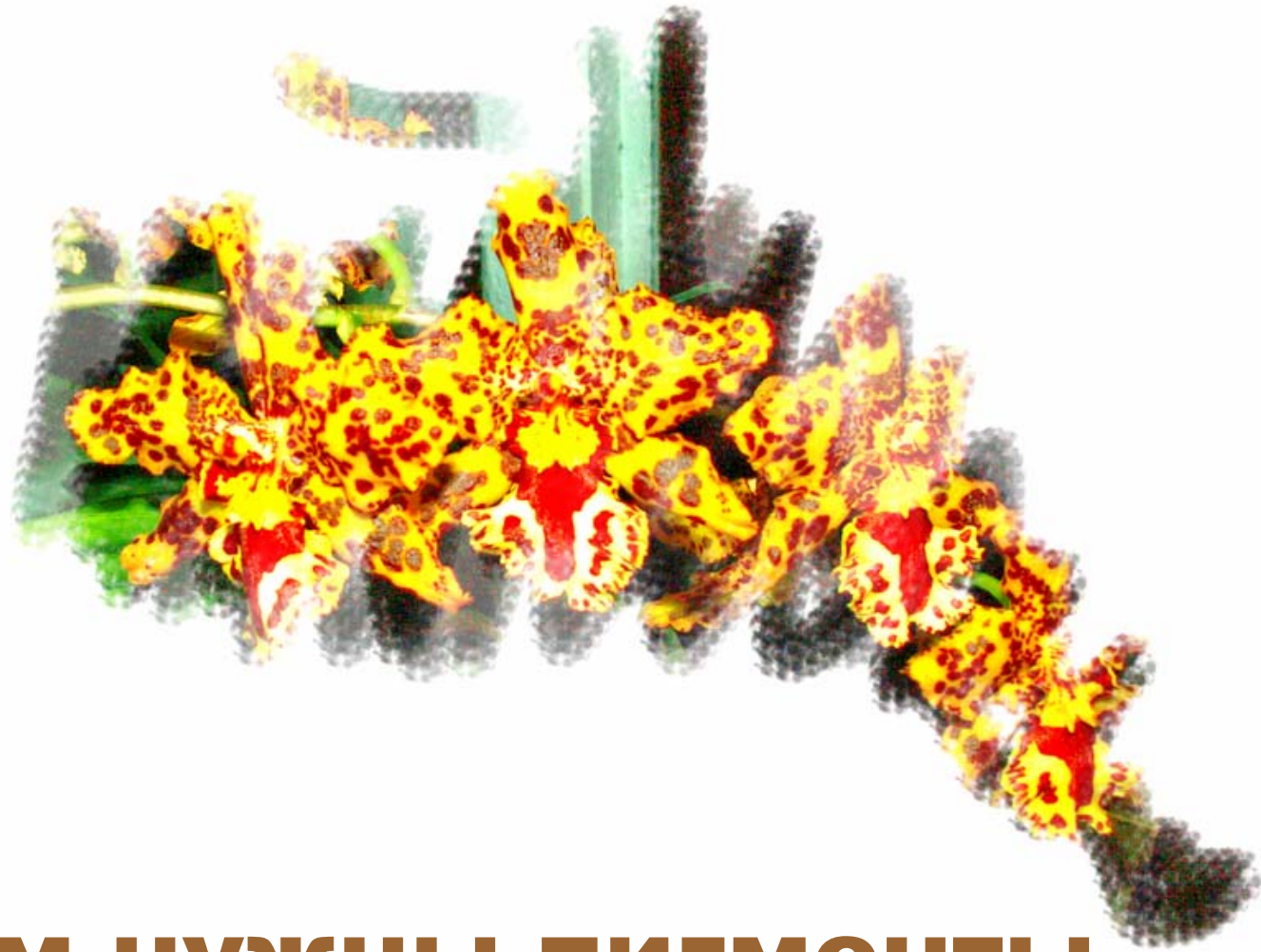




**Зачем нужны пигменты
и прочая химия**

Почему так важны полиглюканы?

Существует две основных группы полисахаридов:

Полисахариды с α -1,4 связью

гликоген	Архезои, многие консументы
багрянковый крахмал	Цианеи, красные
крахмал	хлорофиты
динофитный крахмал	динофиты
криптофит- ный крахмал	криптофиты

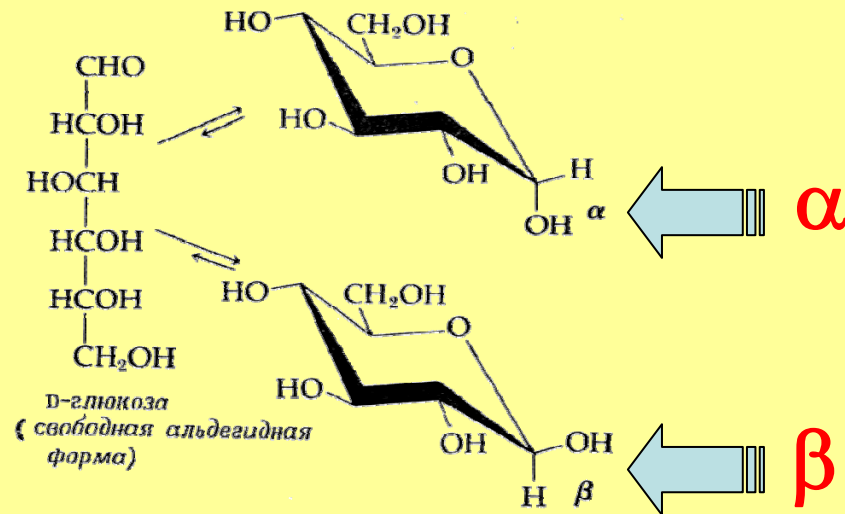
Исходная линия

Полисахариды с β -1,3 связью. -

лейкозин	Хромофиты, гаптофиты
ламинарин	
Хризо- ламинарин	
парамилон	эвгленовые

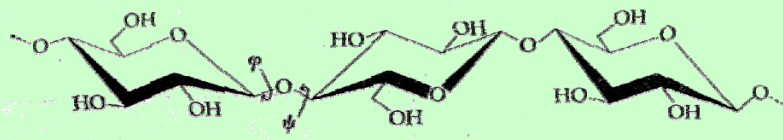
[Пропустить
подробности](#)

Почему так важны полиглюканы?



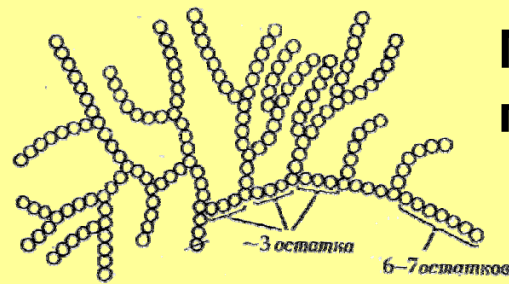
Полимеризация α-гексоз приводит к образованию спиральных молекул полимеров

!



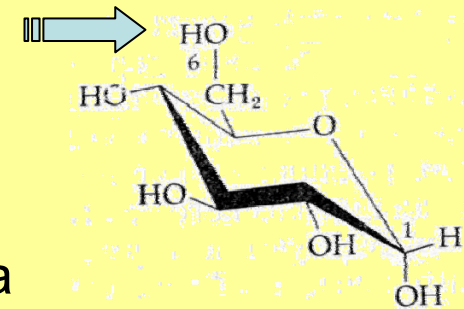
Линейная молекула целлюлозы – следствие соединения молекул β-глюкозы

Почему так важны полиглюканы?



**Молекула
гликогена**

Боковая
ветвь обычно
крепится
к гидроксилу
шестого атома



Молекулы запасных углеводов сильно разветвлены.

Расщепление полимерных углеводов обычно происходит в точках ветвления.

Полисахариды животных сильнее разветвлены, чем полисахариды растений. Это отражает различия в скорости обменных процессов у животных и растений.

Почему так важны полиглюканы?

Потому, что:

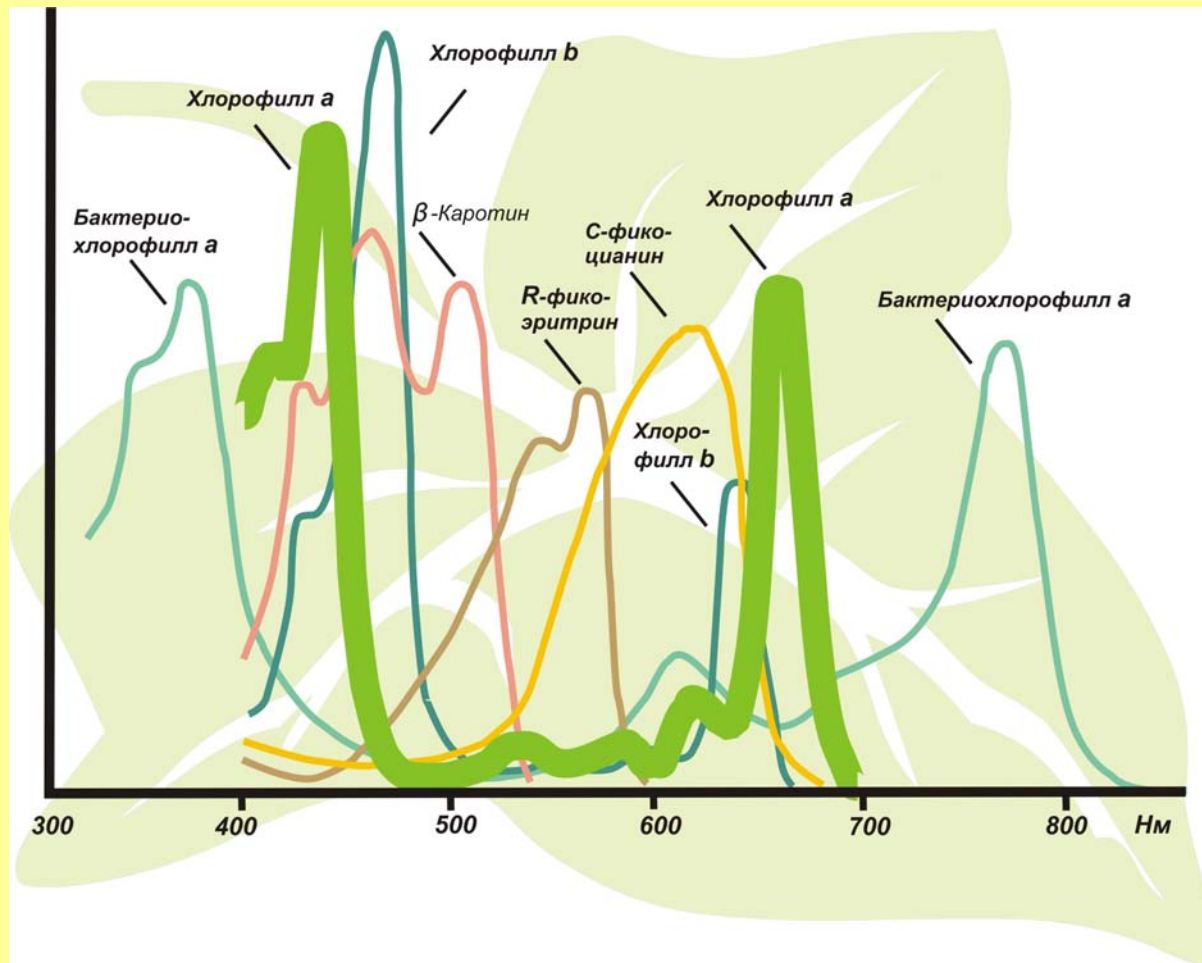
Различия в форме связи между моносахаридами в полимере предполагают различия в ферментных системах, занимающихся сборкой и разборкой молекул полисахаридов.

Эти ключевые звенья энергетического обмена веществ очень консервативны.

К моменту образования эукариот биохимическая эволюция почти завершилась.

Эукариоты совершенствовались морфологически, но принципиальных изменений в их ферментных системах почти не происходило.

Почему так важны пигменты?

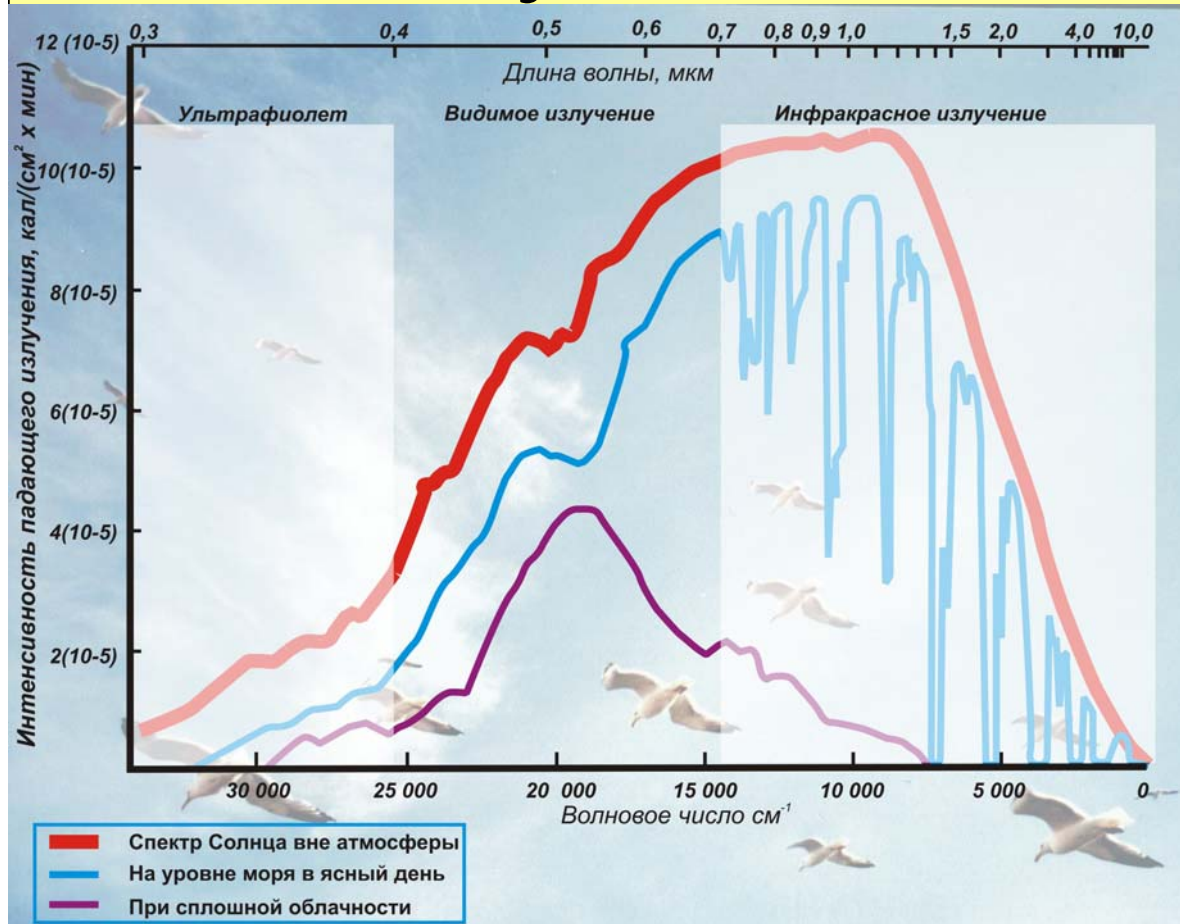


Хлорофилл *a* есть у всех растений. Спектр его поглощения показан толстой зелёной линией.

Длины волн видимого спектра света – от 400 (фиолетовый) до 700 (красный) нанометров.

Хлорофилл *a* использует энергию только красного и синего цвета. Вспомогательные пигменты (прочие хлорофиллы, фикобилины, каротиноиды) способны поглощать свет других участков спектра и передавать ее хлорофиллу *a*.

Почему так важны пигменты?



Хотя красный участок видимого спектра солнечного света несёт максимум энергии, даже водяные пары атмосферы могут сильно поглощать эту энергию.

Вспомогательные хлорофиллы *b*, *c*, *d* улавливают кванты света в той части спектра, где хлорофилл *a* неэффективен, и передают ее на хлорофилл *a*; Многочисленные пигменты - каротиноиды или фикобилины выполняют ту же работу, что и вспомогательные хлорофиллы, но с меньшей эффективностью. Правильно выстроенная батарея пигментов (физиологи растений называют ее *антенной-2*), позволяет использовать широкий спектр видимого света.

Почему так важны пигменты?

У этого растения есть
хлорофилл *b*



... а у этого – хлорофилл *c*



Хлорофилл *b* более эффективен там, где красный свет несет много энергии - на суше и мелководье, а хлорофилл *c*, фукоксантин и фикобилины - в более глубоких водах, куда проникает в основном синий и зеленый свет. Каждая из основных групп фотосинтетиков имеет свой набор вспомогательных пигментов.

Почему так важны пигменты?

Существуют две группы прокариот, способных в процессе фотосинтеза отрывать водород от воды:

- синезелёные водоросли (цианофиты, цианеи)
- прохлорон-подобные организмы (прохлорофиты).

Антенна-2 синезелёных представлена особыми белками - фикобилинами и β -каротином. Фикобилины находятся в специальных тельцах - фикобилисомах

Антенна-2 прохлорофитов состоит из хлорофилла *b* и β -каротина

Есть ещё один класс пигментов – ксантофиллы.
Они не участвуют в захвате квантов света.

У прохлорона имеется ведущий ксантофилл – зеаксантин,
а у цианей – он же и ещё четыре плюс три не столь важных .

Почему так важны пигменты?

Есть три главные эволюционные линии антенн-2

- **фикобилиновые, ведущие своё происхождение от цианей**
- **имеющие вспомогательный хлорофилл *b* и эволюционно связанные с прохлорон-подобными прокариотами**
- **имеющие вспомогательный хлорофилл *c* и эволюционно связанные с неизвестной группой эукариотных фотосинтетиков**

Фикобилиновая линия



У красных водорослей состав антенны-2 тот же, что и у сине-зелёных.

Их фикобилины тоже находятся в фикобилисомах.

Фикобилины – очень эффективные переносчики световой энергии. Однако их синтез требует «дорогого» сырья – аминокислот. Каротины могут работать хуже, но они «дешевле». Этот фактор особенно важен при дефиците азота.

Основные группы фотосинтетиков не имеют фикобилинов.

Фикобилиновая линия

Фикобилины встречаются ещё в двух группах водорослей:

Глаукофиты

(три рода, три вида)

Хромопласты глаукофитов, называемые *цианеллами*, носят промежуточный характер между обычными хромопластами и сине-зелёными водорослями.

В частности, это проявляется в наличии толстой слизистой оболочки вокруг внутренней мембраны хлоропласта – как у сине-зелёных водорослей.

Криptomonადы

(около ста видов)

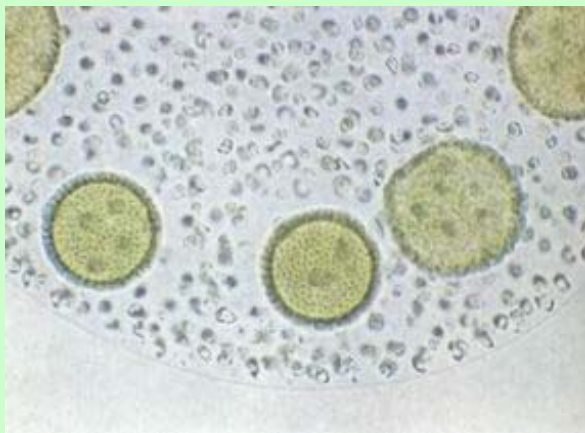
Хромопласты криптомонад содержат остаток эукариотного ядра – нуклеоморф.

Биохимический анализ показывает близость рРНК нуклеоморфа к рРНК красных водорослей.

Мало кто сомневается, что хромопласт криптофитов – это симбиотическая красная водоросль.

Линия хлорофилла *b*

Хлорофиты



Хлорофиты понимаются двояко – и как единая эволюционная линия от хламидомонады до картошки, и как низшая часть этой линии – без сосудистых и мохообразных.

Только в двух группах водорослей – красные и зелёные – нет никаких переходных форм к пожирателям бактерий, никаких родственников среди первичнобесцветных простейших.

Даже принятая в узком смысле, хлорофитная ветвь огромна – она включает более десяти классов. Среди них можно выделить не менее четырёх типов организации клеток.

Тем не менее, все хлорофиты состоят в несомненном родстве, и это родство подтверждается общей организацией фотосинтетического аппарата.

Линия хлорофилла *b*

Хлорофиты – фотосинтетический аппарат

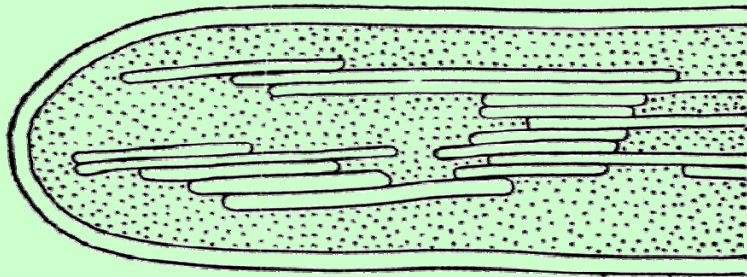


Схема организации ламелл

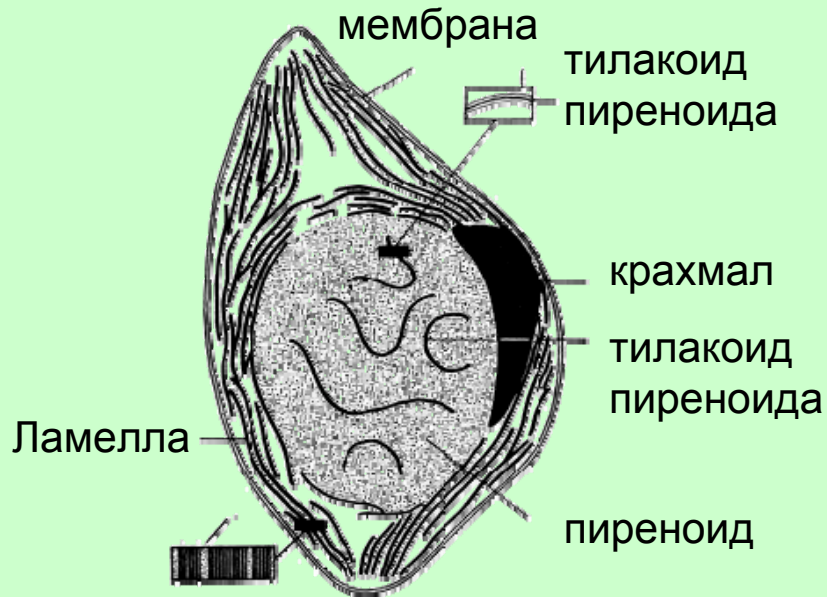


Схема хлоропласта

Хлоропласт окружён двумя мембранами.

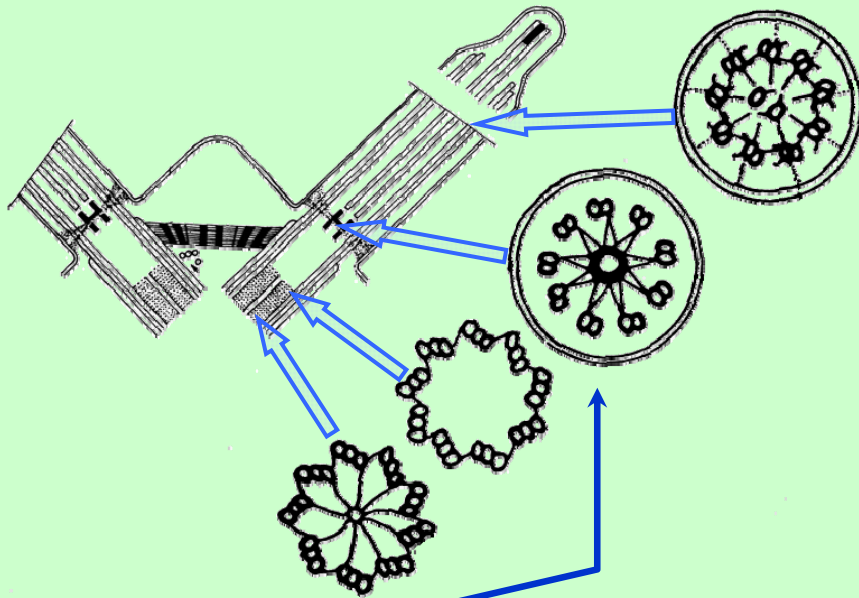
Тилакоиды разной длины собраны в стопки от 2 до 6 и более, ламеллы иногда сливаются или перекрываются.

Классической единственной кольцевой нити хлоропластной ДНК не бывает - ДНК концентрируются в многочисленные маленькие шарики (*нуклеоиды*), разбросанные по всему хлоропласту.

Пиреноиды заглублены внутрь хлоропласта, окружены крахмальной оболочкой

Линия хлорофилла *b*

Хлорофиты – строение клетки



Жгутики хлорофитов одинаковы по строению, хотя не всегда одинаковы по длине.

Для хлорофитов очень характерна **звездчатая структура** в переходной зоне основания жгутика.

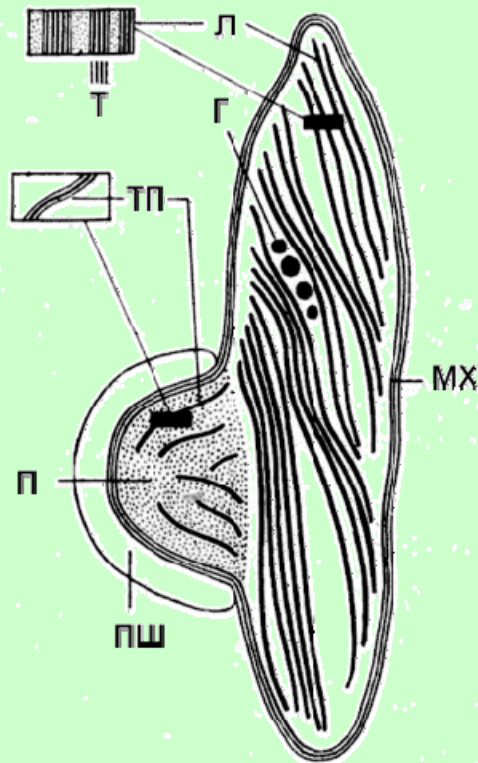
- Кристы митохондрий пластинчатые
- Клеточная стенка обычно полисахаридная, у большинства форм целлюлозная
- Настоящих центриолей нет. Центрами организации митотических микротрубочек являются базальные тельца жгутиков.

Хлорофиты -
подробности

Линия хлорофилла *b*

Эвгленофиты – фотосинтетический аппарат

Хлоропласт эвгленофитов



г – гранулы, *л* – ламелла, *мх* – мембрана хлоропласта, *п* – пиреноид, *пш* – парамилоновая шапочка, *тп* – тилакоид пиреноида

Хроматофор эвгленофитов произошёл от симбиотической хлорофитной водоросли

Отличается от хлоропласта хлорофитов

- окружён тремя мембранами, наружная не является карманом ЭПС
- тилакоиды в ламеллах обычно соединены в стопки по три
- запасное питательное вещество – β -1,3-полиглюкан *парамилон* синтезируется снаружи от хроматофора
- глазок (стигма) находится не внутри хлоропласта, а является самостоятельным тельцем
- имеет некоторые пигменты антенны-2, отсутствующие у хлорофитов

Сходен с хлоропластом хлорофитов

- хлоропластная ДНК в виде мелких гранул, рассеянных в хлоропласте

Линия хлорофилла *b*

Эвгленофиты – строение клетки

Эвгленофитов следует рассматривать как часть класса эвгленовых, где не менее трети видов – бесцветные бактериофаги. У большинства фотосинтетиков сохранился клеточный рот и способность к гетеротрофному питанию.

Эвгленовые – класс типа эвгленозоа царства дисконистата. для этого типа характерны:

- постоянно спирализованные хромосомы,
- наличие очень примитивного закрытого плевромитоза – эвгленомитоза
- очень сложный микротрубочковый субпелликулярный скелет
- жгутик с параксиальным тяжем, покрытый нетрубчатыми волосками
- способность к упорядоченным (неамебоидным) изменениям формы тела – *метаболическим движениям*
- сложно организованный клеточный рот и глотка
- ближайшие родственники эвгленовых - кинетопластиды

Эвгленозои -
подробности

Линия хлорофилла с

Хлорофиллом с обладают представители трёх неродственных царств – Хромофиты, Гаптофиты и Динофиты. Их предки независимо друг от друга захватили неизвестного пока эукариотного фотосинтетика с характерным набором пигментов.



Хромофиты - группа отделов, относящихся к царству Гетероконта

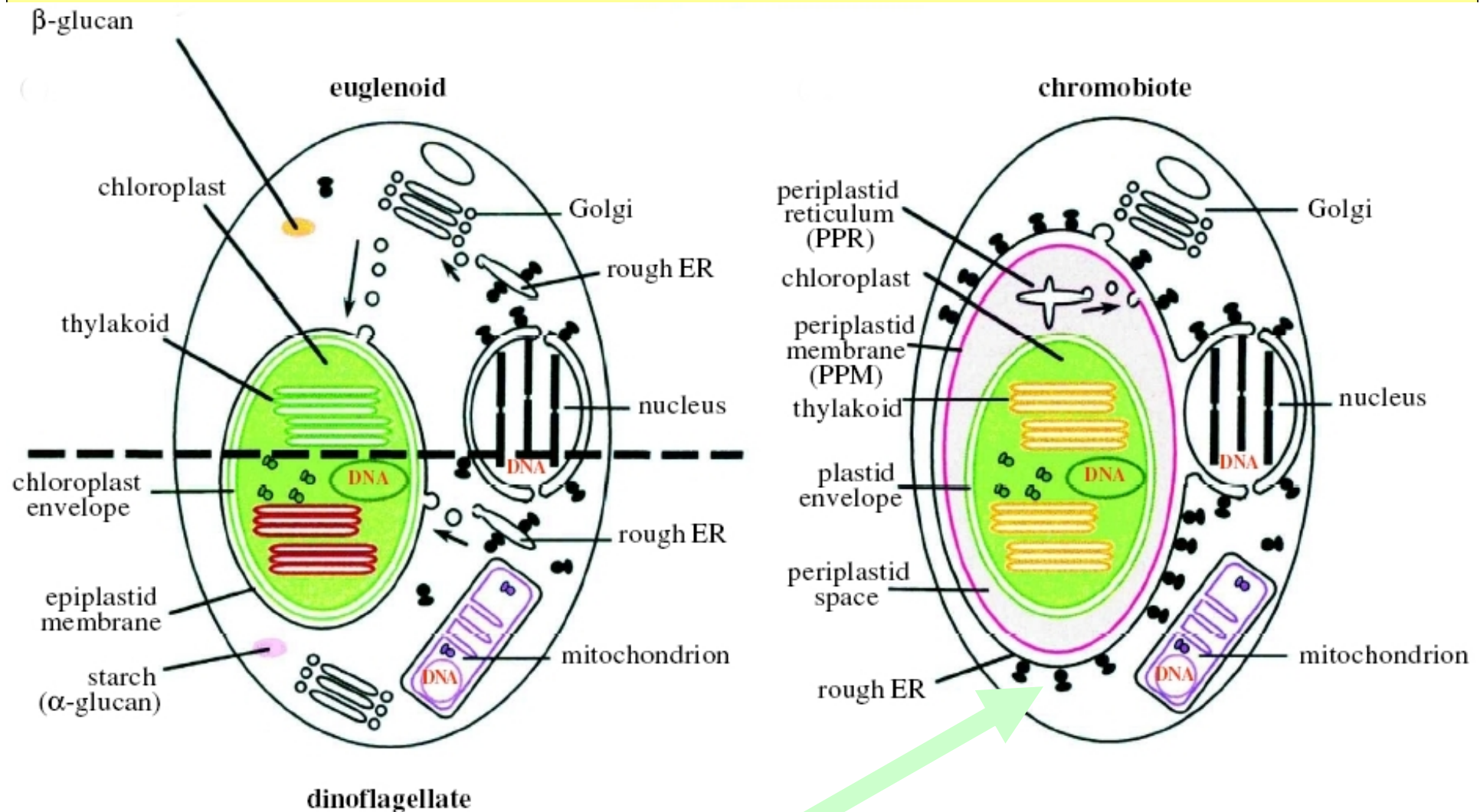


Динофитов лучше рассматривать как фотосинтетиков типа Динофлагеллята (где много первичнобесцветных форм) царства Альвеолята

Гаптофиты - небольшой отдел, единственный в своём царстве

Линия хлорофилла с

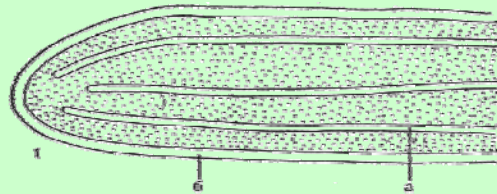
Хромофиты – фотосинтетический аппарат



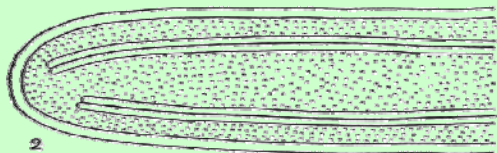
Грубый эндоплазматический ретикулум образует карман, в котором лежат хлоропласт и ядро

Линия хлорофилла с

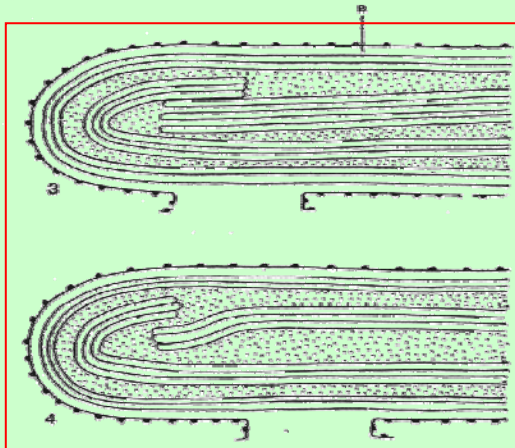
Хромофиты – фотосинтетический аппарат



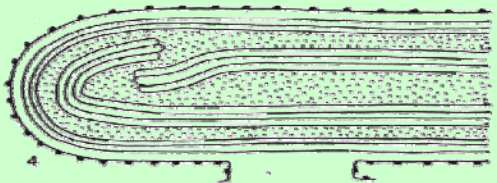
родофитные



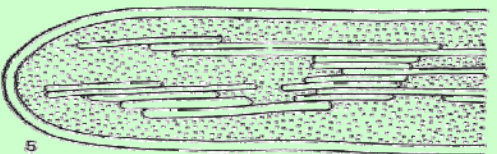
криптофитные



феофитные



хризифитные



хлорофитные

Хромопласты хромофитов очень своеобразны

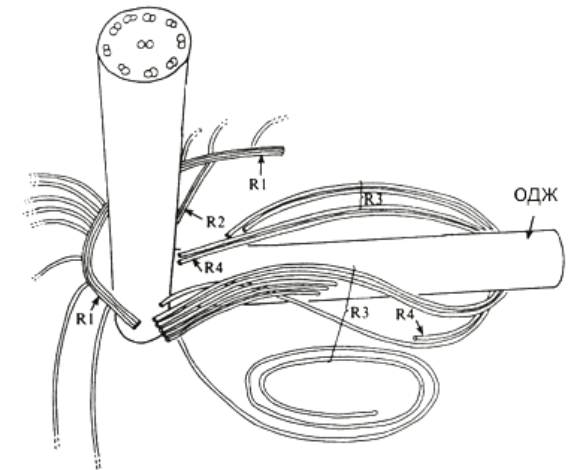
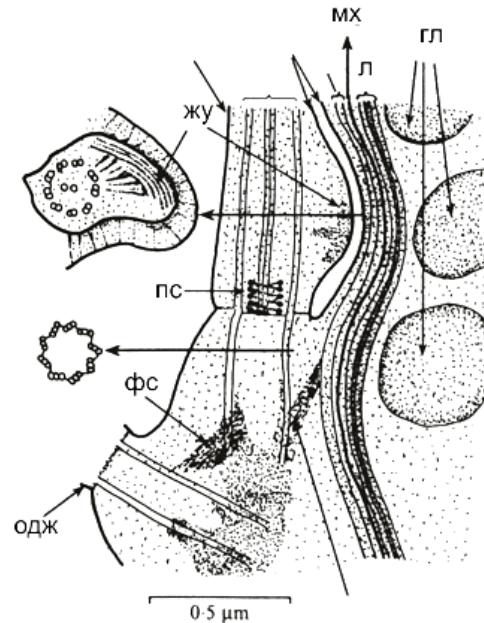
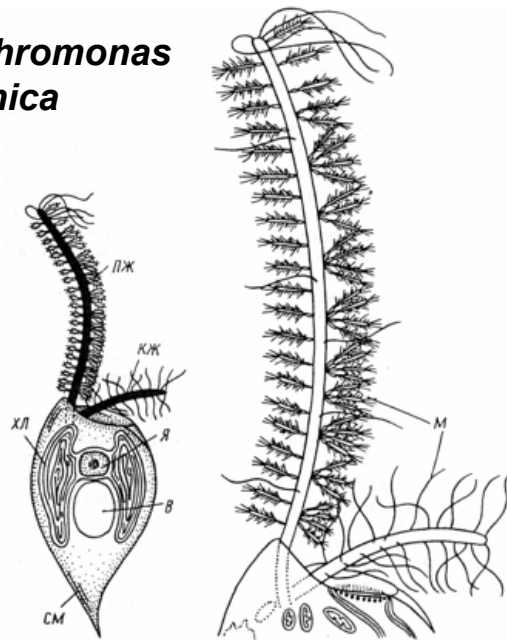
- окружены четырьмя мембранами
- наружная мембрана – карман ЭПС; в таком же кармане лежит и ядро
- тилакоиды в ламелле сгруппированы по три
- имеется *опоясывающая ламелла*
- у большинства ведущим каротиноидом является *фукоксантин*
- *ДНК хлоропластов типичной для прокариот кольцеобразной формы*

Почти идентичные хромопласты имеются у гаптофитов.

Линия хлорофилла с

Жгутиковый аппарат хромофитов
типичной гетероконтной структуры:

*Ochromonas
danica*



Жгутики различны по форме и функции. Передний жгутик несёт два ряда **трёхраздельных трубчатых** волосков, задний – один или два ряда нетрубчатых волосков. Волоски формируются в аппарате Гольджи.

в – вакуоль, **дж** – длинный жгутик, **кж** – короткий жгутик, **м** – мастигонемы, **см** – субпелликулярные микротрубочки, **хл** – хлоропласт, **я** – ядро.

Для **гетероконтов** характерна *переходная спираль* (пс) в основании жгутика.

У большинства **хромофитов** глазок (гл) лежит напротив жгутикового утолщения (жу) и является частью хлоропласта.

л – ламелла, **мх** – мембрана хроматофора, **фс** – фибриллярная связка, **одж** – основание длинного жгутика, **R₁ – R₄** – микротрубочковые корешки жгутиков

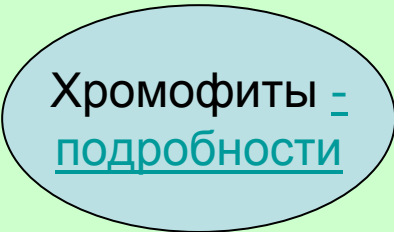
Линия хлорофилла с

Хромофиты – строение клетки

Хромофитные растения – вторые по разнообразию форм после хлорофитов. Внутри этой группы реализованы все морфологические формы от монад и амёб до талломных водорослей с тканевым строением слоевища. Подобно сосудистым растениям, у некоторых из них существует жизненный цикл с последовательной сменой морфологически различных гаплоидных и диплоидных поколений.

Монадные формы могут нести на поверхности клетки чешуйки – органические или кремнезёмные. Подобно чешуйкам примезиевых, они формируются в аппарате Гольджи. В разных группах хромофитов на этой базе формируется сложный наружный кремнезёмный скелет. Обычно имеют два больших бурых хлоропласта.

Несмотря на исключительное богатство форм, хромофиты исторически очень молоды – их ископаемые остатки известны с мезозоя. Отчасти по этой причине в современной западной систематике существует тенденция рассматривать привычные нам отделы (золотистые, жёлто-зелёные, бурые и др. водоросли в качестве классов отдела Хромофита.



Хромофиты –
[подробности](#)

Линия хлорофилла с

Гаптофиты (= Примнезиевые) – хромoplast хромофитов, клетка собственная

Почти все уникальные признаки фотосинтетического аппарата хромофитов (хф) есть у гаптофитов (гф)

признак	ХФ	ГФ
Окружены четырьмя мембранами, наружная мембрана – карман ЭПС; в таком же кармане лежит и ядро. Хроматофоров у монад обычно два.	да	да
Тилакоиды в ламелле сгруппированы по три	да	да
Имеется <i>опоясывающая ламелла</i>	да и нет	нет
Ведущим каротиноидом является фукоксантин	да и нет	да
ДНК хлоропластов типичной для прокариот кольцеобразной формы	да и нет	нет

Фукоксантин – единственный пигмент, способный передавать энергию кванта света на хлорофилл с со 100% эффективностью. Его бурый цвет определяет характерную окраску хроматофоров хромофитов и гаптофитов. Вне этих групп не встречается.

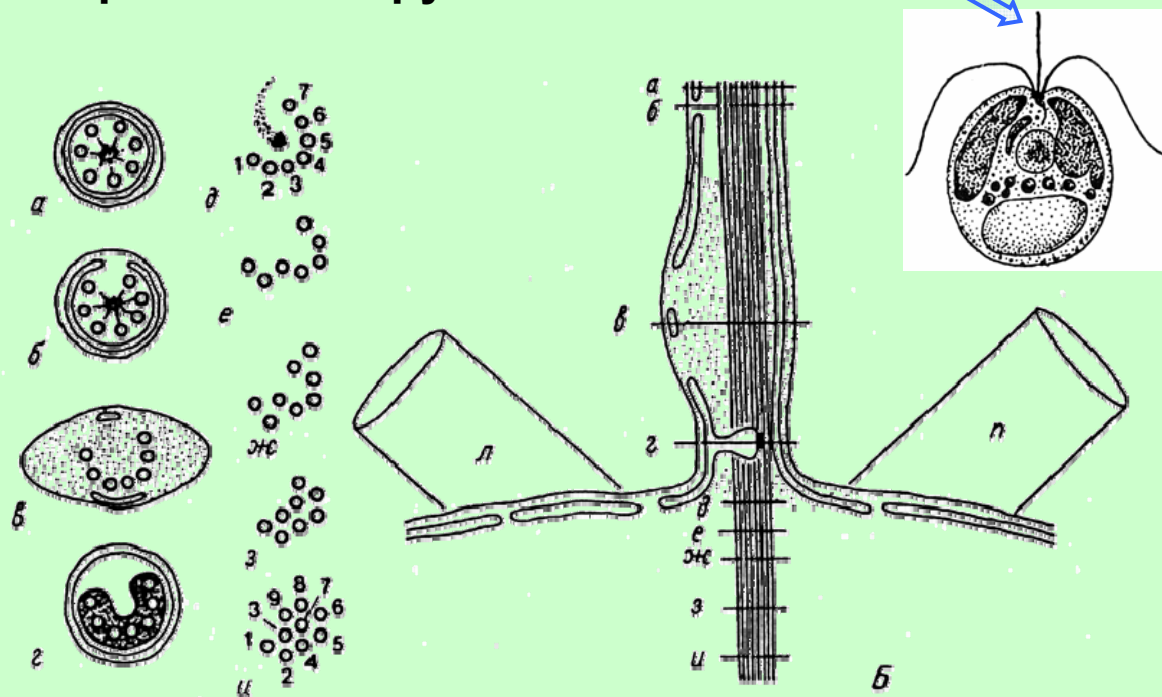
Обе группы запасают β -1,3-полиглюканы – ламинарин и хризоламинарин, синтез которых происходит вне хлоропластов.

Пропустить  подробности

Линия хлорофилла с

Гаптофиты славны гаптонемой

Гаптонема гаптофитов – нечто вроде третьего жгутика, который не имеет структуры 9+2, но подвижен. Гаптонема находится между двумя одинаковыми жгутиками, гладкими или покрытыми нетрубчатыми волосками.



Поперечное сечение гаптонемы на нескольких уровнях.
Кружки – микротрубочки.

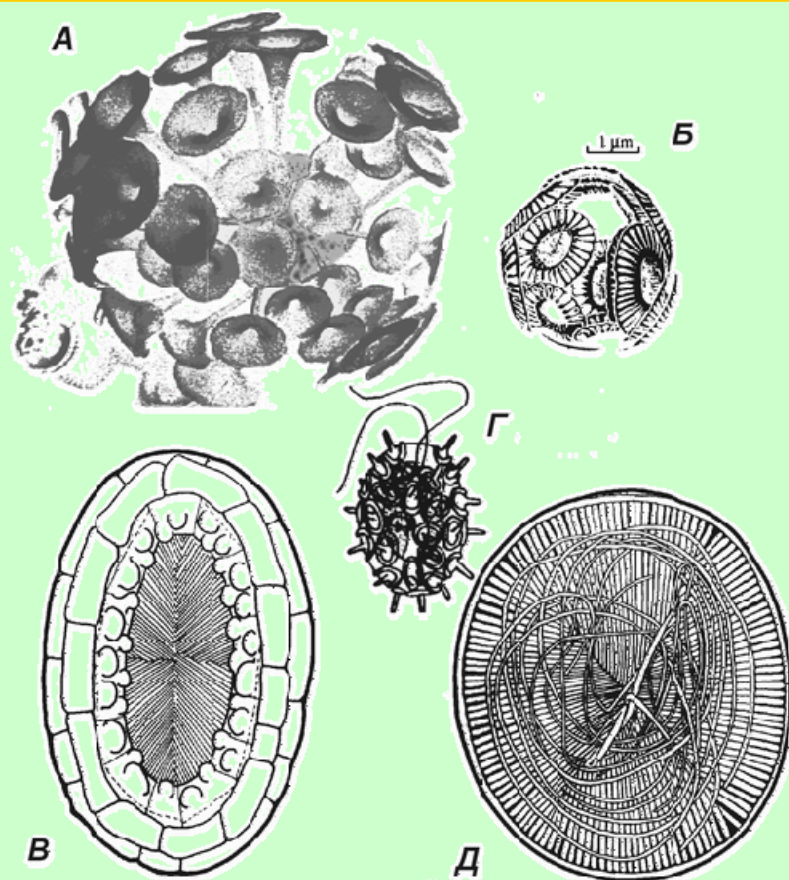
Гаптонема – не испорченный жгутик. Помимо того, что микротрубочки лежат не так, сюда всегда заходят каналы ЭПС, чего не бывает в настоящем жгутике.

Микротрубочки гаптонемы – это продолжение микротрубочкового корешка правого жгутика.

Соблазнительная мысль о гомологии гаптонемы и «губы» бикозоецид пока не получает подтверждения, но функционально это одно и то же – приспособление для захвата крупной пищевой частицы. Порядочному растению оно ни к чему, поэтому у ряда гаптофитов гаптонема редуцирована или пропадает совсем

Линия хлорофилла с

Писчий мел – это спрессованные панцири кокколитофорид



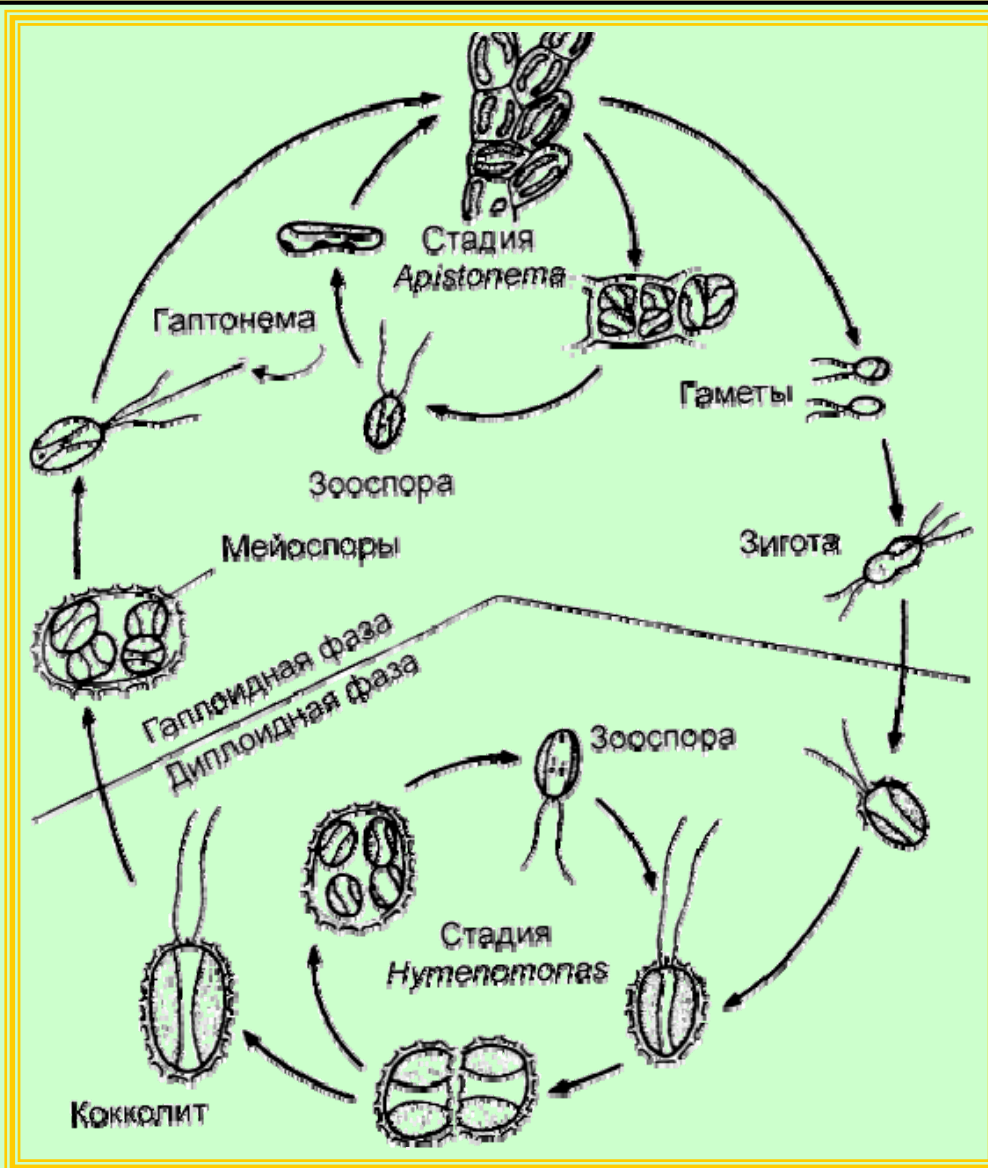
Кокколитофориды А – *Discosphaera tubiphera*,
Б – *Emiliana huxleyi*, Г – *Syracosphaera subsalsa*
Pleurochrysis carterae: В – кокколит,
Д - органическая чешуйка

Органические чешуйки, выполненные несколькими слоями целлюлозных микрофибрилл, могут пропитываться известью и превращаться в *кокколиты*.

Кокколитофориды – отряд гаптофитов с редуцированной гаптонемой и кокколитовым панцирем – ведущая группа продуцентов в пелагиали тропической и субтропической части Мирового океана. В меловом периоде они были особенно обильны.

Линия хлорофилла с

Гаптофиты со сложным жизненным циклом



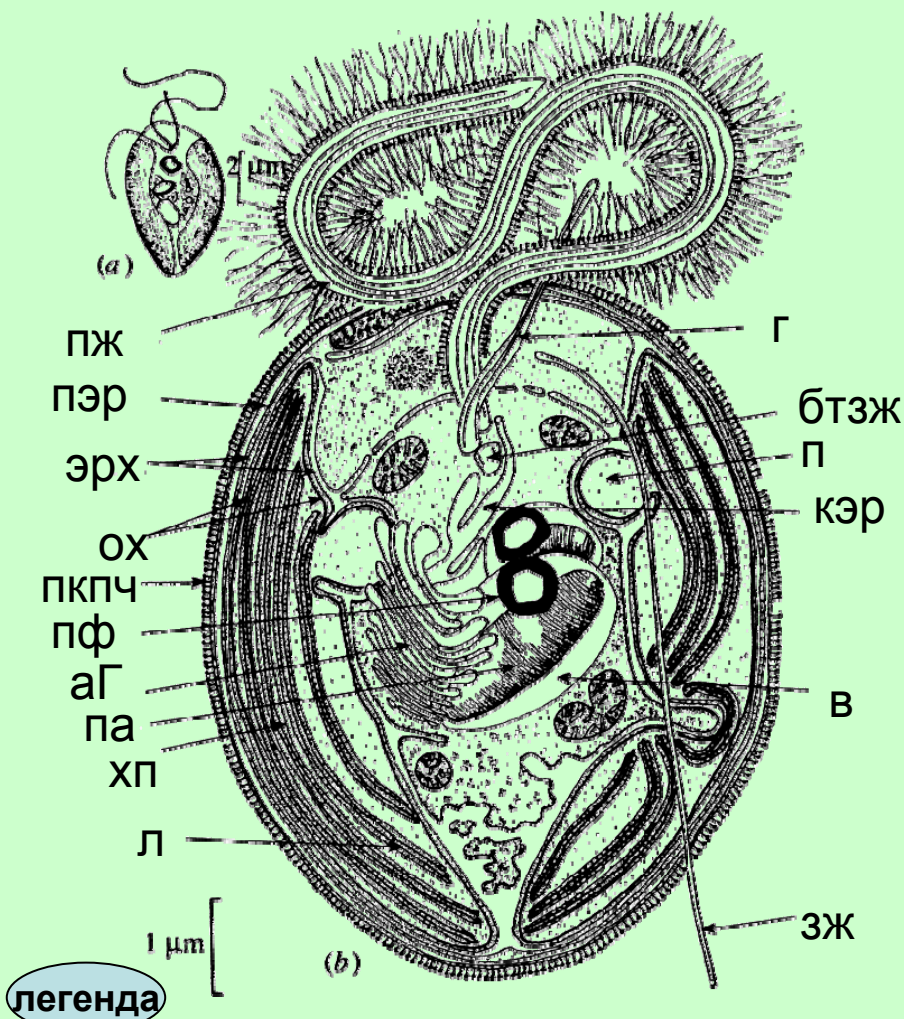
Жизненный цикл *Hymenomonas carterae*: непериодическая смена монадной и нитчатой жизненных форм.

Коккоидная фаза *Emiliana huxleyi* несёт кокколиты и редкие органические чешуйки. Этот вид – важнейший поглотитель углекислоты в Мировом океане. Однако его монадная фаза – покрытый органическими чешуйками жгутиконосец, лишённый кокколитов.

Линия хлорофилла с

Павловалес – переходная форма?

Pavlova helicata

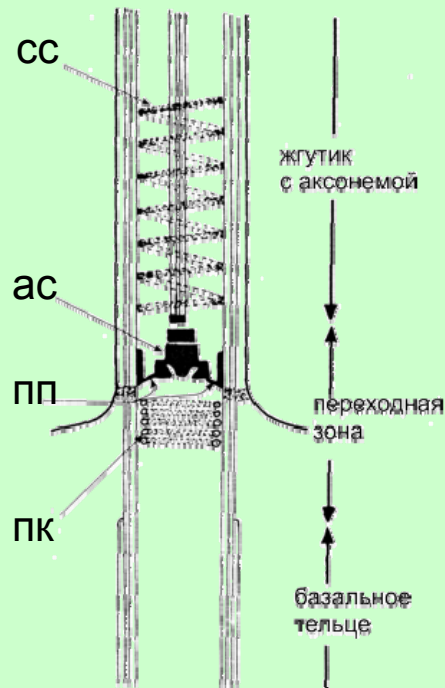


Представители немногочисленного отряда (или класса?) *Pavlovales* обладают характеристиками, сближающими их с гетероконтами:

- жгутики выходят на брюшной стороне, неодинаковы: толстый передний покрыт чешуйками и нетрубчатыми волосками, задний волоочащийся, голый
- у одного вида есть фоторецепторное утолщение заднего жгутика против стигмы
- Корешковая система нетипичной для гаптофитов структуры

Линия хлорофилла с

Гаптофиты – всамделишное царство?



**Основание жгутика
Hupemonas carterae
– элементы сходства
при явном различии**
ас – аксосома, «шапочко-
видное тельце»
пк – переходное кольцо
пп – поперечная пластинка
сс – спиральная структура

Биохимический анализ не подтверждает близости гаптофитов и хромофитов.

Отличия строения клетки гаптофитов от хромофитов:

- отсутствие гетероконтных черт – равные голые жгутики, отходящие от переднего конца клетки, другое строение жгутиковых корешков
- под перилеммой находится узкая цистерна ЭПР
- иное строение и положение аппарата Гольджи (при той же функции – синтезе органических чешуек)
- известковый, а не кремнезёмный наружный скелет

Явные признаки сходства при многих различиях между этими группами не имеют объяснения.