Conducerea substanţelor minerale în plante

După pătrunderea lor în *rădăcină*, ionii se deplasează radiar, de la o celulă la alta, pe calea: *păr absorbant* sau *rizodermă, scoarţă, endodermă, periciclu* şi trec apoi în *xilem*, prin care sunt transportaţi în *organele supraterane ale plantelor*. O parte din ionii absorbiţi rămâne în celulele pe care le străbat, pe drumul parcurs spre *xilem*. O parte infimă ajunge în *floem* şi poate fi condusă în *sens descendent*, către vârful rădăcinii, până la limita prezenţei acestui ţesut conducător.

În transportul descendent al elementelor minerale mobile prin *vase conducătoare liberiene* şi a celor neutralizate în biosinteza substanţelor organice are loc şi o ***difuziune laterală***, din vasele de *liber* în cele de *xilem*; astfel, ele intră, din nou, în curentul ascendent al sevei brute, alături de elementele absorbite din sol.

Eliminarea substanţelor minerale din plante

Pe parcursul perioadei de vegetaţie plantele elimină unele elemente prin diferite organe, concomitent cu absorbţia diferiţilor ioni. Acest fenomen este denumit ***desorbţie.*** Eliminarea are loc pe ***cale pasivă*** şi este determinată de prezenţa altor ioni în sol, de schimbarea *pH*-ului sau de îmbătrânirea celulelor rădăcinii.

ASIMILAŢIA CARBONULUI DE CĂTRE PLANTE

FOTOSINTEZA

Fotosineza este procesul fiziologic prin care plantele verzi îşi sintetizează cu ajutorul luminii şi cu participarea pigmenţilor asimilatori, substanţele organice proprii, folosind ca materii prime o sursă anorganică de carbon (CO_2 sau ionii bicarbonat), apă şi săruri minerale.

În cursul acestui proces – ce este însoţit de o degajare de O_2 – o parte din energia radiaţiilor solare absorbite de către pigmenţii asimilatori este înglobată sub formă de *energie chimică* în substanţele sintetizate (fig. 5.1).

Pentru a se realiza, procesul necesită trei condiţii principale:

- ✓ *prezenţa în celule a pigmenţilor asimilatori,*
- ✓ *existenţa în mediu a CO_2;*
- ✓ *prezenţa luminii.*

Spre deosebire de *plantele verzi, bacteriile fotoautotrofe* realizează procesul de fotosinteză fără producere de O_2.

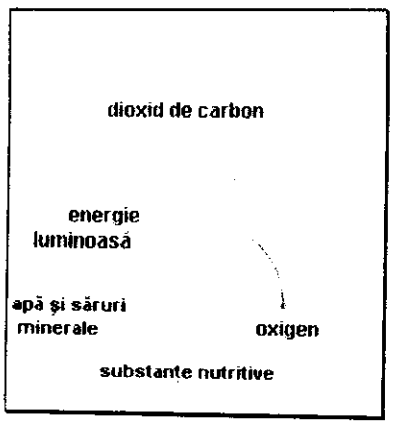


Fig. 5.1 - Schema fotosintezei (d. http//)

- ➢ ***Fotosinteza*** şi ***chemosinteza*** sunt singurele procese în care plantele produc *substanţe organice* din *substanţe minerale*. Cantitatea acestor substanţe produse în chemosinteză este neglijabilă faţă de cea sintetizată în fotosinteză. Putem spune deci, că în mod practic, fotosinteza este *„singurul fenomen de producţie"* din natură. Cantitatea substanţelor organice formate pe parcursul ei este atât de mare, încât nu poate fi evaluată cu precizie.
- ➢ ***Fotosinteza*** asigură compoziţia constantă a aerului atmosferic. Altfel, în acesta s-ar cumula cantităţi mari de CO_2 produs prin respiraţia vieţuitoarelor, prin arderi şi prin fenomene vulcanice şi ar deveni otrăvitor pentru organisme (fig. 5.2).
- ➢ Cantitatea de O_2 ar scădea, datorită consumului său în respiraţia vieţuitoarelor şi în diferite procese de oxidare. ***Fotosinteza este singurul fenomen din natură care produce O_2.***
- ➢ În fotosinteză plantele înglobează în substanţele organice produse o parte din energia razelor solare, fixând-o sub formă de *energie chimică potenţială*.

- ***Fotosinteza*** este singurul fenomen prin care planeta noastră fixează energia solară, fiind prin aceasta un *fenomen cosmic*.
- ***Fotosinteza*** determină direct producţia agricolă, silvică şi indirect pe cea zootehnică, având deci o deosebită *importanţă practică*.
- ***Fotosinteza*** are loc în celulele organelor verzi expuse la lumină, celule ce conţin un complex de *pigmenţi asimilatori*, localizaţi în ***cloroplaste***.

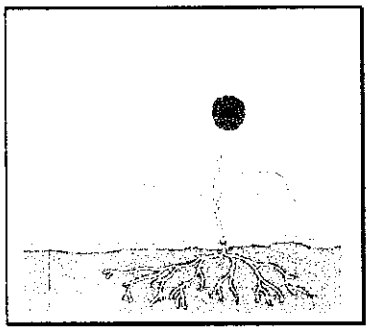


Fig. 5.2 - Schimburile de materie şi energie între plantele şi mediul ambiant pe parcursul ciclului fotosintetic (d. http//)

- La ***algele unicelulare*** - fotosinteza este îndeplinită de însăşi celulele, ce reprezintă indivizii.
- La ***algele cu tal masiv*** – (***Laminaria)*** – apare o specializare: numai primele *6-8 straturi* de celule de la suprafaţa talului formează un *înveliş asimilator*, cu *feoplaste* voluminoase, ovoidale.
- La ***plantele superioare*** activitatea fotosintetică este îndeplinită predominant de către ***frunze*** - limbul prezintă *adaptări* ce favorizează desfăşurarea procesului (fig. 5.3):
  - *forma turtită* a limbului oferă o suprafaţă mare de contact cu mediul înconjurător;
  - *poziţia frunzelor* favorizează, prin aşezarea, în general orizontală a limbului, *absorbţia luminii* necesară în fotosinteză;
  - *structura anatomică* a frunzelor evidenţiază la nivelul epidermei prezenţa ***aparatului stomatic***, prin care are loc *difuziunea* CO_2 din aerul înconjurător, în mezofil.

Difuziunea acestor gaze în mezofil este favorizată de prezenţa ***spaţiilor intercelulare*** între celulele cilindrice ale ***ţesutului palisadic*** şi între celulele ***ţesutului lacunos.***

CO_2 pătrunde în frunze prin ostiolele stomatelor, ajunge prin spaţiile intercelulare la suprafaţa celulelor din mezofil, pătrunde în aceste celule după ce se dizolvă în apa din pereţii lor, apă ce este furnizată prin vasele de lemn din nervurile frunzei şi ajunge, prin difuziune, sub formă dizolvată, în ***cloroplaste***. Prezenţa cloroplastelor în număr mai mare în ţesutul palisadic şi în număr mai mic în cele ale ţesutului lacunos, asigură realizarea proceselor de sinteză a *substanţelor organice* cu ajutorul *energiei luminoase* (fig. 5.4).

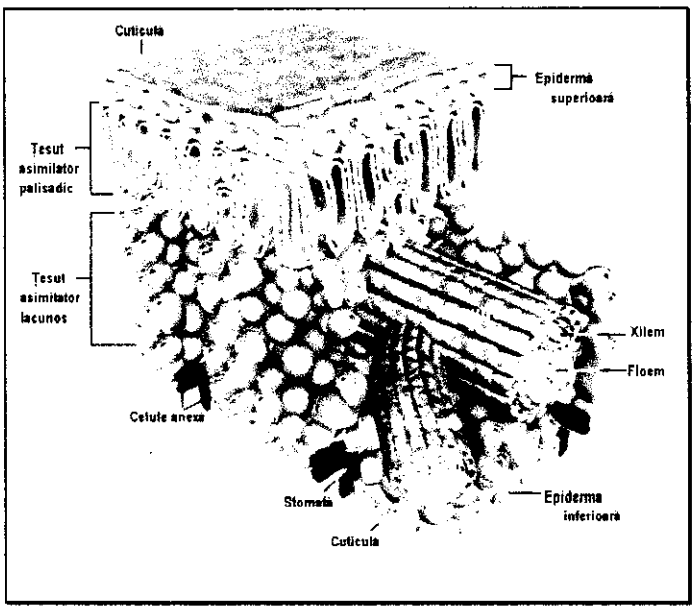


Fig. 5.3 - Structura frunzei (schemă) (d. http//)

Oxigenul rezultat în urma acestui proces parcurge drumul invers, de la cloroplaste sub formă dizolvată până la suprafaţa acestor celule şi, apoi, în continuare, sub formă gazoasă, prin spaţiile intercelulare din mezofil, fiind eliminat prin ostiolele stomatelor în aerul înconjurător.

Substanţele organice sintetizate sunt transportate, în cea mai mare parte, de la celulă la celulă, până la vasele liberiene din nervuri şi din acestea în celelalte organe ale plantelor, asigurându-le astfel necesarul de hrană. Nervaţiunea frunzelor asigură totodată şi aportul ***apei***, care este utilizată ca materie primă în fotosinteză, precum şi al substanţelor minerale necesare în sinteza substanţelor organice.

Fotosinteza poate fi îndeplinită nu numai de *limbul frunzelor*, ci şi de celelalte părţi ale frunzelor: *stipele, peţiol, teacă*, precum şi de alte organe: *tulpini tinere nesuberificate*, anumite *părţi ale învelişurilor florale*, cum ar fi *bracteele* şi *sepalele*, *fructe verzi* în curs de creştere; este posibilă, de asemenea, o fotosinteză de intensitate redusă şi la *tulpinile mai vârstnice*, sub stratul subţire de suber, precum şi în *rădăcinile aeriene ale plantelor epifite*, sub stratul de velamen ce le acoperă, însă numai în cazul când acesta devine transparent, în urma îmbibării cu apă.

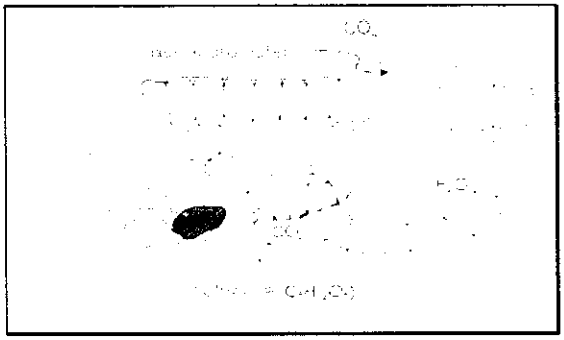


Fig. 5.4 - Schema circulaţiei gazelor şi apei la nivelul frunzei pe parcursul procesului de fotosinteză (d. http//)

Fotosinteza poate fi îndeplinită nu numai de *limbul frunzelor*, ci şi de celelalte părţi ale frunzelor: *stipele, peţiol, teacă*, precum şi de alte organe: *tulpini tinere nesuberificate*, anumite *părţi ale învelişurilor florale*, cum ar fi *bracteele* şi *sepalele*, *fructe verzi* în curs de creştere; este posibilă, de asemenea, o fotosinteză de intensitate redusă şi la *tulpinile mai vârstnice*, sub stratul subţire de suber, precum şi în *rădăcinile aeriene ale plantelor epifite*, sub stratul de velamen ce le acoperă, însă numai în cazul când acesta devine transparent, în urma îmbibării cu apă.

Procesul fotosintezei are loc la toate *plantele fotoautotrofe*, în organite speciale din celulele mezofilul frunzei, numite ***cloroplaste*** (fig. 5.5), organite descoperite încă din prima jumătate a secolului trecut de către HUGO von MOHL (1837). Numărul lor, la plantele superioare variază de la câteva zeci, până la câteva sute în fiecare celulă, în dependenţă de condiţiile mediului de existenţă şi de tipul de ţesut. Spre exemplu, la una şi aceeaşi plantă, în frunzele expuse la *lumină puternică* se formează mai multe cloroplaste (în ţesutul palisadic) iar în cele expuse la *lumina difuză* mai puţine.

Suprafaţa totală a cloroplastelor în plantă este foarte mare, întrecând, de exemplu, la o frunză de fag, de *20 de ori* suprafaţa frunzei, iar la un arbore de *100 de ani* suprafaţa tuturor cloroplastelor se estimează a fi de aproximativ *20.000 m^2 (2 hectare)*. Această suprafaţă mare de absorbţie are o deosebită importanţă în derularea procesului de fotosinteză.

Cloroplastele se găsesc într-o continuă mişcare. În funcţie de intensitatea luminii, ele se deplasează în hialoplasma celulară printr-o *cicloză continuă pasivă* sau printr-o *cicloză activă amoeboidală*.

La plantele superioare supuse unei iluminări puternice cloroplastele se orientează spre sursa de lumină în aşa fel încât să se ferească de supraîncălzire sau de fotooxidare (ele expun o suprafaţă cât mai mică a corpului razelor solare intense).

Celulele asimilatoare conţin (după cum s-a arătat deja) un ansamblu de ***pigmenţi***, care intervin în procesul de fotosinteză, cunoscuţi sub denumirea de ***pigmenţi asimilatori.***



Fg. 5.5 - Cloroplaste din frunza de *Arabidopsis thaliana* (d. http//)

Pe baza particularităţilor lor structurale, ei se împart în trei grupe: ***pigmenţi clorofilieni, pigmenţi carotenoizi*** şi ***pigmenţi ficobilini***. Dintre aceştia ***pigmenţii clorofilieni*** au o deosebită importanţă în procesul fotosintezei. ***Pigmenţii carotenoizi*** însoţesc pigmenţii clorofilieni în celulele asimilatoare ale tuturor plantelor, iar cei ***ficobilini*** se întâlnesc împreună cu ceilalţi la *algele albastre-verzi* şi la *algele roşii*.

Din grupa ***pigmenţilor clorofilieni*** fac parte: ***clorofila a*** - întâlnită în celulele asimilatoare ale tuturor *platelor fotosintetizante*, ***clorofila b*** - întâlnită la *plantele superioare* şi la *algele verzi*, ***clorofila c*** – caracteristică pentru *diatomee* şi *algele brune*, ***clorofila d*** semnalată la unele *alge roşii* şi ***clorofila e*** prezentă la *algele galben-aurii*. La *bacteriile autotrofe fotosintetizante* au fost semnalate ***bacterioviridina*** la *bacteriile verzi*, ***bacteriocloroﬁla a*** la *bacteriile purpurii şi verzi*, iar ***bacteriocloroﬁla b*** într-o tulpină a unei *bacterii purpurii* aparţinând genului ***Rhodopseudomonas***.

Din punct de vedere chimic moleculele de clorofilă reprezintă gruparea prostetică a unor cromoproteine.

Caracteristica esenţială a clorofilelor o reprezintă prezenţa în structura lor a unui *nucleu tetrapirolic*, care are în centru un atom de *magneziu*, legat de atomii de *azot* ai celor patru *nuclei pirolici*, prin două valenţe chimice şi prin două legături fizice.

Pigmenţii asimilatori au rolul de a absorbi, conform cu particularităţile lor de absorbţie, radiaţiile de lumină a căror energie este utilizată la sinteza substanţelor organice, în cursul procesului de fotosinteză (fig. 5.6).

Dintre toţi pigmenţii asimilatori ai plantelor fotoautotrofe, un rol deosebit îl are ***clorofila a***, care este acceptorul final al energiei radiaţiilor absorbite de ceilalţi pigmenţi, şi care este capabilă să absoarbă, ea însăşi, anumite radiaţii ale spectrului solar. În timpul fotosintezei moleculele de ***clorofila a***, ajunse în stare de excitaţie, revin la starea fundamentală, eliminând un electron, cu un potenţial energetic ridicat şi acceptând un alt electron, cu un potenţial energetic normal. În consecinţă, în ansamblul reacţiilor ce caracterizează mecanismul fotosintezei au loc procese de oxidoreducere, în cadrul cărora moleculele de ***clorofila a*** transferă electroni unei substanţe ce se reduce şi primesc alţi electroni de la substanţă ce se oxidează.

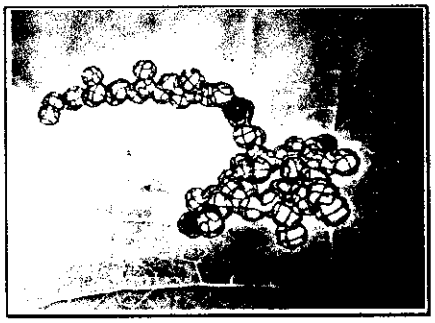


Fig. 5.6 - Molecula de clorofilă (d. http//)

Prin transferul electronului cu potenţial energetic ridicat oxidantului ***clorofilei a***, are loc transformarea energiei luminii absorbite în energie chimică, deci ***reacţia fotochimică a fotosintezei***.

În frunzele bătrâne sau în condiţii nefavorabile de viaţă (secetă, exces de umiditate, insolaţie puternică, exces de substanţe toxice, temperaturi scăzute) are loc degradarea peristromei cloroplastului, dezorganizarea stromei, granelor şi, în final, descompunerea moleculelor de clorofilă, până la dispariţia culorii verzi. Se formează în această situaţie ***epiporfirina*** - pigment *roşu*, ***feofitina*** - *brun*, ***pigmenţii carotenoizi*** - mai rezistenţi la degradare şi ***pigmenţii antocianici***; ca urmare, apar coloraţii specifice frunzelor în perioada de toamnă, cu nuanţe de *galben, portocaliu, brun roşietic* şi *albăstrui*, funcţie de raportul dintre aceste componente.

Mecanismul fotosintezei

Fotosinteza se desfăşoară în două faze (fig. 5.7):

FAZA I-a, luminoasă, sau reacţia de lumină, denumită şi ***faza HILL*** – constă dintr-un ansamblu de reacţii în care esenţială este *reacţia fotochimică*, deoarece pe baza ei se realizează transformarea *energiei luminoase* în *energie chimică*, înmagazinată în *substanţele organice* produse în timpul fotosintezei. Aceste procese se desfăşoară în ***granele cloroplastelor*** şi în prezenţa ***pigmenţilor asimilatori***, caracterizate prin următoarele procese: captarea CO_2 în cloroplastele celulelor asimilatoare, stimularea clorofilei pentru fixarea energiei luminoase, fosforilare *ADP* în *ATP*, fotoliza apei cu fixarea de H^+ în *NADP redus* şi eliminarea O_2. Toate aceste procese necesită în mod obligatoriu prezenţa luminii şi sunt grupate în trei etape distincte:

- pătrunderea CO_2 în cloroplaste;
- absorbţia energiei luminoase;
- transformarea energiei luminoase în energie chimică.

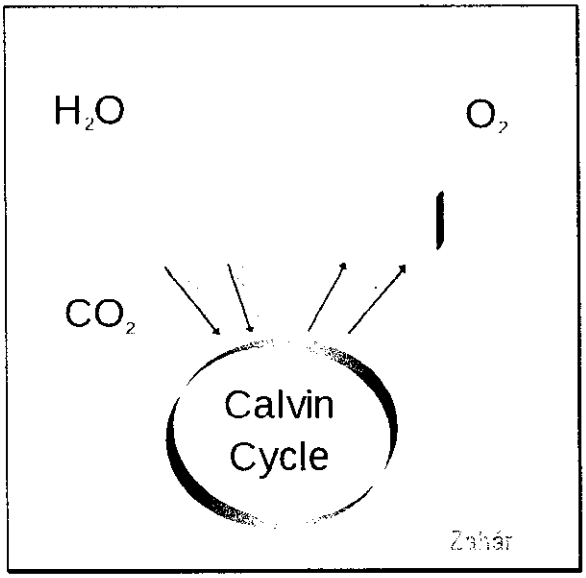


Fig. 5.7 - Prezentarea schematică a mecanismului procesului de fotosinteză (d. http//)

FAZA a II-a, de întuneric, denumită şi ***faza BLACKMANN*** sau *faza termo-chimică, enzimatică* - constă într-un ansamblu de reacţii independente de lumină, dar dependente de temperatură în care intervin anumite *enzime* localizate în ***stroma nepigmentată a cloroplastelor***. Aceste reacţii permit fixarea CO_2 pe o substanţă acceptoare, regenerarea acceptorului şi sinteza substanţelor ce conţin carbonul preluat din CO_2 absorbit. Astfel se sintetizează *substanţe organice primare (trioze fosforilate)*, care polimerizează în *substanţe organice complexe (glucide, lipide, proteine, acizi nucleici, pigmenţi).*

Reacţiile ce au loc în cursul fazei de întuneric a fotosintezei sunt grupate în aşa–numitul ***ciclu CALVIN–BENSON-BASSMAN***, după numele cercetătorilor care au contribuit la clarificarea a numeroase aspecte ale mecanismului fotosintezei şi care au primit în anul *1961 Premiul Nobel pentru chimie.*

Durata ciclului este de aproximativ *5 secunde.*

I. Faza de lumină a fotosintezei

Constă dintr-un lanţ de *transformări fotofizice* şi *reacţii fotochimice* desfăşurate în ***granele cloroplastelor***, deci în prezenţa *pigmenţilor asimilatori*, caracterizate prin următoarele procese: captarea CO_2 în cloroplastele celulelor asimilatoare, stimularea clorofilei pentru fixarea energiei luminoase, fosforilarea *acidului adenozin difosforic* (*ADP*) în *acid adenozin trifosforic* (*ATP*), fotoliza apei cu fixarea de H^+ în *NADP redus* şi eliminarea O_2. Toate aceste procese necesită în mod obligatoriu prezenţa luminii şi sunt grupate în trei etape distincte:

- pătrunderea CO_2 în cloroplaste;
- absorbţia energiei luminoase;
- transformarea energiei luminoase în energie chimică.

- ***Pătrunderea CO_2 în cloroplaste***

În această etapă, aerul din mediul înconjurător pătrunde prin ostiolele stomatelor - deschise prin reacţia fiziologic-fotoactivă - trecând apoi în camera substomatică, de unde difuzează în spaţiile intercelulare, ajungnd în contact direct cu pereţii celulozici ai celulelor asimilatoare din ţesutul palisadic, situat spre faţa superioară a limbului şi din ţesutul lacunos, situat spre faţa inferioară a limbului. Dacă pereţii celulelor asimilatoare sunt umezi, permanent irigaţi cu apa absorbită din sol, CO_2 din aerul circulant în spaţiile intercelulare, cu o mare capacitate de hidrosolubilizare, se dizolvă în apă şi trece în *acid carbonic*, care - după disociere - dă formele ionice HCO_3^- şi CO_3^-, care pătrund în citoplasma celulară până la cloroplaste.

Noaptea, când stomatele sunt închise prin reacţie fiziologic-fotoactivă, precum şi în perioadele de secetă, când stomatele sunt închise prin reacţie hidroacâtivă, iar pereţii celulelor din mezofilul frunzei sunt uscaţi, fotosinteza este blocată, iar creşterea plantelor stagnează, din lipsa asimilatelor nou sintetizate.

- ***Absorbţia energiei luminoase***

Constă din captarea luminii de către *pigmenţii asimilatori* sub formă de ***fotoni***. Intensitatea acestui proces fotofizic este direct proporţională cu numărul de fotoni absorbiţi, ceea ce face ca necesarul de lumină pentru fotosinteză să se exprime prin *numărul de cuante luminoase/moleculă.*

În grana cloroplastelor, ***clorofila "a"*** pare să existe sub două forme: una cu maximum de absorbţie la ***700 nm*** care, alături de un alt *pigment accesoriu* formează ***sistemul fotochimic I*** şi o

altă formă, cu maximum de absorbţie la ***690 nm***, care - alături de ***clorofila "b", pigmenţii carotenoizi*** şi de ***pigmenţii ficobilini*** la *algele roşii* - formează ***sistemul fotochimic II***.

Fiecare din aceste sisteme fotochimice posedă câte un ***centru de reacţie*** ce funcţionează ca o *pompă de electroni*, întrucât moleculele de ***clorofilă "a"*** constituite în centrul de reacţie emit electroni de înaltă energie când ajung în starea de excitaţie şi revin la starea fundamentală, acceptând electroni cu potenţial energetic normal.

Cea mai mare parte a moleculelor de ***clorofilă "a"*** din aceste fotosisteme, precum şi celelalte molecule de pigmenţi asimilatori au un rol comparabil cu acela al unei *antene*, care constă în *captarea radiaţiilor de lumină şi în transferarea energiei acestora moleculelor din centrii de reacţie* (fig. 5.8).

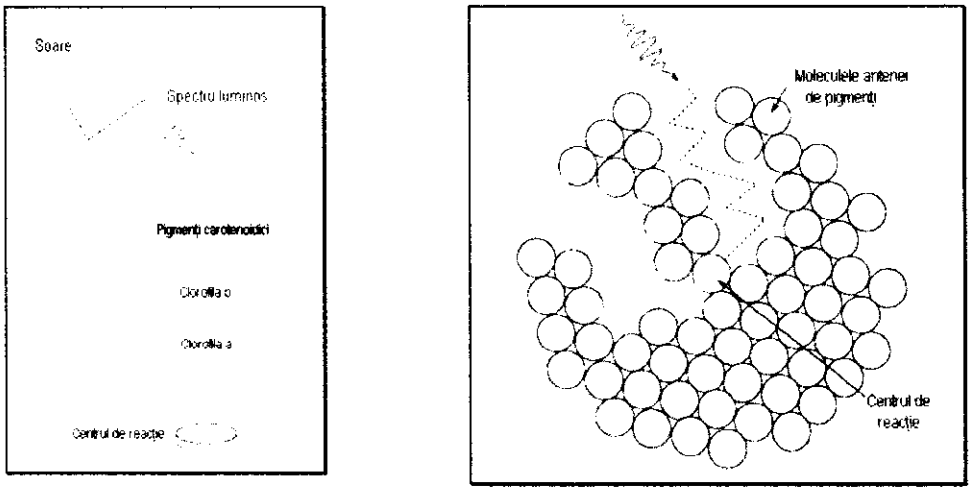


Fig. 5.8 a, b, - Scheme reprezentând antena de pigmenţi fotoasimilatori şi centrul de reacţie (d. http//)

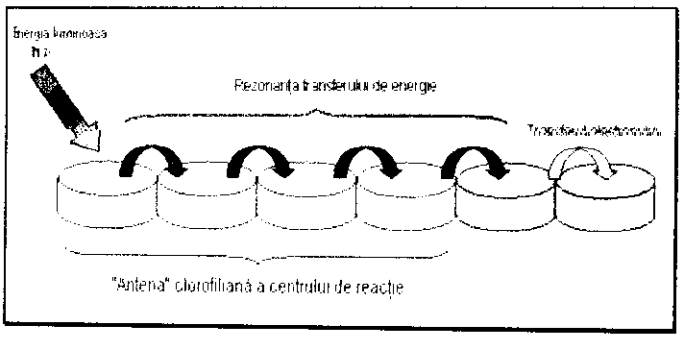


Fig. 5.8 c - Schemă reprezentând antena de pigmenţi fotoasimilatori şi centrul de reacţie (d. http//)

În captarea energiei luminoase rolul principal îl prezintă ***clorofila a_{690}*** din ***fotosistemul II*** de pigmenţi, care acţionează ca un *sensibilizator optic* şi participă direcât la captarea cuantelor de lumină, îndeosebi a *fotonilor roşii* şi *albaştri*. Energia luminoasă fixată de ***clorofila a_{690}*** este transferată pe moleculele de ***clorofilă a_{700}*** într-un timp foarte scurt (10^{-6} - 10^{-9} *secunde*).

Acest transfer de energie este posibil numai atunci când distanţa între moleculele de clorofilă este sub *50-100 Å*, condiţie realizată în ***cuantozomi*** unităţi elementare funcţionale ale cloroplastelor, ce răspund de absorbţia şi de transformarea energiei luminoase.

Se consideră că în acest proces *200 molecule* de ***clorofila a_{690}*** aranjate într-un *fascicul* au funcţia asemănătoare unei lentile ce captează fotonii şi îi concentrează într-un punct focal, respectiv pe molecula de ***clorofilă a_{700}***, cu rol de depozit primar al energiei luminoase.

Pigmenţii din ***fotosistemul II*** de pigmenţi participă indirect în această etapă fiziologică, prin captarea unei cantităţi reduse de fotoni, pe care îi transferă pe ***clorofila a_{690}*** prin *inducţie moleculară* sau prin *fenomene de rezonanţă*.

- ***Transformarea energiei luminoase în energie chimică***

Cuprinde trei subetape: *fotofosforilarea aciclică, fotofosforilarea ciclică* şi *fotoliza apei*.

Prin procesele de ***fosforilare*** plantele verzi înmagazinează o parte din energia liberă, ce provine din activitatea metabolică proprie sau de la soare şi conservă un anumit potenţial energetic sub formă de molecule stabile, bogate în energie, *moleculele de ATP*, care este utilizat, după hidroliză, în satisfacerea nevoilor termodinamice ale reacţiilor endergonice din metabolism. În acest proces *ATP*-ul este într-o continuă *sinteză* şi *hidroliză*.

La ***plantele verzi fotoautotrofe*** există, pe lngă *fosforilarea oxidativă*, procese de sinteză a *ATP*-ului prin *fosforilare fotosintetică* sau ***fotofosforilare***.

În cazul ***sistemului fotochimic II***, reducerea moleculelor de ***clorofilă "a"*** din centrul de reacţie se face prin intermediul unei substanţe necunoscute care conţine ***Mn*** şi care ia electroni de la moleculele de *apă* ce participă ca materie primă în fotosinteză, transformndu-se în *protoni de hidrogen* şi în *oxigen*.

În cazul ***sistemului fotochimic I*** rolul de reducător al moleculelor de ***clorofilă "a"*** din centrul de reacţie este îndeplinit de ***citocromul f***, iar cel de oxidant de către ***ferredoxină*** - o proteină ce conţine ***fier***.

Cele două sisteme fotochimice a căror centri de reacţie funcţionează ca o pompă de electroni, sunt legate în serie şi nu în paralel, electronii emişi de *sistemul fotochimic II* fiind preluaţi de ***plastochinonă*** şi transmişi, prin intermediul unui lanţ de *citocromi* (***citocromul b_6*** şi ***citocromul f***) la *sistemul fotochimic I*, ale cărui molecule de ***clorofilă "a"*** din centrul de reacţie sunt readuse astfel la starea stabilă. Electronii emişi de ***sistemul fotochimic I*** sunt captaţi de ***ferredoxină*** şi sunt transferaţi prin intermediul unei *flavoproteine*, împreună cu *hidrogenul* rezultat în urma sciziunii moleculelor de apă prin intervenţia ***sistemului fotochimic II***, la *nicotinamid-adenin dinucleotid-fosfat*, forma *redusă* (*NADPH*) + H^+ (fig. 5.9).

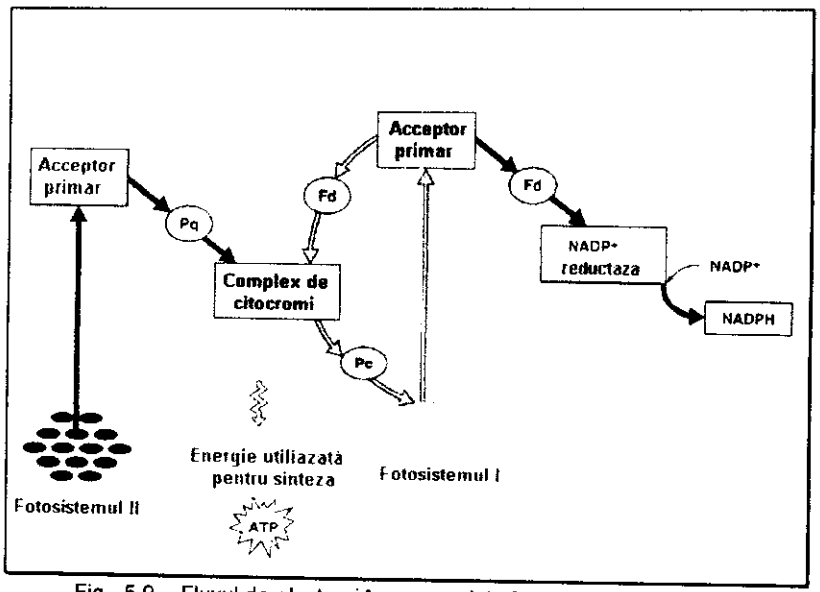


Fig . 5.9 - Fluxul de electroni în procesul de fotosinteză (d http//)

Deci, în cursul *fazei de lumină*, electronii furnizaţi de apă sunt excitaţi succesiv de radiaţiile de lumină la nivelul ***sistemului fotochimic II*** şi apoi la nivelul ***sistemului fotochimic I***.

În cursul acestui transfer de electroni se produce şi o *fosforilare*, care constă în înglobarea unei părţi a *energiei luminoase* în *energie chimică*, sub formă de grupări fosforice macroergice în *ATP*, la nivelul transportului de electroni de la ***citocromul b_6*** la ***citocromul f***. Se crede că ***ferredoxina*** poate să reducă în aceeaşi măsură şi ***citocromul b_6***,

fosforilarea fiind astfel posibilă şi fără intervenţia apei şi degajarea de O_2. În acest caz este excitat doar ***sistemul fotochimic I*** şi electronii emişi de centrul de reacţie al acestuia îşi reiau locul după ce au trecut prin **ferredoxină**, ***citocromul b_6*** şi ***citocromul f***. Această fosforilare - în cadrul căreia moleculele de ***clorofilă "a"*** reprimesc chiar electronii pe care i-au emis - se numeşte ***fotofosforilare ciclică***, spre deosebire de ***fosforilarea aciclică***, în cursul căreia moleculele de ***clorofila "a"*** din centrul de reacţie al ***fotosistemului II*** revin la starea stabilă pe seama electronilor proveniţi de la *apă*. ***Fotofosforilarea aciclică*** este cuplată şi cu reducerea *nicotinamid-adenin dinucleotid-fosfatului*, forma *oxidată* ($NADP^+$) la ($NADPH$) + H^+.

Grupările macroergice de *ATP*, ce rezultă prin fosforilare, nu pot difuza spre citoplasmă, întrucât membrana dublă a cloroplastelor este impermeabilă. Transferul energiei din cloroplaste în citoplasmă şi în diferite organite citoplasmatice se face prin intervenţia *triozofosfaţilor* fotosintetizanţi şi a *acidului fosfogliceric*, ce rezultă în reacţiile de ***glicoliză***.

Organizarea - din punct de vedere funcţional - a moleculelor de pigmenţi asimilatori din sistemele fotochimice pe de o parte în ***centri de reacţie***, iar pe de altă parte în ***antene de pigmenţi***, reprezintă o adaptare ce permite realizarea unui randament fotosintetic mai bun; aceasta, deoarece pigmenţii antenelor ce pot absorbi individual doar un număr mic de fotoni pe secundă, colectează energia fotonilor absorbiţi şi o transmit centrilor de reacţie, permiţndu-le să pompeze un mare număr de electroni de înaltă energie pe secundă.

Dacă fiecare moleculă de ***clorofilă "a"*** ar funcţiona şi ca pompă de electroni, fiecare dintre aceste molecule ar trebui să dispună de un set propriu de substanţe, ce participă la transportul de electroni caracteristic fiecărui sistem fotochimic. Aceasta ar face ca din lumina ce ajunge la pigmenţii asimilatori să fie absorbită de către aceştia doar o fracţiune mică, restul radiaţiilor devenind ineficiente, printr-o absorbţie inutilă, de către moleculele de substanţe ce intervin în transportul de electroni. Într-o astfel de situaţie randamentul fotosintezei s-ar micşora pe de o parte prin înrăutăţirea condiţiilor de absorbţie a luminii de către pigmenţii asimilatori, iar pe de alta prin faptul că moleculele de substanţe ce intervin în transportul de electroni nu ar fi folosite eficient, întrucât fiecare moleculă ar transporta un număr mic de electroni în unitatea de timp.

II. Faza de întuneric a fotosintezei

Este denumită şi ***faza BLACKMANN*** sau *faza termo-chimică, enzimatică* şi include anumite *reacţii biochimice* independente de lumină, dar *dependente de temperatură*, în care intervin anumite *enzime* localizate în ***stroma nepigmentată a cloroplastelor***.

Principalele reacţii ale fazei de întuneric sunt: integrarea carbonului pe o substanţă acceptoare; reducerea CO_2; cedarea energiei înmagazinate în *ATP* şi $NADPH^+$ în *substanţe organice primare* formate în fotosinteză (*trioze fosforilate*) şi polimerizarea acestora în *substanţe organice complexe (glucide, lipide, proteine, acizi nucleici, pigmenţi)* (fig. 5.10).

Prima substanţă organică sintetizată în frunze prin proce-sul de fotosinteză este ***ribulozo-1,5-difosfatul*** (***RuDP***), cu *5 atomi de carbon în catenă*.

S-a dovedit experimental că această substanţă poate fixa CO_2 în prezenţa *apei*, în urma fixării rezultând două molecule de ***acid fosfogliceric*** (***A.P.G.***).

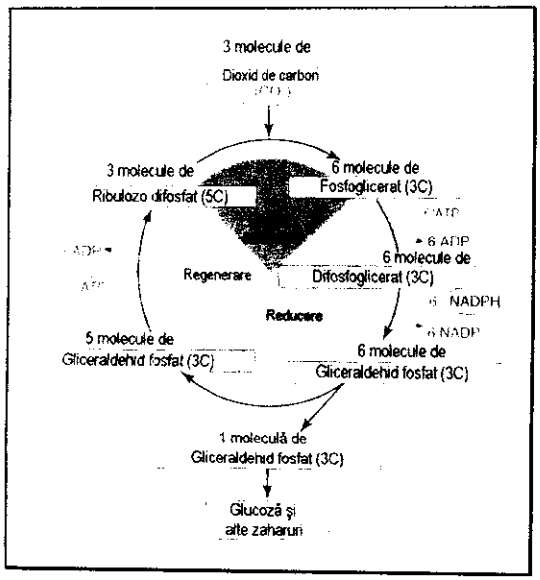


Fig. 5.10 - Schema reacţiilor biochimice din *faza de întuneric a fotosintezei* (d. Burzo şi colab., 1996)

S-a constatat, de asemenea, că în absenţa luminii şi în prezenţa CO_2 cantitatea de acid fosfogliceric din celulele asimilatoare creşte, iar ***ribulozo-1,5-difosfatul*** scade, fapt ce demonstrează că acesta din urmă nu este regenerat. În schimb la lumină, dar în absenţa CO_2, are loc o creştere a cantităţii de ***ribulozo-1,5-difosfat*** şi o scădere a celei

Cu alte cuvinte deci, *strategiile fiziologice şi biochimice pentru colectarea, concentrarea şi fixarea CO_2 sunt tot atât de remarcabile ca şi strategiile pentru colectarea, fixarea şi transformarea energiei luminoase, în lumea plantelor.*

Există în natură puţine situaţii ecologice şi geografice care să fie strict specifice pentru o anumită cale fotosintetică de asimilare a carbonului.

Ca regulă generală, speciile aparţinând *tipului* C_3, deşi populează practic toate latitudinile, sunt predominante totuşi în *zonele temperate şi subtemperate*. Ele ocupă atât habitatele umbrite, cât şi cele însorite, dar sunt mult mai puţin întlânite în zonele aride.

Plantele de *tip* C_4 nu sunt larg răspândite în mediile mai aride; ele trăiesc cel mai adesea în *regiunile tropicale şi subtropicale* şi se găsesc rareori în habitatele umbrite, fiind adaptate la intensităţi ridicate de lumină şi la temperaturi de peste *30°C*.

Speciile de *tip* ***CAM*** populează şi ele cu predilecţie *mediile aride tropicale şi subtropicale*, precum şi anumite *habitate bogate în săruri*.

Plantele de *tip* C_4 şi ***CAM*** prezintă un înalt grad de *halofilie* şi *rezistenţă la secetă*. S-a emis chiar ipoteza conform căreia *ciclul* C_4 ar constitui o modificare a *ciclului* C_3, ca un răspuns al plantelor la presiunea selectivă a mediului xerofitic sau salin. Carboxilarea ***acidului fosfoenolpiruvic (PEP)***, prin acumularea aciditătii pe care ea o produce, ar avea la origine o adaptare faţă de neutralizarea cationilor minerali de către anionii organici.

Plantele de *tip* C_4 necesită ioni Na^+. În lipsa Na^+ apar *necrozele* şi *clorozele*, în timp ce acest cation nu este absolut necesar plantelor de *tip* C_3. Balanţa între *tipul* C_3 şi *tipul* C_4 poate fi influenţată de *vârsta frunzelor* sau de *nutriţia minerală*, în special de Na^+, aportul acestuia favorizând trecerea la *tipul* C_4 sau la *tipul* ***CAM***. Astfel, dacă se suprimă *NaCl* din mediul de cultură, specia ***Mesembryanthemum crystallinum***, de *tip* ***CAM***, tinde să devină de *tip* C_3.

Pentru plantele de *tip* ***CAM***, ca de exemplu ***Agave americana*** sau speciile de ***Opuntia***, *regimul hidric*, asociat cu *temperatura* şi *fotoperioada*, sunt hotărtoare în reglarea metabolismului. Astfel, pentru ***Opuntia***, după căderea ploii, deci atunci când filocladiile au un potenţial hidric ridicat, fixarea nocturnă a CO_2 este cea mai ridicată, prin formarea ***acidului malic***. În timpul zilei stomatele sunt închise şi totuşi plantele asimilează CO_2, luându-l din decarboxilarea acizilor dicarboxilici în C_4, acumulaţi în vacuole. Aceasta este o adaptare remarcabilă, ce permite acestor plante să-şi închidă stomatele în timpul zilei, fără a-şi opri procesul de fotosinteză. La plantele de *tip* C_3 orice închidere a stomatelor în timpul zilei reduce serios fixarea CO_2 şi, deci, fotosinteza.

Aceste strategii la care recurg plantele arată corelaţii ecofiziologice dintre cele mai uimitoare: plantele de *tip* ***CAM*** sunt esenţial legate de *mediile aride*, în vreme ce plantele de *tip* C_4 sunt mult mai frecvente în *ecosistemele semi-aride de latitudini joase*, iar plantele de *tip* C_3 predomină în *zonele temperate şi nordice de latitudini mai ridicate*.

Factorii de mediu care influenţează procesul de fotosinteză

Fotosinteza este influenţată de un număr mare de *factori externi*, dintre care unii au o *acţiune permanent sau periodic limitativă asupra procesului*, precum şi de unii *factori interni*, care oglindesc *particularităţile de specie* sau *starea fiziologică a organismului* la momentul dat.

a. Factorii externi

• ***Lumina***. Frunzele plantelor nu utilizează toată energia luminii care cade pe suprafaţa lor. O parte din această energie (*20%*) este reflectată şi se risipeşte în spaţiu, iar o altă parte (*10%*) străbate frunzele, fără să fie absorbită. Din lumina care cade pe suprafaţa frunzelor, acestea absorb *70%* şi utilizează în fotosinteză circa *1%*. Din fracţiunea absorbită, *20%* ridică temperatura frunzelor cu circa *1-2° C* peste valoarea temperaturii mediului ambiant, iar restul de 49% din energia calorică a luminii este eliminată din frunze prin fenomenul de *transpiraţie*. Aceste valori prezintă o serie de variaţii ce depind de *structura plantelor*:

- ✓ *Cuticula*, care poate fi *netedă* şi *lucioasă* la unele plante sau *mată* la altele, influenţează asupra procentului de lumină reflectată.

✓ *Grosimea frunzelor* şi *cantitatea de pigmenţi asimilatori* din acestea influenţează cantitatea de radiaţii care străbat frunzele.

În afară de faptul că intervine în declanşarea proceselor care duc la *mărirea gradului de deschidere a stomatelor* (fapt ce favorizează *difuziunea gazelor*, deci a O_2 şi a CO_2 în *mezofil*) lumina intervine asupra fotosintezei prin *valoarea intensităţii* sale, prin *calitatea* ei şi prin acţiunea pe care o manifestă asupra procesului de *respiraţie foliară* la unele specii.

În funcţie de *intensitatea luminii*, fotosinteza are loc în mod diferit, după adaptarea plantelor la condiţiile de iluminare din mediile lor de viaţă:

- La *plantele heliofile*, care trăiesc în locuri însorite, fotosinteza creşte în intensitate până la *50-60%* din intensitatea maximă a *luminii solare directe* care poate atinge, în zilele senine de vară, valoare de *100.000 lucşi.*
- La *plantele sciafile*, care cresc în locuri umbrite, intensitatea fotosintezei creşte, odată cu mărirea intensităţi iluminării, doar până la aproximativ *10%* din intensitatea maximă a *luminii solare directe*, după care scade la iluminări mai mari.

Lumina influenţează fotosinteza şi prin *compoziţia ei*, în sensul că acest proces decurge cu intensităţi diferite, în funcţie de *lungimea de undă a radiaţiilor* utilizate la iluminarea plantelor. Mersul fotosintezei în radiaţiile monocromatice depinde de garnitura de pigmenţi asimilatori de care dispun diferite grupe de plante şi de însuşirile acestor pigmenţi de a absorbi diferite radiaţii ale spectrului vizibil.

La *plantele superioare* şi la *algele verzi*, fotosinteza decurge cu o intensitate mai mare în *radiaţiile albastre-violet* şi în *cele roşii*, spectrul de acţiune urmând spectrul de absorbţie al luminii de către pigmenţii asimilatori.

La *algele brune* fotosinteza are loc aproape cu aceeaşi intensitate în *radiaţiile verzi* şi în cele *albastre*, datorită prezenţei *fucoxantinei*, care absoarbe radiaţiile verzi.

La *algele roşii* fotosinteza decurge cu intensitate maximă în lungimile de undă din *zona mijlocie a spectrului vizibil*, ca urmare a faptului că *ficoeritrina* are absorbţie maximă în acest domeniu.

În cursul evoluţiei plantele s-au adaptat, în sensul elaborării unor pigmenţi care să le permită absorbţia în condiţii optime a acelor radiaţii luminoase care există în mediul lor natural de viaţă. Acest fapt este deosebit de evident în *repartiţia algelor pe adâncime în apă*. În mediul acvatic diferitele radiaţii ale spectrului solar pătrund cu atât mai la adânc cu cât lungimea lor de undă este mai mică. *Radiaţiile roşii* pătrund până la adâncimi mult mai mici decât cele *albastre*. La adâncimea de *34 m* în ape nu mai există deloc *radiaţii roşii*, în timp ce *radiaţiile albastre* pătrund până la o adâncime de *500 m*. *Algele verzi* predomină în *zona superficială a apelor*, iar *la adâncimi mai mari* predomină *algele brune* şi *roşii*, care posedă *pigmenţi accesorii*, capabili să absoarbă radiaţiile de lumină ajunse în aceste zone.

- ***Temperatura.*** În mersul intensităţii fotosintezei în funcţie de temperatură se pot distinge:
  - *temperatura minimă*, care este temperatura cea mai joasă la care procesul începe să se manifeste;
  - *temperatură optimă*, reprezentată prin temperatura la care procesul decurge cu intensitatea cea mai mare şi constantă în timp;
  - *temperatură maximă*, reprezentată prin temperatura cea mai ridicată la care procesul mai poate avea loc.

În general, procesul de fotosinteză începe la o temperatură uşor inferioară valorii de $0^0C.$, creşte în intensitate odată cu ridicarea temperaturii, atingând la unele plante valoarea maximă de intensitate la $30\text{-}40^0C.$, după care, prin mărirea, în continuare, a temperaturii, acesta descreşte repede, încetinind în jurul temperaturii de 50^0C. Există însă mari variaţii din acest punct de vedere între diferite specii de plante, variaţii care se datorează mediului în care trăiesc plantele respective, temperaturilor la care sunt adaptate. Temperatura optimă a fotosintezei este în strânsă legătură cu condiţiile de iluminare şi cu concentraţia CO_2 din mediu. În general, la *plantele mezoterme*, caracteristice regiunilor noastre, temperatura optimă a fotosintezei este cuprinsă între $20\text{-}30^0C.$

În legătură cu *limita inferioară a temperaturii* la care fotosinteza mai are loc, s-a observat că la *plantele cu frunze persistente în timpul iernii* fotosinteza are loc la temperaturi mult mai coborâte: - 6^0C la frunzele aciculare de *molid* , iar la frunzele de *grâu de toamnă la* -2^0C.

Limita maximă a temperaturii la care procesul de fotosinteză se mai produce este situată, la plantele din regiunile noastre, la valori sub $45\text{-}50^0C$., iar la plantele din regiunile sudice la valori de $50\text{-}55^0C$.

b. Factorii interni

• ***Gradul de hidratare al ţesuturilor asimilatoare.*** La frunzele plantelor superioare terestre fotosinteza scade destul de repede în intensitate, odată cu creşterea deficitului de apă al frunzelor; în acelaşi timp, existenţa unei cantităţi mai mari de apă în ţesuturile foliare duce la o scădere uşoară a procesului, probabil din cauza micşorării spaţiilor intercelulare, ca urmare a saturării celulelor cu apă, fapt ce duce la o micşorare a difuziunii gazelor ce participă la acest proces fiziologic.

La deficite de apă mai mari de *13%*, procesul de fotosinteză se micşorează progresiv şi încetează la un deficit de apă cuprins între *40-50%*.

• ***Cantitatea de asimilate.*** Pentru ca fotosinteza să decurgă cu o intensitate normală, este necesar ca produşii rezultaţi în urma acestui proces să fie transportaţi repede din celulele asimilatoare în celelalte părţi ale corpului plantelor, unde vor fi utilizaţi în diferite sinteze sau vor fi puşi în rezervă.

La *pantele amilofile*, înspre amiază, cloroplastele se încarcă cu cantităţi mari de *amidon*, fapt ce jenează desfăşurarea fotosintezei cu intensităţi crescute. Fotosinteza începe să crească din nou în intensitate abia în timpul după amiezii, după ce o parte din amidonul acumulat anterior, printr-o fotosinteză activă, va fi fost transportat din frunze.

• ***Cantitatea de pigmenţi asimilatori.*** În mod obişnuit, pigmenţii asimilatori se găsesc în exces în celulele asimilatoare. Această cantitate devine un factor limitant doar în cazurile de *etiolare* a plantelor, fenomen produs de *lipsa luminii*, care se soldează, la unele plante, cu reducerea substanţială a cantităţii de pigmenţi în celulele asimilatoare

► Mersul diurn al fotosintezei

Mersul procesului de fotosinteză în *timpul zilei* depinde nu numai de condiţiile mediului extern, dar şi de particularităţile biologice ale plantelor şi de natura lor de reacţie la condiţii externe. Interdependenţa între factorii externi şi interni determină, în cele din urmă şi caracterul fotosintezei. Modificările factorilor externi au un *caracter ritmic*. Această ritmicitate a lor în timpul zilei se răsfrânge şi asupra procesului de fotosinteză.

Mersul diurn al acestui proces corespunde, de regulă, modificării complexului de factori externi care se acumulează în timpul zilei. Dacă unul din factorii externi atinge valoarea minimă, intensitatea procesului scade considerabil. Spre exemplu, insuficienţa apei în timpul zilei provoacă o scădere vădită a intensităţii fotosintezei. În cazul deficitului restant de apă în ţesuturile de asimilaţie, fotosinteza scade în aşa măsură încât ea nu este în stare să compenseze substanţa organică cheltuită în respiraţie. Cu siguranţă că mersul fotosintezei este determinat nu numai de unul din factori, intern şi extern, ci şi de acţiunea lor asociată, curba obţinută fiind o rezultantă a acestora. De aceea curba fotosintezei în decursul zilei nu decurge atât de simetric pe cât ar rezulta din variaţia diurnă a intensităţii luminii, de exemplu.

Sintetic vorbind, procesul de fotosinteză se poate desfăşura pe parcursul a *24 ore* după trei tipuri generale de curbe (fig. 5.13):

x

x x

Sucurile secretate de *glandele digestive* ale tuturor *plantelor carnivore* conţin enzime, precum *proteaze*, *esteraze* şi *fosfataze acide*. Nici o plantă carnivoră nu dispune în echipamentul ei enzimatic de enzime capabile să descompună *chitina*.

La unele genuri precum ***Drosera*** şi ***Nepenthes*** enzimele sunt prezente în permanenţă în lichidele secretate, în timp ce la reprezentanţii altor genuri (***Pinguicula, Dionaea***) glandele digestive încep să producă secreţia lor doar în momentul capturării prăzii, procesul fiind indus de prezenţa unor *substanţe azotate*, îndeosebi a *acidului uric*, care se găseşte în cantităţi mari în excrementele insectelor.

Glandele secretoare de enzime digestive realizează în acelaşi timp şi absorbţia produşilor de digestie, iar în cazul speciilor adaptate la mediul acvatic intervin şi în absorbţia apei din capcane, după capturarea prăzii.

Plantele carnivore pot creşte şi în lipsa nutriţiei cu animale, caz în care produc, totuşi, flori şi seminţe cu putere de germinaţie normală, dar mai puţine ca număr, iar talia lor este mai mică.

Speciile de ***Drosera*** şi ***Pinguicula*** asimilează CO_2 la fel de intens ca şi *plantele fotoautotrofe* ce trăiesc în aceleaşi medii. De asemenea, substanţele azotoase, preluate de plantele carnivore din prada capturată, le intensifică, în mod considerabil, fotosinteza.

Rezultă că sensul nutriţiei carnivore constă în aprovizionarea acestor plante cu substanţe minerale nutritive (în special azotate şi fosforilate).

Majoritatea plantelor carnivore trăiesc în natură în staţiuni sărace şi, uneori, foarte sărace în substanţe minerale. ***Drosera***, de exemplu, trăieşte în locuri umede, mlăştinoase, în care substratul conţine cantităţi mari de *acizi humici*. Aceştia inhibă puternic dezvoltarea *bacteriilor nitrificatoare* şi a celorlalte bacterii care participă la circuitul azotului. Ca urmare, aceste substraturi sunt sărace în compuşi minerali cu *azot*, care sunt absolut necesari în nutriţia minerală a plantelor. De asemenea, aceste substraturi conţin cantităţi insuficiente şi din alte săruri minerale, în special compuşi cu *fosfor* şi *potasiu*, ceea ce îngreunează foarte mult nutriţia minerală a plantelor din aceste staţiuni.

Sistemul radicular al multor plante carnivore este slab sau chiar foarte slab dezvoltat, iar la unele genuri, cum ar fi ***Utricularia*** şi ***Aldrovanda***, rădăcinile lipsesc complet.

Nici una dintre plantele carnivore terestre nu posedă *micorize*, care să le permită aprovizionarea, în condiţii mai bune, cu săruri minerale.

S-a demonstrat, de asemeni, în mod experimental, că plantele carnivore pot fi crescute, ţinându-le cu rădăcinile în apă distilată, în cazul când li se administrează ca hrană suplimentară *insecte*, precum şi în lipsa hranei animale, dovedindu - se, astfel, că se pot dezvolta normal, în cazul când sunt crescute pe *soluţii minerale complete*.

TRANSFORMAREA, TRANSPORTUL ŞI DEPOZITAREA SUBSTANŢELOR ORGANICE ÎN PLANTE

Primii produşi ai *fotosintezei* sunt *glucidele simple*, în special *glucoza* şi mai puţin *fructoza*. Din acestea ia naştere, prin procese complexe de metabolism, aproape toată materia organică existentă în natură, ca produs direct sau indirect al activităţii fotosintetice a plantelor verzi. În funcţie de rolul îndeplinit în viaţa organismului vegetal, compuşii organici se împart în 3 categorii:

- ***substanţe plastice***, ***formative*** sau ***de constituţie*** - servesc la alcătuirea structurală a celulelor, ţesutulrilor, organelor vegetale sau a plantei luată ca întreg şi pot reprezenta, în acelaşi timp, un *material de rezervă* valoros pentru plantă, material ce va fi utilizat la reluarea ciclui de viaţă, după perioada de repaus; în această grupă intră *celuloza* şi *substanţele proteice complexe;*
- ***substanţe energetice*** - reprezentate prin *glucide, lipide* şi, în cazuri speciale (de inaniţie

accentuată) prin *proteine*, înglobează întreaga *energie* necesară desfăşurării biosintezelor celulare;

➢ ***substanţe cu rol secundar*** - cuprind un grup larg de produşi cu rol specific în viaţa organismelor biosintetizatoare, încă neelucidat pe deplint; în această grupă întră diverşi *acizi organici*, *vitamine*, *alcaloizi*, *glicozizi* (*glicozide*), *taninuri*, *răşini*, *uleiuri eterice*, *fitoncide* etc.

►**Substanţele sintetizate prin metabolismul primar** al organismelor vii plante şi animale) poartă denumirea de ***produşi metabolici primari*** şi sunt reprezentate de trei clase mari de substanţe: ***glucide***, ***lipide***, ***proteine***.

Produşii primari ai fotosintezei sunt integraţi într-un complex de transformări metabolice radicale, transformări care au loc în plante într-o desfăşurare alternativă sau concomitentă de procese contrarii de ***asimilaţie*** şi de ***dezasimilaţie***. Aceste procese sunt interdependente şi se află în strânsă relaţie cu condiţiile de mediu înconjurător, ce determină o anumită specificitate în desfăşurarea metabolismului fiecărei specii vegetale.

Un rol esenţial în sinteza şi în transformarea materiei organice vegetale revine *biocatalizatorilor*, care sunt *protein- enzime*.

Substanţele asimilate în decursul anabolismului circulă în plantă de la locul de formare spre locurile de utilizare, unde sunt implicate în procesele de *întreţinere a vieţii celulelor şi* de *creştere a acestora* sau sunt depuse sub formă de *substanţe de rezervă* (Fig. 6.1).

Î ***Circulaţia substanţelor nou asimilate*** se face prin toate ţesuturile vii, în special prin parenchimurile frunzelor sau organelor de rezervă; transportul mai rapid al acestor substanţe are loc prin *tuburile ciuruite ale liberului*, fenomenul fiind denumit *translocaţia substanţelor asimilate*.

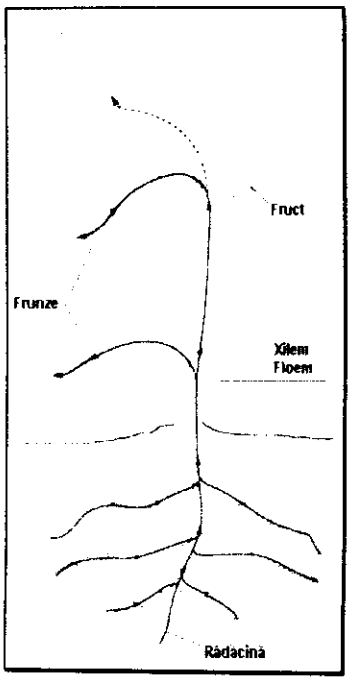


Fig. 6.1 - Transportul sevei brute şi sevei elaborate în plante (prezentare schematică) (d. http//)

Migrarea substanţelor organice în plantă se face sub formă de *soluţie* - *seva organică elaborată* - în principal prin *floem* şi în mică parte prin *xilem*, mai ales primăvara. În liber, translocaţia poate fi *ascendentă* sau *descendentă*. Calea de migrare prin *parenchimuri* este totdeauna foarte scurtă.

Majoritatea substanţelor organice translocate în plantă se "*exportă*" din frunzele mature. Translocaţia are loc în tot cursul zilei, însă pe parcursul perioadei de lumină exportul substanţelor organice din frunze se maschează prin fotosinteză, producătoare de noi substanţe organice. Transferul substanţelor asimilate este mult mai intens ziua : cam de *3-4 ori* mai intens decât noaptea.

Viteza de conducere variază şi în funcţie de natura substanţelor, de condiţiile externe şi de starea fiziologică a plantelor.

Există, de asemenea, o *periodicitate anuală*, întrucât majoritatea tuburilor ciuruite sunt obturate în timpul iernii prin dopuri de *caloză*, ceea ce încetineşte mult translocaţia sevei elaborate.

Migrarea substanţelor organice în parenchimuri, numită şi *"transfer orizontal"*, se face pe distanţe scurte. În frunze celulele fotosintetizante nu sunt prea îndepărtate de ţesutul liberian, iar în organele de rezervă ţesuturile de înmagazinare sunt *parenchimurile lemnoase* sau *liberiene secundare*.

Migrarea substanţelor organice în parenchimuri este un *transport activ, metabolic* şi mai rapid decât transportul prin difuziune. Acest transport este, totodată şi *selectiv*.

Organele în care sunt depozitate substanţele de rezervă diferă foarte mult în funcţie de specie. Combinaţiile chimice sub forma cărora se pun în rezervă aceste substanţe sunt, de asemenea, caracteristice diferitelor specii de plante şi organelor acestora de depozitare.

•***Substanţele de rezervă de natură glucidică*** cuprind:

- ***monozaharidele***, cum ar fi *glucoza* şi *fructoza*;
- ***dizaharide***, cum este *zaharoza*;
- ***polizaharide***, precum *amidonul, inulina, hemicelulozele* şi *substanţele pectice*.

În ***tulpini şi ramuri***, substanţele de rezervă (*glucoză, fructoză, zaharoză*) se depun în parenchimul cortical şi cel al razelor medulare, în parenchimul liberian şi cel lemnos, precum şi în măduvă.

La ***plantele bienale*** în primul an de viaţă se acumulează cantităţi mari de *zaharoză* în rădăcini (de exemplu, la *sfecla de zahăr, 14-26%* din substanţa uscată o reprezintă *zaharoza* de rezervă).

În ***bulbii*** unor plante (*ceapă, usturoi*) se depun cantităţi mari de *glucoză* şi *fructoză.*

În ***fructe*** se depun glucide solubile: *glucoză* în boabele de *struguri*, *fructoză* în *mere* şi *tomate*; aceste substanţe nu au însă un rol de rezervă.

Principala polizaharidă de rezervă este *amidonul*, ce se depune în cantităţi mari în *seminţe, tuberculi, rizomi*, dar şi în *tulpinile şi ramurile plantelor lemnoase*. La plantele din familia ***Compositae***, principala substanţă de rezervă din *rădăcini* şi *rizomi* este *inulina. Hemicelulozele* se depun în seminţele de *lupin, lucernă, ricin* şi *cafea*, iar *substanţele pectice* se depun în *bulbii* plantelor din familiile ***Liliaceae*** şi ***Orchidaceae***.

•***Lipidele şi lipoizii*** se depun ca substanţe de rezervă mai ales în seminţele speciilor *oleaginoase*. Depuneri de lipide se întâlnesc şi în tulpinile şi ramurile plantelor lemnoase - *salcâm, tei, nuc*, în: *scorţă, album, floem* şi *razele me-dulare*.

•***Proteinele*** se acumulează în cantităţi mari în seminţele plantelor *leguminoase* şi într-o cantitate mai mică în cele de la *graminee*. În aceste seminţe depunerea lor se face sub formă de *acizi aminici, peptide* şi *protide*.

Spre deosebire de celelalte substanţe, care sunt conduse din frunze în diferite organe ale plantelor, *substanţele de rezervă* sunt utilizate în cea mai mare parte în anul următor depunerii lor.

În general, substanţele organice din organele de rezervă se găsesc în exces şi sunt în stare să asigure - în perioadele nefavorabile pentru vegetaţie - viaţa plantelor bienale şi perene, precum şi a acelor părţi din plante care formează indivizi noi şi, apoi, pornirea lor în vegetaţie, odată cu sosirea primăverii. Substanţele de rezervă din seminţele pornite în germinare nu se consumă nici pe jumătate până la apariţia plantulelor provenite din embrionii lor, deşi plantulele sunt deja capabile să se hrănească autotrof, în urma răsăririi şi a formării primelor frunze.

În afară de rolurile pe care le au în viaţa plantelor, substanţele organice de rezervă din diferite organe - *seminţe, rădăcini, tuberculi* şi cele depozitate în *fructe* prezintă o deosebită importanţă din punct de vedere economic, întrucât organele de depozitare ale unora dintre plante reprezintă surse utilizate în alimentaţie sau surse de materii prime în industria alimentară.

Păstrarea acestor organe în timpul iernii în depozite trebuie să se facă în condiţii speciale de temperatură şi de umiditate, condiţii care să asigure calitativ utilizarea ulterioară a materialului astfel conservat.

►***Substanţele sintetizate prin metabolismul secundar*** reprezintă o grupă largă de substanţe ordonate în diferite clase, pe baza unor proprietăţi comune. Aceste substanţe - numite încă şi ***produşi metabolici secundari*** - se formează din *substanţele plastice*, în timpul biosintezei şi degradării lor. Unele dintre ele se elimină din organism, altele se acumulează şi se depozitează în diferite ţesuturi. Termenul de *substanţe secundare* se utilizează numai în sens convenţional, referindu-se la originea şi nu la importanţa lor.

Această grupă de substanţe cuprinde o gamă largă de compuşi: *acizi organici, vitamine, alcaloizi, glicozizi* (*glicozide*), *taninuri, răşini, uleiuri eterice, fitoncide* (substanţe antibiotice de natură vegetală) etc.

RESPIRAŢIA PLANTELOR

Importanţa respiraţiei pentru viaţa plantelor

Desfăşurarea normală a proceselor fiziologice în plante presupune consumarea unei mari cantităţi de *energie*.

În procesul de ***fotosinteză*** se formează *substanţe organice complexe*, ce se depun în plante ca substanţe de rezervă (*glucoză, lipide, proteine*). Aceste substanţe conţin *energie chimică potenţială*

care, de fapt, nu este decât *energie solară* transformată; prin fotosinteză creşte deci potenţialul energetic al plantei.

Energia necesară diferitelor procese vitale care au loc în plante la nivelul celulei se eliberează, în principal, în procesul de ***respiraţie***, deci într-un proces opus fotosintezei. ***Prin respiraţie substanţele organice complexe formate în fotosinteză sunt transformate în compuşi din ce în ce mai simpli, cu care ocazie se eliberează treptat energia chimică înglobată în aceste substanţe.***

Respiraţia constă din oxidarea substanţelor organice cu ajutorul oxigenului.

O altă cale prin care organismele vii îşi procură energia este fermentaţia, prin care degradarea substanţelor organice utilizate ca substrat se face numai parţial, printre produşii finali ai proceselor rămânând întotdeauna şi compuşi organici mai simpli.

Prin fermentaţie, se eliberează o cantitate mică de energie. Cea mai mare parte din energia necesară plantelor se obţine în procesul aerob de ***respiraţie***.

Respiraţia este adesea asemănată cu *arderea unor combustibili*; ea se deosebeşte de aceasta din urmă prin faptul că *arderea* combustibililor decurge la temperatură înaltă, în timp ce *respiraţia* are loc la temperatura mediul ambiant. Arderea combustibililor este violentă, în timp ce *respiraţia* se produce lent. În condiţii normale, în respiraţie sunt oxidate numai o parte din substanţele de rezervă, în timp ce în combustia violentă sunt consumate toate substanţele organice. Aceste deosebiri relativ mari se datoresc faptului că în respiraţie intervin *enzime* a căror activitate este influenţată de temperatură, pH etc.

Pentru viaţa plantelor şi a animalelor procesul de respiraţie este important prin *energia* pe care o eliberează şi prin *produşii intermediari* şi *finali*, care se formează în acest proces.

Energia eliberată este folosită în procesele endoterme de sinteză. Astfel de procese sunt: sinteza proteinelor, lipidelor, vitaminelor etc.

Energia eliberată mai poate fi folosită şi la menţinerea potenţialului electric din plantă, în procesele de polimerizare, în absorbţia şi transportul substanţelor nutritive, în procesele de creştere şi dezvoltare.

Produşii metabolici intermediari sunt folosiţi la sinteza produşilor finali, cum sunt proteinele, lipidele, terpenele, sterolii, alcaloizii etc.

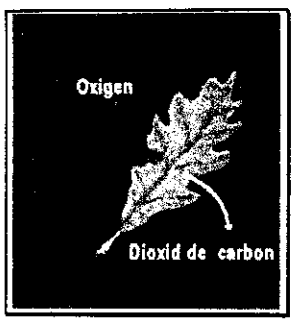


Fig. 7.1 - Schema schimbului respirator la plantele superioare (d. http//)

Procesul de respiraţie se exteriorizează prin ***schimbul de gaze*** ce are loc între plantă şi mediu; plantele iau din aer ***oxigen*** şi elimină CO_2 (fig. 7.1).

Esenţa procesului de respiraţie constă însă nu în schimbul gazos, ci în eliberarea de energie.

O particularitate importantă a energeticii celulare în orice organism viu constă în faptul că energia eliberată în respiraţie este înmagazinată în mod obligatoriu în combinaţii macroergice fosfatice de tip ***ATP*** şi ***ADP***, înglobate în *condriozomi*. Aceste acumulatoare energetice ale celulei au o deosebită importanţă, deoarece permit consumul eşalonat al energiei în diferite procese celulare endotermice. *ATP*-ul din condriozomii celulei se încarcă şi se descarcă mereu, în strânsă legătură cu cerinţele celulei în care se găseşte. Încărcarea şi descărcarea *ATP*-ului este înlesnită de enzime specifice, numite ***ATP-aze***.

Plantele nu dispun de organe specializate în îndeplinirea respiraţiei, aşa cum sunt *plămânii* la *organismele animale*. Respiraţia la plante se produce la nivelul *condriozomilor* din toate celulele vii.

Tipuri de respiraţie la plante

După modul cum se realizează oxidările în procesul respirator, se deosebesc două tipuri de organisme: ***aerobionte*** şi ***anaerobionte***.

►Respiraţia aerobă

Este caracteristică ***organismelor aerobionte***, ce folosesc pentru oxidarea substanţelor organice proprii, *oxigenul liber* din aer, din apă sau din atmosfera solului. O astfel de oxidare complexă se încheie cu formarea unor produşi de echilibru chimic, cum sunt CO_2 şi H_2O, care sunt substanţe lipsite de energie (fig. 7.2).

Prin aceste oxidări, organismele aerobionate eliberează mari cantităţi de energie; aşa de exemplu, prin oxidarea unei molecule gram de *glucoză* rezultă *686 kcal.*, după cum reiese din ecuaţia de bilanţ a respiraţiei aerobe:

Majoritatea plantelor superioare aparţin acrobiontelor.

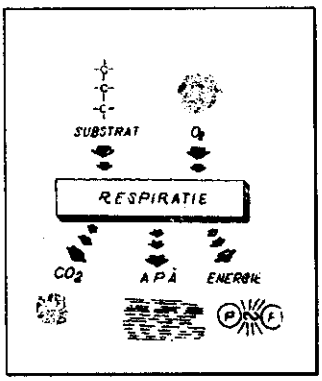


Fig.7.2 – Componentele participante în procesul de respiraţie aerobă, cu degajare de CO_2 şi energie, sub forma grupărilor macroergice fosforilate (d. Milică şi colab., 1982)

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \dashrightarrow 6CO_2 + 6\,H_2O + 686\ kcal.$$

►Respiraţia anaerobă

Este caracteristică ***organismelor anaerobionte***, la care *oxidarea substanţelor organice se realizează în lipsa oxigenului din aer.*

În cazul acestor organisme, oxidările sunt incomplete şi se încheie cu formare unor *compuşi organici* intermediari, care mai conţin mici cantităţi de *energie chimică potenţială* şi care pot fi oxidaţi mai departe până la formarea de CO_2. Din aceste oxidări nu se obţine *apă*, iar cantitatea de energie eliberată este mică (*16-30 kcal.*).

Ecuaţia bilanţ a oxidărilor anaerobe este:

$$C_6H_2O_6 \longrightarrow \left[\begin{array}{l} alcooli \\ acizi\ organici \end{array}\right] + CO_2 + energie\ (16\text{-}30\ kcl.)$$

Grupa organismelor anaerobe cuprinde unele *bacterii, actinomicete* şi ***ciuperci microscopice***. La organismele microscopice respiraţia anaerobă este cunoscută şi sub denumirea de ***fermentaţie.***

x

x x

Din punct de vedere *filogenetic*, respiraţia anaerobă este un tip inferior de respiraţie.

Între respiraţia aerobă şi cea anaerobă există o legătură de geneză, care s-a stabilit în cursul evoluţiei organismelor vii.

Primele organisme apărute pe Pământ, în erele geologice îndepărtate, când atmosfera era săracă sau lipsită de *oxigen*, au avut o ***respiraţie anaerobă***. Pe măsura acumulării *oxigenului liber* – rezultat în procesul de *fotosinteză* – a apărut şi s-a extins tipul ***aerob*** de respiraţie, la plante cu organizare superioară. Formarea unei cantităţi mari de *oxigen* în procesul de *fotosinteză* la *plantele verzi* a dus – în timp – la schimbarea condiţiilor din biosferă.