

ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК



Г.-В. ХЕЛДТ

# БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО

**БИНОМ**

# БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

# **Pflanzenbiochemie**

Hans-Walter Heldt

SPEKTRUM AKADEMISCHER  
VERLAG HEIDELBERG  
2003



**Ганс-Вальтер ХЕЛДТ**

# **БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ**

Перевод с английского  
канд. биол. наук М. А. Брейгиной,  
канд. биол. наук Т. А. Власовой,  
М. В. Титовой,  
канд. биол. наук В. Ю. Штратниковой

Под редакцией  
профессора, д-ра биол. наук А. М. Носова,  
профессора, д-ра биол. наук В. В. Чуба

**2-е издание (электронное)**



Москва  
БИНOM. Лаборатория знаний  
2014

УДК 581.19  
ББК 28.57  
Х36

*Серия основана в 2006 г.*

**Хелдт Г.-В.**

Х36 Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт ; пер. с англ. — 2-е изд. (эл.). — М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. — 471 с. : ил. — (Лучший зарубежный учебник).

ISBN 978-5-9963-1302-0

Перед вами перевод учебника, трижды издававшегося в Германии. Наглядность иллюстраций, доступность и удачное изложение материала основано на демонстрации взаимосвязи строения и функции. Рассмотрены основные метаболические компартменты растительной клетки; функциональные биохимические основы фотосинтеза, фотодыхания, углеводный обмен; биохимические основы минерального питания, включая азотное питание, азотофиксацию; вторичный метаболизм, основные пути метаболизма изопреноидов; регуляция роста и развития, гормоны и биохимическая адаптация растений к условиям окружающей среды; механизмы действия гербицидов; геном растений — ядерный, митохондриальный, хлоропластный; основы генной инженерии и биотехнологии растений.

Книга предназначена для студентов, аспирантов и преподавателей агрономических, биотехнологических специальностей университетов, сельскохозяйственных вузов, физиологов и биохимиков растений.

**УДК 581.19**  
**ББК 28.57**

**По вопросам приобретения обращаться:**  
**«БИНОМ. Лаборатория знаний»**  
**Телефон: (499) 157-5272**  
**e-mail: [binom@Lbz.ru](mailto:binom@Lbz.ru), <http://www.Lbz.ru>**

ISBN 978-5-9963-1302-0

© Originally published in German:  
*Pflanzenbiochemie*  
by Hans-Walter Heldt  
Copyright © Spektrum Akademischer  
Verlag Heidelberg 2003  
Spektrum Akademischer Verlag is a part  
of Springer Science+Business Media  
All Rights Reserved  
Translated from the English edition  
© БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011

# Предисловие к английскому изданию

Эта книга написана, прежде всего, для студентов и является отражением моего более чем тридцатилетнего опыта преподавания. Она призвана дать широкий и в то же время компактный обзор разнообразных аспектов биохимии растений, включая молекулярную биологию. Считаю важным сделать описание принципов метаболизма как можно более понятным, я ограничил содержание таким образом, чтобы не отвлекать студентов от основной линии изложения ненужными деталями. Поскольку роль биотехнологии растений неуклонно растет, в соответствующих разделах даны примеры промышленного применения знаний в области биохимии растений.

К настоящему времени написано много прекрасных учебников по общей биохимии, что позволяет мне не останавливаться на таких элементарных общебиологических представлениях, как структура и функция аминокислот, углеводов и нуклеотидов; функции нуклеиновых кислот как носителей генетической информации; на структуре и функции белков, основы каталитических процессов. Я акцентировал эти разделы общей биохимии лишь по мере необходимости, для большей понятности рассматриваемой проблемы. Таким образом, эта книга имеет черты как общего учебника, так и учебника по спецкурсу.

Книга является переводом с третьего немецкого издания. В сравнении с предыдущим изданием, она была полностью переработана для

того, чтобы учесть современные достижения в области биохимии растений. В частности, глава о фитогормонах претерпела наиболее заметные изменения. Поскольку со времени предыдущего немецкого издания произошло бурное развитие в этой области (начиная с 2003 года), текст книги был вновь тщательно проверен и обновлен.

Я искренне признателен моим многочисленным коллегам, которые обсуждали со мной текст книги, присылали статьи по различным специальным разделам, делились со мной информацией, и только благодаря их поддержке я смог написать не одно издание этой книги. Особенно полезным было критическое прочтение моими коллегами одной или нескольких глав, в ходе чего были выявлены и устранены ошибки, а текст был значительно улучшен. Именно за это я благодарен коллегам, перечисленным ниже в списке. Отдельную благодарность хочется выразить моей жене и помощнице Фионе Хелдт. Без ее горячей поддержки я не смог бы написать саму эту книгу, а также подготовить издание на английском языке.

Я старался искоренить все ошибки, которые было возможно заметить, но, возможно, не вполне преуспел в этом. Поэтому я буду заранее благодарен за советы и комментарии читателей.

*Ганс-Вальтер Хелдт*  
Гёттинген, январь 2004

# Благодарности

Благодарность коллегам за их советы после просмотра одной или более глав в различных изданиях этой книги.

Prof. Jan Anderson, Canberra, Australia  
Prof. John Andrews, Canberra, Australia  
Prof. Tom ap Rees, Cambridge, Great Britain  
Prof. Kozi Asada, Uji, Kyoto, Japan  
Dr. Tony Ashton, Canberra, Australia  
Prof. Murray Badger, Canberra, Australia  
Prof. Peter Böger, Konstanz, Germany  
Dr. Sieglinde Borchert, Göttingen, Germany  
Prof. Peter Brandt, Berlin, Germany  
Prof. Axel Brennicke, Ulm, Germany  
Prof. David Day, Perth, Australia  
Prof. Karl-Josef Dietz, Bielefeld, Germany  
Dr. Wolfgang Dröge-Laser, Göttingen, Germany  
Prof. Gerry Edwards, Pullman, Washington, USA  
Prof. Walter Eschrich, Göttingen, Germany  
Prof. Ivo Feußner, Göttingen, Germany  
Prof. Ulf-Ingo Flügge, Cologne, Germany  
Prof. Margrit Frentzen, Aachen, Germany  
Prof. Wolf Frommer, Tübingen, Germany  
Dr. R. T. Furbank, Canberra, Australia  
Prof. Christine Gatz, Göttingen, Germany  
Prof. Curtis V. Givan, Durham NH, USA  
Prof. Gowindjee, Urbana, 111. USA  
Prof. Jan Eiler Graebe, Göttingen, Germany  
Prof. Peter Gräber, Stuttgart, Germany  
Prof. Dietrich Gradmann, Göttingen, Germany  
Prof. Erwin Grill, Munich, Germany  
Dr. Bernhard Grimm, Gatersleben, Germany  
Prof. Wolfgang Haehnel, Freiburg, Germany  
Dr. Iris Hanning, Munich, Germany  
Dr. Marshall D. Hatch, Canberra, Australia  
Prof. Ulrich Heber, Würzburg, Germany  
Prof. Dieter Heineke, Göttingen, Germany  
Dr. Klaus-Peter Heise, Göttingen, Germany  
Prof. E. Heinz, Hamburg, Germany  
Dr. Frank Hellwig, Göttingen, Germany  
Dr. Gieselbert Hinz, Göttingen, Germany  
Prof. Steven C. Huber, Raleigh, USA  
Dr. Graham Hudson, Canberra, Australia  
Dr. Colin Jenkins, Canberra, Australia  
Prof. Wolfgang Junge, Osnabrück, Germany

Prof. Werner Kaiser, Würzburg, Germany  
Dr. Steven King, Canberra, Australia  
Prof. Martin Klingenberg, Munich, Germany  
Prof. Gotthard H. Krause, Düsseldorf, Germany  
Dr. Silke Krömer, Osnabrück, Germany  
Prof. Werner Kühlbrandt, Heidelberg, Germany  
Dr. Toni Kutchan, Munich, Germany  
Prof. Hartmut Lichtenthaler, Karlsruhe, Germany  
Dr. Gertrud Lohaus, Göttingen, Germany  
Prof. Ulrich Lüttge, Darmstadt, Germany  
Dr. John Lunn, Canberra, Australia  
Prof. Enrico Martittoa, Neuchâtel, Switzerland  
Prof. Hartmut Michel, Frankfurt, Germany  
Prof. K. Müntz, Gatersleben, Germany  
Prof. Walter Neupert, Munich, Germany  
Prof. Lutz Nover, Frankfurt, Germany  
Prof. C Barry Osmond, Canberra, Australia  
Dr. Katharina Pawlowski, Göttingen, Germany  
Prof. Birgit Piechulla, Rostock, Germany  
Prof. Andrea Polle, Göttingen, Germany  
Prof. Klaus Raschke, Göttingen, Germany  
Dr. Günter Retzlaff, Limburger Hof, Germany  
Dr. Sigrun Reumann, Göttingen, Germany  
Dr. Gerhard Ritte Potsdam, Germany  
Prof. Gerhard Röbbelen, Göttingen, Germany  
Prof. David Robinson, Heidelberg, Germany  
Prof. Eberhard Schäfer, Freiburg, Germany  
Prof. Dierk Scheel, Halle, Germany  
Prof. Hugo Scheer, Munich, Germany  
Prof. Renate Scheibe, Osnabrück, Germany  
Prof. Ahlert Schmidt, Hannover, Germany  
Dr. Karin Schott, Göttingen, Germany  
Dr. Ulrich Schreiber, Würzburg, Germany  
Dr. Danja Schünemanü, Aachen, Germany  
Prof. Gernot Schultz, Hannover, Germany  
Prof. Jens D. Schwenn, Bochum, Germany  
Prof. Jürgen Soll, Kiel, Germany  
Prof. Martin Steup, Potsdam, Germany  
Prof. Heinrich Strotmann, Düsseldorf, Germany  
Prof. Gerhard Thiel, Darmstadt, Germany  
Prof. Rudolf Tischner, Göttingen, Germany  
Prof. Achim Trebst, Bochum, Germany  
Prof. Hanns Weiss, Düsseldorf, Germany  
Prof. Dietrich Werner, Marburg, Germany  
Prof. Peter Westhoff, Düsseldorf, Germany

# Предисловие к русскому изданию

«Судьба предисловий по большей части одинакова: их никто не читает. В какой-то мере это справедливо. Ведь понятно, что хорошая книга говорит сама за себя, а плохой не может обеспечить успех и самое прекрасное предисловие». Такое начало очень хорошего для своего времени учебника «Физиология растений» немецкого профессора Э. Либберта привело к тому, что предисловие читали — и оказалось, что прочесть его весьма полезно. Из предисловия можно узнать мнение о книге того, кто эту книгу уже прочел (или написал) и решить, стоит ли ее приобретать и/или читать...

Теперь несколько общих соображений об учебниках вообще и учебниках по биохимии в частности. Все они делятся на две группы — те, которые написаны коллективом авторов, и те, которые написаны «монографически». Для «коллективных» учебников характерно более глубокое и подробное изложение материала, поскольку каждый раздел пишет специалист в своей области. Но таким учебникам обычно присущи и специфичные недостатки — повторы, отсутствие единого стиля, а главное — единой логической линии изложения. Учебники написанные одним автором, как правило, более «цельные», логически выстроены и дают представление об «идеологии» предмета. Но для них характерна «неровность» в изложении материала (автор не может быть специалистом во всех разделах, и невольной «свой» раздел освещает подробнее). Оценка многих аспектов отражает личную точку зрения автора, что надо учитывать при пользовании таким учебником. Какая из этих групп учебников лучше? Дело вкуса и склада мысли читателя, но учитывать эти особенности всегда полезно.

Книга немецкого профессора Ганса-Вальтера Хелдта является очень ярким примером «монографического» учебника с характерными для них плюсами и минусами. Книга сформировалась как результат преподавания биохимии растений, общения со студентами и учеными

из разных университетов. Она знакомит читателя с немецкими традициями преподавания, для которых характерно изложение не только самих биохимических процессов и основных принципов их регуляции, но и практического применения полученных знаний для создания новых растительных биотехнологий — как сельскохозяйственных, так и «медицинских», использующих лекарственные растения. Каждой главе предпослано рассуждение об общей роли рассматриваемого процесса в метаболизме растений, многие разделы снабжены краткими, но при этом емкими историческими справками. Значительное внимание уделено методическим приемам: дифференциальному центрифугированию, методу patch-clump, способам анализа проницаемости мембран для различных метаболитов и т. д. Еще одно достоинство книги — лаконичные и ясные схемы, выдержанные в одном и том же стандартном стиле, где цветом выделены важные детали, на которые читателю стоит обратить внимание.

Чтобы сделать каждый раздел запоминающимся, Г.-В. Хелдт стремился в подзаголовках и предварительных рассуждениях отразить основную суть описываемого процесса. Однако это не всегда возможно и, как правило, удается выделить только одну из сторон рассматриваемого явления, а другие (не менее важные) аспекты того же процесса ускользают от внимания от читателя. В качестве примера — рассматривая значение вторичных метаболитов автор делает акцент на их роль в защите растения от патогенов, для функций многих соединений упоминается лишь их роль в качестве фитоалексинов. При чтении книги эту особенность изложения стоит иметь в виду, в некоторых случаях научными редакторами в сносках даны соответствующие уточнения.

Возвращаясь к особенностям «монографических» учебников, стоит сказать, что Ганс-Вальтер Хелдт — специалист в области метаболизма липидов и углеводов в растениях, он



также активно исследовал связь этих процессов со световыми реакциями фотосинтеза. Соответствующие разделы отражены в учебнике наиболее полно и интересно. Другие разделы изложены более лаконично, в них не всегда достаточно полно отражены современные достижения в этих областях. Это особенно актуально для разделов, посвященных регуляции роста и развития растений, вторичному метаболизму. Ряд приведенных в книге схем и гипотез отражает точку зрения автора и может служить предметом научной дискуссии. В подобных случаях в сносках приведены комментарии и уточнения научных редакторов.

Еще один пример личной точки зрения автора к излагаемой проблеме — многочисленные и очень интересные примеры приложения биохимии растений для создания генетически модифицированных растений (ГМО). На страницах книги можно найти разделы, посвященные гербицид-устойчивым растениям; баклажанам, которые в 4 раза крупнее обычных; томатам, у которых средствами генной инженерии усилен запах или увеличена лежкость плодов; «золотому рису» с повышенным содержанием провитамина А (каротина); успешным попытках изменить состав запасных липидов масличных растений для улучшения пищевых качеств или для химического производства детергентов, пеногасителей, полимеров или биодизеля в химической промышленности. При чтении этих разделов возникает гипнотизирующее впечатление триумфального шествия науки в области создания новых технологий с участием ГМО. Очевидно, что Ганс-Вальтер Хелдт — истинный приверженец широкого использования ГМО в современном растениеводстве, и он считал нецелесообразным приводить на страницах учебника информацию о возможных рисках, связанных с внедрением подобных технологий. По-видимому, обсуждение этих вопросов все же было бы уместно (учебное пособие должно отражать все существующие точки зрения на излагаемый предмет), поскольку получение генетически-модифицированного сельдерея, устойчивого к вредителям, но вызывающего повреждение кожи у сборщиков — далеко не единственный настораживающий пример. В разделе о гербицид-устойчивых растениях наверное стоило бы упомянуть о проблеме «утечки генов» от

культурных растений к их диким предкам (сорнякам) и возможности возникновения или случайного создания растений-«суперсорняков». В литературе сейчас достаточно широко обсуждается проблема пищевой безопасности продуктов на основе ГМО. Есть и другие риски применения генетически модифицированных растений. Тем не менее, объемы сельскохозяйственной продукции с использованием ГМО растут, в условиях роста населения планеты это позволяет на какое-то время смягчить продовольственную проблему. Поскольку вопросы создания и использования ГМО сейчас вышли далеко за рамки «чистой» науки, то в учебных пособиях их, по-видимому, следует обсуждать с особой взвешенностью и объективностью.

В заключение стоит сказать, что в переводе и редактировании книги принимали участие сотрудники и выпускники кафедры физиологии растений Биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова. Таким образом, книга была приведена в соответствие с современными общепринятыми представлениями в области физиологии и биохимии растений.

Некоторые из комментариев отражают разницу в преподавании биологических дисциплин в Германии и в нашей стране.

В целом книга дает достаточно ясное и компактное представление о биохимии растений. Она адресована в первую очередь студентам и аспирантам биологических специальностей. Преподаватели ВУЗов, несомненно, также найдут в ней много новых аспектов, полезных при подготовке лекций и семинаров. Кроме того, книга будет интересна исследователям, работающим в области физиологии и биохимии растений.

*Доктор биологических наук  
профессор Московского государственного  
университета им. М. В. Ломоносова  
А. М. Носов*

# Оглавление

Предисловие к английскому изданию .....	5	2.2. Пигменты поглощают энергию солнечного света .....	56
Благодарности .....	6	Энергия световой волны зависит от ее длины ....	56
Предисловие к русскому изданию .....	7	Хлорофилл — основной пигмент фотосинтеза ...	58
Введение .....	17	2.3. Поглощение света переводит молекулу хлорофилла в возбужденное состояние .....	60
<b>1. Органеллы растительных клеток .....</b>	<b>19</b>	Переход из первого синглетного уровня на основной может происходить у хлорофилла разными путями .....	61
1.1. Клеточная стенка обеспечивает механическую прочность растительной клетки .....	21	2.4. Антенна служит для сбора света .....	63
Клеточная стенка растительной клетки состоит преимущественно из углеводов (полисахаридов) и белков .....	21	Каким образом энергия фотонов, поглощенная антенной, передается в реакционный центр? .....	65
Плазмодесмы соединяют соседние клетки и способствуют межклеточным взаимодействиям .....	24	Функции антенны на примере антенны ФС II ....	66
1.2. Функции вакуолей .....	26	Фикобилисомы позволяют цианобактериям и красным водорослям фотосинтезировать даже при слабом свете .....	69
1.3. Пластиды — эволюционные потомки цианобактерий .	27	Дополнительная литература .....	72
1.4. Митохондрии также произошли путем эндосимбиоза	31	<b>3. Транспорт электронов в процессе фотосинтеза .....</b>	<b>73</b>
1.5. В пероксисомах проходят реакции с образованием токсичных продуктов-интермедиатов .....	33	3.1. Фотосинтетический аппарат имеет модульную организацию .....	73
1.6. Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи образуют пространственную трехмерную сеть, отвечающую за распределение продуктов биосинтеза .....	34	3.2. В процессе фотосинтеза образуются окислитель и восстановитель .....	76
1.7. Препаративное выделение функционально активных органелл растительных клеток .....	37	3.3. Основная структура фотосинтетического реакционного центра была расшифрована с помощью рентгено-структурного анализа .....	77
1.8. Различные транспортные процессы обеспечивают обмен метаболитами между компартментами растительной клетки .....	39	Рентгеновская структура фотосинтетического реакционного центра .....	78
1.9. Переносчики-транслокаторы обеспечивают избирательный транспорт продуктов метаболизма и молекул-субстратов .....	40	Реакционный центр <i>Rhodospseudomonas viridis</i> имеет симметричную структуру .....	80
Все белки-транслокаторы имеют сходное строение .....	43	3.4. Как функционирует реакционный центр .....	81
Аквапорины облегчают транспорт воды через мембрану .....	44	3.5. У водорослей и растений два фотосинтетических реакционных центра функционируют в тандеме .....	83
1.10. Высокая пропускная способность ионных каналов .....	45	3.6. Окисление воды происходит в фотосистеме II .....	86
1.11. Для белков-поринов характерна $\beta$ -складчатая структура .....	49	Комплекс фотосистемы II очень сходен с реакционным центром пурпурных бактерий .....	89
Дополнительная литература .....	52	Механизированное сельское хозяйство обычно требует применения гербицидов .....	91
<b>2. Использование энергии солнечного света в процессе фотосинтеза — основа жизни на Земле .....</b>	<b>55</b>		
2.1. Как возник фотосинтез? .....	55		

3.7.	Цитохроном- $b_5/f$ -комплекс обеспечивает транспорт электрона между фотосистемами .....	92	5.2.	В митохондриях локализовано клеточное дыхание ....	122
	Атомы железа в составе цитохромов и железосерных центров выполняет важнейшую функцию передачи электрона .....	92		Митохондрии образуют отдельный метаболический компартмент .....	123
	Электронный транспорт в Цитохром- $b_5/f$ -комплексе сопряжен с транспортом протонов .....	94	5.3.	Расщепление субстрата для биологического окисления происходит в матриксе .....	124
	Число протонов, перекаченных через Цитохром- $b_5/f$ -комплекс, может быть удвоено в результате работы Q-цикла .....	96		Пируват окисляется мультиферментным комплексом .....	125
3.8.	Фотосистема I восстанавливает НАДФ .....	97		Ацетат полностью окисляется в цикле трикарбоновых кислот .....	127
	При циклическом транспорте электрона в ФС I энергия света используется только для синтеза АТФ .....	100		Отток интермедиатов цикла трикарбоновых кислот возмещается за счет анаплеротических реакций .....	129
3.9.	В отсутствие других акцепторов электроны могут передаваться с фотосистемы I на кислород .....	102	5.4.	Сколько энергии может быть запасено в результате окисления НАДН? .....	130
3.10.	Регуляторные механизмы контролируют распределение поглощенных фотонов между двумя фотосистемами .....	104	5.5.	Дыхательная цепь митохондрий имеет много общего с электрон-транспортной цепью фотосинтеза .....	130
	Избыточная энергия диссипируется в тепло .....	106		Комплексы митохондриальной дыхательной цепи .....	132
	Дополнительная литература .....	107	5.6.	Транспорт электронов в дыхательной цепи сопряжен с синтезом АТФ через транспорт протонов .....	135
<b>4.</b>	<b>В процессе фотосинтеза образуется АТФ</b> ..	<b>109</b>		Митохондриальный электронный транспорт приводит к образованию мембранного потенциала .....	137
4.1.	Протон-движущая сила является промежуточной формой запасаения энергии в процессе синтеза АТФ .....	109		Синтез АТФ в митохондриях служит для удовлетворения потребностей цитозоля в энергии .....	137
4.2.	Электрохимический протонный градиент может быть диссипирован в тепло с помощью разобщителей .....	111	5.7.	У растительных митохондрий есть особые метаболические функции .....	138
	Хемиосмотическая гипотеза была доказана экспериментально .....	113		Митохондрии могут окислять НАДН без образования АТФ .....	139
4.3.	$H^+$ -АТФ-синтазы бактерий, хлоропластов и митохондрий имеют сходную структуру .....	114		НАДН и НАДФН из цитозоля могут окисляться в дыхательной цепи растительных митохондрий .....	140
	Рентгеноструктурный анализ $F_1$ части АТФ-синтазы позволил изучить механизм синтеза АТФ .....	115	5.8.	Для компартментации митохондриального метаболизма необходимы специальные мембранные переносчики .....	140
4.4.	Синтез АТФ происходит за счет изменения конформации белка .....	117		Дополнительная литература .....	142
	В фотосинтетической электрон-транспортной цепи стехиометрия синтезированных НАДФН/АТФ все еще является предметом дискуссий .....	119	<b>6.</b>	<b>В цикле Кальвина происходит фотосинтетическая ассимиляция <math>CO_2</math></b> .....	<b>143</b>
	$H^+$ -АТФ-синтаза хлоропластов регулируется светом .....	119	6.1.	Ассимиляция $CO_2$ происходит в темновых реакциях фотосинтеза .....	143
	V-АТФаза родственна F-АТФ-синтазе .....	120	6.2.	Рибулозобисфосфаткарбоксилаза катализирует реакцию фиксации $CO_2$ .....	144
	Дополнительная литература .....	120		Оксигеназная реакция RubisCO: дорогостоящая побочная реакция .....	146
<b>5.</b>	<b>Митохондрии — энергетические станции клетки</b> .....	<b>122</b>		Рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа: особые свойства .....	148
5.1.	Биологическое окисление происходит за счет разложения субстратов с образованием водорода и $CO_2$ .....	122		Активация RubisCO .....	148
			6.3.	При восстановлении 3-фосфоглицерата образуется триозофосфат .....	149

6.4.	Рибулозобисфосфат регенерирует из триозофосфата .....	150	Степень открытости устьиц сложным образом регулируется .....	181	
6.5.	Кроме восстановительного пентозофосфатного пути есть также окислительный пентозофосфатный путь ..	157	8.3.	Поступление $\text{CO}_2$ в растительную клетку путем диффузии .....	183
6.6.	Восстановительный и окислительный пентозофосфатные пути регулируются .....	160	8.4.	$\text{C}_4$ -растения ассимилируют $\text{CO}_2$ с меньшими затратами воды, чем $\text{C}_3$ -растения .....	185
	Восстановленные тиоредоксины передают «сигнал об освещении» ферментным белкам .....	160		Концентрирование $\text{CO}_2$ у $\text{C}_4$ -растений .....	186
	Активация хлоропластных ферментов тиоредоксином происходит благодаря встроенному регуляторному домену .....	161		$\text{C}_4$ -метаболизм у растений НАДФ-малатдегидрогеназного типа .....	192
	Многоуровневая регуляция обеспечивает согласованность разных этапов восстановительного пентозофосфатного пути .....	162		$\text{C}_4$ -метаболизм НАД-малатдегидрогеназного типа .....	192
	Дополнительная литература .....	164		$\text{C}_4$ -метаболизм ФЕП-карбоксикиназного типа ....	192
<b>7.</b>	<b>При фотодыхании происходит рециклирование фосфогликолата, образовавшегося в результате оксигеназной активности RubisCO</b> .....	165		Кранц-анатомия со специализацией клеток на мезофилл и обкладку не является необходимой для $\text{C}_4$ -метаболизма .....	194
7.1.	Рибулозо-1,5-бисфосфат регенерирует из 2-фосфогликолата .....	165		Ферменты $\text{C}_4$ -метаболизма регулируются светом .....	194
7.2.	$\text{NH}_4^+$ , который выделяется в процессе фотодыхания, затем вновь фиксируется в хлоропластах .....	170		Продукты $\text{C}_4$ -метаболизма могут быть идентифицированы с помощью масс-спектрометрии .....	194
7.3.	Для восстановления гидроксипировата необходима поставка восстановительных эквивалентов в пероксисомы .....	171		К $\text{C}_4$ -растениям относятся как сельскохозяйственные культуры, так и сорняки .....	195
	Восстановительные эквиваленты вносятся в пероксисомы через малатоксалоацетатный челнок .....	172	8.5.	Метаболизм по типу толстянковых (CAM) позволяет растениям выживать в условиях засухи .....	195
	«Малатный кран» контролирует экспорт восстановительных эквивалентов из хлоропластов .....	174		$\text{CO}_2$ фиксируется ночью и запасается в форме яблочной кислоты (малата) .....	196
7.4.	Матрикс пероксисом – специализированный компартмент для утилизации токсичных отходов .....	174		CAM-фотосинтез происходит при закрытых устьицах .....	197
7.5.	Насколько дорого обходится растениям оксигеназная активность RubisCO? .....	175		$\text{C}_4$ -метаболизм, как и CAM, возникал неоднократно в процессе эволюции .....	199
7.6.	В точке углекислотной компенсации суммарная фиксация $\text{CO}_2$ равна нулю .....	176		Дополнительная литература .....	199
7.7.	Хотя фотодыхание требует затрат энергии, этот метаболический путь может быть полезен растению .....	177	<b>9.</b>	<b>Полисахариды как запасные и транспортные формы углеводов, образованных в процессе фотосинтеза</b> .....	201
	Дополнительная литература .....	177		Крахмал и сахароза – основные продукты ассимиляции $\text{CO}_2$ у многих растений .....	202
<b>8.</b>	<b>Фотосинтез сопряжен с потерями воды</b> .....	178	9.1.	Большие количества углеводов могут запасаться в клетках в виде крахмала .....	202
8.1.	Поступление $\text{CO}_2$ в ткани листа сопровождается испарением воды .....	178		Синтез крахмала осуществляется через стадию образования АДФ-глюкозы .....	206
8.2.	Устьица регулируют газообмен листа .....	179		Дегградация крахмала происходит двумя различными путями .....	206
	Малат играет важную роль в метаболизме замыкающих клеток .....	179		Избыточные продукты фотосинтеза могут временно запасаться в хлоропластах посредством синтеза крахмала .....	208
			9.2.	Синтез сахарозы происходит в цитозоле .....	210

9.3. Утилизация триозофосфата, продукта фотосинтеза, строго регулируется .....	210	10.4. Конечным продуктом ассимиляции нитрата является целый спектр аминокислот .....	234
Фруктозо-1,6-бисфосфатаза регулирует поступление углеводов в процесс биосинтеза сахарозы .....	212	В процессе ассимиляции CO <sub>2</sub> производятся углеродные скелеты для синтеза конечных продуктов ассимиляции нитрата .....	234
Сахарозофосфатсинтаза регулируется не только метаболитами, но также ковалентной модификацией .....	214	Для синтеза глутамата требуется участие митохондриального метаболизма .....	237
Распределение ассимилятов между сахарозой и крахмалом обусловлено взаимодействием нескольких регуляторных механизмов .....	215	Биосинтез пролина и аргинина .....	237
9.4. У некоторых растений ассимиляты из листьев экспортируются как сахароспирты или олигосахариды семейства раффинозы .....	216	Аспартаг как предшественник пяти аминокислот .....	238
9.5. Фруктаны как запасные вещества откладываются в вакуоли .....	218	Ацетолактатсинтаза участвует в синтезе гидрофобных аминокислот .....	240
9.6. Целлюлоза синтезируется ферментами, локализованными на плазматической мембране .....	221	Шикиматный путь синтеза ароматических аминокислот .....	243
Синтез каллозы часто индуцируется механическим повреждением .....	222	Глифосат действует как гербицид .....	243
Полисахариды клеточной стенки синтезируются также в аппарате Гольджи .....	223	Существенная часть общей биомассы растений образуется через шикиматный путь .....	244
Дополнительная литература .....	223	10.5. Глутамат служит предшественником для синтеза хлорофиллов и цитохромов .....	246
<b>10. Ассимиляция нитратов крайне важна для синтеза органического вещества .....</b>	<b>224</b>	Протопорфирин является также предшественником синтеза тема .....	249
10.1. Существуют два последовательных этапа восстановления нитрата до NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> .....	224	Дополнительная литература .....	249
Нитрат восстанавливается до нитрита в цитозоле .....	226	<b>11. Симбиотическая азотфиксация позволяет растениям использовать азот воздуха .....</b>	<b>251</b>
Восстановление нитрита до аммония происходит в пластидах .....	227	11.1. Бобовые образуют симбиоз с клубеньковыми бактериями .....	252
Фиксация NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> осуществляется с помощью некоторых ферментов, участвующих в фотодыхании .....	228	Образование клубеньков обусловлено регулируемым взаимодействием экспрессии специфических бактерий и генов растения .....	254
10.2. Ассимиляция нитрата происходит также в корнях .....	230	Обмен метаболитами продуктами между бактериями и клетками растения-хозяина .....	254
Окислительный пентозофосфатный путь производит восстановительные эквиваленты для восстановления нитрита в лейкопластах .....	230	Редуктаза нитрогеназы поставляет электроны для нитрогеназной реакции .....	256
10.3. Ассимиляция нитрата строго контролируется .....	231	N <sub>2</sub> , как и H <sup>+</sup> , восстанавливаются нитрогеназой одновременно .....	256
Синтез белка нитратредуктазы регулируется на уровне экспрессии гена .....	231	11.2. Азотфиксация может осуществляться лишь при очень низких концентрациях кислорода .....	257
Нитратредуктаза также регулируется обратимой ковалентной модификацией .....	232	11.3. Затраты энергии для использования N <sub>2</sub> в качестве источника азота значительно выше, чем для использования NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> .....	259
14-3-3-белки являются важными метаболитами регуляторами .....	233	11.4. Растения улучшают свое питание путем симбиоза с грибами .....	259
В регуляции нитратредуктазы и сахарозофосфатсинтазы много общего .....	233	Арбускулярная микориза широко распространена .....	260
		Эктомикориза снабжает деревья элементами минерального питания .....	261

11.5. Симбиоз с образованием клубеньков, возможно, эволюционировал на основе физиологических механизмов, регулирующих формирование арбускулярной микоризы .....	261	14.4. Особые белки защищают семена от поедания животными .....	285
Дополнительная литература .....	262	14.5. Синтез запасных белков осуществляется в шероховатом эндоплазматическом ретикулуме .....	285
<b>12. Ассимиляция сульфата и синтез серосодержащих веществ .....</b>	<b>263</b>	14.6. Протеиназы позволяют использовать аминокислоты, отложенные в составе запасных белков .....	288
12.1. Фотосинтез обеспечивает энергией и восстановителями ассимиляцию сульфата .....	263	Дополнительная литература .....	288
Сходство процессов ассимиляции сульфата и нитрата .....	263	<b>15. Глицеролипиды являются компонентами мембраны и служат запасом углерода .....</b>	<b>289</b>
Активация сульфата перед восстановлением .....	264	15.1. Полярные глицеролипиды – важные компоненты мембраны .....	289
Сходство сульфит-редуктазы с нитрит-редуктазой .....	266	Текучесть мембраны зависит от доли ненасыщенных жирных кислот и содержания стериннов .....	291
Фиксация $H_2S$ в форме цистеина .....	266	Мембранные липиды содержат разнообразные гидрофильные группы .....	292
12.2. Глутатион как антиоксидант и средство детоксикации посторонних вредных веществ .....	267	15.2. Триацилглицерины служат запасными веществами ...	294
Детоксикация ксенобиотиков с помощью конъюгации .....	267	15.3. Синтез жирных кислот <i>de novo</i> происходит в пластидах .....	294
Фитохелатины и защита растений от тяжелых металлов .....	269	Ацетилкоэнзим А – предшественник в биосинтезе жирных кислот .....	296
12.3. Синтез метионина из цистеина .....	269	Ацетил-КоА-карбоксилаза – начальный фермент биосинтеза жирных кислот .....	297
S-аденозилметионин – универсальный метилирующий реагент .....	269	Дальнейшие этапы биосинтеза жирных кислот происходят также при помощи мультиэнзимных комплексов .....	300
12.4. Избыточные концентрации диоксида серы в атмосфере токсичны для растений .....	271	Первая двойная связь в новообразованную жирную кислоту внедряется растворимой десатуразой .....	301
Дополнительная литература .....	271	Ацил-АПБ (продукт синтеза жирных кислот в пластидах) может использоваться двумя путями .....	303
<b>13. Флоэма транспортирует и распределяет фотоассимиляты в места их потребления или запасаения .....</b>	<b>273</b>	15.4. Глицерин-3-фосфат является предшественником в синтезе глицеролипидов .....	304
13.1. Два способа загрузки флоэмы .....	274	Мембрана ЭР является местом удлинения жирных кислот и введения дополнительных двойных связей .....	307
13.2. Транспорт по флоэме происходит за счет массового тока .....	276	Некоторые из липидов пластидной мембраны образуются по эукариотическому пути .....	308
13.3. Ткани-акцепторы снабжаются фотоассимилятами путем разгрузки флоэмы .....	277	15.5. Триацилглицерины образуются в мембранах эндоплазматического ретикулума .....	308
Крахмал откладывается в пластидах .....	278	Растительное масло находит применение как продукт питания, а также для технических целей .....	309
Гликолиз является центральным метаболическим путем расхода углеводов .....	278	Свойства растительных жиров можно улучшить методами генной инженерии .....	311
Дополнительная литература .....	282		
<b>14. Продукты ассимиляции нитратов откладываются в растении в виде запасных белков .....</b>	<b>283</b>		
14.1. Глобулины являются наиболее распространенными запасными белками .....	284		
14.2. Проламины образуются как запасные белки злаков ..	284		
14.3. 2S-Белки присутствуют в семенах двудольных растений .....	285		

15.6. Во время прорастания семян запасные липиды мобилизуются в пероксисомах для синтеза углеводов .....	312	17.5. Фарнезилпирофосфат — предшественник биосинтеза сесквитерпенов .....	338
Глиоксилатный цикл позволяет растениям синтезировать гексозы из ацетил-КоА .....	315	Фарнезилпирофосфат — предшественник синтеза стероидов .....	339
В пероксисомах протекают реакции с образованием токсичных интермедиатов .....	315	17.6. Геранилгеранилпирофосфат — предшественник биосинтеза фитогормонов, каротиноидов и вторичных метаболитов, выполняющих защитные функции .....	340
15.7. Липоксигеназа участвует в синтезе оксипиринов, играющих роль сигнальных и защитных соединений .....	316	Интенсивное смолообразование — эффективное средство защиты деревьев от вредителей .....	340
Дополнительная литература .....	320	Каротиноиды — пигменты растений и источник витамина А для животных .....	341
<b>16. Вторичные метаболиты выполняют в растениях прежде всего экологические функции .....</b>	<b>322</b>	17.7. Пренильные группы позволяют веществам проявлять липофильные свойства .....	343
16.1. Вторичные метаболиты защищают растения от патогенных микроорганизмов и травоядных .....	322	Белки могут заякориваться на мембране путем пренилирования .....	343
Микроорганизмы — потенциальные патогены .....	322	Долихолы — важные посредники в процессе гликозилирования белков .....	344
В ответ на поражение патогенными микроорганизмами растения синтезируют фитоалексины .....	323	17.8. Регуляция синтеза изопrenoидов .....	344
Некоторые вторичные метаболиты могут быть опасны для человека .....	324	17.9. Изопrenoиды отличаются высокой стабильностью и устойчивостью .....	345
16.2. Алкалоиды объединяют обширную группу вторичных метаболитов на основе гетероциклов .....	324	Дополнительная литература .....	345
16.3. Некоторые растения для защиты от животных используют синильную кислоту .....	326	<b>18. Фенилпропаноиды — компоненты клеточной стенки и предшественники вторичных метаболитов ароматической природы .....</b>	<b>347</b>
16.4. Некоторые растения при повреждении выделяют летучие горчичные масла .....	327	18.1. Исходная стадия биосинтеза фенилпропаноидов — дезаминирование фенилаланина при участии фермента фенилаланинаммиаклиазы .....	347
16.5. Синтез непротеиногенных аминокислот — еще один способ защиты растений от травоядных .....	328	18.2. Биосинтез фенолов с участием монооксигеназ .....	349
Дополнительная литература .....	328	18.3. Полимеризация фенилпропаноидов .....	351
<b>17. Изопrenoиды — обширная группа вторичных метаболитов растений, обладающих широким спектром биологической активности .....</b>	<b>330</b>	Защитные функции лигнанов .....	353
17.1. Два различных пути биосинтеза изопrenoидов у высших растений .....	332	Лигнин образуется при свободнорадикальной полимеризации производных фенилпропаноидов .....	353
Ацетил-СоА — предшественник синтеза изопrenoидов в цитозоле .....	332	Суберин и кутин формируют газо- и водонепроницаемые слои на поверхности клеточных стенок .....	355
Пируват и D-глицеральдегид-3-фосфат — предшественники биосинтеза изопентенил-пирофосфата в пластидах .....	332	18.4. Флавоноиды и стильбены — фенольные соединения с двумя ароматическими кольцами .....	356
17.2. Пренилтрансферазы катализируют соединение изопреновых звеньев .....	334	Стильбены — природные фунгициды .....	357
17.3. Некоторые растения выделяют газообразный изопрен .....	336	18.5. Функции флавоноидов в растительном организме .....	357
17.4. Многие соединения, входящие в состав эфирных масел, являются производными геранилпирофосфата .....	337	18.6. Защитные функции пигментов антоцианов .....	358
		18.7. Танины прочно связываются с белками, что обуславливает их защитные функции .....	359
		Дополнительная литература .....	361

<b>19. Комплексная регуляция роста, развития и приспособления к окружающей среде растительного организма</b> .....	<b>362</b>
19.1. Цепи передачи сигналов, обнаруженные у животных организмов, действуют и в растениях .....	362
G-белки играют роль молекулярных выключателей .....	362
Регуляторные функции малых G-белков .....	363
Ca <sub>2</sub> <sup>+</sup> как мессенджер в цепи передачи сигналов .....	364
Фосфатидил-инозитольная система открывания Ca <sub>2</sub> <sup>+</sup> -каналов .....	364
Кальмодулин — посредник при работе ионов кальция .....	365
Роль фосфорилирования белков при передаче сигнала .....	367
19.2. Основные классы фитогормонов .....	369
19.3. Ауксин стимулирует рост растяжением .....	369
19.4. Гиббереллины регулируют удлинение стебля .....	372
19.5. Цитокинины стимулируют деление клеток .....	374
19.6. Абсцизовая кислота контролирует водный баланс растений .....	376
19.7. Этилен и созревание плодов .....	378
19.8. Стероидные и пептидные гормоны растений .....	378
Брассиностероиды и контроль развития растений .....	379
Полипептидные гормоны .....	380
Системин и защита от животных, поедающих растения .....	380
Фитосульфонины регулируют деление клеток .....	380
19.9. Взаимодействие нескольких сигналов при защитных реакциях .....	381
19.10. Рецепторы света и регуляция роста и развития растений .....	382
Дополнительная литература .....	385
<b>20. Три генома растительной клетки</b> .....	<b>388</b>
20.1. Организация генетической информации в ядре .....	388
Секвенирование и анализ ДНК ядерного генома в двудольных и однодольных растениях .....	391
20.2. Транскрипция ДНК ядерного генома РНК-полимеразами .....	391
Регуляция транскрипции структурных генов .....	392
Элементы, регулирующие транскрипцию. Промотор .....	392
Регуляция транскрипции гена .....	393
Микро-РНК и ингибирование экспрессии генов .....	393
Транскрипция структурных генов .....	394
Созревание мРНК .....	397
Синтез рРНК и тРНК .....	398
20.3. Полиморфизм ДНК и генетические маркеры при скрещивании растений .....	398
Полиморфизм длин рестриционных фрагментов как метод характеристики индивидуальных различий .....	399
Метод RAPD при исследовании ДНК-полиморфизма .....	401
Полиморфизм микросателлитной ДНК как генетический маркер .....	402
20.4. Мобильные элементы ДНК .....	404
20.5. Вирусы растительных клеток .....	405
Ретротранспозоны и ретровирусы .....	407
20.6. Кольцевой геном пластид .....	408
Сходство пластидного транскрипционного аппарата с бактериальным .....	410
20.7. Митохондриальный геном растения .....	411
Пост-транскрипционное редактирование мтРНК .....	414
Мужская стерильность растений — важный инструмент при выведении гибридов .....	415
Дополнительная литература .....	417
<b>21. Биосинтез белков</b> .....	<b>419</b>
21.1. Синтез белков на рибосомах .....	419
Синтез пептидной цепочки .....	421
Специфические ингибиторы трансляции рибосом разного типа .....	422
Регуляция трансляции .....	425
21.2. Формирование трехмерной структуры белков .....	425
Многостадийный процесс сворачивания белков .....	425
Защита белков в процессе сворачивания .....	426
Белки теплового шока и защита от температурных повреждений .....	426
Взаимодействие шаперонов с несвернутыми белками .....	426
21.3. Белки, кодируемые в ядре, распределяются по разным компартментам клетки .....	428
Транспорт белков в митохондрии .....	429
Транспорт белков в хлоропласты .....	431
Транспорт белков в пероксисомы .....	433
21.4. Протеасомная деградация белков .....	434
Дополнительная литература .....	436
<b>22. Применение генно-инженерных технологий в сельском хозяйстве, пищевой промышленности и индустрии</b> .....	<b>437</b>
22.1. Выделение гена .....	437
Использование для выделения гена генетических библиотек .....	437
Хранение генных библиотек в фагах .....	439
Хранение геномных библиотек в плаزمидях .....	440



Поиск нужного гена в геномной библиотеке .....	441	22.5. Выключение генов с помощью трансформации .....	456
Идентификация клона с помощью антител к нужному белку .....	442	22.6. Применение генной инженерии растений очень раз- нообразно .....	458
Идентификация клона с помощью проб ДНК ....	443	Защита растений от насекомых с помощью БТ- токсина .....	458
Выделение генов, кодирующих неизвестные белки .....	444	Защита растений от вирусов с помощью генных технологий .....	459
Идентификация генов с помощью транспозонов или Т-ДНК .....	444	Получение растений, устойчивых к грибным ин- фекциям .....	460
22.2. Агробактериальная трансформация растительных клеток .....	445	Получение растений, устойчивых к гербицидам	460
Генетическая информация Ti-плазмиды .....	446	Повышение качества и урожайности сельскохо- зяйственных культур .....	461
22.3. Ti-плазида как трансформационный вектор .....	448	Использование трансгенных растений для полу- чения сырья в промышленности и фармакологии .....	461
Регенерация растений из трансформированных клеток листа .....	450	Повышение устойчивости растений к стрес- совым воздействиям методами генной инже- нерии .....	461
Биобаллистический метод трансформации .....	452	Возможные риски при культивировании транс- генных растений .....	462
Трансформация протопластов .....	452	Дополнительная литература .....	462
Трансформация пластид .....	452	<b>Предметный указатель</b> .....	464
22.4. Выбор подходящего промотора .....	455		
Транспорт продуктов гена в различные компарт- менты клетки с помощью сигнальных последо- вательностей .....	456		

# Введение

Биохимия растений изучает молекулярные процессы, происходящие в растительном организме. Центральное место среди этих процессов занимает фотосинтез, происходящий в основном в листьях у высших растений. Преобразуя солнечную энергию, фотосинтез обеспечивает потребности растений в углеводах и аминокислотах, которые образуются из двуокиси углерода, воды, нитратов и сульфатов. По проводящей системе большая часть продуктов фотосинтеза транспортируется из листьев по стеблю далее в те части растения, где фотоассимиляты необходимы (например, в корни, чтобы снабдить их энергией). Поэтому листья принято называть донорами, а корни — акцепторами фотоассимилятов. Запасные ткани семян также являются важными акцепторами. В зависимости от вида растений в них откладываются углеводы, белки или жиры, что позволяет людям получать разнообразные продукты питания из сельскохозяйственных растений.

В противоположность большинству животных площадь поверхности растений очень велика, а листья приобретают небольшую толщину для того, чтобы уменьшить до минимума расстояние для диффузии  $\text{CO}_2$  и уловить настолько много квантов света, насколько это возможно. Многочисленные тонкие корневые волоски позволяют растениям эффективно поглощать воду и минеральные вещества из почвы. Вся эта огромная площадь поверхности тела делает растения особенно уязвимыми по отношению к таким неблагоприятным факторам, как засуха, жара, охлаждение или даже замерзание, а также избыток солнечного света. Смена дня и ночи заставляет клетки листа переключаться с фотосинтетических процессов в световое время на окислительный метаболизм в темноте. Растения быстро приспосабливаются к этим резким изменениям внешних условий при помощи

удивительно гибких перестроек метаболизма, которые были бы невозможны без множества регуляторных процессов. Поскольку растения в силу неподвижного образа жизни не могут убежать от своих врагов, они разработали широкий «арсенал» соединений, защищающих их от поедания.

Сельское хозяйство является основой для обеспечения человечества продуктами питания. Генно-инженерные технологии с применением растений (которые можно рассматривать как один из разделов биохимии или молекулярной биологии растений) уже вносят свой вклад в решение глобальной продовольственной проблемы, которая возникает в результате роста населения земного шара. Приобрело большое экономическое значение использование экологически безопасных гербицидов, защита растений от вирусных и грибковых заболеваний с помощью генной инженерии. Достижения молекулярной генетики растений стали важным инструментом для оценки результатов скрещивания и для создания новых особенно продуктивных сортов сельскохозяйственных растений.

Растения являются источником разнообразного сырья для промышленного производства, такого, как техническое масло, крахмал. На основе растительного сырья производят также многочисленные лекарственные препараты. Как ожидают, в ближайшем будущем развитие генно-инженерных технологий приведёт к дальнейшему расширению использования растений в различных отраслях промышленности и медицины.

Это краткое перечисление областей применения растений призвано показать, что биохимия и молекулярная биология растений — это не просто важные фундаментальные науки, объясняющие функции молекул в растениях. Они имеют громадное практическое значение

и в настоящий момент переживают пору своего революционного развития, вносят свой вклад в решение важных экономических проблем.

Чтобы достичь решения практических задач, потребуется тесная кооперация и интеграция всех знаний о растительном организме, накопленных такими отраслями наук о растениях, как биоэнергетика, биохимия первичного и вторичного метаболизма, молекулярная биология, физиология растений, клеточная биология. Только путём интеграции результатов и методов

работы в рамках различных наук можно достичь понимания того, как функционирует растительный организм, и применить накопленные знания для получения экономического эффекта. В книге приведены лишь некоторые примеры того, каким образом этого можно достичь.

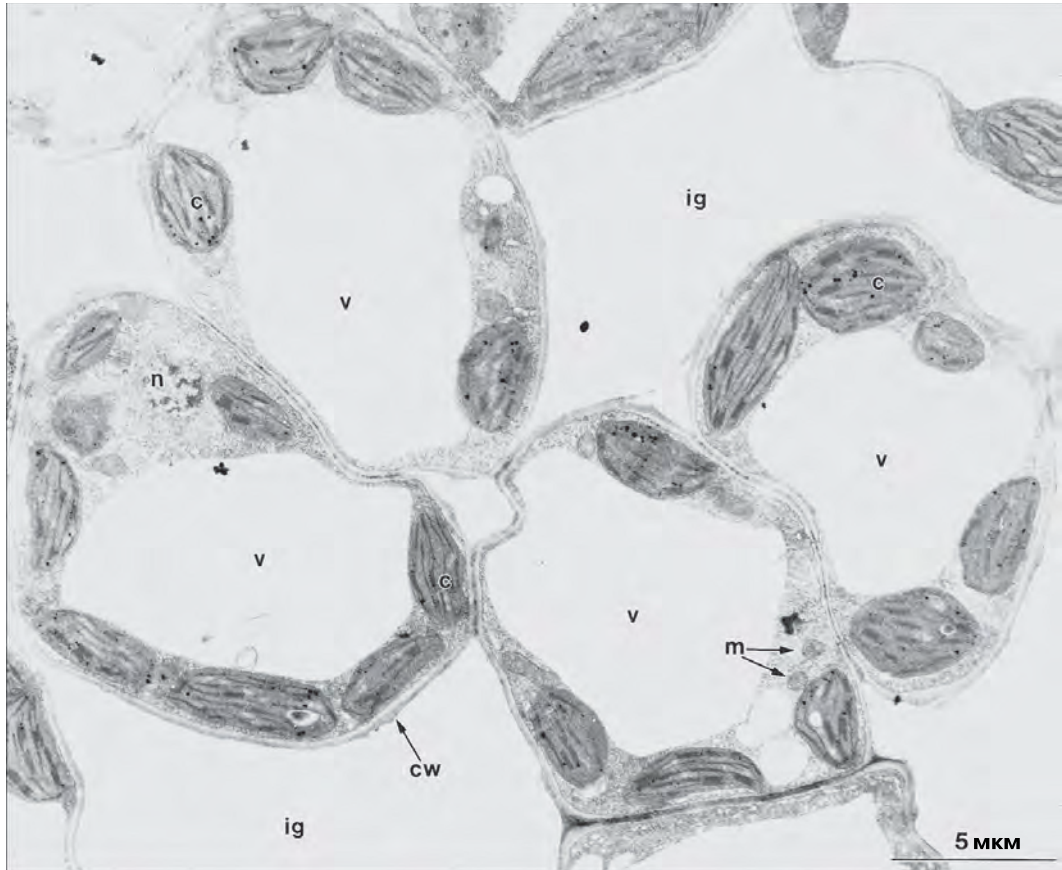
К настоящему времени издано много учебников по общей биохимии, элементарные биохимические понятия здесь не рассматриваются, поскольку читатель может почерпнуть эти знания из других книг.

## Органеллы растительных клеток

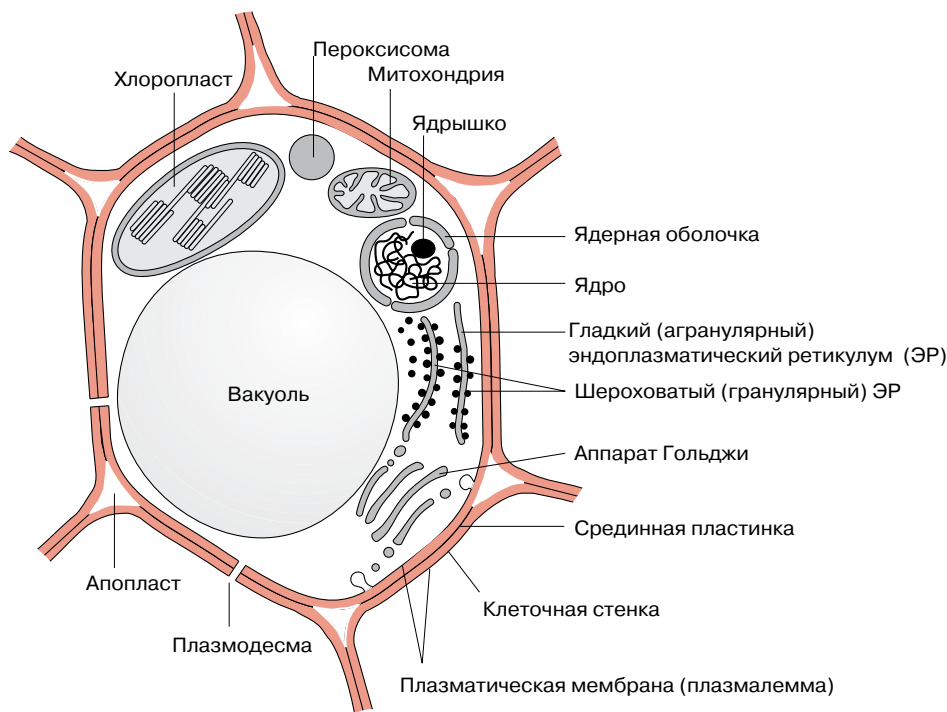
У высших растений фотосинтез осуществляется преимущественно в **мезофилле** — важнейшей ткани листа, содержащей хлоропласты.

На рисунке 1.1 представлена электронная микрофотография клеток мезофилла листа, а на рис. 1.2 — схема строения клетки мезофилла.

От внешней среды клеточное содержимое отделено **плазматической мембраной (плазмалеммой)** и жесткой **клеточной стенкой**. Внутриклеточное пространство подразделяется на компартменты — органеллы. В зависимости от типа клетки, органеллы выполняют различные



**Рис. 1.1.** Электронная микрофотография губчатого мезофилла табака. У многих клеток видна крупная центральная вакуоль (v). Клетки рыхло связаны между собой, есть большие межклетники (ig). (c) — хлоропласты, (cw) — клеточная стенка, (n) — ядро, (m) — митохондрия (по D.G. Robinson, Гейдельберг)



**Рис. 1.2.** Схема строения клетки мезофилла листа

специфические функции, которые будут обсуждаться более подробно в последующих главах (табл. 1.1).

Органеллы погружены в цитоплазму, существенную часть которой составляет **цитозоль**. Самая большая органелла клетки – вакуоль. Она заполняет 80% от общего клеточного объема. К крупным органеллам относят также хлоропласты. Остальной объем клетки приходится на цитозоль, митохондрии, пероксисомы, ядро, эндоплазматический ретикулум (ЭР), аппарат Гольджи. В цитоплазме некоторых растительных клеток (например, в семенах или тканях корневых клубеньков) содержатся сферические липидные капли (олеосомы), которые формируются в ЭР за счет накопления молекул триацилглицеридов.

Содержимое **ядра** клетки окружает **ядерная оболочка**, состоящая из двух мембран, возникающих в телофазе из мембран ЭР. Пространство между мембранами называют **перинуклеарным пространством**. Ядерная оболочка пронизана **ядерными порами** диаметром около 50 нм. В ядре клетки содержится хроматин, который со-

стоит из двойных спиралей ДНК, связанных с комплексами белков – основных гистонов, проявляющих щелочные свойства. Совокупность генов, локализованных в ядре, составляет **ядерный геном**. В ядре также расположено ядрышко, где при транскрипции ДНК происходит синтез РНК рибосомальных субъединиц (рРНК). Эти рибосомальные субъединицы и матричные РНК (мРНК) мигрируют через ядерные поры в цитозоль к рибосомам, осуществляющим биосинтез белков. Синтезированные белки распределяются между различными компартментами клетки в соответствии с их конечным назначением.

Заполненное цитозолем внутриклеточное пространство пронизано трехмерной сетью из белковых нитей – **цитоскелетом**, который представляет собой совокупность **микротрубочек** и **микрофиламентов**, построенных из особых глобулярных белков. Микротрубочки образуются путем сборки двух глобулярных мономеров  $\alpha$ - и  $\beta$ -**тубулина**. Микротрубочки связаны с различными моторными белками и осуществляют транспорт органелл в присутствии АТФ. Микрофиламенты образованы цепочками белка **акти-**

**Таблица 1.1.** Внутриклеточные органеллы клеток мезофилла\* и некоторые их функции

	Процент от общего объема клетки	Функции
Вакуоль	79	Поддержание тургора клетки, накопление запасных и токсичных веществ
Хлоропласты	16	Фотосинтез, синтез липидов и крахмала
Цитозоль	3	Осуществление процессов внутриклеточного метаболизма, синтез сахарозы
Митохондрии	0,5	Дыхание клетки
Ядро	0,3	Хранение генетической информации клетки (генома). Место синтеза нуклеиновых кислот (репликация, транскрипция)
Пероксисомы		Осуществление метаболических реакций с образованием и распадом активных форм кислорода
Эндоплазматический ретикулум (ЭР)		Запасание ионов $Ca^{2+}$ , синтез и транспорт белков в вакуоль, экспорт белков из клетки
Олеосомы		Запасание триацилглицеридов
Аппарат Гольджи		Модификация, сортировка и транспорт белков в вакуоль, экспорт белков из клетки

\* На примере клетки мезофилла шпината (по Winter, Robinson, Helt, 1994)

на (сходного по строению с мышечным актином), который при взаимодействии с **миозином** также способствует внутриклеточному движению. Цитоскелет формирует пространственную опорно-двигательную систему клетки, осуществляет взаимосвязь и перемещение внутриклеточных структур, отчасти обеспечивает термостойкость клетки, а также участвует в клеточном делении и межклеточных взаимодействиях.

### 1.1. Клеточная стенка обеспечивает механическую прочность растительной клетки<sup>1</sup>

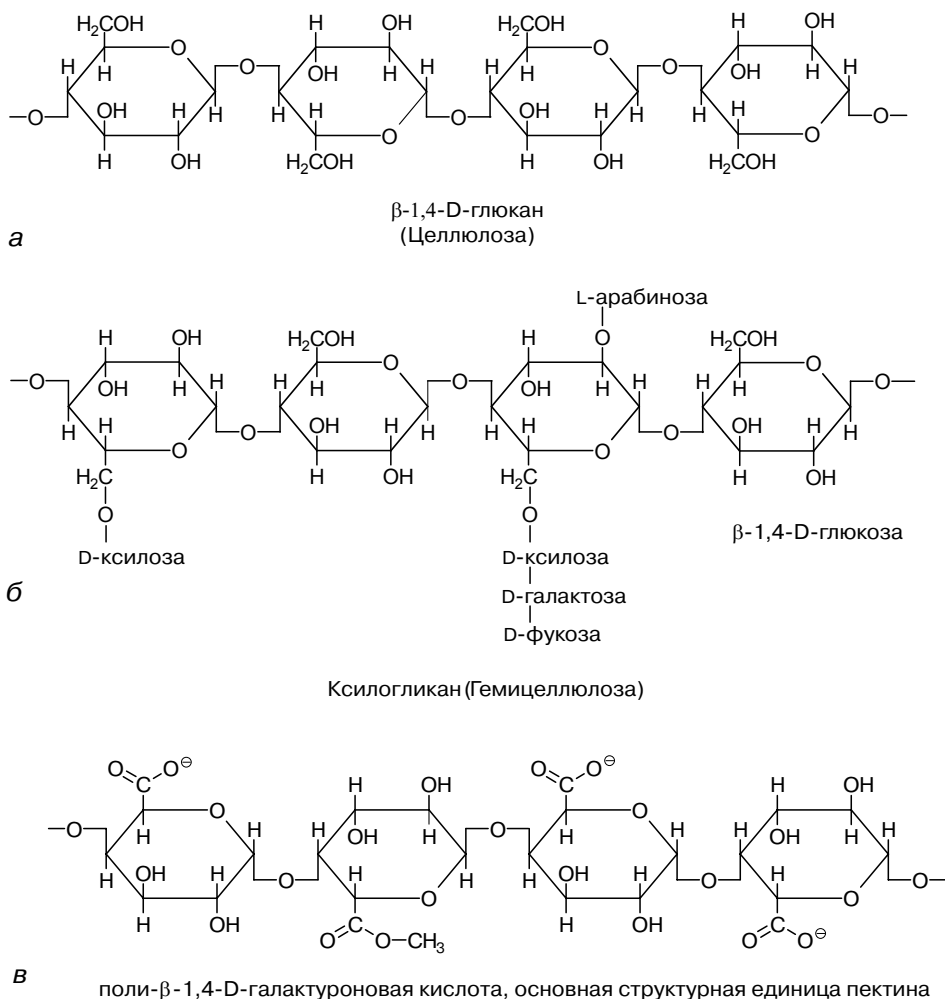
Одно из основных отличий растительных клеток от животных — наличие жесткой полисахаридной клеточной стенки, защищающей содержимое клетки и поддерживающей ее размер и форму. Под давлением пассивно поступающей

в клетку воды плазмалемма прижимается к внутренней поверхности эластично растягивающейся клеточной стенки, создавая внутреннее тургорное давление, препятствующее дальнейшему осмотическому проникновению воды и разрыву клетки.

#### Клеточная стенка растительной клетки состоит преимущественно из углеводов (полисахаридов) и белков

Клеточная стенка высших растений почти на 90% состоит из полисахаридов и только на 10% из белков. Одним из основных углеводных компонентов клеточной стенки является **целлюлоза**, представляющая собой линейную цепь остатков D-глюкозы, соединенных между собой ( $\beta$ -(1→4))-гликозидными связями (рис. 1.3a), при этом каждый последующий глюкозный остаток повернут на 180° относительно предыдущего. Такая структура позволяет образовывать длинные полимерные цепочки, содержащие от 2000 до 25 000 глюкозных остатков. Отдельные макромолекулы целлюлозы соединяются между собой водородными свя-

<sup>1</sup> Это лишь одна из функций клеточной стенки (достаточно важная). Кроме того, клеточная стенка обладает определенными ионообменными свойствами, служит источником сигнальных молекул (олигосахаридов), содержит различные ферменты и т.д. — *Прим. ред.*



**Рис. 1.3.** Основные структурные компоненты клеточной стенки: (а) целлюлоза, (б) гемичеселлюлоза, (в) строение пектинов

зьями с образованием пространственных паракристаллических структур — **микрофибрилл**. У высших растений каждая микрофибрилла в поперечном сечении состоит примерно из 36 цепочек целлюлозы. Микрофибриллы целлюлозы нерастворимы в воде, обладают повышенной механической прочностью, чрезвычайно устойчивы к химическому и ферментативному (энзиматическому) гидролизу. Тем не менее целлюлоза может разрушаться под действием гидролитических ферментов (целлюлаз) некоторых грибов и бактерий. Такие ферменты выделяют симбиотические бактерии, составляющие микрофлору желудочно-кишечного тракта

некоторых травоядных животных (например, жвачных), что позволяет им эффективно переваривать траву и солому.

Еще один важнейший компонент клеточной стенки — **гемичеселлюлозы**, представляющие собой гибкие полисахаридные структуры, поддающиеся экстракции щелочными растворами. Первоначально гемичеселлюлозы ошибочно считали предшественниками целлюлозы, впоследствии название сохранилось<sup>1</sup>. Гемичеселлюлозы представляют собой обширную гетероген-

<sup>1</sup> В биохимии растений термин «гемичеселлюлоза» все чаще заменяют на «сшивочные гликаны». — *Прим. ред.*

ную группу полисахаридов, которые помимо D-глюкозы содержат в своем составе остатки гексоз (D-маннозы, D-галактозы, D-фукозы) и пентоз (D-ксилозы и L-арабинозы). На рис. 1.3б в качестве примера показана структура полимерной молекулы ксилоглюкана. Основой ксилоглюканов является линейная цепочка  $\beta$ -1,4-D-глюкана, к которой ( $\alpha$ 1 $\rightarrow$ 6)-гликозидными связями присоединены остатки D-ксилозы, связанные в свою очередь с остатками D-галактозы и D-фукозы. Кроме того, по 2-OH-группам к остаткам глюкозы может присоединяться L-арабиноза.

Помимо целлюлозы и гемицеллюлоз в состав клеточной стенки входят **пектины**, представляющие собой смесь кислых полисахаридов, основу полимерной цепи которых составляют остатки D-галактуроновой кислоты, связанные ( $\beta$ 1 $\rightarrow$ 4)-гликозидными связями (рис. 1.3в). При метилировании карбоксильных групп возможно образование метоксилированных пектинов. Свободные карбоксильные группы соседних макромолекул полигалактуроновых кислот способны взаимодействовать с ионами  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$ , что приводит к сшиванию отдельных полимерных цепочек в единую пространственную сеть, которая формирует аморфный гель, способный к набуханию (рис. 1.4). В отсутствие ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$  пектин превращается в растворимое вещество. Благодаря этим свойствам пектин широко используется в пищевой промышленности.

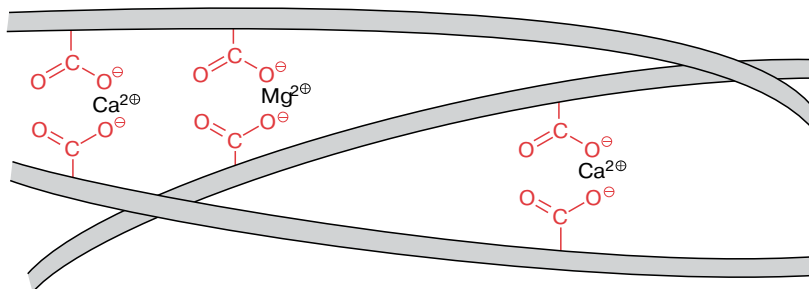
Разветвленные цепочки полисахаридов связаны гликозидными «мостиками» с некоторыми структурными белками клеточной стенки, образуя гликопротеины, от 50 до 90% массы которых составляют углеводы. В клеточной стенке также

могут содержаться воска (глава 15), кутин и суберин (глава 18).

Снижение прочности клеточной стенки и ослабление связи между компонентами матрикса приводит к тому, что клеточная стенка растягивается, при этом происходит рост клетки. В процессе растяжения участвуют белки **экспансины**, чья функция, по-видимому, состоит в разрушении водородных связей между микрофибриллами целлюлозы и связующими полисахаридами. Экспансины обязательно присутствуют в растущих тканях всех цветковых растений.

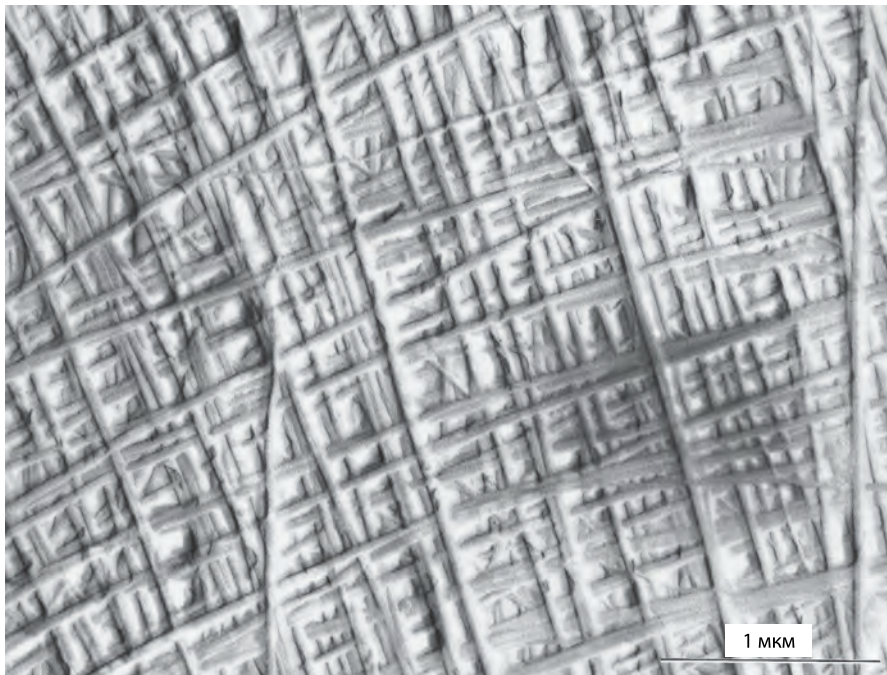
Клеточные стенки делят на два типа – первичную и вторичную. **Первичная клеточная стенка** формируется на заключительных этапах роста клетки. Она проницаема для молекул воды. У однодольных растений первичная клеточная стенка «среднестатистической» клетки на 20–30% состоит из целлюлозы, 25% – гемицеллюлозы, 30% – пектина и на 5–10% из структурных белков. В первичной клеточной стенке пектины, гемицеллюлозы и гликопротеины образуют несколько пространственных сетей, в которые встроены микрофибриллы целлюлозы. **Вторичная клеточная стенка** образуется при достижении клеткой окончательного размера за счет отложения новых слоев целлюлозы с внутренней стороны первичной клеточной стенки. При этом микрофибриллы целлюлозы располагаются под разными углами, что приводит к созданию сложной многослойной структуры (рис. 1.5).

Образование вторичной клеточной стенки и прекращение роста у некоторых клеток совпадает с началом синтеза **лигнина**, образующего-



**Рис. 1.4.** Сшивание отдельных макромолекул полигалактуроновых кислот ионами  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$





**Рис. 1.5.** Клеточная стенка зеленой морской водоросли *Oocystis solitaria*. Микрофибриллы целлюлозы ориентированы под различными углами, формируя многослойную сетчатую структуру. Снимок получен методом замораживания / скальвания (по D.G. Robinson, Гейдельберг)

ся при полимеризации фенилпропаноидов — кумарового, каниферилового и синапового спиртов (этот процесс подробно описывается в разделе 18.3). Лигнификация (или одревеснение) клеточных стенок приводит к образованию жесткой и прочной структуры, которая позволяет дифференцированным клеткам и после отмирания выполнять функцию своеобразного опорного скелета (например, при ветвлении или формировании стеблей травянистых растений). **Лигнин** — одно из самых распространенных веществ в природе после целлюлозы. Так, сухая древесина состоит из 30% лигнина, 40% — целлюлозы и 30% — гемицеллюлозы.

#### **Плазмодесмы соединяют соседние клетки и способствуют межклеточным взаимодействиям**

Межклеточное взаимодействие осуществляется по **плазмодесмам**, пронизывающим клеточную стенку. Через плазмодесмы могут проникать небольшие молекулы с молекулярной

массой 800—900 Да, например такие продукты метаболизма, как растворимые сахара, аминокислоты и свободные нуклеотиды<sup>1</sup>. Отдельная растительная клетка может содержать от 1000 до 10 000 плазмодесм<sup>2</sup>. Плазмодесмы соединяют цитоплазму клеток в единый протяженный компартмент — **симпласт**, по которому из клетки в клетку могут диффундировать различные вещества (рис. 1.6). Контактующие между собой клеточные стенки соседних клеток с межклеточниками формируют **апопласт** (см. рис. 1.2).

Схема строения плазмодесмы показана на рис. 1.7. Каждая плазмодесма представляет собой канал (трубку), выстланный плазмалеммой, которая непрерывно переходит из клетки в клетку. В центральной части канала располагается десмотрубочка, связывающая эндоплаз-

<sup>1</sup> По современным данным через плазмодесмы селективно могут проходить и более крупные молекулы (белки, рибонуклеопротеиновые комплексы). — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> Не все клетки имеют плазмодесмы. — *Прим. ред.*

[ . . . ]

*Учебное электронное издание*

Серия: «Лучший зарубежный учебник»

**Хелдт Ганс-Вальтер**

### **БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ**

Ведущий редактор канд. биол. наук *Л. А. Аксёнова*

Художник *Н. А. Новак*

Технический редактор *Е. В. Денюкова*

Корректор *Е. Н. Клитина*

Компьютерная верстка: *Е. А. Голубова*

Подписано 11.03.14. Формат 84×108/16.

Усл. печ. л. 49,45.

Издательство «БИНОМ. Лаборатория знаний»

125167, Москва, проезд Аэропорта, д. 3

Телефон: (499) 157-5272

e-mail: [binom@Lbz.ru](mailto:binom@Lbz.ru), <http://www.Lbz.ru>

Минимальные системные требования определяются соответствующими требованиями программы Adobe Reader версии не ниже 10-й для операционных систем Windows, Android, iOS, Windows Phone и BlackBerry

Учебник дает возможность студентам получить основные знания в области биохимии растений — от фотосинтеза до генной инженерии и ее возможных практических приложений. Удачная форма изложения и наглядность позволяют легко усваивать информацию о структуре и функциях клетки, метаболизме липидов и полисахаридов, фиксации азота, флоэмном транспорте, синтезе и функциях изопреноидов, фенилпропаноидов и других вторичных метаболитов, а также регуляции роста и развития растений. В учебнике обсуждаются современные научные достижения и возможные области будущих открытий.

Эта книга предназначена для учащихся старших курсов и студентов, специализирующихся в области физиологии растений, фитопатологии, клеточной биологии растений и в других науках о растениях; исследователей-практиков, работающих в биотехнологических компаниях и на предприятиях промышленного агробизнеса, а также научных работников, специализирующихся в агрономии, физиологии растений и близких областях знаний.

Основные достоинства книги:

- современные и фундаментальные знания изложены в простой и доступной форме;
- более 400 двухцветных диаграмм и наглядных метаболических схем;
- краткий обзор возможного прикладного использования изложенных в учебнике сведений при выращивании сельскохозяйственных культур, селекции растений в производстве растительного сырья.