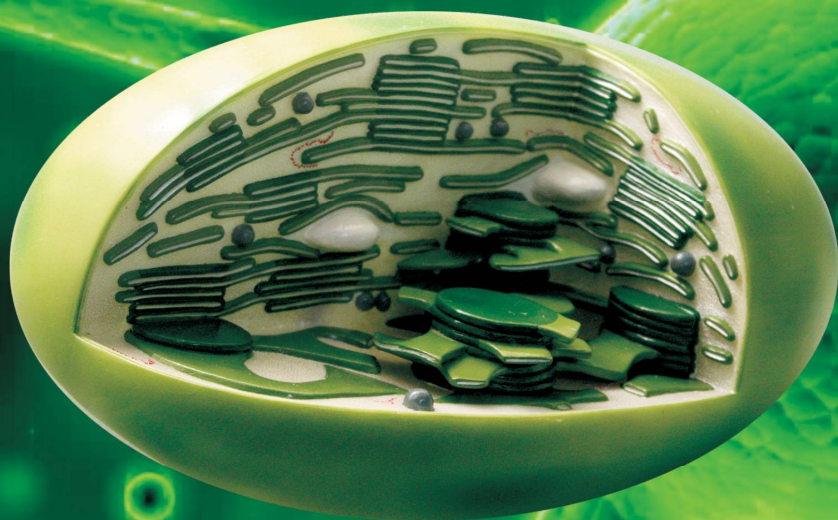


Бобоҷонова М.А., Нарзуллоев М.С.

ФОТОСИНТЕЗ



Душанбе, 2010 с.

**ҶУМҲУРИИ ТОҶИКИСТОН
ДОНИШГОҲИ МИЛЛИИ ТОҶИКИСТОН**

М.А. Бобочонова, М.С. Нарзуллоев

ФОТОСИНТЕЗ

*Эҳдо ба Соли маориф
ва фарҳанги техникӣ*

*Бо қарори Мушовараи
Вазорати маорифи Ҷумҳурии Тоҷикистон
ба сифати китоби дарсӣ барои донишҷӯёни ихтисосҳои био-
логияи муассисаҳои таълимии таҳсилоти олии
касбии ҶТ ба чоп тавсия карда шудааст.*

Душанбе, 2010 с.

ББК: 28.57

УДК: 581.1

Муқарризон:

Доктори илмҳои биология, профессор Эргашев А.Э.,
Доктори илмҳои биология, профессор Юлдошев Х.Ю.,
Доктори илмҳои биология, профессор Нўъмонов М.,
Доктори илмҳои биология, профессор Рахимов С.,
Доктори илмҳои биология, профессор Каримов М.

М.А. Бобочонова, М.С. Нарзуллоев

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

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

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

Китоб барои омўзгорон, аспирантон ва донишҷўёни таҳассусҳои биологии муассисаҳои таълимии таҳсилоти олии касбии Ҷумҳурии Тоҷикистон, алаҳусус ба мутахассисон ва аспирантону донишҷўёни соҳаҳои физиология ва биохимия тавсия карда мешавад.

ISBN 5-06-001-604-8 ©Донишгоҳи миллии Тоҷикистон

Нашриёти «Азия принт», 2010

БА ҶОИ САРСУҲАН

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

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

Қиммати дигари китобро дастовардҳои илмӣ дар асри ХХ дар соҳаи омӯзиши фотосинтез бадастовардашуда, яъне шарҳи кашфи роҳҳои ассимилятсияи фотосинтетикӣ CO_2 дар растаниҳо – сикли барқароршавандаи пентозофосфатии Калвин-Бессема-Бенсон (роҳи C_3 -фотосинтез), сикли Хэтч ва Слэк (роҳи C_4 -фотосинтез) ва фотосинтез аз рӯйи типӣ суккулентҳо (роҳи САМ тип фотосинтез), ташкил медиҳанд. Дар асоси шарҳи масъалаҳои мазкур асосҳои экологӣ ва таксономии паҳнша-вӣ растаниҳо дар табиат аз ҷиҳати илмӣ-методӣ хеле хуб нишон дода шудаанд.

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

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

Китоб бо маводи аёни хеле хуб оро дода шуда, нақшаҳо, диаграммаҳо, расмҳо ва ҷадвалҳои ҳангоми баёни мавод мавриди истифода қарордодашуда, аз худ намудани моҳияти прот-сесҳои мураккаби физиологӣ-биохимиявӣ ба фотосинтез бевосита ё бавосита алоқамандро осон мегардонад.

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

Китоб барои омўзгорон, аспирантон ва доираи васеи донишҷўёни муассисаҳои таълимии таҳсилоти олии касбии Ҷумҳурии Тоҷикистон аз рўйи ихтисосҳои биология, агрономия, ҳамчунин, таҳассусҳои ботаника, физиология, биохимия, биофизика ва генетикаи растаниҳо бешубҳа, чун яке аз сарчашмаҳои пурбаҳо ва асосии таълимӣ хизмат хоҳад кард.

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

МУҚАДДИМА

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

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

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

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

Фасли 1. АЗ ТАЪРИХИ ИНКИШОФИ ТАЪЛИМОТ ОИД БА ФОТОСИНТЕЗ

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

Ба гузаронидани тадқиқотҳои таҷрибавӣ дар соҳаи омӯзиши фотосинтез корҳои химикӣ англис Ч. Пристлӣ асос гузоштаанд. Ӯ соли 1771 муайян намудааст, ки ҳангоми дар як зарфи шишагин якҷоя нигоҳ доштани растани пудина ва шамъи гулхангирифта ва дар зарфи ду юм танҳо шамъи гулхангирифта, шамъи дар зарфи ду юм қарордошуда пас аз чанд муддат хомӯш гардида, шамъи дар зарфи як ум дар якҷоягӣ бо растанӣ гузошташуда ҳанӯз гулхан гирифта месӯзад, яъне растанӣ ҳавои бар асари сӯختани шамъ ифлосгардидаи таркиби зарфро аз нав тоза мекунад; ё худ, ҳангоми дар як вақт дар як зарфи шишагин нигоҳ доштани растанӣ ва ҳайвон (муш) ва дар зарфи дигар – танҳо ҳайвон (муш), ҳайвони дар зарфи ду юм алоҳида нигоҳдошташуда пас аз чанд вақт аз хуш меравад, ҳайвони дар зарфи як ум бо растанӣ якҷоя гузошташуда солим мемонад. Дар асоси ин таҷриба ва таҷрибаҳои дигари худ, Ч. Пристлӣ соли 1774 ба таври таҷрибавӣ қобиляти аз нав барқарор намудани ҳаворо аз ҷониби растаниҳо исбот менамояд. Пас аз як сол, беҳабар аз корҳои Ч. Пристлӣ, олим А.Л. Лавуазе оксигенро кашф намуда, онро номгузорӣ намудааст.

Соли 1776 химики швед К.В. Шееле таҷрибаҳои Ҷ. Пристлиро такрор намуда, натиҷаҳои мазмунан муқобил-ро ба даст меорад. Растаниҳо дар таҷрибаҳои Шееле баръ-акс, чун шамъи гулхангирифта ва ё ҳайвони дар зарфи шишагин танҳо гузошташуда ҳаворо барои нафаскашӣ ғайримӯътадил (ифлос) мегардонанд. Сабаби мазмуни муқобил доштани натиҷаҳои таҷрибаҳои Шееле ва Ҷ. Пристлиро духтури голландӣ Я. Ингенхауз шарҳ додааст. Ӯ муайян намудааст, ки ин ҳодиса бевосита ба таъсири равшанӣ алоқамандӣ дорад. Яъне, Ҷ. Пристлӣ таҷрибаҳои хешро дар равшанӣ ва Шееле дар торикӣ гузаронидаанд. Ҳамин тариқ, Я. Ингенхауз исбот менамояд, ки растаниҳои сабз оксигенро танҳо дар зери таъсири равшанӣ ҳудо мекунанд. Ҳангоми дар торикӣ қарор доштани узвҳои сабз (баргҳо ва пояи растаниҳои алафӣ) ва новобаста аз он ки узвҳои ғайрисабзи растанӣ (реша ва ё пояи растаниҳои дарахтӣ) дар торикӣ ё дар зери таъсири равшанӣ қарор доранд, онҳо чун организмҳои ҳайвонот ва одам оксигенро нафас мекашанд.

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

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

ҳаво, ҳамчунин аз ҳисоби оби тавассути реша ҷаббида-шуда низ зиёд мешавад. Яъне, об ҳам дар баробари CO_2 ҷузъи муҳими ғизои растанӣ ба шумор меравад.

Соли 1840 натиҷаҳои таҷрибаҳои Т. Сосюр аз ҷо-ниби агрохимии франсавӣ Ж.Б. Бусенго ба таври қатъӣ санҷида шуда, тасдиқи илмии худро пайдо кардаанд.

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

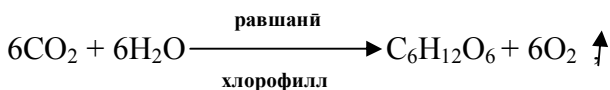
Доир ба омӯзиши масъалаи мавқеи равшанӣ дар фотосинтез дар асри XIX олимони амрикоӣ Ч.У. Дрепер (соли 1846), пас аз он Ю. Сакс ва В. Пфеллер тадқиқотҳои гузаронида, муайян намудаанд, ки фотосинтез бештар дар зерҳои таъсири равшанӣ Офтоб ба амал меояд. Дар ҳамон давра муайян карда шуд, ки хлорофилл дорои максимумҳои фурӯбарии рангҳои сурх ва кабудии нурҳои Офтоб мебошад. Дар асоси натиҷаҳои ниҳонии хеш онҳо ба хулоса омадаанд, ки протсеси фотосинтез ба қонуни ниғаҳдории энергия иттилоат намекунад ва равшанӣ бошад, ба барги сабз танҳо чун ангезандаи баҳаяҷонаӣ таъсир мерасонад. Олимон Ю.Р. Майер ва Г. Гелмголд (муаллифони қонуни ниғаҳдорӣ ва тақдими энергия) ба ин ақида муқобил баромада, ба таври назариявӣ исбот менамоянд, ки растаниҳои сабз энергияи равшанӣ Офтобро фурӯ бурда, онро ба энергияи химиявӣ табдил

медиханд. Яъне, фотосинтез ин протсеси табдилёбии энергияи равшанӣ ба энергияи бандҳои химиявӣ мебошад.

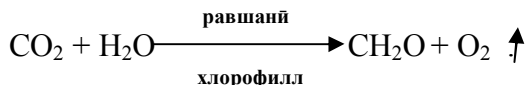
Лекин, натиҷаҳои эксперименталии тасдиқкунандаи ин гуфтаҳо ҳанӯз вучуд надоштанд. Чунин натиҷаҳои таҷрибавиро аввалин бор физиологӣ барҷастаи растани-ҳо, олимпиа рус К.А. Тимирязев ба даст овардааст. К.А. Тимирязев натиҷаҳои илмӣ оид ба ин масъала бадастовардаи худро соли 1875 дар рисолаи доктории хеш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

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

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

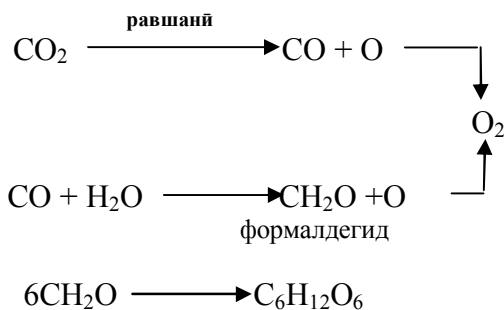


ё ин ки ба ҳисоби 1 моль CO_2 :



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

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

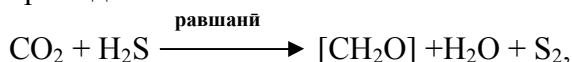


Дар асоси ин ақида, таҷзияи CO_2 дар рафти фотосинтез чун ҳолати ҳосилшавии қандҳо ва крахмал муайян карда шуда, аз худ намудани маҳсулоти мобайнии CO ё формалдегид аз ҷониби растаниҳо шарҳ дода шудааст. Мутаассифона, баъдтар муайян карда шуд, ки ҳар ду пайвастагӣ (формалдегид ва маҳсулоти мобайнии CO)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

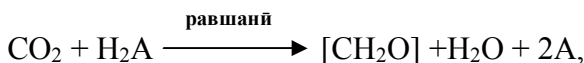
Соли 1893 олими бузурги рус (ихтисосманди соҳаи биохимия) А.Н. Бах исбот менамояд, ки захирашавии CO_2 дар

фотосинтез на ба чудошавии O_2 аз таркиби он, балки ба барқароршавии CO_2 (дар натиҷаи ба он пайваст шудани атомҳои гидроген) алоқаманд мебошад. O_2 бошад, аз таркиби об чудо мешавад.

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

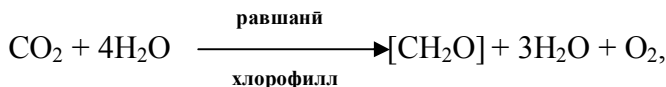


ё худ муодилаи мазқурро дар формулаи умумӣ чунин метавон ифода қард:

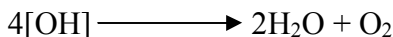
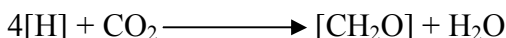
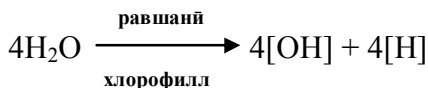


ки дар ин ҷо H_2A – модда (субстрат)-и оксидшаванда ва донори атомҳои гидроген ба шумор меравад. Ў пешниҳод намудааст, ки барои растаниҳои дараҷаи олий ва обсабзҳо H_2A ин H_2O ва $2A$ ин O_2 мебошад. Аз ин ҷо, ба сифати ҳодисаи аввалини химиявӣ дар фотосинтез гузаранда, таҷзияи молекулаи об то ба оксидкунанда $[OH]$ ва барқароркунанда $[H]$ баромад мекунад. Сипас, барқароркунандаи аввалин $[H]$ CO_2 -ро барқарор ва оксидкунандаи аввалин $[OH]$ дар реаксияе иштирок мекунад, ки он бо чудошавии O_2 ва азнавҳосилшавии мо-

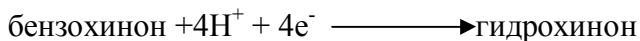
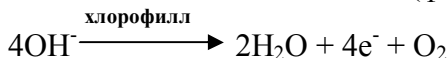
лекулаи об ба охир мерасад. Дар асоси пешниҳоди ван Нил, муодилаи умумии фотосинтез чунин ифода карда мешавад:



ин муодилаи умумӣ аз се давра иборат мебошад:



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

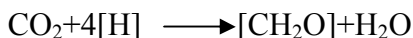
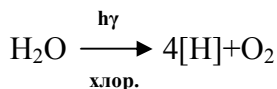


Натиҷаҳои таҷрибавие, ки дар фотосинтез аз таркиби H_2O ҳосил шудани O_2 -ро исбот менамоянд, соли 1941 дар як вақт дар собиқ Иттиҳоди Шӯравӣ аз ҷониби Виноградов ва дар Иёлоти Муттаҳидаи Амрико (ИМА) аз ҷониби Р.В. Тейс ба даст оварда шудаанд.

Ҳамин тариқ, муайян карда шудааст, ки дар фотосинтез оксигени молекулавӣ дар натиҷаи таҷзияи молекулаи об дар зери таъсири равшанӣ ва бо иштироки хлорофилл чудо мешавад.

Кашфи давраҳои равшанӣ ва торикии фотосинтез.

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



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

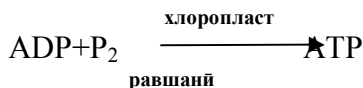
Чи тавре ки қайд карда шуд, мавҷудияти давраҳои равшанӣ ва торикии фотосинтез дар Россия аз ҷониби А.Л. Рихтер (соли 1914) ва дар ИМА аз ҷониби Р. Эмерсон ва У. Арнолд (солҳои 1932-1941) ба таври таҷрибавӣ тасдиқ шуда буд. Онҳо дар рафти гузаронидани таҷрибаҳои хеш аз равшании импульснок (равшании дорои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

давраи равшанӣ (реаксияҳои фотохимиявӣ)-и он бо суръати паст мегузаранд.

Нишондиҳандаи дигаре, ки мавҷудияти давраҳои равшанӣ ва торикии фотосинтезро исбот менамояд ин бузургии Q_{10} (коэффисенти ҳарорат) мебошад. Бузургии Q_{10} аз он шаҳодат медиҳад, ки ҳангоми то 10^0C баландшавии ҳарорат суръати реаксияҳо то чанд маротиба меафзояд. Барои реаксияҳои химиявӣ, аз ҷумла реаксияҳои энзима-тикӣ, бузургии Q_{10} натиҷаҳои аз 2 то 4-ро соҳиб мешавад.

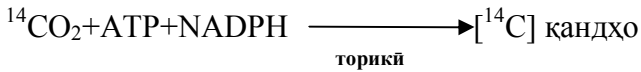
Барои реаксияҳои фотохимиявӣ, яъне, реаксияҳое, ки аз ҳарорат вобастагӣ надоранд, натиҷаи Q_{10} , одатан, ба 1 баробар аст. Барои шиддатнокии фотосинтез таҳти ҳароратҳои $15-25^0\text{C}$, бузургии Q_{10} ба 2,0-2,5 баробар аст. Ҳамин тариқ, шиддатнокии фотосинтез аз рӯи суръати амалӣ гардидани реаксияҳои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

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



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

строма

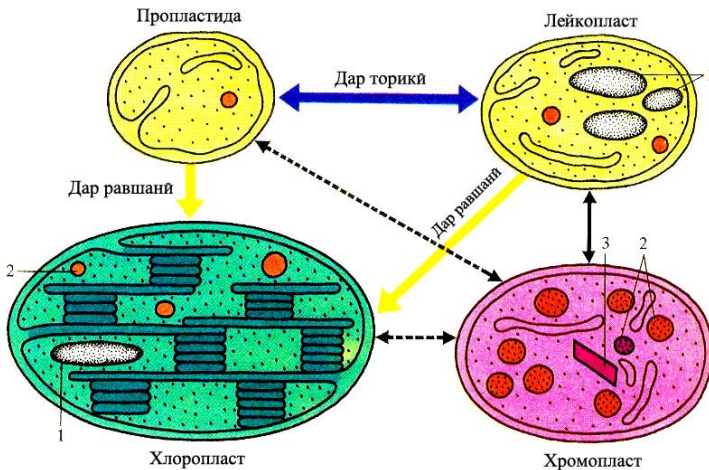


Ҳамин тариқ, дар асоси ин таҷрибаҳо ҳодисаи фотофосфорнокшавӣ кашф карда шуда, NADPH ва ATP маҳсулотҳои охирини давраи равшании фотосинтез дониста шудаанд. Ниҳоят, муайян карда шудааст, ки давраи равшании фотосинтез дар тилакоидҳо ва давраи торикии он дар строммаҳои хлоропласт мегузаранд.

Фасли 2. ПЛАСТИДАҲО

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

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

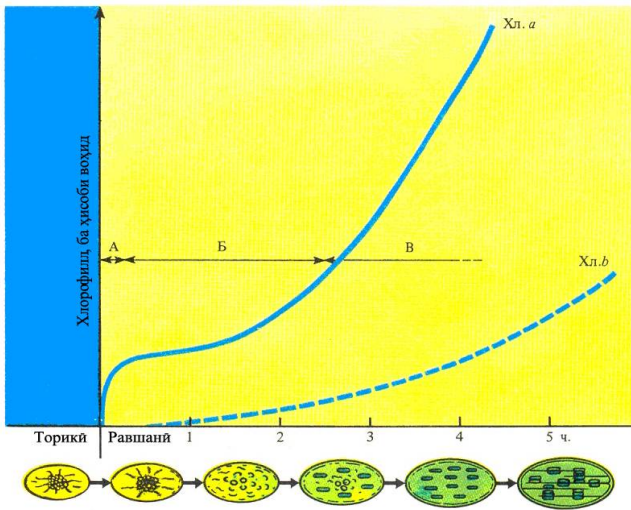


Расми 1. Биогенези хлоропластҳо ва алоқамандии тарафайни ҷузъиётҳои системаҳои пластидавӣ:

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

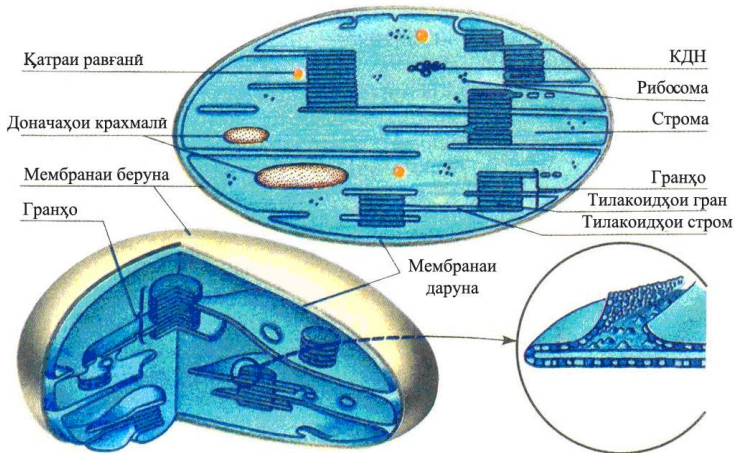
Этиопластҳо хангоми дар торикӣ парвариш ёфтани растаниҳо ба вучуд меоянд. Дар баробари ба растанӣ афкандани нури равшанӣ, этиопластҳо ба хлоропластҳо мубаддал мегарданд (расми 2). Дар натиҷа, сохторҳои дохилии пластида ба тағйиротҳои мураккаб дучор мегарданд.

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



Нақшаи дифференцировкаи этиопласти барғҳои нахӯд ба хлоропласт дар зери таъсири равшанӣ ва тағйирёбии миқдори хлоропластҳо дар протесси пайдошавии ранги сабзи барг:

A – фототрансформатсияи протохлорофиллид ба хлорофилли а; B – лағфазаи ҳосилшавии хлорофилл; V - давраи ба таври шиддатнок ҳосилшавии хлорофилл.



Расми 3. Сохти хлоропласт

Мембранаи дохилии хлоропласт муҳити дохилии он (строма)-ро пӯшонид, дар натиҷаи кашишхӯрӣ қатъ-гардиҳои зиёд (*тилакоидҳо*)-ро ҳосил намудааст. Баъзе тилакоидҳо шаклан ба тангача шабоҳат доранд, бинобар ин онҳоро «*тилакоидҳои грана*» номидаанд. Тӯдаи болои-хамхобидаи чунин тилакоидҳо *гранаро* ҳосил мекунанд. Тилакоидҳои гурӯҳи дигарро тилакоидҳои строма меноманд, ки онҳо ё гранҳои алоҳидаро байни ҳамдигар пайваст намудаанд ва ё ба таври озод ҷойгир шудаанд. Дар мембранаҳои тилакоидҳо пигментҳои сабз (хлорофил-лҳо), зард ё сурх (каротиноидҳо), ҷузъҳои таркибии редокс-занҷирҳо ва шаклҳои захирашудаи энергия ҷойгир шудаанд, ки онҳо дар фурӯбарии энергияи равшанӣ иштирок мекунанд. Системаҳои биохимиявии синтезкунанда ва табдилдиҳандаи ангиштовҳо дар стромаи хлоропласт-ҳо мавҷеъ гирифтаанд. Крахмал низ дар строма захира мешавад.

Хромопластҳо дар хубобча (везикула)-ҳои стромаи хлоропластҳо ҷойгир шудаанд. Аз ин рӯ, ранги меваҳои помидор, читан (ё олуча) ва дигар растаниҳо бевосита аз мавҷудияти ин типии пластидаҳо вобастагӣ дорад. Дар таркиби стромаи ҳамаи типҳои пластидаҳо молекулаи КДН мушоҳида шудааст.

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

Фасли 3. ПИГМЕНТҲОИ ПЛАСТИДАҲО

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

3.1. Хлорофиллҳо

Сохт ва таркиби атомии хлорофиллҳо. Хлорофилл аввалин маротиба аз ҷониби физиолог ва ботаники рус И.П. Бородин (соли 1883) дар шакли кристалл ба даст оварда шудааст. Баъдтар муайян карда мешавад, ки ин пайвастагӣ на молекулаи хлорофилл, балки шакли дигаргунгардидаи он: этилхлорофиллид мебошад. Биохимикҳои полшагӣ М. Ненский ва Л. Мархлевский (соли 1897) муайян намудаанд, ки асоси молекулаи хлорофиллро чун қисмати гемии молекулаи гемоглобин ҳалкаи порфиринӣ ташкил медиҳад. Ҳамин тавр, асоси сохтори якхела доштани пигментҳои растанию ҳайвот нишон дода шудааст.

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

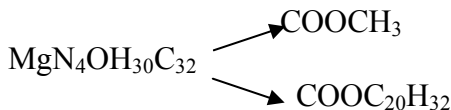
хлорофилли «а» - $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$;

хлорофилли «в» - $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$.

Солҳои 1930-1940 олими дигари немис (ихтисос-манди соҳаи биохимия) Г.Фишер формулаи сохтори молекулаи хлорофиллро пурра ошкор менамояд. Соли 1960 химикони

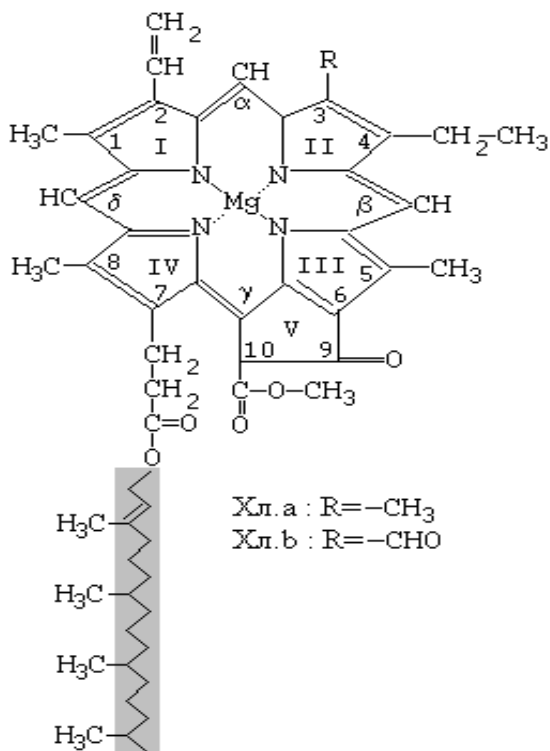
амрикой Р.Б. Вудворд ва М. Штрел молекулаи хлорофиллро ба таври сунъӣ синтез намудаанд.

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



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

Чор ҳалкаи пиролии молекулаи хлорофилл байни ҳамдигар ба воситаи пулчаҳои метинии α , β , γ ва δ бо ҳо-сил намудани ядрои порфиринӣ пайваст шудаанд. Атомҳои дар гӯшаҳои берунаи ҳалқаҳои тетрапиролӣ ҷойгир-шудаи карбонӣ тавассути рақамҳои 1, 2, 3, 10 ишора карда шудаанд. Атомҳои нитроген ба воситаи алоқаҳои координатсионии хеш ба атоми магний, ки дар қисмати марказии молекулаи хлорофилл ҷойгир шудааст, пайваст гардидаанд. Ҳамчунин, ба таркиби ядрои порфиринии молекулаи хлорофилл ҳалкаи циклопентанӣ дохил мешавад, ки бо рақами V ишора шудааст. Ин ҳалқа ба атомҳои карбонии дар гӯшаҳои берунаи он ҷойгир-шуда, боқимон-даи кислотаи кетопропионию гурӯҳи фаъоли карбонилӣ (ба атоми C₉) ва гурӯҳи карбоксиллии метили оксидшударо (ба атоми C₁₀) пайваст намудааст. Сохтори аз ҳалқаҳои тетрапиролӣ ва циклопентанӣ ҳосилшудаи молекулаи хлорофиллро – «*форбин*» меноманд. Занҷири паҳлӯгии ҳалкаи IV-уми пиролӣ дар худ пайвасти кислотаҳои пропионӣ ва спирти беҳади полиизопрении фитолӣ (C₂₀H₃₂OH)-ро мутаҳид гардонидаст. Ба атомҳои 1,3,5 ва 8-уми карбонии дар гӯшаҳои берунаи ҳалқаҳои пиролӣ ҷойгиршуда *гурӯҳҳои метилӣ* (CH₃), ба атоми 2-юм *гурӯҳи винилӣ* ва ба атоми 4-ум *гурӯҳи этилӣ* пайваст шудаанд.



Нақшаи 1. Формулаи сохтори молекулаи хлорофилли «а».

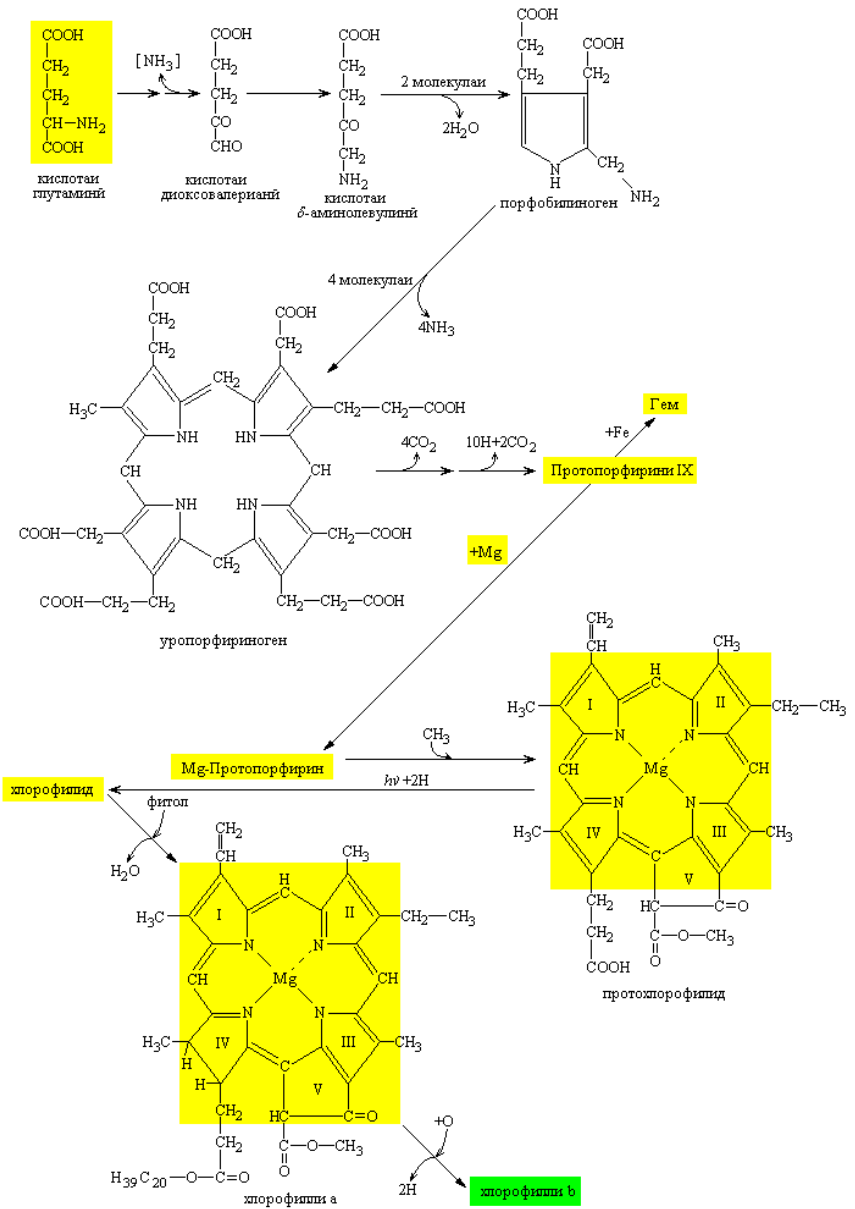
Халкаи порфиринӣ системае мебошад, ки дар худ 9 ҷуфт бандҳои як ва дучанда (18 бандҳои π-электронии дар онҳо пайдарҳам ҷойгиршуда)-ро дар бар мегирад. Хлорофилли «в» аз хлорофилли «а» бо он фарқ мекунад, ки ба атоми карбонии дар халкаи порфиринии он тахти рақами 3 омада, ба ҷойи гурӯҳи метилӣ (-CH₃) гурӯҳи формилӣ (-CHO) пайваस्त шудааст.

Сохти аз қисмати думчаи фитолӣ маҳрумгардидаи молекулаи хлорофиллро «хлорофиллид» меноманд. Ҳан-гоми дар молекулаи хлорофиллҳо ба протонҳо иваз шудани атоми Mg, аз онҳо *феофитинҳо* ҳосил мешаванд.

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

Биосинтези хлорофиллҳо. Моҳияти даври якуми биосинтези хлорофиллҳо дар растаниҳо таҳти нақшаи ҳосилшавии кислотаи аминокислотаи (КАЛ) аз кислотаи дикарбонӣ (C_5) ифода мегардад (расми 4). Яъне, кислотаи глутаминӣ пас аз 2 маротиба гидроксилнокшавӣ ба кислотаи 4,5-оксивалерианӣ мубаддал мегардад. Он минбаъд бо аланин ва ё дигар аминокислота ба реаксия дохил мешавад. Дар рафти амалӣ гардидани ин реаксия ба сифати кофермент пайваستاгии пиридоксалфосфат амал мекунад. Ин реаксия аз ҷониби ферменти КАЛ-трансаминаза танзим мегардад. Муайян карда шудааст, ки барои синтези КАЛ кислотаи α -кетаглутарӣ низ истифода мешавад.

Такрорёбиҳои навбатии ҳалқаи ҳосилшавии КАЛ боиси ба амал омадани пайваستاгии пироли – порфобилиноген мегарданд. Аз ҳисоби 4 ҳалқаи пиролии бо ин роҳ баамаломеда, минбаъд, уропорфириноген ҳосил мешавад. Сипас, уропорфириноген ба протопорфирини IX табдил меёбад. Роҳи минбаъдаи табдилёбии протопорфирин метавонад гуногун бошад. Масалан, ҳангоми дар муҳити реаксионӣ мавҷуд будани оҳан гем (пайваستاгии ба таркиби ситохромҳо, каталазаҳо, пероксидазаҳо ва гемоглобин дохилшаванда) ҳосил мешавад. Ҳангоми дар реаксияи табдилёбии минбаъдаи протопорфирин иштирок намуда-



Расми 4. Давраҳои асосии биосинтези хлорофиллҳо

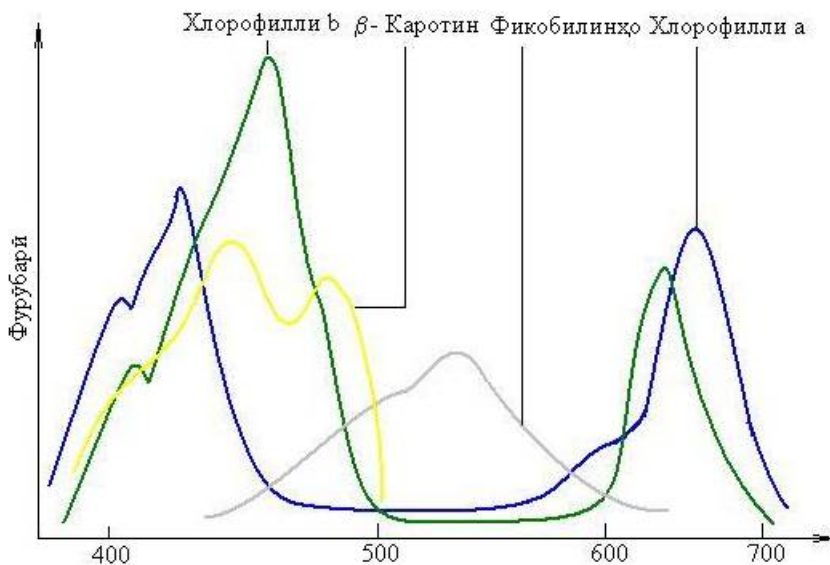
ни магний, гурӯҳи карбоксилии ба атоми таҳти рақами 10-омадаи карбонӣ пайваस्तшуда тавассути гурӯҳи метилии S-аденозил- α -метионин этирификатсия мешавад ва қисмати охирини ҳалқаи сиклопентани V-умро ишғол менамояд. Дар натиҷа хлорофиллид ҳосил мешавад. Ҳангоми муддати ҳамагӣ якчанд соғия дар зерӣ таъсири равшанӣ қарор доштан, протохлорофиллид дар натиҷаи гидрогеннок гардидани бандҳои дучандаи атомҳои 7 ва 8-уми карбонии ҳалқаи IV-уми пиролӣ ба хлорофиллиди «а» мубаддал мегардад. Дар мисоли растаниҳои дараҷаи паст ва баъзе намоёндагонии растаниҳои лучтухм хлорофиллид метавонад дар ториқӣ ҳосил шавад. Ҳосиятҳои спектралӣ хлорофиллид ва хлорофилли «а» якхелаанд.

Даври охирини ҳосилшавии хлорофилли «а» ин тавассути спирти фитолӣ этирификатсия гардидани он мебошад. Спирти фитолӣ чун пайвастагиҳои дигари поли-изопренӣ аз атсетил-CoA ва бо иштироки кислотаи мева-лонӣ ҳосил мешавад.

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

Ҳосиятҳои физикӣ ва химиявӣ хлорофиллҳо. Хлорофилли «а» дар ҳолати сахтӣ аз худ пайвастагии аморфии дорои ранги кабудӣ сиёҳчатобро мегузорад. Нуқтаи гудозиши хлорофилли «а» ба $117-120^{\circ}\text{C}$ баробар аст. Хлорофиллҳо дар маҳлулҳои эфири этилӣ, бензол, хлороформ, атсетон, спирти этилӣ нағз ҳал шуда, дар маҳлули эфири петролейнӣ суст ҳал мешаванд ва дар об тамоман ҳал намешаванд. Маҳлули хлорофилли «а» дар эфири этилӣ ранги кабудӣ сабзчатоб ва

маҳлули хлорофилли «в» ранги зарди сабзчатобро ҳосил мекунад. Дараҷаҳои максимуми фуруҷбарии хлорофиллҳо дар қисмати сурхи спектри равшанӣ дар ҳудуди 660-663 нм ва дар қисмати кабуд дар ҳудуди 428-430 нм меҳобанд (расми 5). Нишондиҳан-даҳои максимуми фуруҷбарии хлорофилли «в» дар қисмат-ҳои сурху кабудии спектри равшанӣ ба 642-644 ва 452-455нм баробар аст. Хлорофиллҳо дар маҷмӯъ рангҳои бунафш ва зарди равшанро нисбатан суст фуруҷ бурда, рангҳои сабзу инфрасурхро тамоман фуруҷ намебаранд.



Расми 5. Спектри фуруҷбарии пигментҳои пластидаҳо

Фуруҷбарии қисмати кабуду бунафши равшанӣ аз ҷониби хлорофиллҳо ба мавҷудияти системаи бандҳои конюгатӣ ва дучандаи дар ҳалқаи порфиринӣ ҷойгиршуда асоснок карда мешавад. Шиддатнокии аз ҳама баланди фуруҷбарии қисмати сурхи спектри равшанӣ ба гидрогеннок гардидани бандҳои дучандаи атомҳои C₇ ва C₈-уми ҳалқаи IV-уми пиролӣ (ин ҳолат ҳангоми табилёбии про-

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

Айнан ҳамин гуна шароитҳо боиси паст шудани шиддатнокии фурӯбарии қисматҳои зард ва сабзи спектри равшанӣ аз ҷониби молекулаи хлорофилл гаштаанд. Ҳан-гоми коркарди молекулаи хлорофилл тавассути кислота атоми магний ба протонҳо иваз шуда, дар натиҷа феофитин ҳосил мешавад. Феофитин дорои ранги бӯрии сабз бу-да, қисмати сурхи спектри равшаниро хеле суст фурӯ мебарад. Баръакс, дар натиҷаи гидролизи молекулаи хлорофилл дар зери таъсири ишқорҳо аз таркиби он кандашавии думҷаи фитолӣ ва спирти метилӣ ба амал омада, спектри фурӯбарии хлорофилл бетағйир мемонад. Бинобар ин, хлорофиллин ва хлорофилл хосиятҳои спектралӣ яхела доранд.

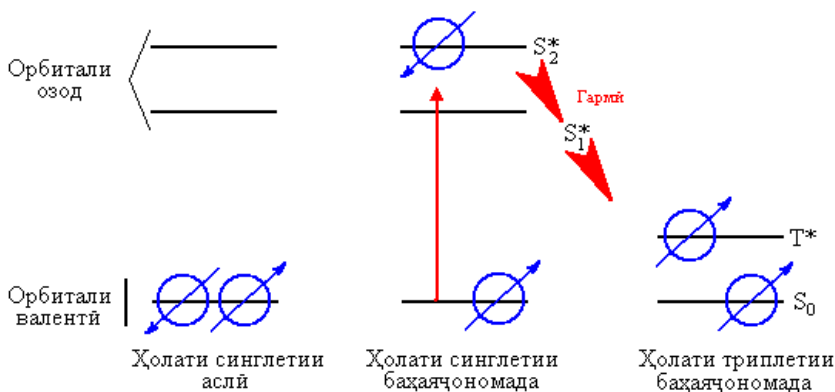
Ҳолати максимуми фурӯбарии спектралӣ молекулаи хлорофиллҳо аз табиати моддаи ҳалқунанда, таъсири мутақобилаи молекулаи хлорофилл бо ҷарбҳо, сафедаҳо ва ё молекулаҳои дигари хлорофиллӣ вобастагӣ дорад.

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

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

Маҳлули хлорофиллҳо, ҳамчунин, қобилияти фосфоресценсӣ низ доранд. Максимуми фосфоресценсияи хлорофиллҳо дар қисмати инфрасурхи спектри равшанӣ хобидааст.

Механизми протсесҳои флуоресценсия ва фосфоресценсия дар мисоли хлорофилл хуб омӯхта шудаанд. Ҳолатҳои нисбатан устувори атом ва молекулаҳо чун ҳолатҳои муайян карда шудаанд, ки ҳангоми ҷой доштани онҳо электронҳои валентнок дараҷаҳои энергетикӣ пастаринро ишғол намуда, аз рӯи Принсипи Паули (дар як орбита мавҷуд будани на зиёда аз ду электронҳои дорои спинҳои антипараллелӣ) ҷойгир шудаанд. Дар чунин ҳолат қарор доштани молекулаҳо ҳолати синглети асли (S_0) меноманд (расми 6).



Расми 6. Нақшаи дараҷаҳои энергетикӣ электронҳо дар молекулаи дар ҳолатҳои синглети асли (S_0) ва баҳаяҷономада қарордошта:

Тавзеҳ: ҳолатҳои синглети баҳаяҷономада (S_1^* ва S_2^*) – ду электрони тоқи дорои спинҳои муқобил; ҳолати триплети баҳаяҷон-омада (T^*) – ду электрони тоқи дорои спинҳои параллелӣ.

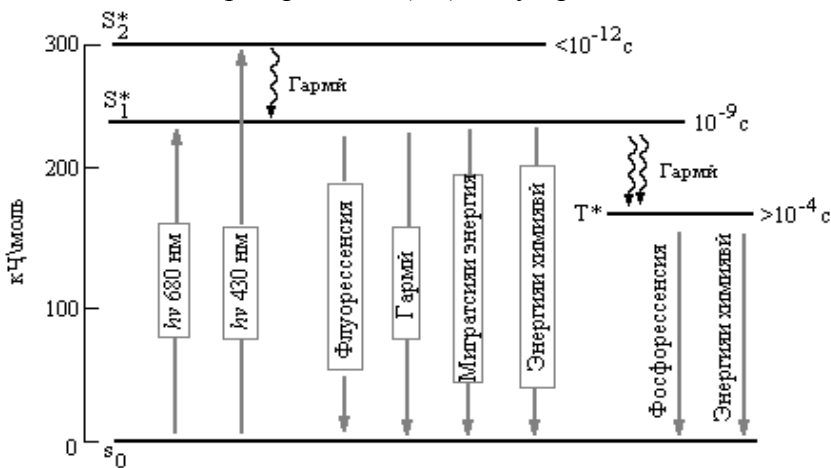
Ҳолати синглети асли ҳолатест, ки ҳангоми ҷой доштани он ҷамъи спинҳо (вектори лаҳзаҳои магнитӣ)-и ҳамаи электронҳои молекулаҳо ба сифр (0) баробар аст.

Вақте ки молекула кванти равшаниро фурӯ мебарад, дар натиҷа электронҳои он ба дараҷаҳои нисбатан баландтари орбиталии озод мегузаранд. Агар дар электрони бо ин роҳ фаъолгардида самти ҳаракати спин нигоҳ дошта шавад, он гоҳ молекула ба ҳолати синглети фаъол (S^*) мегузарад. Агар ҳангоми гузаштани электрон ба ҳолати нисбатан баланди ор-

биталӣ (энергетикӣ) спино он самти дигар гирад, он гоҳ чунин ҳолати фаъолгардии молекуларо ҳолати триплетӣ (T^*) меноманд.

Якбора аз ҳолати синглети аслӣ (S_0) ба ҳолати триплетӣ (T^*) гузаштани электрон ҳодисаи қариб имконпазир аст. Чунки барои рух додани ин ҳодиса бояд мав-қеъгирии спинҳо мусоидат намоянд. Ҳамин тавр, гузаштани электрон аз ҳолати синглети аслӣ (S_0) ба ҳолати нисбатан баланди орбиталӣ дар натиҷаи фуруҷбарии кванти равшанӣ ба хатти рости дар спектри фуруҷбарӣ ҳосил-шаванда мусоидат мекунад.

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



Расми 7. Ҳолати энергетикӣ молекулаи хлорофилл ва роҳҳои истифодабарии энергияи электронҳои баҳаҷҷономада
Тавзеҳ: Рақамҳо давомнокии ҳолати ба ҳаҷҷон омадани молекулаҳоро ифода мекунанд.

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

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

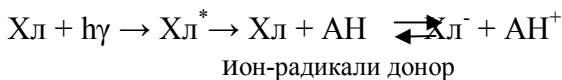
-роҳи дигари харчи энергияи равшани аз ҷониби молекулаи хлорофилл фурӯбурдашуда дар гузаштани электронҳо аз ҳолати синглетӣ (S_2^*) ба ҳолати триплетӣ (T^*) ифода мегардад. Чунин тарзи гузариши молекулаи хлорофилл аз дараҷаи баландтари энергетикӣ ба дараҷаи нисбатан пасттари энергетикӣ бо харчи энергия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

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

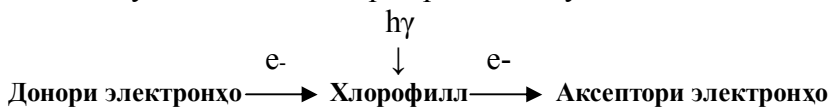
Соҳти дар протсеси эволюсионӣ интихобгардидаи молекулаи хлорофилл барои иҷро намудани нақши сенсализаторӣ хангоми гузаштани реаксияҳои фотохимиявӣ дар байни тамоми пигментҳои боқимонда пурра мутобиқат ме-

кунад. Ба таркиби он 18 π -электронҳои делокализатсияшуда (электронҳои, ки дар формулаи структурии молекулаи хлорофилл чун 18 аъзои ҳалқаи конюгатии бандҳои дучанда омаданд) дохил мешаванд. Онҳо ҳангоми фуруҷбарии кванти нурҳои равшанӣ ба молекулаи хлорофилл қобилияти ба осонӣ фаъолгардиро мебахшанд.

Ҳанӯз К.А. Тимирязев пешниҳод намуда буд, ки молекулаи хлорофилл қобилияти оксиду барқароршавиро зоҳир мекунад. Ҳамин тариқ, реаксияи дар зери таъсири равшанӣ барқароршавии молекулаи хлорофилл аввалин бор дар таҷрибаҳои А.А. Красновский (соли 1948) мушоҳида карда шудааст. Ӯ нишон додааст, ки молекулаи хлорофилли дар пиридин ҳалқардашуда дар шароитҳои анаэробӣ дар зери таъсири равшанӣ тавассути кислотаи аскорбинӣ барқарор мешавад. Дар натиҷа шаклҳои барқароршуда (сурх)-и молекулаи хлорофилл (шаклҳои дорой максимумҳои фуруҷбарии равшанӣ таҳти дарозии мавҷи 525 нм) ҳосил мегарданд:



Ин протсесс ҳангоми қатъ гардидани таъсири равшанӣ хусусияти баргардандагӣ зоҳир мекунад. Молекулаи хлорофилли дар зери таъсири равшанӣ барқарор-шуда метавонад акцепторҳои гуногуни электронҳоро барқарор гардонад. Айнан, дар ҳамон системаи модуль, ҳангоми ба он ҳамроҳ намудани акцептори электронҳо, хлорофилл дар зери таъсири равшанӣ чун сенсабилизатор баромад мекунад:



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

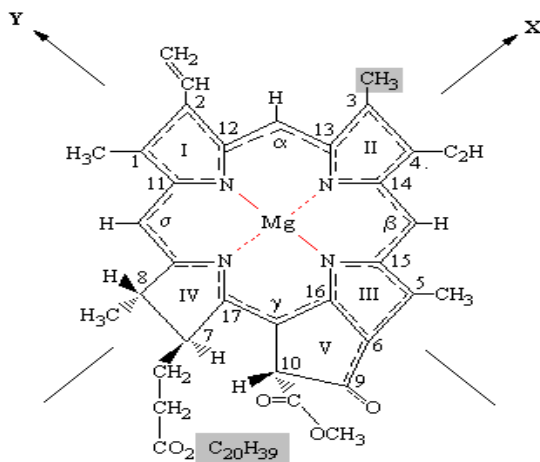
Аз ин гуфтаҳо чунин бармеояд, ки молекулаи хлорофилл, бинобар доштани хусусиятҳои хоси сохторӣ ва физико-химиявӣ, се вазифаи муҳимро иҷро мекунад:

- 1) ба таври интихобӣ фуру бурдани равшанӣ;
- 2) захира намудани энергияи равшании фурубурда дар шакли электронҳои фаългардида;
- 3) табдили фотохимиявии энергияи дар шакли электронҳои фаългардида захирашуда ба энергияи химиявии пайвастагҳои дар зерӣ таъсири равшанӣ оксидшуда ва барқароршуда;

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

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

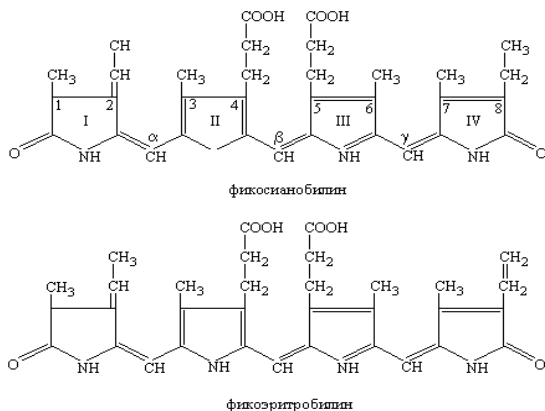
Намояндагони аз ҳама паҳншудатарини фикоби-линҳо фикозитробилин ва фикосианобилин мебошанд. Фикозитробилин, одатан, ба миқдорҳои зиёд ба таркиби обсабҳои сурх дохил шуда, ба онҳо ранги хоса мебахшад. Фикосианобилин бештар дар таркиби обсабҳои кабуду сабз ҳосил мешавад.



Расми 8. Ташақули фазои молекулаи хлорофилли *b*

3.2. Фикобилинҳо

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



Фикобилинҳо пайвастагиҳои тетраполии дорои занҷири кушода ва системаҳои конюгатии бандҳои ду ва якчанда мебошанд. Дар таркиби молекулаи онҳо атоми магний ва думчаи фитолӣ мушоҳида карда намешавад. Дар молекулаи фикобилинҳо ҳалқаҳои I ва IV-уми пироли ба худ яктоғӣ гурӯҳҳои карбонилро пайваस्त намудаанд. Ба таркиби ҳалқаҳои пиролии молекулаи фикобилинҳо радикалҳои зерин дохил шудаанд: 4 радикалҳои метилӣ (гурӯҳҳои метилии ба атомҳои C₁, C₃, C₆ ва C₇ павастшуда), радикали винилӣ (ба атоми C₂ пайваस्तшуда), радикали этилӣ (ба атоми C₈ пайваस्तшуда) ва ду боқимондаҳои кислотаи пропионӣ (ба атомҳои C₄, C₅ пайваस्तшуда).

Фикобилинҳо гурӯҳҳои хромофории фикобилипротеинҳо (сафедаҳои глобулинӣ) ба шумор мераванд. Фикобилинҳо ба се гурӯҳи асосӣ ҷудо мешаванд: 1) фикозэритринҳо-сафедаҳои сурхи дорои максимумҳои фурӯбарии 498-568нм; 2) фикосианҳо-сафедаҳои кабуду осмонранги дорои максимумҳои фурӯбарии 595-630нм; 3) аллофико-сианинҳо - сафедаҳои кабудӣ дорои максимумҳои фурӯбарии 585-685нм. Тамоми ин хромопротеинҳо қобилияти флуоресценсионӣ (нурафканӣ)-ро таҳти дарозии мавҷи 585-578нм зоҳир мекунанд.

Фикобилинҳо дар об нағз ҳал шуда, дар фикобилисомаҳо (грануллаҳои дар сатҳи берунаи ламеллаҳои фотосинтезкунанда ҷойгиршуда)-и ҳуҷайраи обсабзҳо ҳал намешаванд.

Аҳамияти фикобилинҳо. Максимуми фурӯбарии фикобилинҳо дар байни ду максимуми фурӯбарии молекулаи хлорофилл (дар қисматҳои зарди сурхчатоб ва зарди сабзчатоби спектри равшанӣ) ҳобидааст. Барои дуруст дарк кардани мазмуни чунин мавқеъгирии максимуми фурӯбарии фикобилинҳо зарур аст, ки хосиятҳои оптикӣ оби муқаррариро ёдовар шавем. Муайян карда шудааст, ки об пеш аз ҳама нурҳои дарозмавҷи қисми аёншавандаи спектри равшанӣро фурӯ мебарад. Дар баҳру укёнусҳо нурҳои сурхи равшанӣ дар жарфо

(чуқурӣ)-ҳои беш аз 34м, нурҳои зард дар жарфо (чуқурӣ)-ҳои беш аз 177м, нурҳои сабз дар жарфо (чуқурӣ)-ҳои беш аз 322м ва дар охир, нурҳои кабуд ва бунафши спектри равшанӣ, дар жарфо (чуқурӣ)-ҳои беш аз 500м нопадид мегарданд. Дар асоси ҷой доштани чунин тағйирёбии сифатии нурҳои равшанӣ дар баҳру уқёнусҳо, обсабзҳо бо тартиби зайл паҳн шудаанд: дар қисмати болоии об обсабзҳои сабз, поёнтар аз онҳо обсабзҳои кабуду сабз ва пас аз онҳо обсабзҳои сурх ҷойгир шудаанд. Ҷойгиршавии обсабзҳоро аз рӯи чунин хусусият В.Т.Энгелман ҳодисаи «*мутобикшавии хроматикии комплементарнок*» номидааст. Ӯ дар асоси мушоҳидаҳои хеш (солҳои 1881-1884) муайян намудааст, ки шиддатнокии захиракунии CO_2 аз ҷониби об-сабзҳои дорои рангҳои ҳархела бевосита ба максимумҳои фурубарии системаи пигментии онҳо алоқамандӣ дорад. Олими рус Н.М. Гайдуков (соли 1903) ба таври таҷрибавӣ (эксперименталӣ) нишон додааст, ки ҳангоми дар зерӣ таъсири қисмҳои гуногуни аёншавандаи спектри равшанӣ нигоҳ доштан ва ё парвариш намудани обсабзҳои кабуду сабз (*Oscillaria sancta*) тани онҳо ранги комплементарӣ (иловагӣ)-ро ҳосил мекунад. Дар ҳолати ба онҳо бо қисмати сабзи спектри равшанӣ таъсир расондан, ранги обсабз ба ранги зарди сурхчатоб иваз мешавад. Дар натиҷаи таъсир намудан бо қисмати сурхи спектри равшанӣ ранги обсабз сабз мегардад. Дар давраи ҳозира муайян карда шудааст, ки тағйирёбии ранги ҳучайраҳои обсабзҳо аз ҳолати тағйирёбии синтези фикобилинҳо (пигментҳои дар рафти фотосинтез иштироккунанда) вобастагӣ дорад. Ҳамин тариқ, фикобилинҳо дар таркиби ҳучайраҳои об-сабзҳо пигментҳои иловагӣ мебошанд, ки вазифаи хлорофилли «в» (вазифаи маҷмӯаи чамъкунандаи энергияи равшанӣ)-ро иҷро мекунанд. Тақрибан 90%-и энергияи равшанӣ аз ҷониби фикобилинҳо фурубурда ба хлорофилли «а» пешкаш карда мешавад. Ҳодисаи мутобикшавии хроматикии комплементарнок ба тамоми намудҳои обсабзҳои кабуду сабз ва сурх хос мебошад. Дар мисоли аксари намудҳои ин обсабзҳо муто-

биқшавӣ ба тағйир-ёбандагии таркиби спектри равшанӣ бево-сита аз тағйир-ёбиҳои миқдорӣ ва таркибии хлорофилли «а» вобастагӣ дорад.

Дар таркиби обсабзҳо ба ғайр аз фикобилинҳои дар протсеси фотосинтез иштироккунанда ҳамчунин фикоби-линҳои низ мавҷуд мебошанд, ки дар протсеси фотосинтез иштирок намекунад; масалан, фитохром пайвастагӣ мебо-шад, ки чун фоторетсептор муайян карда шуда, рангҳои сурх ва сурху зарди қисми аёншавандаи спектри равшанӣро фуру мебарад. Фитохром дар ҳуҷайраи обсабзҳо вазифаи танзим-кунандаро иҷро мекунад.

3.3. Каротиноидҳо

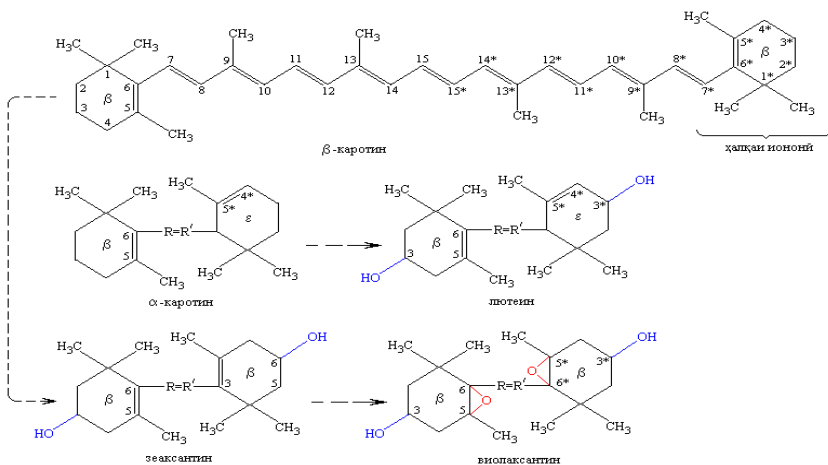
Каротиноидҳо пигментҳои ранга (зард, норинҷӣ ва сурх)-и хлоропластҳои ҳуҷайраҳои растаниҳо мебошанд. Онҳо ба таркиби пластидаҳои ҳуҷайраҳои узв ва ё сохторҳои ғайрисабзи организми растанӣ (масалан, ба таркиби решама-ваи сабзӣ) дохил мешаванд. Бинобар дар таркиби барги сабз мавҷуд будани миқдори зиёди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

Сохт ва хусусиятҳои каротиноидҳо. Таркиби воҳиди (элементарӣ)-и каротиноидҳоро Вилштеттер муайян намуда-аст. Солҳои 1920-1930 сохти пигментҳои асосии гурӯҳи каро-тиноидҳо кашф гардидааст. Соли 1950 дар лабораторияи П. Каррера каротиноидҳо ба таври сунӣ синтез карда шудаанд.

Ба каротиноидҳо се гурӯҳи пигментҳои мансуб мебошанд: 1) каротинҳо ($C_{40}H_{56}$) - *пигментҳои норинҷӣ ва сурх*; 2) ксантофиллҳо ($C_{40}H_{56}O_4$) - *пигментҳои зард*; 3) кислотаҳои каротиноидӣ - маҳсулоти дар рафти оксидшавии каротиноидҳо ҳосилшуда ва дорои занҷири карбонии нисбатан кӯтоҳи гурӯҳи карбоксилӣ, масалан: $C_{40}H_{56}O_4$ – кросетин, пайвастиҳои дорои гурӯҳи функционалии $-COO$.

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

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



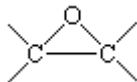
Расми 9. Формулаҳои сохтории каротиноидҳо ва пайдарҳамии тағйирёбии онҳо

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

β -каротин дорои ду ҳалқаи β -ионӣ (ҳалқаҳое, ки дар онҳо банди дучанда дар байни атомҳои C_5 ва C_6 ҷойгир шудаанд) мебошад. Дар натиҷаи гидролизи β -каротин дар қисмати банди дучандаи марказӣ ду молекулаи витамини А (ретинол) ҳосил мешавад.

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

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



дар молекулаи зеаксантин боиси ҳосилшавии виолаксантин мегардад. Фаҳмиши «виолаксантин» мазмуни ҷудошавии ин пайвастагиро аз таркиби гулбаргҳои гули *Viola tricolor* – чашмакони Анюта ифода мекунад. Зеаксантин аввалин бор аз таркиби дони ҷуворимаққа *Zea mays* ба даст оварда шудааст. Лютеин бошад, калимаи латинии *luteus* – зардро ифода мекунад. Худи лютеин дар таркиби зардии тухми паррандаҳо бештар мавҷуд аст. Ба изомери нисбатан оксидшудаи лютеин *фукоксантин* $C_{40}H_{60}O_6$ – ксантофили асосии обсабзҳо дохил мешавад. Каротиноидҳои асосии пластидаҳои растаниҳои дараҷаи олій ва об-сабзҳо *\beta*-каротин, лютеин, виолаксантин ва неоксантин доништа шудаанд. Синтези каротиноидҳо аз асетил СоА оғоз гардида, ба воситаи кислотаи мевалонӣ, геранилгеранилпирофосфат то ликопин, ки асосгузори тамоми каротиноидҳои боқимонда мебошад, ба амал меояд. Синтези каротиноидҳо дар ториқӣ мегузарад. Лекин, дар зери таъсири

равшанӣ шиддатнокии синтези онҳо баланд мегардад. Спектри фуруӯбарии каротиноидҳо бо ду хатти дар рангҳои бунафшу кабуд ва кабуд (аз 400 то 500нм) мавҷудбуда асоснок мегардад. Микдор ва ҳолати максимум-ҳои фуруӯбарии онҳо аз рӯйи системаҳои конюгатии банд-ҳои дучанда муайян карда мешаванд. Дар натиҷаи зиёдшавии микдори чунин бандҳо максимуми фуруӯбарӣ бо қисмати дарозмавҷи равшанӣ омехта мешавад.

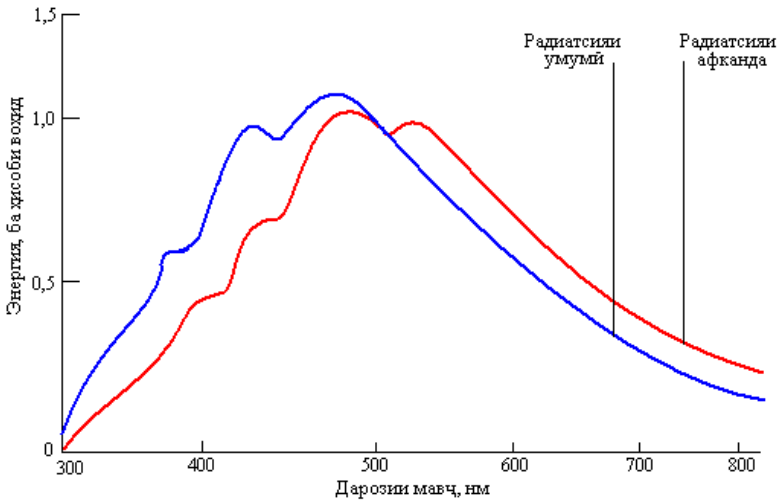
Каротиноидҳо чун хлорофиллҳо бо сафедаҳо ва чарбҳои мембранаҳои фотосинтетикӣ ба таври ковалентӣ пайваस्त нестанд.

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

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

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

Дар шароитҳои табиӣ чамъи умумии нурҳои радиатсионии Офтоб аз чараёнҳои нурҳои радиатсионии рост (ба таври амудӣ) ба сатҳи Замин паҳншаванда ва аз чараёни нурҳои дар атмосфера (фазои коинот) афканда иборат



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

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

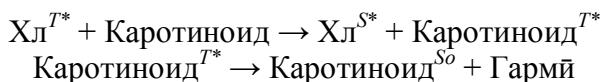
Ҳангоми пастшавӣ ва ё қатъ гардидани афкандагии нурҳои радиатсионии Офтоб ба Замин (дар рӯзҳои абрнок) ҳиссаи афкандагии нурҳои қисмати кабуду бунафши спектри

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

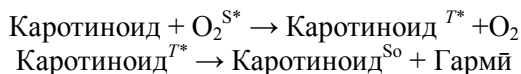
Вазифаи дигари каротиноидҳо ин вазифаи муҳофизатӣ мебошад. Натиҷаҳои таҷрибавии тавассути каротиноидҳо аз таҷзияшавӣ дар зерҳои таъсири энергияи равшанӣ муҳофизат намудани молекулаи хлорофиллро аввалин бор Д.И. Ивановский (соли 1913) ба даст овардааст. Д.И. Ивановский дар таҷрибаҳои хеш аз маҳлулҳои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

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

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

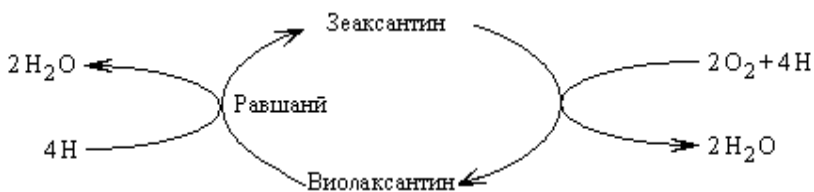


Ҳамчунин, каротиноидҳо бо молекулаи фаъолгардидаи оксиген низ таъсири мутақобила доранд, чунки оксигени фаъолгардида метавонад бо роҳҳои ғайримахсус аксарияти пайваस्ताгиҳои органикиро оксид гардонад. Каротиноидҳо бошанд, ба оксиген таъсир намуда, онро ба ҳолати асли бармегардонанд:



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

Мисоли чунин шакли табдилёбии каротиноидҳо ҳалқаи виолаксантинӣ ба шумор меравад:



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

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

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

Каротиноидҳо ранги гулбаргҳо ва меваҳои баъзе растаниҳоро муайян мекунанд. Ҳосилаҳои каротиноидҳо *витамини А* ва *ксантоксин* доништа шудаанд, ки чун туршии абсизинӣ (ТАБ) ва моддаҳои дигари фаъоли био-логӣ таъсир мерасонанд. Хромопротеин ва родопсини дар таркиби баъзе намояндагони бактерияҳои галофиллӣ мавҷудбуда дар баробари фуруӯ бурдани равшанӣ чун насосҳои ионҳои H^+ фаъолият мекунанд. Гуруҳи хромофориҳои бактериородопсин *ретинал* (*шакли алдегидии витамини А*) мебошад. Бактериородопсин ба родопсини анализаторҳои узвҳои босираи ҳайвонот шабоҳат дорад.

4. ДАВРАҲОИ РАВШАНИЌ ВА ТОРИКИИ ФОТОСИНТЕЗ

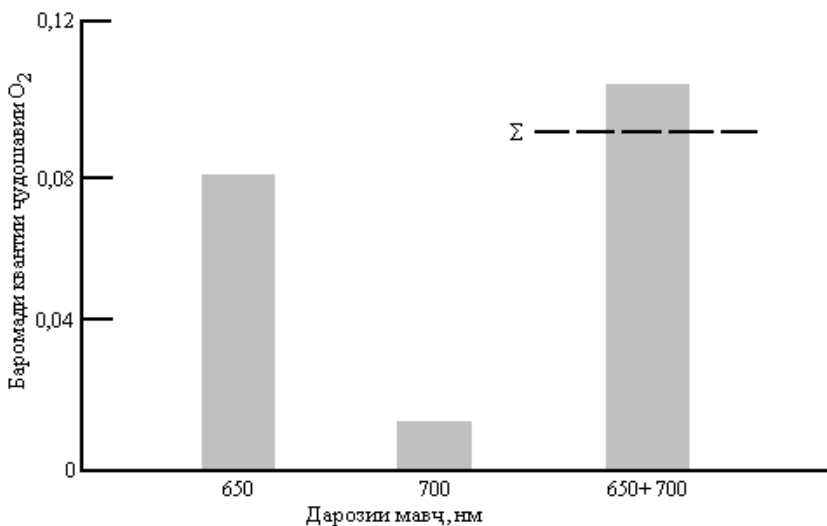
4.1. Давраи равшании фотосинтез

Фотифосфорнокшавӣ. Дар давраи равшании фотосинтез нурҳои офтоб аз ҷониби хлорофилли «а» ва дар иштироки пигментҳои иловагӣ (хлорофилли «в», кароти-ноидҳо, фикобилинҳо) фуру бурда мешаванд. Дар ин давра **энергияи равшанӣ** ба энергияи химиявӣ **АСФ** ва **НАДФ•Н** табдил меёбад. Ҳамаи ин протсессҳо дар мембранаҳои аз ҷиҳати **фотохимиявӣ** фаъоли хлоропластҳо ама-лӣ мегарданд ва дар худ системаи мураккаби реаксияҳои фотофизикӣ, фотохимиявӣ ва химиявиеро муттаҳид гардониданд, ки табиати онҳо хеле хуб омӯхта шудааст.

Ба таркиби ламеллаҳои хлоропластҳо 5 маҷмӯаи сафедавии бисёрҷузъа: маҷмӯаи равшаниҷамъкунанда (МРҶ), фотосистемаҳои I ва II, маҷмӯаи ситохромӣ (аз ситохромҳои V_6 ва f таркибёфта) ва маҷмӯаи АТР-азӣ (дар синтези АТР иштироккунанда) дохил мешаванд. Онҳо дар асоси ҷой доштани таъсири мутақобила фаъолият мекунанд.

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

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



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

Тавзеҳ: Баландшавии «баромади квантӣ»-и фотосинтез дар зерӣ таъсири нурҳои иловагии сурхи спектри равшанӣ (бузургии баландбардорандаи самараи Эмерсон).

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

Ба таркиби ФС-I ба сифати маркази реаксионии он димер (ду воҳид)-и молекулаи пигменти P_{700} (хлорофилли «а»-и дорои максимуми фурубарии 700 нм) ва хлорофиллҳои $a_{675-695}$ (чузъи антенавии ин фотосистема) дохил мешаванд (ҷадвали 1, расми 10). Аксептори аввалаи электронҳо дар ин фотосистема шакли мономери молекулаи хлорофилли a_{695} (A_1), аксептори дуюмин – A_2 ва A_B (сафедаҳои оҳану сулфурдор – FeS) ба шумор мераванд. Маҷмӯаи ФС-I дар зери таъсири равшанӣ FeS-и дар об ҳалшаван-даро барқарор менамояд, ки дар натиҷа, ферредоксин (Фс) ҳосил ва пластосианин (Пс) оксид мешавад.

Маҷмӯаи сафедавии ФС-II аз маркази реаксионии P_{680} (хлорофилли «а»-и дорои максимуми фурубарии 680 нм) ва пигментҳои антеннавӣ - хлорофиллҳои $a_{670-685}$ таркиб ёфтааст. Аксептори аввалаи электронҳо дар ФС-II – феофитини «а» (Фф) буда, он электронҳоро ба пластохинони аввалин медиҳад. Минбаъд, пластохинони аввалин электронҳоро ба FeS (Q_4) ва FeS бошад, ба пластохинони дуюмин (Q_B)-и ҳамин фотосистема интиқол медиҳанд. Ба таркиби ФС-II, ҳамчунин, маҷмӯаи сафедавии S-система (оксидкунандаи молекулаи об) ва гузаронандаи электронҳои Z (бо S-система пайванд ва чун донори электронҳо (e^-) барои P_{680} хизматкунанда) низ дохил мешаванд. Ин маҷмӯа бо иштироки марганес, хлор, калсий фаъолият мекунад. Дар ФС-II ситохроми V_{559} ҷойгир

шудааст. ФС-II пластохинон (PQ)-ро барқарор, обро то
 чудошавии O₂ ва

Ҷадвали 1

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

Аломат	Хосиятҳо	E ₀ , В
Фотосистемаи I:		
A ₁	Шакли мономери хлорофилли a ₆₉₅ – акseptори аввалии электронҳо дар ФС-I.	- 0,73
A ₂ , A _B	Сафедаҳои оҳану сулфурдор (FeS) – акseptорҳои дуомили электронҳо. Ба таркиби онҳо 4Fe ва 4S дохил мешаванд.	- 0,50...-0,55
Фд	Ферредоксин – сафедаи дар об ҳалшаванда ва дорони марказҳои аз оҳану сулфур таркибёфта:	0,42...-0,43
	<p style="text-align: center;">Сис.-S < Fe > S < Fe > S-Сис. Сис.-S < Fe > S < Fe > S-Сис.</p>	
FAD (редуктаза)	Ферредоксин: NADP-оксидоредуктаза+FAD-и ба сифати кофермент баромадкунанда.	-0,36
NADP ⁺	Никотинамидадениндинуклеотидфосфати оксидушуда.	-0,32...-0,36
П ₇₀₀	Хлорофилли a (димер), дорони максимуми фурӯбарии 700 нм – маркази реаксионӣ.	+0,40...+0,45
Маҷмӯаи ситохромҳои b₆ – f:		
b ₆	Сит. b ₅₆₃ (гемопротеин).	-
Q _c -Q _z	Минтақаҳои пайвастшавии пластохинон ба маҷмӯаи Сит. b ₆ – f.	0,18...+0,1
FeS _R	Сафедаи оҳану сулфурдори Риске (2Fe2S).	+0,32
Сит. F	Ситохром f – гемопротеин.	+0,365...+0,400
Пс	Пластосианин – сафедаи дар об ҳалшавандаи мисдор, гузаронандаи электрон.	+0,37
Фотосистемаи II:		
S	Маҷмӯаи сафедавии пайвасткунандаи H ₂ O ва чудокунандаи O ₂ . Маҷмӯаи мазкур дар ҳар як маркази реаксионии ҳеш дорони кластерҳои аз чор атомҳои Mg иборатбуда ба шумор рафта, ба мавҷудияти ионҳои Cl ⁻ ва Ca ²⁺ эҳтиёҷ дорад.	+0,8
Z	Донори фаёли электронҳои П ₆₈₀ махсуб ёфта, дар таркиби худ ду атоми ба ҳамдигар мустаҳкам пайвастшудаи Mn-ро доро мебошад.	+0,8
П ₆₈₀	Хлорофилли a-и дорони максимуми фурӯбарии 680 нм – маркази реаксионӣ.	+1,12
Сит. B ₅₅₉	Гемопротеин.	+0,365...+0,400
Фф	Феофитин a – акseptори аввалии электронҳо дар ФС-II.	-0,61
Q _A	Пластохинони аввалии ФС-II, ки бо атоми оҳан пайваст мебошад.	-0,13...-0,30
Q _B	Пластохинони дуомили ФС-II (ҷойи пайвастшавии	-0,01

	PQ).	
PQ/PQH ₂	Пул (замина)-и пластохинонҳо – гузаронандаҳои дар зери таъсири ҷарбҳо ҳалшавандаи электронҳо ва H ⁺ .	0...+0,10

протонҳо оксид мекунад.

Ба сифати зенони пайвастандаи ФС-II ва ФС-I пул (замина)-и пластохинонҳо, маҷмӯаи сафедавии В₆ - *f* ва пластоцианин баромад мекунад.

Дар ҷараёни такомул (эволютсия) ФС-I – аввал ва ФС-II баъд аз он пайдо шудаанд. ФС-I дар таркиби бакте-рияҳои фотосинтезкуанда мавҷуд буда, протеси фотосинтез дар онҳо бе таъзияшавии молекулаи об ва ҷудошавии гази O₂ (фоторедуксия) мегузарад. Дар чунин ҳолатҳо вазифаи доно-ри электронҳоро дар давраи равшании фотосинтез *пайваста-гиҳои зудоксидшаванда* ба монанди H₂S, H₂, CH₄ ва ғайраҳо иҷро мекунад.

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

Дар таркиби МРЧ_{а-в} хлорофилли «а» дар 2-3 шакл (ша-клҳои дорои максимумҳои фурубарии 660-675 нм), хлоро-филли «в» (дорои максимуми фурубарии 650 нм) ва кароти-ноидҳо мавҷуд мебошанд. Ҳар як МРЧ_{а-в} аз 120 то 240 моле-кулаҳои хлорофиллҳоро (бо таносуби хлорофилли «а» бар хлорофилли «в», яъне, 1,2-1,4) муттаҳид мегардонад. Аз ду як

хиссаи сафедаҳои тилакоидҳо ва қариб 60%-и миқдори умумии хлорофиллҳо дар МРҚ ҷойгир шудаанд. Хлоропластҳои обсабзҳои кабуду сабз ва сурх хлорофилли «в» надоранд. Бинобар ин, дар онҳо вазифаи МРҚ-ро фикобилисомаҳо (хиссаҳои дорои табиати фи-кобилини) иҷро менамоянд.

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

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

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

сияҳои фотохимиявиро амалӣ мегардонанд. Тартиби тадқиқоти квант-ҳои энергияи равшанӣ ба реаксияҳои фотохимиявӣ ба қатраҳои боридаистодаи борон, ки пайдархам ба шифти хона бархӯрда, чараёни обро ҳосил мекунад, шабоҳат дорад.

Ҷойивазкунӣ (миграция)-и энергия ба воситаи пигментҳои маҷмӯаҳои антеннавӣ аз рӯйи принсипи резонанси индуктивӣ (бе флуоресценсия ва интиқоли зарядҳо) ба амал меояд. Табиати резонанси индуктивӣ чунин аст: ҳар як молекулаи кванти энергияи равшанӣ фурубурда ва дар ҳолати синглети фаъл қарордошта осциляторӣ молекулавӣ ба шумор меравад. Майдони барқии дорои ҳудудҳои муайяни лапишхӯрандаи дар атрофи молекулаи баҳаяҷномадаи хлорофилл ҳосилшуда ба осцилятсияи дипол (электрон-ядро)-и молекулаҳои ҳамсои хлорофилл таъсири индуктивӣ мерасонад. Дар натиҷа, молекулаи донор ба ҳолати синглети аслӣ ва молекулаи аксептор ба ҳолати фаъл мегузаранд. Модули механикии гузариши энергия ба таври резонансӣ аз худ системаеро мегузорад, ки дорои ду мятники тавассути пружинаи сусткашиш-хӯранда пайваस्त мебошад. Ҷунбиши яке аз мятникҳо боиси лапишхӯрии дуҷум ва ором гаштани яқум мегардад.

Ба сифати шароитҳои ба амал овардани тарзи резонансии гузариши энергия электронҳои баҳаяҷномада масофаҳои ниҳоят кӯтоҳи байни молекулаҳо (на зиёда аз 10 нм) ва ҳолати нестшавии ҳудуди лапишхӯрӣ дар байни ду молекулаи нисбат ба ҳамдигар таъсири мутақобил-дошта, баромад мекунад. Ба ин ҳолат аз рӯйи муайян намудани дараҷаи изофагии спектри флуоресценсияи молекулаи донори баҳаяҷномада ва спектри фурубарии молекулаи аксептор баҳо дода мешавад (расми 12). Флуоресценсияи ҳар як молекулаи донор нисбат ба максимуми фурубарии он (максимуми нисбатан дарозмавҷ) то андозае минтақаи фурубарии молекулаи аксепторро рӯйпӯш мекунад. Ҷойивазкунии энергия аз пигментҳои кӯтоҳмавҷ ба сӯйи пигментҳои дарозмавҷ (пигментҳои, ки

дараҷаи нисбатан баландтари синглети (фаъол доранд) раво-на мегардад.



Расми 12. Спектрҳои фуруӯбарӣ ва флуорессенсионии молекулаи донори аз дастдиҳанда ва акцептори аз худкунандаи энергия

Дар маҷмӯаҳои антенавӣ интиқоли энергия бо тартиби зерин мегузарад: каротин (400-550 нм) → хлорофилли «в» (650 нм) → хлорофилли «а» (650-675 нм) → P₆₈₀ (ФС-II). Суръати тарзи резонансии гузариши энергия аз як молекула ба молекулаи дигар дар муддати 10⁻¹⁰-10⁻⁹с мегузарад. Самараи гузариши электронҳо дар байни молекулаҳои хлорофилл ба 100% ва дар байни молекулаҳои каротину хлорофилл ҳамагӣ ба 40% баробар аст. Дар обсабзҳои кабуду сабз ва сурх тарзи резонансии гузариши энергия бо тартиби зайл сурат мегарад: фикозеритрин (570 нм) → фикосианин (630 нм) → аллофикосианин (650-670 нм) → хлорофилли «а» (670-680 нм). Эҳтимолияти мавҷуд будани чунин тарзи гузариши энергияро ҳолати ҳамди-гарро рӯйпӯш намудани хатҳои флуорессенсия ва фуруӯбарии пигментҳо дар ин

қаторҳо тасдиқ менамояд. Масалан, дараҷаи флуоресценсионии хлорофилли антенавии a_{680} ва дорои максимуми флуоресценсионии тақрибан 700 нм дар ҳамон қисмати спектри равшанӣ ҳобидааст, ки он аз ҷониби P_{700} ба таври максималӣ фуруғ бурда мешавад.

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

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

Пайдарҳамии рафти амалӣ гардидани ҳодисаҳои минбаъда дар маркази реаксионии ФС-II, дар нақшаи 2 муайян карда шудааст. Тартиби ҷойгиршавии реаксияҳо аз рӯйи давомнокии умри ин ё он ҳолати мавҷудияти молекулаҳо муайян мегардад. Ҷӣ тавре ки маълум аст, молекулаҳо дар ҳолати синглетии фаъол дар муддати 10^{-10} - 10^{-9} с қарор доранд. Аксепторҳои аввалин (Φ_{ϕ} ё ин ки A_1) электронҳоро аз донорҳои хеш (P_{680} ё ин ки P_{700}) тақрибан дар давоми 10^{-12} с аз худ мекунад. Вақти азнаврекомбинатсияшавӣ аз Φ_{ϕ}^- то ба P_{680}^+ ва аз A_1^- то ба P_{700}^+ якчанд бор (тақрибан 10^{-6} маротиба) зиёдтар аст. Ду ҷуфти молекулаҳои минбаъд байни ҳамдигар таъсиррасонанда низ айнан ба ҳамин ҳолат гирифта мешаванд. Бинобар ин, самти гузариши ҳамаи реаксияҳо якбора ба тара-

фи рост равона гардидааст. Z, Пс, ва Q_A, A₂ донорҳо ва акцепторҳои дуомин мебошанд. Онҳо дар ҳолати оксид ё барқароршуда нисбат ба чузъҳои оксид ё барқароршу-даи марказҳои реаксионӣ устуворанд. Ҳамин тариқ, энергияи молекулаи баҳаяҷономадаи хлорофилл дар маркази реаксионӣ ба энергияи зарядҳои чудошуда, яъне ба энергияҳои химиявӣ табдил меёбад (нақшаи 2).

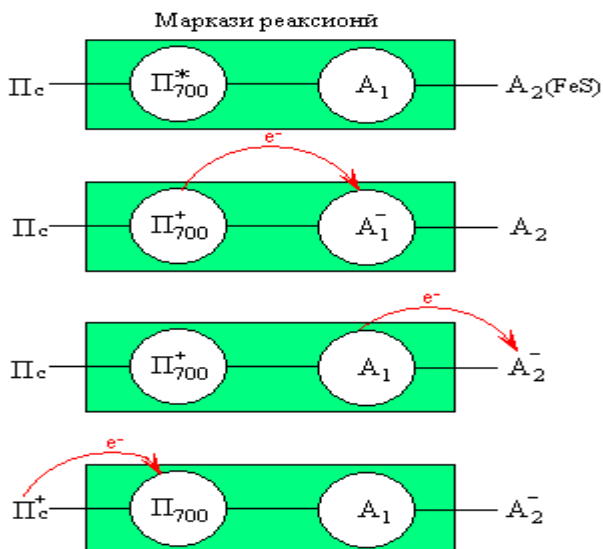
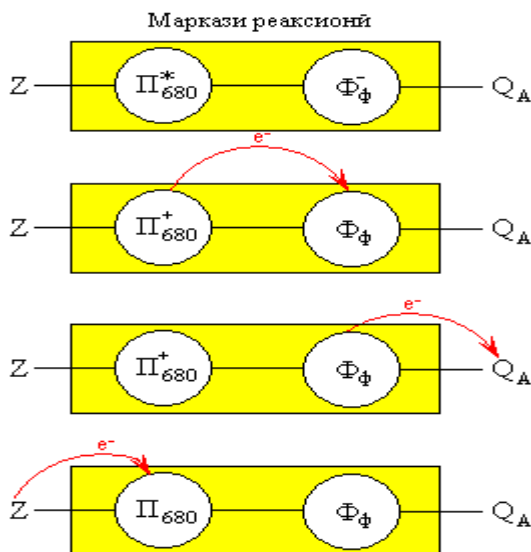
Нақлиёти ғайридаврии ва даврии электронҳо. Барои дар протсеси фотосинтез барқароршавии як молекулаи NADP⁺ ва ба сифати донор баромад кардани молекулаи об мавҷуд будани ду электрон ва ду протон зарур аст. Оксидшавии фотоиндуцисии об дар ФС-II ва барқароршавии NADP⁺-дар ФС-I мегузаранд. Аз ин рӯ, ин ду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

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

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

Дар ФС-II димери P₆₈₀ энергия ба 2 квант баробарбу-даи қисмати сурхи спектри равшаниро фурубурда, ба ҳолати синглети фаъол мегузарад ва 2 электронро ба Ф_φ медиҳад. Электронҳо аз Ф_φ бо роҳи харҷ намудани энергия аз рӯйи пайдарҳамии зерин: ба пластохинонҳои ФС-II - Q_A ва Q_B,

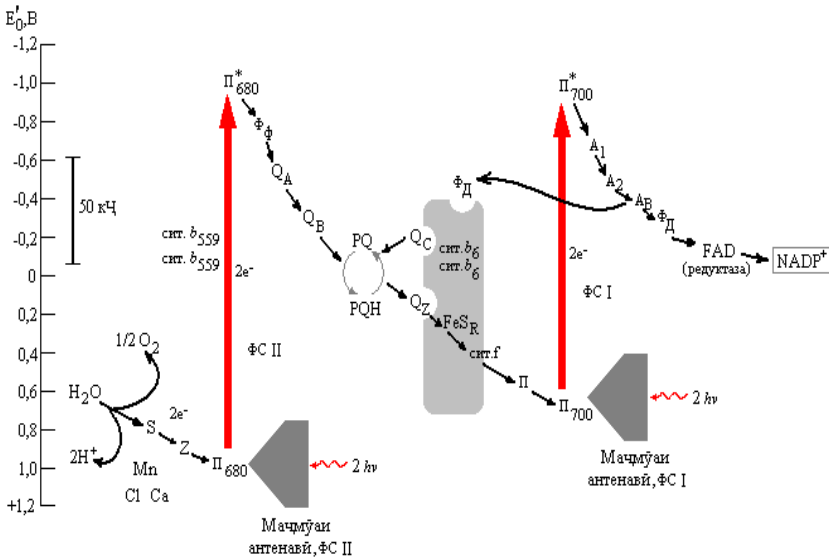
яъне, ба пул (замина)-и пластохинон (PQ)- молекулаи чарбии халшуда мегузаранд. PQ электрон



Нақшаи 2. Рафти амалӣ гардидани протсессҳо дар ФС-II
 ва протонҳоро тавассути қисмати чарбии мембрана ба сафе-
 даи оҳану сулфурдор (FeS) ва ситохроми *f*-и маҷмӯаи сито-

хромии V_{6-f} гузаронида, сафедаи мисдори пластосианин (P_4)-ро барқарор мекунад (расми 13, чадвали 1).

Ҷойҳои холӣ (сӯрохиҳо) дар P_{680}^+ бо ду электрони гузаронанда аз марганес таркибёфтаи Z -нақша пур мешавад. Ин пайваستاгӣ, дар навбати худ, дар иштироки системаи S аз нав барқарор мегардад. Маҷмӯаи сафедавии S -и оксидшуда обро ба худ пайваस्त намуда, аз ҳисоби электронҳои он барқарор мешавад. Барои амалӣ гардидани ин реаксия дар маҷмӯаи сафедавии S мавҷуд будани Mn , Cl ва Ca^{2+} зарур аст. Мутаассифона, дар ҳолатҳои баҳаяҷон наомадани $ФС-I$ шиддатнокии занҷири гузаштани реаксияҳои дар боло шарҳдода паст мегарданд. Ҷун-



Расми 13. Нақшаи нақшиёти зайридаврӣ ва даврии электронҳо дар хлоропластҳо

ки дар чунин мавридҳо ҳамаи P_s -ҳо ба ҳолати барқарор-шуда мегузаранд. Ҳангоми дар марказҳои реаксионии $ФС-I$ дар зери таъсири 2 кванти фурубурдаи қисмати сурхи спектри равшанӣ ба ҳаяҷон омадани P_{700} 2 электрон аз ҷониби шакли мо-

номери хлорофилли «а» (A_1) аз худ кар-да мешавад. Сипас, ин электронҳо пайдархам аз A_1 ба гузаронандаҳои электрони A_2 ва A_B (сафедаҳои охану сулфурдор FeS), ферредоксин (сафедаи дар об ҳалшаван-даи FeS) ва ферредоксин гузаронида мешаванд. NADP-оксидоредуктаза бо FAD дар рафти гузаштани ин реаксияҳо чун кофактор баромад мекунад. Дар охир, редуктаза NADP-ро барқарор мекунад.

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

Энергияи дар натиҷаи ҳаракат намудани электрон-ҳо аз P_{680} ($E'_0 = -0,8$ В) то P_{700} ($E'_0 = +0,4$ В) ҷудошуда дар рафти синтези АТФ аз АДФ ва фосфори ғайриорганикӣ (дар протсе-си фотофосфорнокшавӣ) харҷ мегардад.

Дар мембранаи хлоропластҳо ҳам нақлиёти ғайри-даврий ва ҳам нақлиёти даврии электронҳо фаъолият мекунад. Фаъолияти нақлиёти даврии электронҳо дар фотосинтез дар якҷоягӣ бо ФС-I ва маҷмӯаи ситохромҳои b_6-f амалӣ мегардад. Яъне, молекулаи баҳаяҷномадаи P^*_{700} электронҳоро бо пайдархамӣ ба A_1 , A_2 , A_B , Φ_d , PQ, ситохроми b_6 , FeSR, ситохроми f , Пс ва дар охир ба P_{700} медуҳад. Дар натиҷаи чунин тарзи ҳаракати электронҳо барқароршавии $NADP^+$ ба амал намеояд. Энергияи дар рафти нақлиёти даврии электронҳо (фотофосфорнокшавӣ) ҳосилшуда барои синтези АТФ ё фосфорнокшавии АДФ харҷ мегардад (расми 13).

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

Фотофосфорнокшавӣ. Фарқи байни дараҷаҳои электрикии P_{680} ва P_{700} (яъне, >50 кҶ) ҷиҳати фосфорнокшавии

ADP пурра кифоягӣ мекунад, зеро бузургии ниҳоят баланди энергетикӣ бандҳои фосфатии АТФ ба 30,6 кҶ/мол (ё 7,3 ккал) баробар аст. Пасту баландшавии энергия дар ФС-I хеле назаррас аст, лекин чудошавии энергия дар натиҷаи нақлиёти ғайридаврӣ ва даври электронҳо худ аз худ моҳияти амалӣ гардидани протсеси фосфорнокшавиро ифода карда наметавонад.

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

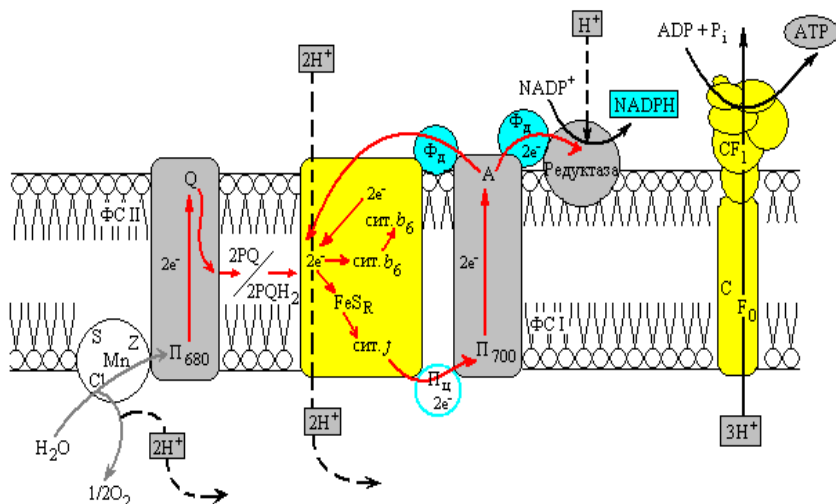
Моҳияти назарияи *хемоосмотикӣ* чунин аст: занҷири гузаронандаҳои электрон ва протонҳо аз рӯи градиенти оксиду барқароршавӣ фаъолият намуда, мембранаро тавре гиреҳбандӣ мекунад, ки гузаронидани трансмембранавии e ва H^+ аз як сатҳ ба сатҳи дигар ба тариқи гузаштани электрон ба сатҳи муқобили мембранавӣ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

Дар расми 14 шакли ихтисоркардашудаи нақшаи ҷойгиршавии гузаронандаҳои электронҳо дар мембранаи тилакоидҳо, ки механизми фотофосфорнокшавиро шарҳ медиҳад, нишон дода шудааст. Дар сатҳи дохилии мембранаи тилако-

идҳо дар зери таъсири равшанӣ P_{680} ва P_{700} баҳаяҷон меоянд.

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

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



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

Ҷуфти дуҷуми ионҳои H^+ худӣ ҳамон лаҳза, дар натиҷаи дар зери таъсири равшанӣ оксидшавии молекулаи H_2O озод мешавад. Дар ФС-I электронҳои P_{700} аз ҷониби A_1 аз худ карда шуда, ба ферредоксин дода мешаванд. Минбаъд, электронҳо аз ферредоксин ба $NADP^+$ -и дар сатҳи берунаи мембрана ҷой-

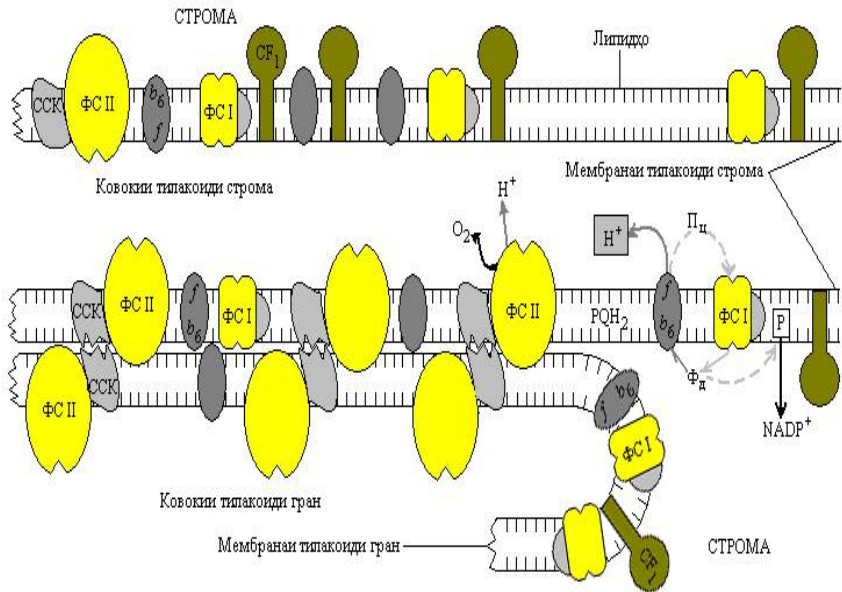
гиршуда мегузаранд. Як атоми H^+ бевосита дар барқароршавии NADP сарф мегардад.

Ҳамин тариқ, ҳангоми фуруҷбарии кванти энергияи равшанӣ аз тарафи пигментҳо он дар муҳити тилакоид-хоро ихотакарда нопадид гардида, дар ковокии тила-коидҳо дар шакли протонҳо пайдо мешаванд. Дар натиҷа, дар сатҳҳои мембрана потенциали электрохимиявии ион-ҳои H^+ ҳосил мешавад, ки он минбаъд дар рафти фотофос-форнокшавии ADP истифода карда мешавад. Ин протес фосфорнокшавии ғайридаврӣ номида мешавад.

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

Чойгиршавии реаксияҳои нақлиёти электрон ва протонҳо дар мембранаҳои тилакоидӣ. Маҷмӯаҳои сафедавии дар реаксияҳои фотохимиявии фотосинтез иштироккунанда дар мембранаҳои хлоропластҳо нобаробар чойгир шудаанд. Тафовути нисбатан назаррас дар байни мембранаҳои мушоҳида карда мешавад, ки онҳо бо грана-ҳо ва ё бо он қисматҳои ҳеш, ки шаклҳои доиравии тила-коидҳои грана ва мембранаҳои стромаро доранду бо строма пайваस्त шудаанд, ба ҳамдигар алоқаманд мебошанд.

МРЧ ва маҷмӯаи пигменту сафедавии ФС-II, одатан, дар мембранаҳои бо ҳам зич алоқаманд, чойгир шудаанд. Яъне, дар он ҳолат МРЧ дар адгезияи мембранаҳои тилакоидӣ нақши муҳим дошта бошад (расми 15).



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

Нишон дода шудааст, ки дар мутантҳои хламидомонадӣ, ки аз таркиби онҳо сафедаи бо хлорофилли «в» пайваست дур карда шудааст, гранаҳо ҳосил намешаванд. ФС-I бо МРҚ-и худ дар қисматҳои ба ҳамдигар зич алоқаманди мембранаҳо ҷойгир шудааст. Маҷмӯаи АТР-азӣ (CF₁+CF₀) чун қоида дар қисматҳои дур-дур ҷойгиршудаи мембранаҳо мавқеъ гирифтааст. Маҷмӯаи ситохромии В_{6-f} бошад, ҳам дар қисматҳои зич ва ҳам дар қисматҳои дур-дур ҷойгирфтаи мембранаҳо мавҷуд мебошад, чунки тартиби ҷойгиравии маҷмӯаҳои сафедавии давраи равшании фотосинтез масъалаи таъсири мутақобила доштани онҳоро ба миён меоварад.

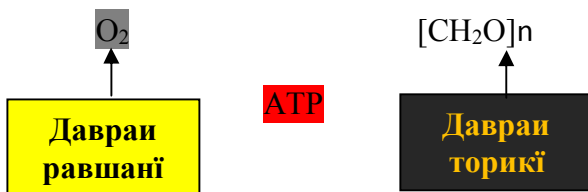
Муайян карда шудааст, ки таъсири мутақобилаи байни маҷмӯаҳои гуногуни сафедавии давраи равшании фотосинтез бо ёрии пластохинони липофилӣ (PQ), дар фазаи липидӣ бо роҳи ҷойивазкунии пластосианини дар об ҳалшаванда дар

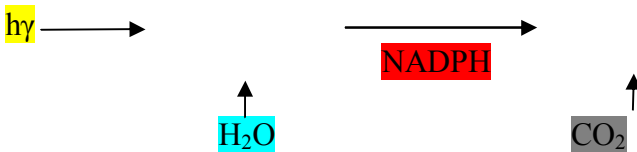
сатҳи дохилии ламеллаҳо ва тавассути фередоксини дар сатҳи мембранаҳои беруна ба таври кўндаланг ҷойгиршуда ба амал меояд.

Мачмӯаҳои сафедавӣ ба ҷойивазкуниҳои латералии ба таври кўндаланг дар сатҳи мембрана баамалоянда майл меку- нанд. Сабаби рух додани чунин ҷойивазкуниҳо – ин зарядно- кии электрикии онҳо мебошад. Масалан, барқароршавии пла- стохинон PQ-и ФС-II боиси ғаёлгардии ферменти киназа ва фосфорнокшавии МРЧ_{а-в} мегардад. Фосфорнокшавии МРЧ теъдоди зарядҳои манфии онро зиёд мегардонад. Ин ҳолат ба ҷойивазкунии МРЧ дар қисмати стромавии мембранаҳо ва баландшавии мигратсияи энергияи фурубурдаи равшанӣ ба сўйи ФС-I оварда мерасонад. Баландшавии ғаёолиятнокии фотохимиявии ФС-I суръати оксидшавии PQ-ро метезонад. Ба амал омадани чунин ҳодиса сабаби ғайриғаёлгардии ки- наза ва дар зери таъсири фосфатаза дефосфорнокшавии МРЧ мегардад. Ҳамин тариқ, фосфорнокшавии баргардандаи МРЧ аз худ гиреҳи бандҳои чаппаро дар системаи дутарафа тан- зимшавандаи ғаёлнокии ФС-I ва ФС-II боқӣ мегузорад. Ме- ханизми чунин тарзи танзимкунӣ дар мембранаҳои хлоро- пластҳо нақлиёти латералии мачмӯа-ҳои сафедавиро дар бар мегирад.

4.2. Давраи торикии фотосинтез (Роҳи карбон дар фотосинтез)

Ҳангоми амалӣ гардидани реаксияҳои фотохимия-вӣ дар хлоропластҳо миқдори зарурии АТФ ва NADPH ҳосил ме- гардад. Ин пайвастагиҳо маҳсулоти охиринаи давраи равшан- нии фотосинтез буда, минбаъд дар даромадгоҳ ба давраи то- рикии он (барқароршавии CO₂ то ба ангишт-обҳо) қарор мегиранд:





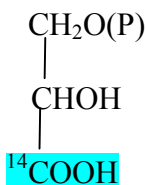
Мутаассифона, АТР ва NADPH қобилияти худ ба худ барқарор кардани CO_2 -ро надоранд. Аз ин ҷо бармоеяд, ки давраи торикии фотосинтез протсеси мураккаб буда, теъдоди зиёди реаксияхоро дар бар мегирад. Ҳамчу-нин, роҳҳои гуногуни барқароршавии CO_2 низ вучуд доранд. Дар давраи ҳозира роҳҳои C_3 -, C_4 -фотосинтез (ё роҳ-ҳои C_3 -, C_4 - захирашавиҳои CO_2), роҳи САМ-метаболизм ва фотонафаскашӣ маълум мебошанд.

Роҳи C_3 -фотосинтез (сикли Калвин). Ин тарзи ассимилятсияи CO_2 , ки ба тамоми растаниҳо хос мебошад, солҳои 1946-1956 аз ҷониби биохимики амрикоӣ М. Калвин ва кормандони лабораторияи ӯ ошкор шудааст. Онҳо пеш аз ҳама дар назди худ чунин масъалахоро гузошта буданд: 1) муайян намудани маҳсулоти аввалини фотосинтез; 2) ҷудо намудани пайвастагии ба сифати аксептори CO_2 баромадкунанда. Ҳангоми ҳал намудани масъалаи аввали дарназдихешгузошта, онҳо аз организмҳои якху-чайраи обсабзҳои сабз (хлорелла ва ғайра) ва атоми нишондори карбон ($^{14}CO_2$) истифода карданд. Онҳо дар таҷрибаҳои хеш ҳуҷайраҳои обсабзҳои фотосинтезкунандаро дар муҳити ғизоии дорои $^{14}CO_2$ ва таҳти давомно-киҳои гуногуни вақт гузошта, сипас, дар баробари аз таркиби муҳити ғизоӣ берун овардани ҳуҷайраҳо онҳоро зуд мекушанд (фиксатсия мекунанд). Минбаъд, дар омехтаи ҳосилшуда микдори $^{14}CO_2$ -ро дар пайвастагиҳои гуногуне, ки $^{14}CO_2$ ба таркиби онҳо дохил шуда буд, муайян мекунанд. Онҳо микдори $^{14}CO_2$ -и ба таркиби ин ё он пайвастагӣ дохилшударо бо истифода кардан аз усули хроматография муайян намуда, пас ба ҷудо намудани шакли тозаи онҳо мегузаранд.

Ҳамин тавр, ба онҳо муяссар мегардад, ки дохилшавии атоми нишондори карбон (^{14}C)-ро ба таркиби қанд-ҳои се-

карбона, фосфоқандҳо, кислотаҳои органикӣ (кис- лотаи себ, ЦУК, ФЕП) ва аминокислотаҳо (аланин, аспаргин) ҳангоми ба муддати 1 дақиқа нигоҳ доштани ҳуҷайраҳои хлорелла дар муҳити ғизоии $^{14}\text{CO}_2$ -дор муайян намоянд.

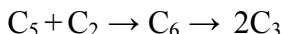
Ҳангоми то 0,1-2,0с кам кардани вақти нигоҳ доштани объект дар муҳити ғизоии $^{14}\text{CO}_2$ -дор дохилшавии миқдори аз ҳама зиёди атомҳои нишондори карбон (^{14}C) ба таркиби кислотаи фосфоглитсеринӣ, аз ҷумла, ба таркиби гурӯҳи карбоксилии он мушоҳида мешавад:



Ҳамин тариқ, муайян карда шудааст, ки кислотаи 3-фосфоглитсеринӣ (кислотаи 3-ФГ) маҳсули аввалини протсе- си фотосинтез ба шумор меравад.

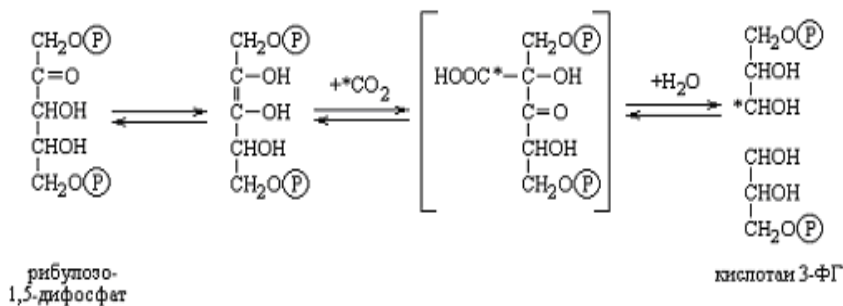
Масъалаи дуюми дар назди М. Калвин ва кормандони лабораторияи ӯ гузошташударо муайян намудани табиати химиявии аксептори аввалаи CO_2 дар бар мегирифт. Дар асо- си тадқиқотҳои аз рӯйи ин масъала гузаронида, онҳо тахмин мекунанд, ки дар фотосинтез ба сифати аксептори аввалаи протсе- си захирашавии CO_2 пайвастагии органикии дукарбона баромад мекунад. Лекин, аз ҷӣ сабаб бошад, ки ҳангоми ба муҳити инкубатсионӣ ҳамроҳ намудани винилфосфат, фосфо- гликол, алдегид ва дигар пайвастагиҳои органикии дукарбона зиёдшавии миқдори атомҳои нишондори карбонӣ (^{14}C) дар таркиби кислотаи 3-фосфоглитсеринӣ ба мушоҳида намера- сад. Дар асоси ин натиҷаҳо онҳо нақшаи гузаронидани таҷри- баро дигар мекунанд. Минбаъд обсабзхоро дар зери таъсири равшанӣ ва тахти концентратсияҳои баланд (1%-а)-и CO_2 ни- гоҳ дошта, миқдори CO_2 -ро яқбора (то ба 0,003%) кам меку- нанд. Ҳолати яқбора кам кардани миқдори CO_2 бо он асоснок карда мешуд, ки ҳангоми норасогии он дар муҳит дар як муд- дати кӯтоҳ миқдори пайвастагӣ, ки чун аксептори CO_2 баро-

мад мекунад, зиёд мегардад. Минбаъд, онҳо хангоми истифодабарӣ аз усули дученака (дувоҳида)-и хроматографӣ муайян кардаанд, ки дар ҳолати дар таркиби ҳуҷайра дар як муддати кӯтоҳ қатъ гардидани протсеси карбоксилнокшавӣ, миқдори рибулозо-1,5-дифосфат (ё рибулозо-1,5-бисфосфат) якбора зиёд мешавад. Аз ҳамин сабаб, пешкаш карда шуд, ки реаксияи аввали азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 ба таври зайл сурат мегирад:



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

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



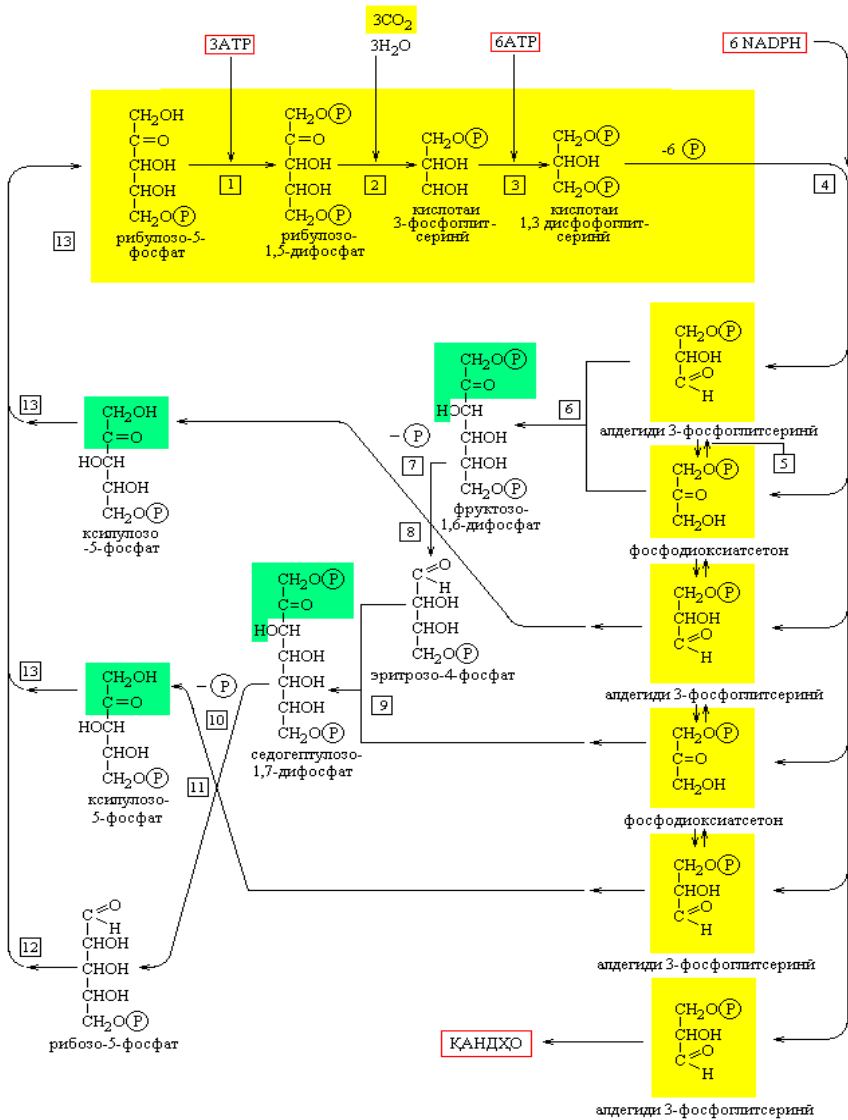
Ин реаксия аз ҷониби ферменти рибулозодифосфаткарбоксилаза (РДФК) ё рибулозобисфосфаткарбоксилаза (РБФК) танзим карда мешавад. Максимуми фаъолнокии ин фермент таҳти нишондиҳандаҳои рН 7,8-8,0 ҳобида, аз таъсири ионҳои Mg^{2+} вобастагӣ дорад.

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

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

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

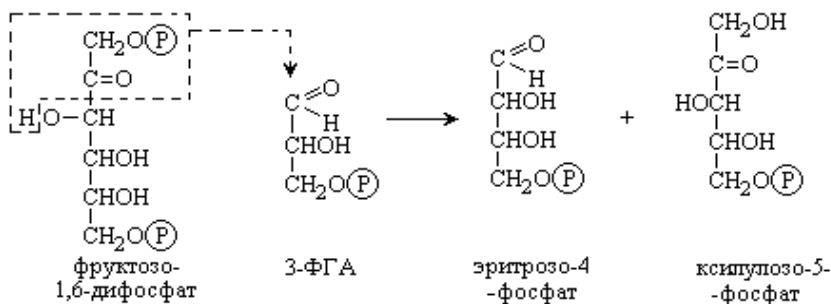
Фазаи регенератсия (азнавҳосилшавӣ)-и акseptори аввала. Ин фаза чун фазаи азнавҳосилшавии акseptори аввалаи CO_2 ва синтези маҳсулоти охирини фотосинтез муайян карда шудааст. Дар асоси реаксияҳои дар боло шарҳодашуда ва дар натиҷаи аз ҷониби РДФК азхудкунии се молекулаи CO_2 , ҳамчунин, дар натиҷаи ҳосилшавии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



Расми 16. Сикли Калвин (Роҳи C₃-фотосинтез):

Тавзеҳ: 1-фосфоррибулокиназа; 2-рибулозобисфосфаткарбоксилаза; 3-фосфоглитсераткиназа; 4-триозофосфатдегидрогеназа; 5-триозофосфатизомераза; 6-алдолаза; 7- фосфатаза; 8-транскетолаза; 9-алдолаза; 10-фосфатаза; 11-транскетолаза; 12-рибузофосфатизомераза; 13-фосфокетопентозоэпимераза.

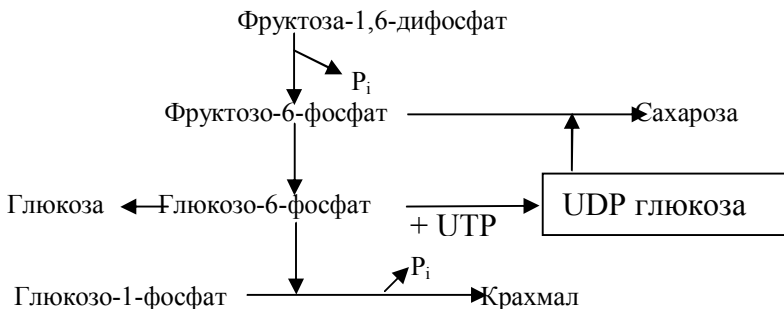
фосфат ва як молекулаи боқимонда барои синтези глюкоза истифода карда мешавад. Алдегиди 3-ФГ дар зери таъсири ферменти триозофосфатизомераза то ба фосфоди-оксиатсетон изомеризатсия мешавад. Кислотаи 3-ФГ-ӣ ва фосфодиоксиатсетон дар иштироки ферменти алдолаза конденсатсия шуда, дар натиҷа фруктоза-1,6-дифосфатро ҳосил мекунанд. Дар зери таъсири ферменти фруктозо-1,6-дифосфатаза аз таркиби фруктозо-1,6-дифосфат як фосфат канда мешавад. Дар реаксияҳои минбаъдаи бо азнавҳосилшавиҳои акцептори аввалии CO₂ алоқаманд ферментҳои транскетолаза ва алдолаза иштирок мекунанд. Транскетолаза реаксияи интиқоли ду атоми карбонии алдегиди гликолевиرو аз кетоза ба алдоза танзим мекунанд:



Сипас, ферменти алдолаза гузариши боқимондаи секарбонаи фосфодиоксиатсетонро ба алдоза таъмин менамояд. Дар ин ҳолат ба эритрозо-4-фосфат мегузаронад, ки дар натиҷа седогептулоза-1,7-дифосфат ҳосил мешавад. Седогептулоза-1,7-дифосфат боқимондаи фосфатии ҳешро аз даст медиҳад ва дар зери таъсири ферменти транскетолаза аз он ва алдегиди 3-ФГ ксилулозо-5-фосфат ва рибозо-5-фосфат ҳосил мешаванд. Ду молекулаи ксилулозо-5-фосфат бо иштироки рибулозофосфатэпимераза ва як молекулаи рибозо-5-фосфат дар иштироки рибозофосфатизомераза (РФИ) ба се молекулаи рибулозо-5-фосфат табдил меёбанд, ки минбаъд

тавассути ин пайвастагӣ сикли нави азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 оғоз мегардад.

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



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

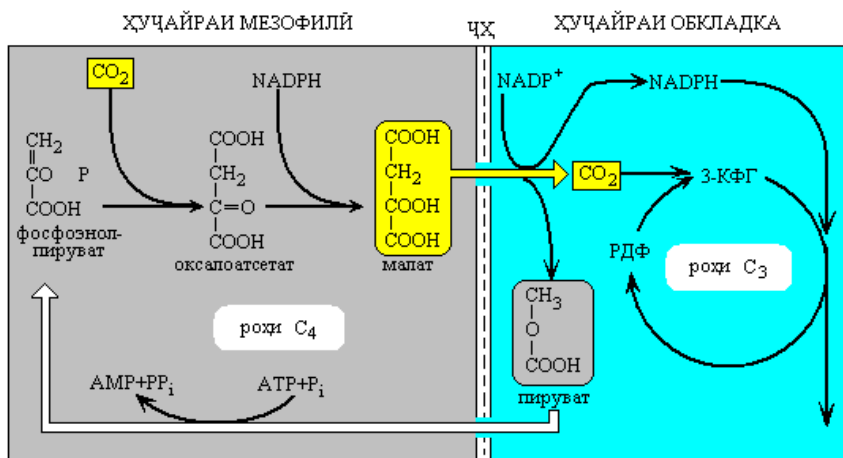
Роҳи C_4 – фотосинтез (сикли Хетчу Слэк). Дар асоси корҳои Л.А. Незговорова (1956-1967) муайян карда шудааст, ки ҳангоми дар муддатҳои кӯтоҳ дар равшанӣ нигоҳ доштани баргҳои чуворимақка атоми нишондори ^{14}C -и $^{14}\text{CO}_2$ дар таркиби кислотаи аспаргинӣ мушоҳида карда мешавад. Дар тадқиқотҳои минбаъдаи чи олимони шӯравӣ ва чи олимони хориҷӣ ин тасаввуротҳо боз ҳам амиқтар омӯхтаву шарҳ дода шудаанд. Дар натиҷа роҳи дигари азхудкуни (фиксатсия)-и карбон дар фотосинтез - роҳи C_4 - фотосинтез кашф карда шудааст.

Ҳамин тавр, соли 1960 Ю.С. Карпилов ва соли 1963 И.А. Тарчевский натиҷаҳои бадастовардаи хешро дар мавриди дар баргҳои чуворимақка бармаҳал ҳосил шудани кислотаи себ пешкаш менамоянд. Г.П. Корчак ва дигарон (соли

1965) аввалин шуда нишон додаанд, ки кислота-ҳои дукарбона (кислотаи себ ва кислотаи аспарагин) маҳсулотҳои аввалини протсеси азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 дар мисоли растани найшакар ба шумор мераванд. Сипас, ин пайвастагиҳо ба воситаи кислотаи 3-фосфо-глицеринӣ то ба қандҳо табдил дода мешаванд. Аввалин бор олимони Австралиягӣ М.Д. Хетч ва К.Р. Слэк (соли 1966) ин роҳи захирашавии CO_2 -ро дар фотосинтез ҳамчун роҳи аз сикли Калвин тафовутдошта, муайян намудаанд. Намояндагони растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез найшакар, чуворимакка ва ғайраҳо ба шумор мераванд. Барги ин гурӯҳи растаниҳо дорои ду тип гуногуни хлоропластҳо мебошанд: 1) хлоропластҳои шаклан муқаррарӣ (хлоропластҳои хучайраҳои мезофиллӣ); 2) хлоропластҳои шаклан калонҳаҷм ва беграна (хлоропластҳои хучайраҳои бандҷаҳои гузаронандаро ихотакарда хучайраҳои обкладка). CO_2 -и бо роҳи дифузионӣ ва ба воситаи масомаҳо аз ҷониби барг азхудкардашуда ба ситоплазмаи хучайраи мезофиллӣ дохил мегардад. Дар таркиби ситоплазмаи хучайраҳои мезофиллӣ CO_2 бо фосфоэнолпируват (ФЭП) ба реаксия дохил шуда, дар натиҷа кислотаи сирко (оксалат ё ЦУК)-ро ҳосил менамояд. Реаксияи байни CO_2 ва ФЭП-ро ферменти ФЭП-карбоксилаза танзим менамояд. Сипас, оксалат ба хлоропластҳо дохил шуда, дар он ҷо тавассути NADPH-и дар рафти реаксияҳои давраи равшании фотосинтез ҳосилшуда то кислотаи себ (малат) бар-қарор мешавад (расми 17). ЦУК дар иштироки NH_4 метавонад ба аспарат мубаддал гардад. Малат, минбаъд, аз хлоропластҳои хучайраҳои мезофиллӣ берун шуда, ба хучайраҳои обкладка дохил ва дар он ҷо тавассути малик-энзим (малатдегидрогеназаи декарбоксилноккунанда) то ҳосилшавии пируват ва CO_2 декарбоксилнок мешавад.

Чи тавре ки қайд гардида буд, дар хлоропластҳои хучайраҳои обкладка гранаҳо дида намешаванд. Бинобар ин, ФС-II (фотосистемае, ки нақлиёти ғайридаврии электронҳоро амалӣ мегардонад) дар онҳо нағз инкишоф наёфтааст. Бо вучуди ҳамаи ин, дар онҳо синтези крахмал ниҳоят

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



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

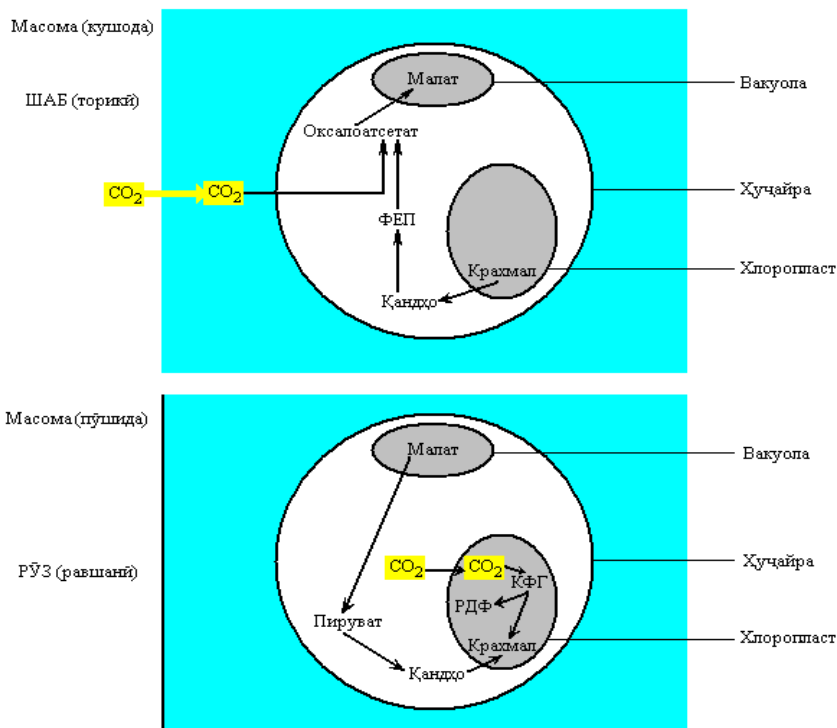
Тавзеҳ: ЧХ – ҷилди хучайра

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

медихад, ки хлоропластҳои онҳо, ҳатто, ҳангоми дар ҳолати пӯшида будани масомаҳо низ протсеси фотосинтезро амалӣ гардонанд. Бинобар аз малат (аспарат)-и пешакӣ чун донори CO_2 ҳосилшуда истифода кардан, хлоропластҳои хучайраҳои обкладкаи растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез метавонанд аз CO_2 -и дар рафти фото-нафаскашӣ ҳосилшуда истифода баранд. Пӯшидашавии масомаҳо дар зерӣ таъсири гармии аз ҳад зиёд ба камшавии харҷи об ҳангоми бухоршавӣ (транспиратсия) оварда мерасонад. Бинобар ин, тааҷҷубовар нест, ки ба гурӯҳи растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез аксарияти растаниҳои минтақаҳои хушки тропикӣ дохил мешаванд. Растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез, одатан, ба таъсири шӯриӣ ҳок низ устворанд. Ҳолати истифодабарии об, яъне таносуби мик-дори CO_2 -и дар рафти фотосинтез азхудкардашуда, бар оби дар рафти транспиратсия хоричгардида дар растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез дар муқоиса ба растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез ду маротиба камтар аст. Ҳамин тариқ, бинобар доштани шиддатнокии баланди фотосинтетикӣ ҳангоми пӯшидашавии масомаҳо растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез дар ҷойҳои иқлими хушк нисбат ба растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез бартарӣ зоҳир менамоянд. Азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 тавассути ФЭП ва ҳосилшавии малат (аспарат) дар таркиби хлоропластҳои хучайраҳои обкладкаи, ки чун хлоропластҳои хучайраҳои растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез фаъолият мекунанд, ба сифати насоси танзимкунандаи рафти дохилшавии CO_2 хизмат мекунанд.

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

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



Расми 18. Метаболизми пайвастиаҳои органикӣ аз рӯйи типии суккулентҳо

Ин ҳолат боиси шабона турш гардидани шираи хучайравӣ мегардад. Оксалоатсетат дар растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез метавонад ба сифати манбаи ҳосилшавии малат (аспарат) баромад кунад. Мутаассифона, ин ҳодиса дар растаниҳои роҳи САМ-метаболизм на он қадар хуб мушоҳида карда мешавад. Рӯзона бошад, дар зери таъсири ҳароратҳои баланд, яъне дар лаҳзаҳои пӯшида будани масомаҳо, малат аз таркиби вакуола ба ситоплазма кашонда мешавад ва дар он ҷо бо иштироки ферменти малатдегидрогеназа (малик-энзим) то ҳосилшавии CO_2 ва пируват декарбоксилнок мегардад. CO_2 аз таркиби малат ҷудо шуда, минбаъд ба хлоропластҳо дохил мешавад ва дар реаксияҳои сикли Калвин иштирок мекунад.

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

4.3. Фотонафаскашӣ ва метаболизми кислотаи гликолевӣ

Дар хучайраҳои хлоропластдори растаниҳо дар баробари амалӣ гардидани роҳҳои C_3 - ва C_4 -фотосинтез, ҳамчунин,

протсеси фотонафаскашӣ (протсеси дар зери таъсири равшанӣ фаъол гардидани шиддатнокии ҷудоша-вии CO_2 ва азхудкунии O_2) низ ба амал меояд. Бинобар дар чунин мавридҳо ба сифати маҳсулоти аввалин ҳосил шудани кислотаи гликолевӣ, ин роҳи азхудкуни (фиксатсия)-и CO_2 -ро дар растаниҳо бештар роҳи гликолатӣ меноманд. Яке аз омилҳои пастгардонандаи самаранокии фотосинтетикӣ растаниҳои роҳи C_3 -фотосинтез (то 50%) ин баландшавии шиддатнокии протсеси фотонафаскашии онҳо ба шумор меравад.

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

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

Протсеси фотонафаскашӣ дар асоси таъсири мутақобилаи се органеллаи ҳуҷайравӣ: хлоропластҳо \rightleftharpoons пероксисомаҳо \rightleftharpoons митохондрияҳо ба амал меояд (расми 19).

Расми 19. Фотонафаскашӣ ва метабализми кислотаи гликолевӣ

Гликолат аз хлоропласт ба пероксисома гузашта, дар он дар зери таъсири ферменти гликолатоксидаза оксид мешавад. Оксиди гидрогенӣ (H_2O_2)-и дар рафти ин протсес ҳосилшуда аз тарафи каталазаи пероксисома бартараф карда мешавад. Гликолат минбаъд бо роҳи аминнок гардидан ба глитсин табдил меёбад. Дар ин реаксия ба сифати донори гуруҳи аминӣ глутамат баромад мекунад.

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

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

Дар растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез CO_2 -и дар рафти фотонафаскашӣ ҳосилшуда аз нав аз ҷониби ҳучайраҳои мезофиллӣ аз худ карда мешавад. Молекулаи CO_2 дар хлоропластҳои ҳучайраҳои мезофиллӣ бо ФЭП ба реаксия дохил

шуда, дар натиҷа оксалоатсетат ва малатро ҳосил мекунад. Сипас, малат CO_2 -и дар таркиби худ нигоҳ-доштаре ба хлоропластҳои ҳуҷайраҳои обкладкаи медаҳад, яъне ба ҷое, ки дар он сикли Калвин амалӣ мегардад. Дарачаи баланди нетто-фотосинтези растаниҳои роҳи C_4 -фотосинтез бевосита дар асоси ҳамин маънӣ шарҳ дода мешавад.

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

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

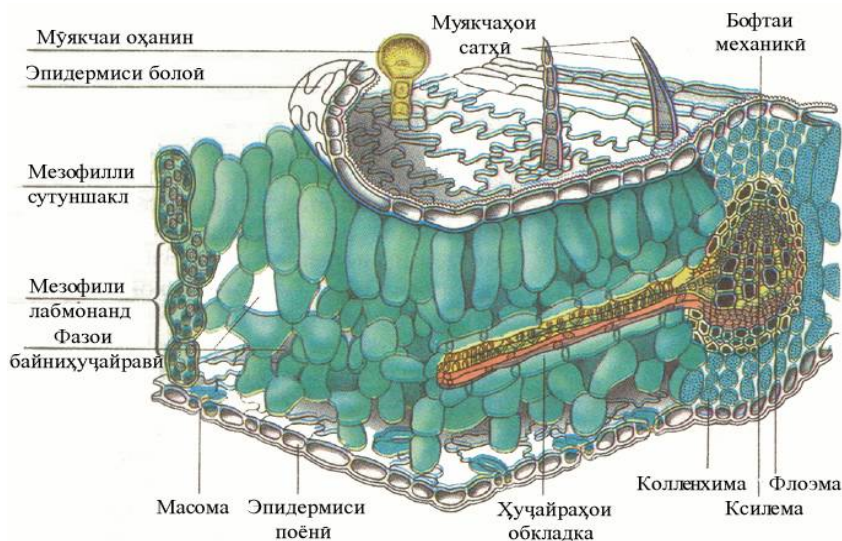
Фасли 5. МЕХАНИЗМҲОИ ЭНДОГЕНӢ (ДОХИЛӢ)-и ТАНЗИМ НАМУДАНИ ФОТОСИНТЕЗ

Танзими протсеси фотосинтез дар дарачаи мембра-наҳо, хлоропластҳо, ҳуҷайраҳо, бофтаҳо, узвҳо ва организми томи растани ба амал оварда мешавад. Дар рафти амалӣ гардидани протсеси фотосинтез ҳамаи системаҳои танзимкунада иштирок мекунад.

Танзими фотосинтез дар дарачаи барг. Барг ҳамчун узви фотосинтетикӣ вазифаҳои гуногунро иҷро мекунад. Вазифаҳои асосии барги растаниҳои сабз ин гузаронидани фото-

синтез (ғизогирӣ аз таркиби ҳаво), транспиратсия (бухоршавии об аз сатҳи баргҳо) ва синтези як қатор пайвастагиҳои органикӣ, аз ҷумла фитогормонҳо (ауксин-ҳо, гиббереллинҳо, кислотаи абссизинӣ) мебошанд. Барг, одатан сатҳи нисбат, ба ғафсии он хеле паҳн ва соҳти дорсалию вентралӣ дорад. Сатҳи ниҳоят паҳн доштани барг ба он имкон медиҳад, ки дар як воҳиди бофтавӣ масоҳати бештарро ишғол намояд. Сатҳи паҳн доштани баргҳо натиҷаи дурударози мутобиқшавии онҳо ба тарзи «ғизо-гирӣ аз таркиби ҳаво» мебошад.

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



Расми 20. Соҳти анатомии барг

Эпидермис бофтаи рӯйпӯшкунандаи барг буда, дар байни ҳучайраҳои он ба ҷуз ҳучайраҳои қисматҳои охирини аппарати масомавӣ ҳучайраҳои боқимонда хлоропласт надоранд. Эпидермиси барг бофтаҳои дохилии онро аз таъсири омилҳои беруна муҳофизат намуда, протсеси мубодилаи газҳо ва транспиратсияро дар барг танзим мекунад. Систе-

маҳои гузаронандаи тамоми сатҳи баргро фарогирифта онро бо об, моддаҳои маъданӣ таъмин намуда, дар чараёни пайва-стагиҳои органикӣ ва ассимилят-ҳои гуногун аз барг ба қисматҳои дигари растани самт гирифта, иштирок менамоянд.

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

Дар мезофилли полисадӣ хучайраҳо ба таври нисбат ба сатҳи барг ҳолати перпендикулярдошта кашиш хӯрдаанд ва дар як ё якчанд қатор ҷойгир шудаанд. Хучайраҳои мезофилли лабмонанд, бинобар дар байни онҳо мавҷуд будани фазоҳои байнихучайравии ҳачман бузург, аз ҳамдигар дурдур (пӯкмонанд) ҷойгир шудаанд. Масо-маҳои аксарияти растаниҳо дар эпидермиси поёнии барг ҷойгир шудаанд, яъне фазоҳои бузурги байнихучайравии дар эпидермиси поёни мавҷудбуда бевосита ба таъмин намудани протсеси мубодилаи газҳо мутобиқ гаштаанд. Бофтаи полисади (сутуншакл)-и ба тарафи равшанӣ нигаронидашуда қисми аз ҳама зиёди хлоропластҳои баргро дарбар гирифта, дар протсеси ассимилятсия (захирашавӣ)-и CO_2 нақши аввалиндарачаро ишғол намудааст. Миқдори қабатҳои хучайраҳои мезофилли дар таркиби барг аз дараҷаи шиддатнокии равшанӣ вобастагӣ дорад. Баргҳои дар зерӣ таъсири равшанӣ инкишофёфтаи растани дорои мезофилли пурраташаккулёфта мебошанд. Дар растаниҳои ареалҳои хушк – ксерофитҳо бофтаи полисади паренхима дар бисёр ҳолатҳо дар ду тарафи барг ҷойгир шудааст, бофтаи лабмонанд бошад, ниҳоят суст инкишоф ёфтааст ва ё ин ки тамоман вучуд надорад.

Акнун пайдарҳамии протсесҳои манзури диққати шумо мегардонем, ки онҳо дар хучайра ва бофтаҳои сабзи барг ҳангоми якдигарро иваз намудани равшанӣ ва торикӣ мегузаранд.

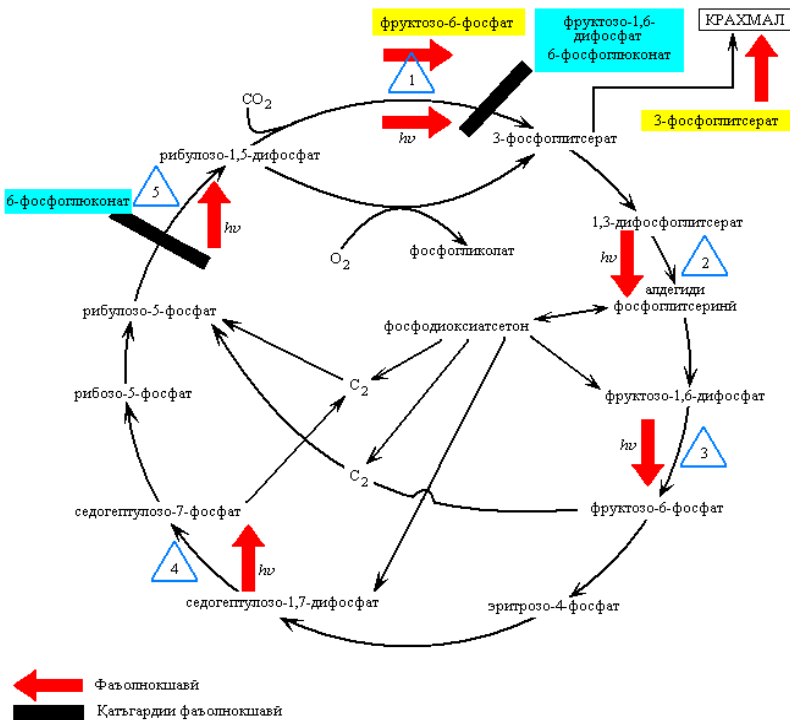
Пас аз якчанд дақиқаҳои аввали ба барг бо равшанӣ таъсир намудан, ҳаҷми хлоропластҳо хурд шуда, онҳо дорои сатҳҳои нисбатан паҳн (дискмонанд) мегарданд. Дар натиҷа, тилакоид ва гранаҳо дар таркиби хлорофилл аз ҷо бечо шуда, нисбат ба ҳамдигар зичтар ҷойгир мешаванд. Дар зери таъсири равшанӣ кашишхӯрии хлоропластҳо боиси ба амал омадани градиенти протонҳои трансмем-бранавӣ ва тағйирёбии потенциали барқии мембранаи ҳуди хлоропластҳо мегарданд. Дараҷаи муайяни кашиш-хӯрии хлоропласт барои самарабахш қор қардани занҷири нақлиёти электронҳо ва алоқаманд гардидани он бо протсеси ҳосилшавии АТФ зарур мебошад. Нақлиёти протон-ҳо ба дохили тилакоидҳо таҳти бузургҳои рН 5,0-5,5 ба туршшавии ковокии дарунии ҳуди тилакоидҳо, ишқорнок гардидани строммаҳои хлоропластҳо (дар торикӣ таҳти рН 7,0 ва дар равшанӣ таҳти рН 8,0) оварда мерасонад. Дар натиҷаи ба тилакоидҳо дохилшавии ионҳои H^+ , ионҳои Mg^{2+} аз таркиби онҳо хориҷ шуда, ба стромма ворид мегарданд.

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

богидраза то карбоксилнокшавии рибулозо-1,5-дифосфат озод мешавад.

АТР ҳам дар рафти реаксияҳои фосфорнокшавии рибулозо-5-фосфат ва кислотаи ФГ ва ҳам дар реаксияҳои ба синтези сахароза ва крахмал алоқаманд иштирок мекунад. NADPH бошад, барои барқароршавии кислотаи ФГ то ба алдегиди ФГ ва ҳосилшавии малат аз ҳисоби кислотаи шевелоксусӣ ниҳоят зарур аст. Mg^{2+} барои нигоҳ доштани фаъолнокии функционалии РДФ-карбоксилаза зарур буда, дар протсесҳои синтези хлорофиллҳо ва сафедаҳо иштирок мекунад.

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



Расми 21. Нақшаи танзим намудани синкли оксиду барқарқароршавандаи пентозофосфатӣ дар дараҷаи ферментҳо

(аз рӯйи М. Шампинӣ):

Тавзеҳ: 1 – РДФ-карбоксилаза; 2 – дегидрогеназаи кислотаи 1,3-ФГ; 3 – фруктозо-1,6-дифосфатфосфатаза; 4 - седогептулоза-1,7-дифос-фатфосфатаза; 5 - рибулозо-5-фосфаткиназа.

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

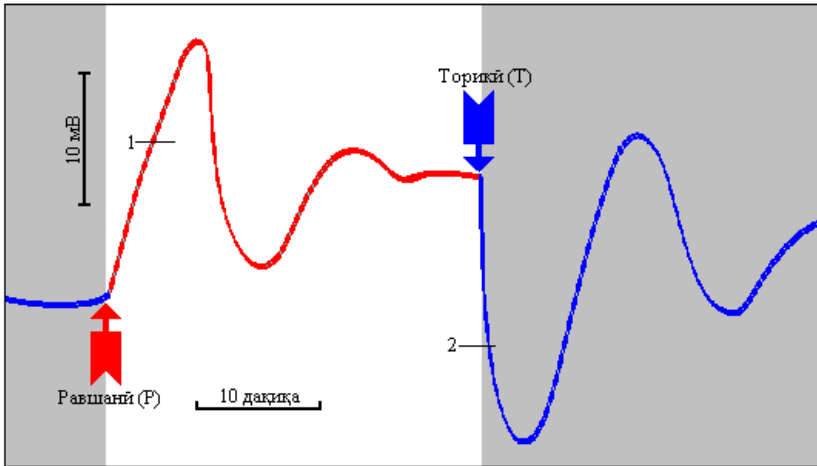
Танзими ғаёолиятнокии ферменти ибтидоии сикли Калвин – РДФ-карбоксилаза моҳиятан гуногунмазмун мебошад. Дар баробари дар зери таъсири равшанӣ ғаёол гардидан, ин фермент дар зери таъсири фруктозо-6-фос-фат низ ғаёол мегардад. Пайвастагии 6-фосфоглюконат, ҳамчунин, ғаёолнокии ферменти дар реаксияи охирини сикли Калвин иштироккунанда – рибулозо-5-фосфаткина-заро низ паст мегардонад. Дар охир, маҳсулоти реаксия-ҳои азхудкунии CO_2 – кислотаи 3-ФГ ба синтези крахмал таъсири мусбат мерасонад.

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

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

Қисмати таҳти таъсири равшанӣ қарордоштаи барг муваққатан дорои зарядҳои барқии мусбат мегардад. Ба амал

омадани чунин ҳолатҳоро бо роҳи истифода аз электродҳои беруна мушоҳида кардан имкон дорад (расми 22). Чунин мавҷи аз ҷиҳати барқӣ мусбати иқтидори боф-



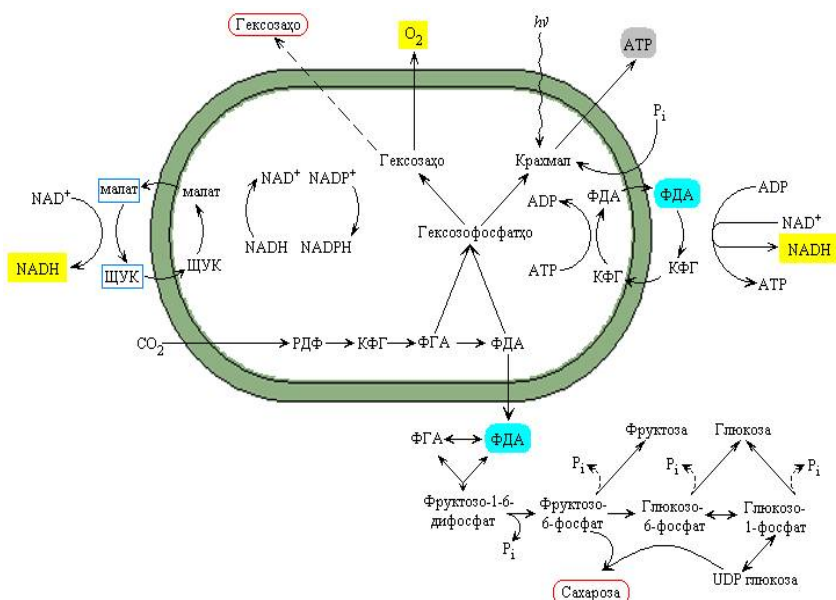
Расми 22. Реаксияи биоэлектрикии аз равшанӣ вобастаи барғҳои растани (аз рӯйи И.А. Рибин, 1977):

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

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

Ба ҳуҷайра таъсири пуриктидортаринро АТФ, NADPH ва ассимилятҳои дар хлоропластҳо ҳосилшуда мебахшанд, чунки танҳо бар асари таъсири чунин пай-вастагиҳо метаболизми ҳуҷайра муайян карда мешавад. Дар зер таъсири рав-

шанӣ дар таркиби хлоропластҳо таносуби миқдории АТР бар АДФ яқбора баланд мегардад ва дар натиҷаи бо суръати баланд ба амал омадани мубодилаи эквивалентии энергетикӣ АТР худи ҳамон лаҳза дар таркиби ситоплазма пайдо шуда, аз он ҷо ба таркиби митохондрияҳо дохил мешавад. Азбаски дараҷаи гузаронандагии ҷилди хлоропласт барои АТР хеле паст аст, бинобар ин, гузариши онро аз хлоропласт ба ситоплазма механизми челнокӣ таъмин мегардонад. Ин механизм дар натиҷаи амалӣ гардидани реаксияи оксиду барқарорша-вии байни кислотаи ФГ-ӣ ва фосфодиоксиатсе-тон фаъолият мекунад, чунки суръати баромади триозафос-фатҳо тавассути мембранаи хлоропластҳо ба суръати дифу-зияи озод наздик буда, ин ҳолат дар як вақт боиси нақлиёти эквивалентҳои барқароркунанда (NADH) мегардад (рас-ми 23).



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

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

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

Баромади пайвастагӣ, ки минбаъд аз онҳо ангишторҳо ҳосил мешаванд, аз таркиби хлоропласт ба сито-

плазма дар шакли кислотаи ФГ, алдегиди ФГ ва фосфодиоксиатсетон сурат мегирад.

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

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

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

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

Таъсири байниҳамдигарии бофтаҳои барг вобаста ба фотосинтез. Дар зери таъсири равшанӣ тағйиротҳо на танҳо дар ҳучайраҳои мезофиллӣ ба амал меоянд, балки равшанӣ чун омил муҳимтарини танзимкунандаи кори масомаҳо низ баромад мекунад. Ҳангоми дар зери таъсири равшанӣ қарор доштан масомаҳои аксарияти растаниҳо кушода ва дар баробари бартараф гардидани таъсири он пӯшида мешаванд. Ҳодисаи мазмунан баръакс дар мисоли растаниҳои суккулентӣ мушоҳида мешавад, ки масомаҳои онҳо рӯзона пӯшида ва шабона кушодаанд. Ба кори масомаҳо (яъне ба ҳолати кушода ва пӯшидашавии онҳо) миқдори CO_2 низ таъсир мерасонад. Масалан, ҳангоми камшавии миқдори CO_2 дар фа-

зоҳои байнихучайравӣ доираи сӯрохиҳои масомавӣ васеъ мешавад. Кушодашавии масомаҳо дар зерӣ таъсири равшанӣ ба фаъолияти пластидаҳои хучайраҳои қисматҳои охири (замикающие)-и аппарати масомавӣ алоқаманд мебошад. Хангоми аз таркиби барг чудо намуда, парвариш кардани хучай-раҳои масомавӣ, таъсири равшанӣ ба фаъолияти кори онҳо мушоҳида мегардад.

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

Бар асари фаъолияти фотосинтетикӣ хучайраҳои мезофиллӣ бофтаҳои гуногуни барг бо қандҳо ва маҳсу-лоти дигари фотосинтетикӣ таъмин карда мешаванд, ки дар натиҷа фаъолнокии функционалии бандҷаҳои гузаронанда баланд мегардад.

Мавҷуд будани ду тарзи нақлиёти ассимилятҳо ба бандҷаҳои гузаронанда ба таври назариявӣ чунин тахмин карда шудааст: 1) тавассути симпласт (яъне ба воситаи плазмодесмаҳо ва ситоплазмаи хучайраҳои нисбат ба ҳамдигар пайдархам ҷойгиршуда) ва 2) тавассути апопласт (ба воситаи деворҳои хучайравӣ); чунки дар мисоли аксарияти растаниҳо дар байни хучайраҳои мезофиллӣ ва флоэмавӣ плазмодесмаҳо суст инкишоф ёфтаанд ва ё тамоман вучуд надоранд. Дар апопласти паҳнаки барг имконияти мавҷуд будани қариб 1/5 ҳисса қандҳо ва ҳиссаи муайяни аминокислотаҳои озод ҷой дорад. Хучайраҳои паренхимаи барг ассимилятҳоро ба муҳити беруна озодона чудо намуда, онҳоро нисбатан суст аз худ мекунад. Хучайраҳои флоэмавӣ бошанд, баръакс, қобилияти аз муҳити беруна фаъолон аз худ намудани қандҳо ва аминокислотаҳоро доранд. Доштани чунин хусусияти хучайраҳои флоэмавӣ ба гузаронандаҳои энергияталаб воба-

ста буда, онҳо дохилшавии моддаҳоро ба муқобили градиенти концентратсионӣ таъмин менамоянд. Ақидаҳое баён карда шудаанд, ки мувофиқи онҳо сахарозаи дар хучайра ҳосилшуда ба таркиби чилди он гузашта, дар зерӣ таъсири ферменти инвертаза ба гексозаҳо (фруктоза ва глюкоза) таъзия мешавад. Минбаъд, гексозаҳо ба банд-чаҳои гузаронанда дохил шуда, дар он ҷо аз нав ба сахароза табдил меёбанд. Хучайраҳои флоэмавии канорӣ дар барг нақши коллекторро иҷро мекунанд, яъне онҳо асси-милятҳоро ба муқобили градиенти концентратсионӣ чамъ-оварӣ мекунанд. Нақши асосӣ дар протсеси пур гардонидани элементҳои бофтаҳои гузаронанда бо ассимилятҳо ба хучайраҳои ҳамсафар ва паренхимавии флоэма хос мебошад. Дар мисоли баъзе намуди растаниҳо ин амалро хучайраҳое иҷро мекунанд, ки барои иҷро намудани ин вазифа махсус гардиданд. Натиҷаҳое низ ба даст оварда шудаанд, ки аз худ намудани қандҳоро аз ҷониби хучайраҳои флоэмавӣ дар иштироқи ионҳои H^+ тасдиқ менамоянд. Яъне, хучайраҳои флоэмавӣ қандҳоро тавасути кор кардани насоси ионҳои H^+ -ии энергияталаб ҷаббида мегиранд. Дар натиҷа бо ассимилятҳо пур гардидани бофтаҳои барг шиддатнокии фотосинтез паст мешавад. Ҳолати аз ҳад зиёд аз қандҳо таркиб ёфтани плас-тидаҳо боиси ба амал омадани тағйиротҳои сохтории дар аввал баргарданда ва баъдтар барнагардандаи хлоро-пластҳо мегардад. Дар натиҷа шиддатнокии фотосинтез ниҳоят паст мешавад. Захирашавии миқдори аз ҳад зиёди крахмал дар пластидаҳо ва доштани таъсири манфии он ба протсеси фотосинтез чунин шарҳ дода мешавад: 1) таъсири механикӣ ба тилакоидҳо; 2) пастшавии речаи равшанӣ дар хлоропласт; 3) тақшоншавии ферментҳо дар сатҳи крахмал; 4) тақшоншавии ионҳо, аз ҷумла ионҳои Mg^{2+} , ки барои нигоҳ доштани фаъолнокии ферментҳо зарур мебошад; 5) паст гардидани диффузияи CO_2 .

Баргҳои аксарияти растаниҳо қобилияти оҳиста-оҳиста ба тарафи равшанӣ тоб хӯрданро доро мебошанд. Ҳамин тавр, онҳо шароитҳои хубтар амалӣ гардидани протсеси фотосин-

тезро таъмин менамоянд. Айнан бо ҳамин роҳ «мозаикаи барг» ҳосил мешавад.

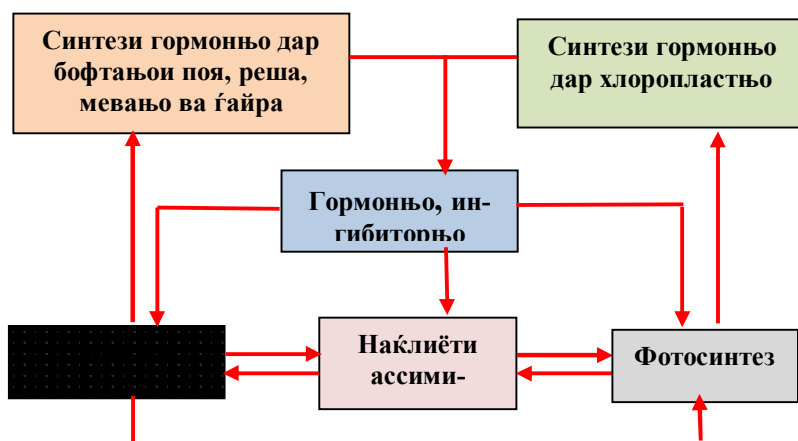
Танзими протсеси фотосинтез дар растании том.

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

Механизмҳои чунин баҳамтаъсиркуниҳо дар асоси ҳодисаи репрессияи метаболитикӣ фотосинтез шарҳ дода мешавад. Муайян карда шудааст, ки фаъолияти кории марказҳои аттрагирӣ чи қадар пурқувват бошад, барг аз ассими-

лятҳои фотосинтетикӣ ҳамон қадар самаранок озод мешавад. Ин ҳолат барои баландшавии шиддатнокии фотосинтез чун шароити муҳим баромад мекунад.

Дар рафти ҳамаи ин протсесҳо мавқеи аввалинда-рача ба фитогормонҳо, ингибиторҳои эндогенӣ (дохилӣ)-и сабзиш ва метаболитҳо (баъзе намояндагони полифе-нолҳо) дода мешавад. Иштироқи фитогормонҳо дар протсеси фотосинтез ба таври нақшаи аз ҷониби А.Т. Мокроносов пешниҳодкардашуда ифода мегардад:



Аз нақшаи мазкур чунин бармеояд, ки фитогормонҳо дар қисмҳои гуногуни организми растаӣ, аз ҷумла дар хлоропластҳо, ҳосил шуда, ба протсеси фотосинтез ҳам таъсири масофавӣ ва ҳам таъсири бевосита мерасонанд. Таъсири фитогормонҳо, ҳамчунин, дар дараҷаи хлоропластҳо низ зоҳир мегардад. Таъсири масофавӣ таҳти мазмуни дорои хусусияти танзимкунанда будани таъсири фитогормонҳо ба протсесҳои сабзиш ва инкишофӣ (эпи-генез), яъне захирашавии моддаҳои ғизоӣ, нақлиёти асси-милатҳо, ҳосилшавӣ ва фаъолнокии моддаҳои аттрагирӣ, маънидод карда мешавад. Аз ҷониби

дигар, фитогормон-ҳо тавассути ба амал овардани тағйиротҳои ҳолати мем-бранаҳо, фаъолнокии ферментҳо, генератсияи потенциали трансмембранавӣ ба фаъолнокии хлоропластҳо таъсири бевосита мерасонанд. Иҷбот карда шудааст, ки мавқеи фитогормонҳо, аз ҷумла ситокининҳо, дар биогенези хлоропластҳо, синтези хлорофилл ва ферментҳои сикли Калвин назаррас мебошад.

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

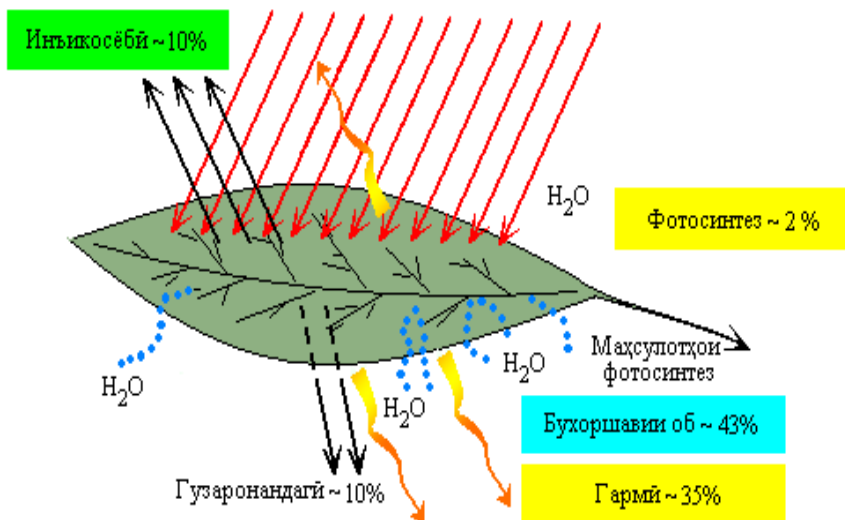
Фасли 6. ЭКОЛОГИЯИ ФОТОСИНТЕЗ

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

6.1. Вобастагии фотосинтез аз таъсири омилҳои муҳити беруна

Шиддатнокӣ ва таркиби спектралӣ равшанӣ. Муайян карда шудааст, ки баргҳо 80-85%-и энергияи аз ҷиҳати

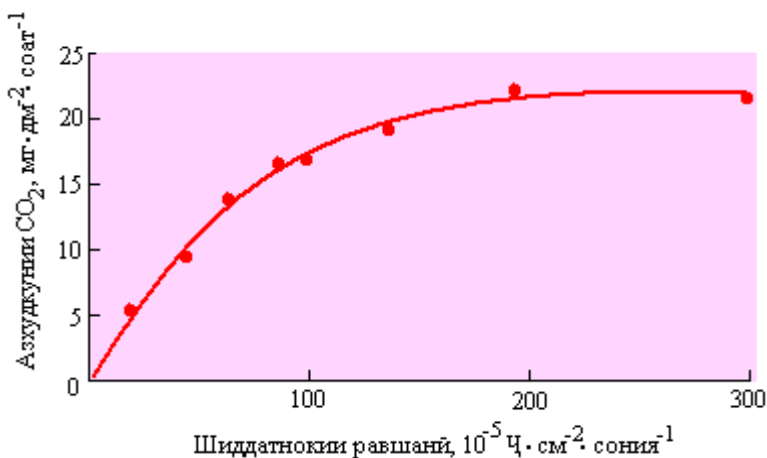
фотосинтетикӣ фаъоли нурҳои қисматҳои гуногун (худуди дарозии мавҷии 400-700 нм) ва 25%-и нурҳои қисмати инфрасурхи спектри равшаниро, ки онҳо дар маҷмӯъ 55%-и энергияи радиатсияи умумии Офтобро ташкил медиҳанд, фуру мебаранд. Дар рафти фотосинтез бошад, ҳамагӣ 1,5-2,0%-и энергияи равшани аз ҷониби баргҳо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



Расми 24. Мувозинати энергетикӣ ва барги растани

Тавзеҳ: ҳолати харҷ гардидани энергияи аз ҷониби барг фурубурдашуда дар рафти амалӣ гардидани қорҳои гуногун ба ҳисоби фоиз оварда шудааст.

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



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

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

Таҳлили хатти качи таъсири равшанӣ ба фотосинтез имкон медиҳад, ки оид ба моҳият ва фаъолият (кор)-и системаҳои фотохимиявӣ ферментативӣ маълумотҳо ба даст орем. Масалан, кунҷи моилро доштани хатти качи таъсири равшанӣ ба фотосинтез, доир ба суръати амалӣ гардидани реаксияҳои фотохимиявӣ ва миқдори хлорофилл маълумот медиҳад: чи қадар моил будани он зиёд бошад, дараҷаи фурӯбарии равшанӣ ҳамон қадар баланд мегардад. Одатан, нишондиҳандаи фурӯбарии фаъолонаи равшанӣ ба растаниҳои сояҷӯсти чангалҳо ва обсабзҳои қисматҳои поёнии кӯлҳо, бахрҳо ва укёнусҳо хос мебошад, чунки онҳо ба шароитҳои таъсири сусти равшанӣ мутобиқ гаштаанд. Аппарати пигментии ниҳоят хубинкишофёфтаи ин гуна растаниҳо аз худ қобилияти фурӯбарии фаъолонаи шиддатнокии пасти равшаниро зоҳир менамояд.

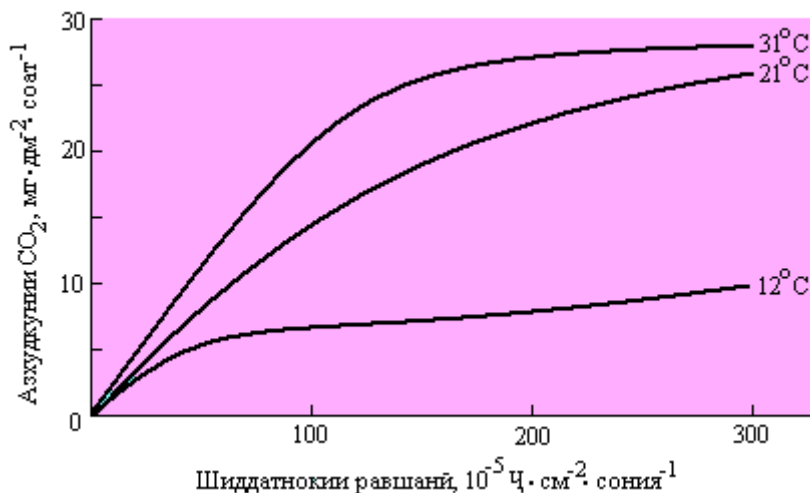
Фаъолнокии фотосинтез дар қисматҳои таъминкунандаи шиддатнокии максималии таъсири равшанӣ ба фотосинтез, доштани иқтидори баланди фурӯбарӣ ва барқароркунии CO_2 -ро ифода намуда, аз рӯйи миқдори CO_2 муайян карда мешавад. Қисмати таъминкунандаи шиддатнокии максималии таъсири равшанӣ ба фотосинтез чи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

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

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

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

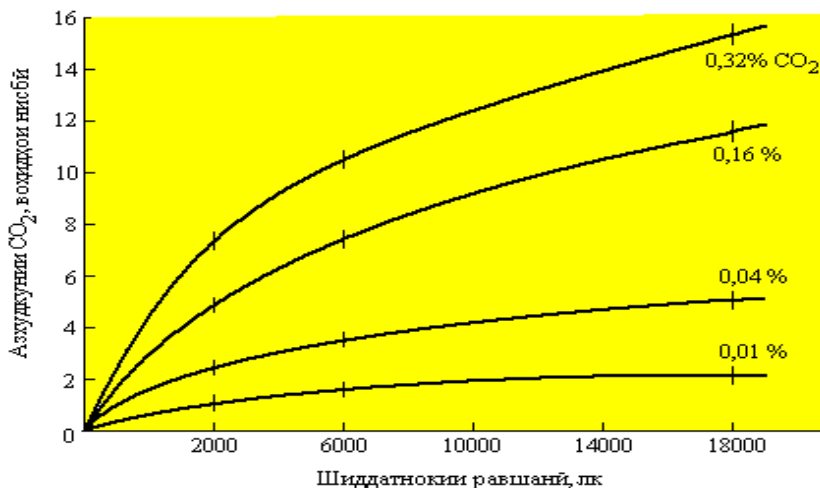
Ба чараёни афкандагии энергияи равшанӣ тағйир-ёбии омилҳои дигари муҳит низ таъсир мерасонанд. Масалан, баландшавии дараҷаи афкандагии энергияи равшанӣ таҳти ҳароратҳои пасти муҳит (то 12⁰С) дорои самарайи на чандон хуб мебошад (расми 26).



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

Мӯтадил будани ҳарорат барои растаниҳои роҳи С₃-фотосинтез дар ҳудуди 25-35⁰С меҳобад. Зиёдшавии миқдори СО₂ дар баробари баландшавии дараҷаи афкандагии энергияи равшанӣ ба зиёдшавии суръати амалӣ гардидани фотосинтез оварда мерасонад (расми 27).

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



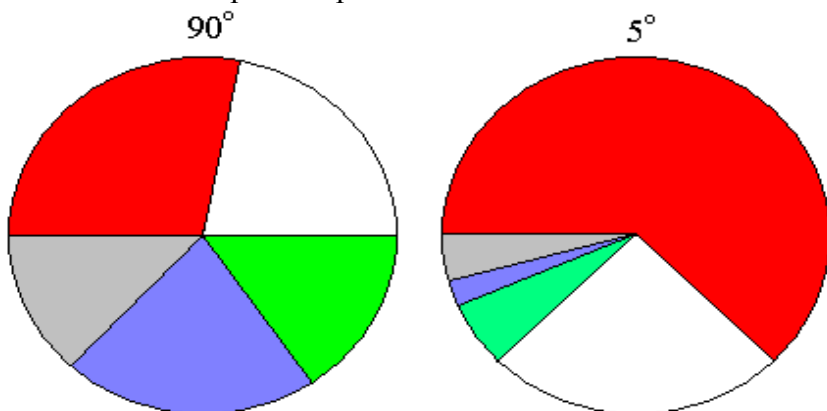
Расми 27. Таъсири мутақобилаи шиддатнокии равшанӣ ба миқдори CO₂ ба суръати фотосинтези мха (аз рӯйи Б.А. Рубин, В.Ф. Гавриленко, 1977)

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

мегардад. 1 кванти энергияи нурҳои қисмати сурхи спектри равшанӣ ба энергияи иқтидори гузариши оксиду барқароршавандаи система аз $E_0' = +0,8$ В то ба $E_0' = -0,8$ В баробар аст. 1 квант энергияи нурҳои қисмати инфрасурхи спектри равшанӣ барои амалӣ гардидани протсеси дар зери таъсири равшанӣ таҷзияшавии молекулаи об кифоягӣ намекунад. Лекин, дар бактерияҳои сулфурии фотосинтезкунанда ин миқдор энергия барои протсеси таҷзияшавии сулфиди гидроген дар рафти фоторедуксия бемалол кифоягӣ мекунад. Бинобар ин, фотосинтез дар бактерияҳои сулфурӣ бо иштироки бактериохлорофилл ва дар зери таъсири нурҳои қисмати ба чашм ноаёнӣ спектри равшанӣ – қисмати инфрасурх мегузарад.

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

ти сурхи спектри равшанӣ бошанд, дохилшавии ^{14}C -ро дар сонияҳои аввали таъсиррасонӣ ба таркиби ангиштобҳо ва пас аз як дақиқа ба таркиби крахмал таъмин менамоянд.



Расми 28. Таркиби спектралӣ радиатсияи ростпахширавандаи нурҳои Офтоб ҳангоми ҷойҳои гуногунро ишғол намудани он (аз рӯйи Н.Н. Калигин, 1947)

Ҳамин тариқ, дар зери таъсири нурҳои қисмати кабудӣ спектри равшанӣ нисбат ба нурҳои қисмати сурхи он дар таркиби баргҳо маҳсулоти иловагии ғайриангиштобӣ ҳосил мешаванд. Ҷой доштани чунин хусусиятҳои фарқ-кунандаи таъсири равшанӣ ба метаболизми карбон дар мисоли растаниҳои роҳҳои C_3 - ва C_4 -фотосинтез, обсабз-ҳои кабуд ва сурх мушоҳида карда шудааст. Ин хусусиятҳо ҳангоми гуногунбудани миқдори CO_2 ва дараҷаи афкандагии энергияи равшанӣ ифода мегарданд. Мутаассифона, дар хлоропластҳои аз таркиби хучайраҳои барг ҷудокардашуда тафовути ҳосилшавии крахмал дар зери таъсири нурҳои қисмати сурху кабудӣ спектри равшанӣ мушоҳида карда намешавад. Аз ин рӯ, тахмин мекунанд, ки дар зери таъсири нурҳои қисмати кабудӣ спектри равшанӣ дар растаниҳои сабз чун фоторетсептори танзимкунандаи метаболизми карбон дар фотосинтез флавинҳо баромад мекунанд. Муайян карда шудааст, ки ҳангоми илова намудани миқдори кам (то 20%)-и нурҳои қисмати кабудӣ спектри равшанӣ ба нурҳои қисмати сурхи он шиддат-

нокии фотосинтез баланд мешавад. Эҳти-мол, ин ҳодиса ба ҳолати танзимшавии давраи фотохимиявии фотосинтез дар зери таъсири нурҳои қисмати кабудӣ спектри равшанӣ алоқамандӣ дорад.

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

Шиддатнокии аз худ намудани CO_2 аз ҷониби барги растаниҳо аз суръати ба таркиби хлоропластҳо дохилшавии он низ вобастагӣ дорад. Суръати дохилшавии CO_2 ба хлоропласт дар асоси дифузияшавӣ (пахншавӣ)-и он тавассути масомаҳо, фазоҳои байнихучайравӣ ва ситоплазмаи хучайраҳои мезофилли барг муайян карда мешавад. Масомаҳо дар шакли

кушода 1-2%-и масоҳати умумии паҳнаки баргро ташкил медиханд. Қисмати боқи-мондаи масоҳати паҳнаки баргро қабати кутиной (қабати барои дохилшавии газҳо монешаванда) ишғол намудааст, лекин дар баробари мавҷуд будани сӯрохиҳои кути-кулавӣ дар барг, CO_2 ба воситаи масомаҳо дохил мешавад. Дохилшавии CO_2 тавассути масомаҳо ба барг дар асоси қонуни Стефан шарҳ дода мешавад. Моҳияти ин қонун аз он иборат аст, ки суръати ҷойивазкунии молекулаи газҳо ба воситаи сӯрохиҳои нисбатан хурд на ба масоҳати барг, балкӣ ба диаметри онҳо пропорционалӣ мебошад. Дар қисматҳои канории сӯрохиҳо дараҷаи теладиҳии газҳо камтар мебошад. Бинобар ин, тавассути масомаҳо, ки дар ҳолати кушодашавӣ андозаи сӯрохиҳои онҳо ба 10 мкм баробар аст, молекулаи газҳо бо суръати баланд ҷой иваз мекунад. Ба протсеси кушода ва пӯшидашавии масомаҳо CO_2 , дараҷаи бо об таъмин будани бофтаҳо, равшанӣ, фитогормонҳо таъсир мерасонанд.

Ҳарорат. Протсесҳои ибтидоии фотофизикавии фотосинтез (фурӯбарӣ ва мигратсияи энергияи равшанӣ, ҳолати баҳаяҷоноии молекулаи пигментҳо) аз таъсири ҳарорат вобастагӣ надоранд. Ба таъсири ҳарорат прот-сесҳои ниҳоят ҳассоси фотофосфорнокшавии фотосинте-тикӣ ҷавобгӯ мебошанд. Суръати реаксияҳои энзиматикии ба протсеси барқароршавии карбон алоқаманди фотосинтез, ҳангоми то ба 10^0C баландшавии ҳарорат 2-3 бор зиёд мешаванд ($Q_{10}=2-3$). Вобастагии умумии фотосинтез аз таъсири ҳарорат дар шакли ҳатти қачи яққуладор ифода мегардад (расми 27). Ҳатти қачи вобастагии фотосинтез аз таъсири ҳарорат дорои 3 нуқтаи асосӣ мебошад: нуқтаи поёнӣ (минималӣ), нуқтаи миёна (оптималӣ) ва нуқтаи болоӣ (максималӣ). Шиддатнокии фотосинтез ҳангоми ниҳоят мўътадил будани ҳарорат аз давомнокии таъсири он вобастагӣ дорад. Натиҷаи поёнии ҳудуди таъсири ҳарорат ба шиддатнокии фотосинтез барои растаниҳои минтақаҳои шимолӣ (сўзанбарг, арча)... – $0,5^0\text{C}$, барои растаниҳои тропикӣ – $4-8^0\text{C}$ ва барои растаниҳои

иқлим-ҳои гармтар $20-25^{\circ}\text{C}$ -ро таъшиқ медеҳад. Баландшавии ҳарорат то 40°C ба сустшавӣ ё қатъ гардидани шиддатнокии фотосинтез оварда мерасонад. Баъзе намояндагони растаниҳои иқлимҳои биёбон қобилияти таҳти нишонди-ҳандаҳои баланди ҳарорат (то 58°C) амалӣ гардонидани протсеси фотосинтезро пайдо мекунанд. Натиҷаҳои поёни ва болоии ҳудуди таъсири ҳароратро ба фотосинтез, бо роҳи пешакӣ устувор гардонидан, мутобиқшавии растаниҳо ба градиенти ҳарорат тағйир додан мумкин аст. Ба таъсири ҳарорат беш аз ҳама реаксияҳои карбоксилнок-шавӣ, табилёбии фруктозо-6-фосфат ба сахароза ва крахмал, ҳамчунин нақлиёти қандҳо аз баргҳо ба дигар узвҳои растанӣ ҷавобгӯ мебошанд.

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

Мубодилаи об. Об дар протсеси фотосинтез ба сифати субстрати оксидшаванда ва манбаи ҳосилшавии оксиген баромад мекунад. Бинобар ин, шиддатнокии фотосинтез, бе шакку шубҳа, аз мубодилаи об дар растанӣ вобастагии калон

дорад. Циҳати дигари таъсири миқдори об ба протсеси фотосинтез аз он иборат мебошад, ки бузургии аз об сер будани баргҳо дараҷаи кушодашавии масо-маҳо ва дохилшавии CO_2 –ро ба барг муайян менамояд. Ҳамин тариқ, таъсири мубодилаи об ба шиддатнокии фотосинтез таҳти мазмунҳои зерин ифода мегардад: аз ҳад зиёд бо об таъмин будани барг боиси пӯшидашавии масомаҳо мегардад, ки дар натиҷа қобилияти фурубарии CO_2 аз ҷониби барг суст шуда, шиддатнокии фотосинтез паст мегардад; дар натиҷаи ҷой доштани таъсири аз ҳад баланди хушкии атмосферавӣ бухоршавии миқдори зиёди об аз сатҳи барг ба зиёдшавии миқдори кислотаи абсиссизинӣ оварда мерасонад, ки ин ҳолат низ ба пӯшидашавии масомаҳо мусоидат менамояд.

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

Ғизои маъданӣ. Барои мўътадил фаъолият намудани аппарати фотосинтетикӣ тани растанӣ бояд бо тамоми ҷузъиёти макро- ва микроэлементҳо таъмин бошад. Ба ҳамаи мо маълум аст, ки барои растаниҳо ду протсеси ғизогирӣ: ғизогирии атмосферавӣ ва ғизогирӣ тавассути реша хос буда, онҳо байни ҳамдигар алоқамандии зич доранд. Вобастагии фотосинтез аз ғизои маъдани растанӣ-ҳо дар асоси эҳтиёҷ доштани протсеси ташаккулёбии аппарати фотосинтетикӣ (синтези пигментҳо, ҷузъҳои гуногуни занҷири нақлиёти электронҳо, системаҳои каталитикии хлоропластҳо, сафедаҳои сохторӣ ва нақлиётӣ), ҳам-чунин, барои таъмин гардонидани фаъолияти ҳуди аппарати фотосинтетикӣ бо баъзе намояндагони элементҳои маъданӣ муайян карда мешавад.

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

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

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

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

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

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

Фосфор (P). Дар шароитҳои норасоии фосфор рафти амалӣ гардидани реаксияҳои фотохимиявӣ ва реаксияҳои давраи торикии фотосинтез вайрон мегардад. Норасоии фосфор ҳангоми мавҷуд будани шиддатнокии баланди равшанӣ

баръало ифода меёбад. Дар натиҷа суръати реаксияҳои давраи торикии фотосинтез тағйир меёбад. Лекин, ҳангоми то ду маротиба камшавии миқдори фосфор дар таркиби баргҳо шиддатнокии фотосинтез дар муқоиса ба шиддатнокии протсесҳои сабзиш, инкишофёбӣ ва ҳосилнокии растаниҳо чандон паст намегардад. Миқдори изофави (аз ҳад зиёд)-и фосфор низ ба суръати гузаштани фотосинтез таъсирбахш мебошад. Тахмин карда шудааст, ки таъсири миқдорҳои изофавии фосфор ба шиддатнокии фотосинтез аз тағйирёбии қобилияти нимгузаронандагии мембранаҳо вобастагӣ дорад.

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

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

Миқдори доими (21%)-и оксиген дар таркиби муҳит мазмуни таъсири мӯътадил доштани онро ба протсеси фотосинтез баён мекунад. Масалан, дар растаниҳои дорои шиддатнокии баланди фотонафаскашӣ (лӯбиёғиҳо ва ғай-ра) камшавии миқдори оксиген дар муҳит то ба 3% шиддатнокии фотосинтези онҳоро баланд мегардонад; дар растаниҳои дорои шиддатнокии пасти фотонафаскашӣ (ҷуворимакка) то 3% камшавии миқдори оксиген дар таркиби муҳит ба ҷой дошта-

ни чунин тағйиротҳо оварда намерасонад. Шиддатнокии фотосинтез дар онҳо ба таври мўътадил боқӣ мемонад.

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

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

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

Дар баробари тулӯи Офтоб протсеси фотосинтез оғоз мегардад. Шиддатнокии он дар баробари зиёдшавии дараҷаи афқаниши энергияи равшанӣ меафзояд. Ҳамин тавр, шиддатнокии аз ҳама баланд (максималӣ)-и фотосинтез дар давраи аз соати 9 то 12-и рӯз ба қайд гирифта шудааст. Тавсифи минбаъдаи шиддатнокии фотосинтез бевосита, аз дараҷаи об обсер будани барғҳо, ҳарорати атмосферавӣ ва шиддатнокии равшани вобастагӣ дорад. Дар соатҳои нисфирӯзӣ (аз соати 12 то 16) шиддатнокии фотосинтез баланд не, баръакс, паст мешавад: ҳангоми на чандон гарм будани рӯз ва ё дар рӯзҳои нисбатан абрнок шиддатнокии фотосинтез метавонад ба да-

рачаи шиддатнокии максималии пагоҳирӯзии он (яъне, ба шиддатнокии дар соатҳои 6-8-и саҳар) баробар бошад ва ё аз он ҳам натиҷаҳои пасттарро соҳиб гардад. Дар давоми соатҳои 16-17-и рӯз бошад, шиддатнокии фотосинтез дубора баланд мешавад. Шиддатнокии фотосинтез дар рӯзҳои тобистон баъди соати 22, яъне пас аз ғуруби офтоб, ба таври минималӣ паст мешавад.

Паст гардидани шиддатнокии фотосинтез дар давоми рӯз (депрессияи рӯзонаи фотосинтез) ба тағйирёбии фаъолнокии аппарати фотосинтетикӣ ва чамъшавии миқ-дори зиёди ассимилятҳо дар зери таъсири гармӣ алоқа-манд мебошад, чунки ҳарорати баргҳо дар ин давраи шабонарӯзӣ метавонад аз ҳарорати атмосферавӣ то $5-10^0\text{C}$ баландтар бошад. Ҳангоми ҷой доштани бухоршавии миқдори зиёди об аз бофтаҳои барг ва баландшавии шиддатнокии фотонафаскашӣ масомаҳо пӯшида мешаванд.

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

ифода меёбанд. Яъне, дар даврахое ки онҳо бештар дар зери таъсири хунукиҳои зиёд қарор доранд. Шиддатнокии максималии фотосинтези растаниҳои арктикӣ дар давраи нисбатан мўътадил будани тобистони ин қутби сайёраи Замин ба қайд гирифта шудааст.

6.3. Фотосинтез, сабзиш, инкишофёбӣ ва ҳосилнокии растаниҳо

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

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

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

Тасаввуроти муосир оид ба протесҳои фотосинтез ҳам дар дараҷаи растанӣ ва ҳам дар дараҷаи фитосенозҳо имкон медиҳанд, ки самтҳои асосии мӯътадил гардонидани протесҳои

фотосинтез ва роҳҳои баланд бардоштани ҳосилнокии растанихоро муайян намоем. Шарҳи нисбатан пурраи масъалаҳои алоқаманд ба фаъолияти фотосинтетикӣ растанӣҳои зироатӣ, аз ҷумла, ба ҳосилнокии хочагӣ (ҳосили аз ҷониби инсон истеъмолшаванда) ва ҳиссаи он дар ҳосилнокии биологӣ (яъне, массаи умумии тамоми узвҳои растанӣ) алоқаманд дар қорҳои илмӣ-тадқиқотӣ А.А. Ничипорович баръало мушоҳида мегарданд. Ҳамин тариқ, ҳосилнокии аз ҳама баланди растанӣ-хоро дар баробари таъмин намудани шароитҳои зерин ба даст овардан имкон дорад: 1) зиёд намудани масоҳати баргҳо дар кишт; 2) дароз намудани давраи фаъолони қорқардани апарати фотосинтетикӣ дар давоми ҳар як шабонарӯз ва давраи ҳаётии растанӣҳо (риояи қоидаҳои агротехникӣ ва истифодаи нуриҳои маъданӣ); 3) таъмини шиддатнокӣ ва ҳосилнокии баланди фотосинтез бо роҳи зиёдшавии массаи шабонарӯзии моддаҳои хушк; 4) таъмини ҳадди ақалли ҷараёни маҳсулоти фотосинтез аз таркиби тамоми узвҳои фотосинтетикӣ ба узвҳои ҳосилдиҳанда ва дараҷаи баланди аз худ намудани ассимилятҳо дар рафти протесисҳои биосинтетикӣ.

Барои ба даст овардани ҳосили баланди растанӣҳои зироатӣ гузаронидани тадқиқотҳои генетикӣ-селексионӣ ба баланд бардоштани шиддатнокии фотосинтез, суръати ҷараёни ассимилятҳо, ҳосилнокии ҳоси фотосинтетикӣ равонагардида зарур мебошанд.

6.4. Аҳамияти растанӣҳои сабз дар биосфера

Аҳамияти қайҳонии растанӣҳо. Асосгузори таълимоти фотосинтези даврони муосир олими рус К.А. Тимирязев, ки дар шумори аввалин муҳаққиқон ба омӯзиши нақши қайҳонии растанӣҳо шурӯъ карда буд, соли 1875 дар яке аз маърузаҳои худ моҳияти ин масъаларо чунин ифода кардааст: *«...нури равшани офтоб дар баробари афкандан ба*

сохторҳои сабзи навниҳоли гандум..., барои иҷрои қорҳои дохилӣ ҳарч гардида, ба қанди ҳалшаванда табдил ёфт ва дар охир дар таркиби дони гандум дар шакли крахмал ё клековина захира шуд. Дар ин ё он шакл ба таркиби нон, ки барои организм мо ҳамчун манбаи гизо баромад мекунад, дохил гардид. Минбаъд ба мушакҳо (гӯшти бадан) ва асабҳои мо табдил ёфт. Ин нури равшанӣ моро гарм нигоҳ медорад. Вай моро ба ҳаракат медарорад. Эҳтимол, ин лаҳза нури равшанӣ дар асаби мо бозӣ карда истодааст».

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

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

Дар давраи мавҷудияти ҳаёт дар рӯи Замин боқимондаҳои органикии растаниҳо ва ҳайвонот захира шуда, дигаргун гаштаанд. Дар сатҳи хушкӣ ин моддаҳои органикӣ дар шакли қорҳои зеризаминии нафт, газҳои табиӣ, ангишт-

санг, гумус ва торф вомахӯранд. Дар бахру укё-нусҳо боқимондаҳои органикии организмҳои зинда, хусусан ҳайвонот, такшин шуда, ба таркиби чинсҳои такшоншуда дохил гаштаанд.

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

2. *Таъмини доимияти миқдори CO_2 дар таркиби атмосфера.* Дар натиҷаи ҳосилшавии пайвастагҳои органикӣ (гумус, торф, чинсҳои такшоншуда ва кандани-ҳои фойданок) миқдори зиёди CO_2 аз протсеси гирдгардиши карбон ҷудо гаштааст. Дар таркиби атмосфера (қабати ҳавоии замин) миқдори CO_2 (аз ҷиҳати ҳаҷм) – 0,03% ё 711 млрд. тоннаро ташкил медиҳад.

Дар давраи кайнозой миқдори CO_2 -и таркиби атмосфера оҳиста-оҳиста яхела шуда, танҳо дар натиҷаи пасту баландшавии (ритмҳо)-и геохимиявии шабонарӯзӣ ва мавсимӣ каме тағйир меёбад. Чунин доимияти миқдори CO_2 -и таркиби атмосфера дар натиҷаи дар ҳудуди глобалӣ амалӣ гардидани протсесҳои пайвастшавӣ ва хоричшавии он таъмин мегардад.

Пайвастшавии CO_2 дар рафти фотосинтез рафти ҷудошавии CO_2 -ро дар натиҷаи протсесҳои дигар ҷуброн мекунад. Ҷудошавии солони CO_2 аз таркиби организмҳои зинда ва боқимондаҳои органикии онҳо ба таркиби атмосфера тано-субан (ба ҳисоби млрд. тонн) чунин шарҳ дода мешавад: дар натиҷаи нафаскашии растаниҳо – 10, нафаскашиҳои аэробӣ ва анаэробӣ (туршшавӣ)-и микро-организмҳо – 25, нафаскашии одаму ҳайвонот – 1,6, фаъолияти истехсолии инсон – 5, протсесҳои гуногуни геохи-миявӣ – 0,05. Дар сурати мавҷуд набудани чунин протсесҳо дар муддати ҳамагӣ 6-7 сол та-

моми CO_2 -и таркиби ҳаво дар рафти фотосинтез захира ме-гардид. Захираи хеле бузурги CO_2 укёнуси ҷаҳонӣ ба шумор меравад, чунки миқдори CO_2 -и дар таркиби обҳои он ҳалшуда, аз миқдори CO_2 -и таркиби ҳаво 60 бор зиёд мебошад. Фотосинтез, аз як тараф, нафаскашии организмҳои зинда ва системаи карбонати укёнуси ҷаҳонӣ, аз тарафи дигар, миқдори CO_2 -и таркиби атмосфераро нисбатан доимӣ нигоҳ медоранд.

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

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

Ҷараёни зиёдшавии миқдори CO_2 -и таркиби атмосфера бар асари сӯختани теъдоди аз ҳад зиёди нафт, газ ва таъсири дигар омилҳо боиси баландшавии ҳарорати миёна дар сатҳи Замин гардида, ба обшавии пирахҳои қуллаҳои баландтарин ва қутбҳои замин оварда мерасонад. Дар натиҷаи ҷой доштани чунин ҳолатҳо қисматҳои нисбатан ҳамвору дар соҳилҳо

қарордоштаи сатҳи хушкии замин зери об мемонанд. Ҳамчунин, эҳтимолияти бар асари зиёдшавии миқдори CO_2 -и ҳаво афзудани шиддатнокии фотосинтез низ ҷой дорад, ки сабаби аз байн бурдани ҳолати захирашавии гази карбонат дар таркиби ҳаво мегардад.

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

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

5. *Қабати озонӣ.* Натиҷаи дигари муҳим будани қобилияти ҷудо намудани оксиген аз ҷониби растаниҳо дар он ифода мегардад, ки дар таркиби атмосфера, дар баландҳои тақрибан 25000 м (25 км) қабати махсус – қабати озонӣ ҳосил гардидааст. Азон (гази O_3) дар натиҷаи фотодиссоциатсияи молекулаҳои оксиген (гази O_2) дар зери таъсири нурҳои радиатсионии офтоб ҳосил мешавад. Қабати азонии атмосфера қобилияти нигоҳ доштан ва безарар гардонидани нурҳои ултрабунафш (нурҳои кӯтоҳмавҷи барои тамоми системаҳои зинда марговар)-ро доро мебошад. Ҳолати бар асари воридшавии партовҳои захролудкунанда ба таркиби атмосфера ва дар натиҷаи он вайрон шудани қабати озонӣ тайи 100-150 со-

ли охир, масъалаи муҳимми ҳифз намудани биосфераро ба миён овардааст.

6.5. Мувофиқати тақомули типҳои мубодилаи моддаҳо бо муҳити зист

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

4,5 млрд. сол	<p>А. Таркиби атмосфера: H_2O, CO_2 ва ба миқдори нисбатан камтар N_2, CH_4, NH_3, H_2S ва ғайра. O_2 дар ин давра дар таркиби атмосфера тамоман мавҷуд набуд. Ҳарорати хеле баланд, таъсири назарраси нурҳои ул-трабунафш ва зарядҳои барқӣ дар ин давра ба синтез-шавии пайвастиҳои органикӣ мусоидат намудаанд;</p> <p>Б. Синтези абиоти (ғайризинда)-и пайвастиҳои органикӣ ва захирашавии онҳо дар укёноси ҷаҳонӣ.</p>
4,0 млрд. сол	<p>А. Пастшавии ҳарорат, камшавии абрнокӣ таркиби ҳаво, пайдоиши пайҳои оксигенӣ ва қабати озонӣ дар натиҷаи диссоциатсияи об дар зери таъсири нурҳои ул-трабунафш;</p> <p>Б. Ҳосилшавии молекулаҳои мураккаби органикӣ: полипептидҳо, полисахаридҳо, кислотаҳои нуклеинӣ, липидҳо, пайвастиҳои металорганикӣ дорои хусусиятҳои каталитикӣ ва фотохимиявӣ (аз ҷумла: метал-порфиринҳо).</p> <p>Пайдоиши сохторҳои тобиологӣ, аз қабали коасерватҳо ё микросфераҳои протиеноидӣ. Пайдоиши давраҳои худтавлдикунандаи метаболитикӣ. Муттаҳидгардии чунин системаҳо дар як система дар шакли протобионтҳо.</p>
3,8 млрд. сол	<p>А. Ҷой доштани айнан чунин равандҳо. Зиёдшавии афканиши миқдории нурҳои равшанӣ ба сатҳи Замин;</p>

	<p>Б. Пайдоиши аввалин гетеротрофҳои анаэробӣ, ки дорои қобилияти ба амал овардани протсессҳои турш-шавӣ ва даври оксидшавии пентозофосфатӣ буда, аз моддаҳои органикӣ ба таври абиогенӣ синтезшуда ғизо мегиранд. Баъзе аз онҳо (фотоорганотрофҳо) дорои пигментҳои алоҳида буда, қобилияти дар зери таъсири равшанӣ таҷзия намудани моддаҳои органикӣ аз худ зоҳир менамоянд; дар мисоли намояндагони гурӯҳи дигари онҳо қобилияти дар шароитҳои ғизогирии гетеротрофӣ интиқол додани электронҳо тавассути ситохромҳо аз сулфат ба нитрат (ҳеморедуксия) пайдо мегардад.</p>
3,0 млрд. сол	<p>А. Зиёдшавии миқдори CO_2 дар таркиби атмосфера, ки бевосита ба фаъолияти ҳаётии организмҳои гетеротрофии анаэробӣ алоқаманд мебошад. Харчи аз ҳад зиёди моддаҳои органикӣ ба таври абиогенӣ синтезшуда. Пайдоиши миқдори аввалин молекулаи оксиген дар таркиби атмосфера дар шакли пайҳо;</p> <p>Б. Пайдоиши организмҳои автотрофии дорои қобилияти амалӣ гардонидани протсеси фотосинтез. Истифодабарии H_2S, CH_4, H_2 ва ғайра ба сифати моддаҳои зудоксидшаванда аз ҷониби организмҳои зинда.</p>
2,0-2,5 млрд. сол	<p>А. Амалӣ гардидани аслан ҳодисаҳои пештара. Харчи аз ҳад зиёди моддаҳои зудоксидшавандаи барои фоторедуксия зарур.</p> <p>Б. Пайдоиши автотроф - фотосинтетикҳои дорои системаи фосфорнокшавии ғайридаврий ва механизми дар зери таъсири равшанӣ таҷзия гардонидани молекулаи H_2O (сианобактерияҳо ва обсабзҳои сабз).</p>
1,5 млрд. сол	<p>А. Зиёдшавии миқдори O_2 ва камшавии миқдори CO_2 дар таркиби атмосфера ва гидросфера дар нагиҷаи фаъолияти ҳаётии организмҳои фотосинтезкунанда;</p> <p>Б. Пайдоиши гетеротрофҳои дуюмин (дорои типҳои нафаскашии аэробӣ) ва хемосинтетикҳо.</p>

Механизми ҳуҷайравии фотосинтез дар рафти эволюция, пеш аз ҳама, дар организмҳои якҳуҷайра (бактерияҳо) ташаккул ёфтааст. Таъкид кардан бамаврид аст, ки ситохромҳо дар интиқоли электронҳо ҳанӯз дар организмҳои гетеротрофҳои аввалин пайдо шуда буданд. Чи тавре аз нақшаи дар боло зикргардида бармеояд, дар организмҳои зинда аввал механизми даври фотофос-форнокшавӣ (ФС-I) ва

баъдан дар ҳуҷайраи сианобак-терияҳо маҷмӯаи молекулавии фотофосфорнокшавии ғайридаврӣ (ФС-I + ФС-II) ташаккул ёфтааст. Даври оксидшавии пентозофосфатӣ низ дар гетеротрофҳои аввалин пайдо шудааст. Муносибати он ба равшанӣ боиси ба амал омадани роҳҳои барқароршавии CO_2 дар растаниҳо (яъне даври Калвин) гардидааст.

Механизми фотосинтез дар растаниҳо дар хлоропласт амалӣ мегардад. Дар шарҳ додани мазмуни тақомулӯбии он ба эътибор гирифтани назарияи симбиотикии пайдоиши хлоропластҳо, ки аввалин бор аз ҷониби А.С. Фаминтсин (солҳои 1886, 1907) пешниҳод карда шуда, аз тарафи К.С. Мережковский (солҳои 1905-1909) ҷонибдорӣ шудааст, хеле бамаврид мебошад. Мувофиқи ин назария, хлоропластҳо дар як давра чун организмҳои якҳуҷайравии фотосинтезкунанда фаъолият намуда, ба ҳуҷайраи ҳаҷман аз онҳо калонтар пайваст шуда, ба таври симбиотӣ фаъолияти ҳаётии худро зохир менамуданд. Дар ҷараёни эволютсия чунин муносибатҳои симбиотӣ ба пайдоиши ҳуҷайраи нави аз ҷиҳати сохт мураккаб ва дорои органоидҳои махсус оварда расонидаанд. А.С. Фаминтсин протсеси симбиогенезро чун яке аз роҳҳои муҳимтарини мураккабшавии сохти ҳуҷайраҳо шарҳ додаст. Натиҷаҳои дар давраи муосир бадастовардашуда то андозае дурустии ин назарияро тасдиқ мекунанд. Масалан, хлоропластҳо дорои молекулаи КДН-и шаклан ба ангуштнамо шабоҳат-дошта ва рибосомаҳои типии прокариотӣ мебошанд; синтези сафедаҳо дар хлоропластҳо чун синтези сафедаҳо дар ҳуҷайраи бактерияҳо дар зери таъсири хлорамфеникол қатъ мегардад, ҳол он ки қатъгардии протсеси транслятсия дар ҳуҷайраи эукариотҳо дар зери таъсири сиклогексимид ба амал меояд; хлоропластҳо бо тарзи тақсимшавии оддӣ афзоиш мекунанд. Дар мураккабшавии механизмҳои энергетикӣ ҳуҷайраҳо мавқеи ҳалқунандаро пайдоиши қобилияти трансмембранавии фаъолна интиқол додани ионҳои H^+ ишғол намудааст. АТФ-азайи помпаи H^+ -ӣ ҳанӯз дар ҳуҷайраҳои соддатарин прото-бионтҳо ба рои хориҷ намудани ионҳои изофавии H^+ , ки дар натиҷаи

туршшавӣ (оксидшавии анаэробии глюкоза) дар онҳо захира мешуданд, фаъолият менамуд. Дар баробари бо чунин роҳ хориҷ намудани ионҳои изофавии H^+ , на танҳо рН-и муҳити дохилии хучайра нигоҳ дошта мешуд, ҳатто иқтидори электрохимиявии мембранавӣ низ ба амал меомад, ки бевосита асоси энергетикӣ нақлиёти мембранавӣ ионҳо ва танзими фишори осмотикӣ хучайраро ҳосил намуд.

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

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

Дар организмҳои растанӣ асоси вобастагии помпаи H^+ -ро ба таъсири равшанӣ системаи пигментӣ ташкил медиҳад, ки ба таркиби он молекулаҳои хлорофилл дохил шудаанд. Дар натиҷаи бо роҳи инвагинатсия (кашиш-хӯрда катъгардӣ)-и мембранаи дохилӣ ҳосилшавии тила-коидҳо дар симбионтҳое, ки аз онҳо хлоропластҳо ташаккул ёфтаанд, помпаи H^+ -ӣ ионҳои H^+ -ро ба қисмати дохилии тилакоидҳо интиқол медиҳад. Баромади нофаъоли ионҳои H^+ тавассути найчаи протонии АТФ-аза дар асоси градиенти микдорӣ бо синтези АТФ ба анҷом мерасад.

Дар мембранаи хучайравии бактерияҳои гетеротрофии аэробӣ ва дар мембранаи дохилии митохондрияҳои хучайраҳои эукариотӣ ба сифати помпаи H^+ -ӣ занҷири нақлиёти электронҳои нафаскашӣ фаъолият мекунад. Занҷири нақлиёти электронҳои нафаскашӣ ионҳои H^+ -ро ба сатҳи берунаи мембранаҳо мегузаронад. Дар натиҷаи нақлиёти нофаъоли протонҳо синтези АТФ (фосфор-нокшавӣ бо роҳи оксидшавӣ) ба амал меояд. Ҳамин тариқ, эволютсияи тахти мазмуни мутобиқшавӣ ба амаломатаи системаҳои энергетикӣ организмҳои зинда, ҳамчунин, мутобиқлаи газҳо дар байни хучайра ва муҳит ба дигаргуншавии механизми фаъолият намудани помпаи H^+ -ӣ алоқаманд мебошад.

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

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

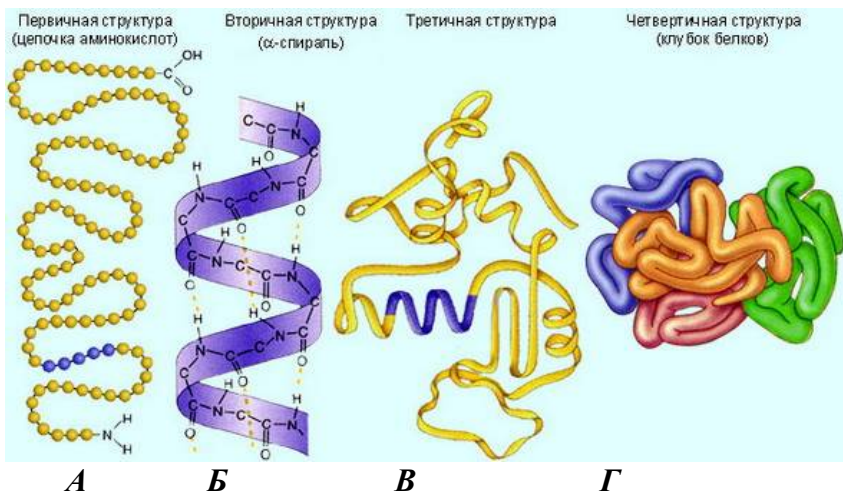
7.1. Дараҷаҳои ташаккули сохтории ферментҳо

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

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

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

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



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

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

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

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

Аксарияти намояндагони ферментҳо пайвастагиҳои олигомерӣ ба шумор мераванд.

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

Барои ферментҳои дорои субҳиссачаҳои ҳархела иҷро намудани вазифаҳои гуногун хос аст. Чунки як субҳиссачаи молекулаи фермент метавонад дар реаксияи катализ иштирок

намояд ва субҳиссаҷаи дигари он вазифаи танзимкунандагиро иҷро кунад.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

7.2. Дараҷаҳои аз молекула болотари ташаккули сохтори ферментҳои сикли Калвин

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Ферментҳои сикли Калвин ва реаксияҳои аз ҷониби онҳо танзимшаванда:

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

Рибулозо-1,5-бисфосфат + CO_2 → маҳсулоти мабайнӣ → 2 кислотаи 3-фосфоглитсеринӣ;

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

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

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

Кислотани 3-ФГ + АТФ + Mg⁺⁺ → кислотани 1,3-ФГ;

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

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

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

Алдегиди 3-ФГ → Дигидроксиатсетонфосфат (ДГАФ);

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

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

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

ФБФ + Н₂O → фруктозо-6-фосфат (Ф-6-Ф);

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

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

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

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

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

СБФ + Н₂O → седогептулозо-7-фосфат (с-7-ф) + НОРО(ОН)₂;

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

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

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

Р-5-ф → Рибулозо-5-фосфат (Ру-5-ф);

12. Рибулозофосфатэпимераза (РФЭ, КФ 2.7.1.19).

Кс-5-ф → Ру-5-ф;

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

Ру-5-ф → рибулозо-1,5-бисфосфат.

Ҳамин тариқ, 13 реаксияҳои пайдарҳам гузарандаи сикли Калвин аз ҷониби 11 фермент танзим карда мешавад. Дар байни онҳо танҳо ду фермент – РБФК/О ва ФРК аз ҷиҳати

ичрои вазифа ферментҳои нодирӣ сикли барқа-рорқунандаи пентозофосфатӣ маҳсуб меёбанд.

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

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

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

Ҳанӯз солҳои 70-80-уми асри XX аз ҷониби М.А. Бобочонова муайян карда шуда буд, ки дар намунаҳои дар шакли тоза бадастовардашудаи РБФК/О ферментҳои РФИ ва ФРК боқӣ монда, онҳо дар иштироқи риозо-5-фосфат қобилияти ба худ пайваст намудани CO_2 -ро пайдо мекунанд.

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

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

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

Дар баробари ба даст овардани чунин натиҷаҳои илмӣ, ханӯз масъалаи пайдо намудани қобилияти ҳосил намудани маҷмӯаҳои мултиферментӣ аз ҷониби РБФК/О ҳалли пурраи худро наёфта буд.

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

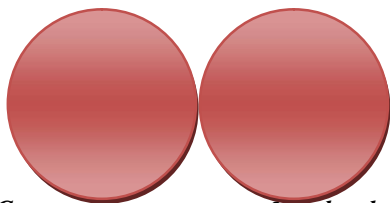
Соли 1988 Гонтеро ва кормандони озмоишгоҳи ӯ аз баргҳои шпинат маҷмӯаи мултиферментии аз 5 фермент (РФИ, ФРК, РБФК/О, ФГК-киназа ва ГАФД) таркибёфтаи сикли Калвинро ҷудо намудаанд. Онҳо моҳияти дар шакли маҷмӯаи мултиферментӣ фаъолият намудани ин панҷ номгӯи ферментҳоро дар ҳосилшавии глитсерат-3-фосфат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

сионии як фермент ба маркази реаксионии ферменти дигар шарҳ медиханд.

Массаи молекулавии мачмӯаи мултиферментии аз ҷониби Гонтеро ва кормандони озмоишгоҳи ӯ ҷудокардашуда вобаста ба истифодабарии усулҳои муайянкунӣ дар ҳудуди 520-536 кД меҳобид. Ҳамин тариқ, муайян карда шуд, ки массаи молекулавии мачмӯаи мултиферментӣ аз суммаи массаҳои молекулавии ферментҳои дар шакли озод дар хлоропластҳо мавҷудбудаи ба ҳайати он дохилшаванда (904 кД) хеле кам мебошад. Ҷой доштани чунин тафовути калон дар байни массаи молекулавии мачмӯаи мултиферментӣ ва суммаи массаҳои молекулавии ферментҳои дар шакли озод дар хлоропластҳо мавҷудбудаи ин панҷ номгӯи ферментҳо ба онҳо имкон дод, ки ақидаи хешро дар бораи тафовут доштани сохти чорумини ферментҳои дар шакли мачмӯа бо ҳамомада аз сохти чорумини ферментҳои дар шакли озод дар хлоропласт ҷойгир-шударо, баён намоянд.

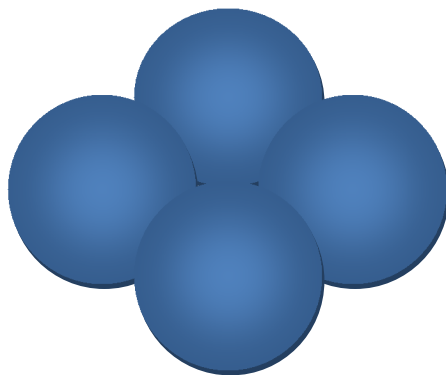
Дар баробари истифода кардан аз усулҳои иммунохимиявӣ ва денситометрӣ соли 1993 Раулт, Квидичӣ-Ортиконӣ, Гонтеро, Рикард тавонистанд, ки ҳангоми муайян намудани миқдор ва стехиометрияи занҷирҳои полипептидии ферментҳои ба таркиби мачмӯаҳо дохилшаванда дурустии ақидаи мазкурро тасдиқ намоянд.

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



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

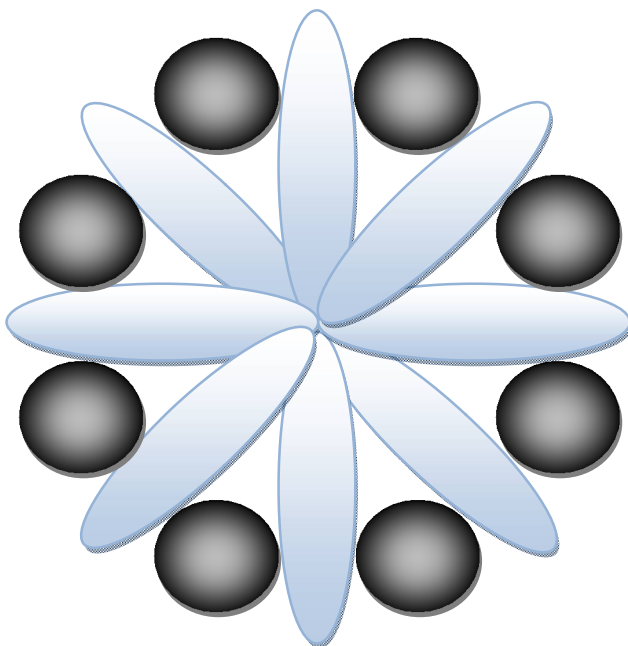
Массаи молекулави ФРК дар баргҳои растаниҳо гуногун буда, дар худуди 50-500 кД мехобад. Масалан, массаи молекулави ФРК дар баргҳои шпинат ба 50-80 кД, дар баргҳои пахта ба 240-250 кД (расми 31), дар баргҳои чувори-макка ба 500 кД ва дар баргҳои лўбиё ба 680 кД баробар аст. Таркиби субҳиссачавии молекулаи ФРК низ гуногун мебошад. Масалан, ФРК-и баргҳои шпинат аз ду субҳиссачаи дорӣ 45 кД-нӣ, баргҳои пахта ва лўбиёгӣ аз чор субҳиссачаҳои дорӣ 60 кД-нӣ ва ғайра иборат мебошанд.



*Расми 31. Сохти молекулави фосфорибулокиназа
(ферменти дорӣ массаи молекулави 240 кД)*

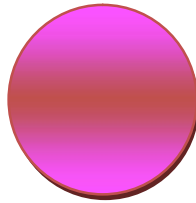
Массаи молекулави РБФК/О дар баргҳои растаниҳои дараҷаи олій, дар тани талломи обсабзҳо ва сиано-бактерияҳо гуногун буда, ба 500-550 кД баробар аст. Ферменти РБФК/О аз ду типӣ субҳиссачаҳо: 8 субҳиссачаи калон (L) ва дорӣ массаи молекулави 50-58 кД, 8 субҳиссачаи хурд (S) ва дорӣ массаи молекулави 12-18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

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



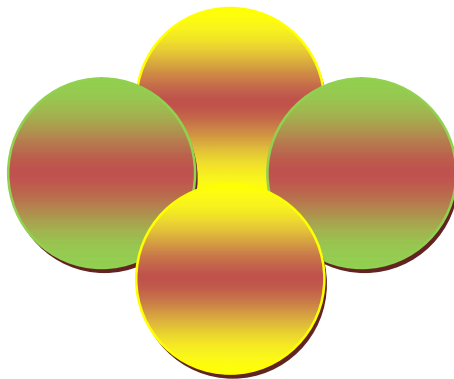
Расми 32. Сохти молекулавии рибулозобисфосфаткарбоксилаза (ферменти дорой массай молекулавии 520 кД)

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



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

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

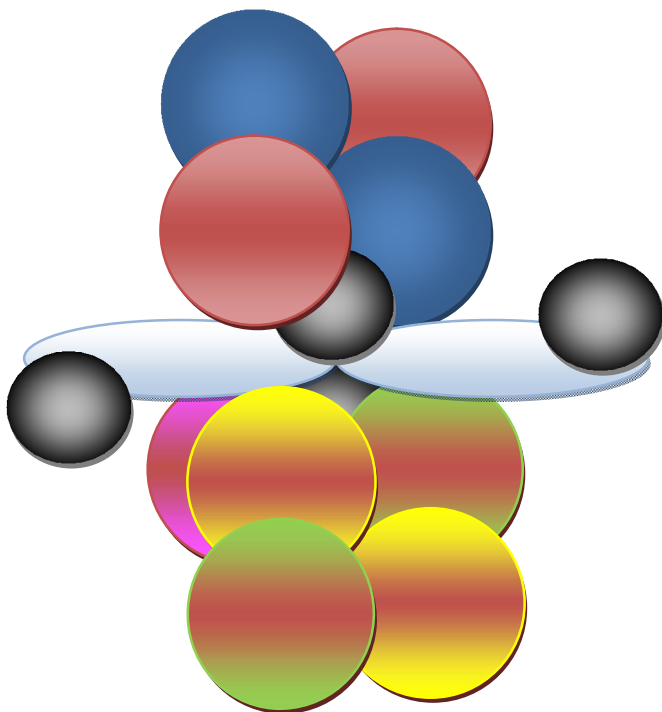


Расми 34. Сохти молекулавии глицералдегидфосфатдегидрогеназа
(ферменти дорои массаи молекулавии 152 кД)

Ҳамин тариқ, дар маҷмӯаи мултиферментии аз хлоропластҳои баргҳои шпинат ҷудокардашуда, сохти чор фермент РФИ, ФРК, ФГК-киназа ва ГАФД бетағйир монда, таносуби

субҳиссачаҳои калон ва хурди РБФК/О нисбатан дигаргун – L_2S_4 гаштаанд.

Массаи молекулавии маҷмӯаи мултиферментии аз хло-ропластҳои баргҳои шпинат соли 1993 аз ҷониби Раулт ва кормандони озмоишгоҳи ӯ ҷудокардашудаи сикли Калвин ба 510-520 кД баробар буда, аз субҳиссачаи чунин ферментҳо таркиб ёфтааст: ду субҳиссачаи РФИ (2x30 кД), ду субҳиссачаи ФРК (2x40 кД), ду субҳиссачаи калон (2x54 кД) ва чор субҳиссачаҳои хурди РБФК/О (4x15 кД), як субҳиссачаи ФГК-киназа (1x15 кД), ду субҳиссачаҳои типии А (2x39 кД) ва ду субҳиссачаи типии В-и ГАФД (2x37 кД) (расми 35).



Расми 35. Сохти молекулавии маҷмӯаи мултиферментӣ

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

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

ГАФД) низ муайян карда шудааст. Ҳамин тавр, таҳқиқотҳои кинетикии ҳар яке аз фаъолнокиҳои ферментативии аз ҷониби маҷмӯаи мултиферментӣ зоҳиршаван-да, боиси муайян намудани якҷанд хусусияти хоси маҷмӯ-аҳои мултиферментӣ, аз қабилӣ: «*нақлиёти самтноки метаболитҳо*», «*катализи сабукгардонидашуда*» ва «*самараи координатсионии танзимкунанда*» гардидаанд.

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

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

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

Ҳолати бо мембранаҳои тилакоидҳои хлоропласт пайваст будани маҷмӯаҳои ҳаҷман бузурги мултиферментӣ солҳои 1993-1995 аз ҷониби Сус, Аркон, Мантеуфел, Прохоренко дар асоси истифода кардан аз усули микроскопии иммуноэлектронӣ танҳо дар хлоропластҳои баргҳои шпинат муайян карда шудааст. Массai молекулавии маҷмӯаи мулти-

ферментии бо мембранаи тилакоид-ҳо пайвасти аз хлоропластҳои баргҳои шпинат ҷудокарда-шуда ба 900 кД баробар аст. Ба ҳайати ин маҷмӯа ферментҳои РФИ, ФРК, РБФКО, ГАФД, седогептулозо-1,7-бисфосфатаза ва ферредоксин-НАД⁺-редуктаза дохил мешаванд.

Ҳамин тариқ, мавҷуд будани чунин маҷмӯаҳои ҳаҷман бузурги мултиферментӣ воридшавии СО₂-ро ба аппаратҳои захиракунандаи кофакторҳо (НАДН ва АТФ) таъмин намуда, ҳолатҳои ба таъсири роҳҳои дигари метаболитикӣ дучор гардидани онро бартараф менамояд.

7.3. Зарурияти дар шакли маҷмӯаҳои мултиферментӣ боҳам омадани ферментҳо

Самарани баҳамназдикшавии ферментҳо. Ҳангоми дар шакли маҷмӯаҳои мултиферментӣ боҳам омадани ферментҳо марказҳои реаксионии онҳо ба ҳамдигар наздик мешаванд. Наздикшавии марказҳои реаксионии ферментҳо ба маҳсулоати реаксия аз ҷониби ферменти аввала танзимшаванда имконияти зудтар ва осонтар ба ферментҳои дигар ба реаксия дохил шуданро муҳайё мегардонад.

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

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

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

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

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

Кўтоҳшавии вақти гузариши метаболитҳо. Вақти аз маркази фаъоли як фермент ба маркази фаъоли ферменти дигар гузаштани метаболитҳо гуфта, вақти дифузияшавии онҳоро меноманд. Ҳангоми ташаккулёбии маҷмӯаҳои мултиферментӣ марказҳои фаъоли ферментҳо ба ҳамдигар наздик ҷойгир мешаванд. Чунин ҳолат боиси кўтоҳ гардидани вақти гузариши метаболитҳо аз маркази фаъоли як фермент ба маркази фаъоли ферменти дигар гардида, самти ҳаркати модаҳоро дақиқ мегардонад. Дар як вақт дар ҳайати маҷмӯаи мултиферментӣ зарурияти доимӣ нигоҳ доштани микдори субстратҳо дар муҳити реаксионӣ нисбат ба муҳитҳое, ки дар онҳо ферментҳо дар шакли озод мавҷуд мебошанд, аз байн меравад. Дар натиҷаи инти-қоли нақбӣ (бевосита)-и маҳсулоти як реаксияи фермен-тативӣ ба реаксияи дигар эҳтиёҷи аз

субстрат сер будани ферментҳо бартараф гардида, суръати реаксия баланд мешавад. Кӯтоҳшавии вақти гузариши метаболитҳо ба баландшавии суръати умумии протсесҳои метаболиктикӣ оварда мерасонад.

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

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

Аксарияти ферментҳо дар баробари зоҳир намудани қобилияти танзим намудани реаксияҳои физиологӣ, ҳамчунин, дорои қобилияти танзим намудани реаксияҳои ғайрифизиологӣ низ мебошанд. Чи тавре ки таъкид карда шуд, дар шакли агрегатҳо боҳам омадани ферментҳо шиддатнокии протсесҳои метаболитикиро метезонад. Бинобар ин, дар асоси самтнок сурат гирифтани реаксияҳои метаболиктикӣ ва мавҷуд набудани субстратҳо эҳти-молияти дар ҳучайра амалӣ гардидани реаксияҳои ғайри-физиологӣ аз байн меравад.

Самараи танзими координативӣ. Танзими координативии маҷмӯаҳои мултиферментӣ гуфта, ҳолати таъсир расонидани як молекулаи эффекторро якбора ба якчанд молекулаи ферментҳо меноманд. Дар зери таъсири молекулаи эффектор нишондиҳандаҳои кинетикии молекулаи ферментҳо тағйир меёбанд. Танзими координативӣ метавонад ба амалӣ гардидани протсесҳои оварда расонад, ки онҳо ба фаъолнокии фермент ягон алоқамандӣ надошта, ба танзими дараҷаи тащаккулёбии онҳо, яъне ба гирдгардиши ферментҳо вобастагӣ

дошта бошанд. Масалан, барои конюгати *arom*, ки пайдарҳамии рафти амалӣ гардидани реаксияҳои роҳи метаболитикии биосинтези аминокислотаҳои хушбӯйро дар ҳуҷайраҳои микроорга-низмҳо ва растаниҳои дараҷаи олий танзим мекунад, нишон дода шудааст, ки субстрати аввала ба он устувории баланди ба таъсири протеолиз ҷавоб гардониданро мебахшад. Маъ-лум аст, ки дар иштироки субстрати аввала таъзияшавии ҳар кадом аз ферментҳои маҷмӯа оккбатҳои манфӣ ба бор меорад. Назорати вайроншавӣ (деградатсия)-и молекулаи ферментҳои дар ҳайати маҷмӯаҳо қарордошта дар ҳуҷайра-ра протсеси ниҳоят мураккаб мебошад. Ба амал омадани ҳолатҳои гирдгардиши молекулаи сафедаҳо дар асоси эҳтиёҷи ҳуҷайра имконияти азнавсозии маводи сохтмони он (масалан, аминокислотаҳо)-ро фароҳам меорад.

Хулоса

Энергияи равшанӣ дар давраи аввали фотосинтез дар мембранаҳои тилакоидҳои хлоропласт барои оксидшавии молекулаи H_2O (бо хориҷшавии O_2), барқароршавии НАДФ⁺ ва ҳосилшавии иқтидори электрохимиявии трансмембранавии ионҳои H^+ , ки минбаъд ба энергияи бандҳои фосфати бандэнергетикии АТФ (фотофос-форнокшавӣ) табдил меёбад, истифода мегардад. Молекулаҳои хлорофилл, ки нурҳои сурх ва кабудии спектри равшанӣро фурӯ мебаранд, вазифаи фотосен сибилзатор-ҳоро иҷро мекунанд. Каротиноидҳои молекулаи хлорофиллро аз таҷзияшавӣ (вайроншавӣ) дар зерӣ таъсири баланди энергияи равшанӣ муҳофизат намуда, чун фикоби-линҳо (дар ҳуҷайраҳои обсабзҳо) ба сифати пигментҳои иловагӣ баромад мекунанд. Асоси даври равшании фотосинтезро механизми кори помпаи H^+ -ӣ ташкил медиҳад.

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

Сохти барг, тарзи ҳаракат намудани он, механизми кори масомаҳо, ҷараёни ассимилятҳо ва як қатор омилҳои дигар барои мӯътадил будани фаъолияти фотосинтетикии растаниҳо мусоидат мекунанд. Фотосинтез протсеси муҳимтарини биосфера ба шумор меравад. Фотосинтез дар давраи аввали пайдоиши ҳаёт дар рӯи Замин ташаккул ёфт

та, бинобар аз ҳисоби энергияи равшанӣ синтез намудани миқдори беандозаи биомассаи растанигӣ ва бо оксиген ганӣ гардонидани таркиби атмосфера мавқеи кайҳониро ишғол намудааст.

А д а б и ё т

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

М у н д а р и ч а

Ба чоӣ сарсухан	7-8
Муқаддима	9
Фасли 1. Аз таърихи таракқиёти таълимот оид ба фотосинтез	10-19
Фасли 2. Пластидаҳо	19-22
Фасли 3. Пигментҳои пластидаҳо	22-46
3.1. Хлорофиллҳо	22-36
3.2. Фикобиллинҳо	36-39
3.4. Каротиноидҳо	39-46
Фасли 4. Давраҳои равшанӣ ва торикии фотосинтез	47-80
4.1. Давраи равшании фотосинтез	47-64
4.2. Давраи торикии фотосинтез (роҳи карбон дар фотосинтез	64-76
4.3. Фотонафаскашӣ ва метаболизми кислотатаи гликолевӣ.....	76-80
Фасли 5. Механизмҳои эндогени (дохилӣ)-и танзим намудани фотосинтез	80-94
Фасли 6. Экологияи фотосинтез	94-122
6.1. Вобастагии фотосинтез аз таъсири омилҳои муҳити беруна	95-109
6.2. Ритм (тағйирёбӣ)-ҳои шабонарӯзӣ ва мавсимии фотосинтез	109-111
6.3. Фотосинтез, сабзиш, инкишофёбӣ ва ҳосилнокии растаниҳо	111-113
6.4. Аҳамияти растаниҳои сабз дар биосфера....	113-118
6.5. Мувофиқати тақомули типҳои мубодилаи моддаҳо бо муҳити зист	118-122

Фасли 7. Энзимологияи фотосинтез (ё тасаввуроти муосир доир ба дараҷаҳои ташаккулёбӣ ва механизмҳои таъсир намудани ферментҳо)	123-142
7.1. Дараҷаҳои ташаккули сохтории ферментҳо	123-126
7.2. Дараҷаҳои аз молекула болотари ташаккули сохтории ферментҳои сикли Калвин....	126-139
7.3. Зарурати дар шакли маҷмӯаҳои мултиферментӣ боҳам омадани ферментҳо	139-142
Хулоса	143
Адабиёт	144

**Бобочонова
Муҳаббат Абдурахмонова**

**Нарзуллоев
Муҳаммадтоҳир Саидович**

ФОТОСИНТЕЗ

Китоби дарсӣ

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

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

ИБ № _____

ISBN 5-06-001-604-8

**©Донишгоҳи миллии Тоҷикистон
Нашриёти «Азия принт», 2010**