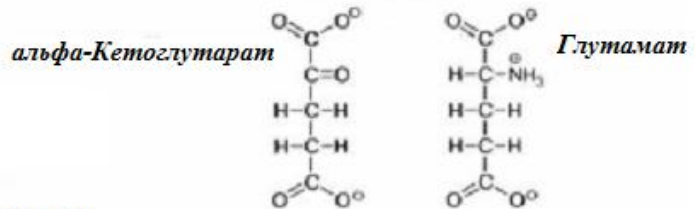
**Гліцерат-кіназа**



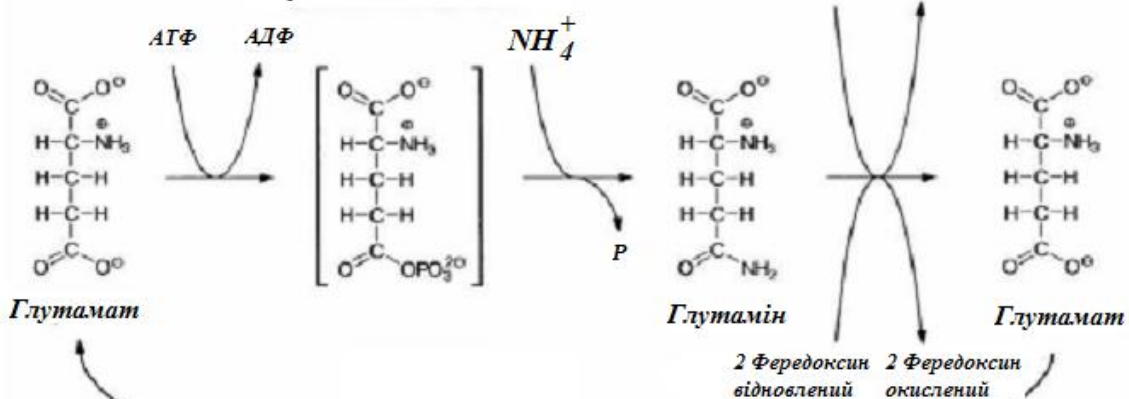
3-Фосфогліцерат

**6.2. Реакції фіксації амонію**

**Глутаматсинтаза**

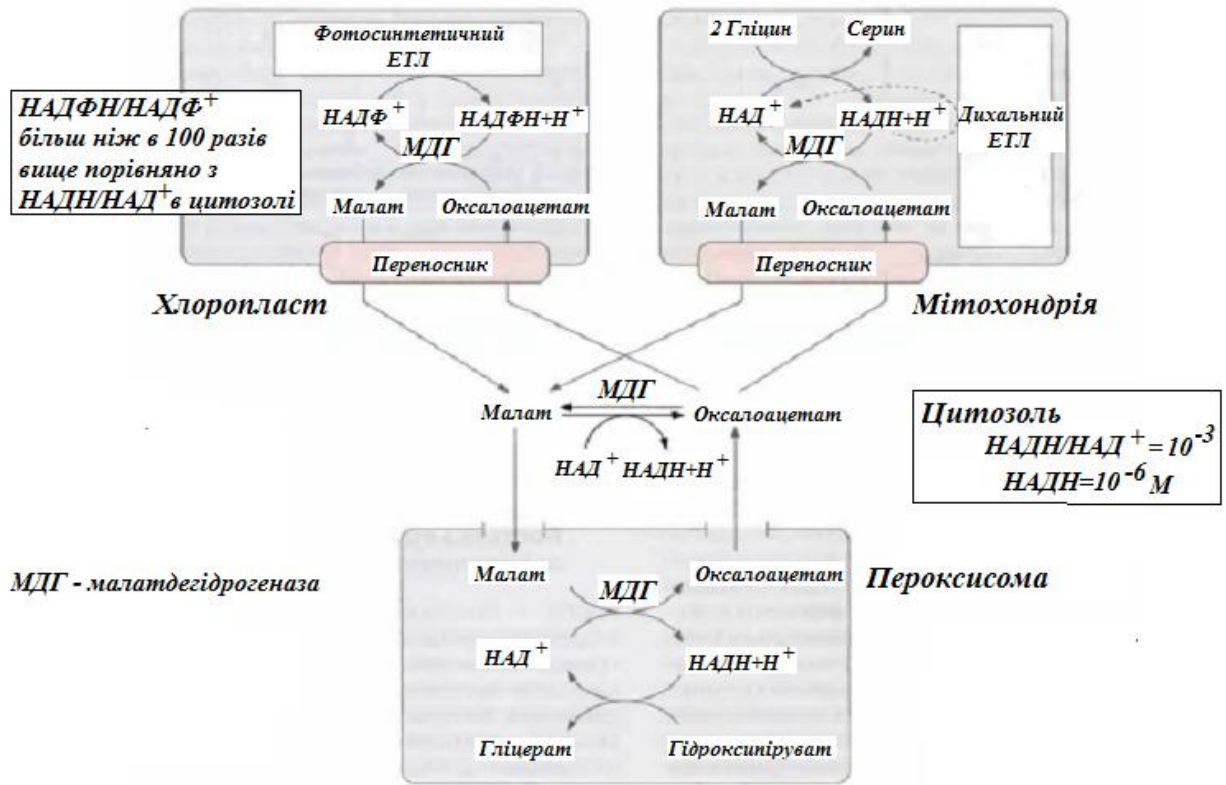


**Глутамінсинтететаза**

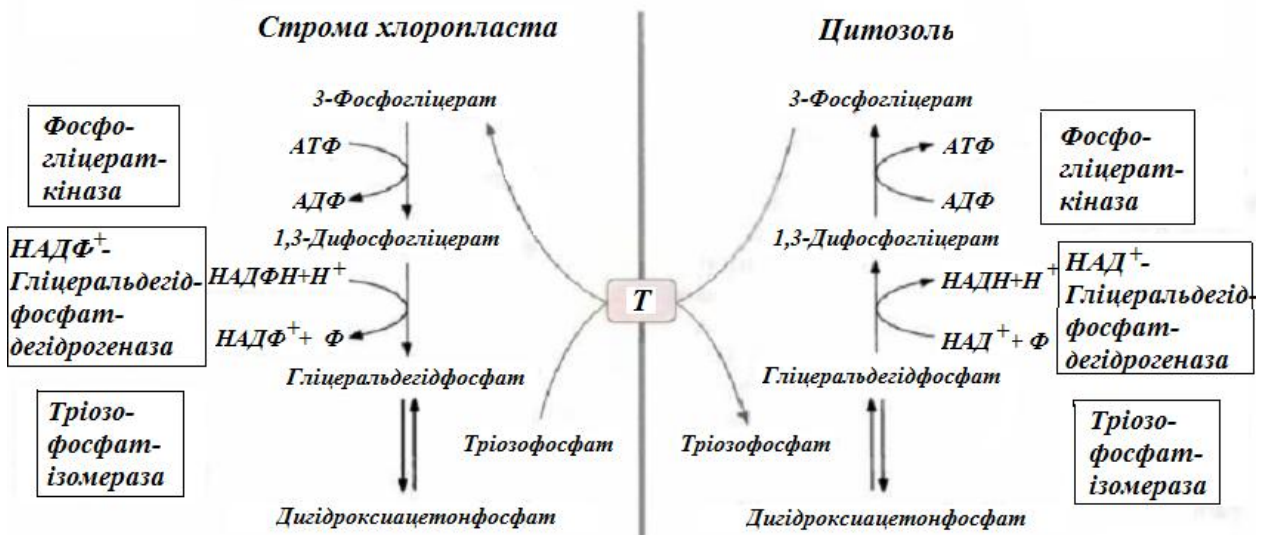


Швидкість повторної фіксації амонію при фотодиханні в 5-10 разів вища за швидкість його фіксації в процесі асиміляції нітрату.

### 6.3. Малат-оксалоацетатний переносник



### 6.4. Триозофосфат-3-фосфогліцератний переносник

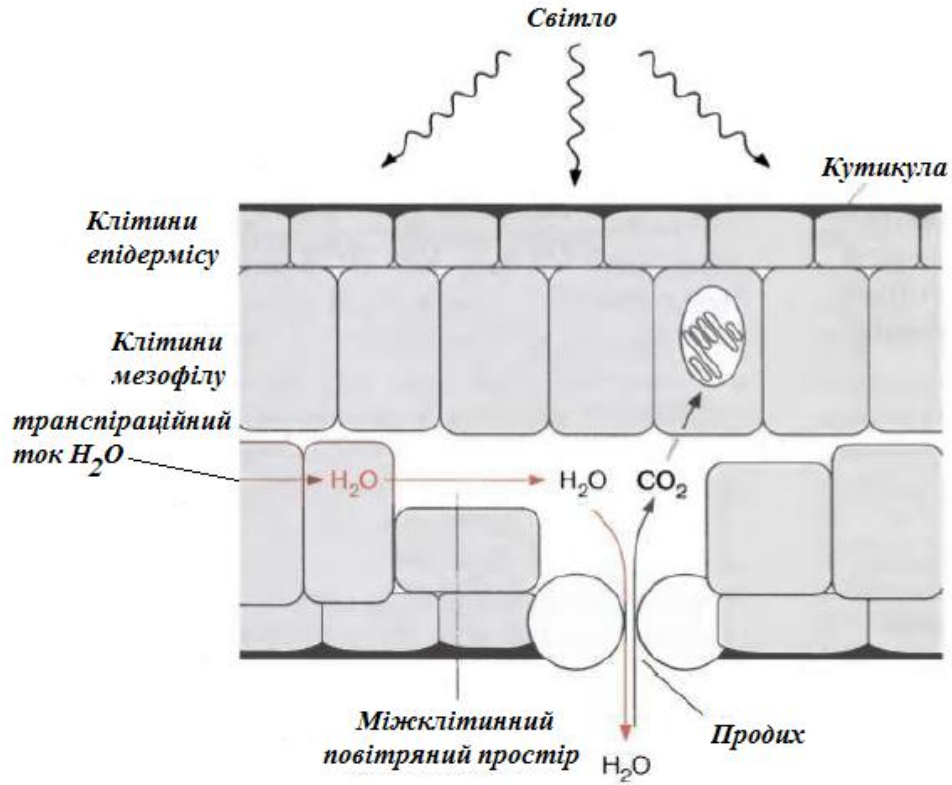


**6.5. Витрати АТФ і НАДФН на карбоксилювання залози39ри-1,5-бісфосфату (асиміляція CO<sub>2</sub>) і на оксигеназну реакцію RubisCO**

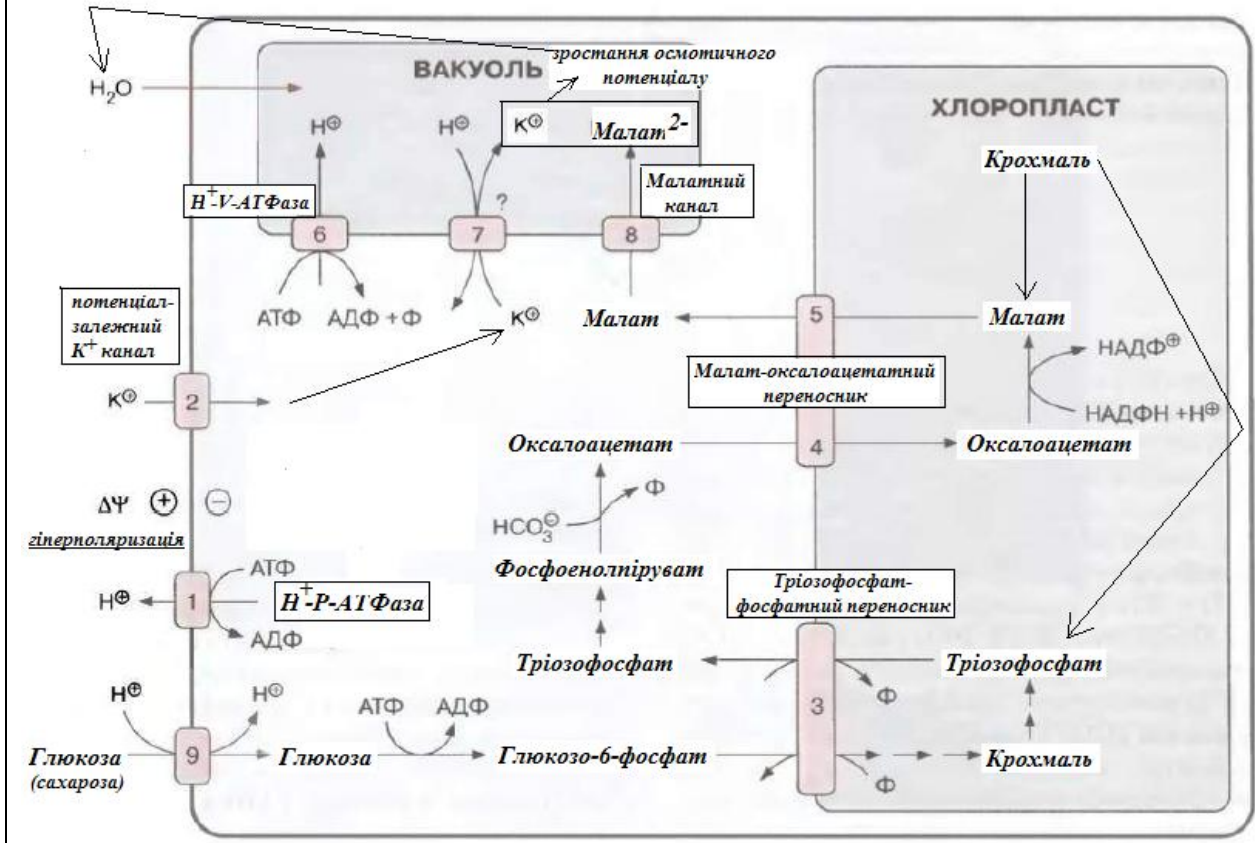
	Витрати (моль)	
	АТФ	НАДФН або 2 відновлених ферредоксина
<b>Карбоксилювання:</b>		
<b>Фіксація 1 моля CO<sub>2</sub></b>		
1 CO <sub>2</sub> → 0,33 тріозофосфат	<b>3</b>	<b>2</b>
<b>Оксигеназна реакція:</b>		
2 рибулозо-1,5-бісфосфат + 2 O <sub>2</sub> → → 2 [3-фосфогліцерат] + 2 [2-фосфогліколат]		
2 [2-фосфогліколат] → 3-фосфогліцерат + 1 CO <sub>2</sub>	2	1
1 CO <sub>2</sub> → 0,33 тріозофосфат	3	2
3 [3-фосфогліцерат] → 3 тріозофосфат	3	3
3,33 тріозофосфат → 2 рибулозо-1,5-бісфосфат	2	
	Σ 10	Σ 6
<b>Оксигеназна реакція на 1 моль O<sub>2</sub></b>	<b>5</b>	<b>3</b>

## 7. Надходження CO<sub>2</sub> до клітин. C<sub>3</sub>-, C<sub>4</sub>-, САМ-метаболізм

### 7.1. Зріз листка



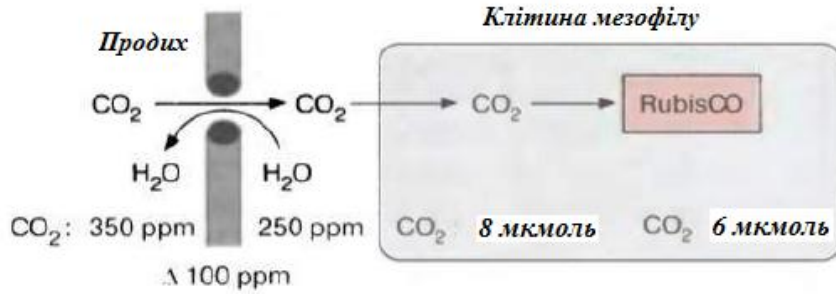
### 7.2. Малат в метаболізмі замикаючих клітин





### 7.3. Надходження CO<sub>2</sub> в клітину

#### C<sub>3</sub>-рослини

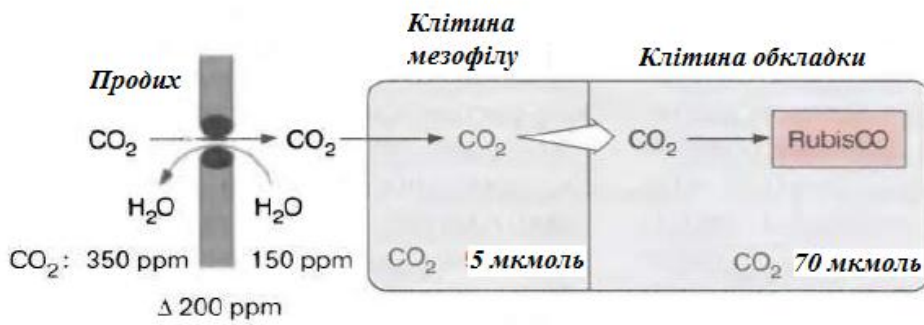


#### Потреба асиміляції

моль спожитої води  
моль фіксованого CO<sub>2</sub>

700-1300

#### C<sub>4</sub>-рослини

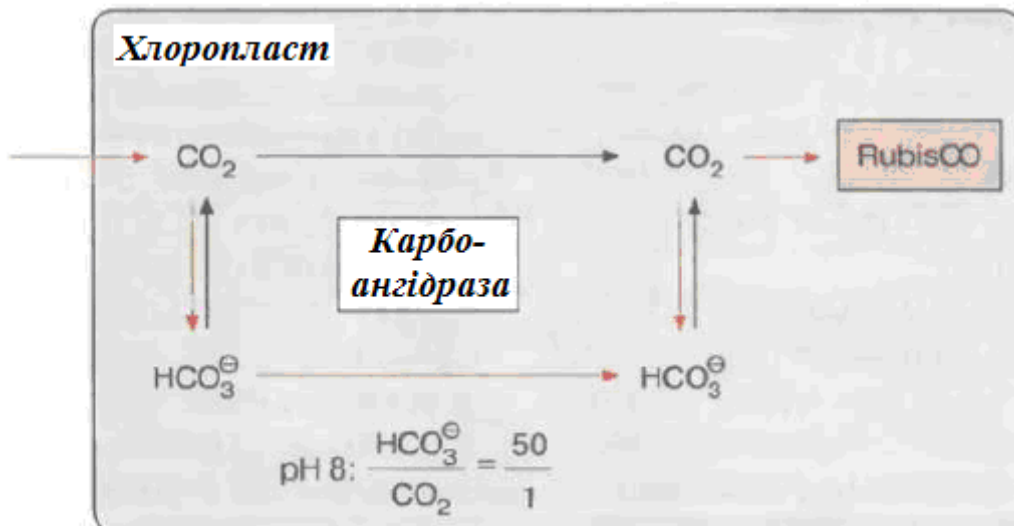


#### Потреба асиміляції

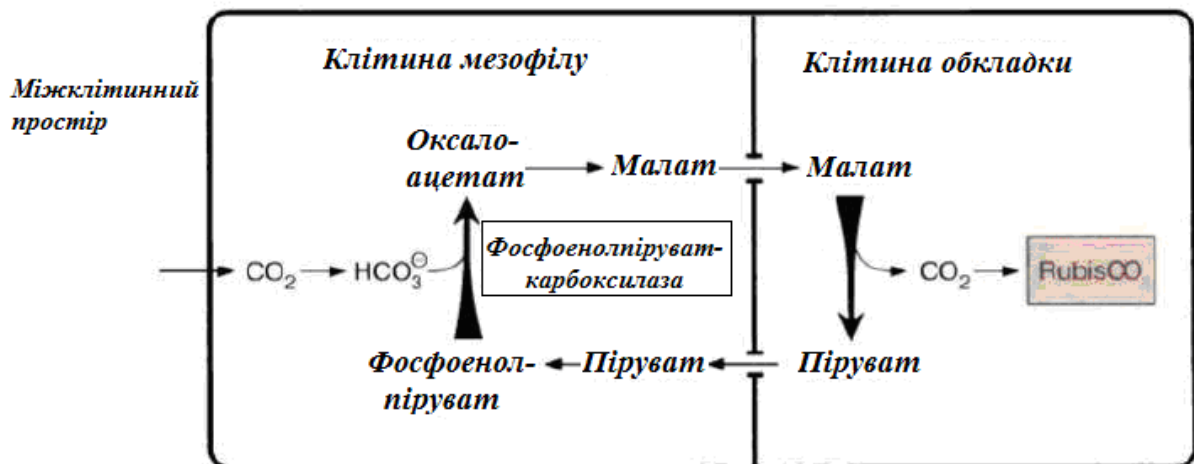
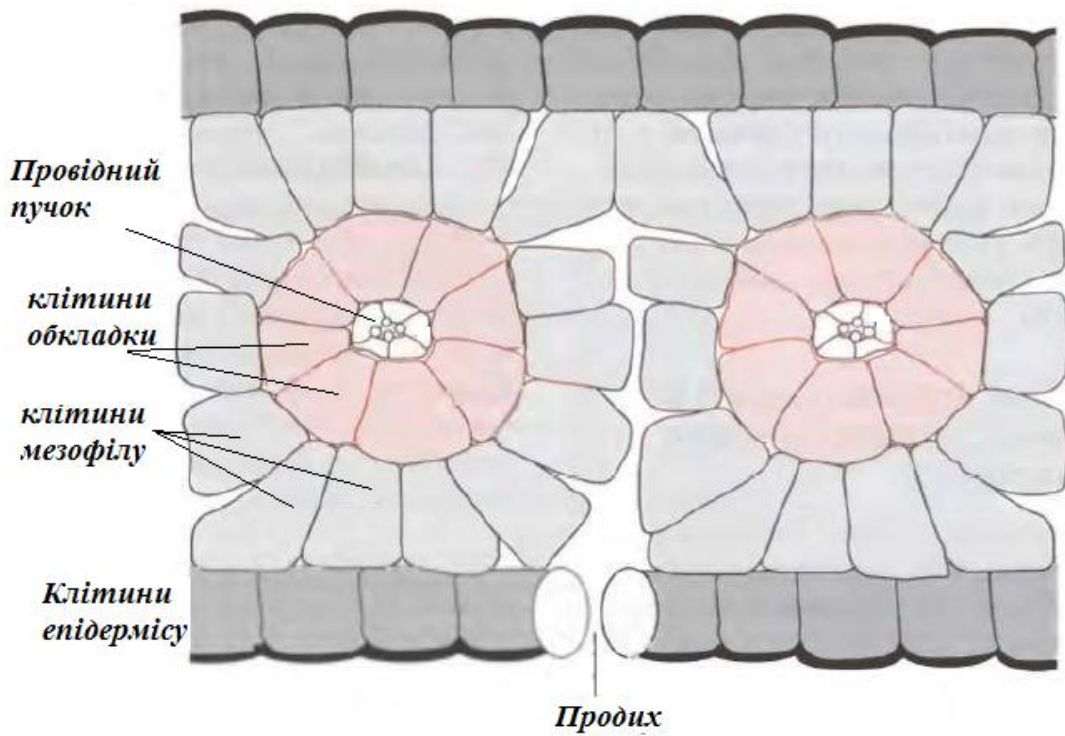
моль спожитої води  
моль фіксованого CO<sub>2</sub>

400-600

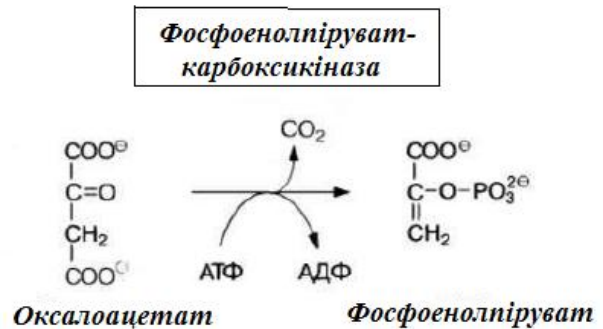
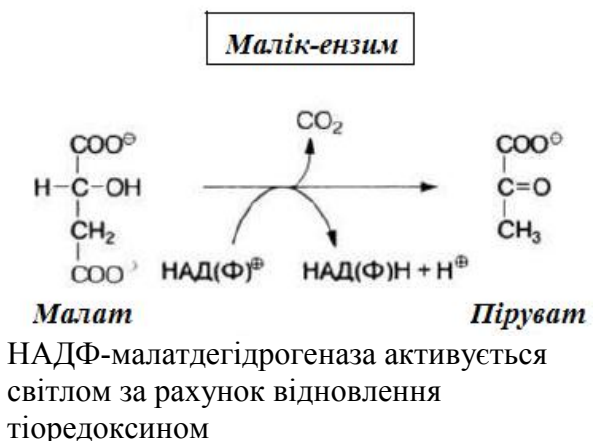
### 7.4. Схема роботи карбоангідрази



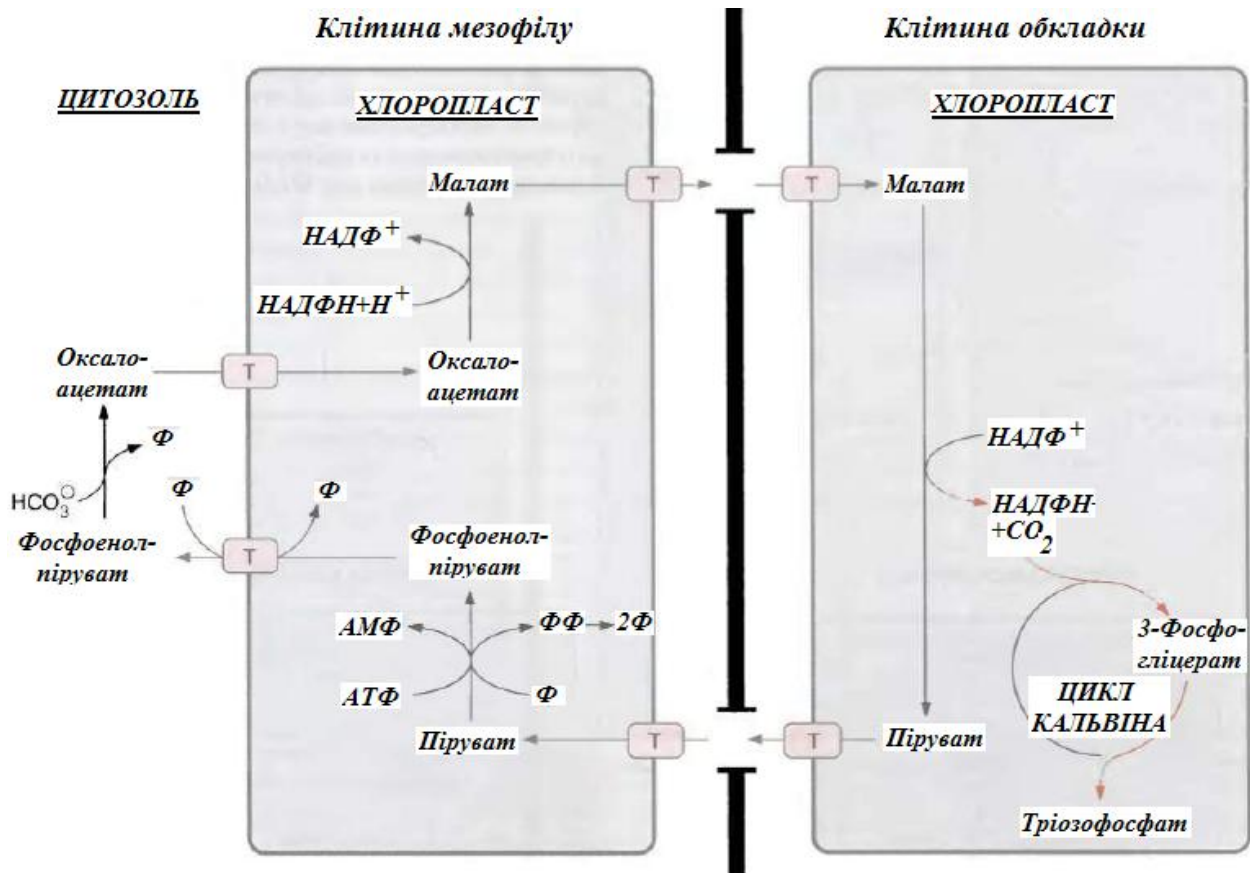
## 7.5. Особливості C<sub>4</sub>-метаболізму



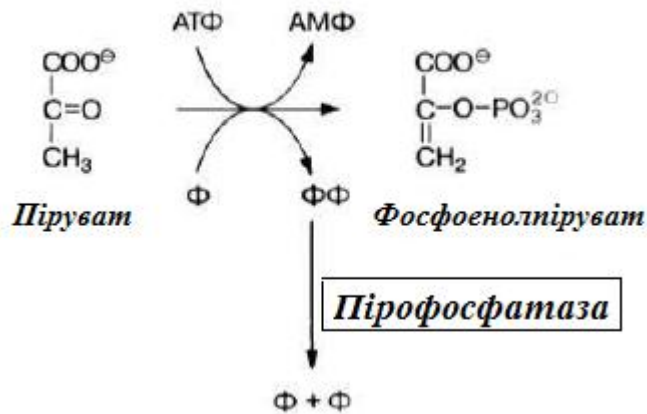
Темрява - активність фосфоенліруват-карбоксілази знижується;  
світло - активація сериної протеїнінази, яка активує ФЕП-карбоксілазу



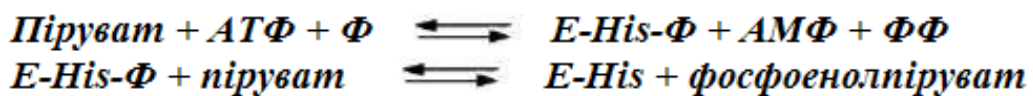
### 7.6. НАДФ-малатдегідрогеназний С<sub>4</sub>-метаболізм (кукурудза, цукрова тростина)



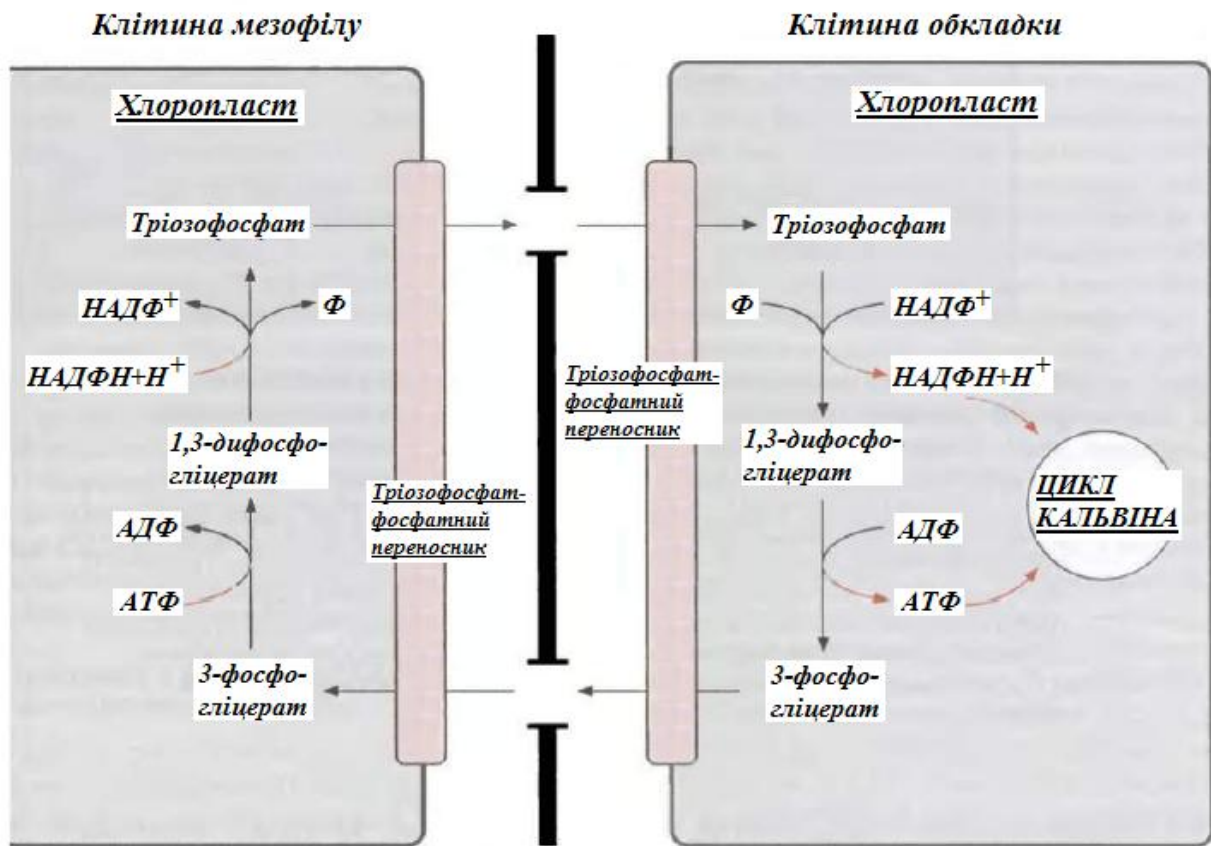
#### Піруват-фосфат-дикіназа



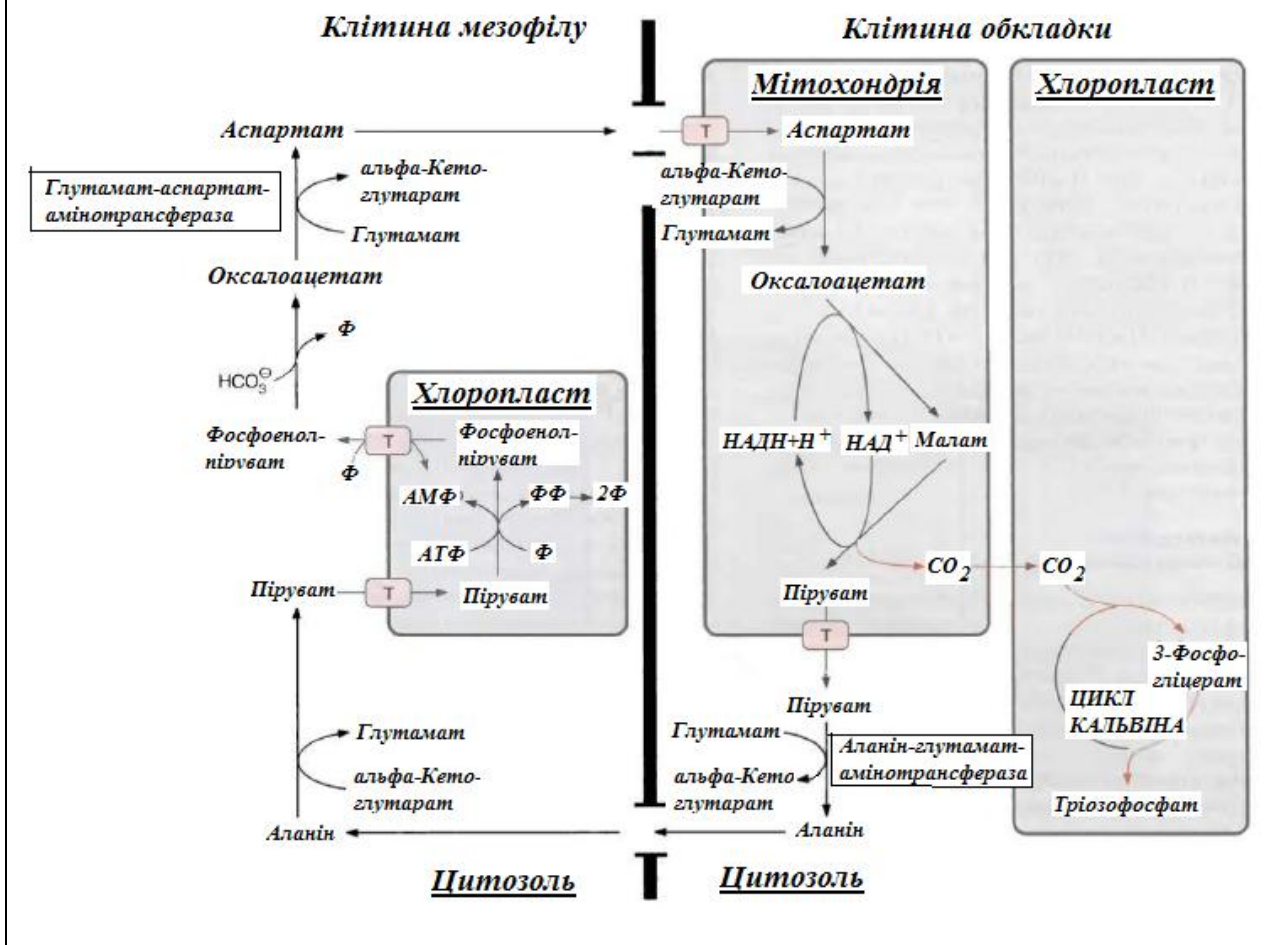
Піруватфосфатдикіназа є залозиди ферментом; інактивується в темряві за рахунок фосфорилування за залишком треоніну; в якості донора фосфатної групи використовується АДФ.



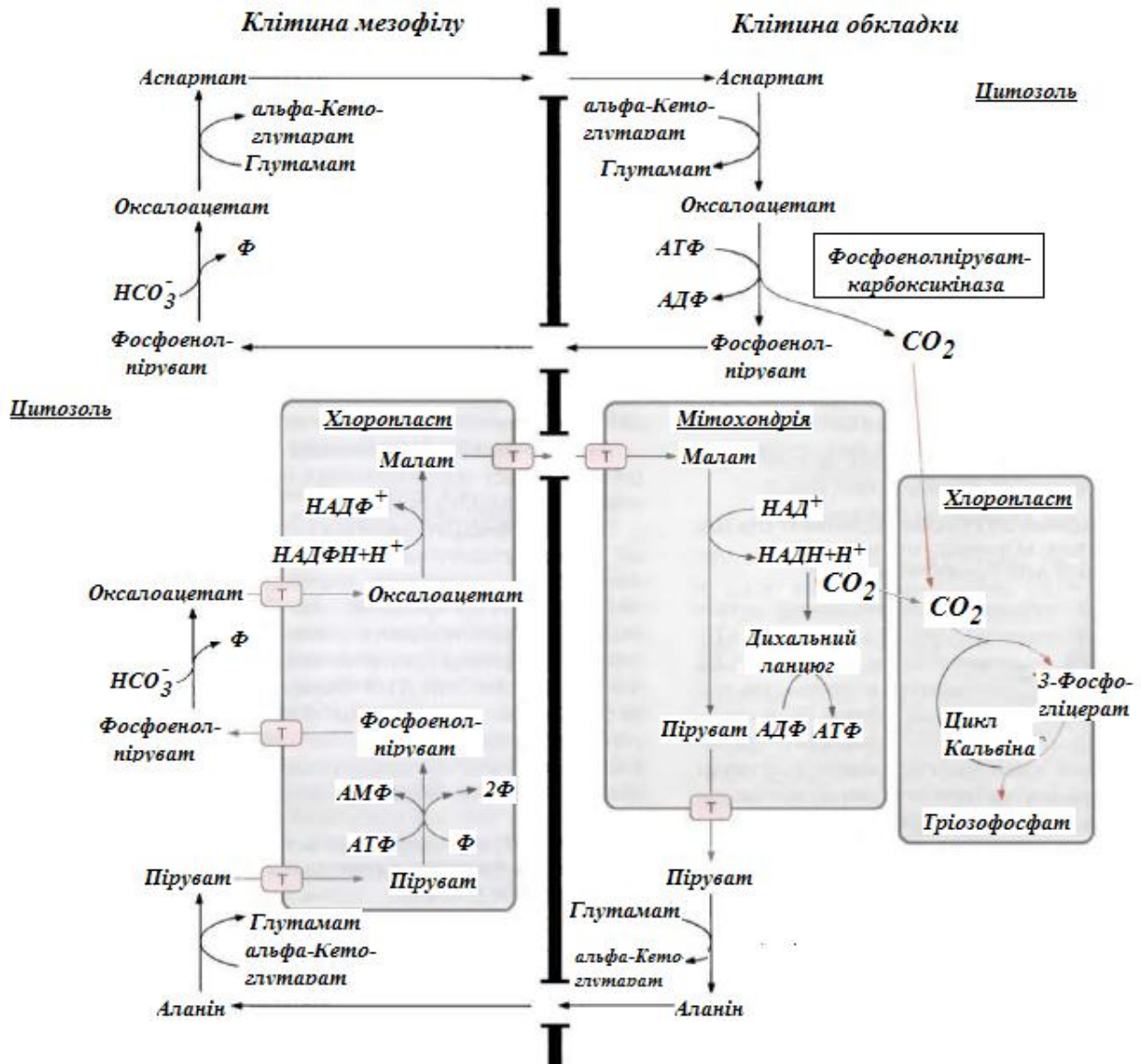
### C<sub>4</sub>-метаболізм у кукурудзи



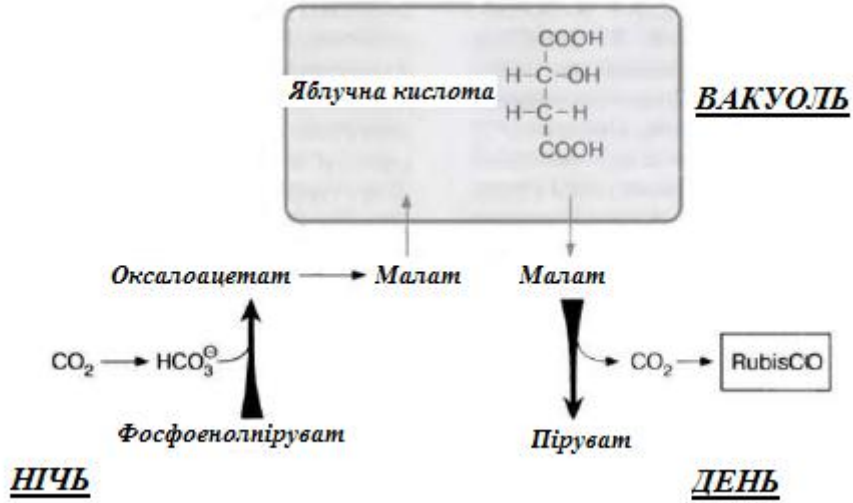
### 7.7. НАД-малатдегідрогенний C<sub>4</sub>-метаболізм (просо)



### 7.8. Фосфоенілпіруват-карбоксикіназний $C_4$ -метаболізм (деякі швидкоростучі тропічні злаки)



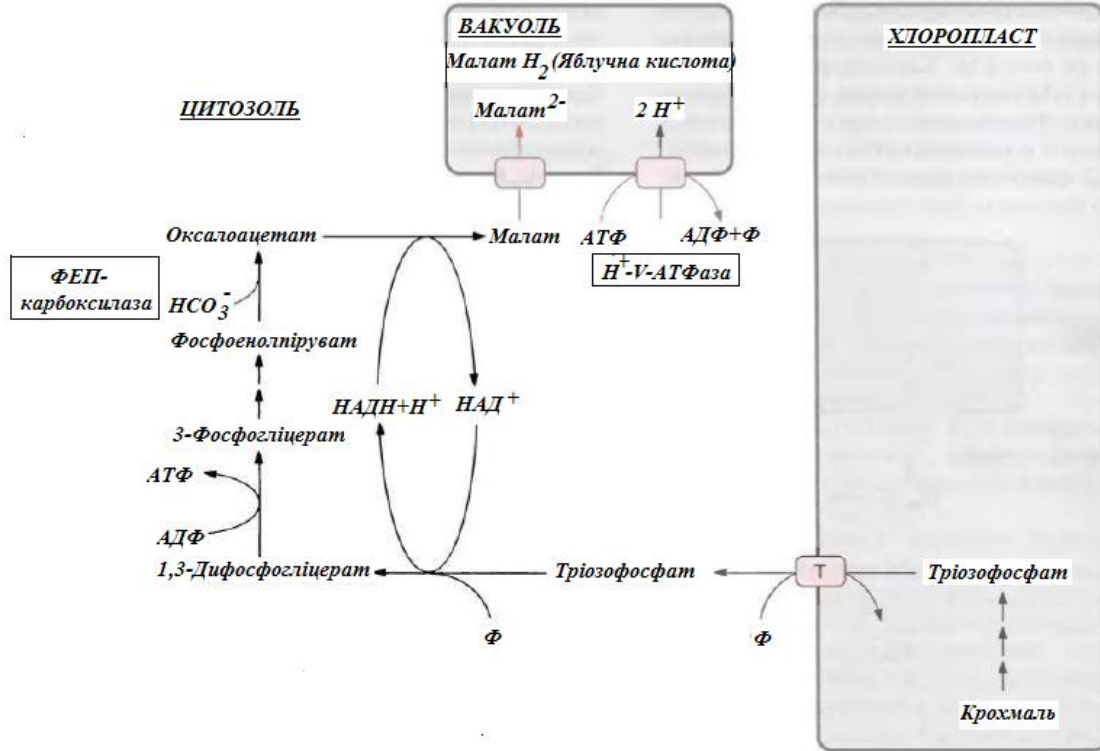
**7.9. САМ-метаболізм (Crassulaceae acid metabolism)**  
 (родина товстянкові, ананас, мексиканська агава, кактуси, каланхое)  
 (карбоксилювання і декарбоксилювання розділені у часі, а не у просторі)



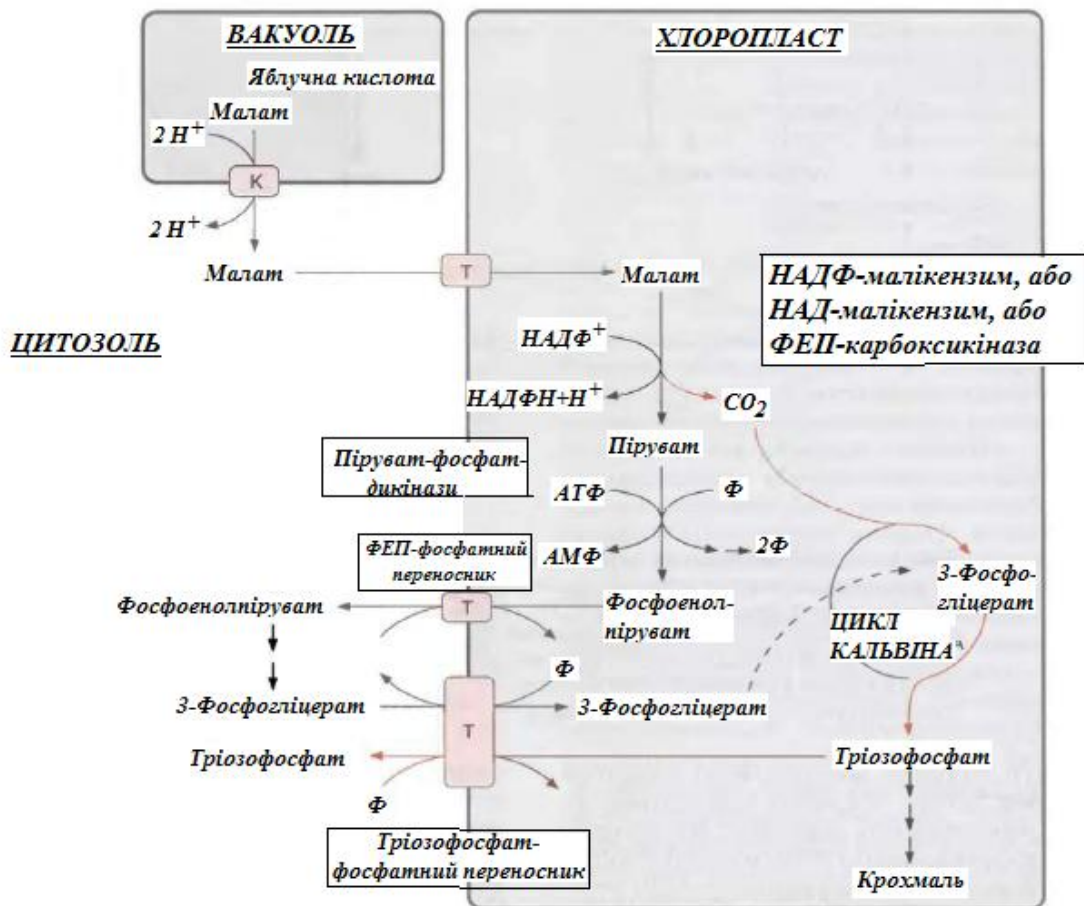
# САМ-метаболізм

## Ніч

pH вранці біля 3



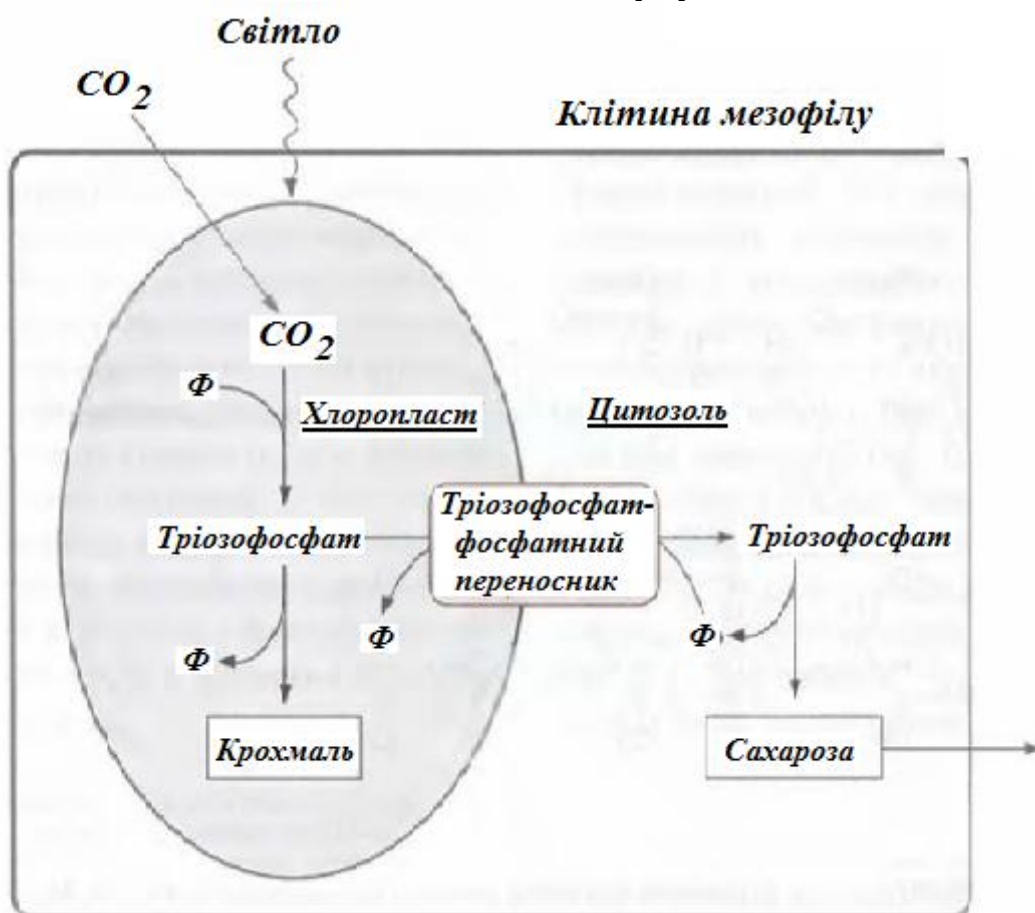
## День



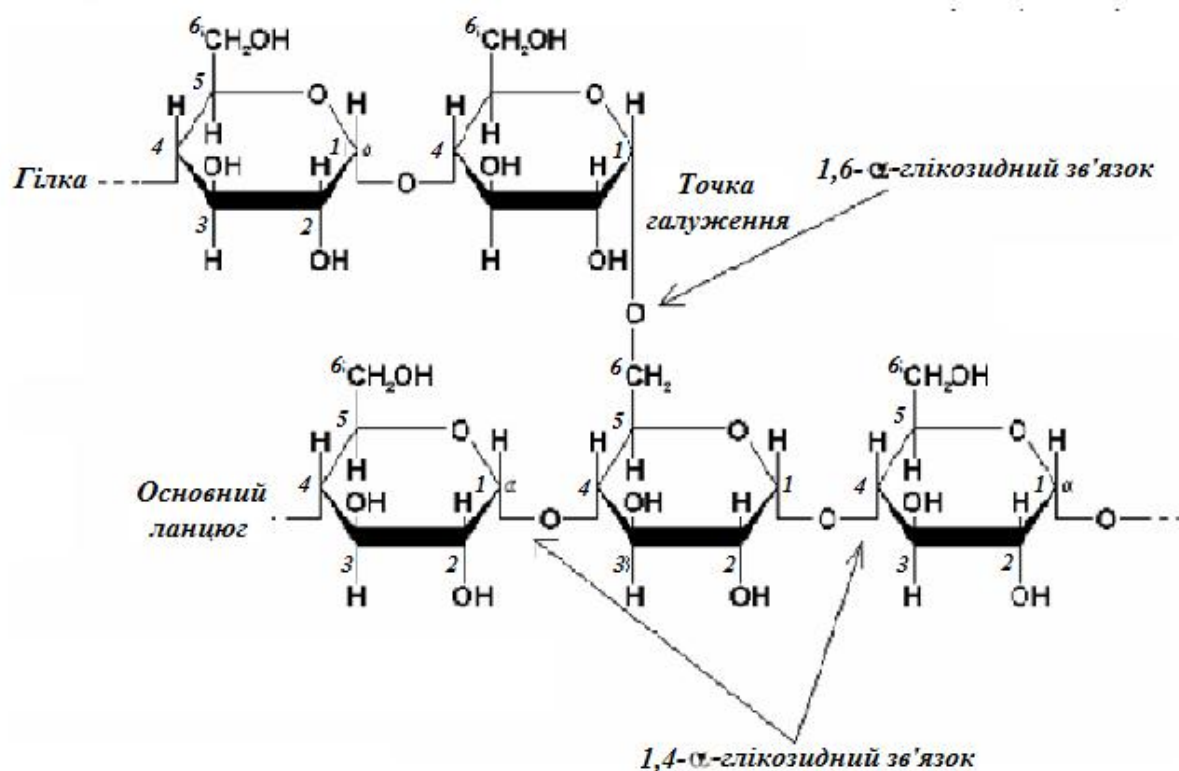


## 8. Обмін вуглеводів

### 8.1. Загальна схема синтезу вуглеводів



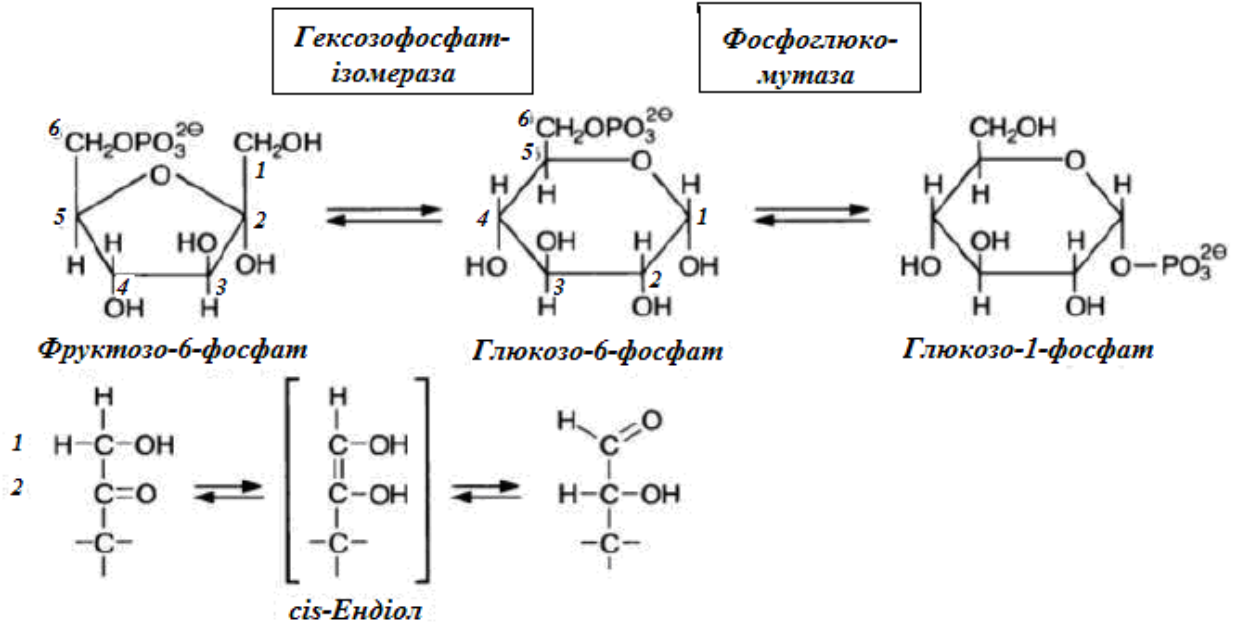
### Фрагмент молекули крохмалю

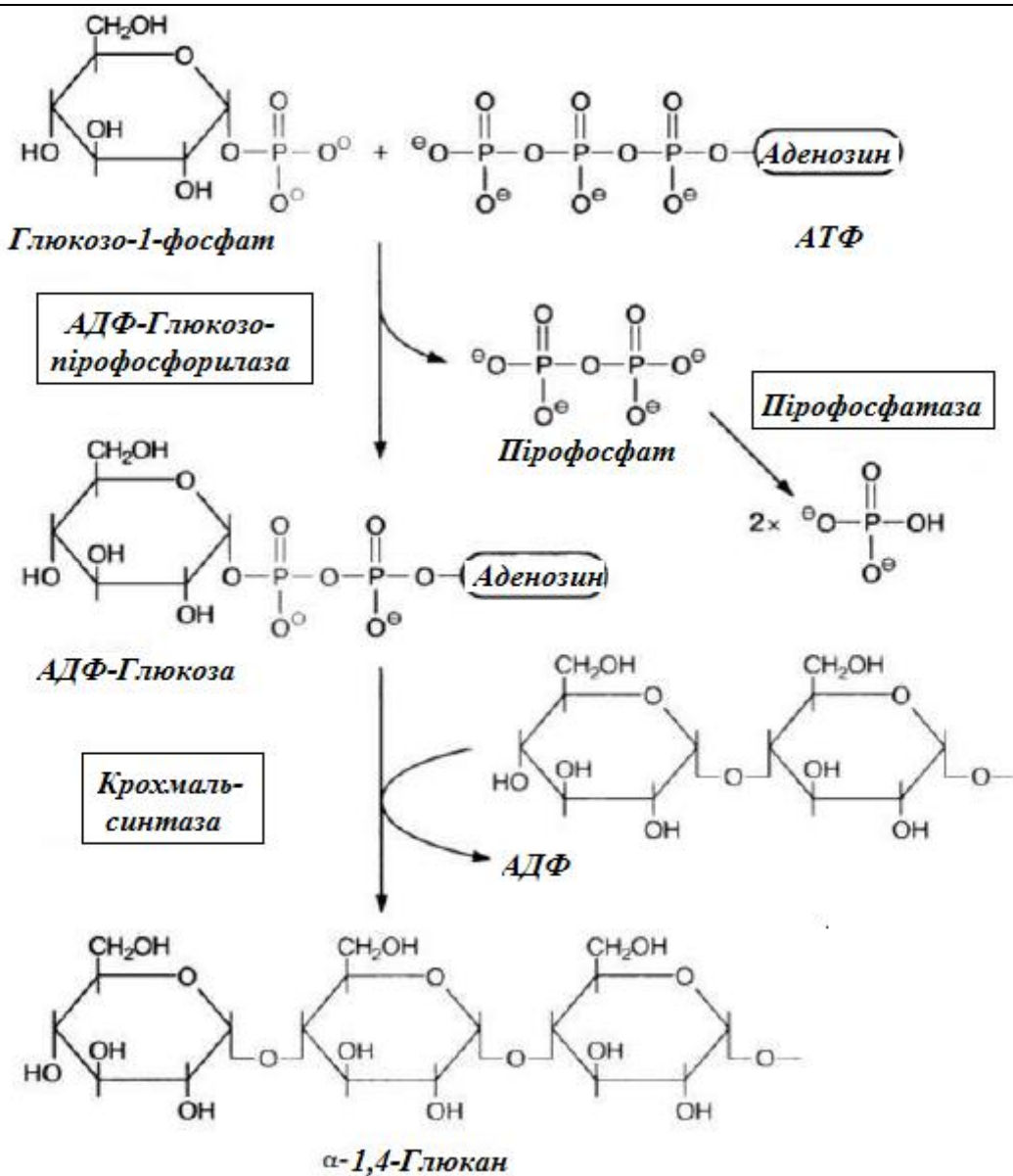


Компоненти рослинного крохмалю

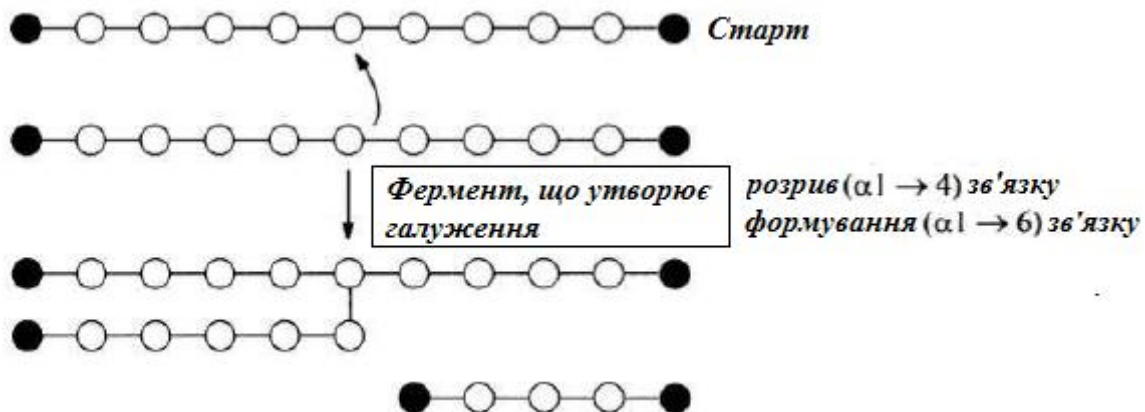
	Кількість залишків глюкози	Кількість залишків глюкози між галуженням	Максимум поглинання глюкан-йодного комплексу
Амілоза	$10^3$	розгалужень немає	660 нм
Амілопектин	$10^4$ - $10^5$	20-25	530-550 нм
Фітоглікоген	$10^5$	10-15	430-450 нм

8.2. Біосинтез крохмалю

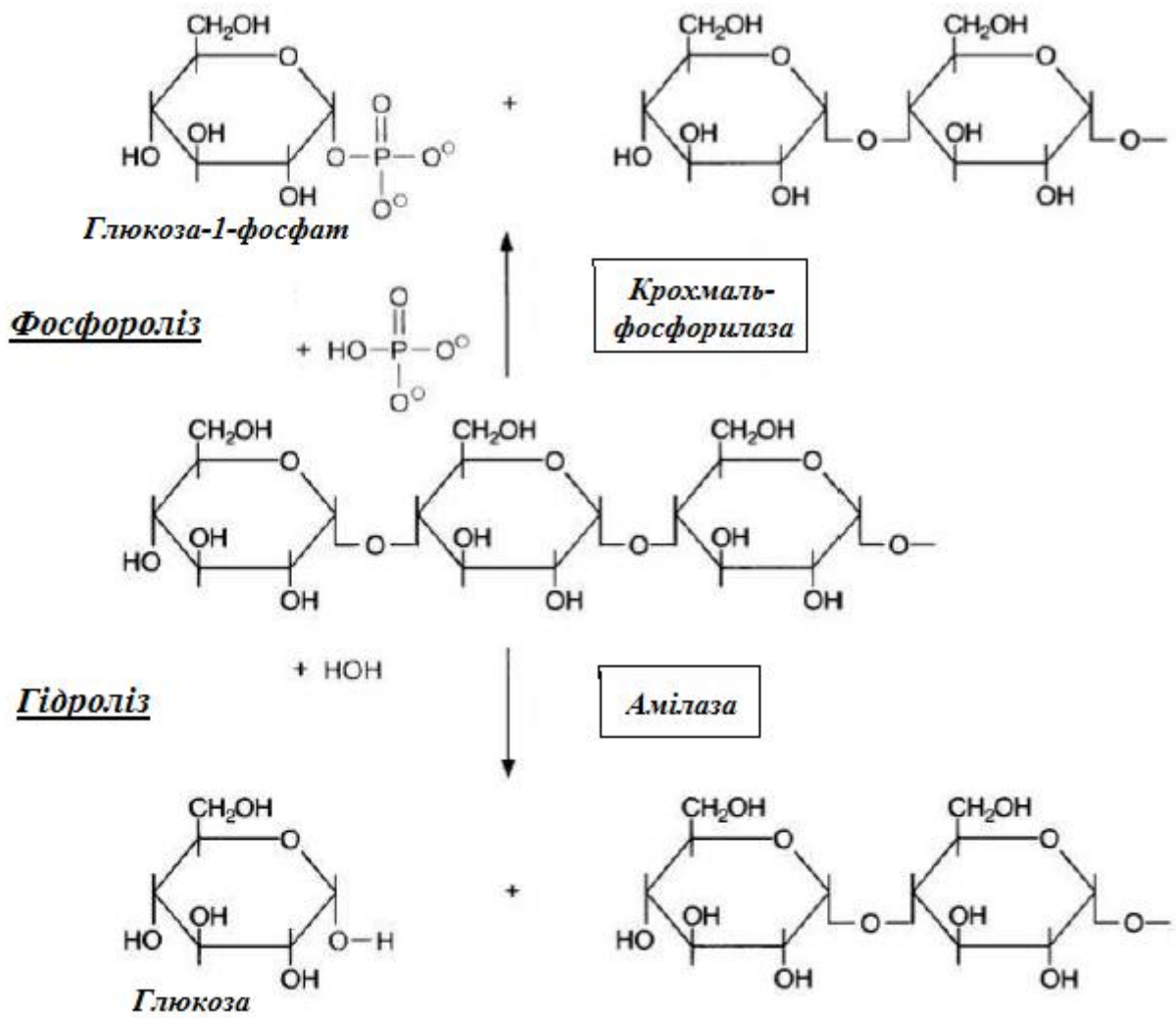


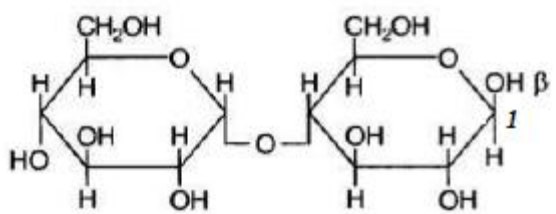
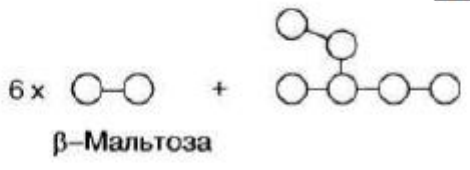
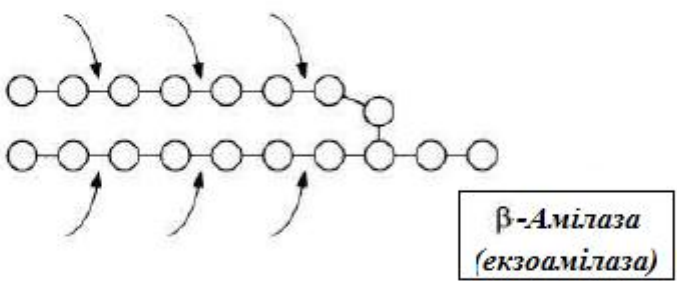
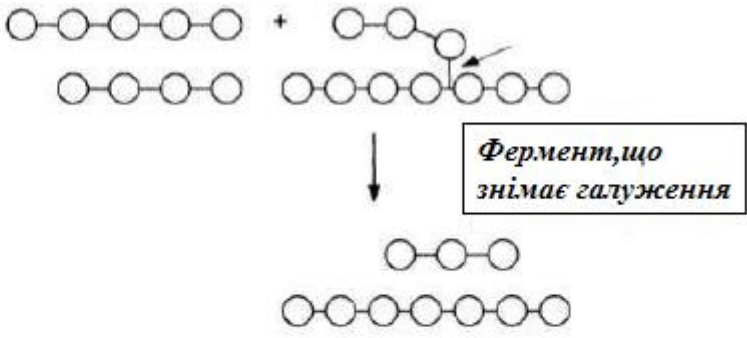
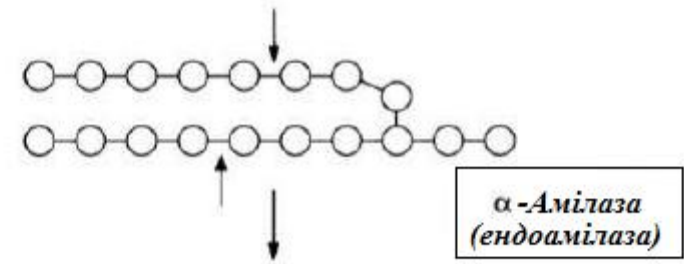


**Утворення розгалужень ланцюга**

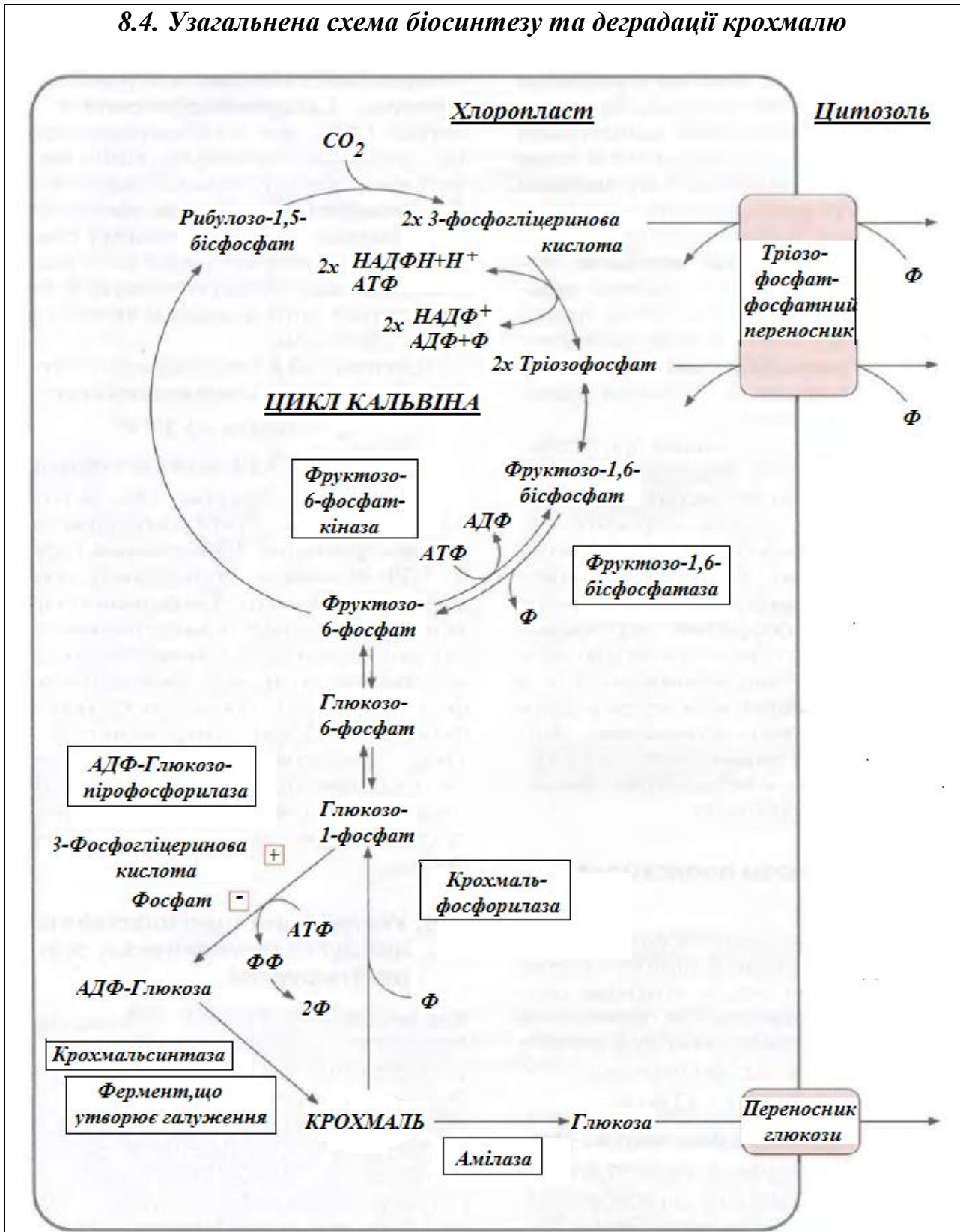


### 8.3. Розпад крохмалю

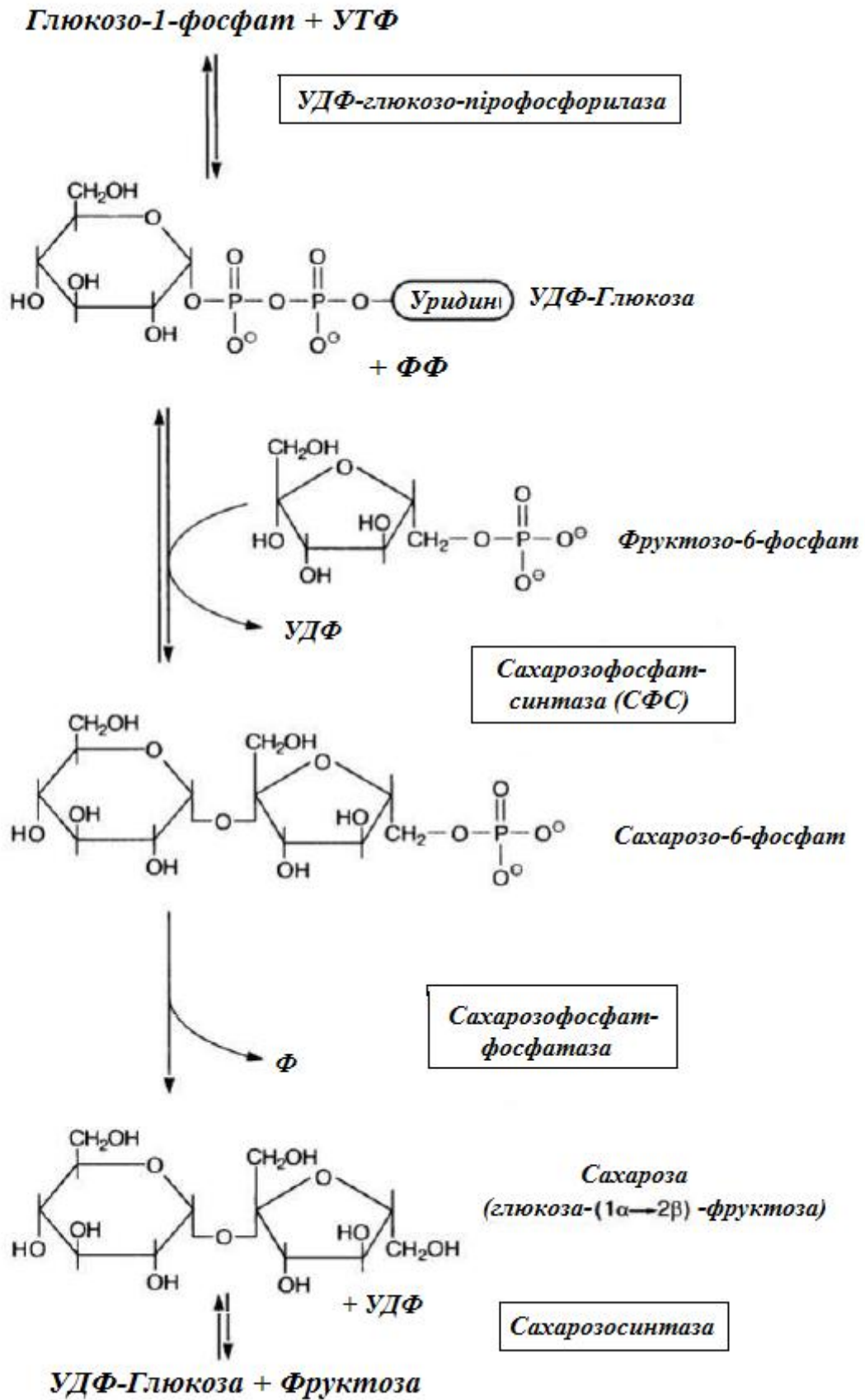




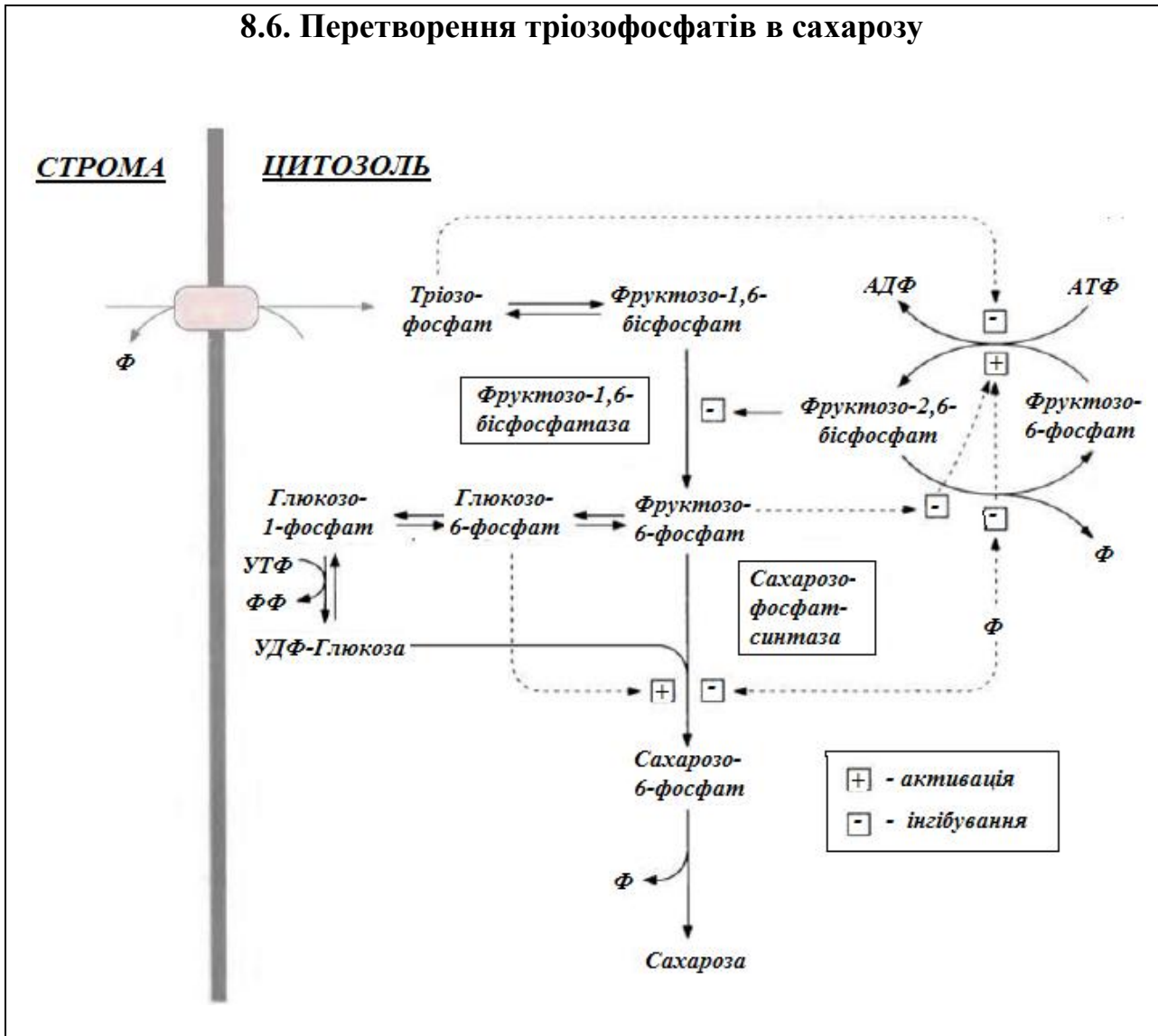
### 8.4. Узагальнена схема біосинтезу та деградації крохмалю



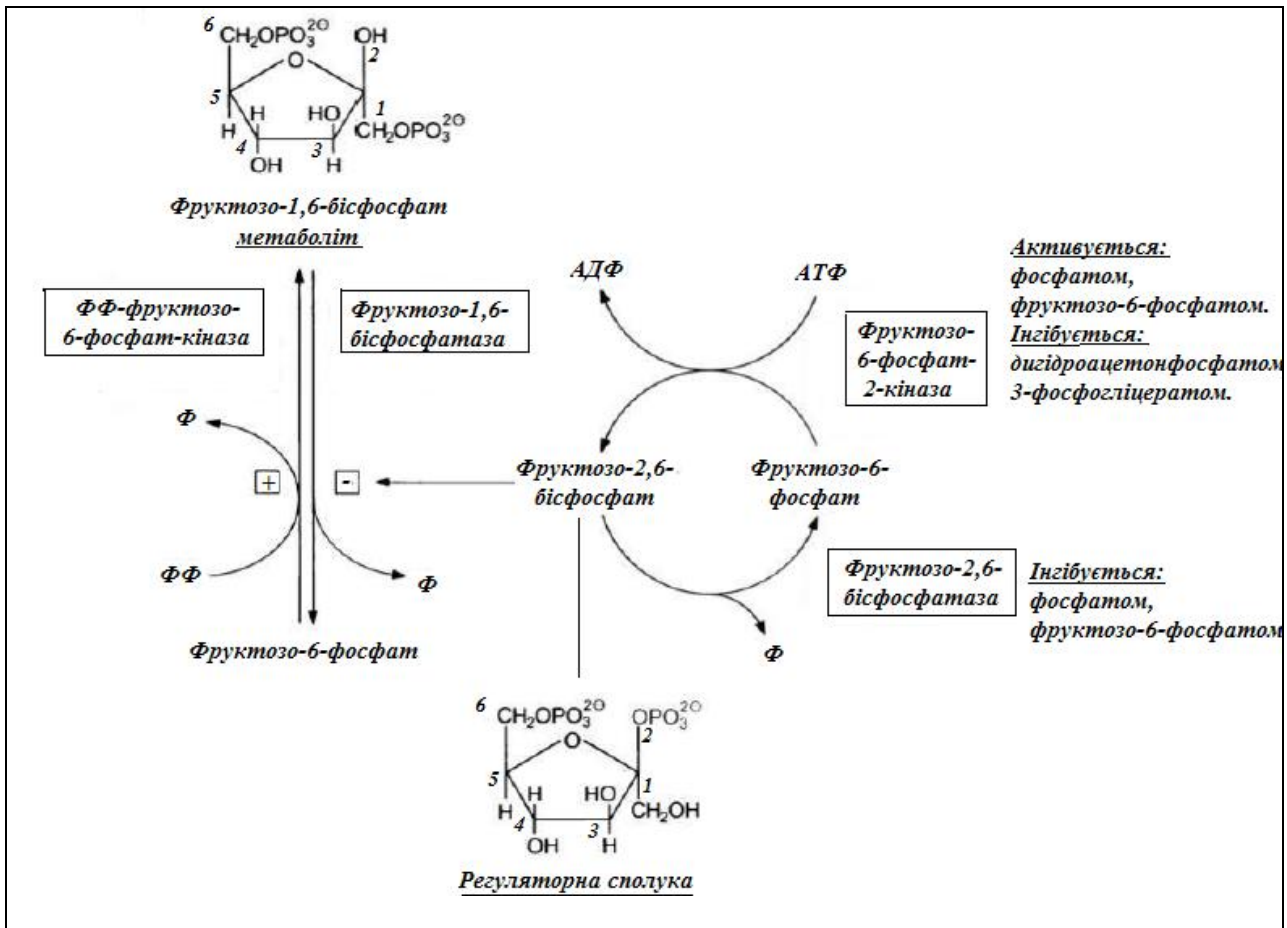
### 8.5. Синтез сахарози



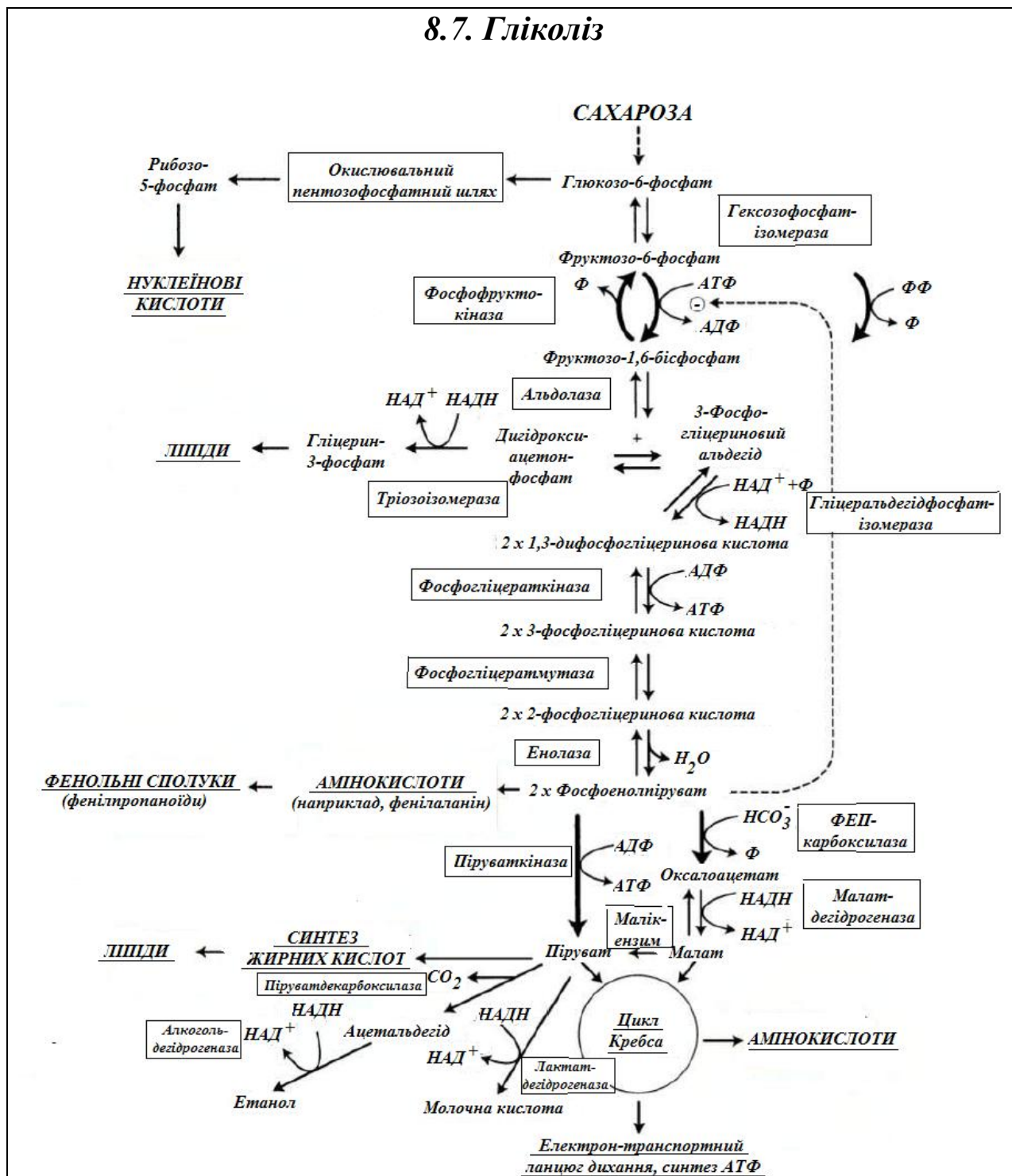
## 8.6. Перетворення тріозофосфатів в сахарозу





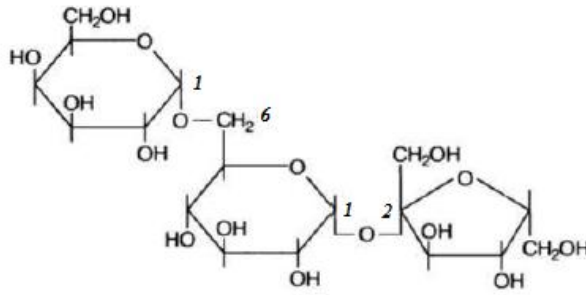


## 8.7. Гліколіз



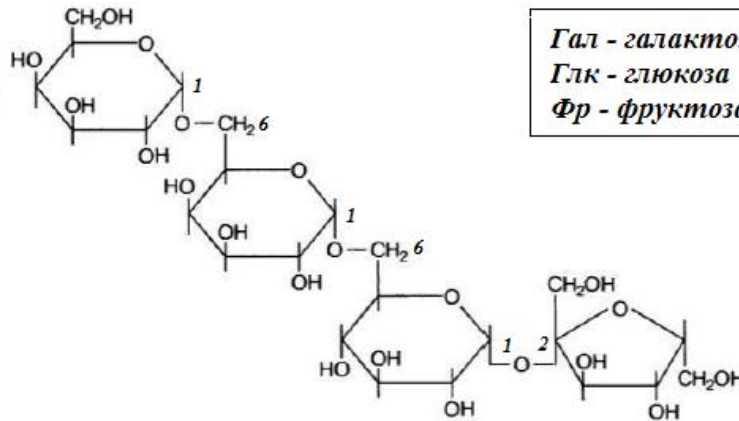
### 8.8. Олігосахариди родини рафінози

*Рафіноза*



Гал-(1 $\alpha$ →6)-Глк-(1 $\alpha$ →2 $\beta$ )-Фр

*Стахіоза*



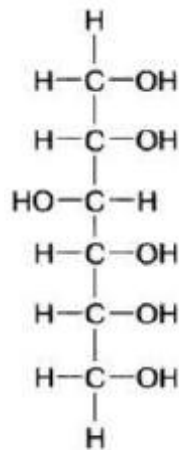
Гал - галактоза  
Глк - глюкоза  
Фр - фруктоза

Гал-(1 $\alpha$ →6)-Гал-(1 $\alpha$ →6)-Глк-(1 $\alpha$ →2 $\beta$ )-Фр

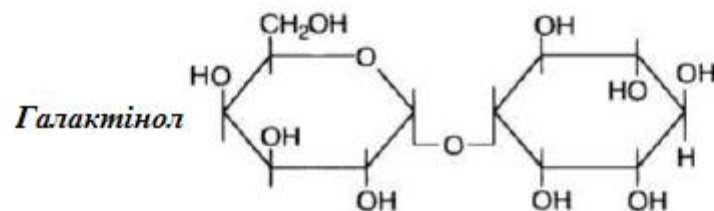
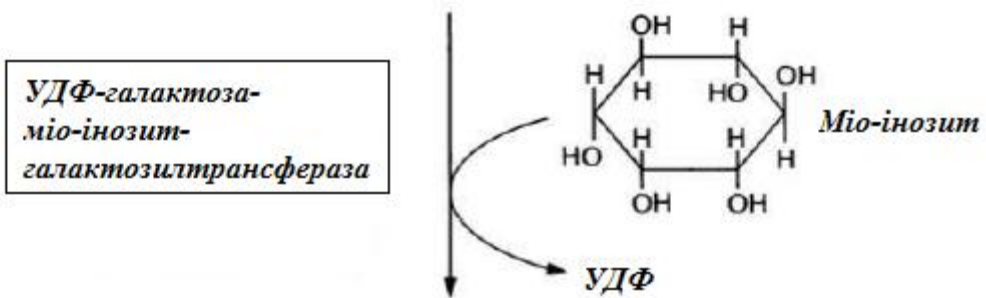
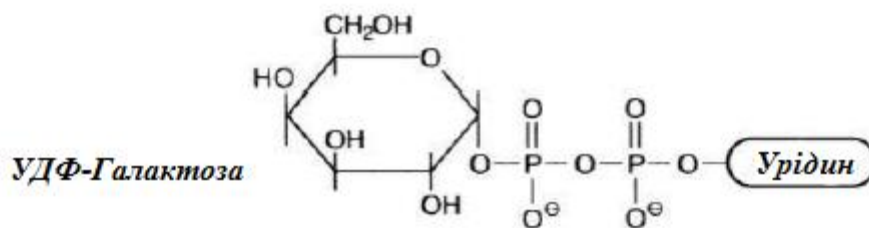
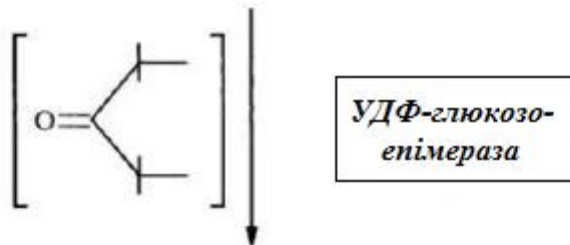
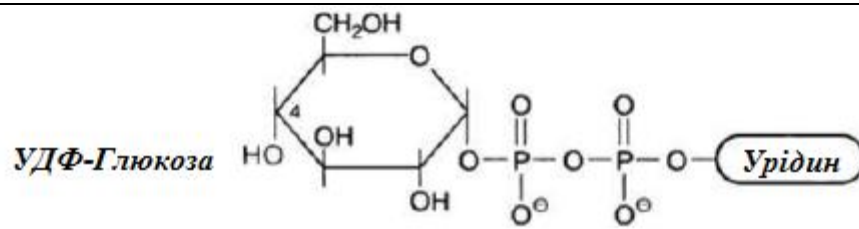
*Вербаскоза*

Гал-(1 $\alpha$ →6)-Гал-(1 $\alpha$ →6)-Гал-(1 $\alpha$ →6)-Глк-(1 $\alpha$ →2 $\beta$ )-Фр

### 8.9. Сахароспирти



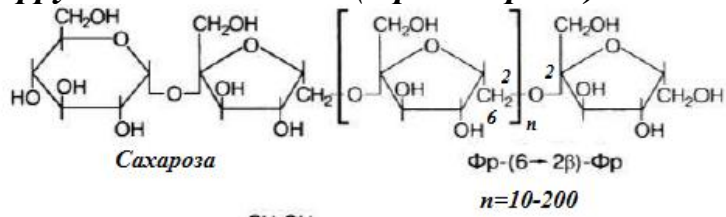
*D-сорбіт*



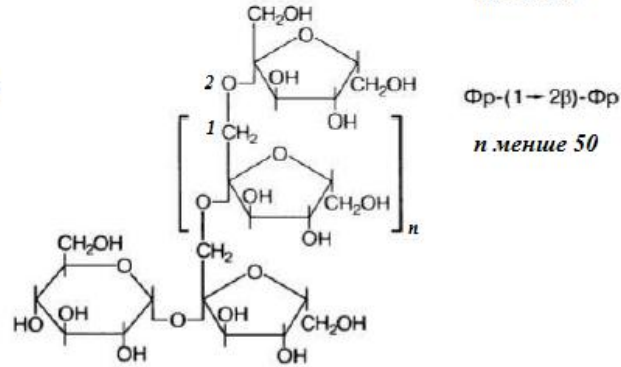
### 8.10. Фруктани

(сахароза + фруктоза = кестоза (трисахариди))

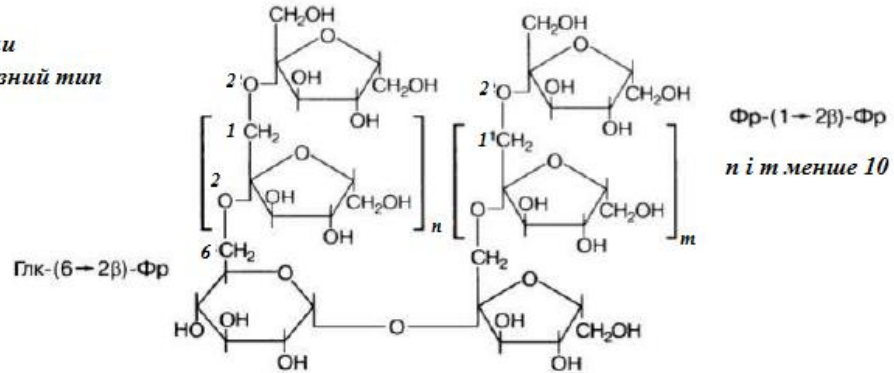
Фруктани леванового типу  
6-Кестозний тип



Фруктани інулінового типу  
1-Кестозний тип



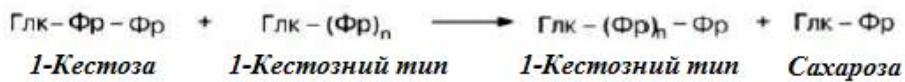
Грамінани  
Неокестозний тип



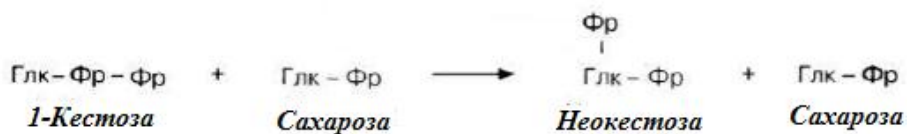
Сахарозо-сахарозо-  
фруктозилтрансфераза



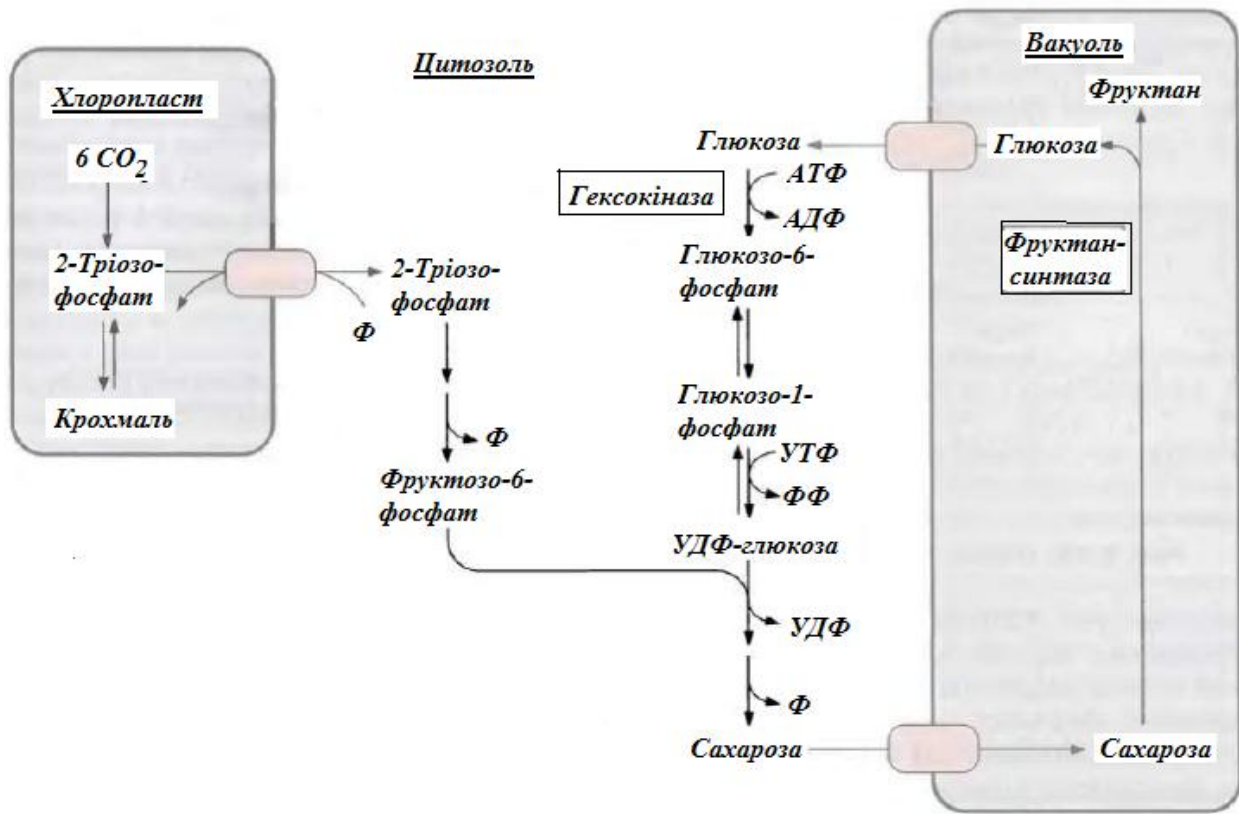
Фруктанфруктан-6-  
фруктозилтрансфераза



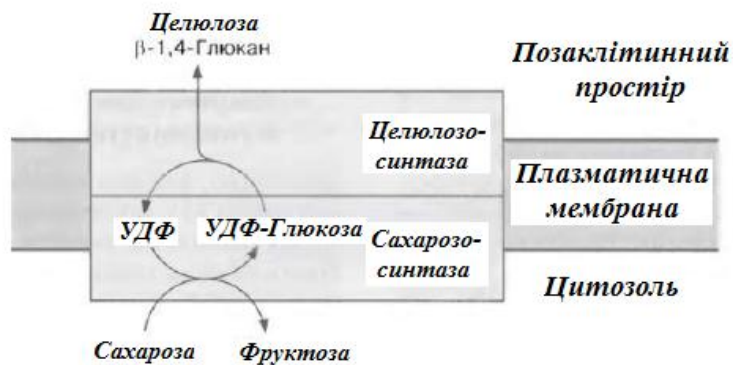
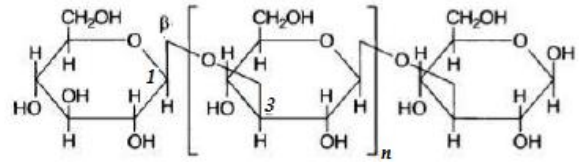
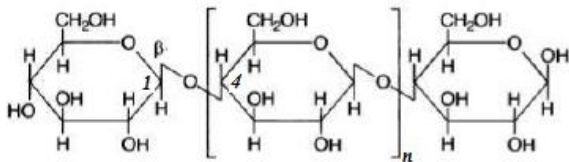
6-Глюкозофруктозил-  
трансфераза



8.11. Схема утворення фруктанів як альтернативних запасних сполук в листках

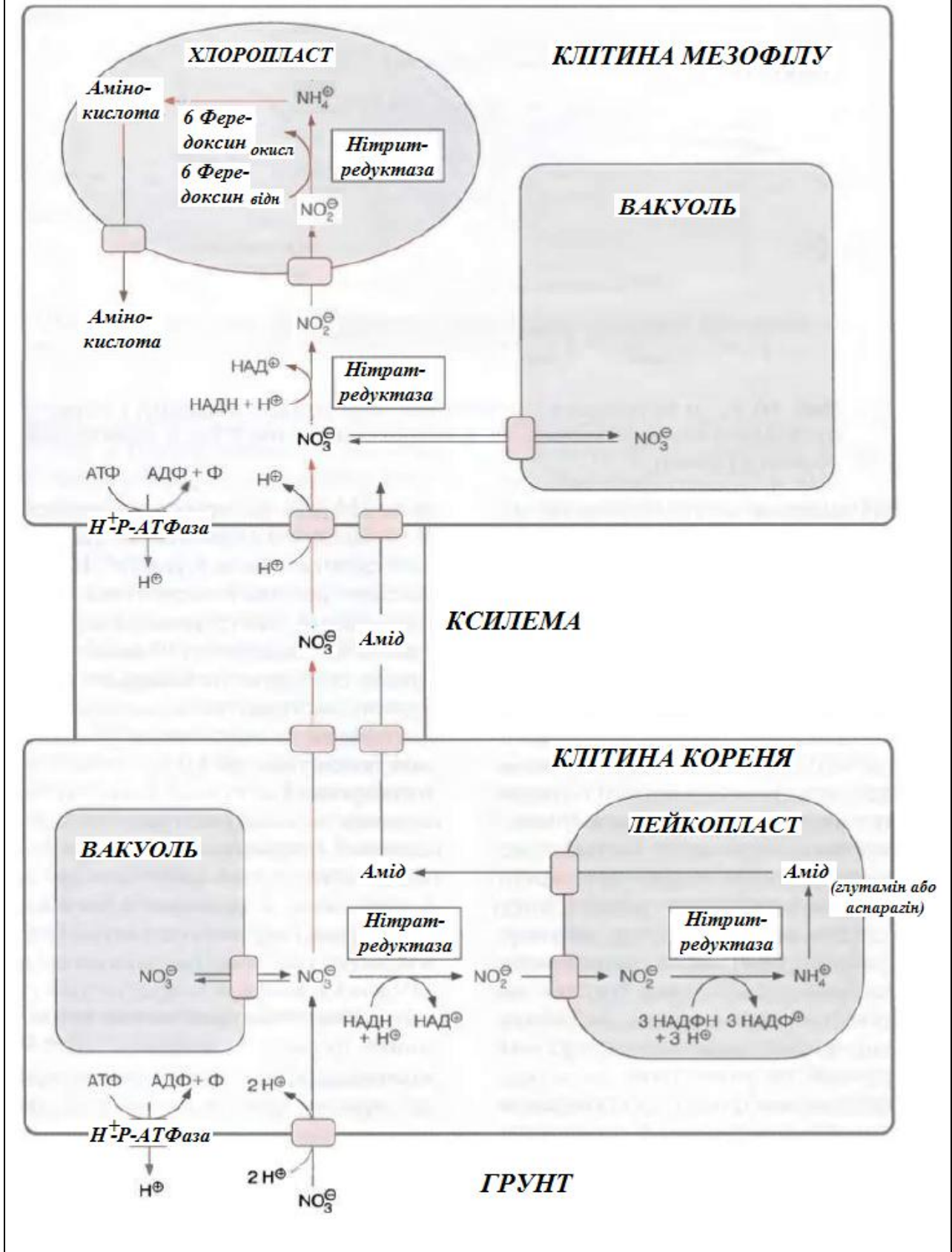


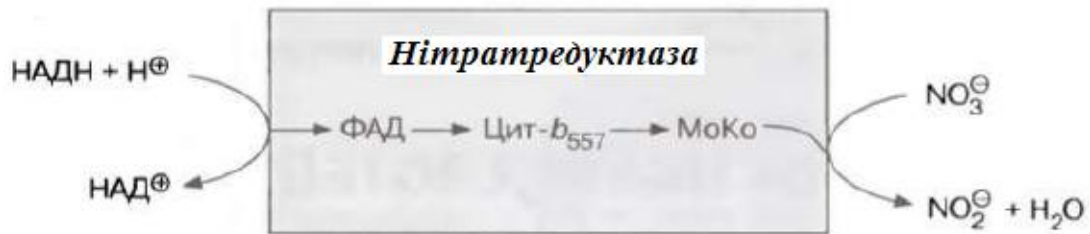
8.12. Схема утворення целюлози і калози



## 9. Асиміляція нітратів

### 9.1. Схема асиміляції нітрату в коренях та листях рослин

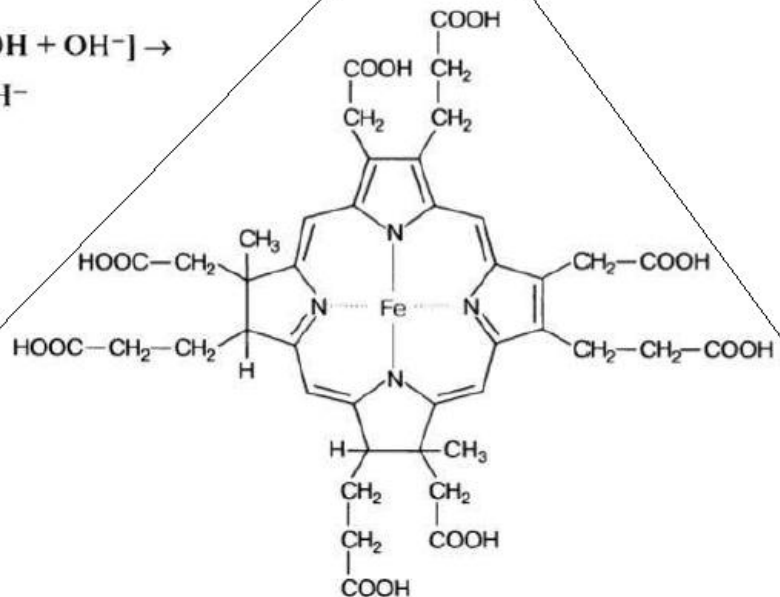
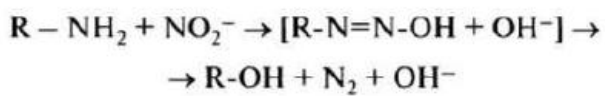
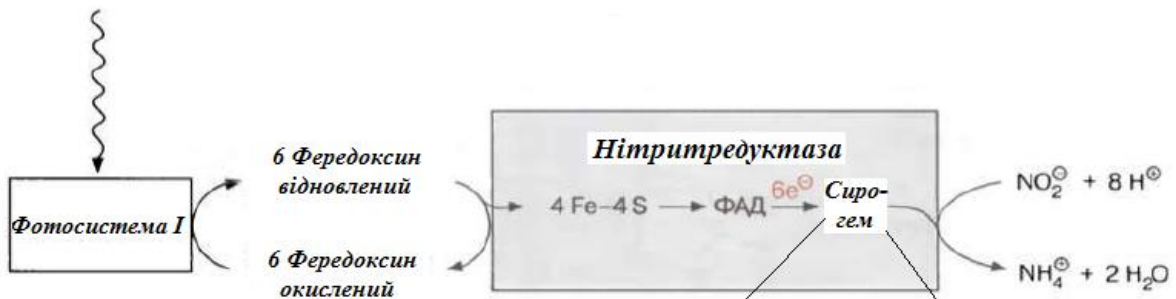




**Послідовність амінокислот**

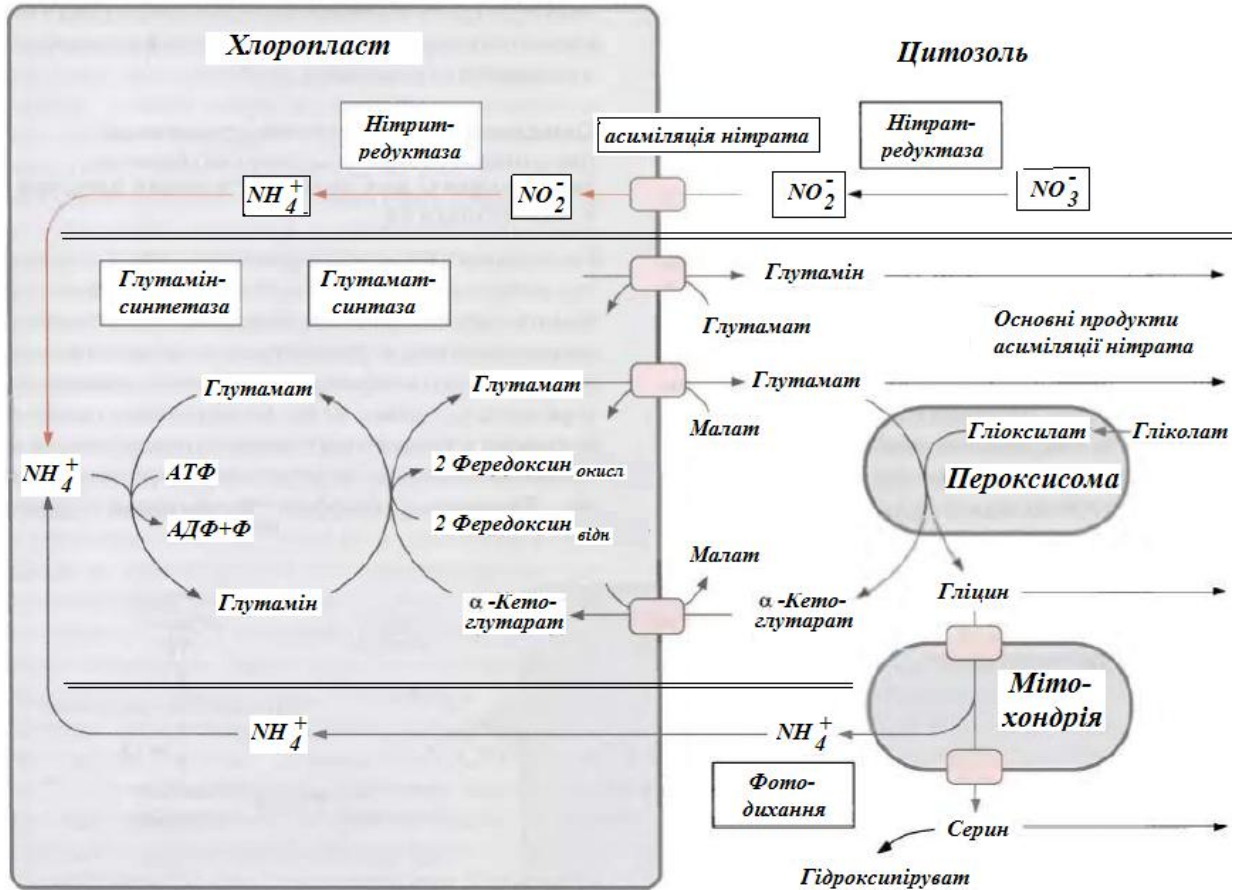


Світло

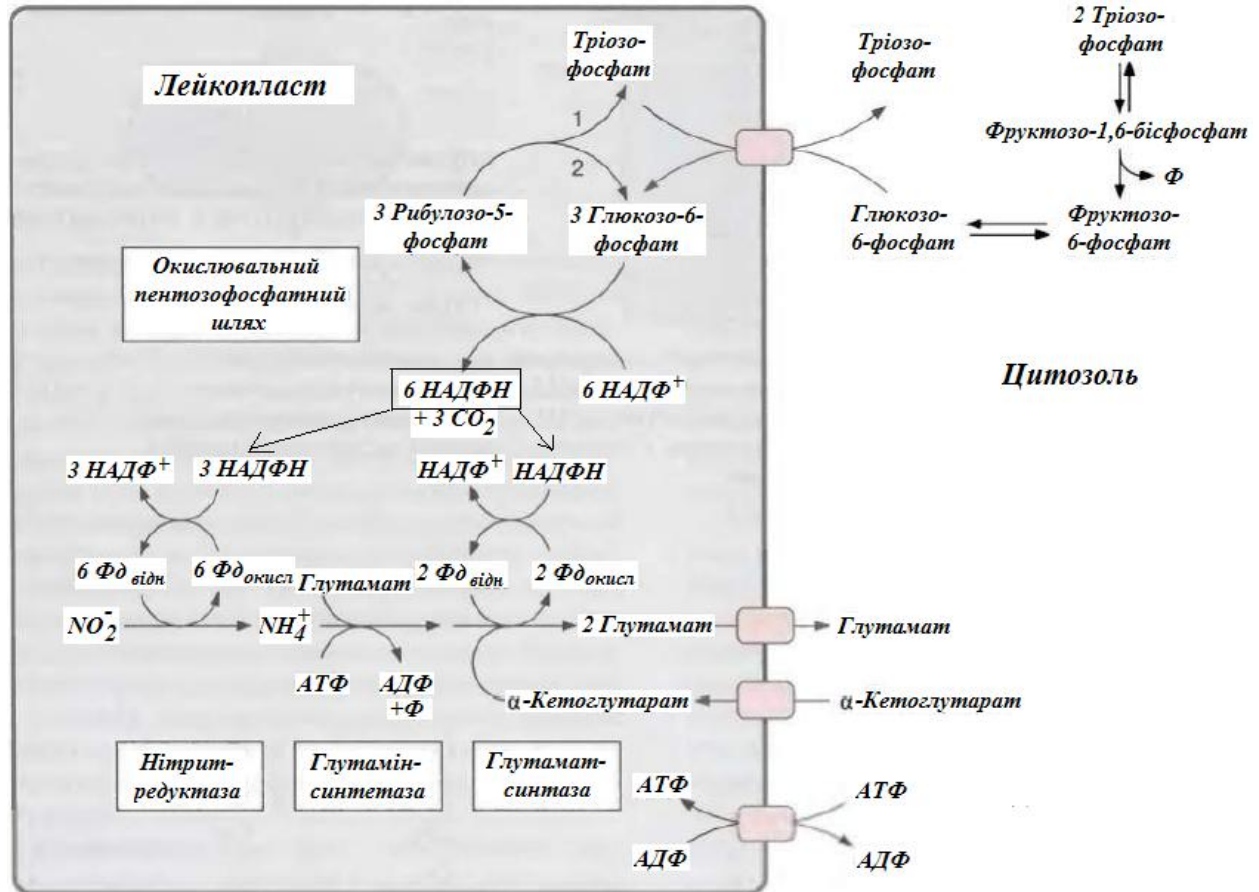




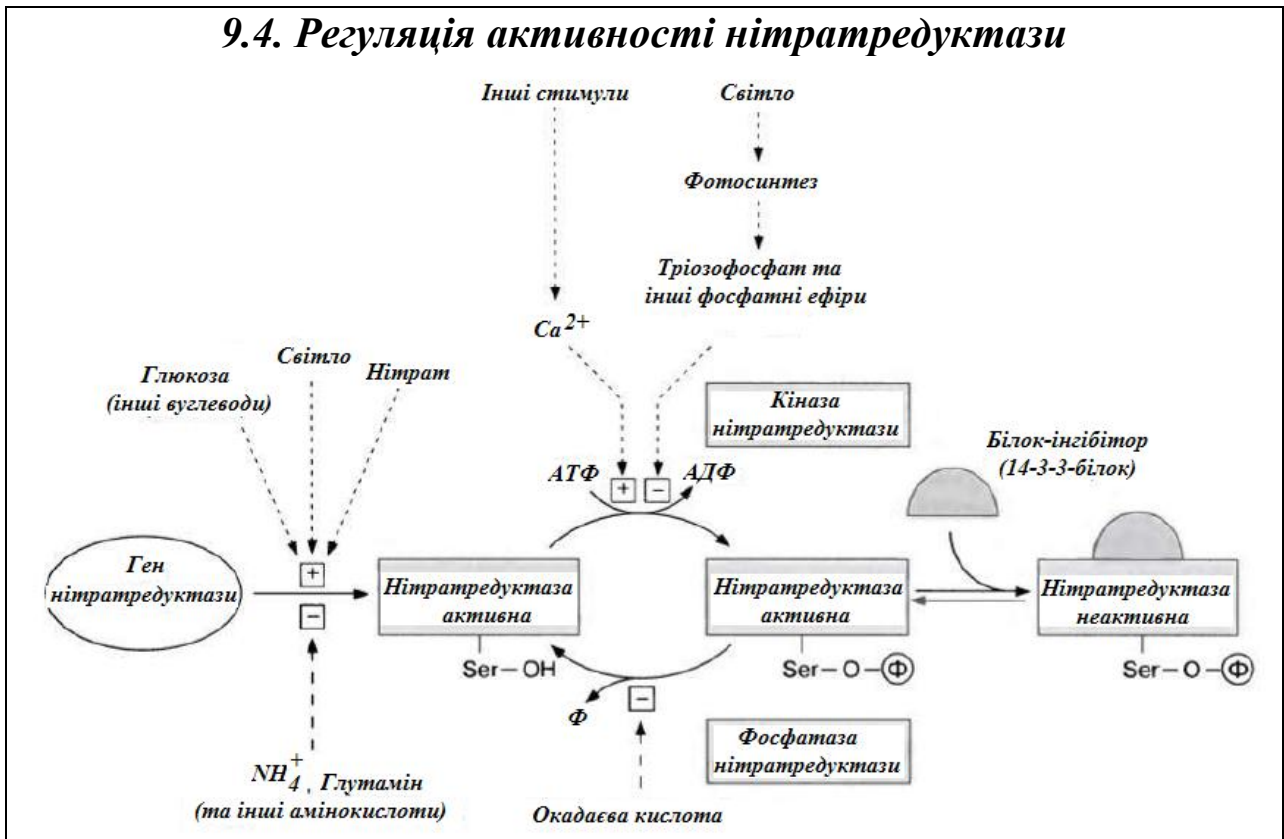
## 9.2. Фіксація $NH_4^+$



## 9.3. Асиміляція нітрата в нефотосинтезуючих тканинах

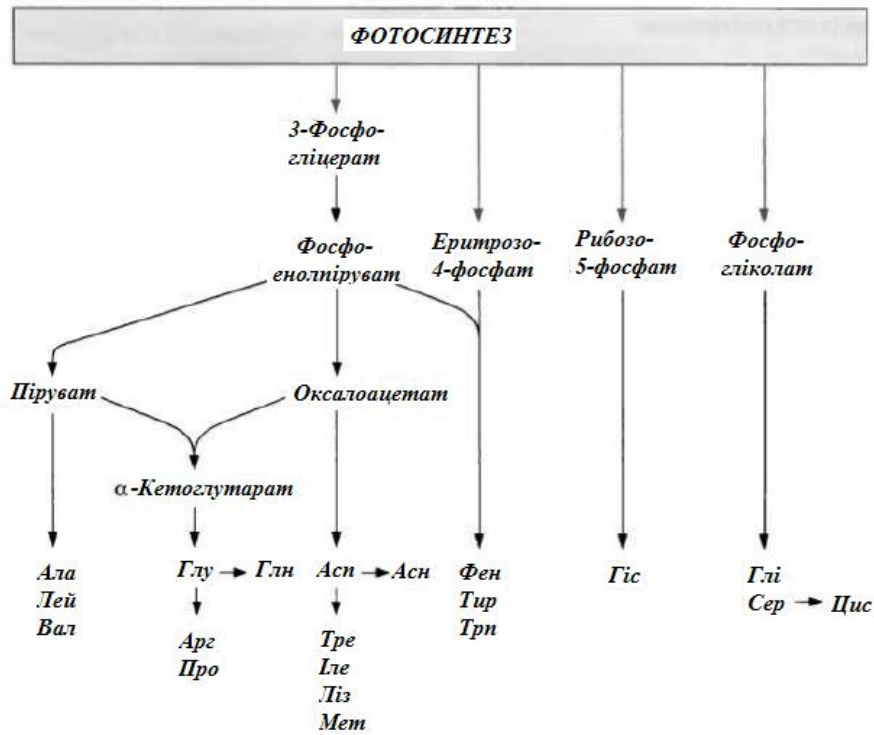


## 9.4. Регуляція активності нітратредуктази

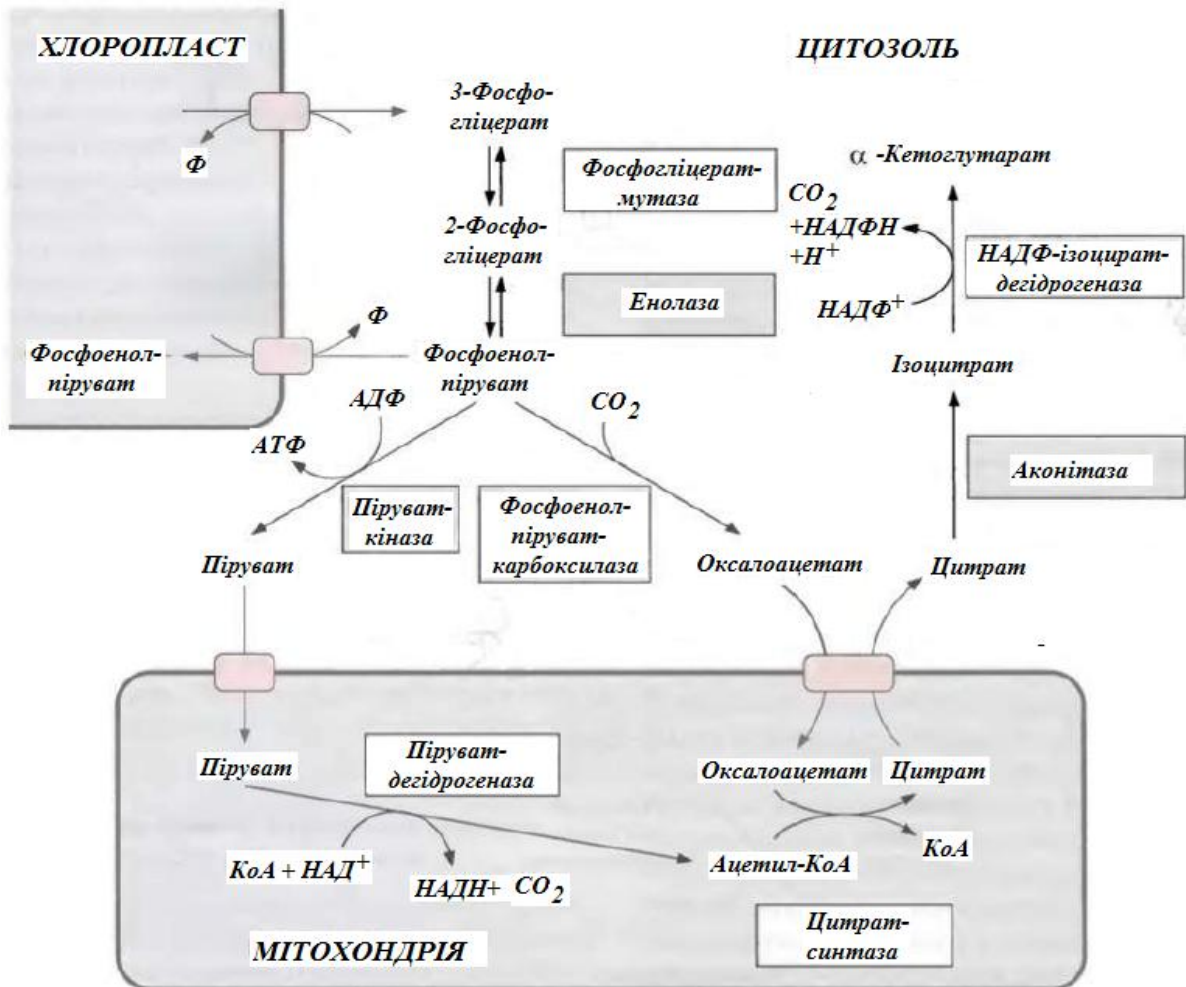


# 10. Обмін амінокислот

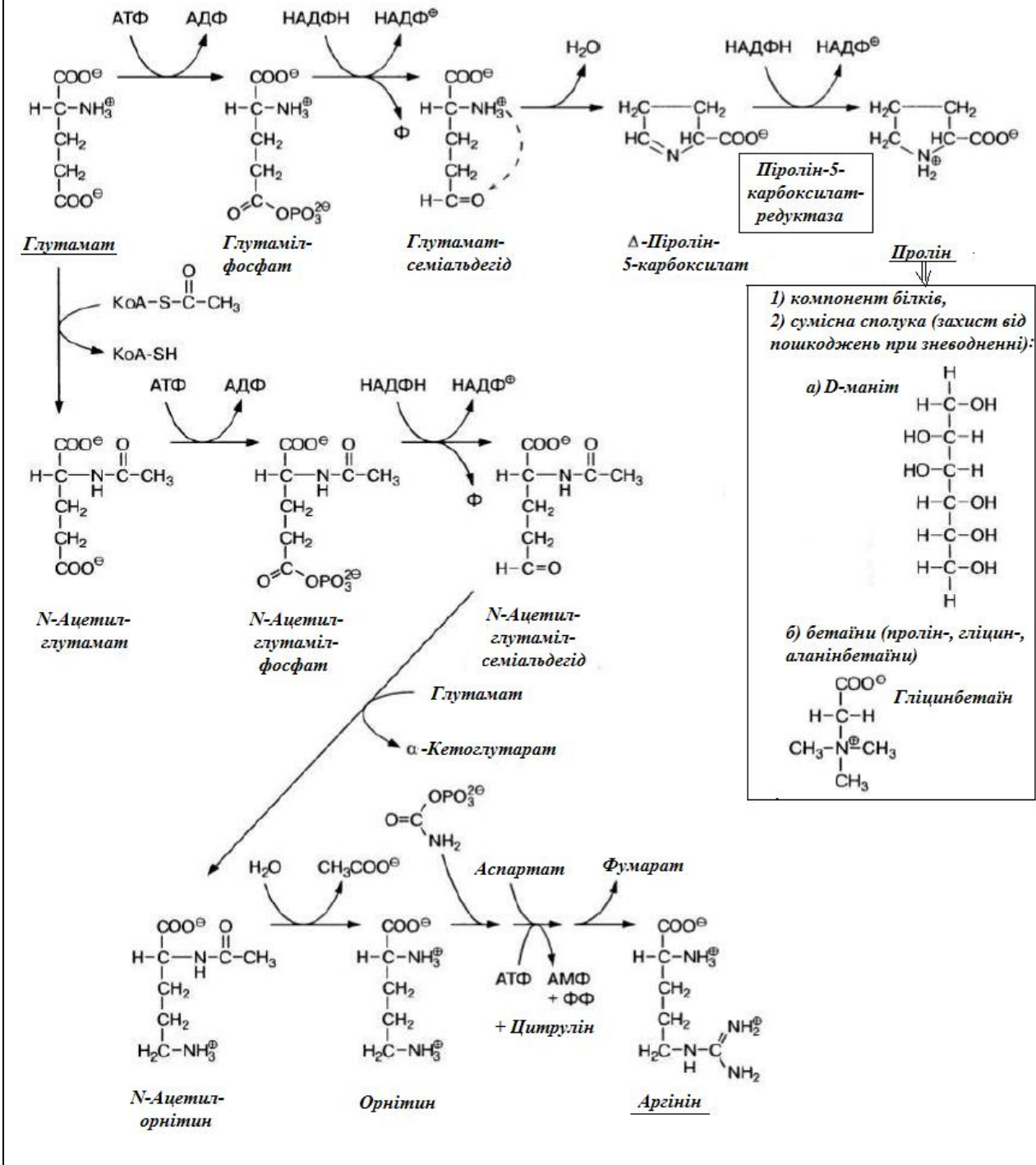
## 10.1. Походження вуглецевих скелетів для різних амінокислот



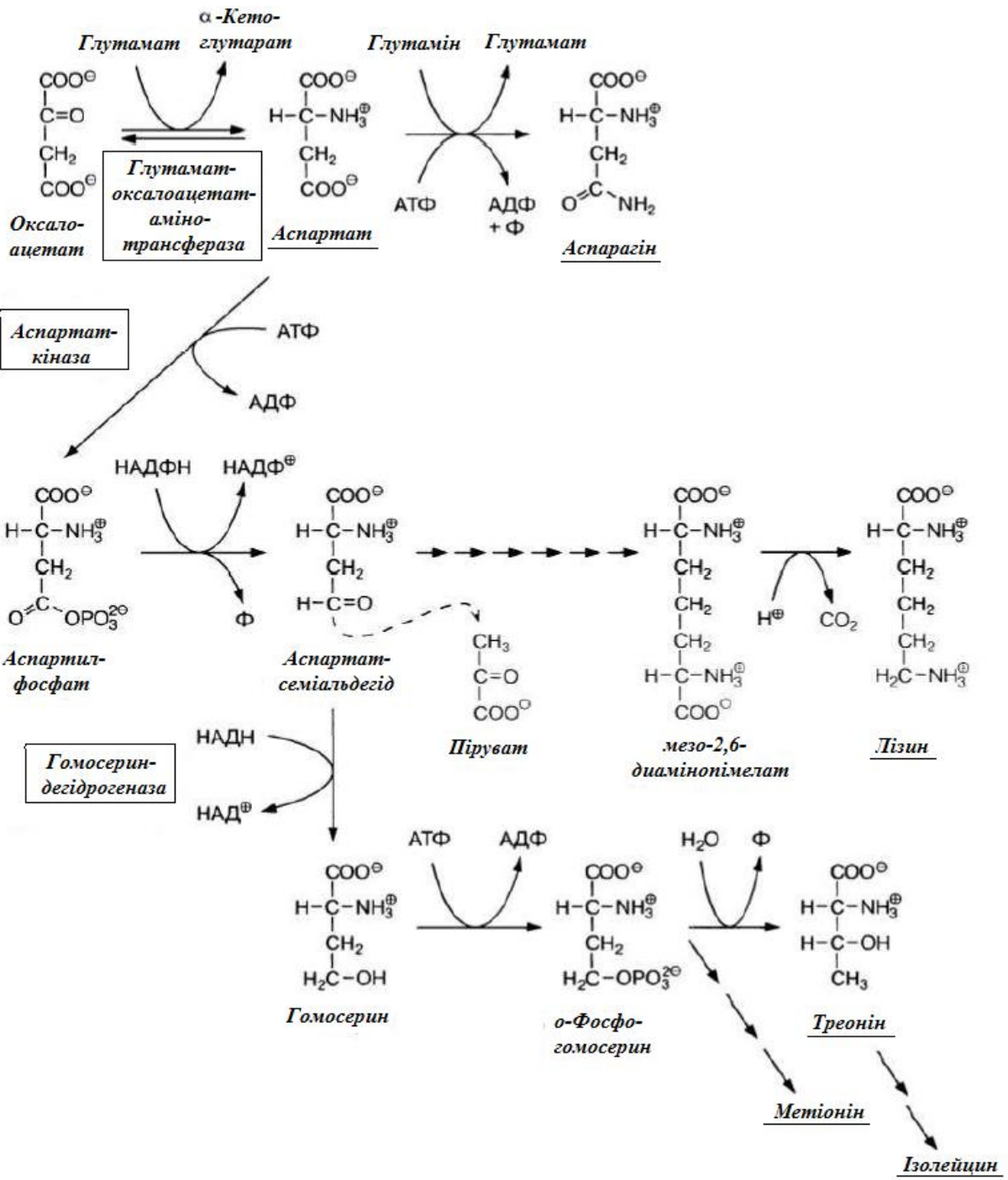
## 10.2. Вуглецеві скелети для синтезу амінокислот утворюються в процесі фотосинтезу



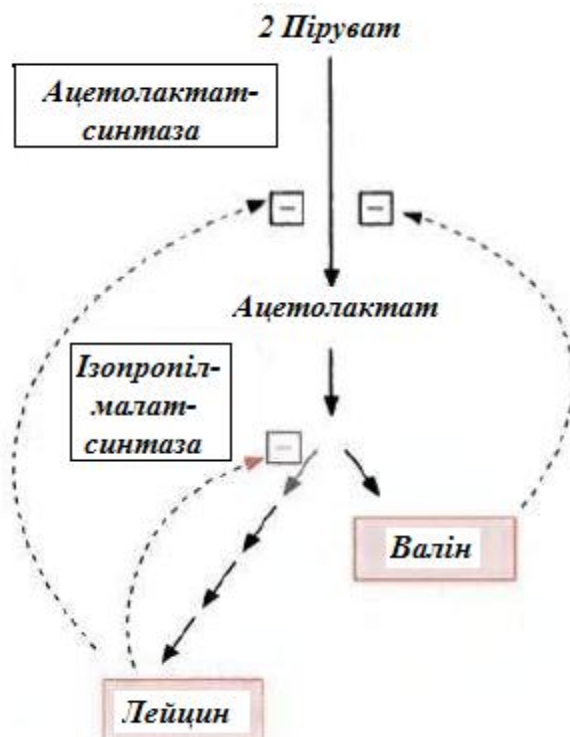
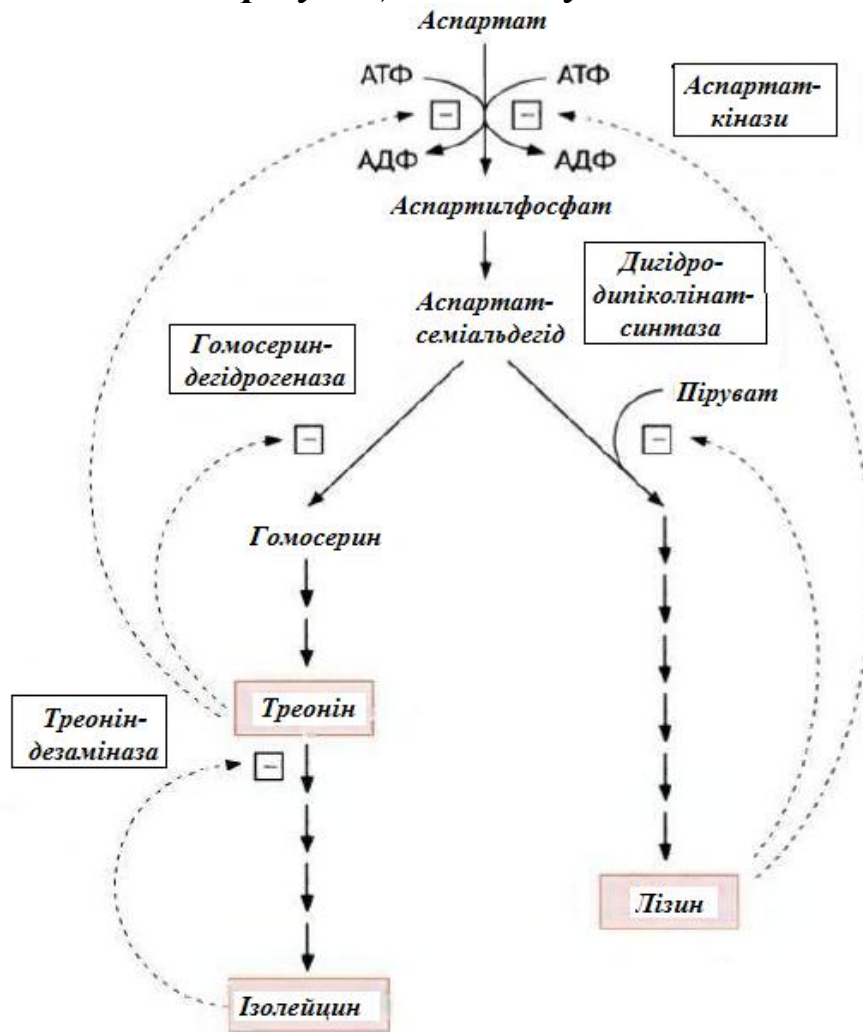
### 10.3. Шляхи утворення амінокислот із глутамату

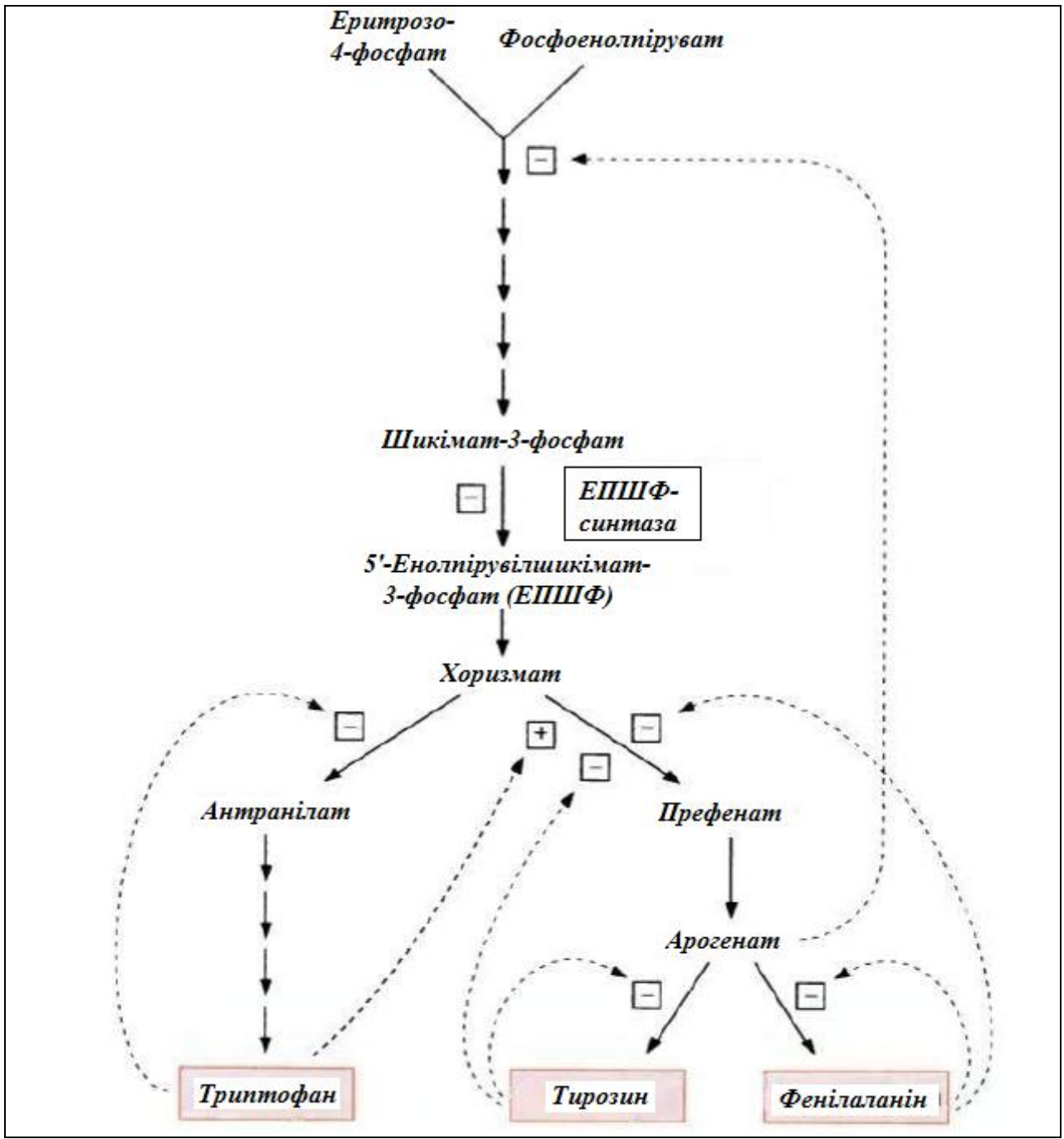


## 10.4. Шляхи синтезу амінокислот із аспартату

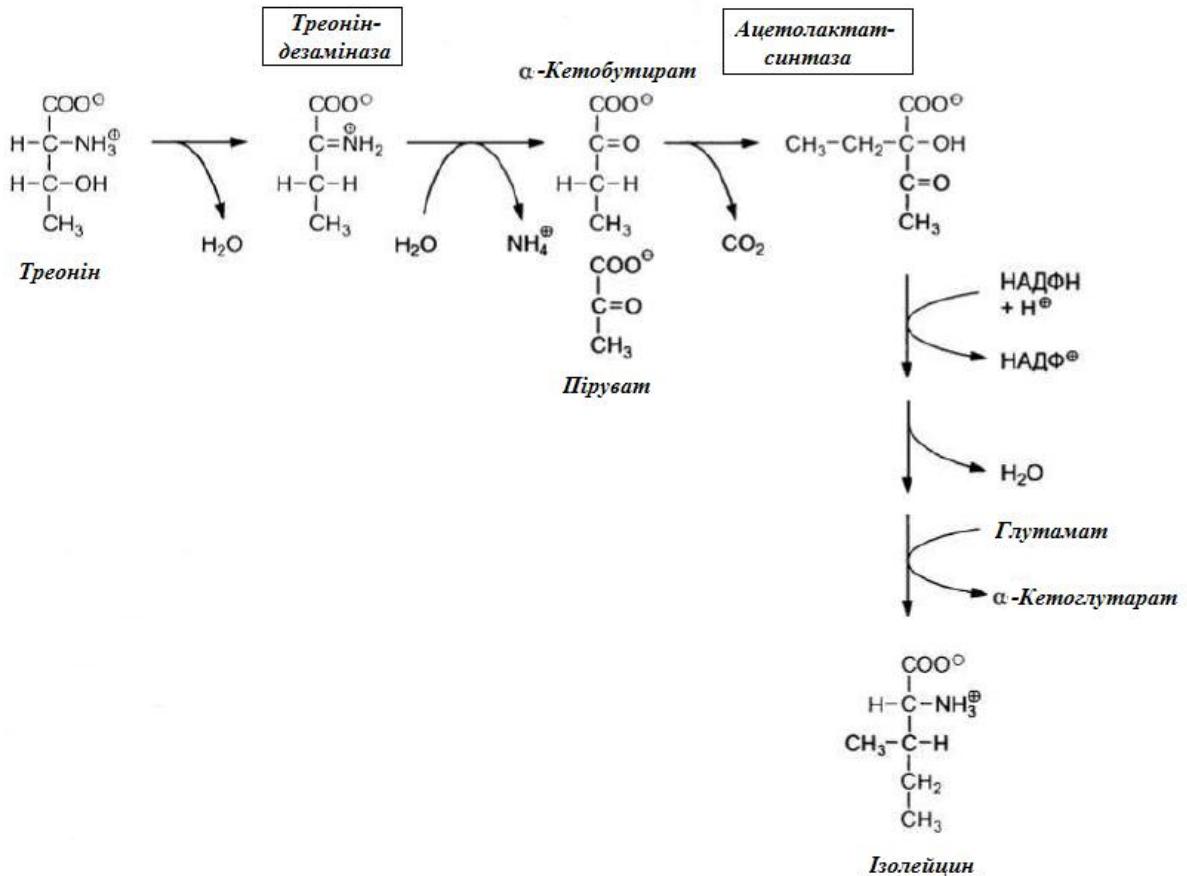
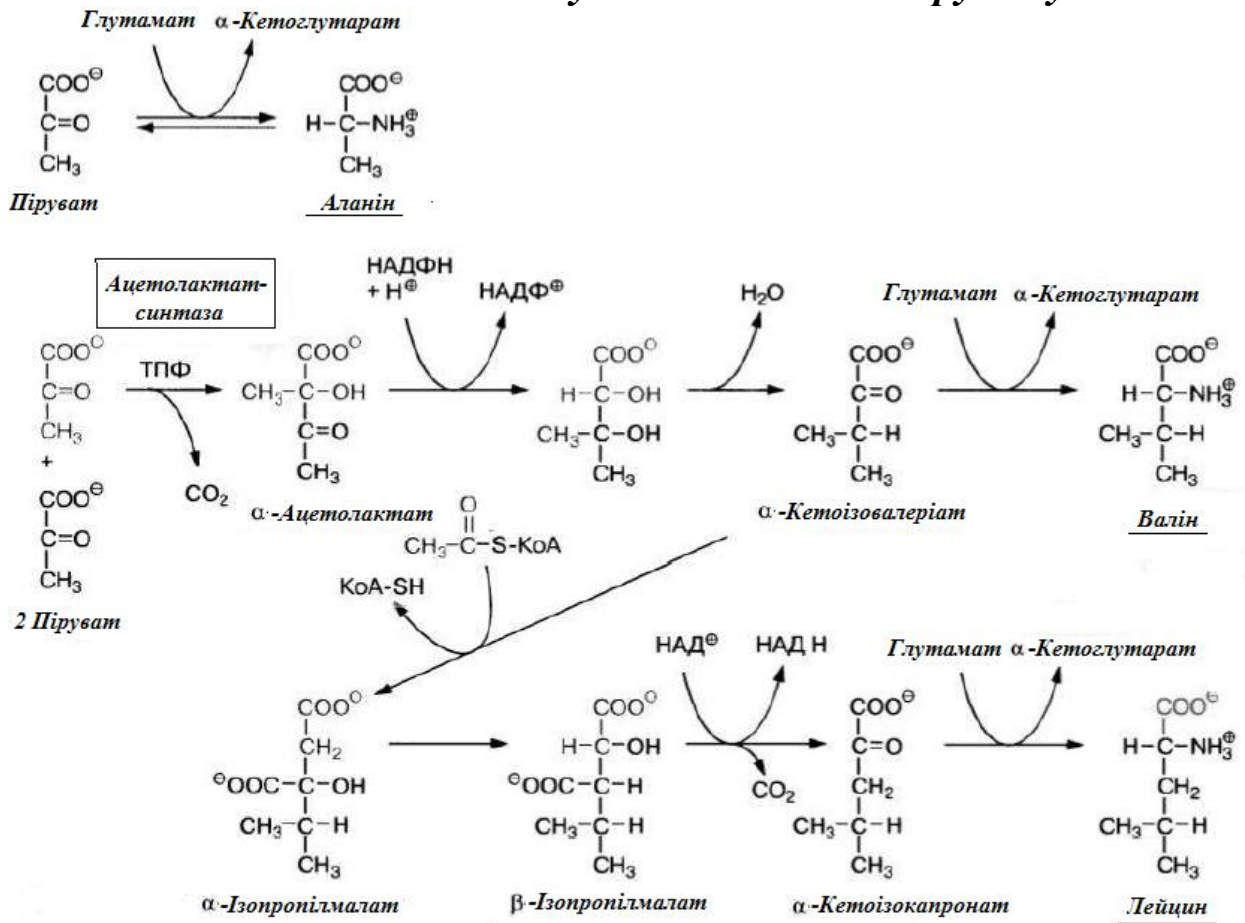


### 10.5. Схема регуляція синтезу амінокислот



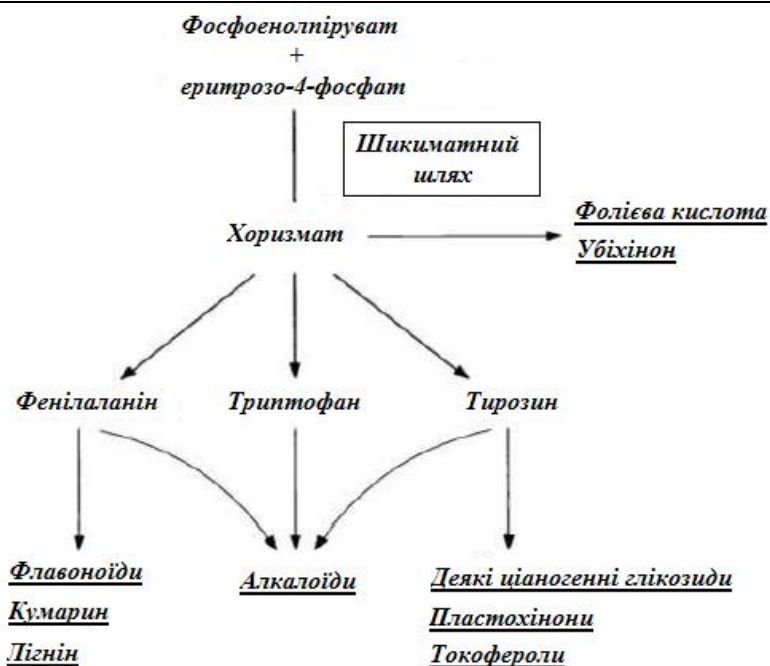
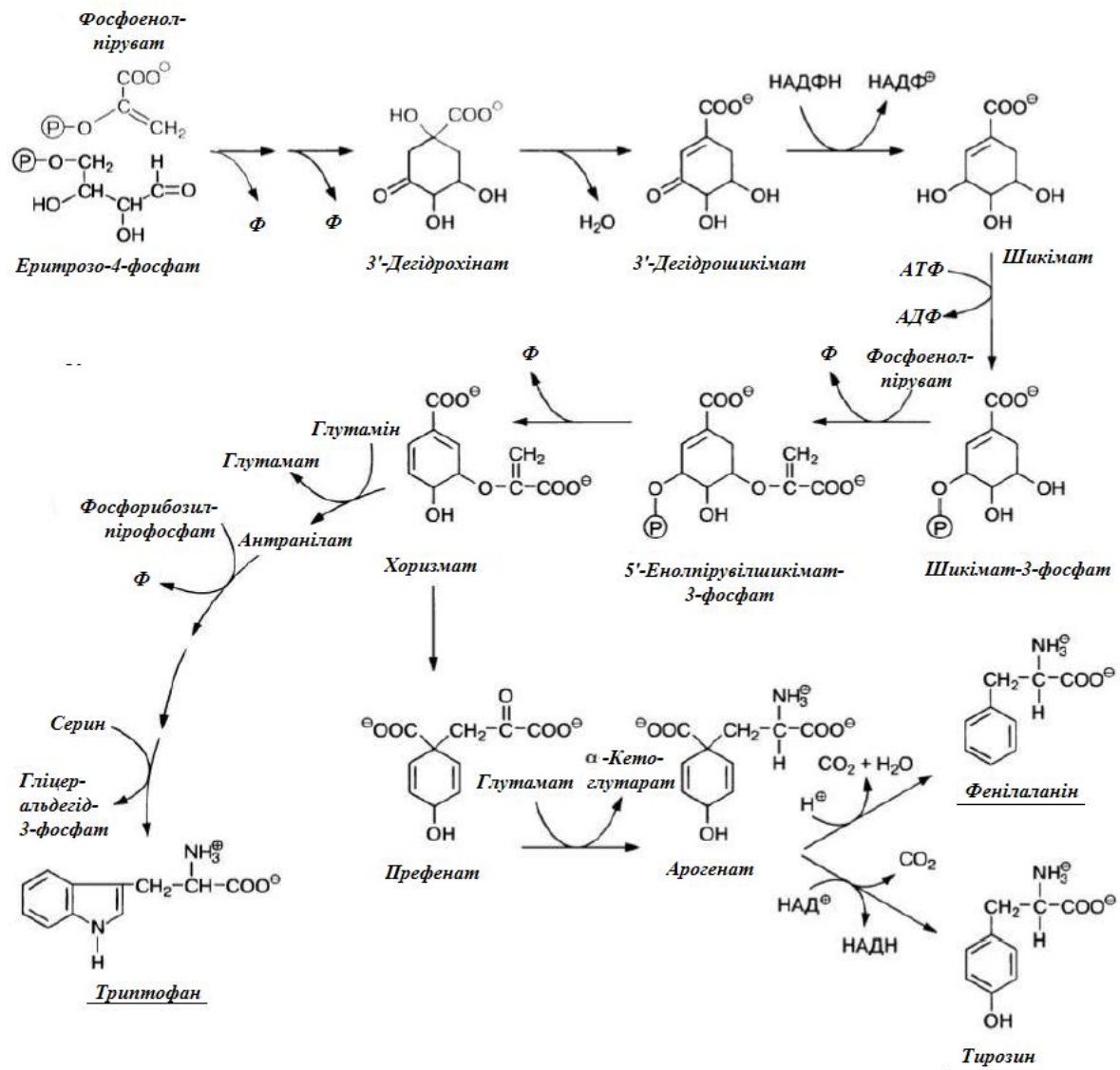


## 10.6. Шляхи синтезу амінокислот із пірувату

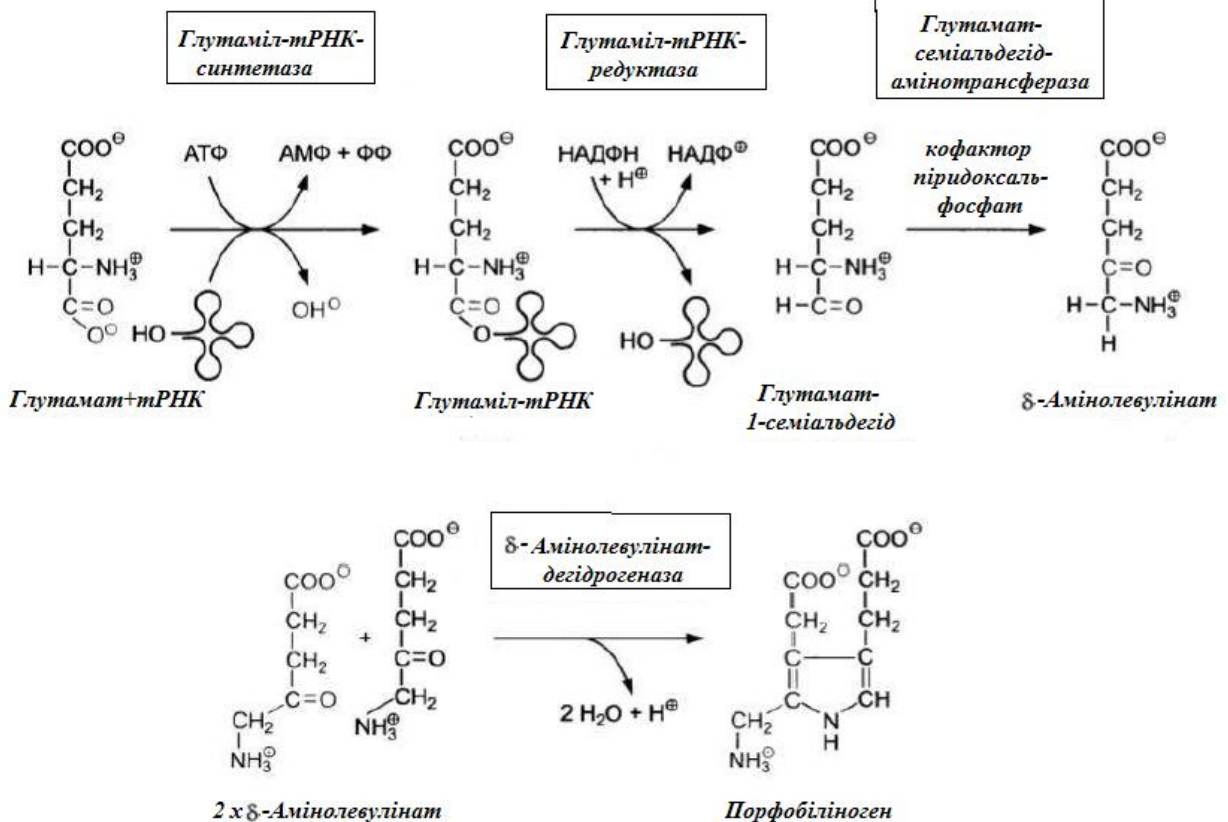
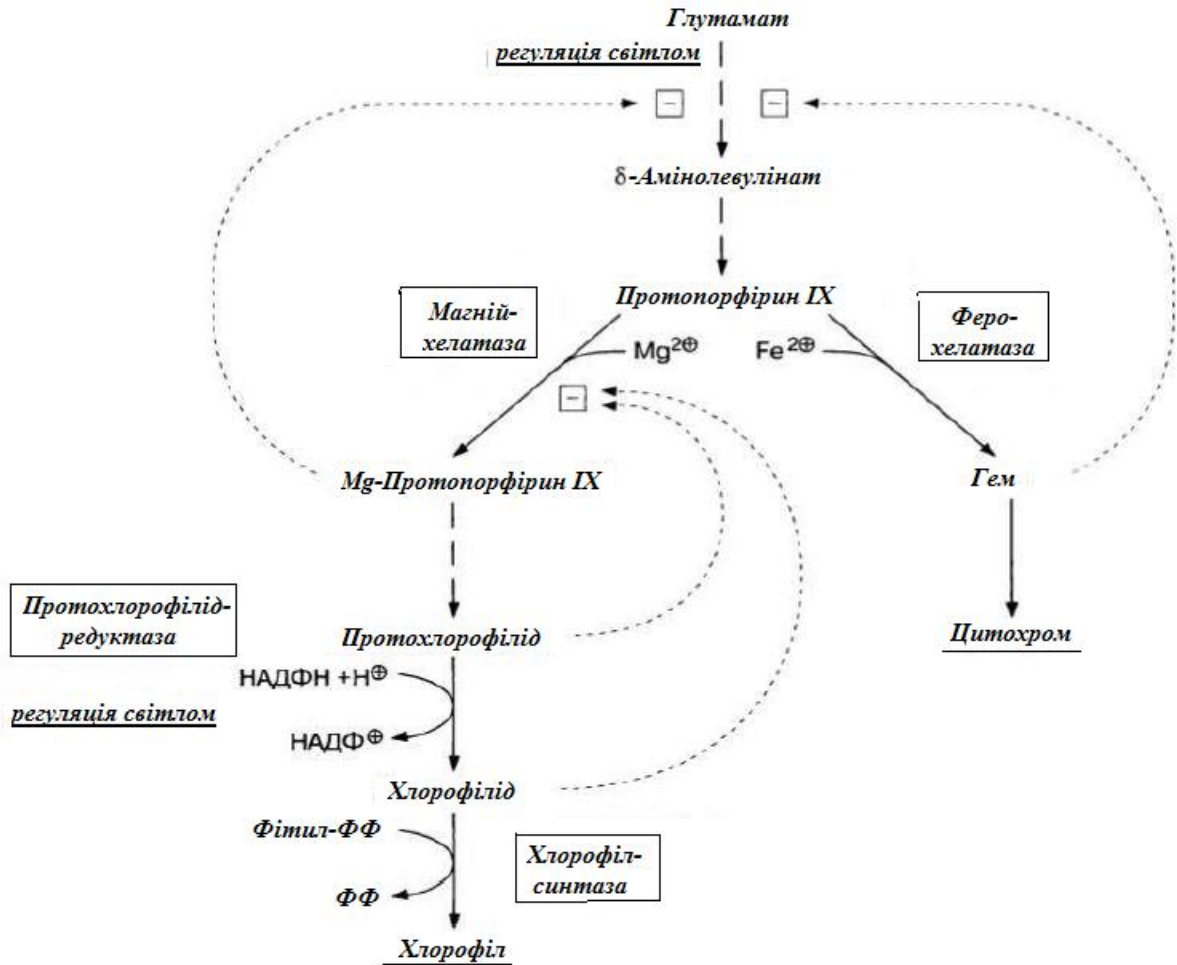


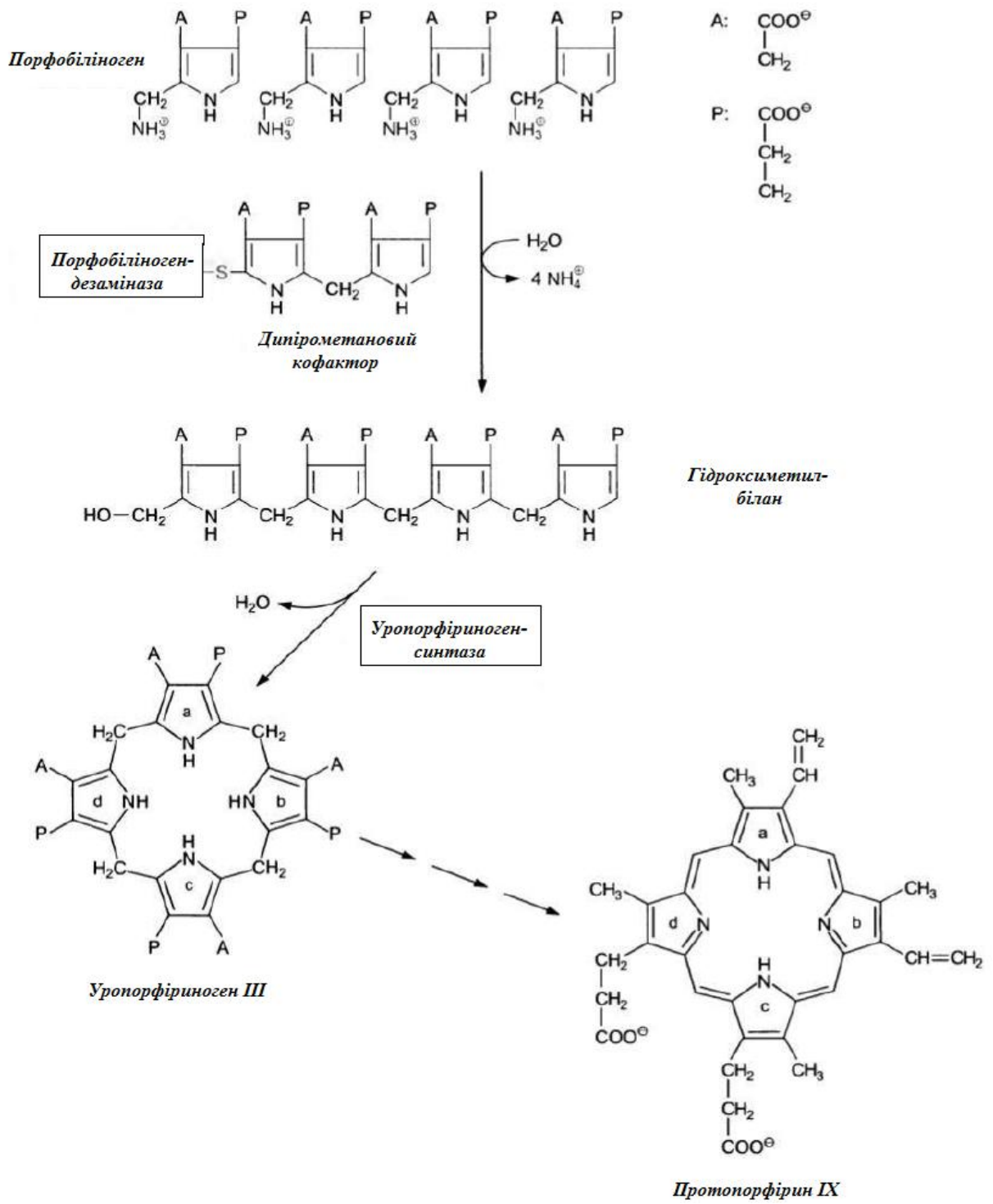


## 10.7. Шикиматний шлях синтезу ароматичних амінокислот в пластидах



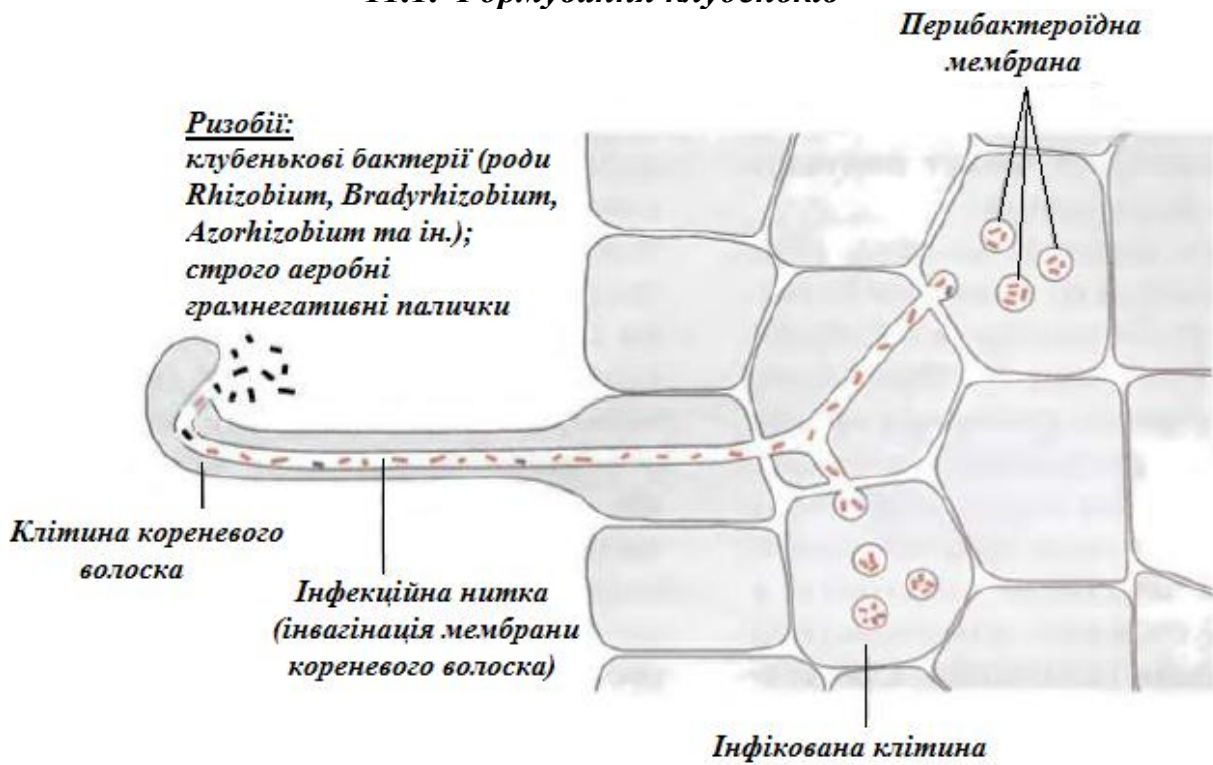
### 10.8. Схема синтезу хлорофілу та гему в хлоропластах



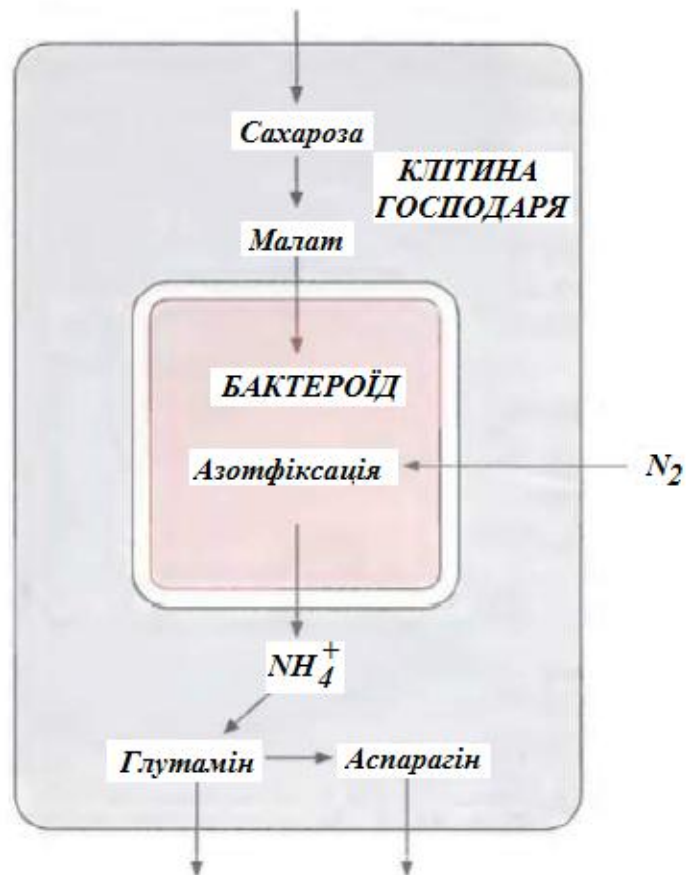


# 11. Симбіотична азотфіксація

## 11.1. Формування клубеньків

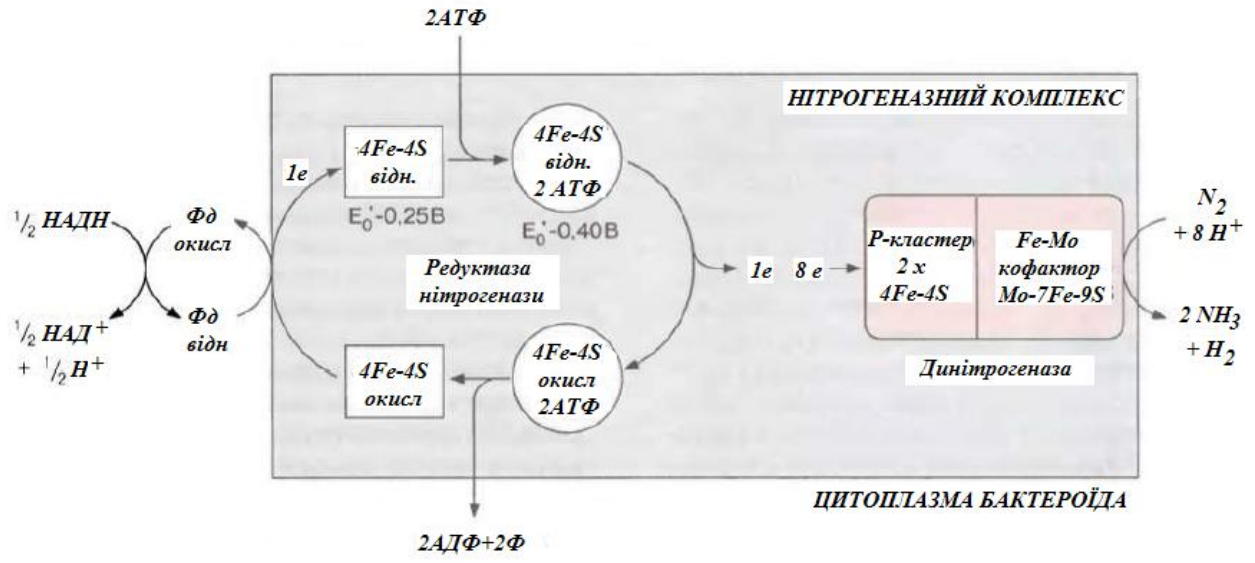
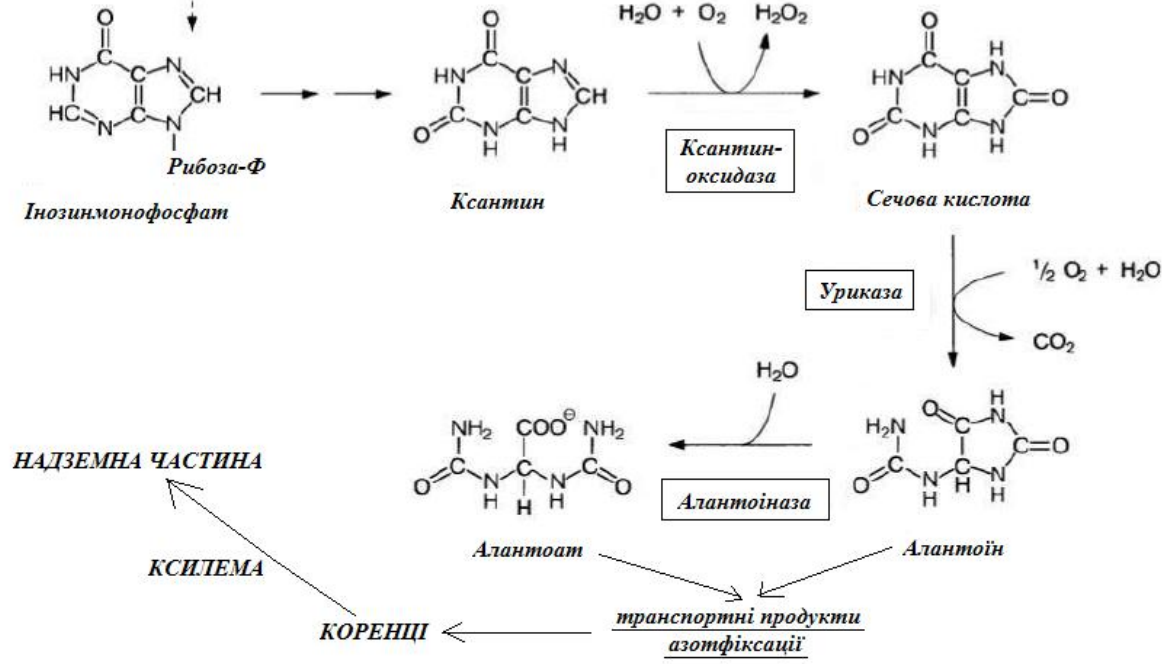


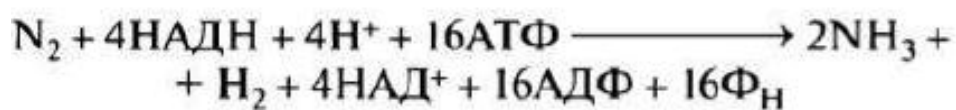
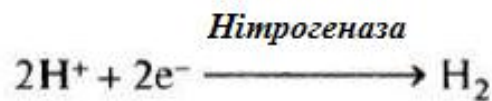
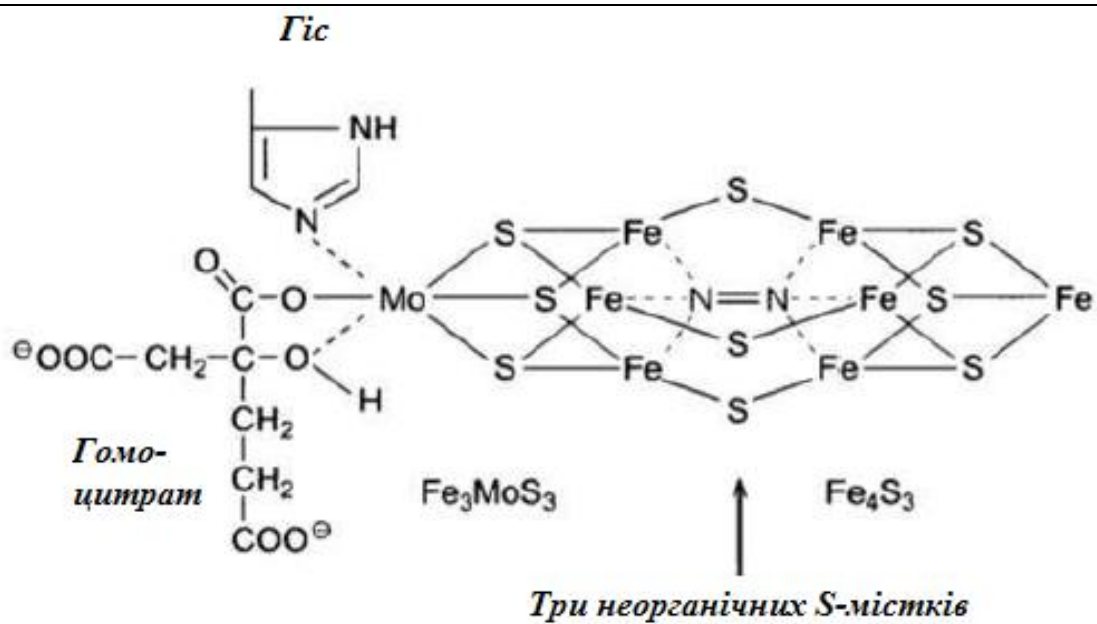
Клубенькі формуються тільки за наявності дефіциту нітрату в ґрунті.



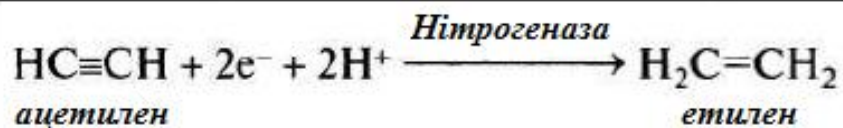
Фосфорибозилфосфат  
 2 Глутаміна 1 Аспарат  
 1 Гліцин 3 АТФ

**БІОСИНТЕЗ ПУРИНА**

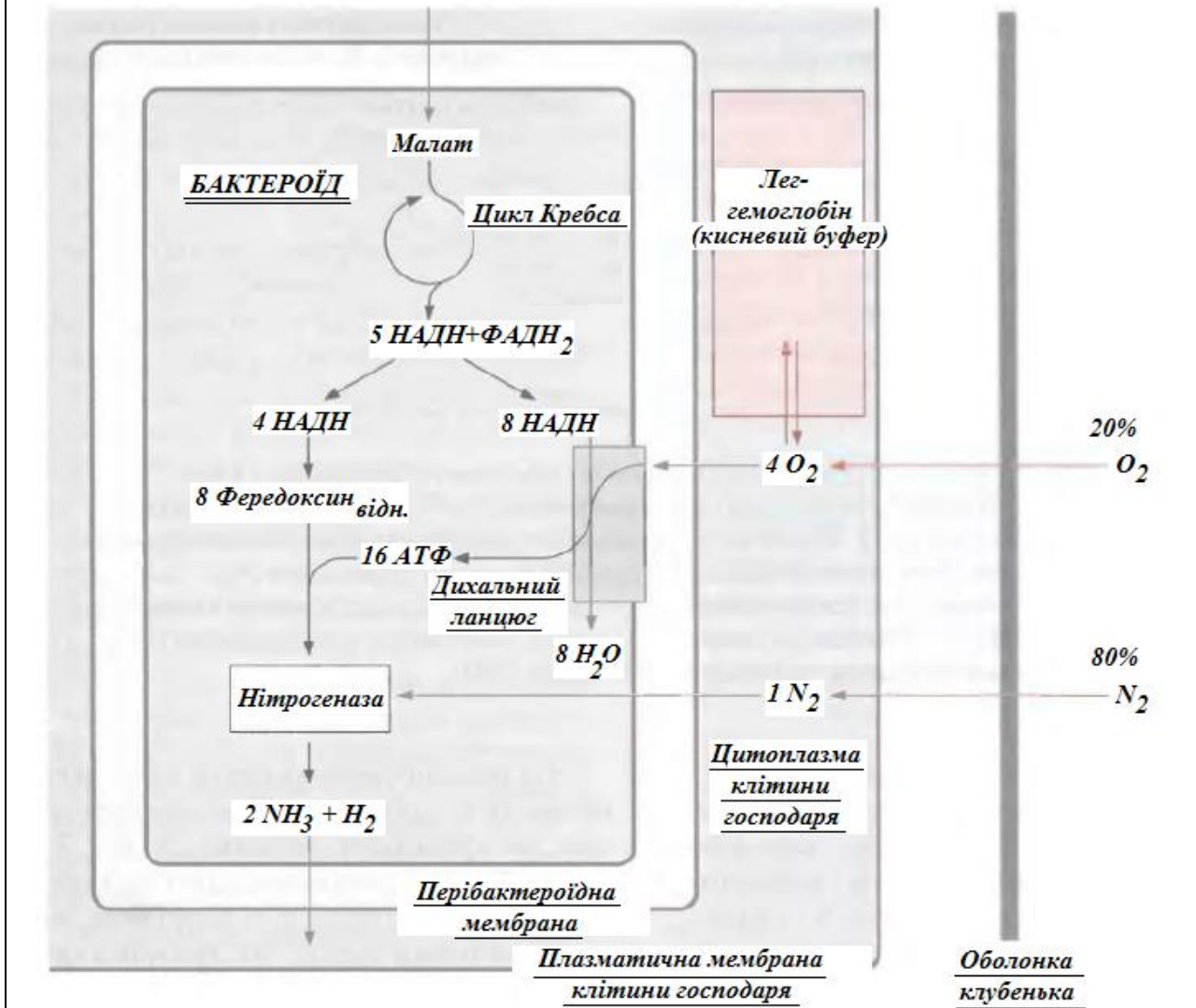




*при дуже низьких концентраціях кисню*

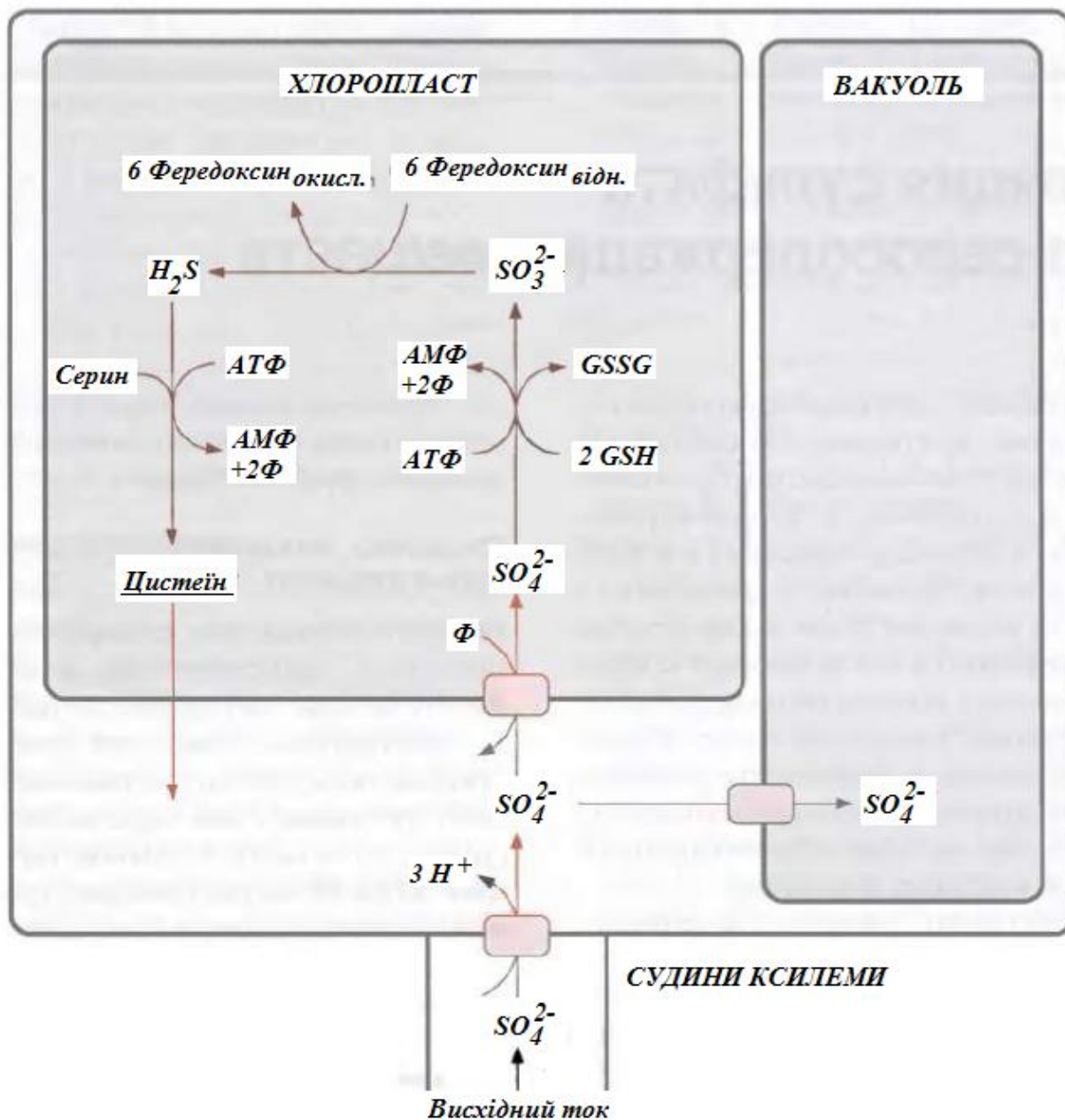
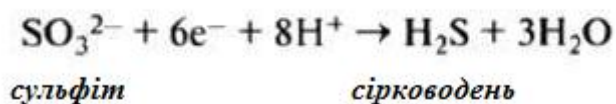
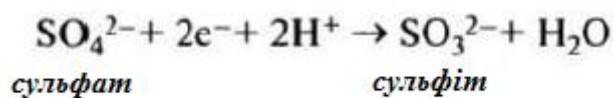


## 11.2. Схема процесу азотфіксації в бактероїдах

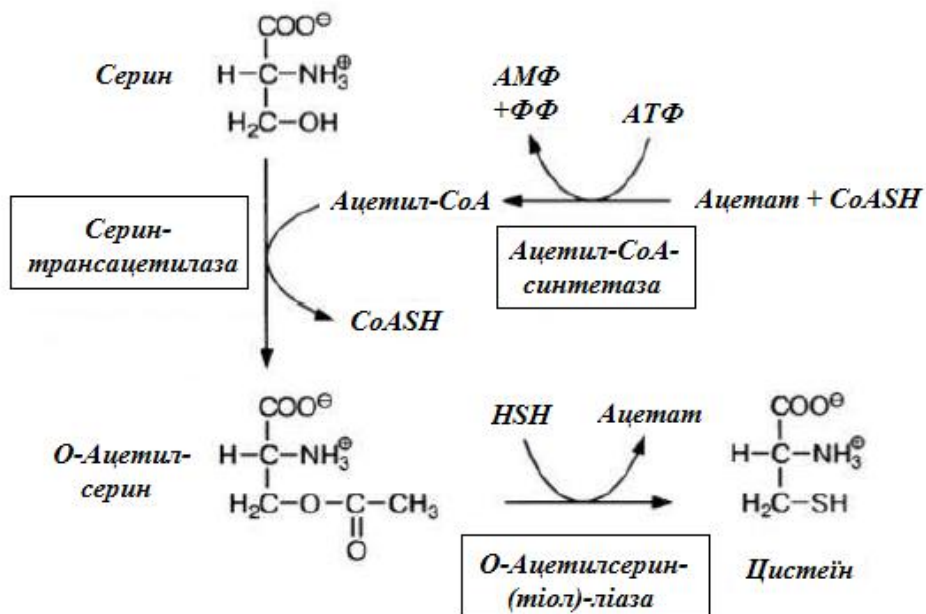
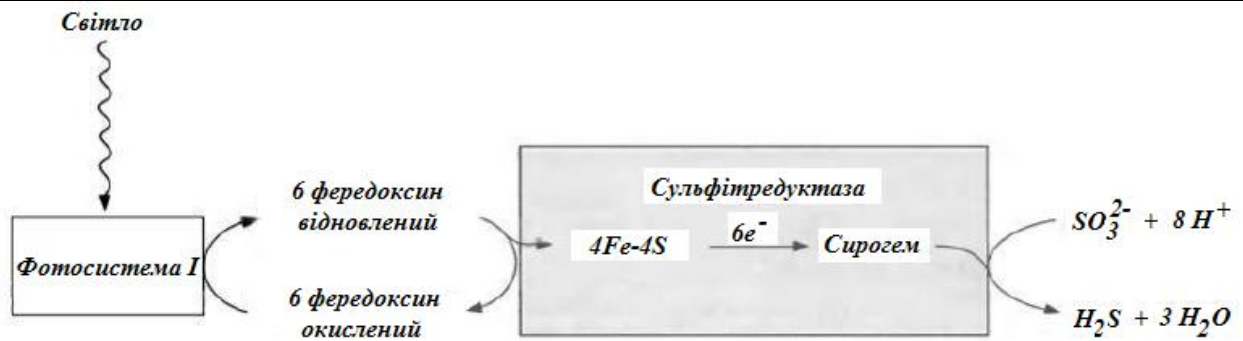
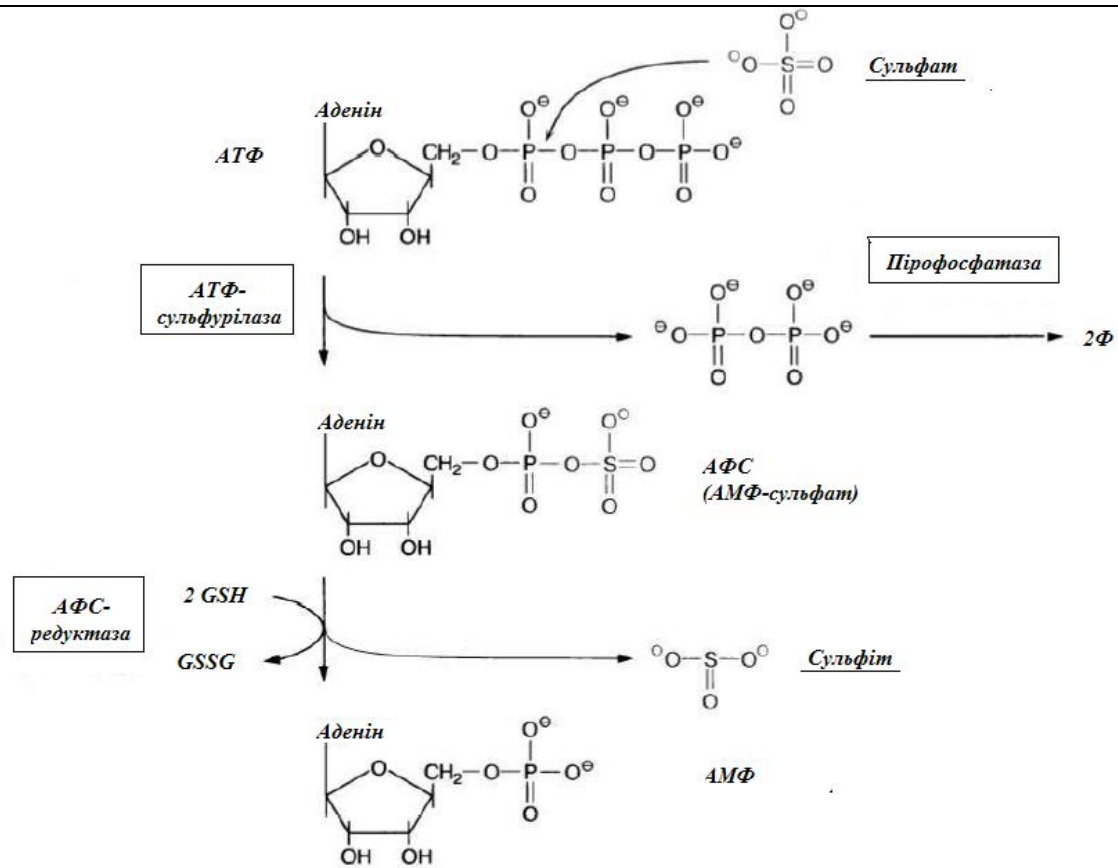


## 12. Метаболізм сірковмісних сполук

### 12.1. Метаболізм сульфату в листках



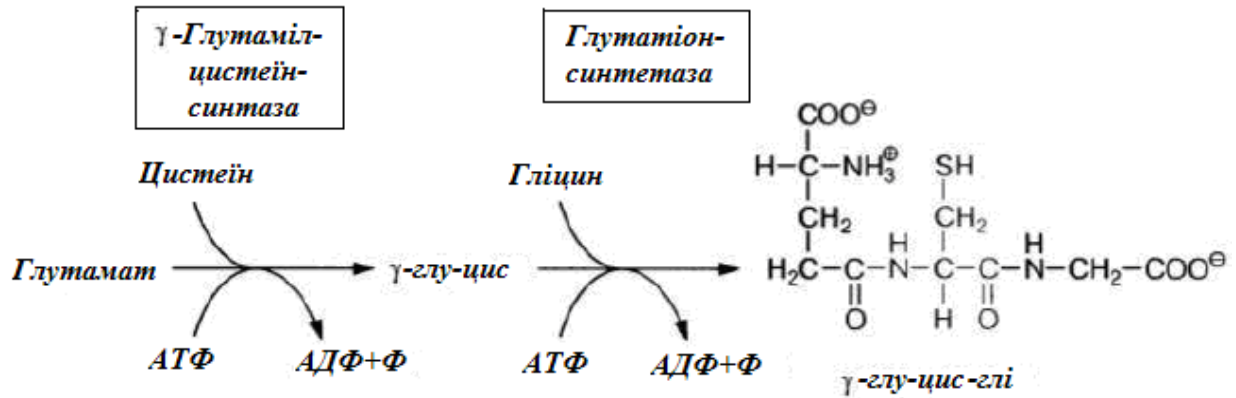




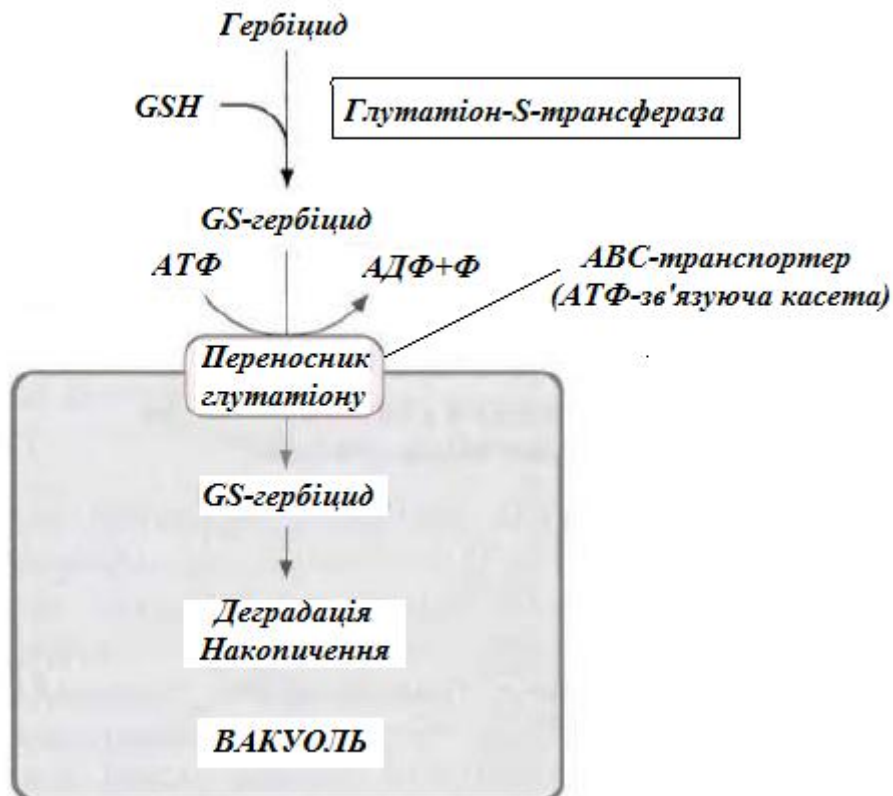
## 12.2. Глутатіон

- 1) антиоксидант;
- 2) детоксикація токсичних речовин ендогенного/екзогенного походження (кон'югати глутатіона, попередник фітохелатинів);
- 3) резерв органічної сірки.

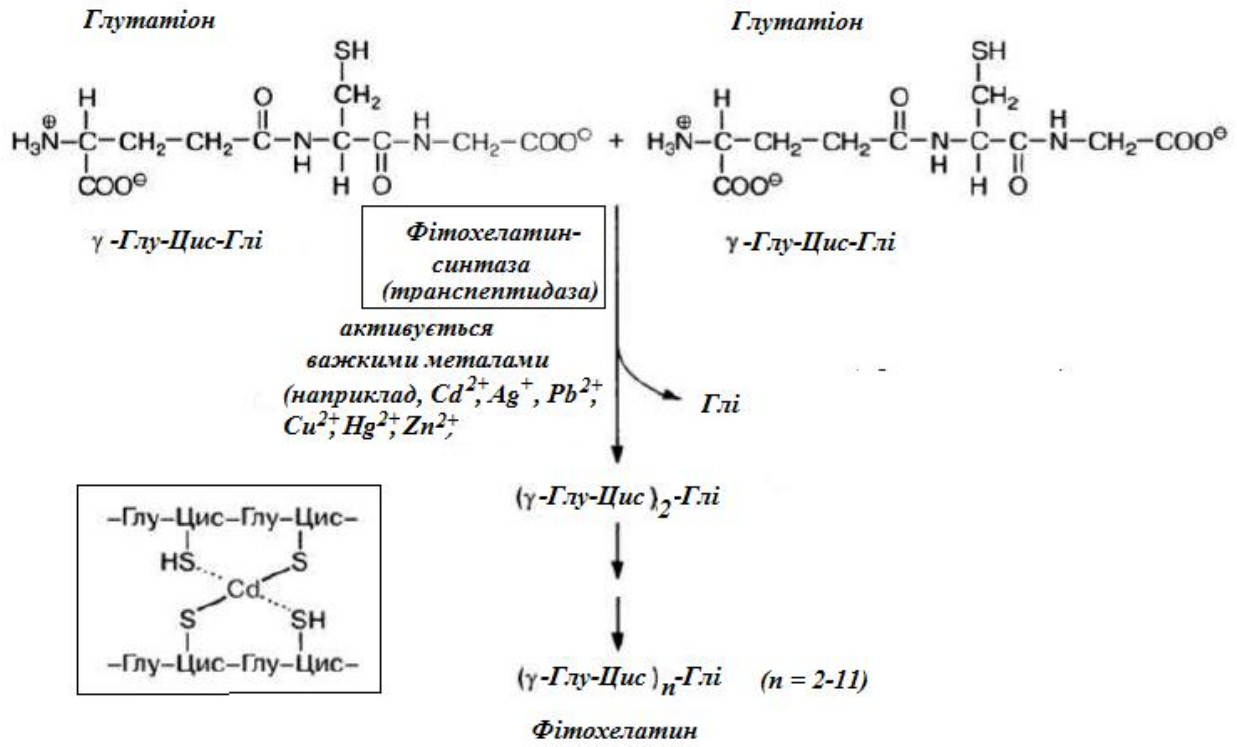
### Біосинтез глутатіону



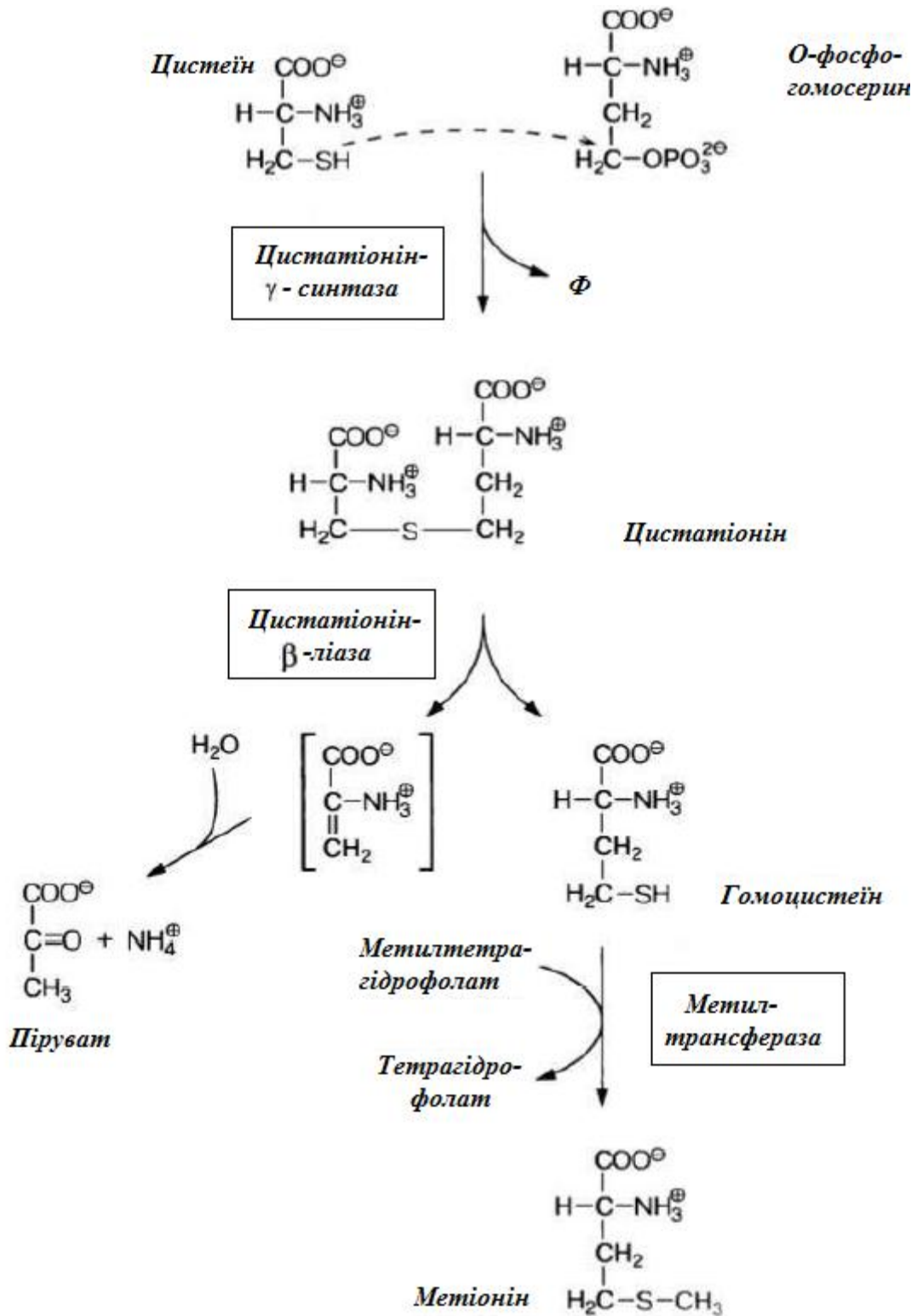
## 12.3. Детоксикація



## 12.4. Синтез фітохелатинів

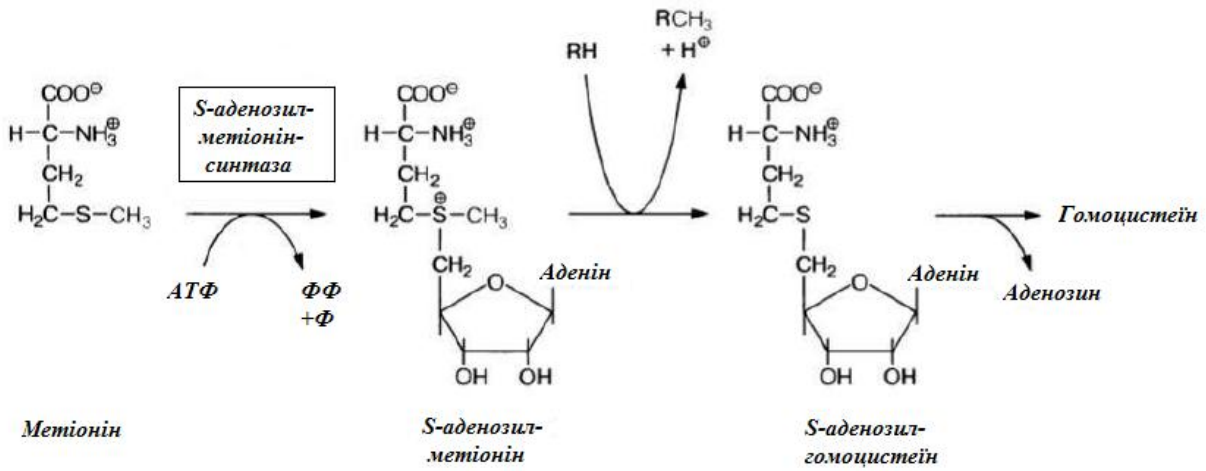


## 12.5. Біосинтез метіоніну із цистеїну

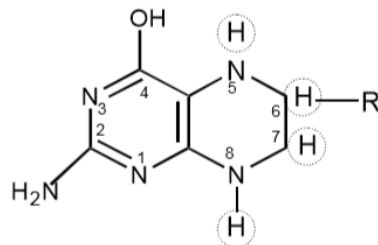
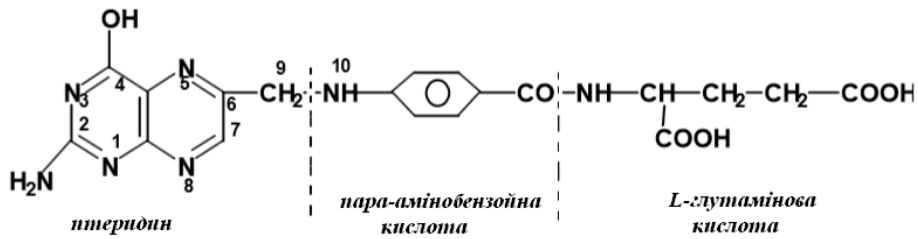


## 12.6. Донори метильних груп:

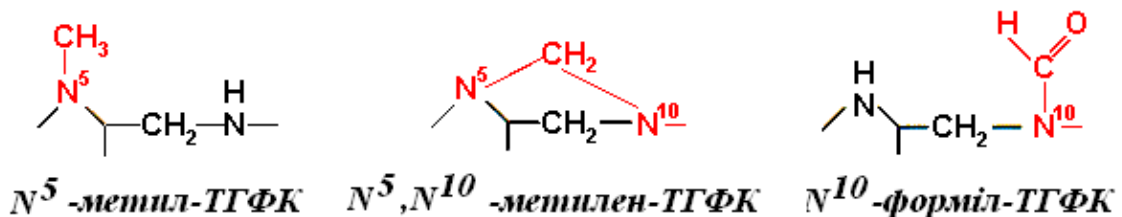
- 1) *S*-аденозилметіонін;
- 2) метил-тетрагідрофолієва кислота.



### Фолієва кислота

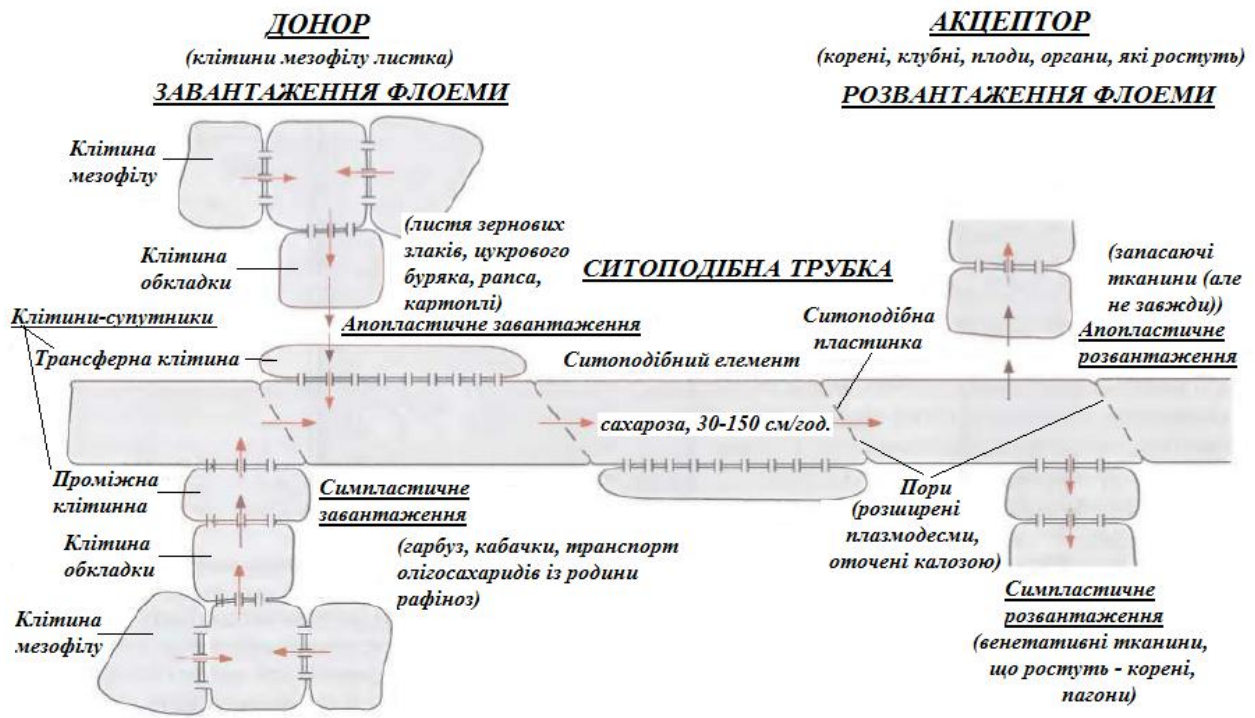


5,6,7,8-тетрагідрофолієва кислота



# 13. Транспорт фотоасимілятів

## 13.1. Загальна схема транспорту фотоасимілятів



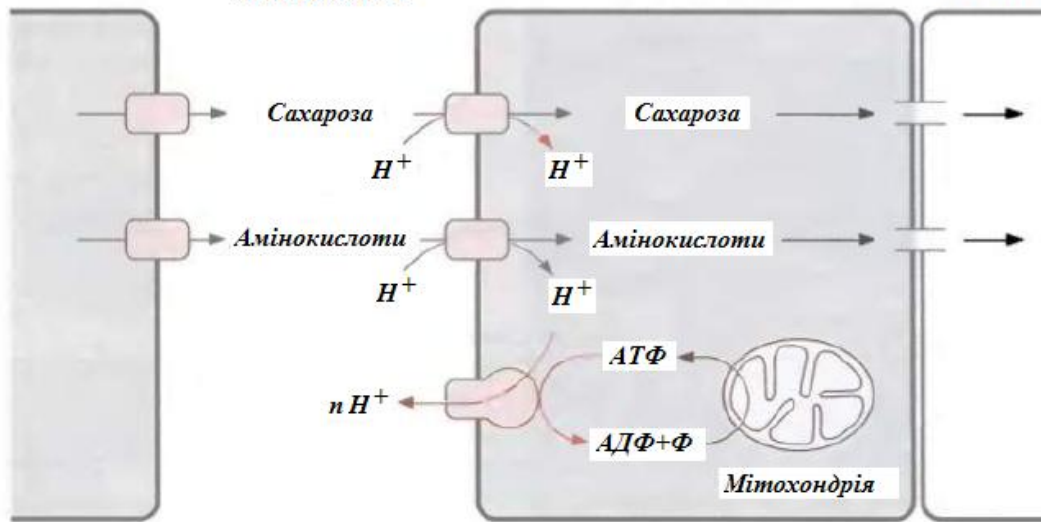
## 13.2. Апопластичне завантаження

КЛІТИНИ ОБКЛАДКИ АБО МЕЗОФІЛУ

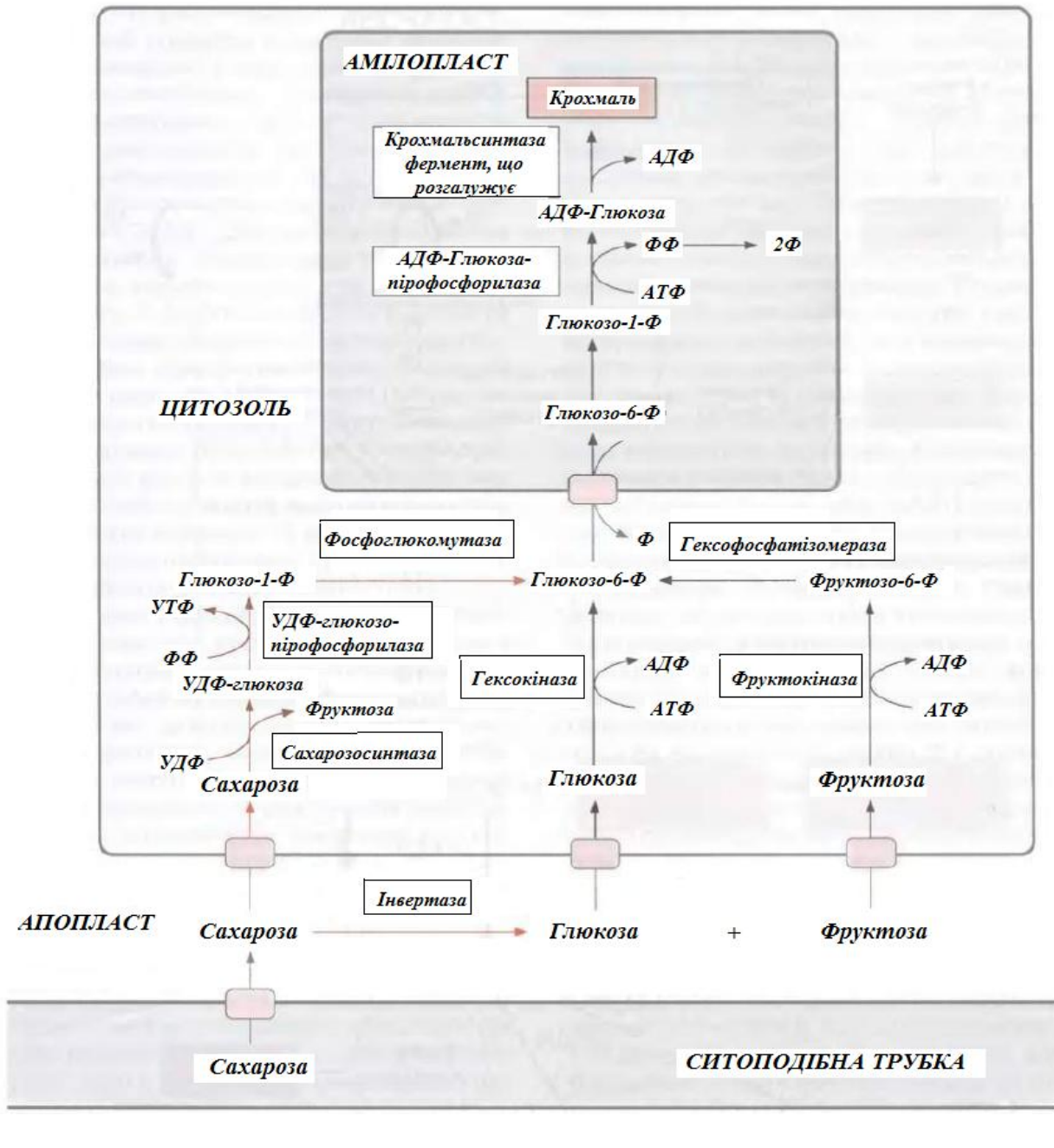
АПОПЛАСТ

ТРАНСФЕРНА КЛІТИНА

СИТОПОДІБНИЙ ЕЛЕМЕНТ



### 13.3. Анопластичне розвантаження



## 14. Обмін білків

### 14.1. Білки

Продукти асиміляції CO<sub>2</sub>

Продукти асиміляції азоту

Оліго-, полісахариди

Білки

Рослинні білки

- альбуміни,
- глобуліни,
- проламіни,
- глютеліни.

В рослинних білках спостерігається дефіцит:

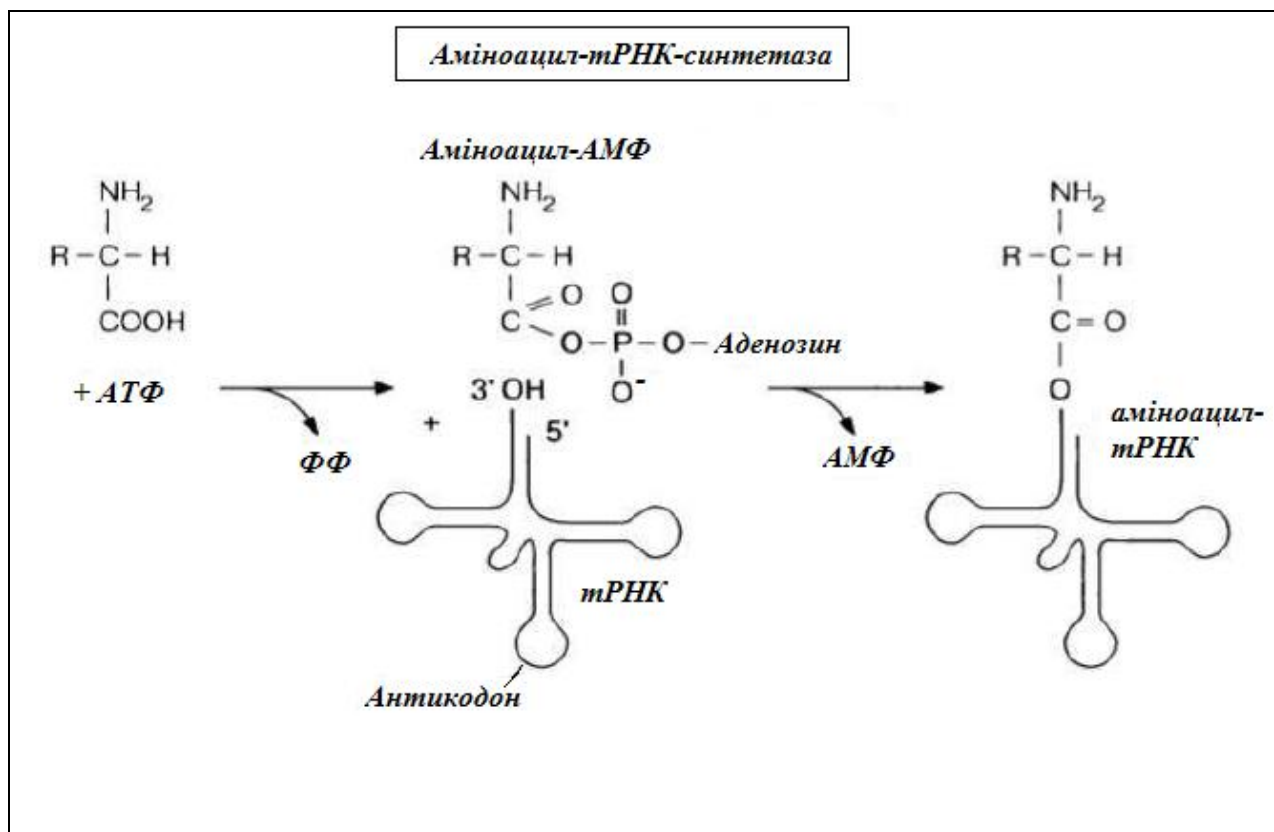
- треоніну,
- триптофану,
- лізину,
- метіоніну.

Рослини	Глобуліни	Проламіни	2S-білок
Рапс			Напін
Горох, боби	Легумін, віцилін		
Пшениця, жито		Гліадин, глютенін	
Кукурудза		Зеїн	
Картопля	Пататин		

Віцилін	Зв'язується з хітином грибів та комах.
Лектини (в насінні деяких бобових)	Зв'язуються з вуглеводними залишками, що перешкоджає засвоєнню.
Інгібітори протеїназ (в насінні деяких бобових та інших рослин)	Блокують засвоєння білків через інгібування протеїназ в травному тракті тварин.
Ріцин (насіння кліщовини)	Токсичний білок.
Насіння бобових	Інгібітори амілази, які специфічно інгібують гідроліз крохмалю в травному тракті деяких комах.



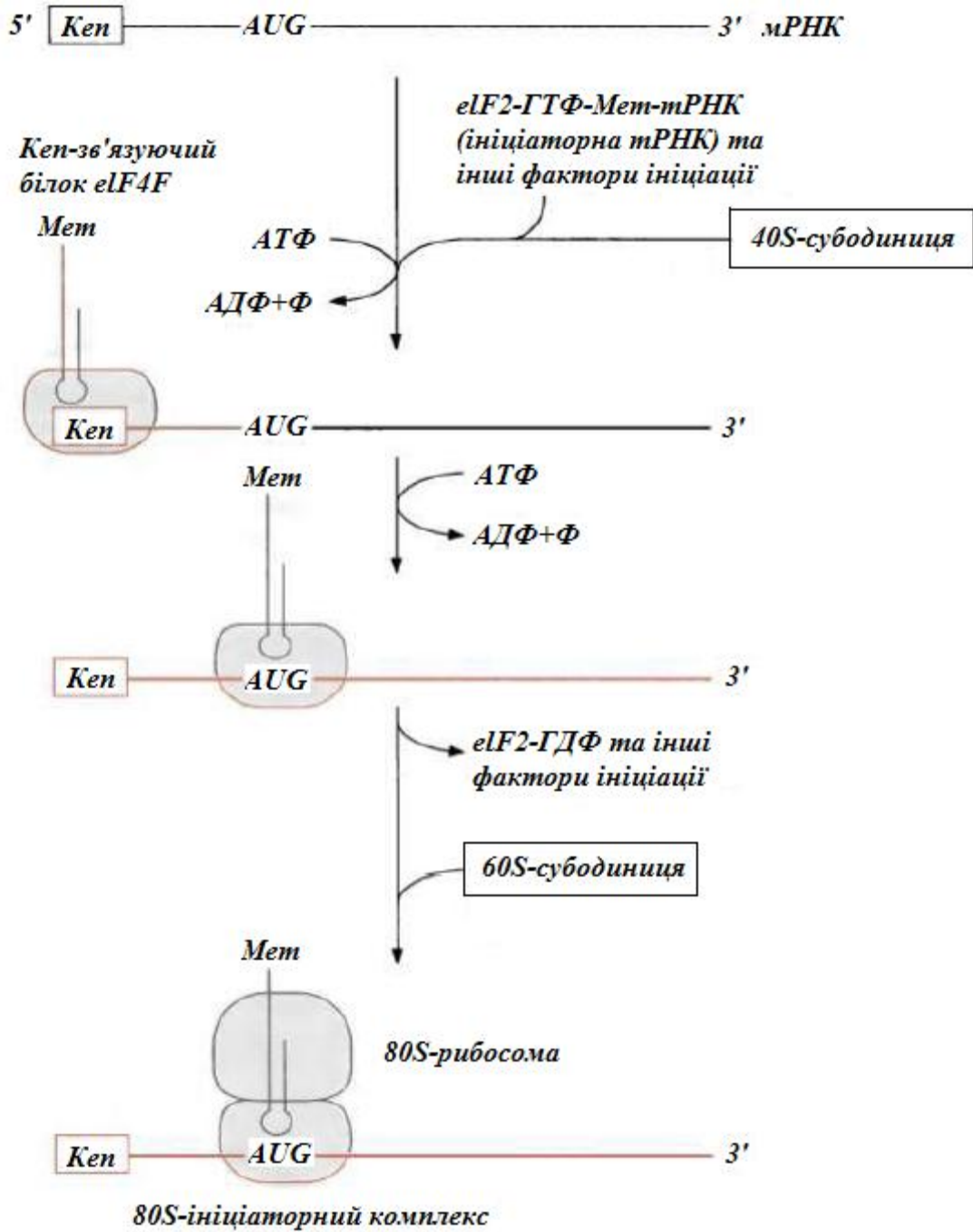
## 14.2. Біосинтез білків



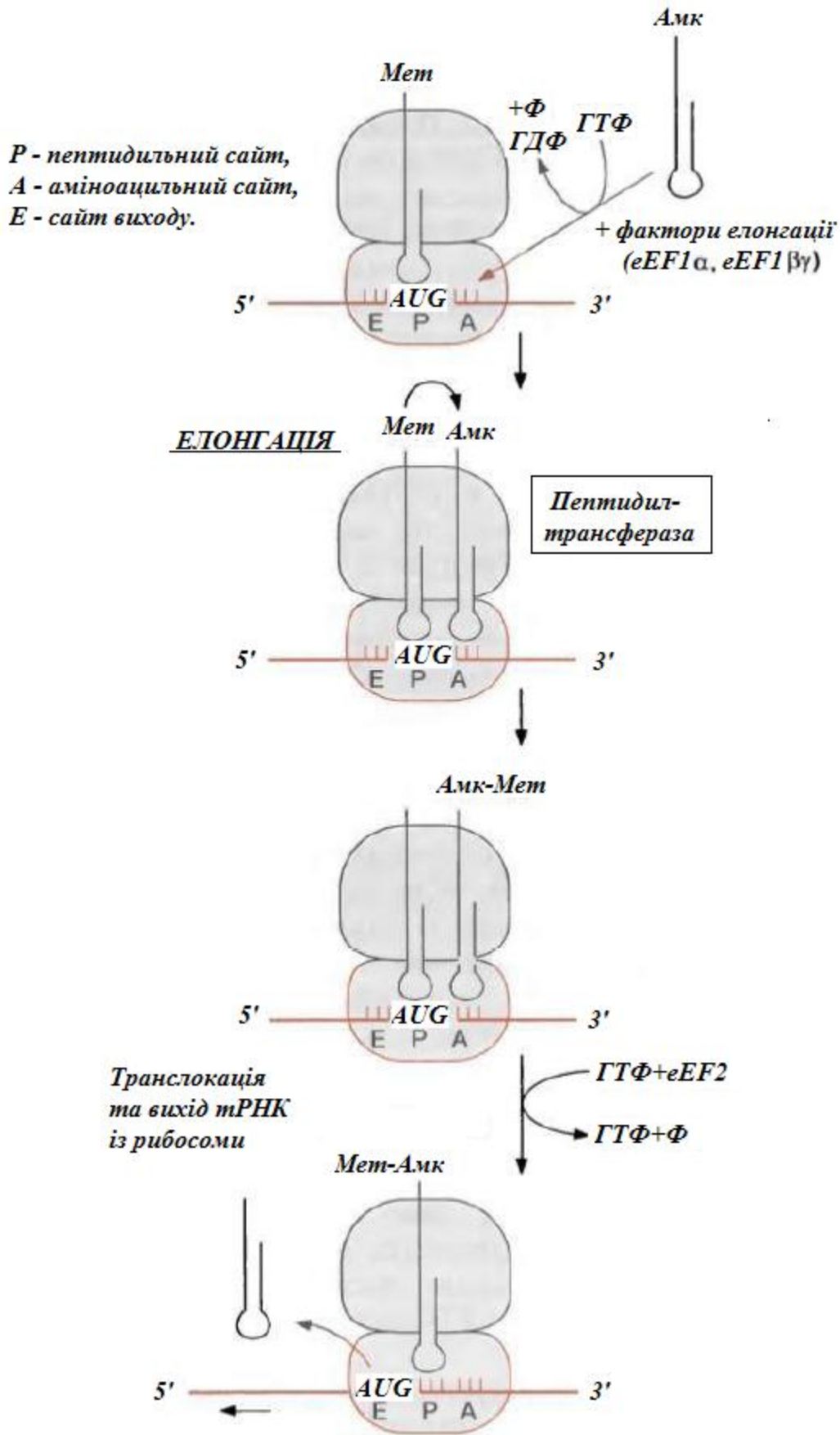
### Склад рибосом цитозолю, стромы хлоропластів і матриксу мітохондрій рослин

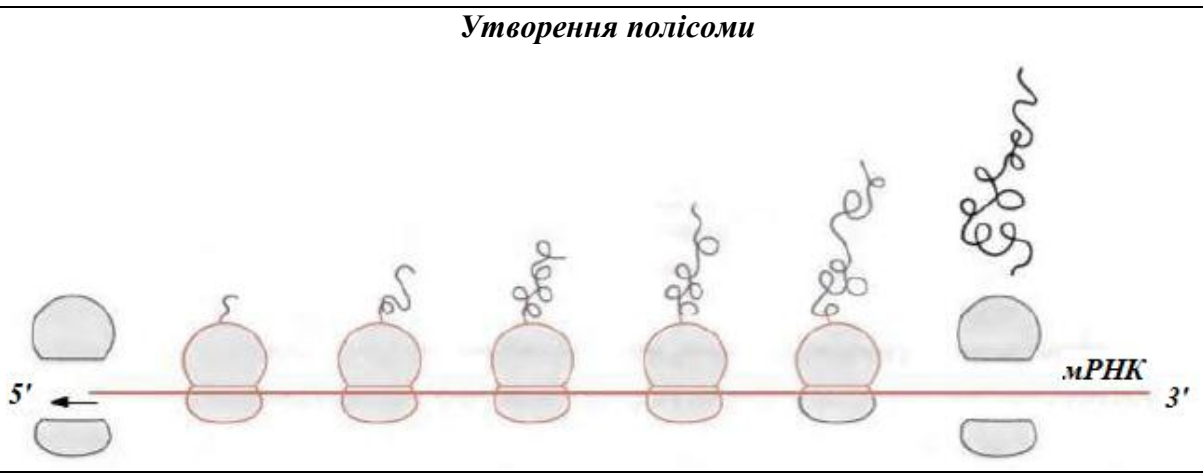
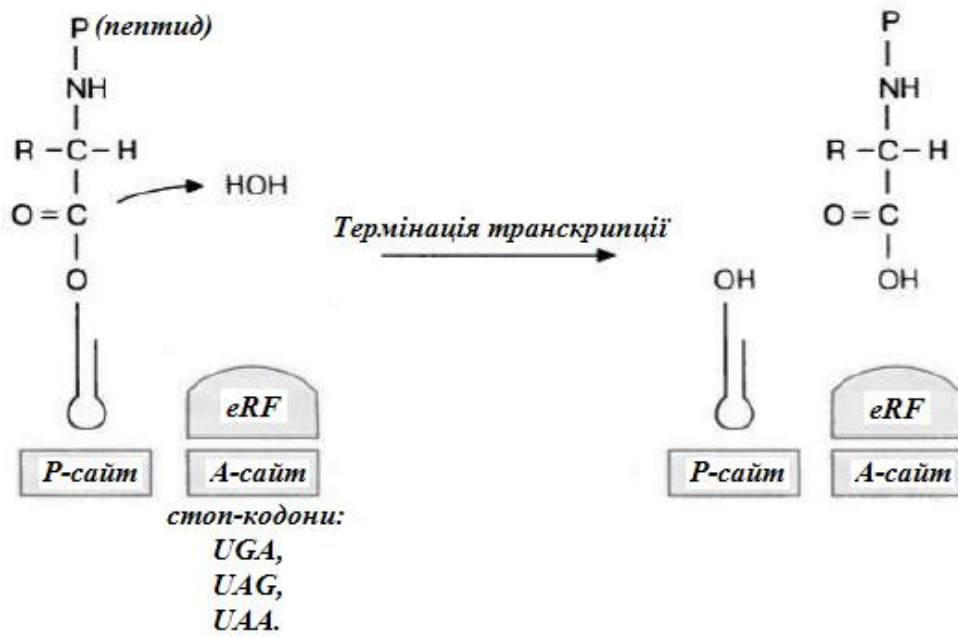
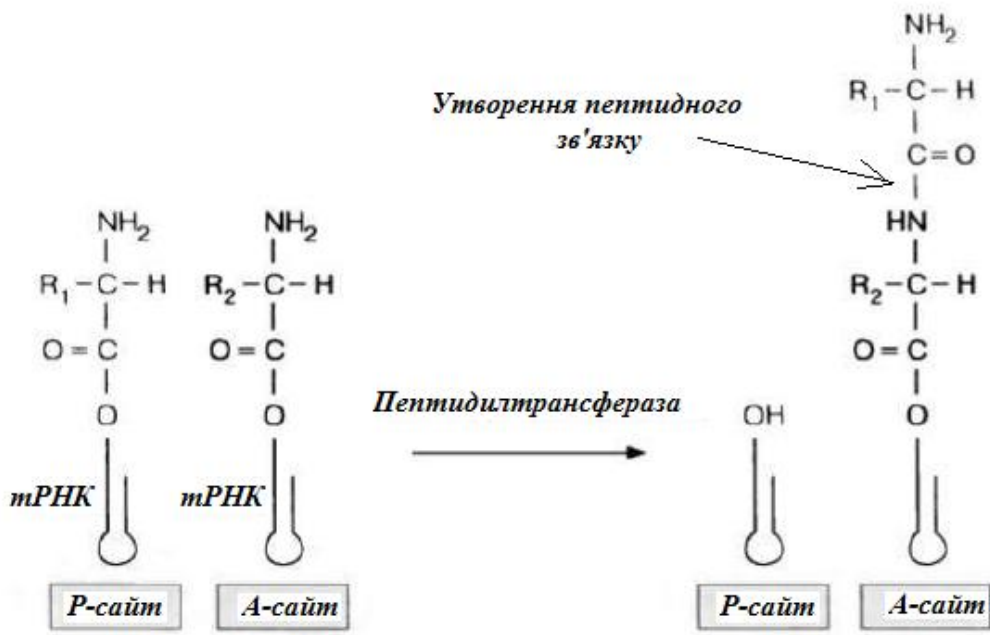
	Рибосома	Субодиниці рибосом	Компоненти рРНК	Кількість білків
Цитозоль (еукаріотична рибосома)	80S	Мала 40S Велика 60S	18S-рРНК 5S-рРНК 5,8S-рРНК 23S-рРНК	біля 30 біля 50
Хлоропласт (прокаріотична рибосома)	70S	Мала 30S Велика 50S	16S-рРНК 4,5S-рРНК 5S-рРНК 23S-рРНК	біля 24 біля 35
Мітохондрія (прокаріотична рибосома)	78S	Мала ~30S Велика ~50S	18S-рРНК 5S-рРНК 26S-рРНК	біля 33 біля 35

## Формування ініціаторного комплексу еукаріотичної (80S) рибосоми

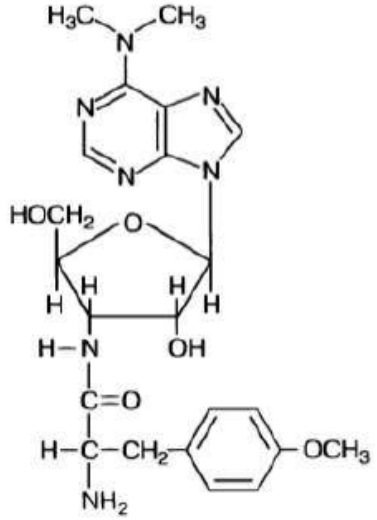
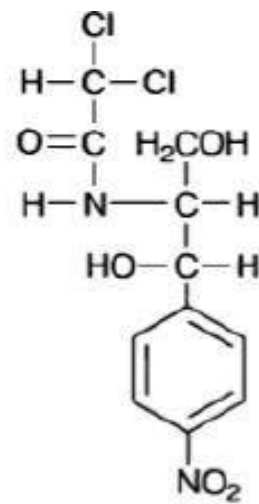
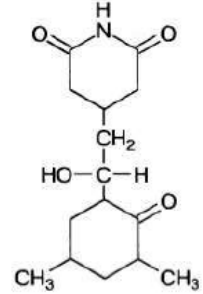
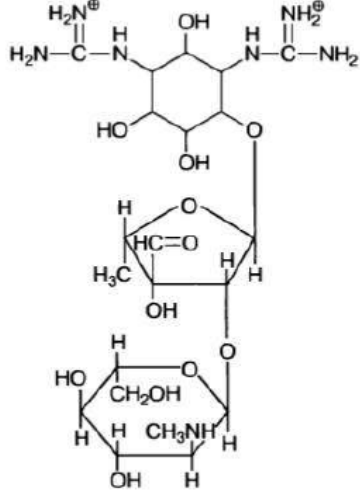
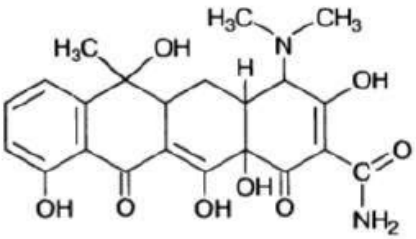


### Елонгаційний цикл біосинтезу білка

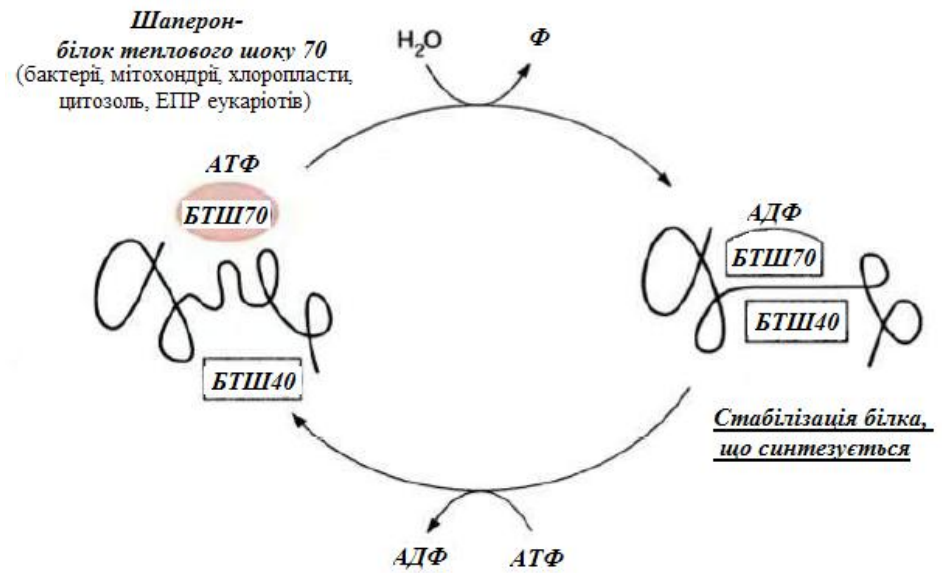
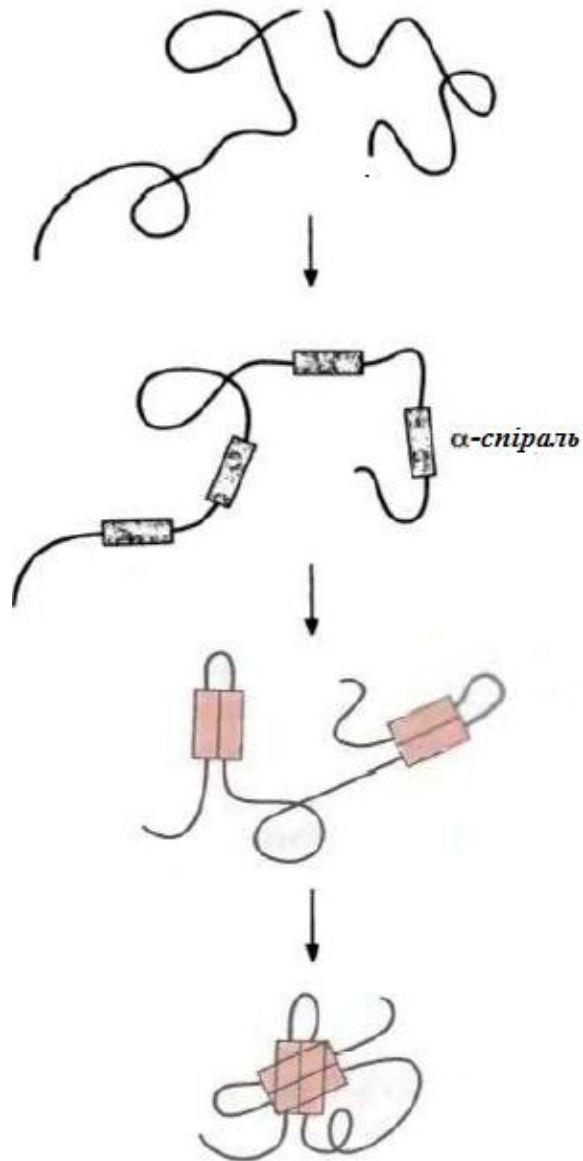




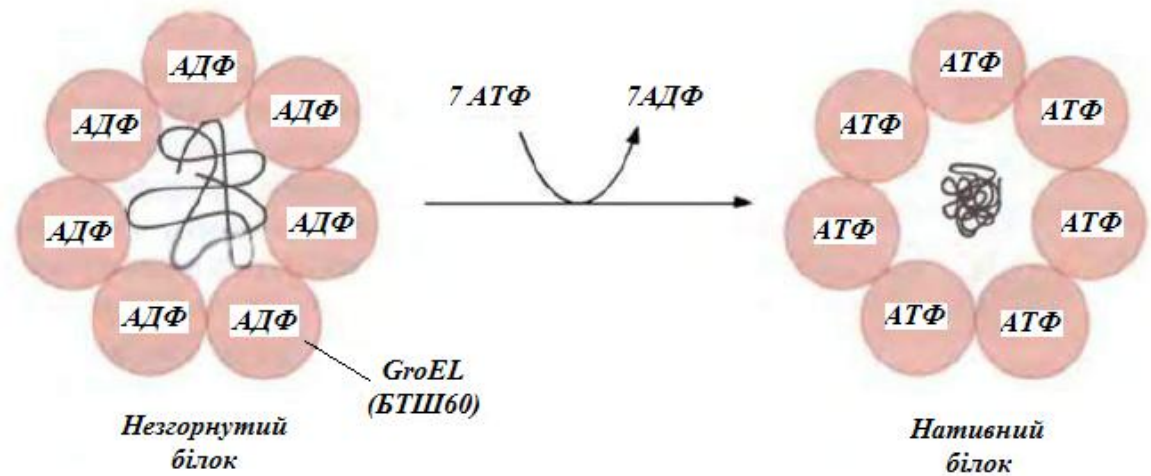
**14.3. Деякі антибіотики – інгібітори біосинтезу білка (синтезуються стрептоміцетами)**

<i>Антибіотик</i>	<i>Хімічна структура</i>	<i>Інгібуюча дія</i>	<i>Антибіотик</i>	<i>Хімічна структура</i>	<i>Інгібуюча дія</i>
<b>Пуроміцин</b>		Зв'язується з А-сайтом як аналог аміноацил-тРНК та бере участь у всіх реакціях елонгації, але не може утворювати пептидний зв'язок. Це зупиняє синтез білка на прокаріотичних та еукаріотичних рибосомах.	<b>Хлорамфенікол</b>		Інгібує пептидилтрансферазу на прокаріотичних рибосомах.
<b>Циклогексимід</b>		Інгібує пептидилтрансферазу на еукаріотичних рибосомах.	<b>Стрептоміцин</b>		Взаємодіє з 70S рибосомами і призводить до хибного розпізнавання послідовностей мРНК. На прокаріотичні рибосомах, таким чином, інгібує ініціацію.
<b>Тетрациклін</b>		Зв'язується з 30S-субодиницею і перешкоджає зв'язуванню аміноацил-тРНК з рибосомою. На прокаріотичні рибосоми діє сильніше, ніж на еукаріотичні.			

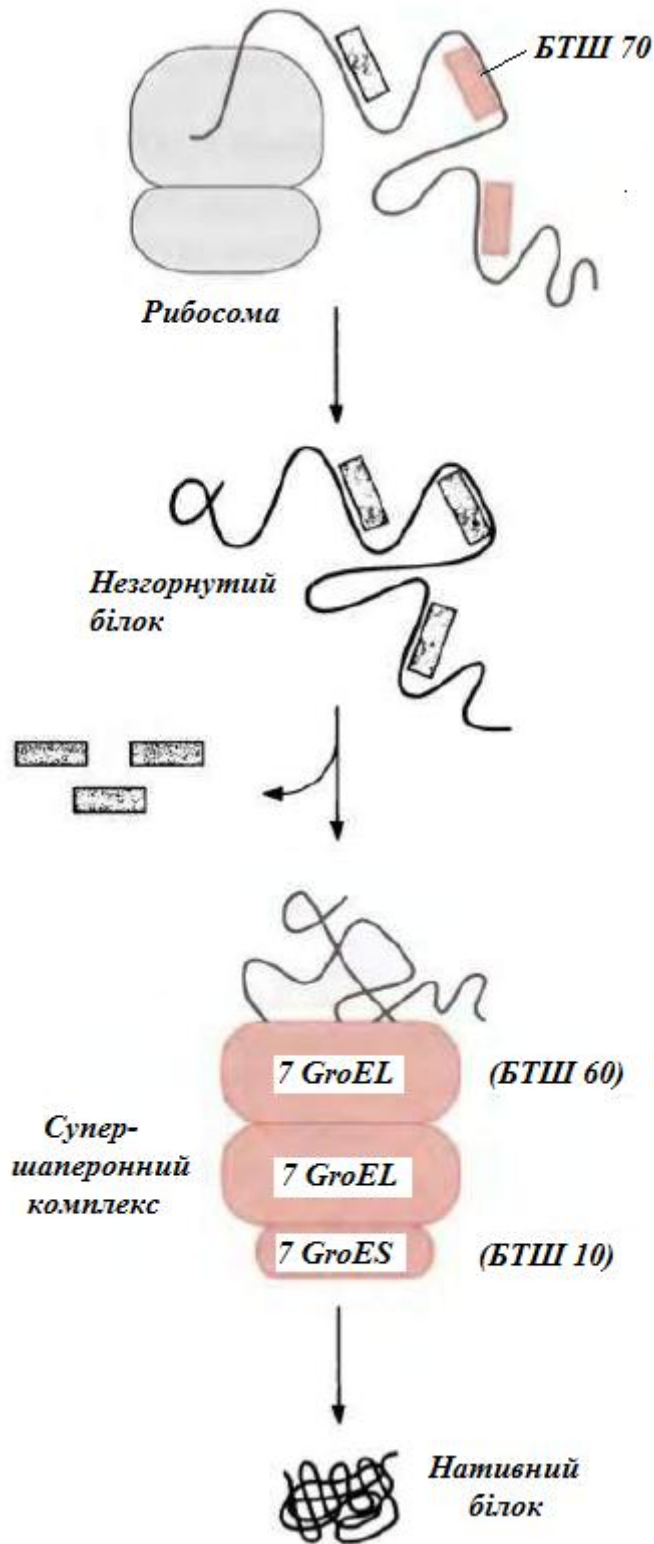
### 14.4. Фолдинг білка



**Білки теплового шоку 60**  
(бактерії, пластиди, мітохондрії)



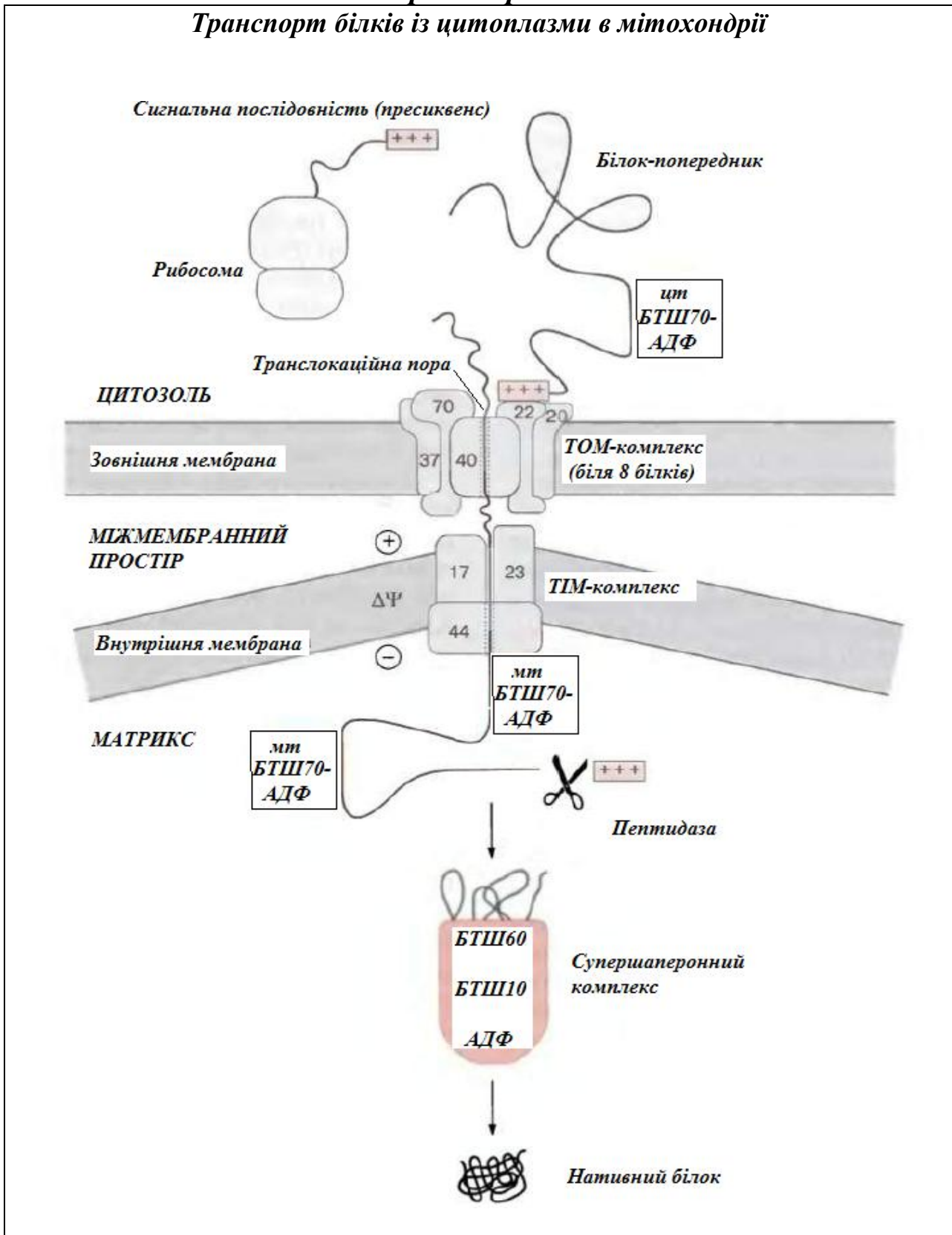
**Згортання білків у прокаріотів, в пластидах і мітохондріях**



**В цитозолі еукаріотів – шаперон БТШ 90, шаперони ССТ (цитозольний комплекс Т)**

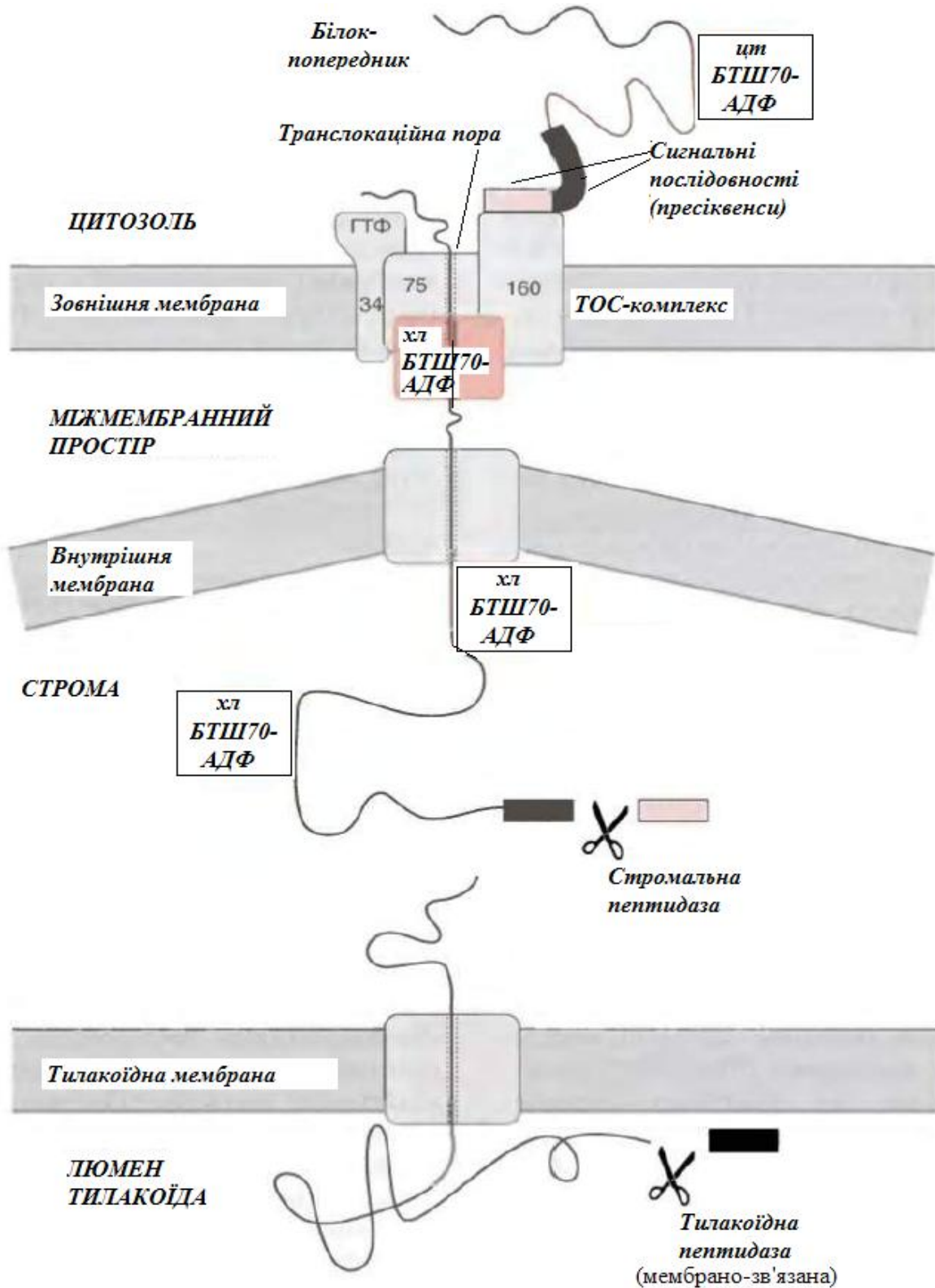
## 14.5. Транспорт білків

### Транспорт білків із цитоплазми в мітохондрії

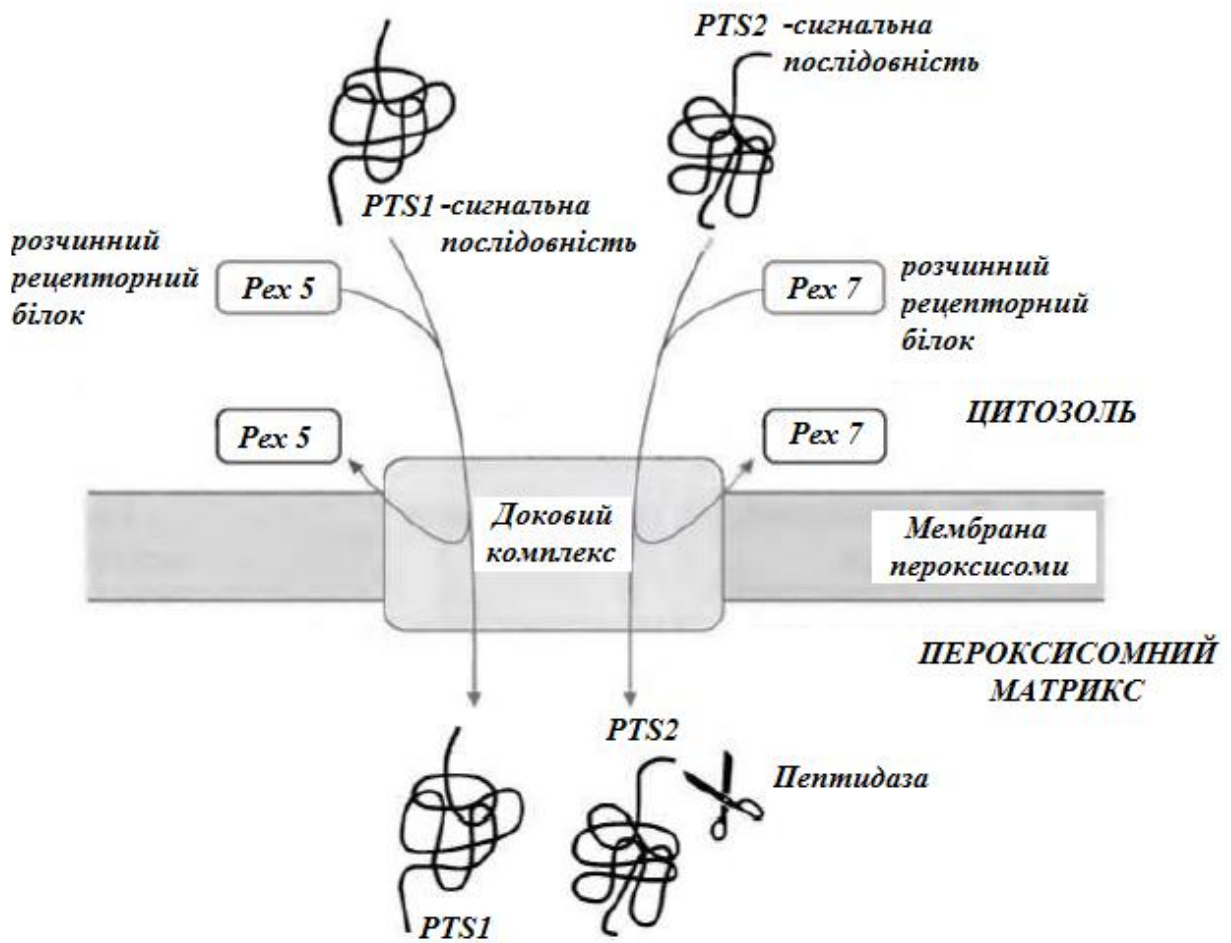




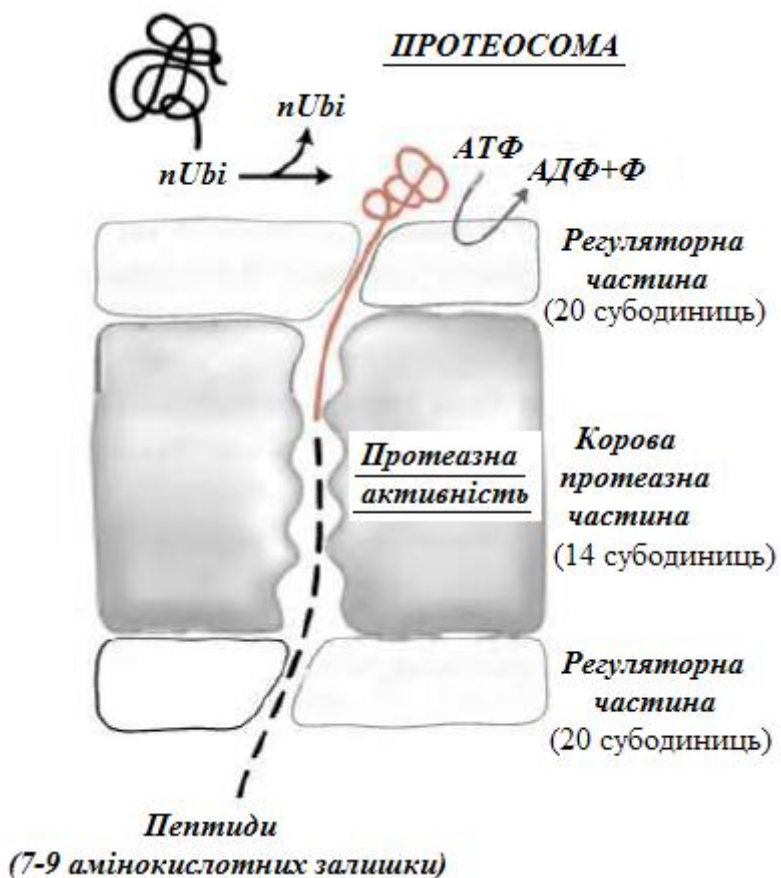
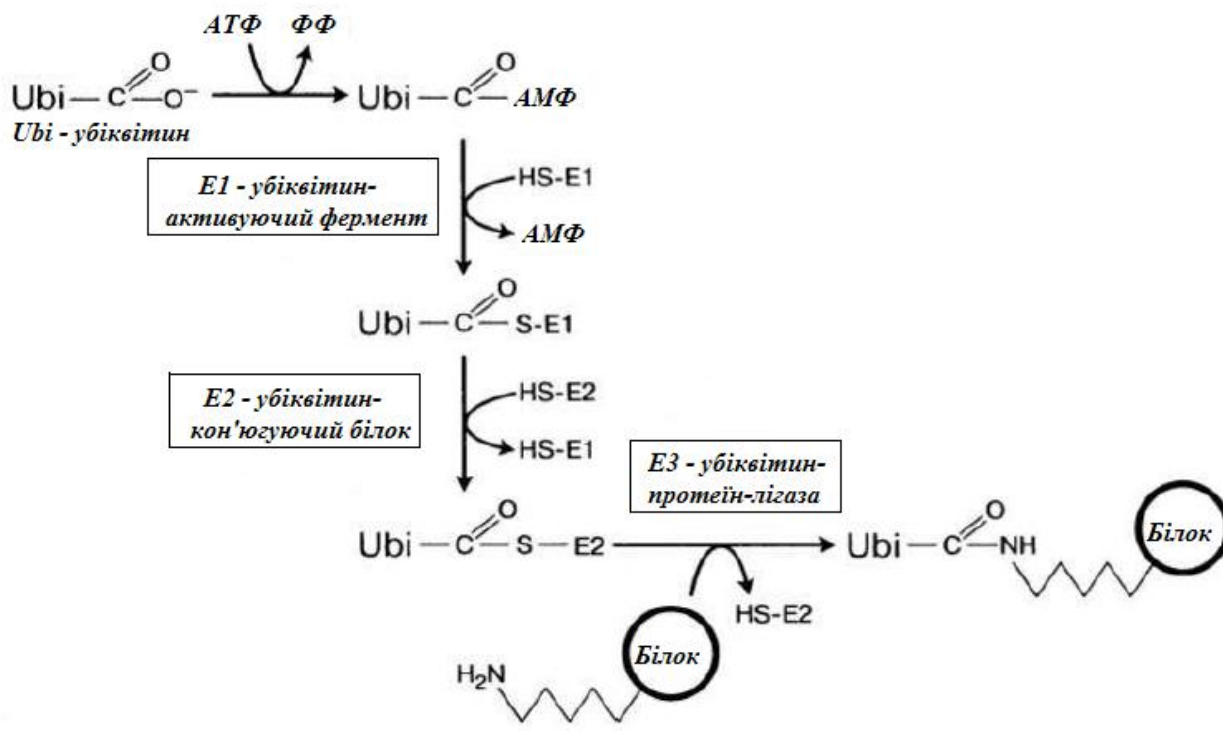
## Транспорт білків із цитоплазми в хлоропласти



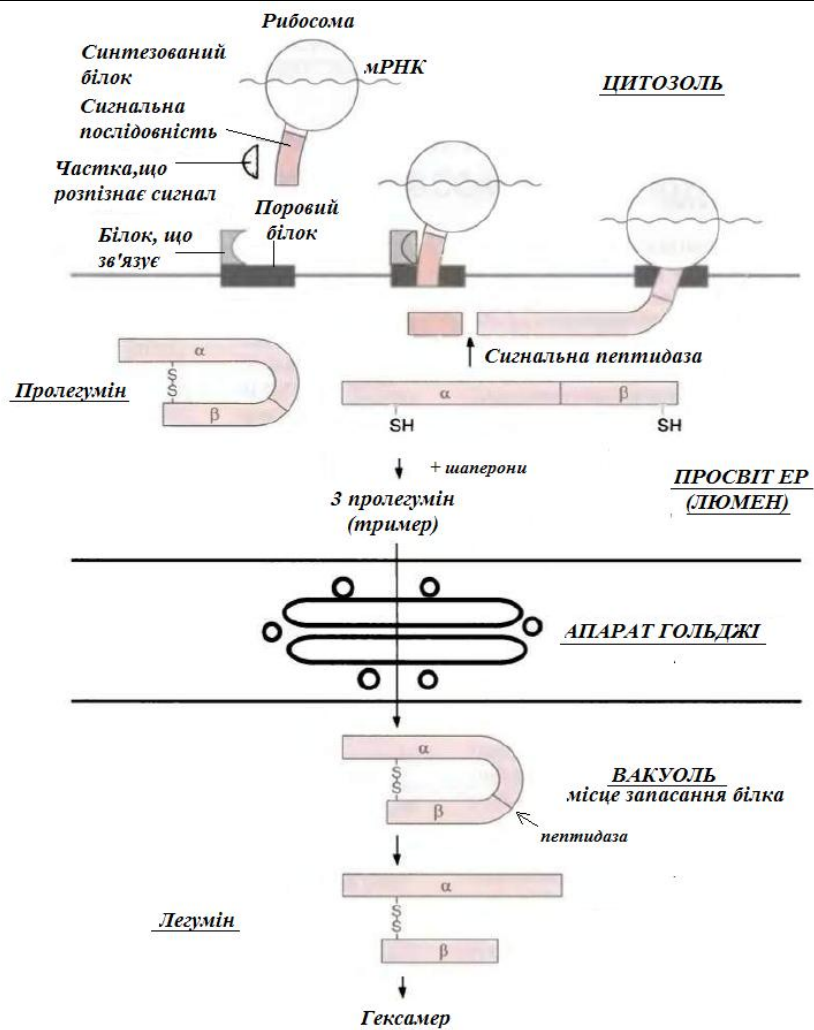
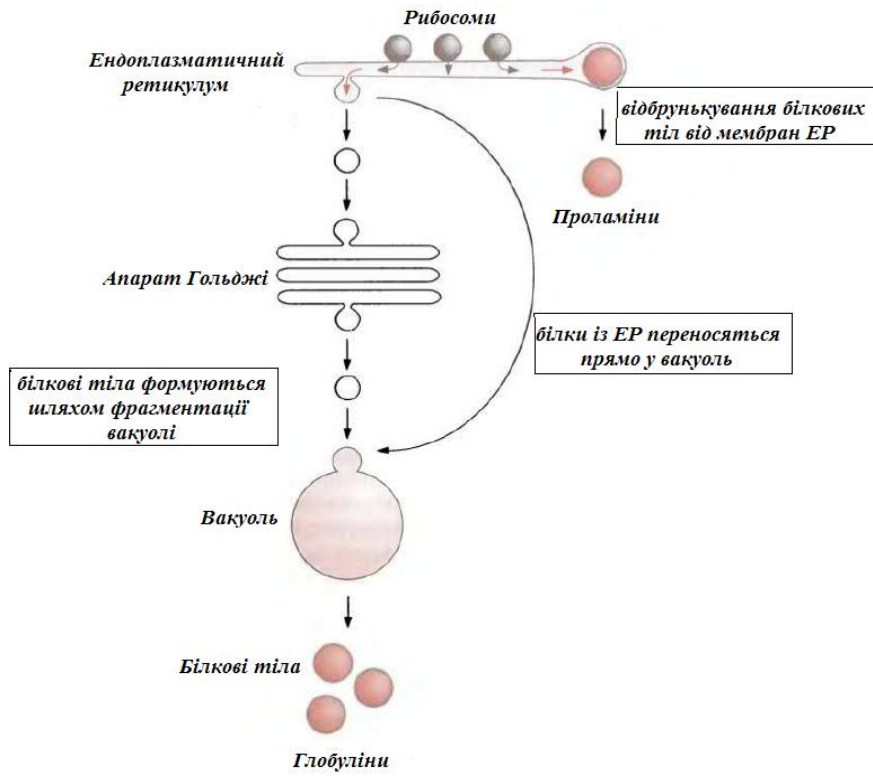
## Транспорт білків із цитоплазми в пероксисоми



### 14.6. Протеосомна деградація білка



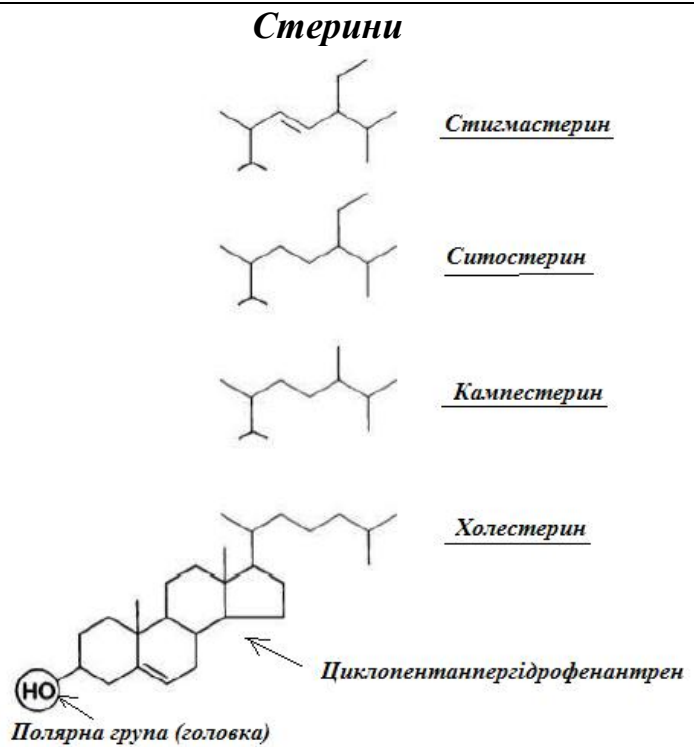
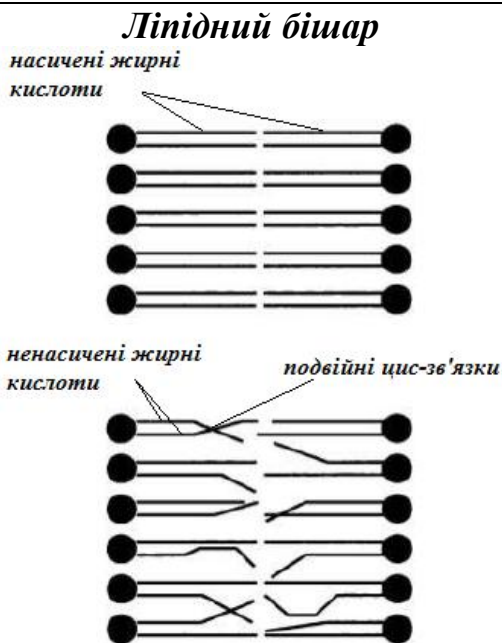
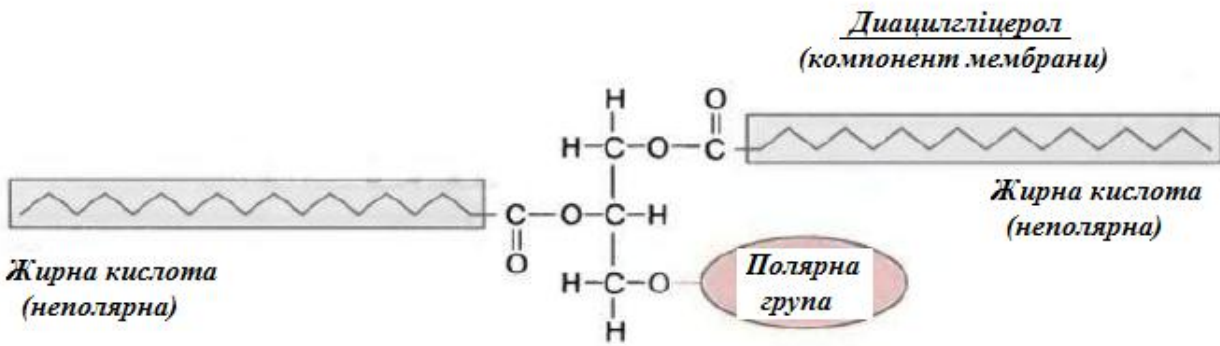
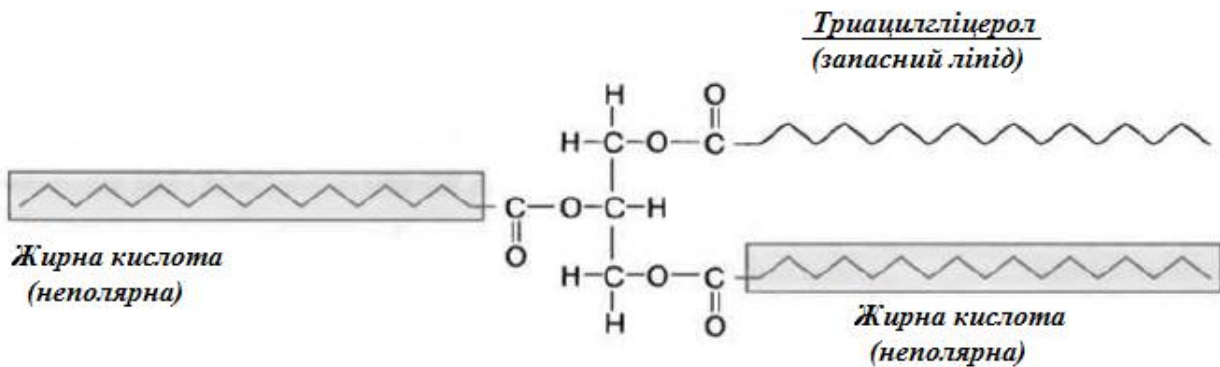
## 14.7. Схеми запасання білків



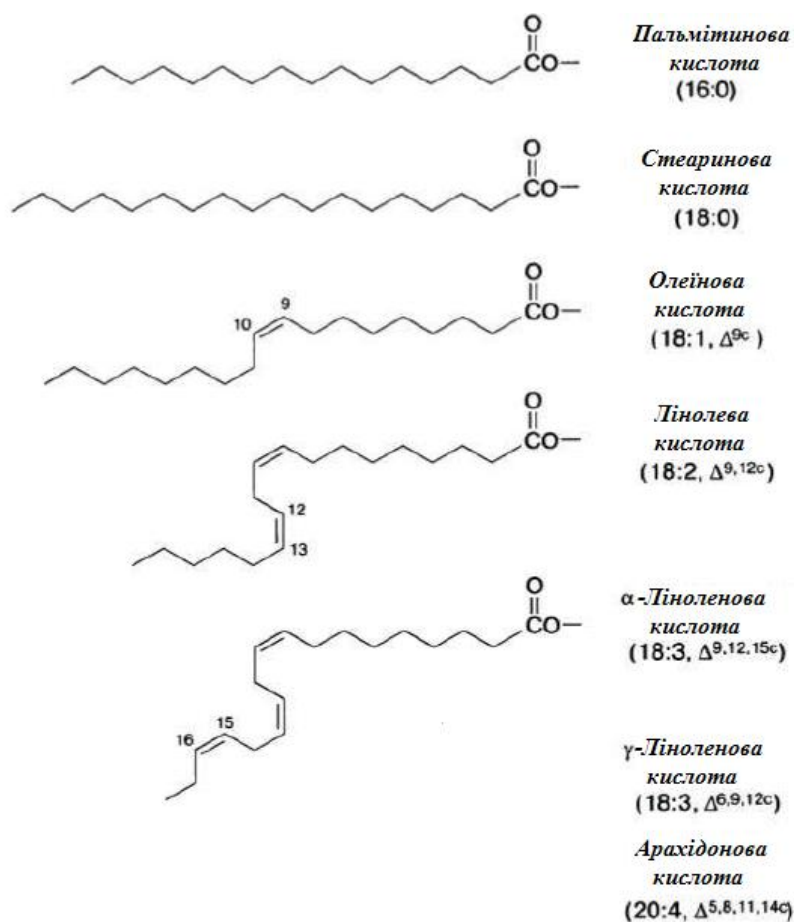
# 15. Обмін ліпідів

## 15.1. Основні класи ліпідів

### Триацилгліцероли



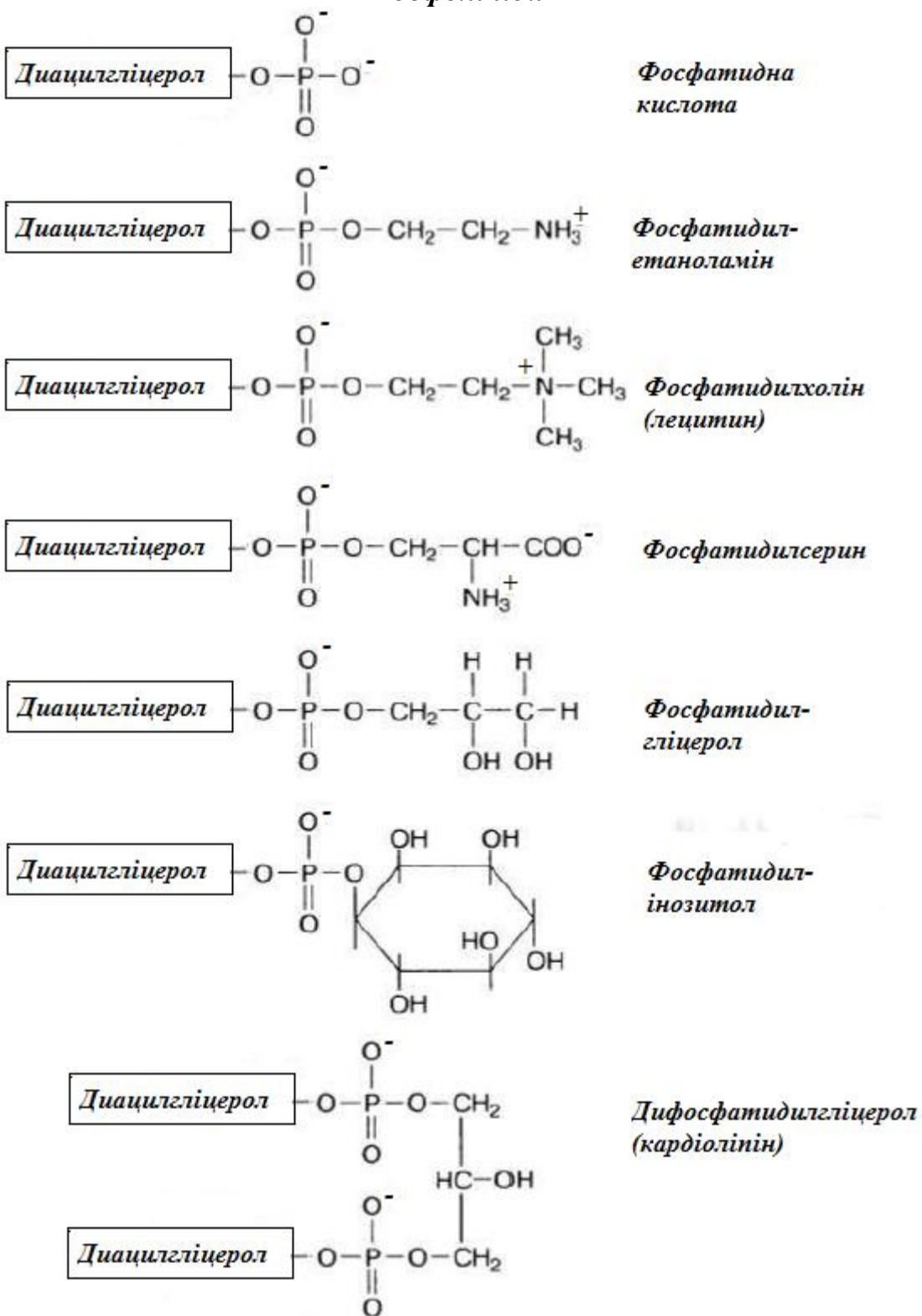
## Жирні кислоти



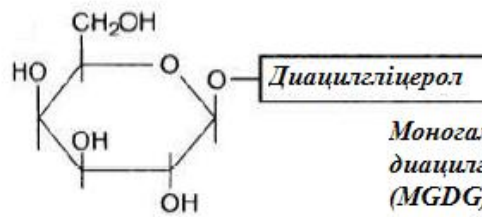
Жирна кислота	Довжина ланцюга : кількість подвійних зв'язків	Температура плавлення
Лаврова	12:0	40 <sup>0</sup> С
Стеаринова	18:0	70 <sup>0</sup> С
Олеїнова	18:1	13 <sup>0</sup> С
Лінолева	18:2	-5 <sup>0</sup> С
Ліноленова	18:3	-11 <sup>0</sup> С

**Лінолева і ліноленова жирні кислоти незамінні для людини!**

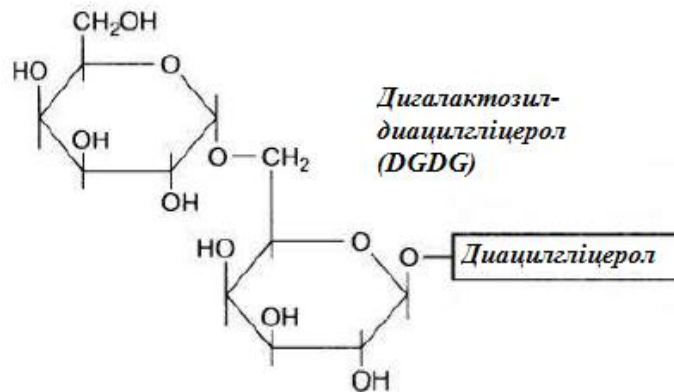
## Фосфолііди



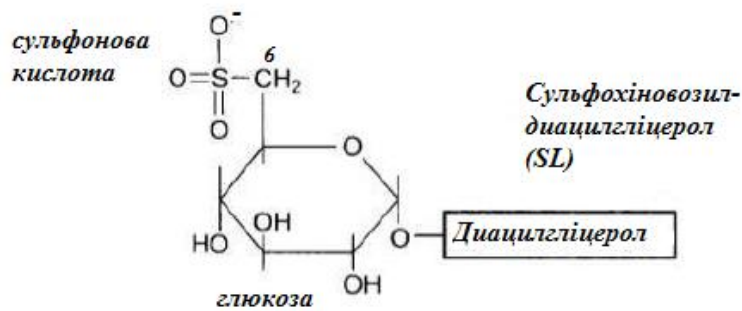
## Галактолініди



Моногалактозил-  
диацилгліцерол  
(MGDG)



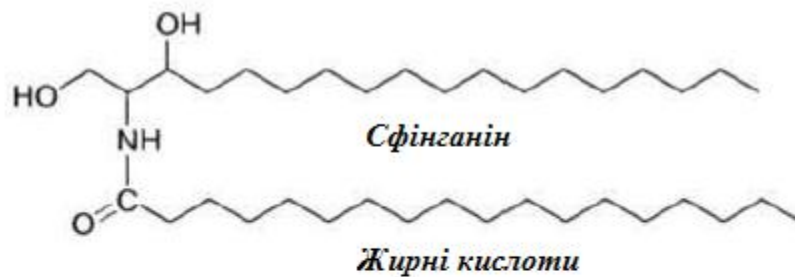
Дигалактозил-  
диацилгліцерол  
(DGDG)



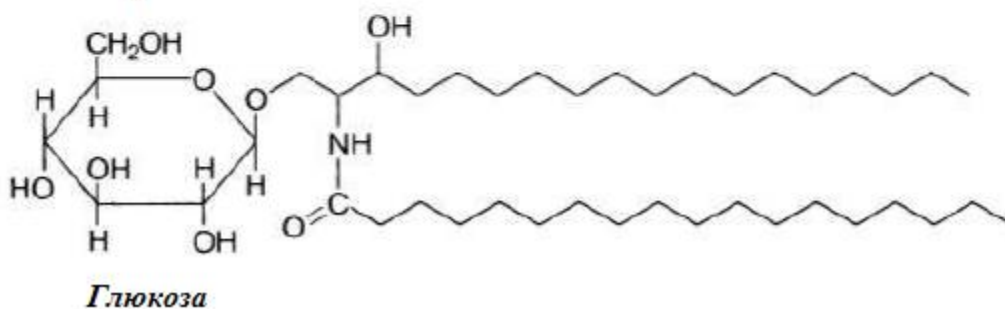
Сульфохіновозил-  
диацилгліцерол  
(SL)

## Сфінголініди

### Церамід

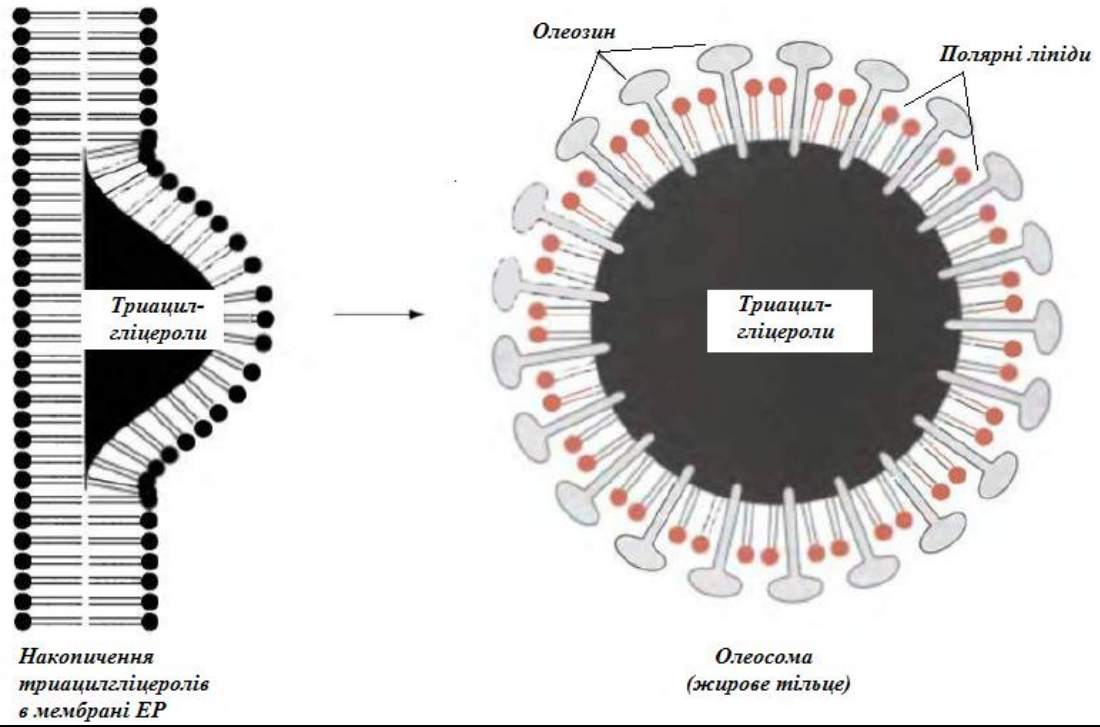


### Глюкозилцерамід

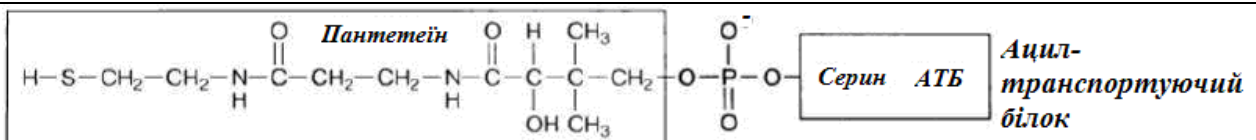
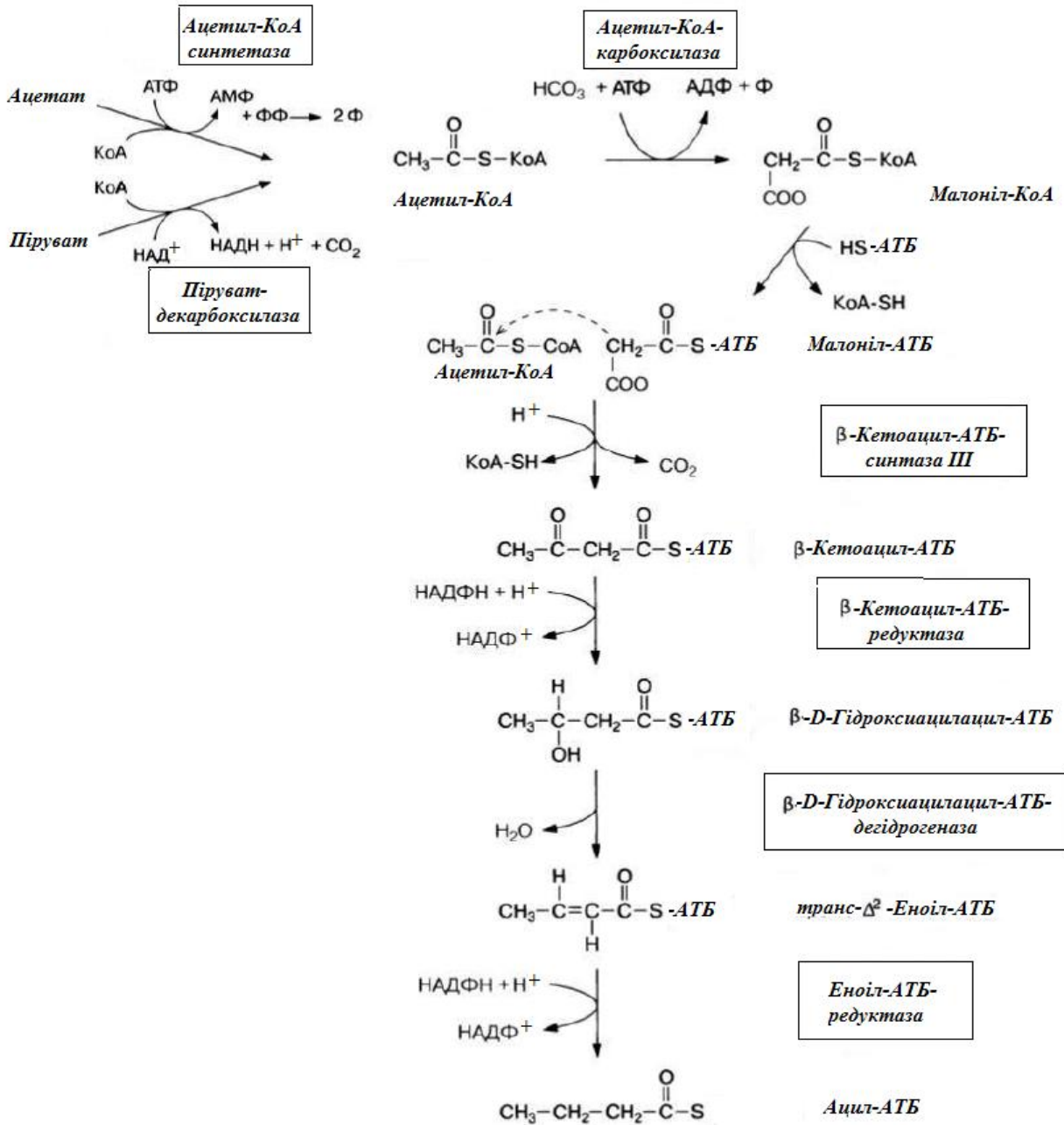




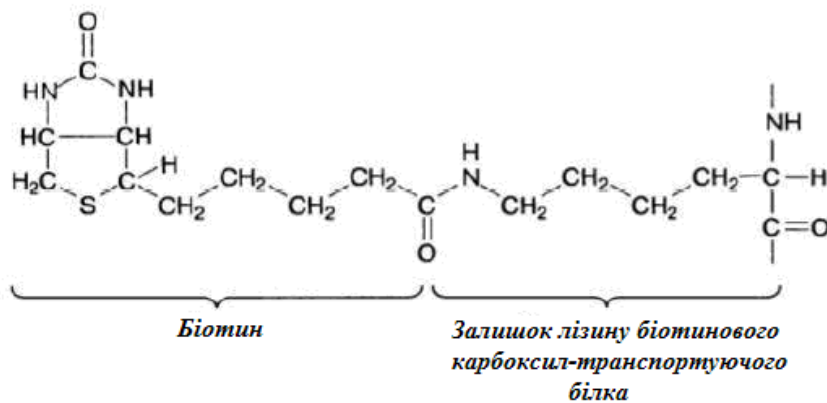
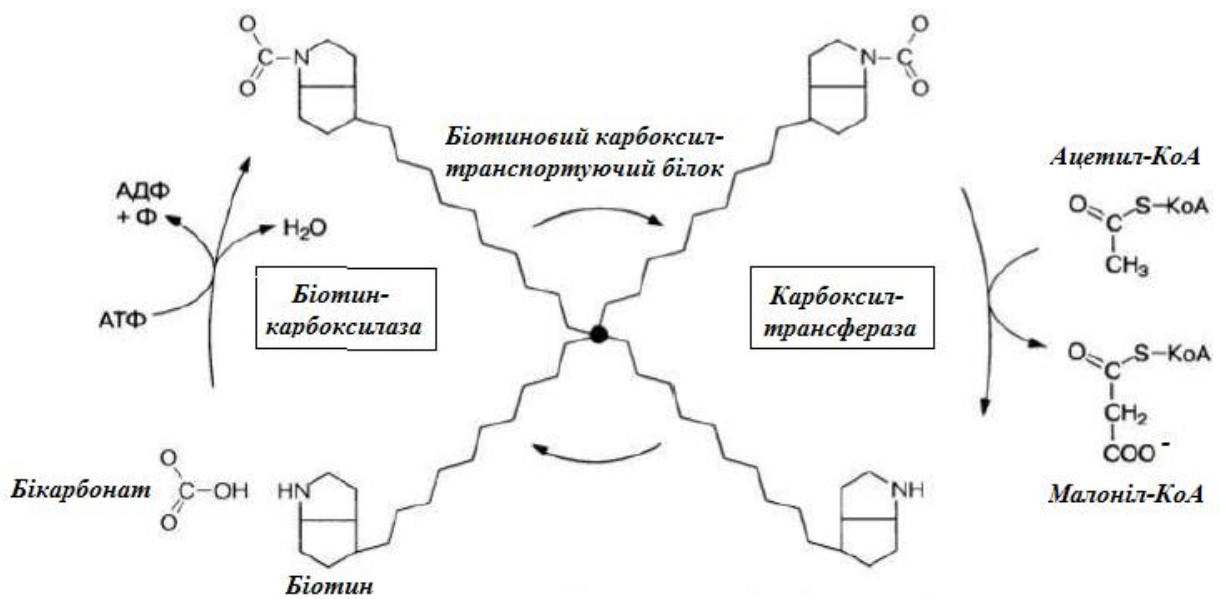
## Утворення олеосоми



## 15.2. Біосинтез жирних кислот *de novo* в пластидах



### 15.3. Ацетил-КоА-карбоксилазний мультиензимний комплекс



#### Прокаріотична форма

<b>Біотин-карбоксилаза</b>	<b>Біотиновий карбоксил-транспортуючий білок</b>	<b>Карбоксил-трансфераза</b>
----------------------------	--	------------------------------

Мультиензимний комплекс, який складається з окремих субодиниць.  
Строма пластид.

Кодується ядерний геномом (за виключенням продукту гену *accD*, який у багатьох рослин знаходиться в хлоропластом геномі).

Відсутня у родини злакових (*Gramineae*).

#### Еукаріотична форма

<b>Біотин-карбоксилаза</b>	<b>Біотиновий карбоксил-транспортуючий білок</b>	<b>Карбоксил-трансфераза</b>
----------------------------	--	------------------------------

Багатофункціональний білок.

Цитоплазма.

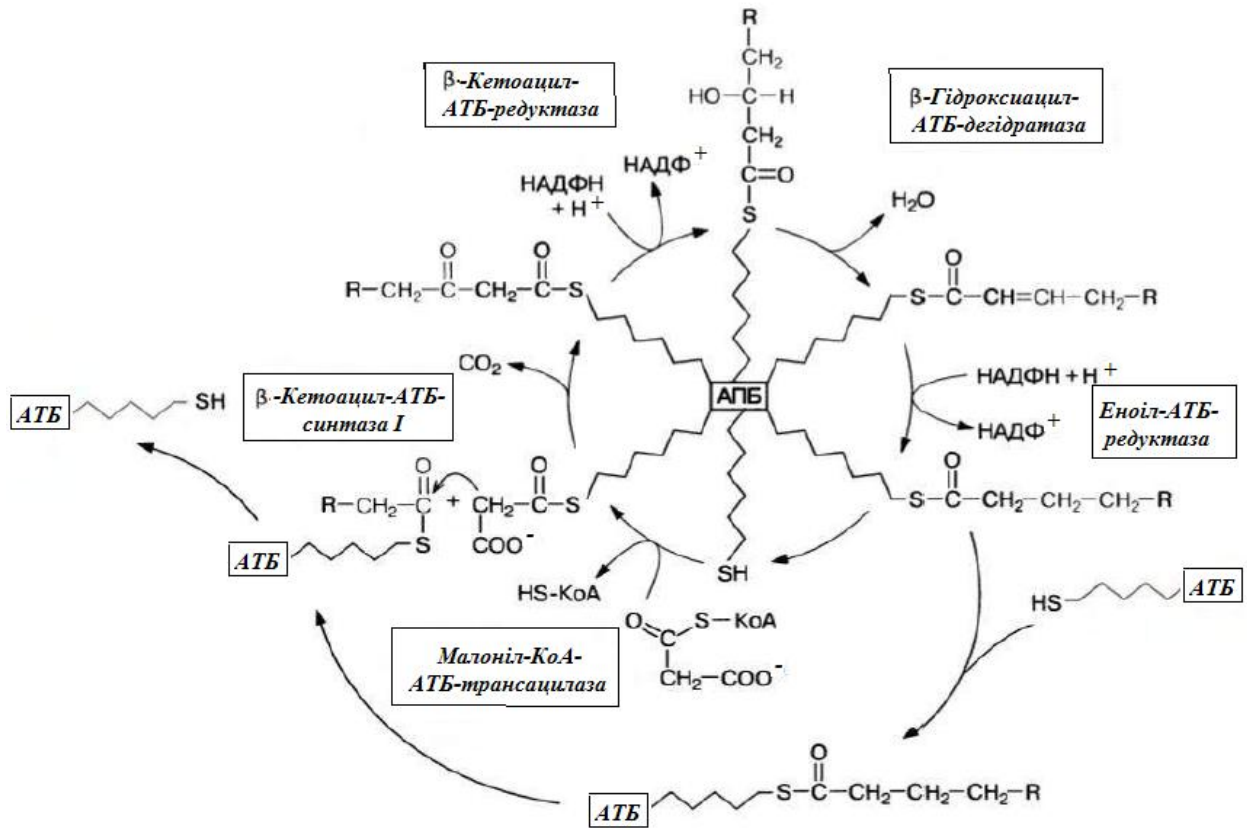
Кодується ядерний геномом.

#### Регуляція ацетил-КоА-карбоксилази

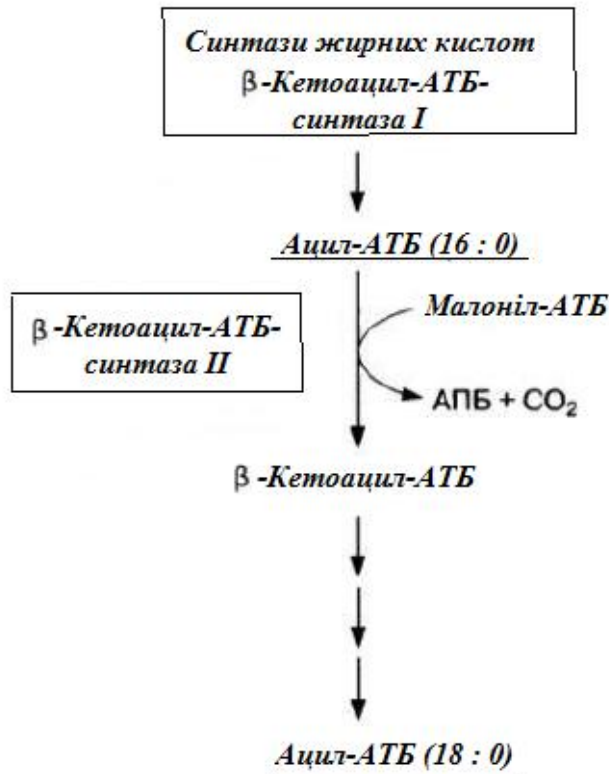
активується світлом

(при відновленні S-S-містків тіоредоксином фермент активується, підсилює свою роботу при зростанні рН і концентрації  $Mg^{2+}$  в стромі)

### 15.4. Взаємодія ферментів при біосинтезі жирних кислот



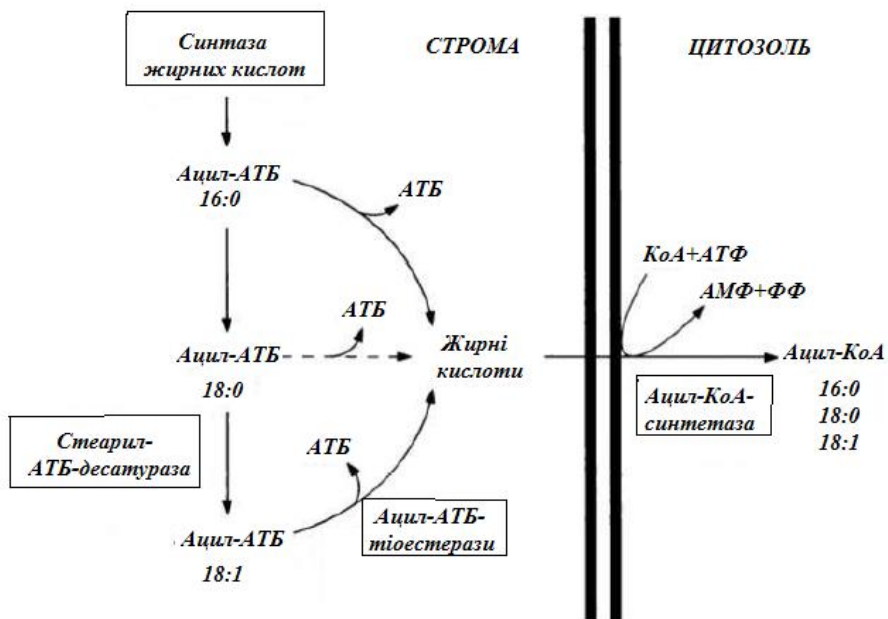
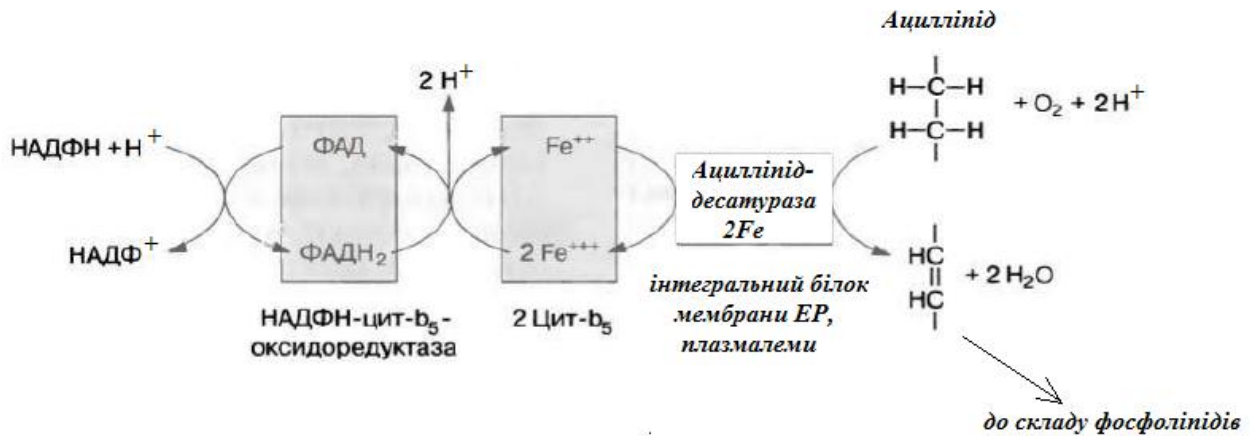
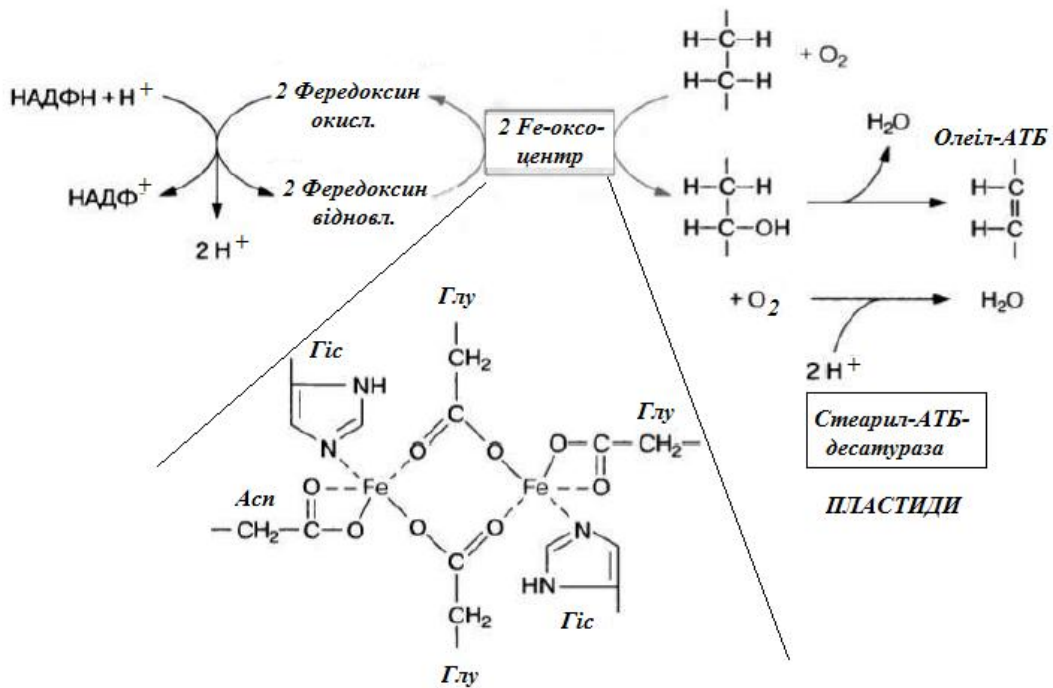
### 15.5. Подовження вуглецевого ланцюга жирних кислот в пластидах



Синтаза жирних кислот в пластидах складається з окремих субодиниць з відповідною ферментативною активністю – є **прокаріотичним комплексом синтаза жирних кислот**

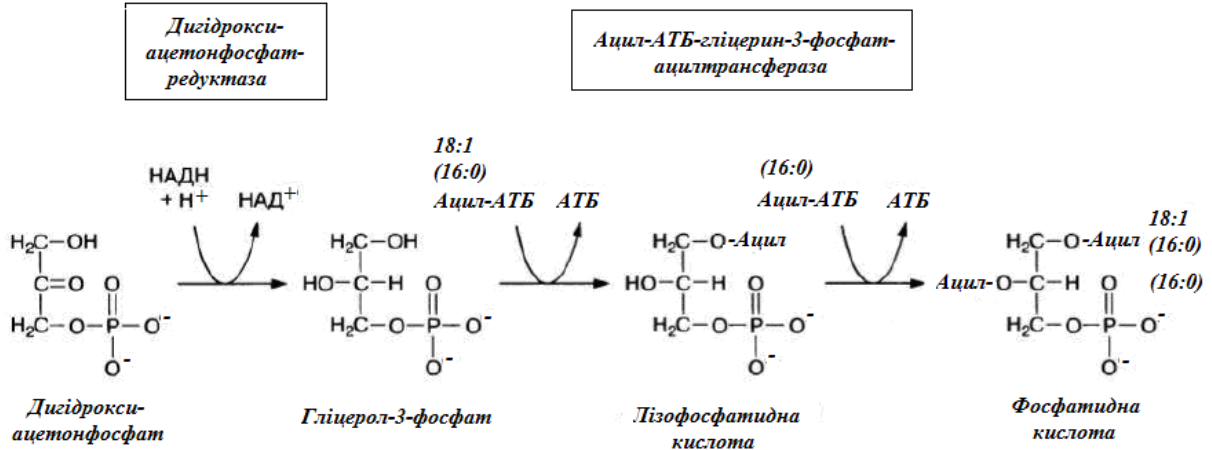
### 15.6. Введення подвійних зв'язків в жирну кислоту

Стеарил-АТБ

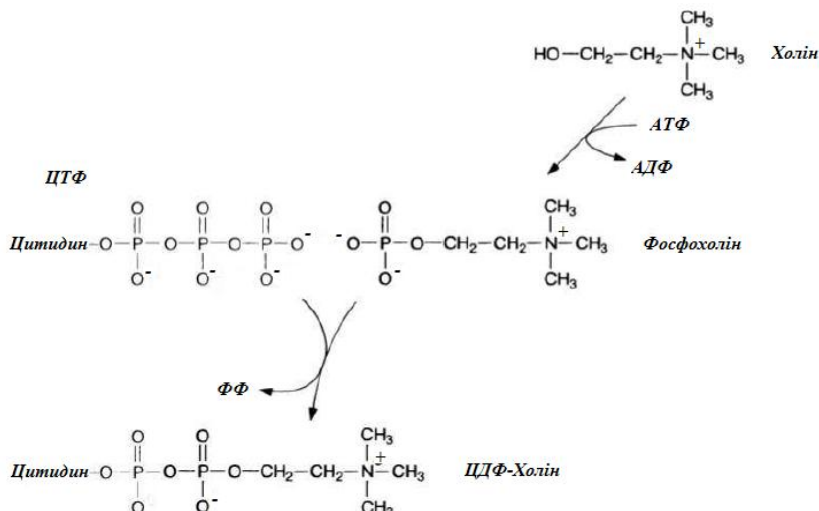
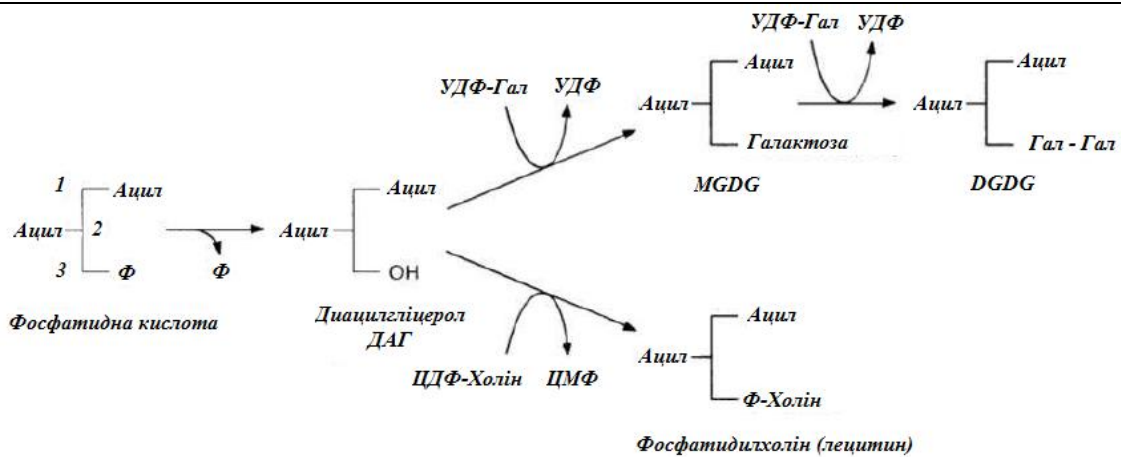
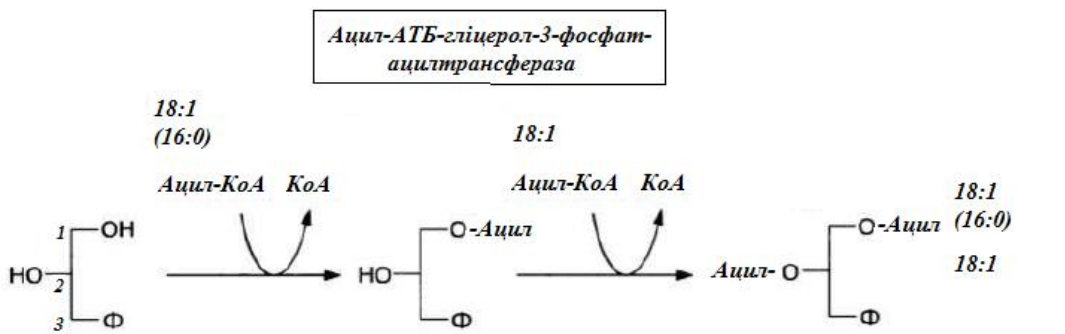


## 15.7. Синтез гліцеролінідів

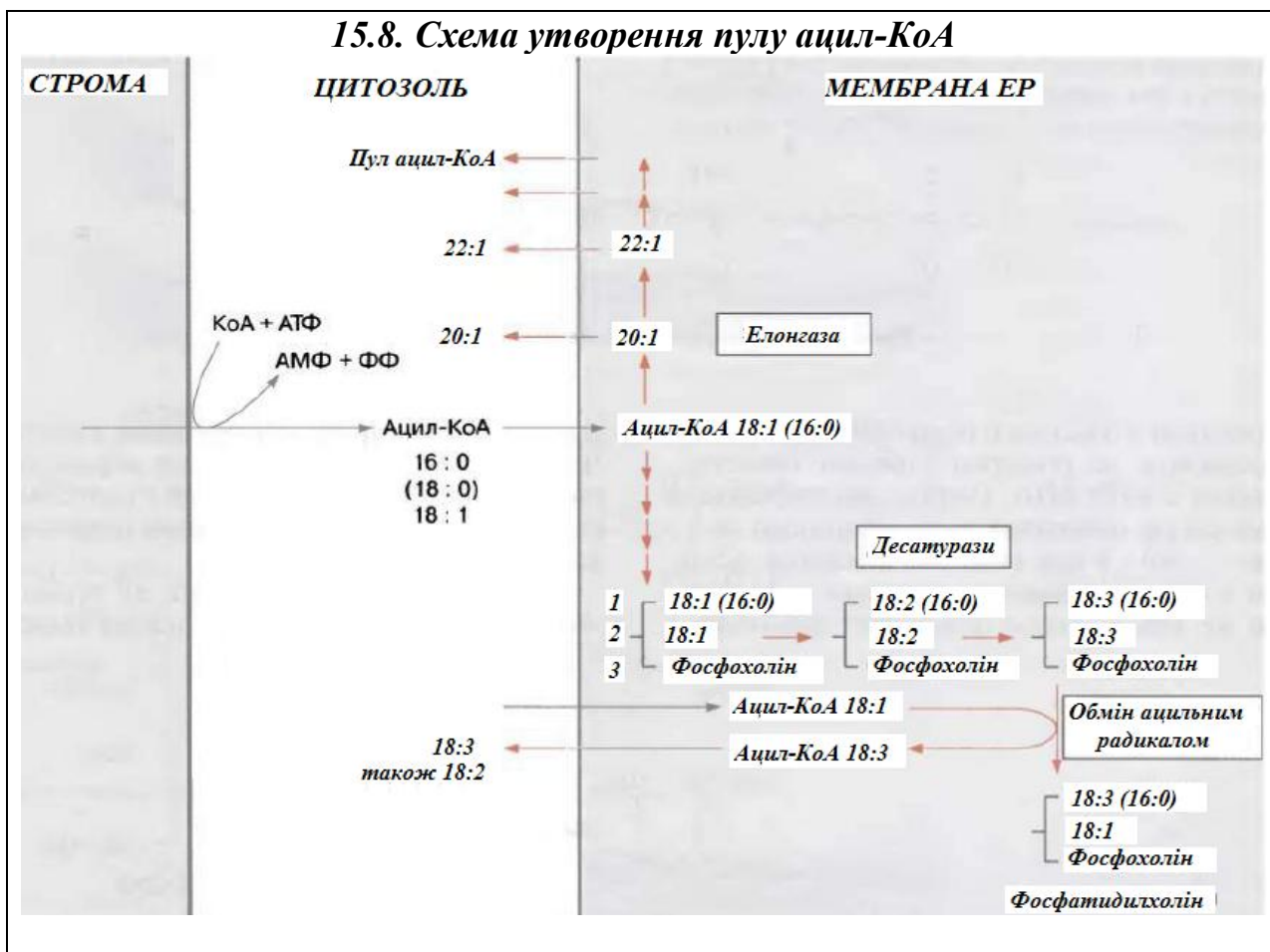
### Прокаріотичний шлях біосинтезу (в пластидах)

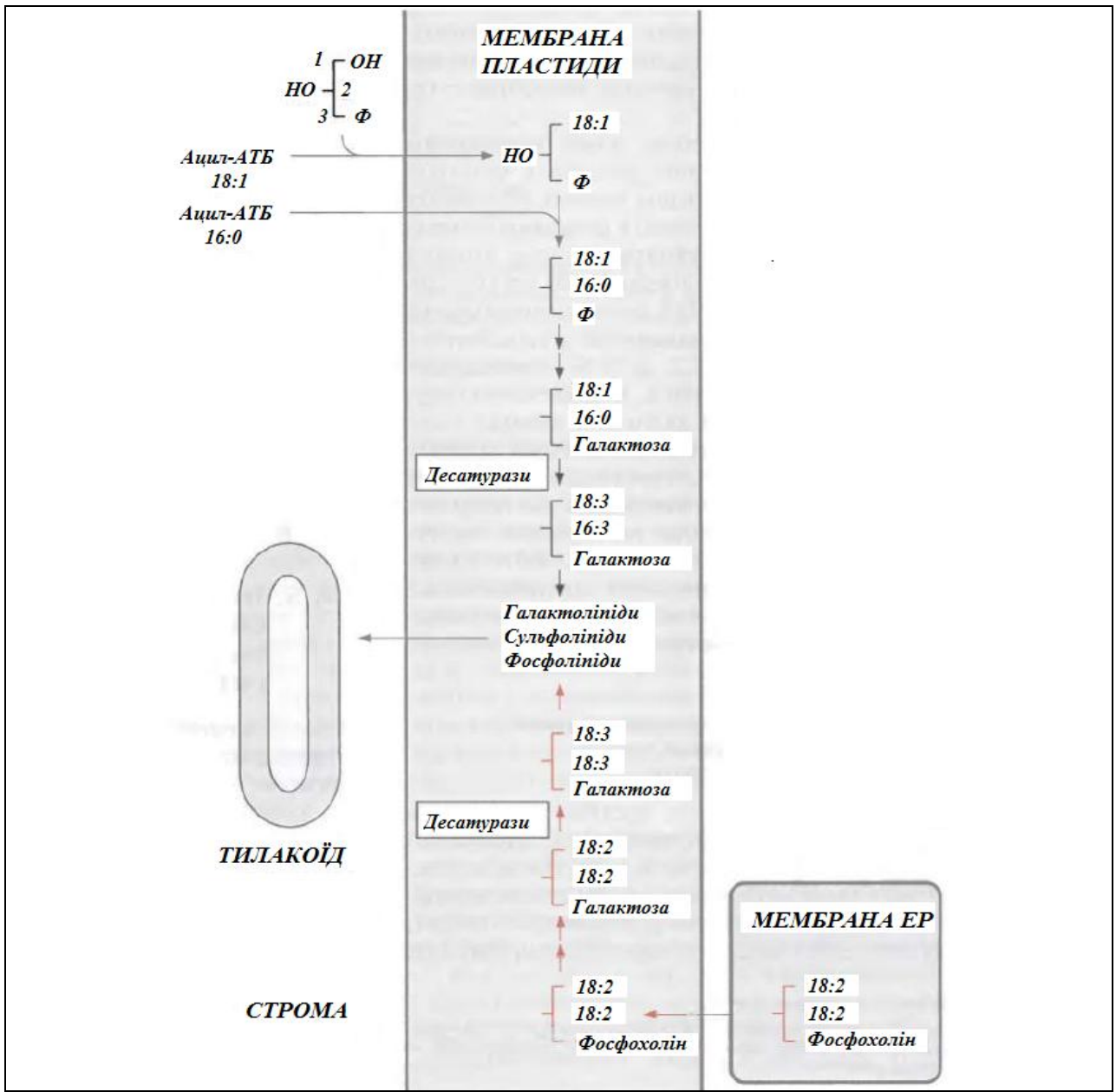


### Еукаріотичний шлях біосинтезу (в ендоплазматичному ретикулумі)



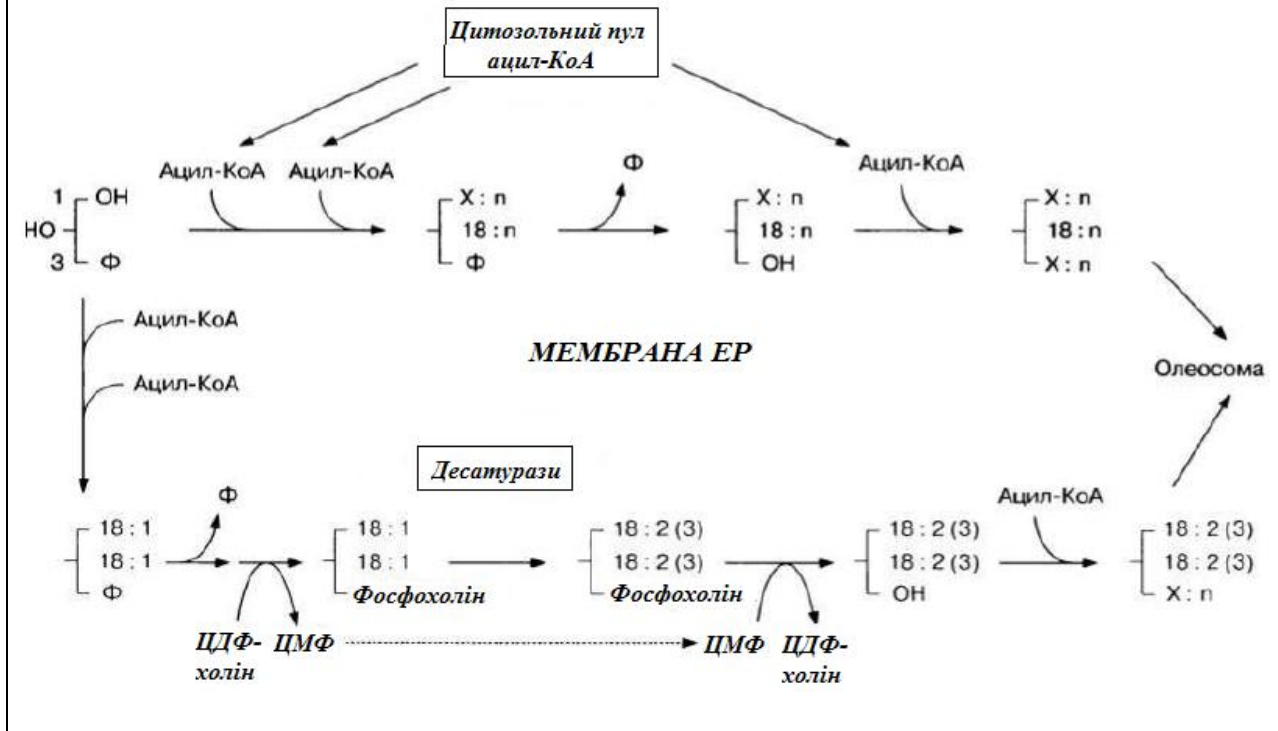
### 15.8. Схема утворення пулу ацил-КоА



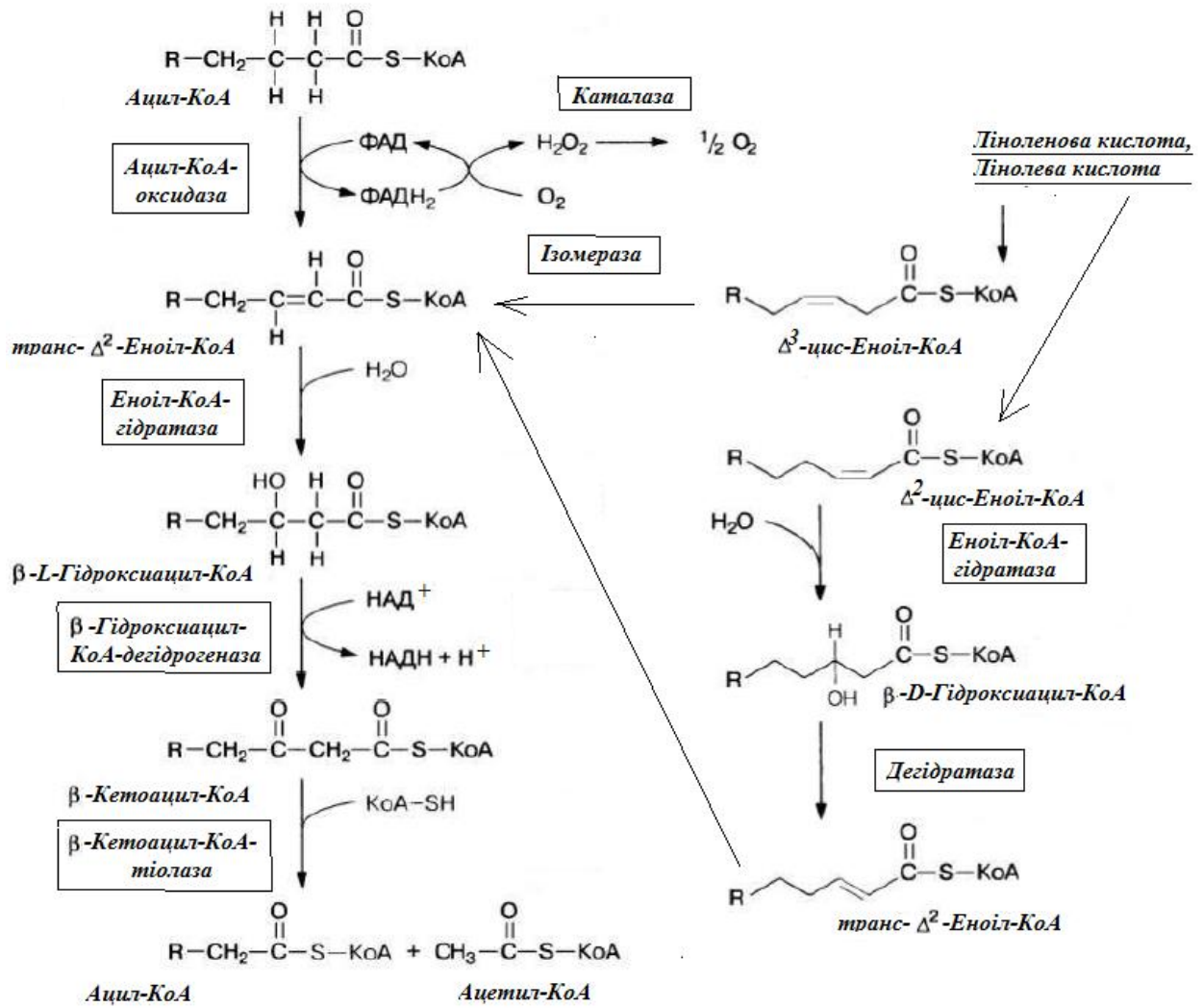




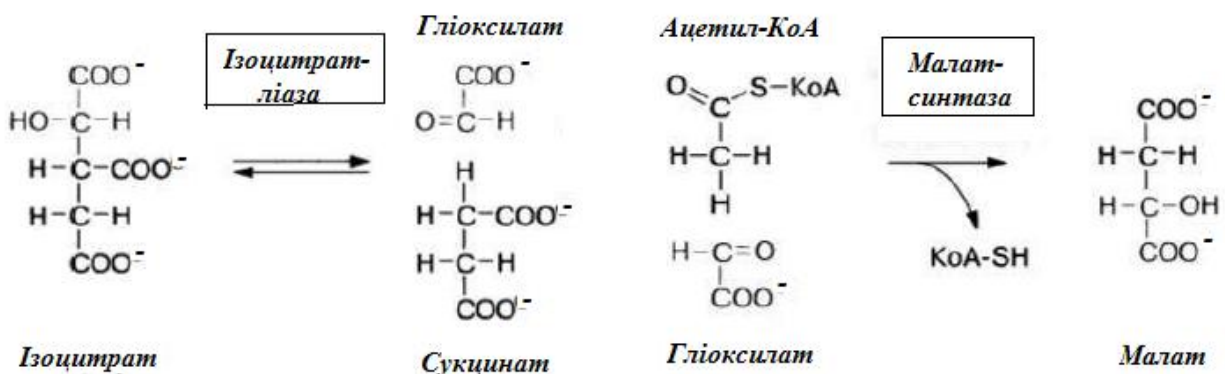
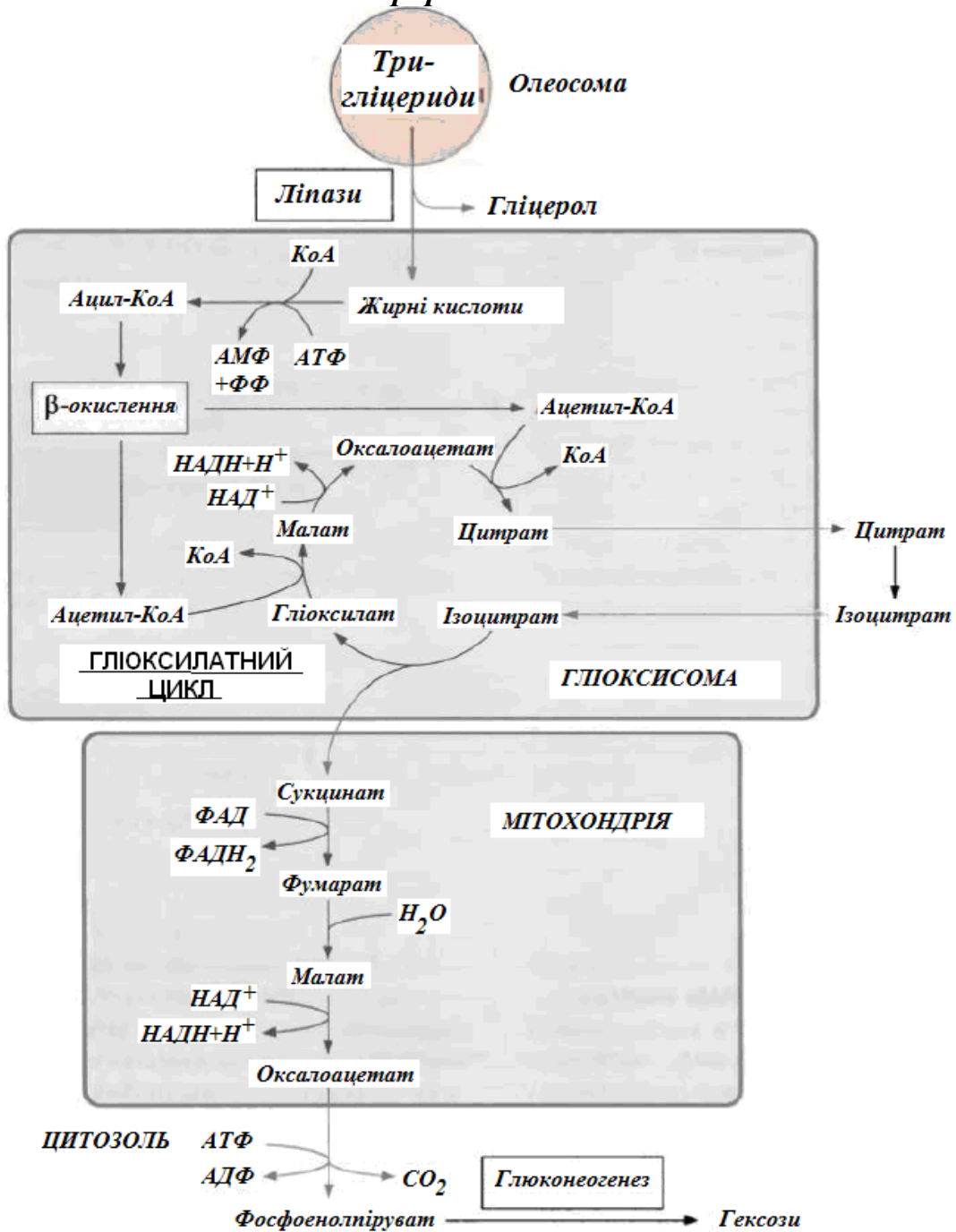
### 15.9. Синтез триацилгліцеролів в мембранах ендоплазматичного ретикулуму



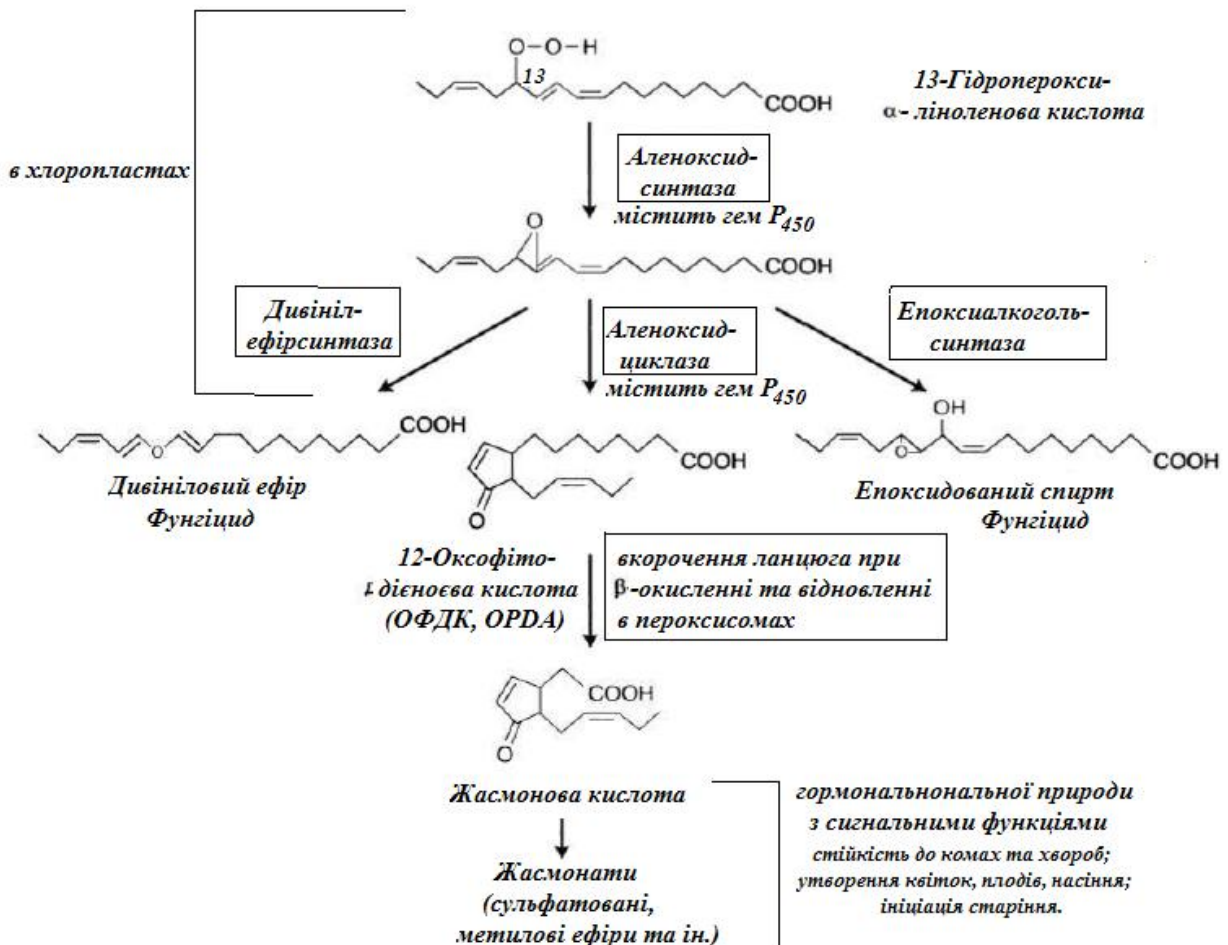
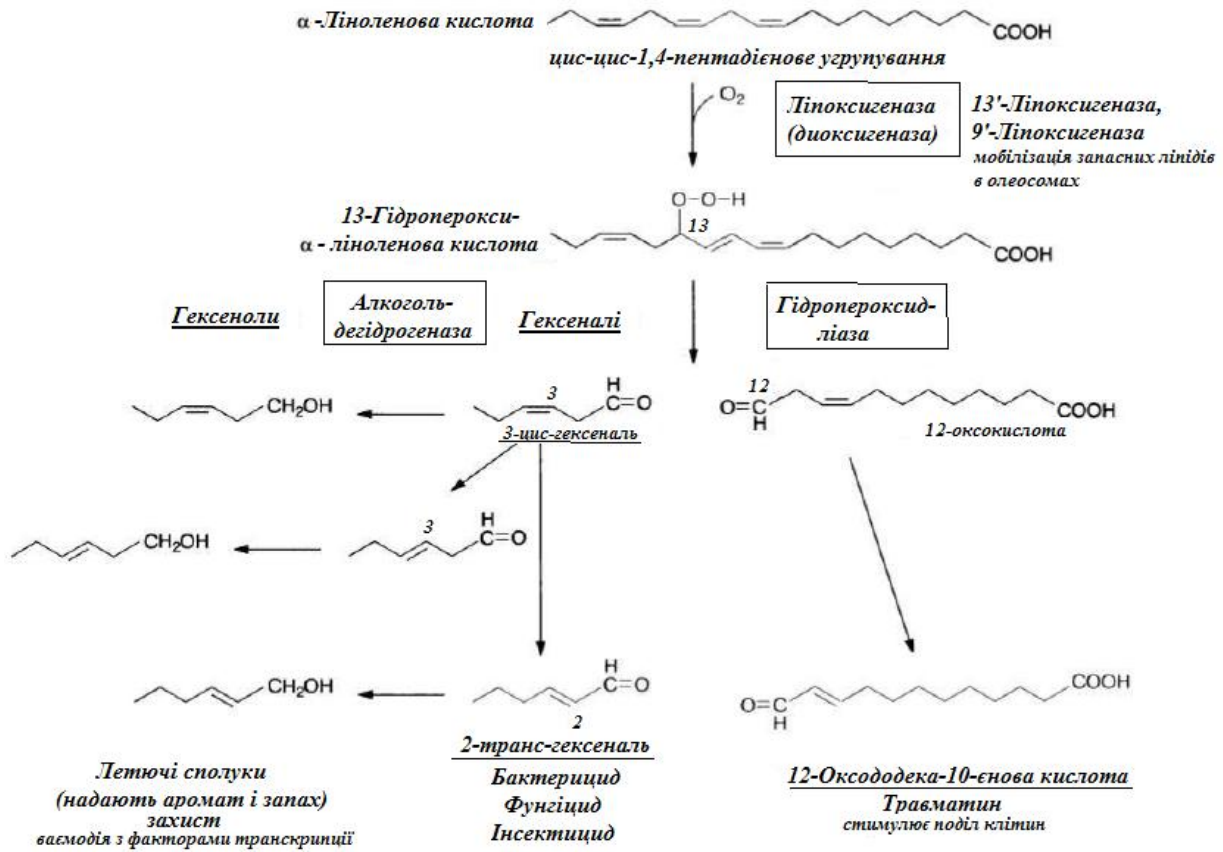
### 15.10. $\beta$ -Окислення жирних кислот в гліоксисомах



15.11. Мобілізація запасних ліпідів для синтезу гексоз під час проростання насіння



## 15.12. Оксилініни



## 16. Вторинні метаболіти

### 16.1. Вторинні метаболіти –

сполуки, що не беруть участі в процесах основного клітинного обміну.

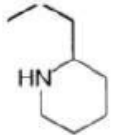
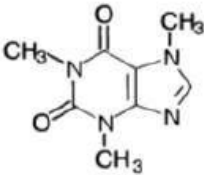
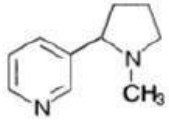
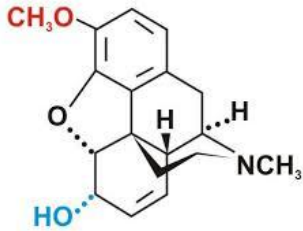
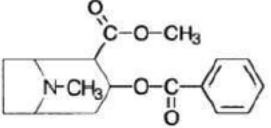
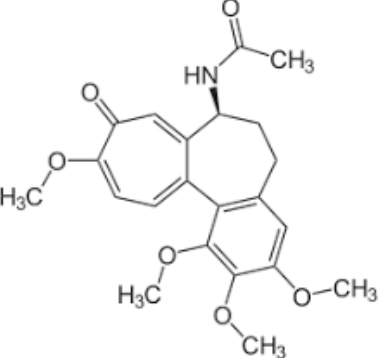
- **емпірична (тривіальна) класифікація** – заснована на певних властивостях сполук;
- **хімічна класифікація** – заснована на ознаках хімічної структури;
- **біохімічна класифікація** – заснована на способах біосинтезу;
- **функціональна класифікація** – заснована на функціях в інтактній рослині.

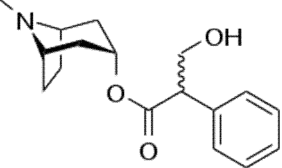
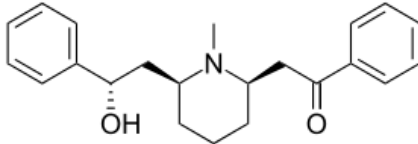
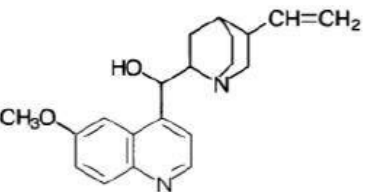
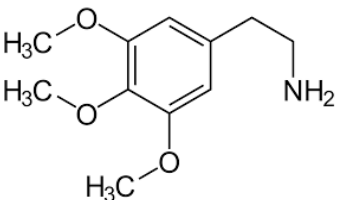
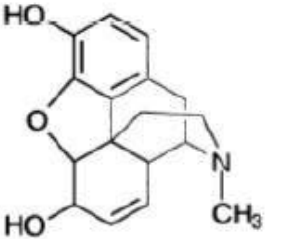
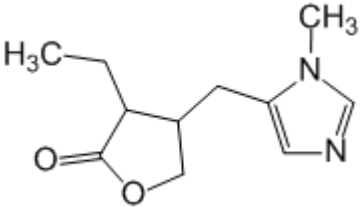
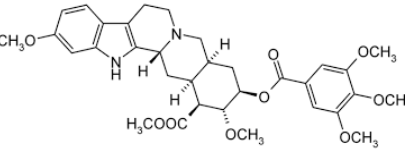
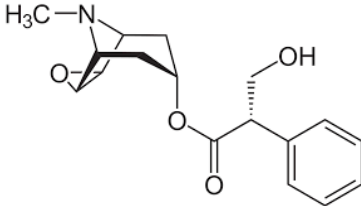
 <p style="text-align: center;"><i>Канаванін</i>                      <i>Аргінін</i></p>	<p><b>Непротейногенні амінокислоти.</b>  <b>Канаванін</b> (<i>Canavalia ensiformis</i>) – структурний аналог аргініну.          У трав'янистих тварин аргінінова аміноацил-тРНК-синтетаза не відрізняє канаванін від аргініну та включає канаванін в структуру білка замість аргініну. Це призводить до порушення просторової структури білка.          Рослинна тРНК не взаємодіє з канаваніном.          Канаванін накопичується в тілі комах, що робить їх отруйними для комахоїдних птахів.</p>
 <p style="text-align: center;"><i>Бетанідин</i></p>	<p><b>Беталаїни</b> – водорозчинні пігменти. За хімічною структурою – алкалоїди.</p>
<p>Жирні кислоти, похідні ацетилену, воски, ціаноліпіди.</p>	<p><b>Нетипові ліпіди</b> – низькомолекулярні сполуки, які зустрічаються лише у певних таксономічних групах рослин.</p>
<p><b>Похідні антрацену</b> — в основі лежить структура антрацену.  <b>Вітаноліди</b> — група фітостероїдів.  <b>Кардіотонічні глікозиди</b> — глікозиди, аглікони яких є стероїдами, але відрізняються від інших стероїдів наявністю в молекулі замість бічного ланцюга при С<sub>17</sub> ненасиченого лактоного кільця: п'ятичленого бутенолідного (<i>карденоліди</i>) або шестичленого кумалінового кільця (<i>буфадієноліди</i>).  <b>Ксантони</b> — клас фенольних сполук, які мають структуру дибензо-гама-пірона.  <b>Меланіни</b> — полімерні фенольні сполуки.  <b>Нафтохінони</b> — хіноїдні пігменти рослин.  <b>Фітонциди</b> — це незвичайні сполуки вторинного біосинтезу, які продукуються вищими рослинами і мають вплив на інші організми, головним чином мікроорганізми.  <b>Хромони</b> — сполуки, які утворюються в результаті конденсації гама-піронового і бензольного кілець (похідні бензо-гама-пірона).  <b>Екдистероїди</b> — поліоксистероїдні сполуки, що мають активність гормонів линьки комах і метаморфоза членистоногих.  <b>Ефірні олії</b> — летючі рідкі суміші органічних речовин, які утворюються рослинами, що обумовлюють їх запах.</p>	

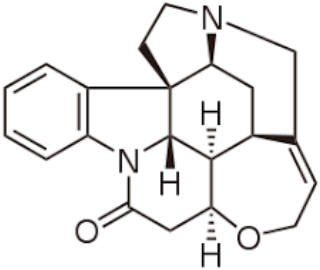
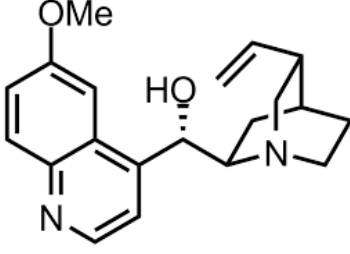
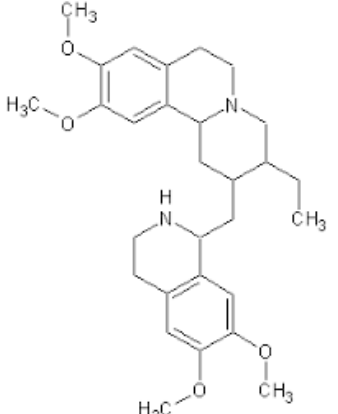
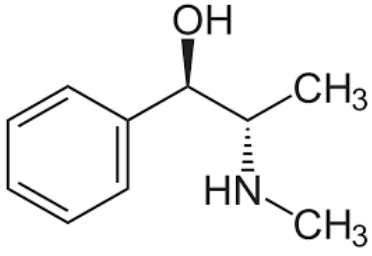
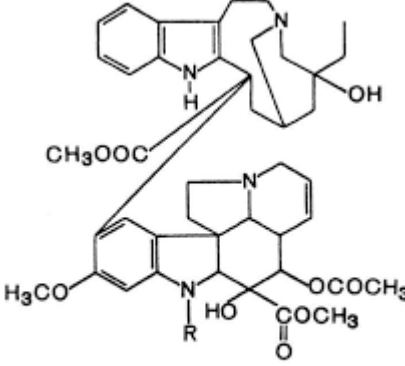
## 16.2. Алкалоїди

(вторинні метаболіти, які синтезуються із амінокислот та містять у складі гетероциклу один або декілька атомів азоту)

1. справжні алкалоїди (азот входить до складу гетероциклу);
2. протоалкалоїди (азот не входить до складу гетероциклу);
3. псевдоалкалоїди (деякі синтезуються не з амінокислот).

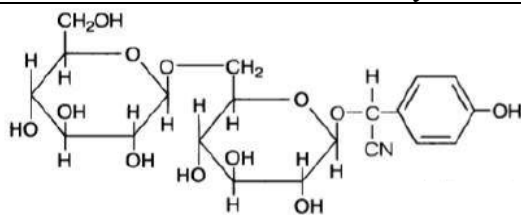
	<p>Коніїн (піперидин). Синтезується із лізину. Болиголов плямистий (<i>Conium maculatum</i>).</p>		<p>Кофеїн (пурин). Синтезується із аспартату, гліцину, глутаміну. Кавове дерево (<i>Coffea</i>) (боби).</p>
	<p>Нікотин (піридин, піролідин). Синтезується із орнітину, аспартату. Табак (<i>Nicotiana tabacum</i>) (корені). Стимуляція дихання (малі дози), пригнічує передачу імпульсу в симпатичних і парасимпатичних нервових вузлах, параліч дихання (великі дози), звуження периферичних судин, тахікардія, зростання артеріального тиску. Інсектицид.</p>		<p>Кодеїн (3-метилморфін) Алкалоїд опіума. Наркотичний анальгетик і засіб проти кашлю.</p>
	<p>Кокаїн (тропан). Синтезується із орнітину. Рослини роду Еритроксилум (<i>Erythroxylum</i>) – кокаїнові кущі (<i>Erythroxylum coca</i>), (листя). Анастетик; стимулює ЦНС</p>		<p>Колхіцин Пізньоцвіт осінній (<i>Colchicum autumnale</i>) (насіння, клубне луковиці). Лікування подагри; отримання рослин з подвійним набором хромосом.</p>

	<p>Гіосціамін - Атропін (тропан). Рослини родини пасльонових: беладона (<i>Atropa belladonna</i>), блекота (<i>Hyoscyamus</i>), дурман (<i>Datura</i>). Антидот при отруєнні антихолін-естеразними речовинами. Знімає спазми бронхів, розширює зиницю. Великі дози – порушення зору, розширення судин, гіперпірексія, збудження, пригнічення слиновиділення.</p>		<p>Лобелін. Лобелія (<i>Lobelia inflata</i>). Стимуляція дихання (малі дози), параліч дихання (великі дози).</p>
	<p>Хінін (хінолін). Синтезується із триптофану. Хінне дерево (<i>Cinchona officinalis</i>).</p>		<p>Мескалін (фенілетиламін). Кактуси роду <i>Lophophora</i> (<i>Lophophora williamsii</i>) і <i>Trichocereus</i> (<i>Trichocereus pachanoi</i>, <i>Trichocereus peruviana</i>). Галюциноген.</p>
	<p>Морфін (ізохінолін). Синтезується із тирозину. Мак снодійний (<i>Papaver somniferum</i>), (висушений млечний сік із надрізів на незрілій гловці опійного маку). Наркотичний анальгетик.</p>		<p>Пілокарпін (імідазольний алкалоїд). <i>Pilocarpus pennatifolius</i> (листя). М-холіноміметична та міотична дія. Лікування глаукоми.</p>
	<p>Резерпін (3,4,5-триметоксибензоат метилрезерпата, індольний алкалоїд). Раувольфія (<i>Rauwolfia serpentina</i>) (корені). Зниження артеріального тиску, частоти серцевих скорочень, заспокійлива дія.</p>		<p>Скополамін (складний ефір скопіну і тропової кислоти)) (разом з атропіном). Рослини родини пасльонових: беладона (<i>Atropa belladonna</i>), блекота (<i>Hyoscyamus</i>), дурман (<i>Datura</i>). Антихолінергічна дія. Спазмолітик</p>

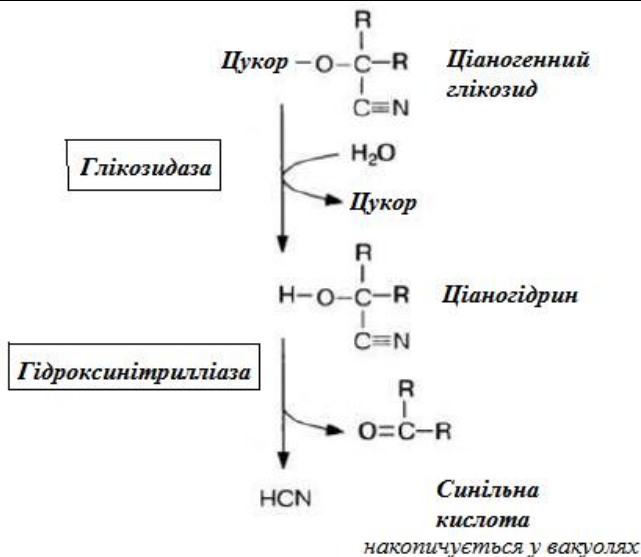
	<p>Стрихнін (індолів алкалоїд). Блювотний горіх (чілібуха, <i>Strychnos nux-vomica</i>). Конвульсії. При паралічах, пов'язаних із розладами ЦНС, хронічних розладах ШКТ. Пестицид.</p>		<p>Хінідин – диастереомер хініна <i>Cinchona succirubra</i> (кора). Антиаритмічна, антихолінергічна, <math>\alpha</math>-адреноблокуюча дія.</p>
	<p>Еметин (похідне ізохіноліну). Іпекакуана (<i>Cephaelis ipesacuanha</i>, <i>Cephaelis acuminata</i>) (корені). Антипротозойна дія. Блювотна, відхаркувальна дія.</p>		<p>Ефедрін. Психоактивний отруфний алкалоїд. <i>Ephedra equisetina</i>, <i>Ephedra sinica</i>, <i>Ephedra distachya</i> (надземна частина). Мідріатик, для розширення бронхів. Збуджує симпатичну нервову систему, звуження судин, стимуляція серцевої діяльності, зростання артеріального тиску.</p>
 <p><b>Вінбластин</b> (R = -CH<sub>3</sub>) <b>Вінкрістин</b> (R = -CHO)</p>	<p>Вінбластин і вінкрістин. Барвінок (<i>Catharanthus roseus (vinca rosea)</i>) (листя, стебла, корені). Протипухлинна дія.</p>		



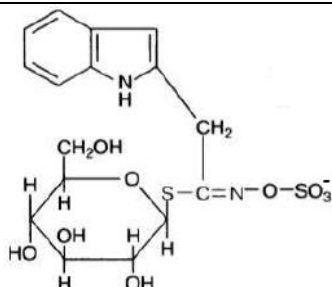
**16.3. Глікозиди – сполуки, в молекулах яких залишки цукру пов'язані з молекулою неуглеводної природи – агліконом.**



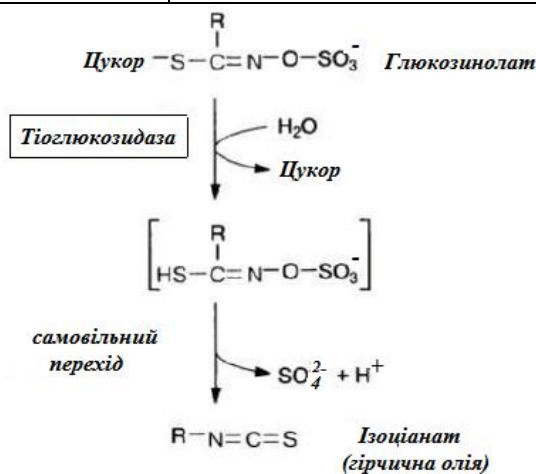
Амігдалин, ціаногенний глікозид (кісточки та корені персика).



субстрат і фермент знаходяться у різних компартментах, при порушенні цілісності клітини або тканин фермент взаємодіє з субстратом



**Глюкозинолати – глікозиди гірчичних олій.**  
**Глюкобрасіцин – глюкозинолат капусти**  
 (попередник – триптофан).  
 Захист від травоядних тварин.  
 Редис, капуста, деякі види гірчиці.



субстрат і фермент знаходяться в різних компартментах, їх взаємодія відбувається при пошкодженні клітин або тканин.

### *16.4. Ізопреноїди (терпеноїди) вищих рослин*

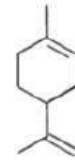
<i>Попередник</i>	<i>Клас</i>	<i>Приклад</i>	<i>Властивості</i>
C5:диметилаліл-PP	Гемітерпен	Ізопрен	Захист фотосинтетичного апарату від впливів високих температур, від перевідновлення (надлишку НАДФН).
Ізопентеніл-PP		Бічний ланцюг цитокініну	Регулятор росту.
C10:гераніл-PP	Монотерпен	Пінен Ліналоол	Захисна сполука. Атрактант.
C15:фарнезил-PP	Сесквітерпен	Капсидіол	Фітоалексин.
C20:геранілгераніл-PP	Дитерпен	Гіберелін Форбол Касбен	Фітогормон. Захисна сполука. Фітоалексин.
C30:2-фарнезил-PP	Тритерпен	Ситостерол	Структурний компонент мембрани.
C40:2-геранілгераніл-PP	Тетратерпен	Каротиноїди	Фотосинтетичний пігмент.
Геранілгераніл-PP або фарнезил-PP		Пренильовані (модифіковані) білки з C15 або C20. Пренилювання пластохінонів, убихінонів, хлорофілів, цитохрому <i>a</i> . Доліхоли	Регулятори росту.  Фіксування в мембранних комплексах фотосинтетичних пігментів; переносники електронів. Переносники глікозилу.
	Поліпренол	Каучуки Гутта Чікл	

**Фітоалексини** – індукцйбельні захисні речовини з антибіотичною активністю, які рослини синтезують при інфікуванні у відповідь на ураження патогенними грибами.

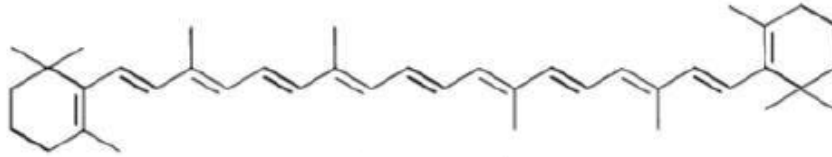
***Ізопреноїди мають високу стабільність та стійкість!***



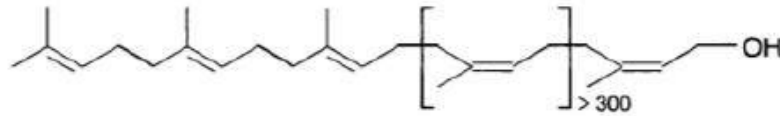
*Ізопрен*



*Лімонен (монотерпен)*

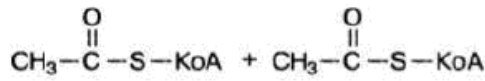


*β-Каротин (тетратерпен)*



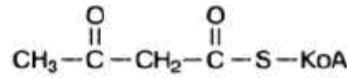
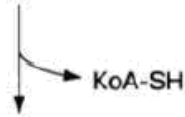
*Каучук*

**Синтез ізопентенілпірофосфата (активного ізопрену) в цитозолі  
(мевалонатний шлях)**



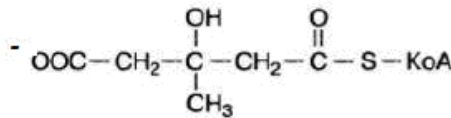
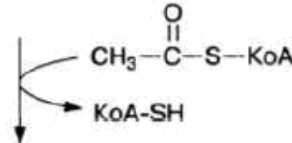
*Ацетил-КоА*

**HMG-КоА-синтаза**



*Ацетоацетил-КоА*

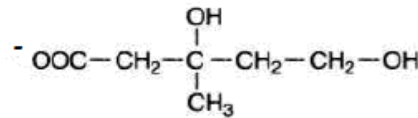
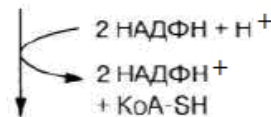
**HMG-КоА-синтаза**



*β-гідрокси-β-метилглутарил-КоА (HMG-КоА)*

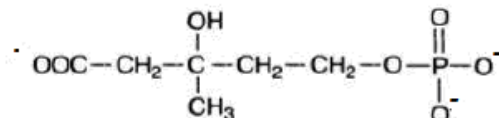
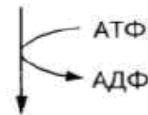
*Мевінолін  
специфічний  
інгібітор*

**HMG-КоА-редуктаза**



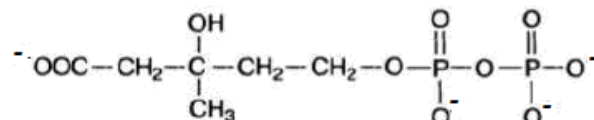
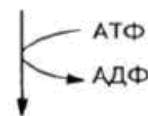
*Мевалонат*

**Мевалонат-кіназа**



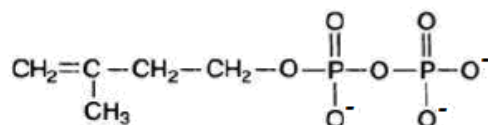
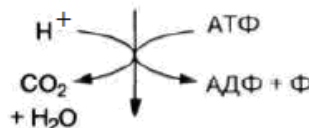
*5-Фосфомевалонат*

**Мевалонат-фосфат-кіназа**



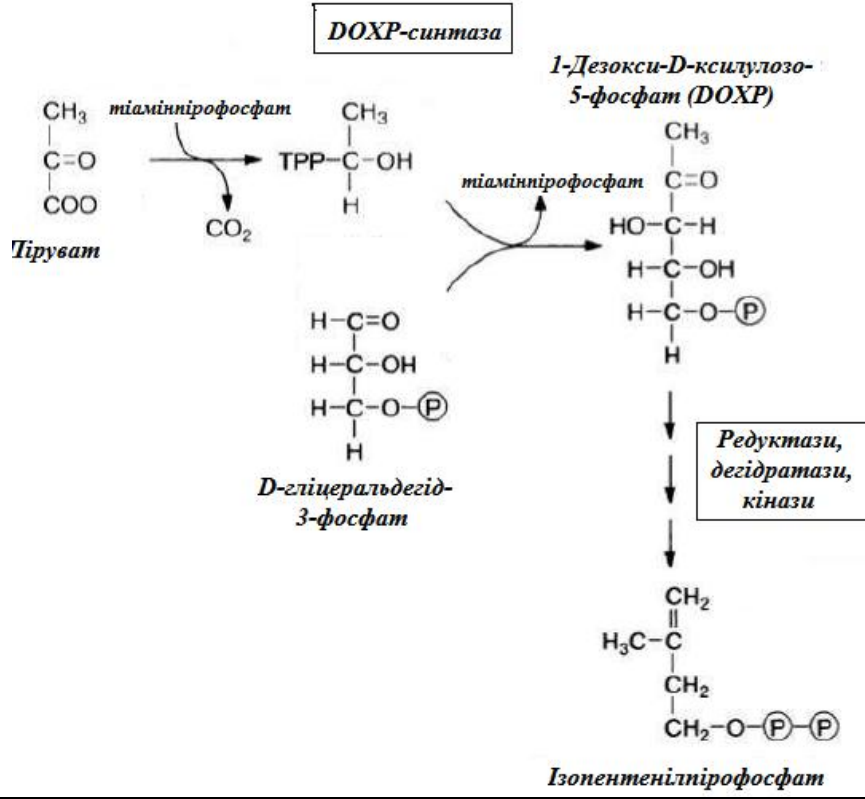
*5-Пірофосфомевалонат*

**Пірофосфомевалонат-декарбоксилаза**

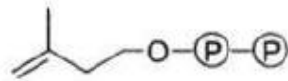


*Ізопентенілпірофосфат*

**Синтез ізопентенілпірофосфата (активного ізопрену) в пластидах  
(немевалонатний або альтернативний шлях)**

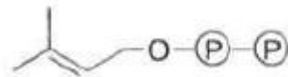


**16.5. Схема синтезу молекул ізопреноїдів різної довжини**  
(з'єднання ізопреноїдних фрагментів за принципом «голова-до-хвоста»)



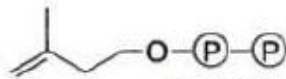
**Ізопентенілпірофосфат (C5)**

Ізомераза

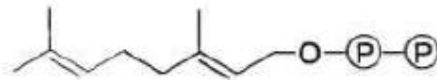


**Диметилалілпірофосфат**

Преніл-  
трансфераза

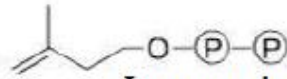


**Ізопентенілпірофосфат**



**Геранілпірофосфат (C10)**

Преніл-  
трансфераза

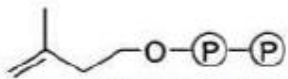


**Ізопентенілпірофосфат**

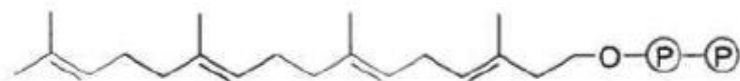


**Фарнезилпірофосфат (C15)**

Преніл-  
трансфераза

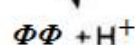
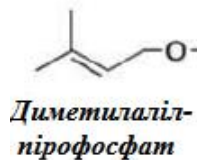


**Ізопентенілпірофосфат**



**Геранілгераніл-  
пірофосфат (C20)**

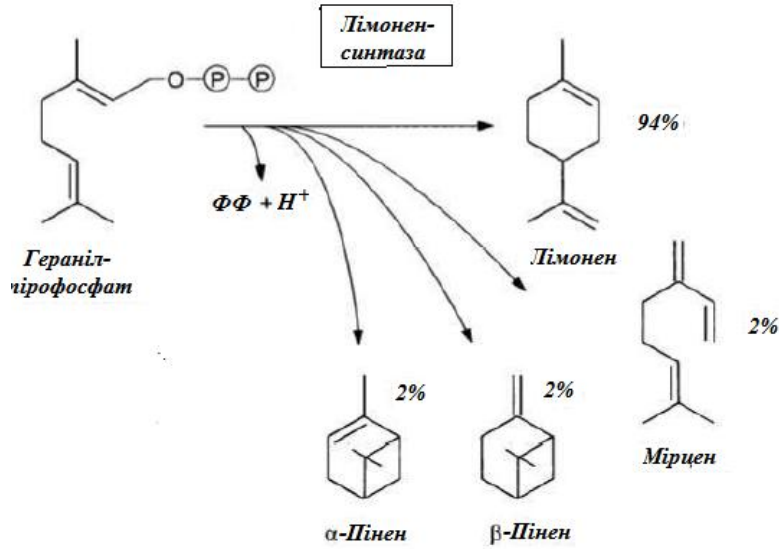
Ізопренсинтаза



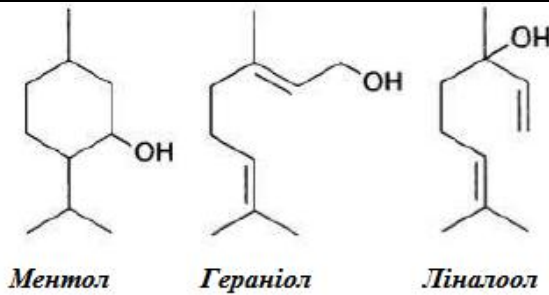
Ізопрен (гемітерпен) є леткою сполукою (температура плавлення +300С) та легко переходить в газоподібний стан. Багато деревних рослин – дуб, платан, тополя, верба. Синтезується в хлоропластах.

**16.6. Синтез монотерпенів**  
(попередник – геранілпірофосфат)

(основа ефірних олій; атрактанти, захисна функція)



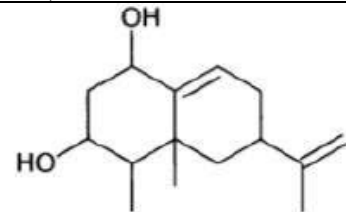
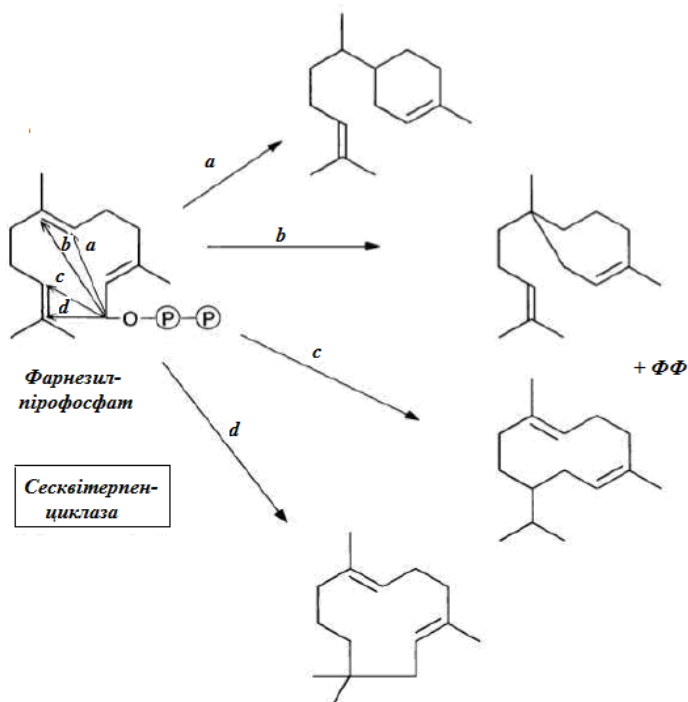
Лімонен, мірицен, α-пінен, β-пінен – основні компоненти смоли хвойних; захисна функція. Лімонен – листя і цедро лимона.



Ментол – компонент м'ятної олії. Гераніол – основний компонент розової олії; запах свіжозрізаної герані. Ліналоол – до складу ефірних олій різних рослин, зокрема представників родини складноквіткових (*Compositae*).

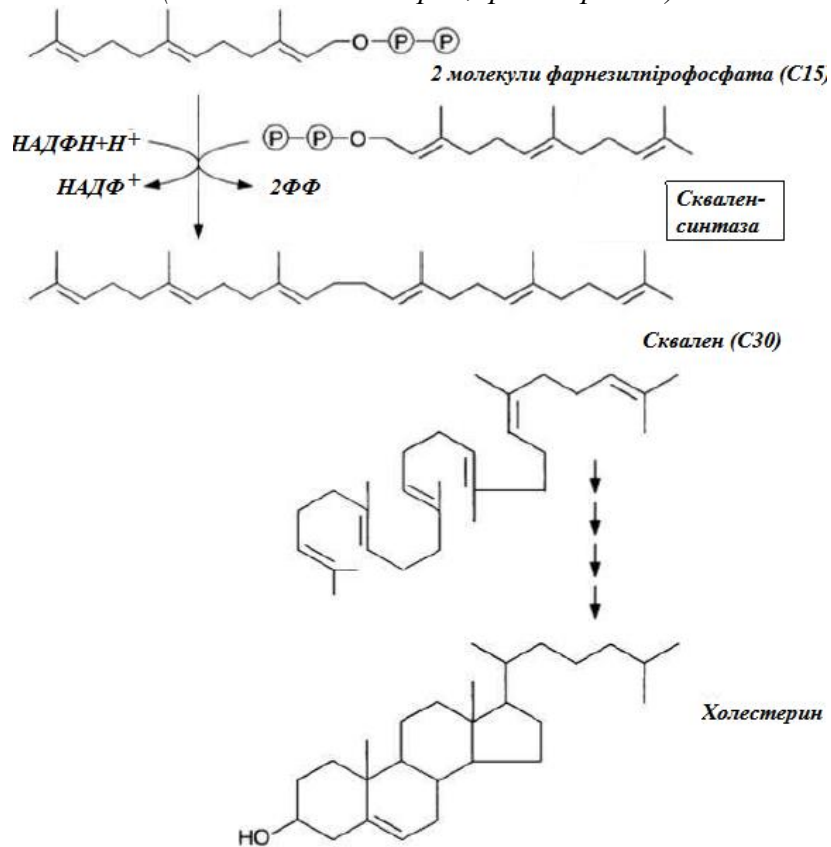
**16.7. Синтез сесквітерпенів**  
(попередник – фарнезилпірофосфат)

(компоненти ефірних олій; фітоалексини)



Капсидіол – фітоалексин (деякі види червоного перцю і тютюну).

**16.8. Синтез стероїдів**  
 (попередник – фарнезилпірофосфат)  
 (компоненти мембран, фітогормони)



Ситостерин – компонент мембран.

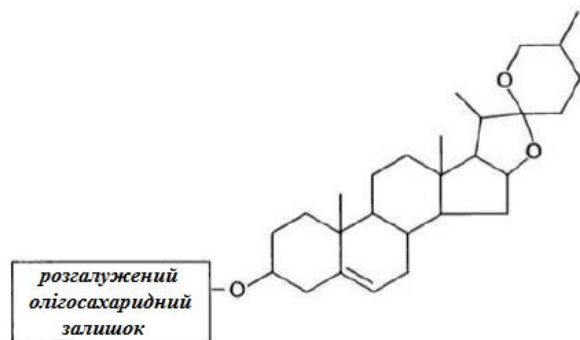
Брасиностероїди – фітогормони.

Сапоніни (глікозильовані стероїди) – природні детергенти; гемолітична активність; здатні сорбуватись на поверхні плазмалеми грибів.

Карденоліди (серцеві глікозиди) – глікозильовані стероїди, інгібують  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -АТФазу у тварин.

Фітоекдистероїди – захисні стероїди; будова нагадує структуру гормонів комах екдистероїдів (екдизону); їх накопичення у комах призводить до порушення процесу формування лялечки та загибелі личинок.

Ямонін (сапонін ямса *Dioscorea*)

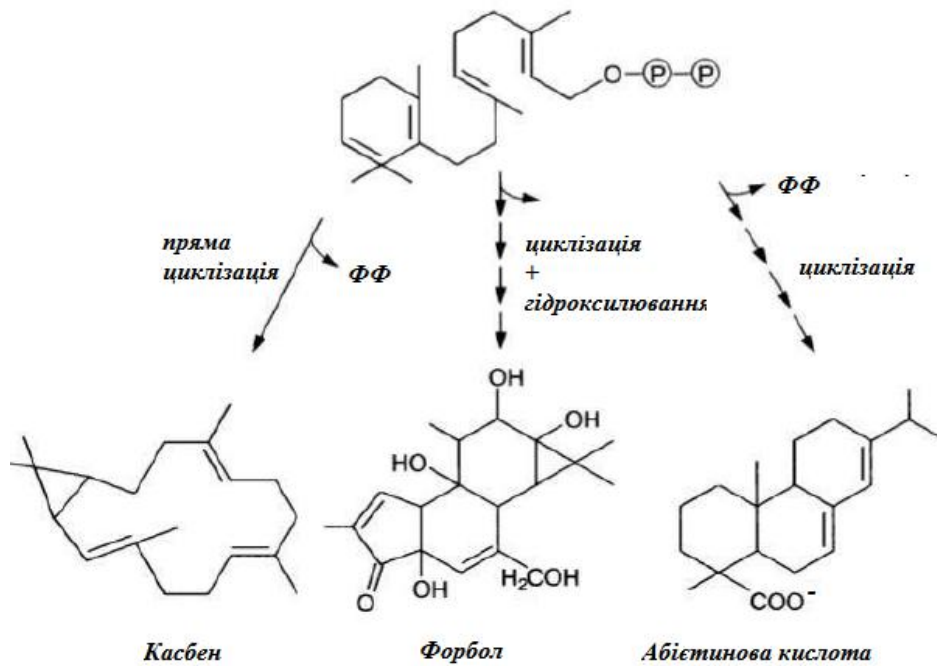


Дигитоксигенін (наперстянка *Digitalis*)



## 16.9. Синтез фітогормонів, каротиноїдів та інших ізопреноїдів (попередник – геранілгеранілпірофосфат)

Геранілгеранілпірофосфат



*Касбен* – дитерпен, фітоалексин кліщовини звичайної.

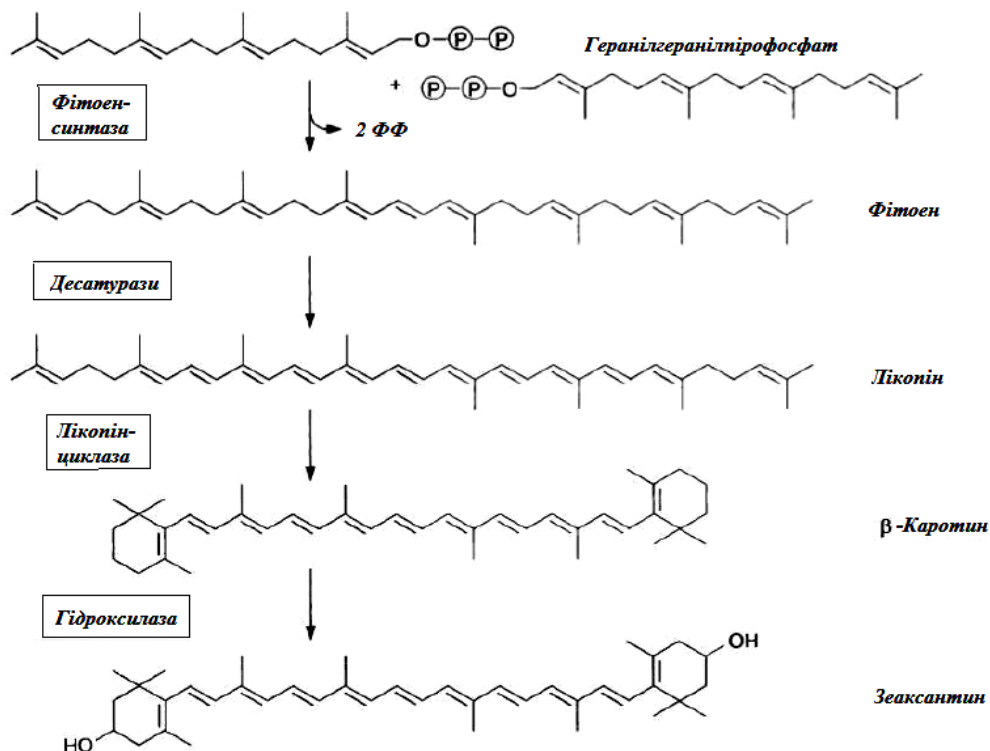
*Форбол* – дитерпен, сік рослин родини молочайних (*Euphorbiaceae*); захисна функція.

*Абієтова кислота* – компонент смоли у голонасінних, захисна функція.

*Гібереліни* – фітогормони.

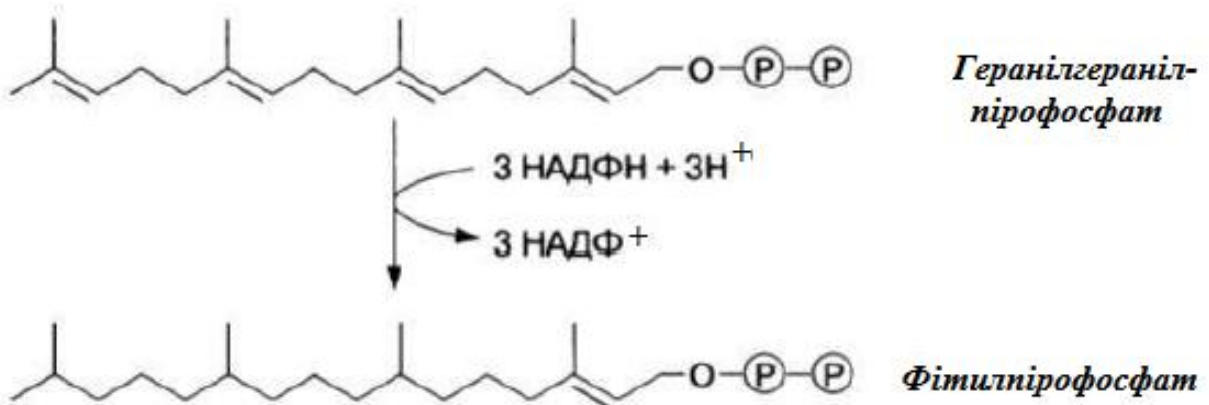
*Смола голонасінних*: скипидар (летюча фракція монотерпенів і частково сесквітерпенів), каніфоль (нелетючі дитерпени).

### Каротиноїди



### 16.10. Реакція пренилювання

(введення до складу молекули пренильної групи, донори – пренілпірофосфати, ферменти - пренілтрансферази)

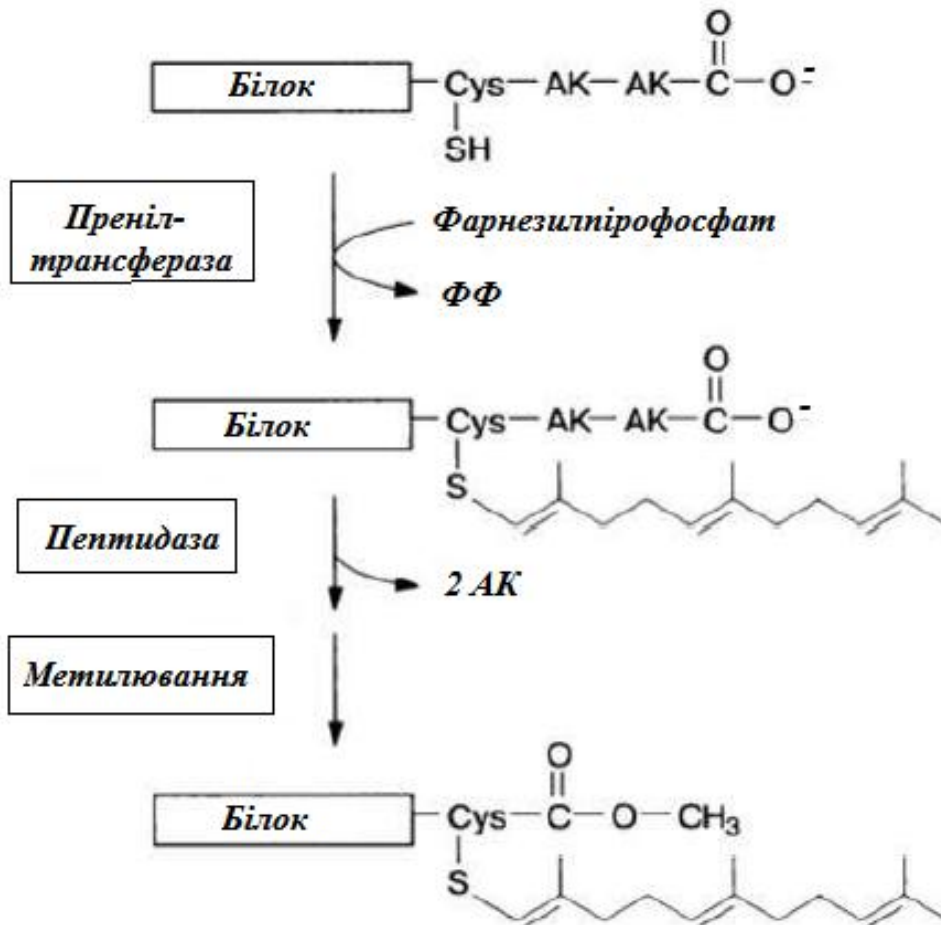


Убіхінони, пластохінони – мають ізопреноїдний радикал.

Гем цитохрому *a* - фіксується в мембрані завдяки ізопреноїдному радикалу.

Хлорофіл, токофероли, філохінон – містять фітол в якості бічного радикалу.

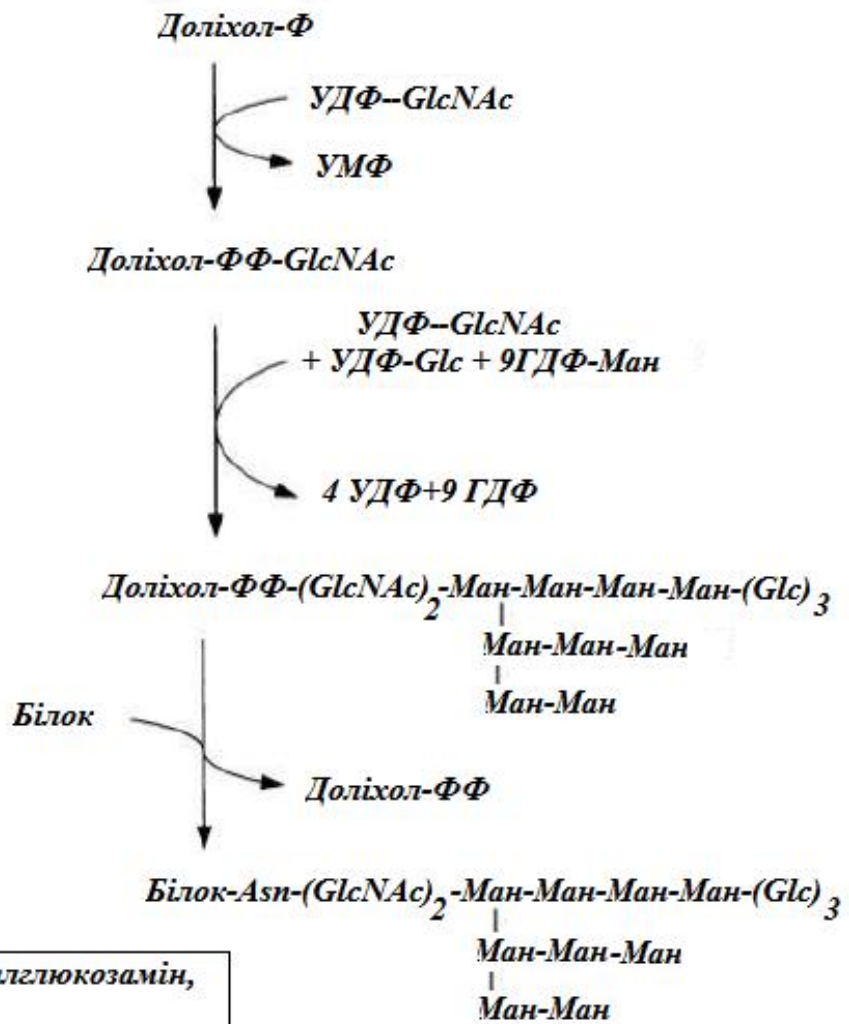
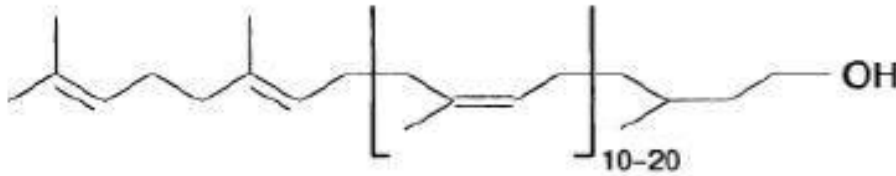
### Реакція пренилювання білка



### 16.11. Доліхоли

(ізопреноїди з дуже довгими вуглецевими ланцюгами, які локалізуються в ліпідній фракції мембран ендоплазматичного ретикулуму і апарата Гольджі)

(відіграють важливу роль в процесі переносу олігосахаридів – глікозилюванні: є затравкою для синтезу складної олігосахаридної структури, яка потім переноситься на білок)



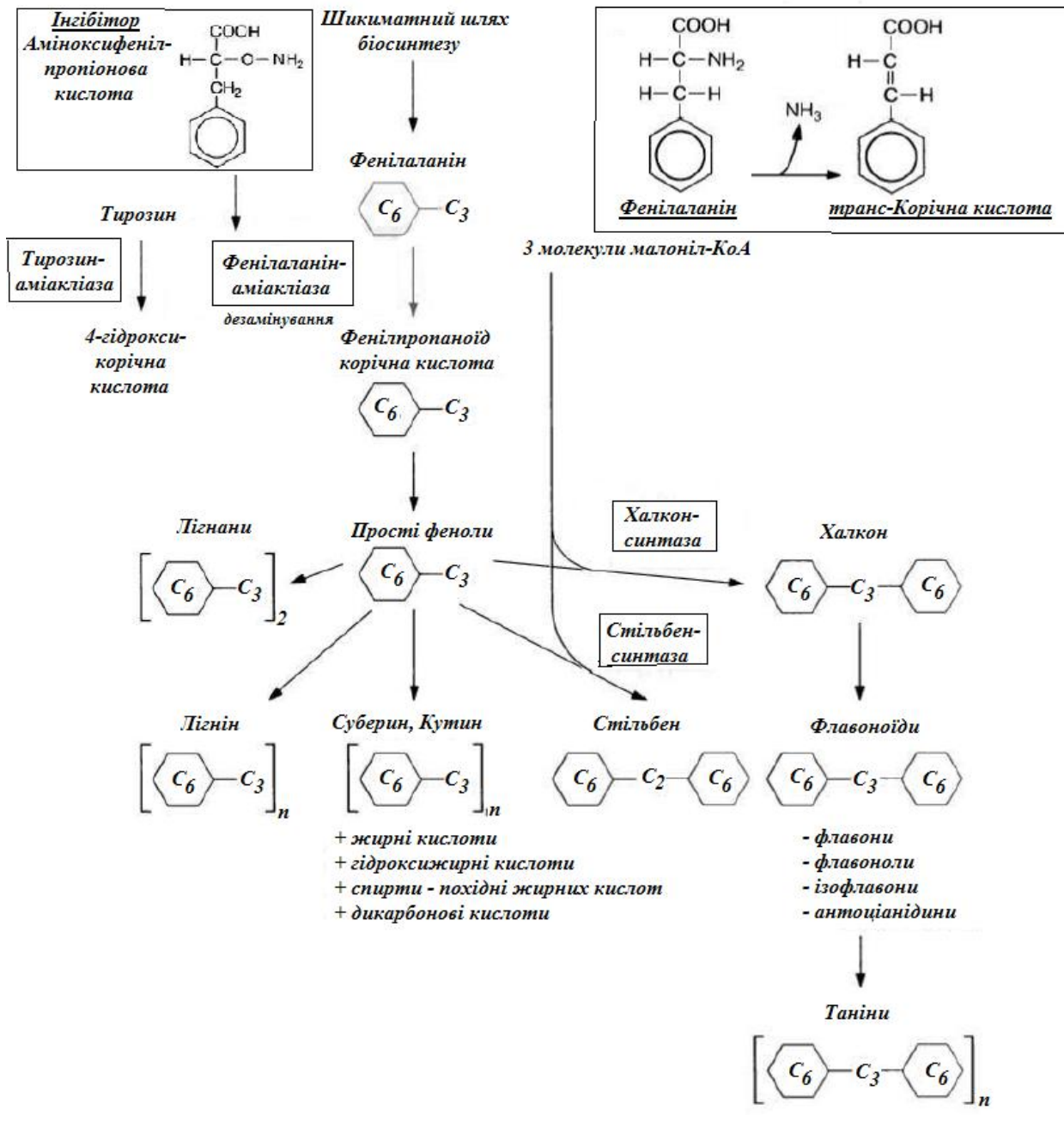
GlcNac - N-ацетилглюкозамін,  
Ман - маноза,  
Glc - глюкоза,  
Asn - аспарагін

## 16.12. Фенілпропаноїди

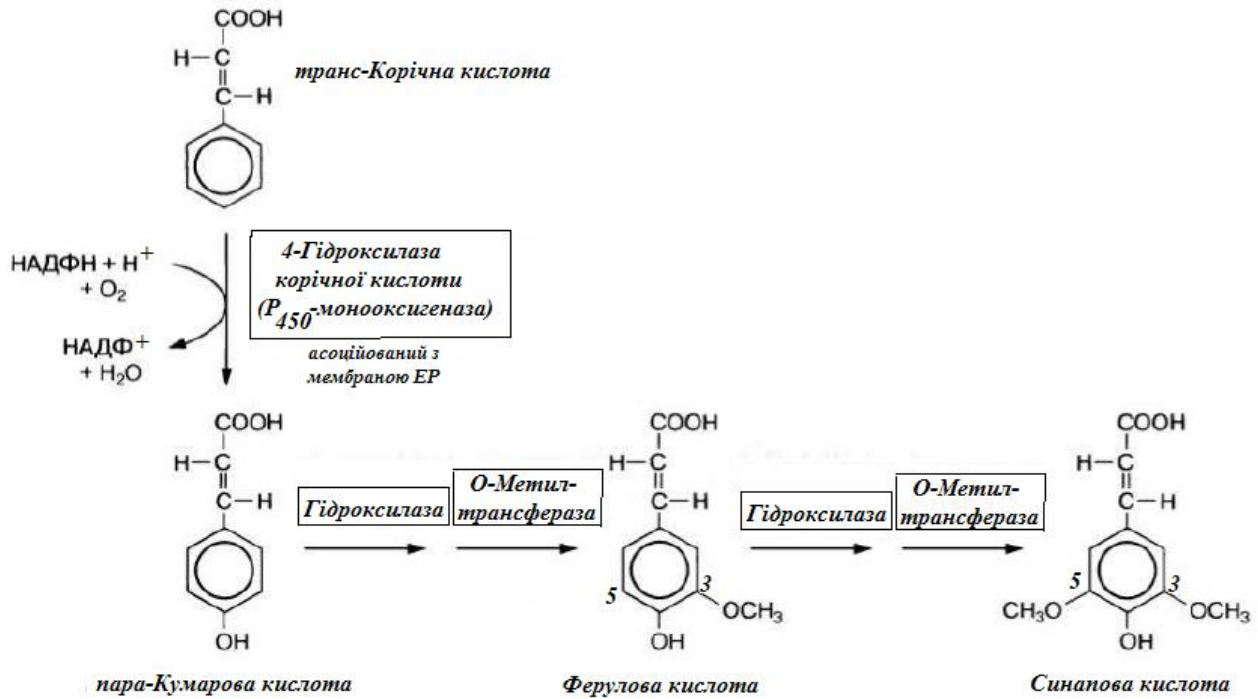
(сполуки C<sub>6</sub>-C<sub>3</sub>-ряда (ароматичне кільце + бічний ланцюг із 3 додаткових атомів карбону))

<b>Кумарини</b>	Антибіотики, токсини для захисту від травоядних
<b>Лігнін</b>	Антибіотики, токсини для захисту від травоядних
<b>Лігнін</b>	Компоненти клітинної стінки
<b>Суберин</b>	Компоненти газо- і водонепроникного шару клітинної стінки
<b>Стильбени</b>	Антибіотики, зокрема – фунгіциди
<b>Флавоноїди</b>	Захист рослини від дії ультрафіолетового опромінення, антибіотики, сигнальні молекули при симбіотичних взаємодіях з <i>Rhizobium</i> , пігменти квіток
<b>Таніни</b>	Фунгіциди, захист від травоядних

### Продукти метаболізму фенілпропаноїдів

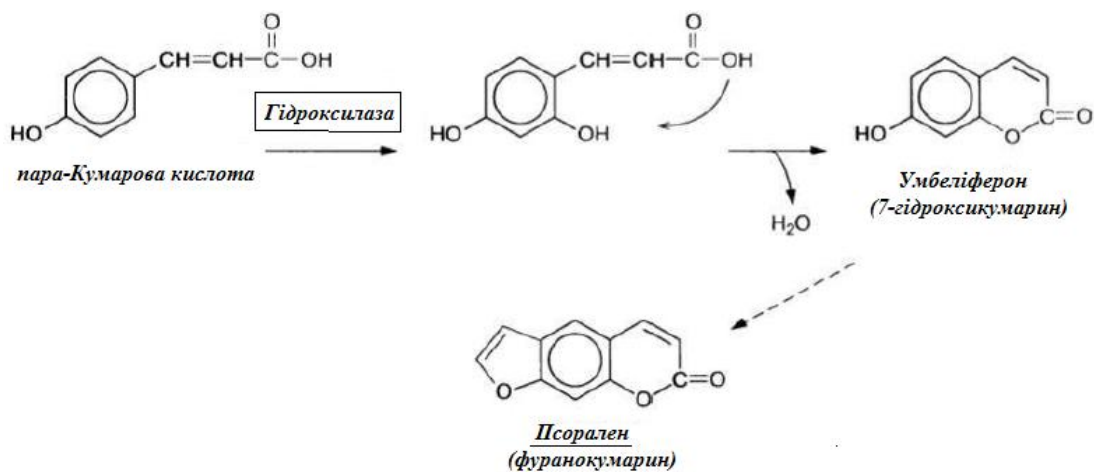


### Біосинтез гідроксикоричних кислот



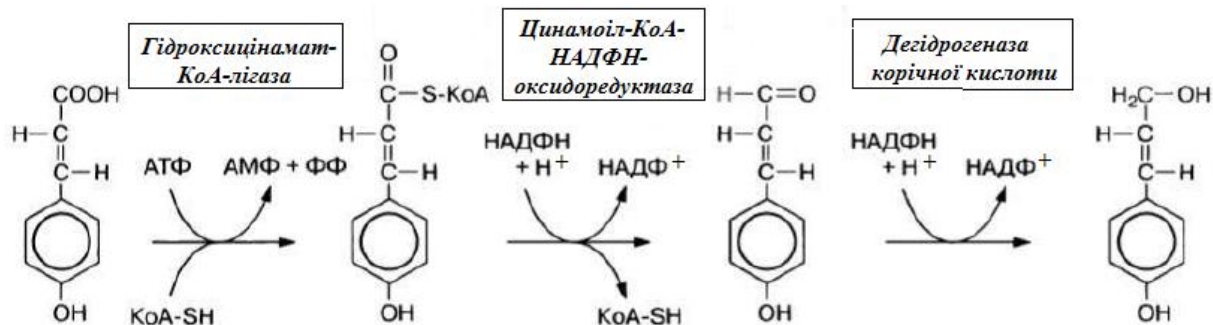
При відщепленні від фенілпропаноїдів C<sub>2</sub>-фрагменту утворюються:

<p><b>Саліцилова кислота</b></p> <chem>OC(=O)c1ccccc1O</chem>	<p>Вперше виділена із кори верби; зростає вміст при інфекціях, під дією ультрафіолетових променів, озону; сигнальна молекула, яка активує ферменти сите за захисних сполук; індукує цвітіння (<i>Lemna</i>); стимулює термогенез у суцвіть-початків «шаманської лілії» (<i>Sauromatum</i>) через активацію мітохондріальної альтернативної оксидази. Знеболююча, жарознижуюча дія.</p>
<p><b>Ванілін</b></p> <chem>COc1ccc(O)cc1C=O</chem>	<p>Надає аромат ванілі.</p>



- фотосенсибілізуюча дія при ультрафіолетовому опроміненні,
- антибіотик

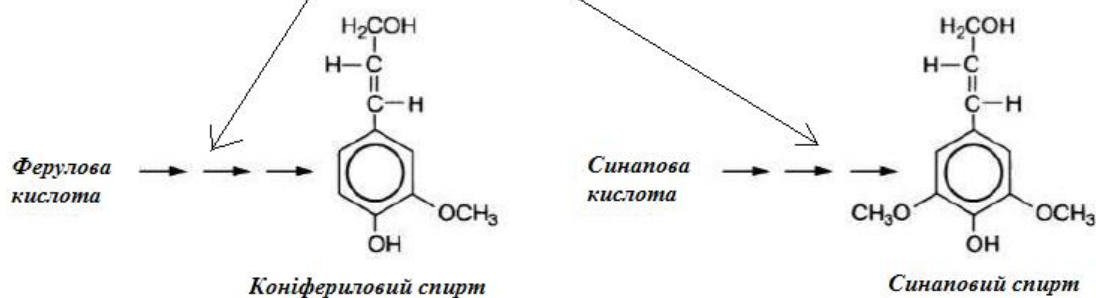
## Біосинтез монолігнолів



*пара-Кумарова кислота*

*пара-Кумаровий спирт*

Каталізується тими ж ферментами



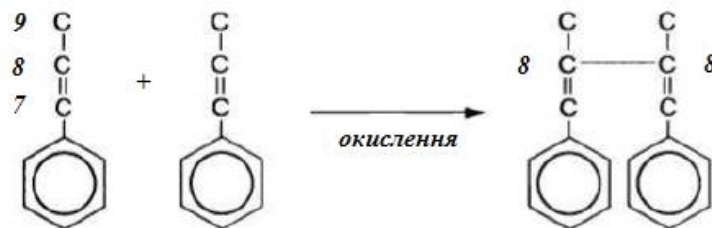
*Ферулова кислота*

*Коніферильовий спирт*

*Синапова кислота*

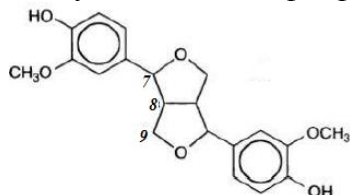
*Синаповий спирт*

При димеризації монолігнонів утворюються лігнани



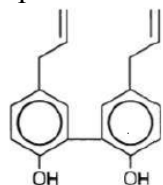
*Лігнан*

**Пінорезинол**, компонент смоли форзіції, синтез у відповідь на пошкодження; токсичний проти мікроорганізмів через інгібування цАМФ-фосфодіестерази.



**Подофілотоксин** (*Podophyllum*, родина *Berberidaceae*), пригнічує мітози; використовується в онкології.

**Малогнол**, пригнічує ріст бактерій та грибів

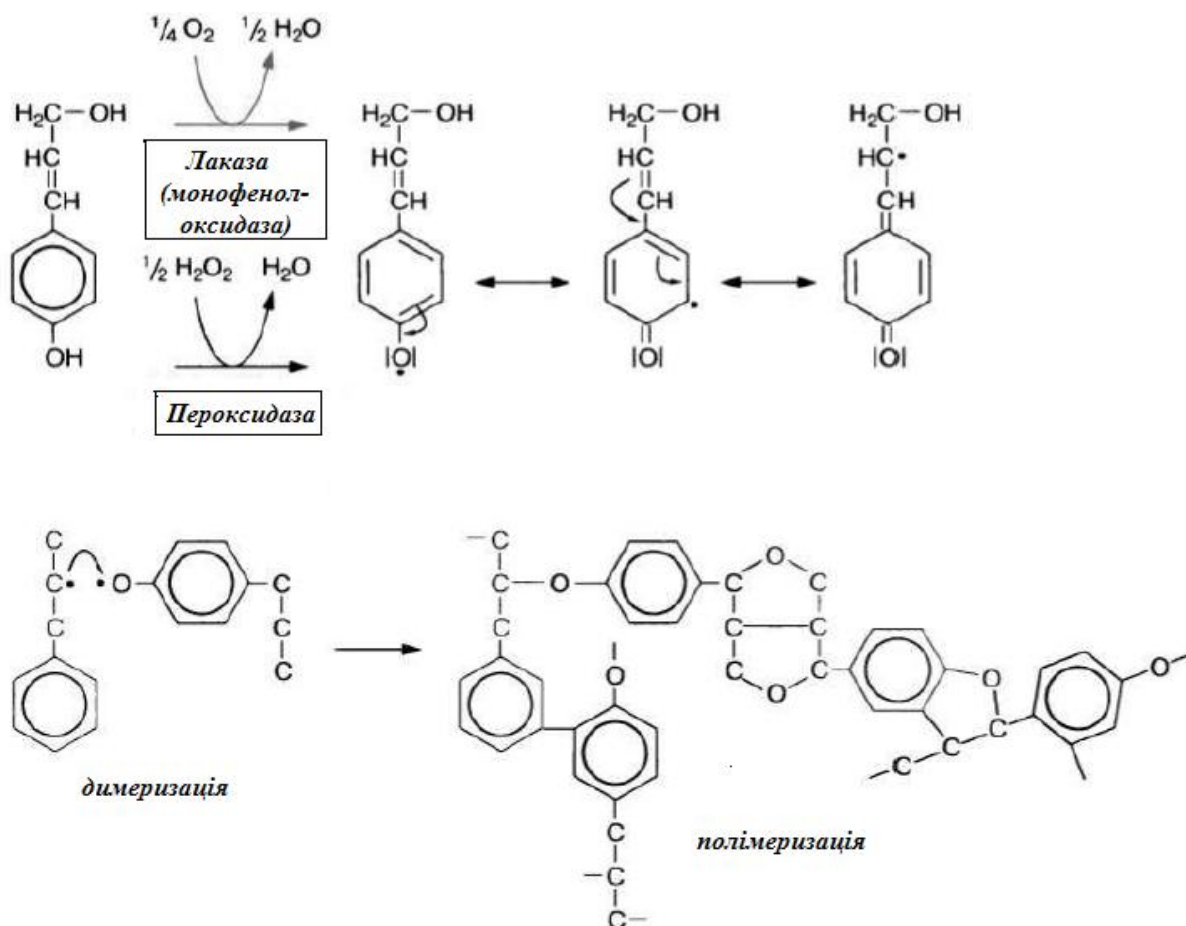


**Арктигенін і трахеологін** (лігнани тропічних ліан), як противірусні препарати при лікуванні СНІДу.

### 16.13. Лігнін

(утворюється при полімеризації трьох монолігнолов – пара-кумарового, синапового і коніферилового спиртів)

(поза клітиною (в клітинній стінці), монолігноли транспортуються у формі глікозидів, які надалі піддаються гідролізу за участі глюкозидаз; синтез регулюється позаклітинними глікопротеїнами – «білками-диригентами», які сприяють утворенню різних полімерних структур, які відкладаються в певних ділянках клітинної стінки)



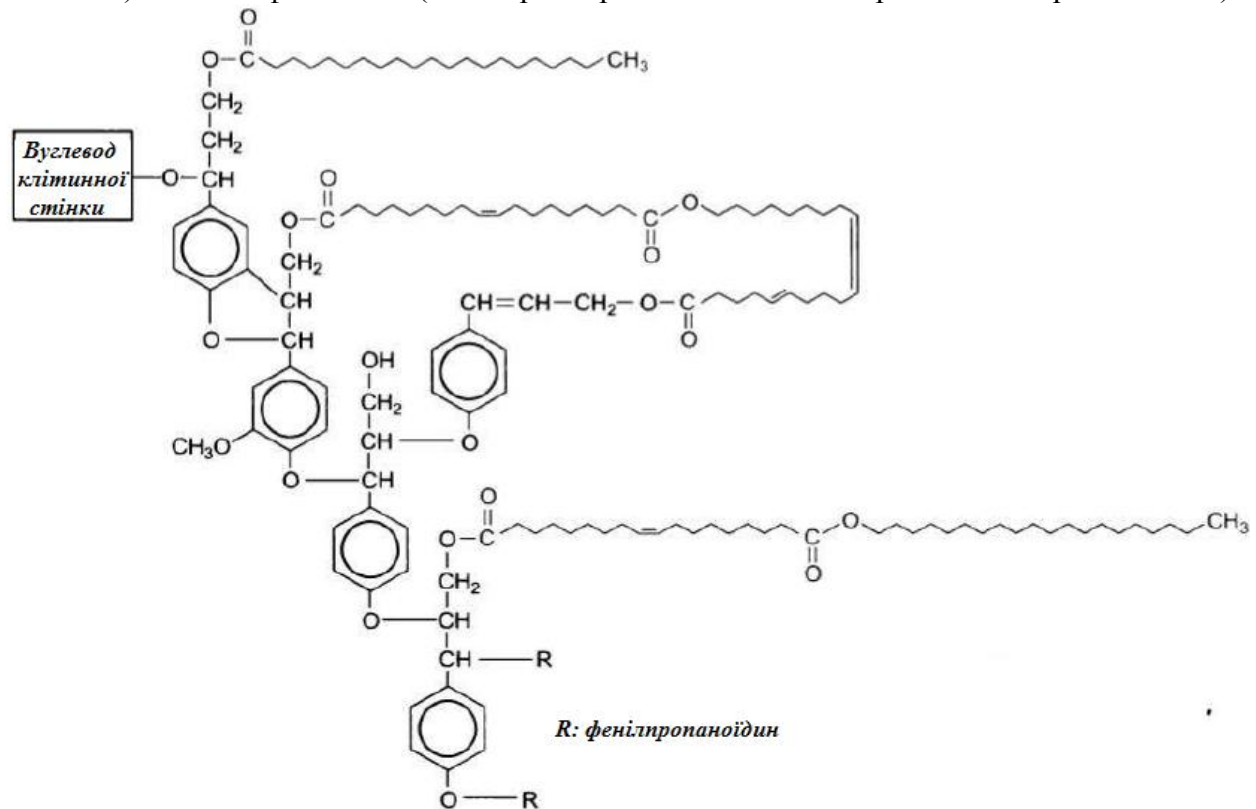
У хвойних переважає коніферилова складова, у злакових – кумарилова.

Лігнін заповнює проміжки між вуглеводними полімерами – целюлозою, геміцелюлозою, пектином.

Лігнін має здатність інгібувати ріст патогенних мікроорганізмів та синтезується у відповідь на пошкодження або інфекцію.

### 16.14. Суберин

(часто складається з двох самостійних доменів: поліароматичного (полімери оксикорічних кислот) і полі аліфатичного (полімери гідроксильованих дикарбонових жирних кислот))



Суберин є матриксом спеціального газо- і водонепроникного шару на поверхні клітинних стінок.

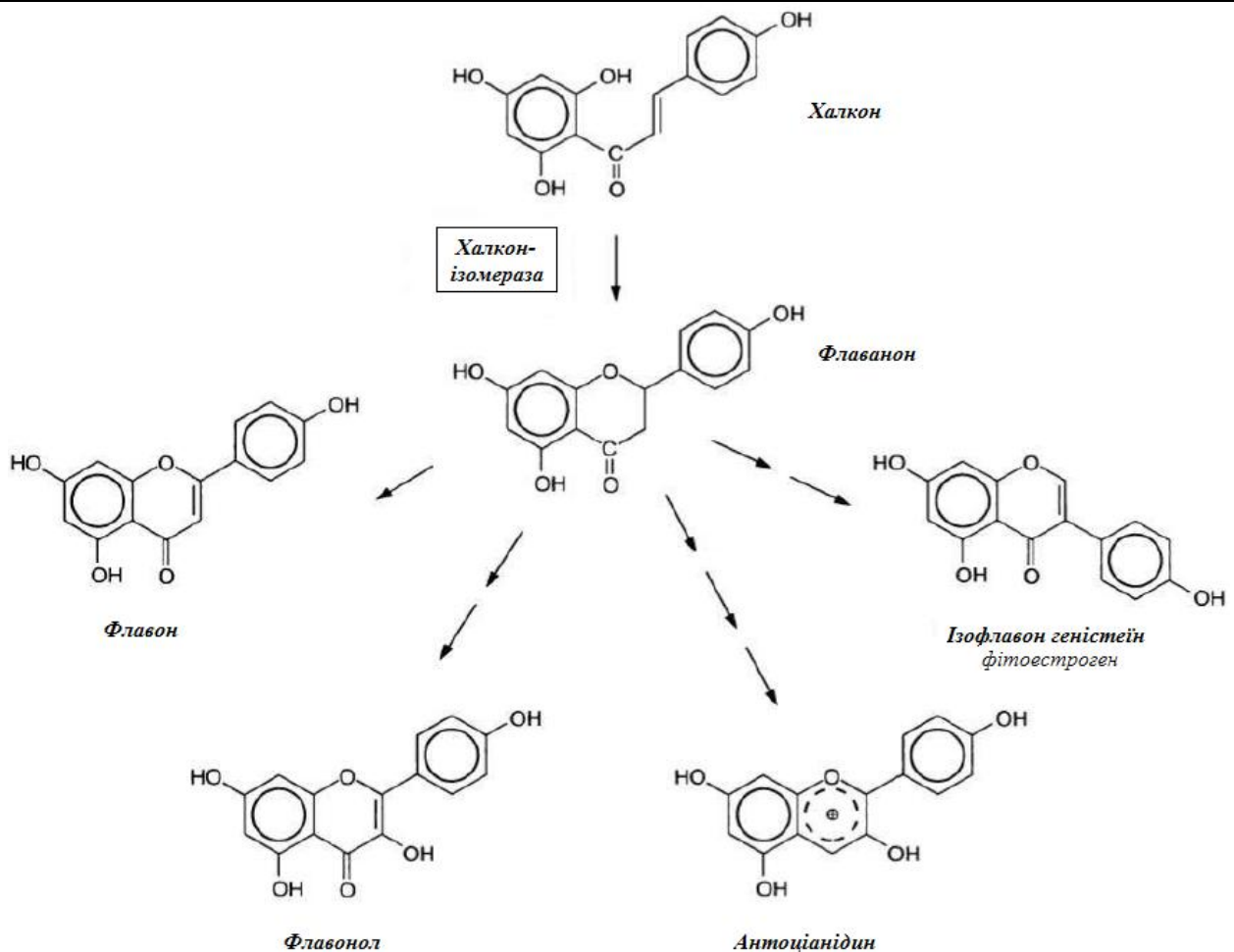
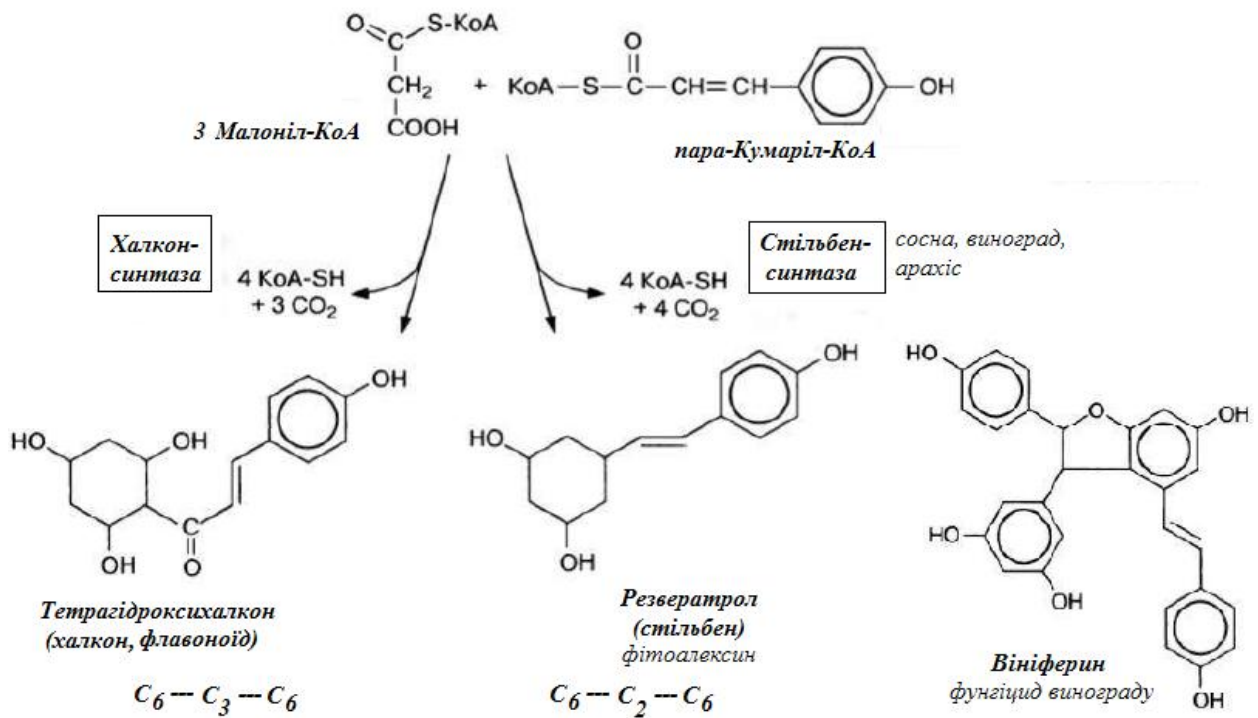
Дуже багато в пробковій тканині – захист рослини від зневоднення, інфекції, впливу високих температур.

**Кутин** – основний компонент кутикули надземних органів рослини. У складі, в основному, гідроксигирні кислоти (C<sub>16</sub>-C<sub>18</sub>), зв'язані складно ефірними зв'язками; відносно низький вміст фенілпропаноїдів і дикарбонових кислот.

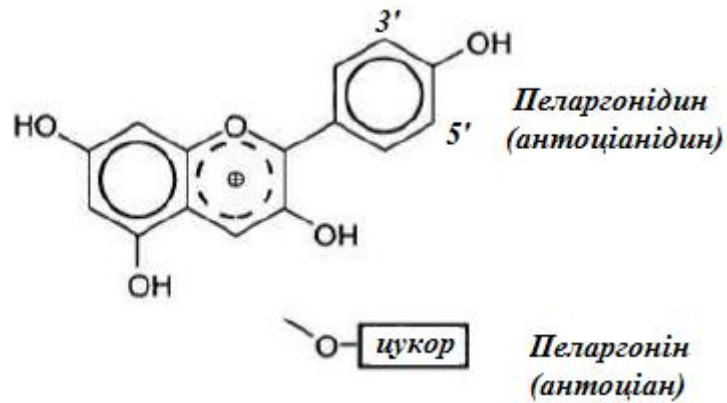
Матрикс, утворениц кутином, зазвичай просочується і покривається зверху кутикулярними восками.



### 16.15. Флавоноїди і стилібени



### 16.16. Антоціанідини і антоціани



<i>Антоціанідин</i>	<i>Структура</i>	<i>Колір</i>
Пеларгонідин	-	Червоно-оранжевий
Ціанідин	3'-ОН	Червоний
Пеонідин	3'-ОСН <sub>3</sub>	Розовий
Дельфінідин	3'-ОН, 5'-ОН	Голубовато-фіолетовий
Петунідин	3'-ОСН <sub>3</sub> , 5'-ОН	Пурпурний
Мальвідин	3'-ОСН <sub>3</sub> , 5'-ОСН <sub>3</sub>	Червоний-пурпурний

Колір залежить від рН або утворення комплексів з іонами металів.

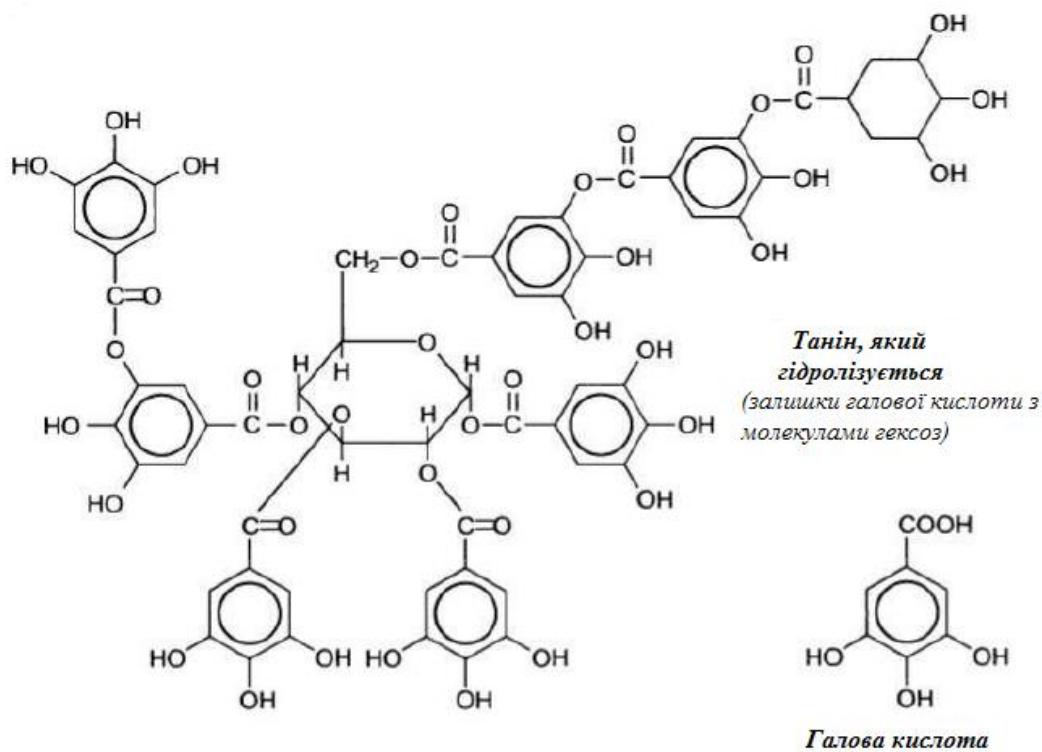
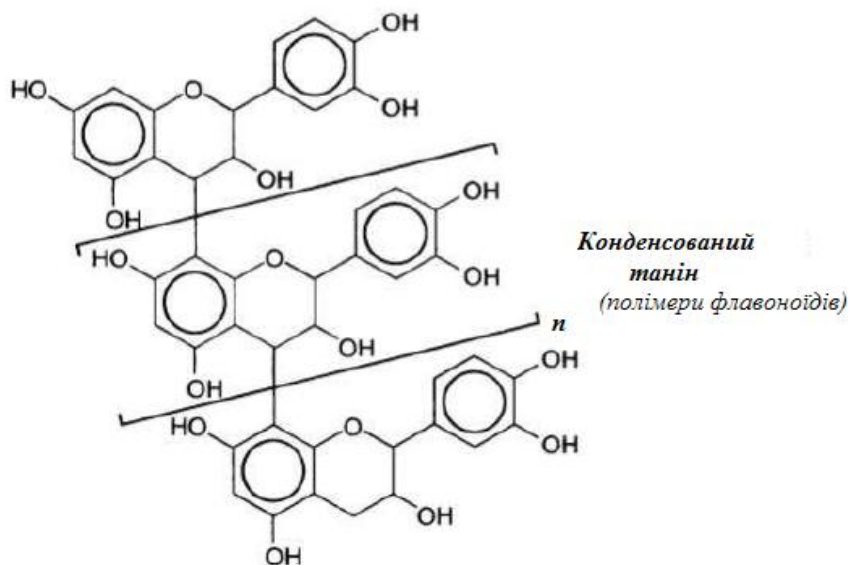
Приваблення комах-опилювачів.

Захисна функція.

У відповідь на стресову ситуацію листя червоніють.

### 16.17. Таніни

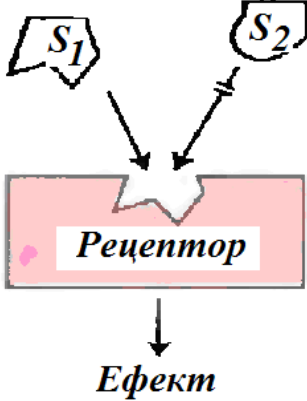
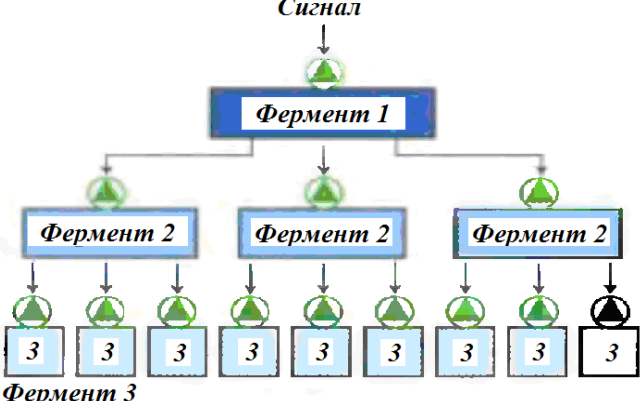
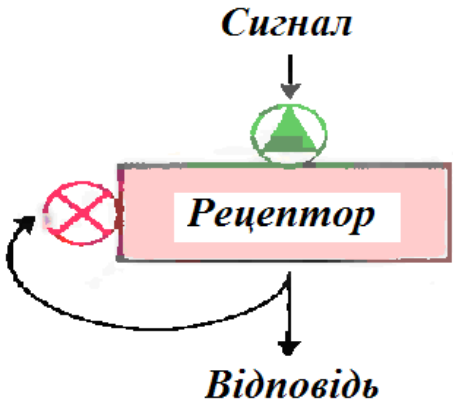
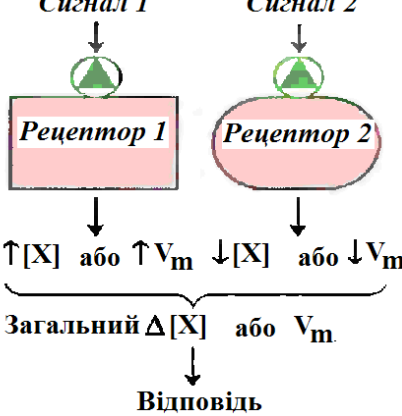
(група рослинних 139олі фенолів, які використовуються у виробництві шкірі)



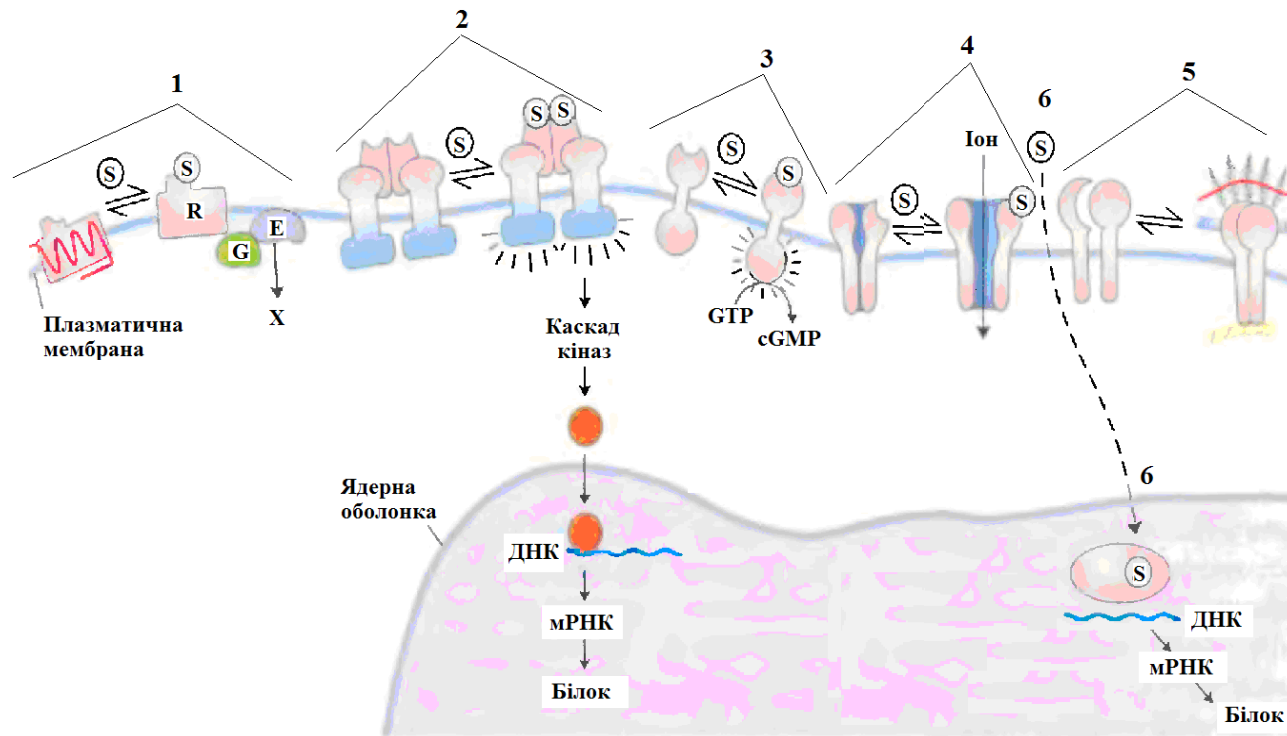
Мають в'язучий смак – обумовлений тим, що таніни міцно асоціюються з білками слизової оболонки та слини.  
Захист від траводіних.

# 17. Регуляція клітинних функцій та механізми сигналювання

## 17.1. Властивості систем сигналювання.

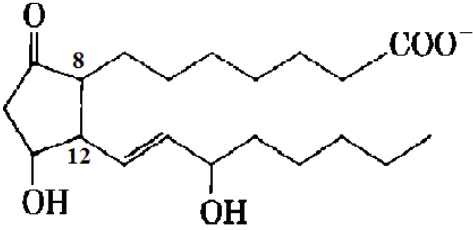
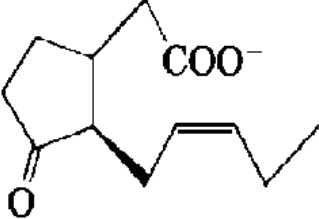
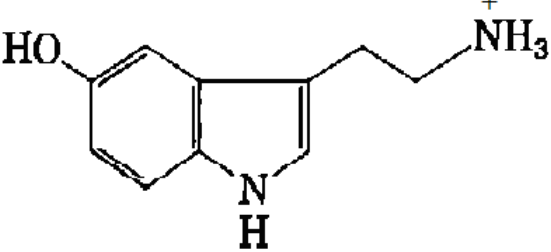
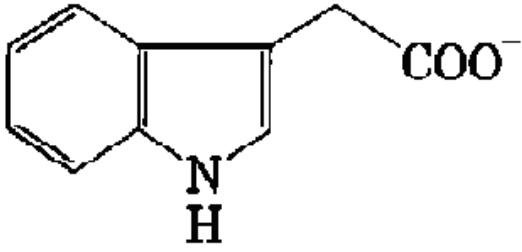
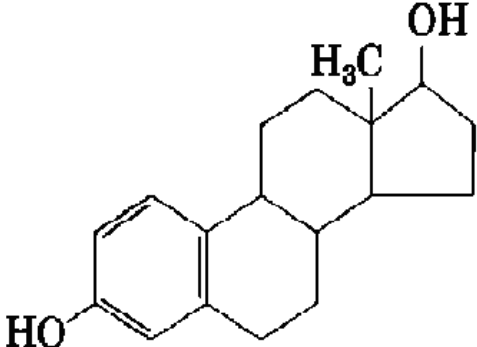
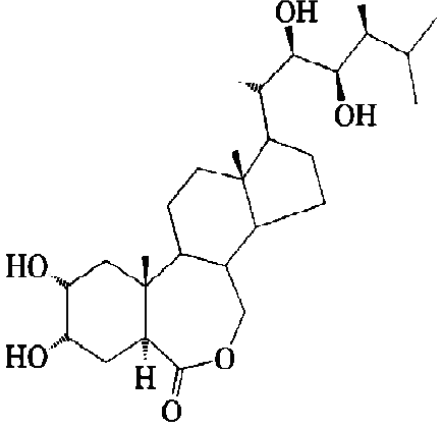
 <p><b>Специфічність.</b> Сигнальна молекула відповідає сайту зв'язування на комплементарному до неї рецепторі; інші сигнальні молекули не підходять.</p>	 <p><b>Підсилення.</b> Коли ферменти активують ферменти, число молекул, що піддаються впливу у ферментативному каскаді, зростає у геометричній прогресії.</p>
 <p><b>Десенситизація/адаптація.</b> Активація рецептора вводить в дію контур зворотного зв'язку, який від'єднує рецептор або видаляє його з клітинної поверхні.</p>	 <p><b>Інтеграція.</b> Коли дві сигнальні речовини мають протилежні ефекти на параметр метаболізму, наприклад, на концентрацію вторинного месенджера X або на мембранний потенціал <math>V_m</math>, кінцевий регуляторний результат складається із інтегрованої дії на входах обох рецепторів.</p>

## 17.2. Основні типи механізмів сигналювання.

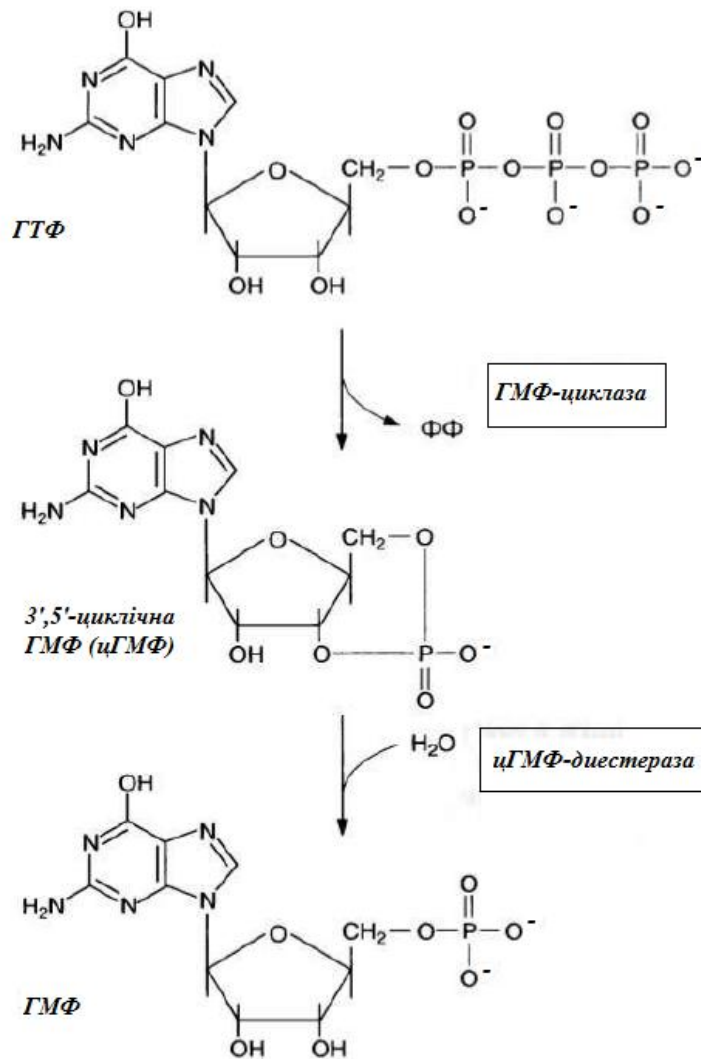
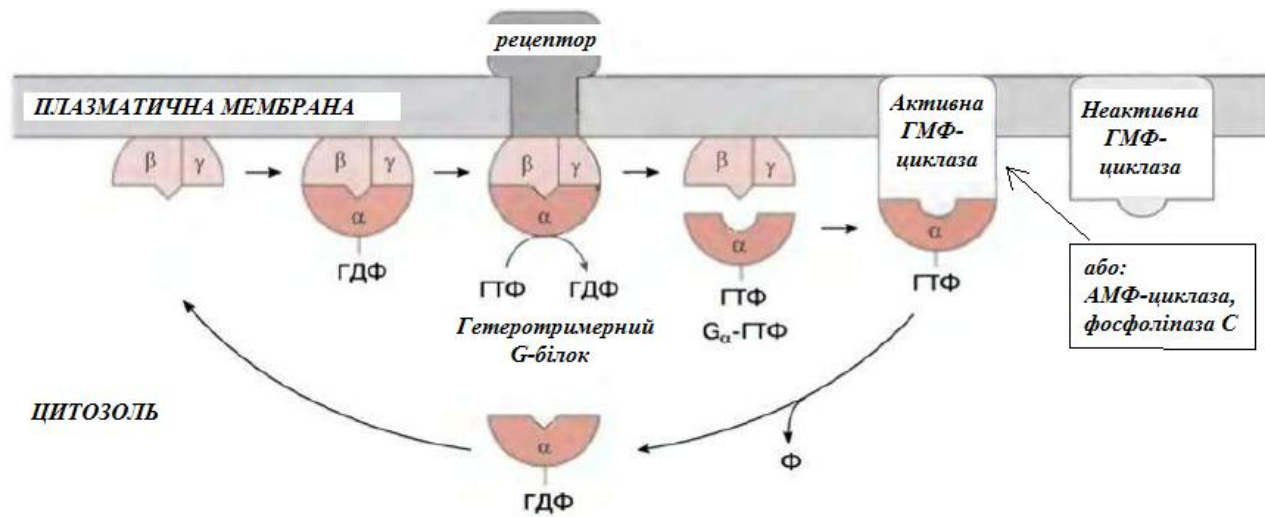


- 1. Рецептор, що зв'язаний з G-білком.** Зовнішній ліганд (S), який взаємодіє з рецептором (R), активує внутрішньоклітинний GTP-зв'язуючий білок (G), який регулює фермент (E), що генерує утворення внутрішньоклітинного месенджера (X).
- 2. Рецептор тирозинкінази.** Зв'язування ліганда призводить до активації тирозинкінази та автофосфорилування.
- 3. Рецептор гуанілатциклази.** Зв'язування ліганда з позаклітинним доменом стимулює утворення вторинного месенджера циклічного GMP.
- 4. Іонний канал, що управляється.** Відкривається і закривається у відповідь на концентрацію сигнального ліганду або мембранного потенціалу.
- 5. Адгезійний рецептор (інтегрин).** Зв'язує молекули у позаклітинному матриксі, змінює конформацію і, як наслідок цього, взаємодію з цитоскелетом.
- 6. Ядерний рецептор.** Стероїд, що зв'язується з ядерним рецепторним білком, дозволяє рецептору регулювати експресію специфічних генів.

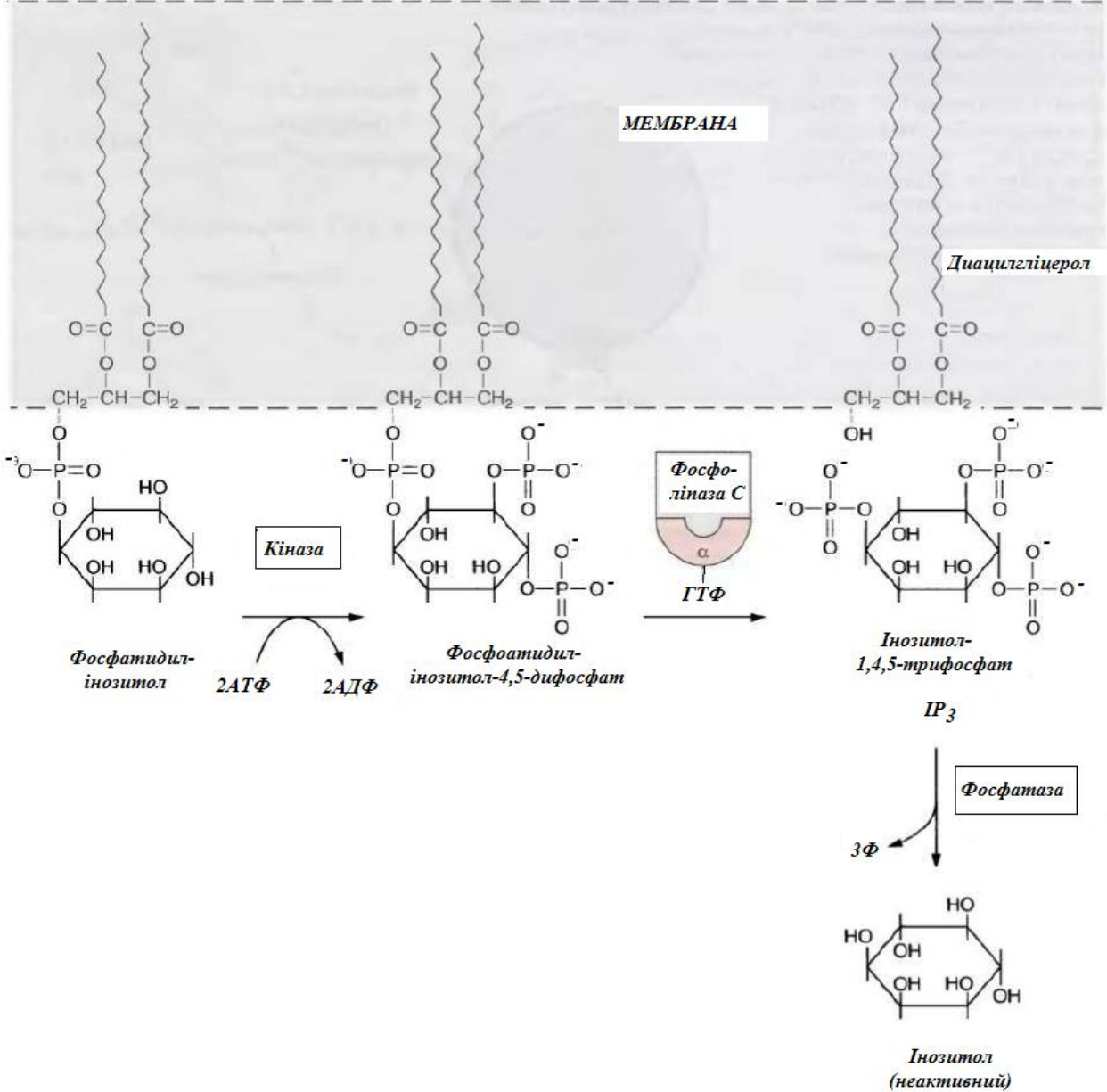
17.3. Подібність деяких сигнальних речовин, які зустрічаються у рослин і тварин

Тварини	Рослини
 <p data-bbox="336 607 627 645">Простагландин E<sub>1</sub></p>	 <p data-bbox="1026 607 1193 645">Жасмонат</p>
 <p data-bbox="248 954 719 992">Серотонін (5-окситриптамін)</p>	 <p data-bbox="919 954 1302 992">Індол-3-ацетат (ауксин)</p>
 <p data-bbox="400 1503 568 1541">Естрадіол</p>	 <p data-bbox="970 1485 1249 1563">Брасинолід (брасиностероїд)</p>

### 17.4. Схема роботи G-білків

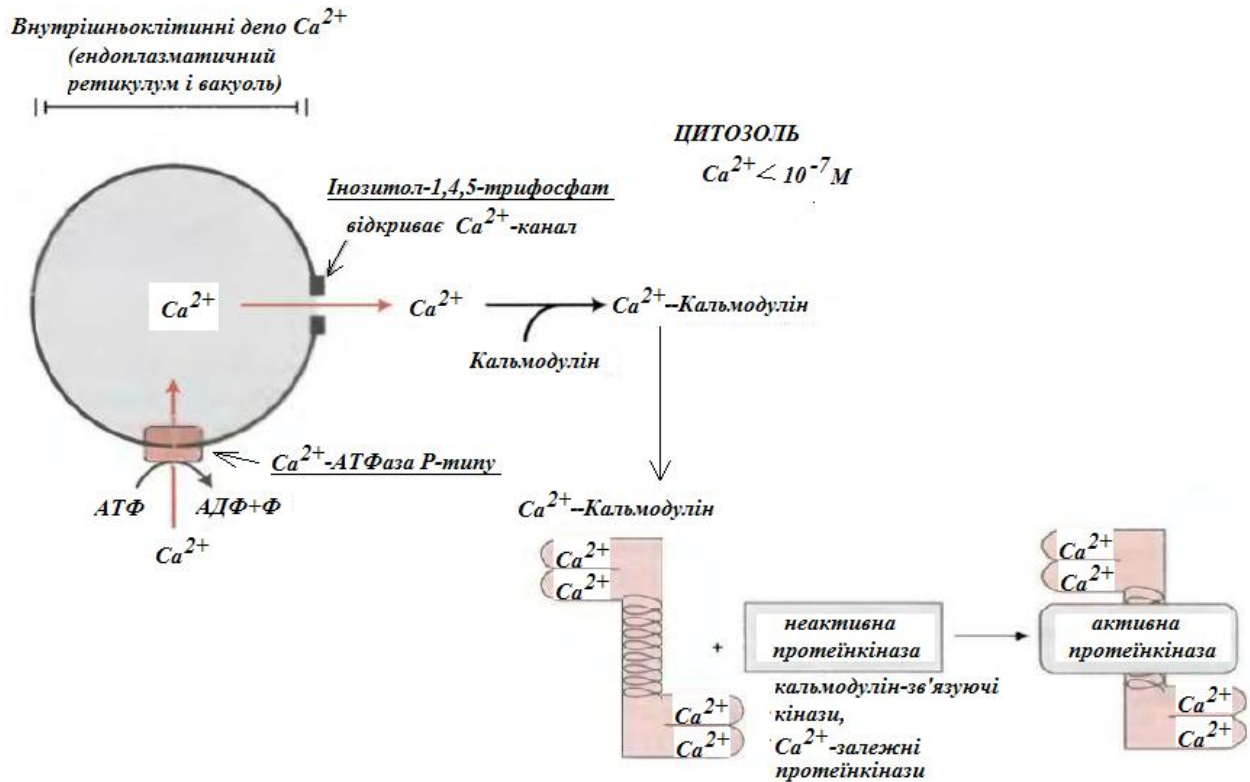


## 17.5. Інозитол-1,4,5-трифосфат





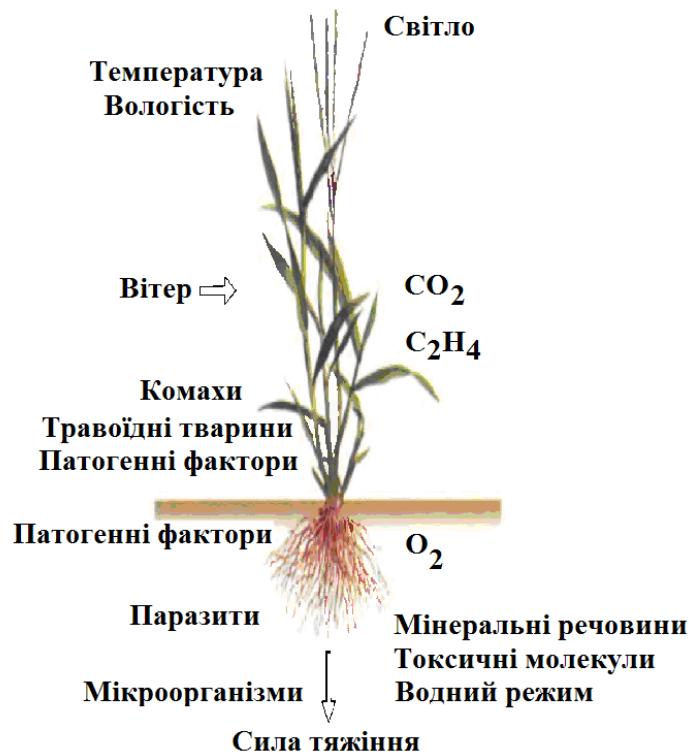
## 17.6. $Ca^{2+}$ як вторинний месенджер



## 17.7. Деякі еукаріотичні протеїнкінази

	Регулююча сполука
Протеїнкіназа А	цАМФ
Протеїнкіназа G	цГМФ
$Ca^{2+}$ -залежні протеїнкінази (CDPK)	$Ca^{2+}$
Кальмодулін-залежні протеїнкінази (СВК)	$Ca^{2+}$ -кальмодулін
Рецептор-подібні протеїнкінази (RLPK)	Фітогормони та ін.
Циклін-залежні протеїнкінази (CDK)	Цикліни
Протеїнкінази, які активуються мітогенами (МАРК)	Мітогени
Кінази МАРК (МАРКК)	МАРККК
Кінази МАРКК (МАРККК)	Інші кінази

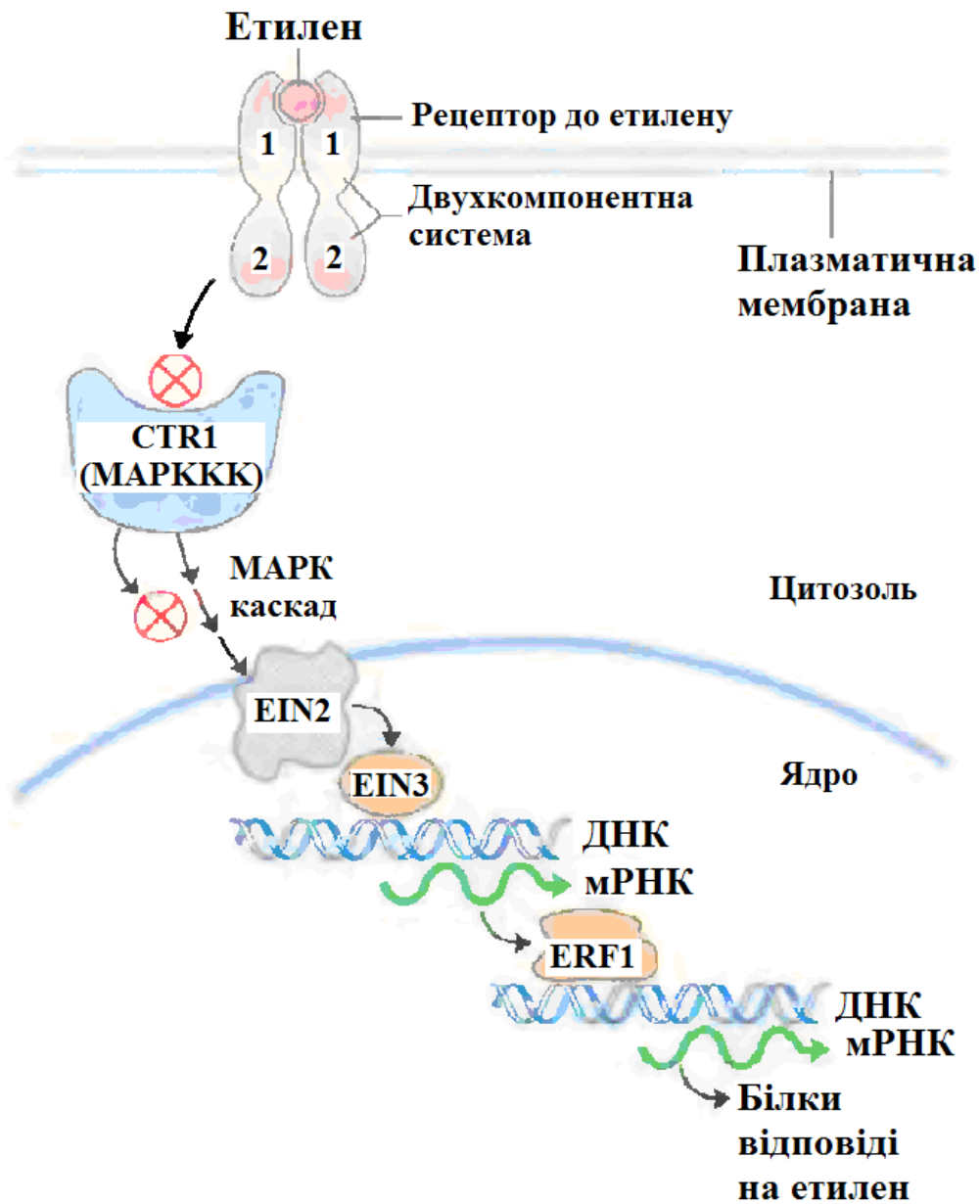
**17.8. Деякі стимули, які викликають відповідь у рослин.**



**17.9. Сигнальні компоненти, які є у ссавців, рослин або бактерій.**

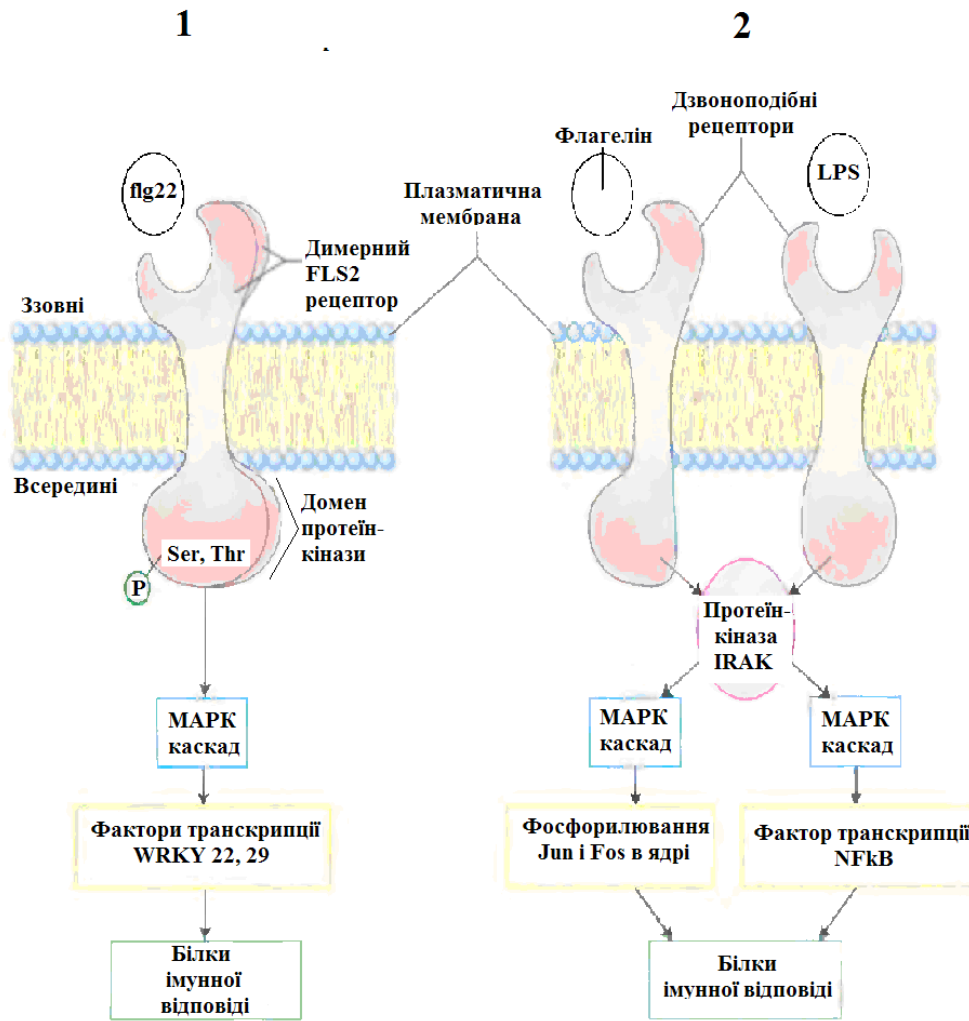
<i>Сигнальний компонент</i>	<i>Ссавці</i>	<i>Рослини</i>	<i>Бактерії</i>
Іонні канали	+	+	+
Електрогенні іонні насоси	+	+	+
Двохкомпонентні His-кінази	+	+	+
Аденілатциклаза	+	+	+
Гуанілатциклаза	+	+	?
Рецепторні протеїнкінази (Ser/Thr)	+	+	?
Ca <sup>2+</sup> як вторинний месенджер	+	+	?
Ca <sup>2+</sup> -канали	+	+	?
Кальмодулін, CaM-зв'язуючий білок	+	+	—
Каскад MAPK	+	+	—
Канали, що управляються циклічним нуклеотидом	+	+	—
IP <sub>3</sub> -регульовані Ca <sup>2+</sup> -канали	+	+	—
Фосфатидилінозиткінази	+	+	—
GPCR	+	+/-	+
Тримерні G-білки	+	+/-	—
PI-специфічна фосфоліпаза C	+	?	—
Тирозинкіназні рецептори	+	?	—
SH2-домени	+	?	?
Ядерні рецептори стероїдів	+	—	—
Протеїнкіназа A	+	—	—
Протеїнкіназа G	+	—	—

### 17.10. Механізм передачі сигналу від етилену.



Рецептор до етилену в плазматичній мембрані є двохкомпонентною системою із одного білка, який має рецепторний домен (компонент 1) і домен-регулятор відповіді (компонент 2). Рецептор регулює (механізм невідомий) активність CTR1 – протеїнкінази, яка подібна до MAPKKK кіназ, і, очевидно, є частиною каскаду MAPK. CTR1 – негативний регулятор відповіді на етилен; коли CTR1 неактивна, сигнал від етилену проходить через продукт гена EIN2 (вважають, що це білок ядерної оболонки), який якимось чином викликає збільшення синтезу ERF1 – фактора транскрипції; ERF1, в свою чергу, стимулює експресію генів, продукти яких є білки, які специфічні для відповіді рослини на дію етилену.

**17.11. Подібність між сигнальними шляхами, які запускають імунні відповіді, у рослин і тварин.**



**Рослини (*Arabidopsis thaliana*)**

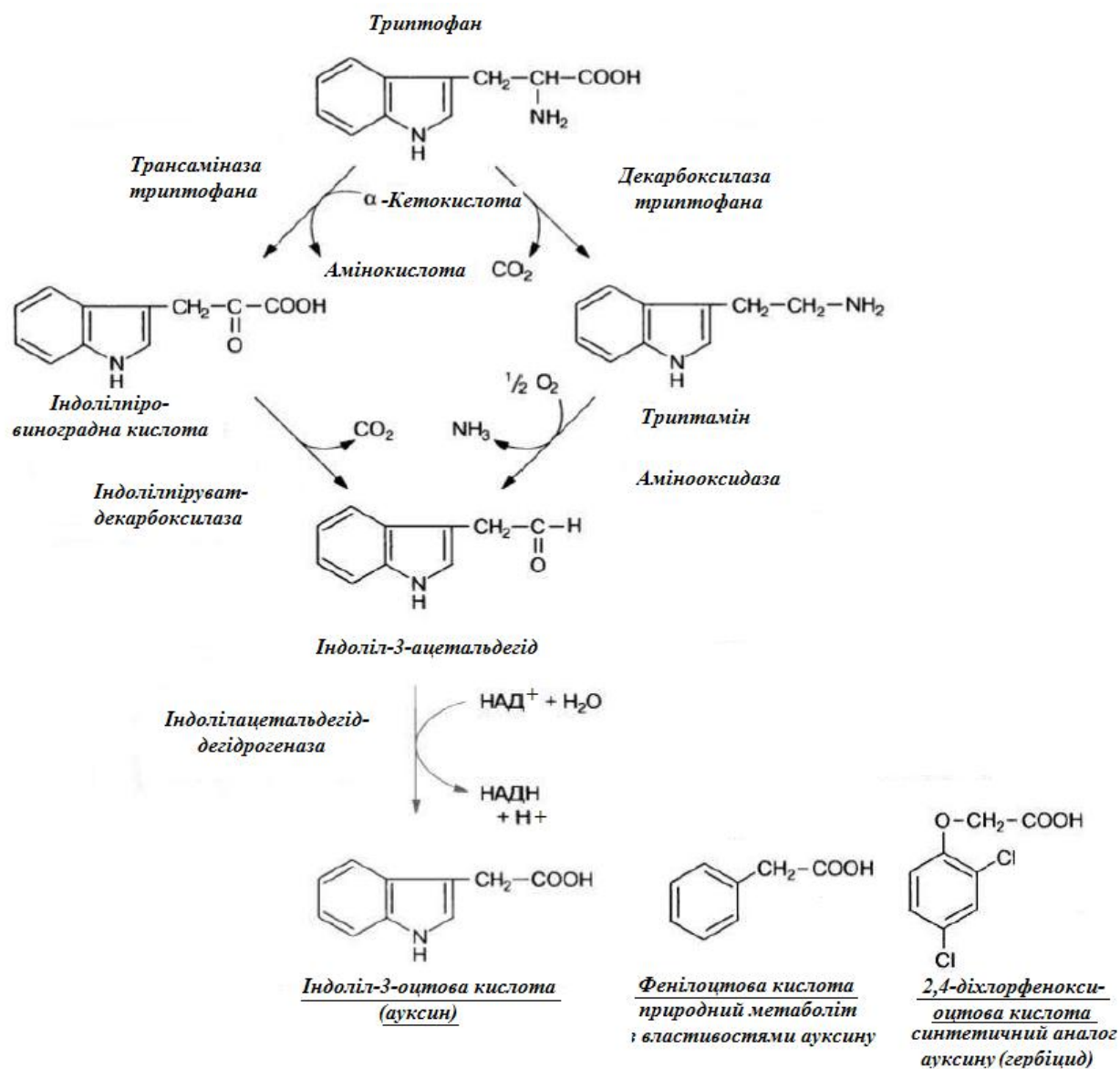
У рослин *Arabidopsis thaliana* пептид flg22, який походить із джгутиків бактеріального патогену, зв'язується з рецептором на плазматичній мембрані та викликає утворення із рецепторів димерів і запускає аутофосфорилування цитозольного протеїнкіназного домену за залишками Ser та Thr (не Tyr). Аутофосфорилування активує рецепторну протеїнкіназу, яка потім фосфорилує наступні білки в ланцюзі. Активованій рецептор активує також (механізм невідомий) MAPKKK. Стоговий кіназний каскад призводить до фосфорилування ядерного білка, який звичайно інгібує фактори транскрипції WRKY22 і 29, що призводить до деградації інгібітора і дає можливість факторам транскрипції стимулювати експресію генів, які мають відношення до імунної відповіді.

**Ссавці**

У тварин токсичний бактеріальний ліпополісахарид (LPS) зв'язується з рецепторами плазматичної мембрани, які зв'язуються з розчинною протеїнкіназою (IRAK) і активує її. Основний джгутиковий білок патогенної бактерії діє через подібний рецептор і активує IRAK. Потім IRAK ініціює два різних каскади MAPK, які закінчуються в ядрі, стимулюючи синтез білків, які необхідні для імунної відповіді. Jun, Fos, NFkB – фактори транскрипції.

## 17.12. Фітогормони

### 17.12.1. Ауксин

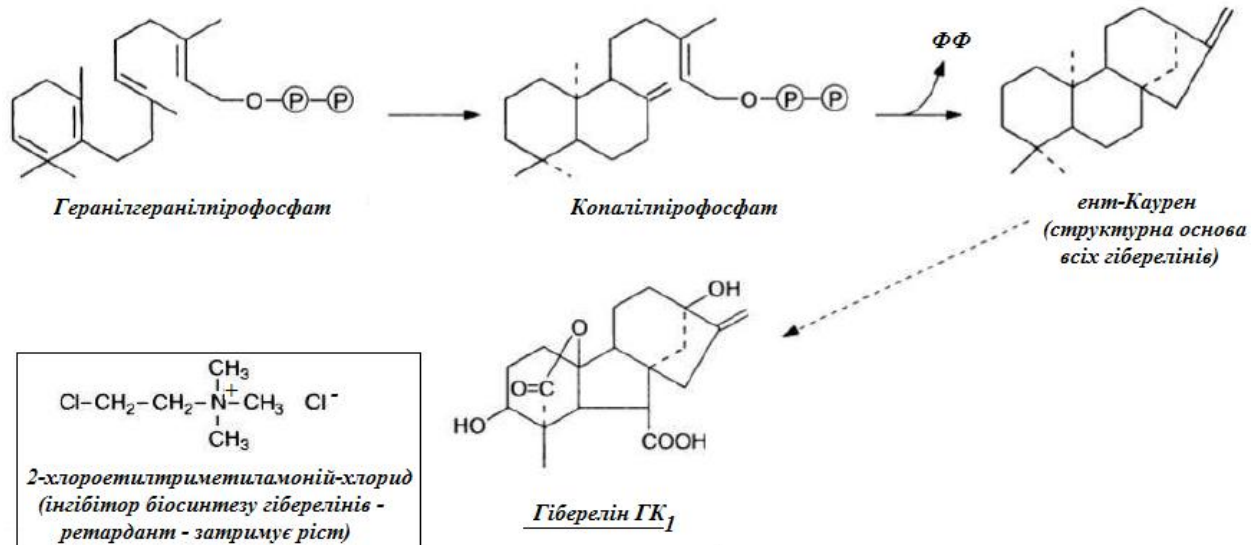


#### Ефекти ауксину:

- формування осі полярності в ранньому ембріогенезі,
- стимуляція росту клітин розтягненням,
- стимулювання поділу клітин камбію,
- апікальне домінування, пригнічення росту бічних бруньок,
- попереджає утворенню відокремлюючого шару в листях і плодах – антагоніст етилену,
- у великих кількостях індукує синтез етилену,
- стимуляція росту незаплідненої зав'язі.

Передача сигналу: ауксин-зв'язуючий білок (ABP1) (можливо, рецептор до ауксину).

### 17.12.2. Гіберелін

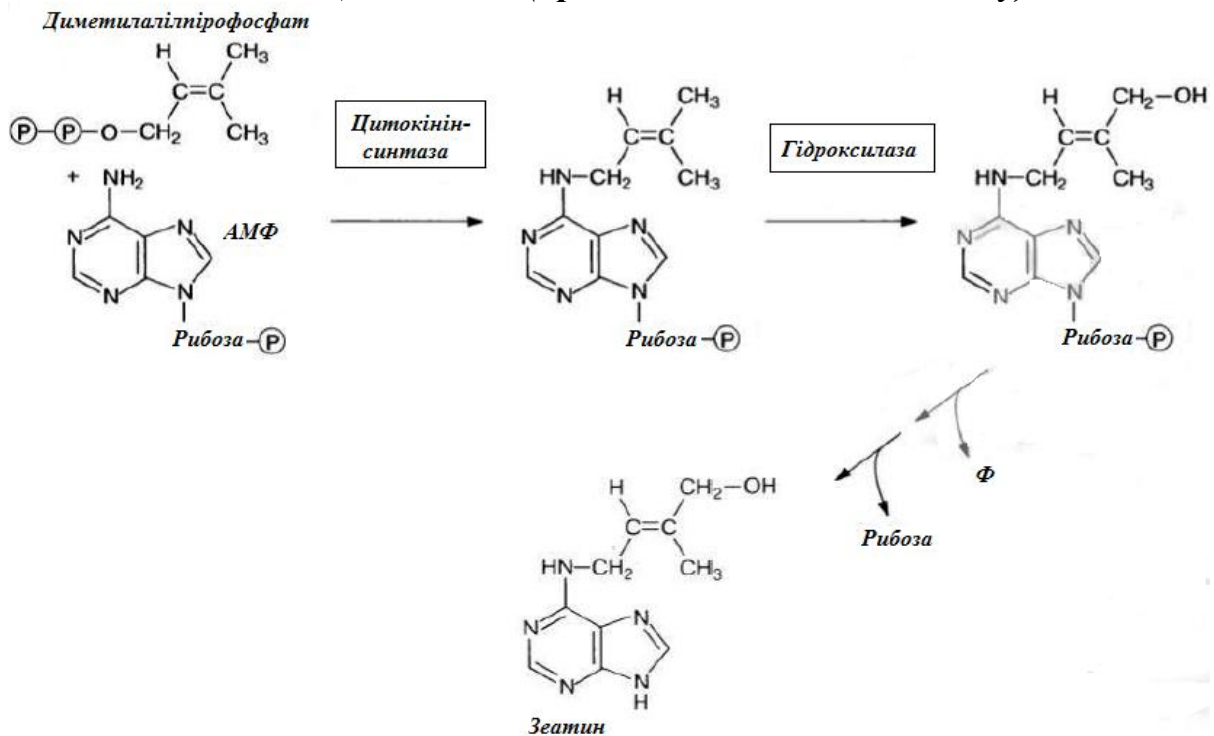


#### Ефекти гіберелінів:

- стимулюють ріст пагонів, особливо у міжвузлях стебел,
- індукція утворення квіток,
- утворення плодів та стимуляція їх росту,
- виведення насіння із стану спокою, можливо, сприяючи розм'якченню насінної шкірки,
- полегшує проростання насіння, стимулюючи експресію генів необхідних ферментів (наприклад, амілаз).

Передача сигналу: рецептор до гіберелінів в плазматичній мембрані, гетеротримерний G-білок, цГМФ,  $\text{Ca}^{2+}$ , кальмодулін, протеїнкінази (можливо, MAPK і CDPK-типів).

### 17.12.3. Цитокініни (пренильовані похідні аденіну)

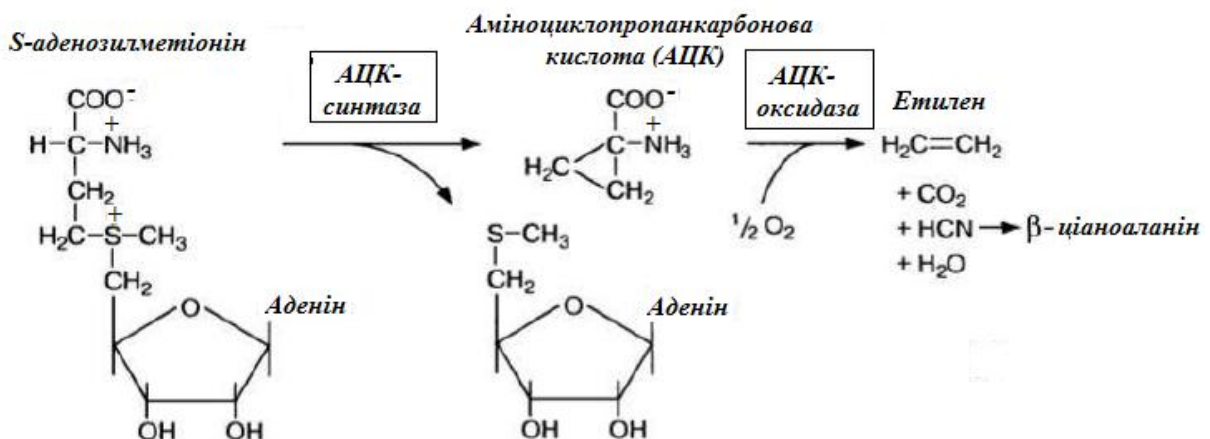


#### Ефекти цитокінінів:

- підсилюють ріст, стимулюючи поділ клітин і розвиток бічних бруньок,
- пригнічують апікальне домінування,
- затримують старіння (антагонізм з етиленом)

Передача сигналу: рецептори до цитокінінів – димерні гістидинкінази (в плазматичній мембрані), фосфорилування білків-переносників, які в транспортуються в ядро і працюють як транскрипційні фактори.

### 17.12.4. Етилен



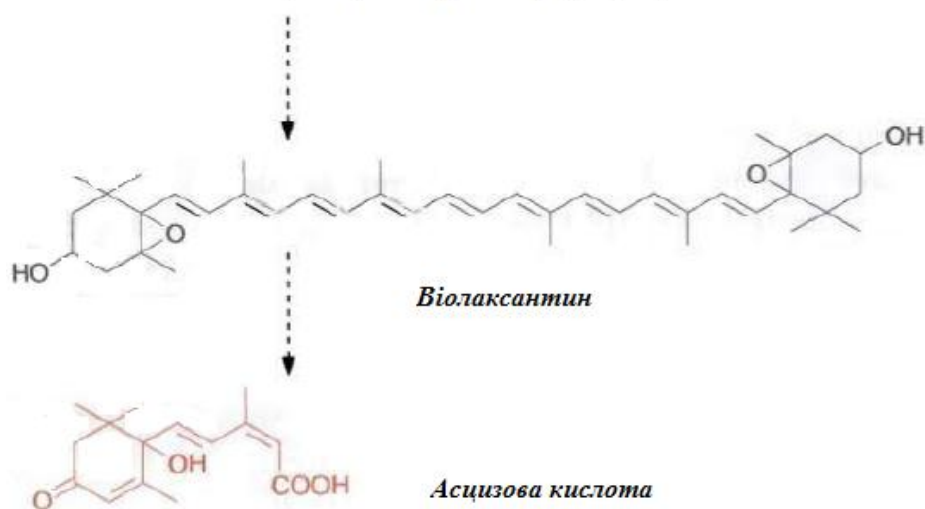
#### Ефекти етилену:

- індукція старіння, опадання листя,
- дозрівання плодів,
- індукція захисних реакцій (наприклад, при інфікуванні грибами або поїданні тваринами).

Передача сигналу: рецептори – димери гістидинових рецепторних кіназ (при зв'язуванні етилену з рецептором кіназна активність знижується), протеїнкінази (МАРКК і МАРК), транскрипційні фактори.

### 17.12.5. Абсцизова кислота

дві молекули геранілгеранілтірофосфату

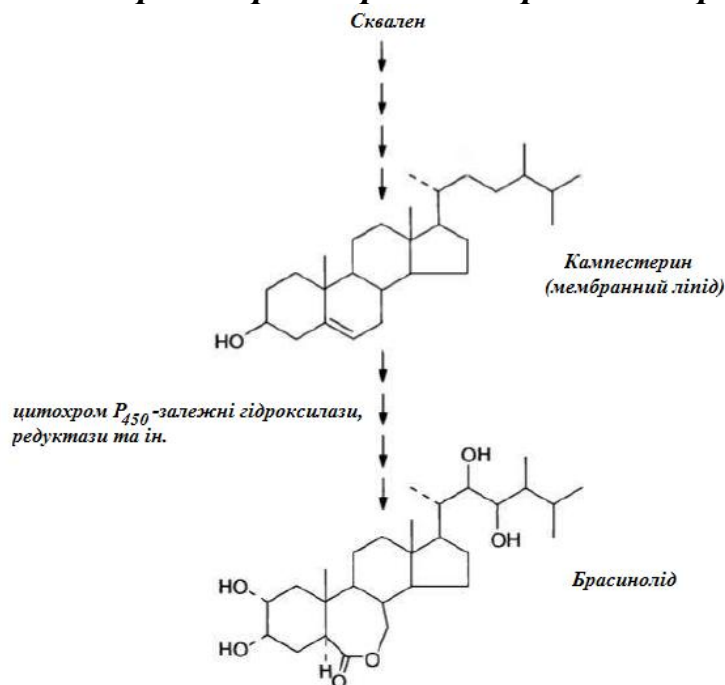


#### Ефекти абсцизової кислоти:

- індукція стану спокою насіння та бруньок,
- регуляція водного балансу рослини (через NO викликає закривання продохів при дефіциті води).

Передача сигналу: рецептори, G-білки, протеїнкінази, протеїнфосфатази, циклічна АДФ-рибоза (цАДФР) або інозитолтрифосфат, вивільнення  $Ca^{2+}$ , іонні канали, модифікація транскрипційних факторів через протеїнкіназний каскад (наприклад, MAPK-типу); внутрішньоядерні рецептори до абсцизової кислоти.

### 17.12.6. Стероїдні фітогормони – брасиностероїди



#### Ефекти брасиностероїдів:

- регуляція розвитку рослин: стимуляція росту пагонів, розгортання листків, диференціація ксилеми, уповільнення росту коренів і утворення антоціанів.

Передача сигналу: рецептор – рецептор-подібна кіназа (RLK), MAP-кіназний каскад, транскрипційні фактори.



### 17.12.7. Поліпептидні фітогормони

**Системіни** – поліпептид з 18 амінокислотних залишків, є вторинним месенджером, захисні реакції, системний сигнал поранення. У відповідь на пошкодження синтезується попередник, який розщеплюється ендопротеазами до активного поліпептиду.

Рецептор – рецептор-подібна кіназа (RLK), частина сигнального каскаду, що регулюється жасминою кислотою.

**Фітосульфокіни** – суміш двох поліпептидів (PSK<sub>α</sub> і PSK<sub>β</sub>).

PSK<sub>α</sub>: Тир(SO<sub>3</sub>H)-Іле-Тир(SO<sub>3</sub>H)-Тре-Глн

PSK<sub>β</sub>: Тир(SO<sub>3</sub>H)-Іле-Тир(SO<sub>3</sub>H)-Тре

Вплив на диференціацію клітин.

Рецептор – рецептор-подібна кіназа (RLK).

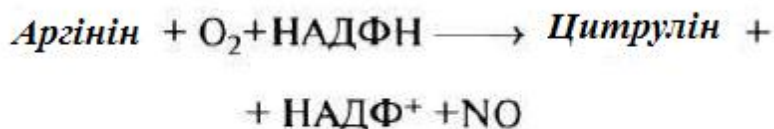
### 17.13. Активні форми кисню і азот

Рання відповідь на різноманітні стресові чинники, вторинні месенджери.

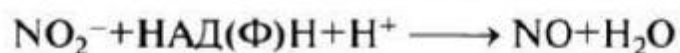
H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> – процес лігніфікації (укріплення клітинної стінки).

NO – вторинний месенджер

**NO-синтаза**



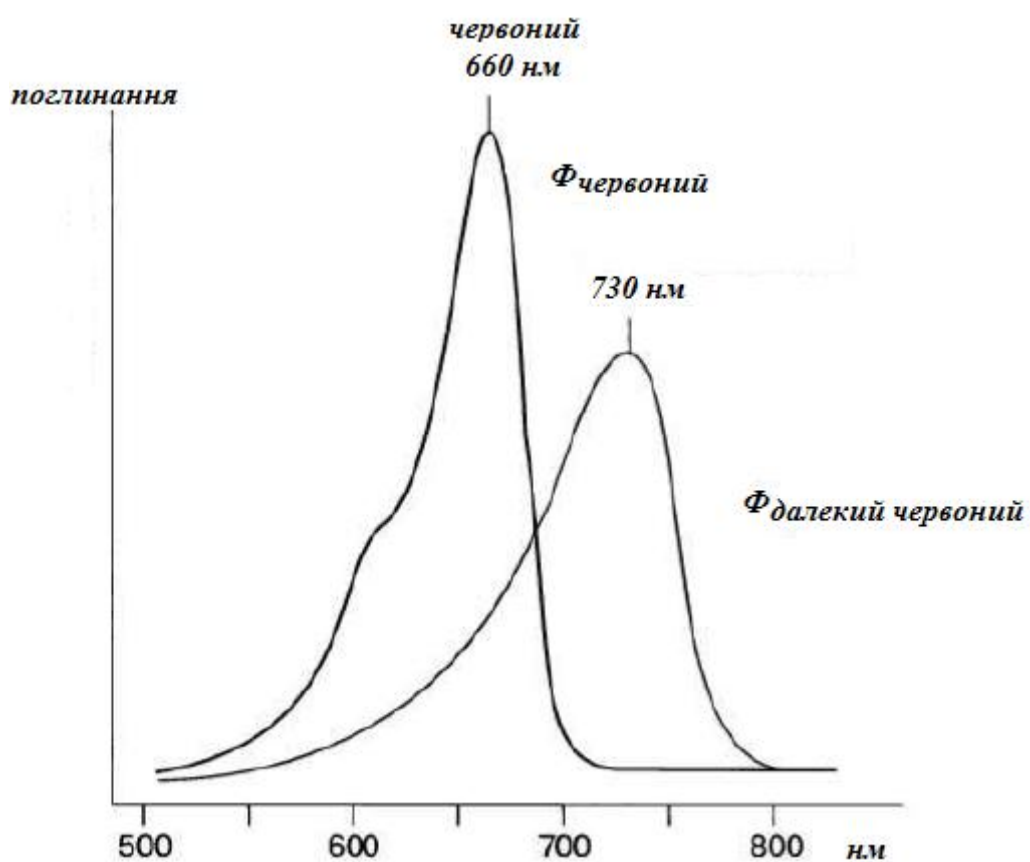
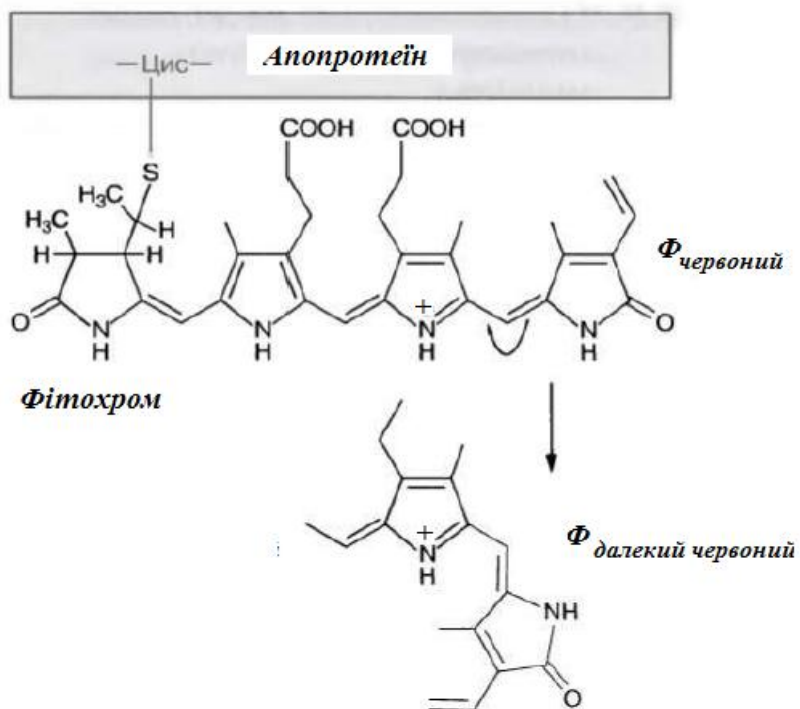
**Нітратредуктаза**



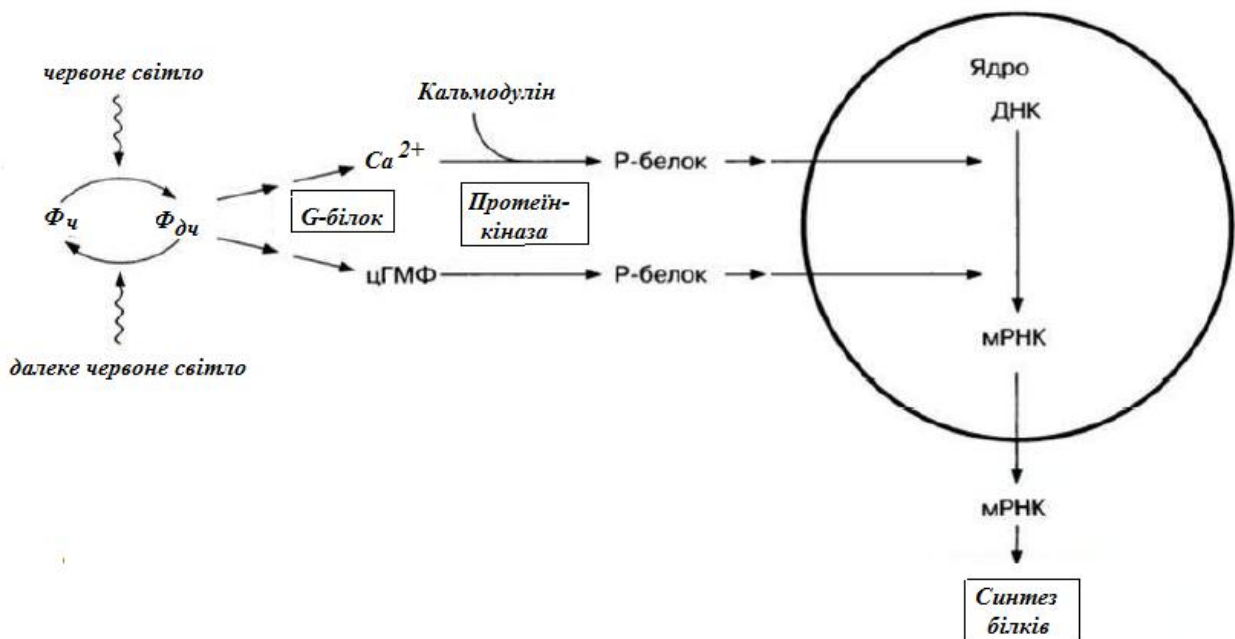
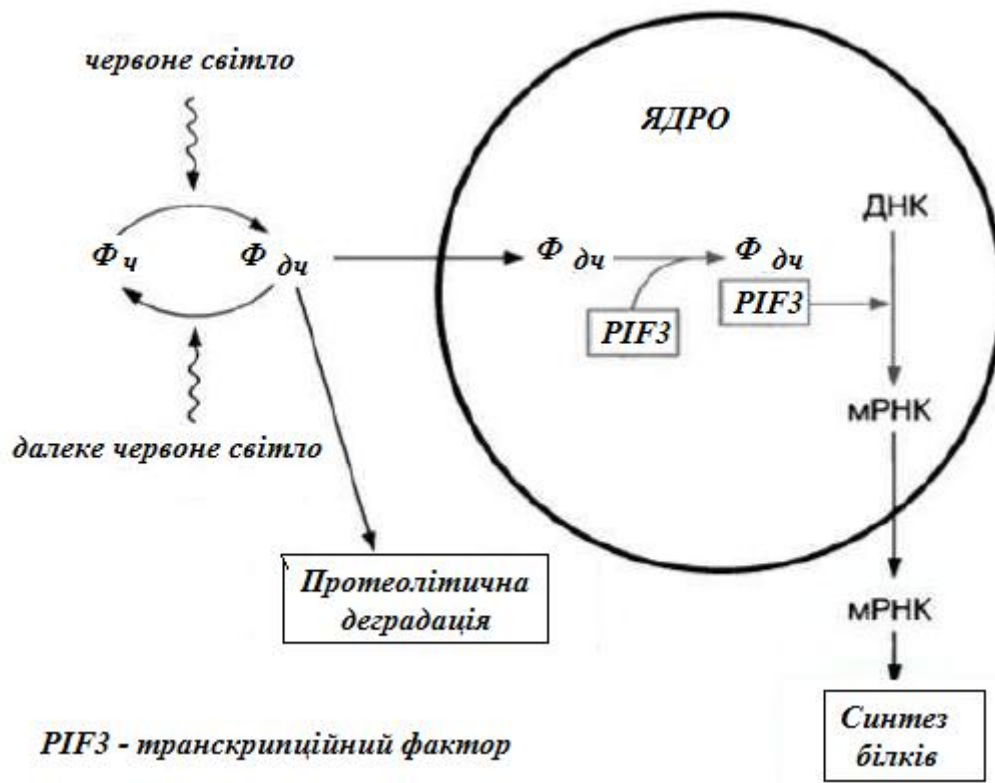
Стимуляція вивільнення Ca<sup>2+</sup> із внутрішньоклітинних депо; індукція відкриття продихів; разом з абсцизовою кислотою регулює ширину щілини продиха; запуск апоптозу і утворення фітоалексинів; індукція синтезу саліцилової кислоти.

### 17.14. Рецептори до світла

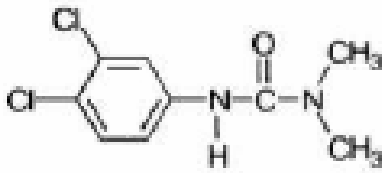
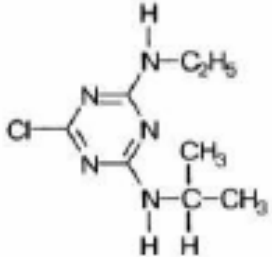
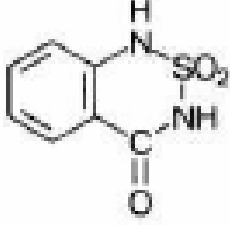
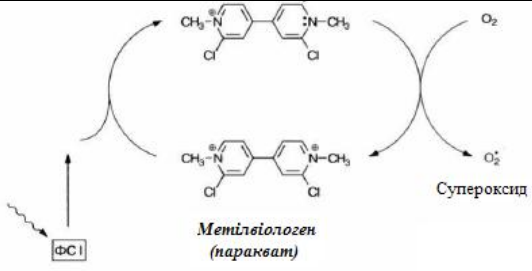
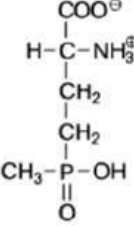
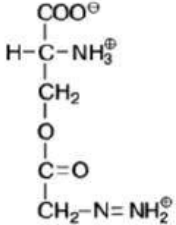
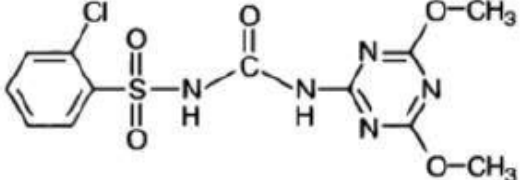
1. Фітохроми – сприймають червоне світло;
2. криптохроми 1 і 2 – сприймають синє світло;
3. фітотропіни 1 і 2 – сприймають синє світло.

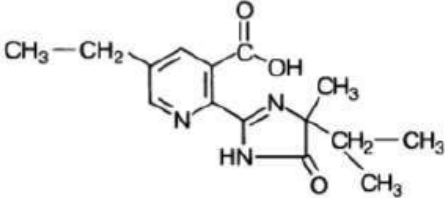
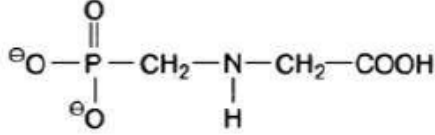
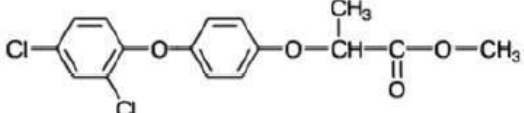


## Прямий вплив фітохромів на експресію генів



## Додаток 1. Деякі гербіциди та механізми їх дії

<i>Хімічна структура</i>	<i>Назва</i>	<i>Механізм дії</i>
	3-(3,4-дихлорфеніл)-1,1-диметилсечовина (Диурон)	Інгібітори фотосистеми II; зв'язуються з сайтом зв'язування пластохінона на білку D <sub>1</sub> і блокують транспорт електронів.
	Атразин	
	Бентазон	
	Метилвіологен (паракват)	Відновлення кисню до супероксид-аніон радикала за рахунок відновленого параквата; паракват конкурує з дегідроаскорбатом за відновлені еквіваленти, що утворюються у фотосистемі I.
	Глуфосинат (фосфіотрицин)	Субстратний аналог глутамата, ігібує синтез глутаміна.
	Азасерин	Субстратний аналог глутамата та інгібітор глутаматсинтази
	Хлорсульфурон (похідне сульфоніл-сечовини)	Інгібітор ацетолактатсинтази

	<p>Імазетапір (імідазолінон)</p>	<p>Інгібітор ацетолактатсинтази</p>
	<p>Гліфосат</p>	<p>Структурний аналог фосфоенолпірувата, інгібітор 5'- енолпірувілшикімат-3- фосфат-синтази.</p>
	<p>Диклофопметил</p>	<p>Інгібітор еукаріотичної ацетил-КоА-карбоксилази.</p>

## КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Охарактеризуйте антенну структуру для сбору світла.
2. Охарактеризуйте функції пластидів.
3. Окислення води в фотосистемі I.
4. Хлорофіл – основний пігмент фотосинтезу.
5. Охарактеризуйте комплекс цитохром- $b_6/f$ , що здійснює транспорт електрона між фотосистемами.
6. Охарактеризуйте основні ланцюги передачі сигналів у рослин.
7. Охарактеризуйте мітохондрії у рослин.
8. Механізми утворення АТФ у фотосинтезі.
9. Механізм відновлення НАДФ у фотосистемі I.
10. Загальна характеристика електрон-транспортного ланцюга в мітохондріях.
11. Окислення води у фотосистемі II.
12. Особливі метаболічні функції рослинних мітохондрій.
13. Асиміляція  $CO_2$  в темнових реакціях фотосинтеза.
14. Охарактеризуйте регуляторні механізми, які контролюють розподіл поглинутих фотонів між двома фотосистемами.
15. Модульна організація фотосинтетичного апарату.
16. Рибулозобісфосфаткарбоксилаза.
17. Відновний і окислювальний пентозофосфатний шлях.
18. Охарактеризуйте процес фотодихання.
19. Гліюксилатний шлях в пероксисомах.
20. Характеристика  $C_4$ -рослин.
21. Метаболізм за типом товстянкових (С4М).
22. Функціонування «малатного крану».
23. Матрикс пероксисом – спеціалізований компартмент для утилізації токсичних речовин.
24. Характеристика  $H^+$ -АТФ-синтази бактерій, хлоропластів і мітохондрій.
25. Протон-рушійна сила – проміжна форми запасання енергії в процесі синтезу АТФ.
26. Два етапи відновлення нітрату до  $NH_4^+$ .
27. Глутамат – попередник для синтезу хлорофілів і цитохромів.
28. Асиміляція нітрату в корінні.
29. Контроль процесу асиміляції нітрату.
30. Симбіоз рослин і грибів.
31. Утворення симбіозу бобових рослин з клубеньковими бактеріями.
32. Роль малата в метаболізмі замикаючих клітин.
33. Синтез сахарози.
34. Синтез крохмалю в рослинних клітинах.
35. Деградація крохмалю.
36. Синтез целюлози.
37. Характеристика фруктанів.

38. Амінокислоти як кінцеві продукти асиміляції нітрата.
39. Два способи загрузки флоєми.
40. Біосинтез білків.
41. Синтез запасних білків в ендоплазматичному ретикулумі.
42. Глобуліни як запасні білки.
43. Синтез жирних кислот в пластидах.
44. Полярні гліцероліпіди – компоненти мембран.
45. Триацилгліцерини – запасні речовини.
46. Біосинтез триацилгліцеролів.
47. Біосинтез гліцероліпідів.
48. Функціональна роль ліпоксигенази в рослинному організмі.
49. Асиміляція сульфата.
50. Характеристика глутатіона.
51. S-аденозилметіонін- універсальний метилюючий реагент.
52. Основні класи фітогормонів.
53. Стероїдні гормони рослин.
54. Пептидні гормони рослин.
55. Цитокініни.
56. Ауксин.
57. Абсцизова кислота.
58. Гібереліни.
59. Функції вторинних метаболітів.
60. Захисна функція вторинних метаболітів.
61. Біосинтез фенолів.
62. Біосинтез ізопреноїдів.
63. Регуляція синтезу ізопреноїдів.
64. Каротиноїди.
65. Флавоноїди.
66. Функції флавоноїдів в рослинному організмі.
67. Алкалоїди.
68. Біосинтез алкалоїдів.
69. Синтез непротеїногенних амінокислот.
70. Стельбени.
71. Таніни.
72. Сполуки, що входять до складу ефірних олій.
73. Фенольні сполуки.
74. Проламіни.
75. Антоціани.
76. Вторинні метаболіти – суберин і кутин.

## ЗАВДАННЯ

1. **Фотохімічна ефективність світла різної довжини хвилі.** При освітленні зеленої рослини світлом з довжиною хвилі 680 нм або 700 нм швидкість фотосинтезу, яка вимірюється за виділенням кисню, у першому випадку є вищою. Проте одночасне освітлення рослини світлом обох довжин хвиль забезпечує більш високу швидкість фотосинтезу, ніж освітлення світлом окремої довжини хвилі. Поясніть причину цього.
2. **Розрахунок балансу фотосинтезу.** В 1804 р. Теодор Соссюр показав, що сумарна маса кисню, який виділяється рослиною в процесі фотосинтезу, і синтезованої речовини в сухому вигляді більше маси поглинутого вуглекислого газу. Поясніть цей факт.
3. **Роль  $\text{H}_2\text{S}$  у деяких фотосинтезуючих бактерій.** У пурпурних сірчаних бактерій на світлі за присутності  $\text{H}_2\text{O}$  і  $^{14}\text{CO}_2$  може відбуватись фотосинтез. Але тільки якщо є  $\text{H}_2\text{S}$ , а кисень відсутній. В процесі фотосинтезу (швидкість якого вимірюють за утворенням  $^{14}\text{C}$ -глюкози)  $\text{H}_2\text{S}$  перетворюється на елементарну сірку, а кисень не виділяється. Яку роль відіграє перетворення  $\text{H}_2\text{S}$  на елементарну сірку? Чому не виділяється кисень?
4. **Зростання відновлювальної сили фотосистеми I за рахунок енергії світла.** При поглинанні фотосистемою I червоного світла з довжиною хвилі 700 нм стандартний потенціал відновлення її реакційного центру P700 змінюється від +0,40 до -1,2 В. Яка частка поглинутого світла запасується як відновлювальна сила?
5. **Потік електронів в фотосистемах I і II.** Передбачте, який чином інгібітор проходження електронів через феофітин буде впливати на переніс електронів через (а) фотосистему I і (б) фотосистему II. Поясніть свою відповідь.
6. **Обмежений синтез АТФ у темряві.** Якщо хлоропласти шпинату освітлювати за відсутності АТФ і фосфату, а потім додати АДФ і фосфат в темряві – протягом короткого проміжку часу спостерігається синтез АТФ. Поясніть результати цього експерименту.
7. **Механізм дії гербіциду діурону.** Якщо хлоропласти обробити таким гербіцидом, як діурон, виділення кисню і фотофосфорилування не буде відбуватись. Виділення кисню (але не фотофосфорилування) можна відновити, якщо додати будь-який зовнішній акцептор електронів, наприклад реагент Хілла. Як діє цей гербіцид, коли він винищує бур'яни? На які саме ланки метаболізму впливає діурон? Аргументуйте відповідь.
8. **Вплив вентуріцидину на перетворення кисню.** Вентуріцидин – потужний інгібітор АТФ-синтази; він взаємодіє з  $\text{CF}_0$ -компонентом ферменту і блокує проходження протонів через комплекс  $\text{CF}_0\text{CF}_1$ . Як вентуріцидин впливає на перетворення кисню в суспензії добре освітлених хлоропластів? Чи будуть відбуватись зміни, якщо експеримент будуть проводити за присутності роз'єднуючого агенту, такого як 2,4-динітрофенол? Посніть відповідь.

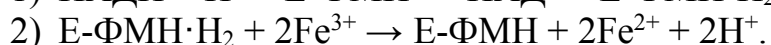


9. **Біоенергетика фотофосфорилювання.** Стаціонарні концентрації АТФ, АДФ і фосфату в ізольованих листках шпинату при повному освітленні і рН дорівнюють 120, 6 і 700 мкМ відповідно. а) Скільки необхідно вільної енергії для синтезу 1 моль АТФ за цих умов? б) Енергія для синтезу АТФ утворюється при переносі електронів в хлоропластах при освітленні. За якої мінімальної різниці потенціалів повинен відбуватись переніс пари електронів за цих умов для забезпечення синтезу АТФ?
10. **Енергія світла індукує окисно-відновлювальні реакції.** Припустимо, що гіпотетичний фотосинтезуючий мікроорганізм окислює  $\text{H}_2\text{S}$  і переносить електрони на  $\text{НАД}^+$ . Яка повинна бути довжина хвилі поглинутого світла, щоби його енергії вистачило на відщеплення електрона від  $\text{H}_2\text{S}$  і передачу його на  $\text{НАД}^+$  за стандартних умов? Ефективність фотохімічного процесу в даному випадку становить 100%, а стандартні відновлювальні потенціали для  $\text{H}_2\text{S}$  і  $\text{НАД}^+$  дорівнюють  $-243$  і  $-320$  мкМ відповідно.
11. **Константи рівноваги реакцій розщеплення води.** Кофермент  $\text{НАДФ}^+$  – кінцевий акцептор електронів в хлоропластах, що можна записати у вигляді рівняння реакції:
- $$2\text{H}_2\text{O} + 2\text{НАДФ}^+ \rightarrow 2\text{НАДФН} + 2\text{H}^+ + \text{O}_2$$
- Розрахуйте константи рівноваги цієї реакції при  $25^\circ\text{C}$ . За рахунок якої енергії відбувається ця реакція в хлоропластах?
12. **Енергетика фотоперетворень.** В процесі фотосинтезу у рослин утворення однієї молекули кисню потребує 8 квантів світла:
- $$2\text{H}_2\text{O} + 2\text{НАДФ}^+ + 8 \text{ фотонів} \rightarrow 2\text{НАДФН} + 2\text{H}^+ + \text{O}_2$$
- Розрахуйте для цієї реакції зміну вільної енергії, якщо довжина хвилі світла, що поглинається, 700 нм (червоне) і ефективність фотосинтетичного процесу 100%.
13. **Переніс електронів до реагенту Хілла.** Якщо до екстрактів хлоропластів шпинату додати фериціанід калію (реагент Хілла), а потім освітити ці препарати, то буде виділятися кисень відповідно до рівняння:
- $$2\text{H}_2\text{O} + 4\text{Fe}^{3+} \rightarrow \text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4 \text{Fe}^{2+}$$
- де  $\text{Fe}^{3+}$  - фериціанід,  $\text{Fe}^{2+}$  - фероціанід. Чи буде утворюватись в цій реакції  $\text{НАДФН}$ ? Поясніть відповідь.
14. **Як часто молекула хлорофілу поглинає фотон?** В листках шпинату хлорофіл ( $M_r = 892$ ) міститься у кількості 20 мкг/см<sup>2</sup>. Вдень за середньої освітленості 5,4 Дж/(см<sup>2</sup> · хв.) листки поглинають біля 50% сонячної енергії. Як часто одна молекула хлорофілу поглинає фотон? Розрахуйте частку молекул хлорофілу, які одночасно переходять у збуджений стан, якщо середній час життя збудженої молекули хлорофілу *in vivo* становить 1 нс.
15. **Вплив монохроматичного світла на потік електронів.** Ступінь окислення або відновлення переносника електронів при фотосинтетичному переносі електронів в деяких випадках можна визначити із спектрофотометричних даних. Коли хлоропласти освітлюють світлом з довжиною

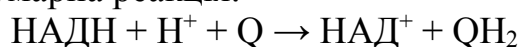
хвилі 700 нм, цитохром  $f$ , пластоціанін і пластохінон окислюються. Проте якщо освітлювати хлоропласти світлом з довжиною хвилі 680 нм, ці переносники електронів є відновленими. Поясніть цей факт.

16. **Функція циклічного фотофосфорилування.** Коли відношення концентрацій  $[\text{НАДФН}]/[\text{НАДФ}^+]$  в хлоропласті високе, відбувається в основному циклічне фотофосфорилування. Чи приймає участь кисень в циклічному фотофосфорилуванні? Чи утворюється НАДФН? Відповідь аргументуйте. Яка основна функція циклічного фотофосфорилування?

17. **Окисно-відновні реакції.** НАДН-дегідрогеназний комплекс мітохондріального дихального ланцюга каталізує наступні окисно-відновні реакції:



Сумарна реакція:



( $\text{Fe}^{2+}$  і  $\text{Fe}^{3+}$  - атоми заліза залізо-сірчаних комплексів, Q – убіхінон,  $\text{QH}_2$  – убіхінол, E – фермент).

Вкажіть для кожної із цих реакцій, які каталізуються НАДН-дегідрогеназним комплексом: а) донор електронів, б) акцептор електронів, в) спряжену окисно-відновну пару, г) відновник, д) окисник.

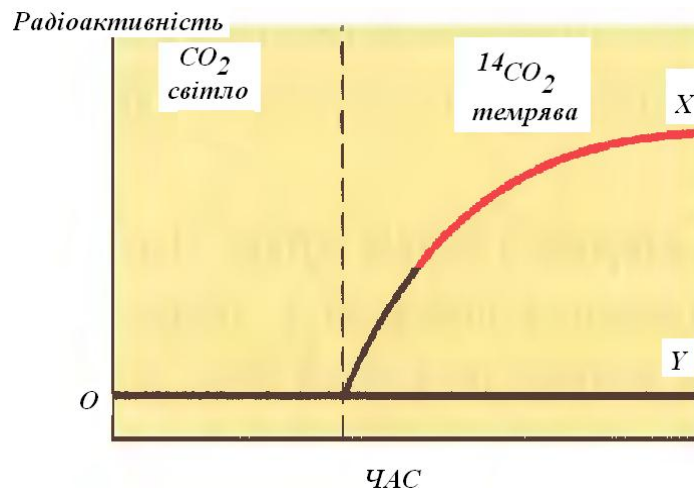
18. **Всі частини молекули убіхінону виконують певну функцію.** При переносі електронів по мітохондріальному дихальному ланцюгу тільки хінонова частина убіхінону піддається окисленню і відновленню, а бічний ізопреноїдний ланцюг залишається без змін. Яка роль цього ланцюга в процесах переносу електронів?

19. **При окисненні сукцинату акцептором електронів є не НАД<sup>+</sup>, а ФАД.** Для всіх дегідрогеназ, які приймають участь в процесах гліколізу і циклі Кребса, акцептором електронів є НАД<sup>+</sup>,  $E''(\text{НАД}^+/\text{НАДН}) = -0,32$  В. Єдине виключення – реакція, що каталізується сукцинатдегідрогеназою, де в якості акцептора електронів виступає ковалентно зв'язаний з нею ФАД в комплексі з ферментом,  $E''(\text{ФАД}/\text{ФАДН}_2) = 0,050$  В. Порівняйте  $E''$  для НАД<sup>+</sup>/НАДН і для ФАД/ФАДН<sub>2</sub> в комплексі з ферментом з стандартним відновним потенціалом спряженої пари фумарат/сукцинат ( $E'' = 0,031$  В). Поясніть, чому при дегідуванні сукцинату ФАД є кращим акцептором електронів порівняно з НАД<sup>+</sup>.

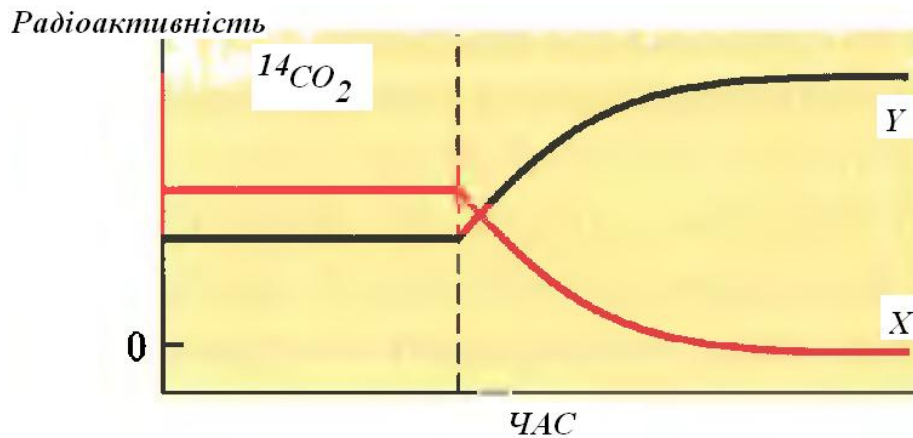
20. **Ступінь відновлення переносників електронів в дихальному ланцюзі.** Ступінь відновлення кожного із переносників електронів в дихальному ланцюзі мітохондрій визначається умовами, які існують в мітохондріях. Якщо НАДН і молекулярного кисню достатньо, ступінь відновлення переносників електронів знижується при переході електронів від субстрату на кисень. При блокуванні переносу електронів переносники, які в дихальному ланцюзі займають місце перед стадією блокування, стають більш відновленими, а ті, які знаходяться після стадії блокування, - більш окисленими. Вкажіть ступені окислення убіхінону, цитохромів  $b$ ,  $c_1$  і  $a+a_3$  для наступних випадків: а) достатньо НАДН і  $\text{O}_2$ , але доданий ціанід;

б) достатньо НАДН, але вичерпано запас  $O_2$ ; в) достатньо  $O_2$ , але вичерпано запас НАДН; г) достатньо НАДН і  $O_2$ .

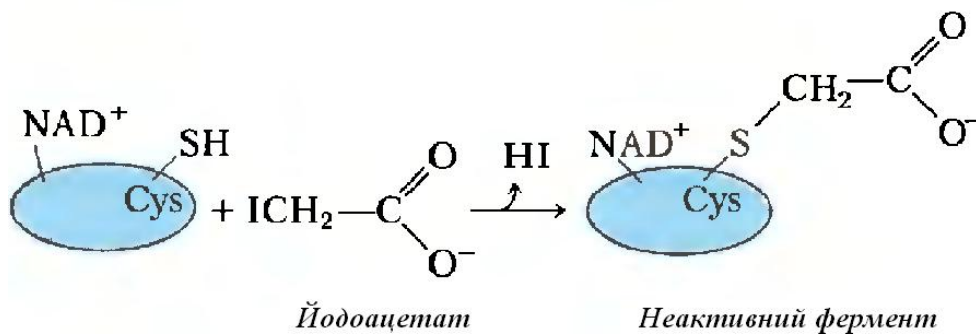
21. **Синтез АТФ регулюється концентрацією АДФ в клітинах.** Для синтезу АТФ шляхом окислювального фосфорилування потребує АДФ і фосфат, але швидкість синтезу залежить, головним чином, від концентрації АДФ в клітинах. Дайте аргументоване пояснення цьому факту.
22. **Часова шкала в регуляторних процесах в мітохондріях.** Порівняйте між собою проміжки часу, які необхідні для регуляції швидкості дихання, при (а) зростанні концентрації АДФ і (б) зниженні  $pO_2$ . Як можна пояснити ці відмінності?
23. **Переваги суперкомплексів при передачі електронів.** Є значна кількість доказів того, що мітохондріальні комплекси I, II, III і IV є частиною більш великого суперкомплексу. Які переваги може мати система, в якій всі чотири комплекси зібрані в єдиний суперкомплекс?
24. **Розділення метаболізму в органелах.** Які переваги дає рослинній клітині наявність різних органел, де відбуваються різні послідовні реакції, в яких разом використовуються спільні метаболіти?
25. **Стадії фотосинтезу.** Коли суспензію зелених водоростей освітлюють за відсутності  $CO_2$  і потім в темряві інкубують з  $^{14}CO_2$ ,  $^{14}CO_2$  за короткий час перетворюється на  $[^{14}C]$ глюкозу. Яке значення мають спостереження для розуміння процесів асиміляції  $CO_2$ ? Як це пов'язано зі світловими реакціями фотосинтезу? Чому перетворення  $^{14}CO_2$  на  $[^{14}C]$ глюкозу зупиняється через короткий проміжок часу?
26. **Визначення ключових інтермедіатів в асиміляції  $CO_2$ .** Кальвін та його колеги для вивчення фотосинтетичних реакцій асиміляції вуглецю використовували одноклітинну зелену водорість *Chlorella*. Вони інкубували  $^{14}CO_2$  з освітленою суспензією водоростей і спостерігали за часовою залежністю появи  $^{14}C$  у двох сполуках X і Y за різних умов. На основі аналізу реакцій циклу Кальвіна припустіть, які це сполуки X і Y.
- а) *Chlorella* росла при освітленні за присутності неміченого  $CO_2$ . Потім світло вимкнули і додали  $^{14}CO_2$  (вертикальна пунктирна лінія на графіку). За яких умов X була першою сполукою, яка ставала міченою; Y залишалась неміченою.



б) Клітини *Chlorella* вирощували за присутності  $^{14}\text{CO}_2$ . Клітини освітлювали до тих пір, поки не вичерпувались запаси  $^{14}\text{CO}_2$  (вертикальна пунктирна лінія на графіку). За цих умов X ставала міченою, але швидко втрачала свою радіоактивність, в той час як Y з часом ставала більш радіоактивною.



27. **Регуляція циклу Кальвіна.** Йодоацетат зворотно взаємодіє з вільними групами  $-\text{SH}$  залишків цистеїну в білках.



Які ферменти циклу Кальвіна інгібуються йодоацетатом? Поясніть, чому.

28. **Тіоредоксин в регуляції ферментів циклу Кальвіна.** Мотохаші з колегами використовували тіоредоксин в якості уловлювача для виявлення в рослинних екстрактах білків, які активуються тіоредоксином. Для цього вони синтезували модифікований тіоредоксин, в якому один із залишків цистеїну був замінений на серин. Поясніть, навіщо для експериментів була необхідна така модифікація.

29. **Порівняння відновлювального і окислювального пентозофосфатних шляхів.** У відновлювальному пентозофосфатному шляху утворюються лише деякі інтермедіати, які ідентичні тим, які є в окислювальному пентозофосфатному шляху. Яка роль кожного шляху в клітинах, де він відбувається?

30. **Фотодихання і мітохондріальне дихання.** Порівняйте цикл фотосинтетичного окислення вуглецю ( $\text{C}_2$ -цикл), який ще називається фотодиханням, з мітохондріальним диханням – рушійною силою синтезу АТФ. Чому назви обох процесів мають відношення до дихання? Де вони відбуваються в клітині та за яких умов? Який шлях потоку електронів в кожному випадку?

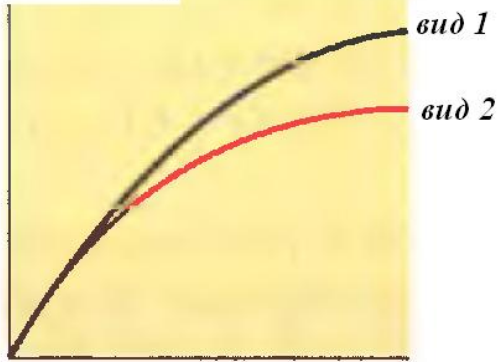
31. **Рубіско та склад атмосфери.** Толберт стверджував, що подвійна специфічність Рубіско для  $\text{CO}_2$  і  $\text{O}_2$  не просто виникла як наслідок еволюції ферменту за низького вмісту кисню. При цьому він припускав, що відношення карбоксилазної і оксигеназної активностей Рубіско є врегульованим, а тепер і підтримує відношення  $\text{CO}_2$  і  $\text{O}_2$  в атмосфері Землі. Обговоріть всі «за» і «проти» цієї гіпотези. Яким чином існування  $\text{C}_4$ -організмів витікає із цієї гіпотези?
32. **Роль седогептулозо-1,7-бісфосфатази.** Який вплив на клітину і на організм людини міг би мати дефект седогептулозо-1,7-бісфосфатази (а) в гепатоциті? (б) В листках зеленої рослини?
33. **Шлях асиміляції  $\text{CO}_2$  у кукурудзи.** Якщо рослини кукурудзи освітлювати за присутності  $^{14}\text{CO}_2$ , приблизно через секунду більше ніж 90% радіоактивності, яка включена в клітину, буде ідентифікуватись в положеннях  $\text{C-4}$  малату, аспартату і оксалоацетату. Тільки через 60 сек  $^{14}\text{C}$  з'явиться в 3-фосфогліцераті в положенні  $\text{C-1}$ . Поясніть, чому.
34. **Ідентифікація САМ-рослин.** Маючи  $^{14}\text{CO}_2$  і всі інструменти, звичайні для біохімічної дослідницької лабораторії, який би Ви поставили експеримент для визначення, чи є дана рослина типовою  $\text{C}_4$ - або САМ-рослиною?
35. **Хімія малатдегідрогенази.** Малатдегідрогеназа, ідентифікована в клітинах обкладки  $\text{C}_4$ -рослин і каталізує реакцію, яка має аналог в циклі трикарбонових кислот. Що це за реакції? Обґрунтуйте свою відповідь.
36. **Вартість зберігання глюкози у вигляді крохмалю.** Напишіть послідовність стадій та сумарну реакцію, необхідну для розрахунку «вартості» (в молекулах АТФ) перетворення цитозольного глюкозо-6-фосфату на крохмаль і назад в глюкозо-6-фосфат. Яку частку від максимального числа молекул АТФ, доступного при повному катаболізмі глюкозо-6-фосфату до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ , складає ця «вартість»?
37. **Неорганічна пірофосфатаза.** Фермент неорганічна пірофосфатаза каталізує багато біохімічних реакцій, в яких утворюється неорганічний пірофосфат; ці реакції є практично незворотними. Підтримуючи концентрацію  $\text{PP}_i$  на дуже низькому рівні, фермент «штовхає» цю реакцію в бік утворення  $\text{PP}_i$ . Синтез АДФ-глюкози в хлоропластах є однією із реакцій, які зсунуті таким механізмом в бік утворення АДФ-глюкози. Проте синтез УДФ-глюкози в цитозолі рослинної клітини, в результаті якого утворюється  $\text{PP}_i$ , *in vivo* є зворотним. Як можна пояснити протиріччя цих фактів?
38. **Регуляція синтезу крохмалю і сахарози.** Синтез сахарози відбувається в цитозолі, а синтез крохмалю – в стромі хлоропласта, проте ці два процеси складно збалансовані. Які фактори зсувають реакції в бік (а) синтезу крохмалю і (б) синтезу сахарози?
39. **Регуляція синтезу сахарози.** В регуляції синтезу сахарози із тріозофосфатів, які утворені в результаті фотосинтезу, ключові ролі відіграють 3-фосфогліцерат і  $\text{P}_i$ . Поясніть, чому про швидкість

фотосинтезу можна робити висновок за концентрацією цих двох регуляторів.

40. **Відмінності між C<sub>3</sub>- і C<sub>4</sub>-рослинами.** Рід рослин *Artiplex* включає декілька C<sub>3</sub>- і декілька C<sub>4</sub>-рослин. Користуючись графіками (вид 1 – чорна крива; вид 2 – червона крива) ідентифікуйте, яка із рослин є C<sub>3</sub>-рослиною, а яка C<sub>4</sub>-рослиною. Відповідь

1)

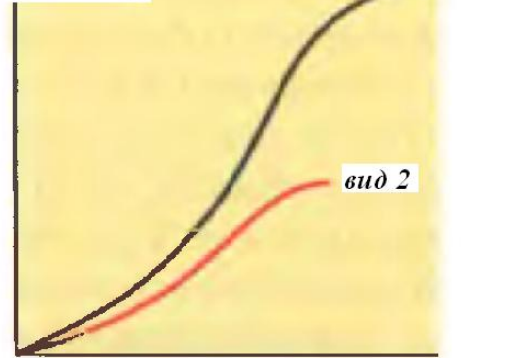
Поглинання CO<sub>2</sub>



Інтенсивність світла

2)

Поглинання CO<sub>2</sub>



Температура листка  
аргументуйте.

3)

Поглинання CO<sub>2</sub>



Концентрація CO<sub>2</sub>  
всередині клітин

41. **C<sub>4</sub>-шлях в одній клітині.** У типових C<sub>4</sub>-рослин початкове захоплення CO<sub>2</sub> відбувається в клітинах одного типу, а цикл Кальвіна – в інших. Вознесенська з колегами описали рослину *Bienertia cycloptera*, яка росте на ґрунтах слабкої засоленості в напівпустелях Центральної Азії. Рослина проявляє біохімічні властивості C<sub>4</sub>-рослини, але на відміну від типових C<sub>4</sub>-рослин реакції фіксації CO<sub>2</sub> не розділені між двома типами клітин.

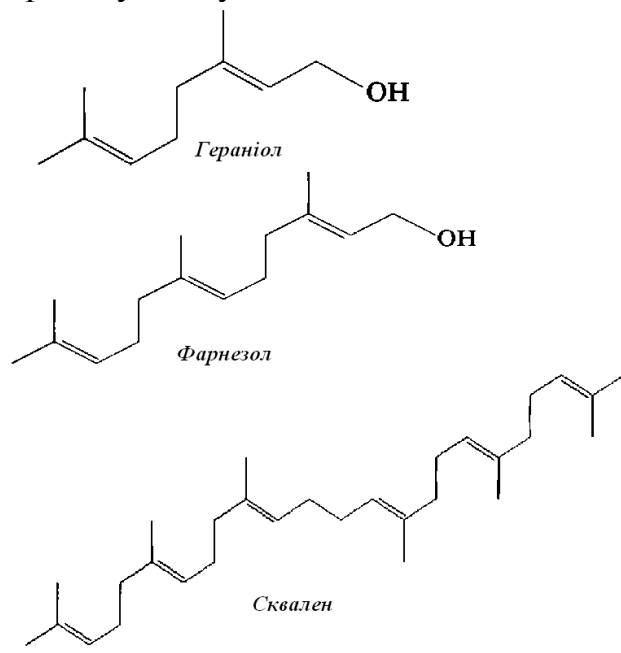


Фосфоенолпіруват-карбоксилаза і Рубіско присутні у цієї рослини в одній і тій же клітині. Проте під мікроскопом видно, що в клітині два типи хлоропластів, які локалізовані в різних її частинах. Один тип містить відносно мало гран (тилакоїдів) і розташований по периферії, а типові хлоропласти відділені від периферичних хлоропластів великими вакуолями. Через вакуолі проходять тонкі цитозольні мостики, які з'єднують периферичну і центральну цитозоль. Де можна очікувати знайти у цієї рослини (а) фосфоенолпіруват-карбоксилазу, (б) Рубіско, (в) гранули крохмалю? Поясніть відповіді на основі способу фіксації  $\text{CO}_2$  в цих  $\text{C}_4$ -клітинах.

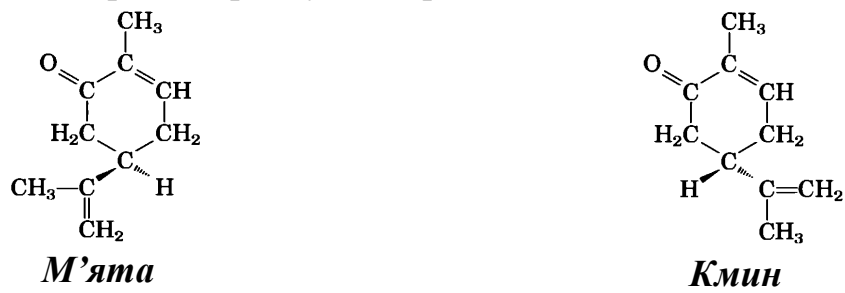
42. **Використання АТФ в корневих клубеньках бобових.** Бактерії, які знаходяться в корневих клубеньках гороху, використовують більш ніж 20% АТФ, який утворився у рослини. Поясніть, чому бактерії витрачають таку кількість АТФ.
43. **Вітамін С: чи відрізняється синтетичний вітамін С від натурального?** Деякі виробники збагачених на вітаміни харчових продуктів заявляють, що вітаміни, які отримані із природних джерел, є більш корисними для здоров'я порівняно із синтезованими штучним шляхом. Наприклад, вважається, що L-аскорбінова кислота (вітамін С) із плодів шипшини є кориснішою порівняно з чистою L-аскорбіновою кислотою, яка синтезована на хімічному виробництві. Чи будуть відрізнятися вітаміни із цих двох джерел? Чи може організм розрізнити вітаміни із різних джерел?
44. **Збереження солодкого смаку кукурудзи.** Солодкий смак зерен в свіжозібраних початках кукурудзи обумовлений високим вмістом в них цукру. Через декілька днів після збору кукурудза вже не така солодка, оскільки за один день зберігання біля 50% вільного цукру в зернах перетворюється на крохмаль. Щоби краще зберегти солодким смак свіжозібраної кукурудзи, очищені початки на декілька хвилин поміщають в киплячу воду («бланширують»), а потім охолоджують в холодній воді. Кукурудза, яка оброблена таким чином, і яку зберігають у замороженому вигляді, зберігає свій солодкий смак. В чому біологічний сенс побідної процедури?
45. **Фізичні властивості целюлози і глікогену.** Практично чиста целюлоза, отримана із волокон, які оточують насіння рослин роду *Gossypium* (бавовник), є міцною, волокнистою і повністю нерозчинною у воді речовиною. На відміну від целюлози глікоген, який виділений із м'язів

або печінки, легко диспергується в гарячій воді, утворюючи мутний розчин. Не дивлячись на відмінності у фізичних властивостях, обидві речовини побудовані із залишків D-глюкози, які поєднанні 1→4 зв'язками, і мають приблизно однакові молекулярні маси. Які особливості будови цих речовин пояснюють відмінності в їх фізичних властивостях? Яке біологічне значення мають ці особливості двох полісахаридів?

46. **Гентіобіоза.** Гентіобіоза (D-Глю(β1→6)D-Глю) – це дисахарид, який зустрічається у деяких рослинних глікозидах. Зобразіть структуру цієї сполуки. Чи є ця сполука відновлювальним цукром? Чи піддається ця речовина мутаротації?
47. **Швидкість росту бамбуку.** Стебла тропічної трави бамбуку за оптимальних умов можуть рости феноменально швидко – до 0,3 м/добу. Якщо прийняти, що стебла майже повністю складаються із целюлози, волокна якої орієнтовані в напрямку росту, яка кількість залишків цукру за 1 секунду приєднуються до целюлозного ланцюга, що росте, у ферментативній реакції за такої швидкості росту? Довжина кожного залишку D-глюкози в молекулі целюлози складає 0,5 нм.
48. **Ізопренова ланка в ізопреноїдах.** Гераніол, фарнезол і сквален називаються ізопреноїдами, оскільки вони складаються із п'ятиуглецевих ізопренових ланок. Для кожної сполуки позначте п'ятиуглецеву ділянку, яка вказує на ізопренову ланку.



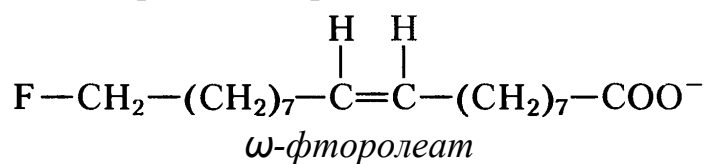
49. **Номенклатура стереоізомерів ліпідів.** Дві сполуки, які зображені нижче, є стереоізомерами карвону та відрізняються за властивостями.





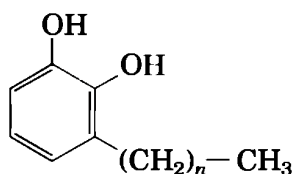
Речовина, яка зображена зліва, має запах м'яти, а справа – запах кмину. Назвіть ці речовини у відповідності до RS-номенклатури.

50. **Властивості воску.** Яка властивість воскової кутикули, яка вкриває листки рослин, робить ці листки водонепроникними?
51. **Каталітичне гідрування рослинних олій.** Каталітичне гідрування, яке використовується в харчовій промисловості, призводить до перетворення подвійних зв'язків жирних кислот на зв'язки  $-\text{CH}_2-\text{CH}_2-$ . Як ця зміна впливає на фізичні властивості олій?
52. **Метаболічні наслідки поглинання  $\omega$ -фторолеату.** Кущ *Dichapetatum toxicarium*, який росте в Сьєрра-Леоне, утворює  $\omega$ -фторолеат, який є дуже токсичним для теплокровних тварин.



Ця речовина використовувалась в якості отрути для стріл, а подрібнені плоди цієї рослини іноді використовують в якості отрути для щурів. Чому ця речовина така отруйна?

53. **Лікування висипки, яка викликана контактом з отруйним плющем.** Похідні катехолу з довгими ланцюгами алкільних груп, які містяться в отруйному плющі та отруйному дубі, викликають характерну висипку та свербіж. Для цієї сполуки  $\text{pK}_a=8$ .



Якщо людина випадково доторкнулась до отруйного плюща, то який із перерахованих нижче способів обробки ураженої ділянки шкіри слід застосувати і чому?

- а) промивання поверхні шкіри холодною водою;
- б) промивання поверхні шкіри розбавленим оцтом або лимонним соком;
- в) промивання поверхні шкіри водою з милом;
- г) промивання поверхні шкіри водою з милом і з бікарбонатом натрію (харчовою содою).

## ЛІТЕРАТУРА

1. Беляева Л. А. Биохимия растений: тексты лекций по разделу «Растительные вещества вторичного происхождения» для студентов биологического факультета. Гомель: ГГУ им. Ф.Скорины, 2009. 108 с.
2. Біохімія рослин: навч. посіб. для студ. вищ. навч. закл. / Л. О. Красільнікова, О. О. Авксентьева, В. В. Жмурко. Харків: Вид. група «Основа», 2007. 191 с.
3. Борисова Г. Г., Ермошин А. А., Малеева М. Г., Чукина Н. В. Основы биохимии вторичного обмена растений. Екатеринбург: Изд-во Урал. унта, 2014. 128 с.
4. Злобін Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин. Суми: ВТД «Університетська книга», 2004. 464 с.
5. Косаковская И. В. Стрессовые белки растений. Киев, 2008.
6. Кретович В. Л. Биохимия растений. Москва: Высш. шк., 1986. 503 с.
7. Кулаева О. Н. Белки теплового шока и устойчивость растений к стрессу. *Соросовский образовательный журнал*. 1997. № 2. С. 5–13.
8. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин. Київ: Вища школа, 1995. 503 с.
9. Нельсон Д., Кокс М. Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Москва: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. Т. 1. 694 с.; Т. 2. Москва: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. 636 с.; Москва: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2015. 448 с.
10. Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. Москва: Изд-во КДУ, 2007.
11. Физиология растений / Н. Д. Алехина, Ю. М. Балнокин, В. Ф. Гавриленко и др.; под ред. И. П. Ермакова. Москва: Издательский центр «Академия», 2005.
12. Филиппова Г. Г., Смолич И. И. Биохимия растений: метод. рекомендации к лабораторным занятиям, задания для самостоят. работы студентов. Минск: БГУ, 2004. 60 с.
13. Хелдт Г.-В. Биохимия растений. Москва: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. 471 с.
14. Якушкина Н. И., Бахтенко Е. Ю. Физиология растений. Москва: ВЛАДОС, 2005. 463 с.
15. Forreiter C. Molecular chaperones – holding and folding. *Progress in Botany*. 2006. Vol. 67. P. 315–342.

*ДЛЯ ПОДАТОК*

Навчальне видання

**КУЧМЕНКО О. Б.**

**БІОХІМІЯ РОСЛИН.  
МЕТАБОЛІЧНИЙ АТЛАС**  
(в схемах і таблицях)

*Навчально-методичний посібник*

Технічний редактор – І. П. Борис  
*Тираж виготовлено з оригінал-макета замовника.*

---

Підписано до друку 06.05.2020 р.	Формат 60x84/16	Папір офсетний
Гарнітура Times	Обл.-вид. арк. 1,68	Електронне вид.
Замовлення № 1399	Ум. друк. арк. 10,01	

---



Ніжинський державний університет  
імені Миколи Гоголя.  
м. Ніжин, вул. Воздвиженська, 3<sup>А</sup>  
(04631)7–19–72  
E-mail: [vidavn\\_ndu@ukr.net](mailto:vidavn_ndu@ukr.net)  
[www.ndu.edu.ua](http://www.ndu.edu.ua)

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи  
ДК № 2137 від 29.03.05 р.