

ТЕМА: БІОФІЗИКА І БІОХІМІЯ ФОТОСИНТЕЗУ

1. Світлові реакції фотосинтезу. Організація і функціонування I та II пігментних систем. Структура і функції ЕТЛ.

2. Фотосинтетичне фосфорилування, утворення АТФ і НАДФ·Н₂.

3. Темнова фаза фотосинтезу (С₃-, С₄ шлях фіксації вуглецю, фотодихання, фотосинтез за типом товстолистих).

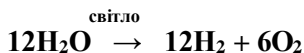
4. Різноманітність продуктів фотосинтезу. Транспортування метаболітів.

1. СВІТЛОВІ РЕАКЦІЇ ФОТОСИНТЕЗУ. ОРГАНІЗАЦІЯ І ФУНКЦІОНУВАННЯ І ТА II ФОТОСИСТЕМИ. СТРУКТУРА І ФУНКЦІЇ ЕТЛ

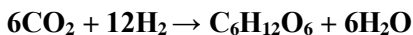
Процес фотосинтезу відбувається в кілька етапів. Ще в 1905 р. англійський учений Ф. Блекмен встановив, що фотосинтез відбувається в два етапи: одні з них відбуваються лише на світлі – світлова фаза, інші – в темряві – темнова фаза. Світлова фаза, своєю чергою, поділяється на два етапи: фотофізичну і фотохімічну.

Самостійний характер світлових реакцій був встановлений у 1937 р. Р. Хіллом, і тому їх часто називають **реакціями Хілла**.

Світлові реакції можуть бути виражені такою загальною схемою:



Темнові реакції – схемою:

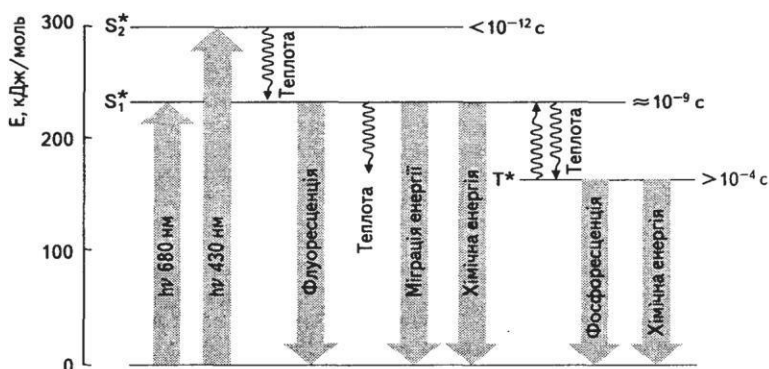


Світлова фаза.

I. Фотофізичний етап.

Первинні процеси фотосинтезу розпочинаються з поглинання енергії сонячних квантів, її стабілізації у вигляді електронного збудження та міграції. Фотоактивні речовини, в нашому випадку пігменти, здатні поглинати кванти світла при поглинанні світла

молекула хлорофілу переходить у збуджений стан. При цьому електрон переходить на іншу більш віддалену від ядра орбіталь, тобто на більш високий енергетичний рівень. В молекулі хлорофілу два рівні збудження. Перший рівень пов'язаний з переходом на більш високий енергетичний рівень в системі спряжених подвійних зв'язків порфіринового ядра, а другий – зі збудженням неспарених електронів атомів азоту і кисню в порфіриновому ядрі. При поглинанні світла електрони переходять в коливальний рух. Найбільш рухомими є делокалізовані електрони, орбіталі яких ніби розмазані між двома ядрами. В порфіриновому ядрі знаходиться 18 делокалізованих електронів. Електрон характеризується також напрямком руху навколо своєї осі – *спін*. Згідно принципу Паулі на одній орбіталі може знаходитись не більше двох електронів з антипаралельними спінами. Коли в молекулі всі електрони розміщені попарно їх сумарний спін дорівнює нулю. Такий стан молекули називається **основним синглетним S_0** .



Коли при збудженні молекули хлорофілу електрон переходить на іншу орбіталь, не змінюючи при цьому спін, виникає перший S_1^* і другий S_2^* синглетні стани. Якщо ж один з електронів змінює спін виникає **триплетний стан T^*** . Час існування збудженої молекули незначний: в S_1^* – 10^{-8} - 10^{-9} c, S_2^* – 10^{-12} c, T^* – 10^{-4} - 10^{-2} c.

II. Фотохімічний етап – включає реакції, в яких енергія світла перетворюється в енергію хімічних зв'язків і в першу чергу в енергію

фосфорних зв'язків АТФ. Не кожна молекула хлорофілу бере участь у фотохімічних реакціях. Це забезпечується реакційним центром. Поглинання квантів світла і перенесення їх енергії на хлорофіл – так звану пастку енергії збудження, який входить до складу реакційного центру забезпечується фотосинтетичною одиницею (ФСО). До складу ФСО входить 200-250 молекул хлорофілу, які переносять енергію на реакційний центр. Передача енергії відбувається резонансним шляхом. Енергія завжди мігрує у напрямі від пігментів з максимумом поглинання в зоні коротких хвиль до молекул, максимум поглинання яких розміщений у довгохвильовій зоні (чим коротша довжина хвилі, тим більша енергія кванта).

Хлорофіл поглинає червоне і синє світло, причому ефективність червоного світла більша, ніж синього. Р. Емерсон показав, що швидкість фотосинтезу за спільної дії квантів червоного довгохвильового (700 нм) і короткохвильового (680 нм) світла є більшою, ніж сума швидкостей фотосинтезу в разі окремого освітлення цими квантами. Це явище отримало назву «*ефект підсилення Емерсона*». Такий ефект пояснюється функціонуванням двох фотохімічних систем – фотосистеми I і фотосистеми II, які послідовно виконують фотохімічні реакції. ФС I входить до складу тилакоїдів стріми, а ФС II – тилакоїдів гран. У реакційному центрі ФС I міститься хлорофіл з максимумом поглинання 700 нм – P_{700} , а ФС II – 680 нм – P_{680} .

Збуджена молекула хлорофілу P_{700} чи P_{680} віддає свої електрони молекулам інших речовин, так званим переносникам електронів і протонів. Сукупність переносників складають **електронно-транспортний ланцюг (ЕТЛ)**. Учені Р. Хілл і Ф. Бендалл запропонували схему ЕТЛ, яка одержала назву Z-схеми фотосинтезу. Для переносу електронів необхідно, щоб кожний переносник почергово відновлювався (приєднання електронів) та окиснювався (віддача електронів). В мембранах тилакоїдів переносники електронів ЕТЛ розміщуються відповідно до зменшення їх окисно-відновного

(редокс) потенціалу E_0 (ОВП) (здатності приєднувати чи віддавати електрони). У фотосинтезі вищих рослин перенесення електронів від молекул води (ОВР 0,82 В) до НАДФ⁺ (ОВР -0,32 В) здійснюється за рахунок енергії чотирьох квантів світла. Оскільки для синтезу 1 мол. кисню необхідно 2 мол. води, а механізм передачі електронів одноелектронний, для відновлення однієї молекули CO₂ до вуглеводів необхідно 8 квантів світла. Під час транспорту електронів і протонів по ланцюгу переносників частина енергії збудження перетворюється в хімічну (з АДФ і P_H синтезується макроергічна сполука АТФ, утворюється НАДФН₂).

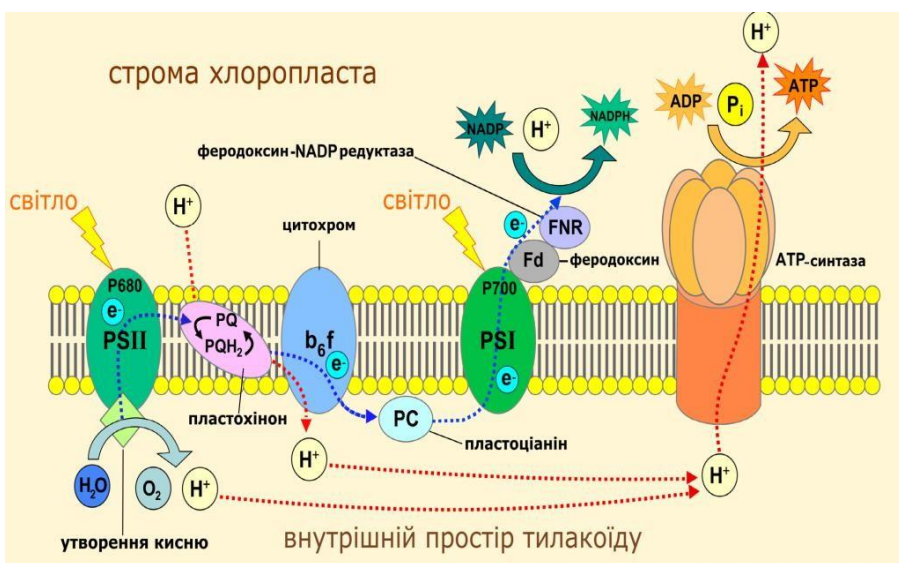
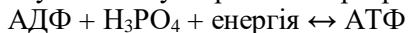


Рис. 7. Схематичне зображення світлової фази фотосинтезу

2. ФОСФОРИЛЮВАННЯ, УТВОРЕННЯ АТФ І НАДФ·Н₂

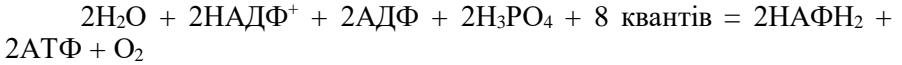
На шляху електронів по ЕТЛ існують ланки, на яких первинна енергія збудженого електрона виявляється вищою, ніж це необхідно для його подальшого транспорту. Цей «надлишок» енергії спрямовується на утворення макроергічної сполуки АТФ з АДФ:



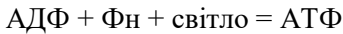
Процес синтезу АТФ при фотосинтезі називають *фотосинтетичним фосфорилуванням*.

Розрізняють циклічне та нециклічне фотофосфорилування, по аналогії з циклічним та нециклічним ЕТЛ.

Продуктами нециклічного фотофосфорилування є 2 АТФ, 2НАДФ·Н₂ і О₂:



Продуктами циклічного фотофосфорилування є АТФ:



Разом – 3 АТФ, 2НАДФ·Н₂ і О₂

Підраховано, що при циклічному фотосинтетичному фосфорилуванні утворюється 70-80%, а при нециклічному - 20% усієї кількості утвореної АТФ. Але це співвідношення не постійне.

Процеси фотосинтетичного фосфорилування мають велике біологічне значення, особливо в тих випадках, коли фотосинтез у цілому тимчасово припиняється через нестачу СО₂ (при закритих продихах, у полуденний час, у посуху і т.д.). Фотосинтетичне фосфорилування в таких ситуаціях дозволяє продовжувати накопичення сонячної енергії у вигляді АТФ.

Механізм фосфорилування АТФ, спряжений з роботою ЕТЛ, пояснюється хеміосмотичною теорією, розробленою в 1961-1966 рр. англ. біохіміком Пітером Мітчеллом. Він ввів поняття спряженої мембрани, тобто мембрани на якій процес транспорту протонів спряжений з процесом синтезу АТФ. Суть теорії Мітчелла можна звести до двох положень: по-перше, ЕТЛ функціонує таким чином, що на мембрані виникає електрохімічний градієнт іонів Н⁺, а по-друге, зворотній потік іонів Н⁺ через протонний канал супроводжується утворенням енергії АТФ. Синтез АТФ при фосфорилуванні здійснюється АТФ-синтазою (АТФ-аза). Цей фермент складається з двох частин: гідрофобної, розміщеної в тилакоїдній мембрані (CF₀), і гідрофільної, яка знаходиться в стромі хлоропласта (CF₁). Протони проходять через канал в CF₀, потрапляють в комплекс CF₁, де процес транспорту іонів Н⁺ спряжується з процесом фосфорилування АДФ і утворення АТФ. Комплекс CF₁ включає 5 різних субодиниць – три β-субодиниці, три α-субодиниці і по одній γ-, δ- (дельта) і ε-субодиниці.

Комплекс CF₀ у різних видів варіює. У *E. coli* входить 15 субодиниць – а, b₂ і c₁₂:

Для пояснення механізму функціонування АТФ-ази найкраще підходить гіпотеза запропонована Полем Бойером (1993). Процес синтезу АТФ умовно поділяють на три етапи:

1. Приєднання АДФ і Фн до активного центру фермента (відбувається без затрати енергії);

2. Іони H⁺, переміщуючись через протонний канал по градієнту електрохімічного потенціалу, викликають конформаційні зміни ферменту, в результаті чого з АДФ і Фн синтезується АТФ.

3. Звільнення АТФ (за рахунок енергії) та повернення ферменту у вихідний стан.

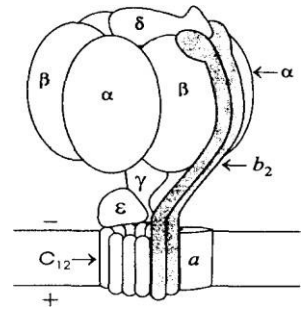


Рис. 1. АТФ-синтазний комплекс *E. coli*

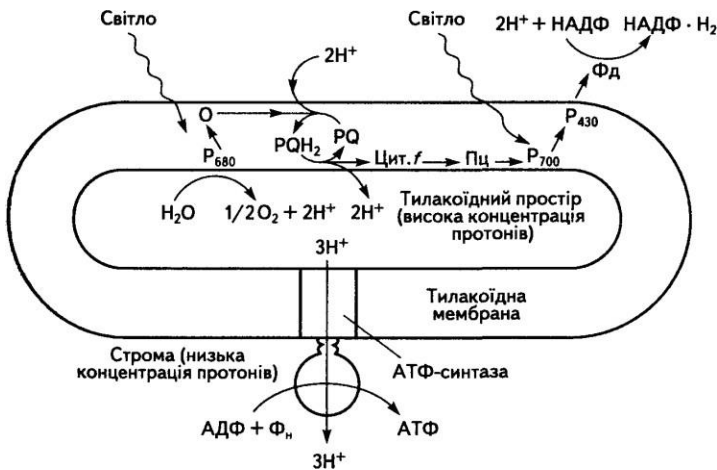


Рис. 2. Схематичне зображення фотосинтетичного фосфорилування

3. ТЕМНОВА ФАЗА ФОТОСИНТЕЗУ (C₃-, C₄ ШЛЯХ ФІКСАЦІЇ ВУГЛЕЦЮ, ФОТОДИХАННЯ, ФОТОСИНТЕЗ ЗА ТИПОМ ТОВСТОЛИСТИХ)

C₃ шлях фотосинтезу

На наступному етапі фотосинтезу – темновій фазі – відбувається фіксація CO₂, в процесі чого відбувається використання енергії молекул АТФ і НАДФН, утворених в світловій фазі. Комплекс темнових реакцій зосереджений у стромі хлоропластів.

Експерименти зі з'ясування шляхів фіксації CO₂ при фотосинтезі вдалось провести групі американських вчених на чолі з Мелвіном Кальвіном, останній який за це в 1961 р. отримав Нобелівську премію. Тому часто темнові реакції називають **циклом Кальвіна**. Показано, що первинним акцептором CO₂ є пентоза (п'ятиуглецевий цукор) – рибулозобіфосфат (РуБФ). Тому цикл Кальвіна називають **відновлювальним пентозофосфатним циклом**. Первинним продуктом фіксації CO₂ є тривуглецева сполука – фосфогліцерінова кислота (ФГК). Звідси інша назва циклу – **C₃ шлях фотосинтезу**.

На сьогоднішній день фіксацію CO₂ і відновлення її до вуглеводів розглядають як процес, що складається з 4-х стадій:

1. **Фаза карбоксилювання**, у ході якої відбувається приєднання CO₂ за до рибулозобіфосфату (**РуБФ**), з утворенням двох молекул фосфогліцерінової кислоти. Ця реакція каталізується ферментом рибулозобіфосфаткарбоксилазою / оксигеназою (РУБІСКО).

2. **Фаза відновлення ФГК**. На цій стадії 3-ФГК відновлюється до 3-фосфогліцерінового альдегіду (3-ФГА).

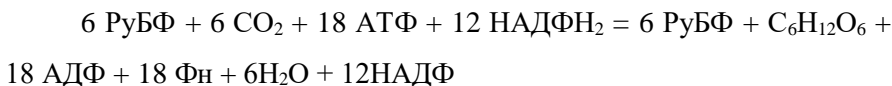
3. **Фаза регенерації РуБФ**. З кожних шести молекул ФГА п'ять витрачається на регенерацію первинного акцептора CO₂ – **РуБФ**, і тільки 1 молекула залишається як продукт фотосинтезу.

4. **Стадія синтезу вуглецевих продуктів фотосинтезу**. На цьому етапі з ФГА і фосфодіоксиацетону (ФДА) утворюється фруктозо-1,6-біфосфат (Ф-1,6-бФ), який потім перетворюється в крохмаль чи в сахарозу.

Для синтезу 1 молекули глюкози в циклі Кальвіна необхідно 12 молекул НАДФН і 18 молекул АТФ (При асиміляції молекули CO₂

витрачаються 2 молекули НАДФ·Н₂ і 3 молекули АТФ, тобто використовується 6 молекул СО₂).

Загальне сумарне рівняння темної фази:



Фотодихання

Молекули СО₂ і О₂ конкурують одна з одною в каталітичному центрі РУБІСКО. Встановлено, що РУБІСКО має більшу спорідненість до О₂. Тобто цей фермент може функціонувати як оксигеназа і каталізувати окиснювальне розщеплення рибулозобіфосфату до ФГК і фосфогліколевої кислоти. Цей процес називають *фотодиханням*, або *С₂-шляхом фотосинтезу*.

Фотодихання – це світлове дихання, внаслідок чого поглинається кисень і виділяється вуглекислий газ.

Зазвичай фотосинтез відбувається водночас з фотосинтезом. На кожні 2-3 карбоксилювання відбувається 1 оксигенування.

Фотодихання відбувається в 3-х органелах рослинної клітини: хлоропластах, пероксисомах і мітохондріях.

Розщеплення РубФ до ФГК і фосфогліколевої кислоти відбувається в хлоропластах. Фосфогліколева кислота пізніше дефосфорилується і перетворюється на гліколеву кислоту (гліколат), яка транспортується в пероксисоми, де окиснюється гліколатоксидазою до гліоксилової кислоти (гліоксилат) з утворення пероксиду водню (Н₂О₂). Пероксид водню одразу розщеплюється каталазою до води і кисню. Гліоксилат амінується і перетворюється в гліцин, який надходить до мітохондрії. Тут з 2-х молекул гліцину утворюється амінокислота серин і виділяється СО₂. Серин далі транспортується в пероксисому і в процесі дезамінування перетворюється спочатку в гідроксипіровиноградну кислоту (гідроксипіруват), а потім в гліцерінову кислоту (гліцерат), яка в хлоропластах перетворюється на ФГК.

Роль фотодихання є дискусійним питанням. Можливо, фотодихання ліквідує накопичену надлишкову світлову енергію, в результаті чого захищає рослину від фотодеструкції за обмеженого доступу СО₂ (наприклад під час посухи, високої температури). В

процесі фотодихання синтезуються амінокислоти серин та гліцин, що має значення в їх метаболізмі.

C₄-шлях фотосинтезу (цикл Хетча і Слека)

Існують інші групи рослин, які здатні фіксувати CO₂ не тільки в реакціях циклу Кальвіна, але й шляхом, в ході якого з'являються C₄-сполуки (щавлевооцтова кислота, яблучна і аспарагінова). Такий шлях фіксації CO₂ називається *C₄- шлях*. Його здійснюють близько 500 видів квіткових рослин і, зокрема, деякі злаки (кукурудза, просо, цукрова тростина та ін.), лобода, молочай, осоки, шириця, багато гвоздикових. Як правило, це високопродуктивні рослини, що стійко здійснюють фотосинтез при значному підвищенні температури й у посушливих умовах. Продуктивність таких C₄-рослин, як кукурудза і цукрова тростина, може бути в 2-3 рази вища, ніж продуктивність C₃-рослин - пшениці, рису, вівса.

Як новий тип фіксації CO₂ *C₄- шлях* вперше був описаний австралійськими вченими **М. Хетчем і К. Слеком**, тому цикл темнових реакцій фотосинтезу в C₄-рослин одержав назву **циклу Хетча-Слека**.

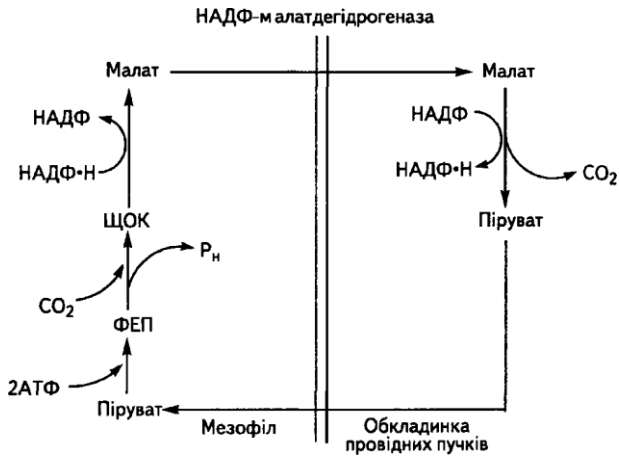


Рис. 10. Схема C₄-шляху фіксації CO₂

C₄-рослини мають не тільки інший спосіб фіксації CO₂, але й пов'язані з ним морфологічні особливості листків – так званий *kranz* (корончатий)-тип (кранц – корона) будови листа.

Для мезофілу листків цього типу характерна диференціація на:

а) радіально розташовані навколо провідних пучків клітини обкладки;

б) основний мезофіл.

У клітинах обкладки хлоропласти великі, часто без гран, характеризується більшою активністю РУБІСКО. У клітинах мезофілу, навпаки хлоропласти дрібні з гранами з більшою активністю фосфоенолпіруваткарбоксілаза (ФЕП-карбоксілаза). Отже, акцептором CO₂ у циклі Хетча-Слека виступає **фосфоенолпіровиноградна кислота (ФЕП)**. Важливою особливістю її є засвоєння вуглекислого газу у вигляді іонів HCO₃⁻, тоді як РубФ засвоює безпосередньо газоподібний CO₂.

Утворена ЦОК відновлюється до яблучної кислоти (малату):

Яблучна кислота (ЯК) легко переміщається в клітини обкладки пучків, що самі з повітрям не контактують, але мають весь комплекс ферментів і акцепторів циклу Кальвіна. ЯК в клітинах обкладки декарбоксілюється, звільняючи вуглекислий газ, і перетворюється на піровиноградну кислоту (ПВК).

Молекули цього вуглекислого газу залучаються в асиміляцію циклу Кальвіна. Оскільки клітини обкладки ізольовані від повітря, то воду майже не витрачають і одержують можливість вести фотосинтез за рахунок CO₂, що звільняється з яблучної кислоти. Утворена тут же піровиноградна кислота відтікає назад у клітини основного мезофілу, де шляхом її фосфорилування регенерується акцептор CO₂ – фосфоенолпіровиноградна кислота:

У циклі Хетча-Слека в цілому на асиміляцію однієї молекули CO₂ C₄-рослини витрачають 5 молекул АТФ (2 молекули на відновлення ФЕП, а 3 – у циклі Кальвіна) і 2 молекули НАДФ·Н₂.

C₄-тип фіксації CO₂ виступає як насос, що накачує вуглекислий газ для C₃-шляху фотосинтезу. «Кооперативна робота» двох циклів дозволяє більш повно використовувати CO₂ і втрачати при фотосинтезі менше води.

Дуже важливою перевагою C₄-рослин є майже повна відсутність у них фотодихання. Фотодихання в них інгібується високою концентрацією вуглекислого газу в клітинах.

Описані вище рослини C_4 -типу фотосинтезу запасують вуглекислий газ у формі яблучної кислоти (малату). Але окремі види замість яблучної кислоти запасують аспарагінову кислоту (аспартат). Тому C_4 -рослини поділяють на дві групи: з біохімією *малатного* типу і з біохімією *аспартатного* типу. Малатний тип фотосинтезу більш характерний для рослин Старого Світу, хоча він виявлений і в кукурудзи.

Порівняння C_3 -рослин і C_4 -рослин

	C_3-рослини	C_4-рослини
Фіксація CO_2	Один раз	Двічі: у клітинах мезофілу і клітинах обкладки
Акцептор CO_2	РуБФ (C_5 -сполука)	1-й – ФЕП (C_3 -сполука) 2-й – РуБФ (C_5 -сполука)
Фермент, що фіксує CO_2	РуБФ-карбоксилаза – недостатньо активний	У клітинах мезофілу: ФЕП-карбоксилаза – активний; у клітинах обкладки: РуБФ-карбоксилаза – достатньо активний, оскільки багато CO_2
1-й продукт фотосинтезу	C_3 -сполука – ФГК	C_4 -сполука – ЩОК, малат
Анатомічні особливості листка	Хлоропласти одного типу	Кранц-анатомія: клітини 2-х типів з різними хлоропластами. У клітинах обкладки хлоропласти великі, без гран, з крохмальними зернами; у клітинах мезофілу – дрібні, з гранами
Фотодихання	Присутнє	Пригнічене через велику кількість CO_2
Продуктивність	Врожай нижчий, ніж у C_4 -рослин	Врожай вищий, ніж у C_3 -рослин

Фотосинтез за типом товстолистих. САМ-метаболізм

Цикл Хетча-Слека у своєрідній формі був виявлений також у рослин-сукулентів із родини товстолистих. У рослин сукулентів з метаболізмом товстолистого типу також існує кооперація циклу Кальвіна з циклом Хетча-Слека. Але якщо в C_4 -рослин така кооперація досягається шляхом просторового поділу двох циклів (основний мезофіл і клітини обкладки), то в сукулентів ці цикли розділені в часі. Уночі при відкритих продихах сукуленти фіксують CO_2 за типом Хетча-Слека, а вдень при закритих продихах фотосинтез продовжується шляхом циклу Кальвіна. ФЕП в темноті утворюється під час гліколізу в результаті деградації крохмалю. Утворений в результаті карбоксилювання ФЕП надходить у вакуолі, де вдень декарбоксилюється з утворенням ПВК. Виділений вуглекислий газ включається в цикл Кальвіна.

Цей цикл називають САМ-метаболізм (від *Crassulaceae Acid Metabolism*), або метаболізм органічних кислот у товстолистих (МОКТ).

4. РІЗНОМАНІТНІСТЬ ПРОДУКТІВ ФОТОСИНТЕЗУ. ТРАНСПОРТУВАННЯ МЕТАБОЛІТІВ

Кінцевими хімічними стабільними продуктами фотосинтезу, які накопичуються в листках у великих кількостях є крохмаль і сахароза. Крохмаль, що накопичується в хлоропластах, не транспортується, а є запасною формою фіксованого в процесі фотосинтезу вуглецю. Сахароза, яка синтезується з фруктози і глюкози в цитоплазмі є основною транспортною формою вуглецю у більшості рослин. Розподіл тріозофосфатів між процесами синтезу крохмалю в хлоропластах і сахарози в цитоплазмі залежить від забезпеченості цих клітинних компартментів неорганічним фосфором (Φ_n). Коли концентрація Φ_n в цитоплазмі велика, тріозофосфати (ФДА) з хлоропластів надходять в цитоплазму в обмін на Φ_n і синтезується сахароза. Якщо ж вміст Φ_n в цитоплазмі зменшується, тріозофосфати залишаються в хлоропласті і синтезується крохмаль.

Для синтезу крохмалю використовується *фруктозо-6-фосфат*, який виводиться з циклу Кальвіна і перетворюється спочатку на *глюкозо-6-фосфат*, потім *глюкозо-1-фосфат*, і нарешті *АДФ-глюкозу*. На завершальному етапі *АДФ-глюкоза* перетворюється на амілозу,

частина якої перетворюється на амілопектин. Амілопектин перетворюється на крохмаль.

Для синтезу сахарози в обмін на Φ_n в цитоплазму з хлоропласту надходить ФДА, який перетворюється на *глюкозо-1-фосфат*, що своєю чергою, перетворюється на *УДФ-глюкозу*. Сахароза синтезується з *УДФ-глюкози* і *фруктозо-6-фосфату*, що утворюється з ФДА.

У разі сповільнення або припинення фотосинтезу крохмальні зерна під дією ферменту фосфорилази гідролізуються до *глюкозо-1-фосфату*, а під дією амілози – до *глюкози*. Потім *глюкозо-6-фосфат* і *глюкоза* перетворюються на ФДА, який транспортується в цитоплазму для синтезу сахарози, або використовується для біосинтезу ліпідів і білків у клітині.

Слід зауважити, що ФДА також може бути вихідною сполукою для синтезу ліпідів і амінокислот.

За коефіцієнтом асиміляції (*фотосинтетичний коефіцієнт*) – співвідношення виділеного в процесі фотосинтезу O_2 до кількості поглинутого CO_2 ($ФК = O_2/CO_2$), можна встановити продукти фотосинтезу:

Якщо продуктами фотосинтезу є вуглеводи – $ФК=1$;
білки – $ФК=1,25$;
жири – $ФК=1,5$.

Транспортування метаболітів

Органічні речовини, які синтезувались в процесі фотосинтезу транспортуються судинами флоєми.

Флоєма являє собою сукупність живих клітин – *власне ситовидні трубки, клітини-супутники, флоємна паренхіма* та мертвих – *луб'яні волокна*.

Ситовидні трубки – вертикальні ряди витягнутих циліндричних клітин з тонкими клітинними оболонками, які формують неперервну систему. В місцях стикання клітин одна з одною їх стінки пронизані численними ситовидними порами. У клітинах ситовидних трубок відсутні ядро, невелика кількість мітохондрій і пластид. До кожного членка ситовидної трубки примикає *клітина-супутник*, яка має велике ядро, багато рибосом, мітохондрій, а також ендоплазматичний ретикулум. Основна їх функція полягає в забезпеченні енергією та інформаційною РНК ситовидних трубок.

Фотоасиміляти синтезовані в клітинах мезофілу листка апопластом чи симпластом надходять до клітин-супутників, а потім в ситовидні трубки і транспортуються по всій рослині:

Пересування сахарози відбувається проти градієнта концентрації. Вважають, що проходить спільний транспорт сахарози і протону H^+ через специфічну пермеазу в плазмалемі ситовидних трубок. Такий котранспорт обумовлений протонним градієнтом. Градієнт протонів утворюється активно, тобто із витратами енергії, з допомогою протонної АТФази, яка постійно відкачує іони водню із ситовидних трубок. Витрати енергії вимагають часткового використання сахарози в ситовидних трубках. В постачанні енергією важливу роль відіграють суміжні клітини-супутники.

В ситовидних трубках відсутній фермент, який розкладає сахарозу (*інвертаза*), що і зумовлює цілісність даної сполуки на всьому шляху її транспорту. Транспорт по флоемі може відбуватись навіть одночасно в двох напрямках. Напрямок руху визначається виключно взаємним розміщенням донора і акцептора.

Поряд з транспортом фотоасимілятів із листків до кореня (*низхідний потік*) асиміляти можуть пересуватися *вверх до точок росту, квітів, плодів*. Допускають, що зустрічний потік речовин локалізований в різних ситовидних елементах. Швидкість пересування досить висока і досягає 50-100 см/годину. По флоемі в низхідному напрямку можна спостерігати пересування інших поживних речовин як у вигляді мінеральних, так і органічних сполук, наприклад, відтік із старіючих органів у процесі реутилізації.

Контрольні запитання:

1. Світлова і темнова фази фотосинтезу.
2. Організація і функціонування I та II пігментних систем. Структура і функції ЕТЛ.
3. Характеристика основних типів фотосинтетичного фосфорилування.
4. Біохімія засвоєння CO_2 рослинами (C_3 -, C_4 -, САМ- шлях вуглецю).
5. Продукти фотосинтезу.
6. Транспорт асимілятів у листку. Особливості будови флоєми, рух речовин ситоподібними трубками. Швидкість флоємного транспорту і його регуляція.
7. Залежність фотосинтезу від інтенсивності і спектрального складу світла.