ВСЕ О ФОТОСИНТЕЗЕ

ВИЛЬГЕЛЬМ ПФЕФФЕР
(1845 - 1920)



немецкий химик, физиолог растений
Ввел понятие «фотосинтез» (1877 г.)

Фотосинтез – это процесс образования из углекислого газа и воды органических веществ и высвобождения молекулярного кислорода, процесс трансформации поглощенной энергии света в химическую энергию органических соединений.

Суммарное уравнение фотосинтеза:

$$6CO_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2\uparrow$$

КЛИМЕНТ АРКАДЬЕВИЧ ТИМИРЯЗЕВ
(1843 - 1920)



русский естествоиспытатель, основоположник русской научной школы физиологов растений; профессор Московского университета; член-корреспондент РАН (1890)

Космическая роль растений заключается в том, что **растения – единственные организмы, усваивающие солнечную энергию и аккумулирующие ее в виде потенциальной химической энергии органических соединений**.

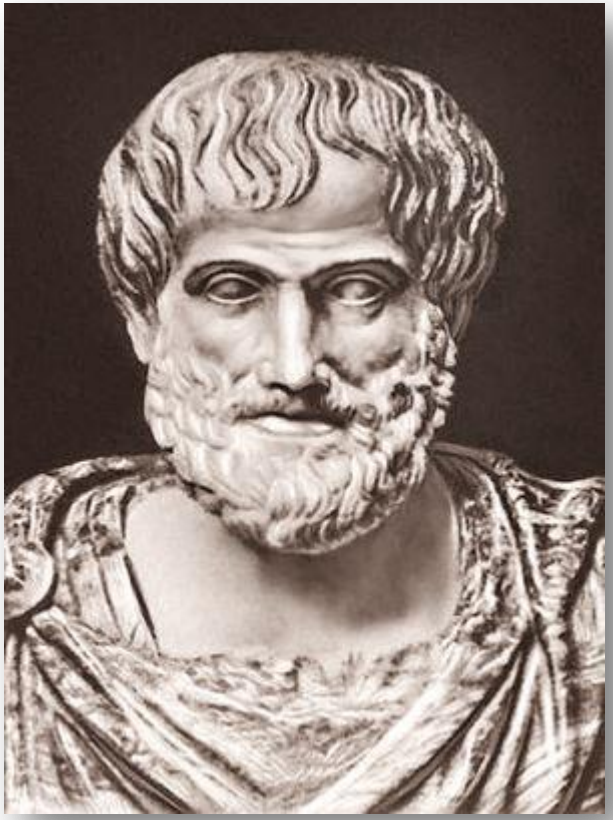
- Выделяющийся O_2поддерживает жизнедеятельность всех аэробных организмов.

- Из кислорода образуется озон, который защищает все живое от ультрафиолетовых лучей.

- Растения использовали из атмосферы громадное количество CO_2, избыток которого создавал «парниковый эффект», и температура планеты понизилась до нынешних значений.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРОЦЕССА ФОТОСИНТЕЗА

АРИСТОТЕЛЬ (384-322 до Р. Х.)



Аристотель.
Скульптура работы Лисиппа

Аристотель и другие ученые Греции полагали, что растения добывают свою «пищу» из почвы.

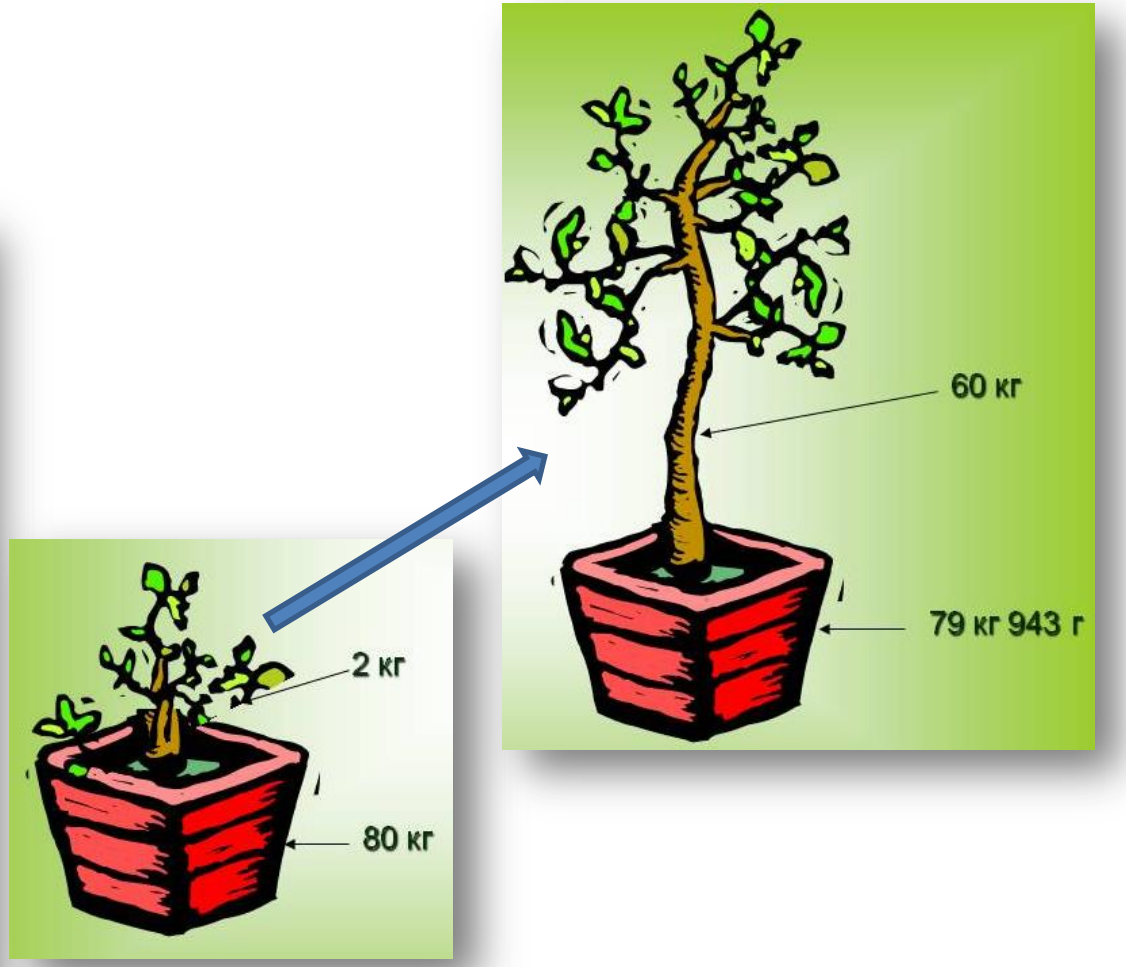


ЯН БАПТИСТ ВАН ГЕЛЬМОНТ
(1579 – 1644 гг.)



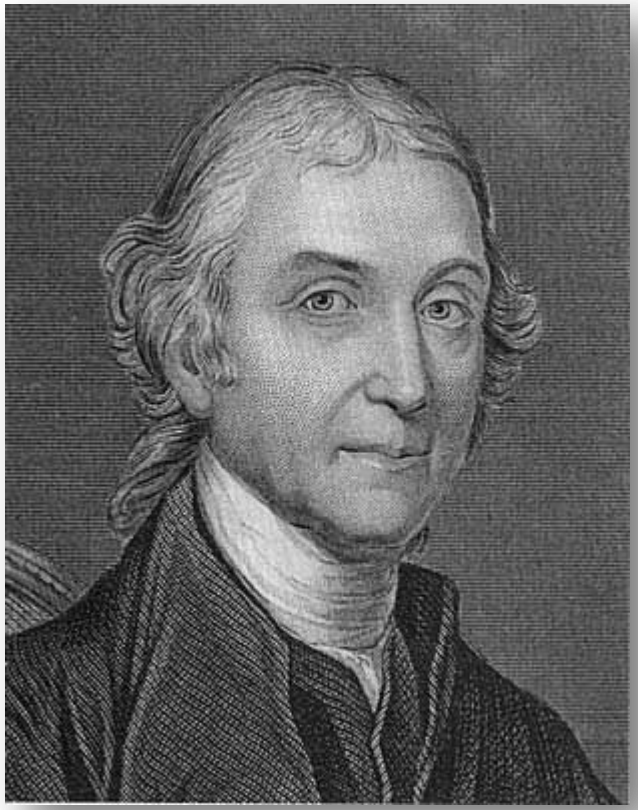
голландский врач

Все вещества растения образуют из воды, а не из почвы и воздуха.



В течение 5 лет Ван Гельмонт выращивал маленькое дерево ивы в горшке, поливая его только дождевой водой (1600 год). Ван Гельмонт сделал ошибочный вывод, что материал, из которого образовалось дерево, произошёл из воды, использованной для полива.

ДЖОЗЕФ ПРИСТЛИ
(1733 – 1804 гг.)



английский ученый;
был награжден медалью за открытие



Растения поглощают CO_2, образующийся при сжигании или в процессе дыхания животных, а животные в свою очередь вдыхают O_2, выделяемый растениями (1771 год).

ЯН ИНГЕНХАУЗ
(1730 – 1799 гг.)



голландский врач, физик, естествоиспытатель

1) ***Доказал, что воздух «исправляется» только на солнечном свету и только зелеными частями растения;***
2) ***Предположил, что CO_2 разлагается при фотосинтезе с образованием углерода и O_2, который выделяется в виде газа (1796 год).***



КОРНЕЛИС ВАН НИЛЬ
(1897 - 1985)



американский микробиолог, член Американской академии наук

Изучал метаболизм у различных фотосинтезирующих бактерий.

Одна из групп бактерий – пурпурные серобактерии, в клетках которых сероводород расщепляется, а выделяемая сера аккумулируется в виде глобул.

1) ***Предположил, что H_2O (или другое окисляемое вещество, например H_2S или H_2), а не CO_2 разлагается при фотосинтезе.***
2) ***Предложил следующее суммарное уравнение фотосинтеза для растений и фотосинтезирующих бактерий:***

$$CO_2 + 2H_2A \xrightarrow{\text{свет}} (CH_2O) + H_2O + 2A$$

Ф.Ф. БЛЭКМАН



английский физиолог растений

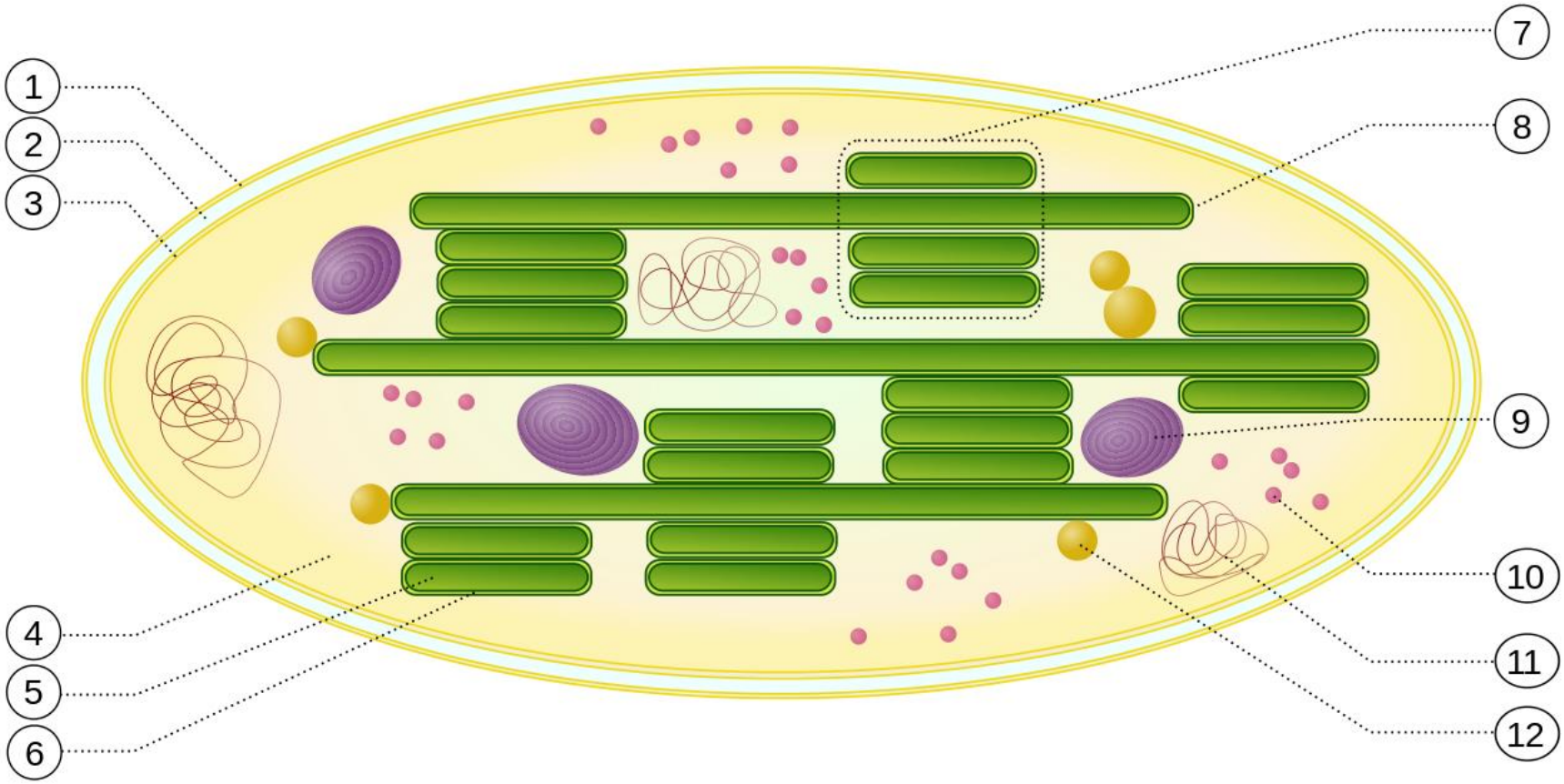
Исследовал влияние освещенности и температуры на скорость фотосинтеза (1905 год).

Доказал двухстадийность процесса фотосинтеза:

1) Одна группа светозависимых реакций, которые не зависят от температуры (быстрая – световая фаза);

2) Вторая группа реакций, зависимых от температуры, а не от света (ряд последовательных медленных реакций – темновая фаза).

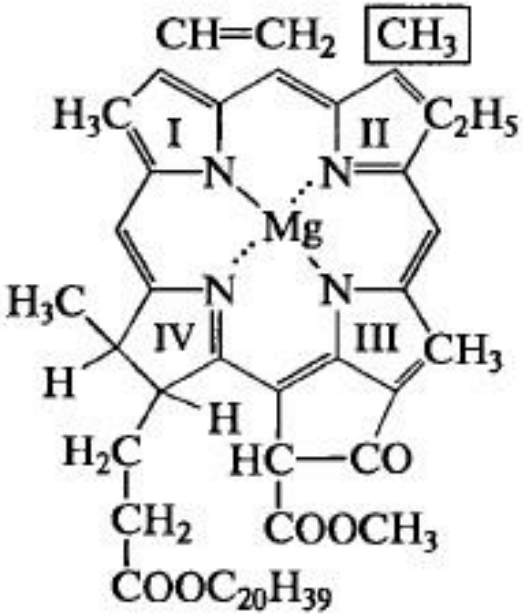
СТРОЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТА



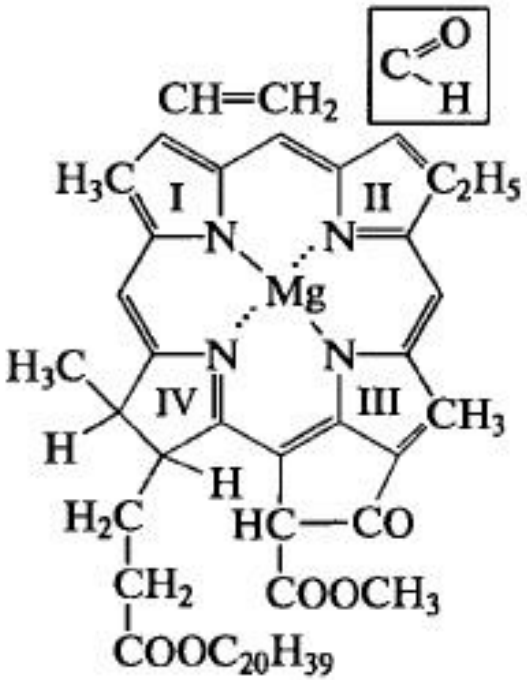
1 – наружная мембрана
2 – межмембранное пространство
3 – внутренняя мембрана
4 – строма
5 – тилакоид с просветом (люменом)
6 – мембрана тилакоида
7 – грана (стопка тилакоидов)
8 – тилакоид (ламела)
9 – зерно крахмала
10 – рибосома
11 – пластидная ДНК
12 – капля жира (пластоглобула)

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ

ХЛОРОФИЛЛ a - основной пигмент, участвующий в фотосинтезе



Хлорофилл *a*

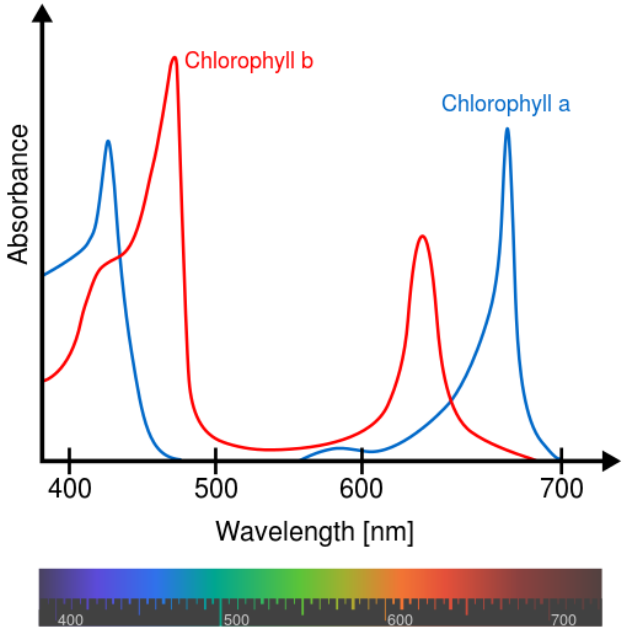


Хлорофилл *b*

Структурные формулы

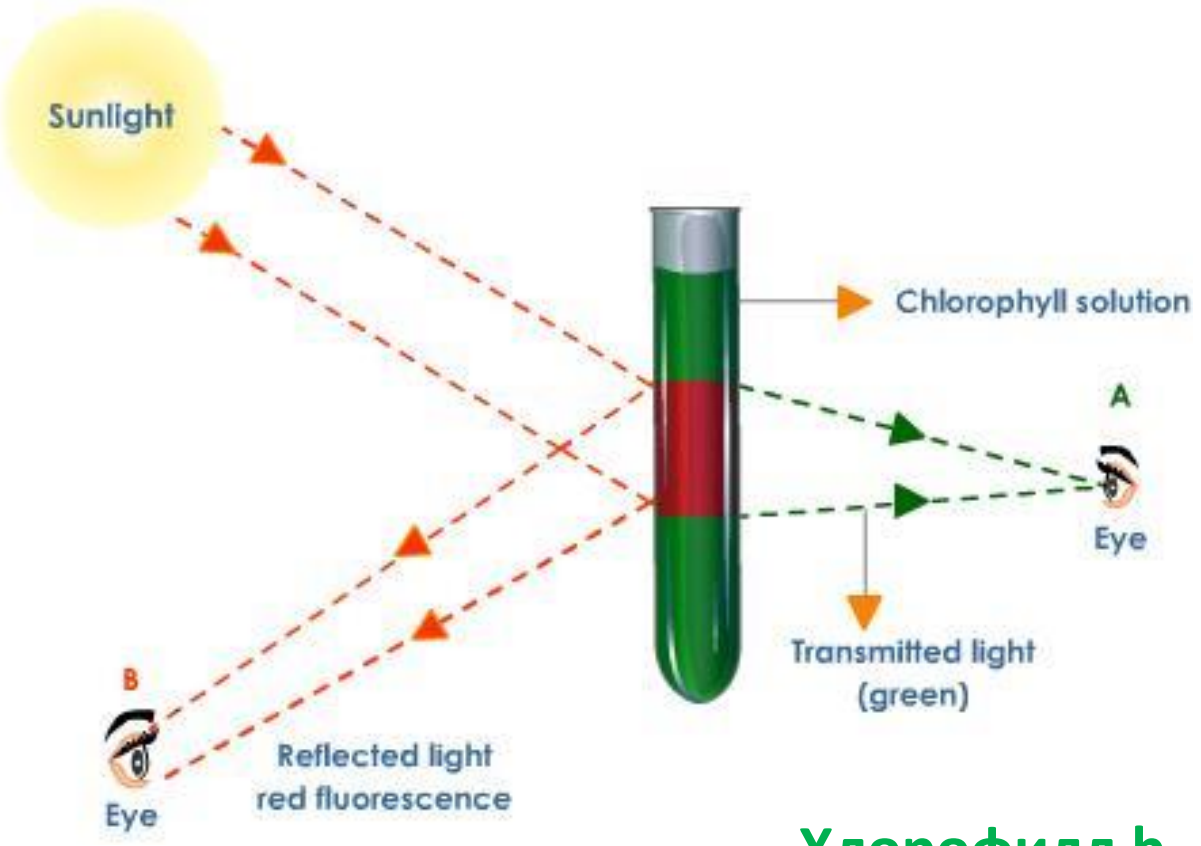
в центре порфиринового кольца находится магний. К кольцу присоединена длинная, нерастворимая углеводородная цепь, которая служит своеобразным якорем для закрепления молекулы в мембранах хлоропласта.

Хлорофилл поглощает в основном фиолетовые и синие лучи, а также красный цвет (при этом зеленый цвет отражается).



Оптический спектр поглощения хлорофиллов a и b

Хлорофилл способен преобразовывать энергию света в химическую только в комплексе с определенными белками, находящимися в тилакоидах.



В свободном состоянии хлорофилл флуоресцирует (т.е. выделяет световую энергию в виде волны большей длины)

Хлорофилл a

характерен для всех фотосинтезирующих эукариот и цианобактерий

Хлорофилл b

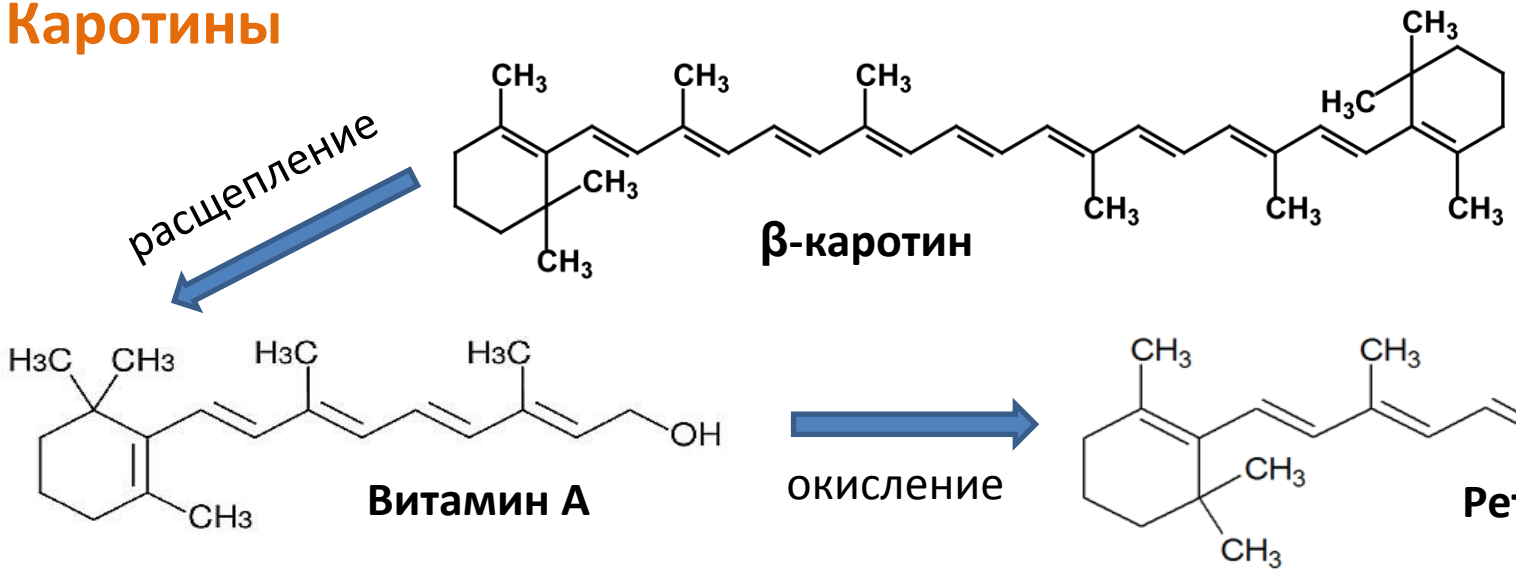
содержится к клетках сосудистых растений, мхах, зеленых и эвгленовых водорослей

Хлорофилл c

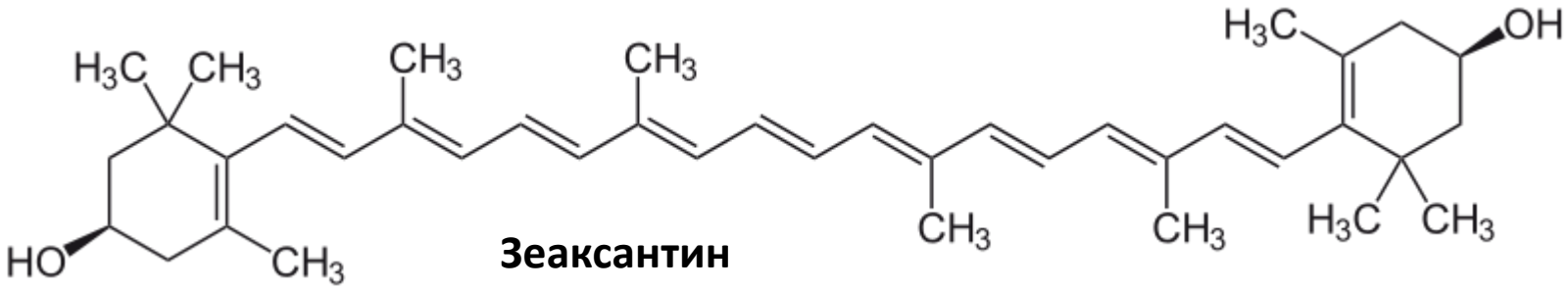
характерен для некоторых групп водорослей, в основном бурых и диатомовых

КАРОТИНОИДЫ – это красные, оранжевые или желтые жирорастворимые пигменты; погружены в тилакоидные мембраны; характерны для фотосинтезирующих эукариот и цианобактерий.

Каротины

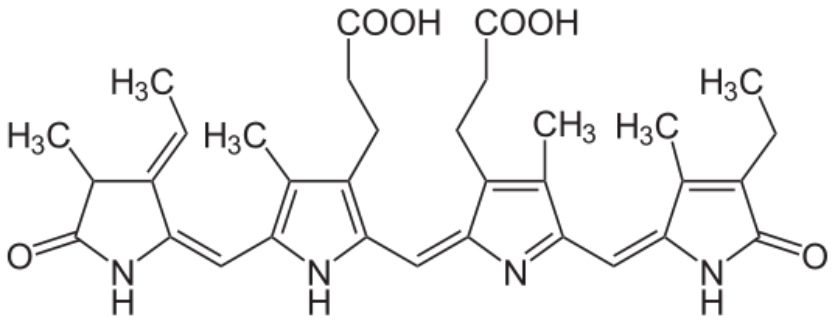


Ксантофиллы



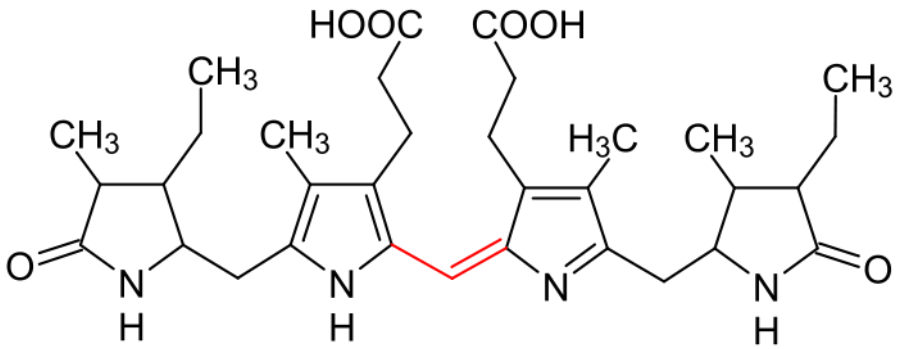
ФИКОБИЛИНЫ – красные и синие пигменты растворимые в воде; характерны для цианобактерий и красных водорослей.

Фикоцианины



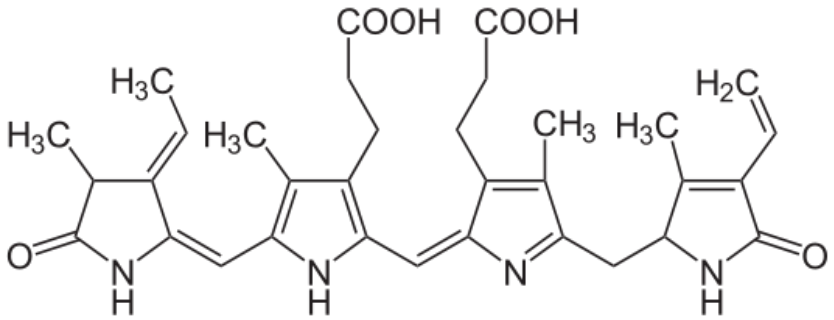
Фикоцианобилин

Аллофикоцианины



Аллофикоцианобилин

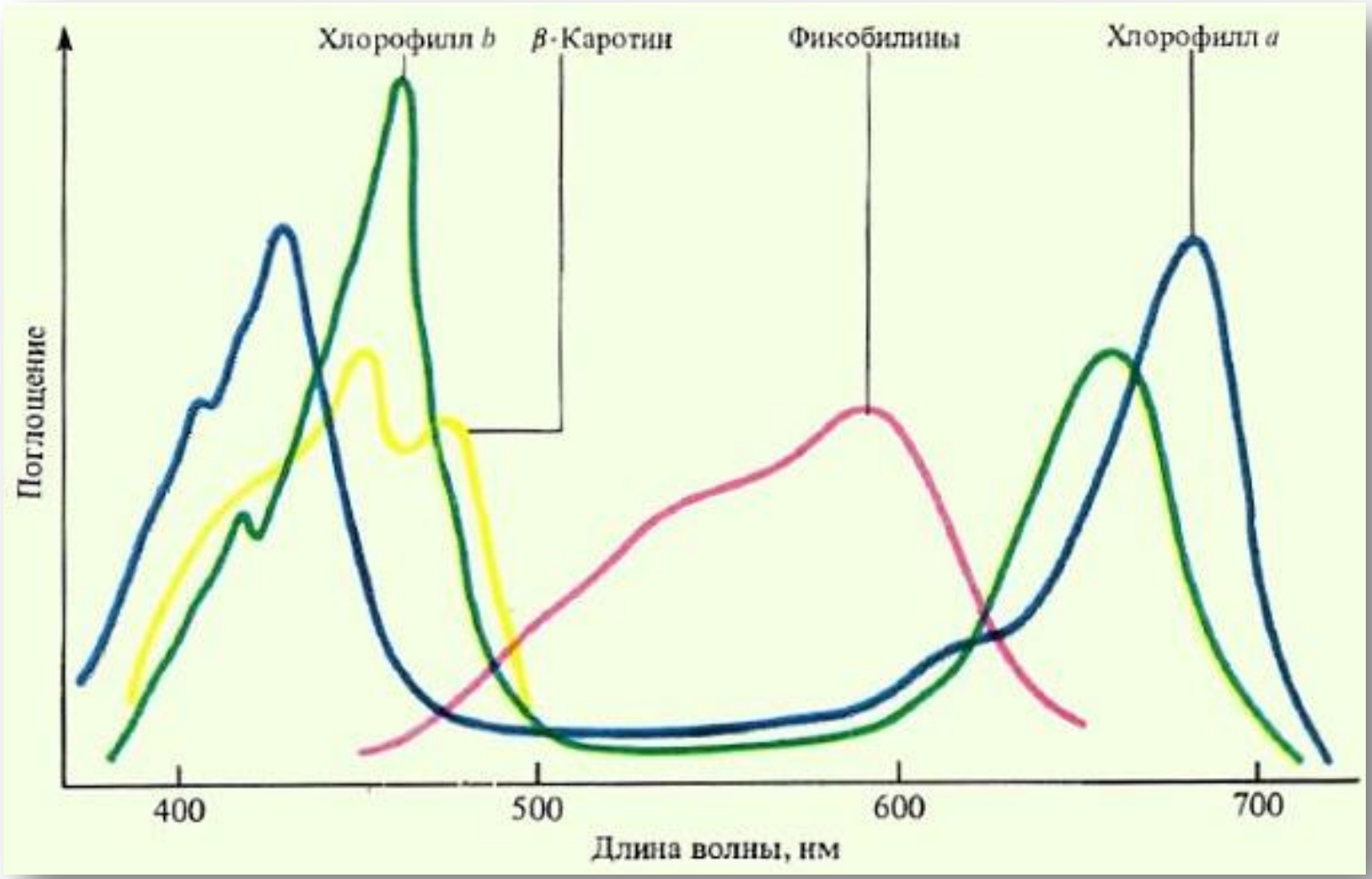
Фикоэритрины



Фикоэритробилин

Энергия, поглощенная вспомогательными пигментами (хлорофилл b и c, каротиноиды и фикобилины), переносится на хлорофилл a.

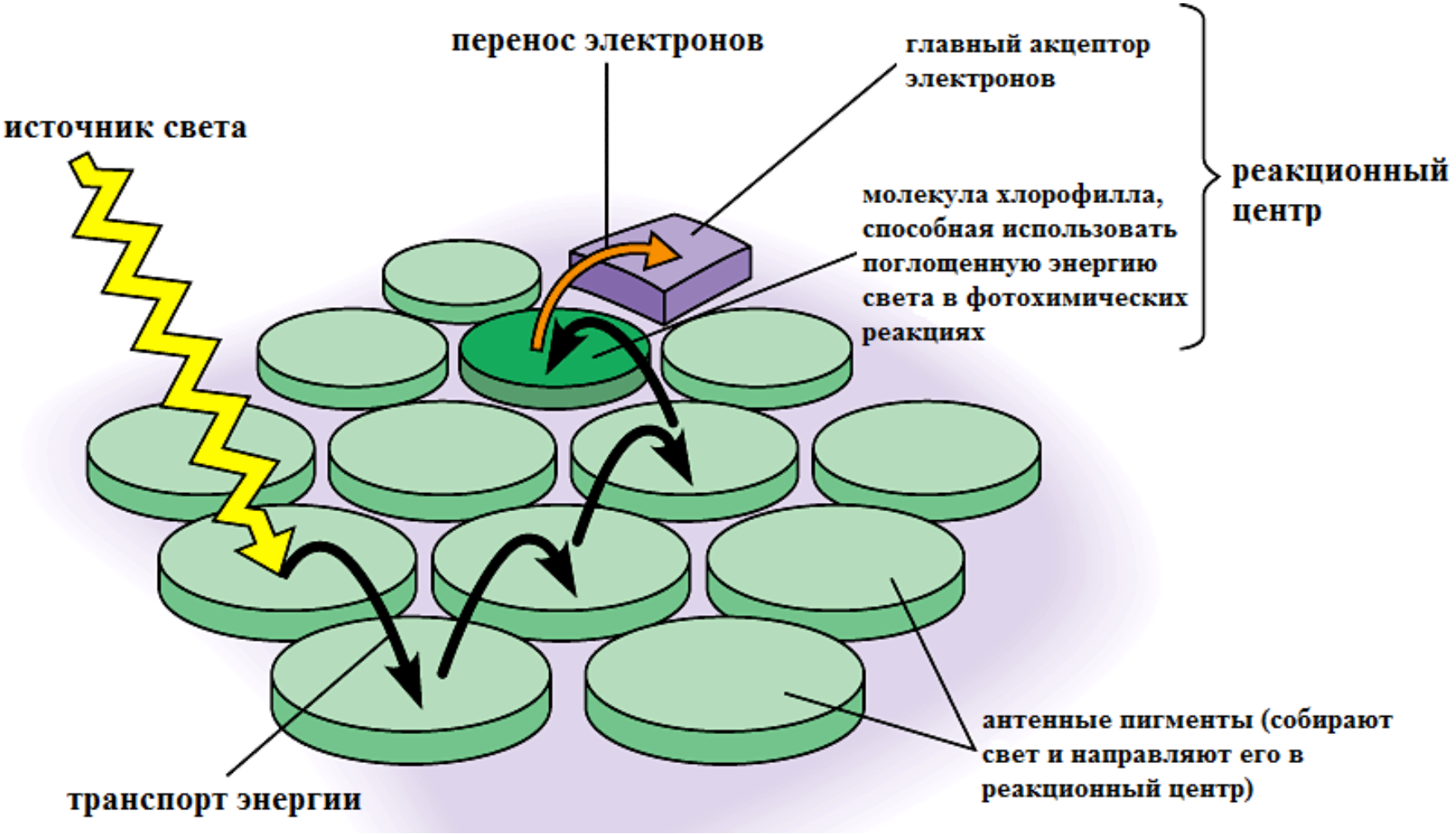
ЗАМЕНИТЬ ЕГО ОНИ НЕ МОГУТ!



Спектр поглощения пигментов пластид

ФОТОСИСТЕМЫ

ФОТОСИСТЕМА – это совокупность фотосинтетических пигментов (около 250 – 400 молекул), погруженных в мембраны тилакоидов и представляющие собой функциональные единицы.



Строение фотосистемы

ТИПЫ ФОТОСИСТЕМ

ФОТОСИСТЕМА I

Реакционный центр образован **специфической молекулой хлорофилл а**

P_{700}

может функционировать отдельно!

P_{700}

пигмент — оптимум поглощения света, нм

ФОТОСИСТЕМА II

Реакционный центр образован **специфической молекулой хлорофилл а**

P_{680}



Внутренняя поверхность тилакоида.
Препарат получен методом замораживания-скалывания.
Видны погруженные в мембраны частицы, которые являются структурными единицами фотосистем.

ЭТАПЫ ФОТОСИНТЕЗА

СУЩЕСТВУЕТ ДВА ГЛАВНЫХ ТИПА ФОТОСИНТЕЗА

АНАЭРОБНЫЙ ФОТОСИНТЕЗ	АЭРОБНЫЙ ФОТОСИНТЕЗ
Характерен для фотосинтезирующих бактерий (подцарство Настоящие бактерии). Фотосинтезирующим пигментом у них является бактериохлорофилл. **Кислород не выделяется.**	Характерен для всех оксифотобактерий и зеленых растений. Фотосинтез в растениях осуществляется в хлоропластах содержащих хлорофилл. **Кислород выделяется.**

ФАЗЫ ФОТОСИНТЕЗА

СВЕТОВАЯ ФАЗА ФОТОФИЗИЧЕСКИЙ ЭТАП	СВЕТОВАЯ ФАЗА ФОТОХИМИЧЕСКИЙ ЭТАП	ТЕМНОВАЯ ФАЗА цикл КАЛЬВИНА
Поглощение квантов света пигментами, идет возбуждение электронов в этих молекулах и передача возбуждения от одной молекулы к другой.	Преобразование энергии света в энергию химических связей АТФ и НАДФ·H_2. Идет в фотосинтетических мембранах.	Идет за счет энергии, которая образовалась в световой фазе. Суть процесса: включение углекислого газа в образование органических веществ.

Световой процесс происходит в тилакоидах хлоропластов, темновой – в строме, т.е. эти процессы пространственно разобщены.

СВЕТОВАЯ ФАЗА ФОТОСИНТЕЗА



Арнон Даниэль Израиль
(1910 — 1994)

американский биохимик и физиолог растений

В 1958 году Арнон и его сотрудники, изучавшие световую фазу фотосинтеза, установили, что источником энергии при фотосинтезе является свет.

На свету в хлорофилле происходит синтез АТФ из АДФ путем присоединения остатка фосфорной кислоты, поэтому данный процесс назвали **фотофосфорилированием.** Оно сопряжено с переносом электронов в мембранах.

Роль световых реакций:

1. **Синтез АТФ – фотофосфорилирование;**
2. **Синтез НАДФ·H_2**

ПУТЬ ПЕРЕНОСА ЭЛЕКТРОНОВ НАЗЫВАЕТСЯ Z-схемой

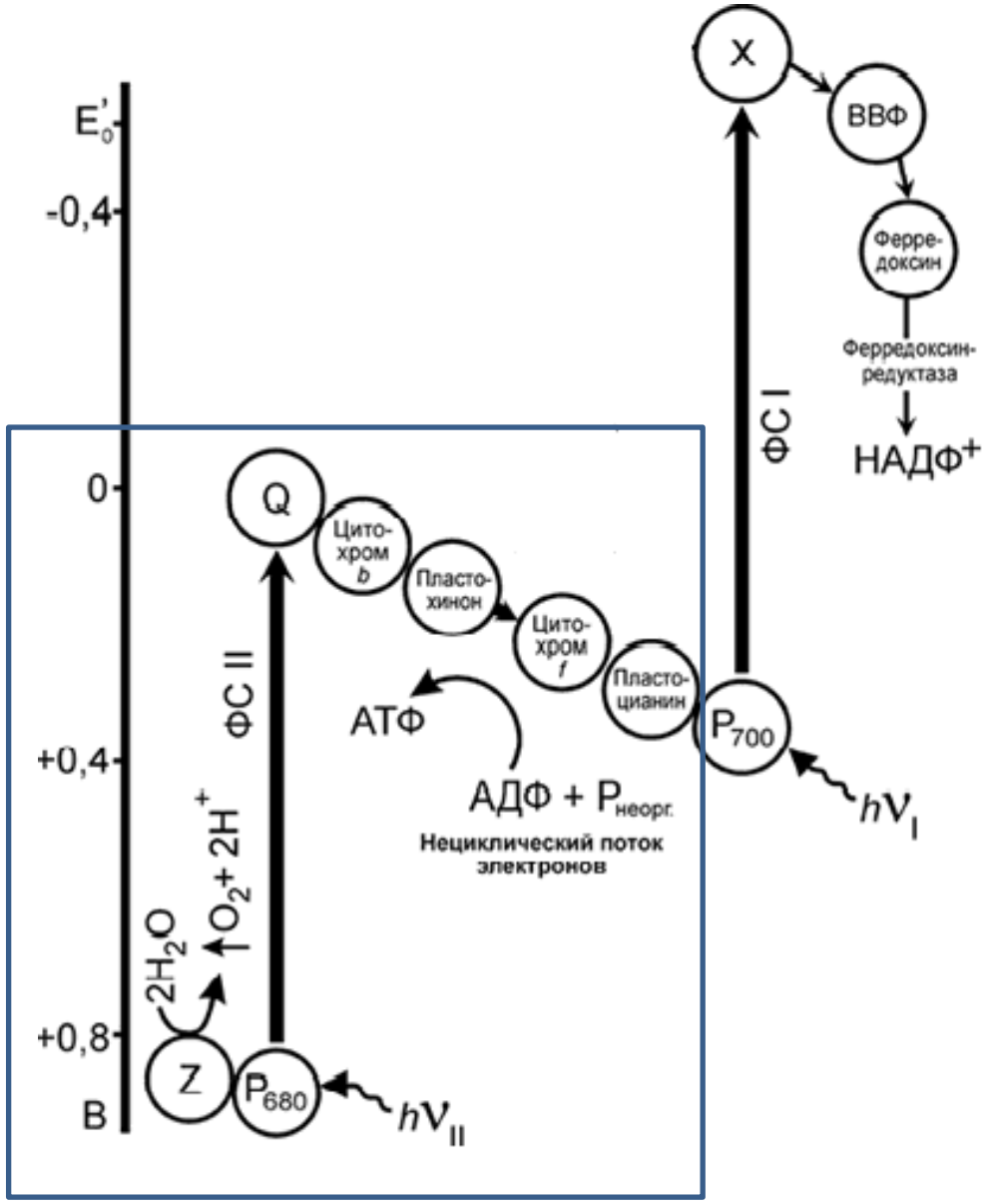
1) Поглощение квантов света.

● Квант света попадает на ФС II и приводит к возбуждению пигментов – это возбуждение передается от одной молекулы антенного пигмента к другой вплоть до реакционного центра.

● Электрон, поглотив фотон, отрывается от молекулы хлорофилла и переходит на более высокий энергетический уровень присоединяясь к молекулам-переносчикам.

● Затем он двигается по электроннотранспортной цепи переходя от одного переносчика к другому (от пластохинона к пластоцианину) постепенно растрачивая энергию.

● Часть этой энергии растрачивается на синтез АТФ.



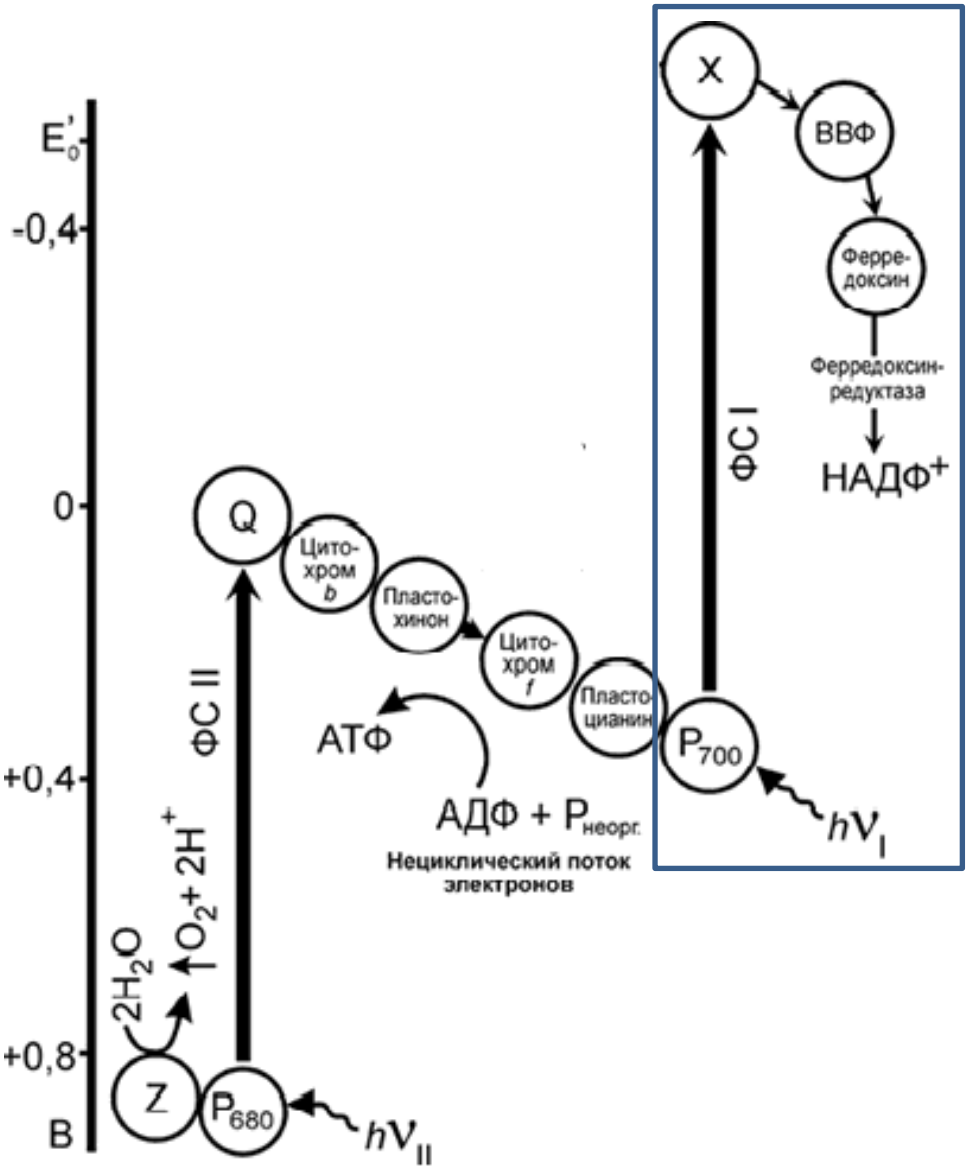
ПУТЬ ПЕРЕНОСА ЭЛЕКТРОНОВ НАЗЫВАЕТСЯ Z-схемой

2) Нециклическое фотофосфорилирование.

● Растратив энергию электрон достигает ФС I.

● Электрон опять поглощает фотон и снова поднимается еще на более высокий энергетический уровень.

● Проходит через несколько переносчиков (ферредоксин) и передается конечному акцептору цепи НАДФ$^+$, который расположен на внешней стороне мембраны тилакоида.



3) Фоторазложение или **фотолиз воды**.

● Поглотив фотон электроны отрываются от молекул хлорофилла реакционного центра ФС II и через ФС I переходят к НАДФ+.

Пока на место ушедшего электрона в ФС II не встанет другой, она не сможет функционировать.

● Место ушедших электронов занимают электроны воды, которая находится во внутреннем пространстве тилакоида (люмене).
При этом происходит **светозависимое разложение воды** или **фотолиз**:

$$H_2O \rightarrow 2\,H^+ + 2e + \tfrac{1}{2}\,O_2$$

При фотолизе вода распадается на протоны, электроны и кислород. Процесс происходит с участием ферментов локализованных на внутренней мембране тилакоидов.

● Образовавшийся кислород выделяется в окружающую среду. Протоны накапливаются во внутреннем пространстве тилакоидов, образуя резервуар протонов.

Таки образом при нециклическом потоке электронов от ФС II к $НАДФ^+$ в конечном счете транспортируются электроны воды.

ПРОЦЕСС ХЕМИОСМОСА

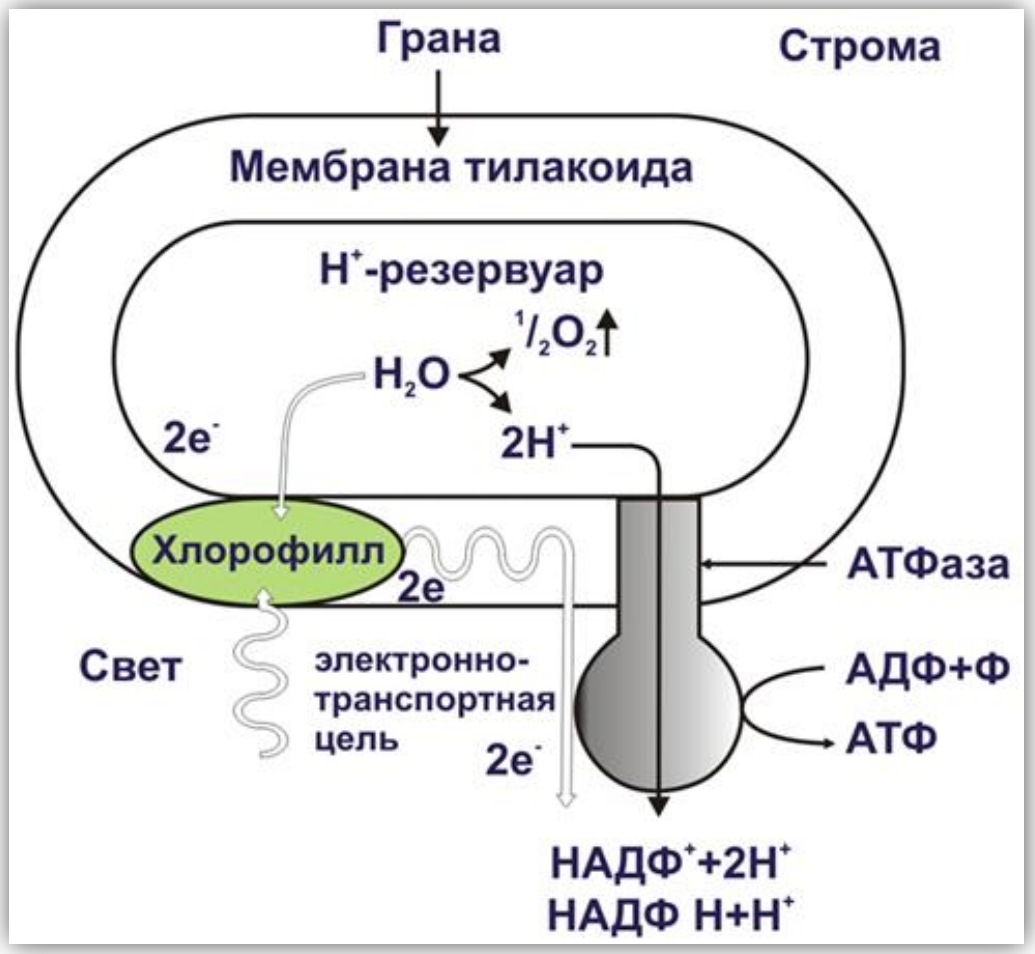
● Свет, попадая на молекулы хлорофилла, приводит их в возбужденное состояние. В результате этого электроны сходят со своих орбит и переносятся с помощью переносчиков за пределы мембраны тилакоида, где накапливаются, создавая отрицательно заряженное электрическое поле.

● Протоны, образовавшиеся при фотолизе, накапливаются внутри, образуя положительно заряженное электрическое поле.

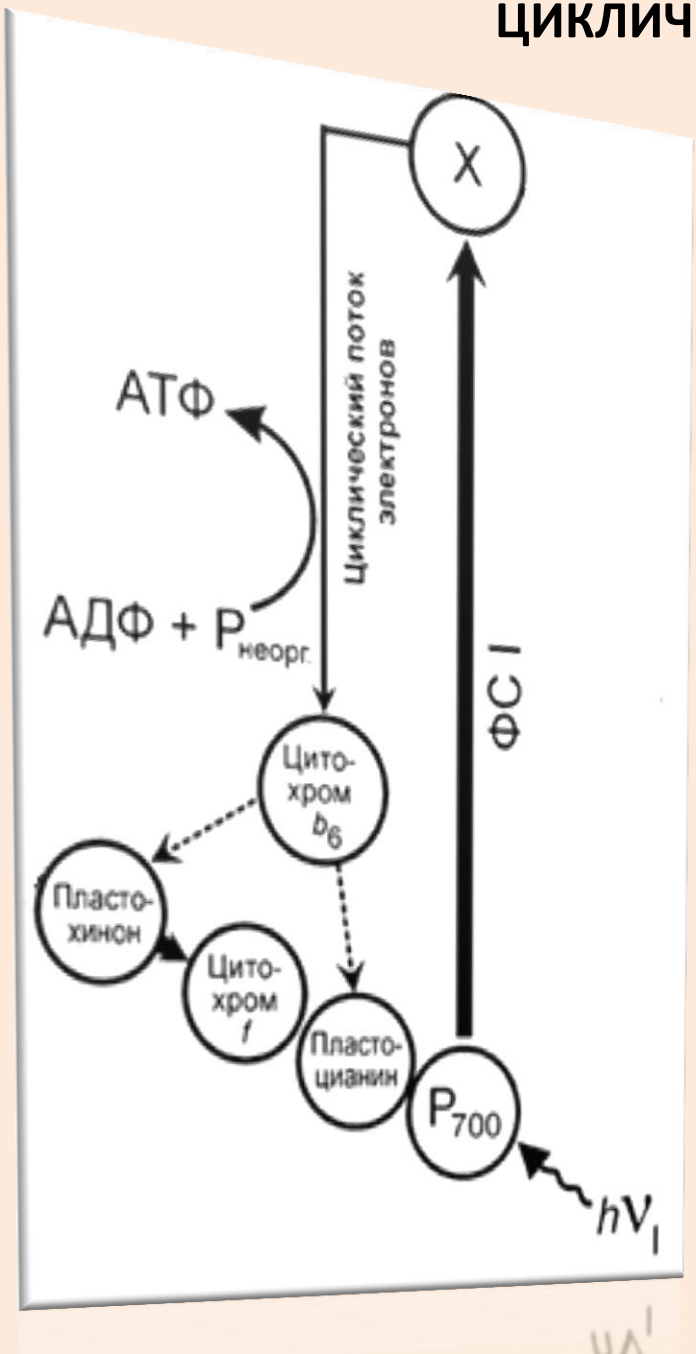
● Разность потенциалов по обе стороны мембраны растет. При достижении критической разности потенциалов, протоны выходят в строму по протонному каналу. С каналами связаны ферменты АТФ-синтетазы, которые используют энергию протонов на синтез АТФ.

На каждые три протона, которые проходят через канал, синтезируется одна молекула АТФ.

● Протоны, вышедшие на поверхность мембраны тилакоида, соединяются с электронами, образуя атомарный водород, который идет на восстановление переносчика НАДФ$^+$.



ЦИКЛИЧЕСКИЙ ПОТОК ЭЛЕКТРОНОВ



ФС I может работать независимо от ФСII.

- Под действием света, электрон выбивается из молекулы хлорофилла реакционного центра ФС I, передается к тому же акцептору, что и при нециклическом потоке.

- Электрон идет далее по обходному пути возвращается на тоже место в ФС I.

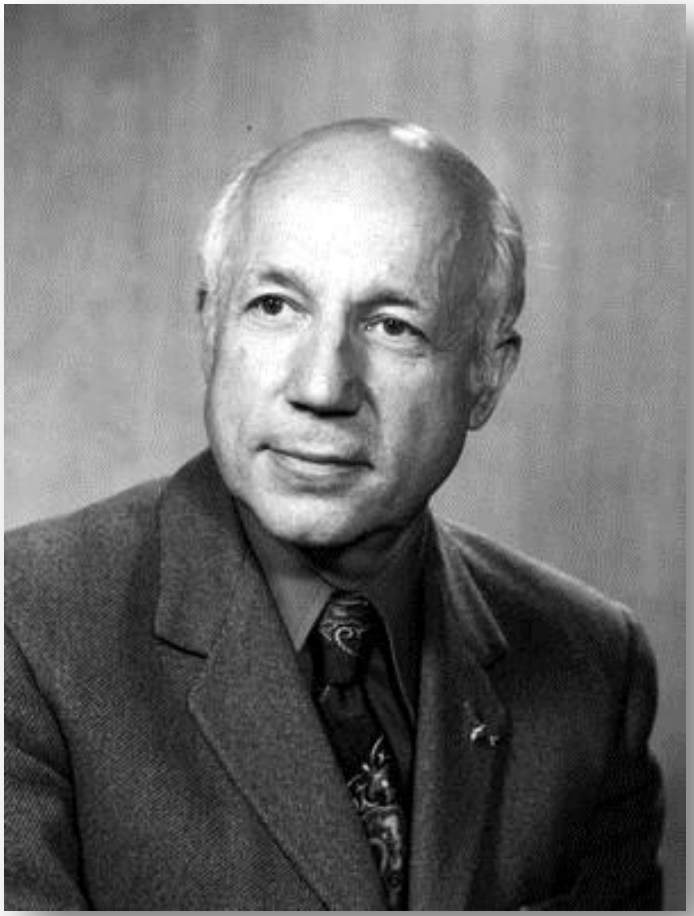
Поглощенная электроном энергия используется на синтез АТФ.

Этот путь используется тогда, когда в клетке избыток НАДФ.H_2, но требуется дополнительная АТФ.

СРАВНЕНИЕ ЦИКЛИЧЕСКОГО И НЕЦИКЛИЧЕСКОГО ФОТОФОСФОРИЛИРОВАНИЯ

ПРОЦЕСС	НЕЦИКЛИЧЕСКОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ	ЦИКЛИЧЕСКОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ
Путь электронов	Нециклический	Циклический
Первый донор (источник) электронов	Вода	Фотосистема I (P_{700})
Последний акцептор (место назначения) электронов	$НАДФ^+$	Фотосистема I (P_{700})
Продукты	**Основные:** АТФ, $НАДФ \cdot H_2$ **Побочные:** O_2	**Основные:** АТФ
Участвующие фотосистемы	I и II	I

ТЕМНОВАЯ ФАЗА ФОТОСИНТЕЗА



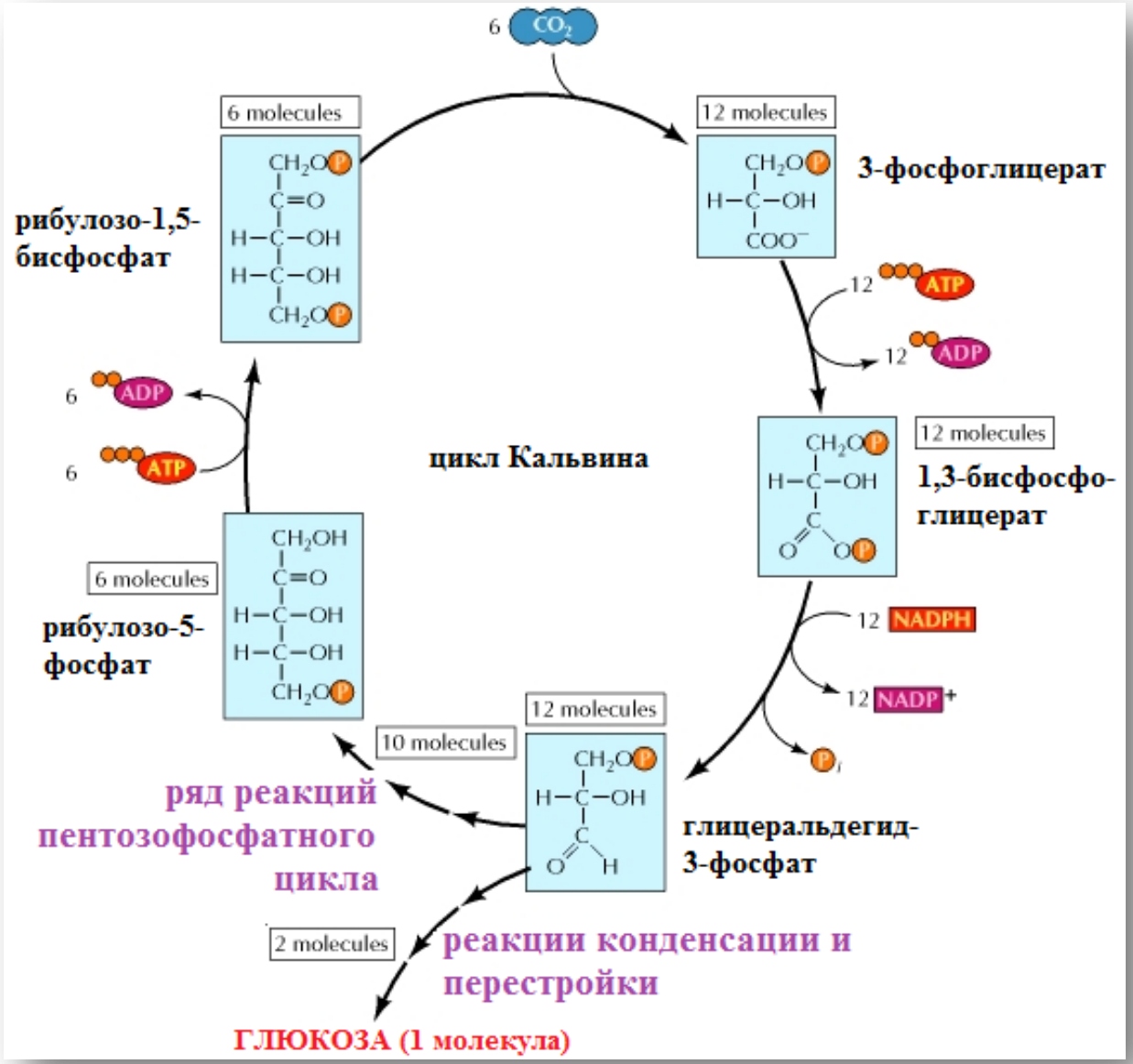
Мелвин Эллис Кальвин
(1911 - 1997)
американский биохимик, член Национальной академии наук.



В 1961 г. награжден Нобелевской премией за открытие циклического процесса, в ходе которого происходит синтез глюкозы (цикл Кальвина).
В 1978 г. награжден медалью Пристли.

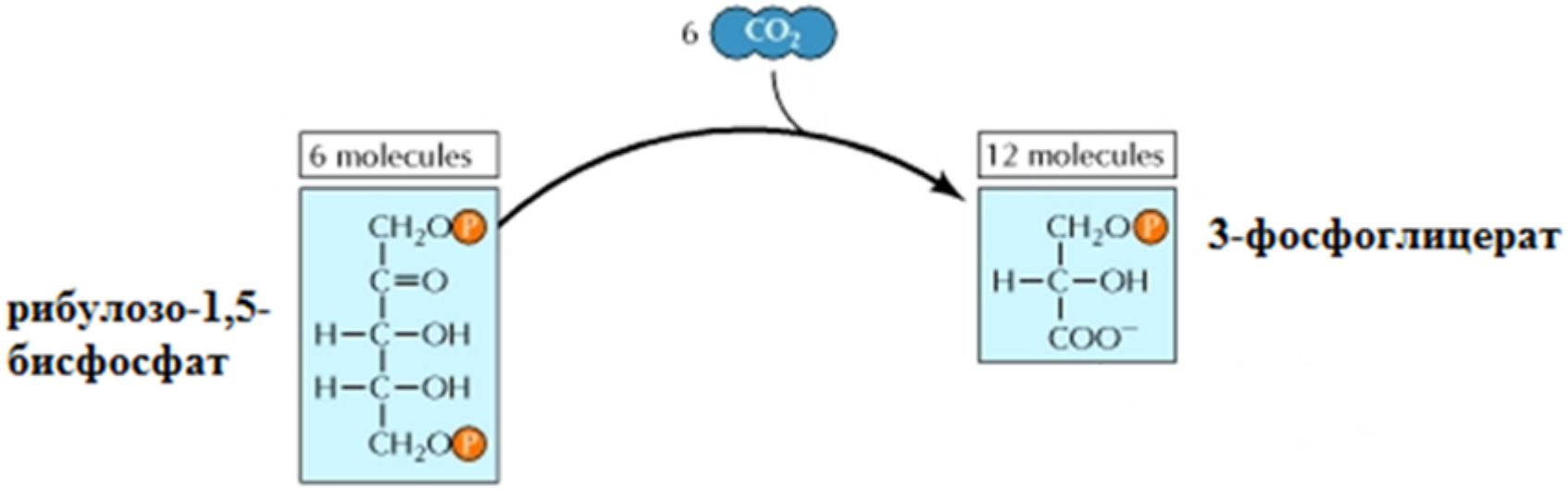
ЦИКЛ КАЛЬВИНА

- Другое название цикла Кальвина – C_3–путь.
- Исходное и конечное соединений цикла – рибулозо-1,5-бисфосфат (C_5-сахар с двумя фосфатными группами).
- Для образования глюкозы используются: CO_2, протоны и электроны от НАДФ·H_2, энергия АТФ и НАДФ·H_2
- Каждая реакция цикла Кальвина осуществляется своим ферментом.
- Для образования одной молекулы глюкозы необходимо 6 оборотов цикла и требуется 12НАДФ·H_2 и 18 АТФ



$6CO_2 + 12НАДФ·H_2 + 18АТФ \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 12НАДФ + 18\ АДФ + 18\ Ф + 6H_2O$

ФАЗА КАРБОКСИЛИРОВАНИЯ



● CO_2 входит в цикл Кальвина и фиксируется на молекуле рибулозо-1,5-бисфосфата.

● Образуемое при этом соединение расщепляется на две молекулы 3-фосфоглицерата (за шесть циклов образуется 12 молекул).

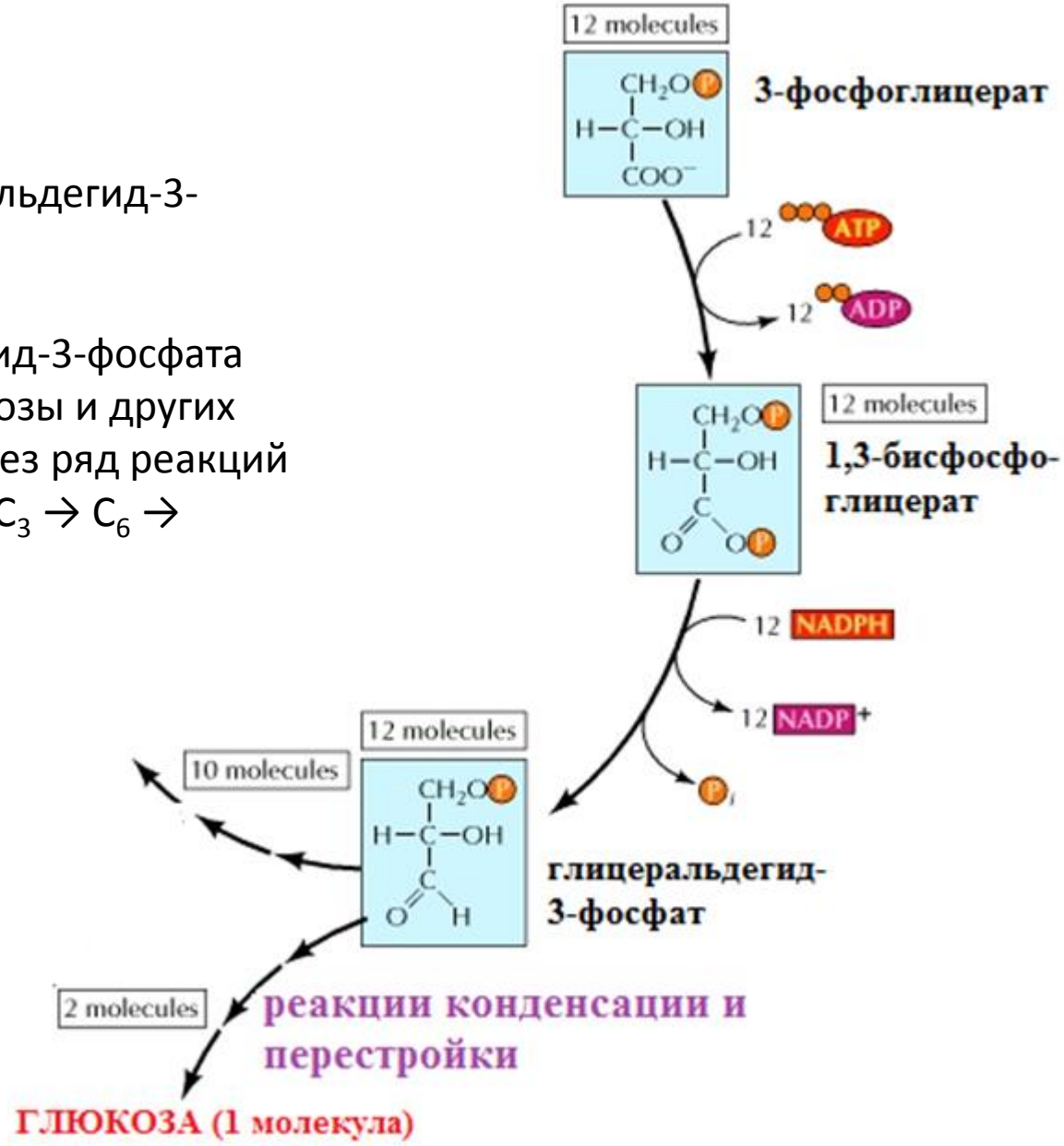
● Эти ключевые реакции катализируются ферментом – **рибулозобисфосфаткарбоксилазой** (самый распространенный белок в мире!).

ФАЗА ВОССТАНОВЛЕНИЯ

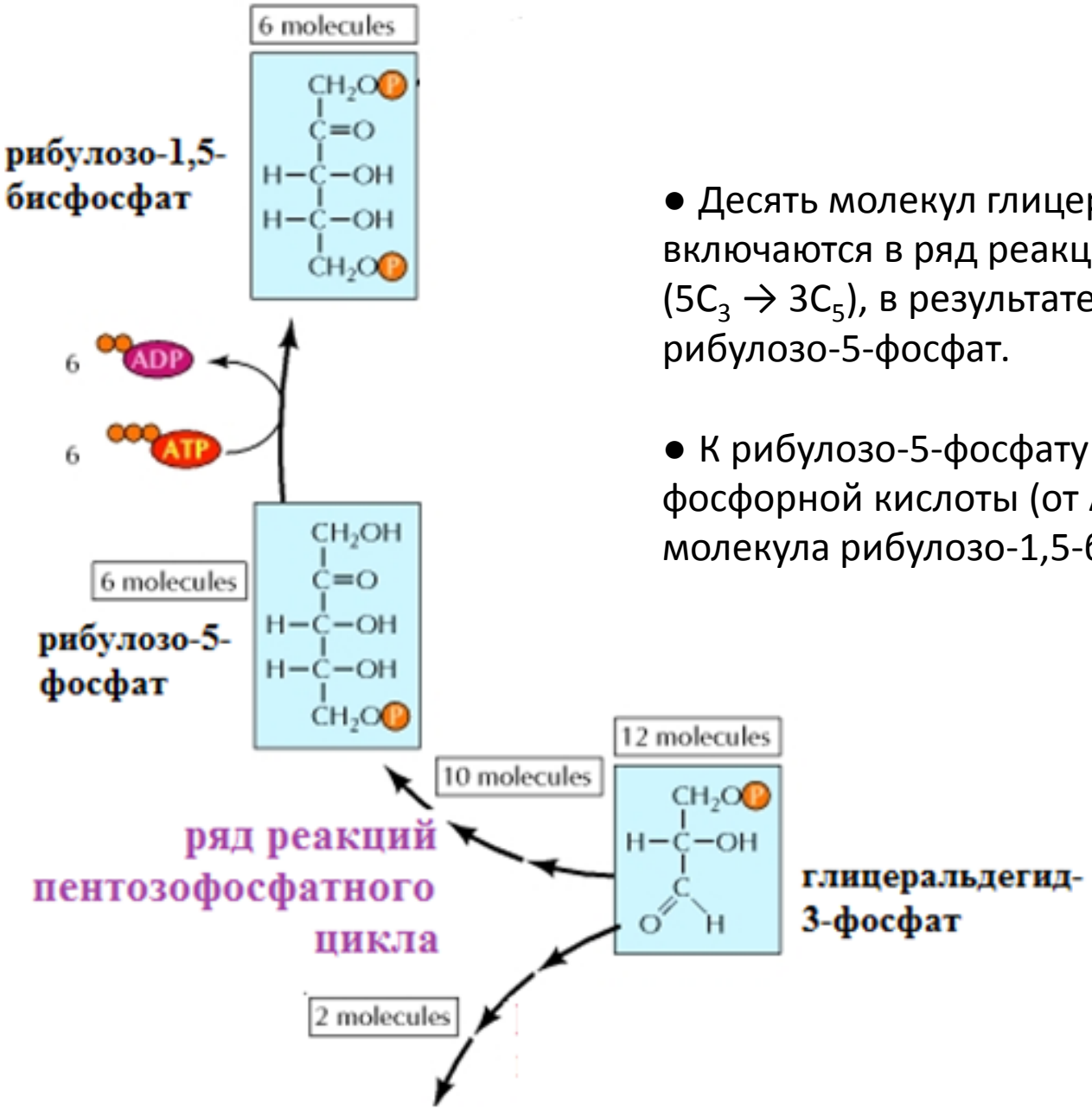
● молекулы 3-фосфоглицерата восстанавливаются до глицеральдегид-3-фосфата.

● Две молекулы глицеральдегид-3-фосфата используется для синтеза глюкозы и других органических соединений (через ряд реакций конденсации и перестройки: $2C_3 \rightarrow C_6 \rightarrow C_6H_{12}O_6$).

● Глюкоза в дальнейшем может быть использована как на синтез сложных углеводов (целлюлозы, крахмала), так и на образование белков и липидов.



ФАЗА РЕГЕНЕРАЦИИ



● Десять молекул глицеральдегид-3-фосфата включаются в ряд реакций пентозного цикла ($5C_3 \rightarrow 3C_5$), в результате которого образуется рибулозо-5-фосфат.

● К рибулозо-5-фосфату присоединяется остаток фосфорной кислоты (от АТФ) и образуется молекула рибулозо-1,5-бисфосфата

ДРУГОЙ ПУТЬ ФИКСАЦИИ УГЛЕРОДА В ТЕМНОВОЙ ФАЗЕ

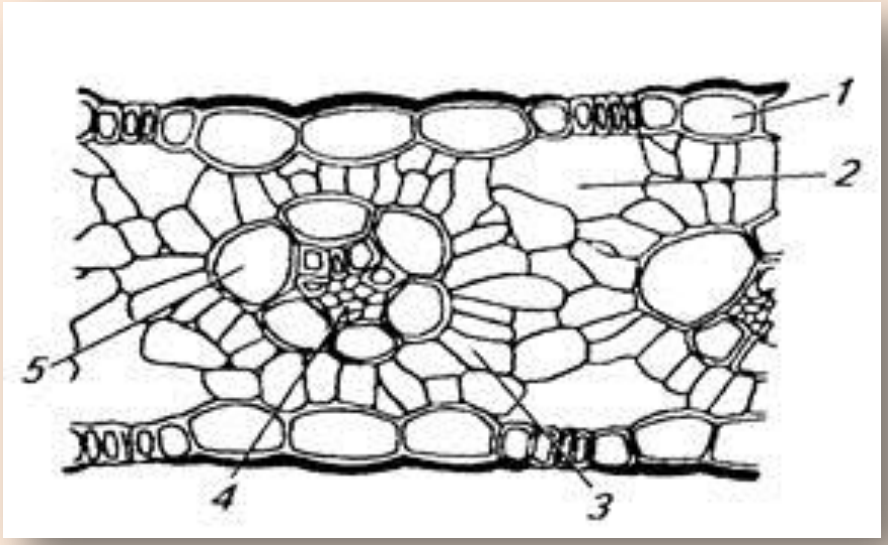
Карпилов Юрий Самойлович
(1931-1977)

Д.б.н. (1973 г.) и профессор (1977 г.), советский физиолог растений. Первый открыл C_4-путь фотосинтеза растений (1960 г.).

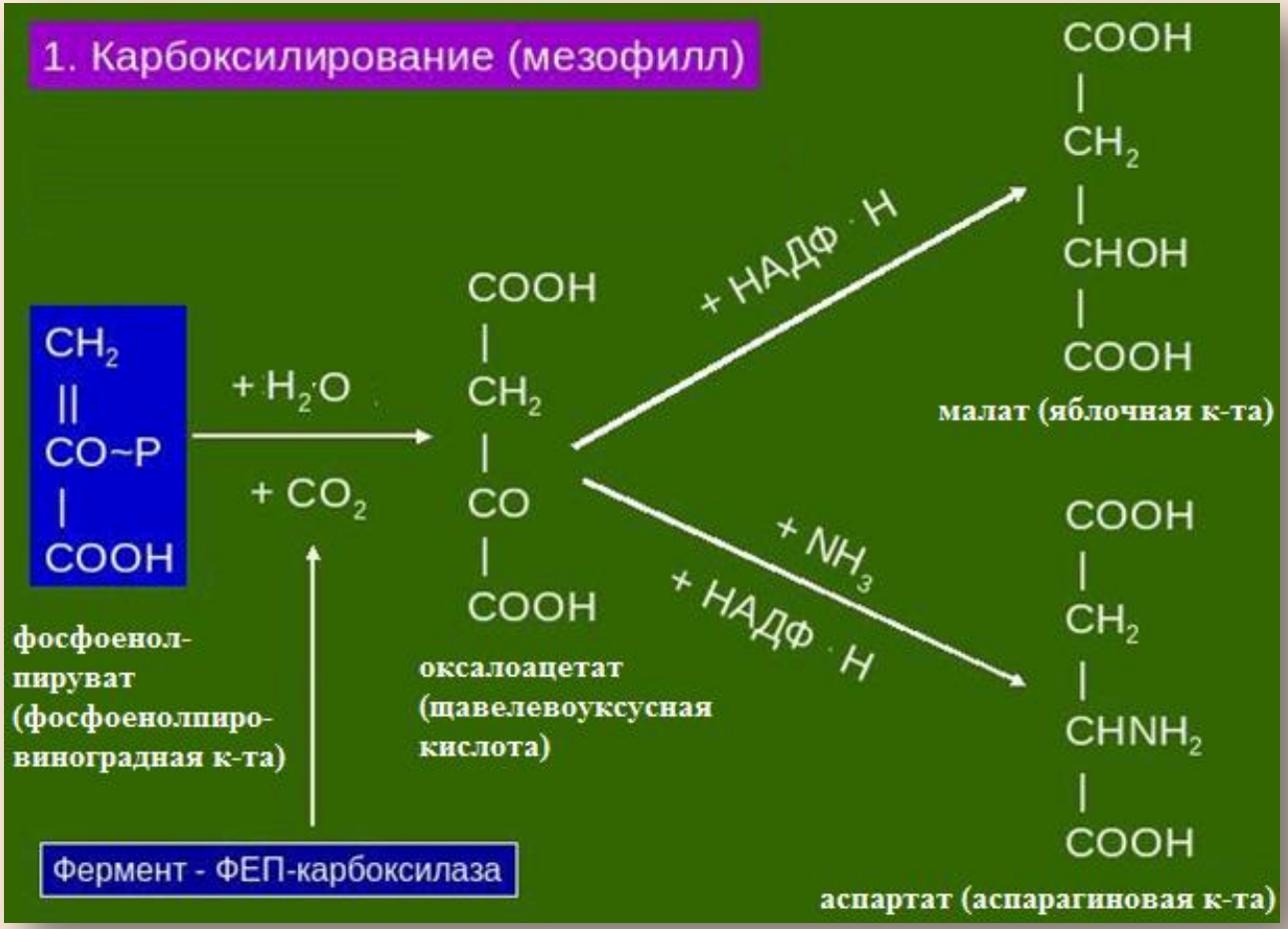
М. Хетч и К. Слэк – австралийские исследователи.

Показали, что C_4-растения значительно эффективнее, чем C_3-растения, поглощают CO_2 (1966 г.).

Путь Хетча—Слэка (C_4-путь фотосинтеза) предназначен для транспортировки CO_2 и водорода из клеток мезофилла в клетки обкладки проводящих пучков. Из клеток обкладки проводящих пучков CO_2 высвобождается и поступает в обычный C_3-путь фотосинтетических превращений.



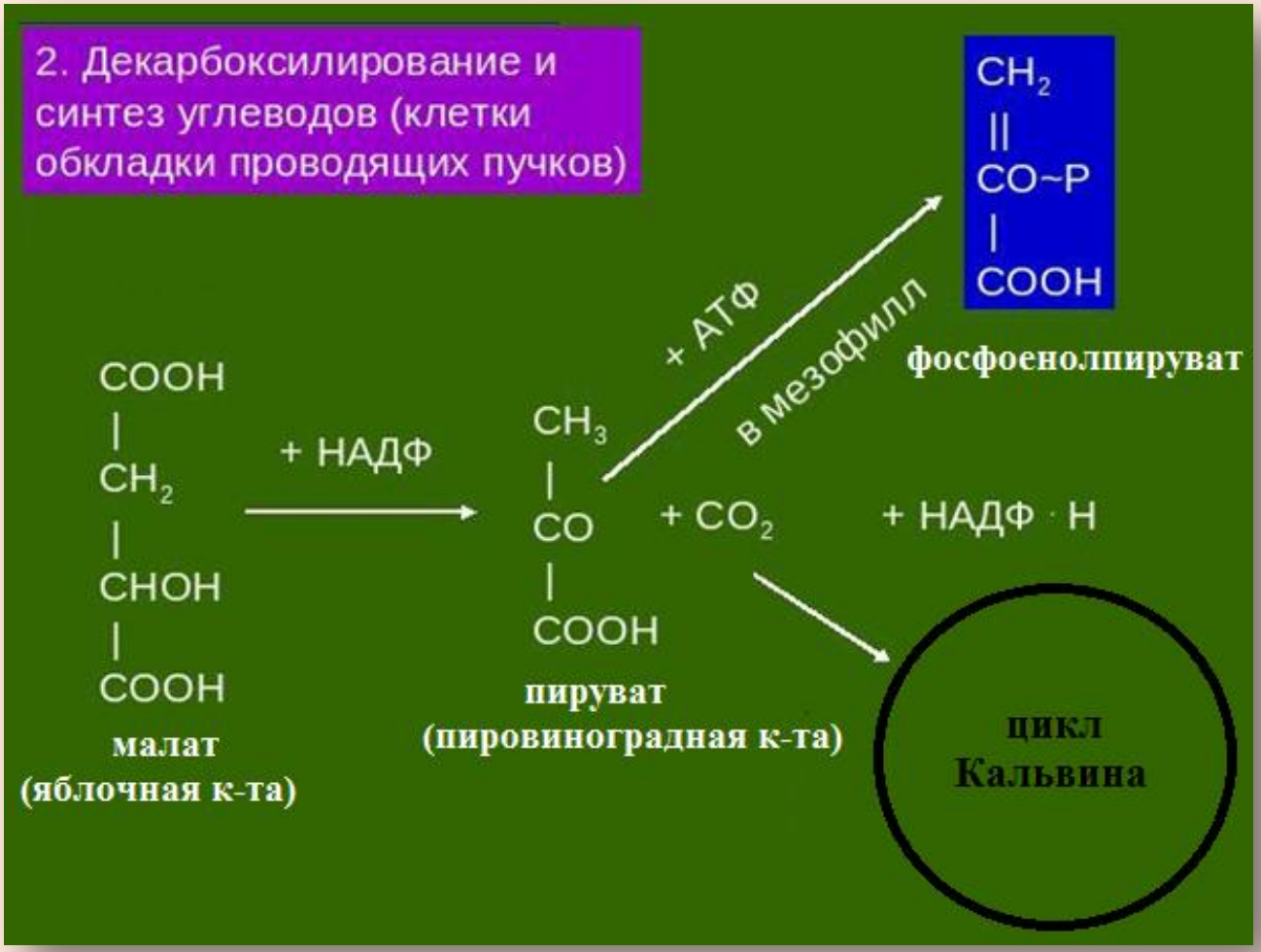
1 – эпидермис
2 – межклетник
3 – клетки мезофилла
4 – проводящий пучок
5 – клетки обкладки проводящего пучка



● В клетках мезофилла по преимуществу происходит нециклическое фосфорилирование и образуется НАДФ·H_2

● В клетках мезофилла с мелкими хлоропластами происходит реакция карбоксилирования фосфоенолпирувата (реакция катализируется ферментом ФЕП-карбоксилазой) с образованием оксалоацетата.

● Оксалоацетат преобразуется в яблочную кислоту (малат) или аспарагиновую кислоту (аспартат): восстановление до малата происходит в присутствии НАДФ·Н, а для образования аспартата необходимо наличие NH_3.



● Яблочная (или аспарагиновая) кислота, передвигается в клетки обкладки.

● В клетках обкладки яблочная кислота декарбоксилируется до пирувата и $C0_2$(реакция катализируется ферментом - малатдегидрогеназой).

● $C0_2$ поступает в хлоропласты клеток обкладки и включается в цикл Кальвина – присоединяется к рибулозо-1,5-бисфосфату.

● Пируват возвращается в клетки мезофилла и превращается в первичный акцептор $C0_2$ - фосфоенолпируват.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА C_3- и C_4-РАСТЕНИЙ



просо



пшеница



амарант (щирица)



картофель

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА C_3- и C_4-растений

ПРИЗНАКИ	C_3-РАСТЕНИЯ	C_4-РАСТЕНИЯ
1) Происхождение и основное местообитание	умеренная зона	тропическая и субтропическая зоны
2) Особенности строения мезофилла	дифференцирован на столбчатую и губчатую ткани	дифференцирован на основной мезофилл и клетки обкладки сосудистого пучка
3) Особенности строения хлоропластов	одинаковые с хорошо развитыми тилакоидами гран и тилакоидами стромы (гранальные хлоропласты)	Два типа: 1 – мелкие, гранальные (в клетках мезофилла); 2 – более крупные, имеющие только тилакоиды стромы – агранальные хлоропласты (в клетках обкладки сосудистого пучка)
4) Первичный продукт фотосинтеза	3-фосфоглицерат (C_3-соединение)	оксалоацетат (C_4-соединение)
5) Первичные акцептор CO_2	рибулозо-1,5-бисфосфат	фосфоенолпируват (фосфоенолпировиноград-ная кислота)

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА C_3- и C_4-растений

(продолжение таблицы)

ПРИЗНАКИ	C_3-РАСТЕНИЯ	C_4-РАСТЕНИЯ
6) Ключевой фермент	рибулозобисфосфат-карбоксилаза (РБФ-карбоксилаза)	фосфоенолпируват-карбоксилаза (ФЕП-карбоксилаза)
7) CO_2 – компенсационный пункт – это концентрация CO_2, при которой его поглощение в процессе фотосинтеза уравновешено выделением CO_2 в ходе дыхания (темнового и светового)	0,003 – 0,01 %	0 – 0,0005 %
8) Световое насыщение фотосинтеза	при средней освещенности	не достигается даже при полном солнечном свете
9) Фотодыхание – это процесс, в ходе которого на свету потребляется O_2 и выделяется CO_2 (не сопровождается окислительным фосфорилированием и не дает АТФ)	Есть (при нормальных атмосферных условиях до 50% углерода, ассимилированного при фотосинтезе, может реокисляться до CO_2 в процессе фотодыхания)	практически отсутствует

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА C_3- и C_4-растений

(продолжение таблицы)

ПРИЗНАКИ	C_3-РАСТЕНИЯ	C_4-РАСТЕНИЯ
10) Отток ассимилятов	медленный	быстрый
11) Продуктивность	средняя (20 – 30 т/га)	высокая (80 т/га)
12) Эффект повышения температуры с 25^0C до 35^0C	интенсивность не изменяется или понижается	интенсивность увеличивается на 50% при температуре 35^0C
13) Потеря H_2O на 1 г произведенного сухого вещества	около 450 – 950 г	около 250 – 350 г
14) фиксация CO_2	происходит однажды	Происходит дважды (в клетках мезофилла; в клетках обкладки проводящего пучка)
15) Примеры растений	картофель, табак, пшеница, рожь, овес, рис, сахарная свекла, бобы	кукуруза, сорго, просо, сахарный тростник, амарант, кактус, толстянка

ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ ФОТОСИНТЕЗА

Из всех факторов одновременно влияющих на процесс фотосинтеза ***лимитирующим*** *будет тот, который ближе к минимальному уровню. Разные факторы могут быть лимитными, но один из них главный.*

Ф.Ф. Блэкман (1905 год)

Скорость темновых реакций зависит от световых реакций, так как для темновых фаз фотосинтеза нужны НАДФ·H_2 и АТФ.

1. СВЕТ

При низкой освещенности скорость фотосинтеза прямопропорциональна интенсивности света.

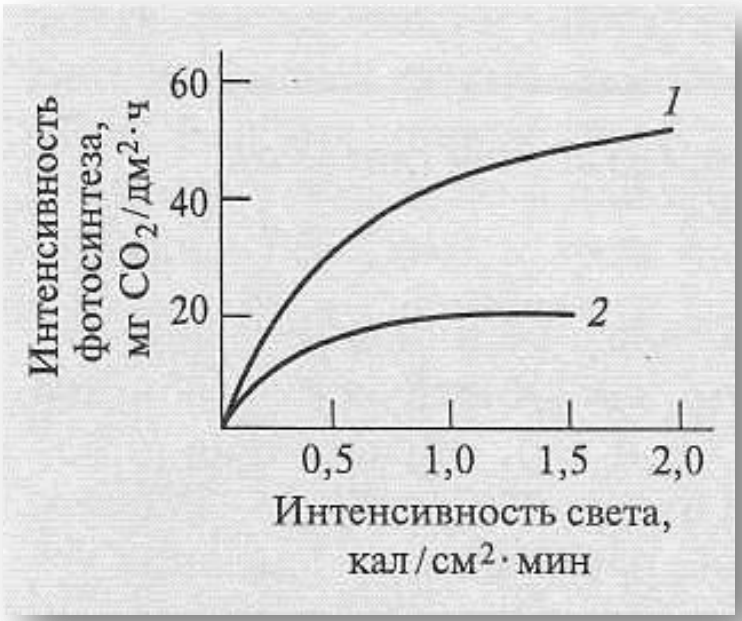
При большой интенсивности света происходит обесцвечивание хлорофилла и фотосинтез замедляется.







В таких условиях в природе растения обычно защищены (толстая кутикула, опушенные листья, чешуйки).



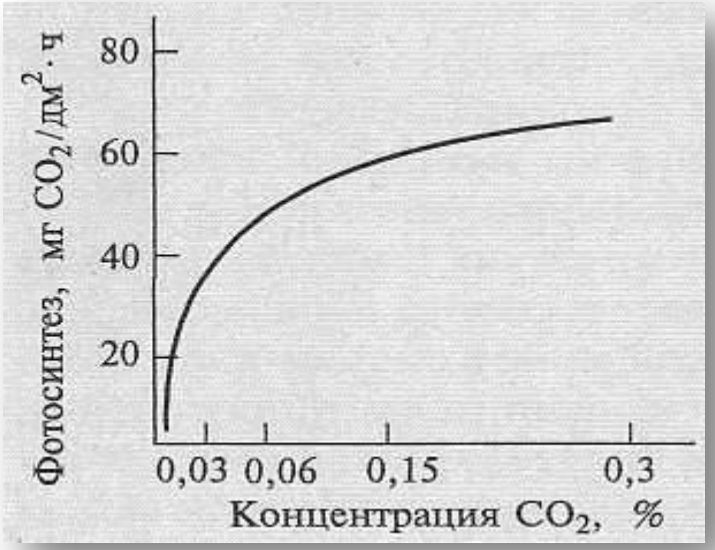
Световые кривые фотосинтеза C_4-(1) и C_3-растений *(2)* (по А.А. Ничипоровичу, 1973)

По мере увеличения интенсивности света нарастание фотосинтеза становится все менее выраженным, и, наконец, при достижении определенного уровня освещенности наступает насыщение фотосинтетической активности листа (плато световой кривой фотосинтеза).

2. УГЛЕКИСЛЫЙ ГАЗ

Увеличение концентрации CO_2 приводит к быстрому увеличению интенсивности фотосинтеза.

Концентрация CO_2 варьирует в атмосфере в пределах от 0,03–0,04%, но если повысить ее, то можно увеличить скорость фотосинтеза.



Кривая зависимости фотосинтеза от концентрации CO_2



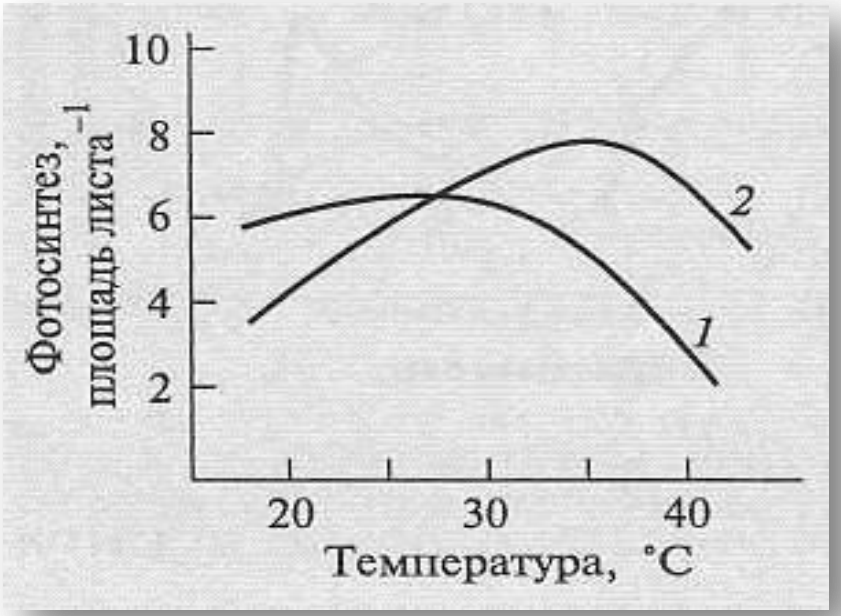
При концентрации CO_2 0,06 — 0,15 % у большинства растений достигается насыщение фотосинтеза.

Некоторые тепличные культуры сейчас выращиваются при повышенном содержании CO_2.

3. ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ФАКТОР

Темновые и некоторые световые реакции фотосинтеза контролируются ферментами, а их действие зависит от температуры.

Для большинства C_3-растений умеренной климатической зоны оптимальная для фотосинтеза температура находится в интервале 20 — 25 °С. У растений с C_4-путем фотосинтеза и САМ-фотосинтезом температурный оптимум приходится на 30 — 35 °С. При дальнейшем повышении температуры фиксация CO_2 уменьшается вследствие снижения тургора в листьях и закрывания устьиц.



Зависимость фотосинтеза от температуры у C_3- *(1)* и C_4-растений *(2)*

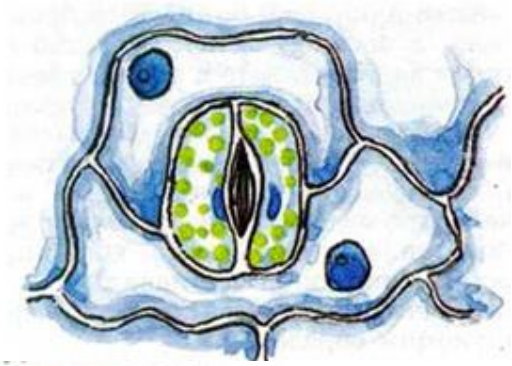
В растениях **наибольшую термозависимость** проявляют реакции углеродных циклов, также чувствительны к температуре транспорт электронов и синтез АТФ.

Первичные реакции фотосинтеза, связанные с поглощением света, миграцией энергии возбуждения в реакционные центры и разделением зарядов в реакционных центрах, от температуры практически не зависят.

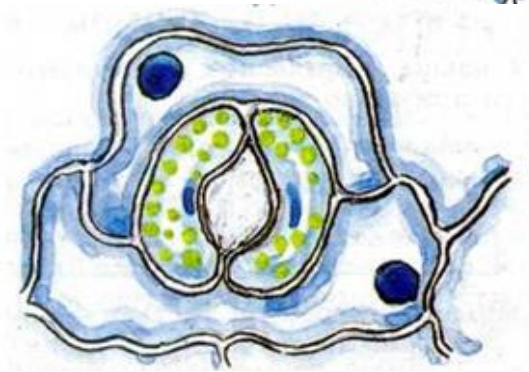
4. ВОДА

Недостаток воды влияет на многие процессы в клетках.

При увядании устьица растений закрываются, а это мешает свободному доступу CO_2 для фотосинтеза.



- Закрытое устьице



- Открытое устьице



Даже временное увядание приводит к серьезным потерям урожая.

5. КИСЛОРОД

Высокая концентрация кислорода в атмосфере (21%) ингибирует фотосинтез.

Кислород конкурирует с углекислым газом за активный центр фермента, участвующего в фиксации CO_2, что снижает скорость фотосинтеза.

6. КОНЦЕНТРАЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА

Количество хлорофилла может уменьшаться при заболеваниях мучнистой росой, ржавчиной, вирусными болезнями, недостатком минеральных веществ (ля синтеза хлорофилла нужны Fe, Mg, N и K) и возрастом (при нормальном старении).



Больной хлорозом и здоровый лист

7. ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Газы промышленного происхождения, озон и сернистый газ, даже в малых концентрациях сильно повреждают листья у ряда растений.

Сажа забивает устьица и уменьшает прозрачность листовой эпидермы, что снижает скорость фотосинтеза.