

Учреждение образования «Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

Факультет биологический
Кафедра ботаники и физиологии растений

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой



Н.М. Дайнеко

02 апреля 2020 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета

ФАКУЛЬТЕТА



В.С. Аверин

03 апреля 2020 г.

ЭЛЕКТРОННЫЙ УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС
ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

для специальности (направления специальности)

1-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность)

Составитель:

канд.биол.наук, доцент Храмченкова О.М.

Рассмотрено и утверждено на заседании
кафедры ботаники и физиологии растений
20.03.2020 г. протокол № 8

Рассмотрено и утверждено
на заседании научно-методического совета
15.04.2020г., протокол № 5

РЕЦЕНЗЕНТЫ:

А.А. Дворник, заведующий лабораторией моделирования и минимизации антропогенных рисков ГНУ «Институт радиобиологии НАН Беларуси», кандидат биологических наук;

Кафедра биологии УО «Гомельский государственный медицинский университет».

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

**Содержание учебно-методического комплекса по дисциплине
«Физиология растений с основами микробиологии»
для специальности 1 – 75 01 01 «Лесное хозяйство»**

	Пояснительная записка.....	4
1	Теоретический раздел.....	7
	1.1 Перечень теоретического материала.....	7
	1.2 Материалы для обеспечения самостоятельной учебной работы студентов.....	11
2	Практический раздел.....	14
	2.1 Перечень лабораторных работ.....	14
	2.2 Задания к лабораторным работам.....	16
3	Контроль знаний.....	22
	3.1 Перечень вопросов к экзамену.....	22
	3.2 Критерии оценок по дисциплине.....	26
	3.3 Образцы тестовых заданий по дисциплине.....	30
4	Вспомогательный раздел.....	31
	4.1 Учебная программа дисциплины.....	31
	4.2 Перечень рекомендуемой литературы.....	31

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Электронный учебно-методический комплекс (ЭУМК) по учебной дисциплине государственного компонента цикла специальных дисциплин «Физиология растений» создан в соответствии с требованиями Положения об учебно-методическом комплексе на уровне высшего образования и предназначен для студентов специальности 1-31 01 01-02 Биология. Научно-педагогическая деятельность. Содержание разделов УМК соответствует образовательному стандарту ОСВО 1-31 01 01-2013, типовой учебной программе регистрационный номер А ТД-G.477/тип. от 07.07.2014 г. и учебному плану ГГУ имени Ф.Скорины специальности 1-31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность), регистрационный номер G31-01-16 от 17.06.2016. Главная цель УМК – оказание методической помощи студентам в систематизации учебного материала в процессе подготовки к итоговой аттестации по курсу «Физиология растений».

Подготовка специалиста-биолога направлена на получение им информации не только о структурных и функциональных свойствах основных классов природных веществ, но и механизмах регуляции и взаимосвязи биохимических процессов, протекающих в организме. Связь с практикой, сельским хозяйством и биотехнологией также является одним из ключевых требований современного биологического образования.

Учебная дисциплина «Физиология растений» включает 7 основных разделов, в которых на современном уровне рассматриваются физиологические функции растений. Особое внимание уделяется вопросам регуляции и интеграции процессов на разных уровнях организации растительного организма, а также их взаимосвязи с продуктивностью сельскохозяйственных растений и поддержанию биоразнообразия.

Программа учебной дисциплины составлена с учетом междисциплинарных связей и программ по смежным дисциплинам химического и биологического профиля («Биохимия», «Ботаника», «Основы ксенобиологии» и др.).

Цель учебной дисциплины – сформировать у студентов целостную систему знаний о физиолого-биохимических процессах и механизмах их регуляции на разных уровнях организации растительного организма.

Задачи учебной дисциплины:

- 1) представить основные сведения о фундаментальных физиолого-биохимических процессах, происходящих на разных уровнях организации растительного организма;
- 2) ознакомить студентов с современными методическими и практическими разработками по основным разделам физиологии растений;
- 3) рассмотреть механизмы взаимодействия растительного организма с окружающей средой и контроля продуктивности сельскохозяйственных растений.

По итогам изучения учебной дисциплины «Физиология растений» студент должен обладать следующими **компетенциями**:

АК-1. Уметь применять базовые научно-теоретические знания для решения теоретических и практических задач.

АК-2. Владеть системным и сравнительным анализом.

АК-3. Владеть исследовательскими навыками.

АК-4. Уметь работать самостоятельно.

АК-6. Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем.

ПК-1. Квалифицированно проводить научные исследования в области биохимии и молекулярной биологии растений, проводить анализ результатов экспериментальных исследований, формулировать из полученных результатов корректные выводы.

ПК-2. Осваивать новые модели, теории, методы исследования, участвовать в разработке новых методических подходов.

ПК-3. Осуществлять поиск и анализ данных по изучаемой проблеме в научной литературе, составлять аналитические обзоры.

ПК-4. Готовить научные статьи, сообщения, рефераты, доклады и материалы к презентациям.

В результате изучения учебной дисциплины студент должен:

знать:

– основные понятия, закономерности функционирования метаболических систем и механизмы их регуляции в растительном организме;

– физико-химические подходы и методы изучения растительного организма на разных уровнях организации;

– проблемы, достижения в области физиологии растений и перспективы их использования для повышения продуктивности растений;

уметь:

– использовать основные закономерности функционирования растительных организмов в качестве научной основы земледелия, растениеводства и биотехнологии;

– использовать методы теоретического и экспериментального исследований в фитофизиологии;

– проводить поиск и систематизировать научную информацию по отдельным разделам физиологии растений;

владеть:

– основными приемами обработки экспериментальных данных;

– методами оценки показателей физиологических процессов на разных уровнях организации.

Изучение данной учебной дисциплины предусмотрено студентами 2 и 3 курса специальности 1–31 01 01–02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)». Общее количество часов для студентов **дневной формы обучения** – 210 (5 зачетных единиц); аудиторных – 112, из них: лекции – 60, в том числе – УСП – 8, лабораторные занятия – 52. Форма отчетности – экзамен в 4 семестре. Общее количество часов для студентов **заочной формы обучения** – 210 (5 зачетных единиц); аудиторных – 28, из них:

лекции – 16, лабораторные занятия – 12. Форма отчетности – экзамен в 5 семестре.

Структура УМК включает:

Учебно-методическое обеспечение дисциплины

1. Теоретический раздел (перечень материала для теоретического изучения дисциплины в объеме, установленном учебным планом по специальности).

2. Практический раздел (материалы для проведения лабораторных занятий по дисциплине в соответствии с учебным планом).

3. Контроль самостоятельной работы студентов (материалы текущей и итоговой аттестации, позволяющие определить соответствие учебной деятельности обучающихся требованиям образовательных стандартов высшего образования и учебно-программной документации, в т.ч. вопросы для подготовки к экзамену, задания управляемой самостоятельной работы студентов, тесты).

4. Вспомогательный раздел.

4.1. Учебно-программные материалы (типовая учебная программа, учебные программы (рабочий вариант) для студентов дневной и заочной форм получения образования).

4.2. Информационно-аналитические материалы (список рекомендуемой литературы, перечень электронных образовательных ресурсов и их адреса и др.).

Работа с УМК должна включать ознакомление с тематическим планом дисциплины, представленным в типовой учебной программе. С помощью рабочего варианта учебной программы по дисциплине можно получить информацию о тематике лекций и лабораторных занятий, перечнях рассматриваемых вопросов и рекомендуемой для их изучения литературы. Для подготовки к лабораторным занятиям и промежуточным контрольным мероприятиям необходимо использовать материалы, представленные в разделе учебно-методическое обеспечение дисциплины, а также материалы для текущего контроля самостоятельной работы. Для написания рефератов могут быть использованы информационно-аналитические материалы, указанные в соответствующем разделе УМК.

1 ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

1.1 Перечень теоретического материала

Раздел 1 Физиология растительной клетки

Тема 1 Физиология растений – наука о функциях растительного организма

- 1 Предмет физиологии растений.
- 2 Проблемы современной физиологии растений.
- 3 Физиология растений и проблемы современной цивилизации.

Тема 2 Структура, функции и взаимодействие отдельных компонентов и органоидов растительной клетки

- 1 Молекулярная структура и функции компонентов растительной клетки.
- 2 Структура и функции растительных мембран.
- 3 Жизненный цикл растительной клетки.

Тема 3 Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки

- 1 Физико-химические свойства цитоплазмы.
- 2 Принципы регуляции процессов на клеточном уровне.
- 3 Энергетический обмен в растительной клетке.

Раздел 2 Водный обмен растений

Тема 4 Биологическое значение воды. Водный обмен клетки

- 1 Содержание и формы воды в растении.
- 2 Водный баланс растений.
- 3 Термодинамические основы водного обмена растений.
- 4 Поглощение воды растительной клеткой.

Тема 5 Закономерности поступления и передвижения воды в растении

- 1 Корневая система как орган поглощения воды.
- 2 Корневое давление и возможные механизмы его возникновения.
- 3 Пути ближнего и дальнего транспорта воды.
- 4 Верхний и нижний концевые двигатели передвижения воды.

Тема 6 Транспирация

- 1 Лист как орган транспирации.
- 2 Физиология устьичных движений.
- 3 Количественные показатели транспирации.
- 4 Влияние внешних факторов на интенсивность транспирации.

Раздел 3 Минеральное питание

Тема 7 Физиологическая роль элементов минерального питания

- 1 Классификация элементов минерального питания.
- 2 Макроэлементы – структурная и каталитическая функция в метаболизме.
- 3 Микроэлементы – структурная и каталитическая функция в метаболизме.
- 4 Взаимодействие ионов.

Тема 8 Поступление и передвижения минеральных элементов в растении

- 1 Поступление ионов в клетку.
- 2 Радиальный транспорт ионов в тканях корня.
- 3 Дальний транспорт ионов.
- 4 Поглощение ионов листьями.

Тема 9 Ассимиляция азота, фосфора и серы

- 1 Азотный обмен. Ассимиляция нитрата и аммония.
- 2 Фиксация молекулярного азота атмосферы.
- 3 Фосфорный обмен.
- 4 Обмен серы.

Тема 10 Влияние различных факторов на поглощение минеральных элементов

- 1 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ.
- 2 Микориза и ее роль в минеральном питании растений.
- 3 Физиологические основы применения удобрений.
- 4 Беспочвенные методы выращивания растений.

Раздел 4 Рост и развитие растений

Тема 11 Основные закономерности роста растений

- 1 Клеточные основы роста.
- 2 Общие закономерности роста растений.
- 3 Периодичность роста и состояние покоя.

Тема 12 Фитогормоны

- 1 Основные группы фитогормонов.
- 2 Новые гормон активные соединения.
- 3 Синтетические регуляторы роста.
- 4 Ростовые движения растений.

Тема 13 Зависимость роста от внешних факторов

- 1 Влияние температуры на рост.
- 2 Фоторецепция в красной области спектра.
- 3 Фоторецепция в синей области спектра.
- 4 Зависимость роста от почвенных и атмосферных факторов.

Тема 14 Развитие растений: эмбриональный и ювенильный этапы.

Переход к цветению

- 1 Периодизация онтогенеза растений.
- 2 Эмбриональный этап онтогенеза.
- 3 Ювенильный этап развития.
- 4 Влияние внешних условий на зацветание.

Тема 15 Цветение и плодоношение растений. Старение и смерть

- 1 Гормональная теория зацветания растений.
- 2 Развитие и созревание плодов и семян.
- 3 Образование клубней и луковиц.
- 4 Физиология старения растений.

Тема 16 Культуры клеток и тканей в биотехнологии растений

- 1 Типы культур клеток и тканей растений.
- 2 Направления использования культуры клеток и тканей.
- 3 Биотехнологии на основе культур клеток и тканей растений.

Раздел 5 Фотосинтез

Тема 17 Сущность и значение фотосинтеза

- 1 Физико-химическая сущность фотосинтеза.
- 2 Строение листа как органа фотосинтеза.
- 3 Ультраструктура хлоропластов.
- 4 Биогенез хлоропластов.

Тема 18 Пигментные системы фотосинтетического аппарата

- 1 Хлорофиллы. Билихромопротеиды (фикобиллины). Распространение, химическое строение, спектральные свойства
- 2 Каротиноиды. Химическое строение, свойства
- 3 Организация и функционирование пигментных систем
- 4 Поглощение света пигментами. Понятие о фотосинтетической единице и реакционных центрах

Тема 19 Световая стадия фотосинтеза

- 1 Преобразование энергии света в реакционном центре фотосинтеза.
- 2 Реакции, связанные с выделением кислорода в фотосинтезе.
- 3 Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза.
- 4 Фотосинтетическое фосфорилирование.

Тема 20 Метаболизм углерода при фотосинтезе

- 1 C3-путь фотосинтеза, основные этапы, их характеристика.
- 2 C2-путь, фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты.
- 3 C4-путь фотосинтеза и САМ-цикл.
- 4 Транспорт ассимилятов в растении.

Тема 21 Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов

- 1 Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез.
- 2 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов.
- 3 Связь фотосинтеза с продуктивностью растений.

Раздел 6 Дыхание

Тема 22 Общие закономерности дыхания растений

- 1 Значение дыхания в жизни растений.
- 2 Пути окисления органических веществ в клетке.
- 3 Ферментные системы дыхания.

Тема 23 Пути диссимиляции углеводов

- 1 Гликолиз, суть его реакций, энергетика.
- 2 Цикл трикарбоновых кислот.
- 3 Цикл Кребса-Корнберга и пентозомонофосфатный путь окисления глюкозы.
- 4 Взаимосвязь превращений углеводов, белков и жиров.

Тема 24 Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование

- 1 Строение электрон-транспортной цепи дыхания
- 2 Альтернативность каталитических механизмов биологического окисления

3 Окислительное фосфорилирование в электрон-транспортной цепи

Тема 25 Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов

1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке

2 Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов

3 Роль дыхания в продукционном процессе

Раздел 7 Физиология фитостресса

Тема 26 Стресс. Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса

1 Классификация стрессоров

2 Системы регуляции стрессовых сигналов у растений

3 Повреждения клеток, тканей и органов растения при стрессе

4 Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса

Тема 27 Устойчивость растений к температурным воздействиям

1 Холодоустойчивость

2 Морозоустойчивость

3 Зимостойкость

4 Жароустойчивость

Тема 28 Влияние на растения дефицита воды, гипоксии и аноксии

1 Водный дефицит и засухоустойчивость растений

2 Влияние на растение избытка влаги

3 Растения в условиях гипоксии и аноксии

4 Окислительный стресс

Тема 29 Действие на растения засоления почв, промышленных газов и ультрафиолетового излучения

1 Солеустойчивость растений

2 Устойчивость растений к тяжелым металлам

3 Газоустойчивость растений

4 Высшие растения и ультрафиолетовая радиация

Тема 30 Устойчивость растений к биопатогенам

1 Болезни растений и их возбудители

2 Механизмы защиты растения от патогена

3 Влияние разных факторов на устойчивость к болезням

Краткий курс лекций, сгруппированный по разделам, находится на сайте УО «ГГУ имени Ф. Скорины» по адресу: <http://dot3.gsu.by/course/view.php?id=1989>.

1.2 Материалы для обеспечения самостоятельной учебной работы студентов.

РАЗДЕЛ 1. ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Тема 1. Физиология растений – наука о функциях растительного организма.

- 1 Предмет физиологии растений
- 2 Проблемы современной физиологии растений
- 3 Физиология растений и проблемы современной цивилизации

1 Предмет физиологии растений

Слово «физиология» греческого происхождения; оно состоит из двух слов: *physis* – природа и *logos* – понятие, учение. Физиология растений – наука о жизнедеятельности растительного организма, которая изучает основные физиологические функции растительной клетки, тканей и органов; процессы взаимодействия растительных организмов с внешней средой, механизмы устойчивости растительных организмов.

В современной физиологии растений различают ряд принципиально важных направлений.

Биохимическое направление

- рассматривает функциональное значение разнообразных органических веществ, образующихся в растениях в процессе фотосинтеза, дыхания;
- выявляет закономерности минерального (почвенного) питания растений и пути биосинтеза органических соединений из минеральных веществ;
- определяет роль минеральных веществ как регуляторов состояния коллоидов и катализаторов и участие их в синтезе органических соединений и как центров электрических явлений в клетке.

Биофизическое направление изучает

- энергетику клетки,
- электрофизиологию растения,
- физико-химические закономерности водного режима, корневого питания, роста, раздражения, фотосинтеза и дыхания растений.

Онтогенетическое направление исследует

- возрастные закономерности развития растений и их зависимость от внутренних биохимических и биофизических процессов;
- морфогенез;
- возможные пути управления развитием растений (фотопериодизм, светокультура, закаливание растений и др.).

Эволюционное, или сравнительное, направление

- вскрывает особенности филогенеза вида, особей, индивидуального развития растений при определенных внешних условиях;
- изучает онтогенез как функцию генотипа.

Экологическое направление

- исследует зависимость внутренних процессов растительного организма от внешней среды.

Место физиологии растений среди других наук. В основе физиологических функций растений лежит преобразование веществ и энергии в соот-

ветствии с законами физики и химии. Физиология растений связана с анатомией и морфологией растений, так как строение органа и его функции взаимосвязаны.

Физиология растений тесно связана с агрохимией. Например, учение о почвенном питании растений неразрывно связано с учением об удобрениях, а поэтому агрохимики часто переходят к решению проблем физиологии питания растений, а физиологи принимают участие в разработке вопросов применения удобрений.

Большое значение физиология имеет и для полеводства. Многие агротехнические приемы представляют собой не что иное, как создание для растений благоприятных условий существования, при которых они дали бы наибольший урожай. Сюда можно отнести приемы обработки почвы для создания более благоприятной для растений структуры и для уничтожения сорняков, приемы, которые служат для удержания и накопления в почве необходимой для растений влаги в сухих районах и т.д.

Тесная связь существует между физиологией растений и селекцией. Задача создания новых сортов – повышение урожая и качества продуктов, а для целенаправленного отбора необходимо знать физиологические признаки сортов: их скороспелость, зимостойкость, засухоустойчивость и т.д. Изучение физиологии растений в условиях окружающей среды помогает селекционерам изменять природу растений в необходимую для практики сторону с помощью управления их жизнедеятельностью.

Физиология – источник новых приемов воздействия на растения, при помощи которых можно в определенных условиях поднять урожай или повысить устойчивость к неблагоприятным факторам среды, ускорить развитие или улучшить качество урожая.

Очень большое значение имеет физиология растений для успешного решения экологических проблем. Способность зеленых растений «улучшать» воздух за счет выделения растениями кислорода отмечена еще первыми физиологами растений. Эта способность важна для жизни на Земле.

Не последнюю роль играет физиология растений в космической биологии. Если при коротких путешествиях всю необходимую пищу и воду можно захватить с Земли, то при космических путешествиях на большие расстояния необходимы независимые и замкнутые системы жизнеобеспеченности. Растения будут служить ценным и важным компонентом такой системы, потому что они могут дать не только постоянное обеспечение пищей, но и осуществлять переработку отходов жизнедеятельности человека. Люди, которые находятся в космосе (корабле), вдыхают кислород и выдыхают углекислый газ. Зеленые же растения в процессе фотосинтеза обеспечивают обратный процесс. Продукты выделения человека могут частично удовлетворить потребности растений в питательных веществах, а выделяемая при транспирации вода, соответствующим образом конденсированная, может служить питьевой водой.

Особое место занимает физиология растений в свете проблем республики, связанных с радиобиологией, особенно после аварии на ЧАЭС. Только

после вскрытия механизмов поступления, накопления растениями радионуклидов, их влияния на процессы жизнедеятельности растений, возможно наметить пути успешной борьбы с радиоактивным загрязнением.

Физиология растений является теоретической основой лесоводства. Это особенно важно для Республики Беларусь, где лесистость территории приблизилась к 45 %. Основой лесохозяйственного урожая являются не семена или плоды, как в агрономии, а *древесина*, ее количество и качество. Поэтому все заботы лесовода сводятся в конечном итоге к управлению формированием древесины ствола. Лишь с целью восстановления леса после главной рубки его беспокоит судьба урожая плодов и семян. С теоретической и практической точек зрения важно изучить процессы одревеснения, а также опробковения и суберинизации, так характерные для древесных растений.

Таким образом, научные успехи в области физиологии растений – основа успеха многих наук. Благодаря этим успехам сельское хозяйство оказалось способным кормить все возрастающее население земного шара. Обеспечение человечества продуктами питания в будущем связано с продолжением исследований в области роста растений, созданием способов ведения хозяйства, обеспечивающего оптимальную продуктивность. Интенсивность таких исследований зависит от того, какое значение и внимание будет уделяться сельскому хозяйству и научным исследованиям в области растениеводства и физиологии растений.

Объектом изучения физиологии растений является зеленое растение. Зеленые растения имеют ряд специфических особенностей, отличающих их от других форм живых существ:

1) зеленые растения способны использовать в качестве источника энергии электромагнитную энергию света и преобразовывать ее в свободную энергию различных химических соединений. Это позволяет зеленым растениям использовать в качестве источника пищи различные неорганические соединения (CO_2 , воду, минеральные соли и др.);

2) в отличие от животных, имеющих, как правило, компактное строение, обеспечивающее минимальную величину отношения поверхности к объему, растения обладают исключительно высоко развитой поверхностью, вследствие чего неизмеримо увеличиваются объем почвы и воздуха, доступные растению в качестве источника питания;

3) рост, ветвление продолжаются на протяжении почти всей жизни растительного организма благодаря наличию молодой, физиологически очень активной ткани – меристемы. Т.е. растения обладают практически неограниченным ростом, что отличает их от животных, у которых процессы роста прекращаются задолго до естественной смерти организма;

4) к замечательным свойствам высших растений относится способность любой клетки растения при культивировании в синтетической питательной среде к воспроизведению цельного растения;

5) важной особенностью растений является огромное разнообразие синтезируемых в них органических соединений. Организм животного не способен синтезировать все 20 аминокислот, входящих в состав белков, а в рас-

тениях найдено свыше 200 аминокислот, которые могут образоваться только в растительном организме.

Разнообразие объектов, характеризующихся фототрофным образом жизни. Помимо высших растений фототрофами, т.е. организмами, которые используют в качестве источника энергии свет и неорганические вещества для питания, а следовательно и объектами изучения физиологии растений, являются прокариоты – цианобактерии (сине-зеленые водоросли), пурпурные, зеленые бактерии и эукариоты – эвгленовые, криптофитовые, гаптофитовые, динофитовые (или пиррофитовые), золотистые, желто-зеленые (или разножгутиковые, , (диатомовые), зеленые, харовые, бурые и красные водоросли.

Древесные растения как объект изучения физиологии растений характеризуются рядом особенностей.

Продолжительность жизни деревьев исчисляется сотнями и даже тысячами лет, на протяжении которых они испытывают воздействия различных стрессов, оставляющих следы в виде неравномерных по толщине годичных слоев древесины, что породило специальную науку под названием *дендроклиматология* или дендроиндикация. Вместе с тем такое длительное существование древесных растений свидетельствует об их удивительной приспособленности к определенным местообитаниям, а также устойчивости и адаптированности к условиям внешней среды.

Деревья исключительно громоздки по сравнению с травами, особенно если иметь в виду такие гиганты растительного мира, как эвкалипты, секвойи и некоторые виды кедров, достигающие высоты 140 м и диаметра до 12 м, что требует более четкой координации функций различных органов дерева между собой. Огромные размеры деревьев подчеркивают наличие в них *специфики ксилогенеза* (формирования древесины) и транспорта различных веществ на далекое расстояние. Все это следует учитывать не только при изучении жизненных процессов древесных растений, но и при рациональном ведении лесного хозяйства.

Объем флоэмной ткани крайне мал по сравнению с ксилемой ствола, ветвей, корней. Последнее предполагает наличие у деревьев сложнейших внутренних механизмов саморегуляции физиологических процессов.

Многие деревья не цветут и не плодоносят в течение нескольких лет или десятков лет. Для большинства основных лесообразующих древесных пород свойственна периодичность *плодоношения* или семеношения, а для некоторых – длительный период формирования семян и созревания плодов.

2 Проблемы современной физиологии растений

В круг задач физиологии растений входит:

Изучение физиологии, биохимии и экологии фотосинтеза, дыхания и фиксации азота как теоретической основы продукционного процесса.

Изучение молекулярных и физиологических основ адаптации растений в связи с экологическими стрессами и глобальными биосферными явлениями.

Изучение механизмов регуляции экспрессии генома в процессах клеточной дифференцировки и онтогенеза растений.

Изучение метаболитных систем, регуляции донорно-акцепторных отношений и интеграции функций в целом растении на уровне межклеточных взаимодействий, биомембран, цитоскелета, рецепции и трансдукции сигналов.

Изучение роли физиологических функций в биогеохимических процессах, связанных с глобальными перемещениями углерода, азота и других биогенных элементов.

Изучение биологии фототрофных и гетеротрофных клеток растений как основа развития инновационных биотехнологий, сохранения метаболического и генетического биоразнообразия растений, создания и поддержания генетических коллекций и криосохранения редких и исчезающих видов растений.

Методы физиологии растений. Физиология растений должна не просто описать процессы, происходящие в организме, но и объяснить их механизмы, взаимосвязи одного с другим. В этой связи физиология растений – наука экспериментальная. Главный метод изучения – эксперимент (опыт). Только проводя опыты в разных условиях, можно изучить процесс.

Вегетационный метод – выращивание растений в специальных оранжереях, домиках, где искусственно создаются оптимальные условия. Вершина развития этого метода – создание фитотронов – станций искусственного климата, где растения можно выращивать без солнца (искусственные источники света), без почвы (гидропоника, аэропоника, иониты и т.д.), без воздуха (искусственные газовые смеси различного содержания CO_2 и O_2) в контролируемых и регулируемых условиях температуры и влажности. В этом случае потенциальные возможности получения высокого урожая сельскохозяйственных растений реализуются в большей степени, чем в природных условиях.

С помощью вегетационных методов накоплены большие знания и сделан ряд открытий: выявлены закономерности фотосинтеза, дыхания, минерального питания, изучен водный обмен, адаптация растений к неблагоприятным условиям, установлено взаимовлияние света и темноты на переход от вегетативного к репродуктивному развитию, открыты фитогормоны. Кроме этого, вегетационные методы помогли узнать, какие изменения происходят под влиянием растений в окружающей среде.

Среди полевых методов выделяют мелкоделяночные испытания, а впоследствии испытания и на больших площадях.

В 1930-50-е гг. начали успешно развиваться такие науки, как биохимия, биофизика, цитология, генетика, молекулярная биология. Физиологи растений стали использовать методы этих наук в своих исследованиях. Один из первых методов – электронная микроскопия. Так, например, выявили, что хлоропласт – это не гомогенная, а очень сложная система, окруженная двойной мембраной.

Еще один метод – дифференциальное центрифугирование, позволяющее разделить и исследовать отдельные клеточные органеллы. Если осторожно растереть клетки в соответствующей среде, тогда часть клеточных органелл можно выделить в интактном, неповрежденном состоянии. Органеллы, имеющие разную плотность, разделяют при постоянно увеличивающихся оборотах. Так, ядра и хлоропласты осаждаются при сравнительно небольших скоростях (1000-3000 g); митохондрии переходят в осадок приблизительно при 10 000 g, рибосомы около 30 000 g и т.д.

С помощью других методов современной биохимии, биофизики и молекулярной биологии успешно изучают механизмы фотосинтеза, дыхания, транспорта вещества и др.

В заключение назовем метод культуры тканей и протопластов, позволяющий в стерильных условиях на искусственных питательных растворах выращивать изолированные ткани, клетки и т.д.

Из **частных методов**, получивших широкое распространение в физиологии и биохимии растений, следует назвать газожидкостную распределительную хроматографию, метод меченых атомов, культуру тканей и органов, электронно-микроскопический, электромагнитного резонанса, электрофоретический и некоторые другие.

В связи с возросшим интересом человека к мировоззренческим вопросам научного познания в физиологии растений, равно как и в других науках, все шире стали использоваться наряду с частными методами и более общие приемы научного познания - методологические подходы. Они непосредственно не связаны с какой-либо конкретной наукой.

Этапы развития физиологии растений.

Загадочные, глубоко таинственные явления растительной жизни обратили на себя внимание уже в глубокой древности. Поставленный в роковую зависимость от растительного мира, человек с незапамятных времен должен был следить за жизнью растений, всматриваться в нее, одним словом, так или иначе, изучать ее. Таким образом, накопилось много сведений, но сведений случайных, отрывочных, часто взаимно противоречивых, совершенно ненаучных. Но уже в Греции, в эпоху развития научной мысли, Теофраст (Theophrastos Eresios, 371-286 г. до Р. Х.), талантливейший ученик Аристотеля, справедливо считаемый отцом ботаники, наметил главнейшие проблемы научной растительной физиологии. Чем отличаются растения от животных? Какие органы существуют у растений? В чем состоит деятельность корня, стебля, листьев, плодов? Почему растения заболевают? Какое влияние оказывают на растительный мир тепло и холод, влажность и сухость, почва и климат? Может ли растение возникать само собой (произвольно зарождаться)? Может ли один вид растений переходить в другой? Вот вопросы, которые Теофраста; по большей части это те же вопросы, которые и теперь еще интересуют специалистов. В самой постановке их – громадная заслуга великого греческого ботаника. Что же касается до ответов, то в то время, при отсутствии нужного фактического материала, их и нельзя было дать с надлежащей точностью и научностью.

Прошли века. Блестящие идеи греческих натуралистов были забыты. Они затерялись и заглохли среди туманного мистицизма и запутанной схоластики средних веков. Только в XV столетии, в эпоху всеобщего оживления и возрождения, человечество снова доросло до понимания произведений античной мысли, а затем и само пошло вперед – сначала медленно, а потом все быстрее и быстрее. Во второй половине XVII столетия, когда зародилась микроскопическая анатомия растений, стали появляться и первые научные исследования жизни растений.

В развитии физиологии растений можно выделить несколько этапов.

1) XVII–XVIII вв. – *зарождение физиологии растений как науки.*

В своих трудах итальянский биолог и врач М. Мальпиги («Анатомия растений» (1675 — 1679)) и английского ботаника и врача С. Гейлса («Статика растений» (1727)) наряду с описанием структуры растительных тканей и органов излагают результаты физиологических опытов, доказывающих существование восходящего и нисходящего токов воды и питательных веществ у расте, и высказывается идея о воздушном питании растений. Следует сказать, что физиология растений сначала развивалась как наука о почвенном питании. В 1772-1782 гг. Д. Пристли, Я. Ингенхауз и Ж. Сенебье открывают явление фотосинтеза.

2) Конец XVIII в. – *выделение физиологии растений в самостоятельную область знаний.* Об этом ознаменовало издание Ж. Сенебье в 1800 году трактата «Physiologie vegetale» в пяти томах. Сенебье не только предложил термин «физиология растений», собрал и проанализировал все известные данные в этой области науки, но и сформулировал основные задачи физиологии растений, определил ее предмет и используемые методы.

3) В XIX и начале XX вв. роль физиологии растений, как и других наук, заключалась в том, что она открывала законы природы и пути их использования в практике. В XIX в. произошла окончательная дифференциация основных разделов современной физиологии растений: фотосинтез, дыхание, водный режим, минеральное питание, транспорт веществ, рост и движение, раздражимость, устойчивость растений, эволюционная физиология растений.

В России К.А. Тимирязев призывает к тому, чтобы физиология растений заняла по отношению к агрономии такое же место, как физиология человека и животных по отношению к медицине.

4) Первая половина XX в. – *бурное и многостороннее развитие фитофизиологии.* Главным направлением становится изучение биохимических механизмов дыхания и фотосинтеза. Параллельно развивается фитоэнзимология, физиология растительной клетки, экспериментальная морфология и экологическая физиология растений. Из физиологии растений в качестве самостоятельных дисциплин выделяются микробиология и агрохимия. Большим достижением явилось открытие эндогенных регуляторов роста и развития растений — фитогормонов.

5) *Современный этап* – вторая половина XX в. – начало XXI в.

– это *период синтеза*: происходит постепенное слияние в единое целое биохимии и молекулярной биологии, биофизики и биологического модели-

рования, цитологии, анатомии и генетики растений. Становится все очевиднее, что явления жизни невозможно понять только в рамках одной биохимии или одной биофизики вне конкретных биологических структур;

- наряду с углублением исследований на субклеточном и молекулярном уровнях возрастает интерес к изучению систем регуляции и механизмов, обеспечивающих целостность растительного организма;

- резко ускоряются исследования механизмов реализации наследственной информации, роли мембран в системах регуляции, механизма действия фитогормонов, развивается электрофизиология растений;

- происходит быстрый прогресс в разработке методов культуры органов, тканей и клеток, который имеет большое значение и для практики (селекция, клональное микроразмножение, поддержание безвирусных элитных культур растений);

- большие перспективы открывает для физиологии и биохимии растений новая, быстро развивающаяся отрасль промышленности – биотехнология;

- в интенсивном сельском хозяйстве находят широкое применение теория минерального питания и водного обмена, химические регуляторы роста растений, гербициды и фунгициды;

- характерной чертой развития физиологии растений как науки в нашей время является то, что она тесно связана с практикой и служит теоретической основой агрономии, научного земледелия, обоснованием практических агрономических приемов.

3 Физиология растений и проблемы современной цивилизации

Тематика и задачи новых разделов физиологии растений.

Геномика – раздел молекулярной генетики, посвященный изучению генома и генов живых организмов. Структурная геномика изучает содержание и организация геномной информации. Имеет целью изучение генов с известной структурой для понимания их функции, а также определение пространственного строения максимального числа «ключевых» белковых молекул и его влияния на взаимодействия. Функциональная геномика изучает процессы реализации информации, записанной в геноме, от гена – к признаку. Сравнительная (эволюционная) геномика осуществляет сравнительные исследования содержания и организации геномов разных организмов. Получение полных последовательностей геномов позволило пролить свет на степень различий между геномами разных живых организмов.

Феномика – функциональное направление генетики, посвященное изучению фенома, представляющего набор фенотипических черт индивида в виде норм реакций систем его организма. Подобно геному и протеому, включающим в себя все гены и белки организма, феном представляет сумму его фенотипических черт.

Метаболомика изучает конечные и промежуточные продукты обмена веществ в клетке. Метаболомный анализ в настоящее время рассматривается

как одно из самых перспективных направлений развития молекулярных методов в области системной биологии.

Системная биология – это область исследований, нацеленная на изучение взаимодействий между составляющими частями биологических систем и на исследование механизмов формирования функций и системных свойств в результате этих взаимодействий (например, взаимодействие метаболитов и ферментов в метаболических системах).

Биотехнология – дисциплина, изучающая возможности использования живых организмов, их систем или продуктов их жизнедеятельности для решения технологических задач, а также возможности создания живых организмов с необходимыми свойствами методом геной инженерии.

Физиология растений и проблемы современной цивилизации.

Генетическая модификация организмов. Генетически модифицированный организм (ГМО) – организм, генотип которого был искусственно изменен при помощи методов геной инженерии. Это определение может применяться для растений, животных и микроорганизмов. Всемирная организация здравоохранения дает более узкое определение, согласно которому генетически модифицированные организмы – это организмы, чей генетический материал (ДНК) был изменен, причем такие изменения были бы невозможны в природе в результате размножения или естественной рекомбинации. Генетическая модификация отличается целенаправленным изменением генотипа организма в отличие от случайного, характерного для естественного и искусственного мутационного процесса. Основным видом генетической модификации в настоящее время является создание трансгенных организмов.

Глобальное потепление: засуха. Пока некоторые части света страдают от увеличения количества ураганов и поднятия уровня морей, другие регионы пытаются справиться с засухой. По мере усугубления процесса глобального потепления, по оценкам экспертов, количество территорий, страдающих от засухи, может увеличиться, по меньшей мере, на 66 %. Засуха приводит к быстрому сокращению водных запасов и к снижению качества сельскохозяйственной продукции. Это ставит под угрозу глобальное производство продуктов питания, а некоторые группы населения подвергаются риску остаться голодными. Сегодня Индия, Пакистан и страны Африки, расположенные южнее Сахары, уже имеют подобный опыт, а эксперты прогнозируют еще большее сокращение количества осадков в ближайшие десятилетия. Таким образом, по оценкам, вырисовывается совсем невеселая картина. Межправительственная группа экспертов по изменению климата предполагает, что к 2020 году 75-200 миллионов африканцев могут испытывать нехватку воды, а количество сельскохозяйственной продукции на континенте сократиться на 50 процентов.

Глобальное потепление: потеря биоразнообразия. Угроза потери видов растет вместе с глобальной температурой. К 2050 году человечество рискует потерять целых 30 % видов животных и растений, если средняя температура повысится на 1,1-6,4 градуса по Цельсию. Такое исчезновение произойдет из-за потери мест обитания путем опустынивания, обезлесения и по-

тепления вод океана, а также из-за неспособности адаптации к происходящим климатическим изменениям. Исследователи дикой природы отметили, что некоторые более устойчивые виды мигрировали на полюса, на северный или на южный для того, чтобы «поддержать» необходимую им среду обитания. Стоит отметить, что от этой угрозы не защищен и человек. Опустынивание и повышение уровня моря угрожает среде обитания человека. А когда растения и животные «потеряются» в результате климатических изменений, человеческая пища, топливо и доходы также «потеряются».

Экологические проблемы. Озоновые дыры – еще одна проблема человечества, связанная с техническим прогрессом. Известно, что жизнь зародилась на Земле только после того, как возник защитный озоновый слой, который оберегает организмы от сильного излучения УФ. Но в конце 20 века ученые обнаружили, что над Антарктидой крайне малое содержание озона. Такое положение сохраняется и до сих пор, поврежденная площадь при этом приравнивается к размерам Северной Америки. Такие аномалии обнаружены и в других областях, в частности, озоновая дыра есть над Воронежем. Причина этого – активные запуски ракет и спутников, а также самолетов. Экологические проблемы: опустынивание и гибель лесов Кислотные дожди, причина которых – работа электростанций, способствуют распространению еще одной глобальной проблемы – гибели лесов. Например, в Чехословакии более 70% лесов уничтожены такими дождями, а в Великобритании и Греции – более 60%. Из-за этого нарушаются целые экосистемы, однако, человечество пытается бороться с этим искусственно высаженными деревьями.

Опустынивание тоже представляет в настоящее время глобальную проблему. Оно заключается в обеднении почвы: большие территории непригодны к использованию в сельском хозяйстве. Человек способствует возникновению таких областей, снося не только почвенный слой, но и материнскую породу. Экологические проблемы, вызванные загрязнением воды Запасы пресной чистой воды, которую можно употреблять, тоже значительно сокращаются в последнее время. Это связано с тем, что человек загрязняет ее промышленными и другими отходами. Сегодня полтора миллиарда людей не имеют доступа к чистой питьевой воде, а два миллиарда живут без фильтров для очищения загрязненной воды.

Тема 2. Структура, функции и взаимодействие отдельных компонентов и органоидов растительной клетки.

- 1 Молекулярная структура и функции компонентов растительной клетки.
- 2 Структура и функции растительных мембран.
- 3 Жизненный цикл растительной клетки.

1 Молекулярная структура и функции компонентов растительной клетки.

Стенка растительной клетки представляет собой сложный внеклеточный матрикс, окружающий каждую клетку. Многие животные клетки, а тем более клетки грибов, на своей поверхности также формируют внеклеточный матрикс. Однако стенка растительной клетки существенно толще, прочнее и жестче. Она в гораздо большей степени определяет стратегию существования как самой клетки, так и целого растения.

Стенка растительной клетки – тонко организованный сложный комплекс многих разнообразных полисахаридов, белков и ароматических веществ. Молекулярный состав и организация полимеров клеточной стенки могут быть различными у представителей разных таксонов, клеток разных тканей одного вида, у индивидуальных клеток и даже у разных частей стенки вокруг отдельного протопласта.

Клеточная стенка – динамичный компартмент, который изменяется в течение жизни клетки. Первичная клеточная стенка образуется при делении клетки и быстро увеличивает свою поверхность, в некоторых случаях более чем в его раз. При специализации (дифференциации) большинство клеток формируют вторичную клеточную стенку, образуя сложные структуры, идеально подходящие для конкретных функций специализированных клеток.

Химические компоненты клеточной стенки можно разделить на **основные, инкрустирующие и адкрустирующие** (откладывающиеся на ее поверхности).

Основными химическими компонентами клеточной стенки являются целлюлоза, пектиновые вещества, гемицеллюлоза, белки, липиды.

Целлюлоза – полисахарид, имеющий эмпирическую формулу $(C_6H_{10}O_5)_n$, – главный химический компонент клеточной стенки и самое распространенное вещество на Земле.

Молекулы целлюлозы – это длинные неразветвленные цепи, состоящие из 1000 – 14 000 остатков глюкозы; 100-200 таких цепей образуют мицеллу, 8-10 мицелл – микрофибриллу. Микрофибриллы собраны в макрофибриллу, диаметр которой не меньше 0,5 мкм. С помощью светового микроскопа мы видим клеточную стенку как линию. Однако, если рассматривать ее на фотографии, сделанной с помощью электронного микроскопа, то окажется, что она похожа на сеть. Эта сеть состоит из макрофибрилл целлюлозы, между которыми находятся пектиновые вещества. Макрофибриллы образуют каркас, а пектиновые вещества – матрикс клеточной стенки.

Гемицеллюлозы – это большая группа полисахаридов, не растворимых в воде, но растворяющихся в щелочах. Они являются производными пентоз (L-ксилоза, L-арабиноза) и гексоз (D-глюкоза и D-галактоза). Молекула полимера состоит из 150-300 молекул мономеров.

Пектиновые вещества представляют собой полимеры галактуроновой кислоты и ее метилированных производных. Полигалактуроновые цепи содержат большое количество карбоксильных групп. Карбоксильные группы соседних цепей могут соединяться друг с другом через ионы двухвалентных металлов, особенно кальция, создавая прочную структуру. Ионы кальция

способны обмениваться на другие катионы (H^+ , K^+). Структурный белок клеточной стенки получил название экстенсина. Он является гликопротеидом.

Лигнин и суберин инкрустируют клеточную стенку. Лигнин – полимер кониферилового, синапового и других спиртов. Он может соединяться эфирными или гликозидными связями с пектиновыми веществами клеточной стенки. Предшественником лигнина является шикимовая кислота.

На поверхности стенок клеток покровных тканей могут откладываться суберин, кутин, воск. Суберин – тоже полимер, мономерами которого являются моно-, ди- и триоксигирные насыщенные и ненасыщенные кислоты ($C_{16} - C_{18}$). Он непроницаем для воды и газов, поэтому такие клетки быстро отмирают.

Кутин, как и суберин, состоит из оксигирных кислот и их солей. Кутин выделяется через клеточную стенку на поверхность эпидермальной клетки, где превращается в результате окисления в твердый кутин. При этом кутин пронизывается целлюлозой, пектином и образует кутикулу. Воск тоже секретируется цитоплазмой. Он является сложным эфиром жирных кислот и высокомолекулярных одноатомных спиртов.

Клеточные стенки эпидермальных клеток могут содержать значительные количества силикатов и карбонатов кальция.

Химический состав и, следовательно, свойства клеточной стенки изменяются в течение жизни клетки. Срединная пластинка состоит только из пектиновых веществ. В первичной клеточной стенке 25 % составляет целлюлоза. Молекулы целлюлозы короткие, состоят примерно из 2000 остатков молекул глюкозы. Целлюлозные фибриллы образуют в пектиновом матриксе рыхлую сеть, поэтому первичная клеточная стенка хорошо растягивается; она проницаема для веществ и воды, в нее могут встраиваться новые молекулы.

Во вторичной клеточной стенке целлюлозы еще больше. Молекулы целлюлозы длинные, содержат до 14 000 остатков глюкозы. Макрофибриллы целлюлозы располагаются параллельно и почти не переплетаются.

В матриксе откладываются гемицеллюлозы, $CaCO_3$, SiO_2 , белки. Включение в матрикс лигнина вызывает одревеснение клеточной стенки, увеличение ее прочности и уменьшение растяжимости. Отложение суберина, лигнина делает клеточную стенку непроницаемой для воды и веществ и не способной к растяжению.

Биосинтез клеточной стенки. Клеточная стенка образуется в результате развития срединной пластинки. Сразу после полного разделения ядра растительной клетки в телофазе митоза поперек делящейся клетки образуется фрагмопласт. Он состоит из множества уплощенных мембранных везикул – фрагмосом, содержащих компоненты клеточной стенки. В их построении участвует цитоскелет. Все полисахариды клеточной стенки, за исключением целлюлозы, синтезируются в аппарате Гольджи. Они упаковываются в везикулы, которые транспортируются к растущей срединной пластинке и сливаются с ней. Срединная пластинка увеличивается по направлению к плазмалемме и соединяется с ней, разделяя две дочерние клетки. Наконец, вновь образующаяся клеточная стенка соединяется с уже существующей первичной

клеточной стенкой. Практически все «нецеллюлозные» компоненты клеточной стенки – полисахариды, структурные белки, широкий спектр ферментов – образуются в аппарате Гольджи и в его везикулах координированно направляются к клеточной стенке.

Единственными полимерами, которые синтезируются с внешней стороны плазмалеммы, являются целлюлоза и каллоза. Целесообразность этого становится очевидной, если принять во внимание большую длину образующихся микрофибрилл целлюлозы и необходимость их филигранной укладки в клеточную стенку. Синтез целлюлозы катализируется мультимерными комплексами ферментов, расположенными на концах удлиняющихся микрофибрилл целлюлозы. Эти терминальные комплексы хорошо различимы под электронным микроскопом. Терминальные комплексы появляются в мембране плазмалеммы в момент активации синтеза целлюлозы.

Исходным субстратом для целлюлозосинтазы является УДФ-глюкоза. Она образуется с помощью фермента сахарозосинтазы непосредственно из сахарозы. Ряд изоформ этого фермента находятся в плазматической мембране. Они ассоциированы с целлюлозосинтазой и могут поставлять УДФ-глюкозу непосредственно к ее каталитическому центру.

Рассмотрим более подробно строение и функции клеточных стенок молодых и растущих, т.е. физиологически активных, клеток.

Между микрофибриллами находятся полости, называемые межфибриллярными. В физиологически активных клетках эти полости заполнены водой с различными веществами, в более старых клетках – пектиновыми веществами и лигнином. В межфибриллярных полостях могут находиться белки, в том числе ферменты, участвующие, например, в синтезе целлюлозы и гемицеллюлозы.

Клеточная стенка пронизана порами. Поры двух соседних клеток обычно располагаются одна против другой и отделяются друг от друга замыкающей пленкой. Поры возникают в результате неравномерного отложения веществ вторичной стенки; над замыкающей пленкой вещество не откладывается. Замыкающая пленка в каждой паре пор состоит из двух первичных стенок и срединной пластинки и пронизана плазмодесмами.

Плазмодесмы были открыты более 100 лет. Однако только с помощью электронного микроскопа было установлено, что плазмодесма – не просто нить цитоплазмы, соединяющая соседние клетки, а органелла, имеющая сложное строение. Снаружи плазмодесма покрыта плазмалеммой, а в центре ее находится канал (десмотубула), непосредственно соединяющийся с ближайшей цистерной эндоплазматической сети. Остальная часть плазмодесмы заполнена цитозолем. В цитозоле между плазмалеммой и стенкой десмотубулы находятся фибриллярные и глобулярные белки, которые, сокращаясь и расслабляясь, могут закрывать и открывать проход для веществ по десмотубуле из одной клетки в другую. Плазмодесмы располагаются в плазмодесменных каналцах замыкающей пленки, выстланных плазмалеммой. На 100 мкм^2 клеточной стенки находится от 10 до 50 плазмодесм.

Совокупность протопластов всех клеток, соединенных плазмодесмами, получила название симпласта. Через плазмодесмы эндоплазматический ретикулум и плазмалемма одной клетки соединяются с эндоплазматическим ретикулумом и плазмалеммой другой. Благодаря плазмодесмам некоторые вещества могут передвигаться из клетки в клетку. По ним также передается раздражение из одной части растения в другую.

Основные функции клеточной стенки:

1. Клеточные стенки обеспечивают отдельным клеткам и растению в целом механическую прочность и опору. В некоторых тканях прочность усиливается благодаря интенсивной лигнификации клеточных стенок (небольшое количество лигнина присутствует во всех клеточных стенках).

2. Относительная жесткость клеточных стенок и сопротивление растяжению обуславливают и тургесцентность клеток, когда в них осмотическим путем поступает вода. Это усиливает опорную функцию во всех растениях и служит единственным источником опоры для травянистых растений и для таких органов, как листья, т.е. там, где отсутствует вторичный рост. Клеточные стенки также предохраняют клетки от разрыва в гипотонической среде.

3. Ориентация целлюлозных микрофибрилл ограничивает и, в известной мере, регулирует как рост, так и форму клеток, поскольку от расположения микрофибрилл зависит способность клеток к растяжению. Если, например, они располагаются поперек клетки, окружая ее как бы обручами, то клетка, в которую путем осмоса поступает вода, станет растягиваться в продольном направлении.

4. Система связанных друг с другом клеточных стенок, получившая название апопласта, служит путем, по которому передвигается вода и минеральные вещества. Клеточные стенки скреплены между собой с помощью срединных пластинок.

5. Наружные клеточные стенки эпидермальных клеток покрываются особой пленкой – кутикулой, состоящей из воскообразного вещества – кутина, что снижает потерю воды и уменьшает риск проникновения в растение болезнетворных организмов. В пробковой ткани клеточные стенки по завершению вторичного роста пропитываются суберином, выполняющим сходную функцию.

6. Клеточные стенки сосудов ксилемы, трахеид и ситовидных трубок приспособлены для дальнего транспорта веществ по растению.

7. Стенки клеток эндодермы корня пропитаны суберином и поэтому служат барьером на пути движения воды.

8. У некоторых клеток их видоизмененные стенки хранят запасы питательных веществ. Таким способом, например, запасаются гемицеллюлозы в некоторых семенах.

9. У передаточных клеток (клетки-спутники) площадь поверхности клеточных стенок увеличена и соответственно увеличена площадь поверхности плазмалеммы, что повышает эффективность переноса веществ.

10. Благодаря своим катионообменным свойствам клеточная стенка служит резервуаром, накапливающим катионы.

Все, что находится за клеточной оболочкой, составляет протопласт.

Протопласт – гетерогенная система – состоит из ядра и цитоплазмы, а цитоплазма – из органелл и цитозоля. Органелла – часть клетки, имеющая особое строение и выполняющая определенную функцию. Цитозоль, или гиалоплазма, – это внутренняя среда клетки, в которую погружены органеллы. Снаружи протопласт окружен плазмалеммой.

В настоящее время существуют методы выделения протопластов из клеток. Для этого клетки помещают в гипертонический раствор какого-нибудь плазмолитика, например, соли, и ферментов – целлюлазы, гемицеллюлазы, пектиназы. Плазмолитиком называют вещество, вызывающее плазмолиз. Плазмолиз – процесс отделения протопласта от клеточной стенки. С помощью ферментов разрушается клеточная стенка, а протопласт при этом сохраняется.

Химический состав протопласта очень сложен. В состав протопласта входят вода, органические и минеральные вещества. Органические вещества представлены аминокислотами, белками, моно- и полисахаридами, нуклеиновыми кислотами, жирами, нуклеопротеидами, липопротеидами, пигментами и др. Большинство органических веществ клетки не растворяется в воде. Это очень важно, так как содержащая много воды клетка превратилась бы в раствор, а не представляла бы собой хорошо организованную систему, имеющую органеллы.

В клетке вещества находятся в динамическом состоянии, т.е. они участвуют в разных химических реакциях, в результате которых одни вещества превращаются в другие. Из одного и того же вещества в разное время могут образоваться различные соединения. Это зависит от того, какое вещество нужно клетке в данный момент. Например, пировиноградная кислота может превратиться в углекислый газ и воду, спирт, аминокислоту или использоваться для синтеза жира.

Все химические реакции в клетке происходят с участием ферментов. Одни ферменты содержатся в органеллах, другие – в цитозоле, некоторые прикреплены к мембранам. В большинстве случаев в клетке химические реакции составляют цепи, которые катализируются несколькими ферментами. В таких цепях продукт одной реакции является субстратом для следующей и т.д. Цепи реакций образуют сети и циклы реакций. Клетка сама регулирует скорость циклических реакций. Циклический, или цепной, процесс может остановиться на любой реакции. Это зависит от того, нужны клетке конечные продукты цикла или промежуточные.

В клетке одновременно могут идти противоположные реакции, например синтез данного вещества и его распад. Это возможно, потому что реакции разделены в пространстве. Например, синтез глюкозы идет в хлоропласте, а ее окисление – в цитозоле.

Цитозоль – это бесцветный, прозрачный, водный, коллоидный раствор, заполняющий пространства между органеллами и содержащий около 90 % воды. В состав раствора входят сахара, аминокислоты, нуклеотиды, витамины, газы, ионы, белки, нуклеиновые кислоты. В нем находятся глобуляр-

ные белки, некоторые из которых являются ферментами, поэтому в цитозоле идут важные химические реакции (гликолиз, синтез жирных кислот, нуклеотидов, аминокислот). На поверхности белковых глобул могут адсорбироваться разные ионы, например, K^+ , $H_2PO_4^-$.

В цитозоле находятся микротрубочки и микрофиламенты, которые составляют внутренний скелет клетки (цитоскелет). Микротрубочка имеет форму полого цилиндра, диаметр которого 20-25 нм, толщина стенки 5-8 нм, диаметр полости около 10 нм. Длина – разная, до нескольких микрометров. Стенка микротрубочки состоит из глобулярного белка – тубулина, молекулы которого собраны в 13 цепочек, свернутых в спираль. Микротрубочки могут разрушаться и восстанавливаться. Обычно они располагаются под плазмалеммой, но иногда образуют в цитозоле временные скопления. Микротрубочки участвуют в образовании митотического веретена во время деления клетки, срединной пластинки, а также клеточной стенки. С микротрубочками связано движение цитоплазмы.

Движение цитозоля помогает внутриклеточному транспорту веществ. Скорость движения цитозоля непостоянна и зависит от внешних условий и состояния клетки. Через цитозоль разные органеллы обмениваются веществами – так осуществляется их взаимодействие.

В цитозоле находятся сократительные белки актин и миозин, присутствующие в мышечных клетках и человека, и животных. Они могут находиться в мономерной форме или образовывать длинные, тонкие (7 нм) нити – микрофиламенты, которые то образуются, то разрушаются. Это определяет такие свойства, как вязкость, переход из состояния золя в гель и обратно, скорость движения цитозоля. Не вязкий коллоидный раствор называется зо-лем, а вязкий – гелем.

Цитоскелет играет важную роль в формировании клеточной стенки, влияя на расположение целлюлозных фибрилл, что в свою очередь определяет направление роста клетки, а значит – и ее форму. Элементы цитоскелета способны быстро реагировать на различные внешние сигналы, что может, например, вызывать перемещение хлоропластов под влиянием света.

Ядро. В молодых меристематических клетках занимает от 1/4 до 1/6 объема протопласта, а в сформировавшихся клетках – от 1/20 до 1/200. *Размеры.* Диаметр - 10 мкм. *Форма.* Может быть сферическим, удлинённым или лопастным.

Химический состав. Белок составляет 75-80 % от сухой массы, ДНК – 14 %, РНК – 10 %. РНК ядра сосредоточена в основном в рибосомах, ее количество непостоянно, в связи с чем варьирует и отношение РНК к ДНК.

Строение. В ядре различают ядерную оболочку, кариоплазму, ядрышко. *Ядерная оболочка (кариолемма)* состоит из двух элементарных мембран – внутренней и наружной. Она пронизана *порами* диаметром 10-20 нм, через которые транспортируются нуклеиновые кислоты и белки. Ядерные поры не являются статическими образованиями – они могут закрываться и одновременно образовываться в других участках мембраны. Поры окружены большими кольцевыми структурами, называемыми *поровыми комплексами*. Ком-

плекс содержит приблизительно 120 различных видов белков, называемых *нуклеопоринами*. В растительных клетках поры занимают от 8 до 20 % поверхности оболочки.

С наружной мембраной ядерной оболочки могут быть непосредственно связаны элементы эндоплазматического ретикулаума.

В *кариоплазме* (*нуклеоплазме*) локализованы участки *хроматина*, состоящего из комплекса ДНК, РНК и белков. В делящихся клетках хроматин организуется в *хромосомы*. В нуклеоплазме ядра содержатся также *ферменты* и *кофакторы*, необходимые для обеспечения процессов репликации и транскрипции ДНК, молекулы различных РНК, ферменты, фосфорилирующие и ацетилирующие ядерные белки, ферменты гликолиза и др.

Функции ядра:

- 1) хранение генетической информации клетки (основная функция);
- 2) играет огромную роль ядро играет в процессе деления клеток;
- 3) в ядре происходит репликация ДНК и процесс транскрипции ДНК в РНК различных типов;
- 4) в тесном взаимодействии с цитоплазмой ядро участвует в обеспечении экспрессии генетической информации и контролирует процессы жизнедеятельности клетки.

Ядрышко. В интерфазном ядре имеется одно или несколько ядрышек. Ядрышко формируется на определенных участках ДНК, называемых ядрышковым организатором. В хроматине ядрышка находятся участки ДНК, ответственные за синтез рибосомальных РНК (рРНК). Основная функция ядрышка – в нем синтезируются ядерные белки.

Вакуоли растительных клеток были обнаружены в ранних микроскопических исследованиях. Как следует из этимологии названия («вакуоль» – от слова «вакуум»), первоначально они были определены как «пустые», т.е. свободные от цитоплазмы части клетки. Вакуоли растительной клетки весьма разнообразны по форме, размеру, своему содержанию и функциональной роли. Отдельная клетка может содержать несколько видов вакуолей.

Вакуолями называют органеллы, заполненные жидкостью и окруженные одинарной мембраной – тонопластом. Вакуоли обычно занимают более 30 % объема клетки. Клетки апикальных меристем, как правило, содержат много маленьких вакуолей, которые сливаются в одну или несколько больших вакуолей по мере роста и развития клетки. В большой зрелой растительной клетке вакуоль может занимать до 90 % ее объема.

Увеличение размеров (растяжение) растительной клетки происходит за счет осмотического поглощения воды вакуолью и изменения прочности клеточной стенки. Вола, поглощаемая вакуолью, создает тургорное давление, которое не только расширяет первичную клеточную стенку, но и обеспечивает тургор клетки. Для поддержания высокого осмотического потенциала вакуоли расширяющихся клеток в нее должны постоянно поступать соли и/или другие соединения. Транспорт этих соединений происходит активно, за счет электрохимического градиента протонов на тонопласте. Градиент ионов H^+ в свою очередь создается и поддерживается за счет работы двух электрогенных

протонных насосов: H^+ -АТФазы V-типа (от англ. vacuolar) и вакуолярной H^+ -дифосфатазы (пирофосфатазы). Таким образом, тонопласт является энергизованной мембраной. Основные осмотические компоненты вакуолярного сока представлены ионами – K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , PO_4^{3-} , NO_3^- и первичными метаболитами типа аминокислот, органических кислот и сахаров. Транспорт этих веществ осуществляется через тонопласт за счет работы специфических транспортеров и канатов. Перемещение воды через тонопласт происходит также через специальные каналы – аквапорины, сформированные специфическими для тонопласта белками.

Пути формирования вакуолярной системы:

1) *из расширенных цистерн ЭР*. Сначала образуются *провакуоли*. Слияние провакуолей приводит к возникновению более крупных вакуолей и образованию вакуолярной мембраны – *тонопласта*. Тонопласт может образовывать инвагинации, что приводит к включению в вакуоль участков цитоплазмы;

2) *путем автофагии*. Процесс начинается с окружения мембраной эндоплазматического ретикулума (ЭР) участка цитоплазмы (*автофагическая вакуоль*). Деятельность кислых гидролаз в замкнутом мембраной пространстве приводит к разрушению полимерного содержимого и поступлению воды.

Процесс вакуолизации – необходимое условие роста клеток растяжением. Вакуолярный сок – жидкость, заполняющая вакуоль, имеет рН 5,0–6,5, но может быть равной 1,0 (бегония) или 2,0 (лимон), включает органические вещества и минеральные соли. В состав вакуолярного сока входят:

1) *соединения, которые могут быть вторично использованы в обмене веществ*: органические кислоты, углеводы, аминокислоты и белки. Вакуоль может служить местом отложения запасных белков (алеироновые зерна);

2) *вещества, выведенные из обмена веществ и изолированные от цитоплазмы в вакуоли*: фенолы, таннины, алкалоиды, антоцианы;

3) *ферменты*. Большинство из них – гидролазы (расщепляют полимеры до низкомолекулярных веществ) с оптимумом активности при кислом рН;

Системы доставки веществ в вакуоль включает:

1) *АТФ-зависимую-помпу*, выносящую ионы H^+ из цитоплазмы в вакуоль. Она обеспечивает поступление в вакуоль анионов органических кислот, сахаров, вход и выход ионов K^+ ;

2) *систему переносчиков в тонопласте*, которая обуславливает накопление в вакуолях аминокислот и других соединений.

Вакуоли выполняют следующие функции:

1. Вода обычно поступает в концентрированный вакуолярный сок путем осмоса через избирательно проницаемый тонопласт. В результате в клетке развивается тургорное давление и цитоплазма прижимается к клеточной стенке. Осмотическое поглощение воды играет важную роль при растяжении клеток во время роста, а также в общем водном режиме растения.

2. Иногда в вакуоле присутствуют пигменты, называемые антоцианами. В эту группу входят антоцианы, имеющие красную, синюю или пурпур-

ную окраску, и некоторые родственные соединения, окрашенные в желтый или кремовый цвета. Именно эти пигменты и определяют окраску цветов (например, у роз, фиалок, георгинов), а также окраску плодов, почек и листьев. У последних они обуславливают различные оттенки осенью. Окраска играет роль в привлечении насекомых, птиц и некоторых других животных, участвующих в опылении растений и в распространении семян.

3. У растений в вакуолях иногда содержатся гидролитические ферменты, и тогда при жизни клетки вакуоли действуют как лизосомы. После гибели клетки тонопласт, как и все другие мембраны, теряет свою избирательную проницаемость и ферменты высвобождаются из вакуолей, вызывая автолиз.

4. В вакуолях растения могут накапливаться отходы жизнедеятельности и некоторые вторичные метаболиты. Из отходов иногда обнаруживаются кристаллы оксалата кальция. Роль вторичных продуктов не всегда ясна. Это касается, в частности, алкалоидов, которые могут сохраняться в вакуолях. Возможно, что они, подобно танинам с их вяжущим вкусом, отталкивают травоядных животных, т.е. выполняют защитную функцию. Танины часто встречаются в вакуолях (как, впрочем, и в цитоплазме, и в клеточных стенках) листьев, коры, древесины, незрелых плодов и семенных оболочках. Может накапливаться в вакуолях и латекс (млечный сок растений), обычно в виде молочно-белой эмульсии, например млечный сок одуванчика.

Некоторые клетки (млечные клетки) специализируются на выделении млечного сока. Так, в млечном соке бразильской гевеи содержатся ферменты и соединения, необходимые для синтеза каучука, а в млечном соке мака снотворного – алкалоиды.

5. Часть компонентов вакуолярного сока играет роль запасных питательных веществ, при необходимости используемых цитоплазмой. Среди них в первую очередь следует назвать сахарозу, минеральные соли и инулин.

Транспортная система клетки включает:

- 1) эндоплазматический ретикулум (ЭР),
- 2) комплекс Гольджи.

Их совместная деятельность обеспечивает: а) синтез и преобразование веществ в клетке, б) их изоляцию, накопление и транспорт.

Эндоплазматический ретикулум (ЭР), или эндоплазматическая сеть (ЭС) представляет собой непрерывную трехмерную сеть канальцев, составленную из пластинчатых и трубчатых цистерн. Канальцы ЭР образованы одинарной мембраной (мембраной ЭР), на которую приходится более половины общего количества всех мембран клетки. Канальцы лежат под плазмалеммой, пронизывают всю цитоплазму и соединяются с ядерной оболочкой. Несмотря на многочисленные складки и изгибы, мембрана ЭР образует непрерывную поверхность, ограничивающую единое внутреннее пространство. Оно часто занимает более 10 % общего объема клетки. Таким образом, полость ЭР отделена от цитозоля только одинарной мембраной. Особенностью ЭР растительной клетки является то, что его полость простирается не только внутри отдельной клетки, но за счет плазмодесм – и вне ее границ.

Эндоплазматический ретикулум, расположенный под плазматической мембраной, носит название кортикального. Он характеризуется практически неподвижным фиксированным расположением спиралеобразных участков сети и канальцев со слепыми окончаниями. Кортикальный ЭР может выполнять функции неподвижного фиксатора для актиновых филаментов цитоскелета, которые осуществляют движение цитоплазмы. Трубоччатые элементы ЭР, находящиеся во внутренних слоях клетки, характеризуются большей подвижностью.

Мембранная система ЭР – наиболее универсальная и адаптивная органелла эукариотических клеток. Эта гибкость обусловлена большой мембранной поверхностью, способной включать различные наборы интегральных и периферийных белков.

Основные функции ЭР – синтез, обработка и сортировка белков, гликопротеидов и липидов. На мембранах ЭР начинается синтез белков, предназначенных для транспорта по секреторному пути. Здесь же синтезируются большинство липидов для мембран митохондрий и пероксисом. ЭР является также важным участником сигнальных систем клетки, регулируя цитозольную концентрацию кальция.

Принято выделять две области ЭР – шероховатый и гладкий ЭР, однако в последнее время в ЭР было идентифицировано несколько специализированных областей, отличных «классических». В частности, в растительных клетках можно выделить зону «шлюза» между ЭР и оболочкой ядра, области фиксации актиновых филаментов, формирования белковых и масляных тел, образования вакуолей, контактов с плазмалеммой, вакуолью и с митохондриями; области плазмодесм и рециркуляции липидов.

Шероховатый и гладкий ЭР существуют в динамическом равновесии. Они различаются соответственно по присутствию или отсутствию рибосом на мембранной поверхности. Гладкий ЭР состоит из трубоччатых канальцев, а шероховатый ЭР – из уплощенных цистерн.

Исходной структурой ЭР являются трубоччатые канальцы, характерные для гладкого ЭР. При формировании шероховатого ЭР появляются чисто пространственные ограничения, связанные с прикреплением на мембраны ЭР рибосом (полисом). Это приводит к уплощению трубоччатых канальцев.

В клетке ЭР выполняет функции:

1) *секреторную*:

– в гладком ЭР образуются углеводы, липиды, терпеноиды;

– в шероховатом ретикулуме синтезируются мембранные белки, ферменты, необходимые для синтеза полисахаридов клеточных стенок, структурный белок и ферменты клеточных стенок, другие секретлируемые белки;

2) *транспортную*. По системе ЭР переносятся вещества внутри клетки;

3) *коммуникативную*. ЭР участвует в межклеточных взаимодействиях у растений через плазмодесмы:

4) *связующую* (регуляторную):

5) в мембранах ЭР локализованы редокс-цепи двух типов, с участием которых *происходят детоксикация вредных для клетки соединений (NADPH-*

редуктаза и цитохром P-450) при превращении насыщенных жирных кислот в ненасыщенные (NADH-редуктаза и цитохром b_5).

Рибосомы. Форма – округлые частицы. Размеры. Диаметр – 20-30 нм. Локализация в клетке. Рибосомы в цитоплазме могут быть свободными и прикрепленными к мембранам ЭР, к наружной мембране ядерной оболочки либо образуют полирибосомные (полисомные) комплексы.

Полирибосомы разрушаются при воздействии на растения неблагоприятных факторов внешней среды (например, засухи, недостатка кислорода).

Строение рибосом. Каждая рибосома состоит из двух нуклеопротеиновых субъединиц:

– в цитоплазме растительных клеток находятся 80 S рибосомы, состоящие из 40 и 60 S субъединиц;

– в хлоропластах – 70 S рибосомы;

– в митохондриях – 78-80 S рибосомы.

Субъединицы рибосом, образованные в ядрышке, поступают в цитоплазму, где происходит сборка рибосом на молекуле мРНК.

Функции. Рибосомы осуществляют синтез белков – трансляцию матричной, или информационной, РНК (мРНК).

Каждая рибосома производит за свою жизнь много молекул разных белков. Она может работать на основе любой и-РНК, и результат, характер созданного ею белка зависит только от состава той и-РНК, в контакте с которой рибосома работала на этот раз.

Аппарат Гольджи (АГ). Количество в клетке – от нескольких до сотен АГ.

Структура. В растительных клетках АГ представлен диктиосомами, везикулами и межцистерными образованиями.

Уплотненные цистерны – диктиосомы расположены пачками по несколько штук. Они ограничены мембраной толщиной 7-8 нм.

На регенерационном полюсе АГ происходит новообразование диктиосом из мембран гладкого ЭР.

На секреторном полюсе формируются секреторные пузырьки (везикулы), содержащие предназначенные для секреции вещества.

Функции АГ:

1) **секреторная.** В диктиосомах АГ образуются гликопротеины и гликолипиды;

2) **накопительная.** В диктиосомах АГ осуществляется накопление и мембранная «упаковка» соединений, необходимых для синтеза полимеров клеточной стенки и различных растительных слизей;

3) **транспортная.** С помощью везикул АГ углеводные компоненты доставляются к плазмалемме;

4) **структурная.** Мембрана пузырьков встраивается в плазмалемму, способствуя ее росту и обновлению, а секреторируемые вещества оказываются в клеточной стенке;

5) **связующая (регуляторная).** Мембраны АГ являются связующим звеном между мембранами ЭР и плазмалеммой.

Пероксисомы и глиоксисомы (микротела)

Форма. Округлые органоиды.

Размеры. Диаметр – 0,2-1,5 мкм.

Количество в клетке. Близко к числу митохондрий.

Структура. Ограничены элементарной мембраной, содержат гранулярный матрикс. В некоторых микротелах обнаруживается белковый кристаллоид, состоящий из трубочек диаметром около 6 нм.

В клетках растений обнаружены *два типа макротел*, функционально различающихся:

1) *пероксисомы.* Многочисленны в клетках листьев. Они тесно связаны с хлоропластами. Функции: в пероксисомах окисляется синтезируемая в хлоропластах при фотосинтезе гликолевая кислота и образуется аминокислота глицин; в листьях высших растений пероксисомы участвуют в фотодыхании;

2) *глиоксисомы.* Появляются при прорастании семян, в которых запасаются жиры. Функции: содержат ферменты, необходимые для превращения жирных кислот в сахара – *системы β -окисления жирных кислот и глиоксилатного цикла.*

Сферосомы (липидные капли, или олеосомы)

Форма. Сферические, сильно преломляющие свет образования.

Размеры. Диаметр – 0,5 мкм.

Химический состав и строение. Содержат липиды и такие ферменты, как липаза и эстераза.

Функции. В них хранятся запасы липидов клетки.

При прорастании семян, запасующих жиры, сферосомы санкционируют в комплексе с глиоксисомами в процессах глюконеогенеза.

Пластиды

Пластиды – это ограниченные двойной мембраной округлые или овальные органоиды, содержащие внутреннюю систему мембран, т.е. пластиды имеют ламеллярное строение. Растительные клетки содержат пластиды несколько типов пластид:

– окрашенные пластиды:

1) *хлоропласты* – имеют зеленую окраску;

2) *хромoplastы* – имеют желтую, красную или коричневую окраску в зависимости от природы содержащегося в них пигмента;

– бесцветные пластиды:

1) *лейкопласты* – не содержат пигментов, поэтому лишены окраски;

2) *этиопласты* – бесцветные, формируются при выращивании растений в темноте;

3) *протопластиды* – присутствуют в меристемах, женских половых клетках, в клетках зародыша.

Пластиды всех типов связаны единством происхождения, они образуются из одного и того же предшественника – протопластид. Пластиды различных типов могут взаимно переходить друг в друга.

Пропластиды. При нормальном освещении пропластиды превращаются в хлоропласты. Сначала они растут, при этом происходит образование

продольно расположенных мембранных складок от внутренней мембраны. Одни из них простираются по всей длине пластиды и формируют ламеллы стромы: другие образуют ламеллы тилакоидов, которые выстраиваются в виде стопки и образуют грани зрелых хлоропластов.

Несколько иначе развитие пластид происходит в темноте. У этиолированных проростков происходит в начале увеличение объема пластид, *этиопластов*, но система внутренних мембран не строит ламеллярные структуры, а образует массу мелких пузырьков, которые скапливаются в отдельные зоны и даже могут формировать сложные решетчатые структуры (проламеллярные тела).

В мембранах этиопластов содержится протохлорофилл, предшественник хлорофилла желтого цвета. Под действие света из этиопластов образуются хлоропласты, протохлорофилл превращается в хлорофилл, происходит синтез новых мембран, фотосинтетических ферментов и компонентов цепи переноса электронов. При освещении клеток мембранные пузырьки и трубочки быстро реорганизуются, из них развивается полная система ламелл и тилакоидов, характерная для нормального хлоропласта.

Хлоропласты. Форма – овальные тельца. *Размеры* – длина 5-10 мкм, диаметр 2-3 мкм. *Количество* в клетке листа – 15-20, у некоторых водорослей – 1-2 гигантских хлоропласта различной формы. *Окраска* – зеленая, обусловлена содержанием в хлоропластах хлорофилла.

Химический состав. Структурную основу составляют *белки* (30-45 % от сухого веса). Большая часть белков хлоропластов принадлежит к липопротеидам, доля водорастворимых белков незначительна. Содержание *воды* – около 75 %. Важной составной частью являются *липиды* (20-40 % от сухого веса), которые находятся как в связанном, так и в свободном состоянии. По мере старения организма повышается содержание свободных липидов. Общее содержание *минеральных веществ* в хлоропластах в 2-3 раза ниже их среднего содержания в листьях в целом. Вместе с тем в них наблюдается исключительно высокое содержание железа, меди, цинка и магния. В хлоропластах сосредоточено до 80 % всего железа, содержащегося в листьях, до 60-70 % всего цинка и около 50 % меди.

Структура хлоропластов. Это двумембранные органоиды. Внутреннее содержимое хлоропластов – *строма (матрикс)* представляет собой гомогенную среду. Хлоропласты, как и другие органоиды, например, митохондрии, имеют *ламеллярное строение*, т.е. внутренние структуры органоида образованы инвагинациями внутренней мембраны – ламеллами. В хлоропластах внутренняя мембрана образует уплощенные инвагинации – *тилакоиды*, которые могут иметь форму дисков и в этом случае называются *тилакоидами гран*.

Несколько лежащих друг над другом тилакоидов образуют стопку – *грану*. Другие тилакоиды, связывающие между собой грани или не контактирующие с ними, называются *тилакоидами стромы*. При таком строении значительно увеличивается фотоактивная поверхность хлоропластов. и обеспечивается максимальное использование световой энергии. *В мембранах тила-*

клубов локализованы зеленые (*хлорофиллы*), желтые и красные (*каротиноиды*) пигменты, компоненты редокс-цепей и запасаения энергии, участвующие в поглощении и использовании энергии света.

Граны часто имеют форму цилиндров размером 2 мкм, в которых пигментно-липидные слои чередуются с белковыми слоями. Морфологически тилакоиды не гомогенны. На внутренней поверхности их мембран имеются специфические структурные образования, названные Парком *квантосомами*.

Хлоропласты – это системы, способные к автономному синтезу белков. В них присутствуют низко- и высокомолекулярная РНК, специфическая кольцевая ДНК и ферменты, активирующие аминокислоты. Хлоропласты обладают собственными рибосомами.

При росте клетки количество хлоропластов увеличивается путем деления. Иногда наблюдается почкование хлоропластов. Затем размер дочерних хлоропластов увеличивается. Деление хлоропластов происходит через 6-20 ч и не обязательно совпадает с делением ядра. Оно может регулироваться красным светом (660 нм) и устраняется облучением дальним красным светом (730 нм). Деление останавливается также низкой температурой.

Функции хлоропластов:

- 1) осуществление фотосинтеза (основная функция);
- 2) в хлоропластах происходит вся сложная цепь процессов превращений первичных продуктов фотосинтеза (наращивание углеродной цепи, образование и распад полимерных форм углеводов и др.):

Биохимические системы синтеза и превращения углеводов функционируют в стромах хлоропластов. В ней же может откладываться крахмал, в хлоропластах представлен весь набор биохимических систем, участвующих в синтезе АТФ.

Хромoplastы. Встречаются в клетках как надземных, так и подземных органов растений. Их присутствием объясняется окраска плодов томатов, рябины и др. Это обусловлено тем, что хромoplastы содержат в везикулах (пузырьках) стромы *каротиноиды*.

Хромoplastы образуются из хлоропластов и значительно реже из лейкопластов (например, в корне моркови). Процесс обесцвечивания и изменения хлоропластов легко наблюдать при развитии лепестков или при созревании плодов. При этом в пластидах могут накапливаться окрашенные в желтый цвет капельки (глобулы) или в них появляются тела в форме кристаллов. Эти процессы сопряжены с постепенным уменьшением числа мембран в пластиде, с исчезновением хлорофилла и крахмала.

Процесс образования окрашенных глобул объясняется тем, что при разрушении ламелл хлоропластов выделяются липидные капли, в которых хорошо растворяются различные пигменты (например, каротиноиды). Таким образом, хромoplastы представляют собой дегенерирующие формы пластид, подвернутые липофанерозу – распаду липопротеидных комплексов.

Лейкопласты. Если структура пропластид сохраняется у органоидов зрелых клеток, их называют *лейкопластами*. В лейкопластах откладываются запасные вещества и названия они получают в зависимости от этих соедине-

ний: если запасается крахмал – амилопласты, жиры – элайопласты. белки – протеинопласты и т.д.

Лейкопласты отличаются от хлоропластов отсутствием развитой ламеллярной системы. Встречаются они в клетках запасяющих тканей. Из-за их неопределенной морфологии лейкопласты трудно отличить от пропластид, а иногда и от митохондрий. Они, как и пропластиды, бедны ламеллами, но тем не менее способны к образованию под влиянием света нормальных тилакоидных структур и к приобретению зеленой окраски.

В темноте лейкопласты могут накапливать в проламеллярных телах различные запасные вещества, а в стромах лейкопластов откладываются зерна вторичного крахмала. Если в хлоропластах происходит отложение так называемого транзитного крахмала, который присутствует здесь лишь во время ассимиляции CO_2 , то в лейкопластах может происходить истинное запасание крахмала. В некоторых тканях (эндосперм злаков, корневища и клубни) накопление крахмала в лейкопластах приводит к образованию амилопластов, сплошь заполненных гранулами запасного крахмала, расположенных в стромах пластиды.

Митохондрии. Форма – округлые или гантелевидные тельца. Размеры – длина 1-5 мкм, диаметром 0,4-0,5 мкм. Количество в клетке – от десятков до 5 000. Структура митохондрий показана на рисунках. Митохондрии состоят в основном из белка (60-65 % сухой массы) и липидов (30 %).

Митохондрии – это двумембранные органоиды. Толщина наружной и внутренней мембран – 5-6 нм каждая. Перимитохондриальное пространство (промежуток между мембранами) заполнено жидкостью типа сыворотки. Внутренняя мембрана образует различной формы складки – кристы. На внутренней поверхности внутренней мембраны расположены грибовидные частицы – оксисомы, содержащие окислительные ферменты.

Внутреннее содержимое митохондрий – матрикс. В матриксе содержатся рибосомы и митохондриальная ДНК (0,5 %), которая имеет кольцевое строение и отвечает за синтез белков митохондрий.

Митохондрии имеют все типы РНК (1 %), делятся независимо от деления ядра, в клетке образуются от предсуществующих митохондрий путем деления или почкования. Полупериод жизни митохондрий – 5-10 дней.

Митохондрии являются центрами энергетической активности клеток: – в них функционируют системы аэробного дыхания и окислительного фосфорилирования:

– во внутренней мембране митохондрий локализованы компоненты электрон-транспортной цепи и АТФ-синтетазные комплексы, осуществляющие транспорт электронов и протонов и синтез АТФ;

– в матриксе располагаются системы окисления ди- и трикарбоновых кислот, ряд систем синтеза липидов, аминокислот и др.

Митохондрии способны передвигаться к местам усиленного потребления энергии. Они могут ассоциировать друг с другом путем тесного сближения или при помощи тяжей. При анаэробном дыхании митохондрии исчезают.

2 Структура и функции растительных мембран

Существование мембран в клетке ученые предполагали давно, но только в середине XX в. их смогли увидеть на снимках, сделанных с помощью электронного микроскопа как чередование двух темных и одной светлой полосы.

Клеточная мембрана состоит из примерно одинакового количества белков и липидов (40 %), а также углеводов и ионов кальция и магния.

Липиды – это соединения, нерастворимые в воде, но растворимые в органических растворителях. В состав липидов входят насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты. Липиды мембран относятся к фосфо- и гликолипидам.

Фосфолипиды – это сложные эфиры глицерина и высших жирных кислот, содержащие остаток фосфорной кислоты. В фосфолипидах две ОН-группы связаны с жирными кислотами, а третья ОН-группа присоединена к фосфорной кислоте. Фосфат, в свою очередь, соединяется с другими небольшими гидрофильными группами – остатками холина, серина или этаноламина. В результате молекула фосфолипида состоит из двух частей: полярной «головки», часто несущей отрицательный электрический заряд, и двух гидрофобных «хвостов». Хвосты состоят из остатков жирных кислот; длина хвоста – 14-24 атома углерода. Фосфолипиды наиболее распространены, они входят в состав всех мембран и составляют от 40 до 90 % общего количества липидов в мембране.

Гликолипиды – это продукты соединения липидов с углеводами. Как и у фосфолипида, молекула гликолипида содержит два длинных гидрофобных хвоста и полярную головку, содержащую один или более остатков сахаров и не содержащую фосфата.

Липидные рафты – особые участки (микродомены) плазматической мембраны, обогащенные гликофинголипидами и холестерином. Эти участки координируют клеточные процессы, влияют на текучесть мембраны, служат организующими центрами для сборки сигнальных молекул, регулируют перемещение мембранных белков, рецепторов. Липидные рафты более структурированы и упакованы плотнее, чем окружающий их липидный бислой; при этом они способны свободно в нем перемещаться. Липидные рафты чрезвычайно обогащены интегральными мембранными белками. Между белками рафта и остального бислоя происходит постоянный обмен: мембранные белки могут заходить внутрь рафтов и выходить наружу за время порядка нескольких секунд. Стоит отметить, что для процесса, в котором взаимодействуют два мембранных белка, их одновременное присутствие в одном и том же рафте очень сильно увеличивает вероятность их столкновения. Поэтому некоторые мембранные рецепторы и сигнальные белки обособляются вместе именно в мембранных рафтах, причем передачу сигнала через эти белки можно прервать с помощью манипуляций, которые выводят холестерин из мембраны и разрушают рафты; таким образом, липидные рафты принимают участие во многих сигнальных путях клетки.

Соединения, содержащие как сильно гидрофобные, так и сильно полярные группы, называются амфипатическими. Когда амфипатические молекулы находятся в водном окружении, они стремятся расположиться так, чтобы их гидрофобные хвосты были спрятаны от молекул воды, а гидрофильные головки оказались в воде. В результате возникают или сферические мицеллы (везикулы), у которых гидрофобные хвосты обращены внутрь, или бислои, в которых гидрофобные хвосты располагаются между двумя слоями полярных головок.

Липиды выполняют в мембране структурную функцию, влияют на расположение белковых молекул, определяют проницаемость мембран и осмотические свойства клетки и органелл. Они оказывают влияние также на активность мембранно-связанных ферментов. Гликолипиды могут являться рецепторами.

К мембранным белкам относятся белки, которые встроены в клеточную мембрану или мембрану клеточной органеллы или ассоциированы с таковой. Около 25 % всех белков являются мембранными.

Мембранные белки выполняют разные функции: структурную, каталитическую, транспортную, рецепторную. Структурная функция состоит в том, что белки образуют мембраны и цитоскелет (микротрубочки и микрофиламенты). Некоторые мембранные белки являются ферментами. Например, во всех мембранах находятся АТФазы. Структурные белки не имеют ферментативной активности. В мембранах расположены специальные транспортные белки, переносящие вещества через мембраны. Глобулы некоторых сложных белков имеют на своих поверхностях разветвленные углеводные цепи, похожие на телевизионные антенны и имеющие очень разную форму. С помощью этих «антенн» клетка принимает сигналы, идущие из внешней среды и от других клеток. В мембранах есть белки-переносчики электронов, участвующие в превращении энергии во время фотосинтеза и дыхания. Белки обеспечивают связь плазмалеммы с цитоскелетом.

Мембраны клеток разных типов и даже мембраны разных органелл одной клетки отличаются по составу липидов и белков. Соотношение белков и липидов тоже различно и зависит от функции данной мембраны. В плазмалемме белков 50 %. Мембраны, играющие защитную роль, содержат больше липидов, а мембраны, связанные с выполнением активных физиолого-биохимических процессов, – больше белков. Например, наружная мембрана митохондрии содержит 45 % липидов и 55 % белков, а внутренняя мембрана, образующая кристы и связанная с превращением энергии, содержит белков до 75-80 %.

По современным данным, основой клеточной мембраны является непрерывный бимолекулярный слой липидов, гидрофобные группы которых обращены друг к другу, а полярные – направлены наружу, так как окружающая среда — вода. Толщина липидного бислоя – около 5 нм. Обе половины бислоя отличаются по своему липидному составу: в наружной половине бислоя находятся гликолипиды, сахарные группы которых ориентированы к

клеточной стенке. Последнее доказывает, что данные молекулы участвуют во взаимодействии клетки с ее окружением.

Белковые глобулы или располагаются на поверхности липидного бислоя (поверхностные белки), или пронизывают его (трансмембранные), или полупогружены в него. Такое строение мембраны получило название мозаичного.

Трансмембранные белки имеют гидрофобные и гидрофильные участки поверхности. Гидрофобные участки взаимодействуют с гидрофобными хвостами липидных молекул внутри бислоя, а гидрофильные – обращены к воде с обеих сторон мембраны. Полипептидная цепь молекулы трансмембранного белка может пересекать бислой один или несколько раз. Участок полипептидной цепи, проходящий через бислой, имеет форму спирали. У полупогруженных белков поверхность той части глобулы, которая находится внутри липидного бислоя, гидрофобна, а поверхность выступающей из бислоя части – гидрофильна. Поверхностные белки находятся на наружной и внутренней стороне бислоя; их поверхность гидрофильна, а гидрофобные радикалы находятся внутри глобулы.

Основная часть мембранных белков имеет суммарный отрицательный заряд, поэтому они связаны с полярными головками мембранных липидов, часто тоже заряженных отрицательно, не непосредственно, а через катионы кальция или магния. Значительная часть белков удерживается в мембране благодаря гидрофобным взаимодействиям. Некоторые поверхностные белки присоединяют цепь жирной кислоты, которая входит в бислой со стороны цитоплазмы и соединяет таким способом белок с поверхностью бислоя. Некоторые белки как бы привязаны к бислою: их держат микрофиламенты, проникающие в цитозоль.

Химический состав мембран и особенности их молекул обуславливают свойства самих мембран. Главное свойство липидного бислоя – текучесть. Липидный бислой представляет собой жидкость, в которой отдельные молекулы без труда меняются местами со своими соседями в пределах одного монослоя. Очень редко молекула может перескочить из одного монослоя в другой. Такое перемещение получило название «флип-флоп». Одновременно молекулы липидов вращаются вокруг своих продольных осей, а их углеводородные «хвосты» колеблются, при этом наибольшие колебания наблюдаются у центра бислоя, а наименьшие – около «головки» молекулы.

Текучесть липидного слоя определяется его составом и имеет большое значение для выполнения мембранами своих функций, в том числе транспорта воды и ионов, восприятия внешних сигналов. От текучести мембранных липидов зависит форма белковой глобулы и, следовательно, активность связанных с мембранами ферментов.

Липиды мембраны могут находиться в состоянии жидкого кристалла или геля. Если вязкость липидного бислоя превысит пороговое значение, то приостанавливаются некоторые процессы мембранного транспорта и исчезает активность ряда ферментов.

Мембранные белки также подвижны. Они способны вращаться вокруг своей оси; многие из них могут свободно плавать в липидном бислое. Расположение белковых молекул в мембране и степень их погружения в липидный бислой зависит от числа гидрофильных и гидрофобных групп на поверхности глобулы и может изменяться. Это связано с тем, что третичная структура глобул зависит от слабых связей. Под действием любого фактора эти связи могут разорваться, в результате на поверхность глобулы выйдут гидрофильные радикалы, а гидрофобные – уйдут внутрь глобулы или наоборот. Перераспределение гидрофильных и гидрофобных групп на поверхности глобулы вызовет изменение ее расположения в бислое липидов, поскольку известно, что гидрофильные и гидрофобные группы атомов отталкиваются. На расположение глобул влияют и электрические заряды.

Кроме того, молекулы мембраны непрерывно и быстро обмениваются на соответствующие молекулы из окружающей среды. В мембрану входят и новые молекулы. Из сказанного можно сделать вывод, что структура мембраны динамична.

Несмотря на динамичность, структура мембраны упорядочена. Упорядоченность – это способность каждой молекулы в данный момент находиться в мембране на своем, строго определенном месте, которое зависит от ее свойств.

В мембранах между молекулами существуют очень маленькие расстояния, т.е. молекулы плотно упакованы. Например, на 1 мкм^2 бислоя расположено примерно $5 \cdot 10^6$ молекул липидов. Плотная упаковка молекул достигается с помощью межмолекулярных взаимодействий.

Разные вещества проходят через мембраны с различной скоростью, поэтому мы говорим, что мембраны избирательно проницаемы. В живой клетке проницаемость мембраны для данного вещества не остается постоянной, а изменяется в зависимости от потребностей клетки: непроницаемая для вещества в данный момент мембрана может стать проницаемой для него в следующий момент. Под влиянием любого внешнего (например, температуры, света) или внутреннего (величины pH, концентрации веществ, возраста и пр.) фактора проницаемость мембран изменяется, потому что действие на клетку любого фактора изменяет третичную структуру белковых глобул и, следовательно, их расположение в бислое.

Мембраны способны к самосборке. Как это происходит? Мы уже говорили, что молекулы липидов в воде образуют бислой. Если прибавить белки, то они встраиваются в этот бислой согласно своим свойствам, и образуется мембрана. Этот процесс был воспроизведен на бактериях. Самосборка мембран происходит постоянно: она сопровождает рост клетки; с ее помощью восстанавливаются разрушенные части мембраны.

Некоторые мембраны взаимопревращаются. Например, мембрана эндоплазматического ретикулума со временем может превратиться в мембрану аппарата Гольджи, а последняя – в участок плазмалеммы.

Свойства мембран определяют их функции. Мембраны отделяют клетку от внешней среды, регулируют транспорт веществ между клеткой и ее

свободным пространством, между разными органеллами. Главный контроль за движением питательных веществ и метаболитов из клетки в клетку выполняет плазмалемма. Для большинства веществ она служит просто барьером, ограничивающим их движение по градиенту химического потенциала. Однако для некоторых веществ, имеющих особое значение для жизни клетки (сахара, аминокислоты, ионы), в мембранах существуют специальные белки, которые не только облегчают транспорт этих веществ в протопласт по градиенту химического потенциала, но и обеспечивают их транспорт через мембрану против градиента.

Контролируя поглощение и выделение веществ клеткой, мембраны таким способом регулируют скорость и направленность химических реакций, составляющих обмен веществ. Увеличение проницаемости мембраны может способствовать соединению фермента с субстратом, следовательно, пойдет химическая реакция, которая раньше была невозможна. Мембраны регулируют обмен веществ и другим способом – изменяя активность ферментов. Некоторые ферменты активны только тогда, когда прикреплены к мембране; другие, наоборот, в этом состоянии не проявляют активности и начинают работать, лишь отделившись от мембраны. Липиды мембраны могут влиять на форму глобулы белка-фермента и, следовательно, на его активность.

Кроме того, расположение фермента на мембране определяет место протекания данной химической реакции в клетке. Некоторые белки-ферменты располагаются на мембране в определенной последовательности, образуя мультиферментные комплексы, что помогает прохождению последовательных химических реакций, образующих цепи или циклы (например, гликолиза, цикла трикарбоновых кислот). Благодаря плотной упаковке молекул расстояния между компонентами такой системы очень маленькие, что особенно важно, если в результате какой-нибудь реакции образуются нестабильные промежуточные продукты. В мембранах обнаружено много таких мультиферментных комплексов, например электрон-транспортная цепь дыхания. Если даже один из ферментов этой системы отделится от мембраны, цепь реакций остановится или пойдет по другому пути.

Мембраны увеличивают внутреннюю поверхность клетки, на которой находятся ферменты и протекают разные химические реакции. Они делят клетку на компартменты (отсеки, ячейки), отличающиеся по своему химическому составу. Каждая органелла, окруженная мембраной, является таким компартментом. Компартментация клетки имеет очень большое значение. Благодаря избирательной проницаемости мембран компартменты отличаются по своему химическому составу. Например, хлорофилл содержится в хлоропластах; в вакуолях – запас аминокислот, сахаров, ионов; в ядре – почти вся ДНК клетки. В результате создается химическая гетерогенность клетки. Неодинаковая концентрация ионов по обе стороны мембраны приводит к возникновению разности электрических потенциалов, которую клетка может использовать для выполнения работы (транспорта веществ через мембраны, передачи электрических сигналов, синтеза АТФ).

Различные концентрации и химический состав обуславливают неодинаковую вязкость цитоплазмы в разных частях клетки. В свою очередь, вязкость влияет на скорость внутриклеточного транспорта веществ и, следовательно, на скорость химических реакций.

Итак, благодаря мембранам в клетке возникают градиенты химического состава, концентрации, электрических потенциалов, вязкости, т.е. мембраны обеспечивают возникновение и сохранение в каждом компартменте своих, специфических, физико-химических условий. Поэтому по обе стороны мембраны кислотность, концентрация растворенных веществ, электрический потенциал, как правило, неодинаковы. Градиент – мера увеличения или уменьшения какой-либо физической величины при перемещении на единицу длины или в единицу времени.

Имея разный химический состав, органеллы могут выполнять разные функции. В хлоропластах идет фотосинтез, в митохондриях – превращение энергии, освобождаемой при дыхании в энергию макроэргических связей АТФ, вакуоль участвует в поступлении воды в клетку. В различных компартментах происходят разные химические реакции, часто противоположно направленные. Например, синтез белка идет в рибосомах, а их распад – в лизосомах. Скорость реакций, катализируемых ферментами, зависит от их концентрации, а также от концентрации субстратов и кофакторов. Если они находятся не в цитозоле, а собираются в одном маленьком компартменте, то их концентрация увеличивается и соответствующая реакция идет быстро. Итак, благодаря мембранам клетка представляет собой сложную гетерогенную систему.

Функцию компартментации клетки мембраны могут выполнять благодаря своей избирательной проницаемости. Клетка жива до тех пор, пока избирательно проницаемые мембраны делят ее на компартменты.

От состояния мембран зависит чувствительность рецепторов к действию раздражителей и эффективность перестройки клеточного метаболизма в ответ на полученное раздражение.

Обладая избирательной проницаемостью, мембраны выполняют еще одну очень важную функцию: поддерживают гомеостаз в клетке и в отдельных органеллах. Внутренней средой клетки является цитозоль, а внутренней средой каждой органеллы – ее строма или матрикс. Внешней средой для клетки является свободное пространство ее стенки, а для органеллы – цитозоль.

Английский биохимик С. Роуз подсчитал, что в клетке на одну молекулу белка приходится 18 000 молекул воды, 10 молекул липидов, 20 молекул других органических веществ и 100 неорганических ионов. Если в клетке синтезировалась новая молекула белка, то в цитозоль должно поступить 18 000 молекул воды и 100 неорганических ионов, образоваться 10 молекул липидов и 20 молекул других органических веществ. Молекулы воды и ионы поступают в цитозоль из вакуоли и из свободного пространства клетки. Сахара, ионы тоже могут поступать из вакуоли. Если в клетке разрушится белковая молекула, то соответствующее количество молекул воды и других ве-

ществ должно выделиться из цитозоля в вакуоль, в свободное пространство или разрушиться. Следовательно, клеточная стенка и вакуоль также участвуют в поддержании водного и солевого гомеостаза. Однако главным регулятором гомеостаза являются мембраны, прежде всего плазмалемма.

Изменение внутренней среды вызывает нарушение нативной структуры белковых глобул. В результате изменяется форма активного центра фермента и, следовательно, его активность. Изменения третичной структуры белковых глобул вызывают увеличение проницаемости мембран, нарушение компартиментации клетки, что может привести к ее смерти.

Мембраны участвуют в адаптации клетки к внешним условиям. Они могут выполнять свои функции только в том случае, если сохраняется текучесть их липидного бислоя. Изменение условий, например, снижение или повышение температуры, вызывает соответственно «затвердение» или «разжижение» жирных кислот, следовательно, изменение текучести мембран. Чтобы этого не происходило, в липидах при повышении температуры увеличивается количество насыщенных кислот, а при ее понижении – ненасыщенных.

У высших растений возможен переход насыщенных жирных кислот в ненасыщенную форму. Для этого в клетке есть специальные ферменты – десатуразы, связанные с эндоплазматическим ретикулумом и катализирующие образование двойных связей. Действие десатураз зависит от присутствия кислорода, а скорость синтеза самих ферментов – от температуры. При снижении температуры синтез ферментов усиливается; при ее повышении как синтез, так и активность ферментов снижаются. Десатурирующие ферменты при низких температурах превращают насыщенные жирные кислоты в ненасыщенные.

Изменение соотношения ненасыщенных и насыщенных жирных кислот в мембранных липидах может происходить и в результате синтеза или распада кислот с разным содержанием двойных связей. Замена насыщенных жирных кислот в липидах на ненасыщенные, и наоборот, позволяет мембранам сохранить свою текучесть при изменениях температуры. Умение приспособливать состав липидов к температуре среды – одно из самых ярких проявлений удивительной способности клеток к адаптации.

3 Жизненный цикл растительной клетки

Под термином онтогенез понимают индивидуальное развитие организма, органа, клетки от момента образования до естественной гибели. Онтогенез клетки может происходить двояко: либо от деления до ее смерти, либо от деления до деления.

Второй вариант онтогенеза (от деления до деления) характерен для клеток меристем, а также для каллусных клеток *in vivo* и *in vitro*. Для таких клеток часто применяют термин пролиферирующие, т.е. постоянно делящиеся. В этом случае клетка последовательно проходит клеточный (митотический) цикл, т.е. период от митоза до митоза. Клеточный цикл делится на четыре периода (фазы): собственно митоз, пресинтетический (постмитотический) период, синтетический период S (происходит удвоение ДНК) и пост-

синтетический (премитотический) период G_2 . Продолжительность клеточного цикла зависит от вида растения и типа клеток, однако в среднем составляет около суток. Длительность периодов цикла также варьирует.

Онтогенез многих растительных клеток проходит по первому варианту – от митоза до естественной смерти. В этом случае он также складывается из нескольких этапов: деление клетки, рост растяжением, дифференцировка, активное функционирование, старение и смерть. В процессе дифференцировки формируются различия между клетками, т.е. происходит их специализация. Деление на этапы достаточно условно: дифференцировка клетки, в частности, начинается уже на стадии роста.

Особенностью растительных клеток является возможность ее дедифференцирования, т.е. перехода специализированных клеток обратно к пролиферации. Это происходит *in vivo* при образовании каллуса (травматической ткани двудольных), а также *in vitro* при получении культур клеток. Культивируемые *in vitro* клетки можно получить из любой ткани любого органа растения, т.е. к дедифференциации способна практически любая живая клетка растения, независимо от типа ее дифференцировки.

Дедифференцированные пролиферирующие клетки *in vitro* при определенных условиях могут вновь дифференцироваться и привести к формированию тканей, органов и целых растений. Таким образом, растительная клетка истинно тотипотентна, т.е. не только содержит полную информацию о целом организме, но из нее реально можно получить интактное растение. Напомним, что под тотипотентностью понимают свойство соматических клеток в полной мере реализовать находящуюся в них наследственную информацию. Получаемые таким образом растения носят названия регенерантов. Получение растений-регенерантов из отдельной дедифференцированной клетки и даже из отдельного протопласта в настоящее время является рутинной процедурой и служит основой многих биотехнологий. Заметим, что в случае животных клеток подобные свойства сохраняют лишь немногие стволовые клетки.

Рост клетки, т.е. необратимое увеличение ее массы и объема, может происходить путем экспансии (увеличение размера клетки в двух или трех измерениях) или удлинения (экспансия по одному измерению). Причиной разнообразия форм растительных клеток может быть любой из этих двух процессов, протекающий в определенных областях поверхности клетки. Интенсивное удлинение растительных клеток происходит в особых зонах корня и побега. Такой рост носит название рост растяжением.

Процесс роста – один из основных этапов онтогенеза клетки, в результате которого клетка достигает оптимальных для дальнейшего функционирования размера и формы. Основными структурами, обеспечивающими процесс роста, являются вакуоль и клеточная стенка.

При росте клетки клеточная стенка должна растягиваться или деформироваться. В то же время отдельные целлюлозные микрофибриллы неспособны растягиваться, следовательно, при подобных изменениях должно происходить либо скольжение микрофибрилл относительно друг друга, либо

расхождение соседних микрофибрилл. Имеется достаточно экспериментальных подтверждений использования клеткой второго способа – расхождения микрофибрилл.

Движущей силой роста клетки является осмотическое давление, развиваемое протопластом, прежде всего вакуолью. Снижение прочности, т.е. ослабление связей между компонентами клеточной стенки, рассматривается как первичный механизм роста клеток. В клетке существуют механизмы, осуществляющие дискретное биохимическое ослабление матрикса клеточной стенки. После расхождения микрофибрилл целлюлозы образовавшиеся «пустоты» заполняются новыми полисахаридами или другими компонентами стенки.

Растительные клетки обладают множеством кортикальных микротрубочек, связанных с плазмалеммой. Ориентация микротрубочек обычно определяет ориентацию образующихся целлюлозных микрофибрилл. Механизм этого явления до конца не установлен. Кортикальные микротрубочки могут направлять целлюлозосинтазные комплексы либо через опосредованный белком контакт, либо определяя в мембране каналы, по которым движется синтаза. В последнем случае микротрубочки могут выполнять роль своеобразных направляющих, которые запрещают синтазному комплексу «сворачивать» вправо или влево. Считается, что начало растущей целлюлозной микрофибриллы жестко закрепляется в клеточной стенке, таким образом, вектор движения комплекса по мембране строго определен: вперед он движется за счет жесткости целлюлозной микрофибриллы (наращивая цепочку, «отталкивается» от зафиксированного конца), а отклонения от «правильного курса» запрещают лежащие по бокам микротрубочки.

В свою очередь, ориентация микрофибрилл целлюлозы определяет вариант роста клетки (экспансия или удлинение) и направление удлинения. В клетках, которые растут путем экспансии, слои микрофибрилл ориентированы в клеточном матриксе случайным образом, тогда как в удлиняющихся клетках они выстроены в поперечной или спиральной ориентации к оси удлинения. Под действием осмотического давления протопласта спирально расположенные микрофибриллы целлюлозы раздвигаются, и размеры клетки увеличиваются в продольном направлении. Поскольку микрофибриллы целлюлозы не способны растягиваться, их спиральное расположение предотвращает увеличение размеров клетки в ширину: они охватывают клетку подобно обручам, набитым на бочку. В то же время удлинение клетки может происходить весьма легко при условии слабой связи между «витками» целлюлозы.

Новые микрофибриллы, образующиеся на внутренней поверхности клеточной стенки, в основном формируются в поперечной ориентации и функционально заменяют старые микрофибриллы. Старые микрофибриллы отодвигаются во внешние слои клеточной стенки и пассивно переориентируются в продольном направлении при удлинении клетки.

Несмотря на отмеченные различия в составе и строении клеточных стенок, механизмы роста всех цветковых растений сходны. Одним из меха-

низмов, которым ауксин стимулирует растяжение клеток, может быть регулирование активности гидролаз клеточных стенок. Согласно гипотезе «кислого роста», ауксин активизирует Н-АТФазу плазмалеммы, которая подкисляет клеточную стенку. Низкий рН, в свою очередь, активизирует локализованные в апопласте специфичные гидролазы, которые расщепляют связи, соединяющие микрофибриллы целлюлозы с другими полисахаридами. Расщепление этих связей ослабляет клеточную стенку. Снижение прочности клеточной стенки ведет к нарушению равновесия водного потенциала клетки, происходит поглощение воды и увеличение размеров клетки. Таким образом, ослабление связей клеточной стенки («сшивок» между микрофибриллами) пассивно ведет к увеличению размеров клетки.

Основные принципы гипотезы «кислого роста» прошли «испытание временем», однако существует как минимум три нерешенных проблемы: во-первых, не найдено ни одного фермента, который бы гидролизировал связи между гликанами исключительно при $\text{pH} < 5,0$; во-вторых, нет разумного объяснения, каким образом регулируется рост после того, как гидролазы активизированы путем снижения рН; в-третьих, гидролазы, извлеченные из клеточной стенки и добавленные к изолированным фрагментам тканей, приводят к удлинению клеток *in vitro*, независимо от внешнего рН.

В настоящее время известно два фермента, которые могут играть основную роль в снижении прочности клеточных стенок. Один из них – ксилоглюканэндотрансгликозилаза – осуществляет трансгликозилирование ксилоглюканов, при котором одна цепочка расщепляется, а затем снова присоединяется к нередуцирующему концу другой. При таких перестройках микрофибриллы могут «скользить» относительно друг друга, однако общая прочность ксилоглюканового матрикса не снижается.

Другие белки катализируют растяжение клеточной стенки без гидролитической или трансгликолитической активности. Подобные белки были названы экспансинами. Их функция состоит, скорее всего, в разрушении водородных связей между целлюлозой и связующими гликанами, что приводит к ослаблению клеточной стенки. Экпансины – единственные белки, которые могут осуществлять удлинение клеточной стенки *in vitro*. Они обязательно присутствуют в растущих тканях всех цветковых растений. Похоже, что они разрушают водородные связи между целлюлозой и связующими гликанами независимо от их химической структуры.

Как только удлинение завершено, первичная клеточная стенка «закрывает» клетку в соответствующую форму. Одним из компонентов подобной фиксации в клеточной стенке являются гидроксипролинобогатые белки типа экстенсина. Их гибкие участки могут обертывать микрофибриллы целлюлозы, а жесткие выполнять функции «распорок».

Однако основную связующую и фиксирующую роль в клеточных стенках, вероятно, играют фенольные соединения – прежде всего оксикоричные кислоты, которые могут образовывать между собой эфирные и сложноэфирные связи. Формирование подобных перекрестных связей ускоряется в конце ростовой фазы клетки. Структуры с фенольными соединениями, связанные

такими мостиками, достаточно прочны и укрепляют стенки закончившей свой рост клетки.

После роста растяжением растительная клетка специализируется для выполнения той или иной функции. Этот процесс носит название дифференциации. Дифференциация клеток приводит как к возникновению специфичной формы клетки, так и к специализации выполняемых функций. Процесс дифференциации клетки в ее онтогенезе является составной частью дифференциации ткани и органа в онтогенезе всего растения. Особенности дифференциации растительной клетки во многом связаны с изменениями в структуре ее клеточной стенки.

Для многих типов клеток процесс дифференцирования связан с формированием на первичной клеточной стенке со стороны плазматической мембраны вторичной стенки. Независимо от химического состава первичная стенка всегда определяется как структура, которая участвует в росте клетки. Когда рост клетки прекращается, первичная клеточная стенка укрепляется поперечными сшивками и принимает свою окончательную форму. В этот момент начинается формирование вторичной клеточной стенки. Вторичные стенки часто связаны со сложными специализациями клеток. Хлопковое волокно, например, состоит из целлюлозы почти на 98 %. Чаще вторичная стенка содержит дополнительные «нецеллюлозные» полисахариды, белки и ароматические вещества типа лигнина. В трахеидах вторичные стенки могут формировать специальные образования (кольцевые или спиральные утолщения, сетчатые или перфорированные пластинки). Колленхима характеризуется сильным утолщением клеточной стенки по углам клетки. Многие структурные белки, специфичные для определенных типов клеток, встречаются только во вторичной стенке.

Внешние слои эпидермальных клеток покрываются кутикулой и суберином, что предотвращает испарение воды. Смежные боковые стенки клеток эндодермы импрегнированы суберином для обеспечения передвижения воды по симпласту в стелу.

Для многих дифференцированных клеток характерно наличие кутикулы – специального слоя, который покрывает клеточную стенку и делает ее непроницаемой для воды. Кутикула состоит из сетчатого матрикса, «пустоты» которого заполнены гидрофобными кутикулярными восками.

Кутин является матриксом кутикулы надземных органов. Он представляет собой сложный полимер, составленный из длинноцепочечных гидроксиглицированных жирных кислот и спиртов. Кутикулярные жирные кислоты имеют, как правило, 16 либо 18 атомов углерода и содержат одну, две или три гидроксильные группы. В результате образования сложноэфирных связей между карбоксильными и спиртовыми группами этих кислот получается сложная макромолекула с нерегулярной структурой. За счет присутствия в одной кислоте двух или трех гидроксильных групп образуется сетчатая структура, составляющая матрикс кутикулы.

Суберин представляет собой матрикс кутикулы подземных органов растения. Он обнаруживается в пробковых клетках перидермы, раневой по-

верхности клеток и участках эндодермы. В целом строение кутина и суберина сходно, однако в составе суберина присутствуют длинноцепочечные (от C_{16} до C_{22}) дикарбоновые кислоты. Второе отличие суберина – наличие фенольных компонентов, которые часто составляют большую его часть.

Матрикс, образованный кутином или суберином, обычно пропитывается и покрывается сверху кутикулярным воском. Воск представляет собой сложную смесь гидрофобных длинноцепочечных углеводов, кутикулярных спиртов, альдегидов, кетонов, кислот и эфиров. Специфическими компонентами кутикулярного воска являются восковые эфиры. Это сложные эфиры длинноцепочечных насыщенных жирных кислот и спиртов.

Наиболее характерная отличительная особенность многих дифференцированных клеток — лигнификация их клеточных стенок. Образование лигнинов свойственно всем сосудистым растениям. Принято считать, что появление лигнинов эволюционно было связано с выходом растений на сушу. При этом растениям необходимо было решить две принципиальные задачи: образовать жесткую структуру для существования в воздушном пространстве и сформировать системы транспорта воды в надземные органы. Ни целлюлоза, ни связующие гликаны, ни пектины этого обеспечить не могли. Проблема была решена благодаря включению во вторичную клеточную стенку фенольного полимера лигнина.

Лигнинами называют нерегулярные трехмерные полимерные сети из фенолпропаноидов — ароматических фенольных соединений со структурой C_6-C_3 . За редкими исключениями, лигнин отсутствует в первичных клеточных стенках. Его синтез строго совпадает с началом дифференциации клетки и образованием вторичной клеточной стенки. Фенолпропаноиды, входящие в состав лигнина, представлены оксикоричными спиртами «монолигнолами». К ним относятся кумаровый, кониферилловый и синаповый спирты. Конденсация этих трех компонентов и образует сеть лигнина. Монолигнолы могут связываться между собой различным образом – простой эфирной связью, сложноэфирной связью либо $C-C$ -связями.

Синтез монолигнолов довольно хорошо изучен. Все его этапы происходят в цитозоле, где образуются CoA -эфиры монолигнолов, и, кроме того, они могут быть гликозилированы. Гликозилирование может быть важно для направленного мембранного транспорта. После попадания CoA -эфиров монолигнолов в клеточную стенку происходит их окислительная полимеризация. В клеточных стенках этот процесс могут осуществлять три фермента – лакказа, полифенолоксидаза и пероксидаза. В последнее время получены данные, свидетельствующие о том, что за полимеризацию лигнина ответственна прежде всего пероксидаза.

Смерть растительной клетки может наступить по двум причинам: внезапно, в результате неблагоприятных внешних воздействий – вынужденная гибель, и по программе, определяемой онтогенезом растения, – запрограммированная гибель. В качестве примера смерти от внешних факторов можно привести гибель тканей после воздействия экстремальных температур или атаки патогена. Запрограммированная гибель растительных клеток происхо-

дит, например, при образовании ксилемы, созревании плодов, опадании листьев или при образовании листьев специальной формы (например, у монстеры).

По механизму (типу) гибель клеток подразделяется на некроз (внезапная смерть) и апоптоз (программная смерть). Их принципиальное различие заключается в характере воздействия на окружающие клетки и ткани. Апоптоз проходит «незаметно» для соседних клеток. Его основная «цель» – «разобрать» клетку на составные части и строительные материалы, которые потом можно будет использовать для метаболизма других клеток. ПКГ всегда проходит по типу апоптоза, тогда как вынужденная смерть может проходить как по типу апоптоза, так и некроза. Типичным примером вынужденной гибели по типу апоптоза является смерть клеток в процессе реакции сверхчувствительности при инфекции.

Апоптоз. Типичные признаки апоптоза – конденсация и дробление ядра, разрыв нити ДНК на олигонуклеосомные фрагменты, формирование апоптозных телец – мембранных структур, содержащих фрагменты ДНК. При этом цитоплазматическая мембрана остается интактной до образования апоптозных телец. В процессе апоптоза клетка резко уменьшается в объеме, протопласт съеживается, а мембрана приобретает складчатость. Далее разрыхляется хроматин. Уровень ядерного гетерохроматина увеличивается, и он перемещается к краям ядра. Ядерная ДНК разрывается на фрагменты длиной приблизительно 50 тыс. пар оснований. В дальнейшем такие фрагменты под действием Са-зависимой эндонуклеазы разрываются на олигонуклеосомные фрагменты длиной около 180 пар оснований. Апоптозные тельца с фрагментами ДНК мигрируют из центра клетки к ее периферии.

Признаки апоптоза у животных и растений сходны, однако у животных апоптозные везикулы поглощаются соседними или специализированными клетками, такими, как макрофаги. У растений фагоцитозу препятствует клеточная стенка.

Важную роль в гибели растительных и животных клеток по типу апоптоза играют митохондрии. Под воздействием сигналов клеточной гибели во внутренней мембране митохондрий образуются поры большого размера. Это ведет к быстрой деполяризации мембраны и потере ею электрохимического потенциала. Указанные процессы приводят к набуханию митохондриального матрикса и разрыву наружной мембраны митохондрии. Высвобождаются белки межмембранного пространства митохондрий, прежде всего цитохром с, что составляет важный этап апоптоза. Хлоропласты также могут принимать участие в непосредственном регулировании программируемой гибели растительных клеток и в запуске апоптоза. Возможно участие других мембранных структур, например, тонопласта.

Некроз. При некрозе объем клетки значительно увеличивается. Изменяется проницаемость цитоплазматической и внутриклеточных мембран. Цитоплазма вакуолизируется. Повреждается тонопласт. Органеллы набухают и разрушаются. В дальнейшем мембраны разрываются, происходит дезинте-

градия клетки. Остатки органелл лизируются. Содержимое клетки попадает в межклеточное пространство.

Прочие различия некроза и апоптоза. При некрозе не активируется какая-либо генетическая программа. Апоптоз, напротив, является результатом запуска определенной генетической программы. Показано участие в этом процессе ряда сигнальных систем. В частности, одной из основных сигнальных систем, участвующих в индукции и разворачивании апоптоза, является НАДФН-оксидазная система. Стоит отметить, что многие компоненты этой системы у растительных и животных клеток достаточно близки. Мембранные белки НАДФН-оксидаз содержат Са-связывающие области, что свидетельствует об участии в этом процессе Са.

На молекулярном уровне основным признаком апоптоза считается активация ряда протеаз, прежде всего каспаз. Каспазы представляют собой семейство эволюционно консервативных цистеиновых протеаз, которые специфически расщепляют белки по остаткам аспарагиновой кислоты. В настоящее время идентифицировано около десяти каспаз. Помимо активации каспаз, у растений выявлено возрастание активности сериновой и аспарагиновой протеаз, Са-зависимых протеаз и убиквитинов. Протеазы образуют каскад взаимосвязанных протеолитических реакций. Они последовательно активируют друг друга, участвуют в упорядоченной передаче сигнала апоптоза, могут являться компонентами единого протеазного комплекса.

Наряду с механизмами уничтожения клетки, в ней есть несколько механизмов, защищающих ее от «случайного» самоуничтожения.

Во-первых, протеазы синтезируются в клетке в неактивной форме, их процессинг происходит за счет автолиза или протеолиза другими протеазами. Каспазы синтезируются в клетке в виде прокаспазы – неактивного мономера с молекулярной массой 30 – 50 кДа. Активные формы являются тетрамерами, содержащими две малые и две большие субъединицы.

Во-вторых, протеазы обратимо взаимодействуют с эндогенными белковыми ингибиторами, образуя неактивные комплексы. Такие комплексы описаны для цистеиновых, Са-зависимых и ряда других протеаз. При действии различных индукторов апоптоза происходит диссоциация неактивных комплексов протеаза – ингибитор.

В-третьих, протеазы обычно являются компонентами специальных сигнальных систем. Путь передачи апоптозного сигнала состоит из цепочки: индукторы – рецепторы – адаптеры – каспазы первого эшелона – регуляторы – каспазы второго эшелона. Только полный набор компонентов, состоящий из рецептора, его лиганда, адаптера и прокаспазы, формирует специфичный комплекс, в котором происходит активация каспаз. Этот комплекс называется апоптосомой или апоптозным шапероном.

До определенной стадии процесс апоптоза обратим. После активации каспазами первого эшелона каспазы второго эшелона процесс становится необратимым. Эти каспазы способны к самоактивации (автокатализу или автопроцессингу) и активируют фактор фрагментации ДНК на нуклосомные фрагменты.

Тема 3. Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки.

- 1 Физико-химические свойства цитоплазмы.
- 2 Принципы регуляции процессов на клеточном уровне.
- 3 Энергетический обмен в растительной клетке.

1 Физико-химические свойства цитоплазмы

Цитозоль – это структурированный коллоид, состоящий из сложной смеси растворенных в воде органических макромолекул – белков, жиров, углеводов, малых органических молекул.

Физические свойства цитозоля:

- коллоид может переходить из более жидкого состояния – золя, в более твердое состояние – геля;
- постоянный броуновское движение молекул и постоянное соприкосновение молекул инициирует метаболические реакции;
- переход участков цитоплазмы из состояния геля в состояние золя и наоборот обуславливает циклоз – движение цитоплазмы.

Химические свойства цитозоля:

- с помощью химических буферов поддерживается постоянство pH;
- с помощью ферментов поддерживается определенный химический состав.

Биологические свойства цитозоля:

- обеспечение метаболизма;
- способность к движению;
- обеспечение роста и дифференцировки клеток;
- поддержание гомеостаза клетки;

Растительной клетке присуща и раздражимость (возбудимость), т.е. способность реагировать на действие факторов внешней или внутренней среды разнообразной природы. Эти факторы называют раздражителями.

Раздражители можно подразделить на четыре группы:

- 1) физические (температурные, механические, электрические, световые, звуковые);
- 2) физико-химические (осмотические, реакция среды, электролитный состав, коллоидное состояние);
- 3) химические (гормоны, продукты обмена веществ, яды и т.д.);
- 4) биологические (вирусы, бактерии, грибы, растения, животные, люди).

Кроме того, раздражители бывают экзогенные, приходящие из внешней среды, и эндогенные – внутренние.

Воспринимать раздражения могут все белковые глобулы, изменяя свою форму. Однако клетки имеют и специальные рецепторы, воспринимающие раздражения. Рецепторы – это специфические молекулы, или структуры, клетки, которые превращают полученные сигналы (физические или химические), идущие из внешней среды или из соседней клетки, во внутриклеточ-

ные химические реакции или физические процессы. Рецепторами могут быть молекулы белков, гликолипидов, пигментов, лектинов, локализованных в цитоплазме или в мембранной системе клетки или ее органелл.

По физиологическому значению раздражители делят на адекватные (действие раздражителей в естественных условиях, к восприятию которых система приспособлена) и неадекватные (раздражители, для восприятия которых клетки специально не приспособлены, поэтому реакции на такие воздействия могут привести к их повреждениям).

Формирование клеточного ответа на раздражение можно разделить на три этапа:

- 1) восприятие (рецепция) первичного сигнала (раздражения);
- 2) внутриклеточная передача этого сигнала и его усиление;
- 3) ответная реакция клетки на молекулярном, метаболическом и физиологическом уровнях.

Под действием раздражителя происходят изменения структуры молекул рецепторов, которые передаются соседним молекулам. В результате активируются ферменты и образуются вещества-посредники (вторичные мессенджеры). С их помощью поступившая информация многократно усиливается. Восприятие сигнала сопровождается его «переводом» (трансдукцией) на понятный клетке биологический язык (язык ионов, гормонов и других регуляторных молекул). Следующим шагом является передача сигнала на компоненты внутриклеточных сигнальных путей, конечными из которых являются гены. С другой стороны, вследствие конформационных изменений белков может увеличиться проницаемость мембраны и субстрат соединится с ферментом, т.е. произойдет химическая реакция, которая раньше была невозможна. В этом случае тоже образуются вещества-посредники.

Внутриклеточная передача сигнала. В последнее время сложилось представление о том, что рецепторы входят в состав специальных сенсорных систем клетки. Такая система состоит из двух компонентов: сенсорного белка и белка-регулятора ответа. Сенсорный белок включает в себя рецептор, воспринимающий внешний сигнал (раздражение), и трансмиттер, передающий сигнал на регулятор ответа. Регулятор ответа тоже состоит из двух частей (доменов): воспринимающего домена, получающего сигнал от трансмиттера, и домена, инициирующего клеточный ответ.

Передача сигнала от рецептора на трансмиттер осуществляется с помощью фосфорилирования. Источником фосфата является АТФ. Затем фосфат переносится к воспринимающему домену белка регулятора ответа. Это вызывает изменение конформационного состояния регулятора ответа и его активацию. В результате ранее неактивные гены начинают работать, а некоторые активные гены, наоборот, теряют свою активность (дифференциальная активность генов). Благодаря этому формируется клеточный ответ.

Передача сигнала в растении. В ряде случаев помимо клеточной реакции в растении формируется и организменный, системный, ответ. Системные сигналы возникают в клетках, подвергнутых повреждающему воздействию, и передаются по растению, индуцируя формирование защитных ме-

ханизмов в частях растения, пространственно удаленных от места воздействия фактора. Системный ответ организма наблюдается при локальном действии на растение биопатогенов, высоких концентраций солей, растворов с низким осмотическим потенциалом, механического повреждения и иных воздействий.

Механизмы передачи раздражения из одной части растения в другую могут иметь химическую (например, фитогормоны или белок системин, играющий ключевую роль при ответе растения на биопатогены), электрическую и гидравлическую природу.

Электрический механизм передачи раздражения связан с электрическими свойствами клетки. В живой клетке существует разность электрических потенциалов между протопластом и внешней средой, которая получила название потенциала покоя, или мембранного потенциала. Протопласт заряжен отрицательно по отношению к наружной поверхности.

Потенциал покоя возникает благодаря тому, что по обе стороны мембраны концентрация ионов различна, ионы распределены неравномерно. Потенциал покоя постоянен, пока на клетку не действует раздражитель и клетка находится в неактивном состоянии.

В ответ на раздражение в клетке возникает потенциал действия. Потенциал действия – это быстрое колебание (спайк) мембранного потенциала, возникающее в ответ на раздражение, выше порогового и достаточно продолжительное.

Как возникает потенциал действия? В ответ на раздражение увеличивается проницаемость плазмалеммы для ионов хлора. Выход хлора из клетки через ионные каналы вызывает деполяризацию мембраны. Деполяризация мембраны – потеря ею заряда или изменение его знака – это обычная реакция мембраны на раздражение. Деполяризация плазмалеммы происходит под действием любого раздражителя. Она вызывает открытие потенциалзависимых калиевых каналов, и начинается более медленный выход ионов калия из клетки. В результате происходит восстановление величины мембранного потенциала (реполяризация мембраны). Процесс восстановления исходного состояния, существовавшего до раздражения, называется реституцией. Во время реституции клетка находится в рефрактерном периоде. Рефрактерным называется период, когда клетка не отвечает на новое раздражение, т.е. не может возникнуть новый потенциал действия. Этот период продолжается несколько секунд.

Промежуток времени от раздражения до начала реакции называется латентным периодом. Его продолжительность колеблется от долей секунды до сотен секунд.

Потенциал действия может передаваться на соседний участок мембраны и даже распространяться по растению от клетки к клетке, так как возникший в одном участке мембраны потенциал действия сам является раздражителем для соседнего ее участка. В результате возникает «волна» раздражений и «волна» потенциалов действия. В растении потенциал действия распространяется по плазмалемме паренхимных клеток проводящих пучков. Ско-

рость распространения потенциала действия у растений колеблется от 0,08 до 0,5 см/с. Если раздражитель действует постоянно, то возникают ритмические изменения потенциала действия.

Электрический потенциал участвует в транспорте сигналов внешней среды и запуске внутриклеточных процессов. Например, резкие изменения условий существования в зоне корней индуцируют одиночный импульс (потенциал действия), который, достигая листьев, вызывает в них усиление газообмена и ускорение транспорта продуктов фотосинтеза по проводящим пучкам. При сильном раздражении верхушек побега, например холодной водой, одиночный импульс ускоряет поглощение корнями калия и фосфора. Эти примеры указывают на существование у растений быстрой электрической связи между отдельными тканями и органами.

2 Принципы регуляции процессов на клеточном уровне

Регуляция обеспечивает гомеостаз клетки и организма в целом, что означает сохранение постоянства параметров внутренней среды, а также создание условий для его развития (эпигенеза).

Рассмотрим следующие основные типы клеточной регуляции: метаболическую, ферментную, генетическую, мембранную, гормональную.

Метаболическая регуляция (регуляция путем изменения концентраций метаболитов, не затрагивающих активности или числа ферментных молекул).

Метаболическая регуляция основывается на двух главных принципах:

а) Метаболит (х) в качестве отрицательного эффектора тормозит свой собственный синтез (по типу обратной связи).

б) Метаболит, выполняющий роль положительного эффектора, ускоряет свое собственное преобразование (по типу управления по возмущению).

Оба принципа имеют одинаковое назначение – помешать образованию лишнего продукта.

Особое место в клетке занимают ферментные регуляции, поскольку все биохимические реакции носят ферментативный характер.

Ферментные регуляции (регуляции путем изменения активности имеющихся молекул ферментов) – регулирующие факторы, в этом случае действуют непосредственно на фермент. Наиболее эффективно регуляция выражена у ферментов, катализирующих ключевые реакции (ключевые ферменты), и в точках разветвления обменных процессов. Ключевые ферменты – ферменты, катализирующие самые медленные реакции в какой-либо цепи обмена веществ.

Ферментная регуляция затрагивает только один фермент, но происходит очень быстро (доли секунд) и служит для «тонкой настройки» путей обмена веществ.

Ферментная регуляция может осуществляться несколькими путями:

1. Обратимым или необратимым превращением неактивных предшественников в активные ферменты.

2. Изменением активности ферментов путем воздействия на его центры (изостерические и аллостерические эффекты, которые являются самыми важными).

3. Воздействием на процессы распада самих ферментов (например, ферменты могут попасть под атаку протеолитических ферментов).

Генная регуляция (регуляция путем включения или выключения синтеза ферментов) – регулирующие факторы действуют на генетический материал (ДНК) или непосредственный его продукт (РНК).

Генная регуляция, затрагивающая несколько ферментов одновременно, более экономична по сравнению с ферментной, поскольку ферменты, в которых нет надобности, не синтезируются. Генная регуляция занимает больше времени, так как включается трансляция, чаще всего также и транскрипция. Эта форма регуляции служит для «грубой настройки» обмена веществ и играет важную роль в процессах развития.

Физиологическая функция генов заключается в передаче информации клетке через мРНК и ферменты. Никогда не происходит одновременной передачи всей имеющейся информации, т.е. никогда не синтезируются одновременно все потенциально возможные ферменты. Таким образом, существуют одновременно активные (продуцирующие РНК) и неактивные гены. Благодаря генной регуляции осуществляется активация генов (индукция) и инактивация (репрессия); одним из самых первых, экспериментально уловимых, специфических последствий генной регуляции является появление или исчезновение того белка (фермента), синтез которого контролируется регулируемым геном (индукция и репрессия ферментов).

Гормональная регуляция. Фитогормоны – соединения, с помощью которых осуществляется взаимодействие клеток, органов, тканей, эти соединения в малых количествах необходимы для регуляции физиологических и морфологических процессов. Гормоны – органические молекулы, которые образуются в тканях и органах и действуют в малых концентрациях – 10^{-11} моль/л и ниже. Образываясь в одной ткани, они перемещаются к другой и благодаря специфическим реакциям в ткани-мишени контролируют процессы роста, развития и дифференцировки.

Мембранная регуляция. Мембранная регуляция хорошо прослеживается по функции мембран. Этот путь регуляции осуществляется благодаря изменениям в мембранном транспорте. Так, изменения в проницаемости мембран клеточных компартментов могут стать фактором регуляции. Примером может служить сокращение митохондриальной мембраны при повышении концентрации АТФ (примета малой потребности в энергии). В результате мембрана становится менее проницаемой и тормозится приток продуктов гликолиза в митохондриях и соответственно дальнейший синтез АТФ.

3 Энергетический обмен в растительной клетке

Все живые организмы не могут оставаться живыми и поддерживать высокий уровень организации без постоянного притока энергии извне. При этом они могут использовать только две формы внешней энергии – световую

и химическую. Именно по способу получения энергии организмы делят на фототрофы и хемотрофы. Растения получают энергию в виде электромагнитного излучения Солнца, а животные используют энергию, заключенную в ковалентных связях органических молекул, которые поступают в организм с пищей. Полагают, что первые организмы древней Земли располагали избытком органических соединений, образующихся в ходе геохимических процессов. Они извлекали энергию, окисляя органические соединения в процессах, видимо, сходных с различными видами брожения. Эту способность сохранили клетки всех ныне живущих организмов, способные получать энергию при анаэробном распаде глюкозы в процессе гликолиза. Однако по мере исчерпания запасов органики эволюционное развитие получили фототрофы, использующие энергию света в процессе фотосинтеза и способные синтезировать углеводы из атмосферного CO_2 и воды. Фотосинтез сопровождался образованием молекулярного кислорода. Насыщение атмосферы кислородом привело к возникновению и эволюционному доминированию аэробных форм жизни, которые научились получать необходимую им энергию в результате окисления углеводов кислородом в процессе дыхания. Дальнейшая эволюция разделила живых существ на прокариоты и эукариоты, одноклеточные и многоклеточные, на растения и животных, но возникшие на ранних этапах эволюции механизмы использования клеткой энергии остались в своей основе неизменными. При всем разнообразии живых существ и условий среды, в которых они обитают, для получения энергии ими используются три основных процесса – гликолиз, дыхание и фотосинтез. При этом, несмотря на все различия в метаболизме растений, животных и бактерий, способы преобразования внешней энергии, будь то энергия света или энергия субстратов дыхания, в клеточные формы энергии базируются на общих фундаментальных принципах и подчиняются общим законам. Основой этих законов является прежде всего то, что все процессы в живой клетке подчиняются законам физики и химии и могут быть описаны с позиций термодинамики.

Упорядоченность биологических систем и обмен энергией с окружающей средой. Первый закон термодинамики – закон о сохранении энергии, согласно которому энергия не может появляться или исчезать и переходит из одной формы в другую. Живая клетка как раз и представляет собой систему, в которой постоянно происходит преобразование, или трансформация, одних форм энергии в другие, и прежде всего энергии внешних источников во внутренние энергетические ресурсы самой клетки.

Второй закон термодинамики утверждает, что в изолированной системе самопроизвольно могут идти только те процессы, в результате которых степень неупорядоченности, или энтропия, возрастает, и система переходит из менее вероятного в более вероятное состояние. Энтропия – мера неупорядоченности системы; измеряется в специальных энтропийных единицах и выводится как логарифмическая функция вероятности двух состояний.

В то же время очевидно, что все живые системы организованы сложным образом – множество атомов собраны в чрезвычайно сложные молекулы, а молекулы – в исключительно точные структуры. При этом живая клетка

демонстрирует удивительную стабильность и, поддерживая свой внутренний порядок, координирует в пространстве и во времени множество реакций и процессов.

С термодинамической точки зрения поддержание внутренней организации возможно благодаря постоянному поступлению в клетку энергии извне, часть которой выделяется в окружающее пространство в виде тепла. Тепловая энергия усиливает хаотичное движение молекул. Выделяя тепло, клетка тем самым компенсирует внутреннюю упорядоченность, повышая энтропию окружающей среды. Постоянная потеря тепла требует ввода в клетку энергии, отличной от тепловой. Растения используют для этой цели поглощенную световую энергию, а животные – энергию, выделяемую при окислении органических молекул.

Направление химической реакции определяется величиной ΔG . Все реакции, протекающие в клетке, можно разделить на экзергонические и эндергонические. Первые идут с выделением энергии, которая может быть рассеяна в виде тепла в окружающую среду. Вторые требуют энергетических затрат и, как правило, способствуют созданию сложной организации и поддержанию внутреннего порядка.

Изменение энергии, которое сопровождает химические реакции, можно проанализировать количественно, используя термодинамические параметры: T – абсолютная температура (К); P – давление; V – объем; E – внутренняя полная энергия системы; S – энтропия; H – энтальпия, или теплосодержание системы; G – свободная энергия системы (энергия Гиббса).

При постоянных P , T и V изменение общей энергии системы ΔE в результате химической реакции будет равно изменению теплосодержания системы ΔH , т.е. тепловому эффекту реакции. В этих условиях термодинамические параметры связаны соотношением: $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$.

Для характеристики реакций, которые протекают при постоянных объеме, температуре и давлении, наиболее важным термодинамическим параметром является изменение свободной энергии Гиббса ΔG . Этот показатель характеризует энергию, которая поглощается или выделяется в ходе реакции или может быть передана другой химической реакции.

Значения ΔG° установлены для большого числа биохимически важных реакций и приводятся в специальной литературе.

Для того чтобы оценить энергетику реакции и предсказать ее направление, важно знать, положительное или отрицательное изменение ΔG° сопровождает данную реакцию. Если ΔG° – величина отрицательная, то мы имеем дело с экзергонической реакцией, которая может протекать спонтанно с выделением энергии. Если реакция характеризуется положительным значением ΔG° , то она требует энергетических затрат и самопроизвольно идти не может. Такая эндергоническая реакция возможна только в том случае, если существует механизм, с помощью которого она получит энергию от экзергонической реакции с отрицательным ΔG° . Процесс, в результате которого энергия, выделяемая в ходе экзергонической реакции, не рассеивается в виде

тепла, а передается другой реакции, называется энергетическим сопряжением, а сами реакции – сопряженными.

Каким образом происходит сопряжение множества энергодающих и энергозависимых реакций в клетке, где они протекают в разных компартментах и разделены во времени? Для интеграции метаболизма в единое целое вся поступающая в клетку энергия, будь то световая энергия или энергия субстратов дыхания, сначала преобразуется и запасается в форме универсальных энергетических и восстановительных эквивалентов. Универсальными, или конвертируемыми, формами клеточной энергии в растительной клетке является трансмембранный градиент электрохимического потенциала ионов водорода, или электрохимический протонный градиент $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ и АТФ. Важнейшими восстановительными эквивалентами являются НАДН и НАДФН. В фотосинтезе поглощение света сопровождается восстановлением НАДФН и синтезом АТФ в хлоропластах. В процессе дыхания, который имеет место в клетках растений и животных, восстановленный НАДН и АТФ образуются в митохондриях. В обоих случаях синтез АТФ опосредован образованием на тилакоидной или митохондриальной мембране электрохимического протонного градиента $\Delta\mu_{\text{H}^+}$.

Энергозависимые реакции сопряжены с реакцией гидролиза АТФ. Молекула АТФ имеет сложную структуру, основой которой являются нуклеотид аденин, остаток рибозы и три остатка фосфорной кислоты. Между фосфатными группами имеются две высокоэнергетические, или макроэргические связи, при разрыве которых освобождается много энергии. В результате гидролиза молекула АТФ теряет одну концевую фосфатную группировку, которая переносится на гидроксил воды, в результате чего образуется аденозиндифосфат (АДФ) и неорганический фосфат. Последний представляет собой стабильный ион и обозначается как P_i .

АТФ представляет собой универсальное макроэргическое соединение, реакция гидролиза которого сопряжена со множеством энергозависимых процессов. Сопряжение осуществляется через образование общего для двух реакций промежуточного продукта: отщепляемый от АТФ фосфат временно переносится на молекулу одного из реагирующих веществ. В результате такого фосфорилирования энергия молекулы повышается, и это дает возможность пройти энергетически невыгодной реакции. Помимо АТФ в клетке есть и другие соединения с макроэргической связью и высокими значениями свободной энергии гидролиза, однако именно АТФ является наиболее общим и прямым источником энергии в клетке.

Расход АТФ на обеспечение энергозависимых реакций должен восполняться ее синтезом, который требует адекватных энергетических затрат. Каким же образом происходит синтез АТФ в клетке и каким образом используется для этого энергия внешних ресурсов?

Небольшая часть АТФ может быть образована при анаэробном разложении глюкозы в биохимических реакциях гликолиза. Основная же часть АТФ в клетках растений, животных и многих бактерий образуется в процессах фотосинтеза или дыхания. В основе трансформации энергии (будь то

энергия света или субстратов дыхания) в энергию молекулы АТФ лежит общий и единый механизм, который получил название хемиосмотического сопряжения. Впервые хемиосмотическая теория была постулирована в 1960 г. английским биохимиком Питером Митчеллом. Однако идеи Митчелла были столь необычны, что стали общепризнанными лишь спустя некоторое время, когда получили неопровержимые экспериментальные подтверждения. Впоследствии П. Митчелл получил за свое открытие Нобелевскую премию (1978). Рассмотрим в общих чертах, в чем смысл хемиосмотического сопряжения и какие события лежат на пути преобразования энергии в клетке.

В системах трансформации энергии ключевая роль принадлежит замкнутой, сопрягающей мембране, непроницаемой для ионов. К сопрягающим относятся тилакоидная мембрана хлоропластов, внутренняя мембрана митохондрий и плазматические мембраны бактериальных клеток. Как правило, сопрягающая мембрана обогащена белком и биохимически отличается от других мембран клетки, так как содержит уникальный фосфолипид – кардиолипид, который делает мембрану более жидкой и более непроницаемой для ионов.

Энергопреобразующие мембраны содержат электрон-транспортные цепи (ЭТЦ). В процессах фотосинтеза и дыхания реализация энергии света или окисляемых субстратов в тилакоидной или митохондриальной мембране связана с возникновением электронного транспорта в ЭТЦ. Перенос электрона в фотосинтетической или дыхательной цепи неразрывно связан с векторной транслокацией иона H^+ через мембрану против сил электрического поля и в направлении большей концентрации. В фотосинтезе действие ЭТЦ сопряжено с накоплением протонов внутри тилакоидного пространства. Дыхательная цепь перекачивает протоны из матрикса в межмембранное пространство митохондрий. Процесс транслокации протона сопровождается энергизацией мембраны, т.е. возникновением на ней трансмембранной разности, или градиента электрохимического потенциала ионов водорода $\Delta\mu_{H^+}$ или протондвижущей силы Δp . Генерируемый на мембране $\Delta\mu_{H^+}$ представляет собой форму энергии, запасенную на мембране. Он используется для синтеза АТФ в процессах фотофосфорилирования и окислительного фосфорилирования. Синтез АТФ катализируется ферментом АТФ-синтазой, также локализованным в сопрягающих мембранах хлоропластов, митохондрий или бактерий.

Таким образом, система трансформации энергии включает следующие основные компоненты:

- замкнутая сопрягающая мембрана;
- локализованная в мембране ЭТЦ;
- трансмембранный электрохимический протонный градиент $\Delta\mu_{H^+}$, генерируемый работой цепи;
- АТФ-синтаза, катализирующая синтез АТФ из АДФ и Φ_H за счет энергии $\Delta\mu_{H^+}$.

Так выглядит общая схема преобразования энергии на мембране.

АТФ-синтазы разного происхождения – из митохондрий, хлоропластов или бактериальных мембран - имеют в целом схожее строение, что говорит о

несомненно древнем эволюционном происхождении фермента. На снимках, полученных при помощи электронной микроскопии, АТФ-синтазы выглядят как локализованные в мембранах грибовидные структуры. Хорошо видно, что фермент состоит из двух частей - двух белковых комплексов, которые обозначают как фактор F_1 и фактор F_0 (CF_1 и CF_0 - для АТФ-синтазы хлоропластов). Фактор, или комплекс, F_1 расположен вне мембраны и на снимках представляет собой «шляпку» гриба высотой 8 нм и шириной 10 нм. Этот гидрофильный сферический комплекс представляет собой каталитический центр, на котором осуществляется синтез АТФ. Гидрофобный F_0 -фактор интегрально встроен в мембрану и формирует канал, по которому ионы H^+ могут пересекать мембрану, двигаясь по градиенту своего потенциала (рисунок).

Комплекс F_1 состоит из пяти разных субъединиц в определенном соотношении: $\alpha\beta\gamma\delta\epsilon$. Основу его структуры составляют гомологичные субъединицы α и β , чередующиеся друг с другом. Места связывания для нуклеотидов есть на обеих субъединицах, но три активных центра, где происходит синтез АТФ, расположены в основном на субъединицах β . Субъединицы α и β расположены поочередно вокруг γ -субъединицы, которая представляет собой стержень (9 нм) и, как втулка, проходит через каталитический центр, связывая факторы F_1 и F_0 . Субъединица δ , расположенная на внешней стороне одной из δ -субъединиц, служит сайтом прикрепления двух b -субъединиц, которые заякоривают комплекс F_1 в мембране. Функции ϵ -субъединицы связаны с регуляцией: ϵ -субъединица избирательно препятствует гидролизу АТФ. Фактор F_1 легко диссоциирует от F_0 и проявляет *in vitro* АТФазную активность, гидролизую АТФ.

Комплекс F_0 состоит из трех типов белковых субъединиц в следующем соотношении: $a_1b_2c_9-12$. Он обеспечивает связывание F_1 с мембраной и перенос протона. Небольшие, очень гидрофобные c -субъединицы, имеющие по два трансмембранных участка, формируют проводящий протоны канал, который обеспечивает прохождение H^+ через всю мембрану. Интересно отметить, что такой сложный ферментный комплекс, как АТФ-синтаза, находится под двойным генетическим контролем: три субъединицы F_0 -фактора и α -субъединицы фактора F_1 кодируются геномом митохондрий или хлоропластов, тогда как синтез остальных субъединиц контролируется ядерными генами.

Организация ЭТЦ в мембране. Электрон-транспортные цепи фотосинтеза и дыхания организованы в мембране сложным образом и представляют собой встроенные в нее суперкомплексы, состоящие из многих субъединиц белка. В их составе обязательно присутствуют трансмембранные белки, закрепляющие весь комплекс в мембране. Каждый суперкомплекс содержит, как правило, несколько активных центров: на белках в качестве простетических групп или за счет нековалентных взаимодействий удерживаются соединения, которые участвуют в переносе электрона. Некоторые комплексы из тилакоидных и митохондриальных мембран удалось выделить с помощью детергентов и получить в кристаллизованном состоянии.

Это позволило изучить их молекулярную организацию методом рентгеноструктурного анализа. Связь между комплексами осуществляют подвижные переносчики, которые могут перемещаться либо в липидной фазе мембраны (хиноны), либо в водной фазе вблизи мембраны. Реакции в ЭТЦ идут с большими скоростями, измеряемыми в интервалах $10^{-4} - 10^{-9}$ с.

Организация электронного транспорта такова, что перенос электрона по цепи неразрывно связан с направленной транслокацией ионов H^+ через мембрану и генерацией $\Delta\mu_{H^+}$. В тилакоидной мембране протоны переносятся внутрь тилакоидного пространства, а в митохондриях – из матрикса в межмембранное пространство. Механизмы транслокации H^+ через мембрану могут быть разными и в ряде случаев пока остаются неясными. Общим случаем является перенос протона через мембрану при участии подвижных переносчиков – хинонов.

Если в процессе электронного транспорта на мембране возникает $\Delta\mu_{H^+}$, который используется на синтез АТФ, то транспорт называется сопряженным. Однако могут быть ситуации, когда работа цепи не сопряжена с генерацией $\Delta\mu_{H^+}$ и синтезом АТФ. Тогда электронный транспорт называется разобщенным. Разобщение электронного транспорта с фосфорилированием имеет место *in vitro*, при этом энергия электронного потока преобразуется (диссипирует) в тепло. Разобщение имеет место в митохондриях животных и растений и представляет особый механизм регуляции метаболизма.

Некоторые переносчики электронов являются общими для ЭТЦ всех типов. *Никотинамидадениндинуклеотид (НАД(Н)) и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ(Н))* – это близкие по структуре растворимые соединения, функциональной частью которых является ароматическое кольцо. НАД(Н) и НАДФ(Н) являются коферментами НАД (Ф)-зависимых дегидрогеназ. Эти ферменты катализируют реакции, связанные с отнятием или присоединением двух атомов водорода, при этом коферменты переносят гидрид-ион, а недостающий протон захватывается или отдается в водную фазу: $AH_2 + НАД(Ф)^+ \leftrightarrow A + НАД(Ф)H + H^+$.

Большая часть НАД(Н) и НАДФ(Н) растворена в водной фазе, так как их связи с ферментными белками непрочные и возникают только в момент ферментативной реакции. Окисленные формы $НАД^+$ и $НАДФ^+$ имеют полосу поглощения при 260 нм, а при их восстановлении появляется полоса поглощения при 340 нм. Это позволяет регистрировать редокс-состояние коферментов в ходе реакций. Стандартный E° этих соединений равен -0,32 В. Роль НАД(Н) и НАДФ(Н) в клетке очень велика. Принимая участие во многих реакциях в качестве доноров или акцепторов электронов, они обеспечивают взаимодействие разных процессов и в целом контролируют редокс-статус клетки.

Флавопротеиды. Компонентами ЭТЦ являются флавопротеиды - белки, содержащие в качестве прочно связанной простетической группы флавино-нонуклеотид (ФМН) и флавинадениндинуклеотид (ФАД). Функциональная часть этих соединений представлена системой ароматических колец, в состав которых входит остаток рибофлавина (витамина B_2). Окисление –

восстановление флавопротеидов связано с переносом двух атомов водорода. Окисленные формы флавинов имеют два максимума поглощения - при 375 и 450 нм, которые исчезают при восстановлении. Редокс-потенциалы флавопротеидов варьируют в широких пределах (от -0,49 до +0,19 В) в зависимости от структуры апобелка.

Цитохромы. Обязательными компонентами ЭТЦ являются цитохромы - железосодержащие белки, в составе которых присутствует гем. Основной структуры гема является порфириновое кольцо, образованное из четырех пиррольных колец, в центре которого расположен атом железа. В редокс-превращениях цитохромы функционируют как одноэлектронные переносчики, при этом железо меняет свою валентность, переходя из состояния Fe^{2+} в состояние Fe^{3+} . Восстановленные формы цитохромов имеют три характерных полосы поглощения в областях 545-600, 520-535, 415-445 нм.

Железосерные белки. Железосерные белки, или Fe-S-белки, содержат так называемые Fe-S-кластеры, или центры. Центры состоят из двух или четырех атомов железа, комплексно связанных с атомами неорганической серы или серы в остатках цистеина в структуре белка. В основе классификации железо-серных белков лежит структура кластера, в зависимости от этого различают 2Fe-2S- или 4Fe-4S-белки.

В состав центра входят несколько атомов железа, но каждый из центров способен принимать или отдавать только один электрон. Восстановление железосерных белков сопровождается исчезновением в спектре полосы 450 нм и появлением сигнала ЭПР (метод электронного парамагнитного резонанса), что указывает на появление свободного радикала. Для этой группы соединений диапазон значений E также достаточно широк: от -0,42 В до +0,35 В.

Хиноны. В качестве подвижных переносчиков, действующих в липидной фазе мембраны, функционируют хиноны, обозначаемые буквой Q (от англ. quinon), пластохинон в ЭТЦ фотосинтеза и убихинон в ЭТЦ дыхания. Хиноны состоят из ароматического кольца и боковой липофильной цепи, в составе которой может содержаться 9 (пластохинон) или 10 (убихинон) изопреноидных остатков.

Свободно диффундирующие в мембране хиноны осуществляют связь между белковыми комплексами и могут переносить два атома водорода. Хиноны обладают двумя свойствами, исключительно важными для работы ЭТЦ по переносу протонов через мембрану. Во-первых, в ходе редокс-реакций хиноны могут захватывать или освобождать $2H^+$ на границе раздела двух фаз - липид/вода с любой стороны мембраны. Во-вторых, в ходе электронного транспорта хиноны могут принимать или отдавать только один электрон, при этом находясь в течение какого-то времени в форме свободного анион-радикала - семихинона (Q \cdot). Спектры поглощения хинонов находятся в УФ-области и маскируются поглощением других соединений, поэтому их окислительно-восстановительные состояния отслеживают, как правило, методом ЭПР. Редокс-потенциалы хинонов близки к нулю или имеют низкие положительные значения.

Итак, живые организмы используют энергию света и химическую энергию органических соединений в процессах фотосинтеза и дыхания. И в том и другом случае клетка превращает внешние энергетические ресурсы в конвертируемые формы клеточной энергии - АТФ и трансмембранный электрохимический протонный градиент. Преобразование энергии в процессах фотосинтеза и дыхания основано на общем механизме хемиосмотического сопряжения. Общим принципом клеточной биоэнергетики является взаимопревращение на мембранах двух форм клеточной энергии - энергии ионных градиентов и АТФ. Благодаря этим превращениям клетка обеспечивает энергией разнообразные процессы, протекающие как в растворе, так и на мембранах.

Различают пять основных типов высокоэнергетических соединений:

- рибонуклеозид-5'-дифосфаты и трифосфаты (АТФ, ГТФ, УТФ, ЦТФ, АДФ и др.),
- карбоксилфосфаты (например, ацетил-фосфат),
- ацилтиоловые эфиры (например, ацетилкоэнзим А),
- фосфорамидные соединения (креатинфосфат),
- енолфосфаты (фосфоенолпировиноградная кислота).

В центре энергетического обмена клетки стоит аденилатная система: АТФ и продукты ее гидролиза – ADP, AMP, P_n, PP_n.

Она подобна аккумулятору, который заряжается энергией от разных генераторов. «Зарядка аккумулятора» состоит в синтезе АТФ, а «разрядка аккумулятора» сопровождается гидролизом АТФ.

РАЗДЕЛ 2. ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Тема 4. Биологическое значение воды. Водный обмен клетки.

- 1 Содержание и формы воды в растении.
- 2 Водный баланс растений.
- 3 Термодинамические основы водного обмена растений.
- 4 Поглощение воды растительной клеткой.

1 Содержание и формы воды в растении

Вода – неорганическое соединение с химической формулой H_2O . Молекула воды состоит из двух атомов водорода и одного – кислорода, которые соединены между собой ковалентной связью. При нормальных условиях представляет собой прозрачную жидкость, не имеет цвета (в малом объеме), запаха и вкуса. В твердом состоянии называется льдом (кристаллы льда могут образовывать снег или иней), а в газообразном – водяным паром. Вода также может существовать в виде жидких кристаллов (на гидрофильных поверхностях).

Около 71 % поверхности Земли покрыто водой (океаны, моря, озера, реки, льды). На Земле примерно 96,5 % воды приходится на океаны, 1,7 % мировых запасов составляют грунтовые воды, еще 1,7 % – ледники и ледяные шапки Антарктиды и Гренландии, небольшая часть находится в реках, озерах и болотах, и 0,001 % в облаках (образуются из взвешенных в воздухе частиц льда и жидкой воды). Большая часть земной воды – соленая, непригодная для сельского хозяйства и питья. Доля пресной составляет около 2,5 %, причем 98,8 % этой воды находится в ледниках и грунтовых водах. Менее 0,3 % всей пресной воды содержится в реках, озерах и атмосфере, и еще меньшее количество (0,003 %) находится в живых организмах.

Если оба атома водорода заменить на атомы дейтерия (2H), то получим тяжелую воду, или окись дейтерия. В воду можно также ввести атом трития (3H), который радиоактивен и имеет период полураспада 12,4 лет. Такая вода оказалась полезным инструментом в изучении скорости ее диффузии в тканях растений. Можно пометить воду, замещая обычный изотоп воды ^{16}O на тяжелый изотоп ^{18}O . Этот тип метки использовали для доказательства того, что кислород, выделяемый в ходе фотосинтеза, происходит из воды, а не из углекислого газа.

Физические свойства воды. Без воды жизнь на нашей планете не могла бы существовать. Вода – не только необходимый компонент живых клеток, но для многих еще и среда обитания.

Важное свойство воды – ее прозрачность для лучей видимой части спектра, что позволяет солнечному свету достигать хлоропластов, находящихся в клетках листьев, а также растений, погруженных в толщу воды.

Свойства воды необычны и связаны именно с малыми размерами молекул, с полярностью и со способностью последних соединяться друг с другом водородными связями.

Под полярностью подразумевают неравномерное распределение зарядов в молекуле. У воды один конец молекулы несет небольшой положительный заряд, а другой – отрицательный. Такую молекулу называют диполем.

Сильные взаимодействия между молекулами воды обусловлены структурой молекул этого соединения. Расстояние между ядром кислорода и ядрами одного из двух атомов водорода равно примерно 0,099 нм, а угол между связями Н–О–Н равен примерно 105°. Атом кислорода обладает сильной электроотрицательностью и стремится оттянуть электроны от атомов водорода. Благодаря этому на атоме кислорода возникает частично отрицательный заряд (δ^-), в то время как два атома водорода приобретают положительный заряд (δ^+). Несущие положительный заряд атомы водорода испытывают электростатическое притяжение со стороны отрицательно заряженных атомов кислорода соседних молекул воды. Это приводит к возникновению водородных связей между молекулами воды

Гидратация – взаимодействие воды с гидрофильными (притягивающими воду) веществами, приводящее к изменению ее свойств. Различают два вида гидратации. Присоединение (притягивание) диполей воды к заряженным частицам различных ионов минеральных солей и ионизированных групп. Образование водородных связей с полярными группами органических веществ (между водородом воды и атомами кислорода или азота).

Учитывая данную особенность воды, рассмотрим другие физико-химические свойства, важные с биологической точки зрения.

Вода обладает большой теплоемкостью. Удельной теплоемкостью воды называют количество теплоты, которое необходимо, чтобы поднять температуру 1 кг воды на 1 °С. Большая теплоемкость означает, что существенное увеличение тепловой энергии вызывает лишь сравнительно небольшое повышение ее температуры. Объясняется это тем, что значительная часть энергии расходуется на разрыв водородных связей, ограничивающих подвижность молекул воды.

Большая теплоемкость воды сводит к минимуму происходящие в ней температурные изменения. Благодаря этому биохимические процессы протекают в меньшем интервале температур с более постоянной скоростью и опасность нарушения этих процессов от резких отклонений температур грозит им не столь сильно.

Испарение воды требует значительных количеств энергии. Это опять-таки объясняется наличием водородных связей. Именно в силу этого температура кипения воды – вещества со столь малыми молекулами – необычайно высока.

Энергия, необходимая молекулам воды для испарения, черпается из их окружения. Таким образом, испарение сопровождается охлаждением. Потери теп-

ла при испарении воды – один из основных приемов регуляции температуры у наземных растений.

Как известно, вода при температуре $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ и ниже переходит в твердое состояние – лед. При этом выделяется значительное количество энергии. Это уменьшает вероятность замерзания содержащейся в клетках жидкости. С другой стороны, для плавления (таяния) льда необходимо большое количество энергии (скрытая теплота плавления есть мера тепловой энергии, необходимая для расплавления твердого вещества). Кристаллики льда весьма пагубны для живых систем, если они образуются внутри клетки. Но вода может оставаться в жидком состоянии при температуре вплоть до $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$. Это *переохлажденная вода*.

Плотность воды в интервале температур от $+4$ до $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ понижается, поэтому лед легче воды и в воде не тонет. Вода – единственное вещество, обладающее в жидком состоянии большей плотностью, чем в твердом.

Поскольку лед плавает в воде, он образуется при замерзании сначала на ее поверхности и лишь под конец в придонных слоях. Если бы замерзание шло в обратном порядке, то жизнь в пресноводных водоемах вообще не могла бы существовать.

Еще одна важная физическая характеристика воды – необычайно высокая диэлектрическая проницаемость, следствие молекулярной структуры. Высокая диэлектрическая проницаемость воды делает электрические силы между растворенными в ней заряженными веществами относительно слабыми, поэтому вода – хороший растворитель для заряженных частиц.

Из всех жидкостей самое большое поверхностное натяжение у воды (поверхностное натяжение – результат действующих между молекулами сил на поверхности раздела фаз).

Притяжение между молекулами воды, наблюдаемое в жидкой фазе, обычно называют когезией, притяжение между жидкой водой и твердой фазой, например стенками тонкой трубочки или капилляра, – адгезией. Когда взаимодействие «вода – стенка» оказывается значительным, говорят, что стенки смачиваются.

Капиллярное поднятие имеет важное значение для физиологии водообмена растений. Количественные характеристики этого процесса показали, что для поднятия воды до вершины дерева высотой 30 м за счет капиллярной силы сосуды должны иметь радиус $0,5 \cdot 10^{-4}$ см. Эти размеры значительно меньше, чем в действительности. Более того, элементы проводящей системы не соприкасаются с воздушной средой своим верхним концом, и поэтому сосуды ксилемы не подобны капилляру.

Большое количество пор в стенках сосудов ксилемы образует сетку маленьких извилистых капилляров, которые не только способствуют поднятию воды, но и поддерживают воду в просветах сосуда. Следовательно, клеточная стенка могла бы действовать как эффективный фитиль, поднимая воду за счет множества пор,

хотя фактическая скорость такого движения вверх недостаточна для восполнения воды, которая теряется в процессе испарения.

Основные функции воды в биологических объектах:

1. Водная среда объединяет все части организма в единое целое. В теле растения водная фаза представляет собой непрерывную среду на всем протяжении от влаги, извлекаемой корнями из почвы, до поверхности раздела жидкость – газ в листьях, где она испаряется.

2. Вода – важнейший растворитель и среда для биохимических реакций.

3. Вода участвует в упорядочении структур в клетках. Например, она входит в состав молекул белков, определяя их конформацию.

4. Вода – метаболит и непосредственный компонент биохимических процессов. Например, в фотосинтезе вода является донором электронов, в цикле Кребса она принимает участие в окислительных процессах. Вода необходима для гидролиза и для многих синтетических процессов.

5. Вода – главный компонент в транспортной системе высших растений при перемещении веществ по симпласту и апопласту.

6. Вода – терморегулирующий фактор. Она защищает ткани от резких колебаний температуры благодаря высокой теплоемкости и большой удельной теплоте парообразования.

7. Вода – хороший амортизатор при механических воздействиях на организм.

8. Благодаря явлениям осмоса и тургора (напряжения) вода обеспечивает упругое состояние клеток и тканей растительных организмов.

Подвижность, активность воды непосредственно зависят от ее состояния в клетке. С этой точки зрения в физиологии растений принято различать свободную и связанную воду.

По существу, вся имеющаяся в клетке вода находится в связи с веществами, входящими в состав клеточной стенки, протоплазмы и вакуолярного сока. Различны лишь форма и характер (прочность) этой связи, что обусловлено особенностями входящих в состав клетки химических соединений, а также взаимодействием этих соединений.

К категории *связанной воды* относят следующие фракции воды:

а) *связанную осмотически* (удерживаемая осмотически активными веществами, т.е. гидратно-связанная). Частицы осмотически связанной воды являются наиболее активными участниками физиологических процессов. На содержание осмотически связанной воды влияет, соответственно, количество находящихся в клетке растворенных веществ;

б) *коллоидно-связанную* (гидратно-связанная), которая включает *интрамицеллярную воду*, находящуюся внутри коллоидной системы (в том числе и иммобилизованную воду), и *интермицеллярную воду* (находится на поверхности коллоидов и между ними). Коллоидно-связанная вода наименее подвижна и со-

ставляет наиболее стабильную часть водных запасов клетки, обеспечивающую устойчивость последнего в неблагоприятных условиях существования. Содержание коллоидно-связанной воды зависит от содержания гидрофильных биокolloидов и степени их гидратации, которая в свою очередь связана с их водоудерживающей силой;

3) *гидрофобно-стабилизированную* (главным образом в мембранах).

Физиологи условно понимают под связанной водой ту, которая не замерзает при понижении температуры до $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Всякое связывание молекул воды (добавление растворенных веществ, гидрофобные взаимодействия и др.) уменьшает их энергию. Именно это лежит в основе снижения водного потенциала клетки по сравнению с чистой водой.

Капиллярно-поглощенная (*пространственно-стабилизированная*) вода находится в клеточных стенках и сосудах проводящей системы. Это наиболее подвижная форма, которую относят к категории *свободной* воды. Свободной называют воду, сохранившую все или почти все свойства чистой воды. Свободная вода легко передвигается, вступает в различные биохимические реакции, испаряется в процессе транспирации и замерзает при низких температурах.

Клеточные стенки содержат две фракции капиллярно-поглощенной воды: *подвижную* и *малоподвижную*. Малоподвижная вода находится в микрокапиллярных пространствах, а так же удерживается водородными связями на микрофибриллах целлюлозы. Подвижная фракция составляет значительную часть воды, находится в крупных капиллярных пространствах между микрофибриллами целлюлозы и легко перемещается.

Первое место по концентрации воды в клетке (около 98 %) занимает **вакуоль**. В вакуолярном соке соли, сахара и органические кислоты находятся в растворе, а белки, танины и слизи составляют гидрофильную коллоидную фракцию вакуолей. В вакуолярном клеточном соке преобладает вода, удерживаемая сравнительно низкомолекулярными соединениями (осмотически-связанная) и свободная вода.

Содержание воды в **цитоплазме** может достигать 95 % от массы цитоплазмы. Основным видом гидрофильных коллоидов в цитоплазме – белки. Вода, находящаяся на расстоянии до 1 нм от поверхности белковой молекулы, связана прочно (коллоидно-связанная вода). В самой цитоплазме имеется вода свободная, коллоидно- и осмотически-связанная. Кроме того, в протоплазме имеется определенное количество ионов, а, следовательно, часть воды осмотически связана.

Пластиды, митохондрии и ядра отделены от цитоплазмы собственными мембранами. Их объем изменяется под действием осмотических сил. Содержание воды в хлоропластах и митохондриях обычно меньше, чем в цитоплазме (в хлоропластах около 50 %), что связано с присутствием в них большого количества липидов и липофильных веществ.

Наименьшее содержание воды характерно для **клеточных стенок** (30–50 %). Клеточные стенки обладают значительной гигроскопичностью благодаря, в основном, высокой гидрофильности их пектиновых и целлюлозных компонентов. В связи с этим в оболочке растительной клетки вода главным образом коллоидно-связанная. Передвижение воды вне проводящих пучков происходит главным образом по клеточным стенкам.

Вода в растениях находится во всех органах и тканях, образуя непрерывную фазу. Высокое содержание воды характерно для вегетативных органов зеленых растений. В ходе индивидуального развития органа обычно наблюдается снижение водоудерживающей способности коллоидов протоплазмы, что приводит к уменьшению содержания воды в тканях. Низкое содержание воды характерно для семян, спор грибов.

2 Водный баланс растений

Поступление, передвижение и расходование воды растением составляет водный баланс растений. Водный баланс может складываться у растения различно. Здесь теоретически могут иметь место три случая:

- когда поступление воды превышает ее расходование,
- когда поступление равно расходу,
- когда расходование воды больше, чем поступление.

Первый случай может наблюдаться тогда, когда растение бесперебойно снабжается водой, как это имеет место у некоторых растений, растущих по берегам водоемов, или в ночные часы, когда многие растения гуттируют.

Второй случай – бездефицитного баланса – является наиболее желательным.

Третий случай ведет к возникновению водного дефицита, иначе, к обезвоживанию клеток растений.

Нарушение водного баланса приводит к появлению водного дефицита. Нарастание водного дефицита сопровождается нарушениями процессов жизнедеятельности и может привести к отмиранию растения.

Водный баланс находится в сложной зависимости от факторов внешней среды и особенностей структурной организации растения, которые влияют на процессы поглощения, транспирации и перемещения воды. Необходимо представлять закономерности совместного влияния различных факторов и уметь оценивать состояние водного режима на основании анализа условий роста. Следует знать суточные и сезонные изменения водного баланса, явление временного завядания растений и физиологические последствия глубокого водного дефицита. Необходимо уяснить буферную роль ствола древесных растений как резервуара влаги в устойчивости к засухе.

Целью регулирования водного режима является поддержание водного баланса. Все приемы регулирования направлены на улучшение поступления воды и ограничение процесса транспирации. Регулирование осуществляется путем воз-

действия на растение или на среду, где оно произрастает. В связи с этим следует ознакомиться с антитранспирантами, приемами снижения транспирации и улучшения поглощения воды, путями оптимизации водного режима при пересадке растений в разном возрасте, при укоренении черенков.

3 Термодинамические основы водообмена растений

Передвижение воды по растению осуществляется по системе *ближнего* и *дальнего* транспорта. Ближний транспорт осуществляется на небольшие расстояния в пределах органа, ткани по неспециализированным тканям. Различают следующие пути ближнего транспорта: 1) по *апопласту* (совокупности клеточных стенок и межклетников); 2) по *симпласту* (совокупности протопластов, сообщающихся через *плазмодесмы*); 3) *трансмембранный перенос* (через систему мембранных барьеров и дискретных вакуолей клеток). Различают ближний радиальный транспорт (от клеток зоны всасывания до корневых окончаний ксилемы) и ближний транспорт по *мякоти* (мезофилл листа). Дальний транспорт осуществляется из одного органа растения в другой по *специализированным* тканям в системе *восходящего* (ксилемный) и *нисходящего* (флоэмный) транспорта.

Водные потоки в растении зависят от градиента водного потенциала и от величины гидравлической проводимости тканей (клеток).

Химический потенциал воды (μ_w) выражает максимальное количество внутренней энергии молекул воды, которое может быть превращено в работу, т.е. означает количество свободной энергии (размерность ккал/моль или Дж/моль).

Активность чистой воды равна единице, а внутри клетки в растворах a_w меньше единицы, поэтому величина $\ln a_w$ отрицательная. Таким образом, химический потенциал воды в растворах и в клетке меньше, чем в чистой воде.

Водный потенциал выражает способность воды в растворе произвести работу в сравнении с работой, которую производит чистая вода в этих же условиях.

Поскольку водный потенциал чистой воды принимается равным нулю, то при увеличении концентрации растворенных веществ он становится более отрицательным. Водный потенциал раствора меньше, чем чистой воды, поэтому молекулы воды в вакуоли обладают меньшей свободной энергией, меньшим потенциалом, чем находящиеся снаружи клетки. В соответствии со вторым законом термодинамики процессы переноса веществ и энергии самопроизвольно идут от более высокого уровня химического потенциала к более низкому, т.е. по градиенту потенциала. Таким образом, вода движется в соответствии со вторым законом термодинамики из области высокого потенциала в область низкого, т.е. направление потока воды определяется падением градиента энергии. Поэтому правильнее говорить, что вода не поглощается клеткой, а поступает в клетку за счет разницы водных потенциалов.

В физиологии растений часто используют понятие «матричный потенциал». Он характеризует снижение активности воды за счет гидратации коллоидных веществ и адсорбции на границе раздела фаз.

Когда молекулы воды ассоциированы с поверхностями раздела, которые образуются, например, при суспендировании коллоидных частиц в водном растворе, они обнаруживают меньшую тенденцию реагировать химически в основной массе раствора и испаряться в окружающую газовую фазу. Это происходит потому, что вода имеет конечную константу связывания на поверхности раздела «жидкость – твердое тело», в результате молекулы воды постоянно подходят и уходят с таких поверхностей. Это приводит к связыванию части молекул воды и, следовательно, понижает термодинамическую активность воды a_w , особенно вблизи коллоидов. Присутствие растворенных веществ также понижает активность воды.

Матричные потенциалы используются и для описания химического потенциала воды в почве и в клеточных оболочках.

Водный потенциал клетки, ткани или органа, целого растения – величина интегральная. Он состоит из осмотического Ψ_p , матричного Ψ_m , тургорного Ψ_T и гравитационного Ψ_g потенциалов: $\Psi_w = \Psi_p + \Psi_m + \Psi_T + \Psi_g$

Осмотический потенциал обусловлен наличием в клетках осмотически активных веществ и отражает их влияние на активность воды. Величина его равна величине осмотического давления с обратным знаком.

Величина матричного потенциала определяется силами адсорбции между биополимерами цитоплазмы и молекулами воды, т.е. Ψ_m отражает влияние макромолекул полимеров на активность воды.

Тургорный потенциал обусловлен эластичным противодействием клеточной оболочки разбуханию и характеризует влияние на активность воды тургорного (гидростатического) давления.

Гравитационный потенциал отражает влияние на активность воды сил притяжения только при поднятии воды на значительную высоту.

Величины Ψ_p , Ψ_m и Ψ_g всегда отрицательные, так как присутствие растворенных веществ, биополимеров, а также действие сил тяжести снижают активность воды. Ψ_T , наоборот, положительный, поскольку при действии на воду механического давления (тургорного или гидростатического) активность молекул воды увеличивается.

Поскольку в большинстве случаев величины как матричного, так и гравитационного потенциалов малы (травянистые растения), то $\Psi_w = \Psi_p + \Psi_T$, а водный потенциал клетки будет равен $\Psi_{кл} = -\Psi_m - \Psi_T$, при $\Psi_p = \Psi_T$ клетка не будет поглощать воду ($P = T$).

Таким образом, если клетку опустить в воду, то она станет поглощать воду до тех пор, пока гидростатическое давление не сравняется с осмотическим потенциалом, т.е. пока водный потенциал клетки не станет равным нулю. После этого в

клетку уже не будет поступать вода ни из какого раствора или из другой клетки. Если рядом расположены две клетки с разными водными потенциалами, то вода через клеточную оболочку начнет проходить из клетки с более высоким водным потенциалом (менее отрицательным) в клетку с более низким (более отрицательным). Когда влажность почвы достаточная, а испарение не очень интенсивное, клеточная оболочка насыщена водой. В этом случае водный потенциал клеточной оболочки выше, чем в вакуоли, и вода поступает в клетку, в вакуоль. При недостатке воды в почве в клеточной оболочке может наблюдаться водный дефицит и, таким образом, водный потенциал будет ниже, чем в вакуоли, в результате вода станет из вакуоли вытекать.

4 Поглощение воды растительной клеткой. Вода должна пройти сквозь две мембраны (плазмалемму и тонопласт) и через лежащую между ними цитоплазму (мезоплазму). Обычно все три структуры рассматриваются как единый мембранный барьер.

Осмотический механизм поступления воды. Осмос – это процесс односторонней диффузии молекул растворителя через полупроницаемую мембрану из объема с меньшей концентрацией в объем с большей концентрацией.

Система, которая содержит растворы разных концентраций, разделенные мембраной, получила название осмотической. Пространство, окруженное избирательно проницаемой мембраной и заполненное каким-либо водным раствором, называется осмотической ячейкой.

Клетка представляет собой осмотическую систему: более концентрированный раствор – это внутриклеточное содержимое (вакуолярный сок), менее концентрированный – раствор в свободном пространстве клетки, роль проницаемой мембраны, разделяющей эти пространства, играют плазмалемма, цитоплазма и тонопласт.

Диффузия воды через избирательно проницаемую мембрану называется осмосом; концентрация растворенных веществ в вакуоли служит мерой максимальной способности клетки поглощать воду.

Для расчета осмотического давления применяют закон Бойля-Мариотта для газов: $P = iCRT$, где C – концентрация раствора в молях; T – абсолютная температура; R – газовая постоянная; i – изотонический коэффициент (равный $1 + a(n - 1)$, где a – степень ионизации; n – количество ионов, на которое диссоциирует молекула электролита).

Это выражение справедливо для разбавленных растворов и означает, что осмотическое давление при постоянной температуре определяется концентрацией частиц (молекул, ионов) растворимого вещества (количеством в единице объема раствора). Таким образом, на величину осмотического потенциала клетки влияет концентрация веществ, растворенных в вакуолярном соке. Эти вещества называются осмотически активными. К ним относятся органические кислоты, аминокис-

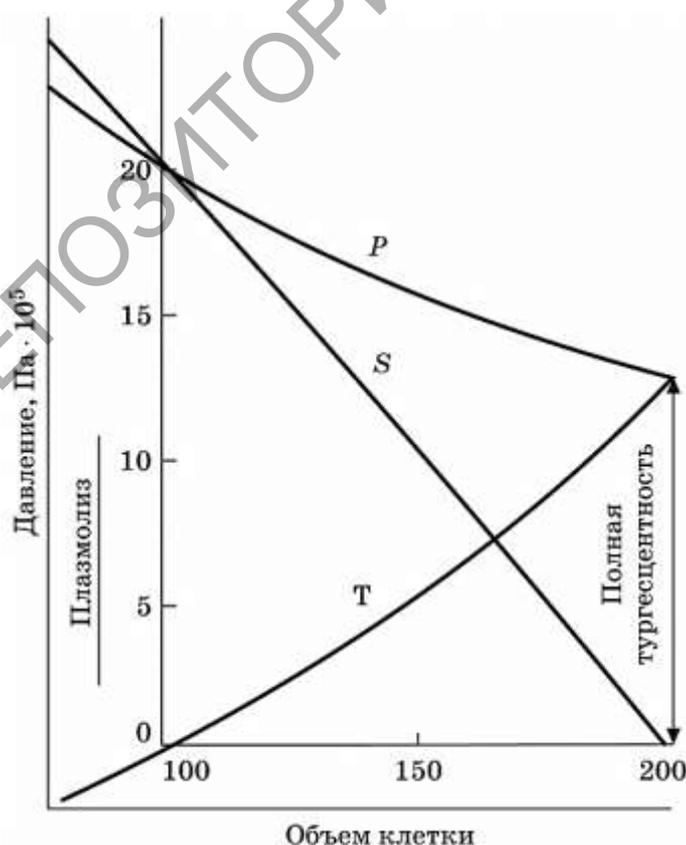
лоты, сахара, соли. Суммарная концентрация этих веществ в вакуолярном соке варьирует от 0,2 до 0,8 М.

После работ В. Пфелфера поступление воды в клетку начали объяснять разностью осмотических потенциалов вакуолярного сока и наружного раствора. Когда клетка находилась в гипотоническом растворе, вода входила в нее (эндоосмос). Если же клетка помещалась в гипертонический раствор, тогда вода выходила из нее (экзоосмос). В последнем случае протопласт, вслед за сжимающейся вакуолью, мог отстать от клеточной оболочки, и тогда наблюдался плазмолиз. При одинаковых осмотических потенциалах растворов в клетке и снаружи (изотонический раствор) количество воды в клетке не меняется.

Это объяснение поступления воды в клетку долгое время считали единственным. Однако в 1918 г. А. Уршпрунг и Г. Блюм (Германия) показали, что поступление воды в клетку зависит не только от разности осмотических потенциалов, а еще и от так называемой сосущей силы. Когда вода поступает в клетку, то увеличивается объем вакуоли, и последняя оказывает все большее давление на цитоплазму. Цитоплазма прижимается к клеточной оболочке. Клеточная оболочка растягивается, и объем клетки увеличивается. Давление протопласта на клеточную оболочку получило название тургорного давления. Его стали обозначать буквой T . Если бы клеточная стенка могла беспредельно растягиваться, тогда поглощение воды шло бы до уравнивания концентрации растворов снаружи и внутри. Но клеточная оболочка имеет небольшую эластичность, поэтому она давит на протопласт в противоположном направлении. Противодействие клеточной стенки на протопласт называется тургорным натяжением. Поскольку давление одинаково с противодействием, то тургорное давление по абсолютной величине одинаково с тургорным натяжением. Являясь гидростатическим, тургорное давление противо-

действует дальнейшему поступлению воды в клетку. При поступлении воды в клетку давление клеточной оболочки на протопласт увеличивается и, в конце концов, становится равным осмотическому давлению. Поступление воды в клетку прекратится, наступит равновесие, состояние насыщения: количество воды в вакуоли не меняется, хотя молекулы воды продолжают перемещаться через мембрану в обоих направлениях.

В состоянии насыщения осмотический потенциал равен по абсолютной величине тургорному давлению: $P = T$. Таким образом, в клетку



может поступать вода только в том случае, если осмотический потенциал превышает тургорное давление. Сила S , с которой вода поступает в вакуоль, и была названа сосущей: $S = P - T$. Это выражение стало основным при определении величины поступления воды в клетку за счет осмотических сил.

Если клетка полностью насыщена водой (тургенесцентна), $S = 0$, тогда $P = T$. Когда подача воды уменьшается (ветер, недостаток влажности в почве и т.д.), то возникает водный дефицит в клеточных оболочках, водный потенциал в них уменьшается (становится ниже, чем в вакуолях), вода начинает передвигаться в клеточные оболочки. Отток воды из вакуоли снижает тургорное давление, и, таким образом, увеличивается сосущая сила. При длительном недостатке влаги большинство клеток теряет тургор. В этих условиях $T = 0$, $S = P$.

Когда клетка находится в гипертоническом растворе, то при постепенной потере воды наступает **плазмолиз**. Внешний раствор легко проходит через клеточную оболочку и заполняет пространство между клеточной оболочкой и сокращающимся протопластом. При потере воды в результате испарения в воздушную среду благодаря большим силам сцепления между молекулами воды и клеточной стенкой протопласт, сокращаясь в объеме, не отстает от клеточной стенки, а тащит ее за собой.

Клеточная оболочка, двигаясь за сокращающимся протопластом, выгибается и не надавливает на него, а наоборот, старается растянуть. В этом случае величина тургорного давления из положительной становится отрицательной, откуда $S = P - (-T) = P + T$. Это означает, что в условиях сильного обезвоживания сосущая сила клетки может быть больше, чем осмотический потенциал. Это состояние называется *циторризом*.

По мере поглощения воды клеткой уменьшается осмотический потенциал из-за снижения концентрации вакуолярного сока, резко увеличивается тургор; в результате уменьшается сосущая сила. Если вода продолжает поступать в клетку, то сосущая сила уменьшается и становится равной нулю. Поступление воды прекращается.

Следовательно, поступление воды за счет осмотических сил создает условия для ликвидации дальнейшего поглощения воды клеткой. Но клетка продолжает испарять воду, тургор уменьшается, вновь возникает сосущая сила. Таким образом, процесс поступления воды в клетку – саморегулируемый.

В последние годы установлено, что транспорт воды осуществляют специальные белки – **аквапорины**, формирующие в мембране селективные для воды каналы. Молекула такого белка состоит из шести субъединиц, пересекающих липидный бислой. Внутренняя поверхность поры гидрофильна, что позволяет молекулам воды легко проникать через мембрану.

Аквапорины найдены в клетках практически всех растений. Все аквапорины делят по месту их локализации в клетке на две группы: аквапорины плазмалеммы и аквапорины тонопласта.

Образованные аквапоринами поры (каналы) ускоряют диффузию молекул воды. Помимо переноса воды через мембрану они транспортируют малые молекулы органических веществ, обеспечивающих осморегуляцию в клетке.

Транспортная активность аквапоринов регулируется их фосфорилированием/дефосфорилированием, т.е. регуляция мембранной проницаемости для молекулы воды осуществляется посредством присоединения или отщепления остатка фосфорной кислоты в молекуле аквапорина.

Этим путем растительные клетки регулируют проницаемость мембран для молекул воды. Такой тип изменения активности аквапоринов влияет не только на скорость транспорта, но и на направление водного потока.

Коллоидно–химический механизм (набухание) поступления воды. В клетку вода может поступать и в результате набухания. Набуханием называют поглощение жидкости или пара высокомолекулярным веществом (набухающим телом), сопровождаемое увеличением объема. Явление набухания обусловлено коллоидными и капиллярными эффектами. В протоплазме наблюдается набухание на коллоидной основе (гидратация протоплазматических коллоидов), а в клеточной стенке – за счет капиллярного (накопление воды между микрофибриллами и в межмицеллярных пространствах) и коллоидного (гидратация полисахаридов, особенно гемицеллюлоз) эффектов; в вакуоли, как правило, набухающих тел нет.

Состояние набухания протоплазмы имеет решающее значение для интенсивности всего обмена веществ. Вода в протоплазме – важнейшая среда для биохимических реакций и диффузии, а гидратация протоплазматических белков необходима для поддержания ультраструктуры и функциональной активности органоидов.

У некоторых частей растения поступление воды происходит исключительно путем набухания, например у семян и у многочисленных приспособлений эпифитов для поглощения воды и водяного пара (всасывающие чешуйки и др.).

Вода проникает в набухающее тело путем диффузии. Удерживаемые набухающим телом молекулы воды теряют часть своей кинетической энергии, которая превращается в тепло; теплоту набухания можно измерить (например, энергию набухания семян измеряют в закрытом термосе со вставленным термометром).

Благодаря большому сродству набухающего тела к воде при набухании может возникнуть давление в несколько сотен атмосфер (например, разрыв гипсовых блоков набухающими семенами).

Изменение конфигурации белковых молекул может привести к ситуации, когда водородные связи разрушаются, в этом случае вода может выталкиваться клеткой даже тогда, когда окружающий воздух насыщен водой. Это наблюдается в период созревания семян, в период их обезвоживания. Например, в коробочках мака при большой концентрации в полостях водяных паров происходит обезвоживание семян путем изменения водоудерживающей способности клеток семян.

Между вакуолью, цитоплазмой и клеточной оболочкой после каждого изменения в содержании воды сразу устанавливается равновесие.

Электроосмотический механизм. Кроме двух названных механизмов существует еще третий механизм – электроосмос. Это понятие ввели Т. Беннет-Кларк с сотрудниками (1946).

Электроосмос – перемещение диполей воды, вызванное электрическим потенциалом, возникающим на мембране. Разность электрических потенциалов (РП) на мембране – результат асимметричного распределения ионов по двум ее сторонам. Эта разность потенциалов, измеряемая десятками милливольт, может показаться незначительной для обеспечения электроосмотического движения диполей воды. Но если принять во внимание толщину мембраны, то небольшая разность потенциалов в пересчете на сантиметры дает большие величины напряженности, способные обеспечить движение диполей воды.

Вероятно, существует три механизма, обуславливающих поступление воды в растительную клетку:

1. Поступление за счет осмоса, где главную роль играет вакуоль.
2. Поглощение воды биокolloидами протоплазмы и структурными элементами клеточной оболочки (набухание).
3. Поступление за счет электроосмоса, обусловленного РП на мембране.

Поэтому нельзя рассматривать клетку только как осмотическую ячейку (систему), так как в водном обмене большую роль играет и протоплазма.

В настоящее время можно сформулировать следующее правило: факторы, стимулирующие дыхание, стимулируют и поступление воды в клетку, и наоборот, факторы, ингибирующие дыхание или разъединяющие этот процесс и синтез АТФ, ведут к уменьшению поступления воды.

Зачем для работы каждого механизма поступления воды необходима энергия? Чтобы вода попадала в клетку за счет набухания, необходимо иметь акцепторы воды и, в первую очередь, белки. В этом случае энергия тратится на синтез белков, а также на синтез структурных элементов клеточной стенки.

Когда действует электроосмос, необходимо создание РП. Она образуется, как мы отметили, при асимметричном распределении ионов, для создания которого при активном переносе веществ необходимо расходовать энергию.

На осмотический механизм поступления воды влияет несколько факторов. Для осмоса необходимо иметь растворы разной концентрации по обеим сторонам мембраны; энергия, как уже отмечалось выше, тратится на активный транспорт растворенных веществ в вакуоль и создание градиента концентраций.

Осмотически активные вещества, которые накапливаются в вакуоли, являются продуктами метаболизма, и, таким образом, для их образования также необходима энергия. Энергия необходима для сохранения избирательной проницаемости мембраны.

В зависимости от возраста клетки различные механизмы поглощения воды играют определенную роль. Во взрослой клетке с большой центральной вакуолью главным является осмотический механизм. В эмбриональной клетке, не имеющей центральной вакуоли, но быстро синтезирующей белковые молекулы, способные притягивать диполи воды, основным механизмом становится набухание.

В онтогенезе клетки, органа может происходить смена механизмов поступления воды: сначала «семена – набухание», а затем в работу включается и осмотический механизм.

Тема 5. Закономерности поступления и передвижения воды в растении.

- 1 Корневая система как орган поглощения воды.
- 2 Корневое давление и возможные механизмы его возникновения.
- 3 Пути ближнего и дальнего транспорта воды.
- 4 Верхний и нижний концевые двигатели передвижения воды.

1 Корневая система как орган поглощения воды

Для нормального функционирования клетки растения должны быть насыщены водой. Состояние насыщения поддерживается с помощью двух взаимосвязанных процессов: поступления и выделения (расходования) воды, которые и составляют водный обмен растений. Соотношение между этими процессами называют водным балансом.

При анализе соотношения между поступлением и расходованием воды возможны три случая: поступление больше расходования, равно или меньше. В последнем случае возникает водный дефицит. В полдень водный дефицит может достигать 5–10 и даже 25 %. Одно из условий нормального функционирования наземных растений – поддержание условий без длительного и глубокого водного дефицита. Для этого необходима хорошо развитая корневая система, обеспечивающая поступление воды с большой скоростью.

Рассмотрим **строение поперечного среза корня**. Эпиблема состоит из одного слоя клеток, покрывает молодые корни; ее главная функция – поглощение веществ. Наружные стенки клеток эпіблемы не имеют ни кутикулы, ни воска, поэтому они хорошо приспособлены для поступления воды. Некоторые клетки эпіблемы вытягиваются и превращаются в корневые волоски. Следовательно, эпіблема как поглощающая ткань неоднородна. Благодаря корневым волоскам поверхность корня, соприкасающаяся с почвой, увеличивается в 10–15 раз. Кроме того, транспортные белки, находящиеся в плазмалемме корневых волосков, активнее, чем в других клетках; из корневых волосков идет больше плазмодесм в клетки экзодермы. Корневые волоски живут несколько дней и разрушаются. Вместо них в верхней части зоны растяжения образуются новые. Корневой волосок имеет большую центральную вакуоль, поэтому главный механизм поступления в

него воды – осмос. Несмотря на важную роль корневых волосков, у некоторых растений, например у авокадо, они отсутствуют. Их нет и у водных растений. Постепенно по мере роста корня эпиблема заменяется пробкой. Через опробковевшие части вода почти не поступает в корень.

Большую часть (до 80–90 %) площади поперечного сечения молодого корня составляет первичная кора. В ее крупных клетках центральные вакуоли занимают около 90 % объема протопласта. В состав клеточных стенок входит только целлюлоза, поэтому они хорошо проницаемы для воды. В коре много межклетников, которые в зависимости от условий могут быть заполнены воздухом или водой. Чем толще слой коры, тем больше диаметр корня и, следовательно, площадь его поверхности, покрытая эпиблемой.

Внутри корня находится центральный цилиндр, отделенный от коры эндодермой. Эндодерма состоит из одного слоя клеток, в радиальных и поперечных стенках которых откладывается суберин, а у некоторых растений – лигнин. Образуются так называемые пояски Каспари, не проницаемые для веществ и воды. Это влияет на транспорт последних внутри корня. Непосредственно за эндодермой находится перицикл. В состав центрального цилиндра входят проводящие ткани. Большие сосуды ксилемы окружены живыми клетками ксилемной паренхимы. Крупные поры в клеточных стенках соединяют их с сосудами. Флоэма состоит из ситовидных трубок, клеток-спутниц и флоэмной паренхимы. С помощью проводящих тканей поддерживается связь между корнем и другими частями растения.

Все эти ткани постепенно образуются из меристематических клеток, находящихся на верхушке, поэтому по длине в корне различают 4 зоны: деления клеток, их растяжения, зону дифференцировки (зону корневых волосков) и зону опробковения. Клетки зоны деления защищены корневым чехликом. Вода поступает главным образом в клетки зон растяжения и особенно корневых волосков. В клетках зоны растяжения идет интенсивный синтез белков, о роли которых в процессе набухания уже говорилось. Обычно у одного корня длина зоны активного поглощения веществ равняется 5 см. Чем медленнее растет корень, тем эта зона короче. Чем сильнее ветвится корень, тем больше зон активного поступления воды имеет корневая система растения. Некоторое количество воды может поступать и через опробковевшую часть корня, что характерно главным образом для деревьев. В этой зоне поступлению воды способствуют и поранения.

Корень обладает еще одним важным свойством – **положительным гидротропизмом**, т.е. при недостатке воды растущие части корня изгибаются и растут в сторону влажных участков почвы.

Длина всасывающей части корня травянистых растений достигает нескольких сантиметров, а древесных – всего лишь нескольких миллиметров. При этом у большинства деревьев всасывающий аппарат увеличивается за счет развития микоризы – симбиоза корня с гифами гриба. Грибной чехол микоризных корней и отходящие от него отдельные гифы существенно увеличивают поглощающую по-

верхность корня. Оказалось также, что микоризные растения более устойчивы к засухе, чем растения без микоризы: грибница продолжает активно всасывать воду при таком осмотическом давлении почвенного раствора, когда безмикоризные корни уже не работают.

Для поступления воды в корень необходимо, чтобы водный потенциал ризодермиса был меньше, чем водный потенциал почвенного раствора; в этом случае вода начнет поступать в клетки.

Градиент водного потенциала между почвой и клетками корня создается с помощью двух механизмов. Во-первых, благодаря активному поглощению клетками веществ из почвы и, во-вторых, благодаря ее испарению из листьев. Вода из клеток эпидермиса передвигается в соседние клетки, движется по тканям корня, переходит в сосуды стебля, достигает листьев и там испаряется в больших количествах. В результате этих двух процессов повышается концентрация клеточного сока. Чем меньше насыщенность клеток водой, тем меньше их водный потенциал (более отрицателен). Поступление воды в корень идет в сторону более отрицательного водного потенциала.

Количество воды в почве то увеличивается, то уменьшается. Если после дождя почва находится в состоянии полевой влагоемкости, то ее водный потенциал равен нулю, и вода легко поступает в корни. По мере подсыхания почвы ее водный потенциал понижается. Когда водный потенциал почвы ниже водного потенциала клеток корня, растения увядают. Такую степень увлажнения почвы называют влажностью завядания.

Поглощение воды корнем. Вода в результате диффузии поступает в клеточную стенку корневого волоска или другой клетки эпидермиса. Затем проходит через плазмалемму в протопласт с помощью механизмов, о которых уже говорилось, движется по клеткам паренхимы первичной коры через эндодерму, перicycle к сосудам центрального цилиндра. Из протопласта одной клетки в протопласт другой вода передвигается по плазмодесмам, т.е. по симпласту. Часть воды остается в клеточных стенках и движется по ним, т.е. по апопласту. Во время движения по симпласту вода может из цитозоля поступать в вакуоль, поэтому некоторые авторы выделяют в ближнем транспорте еще трансвакуолярный путь.

Однако транспорт воды по апопласту возможен лишь до эндодермы, так как находящиеся в ее клеточных стенках пояски Каспари не пропускают воду, поэтому в эндодерме апопластический путь прерывается. Для пересечения эндодермы вода обязательно должна войти в симпласт. Если в вакуоли клеток первичной коры поступает много воды, величина тургорного давления увеличивается настолько, что становится равной осмотическому потенциалу. В результате поступление воды из апопласта в симпласт прекращается. Возможно, в регуляции транспорта воды в симпласт из апопласта, а также через тонопласт участвуют и аквапорины.

Таким образом, апопласт в корне разделен на две части: первая часть расположена снаружи от эндодермы и включает в себя эпиблему и первичную кору; вторая – по другую сторону эндодермы и представлена центральным цилиндром.

При достаточном водоснабжении вода в коре корня транспортируется главным образом по апопласту, так как здесь она встречает меньшее сопротивление, и лишь частично по симпласту. Если клетки корня испытывают недостаток воды, то она будет передвигаться в основном по симпласту.

Необходимость переключения транспорта воды с апопласта на симпласт имеет большое значение, так как движение по живой цитоплазме клетка может регулировать в отличие от передвижения по мертвым клеточным стенкам.

Дальнейший транспорт воды идет по проводящим тканям корня, стебля и листа. Опыты показали, что восходящий ток воды идет в основном по сосудам ксилемы, в которых она встречает незначительное сопротивление. Живые клетки оказывают большее сопротивление движению воды, поэтому по ним передвигается лишь 1 - 10 % ее общего количества.

Из проводящих тканей стебля вода попадает в проводящие пучки листа. Чем больше проводящих пучков на единице листовой поверхности, чем сильнее они ветвятся, тем меньшее сопротивление встречает вода при своем движении в клетки мезофилла. Иногда мелких проводящих пучков так много, что они подводят воду почти к каждой клетке. Здесь вода из сосуда переходит в клеточные стенки, откуда испаряется в межклетники. Следовательно, в листовой пластинке транспорт воды идет в основном по апопласту. Транспорт воды в листовой пластинке изучен хуже, чем в корне.

2 Корневое давление и возможные механизмы его возникновения

Вода передвигается всегда в сторону более низкого водного потенциала. Каковы механизмы возникновения градиента водного потенциала? Первый – активное поглощение солей клетками эпіблемы и их активное передвижение из одной клетки в другую, второй – транспирация – испарение воды листьями.

Поглощенные клетками эпіблемы вещества не остаются в них. Они транспортируются в соседние клетки первичной коры, а затем поступают в проводящие ткани центрального цилиндра, главным образом в сосуды. Живые клетки паренхимы центрального цилиндра активно выделяют растворимые органические и минеральные вещества в сосуды. Увеличение концентрации веществ в сосудах понижает их водный потенциал, поэтому вода движется в них через клетки корня.

Для активного выделения солей должны работать мембранные транспортные белки, требующие затраты АТФ. Поэтому передвижение воды в корневой системе зависит от дыхания корней, температуры и аэрации почвы, действия дыхательных ядов. Эта гипотеза объясняет односторонний ток воды только осмотическими причинами.

Некоторые авторы считают, что живые клетки паренхимы центрального цилиндра активно выделяют в сосуды не только вещества, но и воду с помощью сократительных белков цитоплазмы. По их гипотезе, ближний транспорт воды в корне состоит из двух последовательных фаз: поступления воды в клетку и выделения (выталкивания) ее по направлению к сосудам. Поступление и выделение воды происходят в результате сокращения и расслабления сократительных белков, которые приводят к изменению объема паренхимных клеток первичной коры и центрального цилиндра. Максимуму выделения воды соответствуют сокращение белков и уменьшение объема клетки, а минимуму – расслабление сократительных белков и увеличение ее объема.

Для расслабления этих белков необходима энергия АТФ. Вещества, снижающие интенсивность дыхания корней, например динитрофенол, тормозят поступление воды в сосуды.

Выделение воды приводит к уменьшению водного потенциала клетки, создавая тем самым условия для поступления в нее следующей порции воды, в результате транспорт происходит ритмично. Итак, поступление воды в сосуды – не просто осмотический процесс, он зависит и от интенсивности обмена веществ в клетках корня.

Ближний транспорт воды в корне тоже должен быть обусловлен полярностью каждой клетки и всего симпласта. Полярность клеток выражается в различной проницаемости участков плазмалеммы, в направленности обмена веществ и в величинах мембранного потенциала.

Вторая причина возникновения градиента водного потенциала в растении – испарение воды побегами, т.е. транспирация. Обнаружить связь поступления воды с транспирацией нетрудно с помощью простого опыта: нужно укрепить побег в верхнем конце длинной трубки, заполненной водой, а нижний конец трубки опустить в сосуд с ртутью. Через некоторое время будет видно, что на место поглощаемой побегом воды поступает ртуть. Чем интенсивнее клетки листьев испаряют воду, тем быстрее она будет поступать в них из сосудов, а в сосуды – из клеток корней и быстрее подниматься по растению.

Поступление воды в сосуды ксилемы приводит к тому, что если перерезать стебель какого-нибудь растения на небольшом расстоянии от почвы, то через некоторое время из концов сосудов начинает выделяться сок, получивший название пасоки. Если на образовавшийся пенек надеть резиновую трубку, то можно собрать и проанализировать вытекающую пасоку. В состав пасоки входят сахара, органические кислоты, азотистые вещества, в том числе белки, и минеральные ионы. По ионному составу пасока сильно отличается от наружного раствора: одни ионы накапливаются в ней в высокой концентрации, а другие – поступают в пасоку с трудом.

Вытекание пасоки из разрезанного стебля называют плачем растения, а силу, поднимающую пасоку вверх по сосудам, – корневым давлением. После пере-

резания стебля плач иногда продолжается в течение нескольких суток, и количество вытекающей пасоки может быть очень большим. Плач доказывает, что через корневую систему идет односторонний ток воды.

Активно выделяя вещества, а возможно, и воду в сосуды, клетки паренхимы корня участвуют в возникновении корневого давления, величина которого также зависит от их жизнедеятельности. Не только гибель клеток корня, но и снижение в них интенсивности обмена веществ, в первую очередь дыхания, прекращает плач. Он останавливается при отсутствии кислорода, под влиянием дыхательных ядов, при пониженной температуре.

Другим доказательством активного выделения воды в сосуды, которое можно наблюдать на неповрежденном растении, является гуттация. Гуттация (от лат. *gutta* – «капля») – процесс выведения воды в виде капель жидкости на поверхности растения специальными железами – гидатодами. Слабая освещенность, высокая влажность способствуют гуттации. Гуттация происходит через специальные железки – гидатоды

Таким образом, возникновение корневого давления – результат не только простого поступления воды в корень, оно связано с обменом веществ в клетках.

Существуют две основные гипотезы, объясняющие **механизм действия корневого давления**:

Осмотическая теория основана на явлениях осмоса. В сосудах центрального цилиндра поглощающего корня всегда находится раствор определенной концентрации, обладающий сосущей силой, равной целиком осмотическому давлению, так как в мертвых элементах ксилемы отсутствует тургорное давление. Поэтому вода будет отсасываться от ближайшей к сосуду клетки. Теряя воду, эта клетка будет развивать большую сосущую силу, что позволит ей отнимать воду от соседней с ней клетки и т.д. Клетки коровой паренхимы и центрального цилиндра корня будут испытывать недонасыщение водой. Этот дефицит коснется и корневого волоска, способного поглощать воду из почвы. При этом распределение величины осмотического давления в ряду клеток, проводящих воду, не играет никакой роли, ибо основным фактором осмотического поглощения воды выступает сосущая сила клеток.

Метаболическая теория основывается на допущении, что клетки корня, через которые наблюдается односторонний ток воды, обладают полярностью. На противоположных сторонах осуществляются диаметрально разные процессы: на одной (обращенной к периферии) синтезируются осмотически активные сахара, а на противоположной – инертный в осмотическом отношении крахмал. В первом случае осмотическое давление и сосущая сила будут больше, следовательно, к этой стороне клетки будет поступать вода от соседней клетки и выдавливаться с противоположного конца в сторону сосуда. Так создается непрерывный односторонний ток воды в корневой системе, как результат развиваемого в корнях корневого давления.

В области эндодермы корня вода проходит через ее пропускные клетки, но их сравнительно мало. Другие клетки эндодермы с суберинизированными поясками Каспари, тесно связанными с плазмалеммой, представляют сильное препятствие току воды и растворов. По существу, эндодерма – основной барьер, препятствующий одностороннему току воды из клеток первичной коры в центральный цилиндр корня. С помощью современной техники было показано, что растворы проходят только через протопласты клеток эндодермы, тогда как в других клетках – как через симпласт, так и через апопласт (по клеточным стенкам).

Величина корневого давления обычно колеблется около 1 атм, реже 2,5 - 3,0 атм. С помощью корневого давления растения в ночное время суток восполняют водный дефицит, возникающий в жаркий летний день.

Корневое давление, у древесных растений действует в течение всего года, в том числе зимой, пополняя водные запасы ствола. После спиливания дерева влажность древесины пня повышается под действием корневого давления. Особенно велико значение корневого давления ранней весной до распускания листьев, когда отсутствует притягивающая воду транспирация.

3 Пути ближнего и дальнего транспорта воды

Подавляющая часть мощного водного тока, непрерывно проходящего через растение, непосредственно в биохимических превращениях не участвует. В фотосинтезе, дыхании, гидролитических и других реакциях используется не более 1 % поглощенной воды. Активное проявление жизнедеятельности возможно только в водной среде, которая должна постоянно циркулировать по организму. За счет циркуляции вода доставляет клеткам необходимые для их функционирования вещества и одновременно удаляет продукты жизнедеятельности. Именно благодаря такой циркуляции осуществляется взаимосвязь между отдельными частями клеток, между отдельными клетками в пределах ткани, между различными тканями в пределах органа, наконец, между различными органами и тем самым обеспечиваются взаимосвязь физиологических процессов, поддержание гомеостаза и функционирование организма как единого целого.

Транспорт воды в тканях одного органа называют ближним, а между органами – дальним. Ближний транспорт идет по неспециализированным тканям, для дальнего – имеются специальные ткани – проводящие. Основная масса воды движется вверх по растению: из корней в листья (восходящий ток); небольшая часть – вниз (нисходящий ток). Восходящий ток идет по сосудам или трахеидам, нисходящий – по ситовидным трубкам.

Путь, который проходит вода от корневого волоска до испаряющей клетки листа, распадается на две части, различные по протяженности, строению и физиологическим признакам. Первая часть состоит из живых клеток и имеет малые размеры (миллиметры или доли миллиметра). Это два коротких участка: один – в корне, от его поверхности с корневыми волосками до сосудов, которые находятся

в его центральном цилиндре; второй – в листе, от сосудов, входящих в состав проводящего пучка, до испаряющей воду в межклетники хлоренхимы. Вторая часть пути – это сосуды, трахеиды, которые представляют собой мертвые трубки. У травянистых растений их длина составляет несколько сантиметров, у деревьев достигает нескольких метров и даже десятков метров.

Ближний транспорт воды в корне описан выше. В листья вода попадает из сосудов ксилемы стебля по проводящей системе жилок. В листе вода движется в основном по клеточным стенкам. Небольшая часть воды используется на метаболические нужды листа, остальная – испаряется в процессе транспирации.

Вода испаряется из ксилемных окончаний и клеточных стенок – в межклетники мезофилла. Пары воды, диффундируя через межклеточные воздухоносные полости, достигают устьиц и оттуда проникают в атмосферу. Замыкающие клетки устьиц, изменяя ширину устьичной щели, регулируют скорость транспирации так же, как и газообмена растения в целом. Открытые на свету устьица не только обеспечивают приток CO_2 в листья, но и создают благоприятные условия для транспирации. Чем интенсивнее транспирация, тем выше скорость движения сока по ксилеме, а, следовательно, и скорость доставки фотосинтезирующим клеткам необходимых веществ. Одним из наиболее важных аспектов устьичной регуляции водообмена растений является прямая зависимость ширины устьичной щели от водного потенциала почвы. Когда водный потенциал почвы снижается (условия водного дефицита или почвенного засоления), клетки растения, в том числе замыкающие клетки устьиц, теряют воду. Снижение оводненности замыкающих клеток приводит к утрате их тургора, закрытию устьиц, что предотвращает избыточную потерю воды растением.

Поскольку транспирация является генератором градиента водного потенциала, ее называют верхним концевым двигателем транспорта воды в растении.

Дальний транспорт. Вода и минеральные элементы доставляются к каждой клетке надземной части растения благодаря восходящему току по ксилеме. Существует также нисходящий флоэмный ток растворов от листьев к корням. Направленный вниз флоэмный ток формируется в клетках мезофилла листьев, где часть воды, которая пришла с ксилемным током, с клеточных оболочек мезофилла переходит во флоэмные окончания.

Вода из клеток листа и непосредственно из сосудов ксилемы поступает во флоэму по осмотическому градиенту, возникающему из-за накопленных в клетках флоэмы сахаров и других органических соединений, образующихся в процессе фотосинтеза.

Нисходящий флоэмный ток доставляет органические вещества тканям корня, где они используются в метаболизме. В корнях окончания проводящих пучков элементов флоэмы, как и в листе, расположены вблизи элементов ксилемы, и вода вновь по осмотическому градиенту поступает в ксилему и движется вверх. Таким образом, происходит обмен воды в проводящей системе корней и листьев (как бы

круговорот).

Большая часть водного пути приходится на долю проводящей системы растения, состоящей из сосудов и трахеид. У травянистых растений ее длина измеряется сантиметрами, а у деревьев – метрами.

Установлено также, что вода и растворенные вещества могут передвигаться в стебле и в поперечном направлении. Это происходит, например, при подрезке корней или обрезке ветвей, в таком случае растение в состоянии обеспечить водой и веществами те части организма, которые раньше обслуживались утраченными органами. Возможность радиального транспорта обусловлена самой структурой проводящей системы, а именно: контактами сближающих трахеид через поры.

Ксилема выполняет в растении как опорную, так и проводящую функцию – по ней движутся вверх по растению вода и минеральные соли. В состав ксилемы входят элементы четырех типов: трахеиды, сосуды, паренхимные клетки и волокна. **Трахеиды** – мертвые одиночные клетки веретеновидной формы. Их концы перекрываются, придавая растению необходимую прочность. Вода движется по пустым просветам трахеид, не встречая на своем пути помех в виде клеточного содержимого; от одной трахеиды к другой она передается через поры.

У покрытосеменных трахеиды развились в **сосуды**. Это очень длинные трубки, образовавшиеся в результате «состыковки» ряда клеток; остатки торцевых перегородок все еще сохраняются в сосудах в виде ободков. Размеры сосудов варьируют от нескольких сантиметров до нескольких метров. В первых по времени образования сосудах протоксилемы лигнин накапливается кольцами или по спирали. Это дает возможность сосуду продолжать растягиваться во время роста. В сосудах метаксилемы лигнин сосредоточен более плотно – это идеальный «водопровод», действующий на большие расстояния.

Паренхимные клетки ксилемы образуют своеобразные лучи, соединяющие сердцевину с корой. Они проводят воду в радиальном направлении, запасают питательные вещества. Из других клеток паренхимы развиваются новые сосуды ксилемы. Наконец, **древесинные волокна** похожи на трахеиды. Они не проводят воду, но придают дополнительную прочность.

Силу, которая поднимает пасоку вверх по сосудам, назвали корневым давлением. Корневое давление можно измерить, если надеть на перерезанный стебель трубку соединить с манометром. Величина корневого давления непостоянна. В оптимальных условиях она составляет 2–3 бара. При определенных условиях достигается равновесие между количеством выделенной пасоки и количеством поступившей воды, поэтому корневое давление, или количество выделенной пасоки, может отражать поглотительную способность корней. Таким образом, активными двигателями начального восходящего водного тока (корневого давления) являются живые клетки, которые прилегают к нижнему концу проводящей системы растений – это клетки паренхимы корней – нижний концевой двигатель водного потока.

Однако если бы растение постоянно не теряло воду в результате транспирации, то клетки корневых волосков быстро бы насытились водой и ее поступление прекратилось. Поэтому одной из причин возникновения градиента водного потенциала является испарение воды надземными органами.

Чем интенсивнее клетки листьев испаряют воду, тем быстрее она начнет поступать в клетки корней и быстрее транспортироваться вверх по растению. Потеря молекул воды в верхней части водного столба в результате испарения заставляет воду течь по сосудам ксилемы вверх для ликвидации потери. Это вызванное транспирацией движение воды получило название транспирационного тока. Он обуславливает поступление воды из почвы в растение тоже по градиенту водного потенциала. Из-за транспирации водный потенциал в верхней части растения ниже, чем у основания.

Активными двигателями водного тока, обусловленного транспирацией, являются живые клетки, прилегающие к верхнему концу всей проводящей системы растения – клетки паренхимы листа – верхний концевой двигатель водного тока.

Механизм работы верхнего концевого двигателя несложный. Атмосфера обычно недонасыщена водяными парами, поэтому имеет отрицательный водный потенциал. Из-за большой разности водных потенциалов происходит транспирация. Уменьшение количества воды в паренхимной клетке листа вызывает снижение активности воды в ней и уменьшение водного потенциала.

Водный дефицит постепенно от клетки к клетке достигает корней, и активность воды в них снижается. В этом случае вода и поступает из почвы в корень. Таким образом, можно сделать вывод, что перемещение воды по растению, как и поступление ее в корень, связано с градиентом водного потенциала в системе «почва – растение – воздух». Если этот градиент начнет увеличиваться, тем больше воды станут терять клетки листа, т.е. чем сильнее транспирация, тем больше воды теряется.

Работают два двигателя неодинаково, В среднем верхний концевой двигатель развивает силу в 10–15 бар и даже больше, а нижний 2–3 бара. Отсюда видно, что главная роль в водном обмене принадлежит верхнему двигателю. Однако при отсутствии листьев у деревьев зимой и ранней весной или после сухого периода основную роль в передвижении воды выполняет нижний двигатель. В поднятии воды по растению нижний концевой двигатель также участвует в условиях большей влажности воздуха, когда транспирация минимальна.

Для верхнего концевого двигателя источник энергии – Солнце, это означает, что поглощаемая листом лучистая энергия используется для испарения.

Для нижнего концевого двигателя источник энергии – дыхание. Энергия молекул АТФ, синтезируемых во время дыхания клеток корня, расходуется на транспорт ионов в клетке, т.е. на создание градиента водного потенциала.

Таким образом, верхний концевой двигатель представляет собой автоматически работающий механизм, который тем сильнее присасывает воду, чем быст-

рее расходует ее.

Важную роль в движении воды по проводящей системе играет взаимодействие молекул воды друг с другом и с внутренними поверхностями элементов ксилемы и клеточных стенок. Непрерывность водного тока в этих структурах обеспечивается силами адгезии и когезии.

Адгезия – это сцепление поверхностей разнородных твердых и/или жидких тел. Адгезия обусловлена межмолекулярными взаимодействиями в поверхностном слое. Адгезия существенно влияет на природу трения соприкасающихся поверхностей: так, при взаимодействии поверхностей с низкой адгезией трение минимально. Наиболее известные адгезионные эффекты – капиллярность, смачиваемость / несмачиваемость, поверхностное натяжение, мениск жидкости в узком капилляре.

Когезия – это связь между молекулами (атомами, ионами) внутри тела в пределах одной фазы. Когезия характеризует прочность тела и его способность противостоять внешнему воздействию. Наиболее сильна когезия в твердых телах и жидкостях, то есть в конденсированных средах, где расстояния между молекулами мало.

За адгезию отвечают водородные связи, образующиеся между молекулами воды и полярными группами соединений, входящих в состав ксилемы и клеточных стенок, тогда как за когезию – водородные связи, образующиеся между молекулами самой воды. Силы когезии обеспечивают непрерывность и высокую прочность водных нитей в условиях интенсивной транспирации, когда нити растягиваются и испытывают высокую нагрузку на разрыв.

Внутри ксилемных окончаний и в порах клеточных стенок при транспирации формируется газовая фаза. В трехфазной системе имеет место поверхностное явление, называемое смачиванием. Оно заключается во взаимодействии жидкости (транспортируемого раствора) с твердым телом (клеточная стенка) при их одновременном контакте с воздухом. Поверхность клеточных стенок, несущих большое число полярных групп, относится к гидрофильным поверхностям.

В сосудах ксилемы (капиллярах) адгезия воды к клеточным стенкам и смачивание стенок водой приводят к капиллярным явлениям. Они возможны тогда, когда диаметр капилляров соизмерим с радиусом кривизны поверхности жидкости в них, что характерно для ксилемных элементов и клеточных стенок. Кривизна поверхности, возникающая благодаря адгезии жидкости к стенкам, приводит к изменению свойств ее поверхностного слоя.

Особенность капиллярных явлений заключается в том, что с появлением кривизны поверхности давление жидкости внутри капилляра изменяется. В зависимости от свойств поверхности капилляра (угла смачивания) давление жидкости в нем может быть больше или меньше атмосферного. Возникающее вследствие кривизны поверхности капиллярное давление объясняет поднятие или опускание жидкости в капилляре.

Вода хорошо смачивает стенки сосудов ксилемы и поры клеточных стенок, поэтому искривленная поверхность на границе стенка – вода будет вогнутой. Поскольку стенки элементов ксилемы гидрофильны, то вода будет подниматься по ним вверх. Таким образом, капиллярные силы могут обеспечить подъем воды на нужную высоту даже у древесных растений.

Градиент гидростатического давления в элементах ксилемы и клеточных стенках создается в основном благодаря транспирации. При интенсивной транспирации в ксилеме некоторых растений может развиваться большое натяжение (отрицательное гидростатическое давление), которое поддерживается за счет поверхностных явлений на границе ксилемный сок – стенка. Когда транспирация прекращается или ослабевает, что происходит ночью или при высокой влажности воздуха, гидростатическое давление в ксилеме падает до значений, близких к 0, а в некоторых случаях может принимать положительные значения (т.е. выше атмосферного).

Зависимость корневого давления от энергии дыхания определяет характер влияния факторов на поглотительную деятельность корня.

Газовый состав корнеобитаемой среды. Основным механизмом энергообеспечения деятельности корня – аэробное дыхание, для нормального протекания которого концентрация O_2 должна быть не ниже 5 %, а концентрация CO_2 не превышать 10 %. Избыток CO_2 гораздо опаснее для нагнетающей деятельности корня, чем временный дефицит кислорода. Сильное уплотнение почвы или ее затопление вызывает нарушение аэрации, что приводит к подавлению дыхания и поглощения воды. Случаи увядания растений при избытке влаги можно наблюдать в пониженных местах сразу после сильного дождя, когда ослабленное поглощение воды корнем не компенсирует ее расход на транспирацию. О необходимости хорошей аэрации корневой системы нужно помнить при подборе условий содержания почвы в посевах и насаждениях, при выращивании растений в водной культуре, разновидностью которой является гидропоника, широко распространенная в защищенном грунте.

Температура. Зависимость поглощения воды корнем от температуры выражается одновершинной кривой со следующими кардинальными точками: \min 0–5 °С, opt 25–30, max 40–45 °С. Замедление поглощения воды при снижении температуры объясняется торможением дыхания и уменьшением гидравлической проводимости корня, что связано с изменением свойств мембран и с возможностью фазового перехода жидкого кристалла в гель в результате снижения подвижности липидной фракции мембран. Температурный максимум обусловлен денатурационными изменениями белков и приближается к температурной границе жизни. В интервале от 5 до 35 °С температурный коэффициент скорости плача находится в пределах 2,0–2,5, т.е. соответствует Q_{10} для химических реакций, что опять-таки свидетельствует о зависимости плача от дыхания.

Зависимость поглотительной деятельности корня от температуры во многом объясняет некоторые явления. Так, одна из главных причин образования отделительного слоя в черешках листьев и осеннего листопада плодовых деревьев и кустарников заключается в водном дефиците в результате диспропорции между продолжающейся с высокой интенсивностью транспирацией в солнечные осенние дни и сильным замедлением поглощения воды из уже охлажденной почвы.

На холодных болотистых почвах наблюдается явление, получившее название *физиологической засухи*: несмотря на большое количество воды, растения испытывают ее недостаток из-за подавления поглотительной деятельности корней при пониженных температурах. В результате происходит парадоксальное на первый взгляд явление: у растений формируются ксероморфная структура (мелкие клетки, много устьиц и проводящих пучков на единице листовой поверхности), а также такие анатомические приспособления для уменьшения потери воды, как мощно развитая кутикула, заглубление устьиц, шиловидная форма листьев, характерные для растений сухих мест, несмотря на то, что они растут на почвах, богатых влагой. Таким образом, холодная почва физиологически суха, даже если она насыщена водой.

Растения могут страдать не только от низкой, но и от высокой температуры корнеобитаемой среды. Например, слишком высокая температура верхних слоев почвы неблагоприятно сказывается на поглощении воды плодовыми культурами с поверхностной корневой системой вследствие большого испарения влаги из почвы и повышения ее водоудерживающих сил. В защищенном грунте при использовании искусственных источников света с большой теплоотдачей такие ситуации очень часты.

Внутренние факторы. Из них в первую очередь необходимо отметить *мощность развития корневой системы и наличие ростовых процессов*. Поглощение воды происходит тем интенсивнее, чем больше всасывающая поверхность корневой системы и чем легче корни и почвенная влага приходят в соприкосновение друг с другом.

Количество воды, поглощаемое корневой системой в единицу времени, прямо пропорционально обменной поверхности в корнеобитаемом пространстве (активная поверхность корней в единице объема почвы), а также разности водных потенциалов корня и почвы и обратно пропорционально сумме сопротивлений транспорту воды в почве и при переходе из почвы в растение. Активная поверхность корней у травянистых сельскохозяйственных растений составляет примерно $1 \text{ см}^2/\text{см}^3$, а у древесных растений – $0,1 \text{ см}^2/\text{см}^3$.

Тесная корреляция между активной поверхностью корневой системы и корневым давлением позволяет по количеству выделяемой пасоки судить о степени развития и функциональной активности корневой системы. Однако к концу вегетационного периода сбор пасоки сильно затрудняется, поскольку поглощение во-

ды резко ослабляется вместе с затуханием ростовых процессов, так как корни должны постоянно продвигаться из иссушенных слоев почвы к более влажным.

Зависимость корневого давления от дыхания обуславливает еще одно важное внутреннее требование нагнетающей деятельности корня – *обеспечение корней органическими веществами*. Продукты фотосинтеза (ассимиляты) поступают из надземной части в виде углеводов и используются корнем в качестве дыхательных субстратов. Для весеннего сокодвижения у плодовых культур очень важное значение имеет запасание с осени углеводов в корнях и стволе. Если накоплено недостаточно органических веществ или они израсходованы во время неблагоприятной зимы (например, при оттепели), весеннее сокодвижение может не начаться и растение погибнет. На мобилизацию запасных веществ сильно влияет температура. Так, у винограда при температуре почвы 8 °С наблюдается очень слабый плач, при 12 °С он значительно усиливается. Этот температурный порог соответствует мобилизации запасных углеводов виноградной лозы.

Для нагнетающей деятельности корня необходимо также наличие высокоструктурированных митохондрий в корнях, обеспечивающих эффективное дыхание. Всякие воздействия, приводящие к деструкции митохондрий, нарушению дыхательных комплексов, ингибированию отдельных звеньев дыхательной цепи, подавляют поглощение воды корнем. Например, сильное ингибирующее действие на плач растений оказывают наркотические вещества (хлороформ, цианиды, азиды).

4 Верхний и нижний концевые двигатели передвижения воды

Поглощение воды корневой системой идет благодаря работе двух концевых двигателей водного тока: *верхнеконцевого* двигателя, или присасывающей силы испарения (транспирации), и нижнего концевого двигателя, или корневого двигателя. Основной силой, вызывающей поступление и передвижение воды в растении, является присасывающая сила транспирации, в результате которого возникает градиент водного потенциала. Водный потенциал – это мера энергии, используемой водой для передвижения. Водный потенциал и сосущая сила одинаковы по абсолютному значению, но противоположны по знаку. Чем меньше насыщенность водой данной системы, тем меньше (более отрицателен) ее водный потенциал. При потере воды растением в процессе транспирации создается ненасыщенность клеток листа водой, как следствие, возникает сосущая сила (водный потенциал падает). поступление воды идет в сторону большей сосущей силы, или меньшего водного потенциала. Таким образом, верхний концевой двигатель водного тока в растении – это присасывающая сила транспирации листьев, и его работа мало связана с жизнедеятельностью корневой системы. Действительно, опыты показали, что вода может поступать в побеги и через мертвую корневую систему, причем в этом случае поглощение воды даже ускоряется.

Кроме верхнего концевой двигателя водного тока, в растениях существует нижний концевой двигатель. Это хорошо доказывается на примере таких явлениях, как *гуттация*. Листья растений, клетки которых насыщены водой, в условиях высокой влажности воздуха, препятствующей испарению, выделяют капельно-жидкую воду с небольшим количеством растворенных веществ – гуттация. Выделение жидкости идет через специальные водные устьяца – гидаторы. Выделяющаяся жидкость – гутта. Таким образом, процесс гуттации является результатом одностороннего тока воды, происходящего в отсутствие транспирации, и, следовательно, вызывается какой-то иной причиной.

К такому же выводу можно прийти и при рассмотрении явления *плач* растений. Если срезать побеги растения и к срезанному концу присоединить стеклянную трубку, то по ней будет подниматься жидкость. Анализ показывает, что это вода с растворенными веществами – пасока. В некоторых случаях, особенно в весенний период, плач наблюдается и при надрезе веток растений. Определения показали, что объем выделяющейся жидкости (пасоки) во много раз превышает объем корневой системы. Таким образом, плач – это не просто вытекание жидкости в результате пореза. Все сказанное приводит к выводу, что плач, как и гуттация, связана с наличием одностороннего тока воды через корневые системы, не зависящего от транспирации. Силу, вызывающую односторонний ток воды по сосудам с растворенными веществами, не зависящую от процесса транспирации, называют корневым давлением. Наличие корневого давления позволяет говорить о нижнем концевом двигателе водного тока. Корневое давление можно измерить, присоединив манометр к концу, оставшемуся после срезания надземных органов растения, или поместив корневую систему в серию растворов различной концентрации и подобрав такую, при которой плач прекращается. Оказалось, что корневое давление равняется примерно 0,1 – 0,15 МПа (Д.А.Сабинин). Определения, проведенные советскими исследователями Л.В. Можяевой, В.Н. Жолкевичем, показали, что концентрация наружного раствора, останавливающего плач, значительно выше концентрации пасоки. Это позволило высказать мнение, что плач может идти против градиента концентрации. Было показано также, что плач осуществляется только в тех условиях, в которых нормально протекают все процессы жизнедеятельности клеток. Не только умерщвление клеток корня, но и снижение интенсивности их жизнедеятельности, в первую очередь интенсивность дыхания, прекращает плач. В отсутствие кислорода, под влиянием дыхательных ядов, при понижении температуры плач приостанавливается. Все сказанное позволило Д.А. Сабинину дать следующее определение: *плач растений* – это прижизненный односторонний ток воды и питательных веществ, зависящий от аэробной переработки ассимилятов. Д.А. Сабинин предложил схему, объясняющую механизм одностороннего тока воды в корне. Согласно этой гипотезе, клетки корня поляризованы в определенном направлении. Это проявляется в том, что в разных отсеках одной и той же клетки процессы обмена веществ различны. В одной части клетки

идут усиленные процессы распада, в частности, крахмала на сахара, вследствие чего концентрация клеточного сока возрастает. На противоположном конце клетки преобладают процессы синтеза, благодаря чему концентрация растворенных веществ в этой части клетки уменьшается. Надо учитывать, что все эти механизмы будут работать только при достаточном количестве воды в среде и не нарушенном обмене веществ.

Согласно другой гипотезе, зависимость плача растений от интенсивности дыхания является косвенной. Энергия дыхания используется для поступления ионов в клетки коры, откуда они десорбируются в сосуды ксилемы. В результате концентрация солей в сосудах ксилемы повышается, что и вызывает поступление воды.

Тема 6. Транспирация.

- 1 Лист как орган транспирации.
- 2 Физиология устьичных движений.
- 3 Количественные показатели транспирации.
- 4 Влияние внешних факторов на интенсивность транспирации.

Транспирация – процесс движения воды через растение и её испарение через наружные органы растения, такие как листья, стебли и цветы. Вода необходима для жизнедеятельности растения, но только небольшая часть воды, поступающей через корни, используется непосредственно для нужд роста и метаболизма. Оставшиеся 99-99,5 % теряются через транспирацию.

1 Лист как орган транспирации. Основным органом транспирации является лист. Сверху и снизу лист покрыт эпидермой, состоящей из одного слоя тесно прилегающих одна к другой клеток. Наружные оболочки клеток покрыты кутикулой, которая препятствует испарению воды из внутренних тканей листа. В эпидерме расположены устьица. У деревьев устьица находятся только на нижней стороне листовой поверхности, у травянистых – на обеих. У большинства растений верхняя эпидерма имеет меньшее количество устьиц (20-100 на 1 мм² поверхности), чем нижняя (40-400 на 1 мм² поверхности). Это связано с меньшей тратой воды. Длина устьичной щели – 20-30, а ширина – 4-6 мкм. Обычно устьица занимают 1-2 % площади листа. Однако скорость диффузии водяного пара через устьица довольно велика, поэтому величина испарения с поверхности листа высока (50-70 % по сравнению с открытым водоемом).

Принято считать, что устьице – это щель между двумя замыкающими клетками. В состав устьичного аппарата входят также и примыкающие к ним эпидермальные клетки; они также принимают участие в устьичных движениях.

В замыкающих клетках имеются хлоропласты, которые отсутствуют в других клетках эпидермы. Важная особенность строения замыкающих клеток – не-

равномерные утолщения и эластичность их оболочек. Внутренняя оболочка клетки, примыкающая к щели устьица, утолщена, а наружная оболочка, противоположная щели, тонкая. По этой причине при увеличении тургора в замыкающих клетках их наружные оболочки растягиваются и выпячиваются, а толстые, направленные к щели, становятся вогнутыми. Устьичная щель увеличивается. Между нижней и верхней эпидермой находится мезофилл с системой межклетников и проводящими пучками. Межклетники увеличивают внутреннюю испаряющую поверхность листа в 7-10 раз и связываются с окружающей средой через устьица.

Растения испаряют значительную часть поглощаемой воды. В испарении принимают участие три структуры:

1 Устьица – поры, через которые диффундирует вода, испаряющаяся с поверхности клеток (около 90 % от всей потерянной воды при открытых устьицах).

2 Кутикула – восковой слой, покрывающий эпидермис листьев и стеблей; через нее проходит вода, испаряющаяся с наружных оболочек клеток эпидермиса (около 10 %).

3 Чечевички, почки – обычно их роль в испарении воды очень мала, но у листопадных деревьев после сбрасывания листьев через них теряется основная масса воды.

Следовательно, основную роль в испарении воды играют следующие виды транспирации:

- устьичная (испарение воды через устьица);
- кутикулярная (испарение воды с поверхности листа, покрытого кутикулой);
- перидермальная (через чечевички, стебель, почки).

Большая часть транспирационной воды испаряется с влажной поверхности клеток мезофилла в межклетники, а потом водяной пар через устьица диффундирует в окружающую среду.

При устьичной транспирации выделяют следующие фазы:

- испарение воды с поверхности влажных клеточных оболочек в межклетники;
- диффузия водяного пара через устьица;
- движение водяного пара с поверхности листа.

2 Физиология устьичных движений. Хотя транспирация – это испарение воды, она идет медленнее, чем испарение со свободной водной поверхности в тех же условиях. Доказательством является величина относительной транспирации. Относительная транспирация – это отношение интенсивности транспирации к скорости испарения с водной поверхности такой же площади, как и площадь листьев. Величина относительной транспирации колеблется от 0,01 до 1,0. Следовательно, транспирация – процесс, регулируемый самим растением. Термин «транс-

пирация» введен для того, чтобы показать отличие этого физиологического процесса от физического процесса испарения воды.

По способности регулировать свой водный обмен растения делят на пойкилогидрические и гомойогидрические. Пойкилогидрическими (от греч. *poikilos* – различный, разнообразный и *hydor* – вода) называются растения, которые не могут сами регулировать свой водообмен. К этой группе относятся почвенные водоросли, лишайники, мхи, папоротники и некоторые покрытосеменные. Гомойогидрическими (от греч. *homoiós* – сходный, одинаковый и *hydor* – вода) называются растения, которые регулируют свой водообмен. Гомойогидрическими являются покрытосеменные растения.

Различают два типа регуляции транспирации: внеустьичный и устьичный.

Внеустьичная регуляция транспирации представлена также несколькими механизмами. **Первый** связан с обезвоживанием клеточных стенок, с поверхности которых идет испарение. Этот механизм называют механизмом *подсушивания*. Когда поверхность верхних клеток мезофилла (хлоренхима) начинает подсыхать, то затрудняется движение воды, и таким образом, затрудняется и испарение. В клеточной стенке между микро- и макрофибриллами целлюлозы находятся капиллярные промежутки. Когда много воды и мениски в капиллярах выпуклые, силы поверхностного натяжения малы, то испарение идет быстро. Когда воды мало в клеточной стенке, мениски вогнуты, испарение идет медленнее.

Второй механизм связан со свойством протоплазмы изменять свою *водоудерживающую способность*. На его существование указывает то обстоятельство, что при одной и той же степени открытия устьиц транспирация может довольно сильно изменяться. Так, например, показано, что коротковолновые лучи (сине- и ультрафиолетовые) немедленно увеличивают транспирацию. Это происходит за счет изменения структуры белковых глобул протоплазмы под действием этих лучей. При частичной денатурации способность белков удерживать воду ослабляется, и кутикулярная транспирация возрастает.

Третий механизм: может *изменяться толщина кутикулы*, покрывающей листья. Увеличение ее толщины уменьшает транспирацию с поверхности листьев. Наблюдения с помощью электронного микроскопа показали, что в кутикуле могут образовываться трещины, увеличивающие кутикулярную транспирацию. Кроме того, кутикула обладает интересным свойством: при подсыхании наружных стенок клеток эпидермы слои кутикулы плотнее придвигаются друг к другу, и испарение воды уменьшается. При увеличении оводненности эпидермы кутикула набухает, разрыхляется и кутикулярная транспирация увеличивается. Таким образом, скорость кутикулярной транспирации может регулироваться оводненностью листовой пластинки. По ночам при более сильном набухании кутикулы кутикулярная транспирация идет быстрее, чем днем. Эти механизмы уменьшения интенсивности транспирации выгодны тем, что не влияют на поглощение углекислого газа.

У некоторых растений существуют свои **специфические** механизмы внеустьичной регуляции транспирации. Так, например, у некоторых сортов сахарного тростника, когда транспирация превышает поступление воды, происходит свертывание листовых пластинок вдоль средней жилки в трубку и наблюдается снижение транспирации на 10–20 %.

При нехватке воды растения могут терять листья. Опять же, у сахарного тростника может остаться на побеге в условиях засухи один лист. При возобновлении дождей или полива количества листьев быстро увеличивается.

Существует связь между устьичной и внеустьичной транспирацией. Как при максимально открытых устьицах наиболее эффективным является внеустьичный регулятор, так при закрытых устьицах уменьшение кутикулярной транспирации так же происходит за счет внеустьичной транспирации.

Устьичная регуляция обусловлена поведением устьиц. Различают три типа реакций устьичного аппарата на условия среды: 1. *Гидропассивная реакция* – это закрывание устьичных щелей, вызванное тем, что окружающие паренхимные клетки переполнены водой и механически сдавливают замыкающие клетки. В результате сдавливания устьица не могут открыться и устьичная щель не образуется. Гидропассивные движения обычно наблюдаются после сильных дождей или поливов и могут служить причиной торможения процесса фотосинтеза. 2. *Гидроактивная реакция* открывания и закрывания – это движения, вызванные изменением в содержании воды в замыкающих клетках устьиц. 3. *Фотоактивная реакция*. Фотоактивные движения проявляются в открывании устьиц на свету и закрывании в темноте. Особенное значение имеют красные и синие лучи, которые наиболее эффективны в процессе фотосинтеза. Это имеет большое приспособительное значение, т.к. благодаря открытию устьиц на свету к хлоропластам диффундирует CO_2 , необходимый для фотосинтеза.

Существует несколько механизмов, влияющих на изменение тургорного давления в замыкающих клетках. Один из них был назван **калиевым насосом**. Тургорное давление зависит от перераспределения ионов калия между замыкающими и примыкающими клетками эпидермы. В ответ на изменение внешних или внутренних условий на плазмалемме замыкающих клеток начинает работать H^+ -помпа, откачивающая протоны из этих клеток в примыкающие. Это активный процесс, для которого поставщиком АТФ является дыхание. Вместо протонов в замыкающие клетки поступают ионы калия. В результате в этих клетках понижается водный потенциал и в них поступает вода. Доказательством выхода протонов из замыкающих клеток служит повышение величины рН при поступлении в эти клетки ионов калия. Источником протонов могут быть органические кислоты клеточного сока; при открывании устьиц их содержание увеличивается. Иногда протоны не выходят из замыкающих клеток, тогда вслед за калием в эти клетки поступают ионы хлора. При выделении ионов калия из замыкающих клеток в при-

мыкающие происходит повышение водного потенциала в замыкающих клетках, вода выделяется в примыкающие клетки, и устьица закрываются.

Источником протонов могут служить органические кислоты, находящиеся в вакуолярном соке, поскольку при открытых устьицах их содержание увеличивается. Выход протонов приводит к подщелачиванию среды в замыкающих клетках, что вызывает гидролиз крахмала: $\text{крахмал} + \text{H}^+ \leftrightarrow \text{глюкозо-1-фосфат}$. Реакция обратима и катализируется крахмал-фосфоорилазой, широко распространенной в листьях. Крахмал в отличие от глюкозо-1-фосфата не растворяется в воде, поэтому его концентрация не влияет на величину водного потенциала замыкающих клеток. Если крахмал превращается в глюкозо-фосфат, то уменьшается водный потенциал, вода поступает в замыкающие клетки, и устьице открывается. Если, наоборот, глюкозо-фосфат превращается в крахмал, то водный потенциал увеличивается и вода уходит из замыкающих клеток, устьице закрывается. Связь этой реакции с движениями устьиц получила название *осмотического механизма*.

У некоторых растений, например у растущих в сухих местах суккулентов, снижение водного потенциала замыкающих клеток связано с накоплением в их вакуолях малата, образующегося в результате фотосинтеза. Малат может образоваться в результате следующих реакций:



Карбоксилирование фосфоенолпирувата, являющегося продуктом гликолиза, происходит при участии ФЕП-карбоксилазы, которая активируется при увеличении рН до 7,2 и более, вызванном выходом протонов из замыкающих клеток. Закрывание устьиц происходит в результате обратного хода этих процессов. ФЕП может использоваться для синтеза крахмала.

Наличие хлоропластов в замыкающих клетках позволило говорить о *фотосинтетическом механизме* устьичных движений. Поскольку в замыкающих клетках хлоропласты мелкие и хуже дифференцированы, чем в клетках мезофилла, то предположили, что в них фотосинтез идет медленно, следовательно, образуется мало АТФ. В этих условиях должны возникнуть конкурентные отношения за АТФ: если в межклетниках много CO_2 , она используется для его восстановления, калиевые каналы не работают, и устьице закрывается; если CO_2 мало, то АТФ используется для работы калиевых насосов, устьице открывается. Конкурентные отношения – это один из тонких регуляторных механизмов, участвующих во многих процессах саморегуляции. Доказательством того, что для открывания и закрывания устьиц необходима АТФ, является тот факт, что вещества, ингибирующие дыхание, тормозят движения устьиц.

Итак, одна и та же функция – движение устьиц – осуществляется с помощью разных механизмов. С подобным явлением мы уже встречались при знакомстве с транспортом веществ через мембраны. Использование разных механизмов для выполнения одной функции – один из главных принципов организации и

функционирования клетки, который, используя кибернетические термины, можно назвать принципом надежности: если один механизм не может работать, то работает другой – функция продолжает осуществляться. Кроме того, из сочетания различных механизмов можно построить много разных систем, а многообразие всегда ведет к лучшему приспособлению.

Разные механизмы взаимодействуют друг с другом. Взаимодействие фотосинтетического механизма и калиевых насосов видно из приведенного выше объяснения. Известно, что активность крахмал-фосфоорилазы зависит от величины рН. Во время работы калиевых насосов из замыкающих клеток уходят протоны, что вызывает увеличение рН и, следовательно, приводит к активации этого фермента. В результате крахмал превращается в глюкозо-фосфат, понижается водный потенциал, вода поступает в замыкающие клетки, и устьице открывается. Следовательно, в данном случае взаимодействуют калиевые насосы и осмотический механизм устьичных движений.

Изучение движения устьиц за малые промежутки времени – минуты – показало, что в ответ на освещение устьице сначала открывается, потом закрывается, опять открывается и т.д. Происходит так называемая осцилляция. Как это можно объяснить? В ответ на освещение начинается фотосинтез в замыкающих клетках и концентрация CO_2 в межклетниках падает, поэтому устьице открывается. Увеличение устьичной щели уменьшает сопротивление диффузии CO_2 , его концентрация в межклетниках увеличивается, и устьице закрывается.

3 Количественные показатели транспирации. Количество воды, затраченное растением на образование 1 г сухой массы, получило название **транспирационного коэффициента**, а обратная величина, т.е. количество граммов сухой массы, образовавшейся при испарении 1 л воды, называется **продуктивностью транспирации**. Транспирационный коэффициент у большинства растений колеблется от 200 и до 1000. Например, у ели в среднем он равен 230, сосны – 300, березы – 320, дуба – 350. У некоторых тропических растений он меньше, а продуктивность транспирации, наоборот, выше, чем у растений умеренной зоны. Транспирационный коэффициент зависит от климатических и почвенных условий и от вида растений (например, у просовидных злаков он относительно низок). Зная транспирационный коэффициент, можно приблизительно вычислять поливные нормы для орошаемых культур в разных почвенно-климатических условиях и рационализировать приемы орошения. Транспирационный коэффициент уменьшается с улучшением условий питания, увлажнения, с повышением плодородия почвы и уровня агротехники. Величину, обратную транспирационному коэффициенту, называют *продуктивностью* транспирации.

Под **экономностью транспирации**, или быстротой расхода воды, подразумевается отношение количества испаренной воды за 1 ч к общему количеству ее в растении, выраженное в %.

Отношение интенсивности транспирации к интенсивности испарения со свободной водной поверхности носит название **относительной транспирации**. Она всегда меньше единицы, т.е. транспирация происходит медленнее, чем испарение с поверхности чистой воды при тех же условиях.

Широко используется термин **эвапотранспирация**, под которой понимается сумма транспирационных потерь всеми растениями сообщества плюс физическое испарение (эвапорация) с поверхности почвы и растений, в частности со стволов и ветвей деревьев. Для лесных площадей центральных районов европейской части России в среднем транспирация древостоя составляет 50–60 % эвапотранспирации, напочвенного покрова – 15–25 %, испарение с поверхности почвы и растений – 25–35 %.

Интенсивность транспирации – весьма изменчивый показатель. Она меняется в зависимости от сезона, от различного сочетания почвенно-экологических и метеорологических факторов. У древесных растений листья верхних ярусов транспирируют, как правило, с большей интенсивностью, чем средние и нижние. Тем не менее, необходимо отметить наличие видовой специфики интенсивности транспирации у различных видов древесных растений. Видовые особенности этого процесса связаны, прежде всего, с количеством, размером и строением устьиц. Хвойные растения имеют погруженные устьица, прикрытые в переднем дворике восковыми зернами. Это создает дополнительные трудности для диффузии паров и уменьшает ее примерно на одну треть.

4 Влияние внешних факторов на интенсивность транспирации.

Главным фактором, регулирующим транспирацию, является **свет**. С интенсивностью солнечной радиации хорошо коррелируют температура и влажность среды. Во время максимальной освещенности наблюдается и максимальная интенсивность транспирации. Ночью транспирация в 10 раз меньше, чем днем. Солнечная радиация служит источником энергии, затрачиваемой на транспирацию. Лист, поглощая свет, использует на фотосинтез 1–2 %, максимум 5 %, а остальная энергия тратится на испарение воды. Это прямое действие света на транспирацию. Однако свет играет и иную роль, как мы уже отмечали, влияя на открытие и закрытие устьиц.

Важным фактором является **концентрация CO₂**. При определенной концентрации CO₂ в воздухе устьица в темноте закрыты, но при снижении концентрации открываются. При этом не имеет значения, с какой стороны эпидермы возникает нехватка CO₂.

Температура влияет прежде всего на скорость открывания устьиц. При температуре ниже 5 °C устьица открываются очень медленно и не полностью, а при отрицательных температурах (от 0 до -5 °C) остаются закрытыми. При температурах выше оптимальных они также открываются не полностью, но у некоторых видов ширина устьичных щелей при высокой температуре (40–45 °C) может

снова достигать максимальной величины. Влияние температуры на движение устьиц происходит через влияние на скорость фотосинтеза и дыхания и на соотношение этих процессов. При высокой температуре интенсивность дыхания выше интенсивности фотосинтеза, в результате в межклетниках накапливается CO_2 и устьица закрываются. При температурах, оптимальных для фотосинтеза, в межклетниках мало CO_2 и устьица открыты.

Малая интенсивность света, недостаток воды, высокая температура снижают интенсивность фотосинтеза и повышают интенсивность дыхания, увеличивают концентрацию CO_2 в замыкающих клетках, что и вызывает закрывание устьиц. Высокая влажность около корней в почве, избыток калия способствуют открыванию устьиц.

Очень важным внешним фактором, влияющим на интенсивность транспирации, является **доступность воды корням растений**. При недостатке воды в почве интенсивность транспирации древесных растений заметно снижается. На затопленной почве этот процесс, несмотря на обилие воды, также снижен у деревьев примерно в 1,5–2 раза. На первое место здесь выходит плохая аэрация почвы, которая вызывает ряд нежелательных изменений в метаболизме корней, а затем и надземных частей древесных растений. Снижается транспирация и при сильном **охлаждении почвы** в связи с резким уменьшением скорости поглощения воды. **Засоление почвы** также снижает транспирационные потери растений вследствие отсутствия надлежащего градиента сосущих сил между почвенным раствором и клетками поглощающих корневых окончаний. Отсюда можно сделать следующий важный вывод: недостаток или избыток воды, засоление или холодная почва действуют на интенсивность транспирации не сами по себе, а через их влияние на поглощение воды корневыми системами.

Как физический процесс (испарение) транспирация зависит от дефицита насыщения воздуха водяными парами, температуры, ветра, величины испаряющей поверхности и др.

Потеря воды в условиях, когда солнечная радиация отсутствует, как раз и обусловлена дефицитом насыщения воздуха водяными парами.

Интенсивность транспирации в какой-то мере зависит от **наличия ветра**. Появление ветра приводит к увеличению транспирации. Однако прямой зависимости между скоростью ветра и величиной транспирации не наблюдается, так как испарение происходит из межклетников, защищаемых от ветра.

Интенсивность транспирации зависит от **условий минерального питания**. У растений при недостатке азота, фосфора и калия интенсивность транспирации максимальна. Почти такая же интенсивность у растений, получивших калий и фосфор, но при дефиците азота. Резко уменьшается транспирация при полных сбалансированных минеральных удобрениях. Чем лучше питание, тем ниже транспирация. Увеличение транспирации может свидетельствовать о нарушении минерального питания.

При изменении солнечной радиации, температуры, влажности воздуха дневной ход интенсивности транспирации выглядит следующим образом: слабая в утренние часы транспирация быстро увеличивается по мере восхода солнца, увеличения температуры и уменьшения влажности воздуха, достигает максимума около полудня, затем быстро падает к заходу солнца.

Однако такой дневной ход наблюдается не всегда. В некоторых случаях, несмотря на интенсивную освещенность и высокую температуру, в полдень транспирация уменьшается, и отмечаются двухвершинные кривые. Нужно отметить, что кривые дневного хода транспирации очень разнообразны, что обусловлено тремя факторами: внешние условия данного дня, условия предыдущих дней и наследственность. Взаимодействие этих факторов и определяет реальную интенсивность транспирации.

Растения выработали в процессе эволюции различные приспособления для уменьшения транспирации: восковой налет на поверхности листьев и плодов, погружение устьиц в мезофилл, развитие волосков (опушенность), редукция листовой поверхности.

Сильно уменьшать транспирацию нельзя, так как она определяет подъем воды по растению, поддерживает постоянную температуру растения и т.д.

Внутренние факторы, влияющие на транспирацию. **Общая площадь листьев** значительно влияет на потерю воды отдельными растениями. Растения с большой листовой поверхностью обычно транспирируют больше, чем растения с малой поверхностью. Однако при удалении с дерева половины листьев не обязательно пропорционально сократится интенсивность транспирации.

Некоторые виды древесных растений, например креозотовый куст, сбрасывают большую часть листьев при водном стрессе, значительно сокращая транспирирующую поверхность. Это происходит также и у некоторых мезофитных видов, например у конского каштана и даже у тюльпанного дерева. Скручивание и свертывание завядающих листьев также уменьшает открытую поверхность и повышает сопротивление диффузии водяного пара, особенно если большинство устьиц находится на внутренней поверхности скрученного листа.

Имеются большие различия в транспирации на единицу листовой поверхности среди разных видов. Однако эти различия могут быть обманчивыми, потому что неодинаковая общая площадь листьев может компенсировать разницу в интенсивности на единицу листовой поверхности. Например, интенсивность транспирации на единицу листовой поверхности сосны ладанной ниже, чем у некоторых лиственных пород, но общая поверхность листвы одного сеянца сосны настолько больше, что потеря воды на один сеянец оказывается также больше. Таким образом, одно дерево сосны ладанной может терять за день столько же воды, сколько и дерево лиственной породы с кроной сходного размера.

Отношение корни/побеги, или, точнее, **поглощающей поверхности к транспирирующей** имеет большее значение, чем одна только площадь листовой

поверхности, так как если поглощение отстает от транспирации, то возникает водный дефицит, устьица закрываются и транспирация уменьшается. Например, интенсивность транспирации на единицу листовой поверхности у сеянцев дуба красного и сосны ладанной, растущих на влажной почве, повышалась с увеличением отношения сухого веса корней к поверхности листьев. У сеянцев клена сахарного с большой поверхностью листьев развивался более сильный водный стресс, чем у сеянцев после частичной дефолиации. Деревья с обширной, сильно разветвленной корневой системой гораздо лучше переносят засуху, чем деревья с поверхностной или слабо разветвленной корневой системой.

Потеря корней во время выкопки сеянцев – серьезная проблема, потому что наиболее обычной причиной гибели пересаживаемых сеянцев является засыхание из-за отсутствия эффективной поглощающей поверхности. Подрезка и «скручивание» сеянцев в грядках проводится для создания компактной, сильно разветвленной корневой системы, которую можно выкопать с минимальным повреждением. По сообщениям, выживаемость сеянцев дугласии и сосны желтой, пересаженных в районе с засушливым летом, повышалась при хорошо развитой корневой системе и большой величине отношения корни / побеги. Установлено, что подрезка саженцев сосны болотной до длины 12,5 см уменьшала отпад после пересадки. На практике обычно применяется обрезка надземной массы пересаживаемых деревьев и кустарников для того, чтобы скомпенсировать потерю корней в процессе пересадки. Однако сокращение транспирирующей поверхности уменьшает и фотосинтезирующую поверхность, что нежелательно. Исключение составляют случаи, когда сохранение содержания воды важнее потери фотосинтетической способности.

Размер и форма листьев влияют на интенсивность транспирации на единицу поверхности. Кроме того, небольшие, глубоко рассеченные листья и сложные листья с маленькими листочками обычно бывают холоднее, чем крупные листья, так как их более тонкие пограничные слои способствуют более быстрому переносу тепла. В спокойном воздухе широкие листья значительно теплее хвои сосны, подвергающейся действию такой же падающей радиации.

Ориентация листьев. Большинство листьев растет таким образом, чтобы располагаться более или менее перпендикулярно наиболее яркому свету, проникающему к ним. Это хорошо заметно у покрывающих стены лиан и у одиночных деревьев, на наружной поверхности которых имеется сплошная мозаика листьев, четко расположенных так, чтобы поглощать как можно больше света. С другой стороны, листья дуба гладкого, а также хвоя сеянцев сосны болотной в травянистой фазе располагаются вертикально. Такая ориентация, очевидно, уменьшает поглощение энергии и понижает температуру листьев в полдень, что в свою очередь может сократить потерю воды, хотя еще не было доказано, что такое необычное расположение листьев действительно имеет жизненно важное значение. Иглы большинства сосен располагаются пучками и затеняют друг друга, что по-

нижает фотосинтез, а возможно, и транспирацию. Опускание и скручивание, характерные для вялых листьев, также уменьшают количество получаемой радиации. Завядание служит признаком водного стресса, но оно способствует сокращению дальнейшей потери воды, достаточному, вероятно, для продления жизни. По сообщениям, вызываемые ветром изменения ориентации листьев сосны кедровой сильно понижают фотосинтез.

Поверхность листьев. Мы уже упоминали о значении кутикулы и воска для увеличения сопротивления потере воды через эпидерму. Суммарное действие плотного покрова из волосков, имеющегося у некоторых типов листьев, является менее определенным. Следовало бы ожидать, что опушение будет уменьшать выделение водяного пара в подвижный воздух. Однако, живые волоски могут усиливать транспирацию вследствие увеличения испаряющей поверхности.

Альbedo, или отражательная способность, поверхности листьев существенно влияет на их температуру. Растительность обычно отражает 15–25 % падающей радиации. Листья пустынных растений обычно отражают света больше, чем листья растений менее освещаемых местообитаний. Белые, густо опушенные листья пустынных кустарников отражают приблизительно вдвое больше радиации, чем зеленые неопушенные листья.

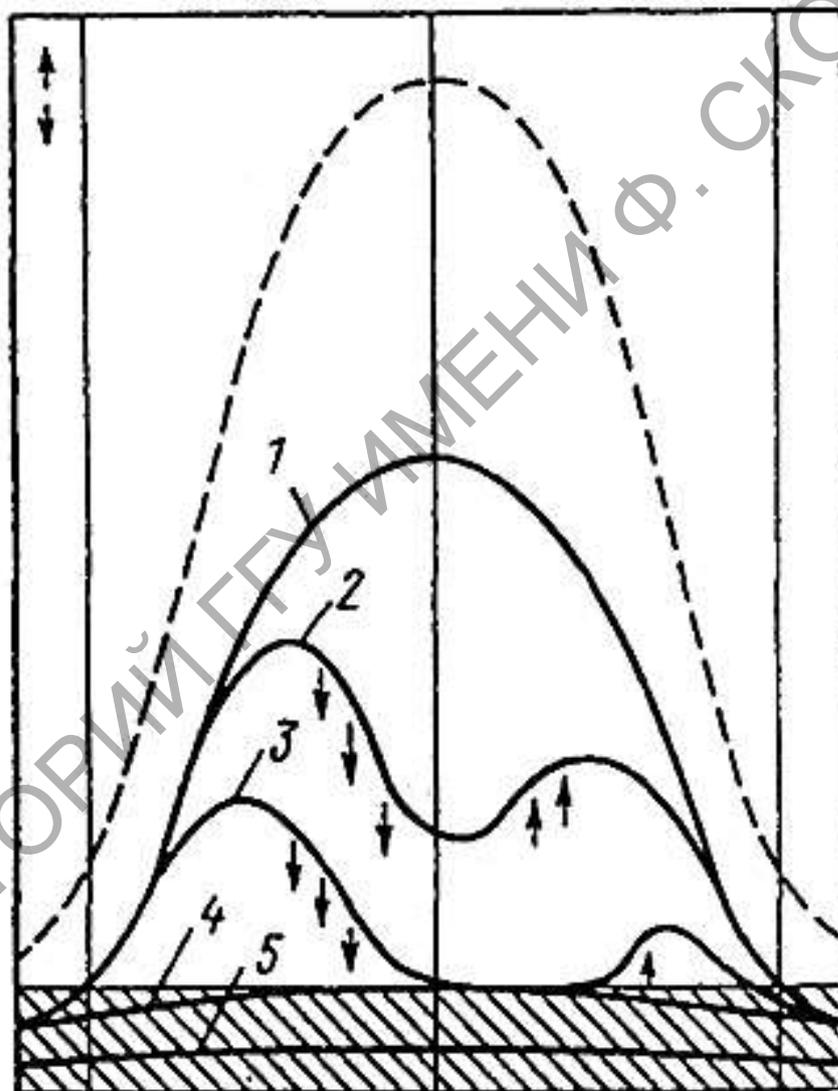
Размер устьичных отверстий регулируется тургором замыкающих клеток, увеличиваясь с повышением тургора и уменьшаясь с его понижением. Устьичные реакции изменяются в зависимости от возраста растений и условий внешней среды. Известно, что устьица чутко реагируют на интенсивность света, концентрацию CO_2 и водный стресс, но на их ответную реакцию влияет предшествующая ситуация. При старении листьев их устьица становятся менее чувствительными и полуденное устьичное сопротивление может увеличиться в несколько раз, так как они не открываются полностью.

Группы древесных растений по интенсивности транспирации. По интенсивности транспирации наиболее распространенные в лесной зоне древесные растения разделяются на три группы: сильнотранспирирующие (400–500 мг/г сырой массы в час и более); среднетранспирирующие (300–400 мг/г · ч); слаботранспирирующие (до 200 мг/г ч)

сильнотранспирирующие	среднетранспирирующие	слаботранспирирующие
береза повислая	дуб черешчатый	сосна обыкновенная
осина	клен остролистный	сосна сибирская
ясень обыкновенный	клен американский	лиственница сибирская
липа мелколистная	ясень зеленый	ель обыкновенная
тополь канадский	вяз мелколистный	пихта сибирская
лох узколистный	рябина обыкновенная	

Несмотря на видовую специфичность транспирации, общий расход воды насаждениями разных пород, например хвойными и лиственными лесами, может быть близким. Это обусловлено большей облиственностью крон хвойных деревьев.

Суточные колебания транспирации. Периодичность суточного хода транспирации наблюдается у всех растений, но кривые, отражающие фактическую транспирацию, сильно отличаются у разных видов и в неодинаковых погодных условиях.



1 - транспирация без ограничения; 2 - транспирация с полуденным снижением благодаря сужению устьиц; 3 - то же, при полном закрытии устьиц; 4 - полное исключение устьичной транспирации благодаря длительному закрыванию устьиц (остается лишь кутикулярная транспирация); 5 - снижение кутикулярной транспирации благодаря изменению проницаемости мембран. Стрелки, направленные вниз, - закрывание устьиц; стрелки, направленные вверх, - открывание устьиц.

Пунктир - дневной ход испарения со свободной водной поверхности. Штриховка - область кутикулярной транспирации

У деревьев, теневыносливых растений, многих злаков и т.д. (*гидростабильные виды*) с совершенной регуляцией устьичной транспирации испарение воды достигает максимума до установления максимума дневной температуры. В полуденные часы транспирация падает и вновь может увеличиваться в предвечерние часы при снижении температуры воздуха. Такой ход транспирации приводит к незначительным суточным изменениям осмотического давления и содержания воды в листьях. У видов, способных переносить резкие изменения содержания воды в клетках в течение дня (*гидролабильные виды*), наблюдается одно вершинный суточный ход транспирации с максимумом в полуденные часы. В обоих случаях ночью транспирация минимальна.

Колебания интенсивности транспирации отражают изменения степени открытия устьиц в течение суток. Закрывание устьиц в полдень может быть связано как с увеличением уровня CO_2 в листьях при повышении температуры воздуха (из-за усиления дыхания и фотодыхания), так и с возможным водным дефицитом, возникающим в тканях при высокой температуре, низкой влажности воздуха и особенно в ветреную погоду.

Это приводит к увеличению концентрации абсцизовой кислоты и закрыванию устьиц. Снижение температуры воздуха во второй половине дня способствует открыванию устьиц и усилению фотосинтеза.

Коэффициент водопотребления в значительной степени зависит от почвенно-климатических факторов. В засушливые годы он выше, чем в более влажные. Так, во влажные годы коэффициент водопотребления основных зерновых культур составлял 400–600, а в засушливые поднимался до 2000–2500. Установлено, что коэффициент водопотребления повышается примерно в 2 раза для одних и тех же чистых линий селекционных сортов разных полевых культур по мере продвижения с запада на восток, из влажного климата в сухой. Это объясняется тем, что в засушливых условиях усиление эвапотранспирации не сопровождается увеличением продуктивности растений, чаще она снижается, поэтому эффективность использования воды уменьшается.

Другим метеорологическим фактором, значительно влияющим на эффективность использования воды сельскохозяйственными культурами, является температура. С повышением температуры эвапотранспирация усиливается; рост растений и накопление ими сухого вещества находятся в более сложной зависимости от температуры, которая выражается одновершинной кривой. Причем температурный оптимум для ассимиляционных процессов у разных видов растений различный. Поэтому температурная зависимость эффективности использования воды определяется видовыми особенностями растений. Так, выращивание сельскохозяйственных культур прохладного и жаркого климата в теплицах при температуре

10–13 °С и около 27 °С показало, что яровая рожь в прохладной теплице имела коэффициент водопотребления 423, а при 27 °С – 875, теплолюбивое сорго – соответственно 1236 и 223. Прохладный воздух снижает эвапотранспирацию, но у теплолюбивых культур вызывает также резкое подавление ассимиляционных процессов.

Мощным фактором снижения коэффициента водопотребления является повышение плодородия почвы. В многочисленных вегетационных и полевых опытах доказано, что внесение удобрений не только повышает урожай, но и снижает затраты воды на создание единицы продукции, так как расход воды на эвапотранспирацию возрастает незначительно.

Снижение коэффициента водопотребления происходит не только при внесении удобрений, но и в случае любого изменения условий произрастания растений, сопровождающегося повышением урожая, в том числе и улучшения обеспечения их водой. Поддержание влажности почвы орошаемого пастбища в Подмосковье на уровне 80–85 % ПВ способствует повышению урожайности зеленой массы до 71,5 т/га, без орошения получают около 48,0 т/га. При этом коэффициент водопотребления соответственно составляет 95 и 156 м³/т.

Приведенные данные свидетельствуют, что водопотребление и урожайность связаны нелинейной зависимостью. Графически эта взаимосвязь выражается кривой с насыщением. При некотором достаточно высоком уровне урожайности ее рост уже не сопровождался повышением водопотребления, так как испарение в посевах или насаждениях приближается к испарению со свободной водной поверхности.

По многочисленным данным, повышение водопотребления прекращается по достижении урожайности кукурузы 10,0–11,0 т/га, озимой пшеницы – 5,2–6,0, картофеля – 42–46, яблок – 30–33, винограда – 25–27 т/га. Получение таких урожаев возможно только при высоком уровне агротехники.

РАЗДЕЛ 3. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Тема 7. Физиологическая роль элементов минерального питания.

- 1 Классификация элементов минерального питания.
- 2 Макроэлементы – структурная и каталитическая функция в метаболизме.
- 3 Микроэлементы – структурная и каталитическая функция в метаболизме.
- 4 Взаимодействие ионов.

1 Классификация элементов минерального питания.

Особенности минерального питания растений:

– *автотрофность* – свойство целостного растительного организма, которое определяется не только способностью синтезировать органическое вещество из углекислого газа и воды, используя энергию Солнца, но также способностью растений (в отличие от животных) извлекать и метаболизировать минеральные элементы почвенной или водной среды.

– *накопление элементов в тканях в концентрациях значительно более высоких, чем во внешней среде.* Для калия и фосфора характерно наибольшее концентрирование. Вместе с тем растение может накапливать и ненужные ему вещества. Например, концентрация кадмия в тканях культурных растений в 2-16 раз выше, чем в почве.

– *специфичность в потребности, накоплении и распределении по органам отдельных элементов у разных растений.* Это касается и токсических элементов: репа (*Brassica rapa*) накапливает кадмий в 4 раза больше, чем морковь (*Daucus carota*), но в корнеплоде репы его концентрация вдвое ниже, чем в корнеплоде моркови. Специфичность в накоплении элементов, в том числе токсичных для человека и животных (тяжелых металлов, нитрата и др.), учитывается при оценке качества сельскохозяйственной продукции. В то же время способность растений извлекать и накапливать ионы-загрязнители может быть полезна. В настоящее время некоторые виды растений используются в такой технологии очистки окружающей среды, как *фиторемедиация*.

Концентрация минеральных веществ в растениях в большинстве случаев мало связана с их концентрацией в среде. Например, в растениях калия обычно в 5-20 раз больше натрия, тогда как в среде, как правило, больше Na^+ . С другой стороны, элементы, содержащиеся в окружающей среде в низких концентрациях, могут накапливаться в растениях в значительном количестве.

Эта способность растений характеризуется коэффициентом накопления:
$$K_n = \frac{\text{Концентрация элемента в клетке (растении)}}{\text{Концентрация элемента в окружающей среде}}$$
 Способность к накоплению химических элементов получила развитие при разработке приемов, связанных с добычей редких элементов с помощью растений. На способности растений накапливать элементы основан и фитогеохимический метод поиска полезных ископаемых.

Качественный состав внутриклеточного содержимого растений все же зависит от содержания минеральных веществ в почве, а также от условий окружающей среды. Все элементы, присутствующие в почве, могут быть выявлены в растениях. Содержание одного и того же элемента в тканях и клетках растений неустойчиво и зависит от многих факторов.

Следует заметить, что качественный состав золы зависит от содержания минеральных элементов в почве и условий внешней среды. Как правило, чем богаче почва и суше климат, тем выше содержание золы в растениях. Любой химический элемент, присутствующий в среде обитания, может быть обнаружен и в растении. Химический состав растения не отображает его потребности в питательных веществах.

Для нормальной жизнедеятельности растительного организма необходима лишь определенная группа *основных* питательных элементов, функции которых в растении не могут быть заменены другими химическими элементами. В эту группу входят следующие 19 элементов: С, Н, О, N, P, S, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, B, Cl, (Na), (Si), (Co).

Среди этих основных питательных элементов лишь 16 являются собственно *минеральными*, так как С, Н и О поступают в растения преимущественно в виде CO_2 , O_2 и H_2O . С, Н, О и N называют *органогенами*.

Исходя из количественного содержания минеральных элементов в тканях растений их принято делить на макро- и микроэлементы.

Макроэлементы – элементы, содержание которых выражается величинами от десятков процентов до сотых долей процента (10^1 — 10^{-2}) – С, О, Н, N, Si, K, Ca, Mg, Na, Fe, P, S, Al.

Микроэлементы – элементы, содержание которых составляет ниже тысячных долей процента 10^{-3} . К этой группе относятся Mn, B, Cu, Zn, Ba, Ti, Li, I, Br, Ni, Mo, Co и др.

Иногда элементы, содержание которых составляет миллионные доли (10^{-6}) процента и меньше, выделяют в группу *ультрамикроэлементов*. Например, Cs, Se, Cd, Hg, Ag, Au, Ra.

Содержание элементов.

Углерод в среднем составляет 45% сухой массы тканей, кислород – 42, водород – 6,5 и азот – 1,5, а все вместе – 95%. Оставшиеся 5% приходятся на зольные вещества: P, S, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si, Na и др. (S – 0,1; P – 0,2; Mg – 0,2; Ca – 0,5; K – 1).

Критерии необходимости, введенные Арноном и Стоутом (1937), предполагают, что элемент должен быть включен в процессы обмена и при его отсутствии в среде растение не может пройти весь цикл развития.

На разных этапах развития растительного организма питательные вещества потребляются им с различной интенсивностью; неодинакова также скорость поступления различных соединений у разных видов растений. Не совпадают также периоды наибольшей потребности в отдельных элементах у одного и того же растения.

2 Макроэлементы – структурная и каталитическая функция в метаболизме.

Как и другие факторы внешней среды, элементы минерального питания играют в растительном организме субстратную и регуляторную роль. Субстратная роль элементов заключается в том, что они входят в состав органических веществ, являющихся, в свою очередь, строительным материалом клетки и ее органелл. Как составная часть мембран, ферментов, электрон-транспортных цепей дыхания и фотосинтеза, аппарата синтеза белка элементы минерального питания регулируют скорость основных функций растения.

Азот является важным элементом питания, который часто лимитирует рост растений, так как требуется растению в наибольших количествах. Он входит в состав любой аминокислоты и, следовательно, в состав всех белков, составляющих важнейшую часть протопласта и, в частности, являющихся компонентами любой мембраны. Белки находятся также в межфибриллярных полостях клеточных стенок. Азот входит в состав нуклеиновых кислот, АМФ, АДФ, АТФ, коферментов, фосфолипидов, хлорофилла и других соединений. Таким образом, азот – составная часть любой органеллы клетки. Азот участвует в образовании амидов, полиаминов. Последние влияют на структуру хроматина, нуклеиновых кислот и рибосом, регулируют процессы деления клеток и обладают защитными (протекторными) свойствами.

Регуляторная роль азота обусловлена, прежде всего, тем, что ферменты являются белками, поэтому снабжение растения этим элементом может влиять на скорость химических реакций, а следовательно, и на скорость физиологических процессов. Недостаток азота тормозит рост побегов, что приводит к сокращению фотосинтезирующей поверхности. Рост корней в длину при дефиците азота сначала усиливается, но задерживается их ветвление. Ускорение роста корней в длину при недостатке азота имеет большое приспособительное значение: быстро растущий корень скорее пройдет в почве зону с недостаточным содержанием элемента. Хорошо обеспеченные азотом растения могут не цвести, а только вегетировать, развивая при этом большую вегетативную массу.

У растений, испытывающих недостаток азота, изменяются и темпы развития – однолетние и двухлетние растения раньше зацветают, а многолетние дольше вегетируют.

При дефиците азота у большинства видов растений обнаруживается хлороз – нижние листья сначала становятся бледно-зелеными, затем – желтыми с красно-фиолетовыми жилками и быстро засыхают. Это вызвано нарушением синтеза хлорофилла. В молодых листьях такие симптомы появляются позже, поскольку азот может поступать в них из более старых листьев. Пожелтение нижних листьев показывает, что в этом случае происходит реутилизация данного элемента.

Реутилизация – повторное использование элемента минерального питания, т.е. содержащиеся недостающий элемент вещества в старых листьях разрушаются, образующиеся продукты транспортируются в меристемы и там

используются при образовании новых листьев. Если элемент не способен к реутилизации то первыми будут желтеть и отмирать верхние листья.

При недостатке азота накапливаются углеводы, которые не могут быть использованы для синтеза аминокислот и других азотных соединений. В этом случае углеводы используются для синтеза антоцианов, поэтому листья краснеют.

Уменьшение содержания хлорофилла вызывает снижение интенсивности фотосинтеза. Недостаток азота тормозит отток сахарозы из листьев в другие органы, что также может снизить интенсивность фотосинтеза.

У растений, испытывающих дефицит азота, увеличивается интенсивность транспирации, так как уменьшается количество связывающих воду белков. В результате в клетках возрастает относительное количество свободной воды, что и вызывает усиление транспирации. Свободные аминокислоты, а также нитрат-анион, входящие в состав клеточного сока, влияют на его осмотический потенциал, а значит, и на поступление воды в клетку. Следовательно, обеспеченность растений азотом влияет на оводненность тканей.

Недостаток азота, вызывающий торможение роста клеток и нарушающий их водный обмен, может привести к формированию мелких листьев с большим количеством устьиц и проводящих пучков на единице листовой поверхности. Такая структура листьев называется ксероморфной, поскольку она типична для растений сухих мест – ксерофитов.

Избыточное внесение азота уменьшает количество боковых корней, вызывает ухудшение плодообразования, например у авокадо, снижает рост деревьев в высоту, а травянистые растения отличаются интенсивной зеленой окраской листьев.

Фосфор (в виде фосфата PO_4^{3-}) входит в состав нуклеиновых кислот, которые, соединяясь с белками, образуют хроматин, рибосомы и другие нуклеопротеиды ядра и цитоплазмы, в состав АМФ, АДФ, АТФ, коферментов (НАД, НАДФ), сахарофосфатов. Как составная часть фосфолипидов он входит в клеточные мембраны.

Концентрация фосфора в цитозоле поддерживается на уровне 5-10 мМ независимо от концентрации во внешней среде. Концентрация фосфора в вакуоли сильно варьирует – быстро увеличивается при улучшении фосфорного питания и снижается даже до нуля при фосфатном голодании.

Регуляторная роль фосфора связана с тем, что содержащие его НАДН, НАДФН. Ко А и другие вещества играют центральную роль в обмене веществ. Различные фосфорсодержащие соединения являются акцепторами CO_2 в темновых реакциях фотосинтеза (РуБФ, ФЕП), промежуточными продуктами C_3 -цикла, ПФП, гликолиза. Двух- и одноосновные соли фосфорной кислоты участвуют в создании осмотического потенциала клеточного сока.

Богатые энергией фосфорные соединения (АТФ, АДФ, ГТФ и др.) играют особую роль в энергетическом обмене клетки. Свободная фосфорная кислота нужна для фотосинтетического и окислительного фосфорилирования. Следовательно, без фосфора невозможны ни фотосинтез, ни дыхание.

Еще одна очень важная функция фосфора – фосфорилирование (дефосфорилирование) белков с помощью протеинкиназ и фосфатаз. Фосфорилирование белков регулирует экспрессию генома, синтез РНК и белка, деление и дифференцировку клеток и другие процессы.

В клетке всегда есть запас ортофосфорной кислоты либо в свободной форме (иногда до 50% всего ее количества), либо в форме фитина

При недостатке фосфора задерживается рост надземных органов и формирование плодов, так как нарушаются дыхание и фотосинтез. Образуются более узкие листья. Молодые листья становятся сине-зелеными, а старые начинают желтеть от краев к центру, появляются небольшие участки мертвой ткани (некротические пятна). Постепенно листья засыхают. Как и при недостатке азота, корни сначала растут в длину быстрее, потом их рост замедляется, и они буреют. Из-за торможения гликолиза и цикла Кребса в клетках корней образуется меньше АТФ и оксокислот, являющихся акцепторами аммиака, поэтому значительно уменьшается поглощение азота, менее интенсивно идет синтез аминокислот и белков, что вызывает торможение роста. Уменьшение количества оксокислот тормозит и темновое поглощение CO_2 корнями, так как эти кислоты являются его акцепторами. На рост побегов и листьев дефицит фосфора влияет меньше, чем дефицит азота. Недостаток фосфора снижает интенсивность фотосинтеза сильнее, чем недостаток других макроэлементов. При дефиците фосфора интенсивнее формируется микориза, усиливается реутилизация из старых листьев и уменьшается его запас в вакуоли.

Сера входит в состав аминокислот цистеина и метионина, а также глутатиона, липоевой кислоты, биотина, витаминов, и коферментов, например, ацетила-Ко А. Последний участвует в синтезе и распаде жирных кислот, окислительном декарбоксилировании пирувата, синтезе белков, гормонов и других химических реакциях. Высокоэнергетическую тиоэфирную связь с ацильными группами кислот образует SH-группа кофермента А.

Почти все белки содержат серу, в том числе белки, участвующие в фотосинтезе и дыхании. Например, четыре SH-группы, хелатируя атом железа образуют железо-серные центры в белках – компонентах электрон-транспортных цепей.

В аминокислотах сера находится в восстановленном виде как сульфгидрильная группа, от которой легко отрывается водород. При окислении двух молекул цистеина они соединяются с помощью так называемого серного мостика, и образуется цистин. Серные мостики влияют на третичную структуру белковой макромолекулы; они часто обеспечивают взаимодействие между белковыми компонентами ферментов и их простетическими группами. Белок с такими коферментами, как НАДН или НАДФН, связывают SH-группы. Взаимное превращение цистеина в цистин влияет на окислительно-восстановительный потенциал клетки и, следовательно, на работу ферментов.

Липоевая кислота, содержащая два атома серы, является простетической группой некоторых ферментов.

Сера является важным элементом для биосинтезов не только в восстановленной форме, но также и в форме сульфата. Сульфат содержится в сульфолипидах, которые составляют около 5 % липидов тилакоидных мембран. Серу содержат многие растительные масла, например горчичное и чесночное.

Токсичные вещества, образуемые в растении или поглощенные ими, могут обезвреживаться в результате взаимодействия с глутатионом. Глутатион защищает растение от гербицидов, переводя их в нетоксичные формы. Глутатион является важным антиоксидантом, предшественником фитохелатинов, которые участвуют в детоксикации тяжелых металлов.

Многие симптомы дефицита серы аналогичны симптомам, которые наблюдаются при недостатке азота: хлороз, торможение роста и синтез антоцианов. Причина такого сходства заключается в том, что, как и азот, сера является постоянным компонентом белков. Однако в отличие от азота, недостаток серы вызывает хлороз в молодых, а не в старых листьях.

Кальций составляет до 1,5 % от сухой массы растения. В зрелых тканях его содержание может достигать 10 %. В надземных органах его больше, чем в корнях.

Между компартментами клетки он распределен также неравномерно. В цитозоле его мало, примерно на три-четыре порядка меньше, чем в других компартментах.

Кальций входит в состав мембран. Его ионы соединяют отрицательно заряженные головки фосфо- и гликолипидных молекул с отрицательно заряженными радикалами белковых глобул. Так кальций стабилизирует структуру мембран, поэтому его присутствие необходимо для их нормального функционирования.

Кальций содержится в хромосомах, являясь вместе с магнием связующим звеном между ДНК и белками. Он постоянно содержится в хлоропластах, митохондриях, эндоплазматическом ретикулуме. Без кальция митохондрии или разрушаются полностью, или нарушается их структура. Пластиды менее чувствительны к недостатку кальция. Вместе с калием кальций участвует в движении устьиц. По мере старения клетки он переходит в клеточный сок, где образуются кристаллы оксалата кальция. Кальций входит в состав срединных пластинок и клеточных стенок в виде пектата кальция, поэтому он необходим для делящихся и растягивающихся клеток. Входя в состав оксалата кальция, он участвует в обратимых превращениях щавелевая кислота ↔ щавелево-кислый кальций, которые регулируют кислотность в клетке.

Основные запасы кальция находятся в митохондриях, эндоплазматическом ретикулуме и в вакуоли (от 1 до 10 мМ); цистерны аппарата Гольджи везикулы тоже могут содержать его запас. В вакуоли кальций находится в виде солей фосфата, карбоната, органических кислот или в соединениях с таннинами.

Являясь вторичным мессенджером, кальций участвует в передаче полученного клеткой раздражения к геному. Действие любого раздражителя на клетку вызывает освобождение кальция из депо и выбрасывание его в цито-

золь. Именно это кратковременное увеличение концентрации иона кальция в цитозоле является первым этапом в восприятии клеткой внешнего воздействия. В результате активируются многие ферменты (липазы, АТФазы, протеинкиназы).

Ионы кальция тормозят разборку микротрубочек и активируют сократительные белки. Последнее влияет на движение и вязкость цитоплазмы, митотическую активность клетки.

При большей вязкости цитоплазмы медленнее идут физиологические процессы, что увеличивает устойчивость клетки к неблагоприятным условиям внешней среды.

Кальций необходим для синтеза каллозы – полисахарида клеточной стенки ситовидных трубок, участвующего, по-видимому, в регуляции транспорта веществ по флоэме.

Содержание кальция в органеллах регулируется с участием кальциевых помп и кальциевых каналов. Поступление кальция в цитозоль происходит пассивно по каналам, а удаление активно с участием помп.

При недостатке кальция наблюдаются изменения структуры хромосом и нарушения митотического цикла, в результате чего сильно повреждаются меристемы. От дефицита кальция в почве прежде всего страдают корни: стенки клеток ослизняются, корневые волоски не образуются.

Кальций реутилизируется хуже, чем азот и фосфор; из старых органов не реутилизируется.

Калий присутствует во всех клетках и органеллах в концентрациях, превышающих концентрации других ионов, но даже в больших концентрациях он не токсичен. Накопление калия в растении зависит от его содержания в почве, но всегда его больше в надземных органах, чем в корнях. Концентрация калия в клетке часто может быть в 1000 раз больше, чем в окружающей среде.

Калий не входит в состав ни одного из органических веществ клетки; 70 % находится в свободной, ионной, форме, остальные 30 % адсорбируются на поверхности белковых молекул, образуя с ними нестойкие соединения. Следовательно, калий играет в клетке лишь регуляторную роль.

Изменяя конформацию белковых молекул, калий активирует многие ферменты темновой фазы фотосинтеза и дыхания, а также ферменты, участвующие в синтезе белка и полисахаридов. Поскольку калий необходим для образования ди- и полисахаридов, его много в корнеплодах сахарной свеклы, стеблях сахарного тростника, клубнях картофеля, топинамбура, крахмалистых семенах, где идет синтез этих веществ. Много калия содержится в меристемах, где интенсивно синтезируются белки. Калий влияет на превращения и передвижения углеводов по растению, что можно объяснить его действием на амилазу и фруктофуранозидазу, активность которых при недостатке элемента сильно падает.

Калий нейтрализует минеральные и органические анионы, играет важную роль во флоэмном транспорте веществ. Влияя на величину тургорного

давления, калий регулирует также движения листьев, лепестков, листочков околоцветника (настические движения).

От концентрации калия сильно зависят величины корневого давления и осмотического потенциала ксилемного сока. Следовательно, для поступления воды растению нужно поглотить огромные количества калия.

В отличие от кальция, калий снижает вязкость цитоплазмы, повышая ее оводненность. Недостаток этого элемента в тканях может привести к увяданию растения, а его повышенное содержание – к увеличению тургора в клетках. Меньшая вязкость цитоплазмы благоприятствует синтезу и внутриклеточному транспорту веществ, но понижает устойчивость к неблагоприятным внешним условиям.

В ответ на любое раздражение не только кальций поступает в цитозоль из депо, но и калий выделяется из клетки в результате увеличения проницаемости мембран. Это приводит к увеличению вязкости цитоплазмы и, следовательно, устойчивости. Таким образом, изменение соотношения калия и кальция в клетке является одним из факторов регуляции ее устойчивости. Калий уходит из тех органов, которым грозит повреждение.

Чем моложе растение или его орган, тем больше в нем калия. Максимальное содержание калия в растении зарегистрировано к моменту цветения. В опадающих листьях содержится очень мало калия, тогда как многие другие элементы, и в частности кальций, остаются в них в больших количествах.

Отсутствие прочной связи между калием и составными частями клетки обуславливает способность этого элемента легко передвигаться из одного органа растения в другой. Он способен к многократной реутилизации. Как азот или фосфор, калий транспортируется из старых листьев, по мере того, как снижается их физиологическая активность, в более молодые части растения, в которых идет интенсивный синтез органических веществ или быстро делятся клетки.

При недостатке калия резко падает содержание макроэргических соединений, подавляется синтез сахарозы и ее транспорт по флоэме, замедляется синтез белка, нарушается водный баланс растения, что приводит к засыханию верхушек побегов. Последнее приводит к торможению роста побегов и накоплению аммиачного азота в листьях, что может быть причиной отравления. У растений, испытывающих недостаток калия, листья желтеют, а потом приобретают красно-фиолетовую окраску.

От недостатка калия особенно часто страдают тропические растения, прежде всего древесные. Это связано с низким содержанием подвижного калия в почвах тропиков, откуда он, как и из листьев, легко вымывается в сезон дождей. Недостаток калия понижает иммунитет к ряду заболеваний,

Магний содержится в клетке в виде свободных или адсорбированных ионов, а также в хелатах. Всего в прочносвязанном состоянии может находиться до 50 % элемента. В клеточных стенках находится около 2,5 % от его общего содержания в клетке; здесь магний связан с карбоксильными группами пектиновых веществ. В хлоропласте содержится до 15 %, из которых до 6 % входит в состав хлорофилла. Однако для образования хлорофилла магний

используется лишь тогда, когда удовлетворены все другие потребности растения в этом элементе.

Магний стабилизирует структуру мембран, соединяя, как и ионы кальция отрицательно заряженные белковые молекулы с головками мембранных липидов, а также структуру рибосом, связывая РНК и белок. Большая и малая субъединицы рибосом соединены (ассоциированы) вместе лишь в присутствии магния, поэтому в растении синтез белка не идет при недостатке данного элемента.

Регуляторная роль ионов магния проявляется, прежде всего, в том, что они нужны для активации ферментов, участвующих в дыхании, фотосинтезе, синтезе нуклеиновых кислот. Важной особенностью магния является то, что он связывает фермент, с субстратом по типу хелатной связи.

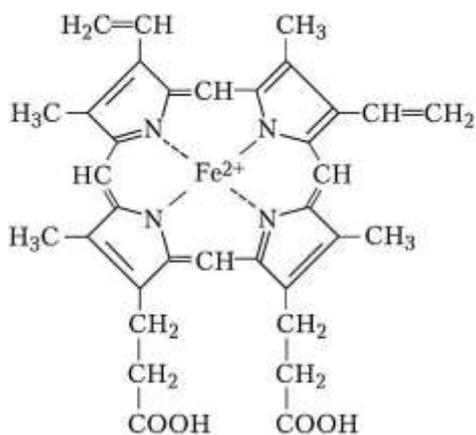
Перераспределение магния между цитозолем и вакуолью, между тилакоидами и стромой, происходящее при освещении, а также его участие в нейтрализации органических анионов регулирует рН и поддерживает катионно-анионный баланс в хлоропластах. Щелочная среда (рН 8) и высокая концентрация магния – оптимальные условия для ассимиляции CO_2 и усвоения NH_4 .

Недостаток магния тоже тормозит фотосинтез и приводит к хлорозу. Типичным признаком недостатка ионов магния является опадение листьев до достижения ими взрослого состояния. У растений, испытывающих недостаток магния, задерживается цветение, а сами цветки менее интенсивно окрашены.

3 Микроэлементы – структурная и каталитическая функция в метаболизме.

Микроэлементы тоже выполняют в клетке субстратную и регуляторную функцию. незаменимыми микроэлементами, которые требуются всем растениям в малом количестве (<500 мкг/л), являются Mn, B, Zn, Cu, Mo, Cl. Лишь для некоторых высших растений требуются такие микроэлементы, как Na, Se, Co, Ni, Si. Железо требуется в намного меньших количествах, чем макроэлементы, и в больших, чем микроэлементы, поэтому в последнее время его стали называть промежуточным элементом.

Железо входит в состав многих важных ферментов, в том числе цитохромов, а также пероксидазы, каталазы, которые защищают от АФК. Пероксидаза также участвует в синтезе лигнина. Цитохромы являются необходимым компонентом дыхательной и фотосинтетической электрон-транспортных цепей, поэтому при недостатке железа тормозится транспорт электронов. Во всех этих ферментах железо присутствует в простетической группе в виде гема, в котором центральный атом железа связан с четырьмя пиррольными кольцами, соединенными в большую циклическую структуру.



К гемпротеинам относится леггемоглобин, который связывает кислород и препятствует его проникновению в клубеньки у бобовых растений. Кроме того, целый ряд ферментов содержит железо в негеминовой форме – в комплексе с серой. В сумме железо белков, связанное с серой, составляет 18,5 % общего содержания железа. До 60 % содержащегося в листе, приходится на хлоропласты.

Роль железа в большинстве случаев связана с его способностью переходить из окисленной формы (Fe⁺³) в восстановленную (Fe⁺²) и обратно. Железо необходимо для синтеза хлорофилла, предполагают, что железо участвует в образовании белков хлоропластов.

При недостатке железа не образуются такие важнейшие компоненты хлоропластов, как цитохромы, ферредоксин и некоторые другие. Дефицит железа вызывает хлороз: листья, прежде всего молодые, становятся бледно-желтыми, фотосинтез идет плохо, опадают бутоны, уменьшаются междоузлия, отмирают точки роста, плохо формируется корневая система. В отличие от признаков дефицита азота, фосфора, калия и магния, симптомы недостатка ионов железа проявляются сначала на более молодых листьях, поскольку железо не реутилизируется. Низкая подвижность элемента связана с образованием в старых листьях нерастворимых окислов и фосфатов, а также комплексов с ферритином. Дефицит железа индуцирует рост корневых волосков, что способствует лучшему контакту с почвой и увеличению поглощения железа.

Запасной формой железа является ферритин – белок, состоящий из 24 полипептидов. Каждая молекула может запасать до 4500 атомов железа, в растворимой, нетоксичной и доступной форме. Основная масса ферритина находится в строме хлоропласта.

Содержание **марганца** в побегах колеблется от 25 до 40 мкг/г сухой массы, а у цитрусовых может достигать 125.

Марганец – кофактор более 35 ферментов. Он активирует ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса и восстановления нитратов. В связи с этим при недостатке марганца растения менее интенсивно дышат и не могут использовать нитраты в качестве источника азота.

Марганец участвует в фотоокислении воды, нужен для поддержания структуры хлоропластов. Он также активирует РНК-полимеразы хлоропластов, ферменты, участвующие в окислении одного из фитогормонов – индолилуксусной кислоты (ИУК), что имеет важное значение для гормональной регуляции роста.

Этот элемент регулирует состояние железа в растении и почве: при недостатке марганца железо переходит в закисную форму, активную, но токсичную для растения, при избытке – в неактивную окисную форму. В тканях растений существует динамическое равновесие между железом и марганцем.

При дефиците марганца хлорофилл быстро разрушается, на листовых пластинках появляются бледно-желтые полосы. У злаков листья часто свора-

чиваются. В результате происходит замедление фотосинтеза, роста и ослабление дыхания растения.

Растения накапливают **медь** в количестве 5-20 мкг/г сухой массы. Восстановленная медь способна легко передавать электрон на кислород, а окисленная – легко восстанавливаться. Поэтому ионы меди, как и железа, участвуют в транспорте электронов при дыхании и фотосинтезе. Например, одним из компонентов электрон-транспортной цепи фотосинтеза является содержащий медь белок синего цвета – пластоцианин. Медь вместе с железом входит в состав цитохромоксидазы – терминальной оксидазы ЭТЦ дыхания. Большая часть меди (75 % от всего содержания ее в листьях) находится в хлоропластах. Она помогает образованию комплексов хлорофилла с белками.

Медь входит также в состав дифенолоксидазы и аскорбинатоксидазы. Эти ферменты участвуют в присоединении электрона к фенолам или к восстановленной аскорбиновой кислоте. Аскорбатоксидаза содержит минимум четыре атома меди, которые участвуют в восстановлении O_2 до H_2O . Кроме того, медь активирует нитратредуктазу и протеазы, следовательно, она участвует в азотном и белковом обмене. Cu/Zn-СОД локализована в цитозоле, где она участвует в детоксикации АФК. Полифенолоксидаза участвует в синтезе лигнина. Медь выполняет также важную роль в связывании гормона этилена с рецептором.

Высокая реакционная способность меди делает ее токсичной даже в небольших концентрациях. Медь разрушает тиоловые связи в белках, что приводит к нарушению структуры белковых молекул. Поэтому транспорт меди через мембраны осуществляется в комплексе со специальными белками шаперонами, которые переводят медь в неактивную форму.

При недостатке меди наблюдается формирование темно-зеленых листьев. При недостатке меди нарушается формирование фертильной пыльцы, что приводит к снижению количества семян, тормозится синтез лигнина. Результатом последнего может быть полегание растений. Недостаток меди может уменьшить интенсивность фотосинтеза наполовину.

Цинк в растениях содержится в 10 раз больше, чем меди, и в 10 раз меньше, чем железа. Цинк в клетках не окисляется и не восстанавливается. Он транспортируется по ксилеме и флоэме. Цинк входит в состав примерно 100 ферментов как стабилизатор их структуры. Например, он входит в состав карбоангидразы, катализирующей гидратацию CO_2 с образованием угольной кислоты, и ее разложение на воду и CO_2 . В СОД цинк ассоциирован с медью.

Кроме того, цинк активирует дыхательные ферменты, требуется для синтеза хлорофилла, входит в состав рибосом, поэтому его недостаток нарушает синтез белка. Кроме того, он нужен для поддержания структуры мембран.

Цинк играет важную роль в метаболизме РНК, ДНК, синтезе белков и в клеточном делении. Он участвует в регуляции экспрессии генома, являясь компонентом многих транскрипционных факторов, называемых цинковыми пальцами. Структуры типа «цинковые пальцы» играют важную роль, участвует в белок-белковом узнавании.

В присутствии цинка ускоряется поглощение калия, марганца и молибдена. Цинк играет важную роль в образовании гормона ИУК.

Недостаток цинка ведет к нарушению роста, мелколистности, ингибированию роста междоузлий, в результате формируются чахлые растения со слабо развитым апикальным доминированием.

Один из ранних симптомов цинкового голодания растений – появление светло-зеленой окраски вдоль основных жилок листовой пластинки. При дальнейшем усилении дефицита эта зона быстро увеличивается, а затем появляются пятна отмерших тканей и разрушаются точки роста. При недостатке цинка в листьях некоторых растений образуются антоцианы.

Потребность в **молибдене** у растений меньше, чем в других элементах. Он необходим для работы нескольких ферментов, в том числе нитратредуктазы, участвующей в восстановлении нитратного азота в нитритный, и нитрогеназы, ответственной за превращение молекулярного азота атмосферы в аммонийный в клетках азотфиксирующих микроорганизмов. Молибден активирует сукцинатдегидрогеназу – один из ферментов ЦТК.

Первым признаком дефицита молибдена является хлороз старых листьев. При недостатке этого элемента происходит нарушение азотного обмена: уменьшается синтез белка при одновременном падении содержания аминокислот и амидов. Эти нарушения особенно заметны при питании растений нитратами. Без молибдена резко снижается содержание в растении аскорбиновой кислоты. Нехватка этого элемента нарушает и фосфорный обмен растений.

Бор присутствует в растении в форме $B(OH)_3$ или $B(OH)_4$, причем в большей концентрации, чем другие микроэлементы. Значительные его количества находятся в клеточной стенке.

Необходимость бора установлена очень давно. Он играет важную роль в синтезе лигнина, нуклеиновых кислот, ИУК, фенолов; ответе клеток на действие гормонов; он нужен для нормального функционирования мембран. Этот элемент не входит в состав ни одного фермента; влияет на скорость ферментативных реакций, активируя или инактивируя не сами ферменты, а субстраты, на которые они действуют.

Большое значение для выполнения бором его функций имеет способность элемента образовывать комплексные соединения с простыми сахарами, полисахаридами, спиртами, фенолами и другими веществами. Образование комплексов бора с углеводами влияет на направление расположения мицелл целлюлозы в клеточной стенке, что увеличивает ее эластичность. У растений, испытывающих недостаток бора, эластичность клеточной стенки мала, поэтому ингибируется растяжение клеток.

Образование комплекса бора с сахарозой помогает ей легче проникать через мембраны и быстрее передвигаться по флоэме. Бор тормозит превращение глюкозо-1-фосфата в крахмал, в результате голодающие по бору растения накапливают много крахмала и сахаров, а их стебли, корни и плоды, наоборот, содержат мало углеводов. Бор активирует окислительные процессы, синтез белков и АТФ, поглощение кальция корнями. Бор влияет на ПФП.

В нормально развитом растении наибольшее количество бора содержится в точках роста.

При недостатке бора нарушается синтез РНК. Он нужен для формирования меристем и других тканей. Без бора тормозится аминирование органических кислот. Характерным признаком борного голодания является появление черных некротических пятен на молодых листьях и верхушечных почках. У растений, испытывающих борное голодание, накапливаются кофейная и хлорогеновая кислоты, ингибирующие рост, клетки плохо дифференцируются; нарушается развитие проводящей системы; листья становятся тонкими; цветки не образуются. В ситовидных трубках коагулирует цитоплазма, поэтому отток сахаров по флоэме резко тормозится, и они накапливаются в листьях. При недостатке бора искривляются и сжимаются сосуды, что нарушает транспорт воды и минеральных солей в точки роста. Недостаток углеводов, воды и солей вызывает отмирание точек роста стеблей и корней. Корни плохо снабжаются кислородом, снижается иммунитет. Однако сами механизмы включения бора в метаболизм не изучены.

Хлор присутствует в растении в форме хлорид-аниона. В цитозоле концентрация хлора превышает концентрацию нитрата и малата; в вакуоли, наоборот, больше ионов нитрата и малата. Он накапливается, прежде всего, в хлоропластах и клеточном соке.

Хлор участвует в регуляции тургора, создании осмотического потенциала и потенциала действия, фотосинтетическом окислении воды с образованием кислорода, клеточных делениях и устьичных движениях. У некоторых при дефиците хлора открывание устьиц растягивается на несколько часов. Ионы хлора влияют на поступление в клетки фосфат-ионов. Предполагают, что хлор стимулирует фотосинтетическое фосфорилирование, однако его роль в этом процессе точно пока не установлена. Дикорастущие и культурные растения в обычных условиях обитания не испытывают дефицита хлора.

Кроме перечисленных, имеются еще и такие элементы, которые влияют на жизнедеятельность лишь некоторых растений. Зерновые лучше растут при наличии **кремния**, входящего в состав их клеточных стенок. Кремний увеличивает устойчивость к полеганию. **Натрий** требуется некоторым C_4 - и САМ-растениям, с его помощью происходит поглощение пирувата хлоропластами мезофилла. Натрий участвует в создании осмотического потенциала. **Никель** – составная часть уреазы высших растений. Уреаза – фермент из группы гидролаз, разлагающий мочевины на CO_2 и аммиак. **Селен** является важным элементом животных и микроорганизмов; его роль для высших растений изучается.

4 Взаимодействие ионов.

В почвенном растворе ионы находятся в свободном состоянии или связаны с почвенными коллоидами. Поглощаются элементы минерального питания чаще всего в ионной форме. Растение может поглощать и некоторые органические растворимые соединения, например аминокислоты. Однако основным источником питательных веществ являются минеральные соли.

Изучение растений, выращенных в водной культуре, показало, что из очень разбавленных растворов соли поглощаются быстрее, чем вода, а из концентрированных растворов, наоборот, в растение быстрее поступает вода.

Минеральные соли и вода поступают в растение относительно независимо друг от друга и с помощью существенно различающихся механизмов. Однако независимость этих двух процессов не означает, что транспирационный ток не имеет никакого значения. Если в почвенном растворе много солей, то основная масса их передвигается из корней в надземные органы вместе с водой по сосудам ксилемы, т.е. вода облегчает транспорт веществ из корней в побеги (массовый ток). Если растение испытывает недостаток солей, то они передвигаются из корней в побеги не по древесине, а по коре, в этом случае транспирационный ток не может влиять на их транспорт.

Не только различные соли, но даже анион и катион одной и той же соли поступают в растение из раствора с разной скоростью. Так, если в качестве источника азота используется сульфат аммония, то катион аммония поглощается растением более интенсивно, чем сульфат-анион, так как растению азот необходим в больших количествах, чем сера. В результате по мере роста растения в растворе, содержащем эту соль, может накапливаться серная кислота, повреждающая корни. Если в качестве источника азота используется нитрат натрия, то анион будет поступать в корни быстрее катиона. В окружающем растворе будет накапливаться NaHCO_3 . Эта соль, подвергаясь гидролизу, образует сильную щелочь NaOH и слабую кислоту H_2CO_3 , что вызывает подщелачивание питательного раствора. Азотнокислый аммоний является примером соли, у которой анион и катион поглощаются почти с одинаковой скоростью. Соль, у которой быстрее поглощается катион, называется физиологически кислой; у которой быстрее поглощается анион, – физиологически основной, у которой анион и катион поглощаются с одинаковой скоростью, – физиологически нейтральной.

Растение поглощает вещества избирательно. Например, C_4 -растения поглощают большее количество калия, железа и кальция, чем C_3 -виды, произрастающие в тех же условиях. В результате избирательного поглощения соотношение поглощенных веществ в клетках может быть совсем другим, чем во внешнем растворе.

Наблюдения показали также, что поглощение веществ идет не только избирательно, но и против градиента химического потенциала. Для такого поглощения нужно затратить энергию АТФ.

Поглощение данного иона, как уже говорилось, зависит от присутствия других ионов. В моносолевом растворе катион будет поглощаться быстрее в присутствии легко поглощаемого аниона. Так как на скорость поглощения влияет величина гидратной оболочки иона, то одновалентные ионы поглощаются быстрее двух- или трехвалентных.

Если в растворе присутствуют два или больше ионов, то между ними могут наблюдаться конкурентные и неконкурентные отношения. Часто химически близкие ионы «мешают» друг другу при поглощении, различные же ионы не конкурируют между собой. Например, цинк усиливает поглощение

железа; калий и фосфор увеличивают поглощение корнями азота и наоборот. В присутствии легко поглощаемого аниона катионы той же соли поступают быстрее. С другой стороны, ионы с одинаковым зарядом обычно конкурируют между собой. Причиной может служить недостаток белков-переносчиков. Но так как взаимосвязь между переносчиком и ионом, который он переносит, высокоспецифична, то нарушить ее могут обычно лишь ионы, близкие к данному по своим размерам и положению в периодической системе элементов Д.И. Менделеева. Такие анионы, как нитраты, сульфаты, фосфаты, стимулируют поглощение других ионов, по-видимому, вследствие активации общего обмена веществ в корне. Щелочные катионы конкурируют друг с другом при поглощении: с увеличением концентрации одного катиона уменьшается поглощение другого.

Элементы взаимодействуют друг с другом не только при поглощении, но и при действии на организм растения. Все разнообразие взаимодействий элементов с растительным организмом можно свести к трем случаям: аддитивности, синергизму и антагонизму.

Аддитивность (лат. *additivus* – прибавленный) – действие смеси элементов в растворе равно сумме действия каждого отдельного элемента. Например, величина осмотического потенциала раствора равна сумме осмотических потенциалов каждого растворенного в нем вещества. Применение удобрений на засоленных почвах может дать отрицательный эффект, так как в результате аддитивности увеличивается концентрация почвенного раствора, что сопровождается ухудшением поступления воды в растение.

Синергизм (от греч. *synergeia* – совместное действие) – взаимное усиление физиологического действия на растение каждого из элементов, входящего в раствор. В результате физиологический эффект солевой смеси превышает сумму эффектов каждого из компонентов смеси. Возможно взаимное усиление как положительного, так и отрицательного действия. Например, внесение только азотных удобрений дало прибавку урожая хлопчатника на 3 ц/га, только фосфорных – на 2, а одновременное внесение обоих – на 8. Токсическое действие алюминия усиливается на кислых почвах.

Антагонизм (от греч. *anti* – против, *agonizomai* – борюсь) – это такой тип взаимодействия, при котором физиологический эффект действия смеси солей меньше, чем эффект от действия каждой соли, взятой в отдельности. Примером ионов, оказывающих антагонистическое действие на клетку, являются калий и кальций. Известно, что калий увеличивает, а кальций уменьшает гидрофильность цитоплазмы. Причем чрезмерное набухание так же нарушает процессы обмена веществ в клетке, как и сильная потеря воды.

Антагонизм проявляется как между ионами разной (K^+ и Ca^{2+}), так и одинаковой валентности (Na^+ и K^+). В первом случае антагонистическое влияние сильнее. Так, для того чтобы устранить токсичное действие чистой соли KCl , надо прибавить 30 % $NaCl$, а Ca^{2+} – всего 5 %.

Растворы, в которых антагонизм проявляется в максимальной степени, называют **уравновешенными**. К естественным уравновешенным растворам относятся морская вода, а у животных – плазма крови, тканевая жидкость.

Чтобы растения хорошо росли, почвенный раствор и искусственные питательные смеси, используемые для выращивания растений, тоже должны быть уравновешенными. Для растений солевые растворы считаются уравновешенными, если отношение концентраций одновалентных катионов к двухвалентным приблизительно равно 10. Существует мнение, что причиной хлороза является не сам дефицит железа, а нарушение соотношения между элементами, прежде всего между железом и фосфором.

Тема 8. Поступление и передвижения минеральных элементов в растении.

- 1 Поступление ионов в клетку.
- 2 Радиальный транспорт ионов в тканях корня.
- 3 Дальний транспорт ионов.
- 4 Поглощение ионов листьями

1 Поступление ионов в клетку.

В связи с особенностями строения растительной клетки поступление веществ из среды в корень связано с преодолением двух барьеров: клеточной стенки и плазмалеммы. Наличие клеточной стенки определяет существование апопласта и симпласта, объединяющих все элементы растения.

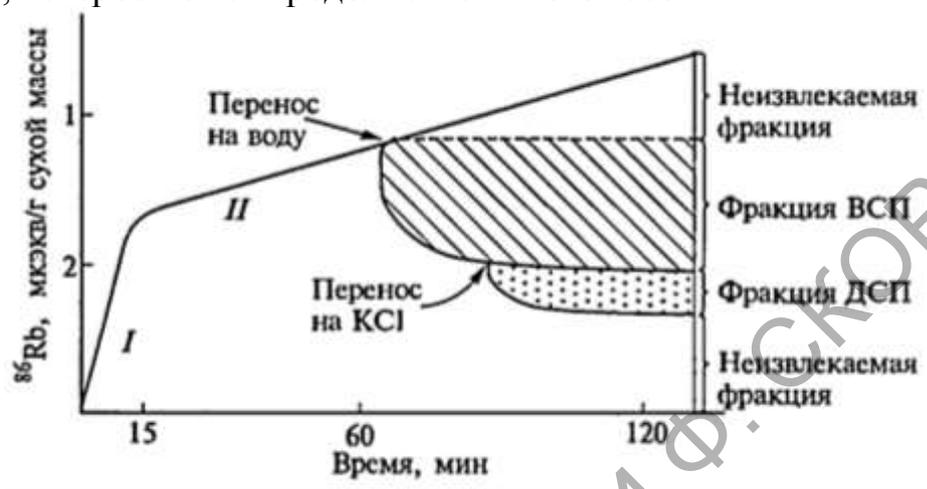
Поступление ионов в апопласт. Питательные вещества не просто проходят через апопласт на пути к плазмалемме, но благодаря физико-химическим свойствам этой структуры включаются в создание «внутренней физиологической среды» организма. Минеральные ионы попадают в апопласт корня из почвенного раствора путем диффузии либо в результате конвекционных потоков (массового тока), связанных с перемещением воды по градиенту водного потенциала.

Поступление в апопласт, а точнее в его часть, названную клеточным свободным пространством (СП), структурно представляющим собой систему межмицеллярных и межфибриллярных пор и межклетников, исчисляется микронными. Проводимость клеточной стенки для воды по сравнению с плазмалеммой значительно выше. Коэффициент проницаемости свободного пространства для ионов также значительно выше, чем у клеточной мембраны. Высокая проводимость обеспечивается тем, что поры в клеточной стенке имеют диаметр на порядок больше (3-4 нм), чем гидратированные ионы (диаметр K^+ – 0,54 нм). Но пропитывание матрикса клеточной стенки суберином или лигнином уменьшает проводимость для воды и ионов до величин, которые соответствуют или даже ниже проницаемости плазмалеммы.

С позиций физической химии СП корня представлено двумя составляющими: «водным свободным пространством» (ВСП) и «доннановским свободным пространством» (ДСП). Доннановское СП обусловлено наличием фиксированного отрицательного заряда клеточной стенки, который взаимодействует с поступающими катионами и определяет возникновение доннановского потенциала. Количественная оценка СП, его составляющих, а также

поступление в ВСП и ДСП могут быть получены в экспериментах с корнями, когда оценивается динамика поступления (входа) и выхода иона.

Кривую поступления, например, $^{86}\text{Rb}^+$ (аналог K^+) в корни растения можно разделить на две составляющие: I быстрое начальное поглощение, которое заканчивается в течение $\div 10$ мин, II – последующее стационарное поглощение, которое может продолжаться много часов.



Быстрое поглощение обратимо, мало избирательно и практически не зависит от метаболизма (не меняется под действием ингибиторов и в отсутствие O_2). Если растение переместить на воду, то большая доля от поглощенного в начальную фазу $^{86}\text{Rb}^+$ будет быстро вымыта из корней. Эта часть составляет «водную обменную фракцию», а поступление иона в корни, равное его выходу, – поступление в ВСП. Из корней, перенесенных затем на раствор KCl , будет выходить $^{86}\text{Rb}^+$, который относится к ионной обменной фракции. В этом случае поступающий K^+ замещает $^{86}\text{Rb}^+$, адсорбированный клеточной стенкой, и равная вышедшему $^{86}\text{Rb}^+$ доля K^+ соответствует поступлению в ДСП клеточной стенки. Считается, что оставшаяся в корне фракция – ионы, поступившие в симпласт.

Оценив количество K^+ ($^{86}\text{Rb}^+$), вымытого из корней в воду, и допустив, что концентрация иона во внешнем растворе и в растворе клеточной стенки равны, можно рассчитать объем СП корня. При таком способе расчета не учитывается количество иона, которое находится в адсорбированном состоянии, поэтому полученные величины объема СП завышены. В связи с этим процентные величины объема стали рассматривать как оценку размеров «кажущегося СП» (КСП). Его относительная величина составляет 5-7 % (не более 10 %) от общего объема тканей корня. В настоящее время такого рода оценка СП используется редко, и современные исследователи предпочитают для характеристики ВСП и ДСП использовать единицы количества либо концентрации иона, а не единицы объема. Считается, что в среднем отношение ВСП : ДСП составляет 4:1.

Количественные параметры ВСП и ДСП позволяют более точно и правильно оценить функции клеточной стенки и в целом апопласта. Присутствие фиксированных отрицательно заряженных групп в клеточной стенке влияет на поступление ионов в апопласт и их накопление. Благодаря заряженным

группам стенка обладает катионно-обменной способностью (КОС). При этом 70-90% КОС связано с карбоксильными группами галактоуроновых кислот пектина, а вклад других полисахаридов матрикса и белков составляет 10-30%. Аминогруппы белков определяют способность обмена с анионами; безусловно, она более слабая, чем возможность обмена с катионами.

Итак, поступление ионов в СП корня и их перемещение в нем происходит с конвекционным потоком вместе с водой, а также с помощью диффузии. При наличии фиксированного заряда ионы концентрируются преимущественно в растворе апопласта коры корня.

Транспорт ионов через плазмалемму. Перенос ионов через мембрану связан с определенными трудностями. Одна из трудностей – наличие гидратированной воды, окружающей ион и значительно увеличивающей его объем.

В водных растворах молекулы воды удерживаются около ионов электростатическими силами, источником которых служат заряженные частицы атомного ядра. Чем ближе могут подойти к заряженному атомному ядру молекулы воды, тем сильнее они связываются и тем больше изменяется величина свободной энергии, обусловленная гидратацией. Известно, что молекулы воды – диполи. Около катионов все ближайšie молекулы воды ориентируются отрицательными полюсами внутрь, а около анионов внутрь направлены положительные полюсы молекул воды. Этот внутренний, сильно связанный с ионами структурированный слой молекул воды называют первичной гидратной оболочкой.

На некотором отдалении, превышающем толщину первичной оболочки, напряженность электрического поля снижается, что приводит к изменению нормальной ориентации молекул воды. Из-за этого вокруг иона возникает вторичная оболочка. Благодаря гидратной оболочке размеры ионов сильно увеличиваются.

Поглощение питательных веществ клеткой может быть пассивным и активным.

Пассивное поглощение – это поглощение, не требующее затраты энергии. Оно связано с процессом диффузии и идет по градиенту концентрации данного вещества. Движущей силой пассивного транспорта ионов через мембраны является электрохимический потенциал.

Электрический потенциал на мембране – трансмембранный потенциал – может возникать в силу разных причин:

1. Поступление ионов идет по градиенту концентрации (градиенту химического потенциала), однако благодаря разной проницаемости мембраны с большей скоростью поступает либо катион, либо анион. В силу этого на мембране возникает разность электрических потенциалов, что, в свою очередь, приводит к диффузии противоположно заряженного иона.

2. При наличии на внутренней стороне мембраны белков, фиксирующих определенные ионы. За счет фиксированных зарядов создается дополнительная возможность поступления ионов противоположного заряда (доннановское равновесие).

3. В результате активного (связанного с затратой энергии) транспорта либо катиона, либо аниона. В данном случае противоположно заряженный ион может передвигаться пассивно по градиенту электрического потенциала.

Активный транспорт – это транспорт, идущий против градиента электрохимического потенциала, т.е. по направлению от меньшего к большему его значению. Активный транспорт не может происходить самопроизвольно и требует затраты энергии, выделяющейся в процессе метаболизма. Активный перенос имеет решающее значение, поскольку обеспечивает избирательное концентрирование необходимых для жизнедеятельности клетки веществ.

Имеется ряд доказательств существования активного транспорта ионов. В частности, это опыты по влиянию внешних условий. С повышением температуры скорость поглощения веществ клеткой возрастает. В отсутствие кислорода поступление ионов резко тормозится и может даже наблюдаться выход солей из клеток корня наружу. Под влиянием дыхательных ядов поступление ионов также затормаживается. С другой стороны, увеличение содержания АТФ усиливает процесс поглощения. Способность клетки к избирательному накоплению питательных солей, зависимость поступления от интенсивности обмена служат доказательством того, что наряду с пассивным имеет место и активное поступление ионов. Оба процесса часто идут одновременно и бывают настолько тесно связаны, что их трудно разграничить.

Поступление веществ через мембрану. При пассивном поступлении веществ через мембрану основой переноса и в этом случае является диффузия. Скорость диффузии зависит от толщины мембраны и от растворимости вещества в липидной фазе мембраны. Поэтому неполярные вещества, которые растворяются в липидах (органические и жирные кислоты, эфиры), легче проходят через мембрану. Однако большинство веществ, которые важны для питания клетки и ее метаболизма не могут диффундировать через липидный слой и транспортируются с помощью белков, которые облегчают проникновение воды, ионов, сахаров, аминокислот и других полярных молекул в клетку. В настоящее время показано существование трех типов таких транспортных белков: **каналы, переносчики, помпы.**

Каналы – это трансмембранные белки, которые действуют как поры. Иногда их называют селективными фильтрами. Транспорт через каналы, как правило, пассивный. Специфичность транспортируемого вещества определяется свойствами поверхности поры. Как правило, через каналы передвигаются ионы. Скорость транспорта зависит от их величины и заряда. Если пора открыта, то вещества проходят быстро. Однако каналы открыты не всегда. Имеется механизм «ворот», который под влиянием внешнего сигнала открывает или закрывает канал.

Переносчики – это специфические белки, способные связываться с переносимым веществом. В структуре этих белков имеются группировки, определенным образом ориентированные на наружную или внутреннюю поверхность. В результате изменения конформации белков вещество передается наружу или внутрь. Поскольку для транспорта каждой отдельной молеку-

лы или иона переносчик должен изменить конфигурацию, скорость транспорта вещества в несколько раз меньше, чем происходит перенос через каналы. Показано наличие транспортных белков не только в плазмалемме, но и в тонопласте.

Согласно представлениям о работе переносчиков, ион (М) реагирует со своим переносчиком (Х) на поверхности мембраны или вблизи нее. Эта первая реакция может включать или обменную адсорбцию, или какое-то химическое взаимодействие. Ни сам переносчик, ни его комплекс с ионом не могут перейти во внешнюю среду. Однако комплекс переносчика с ионом (МХ) подвижен в самой мембране и передвигается к ее противоположной стороне. Здесь этот комплекс распадается и высвобождает ион во внутреннюю среду с образованием предшественника переносчика (X^1). Этот предшественник переносчика снова передвигается к внешней стороне мембраны, где вновь превращается из предшественника в переносчик, который на поверхности мембраны может соединиться с другим ионом.

Транспорт с участием переносчиков обладает свойством насыщения, т.е. при увеличении концентрации веществ в окружающем растворе скорость поступления сначала возрастает, а затем остается постоянной. Это объясняется ограниченным количеством переносчиков.

Переносчики специфичны, т.е. участвуют в переносе только определенных веществ и, тем самым, обеспечивают избирательность поступления.

Это не исключает того, что один и тот же переносчик может обеспечивать перенос нескольких ионов. Например, переносчик K^+ , обладающий специфичностью для этого иона, также переносит Rb^+ и Na^+ , но не транспортирует Cl^- или незаряженные молекулы сахарозы. Благодаря разнообразию и специфичности белков осуществляется избирательная их реакция с веществами, находящимися в среде, и, как следствие, их избирательный перенос.

Насосы (помпы) – интегральные транспортные белки, осуществляющие активное поступление ионов. Термин «насос» показывает, что поступление идет с потреблением свободной энергии и против электрохимического градиента. Энергия, используемая для активного поступления ионов, поставляется процессами дыхания и фотосинтеза, и в основном аккумулирована в АТФ. Как известно, для использования энергии, заключенной в АТФ, это соединение должно быть гидролизовано. Ферменты, осуществляющие гидролиз АТФ, называются аденозинтрифосфатазы (АТФазы). В мембранах клеток обнаружены различные АТФазы: K^+-Na^+ ; Ca^{2+} ; H^+ . H^+ -АТФаза (H^+ -насос или водородная помпа) является основным механизмом активного транспорта в клетках растений, грибов и бактерий. H^+ -АТФаза функционирует в плазмалемме и обеспечивает выброс протонов из клетки, что приводит к образованию электрохимической разности потенциалов на мембране. H^+ -АТФаза переносит протоны в полость вакуоли и в цистерны аппарата Гольджи.

Насосы делят на две группы:

1. Электронейтральные, при которых перенос иона в одном направлении сопровождается перемещением иона такого же знака в противополож-

ном либо перенос двух ионов с одинаковыми по величине, но разными по знаку зарядами в одинаковом направлении.

2. Электрогенные, которые осуществляют активный транспорт иона какого-либо одного заряда только в одном направлении. Этот процесс ведет к накоплению заряда одного типа на одной стороне мембраны.

Рассмотрим механизм работы насоса на примере $K^+ - Na^+ -$ АТФазы.

Это электрогенный насос, поскольку переносит из клетки три иона натрия, а в клетку два иона калия. Это приводит к возникновению положительного заряда на мембране. Предполагается, что АТФаза располагается поперек мембраны и происходит образование комплекса фермента с АТФ на внутренней поверхности мембраны, а также связывание ионов натрия. Освобождаемая при распаде АТФ энергия используется для изменения конфигурации самой АТФазы, благодаря чему участок фермента, связывающий Na^+ , поворачивается и оказывается по другую сторону мембраны. На внешней поверхности мембраны происходит реакция ионного обмена Na^+ на K^+ и обратный поворот ферментного комплекса. Возвращение фермента в исходное состояние сопровождается освобождением ионов калия и неорганического фосфата. В этом случае АТФаза осуществляет гидролиз АТФ и использует выделяющуюся энергию для переноса ионов, непосредственно являясь переносчиком. Поэтому такой тип транспорта получил название первично-активный.

Однако существует и другой механизм активного транспорта веществ, который называют вторично-активным. При этом переносчиками являются специальные белки, а энергия АТФ, высвобождаемая с помощью АТФазы, затрачивается на их перемещение в мембране. Благодаря работе $H^+ -$ АТФазы происходит выход протонов из клетки и на мембране возникает разность электрохимических потенциалов. Это и используется для транспорта других ионов (веществ) при участии переносчиков. Так как первично-активный транспорт H^+ против градиента электрохимического потенциала опосредует транспорт другого иона (или молекулы) по градиенту электрохимического потенциала, поэтому такой тип транспорта называют вторично-активным.

Если переносчик транспортирует два вещества в противоположном направлении, то такой встречный перенос получил название **антипорт**. Примером является поступление Na^+ , Mg^{+2} , Mn^{+2} в антипорте с протонами при работе $H^+ -$ АТФазы. Вещества могут поступать и в одном направлении с выкачиваемым ионом. При этом переносчик осуществляет совместный однонаправленный перенос веществ или ионов, т.е. **симпорт**. В симпорте с протонами в растительную клетку поступают аминокислоты, сахара, Cl^- , NO_3^- и другие анионы.

Таким образом, перенос ионов через мембрану может осуществляться активным и пассивным путем. В обеспечении транспортной функции мембран и избирательности поглощения большую роль играют транспортные белки: каналы, переносчики и помпы. В настоящее время для многих транспортных белков гены клонированы. Идентифицированы гены, кодирующие калиевые каналы. Такая множественность обеспечивает выполнение функ-

ции в различных частях растений, что позволяет транспортировать вещества из одной ткани в другую.

Наконец, клетка может «заглатывать» питательные вещества вместе с водой (пиноцитоз). Пиноцитоз – это впячивание поверхностной мембраны, благодаря которому происходит заглатывание капелек жидкости с растворенными веществами. Явление пиноцитоза известно для клеток животных. Сейчас доказано, что оно характерно и для клеток растений. Процесс этот можно подразделить на несколько фаз: 1) адсорбция ионов на определенном участке плазмалеммы; 2) впячивание, которое происходит под влиянием заряженных ионов; 3) образование пузырьков с жидкостью, которые могут мигрировать по цитоплазме; 4) слияние мембраны, окружающей пиноцитозный пузырек, с мембранами лизосом, эндоплазматической сети или вакуоли и включение веществ в метаболизм. С помощью пиноцитоза в клетки могут попадать не только ионы, но и различные растворимые органические вещества.

Транспорт веществ в цитоплазме и поступление в вакуоль. Пройдя через мембрану, ионы поступают в цитоплазму, где включаются в метаболизм клетки. Существенная роль в процессе связывания ионов цитоплазмой принадлежит клеточным органеллам. Митохондрии и хлоропласты конкурируют между собой, поглощая катионы и анионы, поступившие через плазмалемму в цитоплазму. В процессе аккумуляции ионов в разных органеллах цитоплазмы и включения в метаболизм большое значение имеет их внутриклеточный транспорт. Этот процесс осуществляется, по-видимому, по каналам ЭПР.

В вакуоль ионы попадают в случае, если цитоплазма уже насыщена ими. Это как бы излишки питательных веществ, не включенные в реакции метаболизма. Для того, чтобы попасть в вакуоль, ионы должны преодолеть тонопласт. Если в плазмалемме механизм переноса ионов действует в пределах относительно низких концентраций, то в тонопласте – при более высоких концентрациях, когда цитоплазма уже насыщена данным ионом. В мембранах вакуоли были обнаружены вакуолярные каналы, которые отличаются по времени открывания (быстрые и медленные). Перенос ионов через тонопласт совершается также с помощью переносчиков и требует затраты энергии, что обеспечивается работой $H^+ -ATP$ азы тонопласта. Потенциал вакуоли по сравнению с цитоплазмой положителен, поэтому анионы поступают по градиенту электрического потенциала, а катионы и сахара – в антипорте с протонами. Низкая проницаемость тонопласта для протонов позволяет снизить затраты энергии для поступления веществ. Вакуолярная мембрана имеет и вторую протонную помпу, связанную с H^+ -пирофосфатазой. Источником энергии для потока протонов является гидролиз неорганического пирофосфата. В тонопласте обнаружены транспортные белки, которые позволяют проникать в вакуоль большим органическим молекулам непосредственно за счет энергии гидролиза АТФ. Это играет роль в аккумуляции пигментов в вакуоли, в образовании антимикробных веществ, а также при обезвреживании гербицидов. Поступившие в вакуоль вещества обеспечивают осмотиче-

ские свойства клетки. Таким образом, проникающие через плазмалемму ионы накапливаются и связываются цитоплазмой, и только их избыток десорбируется в вакуоль. Именно поэтому между содержанием ионов во внешнем растворе и клеточном соке нет и не может быть равновесия.

2 Радиальный транспорт ионов в тканях корня.

Корни переносят в надземные органы более 80 % поглощенных ионов. Это перемещение включает радиальный транспорт, загрузку ксилемы и дальний транспорт веществ по сосудам ксилемы. От эпидермиса, где ионы поглощаются из среды, к сосудам ксилемы ионы могут транспортироваться по симпласту и апопласту. Соотношение потоков по этим двум компартментам различается для разных ионов и зависит от их концентрации в растворе. При низкой доступности элементов минерального питания, обычной для почвенной среды, большинство ионов, поглощенных в зоне корневых волосков, сразу в ризодерме поступает в симпласт. При высокой концентрации в среде значительная часть ионов (до 50 % от поглощенных) перемещается по апопласту (кальций и бор транслоцируются преимущественно по апопласту). Апопластный радиальный транспорт в корне возможен только до эндодермы, у которой клеточные стенки имеют пояски Каспари и не пропускают воду и растворенные вещества. Поэтому, достигнув эндодермы, все ионы загружаются в симпласт. Симпластная транслокация ионов из клетки в клетку происходит по плазмодесмам, и эффективность перемещения зависит от плотности плазмодесм, пронизывающих клеточную стенку. Число плазмодесм на единице площади поверхности клетки меняется в зависимости от тканевой принадлежности клетки и ориентации стенки.

По направлению от поверхности корня к центру площадь цилиндрической поверхности каждого последующего ряда клеток, а в коре и их число в ряду, уменьшаются. Для того чтобы скорость симпластного потока не снижалась, число плазмодесм должно возрастать. Действительно, количество и распределение плазмодесм в клеточных стенках меняется таким образом, чтобы обеспечить необходимую скорость радиального перемещения ионов. Но особенно большое число плазмодесм находится на внутренней тангенциальной стороне эндодермы на границе с перициклом. Такое значительное увеличение плотности плазмодесм (двукратное по сравнению с границей кора/эндодерма) необходимо для обеспечения перемещения ионов из двух слившихся потоков – симпластного и апопластного. В радиальных стенках перицикла также сосредоточено большое число плазмодесм. Это связано с функцией распределения веществ по периметру стели – ионов, поступающих из коры, и ассимилятов из флоэмы – для более успешного транспорта к местам назначения.

Строение плазмодесмы таково, что она не просто связывает протопласты соседних клеток, но и объединяет через десмотрубочку эндоплазматический ретикулум клеток в единую систему. Наличие подобного отдельного компартмента в симпласте позволяет объяснить существование потоков веществ, идущих в двух противоположных направлениях: ионов – от поверхно-

сти корня к сосудам ксилемы и ассимилятов – из флоэмы в клетки коры и эпидермиса.

Использование того или иного пути для радиального перемещения от поверхности корня до ксилемы зависит от специфики иона, его накопления и распределения в клетке и тканях, а также от его функций. Отдельным компартментом, по которому осуществляется радиальный транспорт, по крайней мере, некоторых ионов, могут быть эндоплазматический ретикулум и десмотрубочки.

Движущие силы радиального транспорта ионов и загрузка ксилемы. В ксилему ионы поступают из клеток ксилемной паренхимы, и существует специальный термин – «загрузка ксилемы». Общий характер ближнего транспорта ионов в корне можно представить так: анионы, а в определенных условиях и ионы калия передвигаются в сосуды активно, с помощью транспортных белков, а катионы натрия, кальция, магния пассивно диффундируют вдоль электрохимического градиента, который возникает в результате действия этих насосов. Итак, поступление ионов и молекул в сосуды ксилемы может происходить не только пассивно, но и активно, с помощью транспортных белков.

Поступление веществ в сосуды зависит не только от скорости поглощения ионов, но и от интенсивности дыхания и возраста корня. Чем сильнее стареет корневая система растения, тем меньше поступление ионов в сосуды зависит от поглощения их корнем из почвы. С возрастом в составе пасоки увеличивается доля элементов, запасенных ранее в вакуолях.

Корень регулирует равномерность поступления в надземные органы элементов минерального питания. Благодаря этому побеги получают необходимые элементы даже при продвижении растущего корня через слои почвы, бедные соответствующими солями. Таким образом, корень участвует в регулировании солевого гомеостаза растения.

Минеральные ионы и продукты их первичной ассимиляции поступают в сосуды, за ними по законам осмоса входит вода, и возникает корневое давление. Транспирация и корневое давление способствуют массовому току элементов минерального питания по сосудам в побеги.

3 Дальний транспорт ионов.

Сосуды ксилемы и флоэмы – основные коммуникационные системы, обеспечивающие транспорт веществ в целом растении и взаимодействие его органов. По ксилемным сосудам из корней в надземные части растений поступают вода, ионы и ряд органических веществ, синтезируемых в корнях. Раствор сосудов называется ксилемным соком. Его количественный и качественный состав был исследован методом сбора и анализа ксилемного экссудата или пасоки. В пасоке содержание сухого вещества может составлять от 1 до 20 мг на 1 мл, и большинство элементов присутствует в виде ионов в концентрациях, как правило, превышающих их концентрацию в почве, но ниже, чем в клетках или во флоэмном экссудате. Азот представляет исклю-

чение, поскольку присутствует в пасоке как в минеральной, так и в органической форме.

Перемещение железа, меди, цинка, марганца происходит, очевидно, в виде комплексов с органическими хелатирующими кислотами, например лимонной.

Ксилемный сок имеет $\text{pH} < 7$. Его величина может существенно варьировать, что обусловлено видовой специфичностью и изменениями ионного состава и специфического селективного поступления ионов в ксилему и/или выхода ионов из нее в клетки паренхимы.

Состав ксилемного сока (качественный, но особенно количественный) варьирует и зависит от вида и возраста растения, статуса минеральных элементов в тканях, состава и концентрации ионов в среде, их циркуляции в растении, а также времени суток. Как правило, существует положительная корреляция между концентрацией иона в наружном растворе и в ксилемном соке. Но степень концентрирования различается в зависимости от иона и его концентрации в среде.

Количество минеральных веществ, поступающих из корней в надземные органы, зависит не только от их концентрации в ксилемном соке, но и от скорости потока раствора. Существенный вклад в транслокацию ионов из корней в надземные органы может вносить градиент водного потенциала.

При низкой внешней концентрации ионов увеличение транспирационного тока воды не приводит к увеличению скорости поглощения ионов и их транслокации из корней в надземные органы.

Отсутствие корреляции между перемещением воды и ионов свидетельствует о различии в движущих силах, механизмах контроля и организации транспорта молекул воды и минеральных элементов в системе целого растения. Транслокация катионов по ксилеме (так же, как при транспорте по клеточной стенке) может рассматриваться как их перемещение по катионно-обменной колонке с фиксированным отрицательным зарядом. Степень торможения транслокации ионов зависит от валентности иона ($\text{Ca}^{2+} > \text{K}^+$), его собственной активности и поверхностного заряда, а также плотности заряда фиксированных анионов, активности других конкурирующих ионов, pH ксилемного сока и, наконец, от проводимости ксилемных сосудов, связанной с их структурными особенностями.

По мере передвижения ионов из корней в надземные органы концентрация некоторых ионов (особенно K^+ , Na^+) в ксилемном соке падает. Это происходит вследствие того, что на отдельных участках пути в верхние части растения ионы выгружаются из ксилемы в ткани различных органов (самого корня, стебля, листьев) и могут включаться в процесс циркуляции по растению.

Исследование поглощения, транслокации и распределения K^+ по органам у разных видов растений позволило разработать схему рециркуляции этого иона в растении. Калий, покидающий ксилему, не накапливается в паренхимных клетках стебля, а через передаточные клетки перемещается во флоэму и возвращается в корень, где вновь включается в акропетальный кси-

лемный транспорт. Акропетальная транслокация K^+ по флоэме также возможна, но этот поток значительно меньше базипетального. Калий – преобладающий минеральный элемент во флоэмном соке, так же как и в ксилемном. В рециркуляцию вовлекается значительное количество K^+ (до 50 % и более от поглощенного). Этот процесс выявлен у разных видов растений и составляет часть общефизиологического процесса круговорота минеральных элементов в растении, связанного с реализацией их функций. Например, рециркуляция K^+ поддерживает высокий уровень концентрации осмотически активного иона в ксилемном соке (вклад K^+ вместе с противоионным в осмотический потенциал пасоки достигает 60 %), что может повышать поглощение и транспорт по ксилеме воды.

Основные различия потоков веществ, перемещаемых по флоэмным и ксилемным сосудам, можно свести к следующему:

- по ксилеме, как правило, не переносятся сахароза и другие сахара (исключение – зимний и весенний транспорт у деревьев или у кукурузы после выметывания пестичных столбиков);
- по флоэме не переносятся ионы нитрата и сульфата;
- концентрация фосфора, органического азота (аминного и амидного) и многих других ионов во флоэмном соке выше, чем в ксилемном (исключение составляет кальций);
- флоэмный сок имеет слабощелочную реакцию, и уровень его рН колеблется незначительно, ксилемный сок кислый;
- скорость флоэмного потока значительно ниже ксилемного.

При этом отдельные минеральные элементы по скорости перемещения сильно различаются и могут быть разделены на три группы: с высокой (K, Mg, P, S, N, Cl, Na), низкой (Fe, Zn, Cu, B, Mo) и очень низкой (Ca, Mn) подвижностью. Взаимодействие коммуникационных систем в растении – составная часть комплексной системы регуляции поглощения минеральных элементов.

Круговорот минеральных веществ в системе целого растения обеспечивает реутилизацию и рациональное перераспределение минеральных элементов в онтогенезе растения, особенно при формировании репродуктивных органов, а также в периоды действия неблагоприятных факторов, что определяет возможности дальнейшего роста и развития.

4 Поглощение ионов листьями.

Крупные проводящие пучки, переходящие из стебля в лист, либо разветвляются в нем на все более мелкие пучки второго, третьего и других порядков (у двудольных), либо проходят вдоль всей листовой пластинки в виде параллельных линий, связанных тончайшими боковыми жилками, которые делят основную часть листа на отдельные мелкие участки (у однодольных). Центр любого такого участка отделен от ближайшего окончания проводящей системы всего лишь несколькими клетками. Проводящие пучки окружены обкладкой, которая отделяет их от мезофилла. Обкладка представляет собой один слой видоизмененных паренхимных клеток. Она, особенно у однодоль-

ных, напоминает эндодерму корня: у представителей некоторых семейств в радиальных стенках клеток обкладки имеется структура, похожая на пояс Каспари.

После того как ксилемный сок (пасока) достигнет мельчайших ответвлений проводящей системы, вода и растворенные в ней вещества поступают в стенки клеток хлоренхимы. Концентрация его определяется скоростью транспирации. При интенсивной транспирации раствор, достигающий плазмалеммы клеток мезофилла, концентрированнее того, который омывает клетки коры корня. При слабой транспирации этот раствор может иметь ту же концентрацию, что и пасока.

Из листовых жилок вещества поступают в свободное пространство клеток мезофилла, а потом в симпласт. Другими словами, вещества должны пройти путь, обратный тому, по которому они передвигаются, поступая в проводящую ткань корня. Поступление ионов в симпласт и в свободное пространство листа должно регулироваться скоростью их прохождения через плазмалемму живых клеток.

Когда в листе ионы кальция переходят из ксилемы в мезофилл, в клеточных стенках ксилемы некоторые участки освобождаются. Освободившиеся участки через некоторое время занимаются кальцием из участков, размещенных ниже, или Ca^{2+} из ксилемного сока. Поэтому считают, что перемещение Ca^{2+} по ксилеме напоминает восходящее движение по ионообменным участкам.

Поступление минеральных элементов из апопласта в клетки листа происходит в результате активной работы H^+ -помпы. Растущие листья – мощные акцепторные зоны для минеральных элементов ксилемного сока.

Если вспомнить, что объем воды, испаряемый за день в процессе транспирации, в 5-10 раз превышает объем клеток листа, то станет ясно, что должен существовать механизм, удаляющий излишек солей, чтобы осмотическое давление клеток не достигло опасного уровня. Существуют три таких механизма:

1. Образование малорастворимых осадков солей.
2. Соль удаляется из листа с той же скоростью, с какой и поступает.
3. Соль накапливается в специальных клетках – солевых железках.

Большинству растений, обитающих на незаселенных почвах, присущи два первых механизма. Третий механизм характерен для растений, произрастающих на засоленных почвах. В процессе эволюции у этих растений сформировалось несколько типов солевых желез: в одних случаях соль скапливается в особых пузырьвидных клетках; в других – непрерывно выделяется на поверхность листа через железистые клетки, затем смывается дождем или сдувается ветром.

Железистые клетки должны обладать чрезвычайно прочными стенками, чтобы противостоять огромному гидростатическому давлению (тургору), ибо внутриклеточная концентрация солей может повышаться в 4 раза. Хотя электрохимические измерения на клетках солевых желез не проводились, но можно сказать, что накопление солей – активный процесс.

Почти все элементы могут транспортироваться из листьев, достигших спелости и начинающих стареть, в клетки других тканей, а также в сосуды ксилемы. Отток элементов из листьев зависит от их способности проникать во флоэму и по ней перемещаться.

Основные минеральные элементы (фосфор, калий, натрий, сера, хлор, азот и другие) перемещаются также и по флоэме. Из всех двухвалентных ионов в значительном количестве перемещается по флоэме только магний, и в небольшой степени микроэлементы (железо, марганец, цинк, молибден) перемещаются по флоэме из спелых тканей в неспелые. Поскольку железо при внутриклеточном рН нерастворимо, то оно, вероятно, перемещается в неионной форме или в виде хелатного комплекса. Многие другие элементы также образуют комплексы.

Чтобы элементы могли переходить из сосудов ксилемы во флоэму и наоборот, существуют переходные клетки (клетки-спутники). В этих клетках на поверхности клеточных оболочек со стороны цитоплазмы образуются выступы и разветвленные гребенчатые выросты.

Из особенностей строения этих клеток вытекают два вывода, которые можно связать с транспортными функциями. Так как площадь поверхности плазмалеммы в таких клетках увеличивается, она повторяет все изгибы оболочки. Второе – глубокое проникновение выростов клеточной оболочки в цитоплазму обеспечивает нахождение любой части плазмалеммы вблизи клеточных органелл (ЭР, митохондрии).

Эти переходные клетки бывают двух типов: А-тип служит мостиком между ксилемой и флоэмой, В-тип ответственен за перенос субстратов, транспортируемых по флоэме, в симпласт паренхимы или в клетки обкладки проводящего.

Тип циркуляции ионов и метаболитов в большой мере зависит от роста и метаболической активности. Рост любого органа растения порождает потребность в растворенных веществах, обеспечивающих его метаболическую активность и поддерживающих осмотический потенциал при увеличении объема. Таким образом, скорость роста растения влияет и на скорость поступления ионов, и на распределение ионов в данной части растения. Рост растений регулируется целым рядом взаимодействующих факторов. Мы мало знаем не столько о самих факторах, сколько об их взаимодействии.

Известно, что транспорт ионов регулируется гормонами. ИУК влияет на структуру и вязкость мембран, а также на ионный транспорт в растительных клетках. В определенных условиях ИУК избирательно действует на поступление анионов и катионов.

Кинетин и другие цитокинины способны замедлять старение тканей и поддерживать нормальную скорость белкового синтеза и других метаболических процессов. Главный эффект данных регуляторов роста сводится к установлению в листе градиента метаболической активности, что влияет и на характер перемещения растворенных веществ.

Абсцизовая кислота – гормон «старения» растений, приводит к опаданию листьев у деревьев, обладает регуляторным действием на мембранные

транспортные процессы. Она влияет на проницаемость мембран клеток корня для воды, изменяет K^+/Na^+ -избирательность. АБК ингибирует поступление K^+ в замыкающие клетки, которое необходимо для открывания устьиц.

Тема 9. Ассимиляция азота, фосфора и серы.

- 1 Ассимиляция нитрата и аммония.
- 2 Фиксация молекулярного азота атмосферы.
- 3 Фосфорный обмен.
- 4 Обмен серы.

1 Ассимиляция нитрата и аммония.

Формы азота, используемые растением. В среде обитания растений азот представлен в виде газообразного азота атмосферы N_2 ($\approx 78\%$) и в составе органических и неорганических соединений в почве, пресной и морской воде. Растениям недоступны напрямую огромный запас азота в воздухе и органический азот почвы, на долю которого приходится 99 % общего азота почвы. Они поглощают азот из почвы в виде минеральных ионов нитрата и аммония.

Азот почвы происходит из атмосферы в результате процессов химической и биологической азотфиксации. Биологическая азотфиксация – уникальная способность некоторых прокариот (цианобактерий, актиномицетов, зеленых серных бактерий, бактерий родов *Azotobacter* и *Clostridium* и др.) восстанавливать N_2 до NH_4^+ при обычных температуре и давлении.

Запасы почвенного азота, доступного для минерального питания растений, пополняются за счет следующих процессов:

Аммонификация – это разложение микроорганизмами азотсодержащих органических соединений (белков, мочевины, нуклеиновых кислот и др.) с образованием свободного аммиака. Процесс аммонификации в обыденной жизни называют **гниением**, поскольку при этом наряду с аммиаком выделяется сероводород, метилмеркаптан и др. вещества с характерным неприятным запахом. Аммонифицирующие микроорганизмы широко распространены в почве, воздухе, воде, животных и растительных организмах. Поэтому любой подходящий субстрат быстро подвергается гниению. Наиболее глубокий распад белка с образованием безазотистых и азотистых соединений (индол, скатол, аммиак, сероводород) идет при участии спорообразующих бактерий родов *Bacillus*, *Clostridium* и семейства.

Нитрификация – микробиологический процесс окисления аммония до нитрита и далее до нитрата, что связано либо с получением энергии (хемосинтез, автотрофная нитрификация), либо с защитой от активных форм кислорода, образующихся при разложении пероксида водорода (гетеротрофная нитрификация).

Денитрификация (восстановление нитрата) – сумма микробиологических процессов восстановления нитратов до нитритов и далее до газообраз-

ных оксидов и молекулярного азота. В результате их азот возвращается в атмосферу и становится недоступным большинству организмов. Осуществляется только прокариотами (причём как бактериям, так и археями) в анаэробных условиях и связана с получением ими энергии.

Биологическая азотфиксация вносит наиболее значительный вклад в круговорот азота в биосфере.

Поглощение и усвоение нитрата. Усвоение нитрата – сложно организованная система последовательных биохимических и физиологических процессов, включающая поступление аниона в корень, его восстановление и накопление в корнях, радиальный транспорт, загрузку NO_3^- в сосуды ксилемы и транслокацию в надземные органы, восстановление и накопление нитрата в листьях. У некоторых растений доля нитрата, транспортируемого в побег, достигает 80-90 %. Из листьев же в корни NO_3^- не перемещается. Азот нитрата, восстановленный в корнях, в виде аминокислот, амидов или уреидов поступает в побеги. На уровне целого растения происходит довольно интенсивный круговорот аминокислот и амидов между надземными органами и корнями.

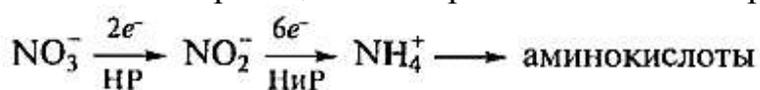
Накопление нитрата в тканях, достигающее при определенных условиях высоких значений, – одна из особенностей азотного обмена растений. С одной стороны, в условиях возникшего азотного дефицита накопленный ранее нитрат служит эндогенным источником N для новых азотпотребляющих синтезов. С другой, стороны, нитрат, местом накопления которого служит вакуоль, выполняет осморегуляторную функцию.

Движущей силой транспорта нитрат-ионов через плазмалемму является протонный градиент. Это активный транспорт в симпорте с протоном. Транспорт нитрата через мембраны может быть важным звеном в регуляции усвоения нитрата в растении. На уровне плазмалеммы контролируется поглощение нитрата из среды, на уровне тонопласта – накопление и ремобилизация запасенного ранее NO_3^- , на уровне транспорта через мембрану ЭР – симпластный транспорт на средние расстояния и, наконец, выход нитрата из клеток стеллярной паренхимы определяет загрузку ксилемы.

Накопленный в растительных тканях нитрат асимметрично распределен между двумя основными клеточными компартментами: цитозолем и вакуолью. По мере накопления сперва заполняется доступный для восстановления метаболический пул (МП) в цитозоле, затем формируется запасной, или вакуолярный, пул (ЗП). Различия по содержанию нитрата у растений, выращенных при разной его доступности, связаны в первую очередь с размерами ЗП. Однако на уровне клетки нитрат еще и перемещается по симпласту. Поэтому более достоверно компартментацию нитрата отражает трехкомпартментная модель, которая учитывает, наряду с метаболическим и запасным, подвижный пул (ПП) нитрата.

Восстановление нитрата в растениях (а также в водорослях, грибах и микроорганизмах) осуществляется в две стадии: первая – двухэлектронное восстановление нитрата до нитрита, катализируемое нитратредуктазой (НР), вторая – шестиэлектронное восстановление нитрита до аммония, катализиру-

емое нитритредуктазой (НиР). Далее аммоний включается в состав аминокислот в реакциях первичного аминирования и амидирования:



Первая реакция самая медленная и лимитирует весь процесс в целом.

Нитрит и аммоний токсичны для растения и в норме не накапливаются.

По структуре НР – металлофлавопротеин, образующий димеры и тетрамеры. Каждая субъединица состоит примерно из 1000 аминокислот и включает три кофактора: ФАД, цитохром b_5 и молибдоптерин, которые обеспечивают передачу электронов от НАДН на NO_3^- . Большинство форм НР у растений используют в качестве восстановителя НАДН, но некоторые (соя, кукуруза, ячмень, рис) биспцифичны и связываются либо с НАДН, либо НАДФН. Электроны от восстановителя передаются на ФАД, затем через геминное железо на молибден и далее на нитрат.

НР локализована в цитозоле. У большинства видов она обнаружена как в корнях, так и в листьях. В корнях при низких экзогенных концентрациях нитрата НР обнаруживается в эпидермальных и кортикальных клетках ближе к поверхности корня. При высоких концентрациях NO_3^- в среде НР есть во всех клетках коры и стели. В листьях C_4 -растений НР локализована в клетках мезофилла, но не в клетках обкладки, так как хлоропласты мезофилла в большей степени продуцируют восстановитель при нециклическом фотосинтетическом транспорте электронов.

Нитритредуктаза. Нитрит, образующийся при восстановлении нитрата, транспортируется в хлоропласты или пластиды в нефотосинтезирующих тканях, где восстанавливается до аммония. Нитритредуктаза (НиР), катализирующая эту реакцию, использует в качестве донора e^- восстановленный ферредоксин.

В хлоропластах восстановление нитрита через ферредоксин обеспечивается за счет нециклического потока электронов в ЭТЦ фотосинтеза, в нефотосинтетических тканях – за счет НАДФН из окислительного пентозофосфатного пути при участии ферредоксин-НАДФ⁺-редуктазы.

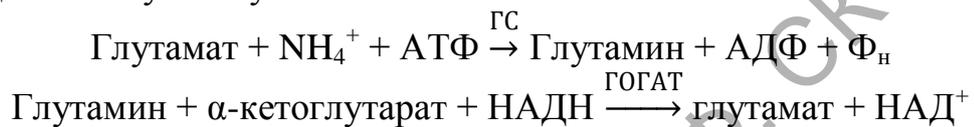
НиР – мономер состоит из двух доменов и кофакторов, которые передают электроны от ферредоксина на нитрит. Активность НиР на порядок выше активности НР, поэтому нитрит в обычных условиях не накапливается и скорость ассимиляции нитрата лимитирует первая реакция. НиР, так же как и НР, индуцируется нитратом (а не нитритом) и светом.

Поглощение и ассимиляция аммония. Поглощение аммония высшими растениями обеспечивается двумя различными транспортными системами: высокого и низкого сродства. Транспорт с низким сродством происходит через канал. Система транспорта высокого сродства представлена аммонийным транспортером с низким сродством к калию. Перенос NH_4^+ осуществляется в антипорте с H^+ .

Поскольку аммоний ядовит и не должен накапливаться в клетках, следующий этап ассимиляции азота – включение азота аммония в состав орга-

нических соединений через синтез амидов и аминокислот. Существуют два главных пути ассимиляции азота аммония у растений: ГС/ГОГАТ-путь и ГДГ-путь, названия которых происходят от сокращенного имени участвующих в них ферментов. ГС – глутаминсинтетаза; ГОГАТ – глутаминоксиглутаратаминотрансфераза или глутаматсинтетаза; ГДГ – глутаматдегидрогеназа.

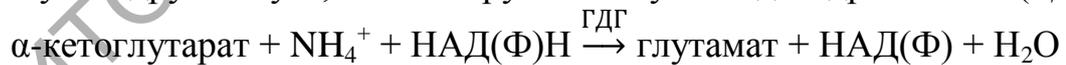
В 1974 г. Р. Ли и Б. Мифлин (США) описали процесс включения аммония в глутамат с участием двух ферментов: глутаминсинтетазы (ГС) и глутаматсинтазы (глутаминоксиглутаратаминотрансфераза – ГОГАТ). Именно этот процесс и получил название ГС/ГОГАТ-пути. Он состоит из двух последовательных реакций. Сначала глутаминсинтетаза катализирует присоединение аммония к глутамату с образованием глутамина. Образовавшийся глутамин далее реагирует при участии ГОГАТ с α -кетоглутаратом. В результате образуются две молекулы глутамата:



Если реакция идет в хлоропластах, то донором водорода для нее вместо НАДН является восстановленный ферредоксин. Для реакции, катализируемой глутаминсинтетазой (ГС), необходим не только гидролиз одной молекулы АТФ, но и присутствие в качестве кофакторов двухвалентных ионов магния, марганца и кобальта. Молекула глутаминсинтетазы (ГС) состоит из восьми одинаковых субъединиц. В растениях содержится две формы этого фермента – цитозольная и пластидная. Активность глутаминсинтетазы в корнях днем мала, к вечеру становится равной ее же активности в листьях, а ночью активность этого фермента в корнях больше, чем в листьях.

Глутаматсинтетаза (ГОГАТ) тоже существует в двух формах. Одна из них использует в качестве донора электронов НАДН, а другая – восстановленный ферредоксин. Первая локализована в лейкопластах нефотосинтезирующих клеток, а вторая – в хлоропластах.

Помимо глутамин-глутамат синтетазного пути ассимиляции аммония существует и другой путь, катализируемый глутаматдегидрогеназой (ГДГ):



Глутаматдегидрогеназа (ГДГ) выделена не только из растительных, но и из животных и бактериальных клеток. Она находится главным образом в митохондриях, так как именно в них образуются органические кетокислоты и восстанавливается НАД, являющийся донором водорода для этих реакций.

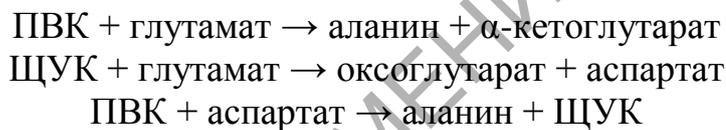
До недавнего времени глутаматдегидрогеназный (ГДГ) путь считали главным путем ассимиляции аммония, да и изучен он был раньше, чем глутамин-глутамат синтетазный (ГС/ГОГАТ) путь. Однако было установлено, что глутаматдегидрогеназа (ГДГ) не может функционировать при низких концентрациях аммония в клетках. С помощью ингибиторного анализа было показано, что активность ГДГ зависит от функционирования глутамин-глутамат синтетазного (ГС/ГОГАТ) пути: глутаматдегидрогеназа (ГДГ) активируется в неблагоприятных условиях, вызываемых накоплением аммония

из-за снижения скорости протекания глутамин-глутамат синтетического (ГС/ГОГАТ) пути.

Глутамин – продукт первичной ассимиляции аммония. Аммоний представляет собой основное и, по-видимому, единственное вещество, включающееся в процессы азотного обмена. При этом аммоний может быть разного происхождения: 1) образовавшийся в результате восстановления нитратов; 2) непосредственно поглощенный из почвы; 3) образовавшийся в гликолатном цикле фотосинтеза или 4) в результате распада белков в стареющих органах. Реакции ассимиляции аммония очень важны: Это не только путь обезвреживания аммиака, но и важнейший механизм накопления аминокислот в клетке.

Итак, в результате ассимиляции аммония образуются только глутаминовая кислота и глутамин. Остальные аминокислоты возникают в процессе трансаминирования (переаминирования) и взаимопревращения аминокислот. Реакции переаминирования катализируются трансаминазами, кофактором которых является витамин В₆ (пиридоксальфосфат). Трансаминазы находятся в цитозоле, хлоропластах, митохондриях, глиоксисомах и пероксисомах.

Наиболее интенсивно в растении протекают следующие реакции переаминирования:



Главным источником α -кетоглутарата является цикл Кребса (ЦТК), поэтому можно говорить о центральной роли дыхания в ассимиляции азота. Кетоглутаровая и пировиноградная кислоты – важнейшие продукты превращения углеводов, поэтому описанные реакции образования аминокислот имеют большое значение в качестве путей, тесно связывающих обмен углеводов с обменом аминокислот и белков.

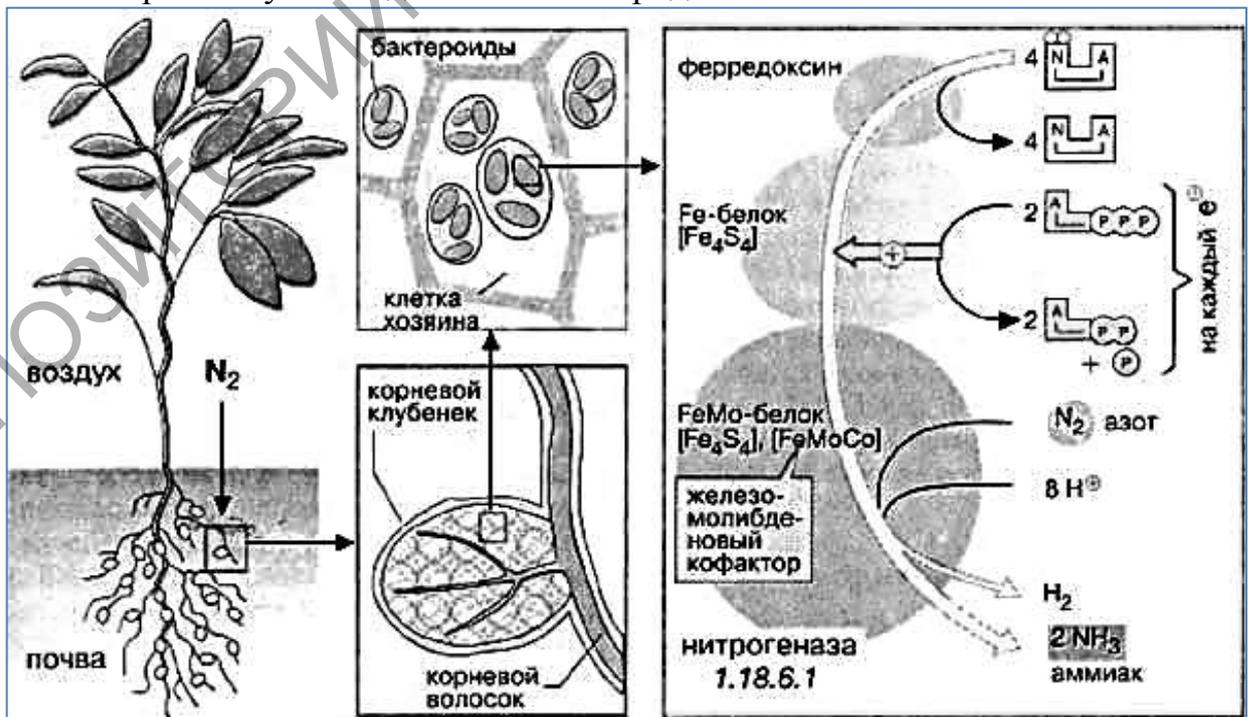
В переаминировании участвует и гликолатный цикл фотосинтеза: в пероксисоме образовавшийся глиоксилат в результате реакции трансаминирования, идущей при участии фермента глиоксилатглицинаминотрансферазы, превращается в глицин. Для образования глицина используется аминокислотная группа от глутамата, который при этом превращается в α -кетоглутарат. Две молекулы глицина затем могут дать одну молекулу серина. Многообразие аминокислот создается и в результате превращения одной аминокислоты в другую.

2 Фиксация молекулярного азота атмосферы

Биологическая азотфиксация вносит наиболее значительный вклад в круговорот азота в биосфере. Азотфиксирующие организмы можно разделить на две группы: свободноживущие и симбиотические формы. Существует три основных типа азотфиксирующих симбиозов микроорганизмов с растениями: ризобий с большой группой бобовых растений (Fabaceae), цианобактерий с голосеменными и актиномицетов с небобовыми покрытосеменными растениями. Бобовые – самая большая группа растений, образующих «товарищество» с бактериями-азотфиксаторами рода *Rhizobium*. В симбио-

тические отношения вступают арахис, соя, чечевица, горох, фасоль, люцерна, клевер, люпин, бобы и другие. Растение-хозяин снабжает бактерии углеводными компонентами и получает зафиксированный атмосферный N_2 в виде аминокислот, амидов или уреидов. Биологическая фиксация азота атмосферы имеет важное значение. Об этом свидетельствуют масштабы процесса – до 200 млн т N/год.

Корневые системы бобовых растений обладают специфическими корневыми выделениями. Благодаря этому клубеньковые бактерии скапливаются вокруг корневых волосков, которые при этом скручиваются. Такая способность организмов передвигаться в ответ на узнавание химических продуктов, называется хемотаксисом. В осуществлении контактного взаимодействия микроорганизмов с растением важное значение имеет так называемое лектин-углеводное узнавание растения микроорганизмом. Суть этого в том, что лектин корневых волосков растений прочно связывается с углеводом поверхности бактерий. Бактерии, внедрившиеся в корневой волосок, в виде сплошного тяжа (т.н. инфекционные шнуры), состоящего из соединенных слизью бесчисленных бактерий, проникают в паренхиму корня. Клетки пероцикла начинают усиленно делиться. Возможно, бактерии выделяют гормональные вещества типа ауксина и именно это является причиной разрастания тканей, образуются вздутия – клубеньки. Клетки клубеньков заполняются быстро размножающимися бактериями, но остаются живыми и сохраняют крупные ядра. Бактерии при этом трансформируются сами, увеличиваются в размерах, поэтому их называют бактериоиды. Ткань клубеньков, заполненная бактериями, приобретает розовую окраску, так как после заражения в клетках бактерий образуется пигмент, сходный с гемоглобином, – леггемоглобин. Этот пигмент связывает кислород воздуха и тем самым предохраняет фермент нитрогеназу от воздействия кислорода.



Взаимоотношения между высшими растениями и клубеньковыми бактериями обычно характеризуют как симбиоз. Однако на первых этапах заражения бактерии питаются целиком за счет высшего растения, т.е. практически паразитируют на нем. В этот период рост зараженных растений даже несколько тормозится. В дальнейшем азотфиксирующая способность бактерий увеличивается, и они начинают снабжать азотистыми веществами растение-хозяина, вместе с тем бактерии получают от высшего растения углеводы (симбиоз). По мере дальнейшего развития наступает этап, когда высшее растение паразитирует на клетках бактерий, потребляя все образующиеся там азотистые соединения. В этот период часто наблюдается растворение (лизис) бактериальных клеток.

Благодаря деятельности клубеньковых бактерий часть азотистых соединений из корней бобовых растений диффундирует в почву, обогащая ее азотом. Посев бобовых растений ведет к повышению почвенного плодородия. Гектар бобовых растений в симбиозе с бактериями может перевести в связанное состояние от 100 до 400 кг азота за год. Значение этого трудно переоценить, если учесть, что азотные удобрения наиболее дорогостоящи, а в почве соединения азота содержатся в небольших количествах.

Конечным продуктом фиксации азота является аммиак. В процессе восстановления азота до аммиака участвует мультиферментный комплекс – нитрогеназа. Нитрогеназа состоит из двух компонентов: MoFe-белок и Fe-белок. MoFe-белок содержит молибден, железо и серу. По современным представлениям этот белок осуществляет связывание и восстановление азота. Fe-белок содержит железо и серу. Эта субъединица участвует в транспорте электронов от их доноров (ферредоксин) на MoFe-белок. Источником протонов и электронов для восстановления азота служит дыхательная электрон-транспортная цепь. Это указывает на связь усвоения азота атмосферы с процессами дыхания, а также фотосинтеза (источника углеводов). Для восстановления N_2 до NH_3 требуется АТФ как источника энергии: по расчетам для восстановления одной молекулы N_2 требуется не менее 12 молекул АТФ. Реальные затраты энергии значительно выше и составляют 25-35 молекул АТФ. Особенность нитрогеназы заключается в том, что для работы фермента требуются анаэробные условия. Вместе с тем в клетках высшего растения кислород необходим для поддержания дыхания. Роль леггемоглобина заключается в связывании O_2 в организме бактерий и создании условий для работы нитрогеназы.

Для образования леггемоглобина необходимы Fe, Си и Со. Для нормального протекания процесса азотофиксации необходимы Мо и Fe, поскольку они входят в состав фермента нитрогеназы. Молибден выполняет структурную функцию, поддерживая конформацию нитрогеназы, каталитическую, участвуя в связывании азота и переносе электронов, а также индуцирует синтез нитрогеназы. Кобальт необходим в связи с тем, что он входит в состав витамина B_{12} , который вовлекается в процесс биосинтеза леггемоглобина.

Образовавшийся аммиак здесь же в клетках корня реагирует с α -кетоглутаровой кислотой с образованием глутаминовой кислоты, которая и вовлекается в дальнейший обмен. В надземные органы растения-хозяина азотистые вещества передвигаются главным образом в виде амидов (аспарагина, глутамина).

3 Фосфорный обмен

Растения поглощают фосфор из почвенного раствора в форме однозамещенных или двухзамещенных солей ортофосфорной кислоты.

Следует выделить две наиболее характерные особенности фосфорного питания. Во-первых, дефицит доступного для растений неорганического фосфата (Φ_n) в почвах. Специальную помощь в поглощении труднодоступного для растения Φ_n оказывают микориза и корневые выделения. Во-вторых, неизменность степени окисленности этого элемента в метаболических реакциях, в отличие от N и S. Биохимия фосфора ограничивается главным образом присоединением или переносом остатка ортофосфорной кислоты на различные субстраты.

Основные типы фосфорсодержащих соединений. Содержание фосфора в растительных тканях составляет 0,04 % от сырой массы или 0,3 % от сухого вещества. Обычно немногим более 50 % фосфора представлено в тканях в виде фосфата и пирофосфата. С органическими соединениями ионы ортофосфата образуют моноэфиры, диэфиры и ангидриды.

Можно выделить пять основных типов фосфорсодержащих соединений: 1) ДНК и РНК; 2) фосфолипиды; 3) фосфорные эфиры (C–O–P); 4) нуклеозидфосфаты АТФ, АДФ, НАДФН; 5) фосфат и пирофосфат. В составе двух первых типов соединений фосфор выполняет структурную функцию, в остальных – метаболическую. В структуру нуклеиновых кислот фосфат входит в форме стабильного диэфира. Фосфатные группы в составе фосфолипидов обуславливают гидрофильность молекулы с одного конца, в то время как остальная часть молекулы липофильна. Двойственность свойств фосфолипидов лежит в основе структуры всех биомембран. Фосфор играет особую важную роль в энергетике клетки. Энергия запасается в клетке в виде пирофосфатных связей ($\Phi\Phi_n$, АТФ, АДФ) или в форме высокоэнергетических эфирных связей фосфора.

У растений основной запасной формой фосфора является фитин – Ca^{2+} - Mg^{2+} -соль инозитолфосфорной кислоты. Значительные количества фитина накапливаются в семенах.

Транспорт фосфата через мембраны. *Транспорт Φ_n через плазмалемму.* Поступление в клетку через плазмалемму, или вход, происходит против «крутого» электрохимического потенциала на мембране и обеспечивается транспортерами. Выход Φ_n из клетки происходит пассивно через канал.

Идентифицированы два подсемейства фосфатных транспортеров плазмалеммы: 1) индуцируемые, с высоким сродством к переносимому аниону; 2) конститутивные, с низким сродством к фосфату. Механизм транспорта: симпорт с 2H^+ или 4H^+ .

Фосфатные транспортеры – интегральные мембранные белки с молекулярной массой около 58 кДа. Каждый белок образует 12 гидрофобных внутримембранных доменов в конфигурации 6 + 6. Две области, по 6 доменов каждая, соединены большой гидрофильной «петлей», ориентированной внутрь клетки.

Такой тип строения присущ многим транспортным белкам. Фосфатное голодание приводит корни растений в состояние высокой готовности поглощать неорганический фосфат из среды после периода голодания даже при его ничтожных концентрациях. Гены белков-транспортеров экспрессируются также в клетках других органов.

Транспорт фосфата через тонопласт. Основной клеточный компартмент накопления свободного фосфата – вакуоль. Транспорт иона фосфата через тонопласт, так же как и через плазмалемму, осуществляется в двух направлениях: в и из вакуолярного компартмента. Движущей силой для транспорта ортофосфата в вакуоль является электрический градиент и в значительно меньшей степени – протонный градиент. В этом принципиальное отличие механизма транспорта Φ_n через тонопласт от транспорта через плазмалемму.

Потоки фосфата через мембраны пластид. Особого внимания заслуживает транспорт Φ_n между цитозолем и пластидами. Пластиды содержат группу различных по структуре белков «фосфатных транслокаторов», для переноса через мембрану в антипорте с Φ_n низкомолекулярных соединений: триозофосфатов, ФЕП и гексозофосфатов. Внутренняя мембрана хлоропласта высоко селективна и содержит, в частности, триозофосфат/фосфат-транспортер. Этот белок присутствует исключительно в фотосинтезирующих тканях. У мутантных растений с низким содержанием ТФТ в хлоропластах происходит избыточное накопление крахмала. В норме большая часть фиксированного углерода на свету экспортируется из хлоропласта в виде фосфотриоз в обмен на Φ_n .

Еще один «фосфатный транслокатор» пластид – ФЕП/фосфат-транспортер (ФФТ). Транспорт ФЕП из цитозоля в хлоропласт необходим для дальнейших реакций биосинтеза аминокислот, жирных кислот или предшественников шикиматного пути, так как хлоропласты и незеленые пластиды у большинства растений не содержат полного набора гликолитических ферментов для превращения гексозофосфатов и/или триозофосфатов в ФЕП. ФФТ высоко селективен: переносит только ФЕП и фосфат.

Метаболизм фосфата. Главный биохимический путь включения фосфата в органические соединения идет через АТФ: неорганический фосфат вовлекается в реакции углеводного обмена и биосинтеза фосфолипидов. В состав нуклеиновых кислот АТФ входит как ключевое соединение. Поскольку химическая форма фосфора не меняется, можно говорить о «химической» компартментации или распределении Φ_n между различными типами органических соединений. Уже через 30 с поглощенный Φ_n включается в состав АТФ. Далее имеет место быстрая обменная реакция между АТФ и УТФ. Второе место по интенсивности вовлечения фосфата в метаболизм занимают ре-

акции фосфорилирования глюкозы и триоз в гликолизе. Менее быстрые реакции включения P_n – через фосфатидилхолин в состав фосфолипидов биомембран. Обновление «структурного» фосфата в составе нуклеотидов, где АТФ – ключевое соединение, идет чрезвычайно медленно, и содержание P в ДНК достаточно стабильный показатель для вида. Доля P в других формах фосфорсодержащих соединений от общего содержания P меняется в зависимости от типа ткани, возраста и фосфорного питания.

После заполнения пулов быстро обновляемого органического фосфата в клетке начинается накопление неорганического фосфата. За исключением строгого фосфорного голодания, цитозольная концентрация Φ_n поддерживается на постоянном уровне независимо от экзогенной концентрации Φ_n . Постоянство концентрации Φ_n в цитозоле необходимо для обновления и поддержания химических пулов P и протекания множества ферментативных реакций. Вакуолярная концентрация, напротив, широко варьирует: быстро возрастает в ответ на улучшение фосфатного питания и снижается вплоть до нуля при фосфатном голодании.

Фосфорилирование и дефосфорилирование белковых молекул – важнейший способ регуляции их активности. Включение фосфата в молекулу белка приводит к перераспределению в ней электрических зарядов, модификации структуры и функций. Фосфорилирование белков регулирует активность многих ферментов, синтез РНК и белка, как следствие – деление и дифференцировку клеток. Это способ быстрой регуляции метаболической активности на уровне клетки и тканей.

У хорошо обеспеченных Φ_n растений большая часть поглощенного корнями фосфата транспортируется по ксилеме в более молодые листья. Радиальный транспорт по корню идет в виде фосфорных эфиров сахаров. В ксилему фосфат загружается после дефосфорилирования ГлбФ и по ксилеме транспортируется в виде Φ_n .

Наблюдается также быстрая ретранслокация Φ_n по флоэме. Приблизительно половина Φ_n ретранслоцированного из надземных органов в корни по флоэме, затем переносится в ксилему и возвращается обратно в листья. Если в ксилеме P всегда транспортируется исключительно как свободный фосфат, то во флоэме обнаруживаются значительные количества органического фосфора.

4 Обмен серы

Растения, как первичные продуценты серосодержащих органических соединений, наряду с микроорганизмами, играют ключевую роль в круговороте серы в биосфере. Поглощение серы растениями происходит в основном из почвы в виде иона SO_4^{2-} . После поглощения сульфат-ион может накапливаться в тканях корней и надземных органов в невосстановленном виде. Восстановление сульфата, необходимое для включения серы в состав органических соединений, происходит в пластидах, преимущественно в хлоропластах.

Серосодержащие органические соединения. Сера в первую очередь необходима для синтеза и регуляции количества и качества производимого

растениями белка, так как входит в состав двух серосодержащих аминокислот: цистеина и метионина, различающихся по положению серы в молекуле.

Цистеин – главный продукт ассимиляторного восстановления серы и ключевой компонент биосинтеза белка, глутатиона и фитохелатинов. SH-группы цистеиновых остатков участвуют в образовании ковалентных, водородных, меркаптидных связей, поддерживающих трехмерную структуру белковой молекулы. Свободные тиоловые группы определяют каталитическую активность многих ферментов, например взаимодействие белка с коферментом. Четыре SH-группы, хелатируя атом железа, формируют железосерные центры в белках – компонентах электрон-транспортных цепей энергопреобразующих мембран.

Метиониновые остатки придают молекуле белка гидрофобные свойства, что важно при стабилизации активной конформации белковой молекулы. S-аденозилметионин участвует в реакциях трансметилирования. Метионил-тРНК выступает инициатором роста полипептидных цепей. Донором S для биосинтеза метионина является цистеин.

Из наиболее функционально важных серосодержащих органических молекул следует назвать ацетилкоэнзим А (ацетил-CoA), липоевую кислоту, биотин, тиаминпирофосфат (витамин B₁). SH-группа коэнзима А образует высокоэнергетическую тиоэфирную связь с ацильными группами кислот. В частности, ацетил-CoA служит переносчиком ацетильной группы в реакциях биосинтеза жирных кислот, углеводов и аминокислот. Ряд вторичных соединений образуется из цистеина при замещении и окислении сульфгидрильной группы. Серу содержат многие растительные масла, в том числе горчичное и чесночное.

Поглощение и транспорт сульфата. Поглощение сульфата корнями в широком диапазоне концентраций описывается двухфазной кривой. Механизм транспорта – симпорт с протоном со стехиометрией $3\text{H}^+/\text{SO}_4^{2-}$.

Молекулярно-генетический анализ выявил семейство генов транспортеров сульфата на плазмалемме. Белки семейства сульфатных транспортеров различаются по сродству к SO_4^{2-} и различным образом экспрессируются. По крайней мере, можно говорить о двух типах транспортных систем: высокого сродства и низкого сродства.

Хотя транспорт сульфата в вакуоль значителен, сульфатные транспортеры на тонопласте пока не идентифицированы. Известно, что поток SO_4^{2-} в вакуоль зависит от электрохимического потенциала на тонопласте, механизм транспорта в этом случае – унипорт, а движущей силой выступает электрический градиент на этой мембране. Таким образом, транспорт SO_4^{2-} через плазмалемму и тонопласт принципиально различается.

Ассимиляторное восстановление сульфата. Первый этап превращения серы – активирование сульфата с помощью АТФ в присутствии ионов магния. Взаимодействуя с АТФ, сульфат под действием фермента АТФ-сульфуриказы образует аденозин-5'-фосфосульфат (АФС): аденозинфосфосульфат: $\text{SO}_4^{2-} + \text{АТФ} \rightarrow \text{АФС} + \text{ФФ}_n$ (пирофосфат).

Такой активированный аденозинфосфосульфат (АФС) является короткоживущим соединением.

Он может реагировать с АТФ, образуя 3-фосфоаденозин-5-фосфосульфат (ФАФС). ФАФС восстанавливается до сульфита (SO_3^{2-}) и затем до сульфида (S^{2-}). Это главный путь ассимиляции сульфата в бактериях и грибах.

Другой путь заключается в том, что сера в аденозинфосфосульфате (АФС) может превращаться в связанный с ферментом тиосульфид (R-S). Существует и третий путь, по которому аденозинфосфосульфат (АФС) прямо восстанавливается до сульфита и затем до сульфида. Образовавшийся тиосульфид или сульфид реагирует с О-ацетилсеринем, и образуется цистеин или ацетат. Ферменты синтеза цистеина локализованы в цитозоле, пластидах и митохондриях.

Восстановление сульфата до цистеина изменяет заряд серы от +6 до -4, т.е. для этого процесса нужны 10 электронов. Донорами электронов могут быть восстановленный ферредоксин, НАД(Ф)Н и другие соединения.

Цистеин необходим для синтеза другой серосодержащей аминокислоты – метионина. После синтеза цистеина и метиона сера может включаться в белки и целый ряд других важных соединений, таких как ацетил-КоА и S-аденозилметионин. Последний играет важную роль в синтезе этилена и полиаминов.

Наиболее активно восстановление сульфата протекает в листьях, поскольку фотосинтез продуцирует восстановленный тиоредоксин и ферредоксин, а в гликолатном цикле образуется серин, стимулирующий образование О-ацетилсерина. Ассимилированная сера транспортируется по флоэме к месту синтеза белка главным образом в виде глутамата.

Восстановленная сера в растении снова может подвергаться окислению. Окисленная форма неактивна. В молодых органах сера находится главным образом в восстановленной форме (в органических веществах), а в старых – в окисленной (в виде сульфата).

Регуляция ассимиляции сульфата осуществляется на разных уровнях и различными путями, которые сильно отличаются от регуляции нитратного и углеродного метаболизма. Восстановление сульфата преимущественно обеспечивается энергией фотосинтеза, но строго от света не зависит. Восстановление ферредоксина может обеспечивать окислительный пентозофосфатный цикл. Пул восстановленного глутатиона, необходимый для работы аденозинфосфосульфат (АФС)-редуктазы в пластидах, обычно не меняется. Более того, хотя активность восстанавливающих серу ферментов увеличивается в несколько раз после освещения растущих в темноте растений, эти же ферменты активны и в этиолированных растениях, тогда как нитратредуктаза и Рубиско не экспрессируются в этиолированных растениях. И наконец, в отличие от ферментов ассимиляции нитрата и углерода ферменты ассимиляции сульфата не проявляют суточных колебаний активности.

Более значимый фактор регуляции ассимиляции серы – стадия развития растения. Все ферменты ассимиляции серы активны в молодых листьях и

кончике корня, и их активность заметно падает в более старых тканях. Ассимиляторное восстановление идет там, где велика потребность в цистеине и метионине для белкового синтеза.

Распределение SO_4^{2-} между двумя клеточными компартментами (вакуолю и хлоропластом) – важный этап в регуляции усвоения сульфата. Концентрация сульфата в хлоропласте строго контролируется. Избыток поступающего в листья сульфата эффективно транспортируется в вакуоль – основной сульфатзапасяющий компартмент.

При сульфатном голодании увеличивается активность всех ферментов, вовлеченных в последовательность реакций усвоения сульфата, особенно аденозинфосфосульфат (АФС)-редуктазы. Количество мРНК для этих ферментов повышается параллельно с повышением активности. Индукция АФС-редуктазы хорошо выражена в корнях и в меньшей степени в листьях.

Тема 10. Влияние внешних факторов на поглощение минеральных элементов.

1 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ.

2 Микориза и ее роль в минеральном питании растений.

3 Физиологические основы применения удобрений.

4 Беспочвенные методы выращивания растений

1 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ. Почва и ее свойства. Как правило, корни растения находятся в разбавленных растворах, в которых концентрация многих ионов низка. В некоторых условиях поглощение ионов лимитируется скоростью потока питательных веществ к поверхности корня независимо от метаболической активности растения. Объясняется это тем, что почвенный раствор представляет собой неперемешиваемую среду, в которой часто возникают градиенты концентрации ионов. Ионы движутся к корням либо в процессе диффузии, либо вместе с водой, поступающей в растение из почвы.

Если содержание данного иона в почвенном растворе невелико и диффузия его происходит медленно, а растение поглощает его интенсивно, то концентрация иона у поверхности корня может упасть до нуля в течение нескольких часов. Сказанное относится, в первую очередь, к фосфату, однако так же может обстоять дело с калием и нитратами, особенно в невозделываемых почвах.

Массовый ток как механизм движения в почвах возможен для всех ионов, но его значение для питания растений очень сильно зависит от соотношения между скоростями доставки иона к поверхности корня и его поглощения. Поскольку скорость доставки в свою очередь зависит от концентрации данного иона в почвенном растворе, массовый ток должен играть весьма важную роль в перемещении таких ионов, как кальций, магний и нитрат (в

возделываемых почвах); есть данные, что от массового тока зависит доставка растениям калия в хорошо удобренных почвах.

Почвенный воздух, заполняющий поры, необходим для дыхания корней и, следовательно, для нормального протекания в них всех физиологических процессов. Количество воздуха в почве определяется особенностями ее структуры – наличием пор, скважин, а также ее водным режимом. В сухой почве все скважины заняты воздухом. По мере ее увлажнения, воздух вытесняется водой, а часть составляющих его газов растворяется в почвенной влаге. Для нормального существования растений почва должна содержать и воду (в мелких и средних порах), и воздух (в крупных порах).

Почвенный воздух отличается от атмосферного повышенным содержанием углекислого газа, образующегося в результате дыхания корней и почвенных микроорганизмов, и пониженным содержанием кислорода. В зоне корней недостаток кислорода встречается чаще. Уже в самых верхних слоях почвы (на глубине нескольких дециметров) концентрация кислорода быстро снижается, а на большой глубине может быть в два раза ниже, чем в атмосферном воздухе. Корни растений при гипоксии (недостатке кислорода) растут к лучше аэрируемым участкам почвы (положительный аэротропизм. Так как поглощение ионов зависит от интенсивности дыхания корневой системы, то на плохо аэрируемых почвах растения часто испытывают недостаток минеральных элементов.

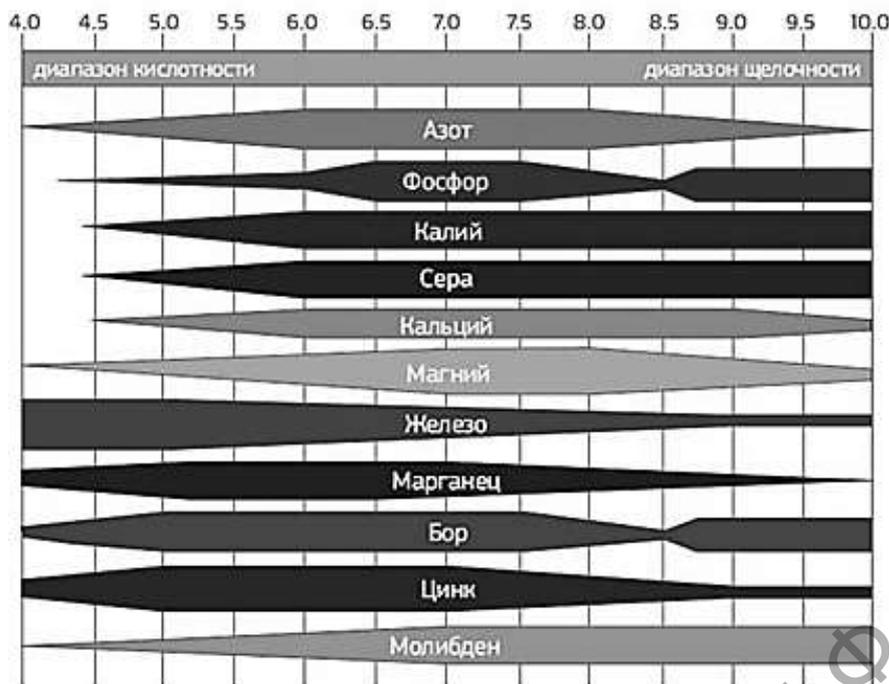
Плотность почвы влияет также на строение и распространение корней. Уплотнение почвы вызывает деформацию не только эпиблемы и корневых волосков, но даже клеток коры. На плотных почвах корневая система может плохо развиваться, в результате корни занимают меньший объем почвы, что отрицательно влияет на снабжение растений питательными веществами и водой.

Зависимость скорости поглощения ионов от их концентрации в среде. Скорость поглощения ионов из раствора зависит от их концентрации так же, как и скорость ферментативной реакции от концентрации субстрата.

В присутствии другого иона с зарядом того же знака происходит снижение скорости поглощения данного иона так же, как снижается скорость ферментативной реакции в присутствии конкурентного ингибитора. Подавление поглощения иона при наличии других ионов может быть конкурентным и неконкурентным.

pH. Минеральное питание растений, а также особенности почвы во многом зависят от кислотности среды. При нейтральной и щелочной реакциях быстрее поглощаются катионы, при кислой – анионы.

Доступность для растений макро- и микроэлементов зависит от растворимости соединений, в состав которых они входят. Растворимость солей зависит от кислотности почвенного раствора. Некоторые элементы более доступны в кислых почвах, причем их растворимость может быть столь высокой, что они становятся токсичными. Например, соединения алюминия, железа, марганца легче растворяются при pH менее 5. Так же ведут себя соединения бора, меди, цинка. При щелочной реакции среды понижается рас-



творимость солей меди, кальция, магния, марганца, цинка, а железо не растворяется и выпадает в осадок. В щелочных почвах эти элементы становятся менее доступными и даже могут появиться признаки голодания по этим элементам. Последнее особенно относится к железу. В очень кислых почвах слишком много Al^{3+} , а содержание доступных Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , PO_4^{3-} , MoO_4^{2-} понижено. В более щелочных почвах, напротив, ионы Fe^{3+} , Mn^{2+} , PO_4^{3-} и некоторые микроэлементы связаны в труднорастворимых соединениях, поэтому растения хуже ими обеспечиваются.

Отрицательное влияние кислой реакции почвы на растение усиливается с уменьшением в ней питательных веществ. В кислых почвах уже при незначительном содержании подвижных форм алюминия и марганца проявляется их отрицательное действие. Растворимый алюминий в основном влияет на корни: они становятся короче и у них образуется меньше корневых волосков. Алюминий и марганец значительно нарушают углеводный, фосфорный и азотный обмен. Однако прямой корреляции между чувствительностью к алюминию и марганцу, с одной стороны, и кислотностью почвы – с другой, не обнаружено.

Повышенная растворимость алюминия и железа приводит также к связыванию анионов фосфата, в результате чего образуются труднорастворимые соединения, способствующие обеднению почвы легкодоступной фосфорной кислотой, и наблюдается фосфорное голодание.

В зависимости от pH среды могут измениться и поглощающие свойства самого растения. Например, высокая кислотность увеличивает проницаемость мембран, вызывает повреждения переносчиков.

Хотя величина pH почвенного раствора от 4 до 9 считается оптимальной, каждый вид растений приспособлен к определенной кислотности. При усилении кислотности почвы увеличивается проницаемость мембран, подкисляется клеточный сок, ухудшается углеводный и фосфорный обмен, снижается содержание белка и концентрация хлорофилла.

Растение может изменять кислотность питательного раствора. При погружении корневых систем в растворы с низким или высоким pH происходит соответственно выделение ионов из корней или поглощение их из внешней

среды. В результате растворы с низким рН подщелачиваются, а с высоким – подкисляются в течение долей часа.

В полевых условиях способность растений регулировать величину рН ограничена из-за большого объема почвы. В связи с этим в земледелии разработаны меры помощи растениям, например известкование. Внося в кислую почву известь, можно увеличить величину рН и таким образом создать более благоприятные условия для поглощения веществ.

Роль **температуры** в поглощении солей объясняется прежде всего ее влиянием на интенсивность дыхания корней. От температуры как фактора, координирующего работу ферментов, зависят скорость метаболических процессов, а также транспирации, влияющие на поглощение. При низких температурах транспортные белки в мембране работают медленнее.

Эту зависимость поглощения солей от температуры можно выразить одновершинной кривой с тремя кардинальными точками: минимум, оптимум и максимум, расположение которых зависит от природы самого организма, прежде всего от его холодостойкости. При температурах, близких к нулю, поглощение ионов идет очень медленно. Медленное поглощение солей, особенно азота, на холодных болотных почвах приводит к тому, что там растет много насекомоядных растений, которые восполняют недостаток неорганического азота органическим. С повышением температуры от 5 до 40 °С скорость поглощения увеличивается до максимальной. Дальнейшее повышение температуры приводит к снижению поглощения солей. Это, вероятно, связано с инактивацией белков, участвующих в поглощении и превращении ионов. Кроме того, при высоких температурах, как правило, увеличивается проницаемость мембран, что приводит к пассивному выделению ионов из клетки.

Увеличение температуры на 10 °С в интервале от 5 до 40 °С может вызвать возрастание скорости поглощения ионов в 2 и даже в 3 раза. Однако температурный коэффициент процессов поглощения питательных солей неодинаков для разных веществ.

Связь с дыханием обуславливает влияние **концентрации кислорода** на поглощение веществ. При уменьшении содержания кислорода с 21 до 2-3 % интенсивность поглощения солей остается на одном уровне. Дальнейшее снижение концентрации кислорода вызывает падение поглощения примерно в 2 раза. Снижение интенсивности поглощения солей наблюдается при той же концентрации кислорода, при которой уменьшается интенсивность дыхания.

Свет. В темноте поглощение солей замедляется и постепенно прекращается. Световую стимуляцию ионных потоков можно объяснить ускорением работы биологических насосов при включении фотосинтетического транспорта электронов и фотофосфорилирования. Так, при освещении поглощение фосфора усиливается уже через 2-3 мин. Быстрота реакции указывает на прямое действие света.

Свет может оказывать и косвенное влияние. На свету в процессе фотосинтеза образуются углеводы, являющиеся дыхательным субстратом. При

длительном выдерживании растений в темноте, после того как запас дыхательного субстрата израсходован, поглощение солей не только прекращается, но может даже наблюдаться усиление выделения веществ. Кроме того, в процессе фотосинтеза образуются НАДФН, ФдН₂, которые могут участвовать в восстановлении ионов NO₃⁻, SO₄²⁻. Известно, что включение ионов в обмен веществ благоприятствует работе транспортных систем и поглощению новых ионов. Через ускорение фотосинтеза свет стимулирует ростовые процессы, что, в свою очередь, увеличивает потребности растений в различных элементах минерального питания. У растений, находящихся в темноте, плохо развиваются корни. На свету усиливается транспирационный ток, о влиянии которого на поглощение ионов уже было сказано.

Поглощение солей зависит от скорости их ассимиляции и продолжительности дня. Выращиваемые на длинном дне растения сахарного тростника быстрее увеличивали сухую массу при внесении азотных удобрений, чем выращиваемые на коротком дне. Сокращение светлого периода суток тормозит не только поглощение и восстановление азота, но и синтез аминокислот. Причиной является уменьшение в условиях короткого дня количества дыхательного субстрата, АТФ, НАДФН и восстановленного ферредоксина.

Достаточное **водоснабжение** обеспечивает нормальный ход транспирации, а, следовательно, транспорт поглощенных ионов вместе с водой в побеги. В результате создается возможность для поглощения новых порций ионов корневой системой.

В условиях развивающейся засухи верхние слои почвы так пересыхают, что физиологическую активность сохраняют лишь корни, расположенные в нижних горизонтах. В результате ухудшается поглощение солей. В этих условиях стенки клеток паренхимы корней у некоторых растений становятся толще из-за усиления синтеза суберина, что замедляет отток поглощенных ионов в проводящие ткани и косвенно влияет на поглощение новых ионов.

Хотя в условиях засухи интенсивность дыхания сначала увеличивается, но из-за разобщения транспорта электронов и фосфорилирования в дыхательной цепи синтезируется меньше АТФ, в результате поглощение солей как активный процесс идет хуже.

При избытке воды, прежде всего, нарушается аэрация почвы: замедляется диффузия газов к корням, снижается содержание кислорода, увеличивается концентрация углекислого газа. Недостаток кислорода влияет на дыхание корней и, следовательно, косвенно на поглощение солей, а избыток СО₂ повреждает корневые системы. В условиях затопления корни плохо ветвятся и у них образуется мало корневых волосков. Уменьшение поглощения солей в условиях продолжительного избыточного увлажнения, свойственного особенно для тропических районов в период дождей и для прибрежных зон, вызывается, во-первых, снижением интенсивности дыхания и, во-вторых, плохим развитием корневой системы. Из-за недостатка элементов минерального питания в условиях затопления у растений может даже развиваться хлороз.

2 Микориза и ее роль в минеральном питании растений. Корневая система растений окружена *ризосферой*, т.е. почвой, которая непосредственно соприкасается с корнями. Она обогащена корневыми выделениями, отмершими корневыми волосками и служит питательной средой для микроорганизмов. В ризосфере бактерий в сотни и тысячи раз больше, чем вне ее. Это способствует более интенсивному протеканию здесь почвенных процессов. Ризосферные микроорганизмы находятся в сложных и многообразных взаимоотношениях с корневой системой растения, оказывая большое влияние на ее поглотительную и синтетическую функции. Эта живая масса дышит, выделяя значительные количества диоксида углерода. Многие почвенные микроорганизмы образуют минеральные кислоты – азотную и серную, а также органические кислоты – уксусную, масляную и другие, ряд ферментов. Это помогает растворению и превращению недоступных растениям соединений в доступные. Кроме того, микроорганизмы выделяют специфические вещества – витамины, регуляторы роста, антибиотики, оказывающие влияние на рост растений.

Еще большее влияние на усвоение из почвы минеральных и органических веществ оказывает симбиоз корней с почвенными грибами, впервые обнаруженный в 1882 г. Ф.М. Каменским. В 1885 г. Г. Франк, рассматривая симбиоз корня высшего растения с мицелием гриба как вполне сложившийся с морфологической точки зрения орган, дал ему специальное название **микоризы**, что означает грибокорень.

Тесное сожительство корней высших растений и грибов носит название **микоризы**. По анатомо-морфологическим признакам различают микоризы эндотрофные, эктотрофные и эктоэндотрофные микоризы.

Эктотрофная микориза возникает, когда гифы гриба оплетают корень плотной сетью, образуя или чехол, или микоризные трубки. Гифы гриба проникают сквозь ризодерму корня и распространяются по межклетникам, не проникая в клетки. Для такого типа микоризы характерно отсутствие корневых волосков и редукция корневого чехлика вплоть до одного-двух слоев клеток. Гифы гриба разделяют корень на зоны (в виде сети гиф – сеть Гарттига). Эктотрофная микориза свойственна большинству древесных растений.

Основное отличие *эндотрофной микоризы* в том, что гифы гриба проникают в клетки коры корня (через поры, не проходя сквозь плазмалемму). На поверхности корня микориза выражена слабо, то есть вся основная часть гриба находится внутри корня. Корневые волоски на поглощающих корнях при этом сохраняются. В клетках корня могут образовываться скопления гиф гриба в виде клубков. Гифы могут разветвляться внутри клетки – эти образования называются арбускулами.

Существует несколько различных типов эндомикоризы, причем некоторые из них сильно отличаются друг от друга. У представителей большого семейства вересковых образуется особого типа эндомикориза, занимающая в некоторых отношениях промежуточное положение между типичной эктомикоризой лесных деревьев и высоко специализированной эндомикоризой ор-

хидных. Гифы проникают у них в клетки коры, образуя в них плотную массу, но в то же время оплетают корни рыхлым чехлом. При этом клубки гиф в клетках коры впоследствии перевариваются растением-хозяином, что вообще характерно для эндомикоризы. С другой стороны, микоризный гриб при соответствующих условиях может, в свою очередь, стать настоящим паразитом. В образовании микоризы типа вересковых участвуют оомицеты и зигмицеты.

Наиболее специализированный тип эндомикоризы можно наблюдать у орхидных. В отличие от эктомикоризы и микоризы вересковых у орхидных нет гифовой мантии вокруг корней и мицелий почти целиком находится внутри корня. Гифы гриба проникают из почвы в клетки коры корня, где образуют клубки, которые впоследствии перевариваются клетками растения-хозяина. В отличие от эктомикоризных грибов грибы, образующие микоризу орхидных, способны разлагать сложные органические вещества и снабжать корни продуктами их разложения, что имеет большое значение в сапрофитном питании орхидных.

Эндотрофная микориза распространена в основном среди травянистых растений. У древесных пород эндотрофная микориза встречается редко и не может иметь существенного значения в минеральном питании

Эктоэндотрофная микориза характеризуется наличием грибного чехла, гиф гриба между клетками коровой паренхимы (сеть Гартига) и внутри отдельных клеток, отсутствием корневых волосков на поверхности корневых окончаний.

Значение симбиотических взаимоотношений между грибом и корнем. Гифы гриба более чем на порядок тоньше корневых волосков, и поэтому способны проникать в тончайшие поры почвенных минералов. В 1 см² почвы, окружающей корни, общая протяженность нитей микоризы составляет от 20 до 40 м. Нити грибов постепенно разрушают почвенные минералы, добывая из них минеральные элементы питания растений. Микориза играет существенную роль в снабжении растений фосфором, а также цинком и кобальтом. При этом растение отдает микоризе от 20 до 30 % усвоенного им углерода в виде растворимых органических соединений.

Помимо снабжения питательными веществами, микориза, переплетаясь под землей, осуществляет связь одного растения с другим путем переноса и обмена органических и минеральных соединений. Таким образом, растущие рядом растения – это единое целое, связанное подземной сетью многочисленных тончайших нитей.

После установления симбиоза лесных деревьев с почвенными грибами и открытия микоризы вопрос о природе взаимоотношений, существующих между грибом и растением, непрерывно интересовал ботаников, лесоводов и других ученых, работающих в этой области. Этот вопрос, представляющий большой теоретический интерес и практическое значение для лесоводства, решался по-разному в зависимости от типа микоризы, вида растения и гриба, от условий их роста. Физиологические взаимоотношения между грибом и орхидеей или между грибом и злаком (в случае опьяняющего плевела) при

эндотрофной микоризе очень хорошо сбалансированы. Гриб постоянно присутствует в семени злака, передается из поколения в поколение, питается за счет растений, не оказывая на него угнетающего действия. Такое взаимное приспособление двух организмов, при котором оба симбионта извлекают выгоду из жизни в сообществе, обозначают термином мутуалистический симбиоз. Например, гриб получает питательные вещества из орхидеи, а некоторые продукты его обмена веществ стимулируют цветение растения. При эндотрофной микоризе гриб своими разветвлениями мицелия в почве заменяет корню корневые волоски и усиливает усвоение из почвы воды, минеральных солей и азотистых органических веществ. От растений грибы получают углеводы и некоторые ростовые вещества.

В других случаях хорошо сбалансированное равновесие между симбионтами может быть нарушено и грибы начинают вести себя как патогенные организмы. Такого мнения о микоризообразователях, как о настоящих паразитах, придерживались ученые в ранние годы исследования микориз, когда было мало известно о возбудителях корневой гнили дуба и других древесных пород. В настоящее время только незначительное число ученых придерживается мнения о том, что микоризные грибы – настоящие паразиты, большинство же ученых считает грибы-микоризообразователи мало вредными и даже безвредными потенциальными паразитами. Существует и такой взгляд на микоризу, по которому высшее растение считается паразитом гриба-микоризообразователя, что отмечается при переваривании мицелия гриба и использовании этих веществ растением в случае эндотрофной микоризы. Например, гастродия японская (*Gastrodia elata*) из семейства орхидных утратила хлорофилл и перешла на питание органическими веществами, которые получает из почвы через микоризный гриб (*Armillaria mellea*). В этом случае высшее растение стало паразитом своего микоризного гриба. Таким образом, во взаимоотношениях двух компонентов микоризы – гриба и растения – существует несколько типов: мутуалистический симбиоз, несколько различных стадий нейтрального симбиоза и паразитизм.

Практическое значение микоризы. Противоречия в теоретических исследованиях взаимоотношений компонентов микоризы послужили поводом для различной оценки роли грибов-микоризообразователей в практике лесного хозяйства и полезном лесоразведении. В этом вопросе выявились два противоположных взгляда ученых, занимающихся проблемой микоризы. Одни ученые считают, что грибы, участвующие в образовании микоризы, не имеют никакого значения для жизни древесных пород, растения могут развиваться без микоризы, питаясь совершенно самостоятельно, как и всякие автотрофные растения. Большинство других ученых придерживается иного взгляда и относят микоризообразователи к полезным для древесных пород организмам. Большинство наших древесных пород на своих корнях имеет микоризу и она играет существенную роль в их корневом питании, названном микотрофным питанием. Степень микотрофности и роль микоризы для разных древесных пород не одинакова. В связи с этим все наши деревья и кустарники по их отношению к микоризе разделены на три группы: деревья

высокомикотрофные (дуб, сосна, ель, лиственница), **слабомикотрофные** (береза, клен, осина, липа и тополь) и **немикоризные** (бересклет, боярышник, бузина). Микориза, как правило, благоприятствует почвенному питанию высших растений, особенно в условиях почв, питательный режим которых для этих районов неблагоприятен. Влияние микоризы выражается в усилении питания растений за счет растворенных грибом труднорастворимых неорганических и органических соединений в почве и увеличения всасывающей поверхности корней. Поглощающая поверхность разветвленных гиф гриба в эктотрофной микоризе в 1000 раз больше поверхности корневых волосков, благодаря чему резко увеличивается извлечение элементов питания, а также воды из почвы. Кроме того, микоризный гриб может снабжать высшее растение некоторыми физиологически активными веществами и ростовыми веществами. Существует точка зрения, что микориза защищает растение от инфекции патогенными микроорганизмами. Многие ученые указывали, что сеянцы древесных пород при отсутствии на их корнях микоризы отличались плохим ростом и развитием или совсем погибали.

Основными *микоризообразователями* являются разные виды шляпочных грибов. Они могут встречаться как на одной древесной породе, так и на многих. Каждый вид древесных растений также обычно способен образовывать микоризу совместно с несколькими видами грибов. В настоящее время грибы-микоризообразователи на этих породах известны. Это следующие виды грибов:

На березе: подберезовик, белый гриб, волнушка, грузди настоящий и черный, виды сыроежек, мухомор красный.

На осине: подосиновик, сыроежки, груздь осиновый.

На видах ели: масленок настоящий, белый гриб, рыжик, подгруздь желтый, виды сыроежек и паутинников, мухоморы красный и порфиновый.

На видах сосны: белый гриб, польский гриб, масленок настоящий, масленок зернистый, желто-бурый моховик, сыроежка ломкая, рыжик, мухомор красный.

На видах лиственницы: подлиственничный масленок, настоящий масленок, желто-бурый моховик, рыжик, рядовка, паутинник, красный мухомор.

На кедре: маслята, кедровые и сибирские, рыжик.

На пихте: рыжик, лисичка пестрая, паутинник.

3 Физиологические основы применения удобрений. Рациональное внесение питательных веществ в виде удобрений – мощный фактор повышения урожайности растений. Особое значение это приобретает при развитии интенсивных технологий возделывания сельскохозяйственных культур. Однако необходимо учитывать, что завышенные дозы удобрений представляют не только бесполезную их трату, но могут привести к ряду весьма вредных последствий. Прежде всего, это может создать повышенную концентрацию почвенного раствора. Большинство культурных растений чувствительно к этому показателю. Повышение содержания какой-либо питательной соли

может оказать непосредственное токсическое действие на растительный организм. Наконец, повышенное содержание солей в растении может ухудшать качество сельскохозяйственной продукции. Для установления обоснованных норм удобрений необходимо учитывать наличие питательных веществ в почве, потребности данного растения и свойства вносимых удобрений.

Основными видами удобрений являются органические, минеральные и бактериальные.

В качестве *органических удобрений* используются навоз, торф, различные компосты (листовые, коровые и др.), ил (озерный, прудовой, речной), а также зеленые удобрения (сидерация) - заплата в почву бобовых растений. Удобрения вносят до посева для улучшения общего агрофона почвы. Норма внесения зависит от вида органического удобрения, физико-химических свойств почвы и выращиваемой культуры. В лесных питомниках органические удобрения вносят на песчаных почвах через 3 - 4 года, на легкосуглинистых почвах - 4 - 6 лет. Эти удобрения выгодно отличаются от многих минеральных более длительным сроком действия, более полным набором элементов питания и благоприятным воздействием на почву. Они в первую очередь используются микроорганизмами почвы и лишь потом - растениями.

Минеральные удобрения делят по числу вносимых макроэлементов на *односторонне* (хлористый аммоний, хлористый калий и др.), *двухсторонне* (азотнокислый калий и др.) и *многосторонне действующие* (зола). Удобрения вносят в виде суперфосфата, различных селитр, сульфатных солей, хлористого калия, извести, золы. Из микроудобрений используются медный купорос, борная кислота, окись марганца, молибденовокислый аммоний, отходы промышленных предприятий, содержащие те или иные микроэлементы.

Азотные удобрения. Единственным естественным источником накопления запасов азота в почве является фиксация азота атмосферы микроорганизмами. Азот, вынесенный с урожаем, частично возвращается в почву с навозом. Большое значение имеет применение азотных удобрений, которые дают наибольшие прибавки урожая.

Азотные удобрения делятся на четыре группы:

– Нитратные удобрения (селитры) содержат азот в нитратной форме - NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Физиологически щелочные удобрения, эффективные на кислых почвах.

– Аммонийные и аммиачные удобрения - сульфат аммония $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, жидкий безводный аммиак (содержит 82,2 % азота), аммиачная вода (NH_4OH - водный 25 %-ный раствор аммиака). Эффективны на нейтральных и слабощелочных почвах из-за физиологической кислотности. На кислых почвах одновременно требуется известкование.

– Аммонийно-нитратные удобрения. Основное азотное удобрение - аммиачная селитра NH_4NO_3 - содержит 34 % азота, удобрение физиологически кислое, но подкисляет почву слабее, чем $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. На кислых почвах предпочтительнее известковая аммиачная селитра ($\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{CaCO}_2$).

– Мочевина (карбамид) $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ - содержит около 46 % азота, слегка подщелачивает почву при местном внесении.

Для снижения потерь азота мочевины и аммиачных удобрений к ним добавляют ингибиторы нитрификации.

Фосфорные удобрения. За вегетационный период растения поглощают из почвы в среднем 60 кг P_2O_5 с 1 га. Большая его часть в почву не возвращается. Запасы доступного для растений фосфора восстанавливаются внесением удобрений. Потребность в фосфорных удобрениях возрастает при хорошем обеспечении растений азотом.

Фосфорные удобрения делят на три группы в зависимости от растворимости в воде.

– Водорастворимые - простой суперфосфат - $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ и двойной суперфосфат $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ с небольшим количеством свободной фосфорной кислоты. Фосфор суперфосфатов слабо подвижен в почве и концентрируется в месте внесения. Предпочтительнее более глубокое внесение удобрения. Эффект удобрения проявляется в течение 2 - 3 лет.

– Удобрения, фосфор которых нерастворим в воде, но растворим в слабых кислотах, - преципитат, томасшлак и др. Фосфор находится в них в доступной для растения форме.

– Удобрения, нерастворимые в воде и плохо растворимые в слабых кислотах, - фосфоритная мука, костяная мука.

Калийные удобрения. Растения поглощают калия больше других зольных элементов. Показателем степени обеспеченности почвы калием служит содержание в ней обменного калия.

Основным калийным удобрением является хлористый калий (KCl). Он применяется на всех почвах и под все культуры. Много калия в навозе. Сульфат калия (K_2SO_4) особенно важен для культур, чувствительных к хлору (картофель, лен, цитрусовые). Калимагнезия $\text{K}_2\text{SO}_4 \cdot \text{MgSO}_4 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ - применяется на бедных калием и магнием песчаных и супесчаных почвах.

Калийные удобрения - физиологически кислые, но кислотность их проявляется при длительном применении без известкования; на черноземах и сероземах влияние калийных удобрений на pH почвы не наблюдается. Калийные удобрения дают значительные прибавки урожая при хорошем снабжении растений азотом и фосфором. Калий, так же как и фосфор, слабо мигрирует в пахотном слое почвы, поэтому его следует заделывать на глубину, соответствующую расположению корневой системы.

К **сложным удобрениям** относится аммофос - $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ с небольшой добавкой $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$. Отношение N : P_2O_5 в нем равно 1 : 4. Недостаток этого удобрения - меньшее по сравнению с фосфором содержание азота, поэтому требуется его добавка в виде NH_4NO_3 или мочевины. Медленно действующим сложным удобрением является магний-аммоний-фосфат - $\text{MgNH}_4\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$.

К **комбинированным удобрениям** относятся:

- Нитрофосы и нитрофоски - двойные и тройные удобрения. Азот, фосфор и калий находятся в них в растворимых соединениях (NH_4NO_3 , NH_4Cl , KNO_3 , KCl), а фосфор - в виде дикальцийфосфата и фосфата аммония.
- Нитроаммофосы и нитроаммофоски - содержат больше минеральных веществ, чем нитрофосы, и все компоненты (азот, фосфор, калий) находятся в легкорастворимой форме.

Микроудобрения. Недостаток отдельных микроэлементов может послужить одним из лимитирующих факторов роста урожаев сельскохозяйственных культур, несмотря на применение азотных, фосфорных и калийных удобрений. Обычно растения испытывают недостаток в меди на торфяниках, в молибдене - на кислых почвах (дерново-подзолистых и серых лесных), в боре и молибдене - на красноземах, в марганце, железе и цинке - на карбонатных и супесчаных почвах. Поэтому внесение микроудобрений обеспечивает значительное повышение эффективности удобрений, содержащих основные элементы питания растений. Для этой цели обычно применяют комплексные удобрения, которые содержат два, три и более основных элементов питания и микроэлементы. Применение микроудобрений важно также для лучшего использования растениями основных питательных веществ. Так, марганец способствует большей подвижности фосфора в почве, а кобальт усиливает поступление в растения азота. Повышение уровня азотного питания увеличивает поступление не только фосфора, калия и магния, но и меди, железа, цинка, марганца.

Бактериальные удобрения используют для предпосевной обработки семян, посадочного материала, а также вносят непосредственно в почву. В качестве бактериальных удобрений используют нитрагин (культуру клубеньковых бактерий), азотобактерин (культуру азотобактера) и некоторые другие. Эти удобрения призваны поддерживать биологическую активность почв. Для этой цели используют:

- Препараты бактерий, разлагающих органические соединения фосфора в почве, - **фосфобактерин**.
- Препарат азотобактера - **азотоген**, или **азотобактерин**, обогащающий почву свободноживущими азотфиксаторами.
- Препарат нитрагин, содержащий клубеньковые бактерии, способствующие образованию клубеньков на корнях бобовых, что усиливает фиксацию неорганического азота.
- Препараты силикатных бактерий, обуславливающих разрушение почвенных калийных силикатов и улучшающих калийное питание растений.

Растения резко различаются по содержанию, а, следовательно, и по потребности в питательных веществах, по темпам их поступления, по усвояющей способности корневых систем. Растения с растянутым ходом поступления питательных веществ (в течение всего вегетационного периода), как правило, менее требовательны к удобрениям по сравнению с растениями со сжатым периодом поступления. Так, например, растения льна поглощают все не-

обходимые вещества в течение 15 суток. Естественно, именно в этот период лен особенно требователен к содержанию питательных веществ в почве.

Необходимо помнить, что с помощью удобрений можно регулировать не только массу урожая, но и его качество. Так, для получения зерна пшеницы с высоким содержанием белка необходимо прежде всего внесение азотных удобрений, тогда как для получения продуктов с высоким содержанием крахмала (например, зерна пивоваренного ячменя или клубней картофеля) прежде всего надо улучшить питание фосфором и калием.

Важное значение имеет состав корневых выделений. Растения с кислыми корневыми выделениями (такие, как люпин, гречиха, горчица) могут усваивать фосфор из нерастворимой соли $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$. Важное значение в этом отношении имеет и повышенная потребность указанных растений в кальции. Обменивая Ca^{2+} на H^+ эти культуры обладают способностью переводить фосфат в растворимую форму. В этом случае можно применять в качестве удобрения фосфоритную муку. Применение фосфоритной муки возможно также на кислых почвах или в сочетании с физиологически кислыми удобрениями.

Известно, что многие питательные соли вносятся с дополнительным ионом, например KCl содержит не только K^+ , но и Cl^- . Между тем Cl^- , хотя и необходим в небольших количествах, однако тормозит синтез крахмала и тем самым ухудшает качество картофеля. Как уже упоминалось, избыточное накопление нитратов в растениях может быть вредно для человека.

Важное значение имеет правильное установление сроков и способов внесения удобрений. Так, с физиологической точки зрения оправдано внесение гранулированных удобрений, создающих местные очаги с повышенной концентрацией питательных веществ. Это, с одной стороны, уменьшает соприкосновение питательных солей с почвой, а с другой – повышает их усвоение растением в результате способности корней расти по направлению питательных веществ (хемотропические изгибы). С физиологической точки зрения весьма существенное значение имеет внесение питательных веществ на протяжении вегетационного периода (подкормки). Это позволяет регулировать соотношение питательных веществ в зависимости от фазы развития растения и условий среды. Известно, что в осенний период для озимых культур не рекомендуется вносить азотные удобрения, так как они усиливают ростовые процессы, снижая устойчивость растений.

В осенний период должно быть усилено фосфорное питание. Вместе с тем весной очень благоприятное влияние оказывает подкормка азотом. В ряде случаев полезны внекорневые подкормки, основанные на способности клеток листьев поглощать минеральные соли. В этом случае можно воздействовать непосредственно на процессы, протекающие в листе. Как показывает практика, с помощью внекорневых фосфорных подкормок, проведенных незадолго до уборки, оказалось возможным усилить отток ассимилятов из листьев сахарной свеклы к корнеплодам и тем самым увеличить ее сахаристость. Ведущими в определении рационального питания растений были и остаются вегетационные и особенно полевые опыты. Именно эти опыты поз-

воляют учесть все составляющие комплекса: почва – растение – удобрения. Поскольку на большинстве почв растения в первую очередь нуждаются в трех элементах питания – азоте, фосфоре, калии, то в простейшем случае опыт может быть заложен по схеме, включающей 5 вариантов: 1) контроль без удобрений; 2) N (внесение азотных удобрений); 3) P (внесение фосфорных удобрений); 4) K (внесение калийных удобрений); 5) NPK (сочетание всех трех видов удобрения).

Полевые опыты обязательно должны проводиться в определенной повторности и результаты подвергаться статистической обработке.

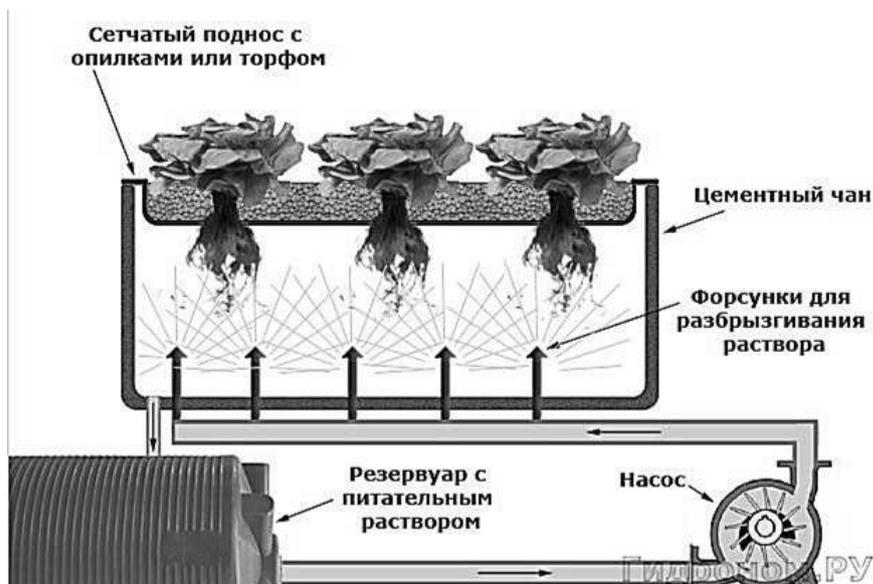
В настоящее время широко применяется метод программирования урожая. Это требует расчета норм удобрений, исходя из заданного урожая. При этом должно учитываться: 1) вынос питательных веществ данной культурой; 2) использование питательных веществ почвы данным растением; 3) нормы удобрений. Важно подчеркнуть при этом, что при планировании урожая той или иной культуры должны быть учтены возможности снабжения водой (транспирационные коэффициенты), а также уровень фотосинтетической деятельности листового аппарата. Наивысшая эффективность удобрений может быть достигнута при оптимальном течении фотосинтеза и достаточном снабжении водой.

4 Беспочвенные методы выращивания растений – это методы при которых питание к растениям поступает не из субстрата, а из питательного раствора. Питательные растворы при беспочвенном выращивании содержат все необходимые для растения питательные вещества в доступной для них форме. Для нормального роста и развития растений им необходим свет, воздух, вода, тепло, питательные вещества. Наличие почвы при этом не обязательно.

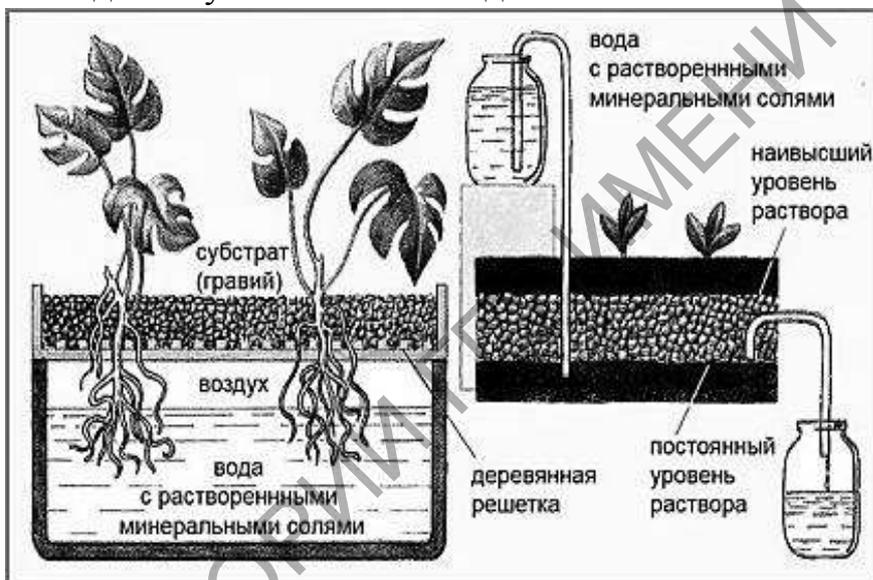
Существуют следующие виды беспочвенных методов выращивания: агрегатопоника, гидропоника или водная культура и аэропоника.

Агрегатопоника получила наибольшее распространение среди беспочвенных методов выращивания. Это выращивание растений на гранулированных твердых субстратах с небольшой влагоемкостью. Питательные вещества в эти субстраты вносятся посредством смачивания субстрата и корней растения питательным раствором. Субстраты для выращивания в такой культуре тщательно подбираются. Они должны быть инертными, долговечными и обладать хорошими тепловыми и водно-воздушными свойствами. Такими свойствами обладают следующие субстраты: гравий (размер частиц 3 – 5 мм), щебень (размер частиц 5...25 мм), керамзит, перлит, вермикулит или минеральная вата. Также для этих целей можно использовать органические заменители почвы – верхний торф, опилки, кора и т.д. При правильном использовании субстрата срок его службы может быть не ограничен.

Для выращивания растений этим методом используют небольшие отдельные емкости из полиэтилена или пластмассы, в которых растет от 1 до 4-х растений. Питательный раствор в субстрат подается ближе к корням капельно или дождеванием.



искусственного субстрата на сетчатой основе. Корни растений вырастают в искусственный субстрат и прорастают дальше через сетчатую основу к воде, и из воды получают все необходимые питательные вещества.



душное пространство (для молодых растений 3 см, для взрослых – 6 см). Важно, чтобы влажность воздуха в этом пространстве была повышенной для предотвращения пересыхания корней. Питательный раствор необходимо менять.

В *аэропонике* выращивание растений происходит без субстрата, без воды – просто в воздухе. Питательные вещества при таком способе попадают в растения при их распылении. Тем самым создается воздушно питательная среда. Растение получает питательные вещества из воды, а в перерывах между «кормлением» осуществляет газообмен с воздухом.

Аэропоника имеет ряд преимуществ:

- безопасность и экологическая чистота – возможность вырастить растения без вредителей и болезней, которые обычно водятся в почве;

Гидропоника (водная культура) – беспочвенный метод выращивания растений, при котором питание растения получают непосредственно из воды. Установки для выращивания на водной культуре представляют собой емкость с водой, сверху над которой находится слой искусственного субстрата на сетчатой основе. Корни растений вырастают в искусственный субстрат и прорастают дальше через сетчатую основу к воде, и из воды получают все необходимые питательные вещества.

При использовании этого способа особое внимание следует уделять аэрации корней. Если корни будут полностью погружены в питательный раствор, им не будет хватать кислорода. Для обеспечения дыхания корней между субстратом на сетчатой основе и водой оставляют воздушное пространство (для молодых растений 3 см, для взрослых – 6 см). Важно, чтобы влажность воздуха в этом пространстве была повышенной для предотвращения пересыхания корней. Питательный раствор необходимо менять.

- возможность полной автоматизации процесса подачи питательного раствора и изменения количественных мер внесения питательных веществ по мере роста растения;

- экономия воды и энергии;

- отсутствие необходимости утилизации использованного раствора;

- обеспечение большего доступа растения к воздуху;

- при возникновении болезни, возможность быстрого изолирования больного растения, а следовательно предотвращения распространения ее на другие растения;

- высокая скорость роста и развития растения.

У растений, выращенных на аэропонике, наблюдается большая скорость роста корней, а это в свою очередь влияет на продуктивность растений, улучшает качество и количество получаемой продукции.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИННОГО

РАЗДЕЛ 4. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Тема 11. Основные закономерности роста растений.

- 1 Клеточные основы роста.
- 2 Общие закономерности роста растений.
- 3 Периодичность роста и состояние покоя.

Не всякое увеличение размеров свидетельствует о росте. Объем кусочков клубня картофеля, корнеплода моркови или свеклы после погружения их в воду быстро увеличивается, но это не рост, а набухание. Рост – это процесс новообразования элементов структуры организма. Элементами структуры организма являются органы, клетки, органеллы, макромолекулы. Таким образом, рост происходит на разных уровнях: субклеточном, клеточном, органном и организменном. Кроме того, рост как процесс не прерывается в течение жизни растения, но меняются лишь его формы. Одновременно с новообразованием элементов структуры в растении совершается противоположный процесс – деструкция, разрушение. В результате существует два понятия: истинный и видимый рост. Истинный рост – это новообразование структур; видимый – это баланс новообразования и деструкции.

Для осуществления роста нужны строительные материалы и вещества, регулирующие этот процесс. В качестве строительных материалов используются питательные вещества, поступающие в клетку извне, а также находящиеся в ней запасные вещества. Веществами, регулирующими процесс роста, являются гормоны, витамины и др.

1 Клеточные основы роста.

Основой роста является образование новых клеток и их рост. Новые клетки образуются в результате деления клеток меристемы. Выделяют три фазы роста клеток: эмбриональная, растяжения и дифференцировки. В процессе роста клетки происходит не только увеличение размеров, но и усложнение ее структуры, изменение метаболизма.

Эмбриональная фаза роста клетки. Клетка начинает свое существование благодаря делению клетки меристематической ткани, и начинается после окончания митоза. На этой фазе клетки любого органа и любого растения похожи друг на друга. Они мелкие, изодиаметрические, имеют тонкие клеточные стенки и цитоплазму с крупными ядром и ядрышком. После деления начинается рост ядра и цитоплазмы, в результате каждая дочерняя клетка вырастает до размеров материнской. При этом количество всех органелл и молекул ДНК, РНК, белки, липиды и проч., удваивается, т.е. восстанавливается их первоначальное количество, бывшее в материнской клетке до ее деления. На этой фазе многие органеллы представлены своими предшественниками – промитохондриями, пропластидами, провакуолями. В это время в клетках существует два типа митохондрий – крупные гантелевидные и мелкие с разной степенью развития крист. Эндоплазматический ретикулум агранулярный, в цитозоле много свободных рибосом. Таким образом, во время эмбриональной фазы сама клетка растет мало, но в это время быстро идет

новообразование элементов структуры (органелл), формируется первичная клеточная стенка.

Во время этой фазы питательные вещества, поступающие в клетку, используются в основном для образования органелл или превращаются в запасные. Распад белков замедлен. Разнообразие ферментов меньше, чем во время других фаз.

В клетках интенсивно идут не только аэробные, но и анаэробные процессы. Такой тип дыхания выработался, очевидно, как адаптация к гипоксии, который часто возникает в местах расположения меристематических тканей, особенно в почках. Благодаря высокой интенсивности гликолиза в клетках образуется много промежуточных продуктов окисления, необходимых для быстрого синтеза органических веществ, в первую очередь нуклеиновых кислот и белков. Движение цитоплазмы замедлено, вязкость увеличена.

После достижения размера материнской клетки новая клетка может сноваделиться и, таким образом, остаться на эмбриональной фазе, или перейти в фазу растяжения.

Фаза растяжения. На этой фазе клетка быстро растет в длину, т.е. растягивается. Рост растяжением – это самый быстрый тип роста, свойственный только растительным клеткам. Впервые он появился у нитчатых водорослей. Клетка увеличивается в 10-50 и даже в 100 раз со скоростью до 100 % в час. Клетки мякоти околоплодника тыквы могут увеличиваться на этой фазе в миллион раз. Рост растяжением клеток характерен для роста колеоптилей злаков, раскрывания почек и цветения многих деревьев в течение нескольких дней, удлинения тычиночных нитей, начального роста зародышевого корешка, быстрого роста побегов бамбука. Распускание почек весной или после сухого сезона происходит в основном в результате быстрого растяжения клеток.

Увеличение клетки вызывается главным образом поступлением воды, поэтому растяжение – очень экономный тип роста. При растяжении основными строительными материалами для клетки являются вещества клеточной стенки – целлюлоза и пектин, в то время как для роста, связанного с делением клеток, очень важны азот, фосфор и другие элементы, из которых необходимо синтезировать сложные органические соединения.

Растяжение клетки сопровождается увеличением количества и усложнением строения органелл. Резко увеличивается количество диктиосом АГ и везикул, что связано с высокой секреторной активностью, необходимой для образования клеточной стенки. Эндонлазматический ретикулум в это время уже хорошо развит и участвует в образовании вакуолей. Увеличивается количество рибосом, которые связываются с мембранами ЭПР или образуют полирибосомы. Происходит деление митохондрий, пластид, а также их дифференцировка. Количество митохондрий увеличивается в пять раз. Много амилопластов.

В растягивающейся клетке резко увеличивается количество не только воды, но и сухого вещества благодаря синтезу веществ клеточной стенки, а также белков и липидов. Изменяется углеводный обмен. Общее количество

сахаров выше, чем в меристематических клетках. Активность некоторых ферментов резко увеличивается по сравнению с эмбриональной фазой. Накопление низкомолекулярных веществ стимулирует дыхание. Основной путь дыхания во время этой фазы роста гликолиз и цикл Кребса, усиливается также пентозофосфатный окислительный путь. Последний поставляет НАДФН и рибозы для синтеза нуклеиновых кислот. Усиление дыхания поддерживается как увеличением числа митохондрий в клетке, так и достаточным количеством дыхательного субстрата и увеличением активности многих гликолитических ферментов.

Обладающая максимальной активностью аэробного дыхания, максимальной скоростью роста, интенсивным обменом веществ клетка в фазе растяжения минимально устойчива к действию неблагоприятных факторов.

Фаза дифференцировки клетки. В результате дифференцировки растянувшиеся клетки превращаются в специализированные в строгом соответствии с функцией той ткани, в состав которой данная клетка будет входить. Существует несколько типов дифференцировки.

Структурная (морфологическая) дифференцировка – это возникновение различий по морфологическим признакам. На клеточном уровне она выражается в различной толщине и структуре клеточной стенки, форме клеток, разной степени их вакуолизации, особенностях развития тех или иных органелл.

Биохимическая дифференцировка – это возникновение различий в составе белков-ферментов, способности к синтезу запасных веществ или вторичных метаболитов и других изменениях в клетке, влияющих на обмен веществ.

Физиологическая (функциональная) дифференцировка – это формирование различий между клетками, приводящих к выполнению ими разных функций, например различий между авто- и гетеротрофными клетками, соматическими клетками и гаметами, клетками разных тканей. Биохимическая дифференцировка предшествует другим ее типам.

В фазе дифференцировки возникает многообразие клеток, при этом может происходить как усложнение, так и упрощение структуры клетки.

Таким образом, после окончания растяжения одинаковые до сих пор клетки начинают развиваться по-разному. Приобретение клеткой, тканью, органом, организмом способности реализовать определенные наследственные признаки называется **детерминацией**. Детерминация характеризуется возникновением способности к развитию по определенному пути с одновременным ограничением возможностей развития в других направлениях.

Почему растянувшаяся клетка может превратиться в клетку другой ткани? Направление дифференцировки зависит от набора ферментов в клетке, а синтез каждого фермента регулируется генами. Однако экспрессируются постоянно только те гены, продукты которых выполняют основные функции, например гены ферментов первичного метаболизма, синтеза актина, тубулина. Другие гены экспрессируются в разное время, поэтому клетка синтезирует лишь определенный набор ферментов, реализуя только часть своих генетических возможностей. В результате клетки одного многоклеточного

организма сильно отличаются по и функциям, например клетки листа и корня, флоэмы и ксилемы.

Активация (дерепрессия) одной группы генов при одновременной инактивации (репрессии) другой (дифференциальная активность генов) приводит к образованию различных наборов ферментов (макромолекул) в разных клетках. Эта биохимическая дифференцировка является причиной структурной дифференцировки. В процессе дифференцировки клетки не происходит ни потери, ни приобретения новых генов, изменяется только их активность.

На активность генов влияют разные факторы, например местоположение клетки. Если дифференцирующаяся клетка находится на поверхности органа, то она превращается в клетку покровной ткани, если в центре – то основной (стебель) или проводящей (корень).

Другим важным фактором являются контакты между клетками. У многоклеточных растений клетки в тканях и органах связаны друг с другом плазмодесмами и транспортирующимися веществами. Любые пространственные или временные изменения этих связей влияют на дифференцировку. Изоляция неделящейся клетки, лишение ее связи с соседними клетками приводит к превращению ее в делящуюся клетку, дающую начало каллусу или зародышу.

Фактором дифференцировки является и способ деления клетки, равное или неравное деление. При неравном делении поверхностной клетки корня или листа из меньшей дочерней клетки соответственно образуется корневая волосок или замыкающая клетка устьица, а из большей – клетка эпидермы или эпидермы. В культуре изолированных клеток в результате равного деления микроспоры образуется каллус, а неравного – зародыш.

Обмен веществ в дифференцирующейся клетке характеризуется высокой скоростью дыхания, интенсивным синтезом ферментов и других белков, нужных для выполнения ее функции. Рост клетки на этой фазе замедляется и затем прекращается.

Дифференцированная клетка может вернуться к эмбриональной активности. Чтобы специализированные клетки начали опять делиться, они должны дедифференцироваться. Дедифференцировка – это переход специализированных неделящихся клеток к делению, т.е. восстановление меристематической активности. Примером дедифференцировки уже дифференцированных в процессе развития клеток является образование вторичных меристем (пробкового или межпучкового камбия).

Дедифференцировка как процесс, обратный дифференцировке, состоит в следующем: некоторые органеллы, например хлоропласты, разрушаются, клеточная стенка разрыхляется и набухает; увеличивается количество элементов аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума. Одновременно изменяется активность генов и идет подготовка аппарата белкового синтеза – увеличивается число ядрышек, происходит новообразование РНК; образуются полирибосомы. В результате появляются новые белки, свойственные делящимся клеткам. Эти преобразования в клетке происходят в основном за

счет ее запасных веществ. Возникает меристемоподобная клетка, способная к делению. Дедифференцировка связана с активацией ранее не работавших генов. Не все клетки могут дедифференцироваться.

Деление процесса роста клетки на фазы относительно.

2 Общие закономерности роста растений.

Существуют различия и в характере роста отдельных органов растения. Стебли и корни растут своей верхушкой, в то время как у листьев рост происходит чаще у основания. При этом листья обладают ограниченным ростом, т.е. через какой-то период времени перестают расти. Ограниченный рост характерен и для животных. У стеблей и корней рост не ограничен, продолжается в течение всей жизни растения, у деревьев – иногда в течение столетий.

Все органы растительного организма взаимосвязаны, влияют на рост друг друга. Влияние одних частей организма на скорость и характер роста других называется **корреляцией**. Корреляции могут быть стимулирующими или тормозящими.

При коррелятивном торможении один орган угнетает рост другого, при удалении тормозящего органа рост угнетенного усиливается. Например, образование цветков тормозит заложение и рост листьев. Если цветки все время удалять, то побеги могут расти долго. Таким способом однолетние растения некоторых видов даже можно превратить в многолетние. Удаление боковых побегов (пасынков) у томата вызывает усиленный рост плодов. У подсолнечника стебель обычно не ветвится, хотя в пазухе каждого листа закладывается почка. Эти почки в течение всей жизни находятся в состоянии покоя (спящие почки). Но если удалить корзинку в период ее формирования, то немедленно спящие почки начинают расти, и растение ветвится.

Наиболее известным случаем коррелятивного торможения роста является апикальное доминирование. Апикальное доминирование – это торможение роста боковых побегов (или корней) под влиянием верхушки побега (или корня). Если у белокочанной капусты удалить формирующийся кочан (верхушечную почку), то на стебле образуется много маленьких кочанов. У средиземноморского дерева хмелеграба в условиях московской зимы отмерзает верхушка главного побега. В результате начинают расти боковые почки, растение ветвится и принимает форму куста. Таким образом, нарушение апикального доминирования является причиной превращения одной жизненной формы в другую. Если верхушку главного побега удаляют у сосны или ели, то из верхней пазушной почки возникает побег, растущий вертикально как главный, т.е. плагиотропный побег становится ортотропным.

Итак, тормозящее влияние верхушечной почки на рост боковых почек может быть выражено в разной степени:

- 1) полное подавление ветвления;
- 2) замедление роста боковых побегов или корней;
- 3) подавление вертикального роста боковых побегов (изменяется угол ветвления).

Аналогичное явление мы наблюдаем в развитии корневой системы. Растущая верхушка корня задерживает образование боковых корней. Если же удалить кончик корня, сейчас же начинается его усиленное ветвление. Это явление используют в садоводстве и огородничестве: при пересадке рассады у молодых растений удаляют верхушку корня (пикировка), в результате корень ветвится, и боковые корни попадают в поверхностные слои почвы, более увлажненные и удобренные.

Корреляции связаны с **полярностью**. Замечательная особенность семенного растения – наличие у него главной оси, на одном конце которой делющиеся клетки меристемы образуют листья и стебель, а на другом – корень. Ось определяет продольное направление организма. Вдоль этой оси и симметрично по отношению к ней развиваются листья, боковые побеги или корни, имеющие собственные оси полярности. Обычно рост вдоль оси происходит быстрее, чем перпендикулярно к ней. Эту морфологическую неодинаковость противоположных полюсов (верхушка – основание) оси целого растения или органа назвали полярностью. Полярность оси определяет лучшее расположение в пространстве органов, выполняющих разные функции.

Переход от одного полюса к другому постепенен. Например, по мере удаления от верхушки стебля уменьшается его способность к образованию листьев и увеличивается способность к образованию корней. Полярность листа заключается в том, что он состоит из черешка и листовой пластинки. Клубни и плоды – органы, не имеющие полярности, или она у них слабо выражена.

Проявление полярности известно давно и используется в садоводческой практике при вегетативном размножении.

С видимой морфологической полярностью связана и физиологическая. Физиологическая полярность высшего растения и его органов состоит, например, в том, что передвижение веществ происходит вдоль оси вверх или вниз. Существуют различия в величине биоэлектрических потенциалов, значении рН, скорости дыхания, концентрации осмотически активных веществ, гормонов. Вдоль основных осей организма возникают градиенты. Различают градиенты структурные, физиологические, концентрационные, давления, электрофизиологические, газообмена и др.

Полярность не является изначальным всегда существующим свойством, она возникает под влиянием условий.

Одностороннее освещение вызывает поляризацию спор папоротников и хвощей. Вторая причина поляризации – сила тяжести, играющая большую роль в темноте. Она индуцирует образование ризоида или корня. Когда спора прорастает, сторона, лежащая на почве, обычно становится тем концом, на котором образуются ризоиды.

Поляризацию клеток могут вызвать и другие факторы: градиент рН, электрическое поле и пр. У цветковых растений подкисление среды приводит к возникновению различных концентраций гормонов на полюсах оси. Например, корень образуется там, где активность ИУК меньше, стебель там, где она больше.

Поляризующие факторы могут быть не только внешними, но и внутренними. У цветковых растений яйцеклетка уже поляризована под влиянием материнского растения, семяпочка также поляризована. Полярность проявляется в ее форме, положении ядра, вакуоли. Образующаяся в зародышевом мешке зигота делится на две неравные клетки. Из меньшей клетки, расположенной ближе к микропиле, образуется подвесок (суспензор), из большей – зародыш.

Клетка чувствительна к поляризующим факторам в течение определенного времени. Приобретенная полярность в большинстве случаев остается стабильной и необратимой, и вновь образующиеся при делении дочерние клетки воспринимают полярность материнской клетки.

Поляризация – это первый этап дифференцировки. Поляризация определяет направление деления клетки: равное или неравное деление. Если клетка делится поперек оси поляризации, возникшей при заложении первичной оси растения, то дочерние клетки будут иметь разную цитоплазму, ядро будет функционировать в разных условиях, это приведет к дифференцировке. Если плоскость деления совпадает с осью первичной поляризации, то образуются две одинаковые клетки, что приводит к увеличению числа клеток данной ткани.

От поляризации зависит направление растяжения клетки. Если микрофибриллы целлюлозы откладываются в растущих клеточных стенках перпендикулярно оси колеоптиля, стебля или корня, то клетка растягивается в длину.

3 Периодичность роста и состояние покоя.

Рост растений неравномерен. Скорость роста побега составляет в среднем в умеренной зоне около 0,01 мм/мин, в тропиках до 0,07, а у побегов бамбука 0,20.

Скорость роста можно измерять линейкой, по числу митозов на единицу времени, числу клеток, изменению их размеров и размеров органов, их числа или высоты всего растения. Иногда используют киносъемку. При работе с травянистыми растениями лучше характеризовать скорость роста по изменению сухой или сырой массы (весовые методы).

Закон большого периода роста. Во второй половине XIX в. был установлен закон, известный под названием закона большого периода роста, или закона Ю. Сакса: скорость роста увеличивается сначала медленно, потом все быстрее и быстрее, достигает максимального значения, а затем постепенно уменьшается. Эту закономерность можно выразить графически. Если по оси абсцисс отложить единицы времени, а по оси ординат – скорость прироста, то получится параболическая кривая, ставшая уже классической. В том случае, если по оси ординат откладывают показатели не прироста, а роста (высоту растения, длину органа), то получают S-образную кривую. Эти кривые, характеризующие рост, называют кривыми Сакса.

На S-образной кривой выделяют три части: фазы очень медленного роста (лаг-фаза), ускоренного роста (логарифмическая фаза, лог-фаза) и замед-

ления роста. Во время лаг-фазы происходят процессы, подготавливающие видимый рост. Во время лог-фазы идет активный синтез гормонов и строительных материалов. Именно вторая фаза и является периодом большого роста. Замедление роста в течение следующей фазы объясняется рядом как внешних, так и внутренних факторов. Оно генетически запрограммировано, однако находится и под влиянием внешних факторов. Продолжительность фаз может значительно колебаться в зависимости от внешних и внутренних факторов.

Закон большого периода роста универсален: мы получаем кривые Сакса в результате наблюдения за ростом клеток, тканей, органов, организма растения и даже животного, а также увеличения числа особей в популяции. Рост числа клеток в изолированной культуре или числа бактерий в колонии тоже подчиняется этому закону.

Хотя рост на всех уровнях организации живой материи подчиняется закону большого периода роста, наследственность и внешние факторы оказывают на рост свое влияние, поэтому кривые Сакса могут иметь различную форму, т.е. они специфичны. Например, рост сосны характеризуется продолжительной лаг-фазой, а у ольхи сравнительно длинная лог-фаза. У ели фаза интенсивного роста происходит позднее, чем у сосны. У дуба в июне рост временно приостанавливается. Следовательно, вместо одновершинной кривой мы получим на графике двухвершинную.

В период активного формирования репродуктивных органов замедляется рост вегетативных частей растения.

Нечто подобное получается и под влиянием внешних факторов. В условиях избыточного фосфорного питания быстрый рост наблюдается в начале вегетации, а в условиях избыточного количества азота увеличивается продолжительность роста. Вода стимулирует рост, а ее отсутствие тормозит.

С неравномерностью роста связано изменение скорости и других важнейших физиологических процессов. Например, максимумы поглощения CO_2 или элементов минерального питания, поступления воды в клетки совпадают с периодом максимального роста.

Суточная и сезонная ритмичность роста. Ритмичность роста – это регулярно повторяющееся чередование периодов активного роста и его торможения.

Максимум роста за сутки приходится на ночные, а минимум – на дневные часы. Эта суточная, или циркадная ритмичность роста обусловлена изменением освещения днем и ночью.

Сильные изменения температуры окружающей среды, наблюдаемые в течение года в умеренном поясе, когда теплое лето сменяется холодной зимой, а также целые месяцы засухи в тропическом поясе после периода дождей являются причиной сезонной (годовой) ритмичности роста. В неблагоприятных условиях зимы или засухи растения приостанавливают рост. У древесных растений сезонная ритмичность хорошо доказывается наличием годичных колец.

Ритмичность роста, обусловленную колебаниями напряженности внешних факторов, называют экзогенной, а зависящую от внутренних причин, генетически закрепленную и сохраняемую в постоянных внешних условиях – эндогенной.

Покой такое состояние целого растения или отдельных органов, когда отсутствует видимый рост. В покое могут находиться семена, почки, луковицы, клубни и корневища.

В период покоя, несмотря на отсутствие видимого роста, в почках часто функционируют меристемы, закладываются листья, а у некоторых растений – цветки. Покоящиеся органы дышат, в них идет превращение запасных веществ, но скорость этих процессов мала.

Покой может наступить в любое время года: зимой – у деревьев, во время летней засухи – у степных растений; осенью находятся в покое свежеубранные клубни картофеля. Выделяют два вида покоя: вынужденный и глубокий.

Вынужденный покой – состояние, когда видимого роста нет из-за отсутствия в окружающей среде необходимых условий (пониженные температуры, отсутствие воды, недостаток кислорода, света). Достаточно создать нормальные условия, как вынужденный покой немедленно прекращается. Например, луковицы обыкновенного лука могут прорасти и осенью, и зимой, и летом, если их поместить в теплые влажные условия. Сухие семена не прорастают до тех пор, пока не будет достаточного количества воды. Семенам некоторых растений для прорастания нужен свет. Весной почки на деревьях не распускаются, пока температура не поднимется до определенной величины.

Вынужденный покой, вызванный неблагоприятными условиями в период прорастания семян, называется вторичным. Вторичный покой – это приспособление к весенним переменным температурам.

Глубокий, или органический, покой – это отсутствие видимого роста, несмотря на благоприятные условия внешней среды, вызванное внутренними факторами. Например, клубни картофеля, георгин, луковицы и корневища находятся в покое и не прорастают в течение определенного времени даже в оптимальных условиях. Почки, закладывающиеся в начале каждого лета в пазухах листьев на растущих побегах, после короткого периода роста впадают в покоящееся состояние. Состояние покоя характерно для тропических растений, несмотря на круглогодичные благоприятные условия.

Глубокий и вынужденный покой может совпадать во времени. Так, многие деревья и кустарники, например дуб, сирень, зимой находятся одновременно в состоянии глубокого и вынужденного покоя.

Сигналом для перехода в состояние вынужденного покоя является продолжительность дня. В умеренной зоне переход в состояние покоя начинается с наступлением коротких дней, у степных и тропических растений – длинных. Искусственно укорачивая день и удлиняя ночь, можно вызвать ранний листопад у многих деревьев. Изменение продолжительности дня воспринимают листья. Выход из состояния покоя возникает, как правило, не под

влиянием света, а при улучшении тех самых условий, которые его вызвали (повышение температуры, влажности).

Растения готовятся к переходу в состояние вынужденного покоя. Подготовка начинается до наступления неблагоприятных условий. Это позволяет растению повысить свою устойчивость перед наступлением зимы или засухи. Например, переход деревьев осенью в состояние покоя начинается и тогда, когда осень теплая и влажная и, казалось бы, рост растений должен продолжаться. В степи летний покой тоже начинается задолго до наступления засухи. Переход деревьев в покоящееся состояние сопровождается сбрасыванием листьев. Листопад представляет собой нормальный физиологический процесс и обуславливается образованием отделительного слоя в основании листьев.

В период подготовки к вынужденному покою в клетках изменяется химический состав мембран: насыщенные липиды заменяются на ненасыщенные; подавляется обмен веществ; увеличивается вязкость цитоплазмы, плазмалемма отходит от клеточной стенки, а плазмодесмы втягиваются внутрь протопласта, связь между клетками и транспорт веществ нарушаются. Перед наступлением покоя часто увеличивается выделение веществ из клетки, но одновременно накапливаются гормоны, ингибирующие рост. Благодаря пониженному содержанию воды и повышенному количеству запасных веществ покоящиеся органы и ткани растений обладают значительно большей устойчивостью против неблагоприятных условий, чем интенсивно растущие.

Глубокий покой вызывается в основном внутренними, эндогенными причинами. У некоторых растений, например у орхидей, ясеня, в созревшем плоде зародыш недоразвит: не имеет еще стебля, корешка, почечки, состоит только из небольшой группы клеток. Поэтому в период покоя происходит формирование зародыша. Длительная задержка прорастания может быть вызвана особенностями семенной кожуры. У многих растений, особенно у бобовых, мы находим так называемые твердые семена, которые не прорастают, потому что их кожура непроницаема для воды. Если семена фасоли или гороха положить в воду, то часть их набухнет и быстро прорастет, остальные могут лежать в воде неделями, не набухая. Плоды лотоса могут оставаться под водой в состоянии глубокого покоя многие годы. Семенная кожура может быть непроницаемой для газов. Отсутствие кислорода или накопление в семенах CO_2 тормозит рост зародыша.

Накопление ингибиторов роста в самом зародыше, эндосперме, особенно часто – в семенной кожуре или в мякоти плодов тоже является причиной глубокого покоя. Продолжительность периода покоя зависит от скорости их разрушения. Семена многих тропических растений прорастают лишь после сезона дождей, так как в это время происходит вымывание ингибиторов роста.

Итак, глубокий покой – наследственно закрепленное состояние, возникшее в процессе эволюции под влиянием неблагоприятных условий и сохраняемое даже тогда, когда внешние условия благоприятны для роста, и

трудно прерываемое с помощью обычных факторов (тепла, воды, света, кислорода).

Во время покоя растение устойчивее к неблагоприятным факторам. В этом приспособительное значение вынужденного покоя. Однако, если растение не прошло периода покоя, впоследствии темпы роста снижаются, ухудшается плодоношение. Таким образом, в период покоя проходят определенные процессы, подготавливающие начало видимого роста. В покоящихся почках происходит накопление нуклеиновых кислот, идет дифференцировка клеточных структур. Следовательно, у некоторых растений покой – это не только приспособление к переживанию неблагоприятных условий внешней среды, но и необходимый этап онтогенеза.

Знание причин глубокого покоя позволяет управлять его продолжительностью. Так как глубокий покой вызывают разные причины, то и методы его прерывания тоже различны. Давно известно, что прервать глубокий покой у сирени можно, как это рекомендовал Г. Молиш, с помощью теплых ванн, для чего ветки погружают на 9-12 ч в воду с температурой 30-35 °С. Тот же результат получил С. Рихтер, действуя более низкой температурой, но более продолжительное время. Этим методом широко пользуются для стимулирования цветения растений зимой. При этом если опустить в воду только одну ветку растения, зацветет лишь она. Однако если, воздействуя на одну ветку, увеличить время прогрева, то покой будет нарушен у всего растения. Такой же результат можно получить промораживанием. Если причиной глубокого покоя семян является накопление ингибиторов роста, то можно нарушить покой, поместив их в марлевых мешочках на 1-2 дня в проточную воду.

Есть семена, которым для прорастания необходим свет (табак, салат-латук, морковь) или темнота (кресс-салат, тыква), длинный или короткий день. Таким образом, один и тот же результат – нарушение покоя – достигается с помощью взаимно противоположных воздействий. У некоторых растений прорастание семян зависит от качества света: прорастание набухших семян стимулирует красный свет. Под действием красного света разрушаются ингибиторы и повышается содержание стимуляторов роста, образуются гидролитические ферменты. Гидролитические ферменты, катализируя реакции расщепления запасных питательных веществ, тем самым ускоряют прорастание.

Семена некоторых, особенно высокогорных, растений прорастают лишь после того, как на них подействовали температуры ниже 0 °С. Под влиянием низкой температуры увеличивается проницаемость кожуры, снижается содержание ингибиторов в зародыше, синтезируются гормоны и увеличивается активность ферментов. Действуя пониженными температурами, можно нарушить глубокий покой зрелых семян яблонь, груш, косточковых пород. Для этого семена перемешивают с сырым песком и ставят в прохладное место, лучше всего с температурой около +5 °С. К весне период покоя заканчивается, и семена дружно прорастают. Это выдерживание семян во влажных условиях при пониженной температуре (+5 °С) называется **стратификацией**.

Во время стратификации завершается формирование зародыша, происходит разрыхление семенной кожуры. Стратификация нужна семенам тех растений, например сосны жесткой, которые прорастают только после того, как их выдерживают в условиях низких температур на протяжении длительного периода, предшествующего прорастанию.

Прервать покой помогает и обработка химическими веществами, что обнаружил Д. Иогансен еще в 1900 г. Для прерывания покоя используют тиомочевину, роданистый калий, этиленхлоргидрин. Эти вещества ускоряют прорастание клубней картофеля, рост почек у побегов груши, персика, луковиц некоторых однолетних растений.

Механическое повреждение кожуры семян увеличивает ее проницаемость для кислорода и воды, что ускоряет их прорастание. Метод нанесения царапин на кожуру семян в результате перетирания их с песком или толченым стеклом без повреждения зародыша и ускоряющий их прорастание называется скарификацией. Однако при использовании этого метода все-таки могут возникнуть уродливые растения, так как клетки зародыша выходят из состояния покоя неодновременно.

Существуют методы продления покоя. Если клубни картофеля обработать метиловым эфиром α -нафтилуксусной кислоты, то они могут лежать, не прорастая и не меняя своих вкусовых качеств, в течение трех лет.

Итак, переход в покой – важное приспособительное свойство растительного организма. В состоянии покоя клетки обладают максимальной способностью к выживанию в самых неблагоприятных условиях, в том числе и создаваемых человеком (повышенная радиоактивность, химические вещества, загрязняющие окружающую среду).

Тема 12. Фитогормоны.

- 1 Основные группы фитогормонов.
- 2 Новые гормон активные соединения.
- 3 Синтетические регуляторы роста.
- 4 Ростовые движения растений.

1 Основные группы фитогормонов.

Гормоны растений, или фитогормоны – это низкомолекулярные вещества, образующиеся в крайне малых количествах и вызывающие специфическую ростовую или формообразовательную реакцию. Фитогормоны – это только раздражители, или сигнальные вещества.

В настоящее время четко определены критерии и свойства фитогормонов, по которым к ним может быть отнесено то или иное вещество. Многие из них являются общими с таковыми для животных гормонов.

1. Фитогормоны выполняют роль регуляторов целых физиологических или морфологических программ (деление и рост клеток, их дифференцировка, созревание, покой, цветение и т.д.), которые осуществляются на основе многих биохимических и биофизических процессов. Этим они отличаются от

витаминов и ферментов, регулирующих отдельные реакции и метаболические пути обмена веществ клетки. Фитогормоны регулируют направленность всего метаболизма клетки, вызывая изменения ее структурной организации и функциональной активности.

2. Фитогормоны синтезируются в самом растении (эндогенный регулятор).

3. Фитогормоны обладают очень высокой физиологической активностью, проявляя свою регуляторную функцию в концентрациях на несколько порядков меньших (10^{-8} – 10^{-5} М), чем концентрации, в которых нужны растению вещества субстратного характера.

4. Фитогормоны участвуют в дистанционном действии одних тканей или органов на функциональное состояние и осуществление физиологических программ в клетках других тканей и органов. Хотя у растений нет специальных желез внутренней секреции, как у животных, тем не менее существует приуроченность синтеза фитогормонов к определенным тканям и органам, которые влияют на другие ткани и органы. Тем самым фитогормоны осуществляют взаимодействие различных частей растительного организма. Однако фитогормоны могут проявлять регуляторное действие непосредственно в клетках той ткани, где они синтезируются. Следовательно, они объединяют в себе функции истинных гормонов, обладая дистанционным действием, и гистогормонов (тканевых гормонов) животных.

5. Каждый фитогормон полифункционален, т. е. участвует в регуляции многих физиологических процессов у растений. Например, гиббереллины регулируют прорастание семян, удлинение стебля, цветение, формирование пола. Цитокинины участвуют в индукции деления клеток; активируют процессы, связанные со структурной и биохимической дифференцировкой хлоропластов; задерживают старение листьев; регулируют распределение ассимилятов в растении, обладая сильным аттрагирующим действием и др.

6. Действие каждого фитогормона высокоспецифично, и производимый им эффект зависит от специфики как гормона, так и объекта, т. е. от его видовых, органных, тканевых, возрастных и физиологических особенностей, которые определяют компетентность клетки отвечать на гормон и характер этого ответа. Например, только абсцизовая кислота (АБК) обладает способностью быстро закрывать устьица; задержка старения листьев свойственна цитокининам, а эпинастические изгибы и ускорение созревания плодов – этилену и т. д.

7. Действие фитогормона на чувствительные к нему растительные объекты находится в строгой зависимости от его концентрации. В определенном пределе концентраций ответ растительной ткани на фитогормон прямо пропорционален логарифму его концентрации. Оптимальные концентрации действия гормона и ход кривой зависимости эффекта от концентрации фитогормона значительно варьируют у различных растительных объектов. Концентрации гормона, которые существенно выше или ниже оптимальной, либо не эффективны, либо вызывают ингибирующее действие.

8. Действие фитогормонов проявляется в тесном взаимодействии с факторами питания и зависит от условий, в которых находятся растения. Например, в условиях дефицита минерального или углеродного питания реакция растений на цитокинин не проявляется.

9. Система гормональной регуляции жизнедеятельности растений многокомпонентна, т. е. в регуляции одного и того же физиологического процесса может принимать участие не один, а несколько гормонов. Это не противоречит специфичности действия каждого фитогормона, так как каждый фитогормон играет определенную роль в системе гормональной регуляции какой-либо физиологической программы. Вместе с тем разные типы взаимодействий фитогормонов осложняют анализ специфичности их действия и в то же время свидетельствуют о существовании единой гормональной системы растения. Взаимодействие фитогормонов может проявляться последовательно, в том числе каскадно, когда один гормон индуцирует синтез другого. Между гормонами может проявляться как синергизм, так и антагонизм. Характер взаимодействия между гормонами непостоянен и может меняться в зависимости от регулируемого процесса, тканевой специфичности клеток, трофических факторов и т.д. Все это обеспечивает тонкую настройку физиологических процессов в растении в ответ на изменение внешних условий или при метаболических перестройках в ходе онтогенеза растений.

Гормональная система растений включает несколько классов. Традиционно к ним относят пять классов:

1. Ауксины – β -индолилуксусная кислота и ее производные.
2. Гиббереллины – большое семейство близкородственных соединений, относящихся к классу дитерпенов (C_{20} -соединения).
3. Цитокинины – производные 6-аминопурина с заместителем в аминогруппе при шестом атоме углерода пуринового кольца (зеатин, его аналоги и производные).
4. Абсцизовая кислота – оптически активный сесквитерпеноид (C_{15}), в растениях наиболее широко распространен (+)-энантиомер 2-цис-4-транс-АБК.
5. Этилен – ненасыщенный углеводород, газообразное вещество, выполняющее роль регулятора физиологических процессов.

В последние годы к фитогормонам стали относить brassinosteroids, салициловую и жасминовую кислоты, фузикоцины. Однако эти соединения, как регуляторы физиологических процессов, изучены еще недостаточно и нет единого мнения относительно того, отвечают ли они всем критериям и свойствам фитогормонов и включаются ли в единую гормональную систему растений.

Ауксины (от др.-греч. $\alpha\upsilon\tilde{\xi}\omega$ – увеличиваюсь, расту) – стимуляторы роста плодов (побегов) растений, апикальное доминирование, растет по фототропизму (к свету), стимулирует рост корней по положительному геотропизму (рост вниз), обладают высокой физиологической активностью.

Природные ауксины являются производными индола – 3-(3-индолил)пропионовая, индолил-3-масляная, 4-хлориндолил-3-уксусная и 3-

индолилуксусная кислоты. Наиболее распространенным ауксином, широко применяющимся в растениеводстве, является гетероауксин – индолил-3-уксусная кислота.

Основное место биосинтеза ИУК в растении – молодые листья и их примордии. Помимо растений, способностью к биосинтезу ИУК обладают некоторые грибы и патогенные бактерии (например, представители родов *Agrobacterium* и *Pseudomonas*, поражение которыми вызывает аномальное разрастание тканей растения-хозяина). У растений существуют два пути синтеза ИУК: подробно изученный триптофан-зависимый путь и триптофан-независимый путь, который до сих пор является гипотетическим.

Поскольку основным местом биосинтеза ИУК являются апикальные части побега, необходим базипетальный транспорт ИУК в нижележащие органы растения. Существуют два вида транспорта ауксинов.

1. Быстрый транспорт по флоэме, представляющий собой перемещение ауксинов с потоком метаболитов и питательных веществ. Таким способом могут перемещаться по растению как активная ИУК, так и её конъюгаты.

2. Полярный транспорт ауксинов (ПАТ) характерен только для активной ИУК и происходит в основном по клеткам перicycle и молодым (живым) сосудистым элементам. При полярном транспорте имеет место вход ИУК в клетку с одной стороны и выход из неё с противоположной, в обоих процессах задействованы разные группы белков-переносчиков. Это транспорт более медленный и имеет строго выраженную направленность: в частности, в побеге он направлен базипетально, от апикальной меристемы и молодых листьев к корню; в кончике корня происходит разворот ПАТ, и дальше ИУК движется акропетально до зоны образования боковых корней. ИУК – единственный фитогормон, обладающий сложноорганизованной системой полярного транспорта; от направления ПАТ в различных органах растения зависит полярность их развития.

Свойства ауксинов:

- влияют на рост клетки в фазах растяжения;
- стимулируют рост клеток камбия;
- обуславливают взаимодействие отдельных органов;
- регулируют коррелятивный рост;
- перемещается со скоростью 10 мм в час;
- уменьшение концентрации ауксина в растении приводит к увяданию листьев;
- дифференцирует клетки;
- помогает при росте придаточных корней.

Функции ауксинов многообразны и связаны с такими характеристиками этих гормонов, как наличие полярного транспорта, стимуляция работы ионных каналов и контроль экспрессии определенных генов. К основным функциям этих фитогормонов относятся: контроль клеточного цикла, стимуляция роста клеток растяжением, контроль полярности развития растительного организма, фото- и гравитропические реакции, стимуляция закладки

боковых и придаточных корней, стимуляция закладки и развития латеральных органов в апикальной меристеме побега.

Гиббереллины – фитогормоны, преимущественно класса тетрациклических дитерпеноидов. Все гиббереллины – карбоновые кислоты, поэтому их называют гибберелловыми кислотами. Известно более 110 разных гиббереллинов (ГК), многие из которых не обладают физиологической активностью в растениях. Основное место синтеза гиббереллинов в растении – листовые примордии и молодые листья, а в листьях – пластиды.

Транспорт гиббереллинов в растении не является полярным. Гиббереллины свободно передвигаются из листьев вверх и вниз как по флоэме, так и по ксилеме. Главный путь оттока гиббереллинов из листьев – ситовидные трубки, причем скорость оттока равна скорости передвижения продуктов фотосинтеза. По сосудам вместе с пасокой гиббереллины транспортируются в связанной форме гиббереллин-глюкозиды. Радиальный транспорт на малые расстояния происходит с помощью простой диффузии по паренхимным клеткам.

К числу наиболее известных функций гиббереллинов относятся контроль прорастания семян, роста стебля в длину, перехода к цветению и развития органов цветка. Еще один пример аттрагирующего действия гиббереллинов – стимуляция развития бессемянных плодов. Особенно это важно при выращивании бескосточковых сортов винограда. Если применить гиббереллин, ягоды получаются более крупными и урожай возрастает.

Цитокинины (греч. κύτταρο ячейки + греч. κίνηση движение), класс гормонов растений 6-аминопуринового ряда, стимулирующих деление клеток (цитокinesis). С этой способностью цитокининов связаны их основные функции в развитии растений.

Цитокинины распространены в биосфере повсеместно в буквальном смысле слова. Они обнаруживаются практически во всех живых организмах, в том числе в организме человека, а также в воде и почве. Биосинтез цитокининов происходит в высших растениях, мхах, водорослях, ряде бактерий и даже некоторых насекомых-паразитах растений. Из этих объектов цитокинины попадают в почву и различные водные резервуары.

Главное место образования основной массы цитокининов – кончики *корней*, в том числе боковых и придаточных. Цитокинины образуются также в почках, основании очень молодых листьев, развивающихся семенах и зародышевой оси прорастающих семян. Следовательно, синтез цитокининов происходит в разных участках растения в зависимости от этапа онтогенеза.

Из корней цитокинины пассивно передвигаются вместе с пасокой по сосудам и попадают в листья и другие органы. Таким способом передается информация о состоянии растущих частей корневой системы в надземную часть растения. При этом создается определенный градиент концентрации цитокининов вдоль вертикальной оси растения, который вместе с градиентом ауксинов служит сигналом для дифференцировки клеток и образования по оси определенных тканей.

Однако транспорт по сосудам сильно зависит от транспирационного тока, а, следовательно, от температуры, влажности воздуха, ветра, и поэтому он нестабилен. Именно для того чтобы достичь более постоянной концентрации в зонах деления клеток, где цитокинины особенно нужны, растения сформировали в побеге локальные зоны биосинтеза цитокининов. Цитокинины, образующиеся в почках, молодых листьях, развивающихся семенах и зародышевой оси, не передвигаясь в другие органы.

Физиологическое действие цитокининов:

- стимуляция клеточного деления;
- активация притока метаболитов (аттрагирующий эффект);
- дифференциация пластид;
- задержка старения листьев;
- формирование побегов в культуре каллусов.

Абсцизовая кислота (АБК) – природный гормональный ингибитор роста терпеноидной (изопреноидной) природы. По химическому строению АБК представляет оптически активный сесквитерпеноид, состоящий из трех остатков изопрена.

Основное место синтеза АБК – стареющие листья и и. Она присутствует в клетке как в свободной форме, так и в виде конъюгатов с глюкозой.

Транспорт абсцизовой кислоты на дальние расстояния происходит по ксилеме и флоэме, на ближние – по апопласту (клеточным оболочкам и межклетникам) и симпласту (протопластам клеток, сообщающимся между собой при помощи плазмодесм).

АБК называют гормоном-антагонистом ауксина, цитокининов, гиббереллина, так как она тормозит реакции, которые вызывают эти гормоны.

Абсцизовая кислота особенно значима для поддержания водного баланса в условиях засухи. Недостаток влаги ведёт к резкой активации синтеза этого фитогормона и его выходу из мест депонирования во внутри- и внеклеточное пространство. В устьичных клетках она вызывает быстрый выход калия, что ведёт к падению тургора этих клеток и закрытию устьичной щели, при этом ею одновременно активируется всасывание воды корнями.

Она препятствует преждевременному прорастанию семян при их созревании и усиливает состояние покоя зрелых семян, спящих почек, клубней и корнеплодов, затормаживает стимулируемый ауксинами рост coleoptилей. Вместе с этиленом абсцизовая кислота усиливает процессы старения и опадения, особенно увядших цветков и плодов.

Абсцизовая кислота появляется в клетке в ответ на изменение состояния воды, вызванный тремя факторами: подсушиванием, повышением концентрации веществ в клетке, охлаждением. В этих случаях вода для клетки менее доступна, т.е. наблюдается водный дефицит.

Этилен единственный газообразный регулятор роста растений. Этилен синтезируется в бактериях, грибах, низших и высших растениях, причем в больших количествах. Далеко не все организмы способны к синтезу этилена. Так, из исследованных 228 видов микроскопических грибов лишь 25% выделяют этилен. Организмы контролируют скорость синтеза этилена. Тем самым

регулируется его концентрация, кроме того избыток этилена может свободно диффундировать в окружающую среду.

Основное место синтеза – стареющие или созревающие ткани. Скорость образования этилена различна у разных органов и систем. Образование этилена возрастает при старении и опадении листьев и плодов. Оно тормозится недостатком кислорода (у всех сельскохозяйственных растений, кроме риса) и может регулироваться температурой и светом.

Этилен обычно действует там, где образовался. По растению перемещается только в виде предшественника –аминоцикло-пропанкарбоновой кислоты. АЦК в присутствии кислорода разлагается с образованием этилена, аммиака, муравьиной кислоты и CO_2 .

Этилен выполняет в жизненном цикле растений многообразные функции, среди которых контроль развития проростка, созревание плодов (в частности, фруктов), распускание бутонов (процесс цветения), старение и опадание листьев и цветков. Этилен называют также гормоном стресса, так как он участвует в реакции растений на биотический и абиотический стресс, и синтез его в органах растений усиливается в ответ на разного рода повреждения. Кроме того, являясь летучим газообразным веществом, этилен осуществляет быструю коммуникацию между разными органами растений и между растениями в популяции, что важно, в частности, при развитии стресс-устойчивости.

2 Новые гормон активные соединения.

Их называют еще «неклассическими гормонами».

Брассиностероиды – фитогормоны класса стероидов, поддерживающие нормальное функционирование иммунной системы растения, особенно в неблагоприятных условиях, например, при пониженных температурах, заморозках, затоплении, засухе, болезнях, действии пестицидов, засолении почвы и др.

Брассиностероиды – стрессовые адаптогены, обладающие сильной ростостимулирующей активностью. Содержатся в каждой растительной клетке в очень малом количестве. Концентрация ферментов биосинтеза брассиностероидов наиболее высока в молодых тканях растения: этиолированных проростках, меристемах, флоральных примордиях, развивающейся пыльце.

К настоящему времени известно более шестидесяти брассиностероидов: из настоящего каштана (*Castanea sativa*) был выделен кастастерон, из рогоза (*Typha*) – тифастерол, из чая (*Thea*) – теастерон, из катарантуса (*Catharanthus*) – катастерон и т.д.

Низкое содержание брассиностероидов в растениях обуславливает исключительную роль химического синтеза как основного источника этих фитогормонов для всестороннего изучения и практического использования. Первым брассиностероидом, полученным синтетическим путём, стал эпибрассинолид, абсолютно идентичный природному растительному гормону.

Кроме пыльцы, brassinостероиды присутствуют в листьях, стеблях, незрелых семенах, галлах. В настоящее время эти гормоны обнаружены не только у цветковых растений, но и у сосновых и даже водорослей.

Физиологические эффекты. Стимуляция роста растяжением. Одной из особенностей brassinостероидов является способность стимулировать ростовые процессы в очень низких концентрациях. Стимулирующее действие brassinостероидов на ростовые процессы связано с активацией процессов деления и растяжения клеток.

Регуляция процессов клеточной дифференцировки. Brassinостероиды регулируют процессы клеточной дифференцировки. Наряду с ауксинами, brassinостероиды необходимы для запуска синтеза таких ферментов, как ФАЛ (фенилаланин-аммиак лиаза) и гидроксилаза коричной кислоты, участвующих в лигнификации клеточных стенок при образовании элементов ксилемы.

Ингибирование образования боковых корней. Действие на корневую систему brassinостероидов и ауксинов заметно различается: если ауксины стимулируют образование боковых корней, то brassinостероиды ингибируют их образование.

Жасминовая кислота впервые была выделена в 1962 г. из эфирного масла жасмина крупноцветкового, где она присутствует в виде летучего эфира метилжасмината. В 1980-е гг. обнаружили физиологическое действие этого вещества на растения. К настоящему времени у растений обнаружены многочисленные производные жасминовой кислоты, включая сульфатированные соединения и метиловые эфиры. Эти соединения получили общее название жасминатов, обнаружены у грибов, мхов, папоротников и у всех цветковых растений.

Жасминовая кислота усиленно образуется при повреждении растения животными, насекомыми или патогенами и участвует в индукции защитных реакций. Например, в ответ на механический стресс (повреждение ветром) жасминаты вызывают усиленное утолщение стебля и усиков, что улучшает стабильное положение стебля. Ее много в зонах деления клеток, молодых почках, цветках, околоплоднике, гипокотиле. Жасминовая кислота действует в концентрациях более 10^{-5} моль/л.

Жасминаты транспортируются по флоэме.

Физиологическая роль. Первоначально была установлена роль жасминовой кислоты в иммунитете растений. В ответ на инфекцию ее концентрация увеличивается, и индуцируется синтез защитных веществ. Если в растениях ингибировать работу липоксигеназы, жасминовая кислота не образуется и теряется иммунитет к фитопатогенам.

Поранение животными во многих случаях вызывает защитные реакции не только в поврежденных листьях, но и в соседних. Поскольку эфир жасминовой кислоты является летучим соединением, выделяясь из клеток, он может передавать информацию о повреждении соседним растениям через атмосферу. В опыте неповрежденные растения томатов при выращивании в каме-

ре, содержащей эфир жасминовой кислоты, накапливали в листьях такое же количество защитных веществ, как и листья поврежденных растений.

Позднее были обнаружены и другие функции этого фитогормона и его эфиров. Они ингибируют рост корня и проростков, прорастание пыльцевых трубок, образование каллуса, стимулируют созревание плодов, образование клубней и луковиц, влияют на цитоскелет, меняя его расположение, подавляют синтез рибулозобисфосфата и вызывают хлороз, контролируют изгиб усиков. Вызывая старение листьев и сдерживая вегетативный рост, они способствуют переходу растения в состояние покоя.

Салициловая кислота впервые была выделена из ивы (*Salix*) еще в XIX столетии, и с тех пор нашла в виде многочисленных производных широкое применение как лекарственный препарат. (Самое известное производное салицилата – аспирин или ацетилсалициловая кислота).

Салициловая кислота обеспечивает растению устойчивость к повреждениям, вызываемым различными патогенами. Синтез СК играет определяющую роль в реакции сверхчувствительности, а также в пролонгированной системной устойчивости растений к широкому кругу инфекций.

Салицилат, в отличие от других гормонов, не только регулирует процессы через соответствующие рецепторные системы, но и непосредственно участвует в аллостерической регуляции работы ряда ферментов. Т.е. для развития физиологического ответа необходима более высокая концентрация салицилата (до 10^{-3} - 10^{-5} моль/л). Такие высокие концентрации не характерны для «типичных» гормонов, поэтому часто дискутируют о том, стоит ли салициловую кислоту включать в список растительных гормонов.

Системин – полипептидный гормон, обнаруженный в растениях в 1991 г., состоит из 18 аминокислот. В отличие от ранее известных гормонов он запускает системы, защищающие растения от патогенов, повышает устойчивость к заболеваниям.

Важный компонент защитных реакций растений – ингибиторы ферментов, участвующие в процессах переваривания пищи насекомыми. Наиболее изучены из них ингибиторы протеолитических ферментов (протеазы), которые расщепляют белки в процессе пищеварения. У насекомых, которые питаются растениями, содержащими ингибиторы протеаз, резко падают темпы роста и развития, поскольку в их меню отсутствуют свободные аминокислоты. Ингибиторы протеаз обычно появляются в растениях в ответ на повреждение. Экспрессия генов, кодирующих ингибиторы протеаз, индуцируется механическим повреждением растений и непосредственно контролируется двумя фитогормонами: небольшим пептидом из 18 аминокислот, системинном и жасминовой кислотой.

Показано, что синтез ингибиторов протеаз является результатом целого ряда событий.

На первом этапе повреждения растения насекомыми синтезируется системин – первый гормон пептидной природы, обнаруженный в растениях. Затем системин транспортируется по флоэме в неповрежденные участки растения, где взаимодействует с рецепторами и инициирует синтез еще одного

гормона – жасминовой кислоты, которая в свою очередь активирует экспрессию генов, кодирующих синтез ингибиторов протеаз. При этом регуляция экспрессии некоторых «защитных» генов системином может осуществляться вместе с другими гормонами, например такими, как АБК, этилен, жасминовая кислота.

3 Синтетические регуляторы роста. За последние годы был получен ряд синтетических регуляторов, в частности синтетических ингибиторов. Последние соединения составляют несколько групп, владеющих специфичными функциями, например:

1. **Ретарданты**, подавляющие рост стебля (хлорхолинхлорид, фосфон и др.);

2. **Антиауксины**, тормозящие перемещение ИУК и ее аналогов по растению.

3. **Гербициды** – синтетические препараты, убивающие растения. Рассматривают гербициды общего действия, которые уничтожают всю растительность, селективные – для борьбы с сорняками в монокультурах. При действии гербицидов сначала нарушается полярность, утолщаются побеги, появляются эпинастии, опадают листья, наступают паталогические морфозы, что и приводит к гибели растения.

Химические аналоги природных ингибиторов. Это синтетические соединения, аналоги этилена, фенольных ингибиторов, кумаринов и АБК, владеющие мощным гербицидным или дефолирующим действием.

В последние годы большое распространение получили препараты, усиливающие цветение плодовых культур (алар), вызывающие дефолиацию и задержку роста стебля (этрел, гидрел).

Химические аналоги природных стимуляторов роста. Это регуляторы, активирующие особые фазы роста и онтогенеза растений. К ним, например, относятся синтетические аналоги ауксинов (α-нафтилуксусная, иделилмасляная, 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислоты). Стимуляторы роста применяют для активации корнеобразования, роста культуры тканей, предотвращения опадения плодов.

4 Ростовые движения растений.

Движениями растений называют изменения расположения их органов в пространстве, обусловленные разными внешними факторами. Органы прикрепленных растений изменяют свое положение в пространстве благодаря росту, точнее, растяжению клеток и колебаниям тургорного давления. Ткани, непосредственно участвующие в движениях, имеют растяжимые и относительно тонкие клеточные стенки. К таким клеткам относятся, например, тонкостенные клетки основной паренхимы; клетки, находящиеся в основании черешков (подушечках) листьев бобовых растений; моторные клетки в эпидерме некоторых злаков, замыкающие клетки устьиц. Изменения тургорного давления происходят в результате транспирации, а также выхода воды из вакуоли в свободные пространства клеточных стенок и в межклетники. Однако

нередко вместе с водой выходят и растворенные вещества. Следовательно, существует тесная связь между движениями и водным обменом растения и содержанием в его клетках минеральных веществ. В основе движений лежит универсальное свойство живой материи – раздражимость.

В зависимости от типа раздражителя движения высших растений делят на две группы: тропизмы и настии.

Тропизмы. Многие раздражители действуют на растение направленно, с одной стороны. Растение способно различать направление действия света или вещества, силы тяжести. В ответ на одностороннее действие внешних факторов побеги или корни изгибаются. В результате изменяется расположение органов в пространстве. Эти изменения положения органов, вызываемые односторонне действующим внешним раздражителем, получили название тропизмов. В зависимости от природы раздражителя (свет, сила тяжести, химические вещества, прикосновение, электрический ток, поранение) тропизмы называют фото-, гео-, хемо-, тигмо-, электро-, травмотропизмами. Характер ответной реакции может быть разным. Те органы, которые поворачиваются к раздражителю, называют положительно тропными, а те, которые отворачиваются от раздражителя, – отрицательно тропными.

Тропизмы чаще связаны с более быстрым ростом клеток на одной стороне стебля, корня или черешка, реже – с изменением тургорного давления.

Фототропизм. Уже в древних литературных источниках были описаны изменения положения органов растений, которые называли гелиотропными, т.е. направленными к солнцу. Подсолнечник получил свое название потому, что его корзинки поворачиваются в течение дня вслед за движением солнца по небосводу. Когда оказалось, что такую же реакцию можно вызвать с помощью искусственного освещения, термин «гелиотропизм» заменили на фототропизм. Под влиянием одностороннего освещения надземная часть растения поворачивается в сторону большей освещенности. Это легко наблюдать у комнатных растений.

Способность растения располагать листовые пластинки перпендикулярно падающим на них лучам света называют диафототропизмом. У большинства растений листья располагаются по отношению к световым лучам под острым или тупым углом, т.е. они плагиофототропны.

Знак фототропической реакции органа может измениться в течение онтогенеза. Например, у некоторых сортов настурции, растущих в горах, цветоножки имеют положительный, а после оплодотворения – отрицательный фототропизм. Возникший после оплодотворения отрицательный фототропизм позволяет растениям прятать образующиеся плоды в расщелины скал, защищая их таким способом от поедания животными. Кроме того, в расщелинах более благоприятные условия для прорастания семян.

Многие растения солнечных мест, например теплолюбивый латук, могут поворачивать свои почти вертикальные листья так, что их пластинки оказываются в плоскости, расположенной с севера на юг. Такие растения называют компасными. Благодаря такому расположению листьев относительно

слабые утренние и вечерние солнечные лучи попадают на всю поверхность листа, а яркие полуденные – на ребро листовой пластинки.

Механизм фототропических реакций. В 1928 г. два физиолога растений – Н.Г. Холодный (СССР) и Ф.В. Вент (Нидерланды) – независимо друг от друга сформулировали гормональную теорию фототропизма. Они разделили фототропическую реакцию на 4 этапа: 1) восприятие светового раздражения (рецепция); 2) возбуждение; 3) передача возбуждения; 4) реакция – изгиб.

Первый этап состоит в поглощении света. Фототропические реакции вызывают в основном сине-фиолетовые и ультрафиолетовые лучи. Их поглощают каротин, криптохромы и фототропин, доказательством чего считают совпадение спектров поглощения света этими веществами и спектра действия. Фототропин, в отличие от криптохромов, соединен с клеточными мембранами. По своей химической природе, он является протеинкиназой, т.е. участвует в каскадных реакциях фосфорилирования. Некоторые исследователи предполагают, что в фототропической реакции участвует и фитохром. Таким образом, каротин, криптохромы, фототропин и фитохром образуют систему фоторецепторов, воспринимающих направление света. Эта система находится в мембранах клеток верхушек coleoptилей и стеблей. Длина этих верхушек 0,1-1,0 см. Эта часть верхушки обладает максимальной чувствительностью. Кроме того, воспринимать раздражение могут черешки, листовые пластинки. В последние годы появилось мнение, что воспринимается не направление света, а различная освещенность обращенной к источнику света и затененной сторон органа.

Затем следует второй этап – возбуждение, который характеризуется поперечной поляризацией тканей верхушки coleoptиля или побега: освещенная сторона приобретает отрицательный, а затененная – положительный электрический заряд. Под влиянием этой поляризации происходит передвижение ауксина с освещенной стороны верхушки на затененную. ИУК накапливается на затененной стороне. Этот процесс требует затрат энергии и присутствия в атмосфере кислорода.

Третий этап – передача возбуждения, по затененной стороне идет отток гормона в базипетальном направлении от верхушки к зоне растяжения.

Четвертый этап – неравномерный рост, вызывающий изгиб. Клетки затененной стороны, содержащей большее количество гормона, растягиваются сильнее, чем клетки освещенной. В результате возникает изгиб по направлению к источнику света. Так как гормон одинаков у всех растений, то чужая верхушка может вызвать такой же изгиб, как и своя собственная. Чтобы вызвать фототропический изгиб, можно либо усилить освещенность, но сокращать время воздействия, либо, наоборот, увеличивать продолжительность освещения более слабым светом, т.е. здесь действует закон количества раздражения.

Неравномерный рост, следствием которого является изгиб, происходит за счет ассимилятов или запасных веществ. Для осуществления всех процессов, приводящих к изгибу, используется энергия запасных веществ, освобож-

даемая в процессе дыхания, и световая, поглощаемая фотосинтетическими пигментами. Для фотосинтеза, поставляющего строительный материал растущим клеткам, необходим свет значительно большей интенсивности, чем вызывающий фототропическую реакцию. Минимальная сила света, которая в состоянии вызвать фототропический изгиб, составляет 0,001 лк/с, в то время как дневной свет составляет 50 - 100 тыс. лк. Следовательно, в фототропической реакции свет необходим лишь для запуска этих процессов, т.е. он является индуктором. Индуктивный характер света проявляется и в том, что одностороннее освещение растения в течение нескольких долей секунды вызывает изгибы, для осуществления которых необходимо много часов.

Геотропизм. Причиной тропических движений является и сила тяжести. Как и фототропизм, геотропизм бывает положительный и отрицательный. Стебли обычно обладают отрицательным, а корни – положительным геотропизмом. В результате корни растут к центру Земли, а побеги – от центра. Благодаря этому корень углубляется в почву и начинает поглощать из нее минеральные вещества, а стебель выходит из почвы и выносит листья к свету. Эта ориентировка органов по отношению к почве является важным биологическим приспособлением и сохраняется в течение всей жизни растения. Особенно обращает на себя внимание направление роста деревьев, растущих на горном склоне: деревья расположены не перпендикулярно к поверхности того участка земли, на котором растут, а в направлении от центра Земли. Благодаря отрицательному геотропизму надломленные или полегшие растения возвращаются в вертикальное положение. Прижатые к почве сильным дождем злаки могут снова подняться.

Геотропическая чувствительность у боковых корней и стеблей меньше, чем у главных. В результате главный стебель растет вертикально вверх, главный корень вертикально вниз, а боковые побеги и корни растут под разными углами к ним. Это помогает растению поглощать минеральные соли из большего объема почвы, а углекислый газ – из большего объема воздуха. Кроме того, при таком расположении стеблей листья меньше затеняют друг друга (создается листовая мозаика). У стеблей последних порядков (четвертого и других) отрицательный геотропизм может смениться на положительный. Боковые ветви плакучих форм деревьев вообще не обладают геотропизмом. То же можно сказать и о положительном геотропизме боковых корней. Дыхательные корни болотных растений (американского болотного кипариса, мангровых деревьев) имеют отрицательный геотропизм. Эти корни растут от подземных корней или корневищ вертикально вверх, и их верхушки располагаются над слоем воды или переувлажненной почвы для лучшего поглощения кислорода.

Геотропическая реакция может изменяться в течение онтогенеза. Так, у цветоножки снотворного мака до раскрытия бутона положительный геотропизм, а после раскрытия – отрицательный. Многие растения, например земляной орех, имеют отрицательно геотропные цветоножки, но, превратившись в плодоножки, они становятся положительно геотропными. Если у хвойного

дерева удалить верхушку, то одна из плагиотропных боковых ветвей изгибается и растет вертикально вверх.

Направление действия силы тяжести воспринимает самый кончик корня, его последние 1-2 мм (корневой чехлик). Функцию рецепторов, воспринимающих направление действия силы тяжести, выполняют особо плотные зерна крахмала, которые получили название статолитов.

Крахмальные зерна расположены в клетках корневого чехлика, цитоплазма которых имеет меньшую вязкость, поэтому при изменении положения корня крахмальные зерна сейчас же в силу собственной тяжести передвигаются и располагаются всегда около нижней части клетки, сигнализируя об изменении расположения корня и оказывая давление на мембраны эндоплазматического ретикулума и плазмалемму, соответствующая часть которых возбуждается. Статолитный крахмал очень устойчив, он включается в обмен веществ только при неблагоприятных условиях. В условиях низкой или высокой температуры, засухи крахмальные зерна в клетках корневого чехлика исчезают и корни перестают реагировать на действие силы тяжести.

В стебле, принявшем горизонтальное положение, тоже увеличивается концентрация ауксина в клетках его нижней части и уменьшается в клетках верхней. Поэтому нижняя часть растет быстрее, чем верхняя, и стебель изгибается вверх.

Направление действия силы тяжести у стеблей воспринимает его верхушка (около 3 мм), а также клетки зоны растяжения междоузлий, не потерявшие еще способность расти. Верхушка колеоптилей у злаков тоже выполняет эту функцию. В стебле функцию рецепторов выполняют крахмальные зерна, находящиеся в клетках крахмалоносного влагалища, а также крупные белковые молекулы, митохондрии, хлоропласты.

При наклоне верхушки растения в ту или иную сторону под действием силы тяжести происходит перераспределение этих органелл. В результате большая часть их перемещается к боковой стенке клетки, на которую поэтому усиливается механическое давление. Это приводит к возникновению различий в физических и химических потенциалах на противоположных сторонах стебля и латеральному передвижению ауксина. Возможно, из-за давления, оказываемого этими органеллами, изменяется активность связанных с мембранами ферментов.

Геотропический изгиб как ростовое движение свойствен, как правило, молодым частям растений. Однако иногда и у взрослых, закончивших рост растений наблюдается изменение положения их органов в пространстве. Например, если стебли злака оказались в горизонтальном положении, то рост соломины может возобновиться на стороне, оказавшейся внизу. У стеблей злаков базальные участки взрослых междоузлий могут изгибаться, так как там находятся вставочные меристемы. Наклонившиеся стволы деревьев начинают расти вверх благодаря вторичному неравномерному росту в толщину.

Хемотропизм. Не только свет и сила тяжести, но и различные вещества могут вызвать направленные движения растений. Изгибы корней при нерав-

номерном распределении в почве какого-нибудь вещества называют хемотропизмом. Движение вызывают как растворенные, так и газообразные вещества. Хемотропизм тоже бывает положительным и отрицательным, причем знак хемотропической реакции определяется концентрацией вещества. При слишком высоких концентрациях положительный хемотропизм может превратиться в отрицательный. Кроме того, знак реакции зависит от природы вещества. Токсичное вещество или токсичная доза вещества вызывает отрицательную хемотропическую реакцию. Хемотропизм играет большую роль в жизни растения. Благодаря ему корни растут в сторону расположения в почве удобрений, а также избегают участков почвы с неблагоприятными химическими свойствами. Чтобы понять значение хемотропизма, необходимо вспомнить, что в почве в основном не вещества двигаются к корню, а корень в процессе роста двигается к веществу. Хемотропическая чувствительность корней помогает определить направление роста и кратчайшее расстояние до элементов минерального питания, позволяет корням проникать в богатые питательными веществами и хорошо проветриваемые почвы. Таким образом, столь важная проблема, как размещение удобрений в почве, тесно связана с хемотропизмом.

Кроме корней, хемотропическая реакция свойственна пыльцевым трубкам, проросткам растений-паразитов. Во время роста пыльцевых трубок через ткани пестика положительные хемотропные реакции играют главную роль, определяя его направление. Растения-паразиты обнаруживают своих хозяев тоже благодаря хемотропным реакциям. У некоторых растений-паразитов, например у проростков повилики, хемотропические реакции свойственны и стеблям. Проростки повилики прикрепляются к растению-хозяину уже над поверхностью почвы, причем их ориентировка происходит под влиянием эфирного масла. Этот паразит обвивает тело хозяина как лиана. Затем с помощью присосок (гаусторий) паразит внедряется в тело хозяина, проникая до ситовидных трубок. Рост присосок регулируют химические вещества. Однако у стеблей хемотропизм проявляется значительно реже, чем у корней.

Хемотропическая реакция представляет собой ростовые движения: изгиб возникает вследствие неравномерного роста противоположных сторон органа. У корней хемотропно чувствителен только самый кончик, изгиб же происходит на некотором расстоянии от него в зоне растяжения. Механизмы хемотропических реакций до сих пор не известны.

Сильнейшее влияние на направление роста корней оказывает распределение в почве воды и воздуха. Особую форму хемотропизма представляет собой гидротропизм и аэротропизм.

Гидротропизм – это изгибание растущих частей растения под влиянием неравномерного распределения воды. Гидротропизм прежде всего характерен для корней. При недостаточном количестве воды в почве корни направляются к более влажным участкам (положительный гидротропизм), и даже в воздухе можно наблюдать изгибы корней в сторону увлажненных поверхностей. Боковые корни, обладающие более слабым положительным геотропиз-

мом, более гидротропны, чем главные. Гидротропическая чувствительность, как гео- и хемотропическая, сосредоточена в самом кончике корня.

У стеблей очень редко можно обнаружить способность к гидротропным реакциям. Она характерна для некоторых видов повилики. Положительно гидротропными являются пыльцевые трубки.

Благодаря гидротропизму положительно гидротропные органы могут оказаться в пространстве с достаточной влажностью, а отрицательно гидротропные могут подняться над влажным субстратом.

Аэротропизм – это изгибание побегов и корней в направлении поступления кислорода.

Другие виды тропизмов. Термотропизм – это изгиб органа под влиянием разной температуры его противоположных сторон. При температурах ниже оптимума происходит изгиб в более теплую сторону, при температурах выше оптимума – в более холодную. Положительно термотропными являются колеоптили овса.

Травмотропизм – это движения, вызываемые ранением. Чем вызвано повреждение: уколom, надрезом, ожогом – значения не имеет. Корни в основном отрицательно травмотропны, а колеоптили – положительно травмотропны. В основе травмотропизма также лежит изменение направления роста.

Тигмотропизмом называют ответные реакции, вызываемые прикосновением. Их можно обнаружить у стеблей проростков, колеоптилей, корней, а также у усиков. Побеги, усики и колеоптили обладают положительным тигмотропизмом, а корни – отрицательным. Особенно интересны усики, являющиеся видоизмененными побегами. С помощью усиков растение прикрепляется к другим растениям или к опорам, до которых они дотягиваются, совершая своими концами круговые движения во время роста. После этого сторона усика, противоположная той, что прилегает к месту прикосновения к опоре, растет быстрее, что приводит к возникновению изгиба. Продолжающееся изгибание растущего усика приводит к тому, что он обвивает опору. Однако большинство движений усиков относится к другому типу движений – настиям.

Настия – это движение органов растения, вызываемое раздражителем, не имеющим строгого направления, а действующим равномерно на все растение. Факторами, вызывающими настические движения, являются изменения температуры, освещенности, влажности воздуха в течение суток, перед дождем или после него. Если тропизмы – это движения органов в ответ на изменения напряженности внешнего фактора в пространстве, то настии – это движения органов, возникающие под действием смены условий во времени. Названия настии, как и тропизмов, зависят от природы раздражителей, которые их вызывают. Различают термо-, фото-, хемо-, гидро-, тигмо-, сейсмо-, электро- и травмонастии. К настическим движениям способны лишь двусторонне-симметричные органы (листья, лепестки).

В солнечные дни цветки открыты, а в пасмурную погоду они закрываются. Эти разные состояния цветков, обусловленные изменением освещения, являются фотонастиями. У одних растений, например у видов из семейств

кисличных или кактусовых, освещение вызывает открывание цветков, у других – например, поникшая и белая смолевки, ночная красавица – цветки открываются вечером. Хорошо знакомы периодические движения соцветий у одуванчиков. Способность различных видов декоративных растений закрывать и открывать цветки в различные часы суток была положена К. Линнеем в основу составленных им «часов флоры». Некоторые растения очень чувствительны к изменению освещенности. Например, у горечавки цветки могут реагировать на затенение, вызываемое проплывающими облаками.

Примером термонастии может служить быстрое закрывание цветков у многих весенних растений при понижении температуры и открывание при ее повышении. Чувствительность к температуре достаточно высока. Так, цветки крокуса и тюльпана реагируют на различия, равные соответственно 0,2 и 1 °С.

Наиболее распространенными являются никтинастические движения, т.е. вызываемые сменой дня и ночи, когда одновременно меняются условия температуры и освещения. Очень многие цветки открываются утром и закрываются на ночь или наоборот. Раздражителем, вызывающим никтинастическую реакцию, может быть изменение температуры или только интенсивности света, или одновременно температуры и интенсивности света. Никтинастические движения облегчают опыление цветков в благоприятную погоду и защищают внутренние органы цветка при неблагоприятных условиях.

Точно так же и листья некоторых растений меняют свое положение при смене дня и ночи. Например, листочки тройчатых листьев одного из обычных растений нашей флоры – кислицы обыкновенной – вечером опускаются, а утром поднимаются. Это явление получило название «сна растений». Никтинастические движения осуществляются при помощи двух механизмов: неодинаковой скорости роста верхней и нижней сторон органа и изменения тургора в клетках верхней и нижней его сторон. У основания черешка и черешочков большинства сложных и всех простых листьев бобовых имеются особые расширения, называемые подушечками. В подушечках расположены специальные моторные клетки с тонкой кутикулой, поэтому в них легко изменяется тургорное давление. Благодаря изменению тургорного давления листовые пластинки могут занимать разное положение: днем горизонтальное, а ночью вертикальное.

Листья фасоли начинают принимать дневное положение не в момент включения света, а заранее. Это удивительное приспособление указывает на то, что растения обладают способностью различать астрономическое время. Совокупность внутренних процессов, обеспечивающих измерение времени, часто называют биологическими часами. Физиологическая природа биологических часов неизвестна, но предполагают, что она связана с фотопревращением фитохрома.

Предложены две модели, объясняющие измерение времени растениями. В первой модели рассматривается механизм типа песочных часов, т.е. предполагается, что время измеряется по накоплению или разрушению какого-то неизвестного вещества или самого фитохрома. Во второй модели рас-

смачивается механизм часов с маятником, амплитуда колебания которого совпадает с циркадными (околосуточными) ритмами. В последние годы стали склоняться к тому, что работают оба механизма.

Движения, происходящие в ответ на сотрясения, толчки, называют сейсмонастическими. Это наиболее быстрые и заметные движения в мире растений. Они вызываются механическими причинами, ветром, дождем или прикосновением. Об этом говорит и их название. Уже падающая дождевая капля или небольшой порыв ветра может вызвать раздражение. Главную роль в осуществлении ими сейсмонастических движений играют изменения тургорного давления и быстрая передача раздражения по сосудам стебля и листовым черешкам.

Особенно привлекала и привлекает внимание ученых стыдливая мимоза, для которой характерна быстрая сейсмонастическая реакция. Если дотронуться до одного из ее сложных листьев, то очень быстро все листочки сложатся, а затем и весь лист отогнетса вниз. Скорость проведения возбуждения у нее самая большая в мире растений и достигает в зависимости от температуры от 0,4 до 5 см/с. Если же растение ранено, то скорость возбуждения может доходить до 10 см/с.

Механизм настий до конца не изучен. Предполагают, что настии происходят благодаря неравномерному росту разных сторон лепестков или листочков околоцветника. Если быстрее растет верхняя сторона, то происходит эпинастия, в результате которой раскрываются цветки, почки, опускаются листья. Если быстрее растет нижняя сторона, то происходит гипонастия, в результате которой органы закрываются. Открывания и закрывания цветков могут повторяться в определенном ритме. При каждом новом открывании и закрывании происходит рост клеток соответственно верхней или нижней стороны. Если процессы повторяются много раз, то лепестки или листочки околоцветника значительно удлиняются. Неравномерный рост, возможно, обусловлен гормонами.

В основе сейсмонастий, а также изменения положения листьев при переходе от дня к ночи лежит быстрое изменение тургорного давления в клетках на различных сторонах органа. Изменения тургора в моторных клетках, расположенных на разных сторонах подушечек, вызываются увеличением или уменьшением концентрации в них ионов калия. Калий перемещается из сокращающихся клеток в растягивающиеся благодаря работе калиевых насосов. За ним поступает вода, и клетки набухают. Центральная вакуоль при этом распадается на множество мелких вакуолей. Тургорные движения обратимы.

Лучше изучен механизм опускания листьев у стыдливой мимозы, у которой различают два механизма проведения возбуждения: химический и электрический. Химический механизм состоит в том, что раздраженные клетки выделяют вещество, передвигающееся по флоэме и паренхиме. Когда это вещество дойдет до подушечки, происходит ответная реакция (листочек складывается). Предполагают, что этими веществами являются аминокислоты, например, глутамат и аланин или малат. При электрическом механизме

проведения возбуждения сразу после прикосновения в ее клетках возникает потенциал действия. Потенциал действия распространяется от клетки к клетке по проводящим пучкам со скоростью 2-5 см/с. Он передается в подушечки у основания листочков и всего листа, в результате в моторных клетках уменьшается тургорное давление (вода выходит в межклетники), и лист складывается.

Изменение тургорного давления зависит от ионов калия и хлора, концентрация которых в клетке регулируется ионными насосами. Возбуждение моторных клеток приводит к увеличению проницаемости плазмалеммы, ионы хлора и калия выходят, одновременно резко падает тургорное давление. Возможно, что в выделении воды участвуют и сократительные белки. На это указывает высокое содержание АТФ в моторных клетках, сильно уменьшающееся во время движения.

Тема 13. Зависимость роста от внешних факторов.

- 1 Влияние температуры на рост.
- 2 Фоторецепция в красной области спектра.
- 3 Фоторецепция в синей области спектра.
- 4 Зависимость роста от почвенных и атмосферных факторов.

1 Влияние температуры на рост.

Являясь интегральной функцией растения, рост зависит от влияния абиотических факторов внешней среды: света (его интенсивности, спектрального состава, продолжительности и периодичности); температуры (величины и периодичности); питательных веществ (минеральных и органических); силы тяжести и магнитного поля; механических воздействий (ветер и др.); сопротивления почвенных частиц и т.д. На рост растения в посевах и насаждениях влияют также продукты жизнедеятельности и другие ценотические взаимоотношения с одновидовыми и сорными растениями, физиологически активные вещества (антибиотики, ростовые вещества и др.), выделяемые микроорганизмами. Связь роста растения с конкретным фактором внешней среды выражается биологической одновершинной кривой. Экологические факторы оказывают на рост прямое и косвенное влияние, опосредованное через изменение других физиологических процессов.

Рост растений возможен в сравнительно широком диапазоне температур и определяется географическим происхождением данного вида. Требования растения к температуре меняются с возрастом, различны у отдельных органов растения (листья, корни, плодоземельные элементы и др.). Для роста большинства сельскохозяйственных растений нижняя температурная граница соответствует температуре замерзания клеточного сока (около $-1...-3$ °C), а верхняя – коагуляции белков протоплазмы (около 60 °C). Вспомним, что температура влияет на биохимические процессы дыхания, фотосинтеза и других метабо-

лических систем растений, а графики зависимости роста растений и активности ферментов от температуры близки по форме (колоколообразная кривая).

Температурные оптимумы для роста. Для появления всходов требуется более высокая температура, чем для прорастания семян.

При анализе роста растений выделяют три кардинальные температурные точки: минимальную (рост только начинается), оптимальную (наиболее благоприятная для роста) и максимальную температуру (рост прекращается).

Различают растения *теплолюбивые* – с минимальными температурами для роста более 10 °С и оптимальными 30-35 °С (кукуруза, огурец, дыня, тыква), *холодостойкие* – с минимальными температурами для роста в пределах 0-5 °С и оптимальными 25-31 °С. Максимальные температуры для большинства растений 37-44 °С, для южных 44-50 °С. При увеличении температуры на 10 °С в зоне оптимальных значений скорость роста увеличивается в 2-3 раза. Повышение температуры выше оптимальной замедляет рост и сокращает его период. Оптимальная температура для роста корневых систем ниже, чем для надземных органов. Оптимум для роста выше, чем для фотосинтеза.

Можно предположить, что при высокой температуре имеет место недостаток АТФ и НАДФ Н, необходимых для восстановительных процессов, что вызывает торможение роста. Температура, оптимальная для роста, может быть неблагоприятной для развития растения. Оптимум для роста меняется на протяжении вегетационного периода и в течение суток, что объясняется закрепленной в геноме растений потребностью к смене температур, имевшей место на исторической родине растений. Многие растения интенсивнее растут в ночной период суток.

Семена растений умеренных широт прорастают лучше всего при температуре около 25 °С, горных областей – до 30 °С, тропиков – до 40 °С. Для активного *роста побегов* растений умеренной зоны наиболее благоприятна температура от 15 до 25 °С, а тропиков и субтропиков – от 30 до 40 °С. Начало роста побегов у первых может наблюдаться при температуре 3 - 5 °С, вторых только при 12-15 °С. Растения высоких широт и горные могут расти при температуре около нуля.

Ежегодный прирост древесных растений в высоту, по мнению ряда лесоводов, зависит не только от температуры текущего, но и от температуры лета предыдущего года. Так, в таежной зоне наиболее тесная зависимость проявляется между длиной верхушечного побега сосны и ели и температурой июля или августа предыдущего года. Именно в этот период закладывается хвоя в почках, а размеры побега будущего года становятся как бы запрограммированными в зависимости от количества хвои в почках. Длина же хвои связана с температурой воздуха текущего летнего сезона. Сильное влияние на рост леса в Восточной Сибири и некоторых районах Дальнего Востока оказывает вечная мерзлота. На таяние верхнего слоя почвы тратится большое количество тепла в ущерб приросту древесины.

В целом наиболее быстрый рост C_3 -растений умеренной зоны происходит при температуре 10-30 °С, тогда как тропических злаков с C_4 -типом фиксации CO_2 – при 30-40 °С.

Нижний предел для *роста корней* древесных растений умеренной зоны находится между 2 и 5 °С, поэтому весной корни начинают расти раньше распускания почек. Растения тропического и субтропического поясов предъявляют более высокие требования к температуре для роста корней. Так, корни лимона растут только при температуре почвы выше 10 °С.

Температура, необходимая для *роста проростков и всходов*, обычно выше, чем для прорастания семян. Оптимальной для роста всходов хвойных пород является температура 20-25 °С. Ниже 15 и выше 30 °С их рост замедляется. Для *созревания плодов и семян* требуется больше тепла, чем для завершения роста побегов и корней.

Положительное влияние на рост оказывает *чередование различной ночной и дневной температуры*. Растения умеренной зоны лучше растут, если ночная температура на 5-10 °С ниже дневной, тропиков на 3-5 °С. Есть и исключения: сахарный тростник, земляной орех и некоторые другие растения хорошо растут при равенстве дневной и ночной температур, а североамериканская сосна желтая предпочитает более высокую температуру ночью. Высшие растения в своем абсолютном большинстве адаптировались к температурному градиенту, при котором температура корнеобитаемого слоя почвы в течение вегетационного периода днем на 3-8 °С ниже температуры воздуха.

Термопериодизм. Росту многих растений благоприятствует смена температуры в течение суток: днем повышенная, а ночью пониженная. *Термопериодизм* – реакция растений на периодическую смену повышенных и пониженных температур, выражающаяся в изменении процессов роста и развития. Различают суточный и сезонный термопериодизм. Для тропических растений разница между дневными и ночными температурами составляет 3-6 °С, для растений умеренного пояса – 5-7 °С. Это важно учитывать при выращивании растений в поле, теплицах и фитотронах, районировании культур и сортов сельскохозяйственных растений.

Чередование высоких и низких температур служит регулятором внутренних часов растений, как и фотопериодизм. Относительно низкие ночные температуры повышают урожай картофеля, сахаристость корнеплодов сахарной свеклы, ускоряют рост корневой системы и боковых побегов у растений томата. Низкие температуры, возможно, повышают активность ферментов, осуществляющих гидролиз крахмала в листьях, а образующиеся растворимые формы углеводов передвигаются в корни и боковые побеги.

2 Фоторецепция в красной области спектра.

Действие света на растение подразделяется на фотосинтетическое, тепловое и регуляторно-фотоморфогенетическое.

Зависимость роста от света сложна, так как он выполняет две функции: субстратную и регуляторную. Субстратная роль света заключается в том, что он является источником энергии для фотосинтеза – процесса, создающего

строительный материал для клеток. Однако прямой связи между скоростью роста и скоростью фотосинтеза нет: максимум роста наблюдается в течение вегетационного периода раньше, чем максимум фотосинтеза. У многих видов растений удлинение стеблей замедляется в дневные часы, в условиях наиболее благоприятных для фотосинтеза (высокая освещенность), так как свет тормозит растяжение клеток. Эту закономерность впервые описал Ю. Сакс в 1872 г. и назвал ее световым торможением роста. Однако более яркий свет, улучшая воздушное питание растущих органов, может способствовать их росту, несмотря на тормозящее действие света как регулятора. Тормозящее влияние света на рост является главной причиной суточной периодичности роста.

Рост всех растений, в том числе и фотосинтезирующих, может продолжаться то или иное время в темноте за счет запасных веществ. Исключение составляет лишь небольшая группа растений, семена которых прорастают только под влиянием света. Однако в непрерывной темноте изменяется характер роста: тормозится деление клеток и дольше идет растяжение. В результате сильного растяжения клеток растения имеют длинные междоузлия, листовые пластинки недоразвиты, лишены хлорофилла, у растений плохо развита механическая ткань. Такие растения называются **этиолированными**.

Способность вытягивать в темноте стебли имеет большое значение в жизни растений: оказавшись глубоко под землей, проросток вытягивается до тех пор, пока не выйдет на поверхность почвы, тогда на свету его рост в длину замедляется и начинают разворачиваться листья. Этиоляция не связана непосредственно ни с отсутствием хлорофилла, ни с недостатком питательных веществ. Так, при хранении в темноте клубней картофеля образуются этиолированные побеги, хотя питательных веществ хватает. С другой стороны, достаточно ежедневно освещать этиолированные растения в течение 5-10 мин довольно слабым светом, чтобы они стали приближаться к нормальным, несмотря на то, что за такое короткое время хлорофилл не успевает образоваться. Итак, этиоляция является приспособлением для быстрого выноса листьев на свет.

В слишком густых посевах злаков и некоторых других культур растения сильно затеняют друг друга, поэтому образуются растения, похожие на этиолированные с длинными нижними междоузлиями и с недоразвитыми механическими тканями. Такие растения легко ложатся на землю – полегают. При высокой интенсивности света, в условиях активного фотосинтеза рост стебля замедляется, получают невысокие растения с хорошо развитыми механическими тканями. Растущие в тени растения, например одуванчик лекарственный, обычно в несколько раз выше растущих на открытом месте.

Влияние интенсивности света на рост сильно зависит от температуры: каждой температуре соответствует своя минимальная интенсивность света, причем разная, например, для таких процессов, как заложение листьев и их линейный рост. С увеличением температуры увеличивается и величина минимальной интенсивности света. Там, где комбинация этих факторов наиболее благоприятна, резко увеличивается рост.

Регуляторная роль света проявляется по-разному. Так, от его интенсивности зависит активность некоторых ферментов, например фенилаланинаммиаклиазы (ФАЛ), необходимой для образования лигнина, от синтеза которого зависит формирование клеток механической или проводящей тканей.

Однако особенно заметна регуляторная роль света при освещении растений разным монохроматическим светом. Наиболее активно регулируют рост красные и сине-фиолетовые лучи. Г.А. Клебс наблюдал, что синие и фиолетовые лучи стимулируют деление клеток, но тормозят их растяжение; красные лучи, наоборот, усиливают их растяжение. Зеленый свет, как и темнота, вызывает этиоляцию. Тормозящее влияние сине-фиолетового света на растяжение хорошо видно на примере растений высокогорных лугов. Эти растения всегда очень низкие, так как в горах на землю попадает много сине-фиолетовых лучей. Даже если выращивать высоко в горах растения, обычные для долин, они становятся похожими на высокогорные растения.

Спектральный состав света влияет и на другие особенности растений. Красный свет тормозит образование боковых корней, например у гороха, причем сильнее, чем синий и зеленый. У растений редиса только на синем свету образуется хороший корнеплод, а на красном – он практически не образуется. Причиной гетерофилии, свойственной некоторым болотным и водным растениям, тоже считают влияние света разного качества, поскольку сине-фиолетовые лучи хуже проникают в толщу воды, чем красные. Например, у стрелолиста подводные листья имеют лентовидную форму, а надводные, образующие прикорневую розетку, – стреловидную. Если же эти растения освещать только красным или только зеленым светом, то у них образуются лишь лентовидные листья, а если синим, – то нормальные листья.

Продолжительность освещения (длина дня) оказывает большое влияние на рост деревьев, причем и в этом случае растения разного географического происхождения реагируют тоже различно. У деревьев южных пород побеги на длинном дне долго растут, поэтому не успевают подготовиться к зиме и вымерзают. Деревья северных пород на длинном дне успевают хорошо подготовиться к зиме, замедлив рост.

Короткий день – причина листопада у растений средних широт. Листопад начинается осенью примерно в одно и то же время под влиянием укорачивающегося дня независимо от температуры. В тропиках дубы и плодовые деревья сбрасывают листья, хотя температура выше 12 °С. Под влиянием короткого дня у листьев происходит образование отделительного слоя. Длинный день задерживает листопад. Дуб в условиях длинного дня – вечнозеленое дерево. Ясень, бук, граб при дополнительном освещении тоже не сбрасывают листья.

На коротком дне у многолетних трав (клевер, костер, райграс) образуются устойчивые к морозу укороченные побеги, а в условиях длинного дня – удлиненные вегетативные побеги, неспособные переносить низкую температуру. Поэтому южные сорта трав погибают при посеве в северных районах.

Формирование мезофитных или суккулентных листьев, например у каланхоэ, образование колючек, шипов, усов, укоренение стеблевых черенков тоже зависят от продолжительности дня и ночи.

Продолжительность освещения влияет на ритмичность роста. Так, если проростки гороха или овса выращивать в условиях 12-часового освещения и 12-часовой темноты, а потом перенести в условия непрерывного освещения, то ритмичность сохраняется: 12 ч растения будут расти медленнее и 12 ч – быстрее.

Длина дня влияет на образование и распределение гормонов. Содержание ауксина и гиббереллинов в листьях выше на длинном дне, а абсцизовой кислоты – на коротком. Содержание цитокининов в листьях одних растений больше на коротком дне, в листьях других растений – на длинном; в корнях и столонах клубненосных растений их больше на коротком дне.

Чтобы свет оказал свое физиологическое действие на рост, он должен быть поглощен каким-нибудь веществом. В конце 50-х годов возникло представление о том, что в растениях существует пигмент, который был назван фитохромом.

Фитохром - хромопротеид, имеющий сине-зеленую окраску. Его хромофор – это незамкнутый тетрапиррол. Белковая часть фитохрома состоит из двух субъединиц. Фитохром существует в растениях в двух формах (Φ_{660} и Φ_{730}) которые могут переходить одна в другую, меняя свою физиологическую активность. При облучении красным светом (КС – 660 нм) фитохром Φ_{660} (или Φ_K) переходит в форму Φ_{730} (или Φ_{DK}). Трансформация приводит к обратимым изменениям конфигурации хромофора и поверхности белка. Форма Φ_{730} является физиологически активной, контролирует многие реакции и морфогенетические процессы в растущем растении, темпы метаболизма, активность ферментов, ростовые движения, скорость роста и дифференциации и др. Действие красного света снимается короткой вспышкой дальнего красного света (ДКС – 730 нм).

Облучение ДКС переводит фитохром в неактивную (темную) форму Φ_{660} . Активная форма Φ_{730} нестабильна, на белом свете медленно распадается. В темноте Φ_{DK} разрушается или под действием дальнего красного света превращается в Φ_K .

Таким образом, система фитохрома составляет комплекс реакций, запускаемых переходом от темноты к свету. Реакции метаболизма растений, управляемые фитохромом, зависят от концентрации Φ_{730} и соотношения Φ_{730}/Φ_{660} . Обычно они начинаются, если 50 % фитохрома представлено формой Φ_{730} .

Фитохром в растении. Фитохром обнаружен в клетках всех органов, хотя его больше в меристематических тканях. В клетках фитохром, очевидно, связан с плазмалеммой и другими мембранами.

Фитохром участвует в регуляции многих сторон жизнедеятельности растений: прорастании светочувствительных семян, открытии крючка и удлинении гипокотилия проростков, разворачивании семядолей, дифференциации эпидермиса и устьиц, дифференциации тканей и органов, ориентации в

клетке хлоропластов, синтезе антоциана и хлорофилла. Красный свет тормозит деление и способствует удлинению клеток, растения вытягиваются, становятся тонкостебельными (густой лес, загущенный посев). Вспомним, что на красном свете в качестве первичных продуктов фотосинтеза образуются преимущественно углеводы, а на синем – аминокислоты. Фитохром определяет фотопериодическую реакцию растений, регулирует начало цветения, опадение листьев, старение и переход в состояние покоя. В теплицах красный свет способствует образованию корнеплодов у репы, утолщению стеблеплодов кольраби. Фитохром участвует в регуляции метаболизма фитогормонов в различных органах растения.

3 Фоторецепция в синей области спектра.

Еще в конце XIX в. Ч. Дарвином и Ю. Саксом (Германия, 1883) было установлено, что растения чувствуют синий свет. Однако рецепторы, воспринимающие синий свет, долго не могли выделить из клеток растений, отсюда они и получили свое название криптохромы. В настоящее время известно, что в регуляции синим светом участвуют два криптохрома и два фототропина.

Криптохромы являются хромопротеидами, хромофорная часть которых представлена флавинами (ФМН, ФАД) и птеринном.

Птерин (метенилтетрагидрофолат) функционирует как светособирающий хромофор. Интересно, что птерины являются пигментами глаз и крыльев насекомых. Криптохромы находятся в ядре и цитоплазме. Белки криптохромов родственны ДНК-фотолиазам – ферментам, восстанавливающим ДНК в присутствии света.

Криптохромы поглощают синий (390-500 нм) и сильный зеленый свет. Предполагают, что они могут поглощать частично и ультрафиолетовые лучи (УФ-А с длиной волны 320-390 нм).

Под действием синего света криптохромы фосфорилируются. При поглощении кванта синего света возбуждение передается на молекулу ФАД. Получив квант света, электрон флавина возбуждается, т.е. переходит на более высокий уровень, и редокс-потенциал резко изменяется. Возбужденный флавин – сильный восстановитель.

Криптохромы контролируют синтез антоцианов, каротиноидов, замедляют на свету рост гинкотолия или междоузлий, помогают фитохрому контролировать процесс деэтиоляции и определять продолжительность дня.

Фототропины – рецепторы синего света, в отличие от криптохромов, содержат только флавин и соединены с мембранами. По химической природе они являются протеинкиназами, которые способны к автофосфорилированию в присутствии АТФ.

Все эти фоторецепторы влияют на активность транскрипционных факторов через цепь передачи сигнала, включающую изменение концентрации ионов кальция в цитозоле и активность протеинкиназ. Таким образом регулируется экспрессия генов.

Механизм действия света на рост до конца не ясен; существует несколько гипотез. **Первая гипотеза** – прямое влияние света на активность фермента. Пигмент входит в состав фермента. Поглотив квант света, молекула пигмента переходит в возбужденное состояние, что вызывает изменение структуры связанной с ним белковой молекулы (апофермента), и, как следствие, активность фермента изменяется. Второй случай – косвенное влияние света на активность фермента. Молекула пигмента, поглотившая квант света, переходит в возбужденное состояние, взаимодействует с мембраной клетки и вызывает изменение ее структуры. В результате изменяется заряд мембраны, проницаемость и активность, связанных с ней ферментов. Все это, в свою очередь, может быть причиной изменения метаболизма клетки и ее энергетических возможностей, изменения соотношения в клетке гормонов и ингибиторов роста, что, в конечном счете, приведет к изменению скорости процессов роста и дифференцировке.

Вторая гипотеза: непосредственное действие света на генетический аппарат. Пигменты, участвующие в регуляции роста растений светом, оказывают при возбуждении их светом непосредственное действие на гены, превращая неактивные в данный момент гены в активные, и наоборот. В результате синтезируются новые мРНК и новые белки, образование которых раньше было «запрещено». Так, в ядре и хлоропласте фитохром влияет на гены, регулирующие синтез РубФ-карбоксилазы. Синий свет активизирует в ядре гены, регулирующие синтез нитратредуктазы.

Синий свет вызывает фототропический изгиб проростка и других осевых органов растений путем индукции латерального транспорта ауксина. Растения при недостатке синего цвета в загущенных посевах и посадках вытягиваются, полегают. Это явление имеет место в загущенных посевах и посадках, в теплицах, стекла которых задерживают синие и сине-фиолетовые лучи. Дополнительное освещение синим светом позволяет в теплицах получить высокий урожай листьев салата, корнеплодов редиса. Синий свет влияет также на многие другие процессы: угнетает прорастание семян, открывание устьиц, движение цитоплазмы и хлоропластов, развитие листа и др. Ультрафиолетовые лучи обычно задерживают рост, однако в небольших дозах могут стимулировать его. Жесткий ультрафиолетовый свет (короче 300 нм) обладает мутагенным и даже смертоносным действием, что актуально в связи с утончением озонового слоя Земли.

4 Зависимость роста от почвенных и атмосферных факторов.

Условия водоснабжения. Рост клеток в сильной степени зависит от насыщения их водой, ибо только в этом случае происходит образование конституционных веществ цитоплазмы и увеличение размеров клетки за счет притока в нее воды. Прекрасным примером этого служат семена: в сухом состоянии они могут сохраняться без изменения длительное время, при намокании же быстро увеличиваются в размерах и прорастают. Корни способны расти только при достаточной влажности почвы, в сухой почве их рост невозможен. Рост надземных частей менее зависит от влажности воздуха, так

как точки роста обычно защищены от непосредственного соприкосновения с сухой атмосферой.

Очень быстро растут побеги древесных растений весной, когда корневая система нагнетает значительное количество воды, а транспирация еще сравнительно невелика. При недостатке воды в почве растения вырастают низкорослыми, но с хорошо дифференцированными тканями. Очевидно, что фаза растяжения в этом случае заканчивается раньше обычного, а стадия дифференциации наступает при неполных размерах клеток.

Необходимым условием получения высокой биологической продуктивности растений является поддержание на достаточно высоком уровне влажности почвы и воздуха в течение всего вегетационного периода. Вот почему при прочих равных условиях наибольшая быстрота роста растений наблюдается во влажных тропиках. Для роста проростков и всходов древесных растений влажность почвы верхнего 5-сантиметрового слоя почвы является решающей.

Если в таежной зоне основными факторами, ограничивающими рост древесных растений, являются недостаток тепла и нередко избыток воды в почве, то в *лесостепной зоне* – недостаток доступной воды в корнеобитаемом слое почвы. В южных районах увлажнение почвы, в первую очередь, сказывается на росте леса, в условиях легких по механическому составу почва с провальным водным режимом. Влагоемкость такой почвы очень низкая, поэтому доступная вода быстро расходуется лесным насаждением, и дальнейший рост древесных растений приостанавливается. Сравнительно неглубокое залегание уровня грунтовых вод на легких песчаных и супесчаных почвах способствует лучшему водоснабжению и росту древесных растений.

Влияние азрации. *Содержание кислорода.* Рост растений резко тормозится при снижении в воздухе содержания кислорода до 5 % (объемных), а в бескислородной среде прекращается. Причины этого в нарушении энергетического баланса и увеличении в тканях растения содержания продуктов анаэробного дыхания (спирт, молочная кислота и др.). Избыточная концентрация кислорода также угнетает рост. Так, при содержании кислорода выше 30 % (объемных) прорастание клубней картофеля подавляется, а при 80 % ростки погибают через несколько дней. Росту корней благоприятствует содержание кислорода в почвенном воздухе 10-12 %, а минимальное содержание кислорода для жизнедеятельности корней 3-5 %. При повышении температуры почвы потребность корней в кислороде возрастает. При затоплении почвы некоторое время рост корней продолжается благодаря использованию кислорода нитратов, образованию воздухоносных тканей и др. Семена некоторых растений прорастают под слоем воды.

Содержание CO₂. Содержание CO₂ в воздухе (0,03 %) недостаточно для оптимального фотосинтеза, а следовательно, и роста. Однако избыток CO₂ в воздухе, снижая рН клеточных стенок, индуцирует кратковременный рост тканей, что наряду с затенением может быть причиной вытягивания нижних междоузлий хлебных злаков в загущенных посевах и их полегания. При хранении плодов и овощей высокая концентрация CO₂ в газовой среде

улучшает их лежкость, так как ингибирует рост и другие физиологические процессы растений.

Корни растений в хорошо аэрированной почве длинные, светлоокрашенные, с многочисленными корневыми волосками. При недостатке кислорода корни укорачиваются, утолщаются, темнеют, корневых волосков образуется мало.

Условия **минерального питания** оказывают сильное влияние на рост растений, особенно снабжения их азотом, а также фосфором, калием и другими макро- и микроэлементами. В обобщенном виде принято считать, что на рост растений влияет *плодородие почвы*. В это понятие вкладывается не только определенный запас минеральной пищи, органического вещества или гумуса, но и характер материнской породы, механические свойства, водный и тепловой режим почвы и т.д. Лесоводы это суммарное качество почвенной среды, определяемое на практике по высоте древостоя в определенном возрасте, назвали *бонитетом*. Наивысшей продуктивностью наделены леса I, Ia и Ib бонитетов, а самой низкой - V, Va и Vб бонитетов.

Влияние химических средств защиты растений, загрязнения почвы и воздуха. Многие пестициды, используемые для борьбы с сорняками болезнями и вредителями сельскохозяйственных культур, первоначально угнетают рост защищаемых растений. Поэтому особое значение имеет правильный выбор доз, способов и сроков внесения препаратов. Растения очень чувствительны к промышленным выбросам диоксида серы, образующимся при ее соединении с атмосферной влагой сернистой и серной кислотам. Выпадая на землю, «кислотный» дождь (рН 3,5 и ниже) вызывает хлороз, задерживает рост, часто приводит к гибели посевов. Токсичны для растений фторид и другие вредные выбросы.

Проникающая радиация радиоактивных излучений в зависимости от дозы и радиочувствительности организма может не только тормозить, но и стимулировать рост, вызывать необычные ростовые эффекты. Стимуляция роста – результат усиления митотической активности, угнетение роста – нарушения деления клеток из-за разрывов хромосом и других поражений аппарата митоза.

Закон минимума и взаимодействие факторов роста. Изменение напряженности и взаимодействия абиотических и биотических факторов среды во времени является основной причиной суточной и сезонной неравномерности роста растений. Закон минимума утверждает преимущественную зависимость роста от фактора среды, находящегося в относительном минимуме. Фактор, находящийся в минимуме, подавляет рост даже при самых благоприятных остальных условиях. Как при минимальном, так и при максимальном напряжении любого фактора среды рост подавляется. Максимальный рост растений обеспечивается при оптимальном уровне всех факторов среды, их взаимодействии. Действие любого фактора на рост можно выразить одновершинной кривой.

Тема 14. Развитие растений: эмбриональный и ювенильный этапы.

Переход к цветению.

- 1 Периодизация онтогенеза растений.
- 2 Эмбриональный этап онтогенеза.
- 3 Ювенильный этап развития.
- 4 Влияние внешних условий на зацветание.

1 Периодизация онтогенеза растений.

Развитие – это изменения в новообразовании элементов структуры организма, обусловленные прохождением растением онтогенеза, или жизненного цикла. Например, когда верхушечная меристема побега формирует все новые зачатки листьев и междоузлий – это рос. Однако, с некоторого времени в ее деятельности происходят изменения, и начинает образовываться зачатки цветков или соцветий. Это и есть изменения в новообразовании элементов структуры организма. Внешним критерием развития растений служит их переход к размножению; для цветковых растений – это заложение цветков, а затем – образование плодов.

Развитие организма зависит от генетической программы и повторяется из поколения в поколение. Закодированы не только морфологические признаки, например форма листьев, но и время их появления. Общее направление онтогенеза является необратимым, так как в течение жизненного цикла происходят необратимые структурные и возрастные изменения всего организма, клеток, тканей, органов, усложняются взаимоотношения между частями растения. Однако в различных внешних условиях генетическая программа может реализоваться разными путями, давая разные модификации развития.

В ходе онтогенеза рост и развитие взаимосвязаны, их нельзя противопоставлять. Они локализованы в меристемах. В основе развития, как и роста, лежат клеточные деления, клеточный рост и дифференцировка.

Регуляция развития – это направленное изменение скорости или характера развития, обусловленное внешними или внутренними факторами. Различают автономное и индуцированное развитие.

Автономное развитие осуществляется под влиянием только внутренних возрастных и других изменений, возникающих в самом организме.

Индукцированное развитие требует, кроме внутренних изменений, еще и индукции со стороны внешних факторов.

Индукция развития – влияние внешних факторов или одной части растения на другую, приводящее к детерминации развития организма, органа или ткани. **Индукторами** могут служить факторы внешней среды (длина дня, качество света, температура и др.), гормоны и метаболиты. Развитие лишь временно зависит от вызвавшего его фактора.

Онтогенез связан с филогенезом – историческим вида от его возникновения до умирания (исчезновения). Онтогенез можно рассматривать как процесс реализации наследственной информации, сложившейся в ходе исторического развития данного вида, а филогенез происходит на основе тех изме-

нений генотипа, которые возникают в течение индивидуальной жизни организма в виде мутаций или в результате рекомбинаций генов при размножении и закрепляются в потомстве как следствие естественного или искусственного отбора.

Онтогенез включает в себя все жизненные процессы и продолжается у разных растений от 10-14 дней до 3-5 тыс. лет. По продолжительности жизни растения делят на **эфмеры, однолетние, двулетние и многолетние**. Эфемеры – растения, очень быстро проходящие свое развитие от прорастания до плодоношения. Однолетние – это растения, живущие одно лето или один год; двулетние (морковь, свекла) – два года; многолетние – много лет. Самыми долгожителями являются секвойи – до 5 тыс. лет.

Независимо от продолжительности жизни все растения можно разделить на две группы: **моно- и поликарпические**.

Монокарпическими называются растения, цветущие и плодоносящие один раз в своей жизни. Монокарпическими являются эфемеры, однолетние растения, двулетние растения (морковь, свекла) и некоторые многолетние, например, мексиканские агавы, бамбук. Таким образом, у монокарпических растений продолжительность онтогенеза разная, но наступление плодоношения приводит к их быстрому старению и отмиранию.

Поликарпические растения – это растения, плодоносящие много раз в жизни. Поликарпические растения после плодоношения не умирают, но образование цветков и плодов тормозит рост их вегетативных органов.

Онтогенез дискретен, т.е. его можно разделить на отдельные этапы, проходящие последовательно один за другим. В онтогенезе цветковых растений выделяют 5 этапов: эмбриональный, ювенильный (молодости), зрелости, размножения и старости. Эти этапы свойственны всем растениям и характеризуются образованием определенных структур и физиологическими изменениями, подготавливающими их возникновение.

Эмбриональный этап – это период образования зародыша и семени. Он начинается на материнском растении с образования зиготы. Зародыш состоит из меристематических тканей. Формирующийся зародыш питается гетеротрофно, т.е. за счет питательных веществ, поступающих из материнского растения. На этом этапе происходит формирование и созревание семян. Эндосперм, перисперм или семядоли синтезируют и запасают большое количество питательных веществ. Созревшее семя переходит в состояние покоя.

Ювенильный этап (или молодость) – это период от прорастания семени до начала заложения первых цветков. Прорастание семени происходит при наступлении благоприятных условий после периода покоя. В результате поступления в семя воды и его набухания возобновляется рост зародыша. Содержащиеся в семени ферменты активизируются, а также синтезируются новые ферменты. При прорастании семени тип клеточного метаболизма изменяется на противоположный: теперь происходит гидролиз питательных веществ. В процессе своего формирования проросток постепенно переходит с гетеротрофного на автотрофное питание.

Продолжительность ювенильного этапа определяется, прежде всего, генотипом, является видовым и сортовым признаком, но немного может измениться под влиянием внешних условий. У однолетних растений ювенильный период бывает коротким, у многолетних может продолжаться несколько лет. Например, у бамбука он может продолжаться до 100 лет, а остальные этапы заканчиваются за один сезон, сразу после цветения и плодоношения растение погибает. Изменение продолжительности этого этапа может сократить или удлинить весь онтогенез.

Для ювенильных растений характерна максимальная активность всех физиологических функций, поэтому растение в течение этого этапа обладает минимальной устойчивостью. У этих растений большая способность к корнеобразованию. Черенки, срезанные в этот период онтогенеза, легко укореняются, что с давних пор используется в садоводстве и лесоводстве.

Итак, на этом этапе у растения образуются только вегетативные органы: листья, стебли, корни. В это время молодые растения не могут зацвести даже в благоприятных условиях.

В соответствующее время, определяемое отчасти эндогенными факторами, а отчасти внешними условиями, и прежде всего температурой и светом, апикальная меристема начинает формировать зачатки цветков или соцветий. Растение переходит в следующий этап своего жизненного цикла – зрелость.

Зрелость – период постепенного формирования репродуктивных органов растения от заложения первого цветка до первого оплодотворения. Этот этап, в свою очередь, делят на два подэтапа: *детерминации*, на котором происходит подготовка растения к заложению цветка, и сам *органогенез*, т.е. заложение и рост органов цветка. Процессу заложения цветков соответствует длительный период, в течение которого увеличивается количество воды в генеративных тканях с одновременным уменьшением ее в вегетативных, уменьшается интенсивность фотосинтеза, клетки переполняются ассимилятами, в них накапливаются фосфор, бор, аскорбиновая кислота, ауксины, нуклеиновые кислоты, флавопротеиды, каротиноиды. Состав белков в клетках цветков и клетках вегетативных органов качественно отличается. Кроме того, в цветке синтезируются пигменты околоцветника и специфические вещества клеточных стенок пыльцы. В клетках цветочной меристемы активируются гены, неактивные в вегетативных органах. Заложение цветков тормозит рост вегетативных органов.

Этап размножения – период от первого оплодотворения до полного созревания плодов. Значение полового процесса в филогенезе состоит в том, что при оплодотворении образуются организмы с двойной наследственностью (материнской и отцовской), а это обеспечивает им большую устойчивость и приспособляемость к постоянно изменяющимся условиям. На этом этапе происходит образование, рост и созревание плодов и семян, продолжается торможение роста вегетативных органов. Поскольку на этом этапе в пределах одного онтогенеза начинается новый онтогенез (образование заро-

дыша в семени), то этот последний становится главным, доминирующим над всеми другими процессами.

Этапы зрелости и размножения растянуты во времени, особенно у многолетних поликарпических растений.

Старость – период от полного прекращения плодоношения до отмирания всех вегетативных органов и смерти организма. Этот этап характеризуется прогрессирующим старением организма.

Старение – усиливающееся с возрастом ослабление жизнедеятельности, приводящее в конечном итоге к естественной смерти. Старение выражается в прогрессирующем нарушении синтеза белков, ослаблении регуляции, уменьшении скорости физиологических процессов, увеличении количества мертвых клеток; распад веществ идет быстрее их синтеза. У монокарпических растений образование цветков и плодов вызывает усиление старения, у поликарпических – не ускоряет старения. Однолетние растения после плодоношения отмирают целиком, у многолетних отмирают отдельные органы ежегодно. Процесс старения органа завершается его опадением.

Из приведенной характеристики этапов онтогенеза видно, что основными критериями перехода от одного этапа к другому является возникновение характерных зачаточных структур: для эмбрионального этапа – это образование зиготы; для этапа юности – формирование только вегетативных органов; для зрелости – заложение цветков; для размножения – образование плодов; для старости – увеличение количества мертвых клеток, накопление малоактивных структур.

2 Эмбриональный этап онтогенеза.

Образование семени состоит из следующих процессов: развитие зародыша и эндосперма, роста кожуры, отложения запасных веществ. Начало развития зародыша, как и всего плода, индуцирует двойное оплодотворение. Затем в клетках развивающихся зародыша и эндосперма активизируются имеющиеся гормоны и начинают синтезироваться новые.

Возникшая из яйцеклетки зигота полярна. Полярность зиготы обусловлена ее расположением в зародышевом мешке и неравномерным притоком питательных веществ. Зигота имеет вытянутую форму. Ее апикальный конец заполнен густой цитоплазмой с мелкими вакуолями. Базальный, обращенный к микропиле, конец имеет мало цитоплазмы, но здесь находится крупная вакуоль.

У цветковых растений образовавшаяся зигота делится горизонтальной перегородкой на две клетки, а потом происходит много делений, и образуется **проэмбрио**, состоящий из собственно зародыша и подвеска (суспензора). В процессе деления клеток зародыш образуется из апикальной части, а подвесок – из базальной. На стадии глобулы зародыш имеет форму шара. Далее возникают различия. У двудольных растений образуется две семядоли, и зародыш приобретает форму сердечка. У однодольных семядоля одна, поэтому такой стадии нет. Зародыши в созревших семенах растений разных видов и родов отличаются по степени своего развития.

После оплодотворения из триплоидного вторичного ядра зародышевого мешка формируется эндосперм: ядро делится, и сначала образуется много-ядерная жидкая масса, затем вокруг ядер обособляется цитоплазма и формируются клеточные стенки. Рост эндосперма связан с интенсивным ростом зародышевого мешка.

У цветковых растений выделяют три специфических для эмбриогенеза группы генов: гены раннего эмбриогенеза; гены, экспрессирующиеся на этапе созревания зародыша; гены, экспрессирующиеся в позднем эмбриогенезе и захватывающие прорастание. В процессе эмбриогенеза также экспрессируются гены домашнего хозяйства, которые постоянно функционируют во всех клетках в течение всего онтогенеза.

Образующийся в эмбрионе градиент ИУК способствует дифференциальной активации генов в зависимости от концентрации клеток и чувствительности их к ИУК. На месте наименьшей концентрации ауксина формируется меристема побега, повышенная концентрация гормона по бокам от меристемы побега требуется для образования зачатков семядолей, а на месте наивысшей концентрации ауксина у основания эмбриона формируются ткани кончика корня.

Только после того как эндосперм достигнет максимального размера, начинается быстрый рост зародыша, происходящий сначала в результате деления клеток. Когда семя сформируется примерно наполовину, клетки зародыша перестают делиться, и рост идет только за счет их растяжения. К переходу в состояние покоя зародыш занимает весь зародышевый мешок. Подвесок к этому времени разрушается. Кожура развивается из интегументов семязачатка.

В процессе формирования зародыша ткань эндосперма расходуется и к моменту созревания семени исчезает частично (у однодольных), или полностью (у двудольных). Запасные вещества откладываются в семядолях или, у некоторых растений, – в перисперме, который образуется из клеток нуцеллуса. Оставшийся эндосперм затвердевает.

После оплодотворения формирующееся семя становится основным центром притяжения питательных веществ и фитогормонов (аттрагирующим центром). Вещества нужны для построения новых тканей и органов зародыша, кожуры, дыхания и отложения в запас. Сначала вода и растворенные вещества поступают в растущее семя (зародыш) через плаценту из окружающих тканей семязачатка, а потом – из эндосперма. Семязачатки снабжаются водой, ассимилятами, элементами минерального питания из вегетативных органов растения сначала через проводящие пучки семяножки. Однако проводящие пучки заканчиваются в области халазы, поэтому далее вещества транспортируются по симпласту. Это передвижение требует затрат энергии. Следовательно, большое значение приобретает усиление дыхания. Для формирования зародыша используются и вещества, образующиеся в результате разрушения клеток нуцеллуса, причем первыми разрушаются клетки, прилегающие к зародышевому мешку.

Разные органы растения играют неодинаковую роль в снабжении семени необходимыми веществами. К концу вегетативного роста, в период созревания семян и плодов корневая система материнского растения стареет и уже не в состоянии поглощать и передавать в побеги питательные вещества. Вещества транспортируются в семена из листьев.

Одновременно с формированием зародыша в семени происходит накопление запасных веществ, необходимых впоследствии для его прорастания. Сухая масса созревающих семян при этом быстро увеличивается.

Белки, углеводы, липиды являются основными запасными веществами семян. Хотя в семенах всегда содержатся все три типа этих соединений, их соотношение различно у растений разных видов. Так, семена злаков содержат 70-80 % крахмала, семена фасоли и гороха – около 50 %. Основным запасным веществом семян кукурузы считается крахмал, в них содержится также около 50 % масла. В семенах рапса и горчицы – 40 % масла и 30 % белка; сои – 20 % масла, 40 % белка. В семенах имеются также свободные аминокислоты, нуклеиновые кислоты, ферменты, витамины, гормоны, микро- и макроэлементы. В некоторых семенах крахмал присутствует только в начале их формирования, в зрелом семени его нет (капустные, молочайные, астровые); у других растений крахмал есть и в зрелых семенах (бобовые, мятликовые, гречишные).

За время созревания происходит и накопление зольных элементов. При этом по мере созревания соотношение между отдельными зольными элементами существенно изменяется: содержание калия уменьшается, а магния и особенно фосфора – увеличивается. Следовательно, магниевые и фосфорные удобрения имеют большое влияние на урожай плодов, а азотные – на урожай зеленой массы растения. Фосфор откладывается в семенах в виде фосфорорганических соединений, главным образом в виде фитина, липидов и фосфатидов.

В своей основе процесс отложения запасных веществ в созревающих семенах представляется как бы обратным тому, который происходит при прорастании семян. В семена поступают легкорастворимые и подвижные более простые соединения, преимущественно сахара, аминокислоты. Здесь они превращаются в высокомолекулярные нерастворимые или почти нерастворимые в воде соединения, главным образом в белки, жиры и крахмал.

В крахмалистых семенах синтез крахмала из моносахаридов идет очень быстро, а потому даже на ранних стадиях развития содержание сахаров в созревающих семенах не превышает 1-2 %. В семенах, содержащих масло, превращение поступающих углеводов в жиры требует более сложных превращений. Поэтому очень часто на ранних стадиях формирования в этих семенах можно обнаружить не только моносахариды, но даже крахмал, который ко времени полного созревания превращается в жиры. При созревании изменяется и качественный характер жира, который зависит от вида растения.

На ранних этапах формирования семян влажность их сначала немного увеличивается, а потом в процессе созревания происходит обезвоживание, и семена доходят до воздушно-сухого состояния. Обезвоживание происходит

двумя путями: биологическим и физическим. Физический способ – это испарение. Он играет решающую роль на последних этапах созревания. Биологический способ – это активное выделение воды в насыщенную водой атмосферу полости плода.

Концом эмбрионального этапа онтогенеза считается переход созревших семян в состояние глубокого или вынужденного покоя, в котором они могут находиться долго.

3 Ювенильный этап развития.

Ювенильный этап делят на два подэтапа: прорастание семени и возникновение проростка; формирование вегетативных органов. Продолжительность ювенильного периода у разных растений неодинакова: от нескольких недель (однолетние растения) до нескольких лет (деревья).

Прорастание семени происходит после периода покоя. Прорастание – это, в сущности, возобновление роста зародыша в результате поступления воды в семя и его набухания. Оно состоит из нескольких этапов: набухание; наклевывание семени; период гетеротрофного питания; переход к автотрофному питанию.

Для начала прорастания необходима, прежде всего, вода.

Воздушно-сухие семена, содержащие 5-20 % воды, находятся в состоянии покоя. Вода поступает в семя, и оно набухает. Набухание – обратимый процесс. Семена можно подсушить, и они не потеряют свою всхожесть, если не началось деление и растяжение клеток зародыша. Для прорастания необходим кислород, так как дыхание поставляет энергию. Одновременно для прорастания семян нужны оптимальные температуры, а для некоторых – еще и свет.

Вода поступает в семя сначала быстро, а потом медленно с помощью двух механизмов – набухания и осмоса. Сначала начинается набухание. Запасные питательные вещества семени содержат большое количество гидрофильных групп (-ОН; -СООН; -NH₂), которые притягивают молекулы воды. Уже во время набухания начинается интенсивный гидролиз запасных питательных веществ. В результате гидролиза в клетке увеличивается количество осмотически активных веществ. Поэтому включается осмотический механизм поступления воды.

Запасные вещества – это сложные органические соединения, которые не растворяются в воде, поэтому плохо передвигаются. Во время прорастания они превращаются в растворимые соединения, легко используемые для питания зародыша. Для гидролиза запасных веществ необходимы соответствующие ферменты. Часть ферментов находится в семени в неактивном состоянии, они активируются при поступлении воды. Кроме того, синтезируются и новые белки-ферменты.

Например, для гидролиза крахмала нужны α -амилаза и β -амилаза; первая синтезируется вновь во время прорастания, а вторая находится в связанном состоянии в сухих семенах. Вновь образуются также ферменты, катали-

зирующие распад белков (протеазы), нуклеиновых кислот (нуклеазы), участвующие в превращении жиров (изоцитратлиаза и малатсинтаза).

Образование ферментов регулируют гормоны, в частности гиббереллины. У однодольных растений они находятся в эндосперме сухих семян в неактивном состоянии. При поступлении воды гиббереллины активизируются и индуцируют синтез гидролитических ферментов.

В начале прорастания семян запасные белки распадаются до аминокислот, из которых образуются ферменты, необходимые для мобилизации запасных веществ. Аминокислоты превращаются также в органические кислоты и аммиак, который используется для синтеза амидов. В результате тавтомеризации и переаминирования возникают новые аминокислоты.

С помощью липаз из жиров образуются глицерин и жирные кислоты. Глицерин фосфорилируется, окисляется и может включиться в глюконеогенез. Жирные кислоты в результате β -окисления превращаются в ацетил-Ко А, который включается в глиоксисомах в глиоксилатный цикл.

Образовавшиеся в результате распада запасных веществ сахара, аминокислоты, органические кислоты транспортируются в ось зародыша, где используются как строительный материал или дыхательный субстрат, пока проросток будет питаться гетеротрофно. Из них синтезируются нуклеиновые кислоты, белки и липиды, входящие в состав мембран, компоненты клеточных стенок – целлюлоза, пектиновые вещества. Глиоксисомы исчезают на свету с началом фотосинтеза.

Поставщиком энергии для всех этих процессов является дыхание, интенсивность которого увеличивается во много раз сразу после поступления воды. Большое значение для начала прорастания семян имеет увеличение интенсивности пентозофосфатного окислительного пути, так как в нем в качестве промежуточных продуктов образуются пентозы, необходимые для синтеза нуклеиновых кислот и для начала C_3 -цикла, а также восстанавливается НАДФ. Во время прорастания происходит синтез и активация гормонов.

Рост зародыша начинается с растяжения клеток и сопровождается изменением структуры мембран, которые в сухом семени не выявляются, а в прорастающем хорошо различимы. Появляются новые органеллы, в частности, глиоксисомы. Через 10-12 ч от начала набухания митохондрии, деградировавшие в период созревания семян, начинают усиленно расти и дифференцироваться. Через 24 ч происходит деление митохондрий, их число быстро увеличивается. Затем начинаются деления и дифференцировка клеток. Для начала делений клеток необходим синтез ДНК. Известно, что в прорастающих семенах он начинается позже синтеза белков и РНК.

Постепенно в процессе прорастания возникают сначала первичные, а потом и вторичные ткани. Одними из первых в проростке начинают дифференцироваться проводящие ткани. Развитие проводящих тканей помогает транспорту питательных веществ и гормонов в ось зародыша.

Первым начинает расти зародышевый корешок. Когда влажность семени достигнет 40-60 %, семенная кожура разрывается и появляется кончик зародышевого корня (наклевание). Рост корня вначале происходит благода-

ря растяжению его клеток, затем через 1,0-1,5 суток от начала набухания семени начинаются деления клеток. Митозы в клетках зародыша начинаются не одновременно. Раньше начинают делиться клетки зародышевого корешка.

Дальнейший рост зародыша происходит у разных растений по-разному и зависит от типа прорастания. Существуют два типа прорастания: надземный, или эпигеальный, когда семядоли выходят на поверхность почвы, и подземный, или гипогеальный, когда семядоли остаются в почве. У двудольных растений с надземным типом прорастания прежде всего растет гипокотиль. Он растет неравномерно и образует петлю, которая раздвигает частицы почвы, почка зародыша расположена внизу. Неравномерный рост гипокотыля и образование петли связаны с растяжением клеток и индуцируются этиленом. Под влиянием света синтез этилена тормозится, гипокотиль распрямляется и выносит семядоли на поверхность. Семенная кожура опадает, а семядоли отделяются одна от другой и разворачиваются. После этого начинают расти листочки зародыша, а верхушечная меристема почечки образует новые листья, узлы и междоузлия. При подземном прорастании вытягивается эпикотиль и выносит почечку на поверхность почвы.

У однодольных растений с подземным прорастанием зерновка остается в почве. После корня начинает расти coleoptиль, защищающий верхушечную почку от повреждения частицами почвы. Когда coleoptиль достигнет поверхности почвы, его рост прекращается и начинает расти первый настоящий лист, который пробивается через щель coleoptиля, расположенную у его верхушки. У однодольных с надземным прорастанием, например у лука, после появления корешка начинает быстро вытягиваться средняя часть семядоли, которая образует петлю, выходящую на поверхность почвы. Затем эта петля разворачивается и выносит почку из почвы.

Такая последовательность роста органов зародыша выработалась в процессе эволюции. Она позволяет зародышу прикрепиться к почве и получать из нее воду.

Для роста необходимо непрерывное снабжение зародыша водой и питательными веществами. В процессе роста проросток переходит постепенно с гетеротрофного на мезотрофное питание, а потом – на автотрофное. Пока зародыш находится в почве, он питается запасными веществами, находящимися в эндосперме, перисперме или семядолях, т.е. гетеротрофно. Как только появляются первые зеленые листья, начинается фотосинтез, и проросток может сам синтезировать часть необходимых веществ. Однако крупные мясистые семядоли продолжают снабжать его питательными веществами до тех пор, пока их запас не будет израсходован и семядоли не отомрут и не опадут. Это период мезотрофного питания. У некоторых растений семядоли, появляясь над поверхностью почвы, зеленеют и превращаются из запасящих органов в фотосинтезирующие. Это связано с развитием в них хлоропластов и с превращением глиоксисом в пероксисомы, участвующие в гликолатном цикле фотосинтеза.

На свету в листьях проростка из пропластид развиваются хлоропласты и начинается образование ферментов, участвующих в фотосинтезе. Неболь-

шое количество ключевого фермента C_3 -цикла – РубФ-карбоксилазы – присутствует в проростках еще до начала зеленения листьев, однако на свету начинается его новообразование. Для начала фотосинтеза необходим еще и акцептор CO_2 – рибулозо-1,5-бисфосфат. Он образуется как промежуточный продукт пентозофосфатного окислительного пути дыхания. Еще до прорастания в зародыше присутствует главный в этом типе дыхания фермент – глюкозофосфатдегидрогеназа. Когда начинается цикл Кальвина, активность этого фермента падает.

Формирование вегетативных органов. После прорастания зародышевый корешок превращается у двудольных растений в главный корень, в результате ветвления которого образуется корневая система. У однодольных растений главный корень быстро перестает расти, но образуются придаточные корни сначала над узлом щитка, а потом на нижних междоузлиях. Формируется система придаточных корней растения.

Одновременно начинается интенсивный рост и разворачивание листьев. Индуктором этих процессов является свет, под действием которого усиливается синтез гиббереллинов. Быстро увеличивается концентрация хлорофилла, формируются хлоропласты. В верхушечной меристеме побега образуются новые листья, узлы и междоузлия. Закладываются пазушные почки, образующие боковые побеги или остающиеся в состоянии покоя (спящие почки). У злаков в пазухах нижних листьев закладываются почки, обуславливающие их кушение.

В результате на главном стебле развивается система ветвей. Если боковые меристемы остаются неактивными, то побег не ветвится, например, это характерно для пальм.

Между ростом корней и побегов существуют сложные гормональные взаимодействия. ИУК, синтезируемая в верхушке побега, передвигается в корни. Низкие концентрации ИУК стимулируют деление и растяжение клеток корня, а высокие тормозят эти процессы, но стимулируют заложение боковых корней в перидикле. В корнях синтезируются цитокинины, поступающие в побег и индуцирующие заложение и рост пазушных почек, т.е. ветвление побега.

Для ювенильных растений характерен интенсивный обмен веществ, быстрый рост вегетативных органов.

4 Влияние внешних условий на зацветание.

В определенный этап онтогенеза верхушечная меристема побега начинает вместо листьев, междоузлий формировать цветки или соцветия. Однако она должна быть индуцирована для перехода к генеративному развитию. Внешними индукторами этого процесса являются температура, свет, продолжительность дня и ночи, вода, элементы минерального питания.

Пониженные температуры (яровизация). У некоторых растений способность к заложению цветков, т.е. переход к этапу зрелости, появляется лишь после действия на них пониженных температур в течение определенно-

го времени. Уже в старину люди знали, что злаки делятся на двулетние и однолетние.

Однолетние злаки колосятся в первый год и называются яровыми, а двулетние – только после перезимовки и называются озимыми.

Специальное изучение этого явления началось с работ немецких физиологов Г. Гасснера и Г. Клебса. Г. Гасснер показал, что яровая и озимая формы ржи различаются тем, что первая колосится независимо от температуры в период проращивания семян, а вторая переходит к колошению только в том случае, если при проращении семена подверглись действию пониженных температур. Он обнаружил, что двулетние растения: свекла, капуста, морковь – могут дать семена в первый год жизни, если на них подействовать пониженными температурами. В опытах Г. Клебса двулетники: репа, молодило, будра – не цвели несколько лет, если он выращивал их в теплой оранжерее. В тропиках двулетние растения умеренного пояса: свекла, репа, сельдерей – могут вегетировать в течение нескольких лет. На основании опытов Клебс пришел к выводу, что под влиянием пониженных температур в растениях происходят какие-то изменения, хотя внешне они не сопровождаются формообразовательными процессами. Растение изменяется внутренне, оно становится «цветочноспелым». Клебс разделил переход растений к цветению на три больших этапа: 1) возникновение цветочноспелого состояния, 2) образование микроскопических зачатков цветков и 3) образование соцветия, т.е. рост цветоносного стебля с междоузлиями различной длины, цветоносных боковых ветвей соцветия и, наконец, распускание цветков.

Итак, Г. Клебсу удалось установить наличие процессов детерминации при переходе растения к заложению цветков.

Впоследствии оказалось, что все растения можно разделить на три группы: 1) растения, которые не зацветают без действия пониженных температур (озимые, двулетники, некоторые многолетники); 2) растения, которые ускоряют зацветание после действия на них пониженных температур, но это действие необязательно (салат, шпинат); 3) растения, которым не нужны пониженные температуры для перехода к цветению (яровые).

Озимые рожь, пшеница, ячмень при весеннем посеве интенсивно растут, кустанся, но в отличие от яровых форм у них в первый год не закладываются цветки. Действию пониженных температур озимые подвергаются в естественных условиях осенью и весной, поэтому на следующий год после посева нормально выколашиваются. Свойство яровых цвести в первый год жизни, а озимых во второй – генетически запрограммировано. Например, доказано, что различие между озимой и яровой рожью зависит только от одного гена. Такие двулетние растения, как свекла, морковь, капуста, сельдерей, в первый год жизни тоже остаются в вегетативном состоянии и переходят в генеративное состояние лишь после действия на них пониженных температур.

Свойство озимых однолетних и двулетних растений ускорять переход к заложению цветков после действия на них пониженных температур в течение определенного времени называли яровизацией.

У большинства растений во время действия яровизирующих температур цветки не закладываются, что обычно происходит после наступления благоприятных для роста более высоких температур. Пониженные температуры действуют как индуктор. Однако у таких растений, как цветная капуста, турнепс, махровый левкой, ирис заложение цветков происходит только при пониженных температурах. У некоторых растений деление клеток и образование новых органов происходят под снежным покровом. Рецептором, воспринимающим действия пониженных температур, является точка роста.

Исследования показали, что под влиянием пониженных температур в клетках меристемы происходят изменения, подготавливающие заложение цветков при наступлении благоприятных условий: увеличивается количество РНК, активируются гидролитические ферменты, изоэлектрическая точка белков сдвигается в кислую сторону, усиливаются окислительные процессы. Однако происходящие изменения до сих пор мало изучены. Некоторые исследователи считают, что при пониженных температурах образуется специальное вещество – верналин (англ. vernalization – яровизация), способное перемещаться по растению и вызывать заложение цветков. Другие авторы предполагают, что пониженные температуры вызывают синтез гиббереллинов или дерепрессируют гены, доказательством чего является то, что после действия пониженных температур усиливается синтез многих ферментов.

Было установлено, что растениям разных видов для подготовки к заложению цветков необходимы различные пониженные температуры. Обычно наиболее эффективны температуры порядка $+1 - +7$ °С. Однако для некоторых злаков этот диапазон расширяется до температуры ниже 0 °С и даже до -6 °С. Наиболее эффективными для озимой пшеницы являются температуры от 0 до $+4$ °С, хотя яровизационные изменения могут проходить у них и при отрицательных температурах ($-4 - -6$ °С). Озимые однолетние и двулетние растения, а также деревья, например персика, становятся готовыми к цветению, если они определенное время подвергались действию температур между -3 и $+10$ °С, оптимальные температуры для этого процесса лежат между $+3 - +5$ °С. Для растений из более теплых мест обитания, например для маслины, нужны более высокие температуры: $+10 - +13$ °С. Любая из эффективных температур может вызвать яровизационные изменения, если воздействие будет продолжительным.

Продолжительность периода охлаждения и эффективные температуры зависят от вида и даже разновидности растений. У большинства растений этот период составляет 1–3 мес, у других – от нескольких дней до двух недель. Для сельдерея, хризантемы, плевела многолетнего, гравилата и левкоя достаточно 1–2-дневного охлаждения. Если холодный период слишком короток или прерывается повышением температур выше 15 °С, то яровизация замедляется или совсем не происходит.

В результате огромного количества опытов, проведенных В.И. Разумовым с мировой коллекцией пшениц, было установлено, что продолжительность действия пониженных температур, необходимая растениям для прохождения яровизации, колеблется от 10–20 до 65–70 дней и зависит от гео-

графического происхождения, т. е. от условий, в которых сформировался вид или сорт: 70 дней – для сортов Северо-Запада России, Голландии, Швеции; 10-12 дней – для сортов из Армении; 15-25 дней – для сортов из горной Индии. Сортам пшеницы, возделываемым в Аравии и в долинах Индии, пониженные температуры не нужны, а сортам, возделываемым в Абиссинии, они необходимы в течение 15-31 дня. В Абиссинии эти злаки выращивают на высоте 3000–3700 м над уровнем моря, где бывают заморозки.

Следовательно, яровизация имеет адаптивное (приспособительное) значение – приспособление к неблагоприятным условиям осеннего и весеннего периодов, когда бывают заморозки; цветки закладываются только после установления стабильных повышенных температур.

Яровизационные изменения постепенно накапливаются и передаются при делении меристематических клеток новым клеткам. Боковые меристемы, образовавшиеся из яровизированной меристемы, сохраняют эти изменения. Однако семена озимых однолетних и двулетних культур, полученные с яровизированных растений, нуждаются в новой яровизации. Предполагают, что потеря яровизационных изменений происходит во время мейоза при образовании мега- и микроспор.

Для прохождения яровизации необходимы, прежде всего, кислород и вода. Если наклюнувшиеся семена выдерживать в анаэробных условиях, например в атмосфере азота или водорода, то яровизация не происходит. Следовательно, происходящие процессы связаны с дыханием. Для прохождения яровизационных процессов клетки должны содержать довольно много воды, например у злаков – около 35 %. Для яровизации необходимы сахара. В отсутствие углеводов яровизация проходит медленно, но все-таки завершается, по-видимому, за счет запасных веществ зародыша или эндосперма.

Растения могут проходить яровизацию в разном возрасте, начиная с наклюнувшихся семян, но ее продолжительность изменяется. У пшеницы она проходит быстрее, если растения находятся в фазе 2-3 листьев или в фазе кущения. У двулетних растений (морковь, свекла, капуста) яровизация в семенах не проходит, так как нужны листья, например растения кочанной капусты должны иметь 5 листьев. Иногда яровизация может пройти даже во время развития зародыша на материнском растении, но если после оплодотворения прошло не более 5 дней.

Некоторые озимые растения зацветают в год посева, если предварительно наклюнувшиеся семена выдерживают необходимое число дней в холодильниках при температуре 0 – +5 °С (-3 – +10 °С). Двулетники после такой обработки тоже могут зацвести в первый год жизни. Этот агроприем также был назван яровизацией. Предпосевная яровизация семян практического значения не имеет. Ее можно использовать при селекционной работе, так как в этом случае ускоряется онтогенез, что позволяет быстрее получить семена озимых злаков.

Яровизационные изменения обратимы. Под действием повышенных температур, равных +25 – +40 °С, возможна разъяровизация: готовность меристемы к заложению цветков теряется. Например, если на лук, способный

быстро зацвести после хранения при 0 °С, подействовать перед посадкой температурой +35 °С, то он не зацветет. Опять необходимо действие пониженных температур. Степень разъяровизации увеличивается с удлинением периода действия повышенных температур. Разъяровизация происходит, если повышенные температуры действуют непосредственно за яровизацией. Разъяровизированные семена и растения можно яровизировать вновь. Существуют растения, у которых разъяровизацию вызывает короткий день.

У некоторых растений, нуждающихся в яровизации, повышенная температура, наоборот, может стимулировать цветение. Так, например, норичник крылатый цветет либо после 6-недельного действия температуры, равной +3 °С, либо после 3-недельного действия температур +32 – +27 °С, но остается в вегетативном состоянии при температуре +17 °С. Следовательно, у этого растения повышенная температура полностью заменяет яровизацию.

Иногда действие пониженных температур можно заменить другими факторами, например, обработкой гибберелловой кислотой. Так, озимый рапс, морковь, обработанные гиббереллином, зацветают в первый год жизни. Если зародыши озимой пшеницы выращивали на питательной среде, содержащей РНК и ДНК, то образовавшиеся из них растения зацвели через 43 дня, хотя все время находились при температуре 23 °С. Контрольные растения, выращиваемые без добавления в среду нуклеиновых кислот, в тех же условиях не цвели.

Иногда действие пониженных температур можно заменить специально подобранным световым режимом. Так, твердая озимая пшеница, выращиваемая на коротком дне при 16 °С, колосилась в первый год.

Итак, короткий день у одних растений заменяет яровизацию, а у других вызывает разъяровизацию. По результатам таких опытов в Австрии был разработан метод получения трех поколений озимых растений в год, что ускоряет селекционные работы. Для этого растения сначала выращивают при температуре +10 °С и 8-часовом световом дне, а потом – при +21 °С и непрерывном освещении. В некоторых случаях яровизационные изменения происходят в условиях непрерывного освещения без действия пониженных температур.

Озимая пшеница и редис цвели в теплице в первый год жизни при температуре +30 °С днем и +20 °С ночью, если 6-дневные проростки растений находились в течение 10 дней под давлением 4,5 атм.

Продолжительность дня и ночи (фотопериодизм). Зависимость зацветания растений от соотношения светлой и темной частей суток называют фотопериодизмом, а соотношение длины дня и ночи – фотопериодом, или фотопериодическим циклом. После того как было установлено, что фотопериод влияет не только на зацветание растений, было дано новое определение фотопериодизма. Фотопериодизм – это реакция растения на соотношение продолжительности дня и ночи, связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий. Однако лучше изучена фотопериодическая реакция зацветания растений.

Оказалось, что длина дня действует на зацветание разных растений неодинаково. Сначала были обнаружены три типа растений: короткодневные, длиннодневные и нейтральные.

Короткодневные – это растения, которые зацветают при длине дня 8-12 ч в сут; находясь все время в более длинном дне, они только интенсивно растут. Из культурных растений короткодневными являются рис, кукуруза, просо, соя, сахарный тростник, хлопчатник, сорго.

Длиннодневные – это растения, которые зацветают при продолжительности дня не менее 16-18 ч/сут; в коротком дне они приобретают розеточную форму. При непрерывном освещении эти растения еще сильнее ускоряют зацветание, поэтому на Севере у них короткий вегетационный период. К этому типу растений относятся пшеница, ячмень, овес, горчица, свекла, лен, шпинат, клевер.

Нейтральные – это растения, зацветающие при любой продолжительности дня. К ним относятся фасоль, томаты. Разные сорта одного вида, например табака, могут быть длиннодневными и короткодневными.

В последние годы выделены еще длинно-короткодневные растения и коротко-длиннодневные. Первые для перехода из вегетативного в генеративное состояние должны сначала развиваться при длинном, а затем – при коротком дне. Такие растения цветут осенью. К ним относится, например, бриофиллум. Коротко-длиннодневным растениям для зацветания нужен сначала короткий, а потом длинный день. В эту группу входят колокольчик средний, пеларгония крупноцветная. Существуют еще промежуточные формы, которым нужен не слишком длинный и не слишком короткий день: от 12 до 16 ч.

Некоторые растения способны «чувствовать» разницу в длине дня, измеряемую минутами. Например, удлинение дня даже на 1-2 мин исключает зацветание некоторых сортов риса. Это говорит о том, что растения могут измерять время с очень большой точностью. Такое приспособление цветения к определенной длине дня помогает растению расти в период наибольших осадков и высокой влажности воздуха, а созревать – в относительно сухой период.

Фотопериодическое воздействие вызывает свет малой интенсивности, на порядок меньше того, при котором идет фотосинтез. Достаточно прервать темный период суток вспышкой света интенсивностью в 3-10 лк, чтобы короткодневное растение не зацвело. Даже яркий лунный свет может быть причиной незацветания короткодневных растений. Это доказывает относительную независимость фотопериодизма от фотосинтеза. Однако для нормального образования цветков нужны гормоны и строительный материал, в частности, углеводы и азотистые вещества, поэтому растению необходим период с достаточным освещением для нормального протекания фотосинтеза – не менее шести часов в сутки.

Последующие опыты показали, что если период темноты прервать светом, то короткодневное растение не зацветет. Эффект длинной ночи снимается. Прерывание светлого периода суток темнотой на их зацветание не вли-

яло. Следовательно, растениям короткого дня необходим не просто короткий день, а темный период определенной продолжительности. У них подготовка к заложению цветков происходит в темноте, на свету этот процесс тормозится.

Для длиннодневных растений, наоборот, необходим длинный светлый период. Прерывание длинной ночи в начале или в конце темного периода не влияет на процент зацветающих длиннодневных растений, а прерывание ночи в середине приводит даже к увеличению числа зацветающих растений. Прерывание ночи светом в ее середине воспринимается растением как длинный день; при непрерывном освещении растения зацветают еще скорее. Значит, подготовка к зацветанию у длиннодневных растений происходит на свету.

Продолжительность дня или ночи воспринимает листовая пластинка, т.е. она воспринимает длину дня и ночи, а изменения, в результате которых начинается заложение цветков, происходят в меристеме. На фотопериодическое воздействие отвечает ближайшая к листу точка роста.

Чувствительность листовой пластинки зависит от возраста листа. Наибольшая чувствительность совпадает по времени с достижением листом максимального размера. Очень молодые или старые листья менее чувствительны, чем развернувшиеся.

Продолжительность дня и ночи листья воспринимают с помощью фитохрома. Если длинная ночь прерывается красным светом (660 нм), то короткодневное растение не цветет, если дальним красным (730 нм) – цветет. Если после освещения красным светом дать дальний красный, то растение цветет. При поочередном освещении растения красным, дальним красным и опять красным, оно не цветет. Следовательно, цветет растение или нет, зависит от того, какой свет действует последним. Те же красные лучи (660 нм) ускоряли цветение длиннодневных растений; белый свет действует так же, как красный свет.

Так как меристематические ткани характеризуются наиболее высоким содержанием фитохрома, то предполагают, что верхушки побегов также способны реагировать на изменение длины дня.

Механизм фотопериодического действия можно представить следующим образом. Фитохром поглощает свет, активизируется и вызывает синтез гормонов в листе. В меристеме под влиянием притекающих туда гормонов происходят изменения, приводящие к заложению цветка. Чтобы гормоны оказали влияние на меристематические клетки, они должны быть компетентны.

Фитохром может действовать как рецептор, воспринимающий сигнал, индуцирующий или ингибирующий заложение цветков, или как синхронизатор, участвующий в измерении времени.

Фотопериодизм, как и яровизация, – это адаптация к неблагоприятным условиям среды, позволяющая растениям зацветать в наиболее благоприятное время года.

Короткий или длинный день нужен растению не всю жизнь, а лишь определенное время, после чего оно зацветает при любой длине дня. Короткодневная соя, получавшая искусственно длинную ночь несколько суток, потом цвела в условиях круглосуточного освещения.

Фотопериод выступает как индуктор (сигнал), в результате которого наступает цветение. Можно дать растению необходимый фотопериод в самом начале онтогенеза (ювенильный этап), а потом выращивать его все время при любой длине дня, и растение зацветет. Это явление получило название фотопериодической индукции.

Фотопериодическая индукция зацветания складывается из двух фаз: листовой, когда в листьях под влиянием определенного фотопериода идет образование гормонов цветения, и стеблевой, когда в стеблевых почках под влиянием этих гормонов начинаются изменения в метаболизме и закладываются цветки.

В неблагоприятных условиях растения могут потерять цветочноспелое состояние и начать образовывать опять листья. Устойчивым цветочноспелое состояние является у небольшого числа растений.

Кроме заложения цветков, фотопериод влияет и на другие процессы, например, на листопад, формирование вегетативных органов. Сигналом для листопада у растений средних широт является уменьшение длины дня. По этой причине наши дубы и плодовые деревья сбрасывают листья даже на острове Мадейра, где температура не опускается ниже 12 °С. У диких растений клубни образуются при коротком дне, а луковицы – при длинном. У многолетних трав (клевер, райграс, костер) на коротком дне образуются укороченные побеги, более устойчивые к морозам. От фотопериода зависит также формирование колючек, шипов, усов, прямостоячих, стелющихся или вьющихся побегов, суккулентных или мезофитных листьев.

Иногда реакция на фотопериод зависит от температуры. Например, длиннодневное растение белена белая при повышенной температуре цветет при более коротком дне. У некоторых растений с изменением температуры фотопериодическая реакция полностью меняется.

У некоторых растений ответная фотопериодическая реакция зависит от интенсивности освещения и концентрации углекислого газа. Дефолиация может устранить зависимость зацветания от фотопериода, например у земляники.

Знание фотопериодической реакции растений необходимо при интродукции южных сортов в более северные области или, наоборот, северных – в южные. Например, растения хлопчатника, выращенные из семян, купленных в Египте, не цвели и не дали семян даже в условиях Одессы, где день был длиннее на два часа. Выращивая растения в условиях неподходящей продолжительности дня, можно заставить их вегетировать значительно дольше. У растений короткого дня при удлинении светлого периода суток формируется большая листовая поверхность. Такие растения могут быть использованы как сено или на силос. У длиннодневных растений большая листовая поверхность формируется при коротком дне. Хотя если длина дня меньше 6 ч, то

они растут плохо, так как им не хватает ассимилятов. Снижающее выход сахара из стеблей цветение короткодневного сахарного тростника можно предотвратить 30-минутным освещением.

Элементы минерального питания. Еще до открытия фотопериодизма и яровизации наблюдения за зацветанием растений показали, что у некоторых видов, например у плодовых деревьев, цветение и бурный рост являются антагонистами. Факторы, тормозящие рост: засуха, обрезка, кольцевание – стимулируют цветение. Наоборот, повышенное азотное питание, усиливающее рост, тормозит цветение.

Немецкий ботаник Г. Клебс придавал большое значение соотношению азота и углерода для перехода растения к цветению. Он полагал, что все условия, благоприятные для накопления сахаров, следовательно, для фотосинтеза, способствуют зацветанию растений, тогда как повышенное азотное питание, стимулирующее рост вегетативных органов, тормозит его. Г. Клебс предложил «Углеводно-азотистую теорию цветения растений». Его теория хорошо согласовывалась с практикой садоводства. Известно, что после обрезки плодовых деревьев листья оставшихся побегов меньше затеняются, улучшаются условия для фотосинтеза, в результате увеличивается количество углеводов и растения лучше цветут. На изменение соотношения притекающих из листьев углеводов и поступающих из почвы веществ влияет наложение плодового пояса. Плодовый пояс – это полоса из тонкой жести или другого материала, которая при помощи проволоки прижимается к коре вокруг ствола дерева и затрудняет отток ассимилятов вниз. В результате ускоряется плодоношение.

Однако теория Г. Клебса применима лишь к растениям, произрастающим в средних широтах, т.е. к длиннодневным. Кроме того, эта теория основывалась только на обмене углеводов и азотистых веществ, а необходимо учитывать и обмен нуклеиновых кислот, и соотношение гормонов.

У некоторых видов растений инициация цветения находится в прямой зависимости от наличия железа и меди. Низкое содержание ионов меди снижает потребность в определенной длине дня. Короткодневное растение ряска зацветает в этом случае на длинном дне. Так же действует и железо. Механизм действия этих элементов неизвестен.

Водный дефицит играет важную роль в инициации цветения у большинства однолетних растений. Они зацветают быстрее в условиях засухи. Водный стресс вызывает гидролиз крахмала и белка, что приводит к значительному повышению содержания растворимых углеводов и аминокислот, особенно пролина. Двулетние и многолетние растения, наоборот, задерживают цветение в этих условиях.

С другой стороны, водный стресс во время фотопериодической индукции предотвращает образование цветков у короткодневных растений ипомеи, дурнишника и длиннодневного плевела. Предполагают, что в этом случае необходимые вещества не могут передвигаться из листьев в меристему.

В тропических странах, характеризующихся резкой сменой сухого сезона и сезона дождей, известны случаи перехода растений к цветению под влиянием влажности почвы.

Итак, у большинства растений, кроме возрастного контроля зацветания, существуют различные приспособительные реакции, связывающие переход к цветению с конкретным изменением внешних условий. Регуляцию перехода растения от вегетации к цветению с помощью внешних факторов (температуры, света, минерального питания, водообеспеченности) называют экологическим контролем зацветания. Наиболее изученными примерами экологического контроля зацветания являются температурный (яровизационный) и фотопериодический.

Таким образом, у растений существуют три типа контроля за зацветанием: возрастной, яровизационный и фотопериодический. Для одних видов растений характерен только один тип контроля, для других – другой, а для третьих – сочетание всех типов контроля. Тип контроля у данного растения определяется генотипом вида или сорта, а их сочетание определяет биологический тип развития данного организма, т.е. каким будет растение – одно- или многолетним, озимым или яровым, нейтральным к длине дня или фотопериодически зависимым.

Тема 15. Цветение и плодоношение растений. Старение и смерть.

- 1 Гормональная теория зацветания растений.
- 2 Развитие и созревание плодов и семян.
- 3 Образование клубней и луковиц.
- 4 Физиология старения растений.

1 Гормональная теория зацветания растений.

Цветение в физиологическом плане включает комплекс процессов, протекающих в период от начала закладки цветочных зачатков до оплодотворения и образования зиготы.

Инициация цветения. Инициация перехода от вегетативного к генеративному этапу развития – сложный многофазный процесс.

Инициация цветения включает три стадии:

- индукцию цветения, или перцепцию флорального стимула;
- транспорт флорального стимула;
- эвокацию цветения – процесс, в ходе которого в апикальной меристеме побега происходят необратимые изменения, направляющие дифференцировку ее клеток по генеративному пути развития.

На завершающих этапах цветения образуются соцветия, формируются и развиваются органы цветка.

Факторы индукции цветения делятся на эндогенные и экзогенные.

К эндогенным факторам, инициирующим переход растений к репродуктивному этапу развития, относятся эндогенные ритмы и содержание фи-

гормонов, к экзогенным – фотопериод и температура. Под воздействием этих внешних и внутренних факторов в листьях образуется флоральный стимул (флориген), инициирующий формирование зачатков цветка в апикальной меристеме побега. Эта гипотеза впервые предложена в 1937 г. М.Х. Чайлахяном. Он высказал мысль, что флориген содержит два компонента: гиббереллины и гипотетические антезины.

Согласно гипотезе М.Х. Чайлахяна, процесс зацветания проходит в две фазы: на первой фазе образуется цветочный стебель (цветоножка или ось соцветия и цветоножки), а на второй – сами цветки. У длиннодневных растений критической является первая фаза зацветания, которая зависит от присутствия гиббереллина, синтезирующегося в листьях на длинном дне. Антезин у этих растений всегда имеется в достаточном количестве.

При выращивании длиннодневных растений на коротком дне они не цветут, поскольку им не хватает гиббереллина. Поэтому в опытах опрыскивание этих растений гиббереллином стимулирует зацветание. Помещение розеточных длиннодневных растений в условия длинного дня вызывает в листьях синтез гиббереллинов, которые, поступая в стебель, индуцируют его рост и формирование цветков.

Короткодневные растения, наоборот, при любой продолжительности дня содержат много гиббереллинов, поэтому опрыскивание их гиббереллином не вызывает зацветания: им не хватает антезинов, образующихся на коротком дне. Итак, в листьях при благоприятной продолжительности дня образуется недостающий гормон.

Нейтральные растения цветут при любой длине дня, так как у них есть и гиббереллины, и антезины; образование цветков у них зависит только от возраста растения.

Поскольку в листьях цветущих растений есть оба гормона, то прививка к нецветущим растениям вызывает их зацветание.

Оба гормона транспортируются в точки роста, расположенные ближе всего к листовой пластинке. В точках роста происходят соответствующие изменения: усиливаются репликация ДНК, синтез мРНК и специфических белков, что приводит в конечном счете к формированию цветков. Для того чтобы гормоны оказали влияние, меристематические клетки должны быть компетентными. Эта компетенция возникает у клеток в определенном возрасте, разном у различных растений.

В последние годы интерес к гормональной теории М.Х. Чайлахяна возрос в связи с открытием процесса транспорта высокомолекулярных веществ в растениях (мРНК, белков, включая транскрипционные факторы и т.д.). Попытки найти антезин не привели к успеху, так как поиск был направлен на низкомолекулярные соединения.

Природа гипотетического гормона цветения антезина, существование которого было предсказано М. Х. Чайлахяном более полувека назад, установлена в 2007 г. Им оказался небольшой белок FT с молекулярной массой 23 кДа, который кодируется геном цветения FT (от англ. flowering locus). Этот белок синтезируется в листе, затем транспортируется в стеблевую почку

и индуцирует там заложение органов цветка у арабидопсиса. Следовательно, флориген состоит из давно известного науке гиббереллина и недавно открытого белка цветения FT, который, очевидно, представляет собой гормональный фактор белковой (пептидной) природы. Некоторые авторы предполагают, что этим фактором может быть иРНК.

В качестве **флоральных стимулов** рассматриваются и цитокинины, полиамины (путресцин, спермидин, спермин) и некоторые другие соединения. У растений арабидопсиса выявлено около тридцати генов, продукты которых влияют на процесс перехода к цветению. К ним относятся фитохром и криптохром, ферменты синтеза гиббереллинов и brassinosteroidов, элементы рецепции и передачи гиббереллинового сигнала.

Для растительных организмов очень важно сформировать семена при наиболее благоприятных для этого климатических условиях. Поэтому большинство растений, ориентируясь на определенные условия внешней среды, способны переходить от вегетативного роста к цветению только в определенное время года.

Важнейшим фактором, влияющим на переход растительного организма к генеративному этапу развития, является фотопериод, т.е. относительная продолжительность светового и темнового времени суток.

Вторым важным фактором, влияющим на цветение, являются низкие положительные температуры. Воздействие последних в течение определенного времени необходимо для формирования флорального стимула у озимых форм растений и способствует последующему ускорению их развития и зацветания.

Эвокацией называют необратимые процессы, происходящие в апикальной меристеме побега, приводящие к формированию репродуктивных органов растения. В процессе эвокации возрастает частота деления клеток в меристеме, увеличивается ее объем и изменяется форма (меристема приобретает куполообразную форму), дифференцировка клеток меристемы побега необратимо направляется по генеративному пути развития. Органы цветка на стадии эвокации морфологически еще не выявляются. Эвокация считается завершенной, когда апикальная меристема «готова» сформировать цветок, что легко выявляется различными воздействиями, предотвращающими цветение. Как только эти воздействия становятся неэффективными, этап эвокации считается завершенным и начинается следующая стадия морфогенеза.

Последующие этапы генеративного развития растения включают: формирование генеративных и цветковых меристем; закладку, рост и развитие органов цветка (т.е. цветение); споро- и гаметогенез.

Формирование и развитие органов цветка. Меристемы цветка делятся на два типа:

- генеративные меристемы, из которых формируются соцветия;
- цветковые, формирующие органы цветка. Цветковые меристемы дают начало четырём органам цветка: чашелистикам, лепесткам венчика, тычинкам и плодолистикам (пестику).

Все органы цветка закладываются как мутовки, т.е. расположены в виде концентрических кругов вокруг цветковой меристемы.

Процессы развития цветка контролируются тремя группами генов.

К первой группе относятся гены, активность которых определяет время индукции цветения.

Вторая группа генов, гены идентичности меристем, отвечает за превращение генеративной меристемы в цветковую.

У мутантов по генам идентичности меристем вместо цветков развиваются побегоподобные структуры или цветки, похожие на побеги. После образования цветковой меристемы активируется третья группа генов – гены идентичности органов цветка. Именно эта группа гомеозисных генов контролирует процессы формирования органов цветка.

Физиология опыления и оплодотворения. После развития органов в цветке происходят процессы, связанные с оплодотворением. Выделяют четыре фазы: опыление, прорастание пыльцы на рыльце пестика, рост пыльцевых трубок и собственно оплодотворение.

Опыление. При опылении пыльца попадает на рыльце пестика, где и происходит ее прорастание. Для двудольных растений характерны влажные рыльца, для однодольных – сухие. Выделяемый секрет влажных рылец содержит в основном липиды и фенолы (антоцианы, флавоноиды, коричные кислоты), а в небольших количествах сахара, белки и гидролитические ферменты. Поверхность сухих рылец насыщена липидами и активными ферментами. Зрелые рыльца создают благоприятные условия для прорастания пыльцы. При взаимодействии с рыльцем в пыльцу начинает поступать вода, что приводит к ее набуханию. Пыльца же выделяет на поверхность рыльца белки, аминокислоты, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды, пигменты, гидролитические ферменты и другие вещества. Поступление воды и активация синтеза ферментов инициируют прорастание пыльцы.

Во многих случаях пыльца хорошо прорастает только на рыльцах растений своего вида. У растений, требующих перекрестного опыления, пыльца прорастает на рыльцах своего цветка плохо. Это явление, связанное с наличием веществ-ингибиторов, тормозящих прорастание своей пыльцы, получило название физиологической самостерильности растений.

Рост пыльцевой трубки в столбике пестика. Образовавшаяся при прорастании пыльцы пыльцевая трубка обладает выраженным хемотропизмом. Основным хемотропным агентом, определяющим направленный рост пыльцевой трубки, является кальций. Концентрация ионов кальция увеличивается от рыльца по длине столбика к завязи. Увеличение концентрации ионов Ca^{2+} по сравнению с завязью отмечено в семязачатке и в зародышевом мешке.

При прорастании пыльцевая трубка внедряется в ткань рыльца, затем проникает в столбик и растет в направлении к завязи. По своей анатомической структуре столбика бывают открытого и закрытого типов. Столбик открытого типа характерен для однодольных растений и имеет специальный канал, выстланный эпидермой и физиологически активной слизью. Через

этот канал происходит рост пыльцевой трубки. Канал закрытого типа столбика (характерен для двудольных растений) заполнен проводящей тканью, через которую идет вращение трубки в завязь.

Растущий конец пыльцевой трубки выделяет ферменты, способствующие растворению в связывающих клетках проводящей ткани пектиновых веществ и росту пыльцевой трубки в столбике.

Рост пыльцевой трубки сопровождается увеличением интенсивности дыхания, изменением водного обмена, усиленным образованием ауксина и триптофана. Около растущей пыльцевой трубки увеличивается содержание сахаров, белков, фосфорных соединений, аскорбиновой кислоты, ауксинов, гиббереллинов и других веществ, а также ионов кальция, калия, бора, магния.

Время, необходимое для достижения пыльцевой трубкой семязачки, зависит от вида растения и составляет от десятка минут до нескольких месяцев. Достигнув завязи, трубка растет вдоль ее внутренней стенки и попадает в семязачаток.

Оплодотворение. При оплодотворении пыльцевая трубка подходит к зародышевому мешку. Затем она входит в контакт с одной из синергид и под действием ферментов разрывается. Содержимое трубки, ее цитоплазма, вегетативное ядро и спермии сливаются с цитоплазмой синергиды. В зародышевом мешке один спермий соединяется с яйцеклеткой, образуя зиготу, а второй – со вторичным ядром. Происходит двойное оплодотворение. Начинается развитие зародыша и формирование семени. Завязь увеличивается в размерах и из нее развивается плод. Околоцветник и тычинки засыхают и опадают, столбик у большинства видов тоже засыхает. Начальный рост завязи во время развития цветка практически не сопровождается вакуолизацией клеток, а осуществляется только за счет их деления. Быстрый рост завязи, формирование плода и семян начинается сразу же после успешного опыления и образования зиготы.

2 Развитие и созревание плодов и семян.

Образование плодов и семян – приспособление не только для размножения, но и для распространения растений. Основываясь на свойствах тканей стенки плода, выделяют сочные плоды и сухие (вскрывающиеся и невскрывающиеся). Плод представляет собой структуру, возникающую путем развития тканей, окружающих семязачаток.

В образовании околоплодника принимают участие стенки завязи, цветоложе и другие части цветка.

Рост околоплодника. Рост околоплодника состоит из деления, растяжения клеток и образования межклетников, а также отложения запасных веществ. Рост околоплодника у цитрусовых и яблоневых связан с увеличением числа клеток и последующим их растяжением, т. е. его можно разделить на две фазы. У авокадо клетки делятся в течение всего периода роста плода. У некоторых плодов рост связан с увеличением межклетников. Например, у яблок межклетники составляют 25 % объема.

Импульс к началу роста завязи дает ауксин, содержащийся в пыльце. Поэтому у многих растений плод растет тем лучше, чем больше пыльцевых зерен попадает на рыльце. Другим источником ауксина для роста плодов являются ткани столбика, синтез ауксина в которых стимулируют пыльцевые трубки. Потом сами развивающиеся семена начинают синтезировать этот гормон. К моменту созревания семена перестают выделять ауксины, рост околоплодника прекращается и начинается его созревание.

Роль выделяемых семенами ауксинов хорошо видна на следующих примерах. У яблони, гороха и других многосеменных плодов гибель зародыша приводит к формированию асимметричных плодов. Если гормонов недостаточно, плоды опадают. У косточковых к опадению плода приводит гибель зародыша. Это влияние семян на рост околоплодника можно заменить обработкой плода экзогенным ауксином или гиббереллином.

Однако строгой корреляции между ростом плодов и содержанием в них ауксинов нет, может быть, потому, что в регуляции роста околоплодника участвуют и другие гормоны, например цитокинины, этилен, АБК. У фасоли в семенах содержатся большие количества гиббереллинов. Таким образом, рост околоплодника у сочных плодов тесно связан с ростом и созреванием семян.

Иногда плоды могут развиваться без оплодотворения и образования семян. Это явление называется партенокарпией. Оно особенно распространено у видов с большим количеством семязачатков в завязи и с высоким содержанием гормонов в клетках нуцеллуса, таких как банан, инжир, дыня, ананас, томат. У одних видов партенокарпия возможна и без опыления (цитрусовые, перец, тыква, томат), у других опыление необходимо как индуцирующий фактор (орхидеи). Бессемянные плоды могут развиваться также в результате нарушения развития зародышей (вишня, виноград, персик). Можно получить бессемянные плоды, обрабатывая ауксином цветки, например, томатов, табака, инжира, огурцов, или гиббереллином – шиповника, вишни, яблони, винограда.

Изменение скорости роста многих плодов описывается S-образной кривой Сакса. Такой тип роста свойствен плодам яблони, ананаса, земляники, томатов, а также гороха и других бобовых. У второй группы плодов период большого роста прерывается периодом замедленного роста или полной его остановкой, в результате кривая роста имеет более сложную форму с двумя максимумами. Это характерно для плодов косточковых: персика, сливы, вишни, абрикоса, а также винограда, инжира, смородины.

Разные части плода могут расти с неодинаковой скоростью и неодновременно. Например, у бобовых сначала околоплодник растет очень быстро, а семена – медленно, затем его рост тормозится, а рост семян ускоряется, и перед началом созревания семена занимают всю полость околоплодника.

Окончательный размер околоплодника зависит не только от вида растения, но даже от сорта. Обработка ауксином удлиняет период роста плода,

задерживает его созревание, что приводит к увеличению плода, например ананаса.

Главными источниками питательных веществ для растущего околоплодника служат наиболее близко расположенные листья и другие фотосинтезирующие органы. В околоплодник поступают сахара, аминокислоты, витамины. С увеличением числа плодов, развивающихся на растении, между ними возникает конкуренция за питательные вещества, происходит ограничение скорости роста, следовательно, уменьшается их размер.

Рост околоплодника связан и с накоплением в его клетках запасных питательных веществ, которые впоследствии служат для приманки переносящих семена животных и птиц. Поэтому они должны быть вкусными. Главным образом это сахара, кислоты, сложные эфиры.

Фотосинтез плодов. Незрелые зеленые околоплодники способны к фотосинтезу. Содержание хлорофилла в околоплоднике томата составляет 25 % от концентрации его в листе, у мака – такое же, как в листе.

Скорость фотосинтеза околоплодника зависит от вида растения, формы плода. У коробочки мака скорость фотосинтеза лишь немного меньше скорости фотосинтеза листа. У яблок, огурцов, гороха, томата, хлопчатника интенсивность фотосинтеза плода составляет примерно 4-5 % от фотосинтеза листьев. Если листья не могут нормально фотосинтезировать, то скорость фотосинтеза в клетках околоплодника увеличивается и может стать больше обычной скорости фотосинтеза листа. Колосковые, цветковые чешуи и ости злаков фотосинтезируют также с достаточно высокой интенсивностью.

Интенсивность фотосинтеза околоплодника может быть равной интенсивности его дыхания. Однако у некоторых плодов, даже увеличивая освещенность, нельзя увеличить интенсивность фотосинтеза выше компенсационной точки.

Фотосинтез околоплодника выполняет разные функции. Его ассимиляты могут использоваться для снабжения семян. Фотосинтез создает благоприятный газовый режим в плодах и является дополнительным источником кислорода для дыхания мясистых плодов и семян. С его помощью поглощается CO_2 , образуемый при дыхании.

Однако в плодах существует и темновая фиксация CO_2 , выделяемого семенами во время дыхания в полость плода. Акцептором CO_2 в этом случае является ФЕП, в результате образуется ЩУК, поступающая затем через плаценту в семена.

Созревание плодов. Когда околоплодник завершает свой рост, в нем происходят характерные качественные изменения, которые все вместе называются созреванием. Созревание начинается на материнском растении и продолжается после опадения или снятия плода. У некоторых растений (банан, дынное дерево, яблоня) созревание стимулируется отделением плода от материнского растения. У авокадо плоды вообще не созревают, пока остаются на дереве.

Созревание изучалось преимущественно на сочных плодах. Оно сопровождается многочисленными изменениями, довольно сложными и до сих пор

недостаточно исследованными. Смысл созревания состоит в том, чтобы семена были освобождены из околоплодника и попали в почву или чтобы плоды стали более вкусными для животных и птиц, которые способствуют распространению семян. Наиболее общие изменения, связанные с созреванием плодов, таковы: 1) размягчение тканей; 2) гидролиз запасных соединений; 3) изменение окраски; 4) изменение вкуса. У некоторых плодов, особенно сухих, созревание может и не сопровождаться видимыми изменениями.

Размягчение тканей. Сочные плоды, твердые в незрелом состоянии, при созревании становятся мягкими. Это размягчение околоплодника может происходить вследствие изменения пектиновых веществ клеточных стенок или вследствие гидролиза крахмала (у тыквы) или жиров (у авокадо). Пектиновые вещества срединных пластинок переходят в растворимую форму, и клетки теряют связь друг с другом. Форма клеток при этом становится округлой. Такая ткань легче разжевывается и легче переваривается. Переход пектиновых веществ в растворимую форму обусловлен действием полигалактуронидазы. Затем количество растворимого пектина тоже уменьшается.

Гидролиз запасенных веществ. Созревание сочных плодов, так же как и созревание семян, сопровождается накоплением в них питательных веществ.

Гидролитические превращения веществ во время созревания обычно приводят к образованию сахаров. Например, в начале формирования яблока сахара, притекающие из листьев, превращаются в крахмал, поэтому незрелые плоды твердые и несладкие. На более поздних стадиях созревания крахмал превращается в сахар, количество которого быстро увеличивается. Содержание сахаров может увеличиться и в результате гидролиза жиров, например у авокадо; у апельсина в сахар превращаются кислоты. Превращение запасенных веществ во время созревания зависит от вида. У лимона увеличивается количество кислот.

Скорость гидролиза обуславливает скорость созревания. У разных плодов активность гидролитических ферментов различна. Бананы созревают быстро, и так же быстро идет гидролиз крахмала – примерно 10 дней. В яблоках этот процесс происходит медленно – около 30 дней. У цитрусовых (апельсин, лимон) реакции гидролиза могут растянуться на несколько месяцев.

Несмотря на то что во время созревания преобладают гидролитические процессы, одновременно происходит синтез некоторых веществ: прежде всего синтезируются белки и РНК, а также ароматические вещества, воск. Эти химические превращения сопровождаются резкими изменениями проницаемости мембран клеток и органелл, а также разрушением многих мембран. Пока не ясно, является ли это причиной, следствием или побочным явлением химических превращений.

Химические превращения веществ происходят с помощью как уже имеющихся в околоплоднике ферментов, так и новых. После сбора плодов эти химические процессы ускоряются.

Изменение окраски. Пигменты, окрашивающие околоплодник, могут быть представлены только хлорофиллами, только каротиноидами (дынное

дерево), только антоцианами (земляника) или всеми вместе. Они находятся в экзокарпии (яблоко) или распределены в мезокарпии (персик).

Изменение окраски обусловлено разрушением хлорофилла, синтезом каротиноидов или антоцианов. Эти процессы могут идти в плоде одновременно или последовательно. Хлорофилл может разрушаться в течение всего периода созревания (у банана), только в начале созревания (у апельсина) или в конце его (у некоторых сортов груш). Во время созревания происходит синтез каротиноидов, например у цитрусовых, или антоцианов – у земляники.

Изменение окраски происходит под действием света, поглощаемого фитохромом. Накопление сахаров может усилить синтез пигментов в околоплоднике. Изменение окраски не коррелирует с другими процессами, характерными для созревания плодов.

Изменение вкуса плодов изучено мало. Достижение зрелости семенами обычно сопровождается достижением зрелости околоплодником.

Пока семена не созрели, околоплодник невкусный, имеет слишком кислый или терпкий вкус из-за большого количества органических кислот и дубильных веществ. Питательные вещества, запасенные в околоплоднике, впоследствии служат для приманки переносящих семена животных и птиц. Поэтому эти вещества должны быть вкусными, главным образом это сахара, кислоты, сложные эфиры. При созревании уменьшается количество дубильных веществ.

Дыхание плодов. Все процессы формирования и созревания плодов идут за счет энергии дыхания. Вещества, ингибирующие дыхание, задерживают и созревание плодов.

Созревание сопровождается изменением скорости дыхания. У всех плодов в начале их формирования интенсивность дыхания равна интенсивности дыхания листьев, а затем понижается. По типу дыхания в период созревания плоды делят на две группы. У таких плодов, как яблоки, груши, сливы, томаты, бананы, авокадо, манго наблюдается временный резкий подъем дыхания, называемый климактерическим и совпадающий с периодом созревания. Он наступает до уборки урожая или после. Затем происходит снижение интенсивности дыхания, наблюдаемое в период, когда плоды перезревают. Такие плоды называют климактерическими плодами. В настоящее время климактерический подъем дыхания обнаружен и у плодов с сухим околоплодником. Чем сильнее увеличивается интенсивность дыхания, тем быстрее созревает плод. Интенсивность климактерического дыхания отражает скорость созревания. У плодов авокадо и банана интенсивность дыхания резко увеличивается, и они быстро созревают; у груш – меньше увеличивается, и они медленнее созревают; сорта медленно созревающих яблок характеризуются небольшим подъемом интенсивности дыхания в этот период.

Климактерический подъем дыхания объясняют повышенными потребностями в энергии. Увеличение интенсивности дыхания сопровождается увеличением количества АТФ. Кроме того, климактерический подъем дыхания связан с переключением пентозофосфатного цикла на гликолиз и с использо-

ванием в качестве дыхательного субстрата органических кислот (малата и ЩУК). Считается, что образующаяся ЩУК приводит к подавлению реакций цикла трикарбоновых кислот.

Ко второй группе относятся плоды, у которых отсутствует климактерический подъем дыхания во время созревания. Эти плоды тоже делят на две группы. У первых интенсивность дыхания практически не изменяется в процессе их созревания (апельсины, лимоны, инжир), а у вторых дыхание во время созревания снижается (перец, арахис).

Большую роль в созревании плодов играет этилен, являющийся эндогенным регулятором, ускоряющим созревание плодов. Он образуется в сочном околоплоднике и ускоряет наступление климактерического подъема дыхания. В молодых развивающихся плодах этилена очень мало, перед началом созревания и климактерического подъема дыхания его концентрация резко увеличивается. Этилен вызывает распад хлорофилла, благодаря чему зеленые плоды быстрее приобретают свойственную им окраску.

Этилен взаимодействует с ауксином. В молодых плодах этилена мало, а ауксинов много; по мере прекращения роста плодов количество этилена увеличивается, а ауксина уменьшается. Предполагают, что и другие гормоны, например гиббереллины, влияют на созревание.

Молекулярный механизм действия этилена до конца не известен. Возможно, он влияет на гены или на увеличение проницаемости мембран, благодаря которому кислород лучше поступает в ткани, или на активность ферментов, например, разлагающих пектин, а также ФАЛ-лиазы, участвующей в образовании антоцианов.

Считается, что климактерический подъем дыхания означает кульминацию процесса созревания и начало старения. Во время климакса увеличивается проницаемость тонопласта, поэтому органические кислоты выходят из вакуоли в цитозоль, ДК увеличивается с 1 до 1,5 и более, что обусловлено развитием анаэробных процессов. Одной из причин анаэробного сдвига дыхания является уменьшение поступления воздуха из-за увеличивающегося синтеза кутина и воска на поверхности околоплодника.

Опадение плодов. Опадение плодов может происходить не только при их нормальном созревании, но часто и через некоторое время после их завязывания. Такое преждевременное опадение плодов особенно характерно для хлопчатника, плодовых деревьев, причем нередко опадают плоды, достигшие значительных размеров. Основной причиной сбрасывания плодов является то, что многие культурные растения образуют больше цветков и завязывают больше плодов, чем могут довести до полного созревания за счет образующихся ассимилятов: плодам не хватает питательных веществ и гормонов. В результате начинается борьба между отдельными завязями, и более слабые или позднее завязавшиеся плоды опадают.

Опадение – это активный физиологический процесс образования в плодоножке отделительного слоя. Это явление аналогично листопаду. Положение отделительного слоя у разных плодов различно. Например, плоды типа яблока обычно отделяются у основания плодоножки. Сливы при раннем опа-

дении отделяются вместе с плодоножкой, при позднем – без нее. У вишен раннее отделение происходит у основания плода, позднее – у основания плодоножки и, наконец, у основания побега, несущего несколько плодов.

Плоды могут опадать на различных стадиях развития. В созревшем состоянии они опадают либо вместе с заключенными в них семенами (невскрывающиеся плоды, большинство сочных плодов), либо после высыпания семян (вскрывающиеся плоды).

Преждевременное опадение плодов в садоводстве считается большой проблемой. Поскольку сбрасывание плодов происходит сравнительно поздно, когда часть веществ уже перекочевала в завязи, то оно сопровождается бесполезной тратой ценных веществ, и в садоводстве его стараются избегать. Для этого заранее удаляют часть завязавшихся плодов или обрезают часть плодоносящих побегов.

Несвоевременное опадение плодов часто связано с пониженным содержанием ауксина в семенах. Поэтому со сбрасыванием завязей и плодов удастся успешно бороться, опрыскивая растения растворами этого гормона. В США довольно широко используют этот прием для яблонь, в более ограниченных количествах – для цитрусовых, абрикосов, груш и некоторых других. Чаще всего используют феноксисукусную кислоту и ее производные. Обработка 2,4-Д позволяет предотвратить опадение плодов у цитрусовых.

В условиях засушливого климата опадение плодов может явиться результатом недостаточного водоснабжения. Вообще любое резкое ухудшение условий во время завязывания плодов легко может привести к их сбрасыванию, поэтому в этот период растения нуждаются в особо хорошем уходе.

У некоторых растений наблюдается периодичность плодоношения. Периодичность плодоношения – это чередование периодов обильного и слабого плодоношения у многолетних растений. Периодичность плодоношения связана с отличающимися в разные годы внутренними условиями развития цветочных почек, цветков и плодов и с колебаниями внешних условий. Часто ее объясняют истощением деревьев из-за обильных урожаев в предыдущие годы.

Для регулирования плодоношения можно проводить химическое прореживание завязей. Плод остается на дереве до тех пор, пока синтезируемые в семенах гормоны через плодоножку транспортируются к месту ее прикрепления, что препятствует образованию отделительного слоя в плодоножке.

3 Образование клубней и луковиц.

Способность к формированию клубней возникла у растений в процессе эволюции как надежный способ переживания экстремальных условий и последующего вегетативного размножения. Она определяется генетическим аппаратом.

Главным фактором внешней среды, индуцирующим образование клубней, является длина дня. У большинства растений – диких видов картофеля (*Solanum andigenum*, *S. demissum*), топинамбура, георгина, кислицы клубне-носной, улюко и других – клубни образуются только на коротком дне, не

более 12-13 ч. У культурного картофеля клубни формируются при любой длине дня. Короткий 11-часовой день усиливает клубнеобразование у картофеля, растущего на Севере в условиях длинного летнего дня. Рецепторами, воспринимающими длину дня, являются молодые листья.

На длинном дне у растений формируются нормальные побеги. Когда листья попадают в условия короткого дня, некоторые побеги (столоны) становятся красноватыми, тонкими, с удлинненными междоузлиями и редуцированными листочками, положительно геотропными и, зарываясь в почву, образуют клубни. Рост клубня происходит при потере полярности, в результате непрерывного деления и растяжения клеток. У бегоний образованию клубней предшествует отложение большого количества крахмала в верхушечной меристеме. После этого начинается разрастание в латеральном направлении. Клубни проходят этап созревания, при котором снижается количество сахаров и возрастает содержание крахмала, усиливается синтез белка.

Итак, процесс клубнеобразования протекает в две фазы: 1) возникновения и роста столонов и 2) формирования и роста клубней.

Опыты показали, что в формировании клубней участвуют почти все известные фитогормоны. Первую фазу – возникновение столонов – регулируют гиббереллины и АБК, вторую – непосредственное образование клубней – ауксины и цитокинины. Гиббереллины ускоряют рост столонов и задерживают их утолщение, т.е. образование клубней. Абсцизовая кислота и этилен задерживают рост столонов и таким образом косвенно способствуют образованию клубней. Обладая большой аттрагирующей способностью, т.е. притяжением питательных и регуляторных веществ к местам их усиленного потребления, цитокинины индуцируют клубнеобразование. Они влияют на деление клеток. Ауксины (ИУК и НУК) подавляют клубнеобразование.

Образование клубней определяется соотношением гормонов, которое зависит от длины дня. На длинном дне в стеблевых почках гиббереллинов больше, чем АБК, а ИУК больше, чем цитокининов; на коротком дне больше АБК, чем гиббереллинов, а цитокининов больше, чем ИУК.

Гиббереллины и абсцизовая кислота, притекающие из листьев, цитокинины, поступающие из корней, и ауксин, поступающий из верхушки стебля, накапливаются в нижних почках растения. У растений сначала под влиянием гиббереллинов происходит образование и рост столонов, потом под влиянием АБК их рост задерживается, а затем цитокинины индуцируют утолщение столонов, и они превращаются в клубни.

Между влиянием длины дня на заложение цветков и клубнеобразованием много общего. Клубни, как и цветки, образуются под влиянием определенной длины дня, воспринятой листьями и передающейся к соответствующей части растения. За индукцией следует морфологическая дифференцировка тканей и образование клубня. Лист воспринимает длину дня и ночи с помощью фитохрома. Прерывание темного периода может вызвать превращение короткодневного стимула в длиннодневный. В результате листья воспринимают день как длинный, и образующиеся клубни рассасываются,

образуются нормальные зеленые побеги, обладающие отрицательным геотропизмом.

Продолжительность дня влияет на урожай клубней двояко. С одной стороны, короткий день является фактором, индуцирующим начало образования клубней. С другой стороны, на коротком дне растения формируют значительно меньше стеблей и листьев, чем на длинном дне, поэтому в клубни поступает меньше ассимилятов, что может снизить урожай. Обязательное условие для возникновения и роста клубней – достаточно высокое содержание сахаров. Питательные вещества очень легко передвигаются из одного клубня в другой. Поэтому число клубней в течение вегетационного сезона может не только увеличиваться, но и уменьшаться.

Ускоряют образование клубней, например, у картофеля, пониженные температуры, подавляющие вегетативный рост. Клубни могут рассасываться при возобновлении роста ботвы. Совпадение двух способствующих клубнеобразованию факторов: короткого дня и пониженной температуры – не случайно, так как приспособление к ним растений шло одновременно. Например, в горных районах Анд и на равнинах побережья Тихого океана, откуда происходят разные виды картофеля, осенью наступление коротких дней совпадает с длинными холодными или прохладными ночами.

Способность к образованию клубней зависит от возраста. Она возникает у растений, когда они прошли эмбриональный и ювенильный периоды онтогенеза и переходят к этапу зрелости. При этом меняются обмен веществ и физиологическое состояние растений. У черенков, взятых с вегетирующих растений, образуются корни, тогда как у черенков, взятых с взрослых растений, – вместо корней образуются клубни. Анализы показали, что у черенков, способных к клубнеобразованию, меньше содержится воды, слабее активность окислительных ферментов (пероксидазы и полифенолоксидазы), меньше сахаров и растворимых форм азота, но больше крахмала.

Луковица образуется после цветения из расширенных оснований листьев, окружающих очень короткий стебель. Образование луковиц, как и клубней, связано с подавлением нормального роста стебля и корней в длину. При этом прекращаются деления клеток верхушечной меристемы, а клетки молодых листьев сильно растягиваются и набухают. В результате листья превращаются в чешуи, в которых откладываются запасные вещества, в основном углеводы.

У лука, чеснока, ириса и других растений образование луковицы происходит при длинном дне. Рецептором также является лист: выдерживание даже части листьев растения на коротком дне замедляет формирование луковицы. Формирование луковиц изучено хуже, чем образование цветков и клубней. Предполагают, что в формировании луковиц участвуют ауксины. Увеличение их концентрации вызывает рост чешуй в длину. Пониженные температуры подавляют образование луковиц.

После формирования луковицы она переходит в состояние покоя, во время которого ростовые процессы полностью не прекращаются. В это время в пазухах чешуй закладываются почки – будущие луковички, «детки». С их

помощью происходит вегетативное размножение. Образование луковичек стимулируют кинетин, гиббереллин и ИУК.

4 Физиология старения растений.

Старение – завершающий этап онтогенеза растений. Под старением понимают усиливающееся с возрастом ослабление жизнедеятельности, приводящее к естественному отмиранию клеток, органов и организма. Старение происходит на разных уровнях – клеточном, органном и организменном.

Старение и последующая смерть должны быть закодированы в геноме. Одно из доказательств – обнаружение в опытах с овсяницей луговой в ядре гена (или генов), ответственных за разрушение хлорофилла. Экспрессия этого гена осуществляется только на этапе старения. Пожелтение листа – один из видимых признаков старения. В ядре идентифицированы гены, кодирующие синтез ряда изоферментов, появление которых характерно для стареющих листьев. Программы старения еще недостаточно изучены.

Старение включает в себя изменения на различных уровнях организации растительного организма. Продолжительность жизни растений генетически детерминирована и варьирует в зависимости от таксономических групп и жизненных форм в широких пределах. На уровне целого растения рост (корни, побеги и др.) продолжается до глубокой старости, но скорость роста замедляется.

Типы старения. Для растений характерны разные типы старения, что обусловлено продолжительностью жизни растения.

Однолетние растения отмирают целиком. У многолетних трав ежегодно полностью отмирает надземная часть, а корневая система, подземные побеги остаются жизнеспособными. У листопадных деревьев осенью одновременно отмирают и опадают все листья, но большая часть побегов и корневая система остаются жизнеспособными. Менее резко старение выражено у растений, которым свойственно постепенное отмирание листьев (от основания к верхушке) в течение онтогенеза. Эта классификация типов старения растений указывает на тесную связь между старением листьев и более сложными процессами старения всего организма.

Старение органов. Наиболее изучен процесс старения листьев. Старение листа начинается с остановки его роста. В этот период снижаются фотосинтетическая активность, интенсивность дыхания и эффективность дыхания. Уменьшается содержание хлорофилла, белков, нуклеиновых кислот, разрушаются органеллы, а в хлоропластах – тилакоиды.

Незадолго до прекращения роста листа наблюдается максимальная интенсивность фотосинтеза, которая затем падает. При остановке роста снижается активность ферментов хлоропластов, прежде всего рибулезодифосфаткарбоксилазы, синтез которой кодируется геномом хлоропластов. Хлоропласты продолжают функционировать, но их активность снижается. Прекращение деятельности хлоропластного генома ускоряет старение. У желтеющего листа фотосинтез протекает настолько слабо, что сухая его масса уменьшается. Лист не только теряет способность к фотосинтезу, но в нем усиливается

распад белков, гидролиз жиров, полисахаридов. В результате из листа в более молодые органы оттекают сахара, аминокислоты, ионы и другие растворимые в воде вещества, происходит реутилизация.

В процессах старения листьев участвует фитохром и природные ингибиторы роста. Ускорение старения листа вызывает конкуренция за питание и регуляторы роста с другими органами растения. Повышенная температура, недостаточная водообеспеченность и низкая интенсивность освещения ускоряют старение.

В стареющих листьях усиливается синтез этилена, который индуцирует образование отделительного слоя, в результате лист опадает. Сбрасывание листьев может происходить постепенно, по мере их старения.

Старение любого органа сопровождается падением интенсивности дыхания. У некоторых видов падение интенсивности дыхания прерывается ее климактерическим подъемом. Кроме того, происходят качественные изменения дыхания: в роли дыхательного субстрата используется больше аминокислот. Освобождающийся при этом аминный азот накапливается в форме амидов – глутамина и аспарагина. Происходит прогрессирующее разобщение дыхания и окислительного фосфорилирования, в результате уменьшается синтез АТФ.

Старение отдельных органов и тканей зависит от старения других органов и всего организма. Перемещение в течение онтогенеза аттрагирующих центров (центров притяжения питательных веществ) из растущих листьев в цветки, плоды, пораженные паразитами участки растения, может вызывать старение листьев. По мере старения корней уменьшается приток в листья цитокининов, что усиливает снижение жизнедеятельности листьев, а затем и старение.

Старение целого растения. На организменном уровне старение характеризуется уменьшением интенсивности фотосинтеза и дыхания, оводненности тканей, скорости дальнего транспорта, подавлением жизнедеятельности корней и ослаблением регуляции. Старение – это торможение роста, связанное с пониженным синтезом ауксина и повышением концентрации этилена и АБК. У старых деревьев нарушается апикальное доминирование и образуется поросль: новые побеги растут от основания ствола. Некоторые авторы считают, что старение – это комплекс отклонений разных параметров от величин, достигнутых в зрелости.

Процессы, тормозящие рост, ускоряют старение. Австрийский физиолог Г. Молиш (1928) отмечал, что заложение цветков влечет за собой старение. Быстро делящиеся меристематические клетки не стареют. Их старение стимулирует заложение репродуктивных органов.

Например, многолетние агавы и бамбук отмирают сразу после образования плодов. Однолетние растения тоже отмирают после плодоношения. Удаление только завязавшихся цветков и даже зеленых плодов усиливает рост и замедляет старение.

Постоянное срезание цветков тоже задерживает старение. У однолетних резеды и лобелии систематически удаляли цветки, в результате резеда

вегетировала три года, а лобелия оставалась зеленой до поздней осени. Агавы вегетируют 8-10 лет, затем зацветают, плодоносят и отмирают, но если они не зацветают, то могут жить до 100 лет.

Ускоряют старение целого организма и факторы внешней среды, замедляющие нормальный рост: недостаток питательных веществ, воды, низкие или высокие температуры.

Гормональный баланс. Старение вызывается нарушением соотношения фитогормонов под влиянием внешних и внутренних факторов. В стареющих органах увеличивается количество АБК и этилена, уменьшается количество ауксинов.

Абсцизовая кислота – пока единственное известное соединение, характеризующее старение. АБК ускоряет распад хлорофилла, нуклеиновых кислот, усиливает деление клеток при образовании отделительного слоя в листовых черешках, цвето- и плодоножках, а также повышает активность пектиназы и целлюлазы, деятельность которых обеспечивает опадение органа.

Этилен задерживает транспорт ИУК и увеличивает приток АБК в орган, стимулируя таким образом его старение. В стареющем органе увеличивается концентрация этилена. Обработывая цветки этиленом, можно вызвать их преждевременное старение. Этилен – гормон, регулирующий листопад и опадение других органов.

Цитокинины, наоборот, задерживают старение, усиливают синтез всех видов РНК, активируя РНК-полимеразу. Они способствуют образованию полирибосом, задерживают распад и усиливают синтез хлорофилла, восстанавливают мембраны хлоропластов и т.д. Недостаток цитокининов усиливает старение.

Механизмы старения. Одна из первых гипотез, объясняющих старение и смерть растений, – гипотеза Г. Молиша (1928). По его мнению, старение монокарпических растений сразу после плодоношения вызывается оттоком большей части питательных веществ к развивающимся плодам, и растение умирает от истощения. Эта точка зрения подтверждается тем, что срезание цветков продлевает жизнь растения. Однако гипотеза Г. Молиша не распространялась на поликарпические растения, и, кроме того, есть факты, противоречащие данной гипотезе. Так, удаление мужских цветков у двудомных растений тоже задерживает старение, хотя плоды из этих цветков не образуются. Кроме того, у некоторых растений старение стимулируется определенной длиной дня.

По другой гипотезе, выдвинутой представителем советской науки В. О. Казаряном (1959), причиной старения является отставание развития корневой системы, обусловленное оттоком ассимилятов в формирующиеся плоды. Нарушается снабжение побегов минеральными веществами, водой, цитокининами, что снижает жизнедеятельность растения. Уменьшение поступления цитокининов в надземные органы, приводящее к снижению скорости делений в апикальных меристемах побегов, служит причиной старения целого растения. У многолетних поликарпических растений в течение онтогенеза по

мере увеличения высоты ствола связь между листьями и корнями тоже затрудняется.

В настоящее время наиболее распространены две гипотезы:

- 1) о запрограммированной смерти в геноме;
- 2) старение рассматривается как накопление случайных повреждений ядерного генома (мутаций), белоксинтезирующей системы цитоплазмы и мембран.

Сторонники первой гипотезы считают, что старение происходит в результате реализации генетической программы. Дифференцировка клеток приводит к выключению части аппарата трансляции (например, к изменению типов тРНК-синтетаз), что и индуцирует старение.

Сторонники второй гипотезы предполагают, что старение вызывают свободные радикалы и другие случайные факторы, приводящие к повреждению молекул ДНК. Радикалы обладают высокой реакционной способностью и образуются в результате химических реакций под действием ультрафиолетовой и ионизирующей радиации и патогенов. Образуются «дефектные» ферменты, под действием которых в клетке синтезируются токсичные вещества (антиметаболиты), провоцирующие старение.

Качественное несовершенство или неполнота репарации повреждений ДНК – еще одна из причин нарушений генома.

Причиной повреждения генов может являться химическая модификация ДНК под действием ДНКаз, в результате по месту повреждения образуется жесткая ковалентная связь ДНК с РНК, гистоновыми или негистоновыми белками, что нарушает транскрипцию. Уплотнение хроматина также ее затрудняет.

Свободные радикалы повреждают мембраны, их ненасыщенные жирные кислоты, вызывая образование перекисей липидов, что ускоряет процесс старения.

Ухудшение состояния мембран, увеличение их проницаемости с возрастом, что доказывается увеличением оттока веществ из листьев, может быть причиной старения. Увеличение проницаемости мембран вызывает переход вещества из одного компартмента в другой, что способствует разрушению веществ и усиливает старение. Например, при выделении из вакуолей кислот наблюдается превращение хлорофилла в феофитин, в результате лист желтеет.

Итак, старение – результат изменившейся активности различных генов, что приводит к синтезу недостаточного количества мРНК, необходимой для сохранения целостности клетки. С другой стороны, индуцируется экспрессия генов, продуктами которых являются такие гидролитические ферменты, как нуклеазы, липазы и протеазы.

В завершении старения наступает смерть. Это постепенно протекающий процесс, связанный с постоянной гибелью составляющих организм клеток и органов, и со временем распространяющийся на весь организм. Считают, что смерть является следствием распада анатомических элементов.

Старение и смерть имеют большое биологическое значение. Это один из способов адаптации растений к неблагоприятным условиям внешней среды. Кроме того, старение ускоряет смену поколений.

Тема 16. Культуры клеток и тканей в биотехнологии растений.

1 Типы культур клеток и тканей растений.

2 Направления использования культуры клеток и тканей.

3 Биотехнологии на основе культур клеток и тканей растений.

1 Типы культур клеток и тканей растений.

Термин «культура клеток, тканей и органов растений» применяется к следующим асептически выращиваемым частям растения: изолированным зародышам, изолированным органам (кончики корней, меристемы побегов, листовые примордии, части молодых цветков и плодов), каллусной ткани, суспензионной культуре, культуре протопластов.

Эксплант (лат. *explanto* – вырываю что-нибудь, растущее с корнем) – группа клеток, отделенная от материнского организма. У двудольных растений, эксплантами могут являться, например, части гипокотилей, стеблей, корней, семядоли, пыльники и прочее. При культивировании эксплантов на питательных средах различного состава, можно наблюдать **каллусогенез** или **органогенез** (образование корней, побегов и пр.)

Набор объектов растительного происхождения, которые можно перевести в культуру *in vitro*, достаточно широк. Как правило, большинство исследований проводится с эксплантами разных органов, тканей и клеток семенных растений. Это можно объяснить большой ролью в жизни человечества покрыто- и голосеменных растений. Среди них наиболее удобными объектами для культивирования являются двудольные травянистые растения, затем следуют однодольные травянистые виды и зерновые культуры. Труднее создать условия для стабильных *in vitro* культур древесных растений, особенно голосеменных.

В качестве объектов, используемых для культивирования *in vitro*, также могут выступать мхи, лишайники и папоротники. Многоклеточные водоросли трудны для поддержания их в культуре, хотя они, несомненно, перспективны в качестве источников фитопродуктов для медицины, пищевой промышленности и других биотехнологий. Большое внимание биологи отводят выращиванию микроводорослей.

В настоящее время нет такого высшего растения, из которого нельзя получить культивируемые клетки и ткани. Однако выращиваемые поверхностным способом на агаризованной питательной среде каллусные ткани и растущие в жидкой питательной среде суспензионные клеточные культуры требуют создания разных условий для роста в случае различных таксонов.

В основе метода культуры клеток и тканей растений лежит уникальное свойство растительной клетки – **тотипотентность**.

Тотипотентность – это способность клетки реализовывать генетическую информацию, обеспечивающую ее дифференцировку и развитие до целого организма.

В отличие от животных в природных условиях у растений тотипотентность могут проявлять и специализированные клетки, например, при заживлении ран. В этом случае на раневой поверхности растения в результате неорганизованной пролиферации клеток происходит развитие *каллуса* (лат. «мозоль»). Образование каллуса можно наблюдать при прививках в местах срастания привоя и подвоя. Каллус первоначально состоит из недифференцированных клеток.

Однако в природных условиях растения ряда систематических групп тотипотентность не проявляют. Ввиду высокой специализации клеток многие однодольные растения утратили способность к раневой реакции и вегетативному размножению.

Метод культуры клеток и тканей растений в настоящее время широко используется для решения ряда теоретических и практических задач биологии. Это обусловлено тем, что данный метод имеет следующие преимущества:

- простота клеточных моделей;
- отсутствие коррелятивных взаимодействий и контроля со стороны других тканей, органов, целого организма, что позволяет проследить состояние клетки на уровне первичных элементарных процессов в ответ на любые воздействия;
- возможность быстро получать достаточную массу в асептических условиях;
- контролируемые по многим параметрам условия выращивания.

2 Направления использования культуры клеток и тканей.

Культивируемые растительные клетки используются для изучения вторичного метаболизма, его регуляции путем блокирования или усиления работы отдельных ферментов, а также под влиянием различных факторов.

Важной проблемой физиологии растений является познание сущности процессов роста, клеточной дифференциации и морфогенеза. Ее решение возможно путем моделирования этих процессов в культуре клеток и тканей с применением методов молекулярной биологии и генетики. На культивируемых клетках-моделях можно изучать такие процессы, как деление и растяжение клеток, индукция делений и каллусообразование, дифференцировка клеток и морфогенез под влиянием как внешних, так и внутренних факторов, прежде всего фитогормонов.

Метод культуры тканей позволяет создать хорошо воспроизводимую биологическую модель для изучения опухолевого роста. Для выявления структурных и метаболических особенностей опухолевой ткани ее сравнивают с нормальной тканью того же растения.

Культура клеток широко используется для изучения генетики соматических клеток. В этих исследованиях наряду с моделями, близкими по характеристикам к клеткам интактного растения, широко используются модельные системы, созданные методами клеточной и генетической инженерии. Этими методами получают гибридные клетки с самыми разными сочетаниями информационных систем не только ядер, но и хлоропластов и митохондрий.

Культура клеток и тканей также служит моделью для изучения устойчивости растений к различным неблагоприятным факторам окружающей среды: абиотическим (засолению, кислой среде, низким температурам и т.д.) или биотическим факторам (патогены разного происхождения, вызывающие болезни растений и др.).

На культивируемых клетках и тканях исследуются различные аспекты фитопатологии, физиологии и биохимии больного растения. Этот подход позволяет наблюдать прямую реакцию растительной клетки на воздействие патогена.

Однако при использовании культуры клеток и тканей для моделирования физиологических процессов важно помнить, что клетки в системе *in vitro* и в живом организме не всегда равноценны. Несомненно, что дальнейшее изучение биологии культивируемой клетки и совершенствование методов культивирования с целью максимального приближения условий *in vitro* к нативным позволят по-новому и эффективно решать многие проблемы физиологии, биохимии и генетики растений.

Роль культуры изолированных клеток и тканей в биотехнологии следует рассматривать в нескольких направлениях.



Первое из них связано со способностью изолированных растительных клеток продуцировать ценные для медицины, парфюмерии, косметики и других отраслей промышленности вещества вторичного синтеза: алкалоиды, стероиды, гликозиды, гормоны, эфирные масла и др. Продуктивность культивируемых клеток в результате клеточной селекции может значительно пре-

вышать продуктивность целых растений. Эта особенность широко используется для создания технологий промышленного получения БАВ. Помимо биосинтеза важных соединений, культивируемые клетки способны к биотрансформации, т.е. превращению дешевых предшественников в ценный конечный продукт.

Второе направление – это использование культуры изолированных тканей для размножения и оздоровления посадочного материала. Этот метод, названный клональным микроразмножением растений, позволяет получать от одной меристемы сотни тысяч растений в год.

Преимущества клонального микроразмножения столь велики, что сейчас разработаны рентабельные биотехнологии получения посадочного материала хозяйственно ценных оздоровленных сортов картофеля, винограда, овощных, плодовых, декоративных растений и лесных пород. Таким путем создается система безвирусного растениеводства.

Третье направление – использование изолированных клеток и тканей в селекции растений. Метод культуры тканей открывает новые возможности для расширения генетического базиса, для облегчения и ускорения селекционного процесса, а также для конструирования принципиально новых форм растений.

Криосохранение культивируемых клеток является еще одним направлением их использования в биотехнологии. Это означает длительное хранение штаммов клеток растений при температуре жидкого азота ($-196\text{ }^{\circ}\text{C}$) в целях создания банка генов редких и исчезающих видов, ценных селекционных объектов и штаммов-продуцентов веществ вторичного происхождения.

На рисунке представлены основные отрасли народного хозяйства, в которых используются культивируемые клетки растений.



Таким образом, в настоящее время прогресс в растениеводстве, фармакологии, пищевой, парфюмерной, легкой, химической промышленности теснейшим образом связан с дальнейшим развитием клеточных технологий растений и их ускоренным внедрением в народное хозяйство.

3 Биотехнологии на основе культур клеток и тканей растений.

Клеточные технологии для получения экономически важных веществ растительного происхождения. Растения отличаются от бактерий и особенно животных поразительным многообразием синтетических процессов. Количество биологически активных соединений, синтезируемых растениями, огромно. Все они, как правило, относятся к продуктам вторичного (специализированного) обмена. Вторичные метаболиты характеризуются таксономической специфичностью. Основное их назначение заключается в обеспечении биохимической адаптации растений к существованию в биоценозах. Так, среди вторичных метаболитов обнаружены соединения с аллелопатическими, инсектицидными, фунгицидными, бактерицидными свойствами, а также фитоалексины и вещества, подобные гормонам животных.

Особый интерес для человека представляют те биологически активные соединения, которые могут быть использованы в медицине, технике, пищевой и парфюмерной промышленности, сельском хозяйстве.

Если для получения ценных БАВ традиционно использовались целые организмы (микроорганизмы, растения, животные), то современная биотехнология нацелена на клеточные технологии, основанные на культивировании свободных и иммобилизованных клеток.

Как альтернативные источники БАВ растительного происхождения клеточные культуры обладают следующими преимуществами:

- получение экологически чистых продуктов независимо от климата, сезона, погоды;
- создание клеточных линий-сверхпродуцентов путем генетических манипуляций;
- сохранение пула генов редких и исчезающих растений-продуцентов;
- возможность оптимизировать и стандартизировать условия выращивания;
- возможность автоматизации процессов.

На рисунке показаны основные аспекты применения культур клеток растений в качестве продуцентов БАВ.

Благодаря усилиям многих исследователей накоплено немало ценной информации о способности культивируемых растительных клеток синтезировать многие традиционные экономически важные продукты: терпеноиды, гликозиды, полифенолы, полисахариды, эфирные масла, необычные пептиды и специализированные белки, натуральные красители, стероиды, пряности, инсектициды, воски, витамины. Также доказана возможность культур клеток осуществлять биотрансформацию, то есть синтезировать некоторые БАВ из дешевых и доступных их предшественников. Эти «полупродукты» вторич-

ных метаболитов не могут быть преобразованы химическим или микробиологическим путем, и только благодаря активности ферментов клеток растений в культуре происходит их превращение в ценный конечный продукт.

Перевод клеток в условия *in vitro* может также приводить к синтезу совершенно новых соединений с принципиально другим механизмом действия. Например, японские исследователи добились успехов в получении таких новых БАВ, как необычные пептиды, антиканцерогенные соединения, убихинон-10 и др.



Популяциям культивируемых *in vitro* растительных клеток присущи определенные особенности протекания процессов вторичного метаболизма.

Важной их характеристикой является степень стабильности в отношении синтеза, транспорта и депонирования физиологически активных соединений. Высокая биосинтетическая способность может сохраняться в течение всего времени существования популяции. Однако известны примеры постепенного (в течение нескольких лет) увеличения числа клеток со сниженным синтезом метаболитов. В случае полной «нестабильности» клетки в популяции очень быстро теряют способность к синтезу вторичных метаболитов, что связано с прекращением *in vitro* экспрессии генов, участвующих в образовании БАВ.

В растительном организме синтез метаболитов, их транспорт и отложение в запас зачастую разделены во времени и осуществляются в разных органах растения. Например, алкалоид никотин, который синтезируется в корнях табака, а уже оттуда поступает в листья, где и накапливается. В условиях *in vitro* все стадии вторичного метаболизма – от синтеза до депонирования – обычно проходят в одной клетке.

Эпибласты и млечники, в которых может осуществляться отложение различных веществ, являются редкими структурами в каллусных культурах.

Одной из особенностей популяций культивируемых растительных клеток является различная степень корреляции синтеза вторичных метаболитов с процессами дифференцировки. В организме растения вторичный метаболизм присущ только дифференцированным клеткам, специализированным органам и протекает только на определенных этапах их развития. Каллусные культуры зачастую характеризуются низким содержанием искомого вещества, что, по-видимому, вызвано отсутствием дифференциации ткани. Однако это неабсолютное правило.

Появляется все больше данных, что органогенез в культуре не является необходимым условием для биосинтеза вторичных метаболитов *in vitro*. Например, органогенез иногда сопровождается снижением содержания продуктов вторичного обмена веществ. Также неоднозначны данные о взаимосвязи их накопления с фазами ростового цикла клеточных культур. У многих видов при периодическом режиме выращивания вторичные метаболиты накапливаются в значительных количествах лишь при замедлении или остановке роста. Предполагается, что механизмы и условия, блокирующие деление клеток и активный рост, могут одновременно являться и механизмами активации, обеспечивающими синтез ферментов вторичного метаболизма. Однако известны такие культуры, у которых синтез продукта способствует росту клеток. В любом случае, на первом этапе культивирования стараются создать оптимальные условия для роста, то есть накопления биомассы, а затем исследуют влияние этих условий на биосинтез вторичных метаболитов.

Накопление вторичных метаболитов в культуре клеток растений зависит от ряда факторов. Во-первых, выход продукта определяется генотипом донорного растения, правильным выбором его ткани или органа для введения в культуру. В большинстве случаев это главное условие, определяющее качество получаемого продукта. Как правило, высокий выход продукта наблюдается в культурах, инициированных из высокопродуктивных растений. Выбор органа также имеет немаловажное значение. Например, содержание стероида диосгенина в культуре клеток *Dioscorea floribunda*, полученной из клубня, было на порядок выше, чем в культуре клеток, полученной из побега.

Во-вторых, на выход продукта влияет гетерогенность культивируемых клеток по способности к синтезу вторичных метаболитов. Как отмечалось ранее, у культивируемых *in vitro* клеток могут происходить значительные изменения вторичного метаболизма по сравнению с интактными растениями. Одной из причин изменения интенсивности вторичного метаболизма в культуре клеток выступает генетическая их гетерогенность. Вместе с тем гетерогенность клеточной популяции может играть положительную роль, позволяя отбирать линии клеток с повышенным синтезом искомого продукта или синтезирующие совершенно новые вещества.

В-третьих, в качестве факторов, оказывающих влияние на накопление вторичных метаболитов в культуре клеток растений, выступают состав питательной среды и физические условия культивирования. Важнейшими компо-

нентами питательных сред, эффективно регулируемыми и первичный, и вторичный обмен клеток, являются фитогормоны. Показано, что характер влияния фитогормонов зависит от вида растения, природы вторичного соединения, клеточного штамма и т.д. Поэтому результаты экспериментов по выяснению воздействия фитогормонов на синтез вторичных метаболитов крайне противоречивы. При изучении влияния 146 соединений с ауксиновой активностью на рост и образование антрахинонов в культуре клеток моринды лимоннолистной было установлено, что многие регуляторы поддерживали хороший рост клеток, но только два: НУК и 2,3,6-трихлорбензойная кислота, наряду со стимуляцией роста, способствовали образованию антрахинонов.

Увеличение выхода вторичных метаболитов во многих случаях наблюдается при повышении концентрации сахарозы в питательной среде. Вместе с тем высокое ее содержание приводит к возрастанию осмотического потенциала, что может оказывать неблагоприятное влияние на метаболизм культивируемых клеток. Нельзя не учитывать, что увеличение содержания сахарозы в среде удорожает производство, поэтому поиск дешевых углеводных добавок остается актуальным.

Среди других компонентов питательной среды регулирующее воздействие на накопление вторичных метаболитов могут оказывать источники азота, фосфора и калия. Однако характер их влияния значительно различается в зависимости от вида растения и синтезируемого соединения. Так, если у одних культур присутствие органических форм азота в среде тормозит накопление вторичных метаболитов, то у других – повышает их синтез. Установлено, что недостаток фосфора в среде стимулирует синтез многих БАВ, хотя очень низкие его концентрации будут подавлять процессы энергетического метаболизма и, следовательно, снижать накопление вторичных метаболитов.

Положительный эффект на биосинтез вторичных веществ оказывает наличие в среде некоторых предшественников самих искомым соединений. Это могут быть аминокислоты (глутамат, фенилаланин, лейцин, орнитин и др.) и органические кислоты (ацетат, сукцинат, шикимовая и др.). Однако не всегда их внесение вызывает увеличение выхода продукта. Отсутствие желаемого эффекта можно объяснить разными причинами: предшественники не поглощаются клетками, происходит их распад в процессе приготовления и стерилизации сред или же они переходят в другие физиологически неактивные формы. Не исключено, что некоторые предшественники могут оказывать побочные эффекты на рост культуры, в частности, ингибировать его.

Во многих случаях буферная емкость питательных сред является достаточно низкой, поэтому величина исходного рН при культивировании быстро сдвигается на несколько единиц, а это, в свою очередь, сказывается на биосинтетических свойствах культивируемых клеток. Например, в культуре клеток *Ipomea*, которая биотрансформирует триптофан в различные метаболиты индольной природы, выход такого продукта как триптанол значительно увеличивается при рН 6,3 и полностью подавляется при рН 4,8. Поэтому поддержание кислотности питательной среды на определенном уровне также является важным фактором, от которого зависит образование БАВ в

культуре. Следует отметить, что оптимизация состава питательной среды является ключевым условием для повышения выхода продукта. В результате подобных исследований разрабатываются так называемые продукционные среды, на которых культивируемые клетки синтезируют значительное количество вторичных метаболитов.

Физическими факторами, влияющими на накопление БАВ клетками, являются освещенность, температура, аэрация и режим перемешивания в случае суспензии, а также состав газов в колбах. Стимулирующее действие света на образование вторичных соединений в культуре клеток показано на примере каротиноидов, эфирных масел, коричных масел, флавоноидов, пластохинонов, антоцианов, катехинов, алкалоидов, витаминов. При этом имеет значение и качество света. Однако в некоторых случаях свет оказывал ингибирующее действие, подавляя синтез вторичных метаболитов.

Данных о влиянии температуры на рост и процессы биосинтеза в клеточных культурах очень мало, но поскольку температура влияет на вторичный метаболизм интактных растений, исследования в этом направлении являются достаточно необходимыми. Тем более, что оптимумы температуры для роста культуры клеток и процессов биосинтеза БАВ не всегда совпадают.

Для получения вторичных метаболитов из суспензионных культур важны также аэрация и скорость перемешивания. Так, в культуре клеток табака увеличение скорости перемешивания приводило к повышению выхода никотина.

В целом следует отметить, что накопление клетками продуктов вторичного метаболизма является результатом динамического равновесия между биосинтетическим, биотрансформационным и биodeградационным процессами. Влияние внешних и внутренних факторов на каждый из этих процессов имеет сложный характер, и зачастую из-за отсутствия фундаментальных знаний с трудом поддается прогнозированию. Поэтому следует признать оправданным тот эмпирический подход при изучении влияния факторов культивирования на накопление вторичных веществ, который продолжает использоваться и в настоящее время.

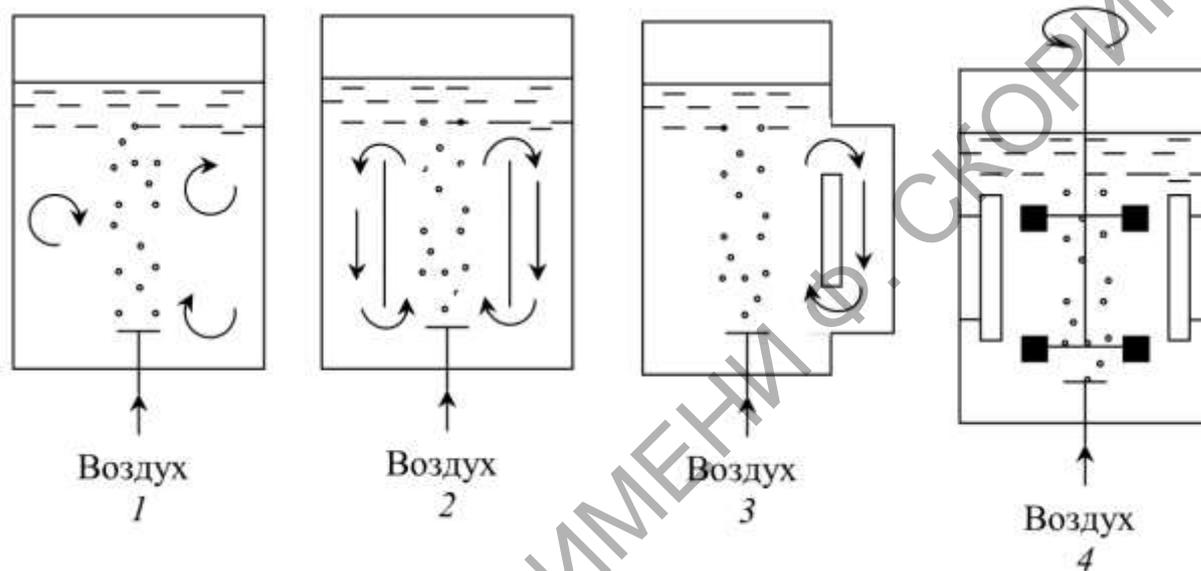
Биотехнологическое производство вторичных метаболитов растений осуществляется преимущественно при культивировании клеточных суспензий. Очень большое значение для их роста и образования целевых продуктов имеют технические характеристики систем культивирования.

Длительное время для создания технологий промышленного выращивания суспензионных культур применялась аппаратура, разработанная для микробиологической промышленности. Однако исследования последних лет показали, что растительные клетки в силу своих специфических особенностей требуют особых сосудов для культивирования. Клетки растений в десятки, сотни раз крупнее клеток бактерий и грибов, кроме того, их размеры меняются в процессе онтогенеза. Если в начале экспоненциальной фазы роста они мелкие и плотные, то в стационарной фазе роста они сильно увеличиваются в размерах и вакуолизируются. Чем крупнее становится клетка, тем

больше возрастает опасность ее механического повреждения. В то же время клетки растений крупные и тяжелые требуют эффективного перемешивания.

В зависимости от принципа перемешивания культуральной жидкости биореакторы подразделяются на два больших типа по своей конструкции.

В биореакторах первого типа перемешивание осуществляется только путем аэрирования воздухом. При этом в барботажных биореакторах – за счет поднимающихся пузырьков воздуха, а в аэролифтных – с применением специальной конструкции с внутренним цилиндром, создающей градиент плотности суспензии (рисунок).



Принципиальные схемы биореакторов, наиболее часто применяемых для культивирования суспензионных культур: 1 – барботажный биореактор; 2 – аэролифтный биореактор; 3 – биореактор с вынесенной циркуляционной петлей; 4 – биореактор с механическим перемешивающим устройством.

Для биореакторов второго типа характерно наличие механических перемешивающих устройств.

- Использование биореакторов для исследования популяций растительных клеточных имеет следующие преимущества:
- большой объем культивационного сосуда позволяет, не внося существенных возмущений, отбирать пробы большого объема, что очень важно при анализе вторичных метаболитов, часто содержащихся в очень низких концентрациях;
- возможность управления процессом культивирования по определенному алгоритму на основе показаний датчиков, установленных в биореакторах.

Вместе с тем культивирование клеточных суспензий в биореакторах связано и с некоторыми проблемами:

- оседанием клеток вследствие недостаточного перемешивания, что приводит к появлению «мертвых» зон в сосудах, в которых происходит быстрое накопление и старение клеток;

- увеличением вязкости суспензии вследствие роста биомассы, приводящим к адгезии – прилипанию клеток друг к другу, поверхности культурального сосуда, погруженных в него мешалок и датчиков;

- образованием в верхней части сосуда «корки» или «безе», состоящей из полисахаридов, белков, слипшихся клеток и снижающей эффективность перемешивания, что в конце концов может привести культуру к гибели.

В настоящее время наиболее приемлемым способом получения больших количеств вторичных метаболитов растений является двустадийное культивирование. Его первая стадия связана с образованием больших количеств биомассы культивируемой суспензии, а вторая предполагает создание условий для активного биосинтеза необходимых продуктов. Обеспечив благоприятные условия культивирования на обеих стадиях *in vitro* можно добиться получения выхода вторичного метаболита в количестве, синтезируемом *in vivo*, а иногда и выше.

Большой интерес представляет также развитие методов иммобилизации культивируемых клеток и биотрансформации ими метаболитов. Суть иммобилизации состоит в заключении живых клеток в определенный носитель. Затем через носитель с клетками пропускают питательную среду. При этом клетки прекращают рост, но могут достаточно долго оставаться живыми и продуцировать необходимые вещества.

Клетки могут быть иммобилизованы 4 способами:

- иммобилизация в инертном субстрате, т.е. обволакивание клеток одной из различных цементирующих сред (альгинат, агар, полиакриламид, коллаген или комбинация гелей);

- адсорбция клеток на инертный субстрат;

- адсорбция клеток на инертном субстрате с помощью биологических макромолекул;

- ковалентное связывание клеток с каким-либо инертным субстратом типа карбоксилметилцеллюлозы.

Вокруг физически неподвижных иммобилизованных клеток могут циркулировать большие объемы питательной среды, регулируя состав которой, замедляют рост клеток и тем самым повышают выход вторичных продуктов.

Поскольку клетки в иммобилизованном виде культивируются длительное время, то для этого используются клетки, которые сами, естественным путем, секретируют необходимые метаболиты в питательную среду или могут быть индуцированы к такой секреции какими-либо приемами, например воздействием низких температур и растворителей. Клетки, которые накапливают искомый продукт внутри, например, в вакуолях или пластидах, не пригодны для иммобилизации.

Иммобилизованные клетки могут быть использованы не только для синтеза, но и для биотрансформации различных соединений. Очень часто растения или культуры клеток растений не доводят синтез метаболита до наиболее важного продукта, и тогда можно использовать процесс биотранс-

формации. В качестве примера можно привести использование суспензии клеток наперстянки, синтезирующей дигитоксин, тогда как для медицинских целей нужен дигоксин. Сердечный гликозид дигоксин обладает большим терапевтическим эффектом по сравнению с дигитоксином, которого в растениях содержится значительно больше. Дигоксин отличается от дигитоксина лишь по наличию дополнительной гидроксильной группы. Недифференцированные культуры клеток наперстянки шерстистой не образуют сердечных гликозидов, но могут осуществлять определенную реакцию биотрансформации субстратов, добавленных в питательную среду.

Биотрансформация необходима для гликозилирования фенольных продуктов корня женьшеня *in vitro*. Культура клеток женьшеня корневого происхождения активно трансформирует фенольные вещества (гликозилирует и гептозилирует), модифицирует ароматические карбокислоты.

Другим примером служит биотрансформация монотерпеновых соединений (компонентов эфирных масел) культурами клеток разных видов мяты. Путем биотрансформации можно значительно изменить качественный состав компонентов эфирного масла мяты. В частности, эффективна биотрансформация пулегона в более ценные компоненты (ментол) в культуре клеток *Mentha canadensis*.

Таким образом, использование суспензионных культур для синтеза вторичных метаболитов в промышленных масштабах имеет большие перспективы. Работа по созданию клеточных технологий для получения вторичных метаболитов в настоящее время включает следующие этапы:

1. Экономически обоснованный выбор объекта. Растения, выбранные для введения в культуру, должны содержать значительные количества экономически важных вторичных соединений. Особенно это относится к исчезающим видам растений.

2. Первичное введение тканей в культуру. Для этих целей отбираются отдельные растения, обладающие наибольшим содержанием искомого вещества. Обычно вначале получают каллусы на твердой среде.

3. Биохимическое изучение биомассы по качественному и количественному составу вторичных метаболитов. Определение очень низких концентраций метаболитов в медленно растущих клетках представляет большую трудность. Поэтому в качестве экспресс-методов оценки продуктивности каллусных культур в последнее время применяют радиоиммунохимический и иммуноферментный методы. Последний имеет преимущества благодаря более высокой скорости проведения анализов и возможности их автоматизации.

4. Оптимизация сред и параметров выращивания. Для реализации генетической информации, детерминирующей вторичный обмен, требуются специфические условия. Поскольку нет твердой уверенности в том, что используемые питательные среды полностью отвечают потребностям клеток, в каждом конкретном случае приходится подбирать состав среды и определять влияние других факторов, опираясь на имеющийся опыт. Эта задача еще более усложняется при переводе культуры в жидкую среду, так как при этом следует учитывать влияние факторов аэрации и перемешивания.

5. Создание продуктивных штаммов клеток. Получение гомогенной популяции клеток с высоким содержанием тех или иных вторичных веществ – сложная задача, так как популяции длительно культивируемых клеток даже полученные клонированием одной высокопродуктивной клетки, могут терять способность к синтезу ценного соединения. Для поддержания на высоком уровне способности культуры к видоспецифическим биосинтезам, помимо оптимизации условий выращивания, требуются значительные усилия, включая проведение с ней генетических манипуляций и клеточную селекцию. Для организации рентабельного крупномасштабного производства на основе клеточной технологии нужны мутанты, синтезирующие гормоны, нетребовательные к питательным средам, а также устойчивые к осмотическому и механическому стрессу. Наиболее эффективным приемом создания продуктивных штаммов является искусственное конструирование клеток методами клеточной и генной инженерии, которым принадлежит будущее.

6. Первичное использование лучших штаммов в суспензионной культуре. Каллусные клетки, первоначально полученные на твердой среде, переводят в жидкую среду. Изменение режима культивирования не должно приводить к потере штаммом своих положительных качеств, т.е. штамм должен быть устойчив к стрессовым условиям культивирования. Особенно это касается момента переноса клеток из условий лабораторного эксперимента в небольших колбах в ферментеры крупных размеров.

7. Выращивание продуктивной и устойчивой культуры в условиях, приближающихся к производственным, в ферментерах с последующим увеличением их емкости. Если в таких полупромышленных условиях культивируемые клетки сохраняют высокие скорости роста и биосинтеза искомого вещества, накапливают его без деградации и в значительных количествах выделяют в среду, то такой штамм пригоден для организации крупномасштабного производства. Кроме того, важным качеством штамма является его генетическая стабильность.

8. Составление технического регламента на производство биомассы клеточной суспензии и его оценка. Производственная технология требует соответствующей аппаратуры, которой располагает, в частности, Япония. Так, в 20 000-литровом ферментере в непрерывной культуре в течение трех месяцев выращивались клетки табака, продуцировавшие убихинон с продуктивностью по биомассе 5,582 г/л в день. Там также налажено крупномасштабное производство и других вторичных метаболитов.

В настоящее время в разных странах для получения экономически важных веществ используются культуры клеток около ста видов растений, среди которых – женьшень, раувольфия змеиная, наперстянка шерстистая и пурпурная, диоскорея дельтовидная, воробейник, беладонна, паслен дольчатый, дурман обыкновенный, ландыш майский, клещевина, агава, амми зубная, мак снотворный и др.

Клональное микроразмножение – это использование техники *in vitro* для быстрого получения неполовым путем растений, идентичных исходному. По своей сути микроразмножение аналогично вегетативному ти-

пу размножения растений с той лишь разницей, что оно протекает в пробирке в условиях *in vitro*, где из клеток изолированных тканей в итоге можно получить достаточно большое количество растений. Асептические условия и соответствующие питательные добавки позволяют в случае необходимости уменьшить размер экспланта до нескольких миллиметров.

В настоящее время число видов растений, которые можно клонировать «в пробирке» уже составляет около одной тысячи. Хотя метод микроклонального размножения растений является довольно трудоемким и затратным, в ряде случаев на его основе уже стало возможным создавать экономически рентабельные технологии.

Этот метод имеет ряд преимуществ перед существующими традиционными способами размножения:

- высокий коэффициент размножения (10^5 – 10^6 – для травянистых, цветочных растений, 10^4 – 10^5 – для кустарниковых древесных, 10^4 – для хвойных);
- возможность проведения работ в течение года и экономия площадей, необходимых для выращивания посадочного материала;
- получение генетически однородного посадочного материала;
- освобождение растений от вирусов за счет использования меристемной культуры;
- ускорение перехода растений от ювенильной к репродуктивной фазе развития;
- сокращение продолжительности селекционного процесса;
- получение растений, трудно размножаемых традиционными способами;
- возможность автоматизации процесса выращивания.

Области применения клонального микроразмножения разнообразны и имеют тенденцию к расширению:

- в селекции для поддержания и размножения растений с уникальными генотипами;
- для быстрого размножения новых и уже существующих сортов;
- массового получения оздоровленного посадочного материала у растений, подверженных вирусным заболеваниям.
- для быстрого размножения некоторых гетерозиготных садовых культур, обычно размножающихся семенами и расщепляющихся при скрещивании;
- для быстрого клонального размножения *in vitro* лучших экземпляров взрослых древесных растений, разведение и селекция которых осуществляется медленно вследствие длительности процесса полового размножения;
- для сохранения редких и исчезающих видов.

Основное требование к объектам, которые используются для микроклонального размножения, это сохранение генетической стабильности на всех этапах онтогенеза. Этому требованию удовлетворяют апексы и пазушные почки стеблевого происхождения. Для микроклонального размножения

также могут быть использованы меристематические ткани и изолированные органы, способные давать адвентивные почки. Такие почки могут развиваться на корнях, побегах и листьях. Например, африканская фиалка размножается с помощью адвентивных почек, образующихся на листовых черешках. Разработан метод, с помощью которого *in vitro* в результате использования отрезков размером 2 мм, можно получить до 20 000 проростков из каждого черешка.

Существует много методов клонального микроразмножения, и различными авторами предлагаются разные системы их классификации.

Наиболее распространенной является классификация, согласно которой микроразмножение может осуществляться за счет:

- активации развития уже существующих в растении меристем (апекса стебля, пазушных и спящих почек, интеркалярных зон стебля);
- индукции адвентивных почек непосредственно тканями экспланта;
- индукции соматического эмбриогенеза;
- дифференциации адвентивных почек в первичной и пересадочной каллусной тканях.

Основной метод, используемый при клональном микроразмножении растений, – это активация развития уже существующих в растении меристем. Он основан на снятии явления апикального доминирования.

В настоящее время этот метод широко используется в производстве безвирусного посадочного материала технических (сахарная свекла, хмель, табак, топинамбур, стахис) и овощных культур (томаты, картофель, огурец, перец, тыква, спаржа и др.), а также для размножения культур промышленного цветоводства (гвоздика, хризантема, роза, гербера), тропических и субтропических растений (рододендрон, азалия, камелия, чай и др.), плодовых и ягодных культур (яблоня, слива, вишня, груша, виноград, малина, смородина, крыжовник и др.) и древесных растений (тополь, ива, ольха, береза, рябина, секвойя, туя, можжевельник и др.).

Для некоторых сельскохозяйственных культур, таких, как картофель, технология клонального микроразмножения поставлена на промышленную основу. Применение метода активации развития существующих в растении меристем позволяет получать из одной меристемы картофеля более 10^5 растений в год, причем технология предусматривает получение в пробирках микроклубней – ценного безвирусного семенного материала.

Второй метод – это индукция возникновения адвентивных почек непосредственно тканями экспланта. Он основан на способности изолированных частей растения при благоприятных условиях питательной среды восстанавливать недостающие органы и, таким образом, регенерировать целые растения. Это наиболее распространенный метод микроразмножения высших растений, которым были размножены многие луковичные цветочные растения (нарциссы, лилии, гиацинт, гладиолусы, тюльпаны) из луковичных чешуи, сегментов базальной части донца луковиц, эксплантов листьев; представите-

ли рода *Brassica* (капуста цветная, кочанная, брюссельская, листовая, брокколи – из сегментов гипокотилия, семядолей, листьев; лук, чеснок – из верхушечной меристемы, ткани донца луковиц; томаты – из апикальных или пазушных меристем; салат цикорный – из сегментов листовых пластинок; петуния – из сегментов корней; глоксиния, фиалки – из сегментов листовых пластинок, а также некоторые представители древесных растений – из изолированных зрелых и незрелых зародышей.

Третий метод, практикуемый при клональном микроразмножении, – индукция соматического эмбриогенеза – основывается на дифференциации зародышеподобных структур из соматических клеток, которые по своему внешнему виду напоминают зиготические зародыши.

В настоящее время данное явление используется для размножения большинства растений из семейств орхидных и рутовых, некоторых представителей злаковых (пшеница, ячмень), люцерны, редиса, винограда, а также некоторых видов древесных пород (осина, эвкалипт, дуб, ель обыкновенная).

Как правило, соматический эмбриогенез является достаточно трудоемкой операцией, так как не всегда удается реализовать свойственную клеткам тотипотентность. Однако этот метод размножения имеет свои преимущества, связанные с сокращением последнего этапа клонального микроразмножения, требующего подбора специальных условий укоренения и адаптации пробирочных растений, т.к. соматические зародыши представляют собой полностью сформировавшиеся растеньица. При использовании соответствующей техники капсулирования из этих эмбриоидов можно получить искусственные семена.

Четвертый метод клонального размножения – дифференциация адвентивных почек в первичной и пересадочной каллусной ткани – мало используется для получения посадочного материала *in vitro*. Это связано с тем, что при периодическом пересаживании каллусной ткани на питательную среду наблюдаются явления, нежелательные при микроразмножении: изменение ploидности клеток, структурные перестройки хромосом и накопление генных мутаций, потеря морфогенетического потенциала культивируемыми клетками. Данный метод целесообразно применять лишь к тем растениям, для которых показана генетическая стабильность каллусной ткани, а вариабельность между растениями-регенерантами не превышает уровня естественной изменчивости. К таким растениям можно отнести амариллис, томаты, спаржу, некоторые древесные породы и другие культуры.

РАЗДЕЛ 5. ФОТОСИНТЕЗ

Тема 17. Сущность и значение фотосинтеза.

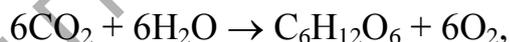
- 1 Физико-химическая сущность фотосинтеза.
- 2 Строение листа как органа фотосинтеза
- 3 Ультраструктура хлоропластов
- 4 Биогенез хлоропластов

1 Физико-химическая сущность фотосинтеза. Фотосинтез можно определить как процесс преобразования электромагнитной энергии в энергию химических связей, сопровождающийся увеличением энергетического потенциала системы.

В *физическом смысле* все живые системы представляют собой термодинамически открытые системы, осуществляющие непрерывный обмен веществом и энергией с внешней средой. Для высших растений, водорослей и некоторых бактерий источником энергии является энергия солнечного излучения, при поглощении которой возрастают уровни свободной энергии (ΔF) и общей энергии (ΔU) (в последней значительную часть составляет электронная энергия) и снижается энтропия системы ($T\Delta S$): $\Delta F = \Delta U - T\Delta S$.

Накопление энергии при фотосинтезе сопряжено с химической и электронной перестройкой участвующих в процессе компонентов.

В *химическом отношении* накопление энергии в процессе фотосинтеза связано с перестройкой химических связей. В соответствии с общим уравнением при фотосинтезе происходит разрыв связей в молекулах CO_2 ($\text{O}=\text{C}=\text{O}$) и H_2O ($\text{H}-\text{O}-\text{H}$) и возникает иной тип химических связей ($\text{C}-\text{C}$, $\text{C}-\text{H}$, CH_2O):



Разрыв связей в молекулах CO_2 и H_2O требует затраты энергии. Источником дополнительной энергии служит солнечная энергия, которая и накапливается в конечных продуктах фотосинтеза.

Физический смысл фотосинтеза состоит в том, что в этом процессе происходит электронная перестройка молекул. В целом фотосинтез – окислительно-восстановительный процесс, в ходе которого электроны от воды переносятся к пиридиннуклеотидам ($\text{НАДФ}^+/\text{НАДФН}$), где электроны находятся на более высоком энергетическом уровне. Перенос электрона идет против термодинамического потенциала и требует энергии.

Для переноса одного электрона термодинамически «вверх» (против термодинамического потенциала) необходимо затратить 1,2 эВ энергии. В итоге электронной перестройки компонентов и образования восстановленных соединений (НАДФН) накапливаются электроны с высоким энергетическим потенциалом. Таким образом, в световых реакциях фотосинтеза при поглощении энергии фотонов создается мощный восходящий поток электронов против градиента термодинамического потенциала. В результате создается большой фонд богатых энергией электронов с запасом энергии 1,5-2 эВ. Эта редокс-энергия в процессах фотосинтетического и окислительного фосфори-

лирования преобразуется в другие виды химической энергии (электрохимический потенциал, энергия фосфатных связей АТФ). Соединения, образующиеся в результате работы ЭТЦ, имеют высокий восстановительный потенциал. Создание мощного восстановительного потенциала в фотосинтезе имеет решающее значение для осуществления важнейших метаболических процессов (прежде всего – восстановление CO_2). Образующийся восстановительный потенциал используется также для восстановления нитрита, сульфита и ряда соединений, участвующих в регуляции ферментов углеродного цикла.

Таким образом, главное значение фотосинтеза состоит в генерации электронов с высоким энергетическим и восстановительным потенциалом. Фотосинтез находится в центре энергетического и конструктивного обмена, тесно связан со всеми физиологическими функциями растительного организма.

Общее уравнение фотосинтеза может быть представлено в виде:



Весь кислород, выделяемый при фотосинтезе, происходит из воды. Вода в правой части уравнения не подлежит сокращению, так как ее кислород происходит из CO_2 .

Солнечная энергия при участии зеленых растений и фотосинтезирующих бактерий преобразуется в свободную энергию органических соединений. Для осуществления этого уникального процесса в ходе эволюции был создан фотосинтетический аппарат, содержащий: 1) набор фотоактивных пигментов, способных поглощать электромагнитное излучение определенных областей спектра и запасать эту энергию в виде энергии электронного возбуждения, и 2) специальный аппарат преобразования энергии электронного возбуждения в разные формы химической энергии. Прежде всего, это *редокс-энергия*, связанная с образованием высоко восстановленных соединений, энергия электрохимического потенциала, обусловленная образованием электрических и протонных градиентов на сопрягающей мембране ($\Delta\mu_{\text{H}^+}$), энергия фосфатных связей АТФ и других макроэнергетических соединений, которая затем преобразуется в свободную энергию органических молекул.

Все эти виды химической энергии могут быть использованы в процессе жизнедеятельности для поглощения и трансмембранного переноса ионов и в большинстве реакций метаболизма, т.е. в конструктивном обмене.

Способность использовать солнечную энергию и вводить ее в биосферные процессы и определяет «космическую» роль зеленых растений, о которой писал К.А. Тимирязев.

Процесс фотосинтеза представляет собой очень сложную систему по пространственной и временной организации. Он включает различные по скорости реакции – от 10^{-15} с (в фемтосекундном интервале времени протекают процессы поглощения и миграции энергии) до 10^4 с (образование продуктов фотосинтеза). Фотосинтетический аппарат включает структуры с размерами от 10^{-27} м³ на низшем молекулярном уровне до 10^5 м³ на уровне посевов.

Принципиальная схема фотосинтеза. Весь сложный комплекс реакций, составляющих процесс фотосинтеза, может быть представлен принципиальной схемой, в которой отображены основные стадии фотосинтеза и их сущность. В современной схеме фотосинтеза можно выделить четыре стадии, которые различаются по природе и скорости реакций, а также по значению и сущности процессов, происходящих на каждой стадии:

I - физическая	II - фотохимическая	III - реакции транспорта электронов	IV - «темновые» реакции поглощения и восстановления CO_2
$h\nu \rightarrow \text{II} \rightarrow \text{II}^* \rightarrow \text{ССК}^*$	$\text{II}_{(\text{РЦ})}^{\text{А}} \rightarrow \text{E}_1 \rightarrow \text{РЦ}^*$	$\text{E}_2 \rightarrow \dots \rightarrow \text{E}_n \rightarrow \text{ЭТЦ}^*$	$\text{СН}_2\text{О}$ Углеродный цикл

ССК – светособирающий антенный комплекс фотосинтеза – набор фотосинтетических пигментов – хлорофиллов и каротиноидов; РЦ – реакционный центр фотосинтеза – димер хлорофилла *a*; ЭТЦ – электрон-транспортная цепь фотосинтеза – локализована в мембранах тилакоидов хлоропластов (сопряженные мембраны), включает хиноны, цитохромы, железосерные кластерные белки и другие переносчики электронов.

I стадия – физическая. Включает фотофизические по природе реакции поглощения энергии пигментами (II), запасания ее в виде энергии электронного возбуждения (II^*) и миграции в реакционный центр (РЦ). Все реакции чрезвычайно быстрые и протекают со скоростью 10^{-15} - 10^{-9} с. Первичные реакции поглощения энергии локализованы в светособирающих антенных комплексах (ССК).

II стадия - фотохимическая. Реакции локализованы в реакционных центрах и протекают со скоростью 10^{-9} с. На этой стадии фотосинтеза энергия электронного возбуждения пигмента реакционного центра ($\text{II}_{(\text{РЦ})}$) используется для разделения зарядов. При этом электрон с высоким энергетическим потенциалом передается на первичный акцептор А, и образующаяся система с разделенными зарядами ($\text{II}_{(\text{РЦ})} - \text{А}$) содержит определенное количество энергии уже в химической форме. Окисленный пигмент $\text{II}_{(\text{РЦ})}$ восстанавливает свою структуру за счет окисления донора (Д).

Происходящее в реакционном центре преобразование одного вида энергии в другой представляет собой центральное событие процесса фотосинтеза, требующее жестких условий структурной организации системы. В настоящее время молекулярные модели реакционных центров растений и бактерий в основном известны. Установлено их сходство по структурной организации, что свидетельствует о высокой степени консервативности первичных процессов фотосинтеза.

Образующиеся на фотохимической стадии первичные продукты (II^* , А^-) очень лабильны, и электрон может вернуться к окисленному пигменту II^* (процесс рекомбинации) с бесполезной потерей энергии. Поэтому необходима быстрая дальнейшая стабилизация образованных восстановленных про-

дуктов с высоким энергетическим потенциалом, что осуществляется на следующей, III стадии фотосинтеза.

III стадия - реакции транспорта электронов. Цепь переносчиков с различной величиной окислительно-восстановительного потенциала (E_n) образует электрон-транспортную цепь (ЭТЦ). Редокс-компоненты ЭТЦ организованы в хлоропластах в виде трех основных функциональных комплексов - фотосистемы I (ФСI), фотосистемы II (ФСII), цитохром b_6f -комплекса, что обеспечивает высокую скорость электронного потока и возможность его регуляции. В результате работы ЭТЦ образуются высоко восстановленные продукты: восстановленный ферредоксин ($ФД_{восст}$) и НАДФН, а также богатые энергией молекулы АТФ, которые используются в темновых реакциях восстановления CO_2 , составляющих IV стадию фотосинтеза.

IV стадия - «темновые» реакции поглощения и восстановления углекислоты. Реакции проходят с образованием углеводов, конечных продуктов фотосинтеза, в форме которых запасается солнечная энергия, поглощенная и преобразованная в «световых» реакциях фотосинтеза. Скорость «темновых» энзиматических реакций – 10^{-2} - 10^4 с.

Таким образом, весь ход фотосинтеза осуществляется при взаимодействии трех потоков - потока энергии, потока электронов и потока углерода. Сопряжение трех потоков требует четкой координации и регуляции составляющих их реакций.

Планетарная роль фотосинтеза. Фотосинтез, возникнув на первых этапах эволюции жизни, остается важнейшим процессом биосферы. Именно зеленые растения посредством фотосинтеза обеспечивают космическую связь жизни на Земле с Вселенной и определяют экологическое благополучие биосферы вплоть до возможности существования человеческой цивилизации.

Выделяют 5 основных аспектов космической и планетарной деятельности зеленых растений.

1. Накопление органической массы. В процессе фотосинтеза наземные растения образуют 100-172 млрд.т. биомассы в год (в пересчете на сухое вещество), а растения морей и океанов – 60-70 млрд.т. Общая масса растений на Земле в настоящее время составляет 2402,7 млрд.т., причем 90 % этой массы приходится на целлюлозу. Около 2402,5 млрд.т. приходится на долю наземных растений и 0,2 млрд.т. – на растения гидросферы (**недостаток света!**). Общая масса животных и микроорганизмов на Земле – 23 млрд.т., то есть 1 % от массы растений. Из этого количества ~ 20 млрд.т. приходится на обитателей суши и ~ 3 млрд.т. – на обитателей гидросферы. За время существования жизни на Земле органические остатки растений и животных накапливались и модифицировались (подстилка, гумус, торф, а в литосфере – каменный уголь; в морях и океанах – толща осадочных пород). При опускании в более глубокие области литосферы из этих остатков под действием микроорганизмов, повышенных температур и давления образовывались газ и нефть. Масса органических веществ подстилки ~ 194 млрд.т.; торфа – 220 млрд.т.; гумуса ~ 2500 млрд.т. Нефть и газ – 10000 – 12000 млрд.т. Содержание органического вещества в осадочных породах по углероду ~ $2 \cdot 10^{16}$ т. Особенно интенсивное накопление органики происходило в палеозое (~ 300

млн. лет назад). Запасенное органическое вещество интенсивно используется человеком (древесина, полезные ископаемые).

2. *Обеспечение постоянства содержания CO_2 в атмосфере.* Образование гумуса, осадочных пород, горючих полезных ископаемых выводили значительные количества CO_2 из круговорота углерода. В атмосфере Земли становилось все меньше CO_2 и в настоящее время его содержание составляет $\sim 0,03$ – $0,04$ % по объему или ~ 711 млрд.т. в пересчете на углерод. В кайнозойскую эру содержание CO_2 в атмосфере стабилизировалось и испытывало лишь суточные, сезонные и геохимические колебания (стабилизация растений на уровне современных). Стабилизация содержания CO_2 в атмосфере достигается сбалансированным связыванием и освобождением CO_2 в глобальном масштабе. Связывание CO_2 в фотосинтезе и образование карбонатов (осадочные породы) компенсируется выделением CO_2 за счет других процессов: Ежегодное поступление CO_2 в атмосферу (в пересчете на углерод) обусловлено: дыханием растений – ~ 10 млрд. т.; дыханием и брожением микроорганизмов – ~ 25 млрд.т.; дыханием человека и животных – $\sim 1,6$ млрд.т. хозяйственной деятельностью людей ~ 5 млрд.т.; геохимическими процессами $\sim 0,05$ млрд.т. Итого $\sim 41,65$ млрд.т. Если бы не происходило поступления CO_2 в атмосферу, весь его наличный запас был бы связан за 6–7 лет Мощным резервом CO_2 является Мировой океан, в его водах растворено в 60 раз больше CO_2 , чем его находится в атмосфере. Итак, фотосинтез, дыхание и карбонатная система океана поддерживает относительно постоянный уровень CO_2 в атмосфере. За счет хозяйственной деятельности человека (сжигание горючих полезных ископаемых, вырубка лесов, разложение гумуса) содержание CO_2 в атмосфере начало увеличиваться \sim на $0,23$ % в год. Это обстоятельство может иметь глобальные последствия, так как содержание CO_2 в атмосфере влияет на тепловой режим планеты.

3. *Парниковый эффект.* Поверхность Земли получает теплоту главным образом от Солнца. Часть этой теплоты возвращается в виде ИК лучей. CO_2 и H_2O , содержащиеся в атмосфере, поглощают ИК лучи и таким образом сохраняют значительное количество теплоты на Земле (парниковый эффект). Микроорганизмы и растения в процессе дыхания или брожения поставляют ~ 85 % общего количества CO_2 , поступающего ежегодно в атмосферу и вследствие этого влияют на тепловой режим планеты. Тенденция повышения содержания CO_2 в атмосфере может привести к увеличению средней температуры на поверхности Земли \Rightarrow таяние ледников (горы и полярные льды) \Rightarrow затопление прибрежных зон. Тем не менее, возможно, что повышение концентрации CO_2 в атмосфере будет способствовать усилению фотосинтеза растений, что приведет к связыванию избыточных количеств CO_2 .

4. *Накопление O_2 в атмосфере.* Первоначально O_2 присутствовал в атмосфере Земли в следовых количествах. В настоящее время он составляет ~ 21 % по объему воздуха. Появление и накопление O_2 в атмосфере связано с жизнедеятельностью зеленых растений. Ежегодно в атмосферу поступает ~ 70 – 120 млрд.т. O_2 , образованного в фотосинтезе. Особую роль в этом играют леса: 1 га леса за 1 час дает O_2 , достаточно для дыхания 200 человек.

5. *Образование озонового экрана* на высоте ~ 25 км. O_3 образуется при диссоциации O_2 под действием солнечной радиации. Слой O_3 задерживает большую часть УФ (240-290 нм), губительного для живого. Разрушение озонового экрана планеты – одна из глобальных проблем современности.

2 Строение листа как органа фотосинтеза. Лист имеет ограниченное строение и характерное для данного вида строение. Как орган, осуществляющий ассимиляцию и испарение, он отличается плоской структурой и небольшой толщиной, измеряемой долями миллиметра. Благодаря этому при малых затратах строительного материала создается значительная общая поглощающая поверхность листьев. Так, сухая масса 1 м^2 листовых пластинок составляет 30–40 г. Тонкая листовая пластинка лучше просвечивается, что способствует полноценной работе всех клеток листа.

Толщина листа тесно коррелирует с интенсивностью света, при которой он развивается. При ограниченном освещении толщина листовой пластинки меньше. При детальном рассмотрении поверхность листа выглядит волнистой, что увеличивает полноту улавливания солнечных лучей.

Листовая поверхность иногда достигает значительных размеров и превосходит площадь почвы, которую занимает растение. Для характеристики размеров фотосинтетического аппарата используют **индекс листовой поверхности**, который рассчитывают как площадь листьев (м^2), приходящуюся на 1 м^2 почвы.

Благодаря большой поверхности и определенному размещению листьев в пространстве растение может использовать как прямой, так и рассеянный свет, падающий под различными углами. Большое значение для эффективного улавливания света имеет архитектура растений, под которой понимают пространственное расположение органов. Оптимизация листовой поверхности посева или насаждения – важный способ управления продукционным процессом.

В зависимости от вида растений и условий их произрастания листья отличаются большим разнообразием. Однако можно выделить общие *анатомические* особенности, обеспечивающие возможность эффективного фотосинтеза.

1. Нижняя и верхняя эпидерма листовой пластинки, если не считать замыкающих клеток, состоит из клеток с большими вакуолями, лишенных хлоропластов. Крупные вакуоли, подобно линзам, фокусируют свет на расположенную глубже хлорофиллоносную ткань. Эпидермальные клетки, покрытые кутикулой и воском, уменьшающими транспирацию, помогают поддерживать водный гомеостаз листа. Последнее очень важно, так как скорость фотосинтеза зависит от количества воды в тканях. С другой стороны, через кутикулу проходит в 20–30 раз меньше CO_2 , чем через устьица. Создается противоречие между водным и газовым обменом, и только наличие устьиц то открывающихся, то закрывающихся и регулирующих таким образом скорость транспирации и скорость поступления углекислого газа из атмосферы может ликвидировать данное противоречие. Итак, эпидерма задерживает воду и пропускает свет.

Устьица – основные «ворота» для поступления CO_2 . Правда, есть наблюдения, что у некоторых растений, например у яблони, углекислый газ может поступать в лист через временные трещины в кутикуле. Щели открытых устьиц занимают примерно 1 % площади листовой пластинки, диффузия CO_2 внутрь листа идет через них сравнительно быстро. Отдельное устьице позволяет за 1 с поступить в лист 2500 млрд. молекул CO_2 . Поверхность листа поглощает CO_2 только в 1,5-2 раза меньше, чем открытая поверхность щелей той же площади, хотя открытые устьица составляют лишь сотую часть поверхности. Такая высокая скорость связана с особенностями диффузии газов через мелкие отверстия, находящиеся на значительном расстоянии друг от друга, за счет краевого эффекта.

2. Мезофилл у большинства растений состоит из столбчатой и губчатой паренхимы. В клетках мезофилла содержатся хлоропласты. Столбчатая паренхима, расположенная под верхней эпидермой, поглощает больше света, чем губчатая, и является главной тканью, где идет фотосинтез. Вытянутость клеток и перпендикулярное расположение их к эпидермису обеспечивают увеличение поверхности, вдоль которой могут располагаться хлоропласты, не затеняя друг друга, а также облегчают отток ассимилятов. Для губчатой паренхимы характерно наличие большого количества межклетников, объем которых составляет до 15–20 % общего объема листовой пластинки. Во-первых, межклетники помогают газообмену. Благодаря верхней и нижней эпидерме, а также межклетникам в листовой пластинке создается внутренняя газовая среда, которая, хотя и сообщается с внешней средой через устьица, практически всегда отличается от нее по своему составу. Во-вторых, межклетники увеличивают внутреннюю поверхность листа в 7–10 раз. Однако одновременно увеличивается испаряющая поверхность, а, следовательно, опасность обезвоживания тканей.

Доказательством того, что столбчатая и губчатая паренхимы выполняют разные функции, являются и подсчеты числа хлоропластов в их клетках. Так, в одной клетке столбчатой паренхимы содержится 30–40, а в клетке губчатой паренхимы – около 20 хлоропластов. Вообще число хлоропластов в одной клетке сильно варьирует: от 20 до нескольких сотен. В пересчете на 1 мм^2 поверхности листа число хлоропластов может достигать почти 1 млн. Усиленное азотное питание и хорошее водоснабжение растений вызывают увеличение размеров паренхимных клеток и числа хлоропластов в них. Суммарная поверхность всех хлоропластов может превышать в десятки раз поверхность листовой пластинки, что также способствует лучшему поглощению CO_2 и света.

3. В мезофилле находится сеть проводящих пучков, в состав которых входят сосуды, доставляющие клеткам воду и минеральные соли, и ситовидные трубки, отводящие из клеток продукты фотосинтеза.

Таким образом, лист лучше, чем другие органы, приспособлен к выполнению фотосинтетической функции, хотя фотосинтез идет и в зеленых клетках стеблей, цветков, околоплодников.

В зависимости от внешних условий, при которых происходят формирование и функционирование листьев, анатомическое строение их может суще-

ственно различаться. Листья, формирующиеся в условиях недостаточной влагообеспеченности, имеют ксероморфную структуру. В зависимости от освещения меняется соотношение между полисадной и губчатой паренхимой в мезофилле. Имеются и другие приспособления для функционирования листа в определенных условиях. Еще более существенные отклонения от типичного строения листа связаны с физиолого-биохимическими особенностями фиксации CO_2 у C_4 -растений, к которым относятся кукуруза, сахарный тростник, ряд злостных сорняков наших полей.

Организация фотосинтетического аппарата на уровне листа может быть также охарактеризована на основе анализа его *мезоструктуры*. Понятие «мезоструктура» охватывает целый ряд *морфофизиологических характеристик листа*, позволяющих оценить ассимиляционную способность листа в целом. Основными показателями мезоструктуры листа являются: площадь листа, число клеток хлоренхимы на единицу площади листа, число хлоропластов в клетке и их объем, площадь поверхности хлоропластов, а также содержание хлорофилла в расчете на единицу площади листа, содержание ферментов углеродного цикла фотосинтеза в листе и их активность, общая интенсивность фотосинтеза. Показатели мезоструктуры листа могут значительно варьировать в зависимости от внешних факторов среды, а также от физиологического состояния растений.

Лист как орган растения, приспособленный к фотосинтезу, сформировался в результате длительного эволюционного процесса. Он представляет собой эффективную систему для поглощения и преобразования энергии света в ходе фотосинтеза. Структура листа обеспечивает наиболее полное поглощение квантов света, поступление углекислого газа из атмосферы к хлоропластам, а также возможность оттока ассимилятов из автотрофных клеток.

Как все физические тела, лист поглощает, пропускает и отражает падающие на него солнечные лучи. Лучистая энергия, посылаемая от Солнца к Земле, представляет собой электромагнитные колебания с разными длинами волн. Около 40–45 % этой энергии приходится на область от 380 до 720 нм. Эта часть спектра воспринимается как видимый свет. Здесь располагаются известные цвета радуги: фиолетовый, синий, голубой, зеленый, желтый, оранжевый и красный. К этой области со стороны более коротких волн приемыкает ультрафиолетовая радиация, а со стороны более длинных – инфракрасная радиация. Последняя воспринимается как тепло. Инфракрасные лучи не участвуют непосредственно в фотосинтезе, но регулируют другие процессы жизнедеятельности. Коротковолновая радиация (ультрафиолетовые, γ -лучи и космические лучи), по-видимому, играет огромную роль в мутагенезе растений, в изменении их наследственности. Участок видимого спектра, поглощаемый пигментами хлоропластов (380 – 700 нм), получил название **фотосинтетически активной радиации (ФАР)**.

Лист поглощает 85 % видимого света, пропускает 5 % и отражает 10 %. Инфракрасная радиация поглощается на 25 %, пропускается на 30 % и отражается на 45 %.

Адаптация растений к определенным экологическим условиям мало влияет на поглощение, пропускание и отражение света. Средние величины,

характеризующие оптические свойства листа у разных жизненных форм, тоже отличаются мало. Исключения составляют водные растения и растения сухих мест: у подводных листьев водных растений значительно увеличивается пропускание, у суккулентов, напротив, оно приближается к нулю.

Оптические свойства листа могут изменяться. При недостатке воды и большой освещенности восковой слой и опушенность листовой пластинки увеличиваются. Волоски увеличивают отражение света. В тени плохо развивается столбчатая паренхима, что ухудшает поглощение света. Как уже было сказано, количество хлоропластов в листе зависит от условий азотного питания и водоснабжения.

Набухание хлоропластов увеличивает рассеивание ими света. Это показывает важность для фотосинтеза водного гомеостаза клетки. Поглощение света регулируется и движением хлоропластов в клетке. В условиях недостаточного освещения хлоропласты располагаются у клеточных стенок, перпендикулярных солнечным лучам, а в условиях излишней освещенности – у клеточных стенок, параллельных им. Первое расположение увеличивает, а второе уменьшает поглощение света.

Листовая поверхность, поглощающая свет, достигает значительных размеров. Так, общая листовая поверхность у растений умеренной зоны, растущих на 1 га пашни, составляет примерно 5 га, а в южных широтах с влажным климатом – 10–15 га. Размещение листьев в пространстве позволяет растениям использовать как прямой, так и рассеянный свет, падающий под разными углами. Здесь следует вспомнить основной закон фотохимии – закон Гротгуса: фотохимический процесс, следовательно, и фотосинтез, совершаются лишь под действием тех лучей, которые поглощаются. Однако растения умеренной зоны используют для фотосинтеза 1–2% (максимум 5%), а тропические – 5–6% и даже до 15% поглощенного видимого света. Остальная энергия расходуется на испарение воды. Свет поглощается пигментами листа.

Коэффициент полезного действия фотосинтеза листа показывает, сколько процентов поглощенной световой энергии запасено в форме энергии химических связей при превращении диоксида углерода в углеводы. В процессе фотосинтеза на 1 г полученного углевода используется 25,9 кДж энергии. Умножение этого коэффициента на интенсивность брутто-фотосинтеза дает количество связанной энергии (величины пересчитываются на одинаковую поверхность и одинаковый промежуток времени). КПД фотосинтеза обычно выражают по отношению либо к падающей, либо к поглощенной растениями ФАР. В большинстве случаев листья работают с КПД меньше 5–10%, но у некоторых видов в особо благоприятных условиях он достигает 15% (у C_4 -злаков 24%).

Несмотря на высокую эффективность начальных фотофизических и фотохимических стадий (около 95%), в урожай переходит лишь несколько процентов солнечной энергии. Потери обусловлены лимитированием процесса на биохимическом и физиологическом уровнях, а также неполным поглощением света. Во всех сообществах получаемая солнечная радиация используется не эффективно. К факторам, ограничивающим первичную про-

дукцию на суше, относятся: 1) недостаток воды, ограничивающий скорость фотосинтеза; 2) нехватка элементов минерального питания, замедляющая скорость образования ассимилирующей ткани и снижающая эффективность фотосинтеза; 3) неблагоприятная для роста температура; 4) попадание большей части радиации мимо фотосинтезирующих органов (из-за сезонного опадения листьев, действия фитофагов и паразитов); 5) низкая эффективность фотосинтеза в листьях (даже при идеальных условиях в наиболее продуктивных сельскохозяйственных системах она редко бывает выше 10 % ФАР). При изменяющихся условиях ассимиляции КПД растительных сообществ суши в среднем ниже 1 – 3%. Максимальная эффективность фотосинтеза интенсивных зерновых культур при идеальных условиях 3 – 10 %. А если рассматривать планету в целом, то КПД падающей ФАР составляет всего около 0,2.

3 Ультраструктура хлоропластов. Фотосинтез в растительной клетке осуществляется специализированными органеллами – хлоропластами. От других типов пластид хлоропласты отличаются наличием зеленых пигментов хлорофиллов и сложно организованной системой внутренних мембран. Хлорофилл обеспечивает поглощение и первичное преобразование энергии света при фотосинтезе, а высокая степень организации внутренних мембранных структур хлоропластов составляет физическую основу для эффективного поглощения и преобразования энергии света в ходе фотосинтеза. Благодаря высокой степени организации внутренней мембранной структуры хлоропластов достигаются условия, необходимые для преобразования энергии:

1) определенная ориентация пигментов в мембране, обеспечивающая эффективное поглощение и преобразование энергии света;

2) пространственное разделение восстановленных и окисленных фотопродуктов, возникающих в результате первичных актов фотосинтеза, связанных с разделением зарядов в реакционном центре;

3) строгая упорядоченность компонентов реакционного центра, где сопряжены быстропротекающие (10^{-15} – 10^{-9} с) фотофизические и более медленные (10^{-4} – 10^{-2} с) ферментативные реакции; наличие определенных структур, где фотовозбужденный пигмент и химический акцептор жестко ориентированы относительно друг друга (необходимо для преобразования энергии в реакционных центрах);

4) пространственная организация электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) хлоропластов, основанная на определенной последовательности и строгой ориентации переносчиков в мембране (необходима для быстрого и регулируемого транспорта электронов и протонов);

5) определенным образом организованная система мембран в хлоропластах, обеспечивающая сопряжение транспорта электронов и синтеза АТФ.

Основные элементы структурной организации хлоропластов у высших растений представлены внешней оболочкой, стромой и хорошо развитой системой внутренних мембран.

Внешняя оболочка хлоропластов отграничивает его внутреннее содер-

жимое от цитоплазмы. Это барьер, осуществляющий контроль обмена веществ между хлоропластом и цитоплазмой. Оболочка состоит из двух мембран – наружной и внутренней. Наружная мембрана проницаема для большинства органических и неорганических молекул. Вместе с тем она содержит специальные транслокаторы белков, через которые поступают пептиды из цитоплазмы в хлоропласт.

Внутренняя мембрана оболочки хлоропластов обладает избирательной проницаемостью и осуществляет контроль над транспортом белков, липидов, органических кислот и углеводов между хлоропластом и цитоплазмой. Внутренняя мембрана оболочки участвует также в формировании внутренней мембранной системы хлоропластов.

Строма – гидрофильный, слабоструктурированный матрикс хлоропластов, содержащий водорастворимые органические соединения, а также неорганические ионы. В строме располагаются ферменты углеродного цикла фотосинтеза, здесь осуществляются реакции фотосинтетической ассимиляции углерода. Кроме того, строма содержит ферменты синтеза фотосинтетических пигментов, а также полярных липидов мембран хлоропластов. В строме находятся кольцевая ДНК (может быть несколько одинаковых копий), рибосомы, ферменты матричного синтеза, обеспечивающие синтез белков, входящих в состав мультипептидных комплексов мембран тилакоидов, а также водорастворимого белка – большой субъединицы рибулозодифосфаткарбоксилазы – ключевого фермента углеродного цикла фотосинтеза.

Внутренняя мембранная система хлоропластов – здесь протекают световые реакции фотосинтеза. Она хорошо развита и неоднородна. Внутренние мембраны (ламеллы), занимают большую часть общего объема хлоропластов. Мембраны образуют тилакоиды, которые либо тесно соприкасаются друг с другом и уложены в стопки, или грани (тилакоиды гран), либо пронизывают строму, соединяя грани между собой (тилакоиды стромы). Соответственно образующие их мембраны называют мембранами (ламеллами) гран и мембранами (ламеллами) стромы. Пространство внутри тилакоидов называется внутритилакоидным пространством, или люменом.

Согласно современным представлениям, при образовании гран внутренняя мембрана образует не замкнутые «мешочки», а, скорее, наслаения, складки. В результате внутри хлоропласта возникает единая внутренняя мембрана, которая разделяет внутреннее пространство хлоропластов на два отсека (компартамента) – строму и люмен. Интеграция внутреннего пространства тилакоидов гран и стромы достигается за счет того, что тилакоиды гран пронизаны одной или несколькими тилакоидами стромы. Тилакоиды стромы могут быть сильно перфорированы, в результате чего образуются узкие или широкие мембранные каналы, которые связывают грани между собой.

Значение столь сложной организации внутренних мембран хлоропластов состоит в следующем.

- Внутренние мембраны хлоропластов включают мультипептидные комплексы, обеспечивающие поглощение и преобразование энергии света в ходе световых реакций фотосинтеза. Благодаря значительному мембранному пространству достигается увеличение числа функциональных единиц, спо-

собных осуществлять световые реакции фотосинтеза.

- Единство внутренней мембранной системы хлоропластов позволяет отдельным компонентам мембраны мигрировать латерально и вступать между собой в структурный и функциональный контакт. Это необходимо для переноса энергии квантов света в реакционные центры, а также для транспорта электронов по электрон-транспортной цепи в ходе световых реакций фотосинтеза.

- Разделение мембраной всего внутреннего пространства хлоропластов на два компартмента – стромальное и внутритилакоидное пространство (люмен) – позволяет создавать электрохимические градиенты ионов между ними. Создание электрохимического градиента H^+ на внутренних мембранах хлоропластов – важный этап в трансформации энергии квантов света в энергию макроэргических связей АТФ.

Образование гранальной структуры внутри хлоропластов значительно повышает общую эффективность фотосинтеза и создает дополнительные возможности для регуляции световых реакций. Сегрегация (разделение) в отдельных отсеках мембраны (в стромальных или гранальных тилакоидах) компонентов мембран с различными функциями позволяет добиться определенной независимости их функционирования. Гранальная структура хлоропластов высших растений – итог длительного эволюционного процесса. Она впервые появилась у зеленых водорослей, что было сопряжено с появлением у них хлорофилла *b*.

4 Биогенез хлоропластов. Хлоропласты могут размножаться делением. Иногда можно наблюдать, как зеленый хлоропласт принимает форму гантели, а затем делится. Однако чаще они образуются из пропластид. Пропластиды образуются из инициальных частиц (зачатков), содержащихся в меристематических клетках. Их образование связано с разрастанием внутренней мембраны оболочки и образованием из нее нескольких складок, направленных внутрь параллельно поверхности.

Формирование хлоропласта может осуществляться двумя путями: непосредственно из пропластид и опосредованно, через образование этиопластов.

Первый путь биогенеза хлоропластов – непосредственное преобразование пропластид в хлоропласты – реализуется при росте растений в условиях нормального соотношения дня и ночи. Пропластиды меристематических клеток листа превращаются в хлоропласты параллельно с ростом и дифференцировкой клеток листа. Биогенез хлоропластов сопровождается формированием тилакоидных мембран хлоропластов при участии внутренней мембраны оболочки пропластиды.

Второй путь – образование хлоропластов из этиопластов. Этиопласты – органеллы клеток растения, растущего в отсутствие света (этиолированного растения). Они образуются из пропластид и имеют некоторые особенности внутреннего строения: содержат проламеллярное тело, сформированное в результате скопления ограниченных мембраной пузырьков и разветвленных трубчатых структур. Мембраны проламеллярного тела содержат небольшие

количества каротиноидов и предшественника хлорофилла – протохлорофиллида. Формирование тилакоидных мембран хлоропластов в этиопластах происходит при участии мембран проламеллярного тела в ответ на освещение.

Таким образом, формирование хлоропласта непосредственно из пропластиды или опосредованно, из пропластиды через этиопласт происходит только на свету.

Выделяют **три этапа фотоморфогенеза** хлоропластов из этиопластов.

На **первом** этапе из трубчатых элементов проламеллярных тел образуются крупные пузырьки, располагающиеся по радиусу. Этот процесс сопровождается образованием хлорофилла из имеющегося в этиопластах протохлорофиллида.

На **втором** этапе происходит накопление белков, липидов, пигментов и самосборка мембран тилакоидов. Свет активирует синтез белков внутренних мембран хлоропластов и фотосинтетических пигментов. Самосборка мембран идет на основе белковых компонентов, синтезируемых как в хлоропластах, так и в цитозоле, при скоординированной работе их белоксинтезирующих систем и транспорте белковых компонентов из цитоплазмы в хлоропласт. В основе самосборки мембран лежат физико-химические процессы (гидрофобные и электростатические взаимодействия), а также «молекулярное узнавание», обусловленное конформационными взаимодействиями.

На **третьем** этапе происходит дифференциация гран. Эта стадия совпадает с интенсивным синтезом хлорофилла. Для формирования гран необходим высокий уровень содержания хлорофиллов в хлоропластах, при этом особенно важна концентрация хлорофилла *b*.

Тема 18. Пигментные системы фотосинтетического аппарата.

1 Хлорофиллы. Билихромопротеиды (фикобиллины). Распространение, химическое строение, спектральные свойства

2 Каротиноиды. Химическое строение, свойства

3 Организация и функционирование пигментных систем

4 Поглощение света пигментами. Понятие о фотосинтетической единице и реакционных центрах

Пигменты – это вещества, избирательно поглощающие свет в видимой части спектра. При освещении белым светом их цвет определяется только лучами, которые они отражают или пропускают. Способность пигментов поглощать свет связана с наличием в их молекулах правильно чередующихся двойных и одинарных связей. Это так называемые сопряженные, или конъюгированные, связи. Между двумя атомами с двойными связями находится четыре электрона. Когда система состоит из сопряженных связей, то половина этих электронов способна свободно перемещаться вдоль системы. Поглотив квант света, такой электрон может оторваться от молекулы пигмента, т.е. становится донором электронов для восстановления веществ.

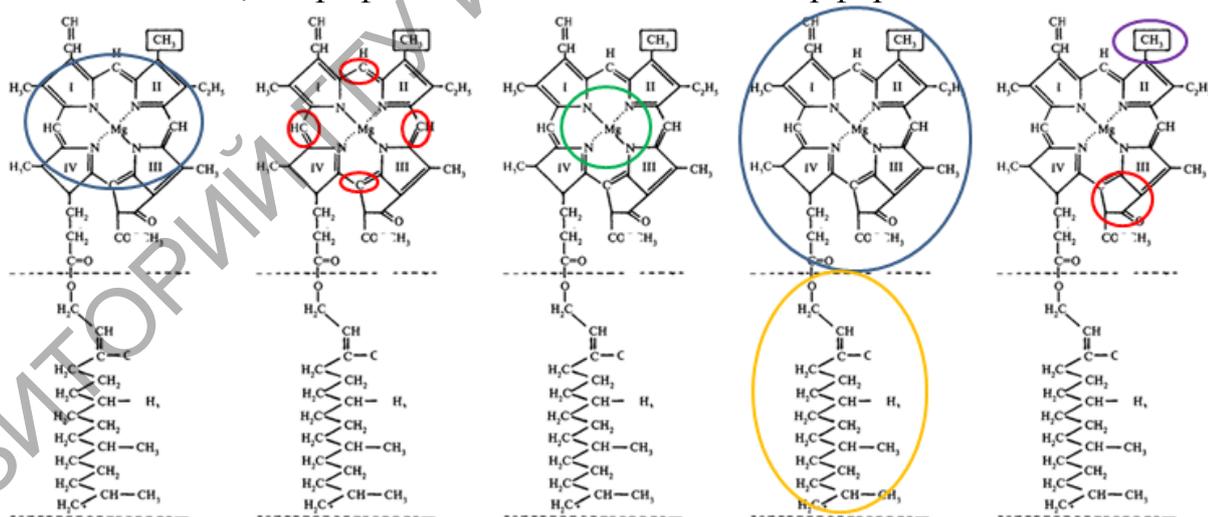
1 Хлорофиллы. Билихромопротеиды (фикобиллины). Распространение, химическое строение, спектральные свойства.

Пигменты, участвующие в фотосинтезе высших растений, делятся на 2 группы: хлорофиллы – зеленые пигменты – и каротиноиды – желтые. Есть два хлорофилла – хлорофилл а ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$) и хлорофилл b ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$). Хлорофилл а – сине-зеленый, а хлорофилл b – желто-зеленый. В листе содержится примерно в три раза больше хлорофилла а по сравнению с хлорофиллом b.

Хлорофиллов 5 типов - а, b, с, d, бактериохлорофиллы. Хлорофилл а есть и у высших растений и у водорослей и является основным, к нему в дополнение - другие типы. Хлорофилл b у высших растений. Хлорофилл с у бурых и диатомовых а также у родственных им групп. Хлорофилл d у красных водорослей. Бактериохлорофиллы, очевидно, у бактерий, и у них своя классификация, причем там выделяют бактериохлорофиллы а, b, с, d, e, g.

По химической природе хлорофилл представляет собой сложный эфир дикарбоновой кислоты – хлорофиллина – и двух спиртов: метанола (CH_3OH) и фитола ($C_{20}H_{39}OH$):

В основе молекулы хлорофилла лежит порфирин, состоящий из четырех пиррольных колец, соединенных метиновыми мостиками ($-CH=$). Хлорофилл относится к тетрапирролам. Именно 4 пиррольных кольца и метиновые мостики создают сопряженные связи. В центре молекулы хлорофилла расположен атом магния, который соединен с четырьмя атомами азота пиррольных колец. Следовательно, хлорофилл относится к магни-порфиринам.



Хлорофилл b отличается от хлорофилла а тем, что у него ко второму пиррольному кольцу присоединена не металлическая, а альдегидная группа, поэтому хлорофилл b содержит кислорода на один атом больше, а водорода – на два атома меньше.

Благодаря наличию сопряженных двойных связей с подвижными π -электронами и атомов азота с неподеленными электронами молекула хлорофилла в интактной (неповрежденной) клетке способна к обратимым окислительно-восстановительным реакциям под действием света. Азот пиррольных

колец может окисляться (отдавать электрон) или восстанавливаться (присоединять электрон).

Молекулу хлорофилла делят на две части: порфириновое ядро и фитольный хвост. Фитольный хвост в 2 раза длиннее. Благодаря атомам кислорода, азота и магния порфириновое ядро гидрофильно. Фитольный хвост – это углеводородная часть, следовательно, он гидрофобен.

Таким образом, молекула хлорофилла полярна. Эта полярность молекулы обуславливает ее расположение в мембранах хлоропласта: фитольный хвост располагается в гидрофобной части мембраны тилакоида, а порфириновое ядро – в гидрофильной. Имея разные свойства, обе части молекулы хлорофилла выполняют разные функции: порфириновое ядро поглощает свет, а фитольный хвост играет роль якоря, удерживающего молекулу хлорофилла в определенной части мембраны тилакоида.

Хлорофиллы не растворяются в воде, но хорошо растворимы в органических растворителях и легко изменяются под действием кислот, солей и щелочей. Полученный из листа хлорофилл легко реагирует с кислотами и щелочами. При взаимодействии со щелочью образуются два спирта – метанол и фитол – и щелочная соль хлорофиллина:

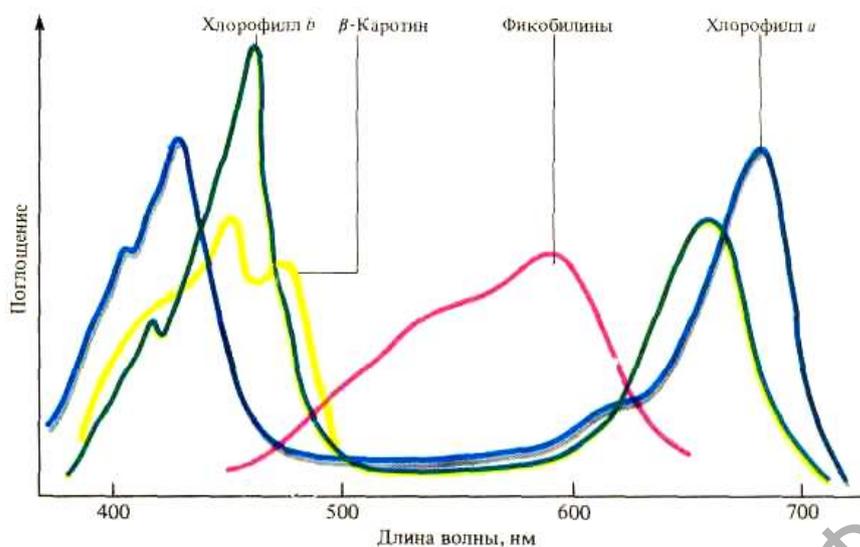
Щелочь «отрезает» от молекулы хлорофилла фитольный хвост, в результате образующаяся соль теряет способность растворяться в бензине, но сохраняет зеленый цвет. Следовательно, растворимость хлорофилла в бензине, его гидрофобность обусловлены остатком фитола, а поглощение света связано с порфириновым ядром. В живом листе фитол может отщепляться от хлорофилла под действием фермента хлорофиллазы.

При действии слабой кислоты хлорофилл теряет зеленый цвет, образуется красно-бурое вещество феофитин, у которого атом магния замещен на два атома водорода.

Следовательно, атом магния тоже влияет на поглощение света хлорофиллом. В настоящее время роль магния в поглощении света связывают с тем, что с его помощью четыре пиррольных кольца располагаются в одной плоскости. Если молекула по какой-то причине приобретает другую форму, то взаимодействие π -электронных облаков нарушается, цепь сопряжения разобщается, цвет пигмента изменяется или исчезает. С помощью магния молекулы хлорофилла соединяются с другими молекулами этого пигмента. Кроме того, магний нужен для сохранения молекулой хлорофилла своего возбужденного состояния.

В естественных условиях образование феофитина происходит при старении листьев, осенью, под влиянием неблагоприятных факторов. В результате листья желтеют. В природе появление феофитина вызвано увеличением проницаемости мембран и проникновением в хлоропласт кислого клеточного сока. Поскольку избирательная проницаемость мембран увеличивается под действием любого фактора, то и листья желтеют под действием низких и высоких температур, дефицита воды и ее избытка. Этот факт лишний раз доказывает важность этого свойства мембран.

Кроме пиррольных колец, в состав молекулы хлорофилла входит еще карбоциклическое кольцо с высокоактивной кетогруппой. Предполагают, что эта группа участвует в окислении воды.



Хлорофиллы поглощают максимально красные и сине-фиолетовые лучи, хуже поглощают оранжевые, желтые и голубые, почти не поглощают зеленые и отражают дальние красные лучи. Небольшие различия в строении молекул хлорофилла а и b обуславливают неко-

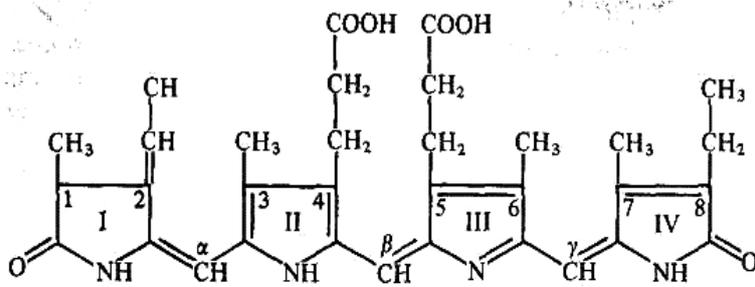
торые различия в поглощении ими света. У хлорофилла b полоса поглощения в красной части спектра сдвинута в сторону коротковолновых лучей, а в сине-фиолетовой части – в сторону длинноволновых лучей.

Синтез хлорофилла – многоступенчатый процесс, который делят на две фазы: темновую и световую. В темноте синтезируется протохлорофиллид, отличающийся от хлорофилла отсутствием остатка фитола и двух атомов водорода. Протохлорофиллид синтезируется из аминолевулиновой кислоты (АЛК). В хлоропластах высших растений она образуется из гликокола и сукцинил-КоА или из глутамата. Затем на свету протохлорофиллид присоединяет два атома водорода и образуется хлорофиллид. К последнему присоединяется фитол, и он превращается в хлорофилл. Эта реакция также идет в темноте.

Поскольку синтез хлорофилла состоит из нескольких реакций, в нем участвуют различные ферменты, составляющие полиферментный комплекс. Одним из наиболее важных является фермент, катализирующий образование аминолевулиновой кислоты, АЛК-синтетаза. Образование ферментов ускоряется под действием света. Скорость образования АЛК лимитирует скорость всего процесса синтеза хлорофилла. Хлорофилл b образуется из хлорофилла а.

К пигментам, которые участвуют в световой стадии фотосинтеза, относятся и фикобилины. Фикобилины связаны с белком ковалентно, поэтому они находятся в виде молекул – фикобилипротеинов.

Фикобилины (от греч. *φύκος* — водоросли и лат. *bilis* — желчь) — тетрапиррольные пигменты (билины) красных водорослей, криптофит и цианобактерий (синезеленых водорослей). Фикобилины являются хромофорной группой фикобилипротеинов — кислых водорастворимых глобулярных хромопротеинов светособирающего комплекса водорослей.



Фикобилины состоят из открытой цепи пиррольных колец (тетрапирролы) и структурно сходны с желчным пигментом билирубином, что объясняет их название. (На структуру билирубина тоже влияет солнечный свет, этот факт используется при фототерапии желтушных новорожденных.)

Фикобилины очень близки к светочувствительным пигментам растений — фитохромам, которые также состоят из открытой цепи четырех пирролов. Хлорофиллы тоже состоят из пирролов, но там они организованы в кольцо и содержат атом металла в центре.

По структуре фикобилины — тоже тетрапирролы, но с открытой цепью, которые имеют систему конъюгированных двойных и одинарных связей. У фикобилинов четыре остатка пиррола вытянуты в открытую цепь таким образом, что замкнутого порфиринового кольца в них не образуется. В своем составе они не содержат атомов Mg или других металлов, а также фитола. Эти пигменты делят на две основные группы в соответствии с их цветом — красные (фикоэритрины) и синие (фикоцианины).

В водорослях наиболее распространены красные фикоэритрины с максимумом поглощения $\lambda_{\max} = 560\text{—}570$ нм и синие фикоцианины с $\lambda_{\max} = 610$ нм, при этом большинство видов содержат как фикоэритрины, так и фикоцианины. Отношение количеств фикоэритринов и фикоцианинов зависят от спектрального состава света в среде обитания водорослей: преобладание зеленого света в освещении при росте на глубине вследствие поглощения водой красного участка спектра ведет к синтезу поглощающего в этом участке спектра фикоэритрина, при достаточном красном освещении у поверхности воды преобладает синтез фикоцианинов. Фикобилины светятся в определенном световом диапазоне, и поэтому обычно используются в химических исследованиях, например, фикобилипротеины связывают с антителами; эта техника известна под названием иммунофлюоресценция.

В клетках водорослей фикобилипротеины агрегируются один с другим, образуя гранулы, которые называются фикобилисомами. Фикобилисомы образуют упорядоченные ансамбли на поверхности тилакоидных мембран.

Роль в фотосинтезе. Максимумы поглощения света у фикобилинов находятся между двумя максимумами поглощения у хлорофилла: в оранжевой, желтой и зеленой частях спектра. Это имеет важное значение в связи с оптическими свойствами воды.

- На глубине 34 м в морях и океанах полностью исчезают красные лучи,
- на глубине 177 м — желтые,
- на глубине 322 м — зеленые
- на глубину свыше 500 м не проникают даже синие и фиолетовые лучи.

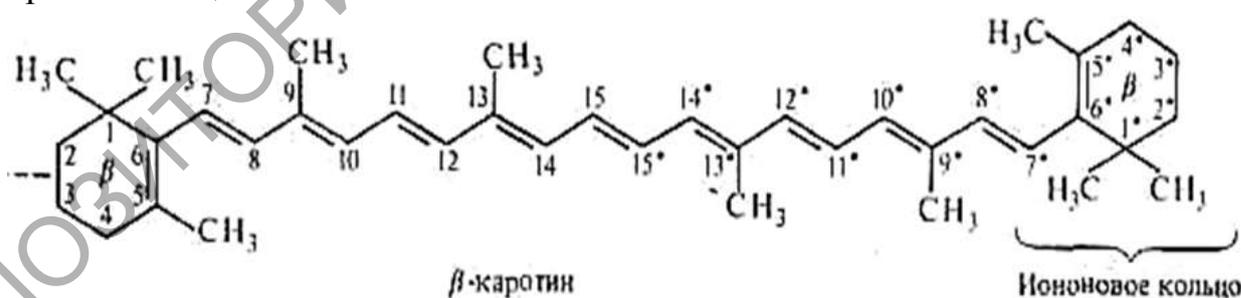
В связи с таким изменением качественного состава света в верхних слоях морей и океанов обитают преимущественно зеленые водоросли, глубже – синезеленые и еще глубже – водоросли с красной окраской.

В.Т. Энгельман назвал это явление *хроматической комплементарной адаптацией* водорослей.

Таким образом, у водорослей фикобилины – дополнительные пигменты, выполняющие вместо хлорофилла *b* функции светособирающего комплекса. Около 90 % энергии света, поглощенного фикобилинами, передается на хлорофиллы *a*.

Кроме фикобилинов, участвующих в фотосинтезе у водорослей, у всех растений имеется другой фикобилин – **фитохром**, являющийся фоторецептором для восприятия красного и дальнего красного света и выполняющий регуляторные функции.

2 Каротиноиды. Химическое строение, свойства. Каротиноиды – полиеновые углеводороды красного, желтого и оранжевого цветов, производные изопрена, содержащие 40 атомов углерода. К 2012 году было описано около 600 различных каротиноидов. Примерно 50 каротиноидов обнаружены в пищевом рационе человека, из которых только 10 присутствуют в плазме крови в ощутимых количествах. Каротиноиды выполняют функции антиоксидантов в организме человека. Провитамины А, например, β -каротин, являются предшественниками витамина А. Каротиноиды представляют собой цепи, обладающие, как и хлорофиллы, сопряженными двойными связями. На обоих концах цепи находятся иононовые кольца. Каротиноиды присутствуют в хлоропластах всех растений. Они входят также в состав хромопластов. Свое название эти вещества получили от латинского названия моркови *Daucus carota*, в корнеплоде которой они содержатся в большом количестве. В зеленых листьях каротиноиды обычно незаметны из-за присутствия хлорофилла, но осенью, когда хлорофилл исчезает, окрашивают листья в желтый и оранжевый цвета.

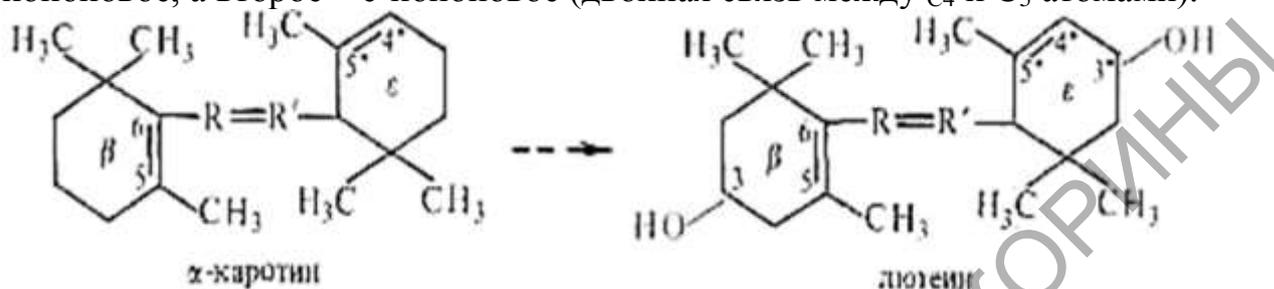


Относительная распространенность хлорофилла и каротиноидов в высших растениях составляет 4,5 : 1 (квантосомы содержат 230 молекул хлорофилла и 50 молекул каротиноидов). Интересно отметить, что животные обычно не синтезируют каротиноидов. Поэтому желтая и розовая расцветка птиц (например, канареек, фламинго), как и многочисленных беспозвоночных, обусловлена каротиноидами, которые они получают, поедая растения.

Каротиноиды делятся на 2 группы: каротины ($C_{40}H_{56}$) и ксантофиллы ($C_{40}H_{56}O_2$ и $C_{40}H_{56}O_4$). Каротины представляют собой углеводороды (тетра-

терпены), а ксантофиллы – содержат дополнительные гидрокси- и эпокси-группы. У высших растений известны два каротина (α -каротин и β -каротин) и 4 ксантофилла (лютеин, виолаксантин, зеаксантин и антероксантин).

β -Каротин имеет два β -иононовых кольца (двойная связь между C_5 и C_6 атомами). α -Каротин отличается от β -каротина тем, что у него одно кольцо β -иононовое, а второе – ϵ -иононовое (двойная связь между C_4 и C_5 атомами).



Лютеин – производное α -каротина, а зеаксантин – β -каротина. Эти ксантофиллы имеют по одной гидроксильной группе в каждом иононовом кольце. Виолаксантин имеет еще дополнительно 2 атома кислорода по двойным связям C_5 и C_6 . Каротиноиды нерастворимы в воде, но хорошо растворяются в бензоле, бензине, ацетоне, сероуглероде.

Желтые пигменты поглощают лучше те лучи, которые плохо поглощают зеленые пигменты. Максимально они поглощают сине-фиолетовые, хуже – голубые, немного поглощают зеленые лучи, не поглощают красные, желтые и оранжевые. Почему разные пигменты поглощают разный свет? Это зависит от числа и расположения двойных связей, присутствия в них ароматических колец и атома металла в молекуле пигмента.

3 Организация и функционирование пигментных систем. Из физики известно, что только поглощенный свет может производить химическое действие; поглощенный квант света активирует лишь одну молекулу пигмента; вся энергия кванта поглощается только одним электроном, который в результате поднимается на более высокий энергетический уровень; на основном уровне остается «электронная дырка» (электронная недостаточность). Такое состояние молекулы пигмента называют возбужденным; при этом поглощенная энергия запасается в виде энергии электронного возбуждения. В тексте или на рисунке около названия или формулы возбужденной молекулы ставят звездочку (*).

Электрон может находиться на верхнем энергетическом уровне очень недолго: 10^{-10} – 10^{-12} с. Затем он теряет поглощенную энергию и возвращается на свое место или переходит к другому веществу, при этом поглощенная энергия может выделиться в виде света, тепла или использоваться для синтеза АТФ из АДФ. В последнем случае световая энергия превратилась в химическую.

Зеленые и желтые пигменты играют в фотосинтезе разную роль. Еще в 1932г. Р. Эмерсон (США) разделил фотосинтетические пигменты на две группы: пигменты-сборщики света и пигменты-ловушки. Пигменты-сборщики – это пигменты, поглощающие свет и передающие поглощенную

энергию квантов пигменту-ловушке. Пигмент-ловушка – пигмент, который, получив энергию, может потерять электрон, что приводит к разделению зарядов.

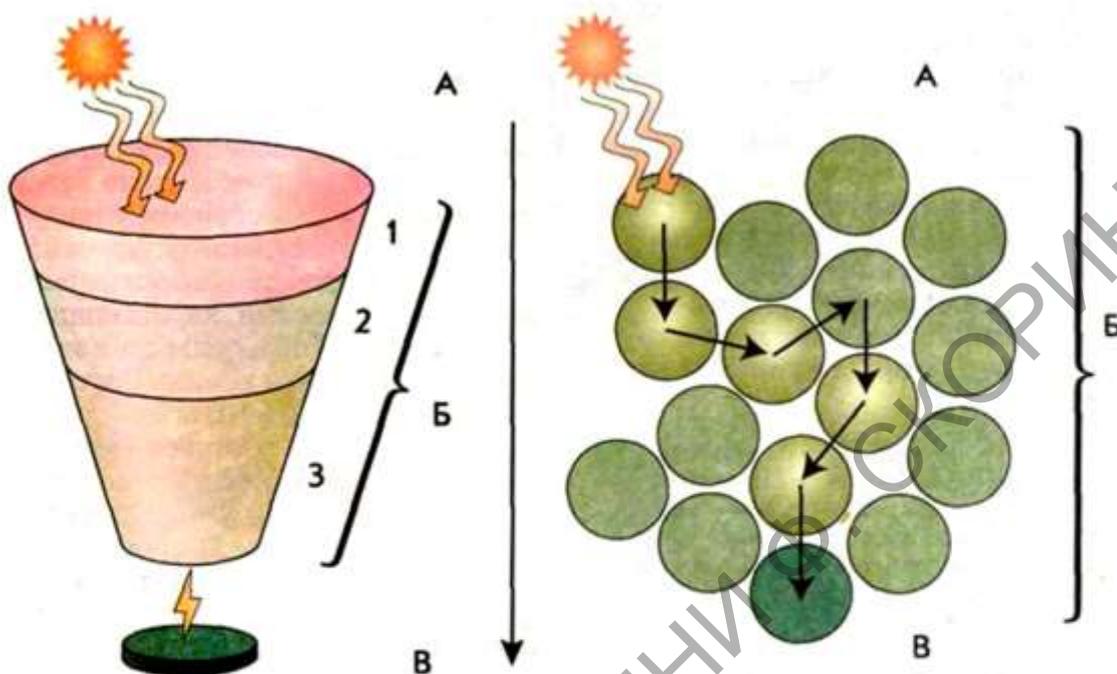


Схема поглощения света пигментами хлоропласта:

A – фотоны света;

B – антенный комплекс: 1 – каротиноиды, 2 – хлорофилл *b*, 3 – хлорофилл *a*;

B – реакционный центр.

В результате молекула пигмента-ловушки окисляется. Разделение зарядов является функцией реакционного центра. Реакционный центр представляет собой пигмент-белковый комплекс, содержащий пигмент-ловушку.

У высших растений выделено два основных реакционных центра, включающих пигменты P_{700} или P_{680} . P_{700} ($P700$) и P_{680} ($P680$) – это пигменты-ловушки, на долю которых приходится около 1 % всех фотосинтетических пигментов. Они представляют собой особые формы хлорофилла *a*. P – это первая буква русского (или латинского) слова «пигмент» (*pigmentum*), а цифра около буквы показывает, что максимум поглощения приходится у пигмента на длину волны 700 или 680 нм. Им принадлежит главная роль в фотосинтезе. В результате первичного разделения зарядов в реакционных центрах энергия возбужденного состояния хлорофилла преобразуется в химическую энергию.

Остальные пигменты (99 %) являются сборщиками; это – вспомогательные пигменты, образующие светособирающие (антенные) комплексы (ССК). Каждый ССК содержит несколько сотен молекул хлорофиллов и каротиноидов. Пигменты-сборщики передают поглощенную ими энергию с помощью резонанса пигменту-ловушке. Передача энергии происходит от каротиноидов к хлорофиллу и от одной молекулы хлорофилла к другой; от пигментов, поглощающих свет меньшей длины волны, к пигментам, погло-

щающим свет большей длины, т.е. от коротковолновых пигментов к более длинноволновым.

Время передачи энергии от одной молекулы хлорофилла к другой равняется $1-2 \cdot 10^{-12}$ с, от молекулы каротиноидов к хлорофиллу – $4 \cdot 10^{-10}$ с.

Для того чтобы энергия возбуждения молекулы одного пигмента могла передаться молекуле другого, они должны располагаться в определенной последовательности и между ними должны быть очень маленькие расстояния (1,15 нм). Это возможно благодаря тому, что пигменты-сборщики располагаются в мембранах тилакоидов. В светособирающем комплексе молекулы пигментов ориентированы определенным образом относительно мембраны хлоропласта и друг друга. Пигменты-сборщики, передавая поглощенную энергию ловушке, способствуют использованию для фотосинтеза тех лучей, которые самим пигментом-ловушкой не поглощаются.

В процессе передачи часть энергии теряется в виде тепла. Потеря энергии приводит к превращению квантов в более мелкие, т.е. с большей длиной волны. Именно поэтому пигменты-ловушки P_{700} и P_{680} являются более длинноволновыми. Перенос энергии в обратном направлении невозможен.

Итак, функция пигментов ССК – поглощение и передача энергии квантов в реакционные центры на P_{680} и P_{700} , которые осуществляют фотохимические реакции. Фотохимические процессы в реакционных центрах приводят к быстрому запасанию энергии квантов света в форме лабильных соединений с высоким энергетическим потенциалом. Дальнейшие реакции фотосинтеза направлены на преобразование энергии света в более стабильную форму восстановленного НАДФ и АТФ, которые затем используются для синтеза углеводов и других стабильных органических соединений (темновая фаза фотосинтеза).

Каротиноиды не только передают поглощенную световую энергию хлорофиллу, но и выполняют защитную функцию. Поглотившая квант света молекула хлорофилла способна прореагировать с кислородом атмосферы, в результате чего молекула хлорофилла переходит в основное состояние и образуется активный кислород, который может вызвать повреждение хлорофиллов и мембран. Каротиноиды защищают клетку от образования активного кислорода: забирают энергию от хлорофилла и выделяют ее в виде тепла. У растений-мутантов, не имеющих каротиноидов, в аэробных условиях хлорофилл быстро разрушается, и они погибают.

Каротиноиды защищают фотосинтетический аппарат и от слишком высокой интенсивности света, которая может его повредить. Механизм защиты связан с превращением виолаксантина в зеаксантин; в темноте происходит обратный процесс.

4 Поглощение света пигментами. Понятие о фотосинтетической единице и реакционных центрах. Наиболее устойчивы те состояния атомов и молекул, в которых валентные электроны занимают самые низкие энергетические уровни и распределены по ним согласно принципу Паули (не более двух электронов с антипараллельными спинами на каждой орбитали). Такое

состояние молекулы называют **основным синглетным (S_0)** энергетическим состоянием. Суммарный спин всех электронов молекулы в этом случае равен нулю.



Если у возбужденного электрона сохраняется то же направление спина, то молекула находится в **возбужденном синглетном состоянии (S^*)**.

Если при переходе на более высокую орбиталь спин электрона обращается, то такое возбуждение называется **триплетным (T^*)**.

Молекула в возбужденном состоянии оказывается способной вступать в реакцию, которая была для нее невозможна, когда она находилась на более низком энергетическом уровне.

Структура молекулы хлорофилла хорошо приспособлена к своим функциям сенсibilизатора фотохимических реакций. В ее состав входят **18 делокализованных π -электронов**, что делает молекулу хлорофилла легко возбудимой при поглощении квантов света. Поглощение молекулой хлорофилла света в **сине-фиолетовой части спектра** обусловлено системой конъюгированных одинарных и двойных связей порфиринового кольца. Поглощение в **красной области** связано с гидрированием двойной связи у C_7-C_8 в IV пиррольном ядре (при переходе от протохлорофиллида к хлорофиллиду) и присутствием магния в порфириновом кольце.

Поглощение молекулой хлорофилла кванта красного света приводит к синглетному электрон-возбужденному состоянию – S_1^* .

При поглощении кванта синего света с более высоким уровнем энергии электрон переходит на более высокую орбиту (S_2^*).

Возбужденная молекула хлорофилла возвращается в основное состояние различными путями:

– отдав часть энергии в виде теплоты (особенно с уровня S_1^*), молекула может излучить квант света с большей длиной волны (*правило Стокса*), что проявляется в виде **флуоресценции**. Время жизни синглетного возбужденного состояния $10^{-3} - 10^{-9}$ с;

– молекула может из синглетного возбужденного состояния перейти в метастабильное триплетное (с обращением спина) (энергия теряется в виде теплоты). Время жизни триплетного возбужденного состояния $>10^{-4}$ с;

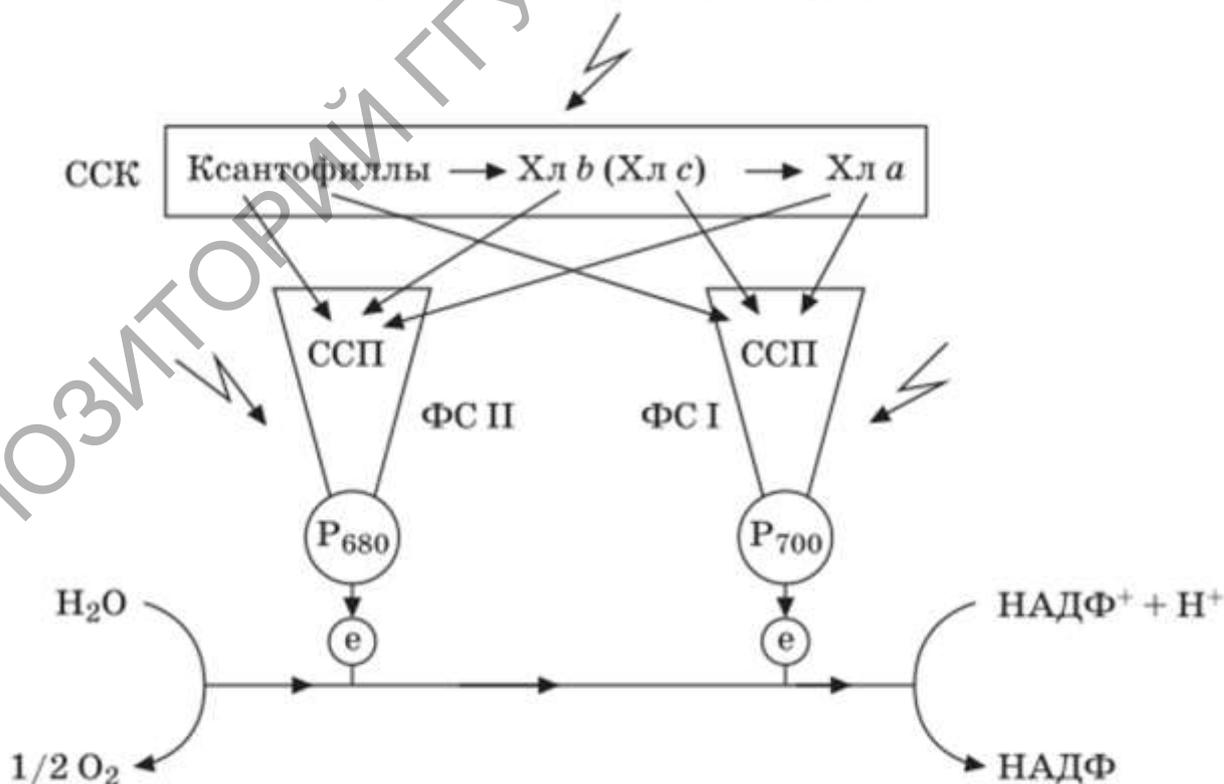
– из триплетного состояния молекула может вернуться в основное, излучив еще более длинноволновый (чем в случае флуоресценции) квант света. Это обычно более слабое свечение и есть **фосфоресценция**;

– энергия возбужденного состояния может быть использована на фотохимические реакции. В этом случае флуоресценции и фосфоресценции хлорофилла не наблюдается;

– из первого синглетного и триплетного состояний молекула может переходить в основное с переносом энергии на другую молекулу.

Фотосистемы. Фотосинтетические пигменты в мембранах хлоропластов имеют не беспорядочное расположение, а организованы в две пигментные системы – фотосистему I (ФС I) и фотосистему II (ФС II).

Фотосистема – совокупность светособирающего комплекса (ССК), фотохимического реакционного центра (РЦ) и переносчиков электрона (цитохромный комплекс). Хлорофилл выполняет функции: поглощения и передачи энергии. Более 90 % всего хлорофилла хлоропластов входит в состав **светособирающих (антенных) комплексов (ССК)**, выполняющих роль антенны, передающей энергию к реакционному центру фотосистем I или II.



Помимо хлорофилла в ССК имеются каротиноиды, роль которых заключается в поглощении света тех длин волн, которые хлорофилл поглощает

сравнительно слабо. ССК растений расположен в мембранах тилакоидов. В каждом ССК содержится от 120 до 240 молекул хлорофиллов, отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* составляет 1,2-1,4.

Антенный белковый комплекс ФС I содержит 50 молекул хлорофиллов *a* с максимумами поглощения 680 – 695 нм на один P_{700} реакционного центра и β -каротин.

Антенный белковый комплекс ФС II содержит 40 молекул хлорофиллов *a* с максимумами поглощения 670 – 683 нм на один P_{680} реакционного центра (пигмент с максимумом поглощения 680) и β -каротин.

Пигменты антенных комплексов не обладают фотохимической и ферментативной активностью. Продолжительность синглетного возбужденного состояния исчисляется $10^{-12} - 10^{-9}$ с, и даже на прямом солнечном свете 1 квант света поглощается молекулой хлорофилла не чаще одного раза за 0,1 с. Большую часть времени молекула хлорофилла «простаивает». Поэтому роль пигментов антенных комплексов состоит в том, чтобы собирать и передавать энергию квантов на небольшое количество молекул (молекулы-ловушки) реакционных центров P_{680} и P_{700} которые и осуществляют фотохимические реакции. Аналогично отдельные капли дождя ударяют в крышу и, сливаясь, создают постоянный ток воды в водостоке.

Передача энергии идет резонансным путем (механизм Ферстера) и занимает для одной пары молекул $10^{-10} - 10^{-12}$ сек., расстояние на которое осуществляется перенос составляет около 1 нм.

Природа индуктивного резонанса. Каждая молекула хлорофилла, поглотившая квант света и перешедшая в синглетное возбужденное состояние, является молекулярным осциллятором. Возникающее вокруг возбужденной молекулы переменное электрическое поле с определенной частотой колебаний индуцирует осцилляцию диполя (электрон - ядро) соседней молекулы. При этом молекула-донор переходит в основное состояние, а молекула-акцептор – в возбужденное.

Реакционный центр с работающими в нем молекулами пигментов называется **фотосинтетической единицей**. Фотосинтетическая единица содержит 25 - 50 молекул хлорофилла у бактерий и 250 - 400 у высших растений, вспомогательные пигменты, один реакционный центр, одну электрон-транспортную цепь с системой, обеспечивающей образование АТФ. Все это смонтировано в белково-липоидную структуру. Реакционный центр представляет собой длинноволновую форму бактериохлорофилла *a* у бактерий и хлорофилла *a* у высших растений. Он находится в особом окружении и состоянии.

Тема 19. Световая стадия фотосинтеза.

1 Преобразование энергии в реакционном центре. Реакции, связанные с выделением кислорода в фотосинтезе.

2 Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза

3 Фотосинтетическое фосфорилирование. Синтез АТФ

1 Преобразование энергии в реакционном центре. Реакции, связанные с выделением кислорода в фотосинтезе. Белки, содержащие длинноволновые формы хлорофиллов (P_{680} в ФС II и P_{700} в ФС I) в количестве одна молекула на 200 – 400 молекул других хлорофиллов и способные к первичному фотохимическому разделению зарядов, называют *реакционными центрами*.

В антенном (светособирающем) комплексе пигменты достаточно жестко организованы и ориентированы относительно друг друга. Кроме того, благодаря взаимодействию пигментов с различными аминокислотами белка в антенном комплексе присутствует большой набор различных спектральных форм, поэтому пигменты имеют широкий и сильно перекрывающийся спектр поглощения. В результате быстро устанавливается равновесие энергии, поглощенной пигментами антенного комплекса, между молекулами пигментов внутри антенны (в течение долей пикосекунд) и между антенной и реакционным центром. При участии серии пигментов с различными спектральными характеристиками энергия электронного возбуждения направленно мигрирует к наиболее длинноволновым пигментам реакционного центра, где происходит захват энергии возбуждения и преобразование ее в форму химической энергии. Эффективное экситонное сопряжение между пигментами обеспечивает очень высокую скорость переноса энергии. Так, для переноса возбуждения между молекулами хлорофилла в антенне требуется в среднем 0,3-5,0 пс, от антенны к реакционному центру – 50-100 пс, тогда как время разделения заряда (время между поглощением фотона и разделением заряда в реакционном центре) – около 300 пс. Следовательно, время переноса энергии в реакционный центр (P_{680}) значительно меньше времени разделения заряда.

Главная функция реакционного центра ФС II – создание мощного окислительного потенциала. При возбуждении и фотоокислении P_{680} возникает P_{680}^* , способный индуцировать уникальный процесс фотоокисления воды и мобилизацию электронов из молекул воды, связанных с марганец содержащим комплексом. Освобожденные электроны поступают в ЭТЦ и таким образом за счет энергии, поглощенной ФС II, и работы реакционного центра создается мощный восходящий поток электронов от воды к последующим компонентам ЭТЦ и в итоге – к НАДФ⁺ с образованием НАДФН.

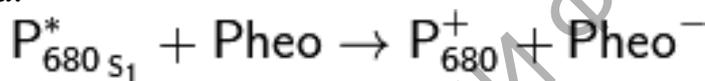
В реакционном центре происходит первичное фотохимическое разделение зарядов между фотовозбужденным пигментом реакционного центра и первичным акцептором А. Поскольку пигмент реакционного центра взаимодействует с первичным акцептором А в реакциях окислительно-восстановительного типа, структура, осуществляющая преобразование энергии, должна быть способна к обратимым окислительно-восстановительным реакциям. Как известно, молекула хлорофилла способна к фотовосстановлению и фотоокислению. Реакция фотоокисления хлорофилла требует особых условий: присутствия ионов магния в центре молекулы и слабокислых условий среды. Именно такие условия создаются в нем при освещении и векторном движении протонов во внутритилакоидное пространство.

В основе преобразования энергии лежит процесс разделения зарядов. Первичный этап включает две сопряженных окислительно-восстановительных реакции:

1) $\text{Хл} \xrightarrow{h\nu} \text{Хл}^* + \bar{e}$ (для реакции необходима затрата энергии, равная энергии ионизации хлорофилла);

2) $\text{А} + \bar{e} \rightarrow \text{А}^-$ (освобождается энергия, равная энергии ионизации акцептора А).

P_{680} – это пара хлорофиллов а, с максимумом поглощения на длине волны в 680 нм. Поглощая энергию света, она отдает один электрон на феофитин, а сама окисляется и становится сильным окислителем P_{680}^+ , что позволяет ей индуцировать процесс окисления воды. Феофитин – первый акцептор электронов в фотосистеме II. Именно здесь, между феофитином и фотовозбужденным пигментом P_{680} , происходит первичное фотохимическое разделение зарядов. Фотовозбужденный P_{680}^* отдает один электрон феофитину, в результате чего происходит разделение зарядов, и образуется первичная радикальная пара:



Отрицательно заряженный феофитин передает электроны двум молекулам пластохинонов. В конечном счете, электроны поступают на цитохром *b₆f* и покидают фотосистему II. Биохимически феофитин – это молекула хлорофилла с недостающим ионом Mg^{2+} . Он может образовываться из хлорофилла, при обработке последнего слабой кислотой.

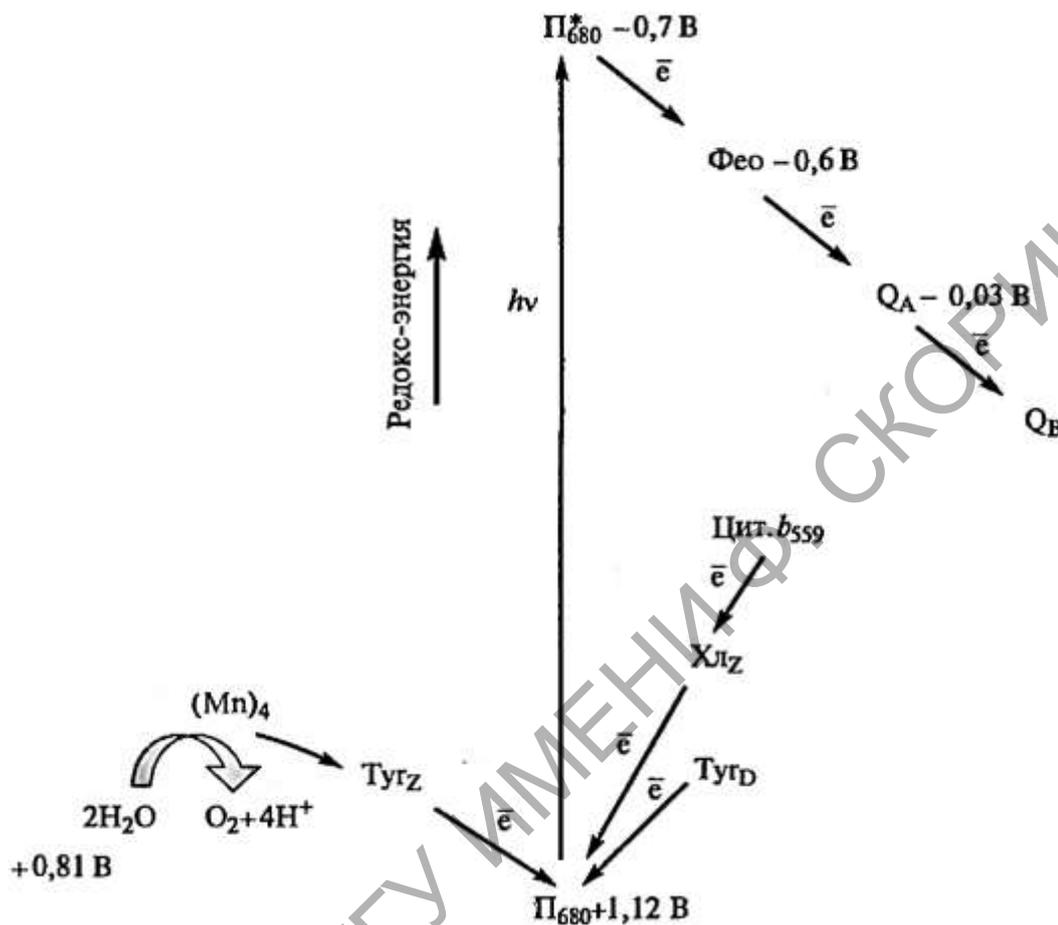
Дефицит электрона в P_{680}^+ , образовавшийся в процессе электронного транспорта, компенсируется за счет электронов, полученных при окислении воды.

В транспорте электронов от воды к хлорофиллу участвуют катионы марганца и остатки тирозина. Радикал P_{680}^+ является настолько сильным окислителем, что он способен отнять электрон у остатка тирозина в составе белка реакционного центра; при этом образуется радикал тирозина. Обычно тирозин, участвующий в этой реакции, обозначают как Z. Дефицит электрона в радикале тирозина компенсируется за счет окисления ионов марганца. Комплекс ФС II содержит четыре иона марганца, расположенных близко друг к другу. Эта группа ионов марганца получила название **марганцевого кластера**. Чтобы образовать в процессе окисления воды одну молекулу O_2 , реакционный центр должен передать четыре электрона. Марганцевый кластер представляет собой редокс-систему, которая может отдавать последовательно четыре электрона акцептору и затем отбирать их у донора. При этом ионы Mn, очевидно, могут находиться в состояниях Mn^{3+} и Mn^{4+} .

Образно говоря, четыре электрона, необходимые реакционному центру, берутся «взаймы» у Mn-кластера и затем разом возвращаются к ионам марганца при окислении воды до кислорода. Протоны, высвобождающиеся при фотоокислении воды, поступают в люмен тилакоидов.

ФС I восстанавливает НАДФ. Реакционный центр ФС I с максимумом поглощения 700 нм также содержит пару хлорофиллов (Хл-а)₂. Как и в ФС II,

поглощение фотона приводит к разделению зарядов, т.е. к образованию (Хл-а)⁺, который затем восстанавливается за счет пластоцианина.



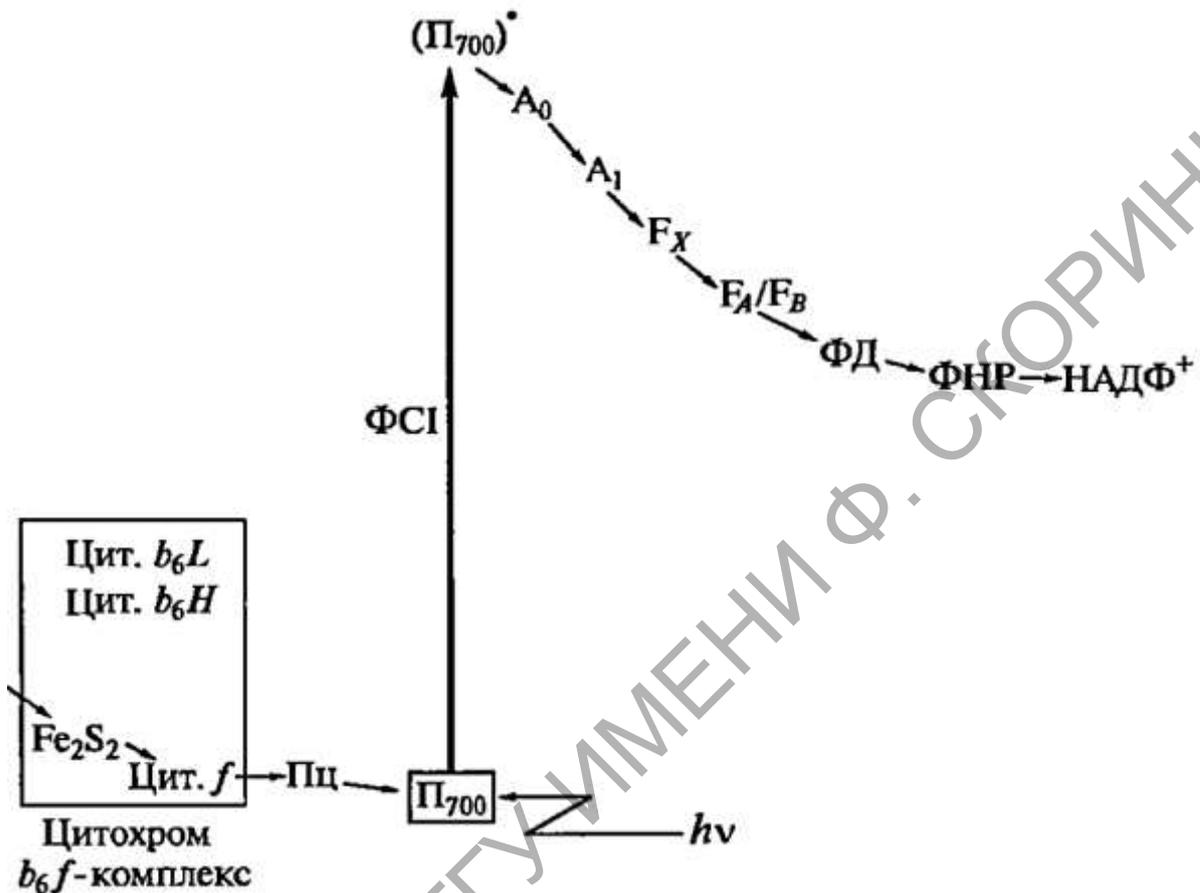
Пластоцианин, восстановленный в цитохромном b₆/f- комплексе, диффундирует в люмене тилакоидов и связывается с положительно заряженным сайтом связывания на комплексе ФСІ. Он передает электрон в ФСІ, и затем диффундирует обратно к цитохромному b₆/f комплексу в окисленной форме.

Предположительно (Хл-а)₂ передает электрон мономеру Хл-а (А₀), который, в свою очередь, передает его на прочно связанный филлохинон (А₁). Филлохинон выполняет функции, аналогичные пластохинонам в фотосистеме II. От филлохинона электрон передается на железосерный центр F_x.

4Fe-4S центр с очень низким окислительно- восстановительным потенциалом. Он передает один электрон на два следующих 4Fe-4S центра (F_A, F_B), которые, в свою очередь, восстанавливают ферредоксин – белок с молекулярной массой 11 кДа, в состав которого входит 2Fe-2S центр. Ферредоксин принимает и передает только один электрон. Восстановление происходит на стромальной стороне тилакоидной мембраны. В результате восстановления НАДФ с участием ферредоксина, которое катализируется ферредоксин-НАДФ-редуктазой, образуется НАДФН – конечный продукт фотосинтетического транспорта электронов.

Таким образом, перенос электрона осуществляется с увеличением окислительно-восстановительных потенциалов в цепи акцепторов, что обеспечивает быстрое снижение энергии, что предотвращает возврат электрона к

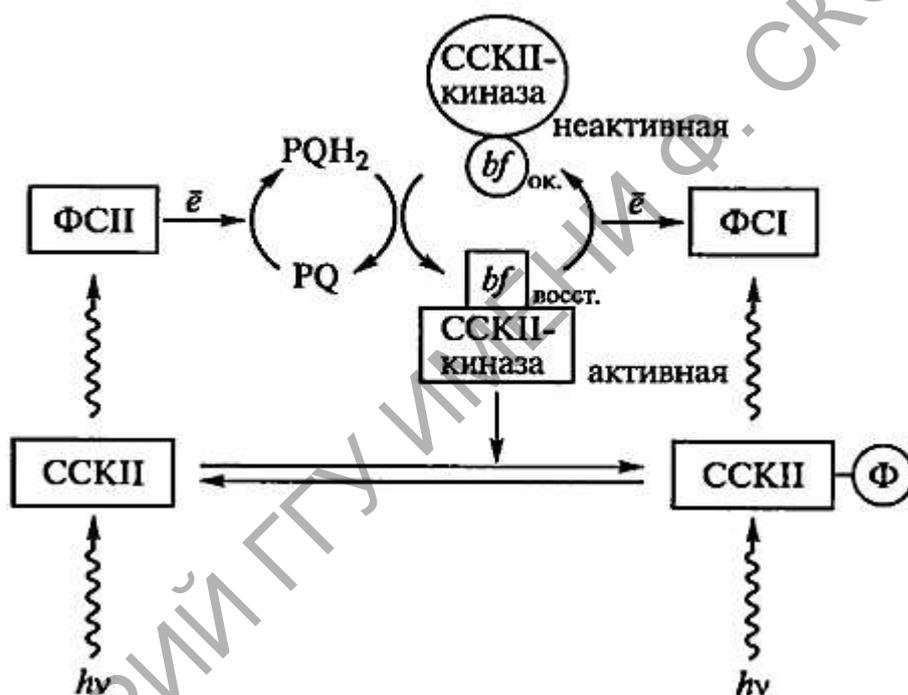
пигменту и бесполезную трату энергии электронного возбуждения. Благодаря этому энергия возбуждения эффективно используется для разделения зарядов.



Энергетическое взаимодействие антенных комплексов ФСІ и ФСІІ включает механизм, связанный с изменением «переходных состояний». ФСІ и ФСІІ пространственно разделены в мембране хлоропластов. ФСІІ локализована главным образом в районе спаренных мембран гран, в то время как ФСІ расположена в стромальных тилакоидах, в краевых частях гран и поверхностных мембранах гран. Это предполагает необходимость электронного и энергетического взаимодействия двух фотосистем. Предложено несколько моделей взаимодействия – теория пакетов, теория переливов и др.

П.Хортон и Дж. Беннет предложили принципиально новый механизм регуляции распределения световой энергии между двумя фотосистемами, основанный на обратимом фосфорилировании мембранных белков и образовании «переходных состояний» 1 и 2. При возбуждении ФСІІ светом высокой интенсивности отдельные субъединицы ССКІІ, образующие так называемую мобильную антенну, при фосфорилировании их ферментом протеинкиназой получают дополнительный отрицательный заряд и в силу электростатического отталкивания и, возможно, конформационных изменений белков и механизма «молекулярного узнавания» отделяются от ФСІІ и мигрируют из района соприкасающихся мембран в зону мембран, экспонированных в строму и обогащенных ФСІ. Это увеличивает сечение поглощения

антенны ФСI и приток энергии в реакционный центр I, и система переходит из состояния 1 в состояние 2. Активность протеинкиназы и фосфорилирования белков мобильного домена ССКII регулируется сложной системой, включающей редокс-контроль через пластохиноны и цитохром b_6f -комплекс, а также определенное тиоловое редокс-состояние хлоропластов. Для перехода в состояние 2 существенное значение имеет определенная связь мобильной антенны с ФСI, которая осуществляется при участии Н-субъединицы ФСI. При окислении пластохинона происходит обратная реакция дефосфорилирования мобильной антенны ферментом протеинфосфатазой, возвращение ее в район спаренных мембран гран и увеличение миграции энергии к ФСII, что сопровождается переходом системы из состояния 2 в состояние I.



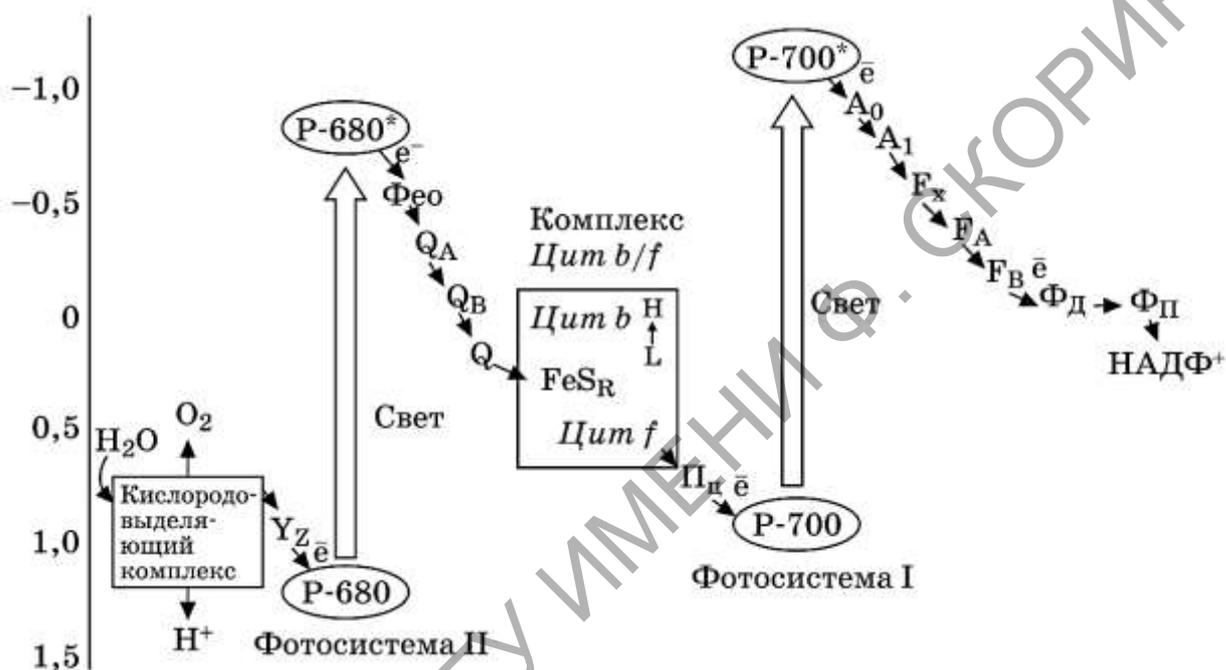
Механизм энергетического взаимодействия ФСI и ФСII: ССКII – светособирающий комплекс II (мобильная антенна); PQ – пластохинон окисленный; PQH_2 – пластохинон восстановленный (пластохинол); bf — цитохром b_6f -комплекс, окисленный и восстановленный.

Таким образом, перераспределение энергии возбуждения между двумя фотосистемами в состояниях 1 и 2 достигается путем изменения процессов связывания части ССКII с каждой из двух фотосистем, что зависит от редокс-состояния переносчиков ЭТЦ, определяющих активность протеинкиназы, и структурных изменений белков тилакоидной мембраны.

2 Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза. ФС II и ФС I размещаются последовательно в цепи транспорта электронов от H_2O до $НАДФ^+$. Для восстановления одной молекулы $НАДФ^+$ в процессе фотосинтеза необходимо два электрона и два протона, при этом донором электронов является вода. Фотоиндуцированное окисление воды происходит в ФС II,

восстановление НАДФ⁺ – ФС I. Таким образом, фотосистемы должны функционировать во взаимодействии.

Исходя из данных квантового выхода фотосинтеза (количество выделенного O₂ или связанного CO₂ на 1 квант поглощенной энергии), необходимо восемь квантов света для выделения одной молекулы O₂; из состава компонентов ФС I и ФС II и величины окислительно-восстановительного потенциала была разработана схема последовательности реакций в световой стадии фотосинтеза. Из-за подобия с буквой Z эта схема получила название Z-схемы Хилла.



Переносчиками электронов являются железосерные белки, цитохромы, пластохиноны, флавиновые ферменты, пластоцианин и пиридиннуклеотиды. Одновременно с электронами некоторые переносчики транспортируют протоны через тилакоидную мембрану. В процессе транспорта молекула, отдающая электрон или протон, окисляется, а молекула, присоединяющая электрон или протон, восстанавливается.

Важную группу переносчиков составляют железосерные белки (Fe-S-белки). В молекулах этих белков 2 или 4 атома железа связаны с таким же числом атомов неорганической серы или серы в радикалах цистеина, образуя железо-серный центр белка. В зависимости от количества атомов железа и серы в центре различают 2Fe-2S-белки и 4Fe-4S-белки. Центр способен принимать или отдавать только один электрон.

Ферредоксин – белок, содержащий железо в негеминовой форме. Хлоропласты содержат три типа ферредоксинов: растворимый ферредоксин и два ферредоксина, связанных с мембраной, которые называют Ф_{D590} и Ф_{D540}, поскольку их потенциалы равны соответственно -0,59 и -0,54 В. Все ферредоксины являются одноэлектронными окислительно-восстановительными системами.

Железосерные белки и ферредоксин участвуют в восстановлении НАДФ⁺. Процесс катализирует ферредоксин НАДФ-оксидоредуктаза, коферментом которой является ФАД. В хлоропластах растворимый ферредоксин образует с этим ферментом комплекс, связанный с наружной поверхностью мембраны тилакоида. Кроме того, восстановленный ферредоксин может быть источником электронов для процессов восстановления нитритов и ассимиляции серы, происходящих в хлоропластах.

Цитохромы – это окрашенные, гемсодержащие белки. Гем содержит порфириновое кольцо и атом железа, прочно связанный с четырьмя атомами азота. Атом железа, присоединяя электрон, переходит из окисной формы (Fe³⁺) в закисную (Fe²⁺), а теряя его, опять окисляется. В растениях имеется несколько цитохромов, различающихся по природе гема и величине окислительно-восстановительного потенциала.

Цитохромный b₆/f-комплекс окисляет пластохинолы и восстанавливает пластоцианин. Во время окислительно-восстановительных реакций с участием этого комплекса одновременно происходит перенос протонов через мембрану тилакоида из стромы хлоропласта в межмембранное пространство, в результате возникает электрохимический градиент протонов, энергия которого используется для синтеза АТФ.

Хиноны – подвижные переносчики, располагающиеся в липидном слое мембраны. Хиноны, участвующие в световой фазе фотосинтеза, называют пластохинонами, т.е. хинонами пластид (хлоропластов). Концентрация пластохинонов достигает 5-10 % от общей концентрации хлорофилла. Принимая или отдавая электроны, пластохинон может превращаться в восстановленную или полувосстановленную форму. Все формы пластохинонов объединяют под общим названием пула пластохинонов. Пластохиноны транспортируют электроны к цитохромному b₆/f-комплексу. Свободно передвигаясь в липидном бислое, пластохинон может одновременно с двумя электронами перенести через мембрану два протона из стромы хлоропласта во внутритилакоидное пространство. Эти два протона важны для синтеза АТФ.

Пластоцианин – это водорастворимый белок синего цвета, в молекулу которого входит медь. Пластоцианин восстанавливает окисленный пигмент P⁺₇₀₀ и окисляет цитохром f цитохромного b₆/f-комплекса хлоропластов.

Ниридиннуклеотиды. НАДФ является коферментом НАДФ-зависимых дегидрогеназ, которые катализируют реакции отнятия или присоединения двух атомов водорода; недостающий протон берется из водной среды или отдается в нее. Большая часть НАДФ(Н) растворена в водной среде, так как его связи с ферментами непрочные и возникают только в момент ферментативной реакции.

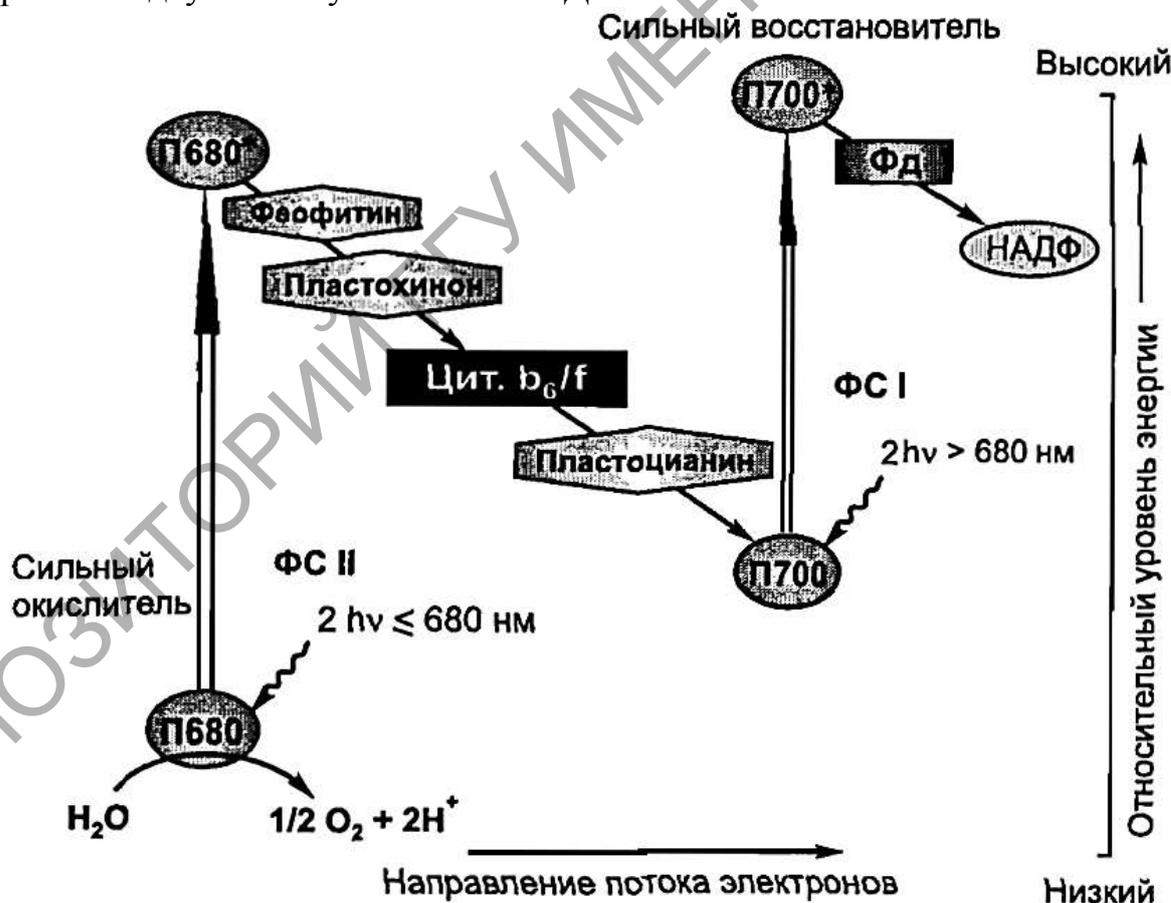
Переносчики образуют электрон-транспортную цепь фотосинтеза (ЭТЦ), которая встроена в мембраны тилакоидов гран и стромы хлоропласта. Переносчики располагаются в порядке возрастания их окислительно-восстановительного потенциала. Электрон спонтанно передвигается к веществу с менее отрицательным потенциалом. При этом переносчики электронов

(цитохромы) чередуются с переносчиками электрона и протона (пластохиноны).

3 Фотосинтетическое фосфорилирование. Синтез АТФ. В процессе фотосинтеза образуется АТФ. Этот процесс называется фотосинтетическим фосфорилированием или фотофосфорилированием. В настоящее время различают нециклический, циклический и псевдоциклический транспорт электронов в хлоропластах.

Нециклический транспорт электронов – это перенос электронов от воды к НАДФ⁺, осуществляемый с участием двух фотосистем, цитохромного комплекса и промежуточных низкомолекулярных переносчиков – пула пластохинонов (РQ), пластоцианина (Пц), ферредоксина (ФД) и ферредоксин-НАДФ- оксидоредуктазы (ФНР). Он сопровождается выделением кислорода и восстановлением НАДФ⁺. Сопряжен с синтезом АТФ (нециклическое фотофосфорилирование).

Разберем этот процесс подробно. После того как в ФС I произойдет поглощение двух квантов, передача поглощенной энергии и возбуждение реакционного центра, пара электронов транспортируется по цепи переноса электронов от двух молекул П⁺700 к НАДФ⁺.



Отдавая электрон, молекула П₇₀₀ окисляется и приобретает положительный заряд. Первичным акцептором электрона в реакционном центре ФС I является мономерная форма хлорофилла а. Затем электрон переходит к связанному с мембраной железосерным белкам (FeS), а от них – к ферредоксину. От восстановленного ферредоксина электрон транспортируется к НАДФ⁺.

Этот процесс осуществляется с помощью ферредоксин-НАДФ-редуктазы. Для восстановления ФНР требуются два электрона и два протона. Электроны поступают от двух молекул P_{700}^+ , а протоны – из окружающей воды.

Отдав электрон, P_{700} ионизируется, поэтому он снова может присоединять электроны. Откуда P_{700}^+ получает недостающий электрон? Донором электронов становится входящая в состав реакционного центра ФС II молекула P_{680} тоже поглотившая квант света и перешедшая в возбужденное состояние. Она теряет электрон, который передается первичному акцептору реакционного центра ФС II – феофитину. От феофитина электрон транспортируется на пластохинон, b_6/f -комплекс, пластоцианин и, в конце концов, достигает P_{700}^+ , заполняя здесь «электронную дырку». В процессе транспорта двух электронов через цитохромный b_6/f -комплекс к P_{700}^+ через мембрану во внутритилакоидное пространство переносится $4H^+$. Возникающий электрохимический градиент используется для синтеза АТФ.

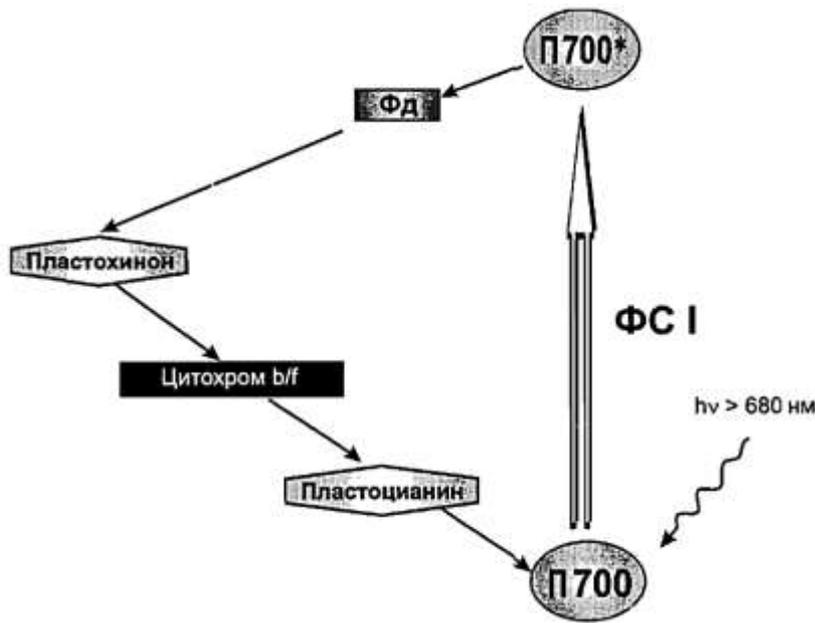
Теперь в молекуле P_{680}^+ появилась электронная дырка. Откуда к ней поступает недостающий электрон? Как уже говорилось, потерявшая электрон молекула P_{680} действует как сильный окислитель и с помощью системы фотоокисления воды при участии ионов марганца и хлора отнимает электрон от воды.

Фотоокисление воды происходит в полости тилакоида граны. Образовавшийся из воды кислород выделяется в атмосферу, ионы водорода остаются во внутритилакоидном пространстве, а электроны от марганца передаются на промежуточный переносчик электронов – тирозиновый остаток специального белка, а от него – на P_{680}^+ , где заполняют электронную дырку.

Таким образом, происходит перенос электронов от воды на $НАДФ^+$. Когда два электрона соединяются с $НАДФ^+$, свободные протоны из водной среды тилакоидов хлоропластов тоже присоединяются к нему и образуется НАДФН. Нециклический тип транспорта электронов является главным.

Энергия, освобождающаяся при движении электронов от P_{680} до P_{700} , частично используется для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата. Процесс фосфорилирования АДФ с образованием АТФ, сопряженный с нециклическим транспортом электронов, называют нециклическим фотосинтетическим фосфорилированием. Таким образом, продуктами нециклического транспорта электронов являются АТФ и НАДФН.

Циклический поток электронов осуществляют отдельно ФС I или ФС II.



Циклический транспорт с участием ФСИ включает перенос электронов от восстановленного ферредоксина обратно к окисленному P_{700} . При этом участвует пул пластохинонов, цитохром b_6/f -комплекс и, вероятно, особый фермент ФД-хиноноксидоредуктаза. Циклический поток электронов с участием ФСИ сопряжен с синтезом АТФ (циклическое

фотофосфорилирование) и может обеспечивать дополнительный синтез АТФ, необходимый для процессов ассимиляции углерода. Он может быть альтернативным путем использования энергии света при его высоких интенсивностях.

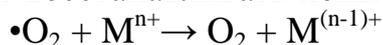
Циклический поток электронов в ФСII связан с обратным переносом электронов от восстановленных первичных хинонов Q_A и (или) Q_B к окисленному пигменту реакционного центра P_{680}^+ . При этом участвуют цитохром b_{559} , β -каротин и сопровождающие молекулы хлорофилла a ($Хл_z$ или $Хл_D$) реакционного центра ФСII.

Циклический поток электронов в ФСII является альтернативным путем использования энергии света. Он активируется в условиях, когда интенсивность света превышает возможности ЭТЦ утилизировать его энергию или при повреждении водоокисляющей системы хлоропластов.

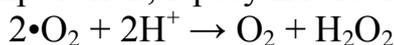
Циклический транспорт электронов, сопряженный с синтезом АТФ, может обеспечить образование дополнительного количества АТФ при высокой интенсивности света. Теоретически циклический транспорт электронов может протекать при закрытых устьицах, поскольку кислород не образуется, а двуокись углерода не нужна.

Псевдоциклический поток электронов – перенос электронов от воды на кислород – впервые был исследован А. Мелером и назван его именем – реакция Мелера.

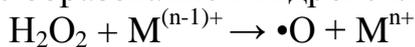
Когда пул ферредоксина перевосстановлен, становится возможной передача электронов от ФСИ на кислород с образованием супероксидрадикала ($\cdot O_2^-$). Этот процесс получил название реакции Мелера. Супероксидрадикал может восстанавливать ионы металлов, такие, как Fe^{3+} и Cu^{2+} (M^{n+}):



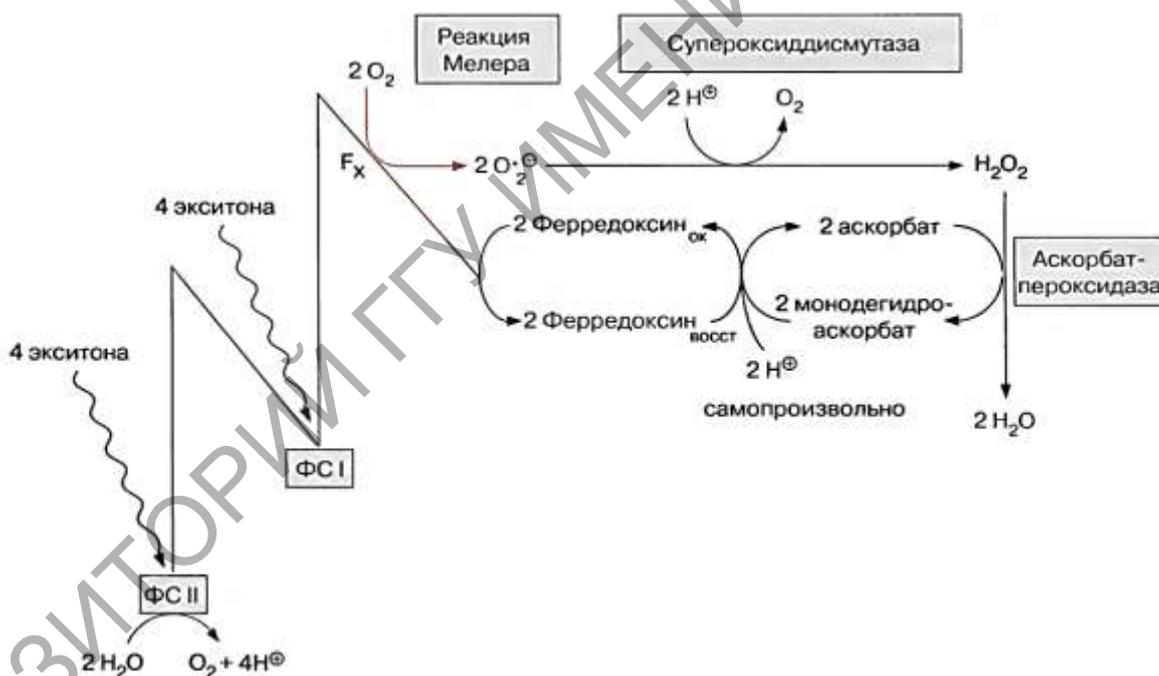
Супероксиддисмутаза катализирует дисмутацию $\cdot O_2^-$ с использованием двух протонов, в результате чего образуются H_2O_2 и O_2 :



$\bullet\text{O}_2^-$, H_2O_2 и $\bullet\text{OH}$ называют активными формами кислорода (АФК). Ионы металлов, восстановленные супероксидом, реагируют с перекисью водорода с образованием гидроксил-радикала:



Гидроксил-радикал ($\bullet\text{OH}$) представляет из себя очень реакционноспособное соединение, повреждающее ферменты и липиды путем их окисления. Растительная клетка лишена каких бы то ни было защитных ферментов для ликвидации $\bullet\text{OH}$. Поэтому, чтобы не допустить восстановления ионов металлов, происходит быстрая элиминация $\bullet\text{O}_2^-$ при участии супероксиддисмутазы. Но перекись водорода также может повреждать многие ферменты. Чтобы предотвратить это повреждение, перекись разрушается при участии аскорбатпероксидазы, которая локализована в тилакоидной мембране. Аскорбат, важнейший антиоксидант в растительной клетке, окисляется этим ферментом до радикала монодегидроаскорбата, который самопроизвольно превращается в аскорбат за счет ферредоксина, восстановленного в фотосистеме I. Монодегидроаскорбат может быть также восстановлен до аскорбата НАД(Ф)Н-зависимой монодегидроаскорбатредуктазой в строме хлоропластов и в цитозоле.



Главная функция реакции Мелера – диссипация в тепло избыточной энергии возбуждения фотосистемы I. Поглощение восьми экситонов ФС I приводит к образованию двух супероксид-радикалов и двух молекул восстановленного ферредоксина, который в дальнейшем используется в качестве восстановителя для разложения H_2O_2 . В каком-то смысле передачу электронов на кислород в реакции Мелера можно рассматривать как процесс, обратный окислению воды в ФС II. Реакция Мелера происходит в ситуации, когда пул ферредоксина перевосстановлен. При этом генерируется протонный градиент, так как электроны транспортируются в фотосистеме II и цитохром- b_6/f -комплексе. При наличии АДФ протонный градиент может быть исполь-

зован для синтеза АТФ. Но обычно при тех условиях, при которых идет реакция Мелера, наблюдается дефицит АДФ, поэтому протонный градиент может достигать значительной величины. Циклический транспорт электрона и реакция Мелера имеют общее свойство: они не служат для образования НАДФН за счет восстановления НАДФ. Поэтому электронный транспорт, приводящий к реакции Мелера, получил название псевдоциклического электронного транспорта.

Синтез АТФ. Энергия, выделяемая при движении электронов от P_{680} до P_{700} используется для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата (фотофосфорилирование).

Существует несколько теорий, разъясняющих механизм фосфорилирования АДФ, сопряженный с работой электрон-транспортной цепи. Пластохинон присоединяет два электрона и два протона со стороны стромы хлоропласта и переносит их через мембрану во внутритилакоидное пространство. Протоны также накапливаются внутри тилакоида и в результате фотоокисления воды.

Благодаря неравномерному распределению протонов по обеим сторонам мембраны создается разность химических потенциалов ионов водорода и возникает электрохимический мембранный потенциал ионов H^+ ($\Delta\mu_{H^+}$).



Энергия $\Delta\mu_{H^+}$ используется для обратного транспорта протонов из внутритилакоидного пространства в строму хлоропласта по особым каналам. С обратным транспортом протонов и связано фосфорилирование АДФ. Реакцию катализирует H^+ -АТФ-синтетаза, состоящая из двух частей: водорастворимой каталитической части, расположенной в строме хлоропласта, и мембранной части. Последняя представляет собой протонный канал, по которому протоны могут возвращаться в строму хлоропласта. Фермент H^+ -АТФ-синтетаза может синтезировать АТФ, пока двигаются протоны. Протоны двигаются, когда их концентрация во внутритилакоидном пространстве большая. На каждые два электрона, переданных по электрон-транспортной

цепи, внутри тилакоида накапливается 4H^+ . На каждые 3H^+ , возвращающихся назад в строму хлоропласта, синтезируется одна молекула АТФ.

Таким образом, конечными продуктами световых реакций фотосинтеза являются НАДФН и АТФ. Эти соединения используются затем соответственно как восстановительная сила и как источник для превращения CO_2 в сахар. Этапы, из которых складываются эти превращения, известны под общим названием «темновых реакций» фотосинтеза.

Тема 20. Метаболизм углерода при фотосинтезе.

1 C_3 -путь фотосинтеза, основные этапы, их характеристика

2 C_2 -путь, фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты

3 C_4 -путь фотосинтеза, его особенности и характеристика

4 Транспорт ассимилятов в растении

В результате фотохимических реакции в хлоропластах создается необходимый уровень АТФ и NADPH. Эти конечные продукты фотохимической фазы фотосинтеза стоят на входе в темновую – биохимическую фазу, где CO_2 восстанавливается до углевода:

Сами по себе АТФ и NADPH не в состоянии восстановить CO_2 . Очевидно, что темновая фаза фотосинтеза – сложный процесс, включающий большое количество реакций. Кроме того, существуют различные пути восстановления CO_2 . В настоящее время известны так называемые C_3 -путь и C_4 -путь фиксации CO_2 , фотосинтез по типу толстянковых (САМ-метаболизм) и C_2 -путь, или фотодыхание.

1 C_3 -путь фотосинтеза, основные этапы, их характеристика. Цикл Кальвина, или C_3 -путь ассимиляции CO_2 является основным и присущ всем растениям. Он был расшифрован американскими учеными во главе с М. Кальвином. В 1961 г. М. Кальвину за установление последовательности реакций в этом цикле была присуждена Нобелевская премия.

Цикл Кальвина принято подразделять на три этапа:

1. Карбоксилирование пятиуглеродного (C_5) сахара рибулозо-1,5-бисфосфата, приводящее к образованию двух молекул фосфоглицериновой кислоты (C_3).

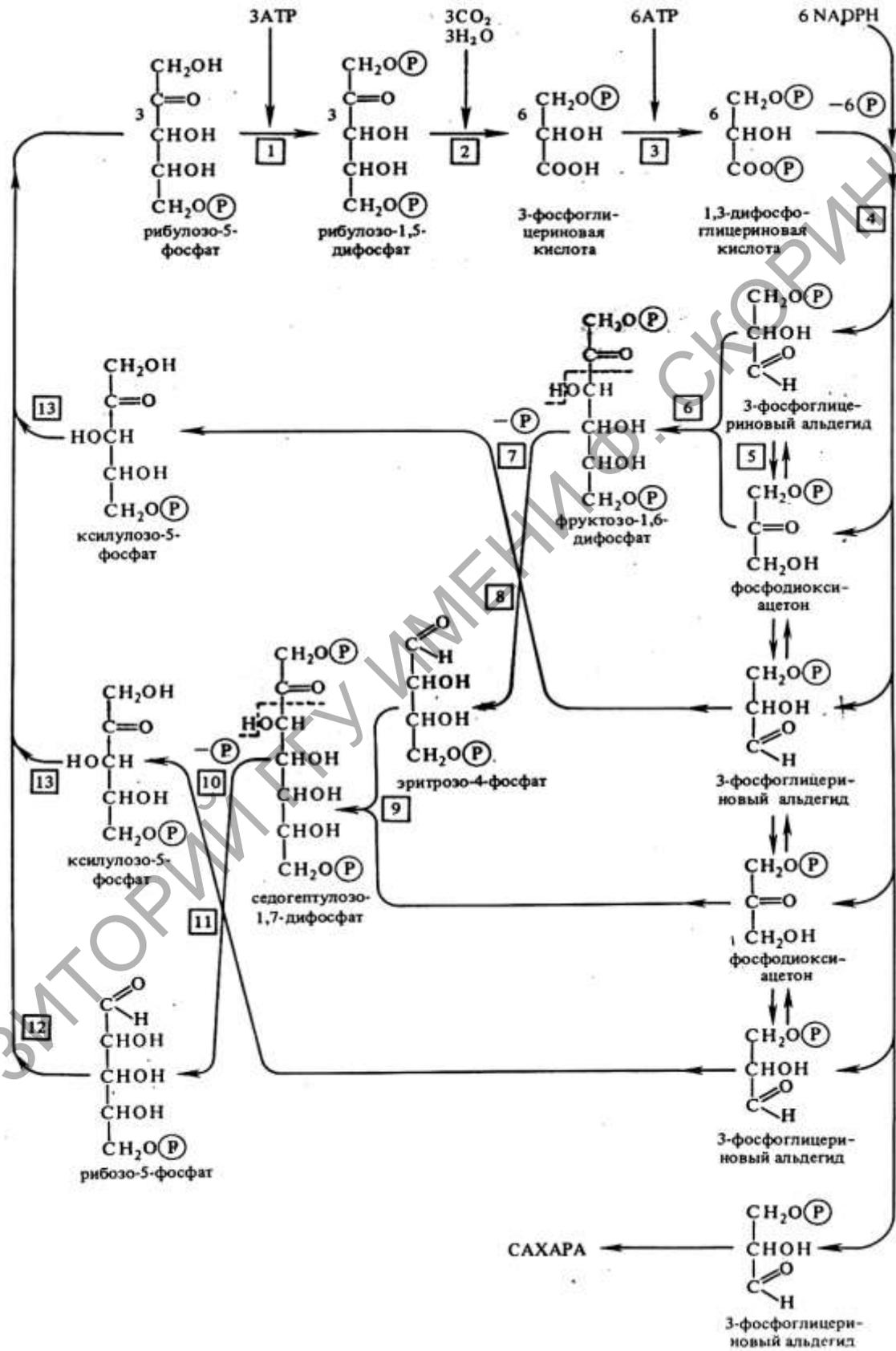
2. Восстановление 3-фосфоглицериновой кислоты (ФГК) до ФГА триозофосфата;

3. Регенерация акцептора CO_2 рибулозо-1,5-бисфосфата из триозофосфата.

Конечный продукт фотосинтеза, триозофосфат, экспортируется из хлоропластов с помощью специфичных транспортных систем. Однако большая часть образовавшихся молекул триозофосфата остается в хлоропласте и принимает участие в регенерации акцептора.

Цикл Кальвина начинается с присоединения CO_2 к рибулозо-1,5-бисфосфату (РубФ). РубФ является акцептором CO_2 . Карбоксилирование катализируется рибулозобисфосфаткарбоксилазой (РубФ-карбоксилазой; РубФК; Рубиско). Это самый распространенный фермент в мире. Продукт

реакции, содержащий 6 атомов углерода, тотчас распадается на 2 молекулы 3- фосфоглицериновой кислоты (ФГК).



ФГК является первичным продуктом ассимиляции углерода. Так как в ее молекуле содержится 3 атома углерода, то этот цикл получил второе

название – «С₃-цикла». Для дальнейших превращений ФГК необходимы продукты световой фазы – АТФ и НАДФН. Прежде всего, ФГК фосфорилируется при участии АТФ, и образуется 1,3-дифосфоглицериновая кислота (ДФГК). Реакция катализируется фосфоглицераткиназой.

Эта кислота восстанавливается за счет НАДФН и образуется 3-фосфоглицериновый альдегид (ФГА), частично превращающийся с помощью триозофосфатизомеразы в фосфодиоксиацетон (ФДА). Процесс восстановления ФГК до ФГА катализируется триозофосфатдегидрогеназой.

В результате остальных реакций цикла происходит регенерация РубФ. С помощью альдолазы ФДА соединяется с молекулой ФГА, и возникает молекула фруктозо-1,6-дифосфата (ФДФ).

Фруктозодифосфат дефосфорилируется и превращается во фруктозо-6-фосфат (Ф-6-Ф), что сопровождается накоплением в строме хлоропласта неорганического фосфата. От фруктозо-6-фосфата отщепляется двууглеродный фрагмент (–СО–СН₂ОН), который переносится на третью молекулу ФГА. Реакция идет при участии транскетолазы. В результате образуется пентоза – ксилулозо-5-фосфат, а от Ф-6-Ф остается 4-углеродистый сахар – эритрозо-4-фосфат (Э-4-Ф). Эритрозо-4-фосфат соединяется с молекулой ФДА, и образуется семиуглеродистый сахар – седогептулозо-1,7-дифосфат (СДФ). После отщепления фосфата седогептулозодифосфат превращается в седогептулозофосфат (С-7-Ф). Затем от седогептулозофосфата отщепляется 2-углеродный фрагмент, который переносится на триозу. Образуются еще одна молекула ксилулозо-5-фосфата и рибозо-5-фосфат (Р-5-Ф). Обе молекулы ксилулозо-5-фосфата и молекула рибозо-5-фосфата с помощью рибозофосфатизомеразы и рибулозофосфат-3-эпимеразы превращаются в три молекулы рибулозо-5-фосфата (Ру-5-Ф). Последние фосфорилируются с помощью АТФ, образовавшихся во время световой фазы фотосинтеза, и возникают три молекулы рибулозо-1,5-бисфосфата (РубФ). Эту реакцию катализирует фосфорибулокиназа. Таким образом, расходуются еще три молекулы АТФ. На этом цикл замыкается и может начаться снова.

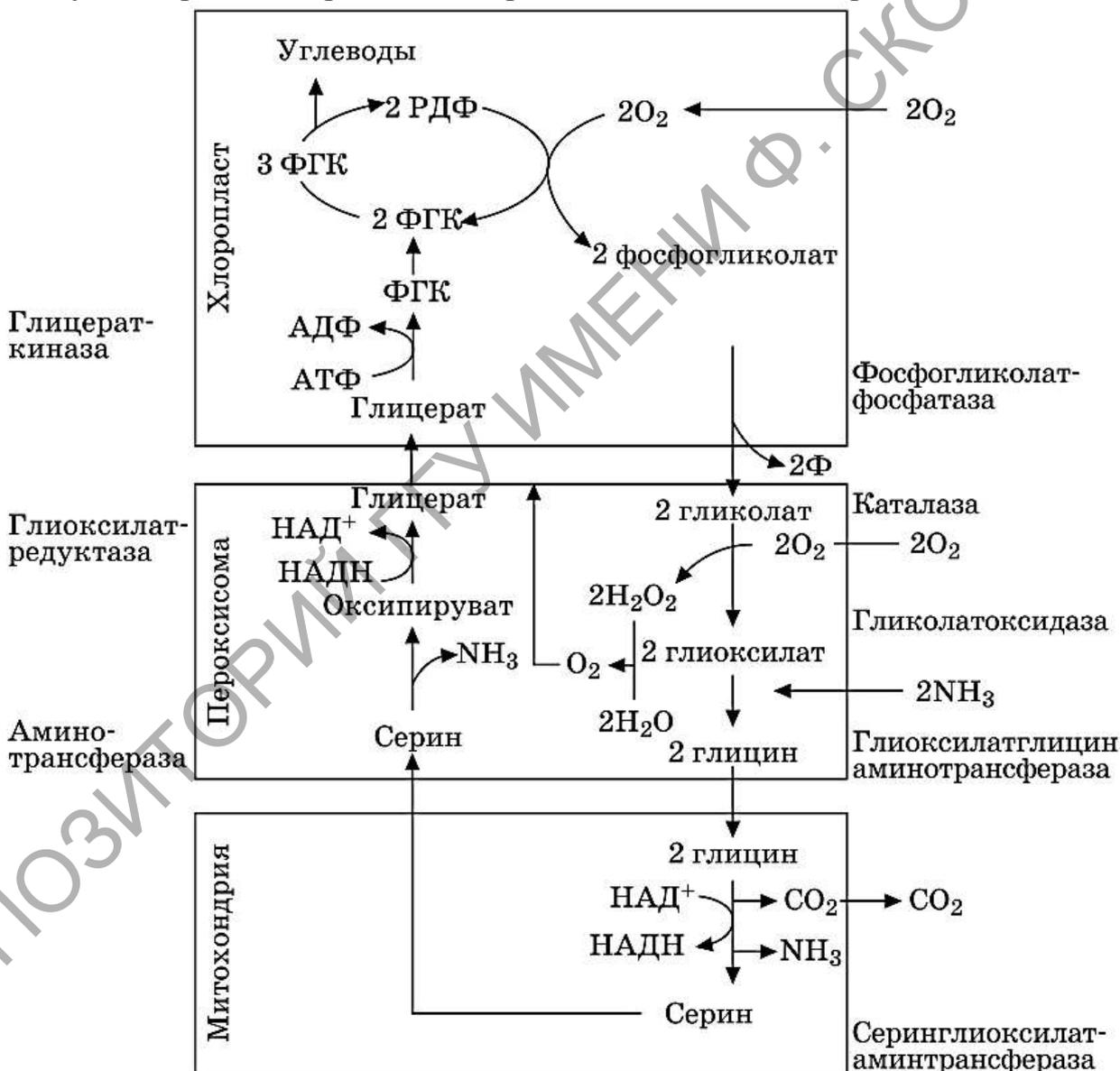
Рibuлозофосфат и ФГА – это конечные продукты этого цикла. Все остальные вещества, участвующие в нем, называют промежуточными. Поскольку в этом цикле образуются пентозы, то его еще называют восстановительным пентозофосфатным циклом (ВПФ-цикл).

Система регуляции цикла Кальвина сложно организована и включает метаболический, энергетический и генетический контроль. В основе регуляции лежит возможность изменения направления и скорости протекания биохимических реакций цикла. Это реализуется, во-первых, за счет изменения каталитической активности ферментов, а во-вторых, за счет влияния метаболитов и коферментов на протекающие процессы по принципу действия масс. Транспорт метаболитов из хлоропластов становится при этом важнейшим фактором регуляции метаболизма углерода.

Важной особенностью «регулируемых» ферментов цикла Кальвина является зависимость их активности от света. Световая активация цикла Кальвина включает ряд механизмов, изменяющих каталитическую активность

ферментов. Помимо этого свет контролирует содержание ферментов цикла Кальвина на генетическом уровне. Установлено, что свет активирует экспрессию генов малой субъединицы RuБФ-карбоксилаз-оксигеназы через фоторецепторы красного и синего света.

2 C₂-путь – фотодыхание – метаболизм гликолевой кислоты. Фотодыханием называют поглощение растениями кислорода и выделение углекислого газа на свету. У C₃-растений его интенсивность может составлять до 50 % от интенсивности фотосинтеза. У C₄-растений фотодыхание практически отсутствует. Начальный этап фотодыхания связан с оксигеназной активностью фермента RuБФ-карбоксилазы и осуществляется в хлоропластах, последующие реакции проходят в пероксисомах и митохондриях.



Присоединение кислорода к молекуле RuБФ приводит к тому, что вместо двух молекул ФГК образуется одна молекула ФГК и одна молекула фосфогликолата. Выходя из хлоропласта, фосфогликолат при участии фосфогликолатфосфатазы дефосфорилируется и превращается в гликолат, который поступает в специальную органеллу – пероксисому.

В пероксисоме гликолат реагирует с поглощаемым клеткой кислородом; в результате образуются глиоксилат и перекись водорода. Реакцию катализирует гликолатоксидаза. Перекись тотчас же разлагается каталазой на воду и кислород, который выделяется в атмосферу, а глиоксилат в результате реакции трансаминирования, идущей при участии глиоксилатглицинамиотрансферазы, превращается в глицин, транспортирующийся в митохондрию. Здесь из двух молекул глицина при участии серинглиосилатаминотрансферазы синтезируется одна молекула серина, образуются CO_2 , аммиак и восстанавливается НАД. CO_2 или выделяется в атмосферу, т.е. теряется для растения, или используется в C_3 -цикле. Предполагают, что образующийся НАДН может включиться в электрон-транспортную цепь дыхания, что приводит при его окислении к синтезу АТФ.

Серин транспортируется из митохондрии в пероксисому, где после дезаминирования превращается в оксипВК, который потом восстанавливается при участии глиоксилатредуктазы в глицерат за счет НАДН. Глицерат транспортируется в хлоропласт, где фосфорилируется за счет АТФ в присутствии глицераткиназы, и образуется ФГК. ФГК является конечным продуктом этого цикла.

Она может поступить в C_3 -цикл для регенерации РуБФ или использоваться для синтеза сахарозы или крахмала.

Гликолат считается первичным продуктом этого цикла, поэтому цикл превращения его в триозофосфат (ФГК) назвали гликолатным.

Таким образом, фотодыхание – это еще один цикл фотосинтеза, **особенности** которого перечислены ниже:

- CO_2 образуется во время превращения двух молекул глицина в серин;
- во время этого цикла, как и при дыхании, поглощается кислород и выделяется углекислый газ;
- в течение цикла образуется свободный аммиак, который не выделяется во внешнюю среду, а используется для аминирования оксилутарата, в результате образуется глутамат;
- ФГК может использоваться для синтеза сахарозы или крахмала.

В настоящее время гликолатный цикл рассматривают как процесс, выполняющий **важные функции** в растительном организме.

Во-первых, этот цикл, как и другие циклы фотосинтеза, является источником промежуточных веществ для различных синтезов.

Во-вторых, гликолатный цикл играет важную роль в образовании таких аминокислот, как серин и глицин, т.е. связан с азотным обменом растения.

В-третьих, при образовании серина из глицина восстанавливается митохондриальный НАД, при окислении которого образуется АТФ.

И наконец, *в-четвертых*, появились данные, согласно которым избыток продуктов C_3 -цикла увеличивает скорость гликолатного цикла, а их недостаток усиливает интенсивность C_3 -цикла.

Фотодыхание имеет ряд **отличий** от «темнового» дыхания клеток, связанного с процессами окисления органических соединений в ходе цикла Кребса и работы ЭТЦ митохондрий.

Во-первых, фотодыхание активируется светом высокой интенсивности, тогда как процессы «темнового» дыхания митохондрий на свету ингибируются.

Во-вторых, фотодыхание усиливается в присутствии высоких концентраций кислорода, что связано с активацией в этих условиях оксигеназной функции фермента РубФ-карбоксилазы; максимум «темнового» дыхания наблюдается при концентрации кислорода около 2 %.

В-третьих, фотодыхание требует совместного функционирования хлоропластов, пероксисом и митохондрий; «темновое» дыхание связано исключительно с митохондриями.

В-четвертых, первичными продуктами фотодыхания являются фосфогликолат, гликолат и глиоксилат – двухуглеродные органические кислоты, дальнейшее преобразование которых приводит к образованию аминокислот глицина и серина.

3 С₄-путь фотосинтеза, его особенности и характеристика. С₃-цикл – основной, но не единственный путь восстановления двуокиси углерода. Так, австралийские ученые М.Д. Хетч и К.Р. Слэк в 1967 г. обнаружили, что у кукурузы, сахарного тростника, сорго и некоторых других тропических растений первичным продуктом темновой фазы является не ФГК, а ЩУК. Кроме того, было обнаружено, что эти растения имеют не только гранальные, но и агранальные хлоропласты. Первые расположены в основных клетках мезофилла, а вторые – в паренхимных клетках, окружающих одним слоем каждый проводящий пучок. Этот слой клеток был назван обкладкой проводящего пучка.

В результате дальнейших исследований был открыт еще один цикл фотосинтеза, названный циклом Хетча – Слэка, или С₄-циклом. Последнее название связано с тем, что первичный продукт карбоксилирования – ЩУК содержит в своей молекуле 4 атома углерода.



Принципиальная схема С₄-метаболизма

Акцептором углекислого газа в этом цикле является фосфоенолпируват (ФЕП). В результате карбоксилирования ФЕП образуется ЩУК и ортофосфат. Катализирует эту реакцию – фосфоенолпируваткарбоксилаза (ФЕП-карбоксилаза). Она локализована в цитозоле или на внешней мембране хлоропласта. Следовательно, образование ЩУК происходит вне гранального хлоропласта. Образовавшийся ЩУК поступает в хлоропласт и здесь восстанавливается до малата.

У некоторых растений ЩУК превращается в аспартат с помощью аспартаминотрансферазы: оксалоацетат + NH₃ + НАДФН → аспартат + Н₂О.

Малат или аспартат транспортируется из клеток мезофилла в хлоропласты паренхимных клеток, один слой которых окружает каждый проводящий пучок. В зависимости от того, какая кислота – малат или аспартат – транспортируется в клетки обкладки, растения делят на два типа: малатный и аспартатный.

Высвобождение СО₂ в клетках обкладки может происходить тремя различными путями. У большинства С₄-растений **декарбоксилирование малата с сопутствующим окислением пирувата катализируется малик-энзимом (декарбоксилирующей малатдегидрогеназой).**

У растений одной группы высвобождение СО₂ происходит в хлоропластах клеток обкладки, окисление малата до пирувата сопровождается восстановлением НАДФ⁺ (этот тип С₄- метаболизма называется **НАДФ-малатдегидрогеназным**, НАДФ-МДГ С₄).

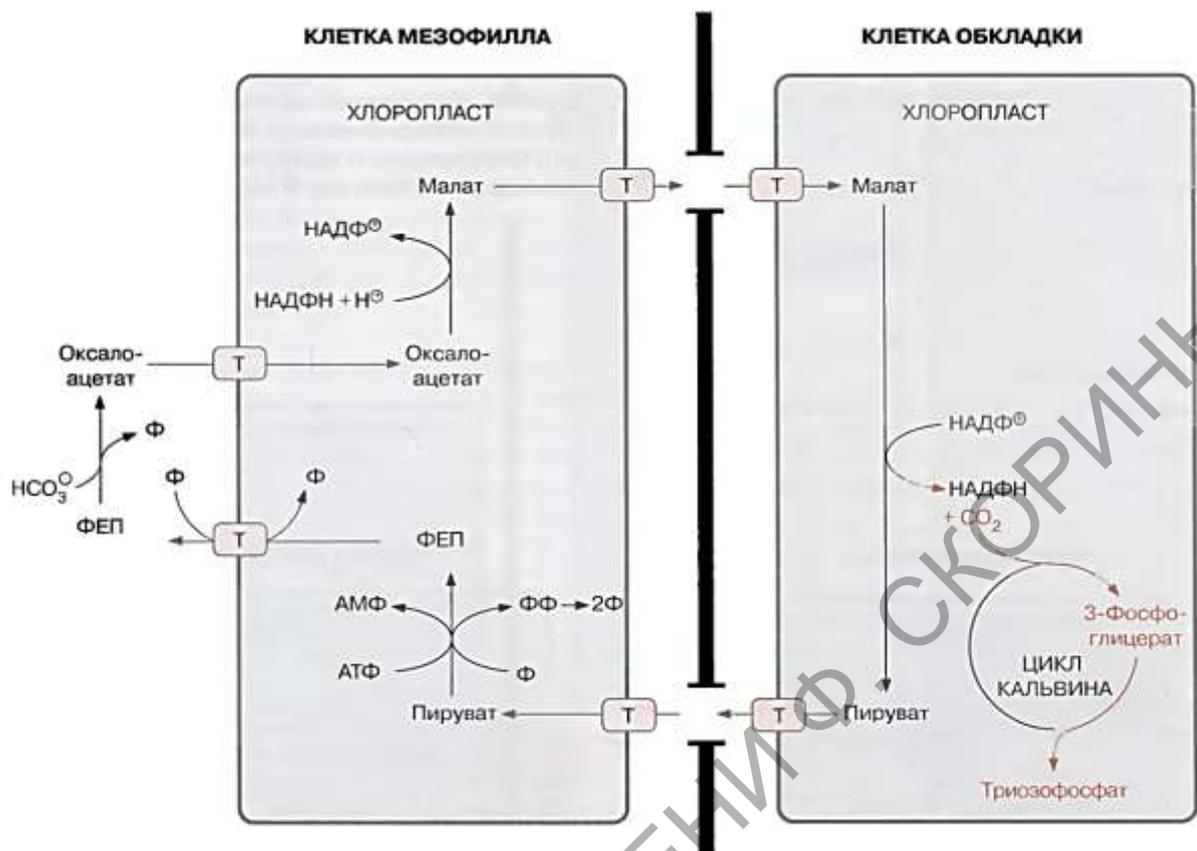
У растений другой группы вместо НАДФ⁺ восстанавливается НАД⁺, соответствующий малик-энзим локализован **в митохондриях клеток обкладки** (НАД-малатдегидрогеназный тип С₄-метаболизма, НАД-МДГ С₄).

У растений третьей группы ЩУК декарбоксилируется **в цитозоле клеток обкладки** при участии фермента ФЕП- карбоксикиназы с образованием ФЕП (ФЕП-карбоксикиназный тип С₄-метаболизма, ФЕПКК С₄). Для этой реакции необходим АТФ.

С₄-метаболизм у растений НАДФ-малатдегидрогеназного типа. В эту группу растений входят такие важные сельскохозяйственные культуры, как кукуруза и сахарный тростник.

ЩУК, который образуется в результате карбоксилирования ФЕП, с помощью специфичного переносчика транспортируется в хлоропласты, где восстанавливается НАДФ- малатдегидрогеназой до малата. Образовавшийся малат выносится в цитозоль.

Малат диффундирует из клеток мезофилла в клетки обкладки через плазмодесмы. Малик-энзим, который локализован в хлоропластах клеток обкладки, катализирует конверсию малата в пируват с выделением СО₂, который фиксируется RubisCO. Образовавшийся пируват с участием специфичного переносчика экспортируется из хлоропластов клеток обкладки и диффундирует через плазмодесмы в клетки мезофилла, где он с помощью другого переносчика входит в хлоропласты.

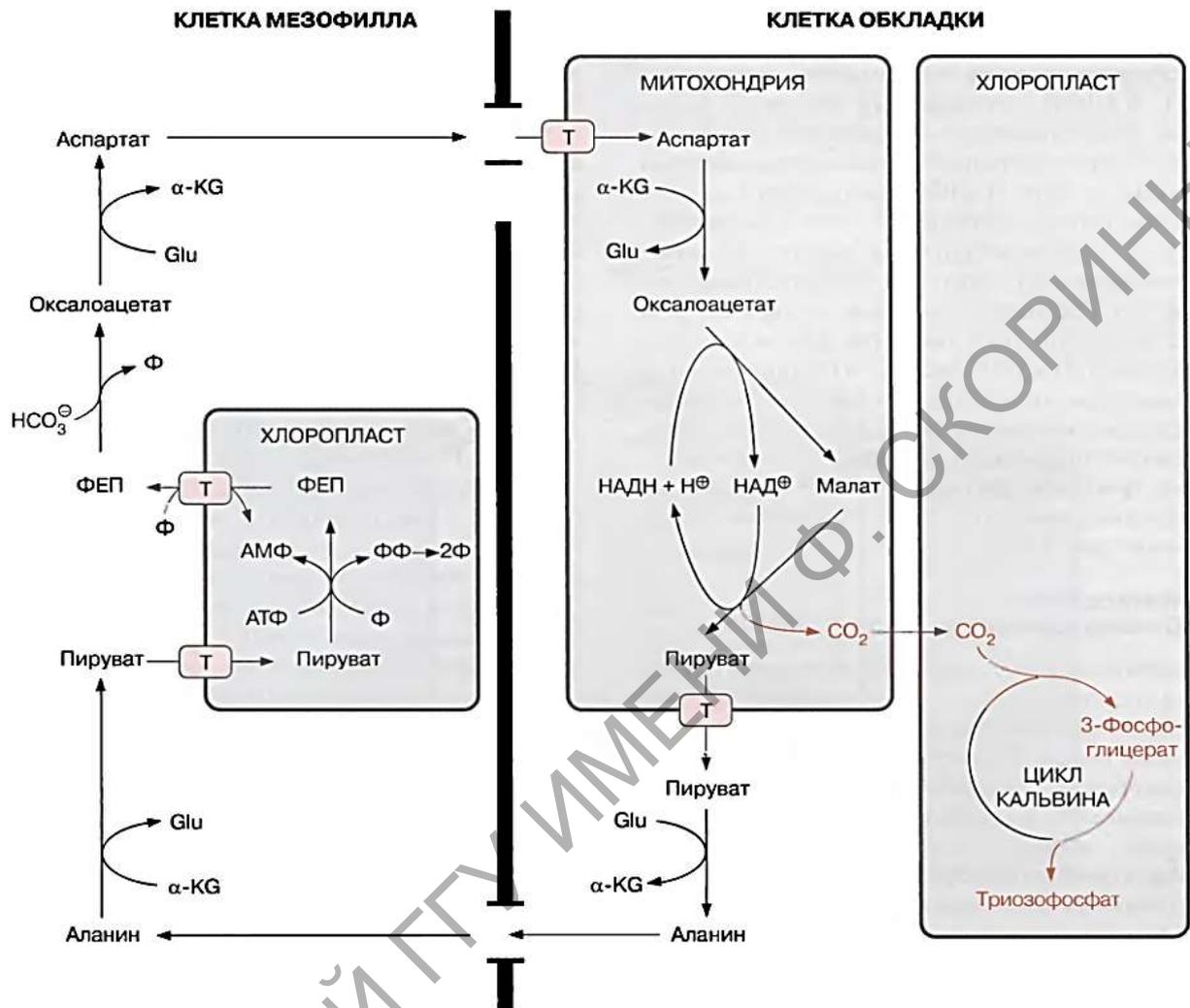


Фермент **пируватфосфатдикиназа** в хлоропластах клеток мезофилла превращает пируват в ФЕП в ходе довольно необычной реакции. Название «дикиназа» обозначает фермент, который катализирует двукратное фосфорилирование. В обратимой реакции один фосфатный остаток передается с АТФ на пируват, а второй – на фосфат, в результате чего образуется пирофосфат. Пирофосфатаза, локализованная в строме хлоропластов, мгновенно гидролизует вновь образовавшийся пирофосфат, что делает реакцию необратимой. Таким образом, пируват необратимо преобразуется в ФЕП с потреблением двух богатых энергией фосфатных групп АТФ (который превращается в АМФ). ФЕП экспортируется из хлоропластов в цитозоль в обмен на неорганический фосфат (ФЕП-фосфатный переносчик).

C₄-метаболизм НАД-малатдегидрогеназного типа обнаружен у большинства видов, включая просо. В данном случае ЩУК в цитозоле **клеток мезофилла** переаминируется в **аспартат**. После диффузии через плазмодесмы аспартат входит в **митохондрии клеток обкладки** через специфичный переносчик и там превращается в ЩУК, который затем восстанавливается до малата. В митохондриях малат окисляется НАД-зависимым малик-энзимом, в результате реакции образуются пируват и CO₂. CO₂, который выделяется в митохондриях, диффундирует в хлоропласты клеток обкладки, которые находятся в тесном контакте с митохондриями. В хлоропластах CO₂ служит субстратом для RubisCO.

В цитозоле пируват переаминируется в аланин, который затем диффундирует в клетки мезофилла. В клетках мезофилла аланин превращается в пируват с участием изофермента аминотрансферазы. Пируват транспортиру-

ется в хлоропласты, где превращается в ФЕП с участием **пируватфосфаткиназы**.

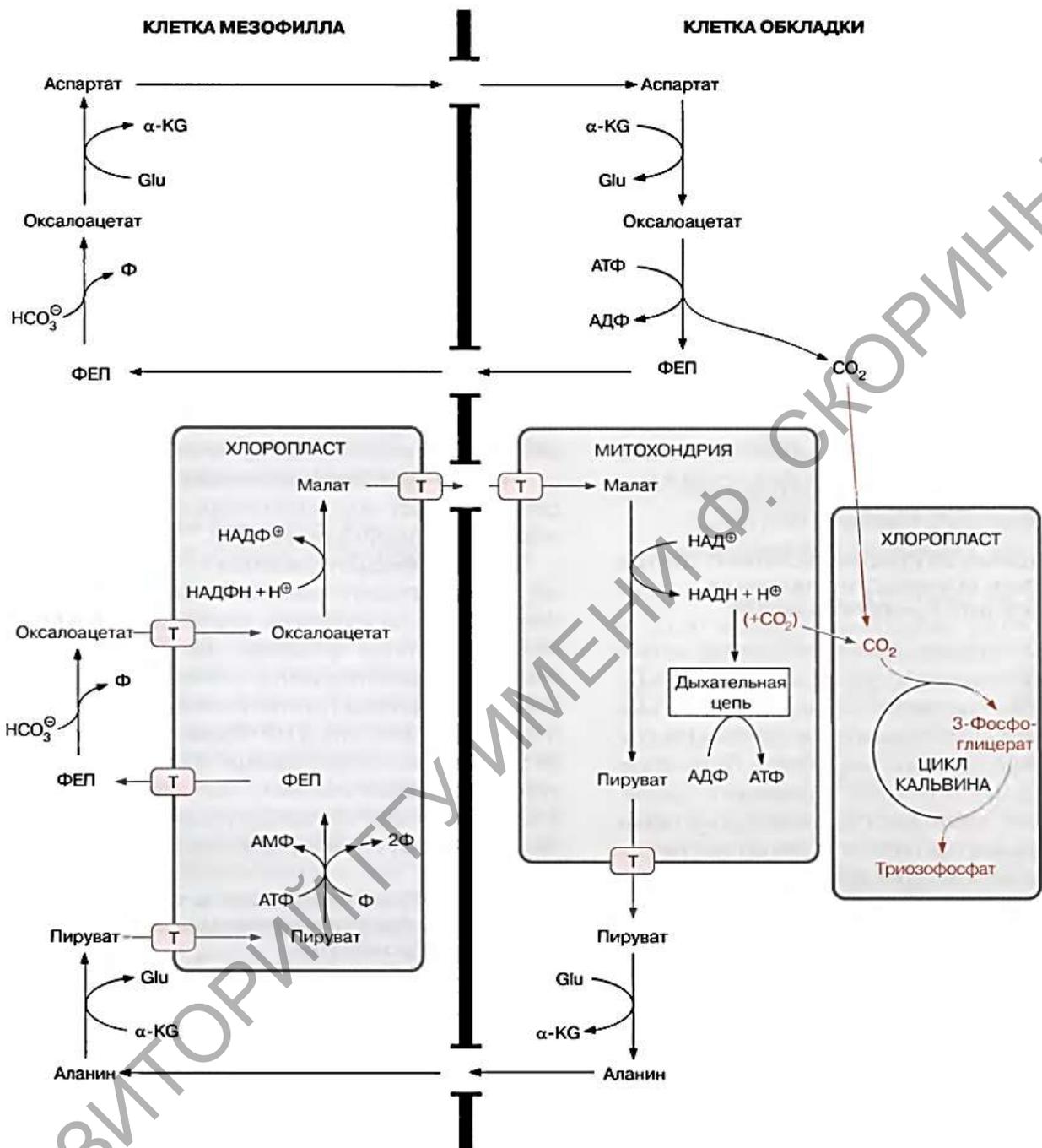


C₄-метаболизм ФЕП-карбоксикиназного типа. Этот тип метаболизма обнаружен у нескольких быстро растущих тропических злаков, которые используются в качестве кормовых культур.

Как и в C₄-метаболизме НАД-малатдегидрогеназного типа, ЩУК превращается в аспарат в клетках мезофилла. Аспарат диффундирует в клетки обкладки, где с участием аминотрансферазы, локализованной в цитозоле, происходит регенерация ЩУК. В цитозоле под действием фермента ФЕП-карбоксикиназы ЩУК превращается в ФЕП с затратой АТФ. Выделившийся в реакции CO₂ диффундирует в хлоропласты, а ФЕП диффундирует обратно в клетки мезофилла.

У растений этого типа затраты АТФ на накачивание CO₂ в клетки обкладки связаны исключительно с потреблением АТФ ФЕП-карбоксикиназой. Митохондрии обеспечивают эту реакцию необходимым количеством АТФ, окисляя малат при участии НАД-малик-энзима. Источником малата, как и в случае НАДФ-малатдегидрогеназного типа, являются клетки мезофилла. Таким образом, в метаболизме C₄-ФЕП-карбоксикиназного типа лишь неболь-

шая часть CO_2 высвобождается в митохондриях, а большая часть – в цитозоле.



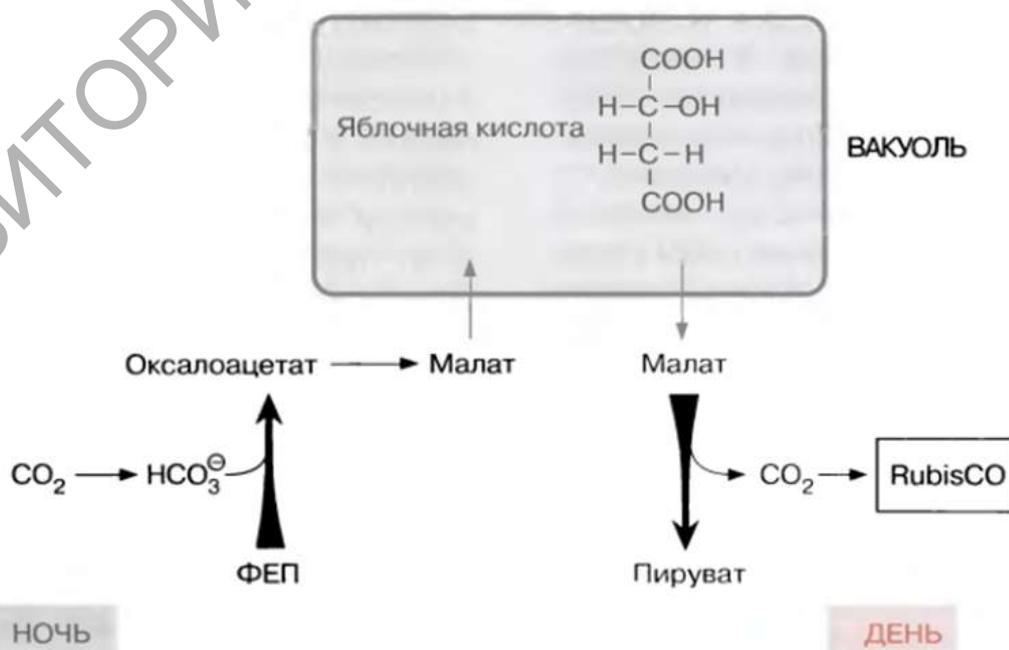
Итак, для C_4 -цикла характерны следующие особенности: 1) из оксалоацетата – первичного продукта – образуются малат или аспартат; 2) цикл делится на два этапа: первый – карбоксилирование ФЕП в клетках мезофилла, второй – декарбоксилирование малата или аспартата в клетках обкладки; 3) цикл разделен в пространстве: начинается и кончается в основных клетках мезофилла, а декарбоксилирование происходит в клетках обкладки.

C_3 - и C_4 -циклы действуют совместно. Такое совместное функционирование двух циклов получило название кооперативного фотосинтеза. Основная функция C_4 -цикла – концентрирование CO_2 для C_3 -цикла. C_4 -цикл является своеобразным насосом для C_3 -цикла, с помощью которого CO_2 атмосферы переносится в C_3 -цикл.

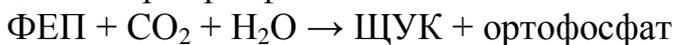
Если C_3 -цикл есть у всех растений, то C_4 -цикл к настоящему времени обнаружен у однодольных и двудольных наземных растений 16 семейств. Большинство самых злостных на Земле сорняков – это C_4 -растения, а большинство сельскохозяйственных культур относятся к C_3 -растениям. C_4 -растения – это преимущественно растения тропиков и субтропиков, они очень урожайны; в условиях засухи и высоких температур у них фотосинтез идет с достаточно высокой интенсивностью.

ФЕП-карбоксилаза может фиксировать двуокись углерода при гораздо более низких ее концентрациях, чем это делает РуБФ-карбоксилаза. Благодаря функционированию углекислотной помпы (C_4 -цикла) концентрация CO_2 в клетках обкладки, где идет C_3 -цикл, в несколько раз больше, чем в окружающей среде. Это очень важно, так как C_4 -растения живут в условиях повышенных температур, когда растворимость CO_2 значительно снижена. В листьях C_4 -растений карбоксилирование происходит дважды.

САМ-фотосинтез. В сухих местах существуют растения-суккуленты, у которых устьица открыты ночью и закрыты днем для уменьшения транспирации. Через открытые устьица ночью CO_2 входит и фиксируется в форме кислоты, которая хранится до следующего дня, когда она распадается с образованием CO_2 . Этот CO_2 вступает в цикл Кальвина, который теперь может работать при закрытых устьицах. Принципиальная схема этого процесса схожа с таковой для C_4 -метаболизма, и отличается только тем, что карбоксилирование и декарбоксилирование разделены во времени, а не в пространстве. Поскольку этот тип метаболизма был впервые обнаружен в семействе Crassulaceae (толстянковые) и включает в себя этап запасания кислоты, он был назван САМ. К важным сельскохозяйственным культурам относятся такие САМ-растения, как ананас и мексиканская агава – источник натуральных волокон (сизаль, волокна для производства шпагатов, канатов, дешевых ковров и других грубых тканей).



Поглощаемый CO_2 используется, как и у C_4 -растений, для карбоксилирования ФЕП. ФЕП образуется ночью из крахмала в результате его гидролиза и включения образовавшегося глюкозо-6-фосфата в гликолиз. Катализирует реакцию карбоксилирования ФЕП-карбоксилаза. В результате образуется оксалоацетат и ортофосфат:



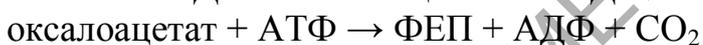
ЩУК восстанавливается до малата при участии малатдегидрогеназы:
 $\text{ЩУК} + \text{НАДН} + \text{H}^+ \rightarrow \text{малат} + \text{НАД}^+$

Малат накапливается в вакуоли, поэтому в течение ночи клеточный сок становится все более кислым.

На следующий день утром малат выходит из вакуоли в цитозоль. Здесь происходит его окислительное декарбоксилирование при помощи НАДФ-малатдегидрогеназы (декарбоксилирующей), образуются пируват, CO_2 , и восстанавливается НАДФ⁺:
 $\text{малат} + \text{НАДФ}^+ \rightarrow \text{ПВК} + \text{CO}_2 + \text{НАДФН} + \text{H}^+$

Пируват фосфорилируется за счет АТФ с помощью пируватфосфаткиназы, и образуется ФЕП. CO_2 и НАДФН используются в C_3 -цикле.

Кроме того, на свету малат может вновь с помощью малатдегидрогеназы превратиться в оксалоацетат, который декарбоксилируется под действием ФЕП-карбоксикиназы:



ФЕП-карбоксилаза, НАДФ-малатдегидрогеназа и ФЕП-карбоксикиназа находятся в цитозоле, поэтому катализируемые ими реакции происходят вне хлоропласта. По мере расходования кислот, накопленных ночью в вакуоли, величина рН клеточного сока вновь возрастает.

Образующийся после декарбоксилирования на свету малата или оксалоацетата ФЕП в результате ряда реакций превращается в ФГК или в глюкозо-6-фосфат. Днем малат ингибирует ФЕП-карбоксилазу. ФГК может включиться в цикл Кальвина в хлоропласте, а глюкозо-6-фосфат – в первичный крахмал и в таком виде храниться, пока не наступит ночь. Таким образом, днем в хлоропластах этих растений идет обычный C_3 -цикл.

Как и C_4 -цикл, САМ-тип фотосинтеза является дополнительным, поставляющим CO_2 в C_3 -цикл у растений, приспособившихся к жизни в условиях повышенных температур или недостатка влаги. Днем в жару САМ-растения запасают CO_2 , образующийся в результате дыхания, а ночью, когда устьица открыты, они поглощают CO_2 из воздуха. Ночью CO_2 дыхания связывается ФЕП-карбоксилазой. Концентрация CO_2 в листьях САМ-растений днем колеблется от 0,5 до 2 %, а ночью падает ниже ее уровня в атмосфере. Повышенная концентрация двуокиси углерода способствует фотосинтезу. САМ-фотосинтез помогает уменьшать транспирацию и запасать воду, но продуктивность этих растений намного ниже, чем C_3 -растений.

В настоящее время этот тип фотосинтеза обнаружен у представителей 25 семейств. У некоторых растений этот цикл функционирует всегда, у других – только в неблагоприятных условиях. Переход к САМ-фотосинтезу про-

исходит в условиях водного дефицита и высокой температуры днем и низкой ночью.

4 Транспорт ассимилятов в растении. Листья, а точнее хлоропласты, снабжают образовавшимися в них органическими веществами все незеленые органы растения. Орган, поставляющий ассимиляты, называется донором, а орган, получающий их, – акцептором. Вещества передвигаются от доноров к акцепторам. Донорами ассимилятов являются взрослые листья, акцепторами – меристемы, формирующиеся органы, в том числе молодые листья. Запасяющие органы: корни, стебли, клубни, корневища, луковицы – сначала являются акцепторами, а потом – донорами. Из них запасенные вещества передвигаются в точки роста и в быстро растущие органы.

Образовавшиеся в хлоропласте вещества должны поступить сначала в цитозоль, затем в проводящие ткани листовой пластинки и по ним транспортироваться в органы-акцепторы.

Как и в транспорте воды, различают три типа транспорта ассимилятов: внутриклеточный, ближний и дальний. Ближний транспорт происходит по симпласту и апопласту, а дальний – по ситовидным трубкам.

Внутриклеточный транспорт ассимилятов. Наружная мембрана хлоропласта проницаема для большинства органических и неорганических веществ. Кроме того, она содержит специальные переносчики, с помощью которых белки поступают в хлоропласт. Внутренняя мембрана хлоропласта контролирует транспорт белков, липидов, органических кислот и углеводов между хлоропластом и цитозолем. Например, через внутреннюю мембрану из хлоропласта в цитозоль могут пройти триозофосфаты (ФДА, ФГА и иногда ФГК), малат, глицин, серин, аспарагин, аланин, гликолат. Главным соединением, выходящим из хлоропласта, является ФДА.

Транспорт триозофосфатов через внутреннюю мембрану хлоропласта в цитозоль совершается с помощью переносчика, расположенного в ней, и сопряжен с обратным транспортом ортофосфата в органеллу. При освещении хлоропластов, особенно синим светом, проницаемость их мембран увеличивается, что способствует оттоку ассимилятов.

В цитозоле из триозофосфатов синтезируются сахароза, гексозы, аминокислоты, ФЕП, ПВК, малат, оксалоацетат. Эти реакции протекают очень быстро. Например, сахарозу можно обнаружить в цитозоле уже через несколько секунд. Благодаря этим превращениям концентрация триозофосфатов в цитозоле не увеличивается, и их отток продолжается из хлоропласта по градиенту концентрации.

Поскольку для НАД, НАДФ и их восстановленных форм наружная мембрана хлоропласта непроницаема, то часть ФДА в цитозоле может превратиться в ФГА, который окисляется до 1,3-диФГК, а потом до 3-ФГК. Образовавшаяся ФГК возвращается в хлоропласт, где снова восстанавливается до ФГА. В хлоропласт может возвращаться и ортофосфат. Это позволяет хлоропластам иметь фосфор, необходимый для образования АТФ во время световой фазы.

Ближний транспорт ассимилятов в листе. Часть поступивших в цитозоль веществ используется в данной клетке, а часть выходит из нее и передвигается к ближайшему, самому маленькому проводящему пучку. Из клетки в клетку вещества в листовой пластинке передвигаются по градиенту концентрации со скоростью 10-60 см/ч.

Пути транспорта. На долю проводящих пучков приходится около 25 % от общего объема листовой пластинки, причем 95 % пучков – мелкие. Длина всех проводящих пучков на 1 см² листовой пластинки составляет от 20 до 100 см. В состав самых мелких пучков входят 1-2 сосуда, одна ситовидная трубка с сопровождающими клетками и паренхимные клетки.

Ситовидные трубки состоят из тонкостенных, удлинённых, лишенных ядер живых клеток. Топопласт в этих клетках исчезает; митохондрии очень мелкие. На месте вакуоли появляются пучки микротрубочек и фибриллярных белков, названных Ф-белками. Микротрубочки и Ф-белки ориентированы вдоль трубки и образуют сетку. Они увеличивают внутреннюю поверхность трубки. Функции Ф-белков пока точно неизвестны. Главная масса цитоплазмы сосредоточена в пристенном слое.

Поперечные стенки, расположенных друг над другом в ряд клеток (члеников) ситовидной трубки, называют ситовидными пластинками из-за большого количества пор. Поры занимают 15-30 % площади ситовидной пластинки. У покрытосеменных на 1 мкм² находится в среднем 3-6 пор; диаметр пор – 0,5-5,0 мкм. Он может изменяться благодаря отложению специального полисахарида – каллозы (аморфного полимера глюкозы). Кроме каллозы, диаметр пор может уменьшаться из-за отложения целлюлозы и пектиновых веществ на клеточных стенках в районе пор. Через поры проходят плазмодесмы. Большая часть растворенных веществ, двигающихся по флоэме, пересекает ситовидную пластинку по этим плазмодесмам.

К каждому членику ситовидной трубки примыкают одна, две или три сопровождающие клетки. Сопровождающая клетка имеет большое ядро, в ней много рибосом и митохондрий, есть эндоплазматическая сеть. Во время транспорта веществ эти клетки могут выделять вещества в ситовидные трубки, т.е. они выполняют секреторную функцию. Кроме того, они снабжают ситовидные трубки АТФ. Сопровождающие клетки соединены с ситовидными трубками многочисленными плазмодесмами.

Кроме ситовидных трубок и сопровождающих клеток, в состав флоэмы входят паренхимные клетки, имеющие большие вакуоли. Паренхимные клетки флоэмы снабжают ситовидные трубки и сопровождающие клетки метаболитами. В клетках флоэмной паренхимы временно могут запасаться сахара и другие ассимиляты. Из этих клеток вещества либо пассивно диффундируют, либо активно передвигаются в ситовидные трубки.

В зависимости от количества проводящих пучков в листовой пластинке расстояния от фотосинтезирующей клетки до флоэмных окончаний могут быть различными. Однако в среднем они не превышают 3-4 клеток и составляют сотые доли миллиметра. На каждое флоэмное окончание приходится всего лишь несколько фотосинтезирующих клеток. Таким образом, ассими-

ляты поступают в ситовидные трубки через сопровождающие или паренхимные клетки флоэмных окончаний.

Очень часто между ситовидными трубками и паренхимными клетками мезофилла находятся передаточные клетки. Передаточные клетки паренхимны по форме и примыкают к сосудам или к ситовидным трубкам. Стенки этих клеток имеют многочисленные выросты, благодаря которым сильно увеличивается их свободное пространство и площадь плазмалеммы, поскольку она в точности повторяет все изгибы стенки. Выросты могут образовываться на всех сторонах клетки (А-тип) или только на тех, которые примыкают к ситовидной трубке (Б-тип). Они глубоко проникают в цитоплазму, в результате любая часть плазмалеммы всегда находится достаточно близко от органелл. Особенно часто к выростам клеточной стенки приближаются митохондрии. Передаточные клетки активно поглощают ассимиляты из соседних клеток мезофилла и передают их через плазмодесмы в ситовидную трубку.

Поскольку прямого контакта проводящих пучков с каждой клеткой паренхимы нет, одна часть образовавшихся в ходе фотосинтеза веществ передвигается к ситовидной трубке из одного протопласта в другой через плазмодесмы, т.е. по симпласту. Внутри каждой плазмодесмы находится канал ЭПР (десмотубула). Вещества могут транспортироваться в цитозоле и по десмотубуле. Другая их часть выходит из фотосинтезирующей клетки через плазмалемму в свободное пространство клеточной стенки и передвигается по апопласту. Фотосинтезирующие клетки легко выделяют в свободное пространство сахарозу.

Загрузка флоэмных окончаний – это активный транспорт веществ в ситовидные трубки самых мелких проводящих пучков.

Какие вещества входят во флоэмные окончания? Концентрация флоэмного сока колеблется от 8 до 20 %. На 90 % он состоит из углеводов, в основном из сахарозы. Свободные глюкоза, фруктоза в нем практически отсутствуют. У многих древесных растений в его состав входят олигосахара: рафиноза, стахиоза, вербаксоза, сахароспирты – маннит, сорбит и дульцит. В нем также содержатся аминокислоты, амиды, органические кислоты, гормоны, растворимые белки, неорганические ионы (кальций, молибден, калий, фосфат); до 1 % АТФ, которая все время расходуется, взамен поступает новая; рН флоэмного сока равен 8,0-8,5.

Загрузка окончаний флоэмы сахарозой и другими ассимилятами в листе происходит против градиента концентрации. Следовательно, для загрузки флоэмы необходима энергия (АТФ).

Предполагают, что молекулы сахарозы транспортируются через плазмалемму ситовидных трубок с помощью специального белка-переносчика вместе с протонами. Захватив протон, белок соединяется с молекулой сахарозы (или другого ассимилята), его форма изменяется, и молекула метаболита переносится через мембрану. Протоны потом выходят из клеток флоэмы с помощью H^+ -АТФазы. Затем они снова поступают в ситовидную трубку вместе с молекулами сахарозы. Для работы этого переносчика необходим гради-

ент концентрации ионов водорода. По-видимому, в плазмалемме сопровождающих клеток работают H^+ -помпы, переносящие протоны в свободное пространство клетки и создающие градиент ионов водорода. Вслед за поступлением осмотически активных веществ в ситовидные трубки входит вода, увеличивается гидростатическое давление. На дальнейший транспорт ассимилятов влияет градиент гидростатического давления.

Отток ассимилятов из фотосинтезирующих клеток в проводящие ткани осуществляется избирательно: в окончания флоремы поступают, во-первых, не все вещества и, во-вторых, они поступают с разной скоростью. Этим объясняется состав флоэмного сока. Поскольку сахарозы во флоэмном соке содержится больше, чем в тканях листа, то это также говорит об избирательном поступлении веществ в ситовидные трубки. Из аминокислот легче других поступает в ситовидные трубки треонин. Аспарат почти совсем не поступает во флоэмные окончания, а в фотосинтезирующих клетках его намного больше, чем треонина.

Направление транспорта ассимилятов в листовой пластинке строго определено: ассимиляты передвигаются из флоэмных окончаний в мелкие, а потом во все более крупные проводящие пучки.

Дальний транспорт ассимилятов. По проводящим тканям могут передвигаться лишь вещества, растворимые в воде. Крахмал, белки, жиры, синтезированные в листьях, под влиянием соответствующих ферментов превращаются в более простые водорастворимые соединения и оттекают к потребляющим или запасующим органам. Здесь из них вновь образуются необходимые белки, жиры и углеводы.

Сахароза – основная транспортная форма углеводов. Во время транспорта по флоэме плазмалемма ситовидных трубок задерживает молекулы сахарозы. В этих трубках нет ферментов, которые разлагают сахарозу, поэтому она передвигается по ним не изменяясь. Молекулы большинства других веществ могут свободно диффундировать в ситовидные трубки и из них. В ситовидных трубках поддерживается концентрационный градиент благодаря паренхимным клеткам: если в ситовидной трубке много сахарозы, она оттекает в паренхимные клетки; если мало, – в ситовидные трубки из паренхимных клеток.

Желательно, чтобы транспортирующиеся вещества не включались активно в проводящих тканях в дыхание и в другие химические реакции. Ситовидные трубки имеют приспособления для некоторого снижения своего метаболизма и лучшей транспортировки, в частности, углеводов. Одно из таких приспособлений – уменьшение числа митохондрий, поэтому в самих ситовидных трубках снижается интенсивность дыхания, а следовательно, расход углеводов на дыхание. Необходимую энергию для транспорта веществ ситовидным трубкам поставляют сопровождающие клетки, имеющие большую интенсивность дыхания по сравнению с клетками паренхимы. Отсутствие ядер в клетках ситовидных трубок ограничивает нуклеиновый обмен, а значит, расход аминокислот для синтеза белков. В результате большая часть углеводов и аминокислот транспортируется по растению в другие органы.

Состав и концентрация транспортируемых по флоэме веществ изменяются в течение суток, сезона, а также зависят от того, к какой ткани направлен поток ассимилятов.

Механизмы транспорта веществ по флоэме изучены недостаточно. Существует много теорий о механизме флоэмного транспорта, из которых две наиболее признаны. Первая из них – теория массового тока под давлением – была предложена Э. Мюнхом.

Согласно ей между фотосинтезирующими клетками, где образуются органические вещества, и зонами активного потребления ассимилятов (корень, плоды, клубни и др.) создается осмотический градиент, трансформирующийся в ситовидных трубках в градиент гидростатического давления, в результате чего возникает направленный поток жидкости от органа-донора к органу-акцептору. Создание повышенной концентрации органических веществ в ситовидных трубках, составляющих флоэмные окончания в листьях, происходит путем активного транспорта с затратой значительного количества метаболической энергии.

Поступление органических веществ в ситовидные трубки усиливает в них осмотическое давление и вызывает приток воды из ксилемы, вследствие чего создается зона повышенного гидростатического давления. В акцепторной зоне, наоборот, происходят поглощение низкомолекулярных органических соединений и использование их на синтез высокомолекулярных запасных веществ и структурных элементов, образующихся в зонах роста новых клеток. В результате снижается концентрация низкомолекулярных веществ и формируется зона пониженного осмотического и гидростатического давления в ситовидных трубках, находящихся в непосредственном контакте с акцепторными клетками.

Таким образом, в транспортной системе флоэмы формируются две зоны – с повышенным и пониженным гидростатическим давлением. Между ними за счет перепада давления образуется массовый поток жидкости с растворенными в ней сахарозой и другими органическими веществами. Наличие гидростатического давления в ситовидных трубках флоэмы подтверждено экспериментально и не вызывает сомнения. Несмотря на целый ряд экспериментальных подтверждений, гипотеза Э. Мюнха объясняет не все явления, связанные с транспортом веществ. Она, например, совершенно не доказывает, почему ситовидные трубки сохраняются живыми и сопровождаются клетками-спутниками, для чего нужны ситовидные пластинки и флоэмный белок, сильно замедляющие движение массового потока жидкости по ситовидным трубкам.

В 1979 г. Д. Спаннер выдвинул электроосмотическую теорию. На каждой ситовидной пластинке существует отрицательный электрический заряд. Он возникает благодаря циркуляции ионов калия между клеткой-члеником ситовидной трубки и сопровождающей ее клеткой. Ион калия активно (с затратой энергии) поглощается выше ситовидной пластинки и проникает через нее в ниже расположенный членик ситовидной трубки, из которого ионы калия пассивно выходят в сопровождающую клетку. Каждый движущийся ка-

тион окружен молекулами воды, которые двигаются вместе с ним. Ток воды увлекает с собой молекулы сахарозы и других веществ. Плазмалемма ситовидной трубки непроницаема для сахарозы и не дает ей выйти из ситовидной трубки в сопровождающую клетку. Для задержки движения молекул сахарозы по градиенту концентрации, как и для поддержания избирательной проницаемости мембран ситовидных трубок, нужна энергия (АТФ). Снабжают ситовидные трубки АТФ сопровождающие клетки.

Некоторые ученые считают, что в транспорте ассимилятов участвуют нити Ф-белков и микротрубочки ситовидных трубок. Сокращаясь перистальтически, они проталкивают раствор. Скорее всего транспорт веществ по флоэме осуществляется с помощью разных механизмов. Функционирование каждого из них зависит от конкретных условий.

Разгрузка флоэмных окончаний происходит в органах-акцепторах ассимилятов. В плазмалемме клеток этих органов существует H^+ -помпа, которая закисляет апопласт и таким образом создает условия для выделения ионов калия и сахарозы сначала в апопласт, а потом в симпласт.

Направление тока ассимилятов. С помощью меченых атомов было установлено, что движение веществ по флоэме в отличие от движения их по ксилеме не имеет определенного направления: в нижней части побега оно обычно направлено вниз к корням, в других частях направление зависит от взаимного расположения донора и акцептора. Вверх и вниз вещества передвигаются, вероятно, по разным ситовидным трубкам.

У многолетних растений, например деревьев, весной, когда они после зимы трогаются в рост, органические вещества, отложенные в корнях и стеблях в качестве запаса, превращаются в водорастворимые вещества и в большом количестве поднимаются вверх к почкам по ситовидным трубкам, а также по сосудам древесины вместе с водой и минеральными солями (в составе пасоки). По мере роста листьев и образования в них ассимилятов, усиливается нисходящий ток веществ по ситовидным трубкам.

Ассимиляты никогда не распределяются равномерно по всему растению. Они направляются преимущественно туда, где больше их потребление. Такими активными центрами потребления являются быстро растущие или запасающие органы. Они как бы притягивают (аттрагируют) ассимиляты, поэтому их еще называют аттрагирующими.

Вещества передвигаются по градиенту концентрации, который возникает между местами синтеза и аттрагирующими центрами. Направление транспорта определяется интенсивностью обмена веществ и скоростью развития отдельных органов. Молодые листья не только не отдают ассимиляты, но для своего роста дополнительно получают органические вещества от более старых листьев или из запасающих органов. Взрослые листья отдают ассимиляты акцептору, обладающему в данный момент большей силой притяжения. Как правило, расстояние между донором и акцептором должно быть минимальным. Поэтому нижние листья до самого пожелтения снабжают ассимилятами корни; верхние – верхушечную почку и молодые листья, а ли-

стья, расположенные ближе всего к плодам, – формирующиеся плоды. Следовательно, направление оттока зависит от местоположения листа.

В течение жизни растения активным центром потребления становится то один, то другой орган, поэтому направление и скорость транспорта изменяются. Например, у злаков во время их кущения активными центрами потребления являются формирующиеся листья, в фазу выхода в трубку – стебель и соцветие, а после цветения ассимиляты направляются главным образом в семена. Таким образом, направление транспорта ассимилятов регулируется самим растением.

Итак, ассимиляты из листа распределяются между многими акцепторами (цветками, плодами). С другой стороны, каждый акцептор получает ассимиляты из многих листьев. Этот принцип распределения обеспечивает равномерное снабжение тканей-акцепторов и равномерное заполнение запасящих органов.

Большое значение в распределении ассимилятов имеют гормоны, накапливающиеся в каждом растущем или запасящем органе. Ассимиляты движутся туда, где содержится больше гормонов, т.е. именно гормоны создают аттрагирующие зоны. Гормоны регулируют синтез АТФ и работу H^+ -помп. С помощью гормонов и искусственных стимуляторов роста можно несколько изменить направление транспорта ассимилятов.

Направление транспорта может изменяться в зависимости от возраста растения. У многолетних растений в конце вегетационного сезона все листья снабжают органическими веществами корни и расположенные в разных частях запасящие органы. У однолетних двудольных основная масса ассимилятов до начала цветения транспортируется в корень, откуда они с транспирационным током в измененной форме могут возвращаться в побег по ксилеме. После цветения все листья снабжают развивающиеся плоды, так что на долю корней остается очень мало ассимилятов.

На транспорт ассимилятов влияет физиологическое состояние органов-акцепторов. Если молодой лист попал в плохие условия, то взрослый лист не делится с ним ассимилятами, и молодой лист засыхает.

Значительное влияние на скорость передвижения оказывают условия внешней среды, влияющие на общий обмен веществ растения. Одним из главных факторов, влияющих на транспорт веществ, является кислород, необходимый для дыхания клеток флоэмы. Транспорт ассимилятов по флоэме требует большого количества энергии, поэтому интенсивность дыхания проводящих пучков в несколько раз выше, чем окружающих клеток основной паренхимы.

Скорость транспорта ассимилятов по флоэме зависит от температуры. Оптимальной является температура $+20 - +30$ °С. Дальнейшее повышение температуры до 40 °С или ее понижение тормозит отток ассимилятов из пластинки листа. Отношение к охлаждению у разных растений неодинаково: южные растения, например фасоль, приостанавливают полностью транспорт при температуре $+1 - +2$ °С, тогда как у сахарной свеклы такое охлаждение только замедляет транспорт.

Оттоку ассимилятов из листьев помогает хорошее водоснабжение. Однако в условиях засухи отток ассимилятов из листа уменьшается не сразу, некоторое время он продолжается с прежней скоростью, даже несмотря на торможение скорости фотосинтеза.

Условия минерального питания тоже влияют на транспорт ассимилятов. Если растения тыквы перенести из почвы в дистиллированную воду, то транспорт ассимилятов в корни уменьшится, это приводит к снижению образования органических кислот в корнях.

Тема 21. Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов.

- 1 Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез.
- 2 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов.
- 3 Связь фотосинтеза с продуктивностью растений.

1 Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез. В физиологии растений пользуются двумя понятиями: **истинный и наблюдаемый фотосинтез**. Это обусловлено следующими соображениями. **Скорость или интенсивность фотосинтеза** характеризуется количеством CO_2 , поглощенного единицей поверхности листа в единицу времени. Определение интенсивности фотосинтеза можно проводить газометрическим методом по изменению (уменьшению) количества CO_2 в замкнутой камере с листом. Однако вместе с фотосинтезом идет процесс дыхания, во время которого выделяется CO_2 . Следовательно, итоговые результаты дают представление об интенсивности наблюдаемого фотосинтеза. Для определения величины истинного фотосинтеза необходимо сделать поправку на дыхание. Поэтому перед опытом определяют в темноте интенсивность дыхания, а потом интенсивность наблюдаемого фотосинтеза. Затем количество CO_2 , выделенного при дыхании, прибавляют к количеству CO_2 , поглощенного на свету. Внося эту поправку, считают, что интенсивность дыхания на свету и в темноте одинакова. Но эти поправки не могут дать оценку истинного фотосинтеза, потому что, во-первых, при затемнении листа исключается не только истинный фотосинтез, но и фотодыхание; во-вторых, так называемое темновое дыхание в действительности зависит от света.

Поэтому во всех экспериментальных работах по фотосинтетическому газообмену листа отдают предпочтение данным по наблюдаемому фотосинтезу. Более точный метод изучения интенсивности фотосинтеза – метод меченных атомов (измеряют количество поглощенного $^{14}\text{CO}_2$).

Когда пересчет количества поглощенного CO_2 на единицу поверхности трудно провести (хвойные, семена, плоды, стебель), полученные данные относят к единице массы. Учитывая, что фотосинтетический коэффициент (отношение объема выделенного кислорода к объему поглощенного CO_2) равен единице, скорость наблюдаемого фотосинтеза можно оценивать по количе-

ству миллилитров кислорода, выделенного единицей площади листа за единицу времени.

Для характеристики фотосинтеза, кроме показателя интенсивности (скорости), пользуются и другими показателями: квантовый расход, квантовый выход фотосинтеза, ассимиляционное число.

Квантовый расход – это отношение количества поглощенных квантов к количеству ассимилированных молекул CO_2 . Обратная величина названа **квантовым выходом**. **Ассимиляционное число** – это соотношение между количеством CO_2 и количеством хлорофилла, который содержится в листе.

Скорость (интенсивность) фотосинтеза – один из важнейших факторов, влияющих на урожай. Поэтому выяснение факторов, от которых зависит фотосинтез, должно способствовать усовершенствованию агротехнических мероприятий и повышению продуктивности растений.

Теоретически скорость фотосинтеза, как и скорость любого многостадийного биохимического процесса, должна лимитироваться скоростью самой медленной реакции. Так, например, для темновых реакций фотосинтеза нужны НАДФН и АТФ, поэтому темновые реакции зависят от световых реакций. При слабой освещенности скорость образования этих веществ слишком мала, чтобы обеспечить максимальную скорость темновых реакций, поэтому свет будет лимитирующим фактором.

Влияние внутренних условий на фотосинтез. *Скорость оттока ассимилятов из хлоропластов* имеет значение в поддержании определенной интенсивности фотосинтеза. «Затоваривание» хлоропластов продуктами фотосинтеза снижает скорость этого процесса у растений. Нормально растущее дерево активно потребляет ассимиляты на рост ветвей, ствола, корневых систем, на формирование плодов и семян, биосинтез живицы (у хвойных), млечного сока (у каучуконосов). Переполнения хлоропластов ассимилятами в данном случае не происходит, и интенсивность фотосинтеза поддерживается на высоком уровне. Благоприятствуют этому и оптимальные условия внешней среды. Любое ускорение оттока ассимилятов усиливает интенсивность фотосинтеза. Даже образование и выделение живицы в небольших количествах у сосны вызывает ускоренный отток продуктов фотосинтеза из хвои и, как следствие, повышение скорости фотосинтеза. Плохая аэрация почвы, недостаток или избыток воды и элементов минерального питания, низкая температура воздуха и почвы задерживают отток ассимилятов из хлоропластов и за счет этого снижают интенсивность фотосинтеза.

Концентрация хлорофилла в листьях растений не бывает лимитирующим фактором. Однако количество его может уменьшаться при различных заболеваниях (мучнистая роса, ржавчина, вирусные болезни), недостатке минеральных веществ и с возрастом (при нормальном старении). Пожелтение листьев получило название хлороза. Хлоротические пятна на листьях – часто симптом заболевания или недостатка минеральных веществ. Хлороз может быть вызван и недостатком света, так как свет нужен для конечной стадии биосинтеза хлорофилла.

Генетические особенности растения. Интенсивность фотосинтеза различна у растений различных систематических групп и жизненных форм. У трав она в основном больше, чем у деревьев.

Величина интенсивности фотосинтеза зависит и от типа восстановления CO_2 . У C_3 -растений она равняется 20-40, у C_4 -растений – 50-80 и даже 100 $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, у растений типа САМ – 3-20 $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$.

Внутри близкородственных групп растений скорость фотосинтеза варьирует мало. Только в неблагоприятных условиях, например во время засухи, четко обнаруживаются различия: более засухоустойчивые виды и сорта сохраняют более высокую интенсивность фотосинтеза.

Фотосинтетический аппарат очень устойчив, он работает у разных видов примерно с одинаковой скоростью. Эволюция его мало затронула. Это еще раз доказывает, что при всем морфологическом разнообразии растительного мира биохимические процессы тождественны.

Возраст растений. У всех растений только в самом начале жизненного цикла, когда формируется фотосинтетический аппарат, интенсивность фотосинтеза увеличивается, а быстро достигнув максимальной величины, медленно уменьшается.

Максимальная фотосинтетическая активность листа совпадает с завершением его формирования. После этого интенсивность фотосинтеза некоторое время не изменяется, а затем с начала старения листа падает.

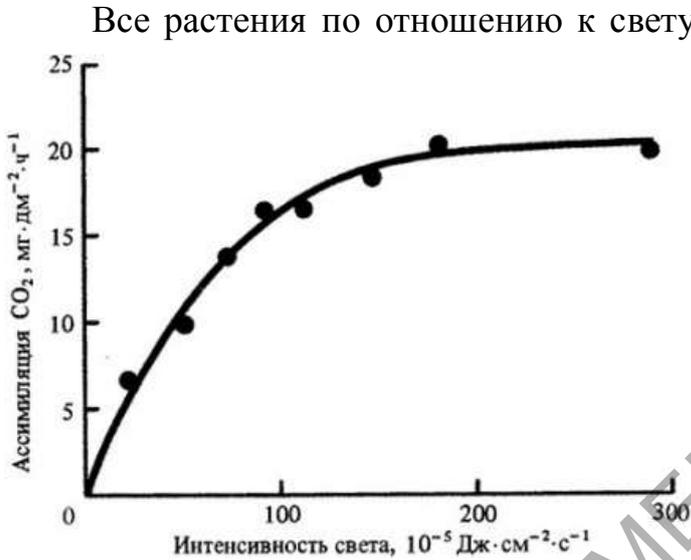
Интенсивность фотосинтеза зависит от структуры хлоропластов. При их старении разрушаются тилакоиды. Световая фаза идет тем хуже, чем больше возраст хлоропластов. В условиях достаточного количества воды и азота, задерживающих старение хлоропластов, скорость фотосинтеза с возрастом снижается медленнее.

2 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. Принцип лимитирующих факторов формулируют следующим образом: при одновременном влиянии нескольких факторов скорость химического процесса «тормозится» фактором, который ближе всех к минимальному уровню (изменение именно этого фактора будет непосредственно влиять на данный процесс).

Этот принцип впервые был установлен Ф. Блекманом в 1915 г. С тех пор было неоднократно показано, что разные факторы, например концентрация CO_2 и освещенность, могут взаимодействовать между собой и лимитировать процесс, хотя часто один из них все же главенствует. Освещенность, концентрация CO_2 и температура – вот те главные внешние факторы, влияющие на скорость фотосинтеза. Однако большое значение имеет водный режим, минеральное питание и др.

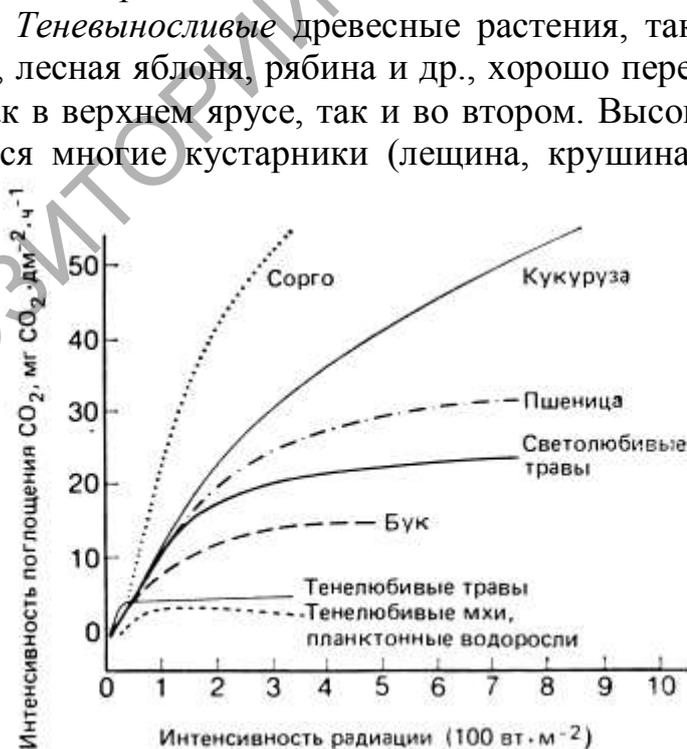
Одни из указанных факторов, например освещенность и снабжение CO_2 , действуют на фотосинтез *прямо*, другие - содержание воды и минеральных элементов в почве - нередко *опосредованно*, через воздействие на другие физиологические процессы, на темновое дыхание и фотодыхание.

Для большинства растений прямая зависимость интенсивности фотосинтеза от **интенсивности света** проявляется лишь при сравнительно небольшой величине последнего. В дальнейшем при повышении освещенности прирост фотосинтеза становится все меньше и меньше, и, наконец, кривая фотосинтеза переходит на плато. Это состояние, называемое световым насыщением (СН), свидетельствует о том, что интенсивность фотосинтеза в данный момент больше всего зависит от других, нежели освещенность факторов.



Все растения по отношению к свету делятся на две большие группы: светлюбивые и теневыносливые. Под светлюбием обычно понимается способность растений расти и развиваться только при хорошем освещении. **Светлюбивые** травянистые растения не выносят затенения и растут на открытых местах. К ним относятся все сельскохозяйственные культуры, растения лугов, степей, пустынь, солончаков. Среди древесных пород светлюбивыми являются лиственница, сосна, ясень, осина, береза, дуб и др. Они растут на открытых местах или в первом верхнем ярусе леса. Светлюбивые деревья отличаются ажурной кроной, быстрым очищением ствола от сучьев, ранним изреживанием древостоя. Естественное возобновление в таких лесах, как правило, отсутствует или представлено слабо.

Теневыносливые древесные растения, такие как ель, пихта, клен, вяз, липа, лесная яблоня, рябина и др., хорошо переносят затенение и встречаются как в верхнем ярусе, так и во втором. Высокой теневыносливостью отличаются многие кустарники (лещина, крушина, бересклет, бузина и др.), а также лесные травы (сныть, копытень, ясменник, папоротники, медуница и др.) и мхи. Некоторые из этих трав настолько приспособились жить под пологом леса, что не выносят прямого света и после рубки леса погибают (кислица, недотрога и др.), так как они являются гигрофитами. Эту небольшую группу расте-



тис, как в верхнем ярусе, так и во втором. Высокой теневыносливостью отличаются многие кустарники (лещина, крушина, бересклет, бузина и др.), а также лесные травы (сныть, копытень, ясменник, папоротники, медуница и др.) и мхи. Некоторые из этих трав настолько приспособились жить под пологом леса, что не выносят прямого света и после рубки леса погибают (кислица, недотрога и др.), так как они являются гигрофитами. Эту небольшую группу расте-

ний иногда называют *тенелюбами*. При выставлении таких растений на свет у них резко нарушаются водный режим, фотосинтез и другие жизненно важные процессы.

Теневыносливые древесные растения *отличаются* от светолюбивых растений густой и плотной кроной, их листья могут развиваться не только по периферии, но и в глубине кроны. Кроме того, крона их имеет обычно большую протяженность по высоте ствола, так как деревья этой группы медленнее очищаются от сучьев. Насаждения из теневыносливых древесных пород характеризуются более медленным самоизреживанием.

Существуют различия анатомической структуры светолюбивых и теневыносливых растений. Листья светолюбивых растений толще, что связано с более сильным развитием палисадной паренхимы (2 - 3 слоя), имеют более плотную сеть жилок. Клетки их листьев обычно меньших размеров, но число устьиц на единицу поверхности значительно больше, благодаря чему CO_2 быстрее проникает внутрь листа.

Даже листья одного и того же дерева, располагаясь на различных сторонах кроны, внутри или на периферии ее, имеют явно выраженный световой или теневой характер. Теневые листья отличаются не только структурой, но и большим содержанием хлорофилла, благодаря чему способны использовать небольшое количество света, проникающего в крону.

Для теневыносливых древесных растений характерна листовая мозаика, когда листья отдельных ветвей располагаются в одной плоскости, не затеняя друг друга.

Чем глубже лист расположен в кроне или дальше от вершины, тем меньше он получает света. У светолюбивых древесных растений (лиственница, береза, сосна) побеги желтеют и усыхают при 10 - 20 % от общего количества падающего света, а у теневыносливых при значительно более низких величинах (у ели, пихты, бука - при 1-3 %, у кипариса - при 0,5 %).

C_4 -растения относятся к наиболее светолюбивым растениям. Под пологом леса способны расти только теневыносливые C_3 -растения. Вместе с тем под пологом широколиственных лесов может расти особая группа светолюбивых ранцветущих растений, так называемые *эфемероиды*, которые способны пройти весь цикл онтогенетического развития до распускания листьев древесных пород, пока освещенность велика (пролеска сибирская, ветреница, гусиный лук, хохлатки).

Минимум освещенности, при которой еще возможно существование древесных растений, выражается следующими величинами: лиственница - 6000 лк, береза - 4000, осина - 3700, сосна - 3300, дуб - 1500, ель - 1000, липа - 700, бук - 400, самшит - 300 лк. Первые в этом ряду древесные растения относятся к наиболее светолюбивым растениям, последние - к наиболее теневыносливым.

Теневыносливые и светолюбивые древесные растения различаются и световым компенсационным пунктом (СКП), под которым понимается та освещенность, при которой растение в процессе фотосинтеза образует столько органических веществ, сколько оно тратит за это же время на дыхание.

Растение может расти только в том случае, если освещенность выше СКП. Теневыносливые растения растут при слабой освещенности, прежде всего потому, что обладают невысокой интенсивностью дыхания и соответственно низким СКП. При слабом освещении светолюбивые растения работают с отрицательным балансом, т.е. больше выделяют CO_2 , чем поглощают, а теневыносливые растения - с положительным.

Приспособление к той или иной освещенности тесно связано с возрастом растения. Всходы древесных растений более теневыносливы, чем взрослые экземпляры.

Световой компенсационный пункт наименьший у теневыносливых и самый высокий у C_4 -растений. Среднее положение занимают светолюбивые C_3 -растения. Это свидетельствует о том, что дыхание с наименьшей интенсивностью протекает у теневыносливых растений, затем у светолюбивых C_3 -растений и, наконец, у растений с C_4 -типом фотосинтеза. На СКП влияют также условия увлажнения почвы, содержание CO_2 в воздухе и некоторые другие факторы. У очень молодых листьев СКП сдвигается в сторону больших значений, ибо у них весьма высока интенсивность дыхания. В целом улучшение факторов среды приводит к сдвигу СКП влево, в сторону меньших значений. Абсолютное значение СКП колеблется от нескольких десятков люкс у теневыносливых, до сотен - у светолюбивых и до 1000-1300 лк у C_4 -растений.

Связь интенсивности фотосинтеза с освещенностью принято выражать *световыми кривыми*. Они характеризуются двумя основными показателями: углом наклона кривых к оси абсцисс и точкой СН.

Теневыносливые растения или теневые листья быстрее достигают точки СН, чем другие группы растений и световые листья. Уже при освещенности 5-10 тыс. лк теневыносливые растения достигают максимальных значений фотосинтеза и, несмотря на дальнейшее повышение освещенности, не меняют его. Мало того, при длительном воздействии высокой интенсивности света может наблюдаться снижение показателей фотосинтеза, вызванное фотоокислением хлорофилла и нарушением гранулярной структуры хлоропластов, водного и теплового баланса листьев.

У C_4 -растений даже при самой высокой освещенности на Земле, равной 70 - 85 тыс. лк, СН не наступает. При более низких значениях освещенности они также имеют наиболее высокую интенсивность фотосинтеза по сравнению с C_3 -растениями. Очевидно, что деятельность ФЕП-карбоксилазы и при очень сильном освещении «идет в ногу» со световыми реакциями фотосинтеза, и, следовательно, цикл Кальвина работает менее совершенно, чем механизм Хэтча-Слэка у C_4 -растений.

Своеобразие световых кривых фотосинтеза меняется с возрастом дерева, различиями лесорастительных условий, фактором времени и т.д. Так, например, хвоя ели с молодых деревьев имеет более высокие значения СН, а сами световые кривые располагаются значительно выше таковых для хвои деревьев более старшего возраста. Световые кривые фотосинтеза первичных листьев всходов древесных растений более характерны для листьев светового

типа, а семядолей - теневого. Неблагоприятные лесорастительные условия снижают положение СН, свидетельствуя об ослаблении реакции листового аппарата на повышение интенсивности света. Воздействие фактора времени проявляется в том, что длительное пребывание древесных растений (5 -7 лет) в условиях довольно «мягкого» затенения (освещение более высокое, чем освещение СКП) приводит к гибели светолюбивых древесных пород, хотя кратковременное затенение к серьезным нарушениям фотосинтеза и других процессов и структур не ведет.

Угол наклона световых кривых фотосинтеза обычно наиболее высок у теневыносливых растений. Этот показатель используется главным образом для создания математических уравнений связи фотосинтеза с урожайностью и продуктивностью растений.

СКП широко используется при оценке качества и состояния естественного возобновления в лесу, ибо подрост начинает страдать и отмирать под пологом леса при освещенности, равной СКП или ниже его. Он используется также и при назначении времени и интенсивности рубок ухода за лесом в формирующихся молодняках, когда освещенность внутри крон сомкнувшегося полога приближается к СКП. Деревья начинают мешать друг другу взаимным затенением, прирост их падает. Периодичность рубок ухода за лесом также определяется величиной СКП. Этот показатель хорошо объясняет процесс очищения ствола от сучьев. Дело в том, что ветки в кроне дерева начинают отмирать, когда здесь освещенность снижается до СКП или ниже его и когда листья работают с отрицательным балансом, т.е. больше потребляют ассимилятов от листьев других ветвей, чем их создают сами. При этом качество древесины ствола деревьев улучшается, ибо в густом насаждении формируется бессучковая древесина.

С каждым годом все шире используется способ выращивания растений при искусственном освещении, получивший название **светокультуры**. Важное значение он имеет в теоретическом и особенно в практическом отношении. Многие теоретические вопросы физиологии и селекции растений решаются с помощью этого способа. Селекционер, используя светокультуру растений закрытого грунта, может за один год получить несколько поколений однолетних культур, что чрезвычайно важно, особенно с экономической точки зрения. В теплицах сейчас получают высокие урожаи овощей, особенно огурцов, томатов, бахчевых культур, а также цветов.

Весьма перспективна и светокультура древесных растений. В опытах В древесные растения давали до 6, а дуб - до 10 приростов за один год. Лиственница при этом усиливала рост в 15 раз. Дуб на непрерывном искусственном свете за один год достигал высоты 1,5 м.

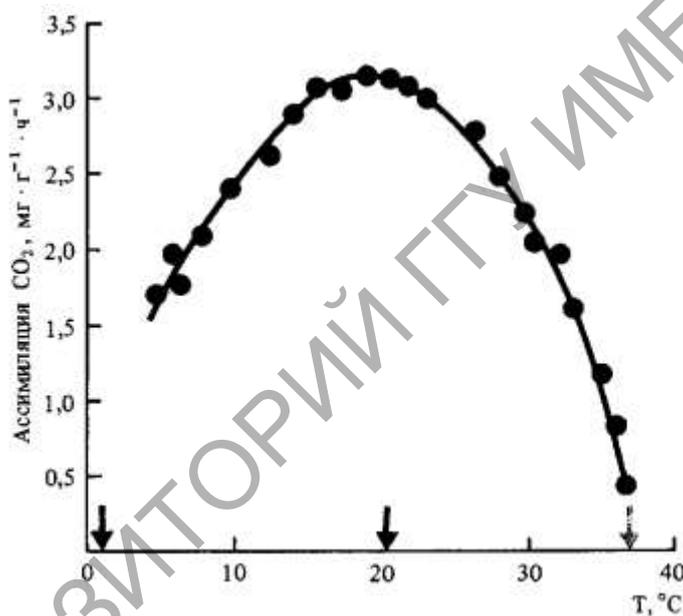
Меняя продолжительность искусственной подсветки, можно получить у сеянцев древесных растений отложение в один год трех годичных слоев древесины. Растения шиповника в условиях светокультуры зацветали на второй год. Но самое важное заключалось в том, что «привычка» давать по несколько приростов в год у саженцев сохраняется и при пересадке их в открытый грунт на естественное освещение. Плодоношение таких древесных рас-

тений наступало на несколько лет раньше обычного срока. Перспективна светокультура растений в сочетании с подкормкой углекислым газом. Положительно сказалось на росте и ночное досвечивание сеянцев древесных растений, растущих в открытом грунте. Такая подсветка обычными электрическими лампами накаливания резко повышала прирост сеянцев.

Большое влияние на фотосинтез оказывает **спектральный состав света**. Еще К.А. Тимирязев установил, что наибольшая интенсивность фотосинтеза наблюдается в красных лучах спектра, затем - в сине-фиолетовых. Минимальный фотосинтез отмечался в зеленых лучах, ибо они почти не поглощаются пластидными пигментами.

Спектральный состав света влияет не только на интенсивность фотосинтеза, но и на качество образующихся в процессе фотосинтеза органических веществ. Так, в частности, красная часть спектра солнечного света в большей степени обуславливает углеводную направленность фотосинтетических продуктов, а сине-фиолетовая часть спектра - белковую.

Очень важным экологическим фактором, влияющим на фотосинтез, является **температура воздуха**. Необходимо указать, что температура влияет не только на ферментативные реакции этого процесса, но и на темновое дыхание. При повышении температуры до определенных значений, разных для



различных видов и даже сортов растений, интенсивность дыхания повышается в большей степени, чем интенсивность фотосинтеза. Подтверждением этого служат экспериментальные данные для некоторых видов американских сосен: отношение интенсивности фотосинтеза к интенсивности дыхания при разных температурных условиях оказалось равным: при температуре 20°C - 13, при 30°C - 7, при 40°C - всего лишь 3.

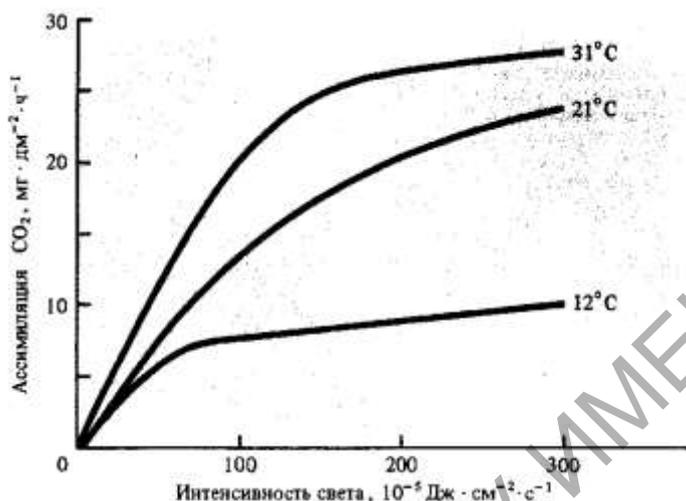
При температуре выше оптимальной (35 - 40 °C) фотосинтез C₃-растений снижается из-за нарушения согласованности действия фотосистем, а при 45 - 50 °C он полностью прекращается вследствие инактивации ферментов цикла Кальвина-Бенсона.

Вместе с тем для C₄-растений такая температура, по существу, является оптимальной, свидетельствуя о приспособлении этих растений к жаркому тропическому климату; коагуляция ферментов наблюдается у них лишь при температуре 60 - 65 °C. Тропические злаки и другие растения с C₄-типом фиксации углекислоты отличаются повышенной интенсивностью не только фотосинтеза и газообмена, но и других физиологических процессов: водного режима, минерального питания, обмена органических веществ и т.д. Преоб-

ладают у них синтетические процессы над гидролитическими процессами, что в целом предопределяет их очень высокую биологическую и хозяйственную продуктивность.

Фотосинтез при температуре около нуля градусов и ниже ингибируется из-за снижения скорости ферментативных темновых реакций, которые тормозятся в значительно большей степени, чем световые, почти не зависящие от температуры. Естественно, интенсивность фотосинтеза в этих условиях значительно ниже, чем при оптимальной температуре.

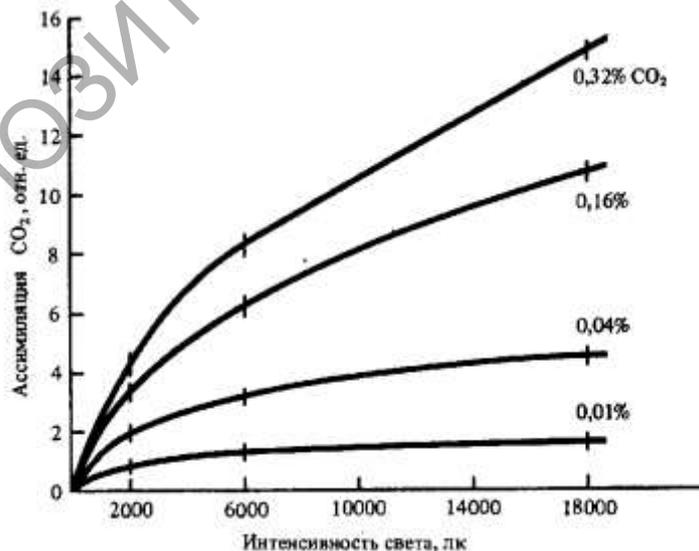
В Баварии отмечался положительный фотосинтез у ели в самом конце осени и начале зимы при небольших отрицательных температурах на протяжении большей части дня. Полностью прекращался фотосинтез при температуре воздуха -6 или -8 °С.



Для американских сосен и елей также подтверждена возможность зимнего фотосинтеза при -6 °С. При такой же температуре зарегистрирована ассимиляция CO_2 у вечнозеленых средиземноморских древесных растений. В Италии с ее теплым климатом эти древесные растения способны к осуществлению фотосинтеза в течение всей зимы. Возможность упомянутого зимнего фотосинтеза связана, очевидно, с тем, что даже в зимний период энергия светового потока поглощается пластидными пигментами древесных растений и концентрируется в хлоропластах с двойной мембраной, согревая их.

У хвойных древесных растений после морозных ночей в ранневесеннее или позднесеннее время наблюдаемый фотосинтез на следующий теплый день полностью до первоначальной величины не восстанавливается, а дыхание в течение нескольких часов после заморозка резко возрастает, в связи с чем происходит выделение CO_2 на свету.

Степень снижения интенсивности фотосинтеза находится в прямой зависимости от продолжительности и силы ночного заморозка.



В процессе своей длительной эволюции растения приспособились осуществлять фотосинтез при **содержании CO_2** в воздухе $0,03\%$, или $0,57$

мг/л. Вместе с тем на заре возникновения зеленых растений углекислоты было значительно больше, что, очевидно, не осталось бесследным для растений. Дополнительные углекислотные подкормки растений в закрытом грунте резко активизируют фотосинтез, а с ним и урожайность. Углекислотное насыщение фотосинтеза в кратковременных опытах наступает у большинства растительных организмов при содержании CO_2 0,2 - 0,4 %, что на целый порядок выше, чем в обычных условиях.

Повышение содержания углекислоты в теплицах вокруг листьев зерновых сельскохозяйственных культур приводит к двойному усилению фотосинтеза, а у томатов, огурцов, табака - к четырехкратному. Неудивительно поэтому повышение урожая тепличных культур на 30 % и даже в 2 раза. Весьма положительно сказываются *углекислотные подкормки* и при выращивании посадочного материала древесных пород в теплицах. Здесь фотосинтез всходов хвойных древесных растений при подкормке CO_2 превышает контроль в 2 раза, а общая биомасса - в 2,7 раза. Вместе с тем растения с C_4 -типом фотосинтеза на углекислотные подкормки не реагируют. Прямая зависимость фотосинтеза этих растений от содержания CO_2 проявляется лишь при концентрациях, существенно более низких, чем естественные. Накапливая большое количество 4-х углеродных органических кислот, C_4 -растения создают своеобразное «депо» внутренней CO_2 .

Искусственное увеличение содержания CO_2 выше ее насыщающих концентраций уже тормозит фотосинтез C_3 -растений. Ингибирующее влияние на фотосинтез избытка CO_2 связывают с повышением кислотности внутриклеточных жидкостей, вызывающей смещение их буферности, а также с наркотическим действием углекислоты.

В природе недостаток CO_2 проявляется в полдень, когда она усиленно потребляется на фотосинтез. Над фотосинтезирующими листьями содержание CO_2 снижается на 12 - 20 % и более. Слабый ветер, приносящий новые порции CO_2 , усиливает усвоение углерода. Максимальных значений концентрация CO_2 под пологом леса достигает к утру. Наибольшее количество углекислого газа отмечается в лиственных и смешанных лесах. В кронах деревьев минимальное содержание CO_2 отмечено в летнее время, максимальное - осенью. В нижних слоях воздуха под лесом содержание углекислоты повышается до 0,08 %, что в определенной мере компенсирует недостаток здесь для подрастающего света.

По аналогии со световыми кривыми фотосинтеза у углекислотных кривых имеются три показателя, в том числе углекислотный компенсационный пункт (УКП) - концентрация CO_2 , при которой фотосинтез равен дыханию. Для многих древесных растений УКП фотосинтеза чуть больше 0,001 %. У молодых листьев вследствие очень интенсивного дыхания УКП очень высокий и приближается к 0,03 % CO_2 . Повышенная температура и недостаток воды повышают УКП. С усилением света этот показатель сначала растет, а затем стабилизируется, очевидно, за счет фотодыхания. УКП фотосинтеза C_4 -растений чрезвычайно низок. Они могут использовать на фотосинтез CO_2 до почти нулевой концентрации.

Следует отметить, что в ночное время в растениях накапливается большое количество внутренней CO_2 . Показано, что растения с C_4 -типом фиксации CO_2 используют этот ее внутренний источник значительно быстрее и эффективнее.

В тканях растений содержится большое количество CO_2 . Межклетники болотных и водных растений накапливают до 20 %, а древесина древесных растений до 18 % углекислоты. Такие высокие концентрации этого газа не вызывают, очевидно, нарушений физиологических процессов. Внутритканевая углекислота - дополнительный источник углеродного питания растений. На процесс фотосинтеза может использоваться не только CO_2 атмосферы, внутренняя CO_2 и CO_2 4-х углеродных органических кислот после их декарбоксилирования у растений с C_4 - и САМ типами фотосинтеза, но и CO_2 почвы и почвенного раствора.

Содержание CO_2 в атмосфере, начиная с конца XVIII века, стало повышаться сначала из-за чрезмерной вырубki лесов, а затем за счет промышленной углекислоты. В 1860 г. атмосфера содержала 0,0295 %, в 1979 - 0,0335 % CO_2 . По прогнозам, к концу нашего столетия концентрация CO_2 в воздухе достигнет 0,038 - 0,040 %, а к 2025 г. - 0,053 - 0,070 %, т.е. возрастет в среднем в 2 раза. В кратковременных опытах такое повышение содержания CO_2 приводит к адекватному усилению фотосинтетической активности и роста растений. Длительные же эксперименты как с травянистыми, так и с древесными растениями в значительной степени противоречат этому. Так, у сеянцев сосны желтой появились признаки угнетения уже через год, а у некоторых даже через полгода пребывания их в атмосфере с 0,06 % CO_2 : наблюдалось резкое снижение содержания хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов, обнаруживалась пятнистость хвои, которая быстро старела и опадала. Пребывание сеянцев кедра атласского и сосны черной в течение года при таком же уровне углекислоты не приводило к повышению интенсивности фотосинтеза, но вызывало увеличение прироста в высоту и по диаметру на 20 и 10 % соответственно. Двойное увеличение концентрации CO_2 в воздухе у саженцев тополя евроамериканского уже через 2 недели снизилась интенсивность фотосинтеза в 2 раза, но несколько увеличился размер листовой пластинки.

Таким образом, при длительном нахождении растений в условиях с повышенным содержанием CO_2 происходит затоваривание ею клеток мезофилла, уменьшается размер зияния устьиц, снижается активность ключевого фермента - карбоксилазы РДФ, замедляется регенерация РДФ, основного акцептора углекислоты и т.д. Некоторое усиление ростовых процессов может быть связано с феноменом *кислого роста*, проявляющегося под влиянием повышенных концентраций CO_2 . В данном случае снова имеем дело с фактором времени. Для ответа на вопрос, может ли растительность, в том числе лесная, ослабить усиление парникового эффекта, нужны дополнительные длительные опыты непосредственно в природной обстановке по фотосинтезу и росту древесных растений в условиях обогащенной CO_2 атмосферы и при сочетании их с другими естественными (засуха, засоление, недостаток питательных

веществ в почве и др.) и антропогенными стрессами (промышленные загрязнения, рекреация и т. д.).

Известно, что доля CO_2 в создании *парникового эффекта* на Земле составляет 43 %, метана 23 % и закиси азота 3 %. Следовательно, CO_2 является главным парниковым газом. Повышение ее содержания может привести к изменению климата на планете. По прогнозам, средняя температура воздуха к 2025 г. возрастет на 1,8 - 2,5 °С, а уровень мирового океана только за счет теплового расширения воды поднимется на 65 см, что вместе с водой тающих вечных снегов и льдов приведет к затоплению и засолению огромной площади прибрежных территорий. Вместе с этим усилится аридность многих регионов мира, произойдут изменения в распределении растительности и составе фитоценозов. Повышенная температура почвы может отрицательно сказаться на процессах покоя семян древесных растений, их прорастании и формировании всходов и подроста, т.е. отрицательно скажется на процессах естественного возобновления леса.

Человечество обеспокоено наступлением экологического кризиса на Земле. Научная общественность требует совершенствования промышленных технологий по принципу замкнутых циклов, позволяющих достаточно полно утилизировать промышленные выбросы, в том числе CO_2 и т.д. Лесоводами разрабатываются программы по созданию рукотворных лесов из быстрорастущих древесных пород с целью большего вовлечения промышленной CO_2 в фотосинтетический цикл.

Специфически действует на интенсивность фотосинтеза *ветер*. Равномерный, со скоростью примерно 0,5 - 1,1 м/с ветер способствует притоку CO_2 из других мест к фотосинтетической поверхности полога леса и тем самым повышает фотосинтез. Сильный же ветер, увеличивая водный дефицит листа, действует на фотосинтез уже угнетающе. Вместе с тем растения достаточно приспособлены к действию ветра. Хорошо выраженная подвижность черешка листьев осины и некоторых других древесных пород, связанная с особенностями его строения, дает возможность листьям соприкоснуться с большим объемом воздуха и CO_2 , что помогает этим древесным породам даже при очень слабом движении воздуха осуществлять фотосинтетический процесс с достаточно высокой интенсивностью.

Процесс фотосинтеза очень чувствителен к изменению *водного режима почвы* и зависит от доступности почвенной воды корням растений. Наиболее благоприятной для абсолютного большинства растений является влажность почвы, составляющая 60-70 % от полной влагоемкости. Содержание воды выше и ниже указанного уровня снижает интенсивность фотосинтеза. Обезвоживание клеток листа приводит к закрыванию устьиц и увеличению сопротивления диффузии CO_2 внутрь листа, а также к инактивированию ферментов (синтезаз).

Содержание воды в листе оказывает большое влияние на фотосинтез. При небольшом водном дефиците (до 5 %) интенсивность фотосинтеза может достигать максимальных значений. Более сильное обезвоживание тканей листа вызывает снижение интенсивности фотосинтеза, а затем падение ее до

нуля. Полное насыщение клеток мезофилла листа водой также несколько снижает скорость этого процесса.

В природных условиях *недостаток воды в почве* наиболее часто снижает интенсивность фотосинтеза. Особенно вредно отражается на фотосинтезе комплексное воздействие почвенной и атмосферной засухи. Различные древесные породы реагируют на это по-разному. Так, дуб черешчатый в меньшей степени снижает интенсивность фотосинтеза в период засухи, чем клен остролистный и ясень пушистый.

По ходу вегетации в большинстве районов с умеренным климатом древесные растения испытывают недостаток воды в почве на протяжении большего или меньшего периода времени. Поэтому после дождя или полива интенсивность фотосинтеза деревьев повышается. После непродолжительной засухи первоначальная активность фотосинтеза обычно восстанавливается в течение нескольких дней. Недостаток воды в почве, снижая фотосинтез прямо, а также косвенно через уменьшение площади листьев, влияет отрицательно на общую фотосинтетическую продуктивность растений.

Сущность вредного влияния на фотосинтез *избытка воды в почве* сводится к тому, что вода вытесняет из почвы воздух, а вместе с ним и кислород. В затопленной почве создаются полуанаэробные или анаэробные условия. Корни растений не могут в связи с этим поглощать воду в достаточных количествах, и в листьях возникает водный дефицит. Снижение интенсивности фотосинтеза под влиянием затопления почвы, особенно застойной водой, наблюдалось как у плодовых, так и у лесных лиственных и хвойных древесных растений. Постоянный избыток воды в почве в большей степени ингибирует этот процесс, чем периодический. На торфяных почвах таежной зоны убедительно показано положительное влияние осушения на фотосинтез древесных растений.

Достаточно чувствителен фотосинтез и к обеспечению растений *элементами минерального питания*. К настоящему времени доказано многообразное действие недостатка или избытка макро- и микроэлементов на активизацию или блокирование деятельности ферментных систем растений, ответственных за отдельные реакции фотосинтеза, их скорость и направленность, биосинтез зеленых пигментов и каротиноидов и формирование хлоропластов. Весьма сильно косвенное влияние минеральных элементов на фотосинтез через воздействие на процессы транспорта ассимилятов и отложение веществ в запас, дыхание, водный режим и состояние цитоплазмы клеток мезофилла листа, движение устьиц, размеры листовой пластинки и структуру фотосинтетического аппарата. Сильное отрицательное влияние на фотосинтез оказывает недостаток в листьях, прежде всего азота, затем фосфора и калия.

Так, снижение в листьях тополя содержания азота с 3,8 до 1,8 % уменьшало фотосинтез на одну треть; при этом световое насыщение у бедных азотом листьев наступало при 20 тыс. ЛК, тогда как у богатых азотом листьев этого не наблюдалось даже при 40 тыс. лк. Если учесть, что при недостатке азота поверхность листа составляла всего лишь 45 % таковой у де-

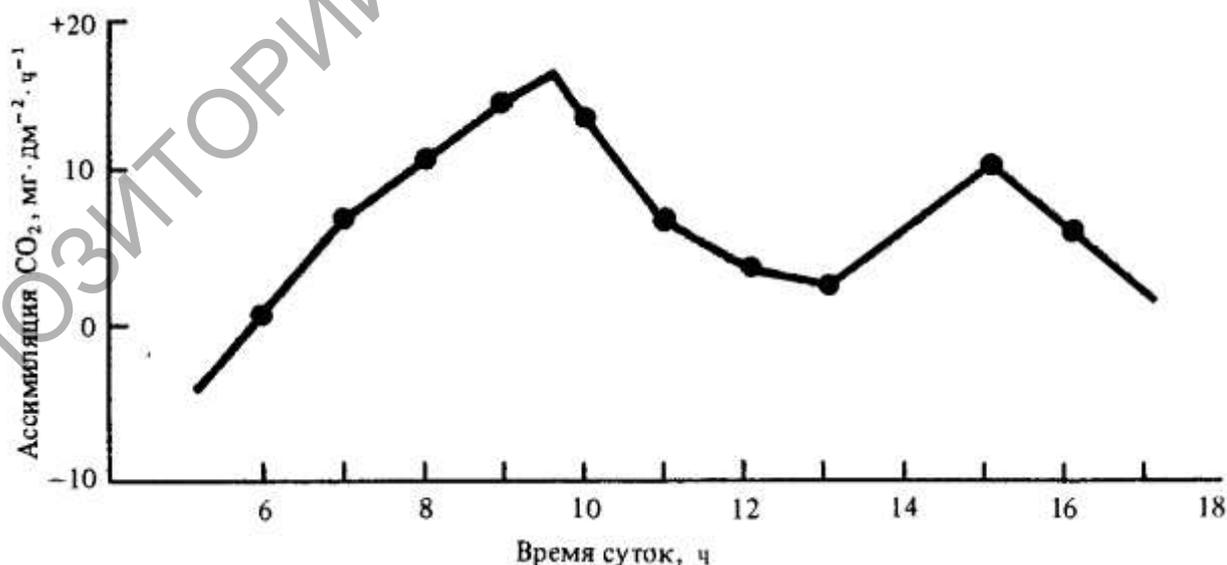
ревьев тополя, богатых азотом, то различия в общей фотосинтетической продуктивности сравниваемых объектов окажутся еще более внушительными.

Значительное число исследований выполнено по фотосинтезу плодовых древесных пород на различном фоне минерального питания. Например, фотосинтез листьев яблони с ярко выраженным недостатком азота был почти в 3 раза меньше по сравнению с удобрённым контролем. Показано также, что интенсивность фотосинтеза снижалась не только из-за недостатка минеральных элементов, но и от избытка одного из них.

Минеральные элементы, находясь в минимуме, не только снижают интенсивность процесса фотосинтеза, но и отрицательно действуют на прирост фотосинтетической поверхности растения. Эти две причины и ограничивают урожай, и продуктивность растений в условиях с недостатком или дисбалансом минеральных элементов в почве. От гармонической взаимосвязи воздушного (фотосинтез) и корневого питания в значительной мере зависит физиологическое состояние растений.

При выращивании посадочного материала в лесных питомниках и теплицах снабжение молодых растений с первых дней их существования минеральными элементами ведет к более быстрому развитию за счет резкого усиления фотосинтетической активности.

В течение дня у растений интенсивность фотосинтеза изменяется. Утром фотосинтез идет, как правило, с достаточно высокой скоростью из-за очень малого водного дефицита листьев. В умеренную погоду при достаточной влажности почвы и воздуха фотосинтез возрастает постепенно, достигая максимальных значений в полдень. *Дневной ход фотосинтеза* описывается одновершинной кривой, следуя за изменениями освещенности и температуры. Переменная погода ведет к полной зависимости этого хода от освещенности с образованием многовершинной кривой.



В большинстве же случаев по мере повышения освещенности и температуры интенсивность фотосинтеза достигает максимальных значений перед полуднем, затем наблюдается ее спад с последующим вторым максимумом, образуя двухвершинную кривую. При очень жаркой и сухой погоде кривая стано-

вится одновершинной с максимумом в ранние утренние часы. Наблюдающийся спад фотосинтеза получил название *полуденной депрессии*. Среди условий, вызывающих эту депрессию, следует назвать водный дефицит листьев, закрывание устьиц, перегрев листьев, слабый отток ассимилятов из хлоропластов, фотоокисление хлорофилла и инактивацию ферментов, в том числе карбоксилаз, на сильном свете, резкое повышение дыхания, понижение содержания CO_2 около листьев в связи с ее усиленным потреблением зелеными листьями.

За Полярным кругом в июне и июле в период белых ночей фотосинтез наблюдается круглые сутки. Продолжительность фотосинтеза сеянцев сосны в лесных питомниках под Архангельском в июле составила 18 часов, ели - 18 - 20, что примерно на 3 - 4 часа превышает продолжительность непрерывного фотосинтеза хвойных древесных растений в Центральной Европе.

Эти и другие материалы свидетельствуют о том, что в северных районах малая продолжительность вегетационного периода в значительной мере компенсируется круглосуточным фотосинтезом растений. Здесь, как правило, полуденная депрессия фотосинтеза наблюдается лишь в очень ясные дни с температурой выше 20°C .

Сезонный ход фотосинтеза лиственных и хвойных древесных растений, за исключением листопадной лиственницы, различен. Хвойные породы с уже имеющимся фотосинтетическим аппаратом раньше начинают активный фотосинтез и позже его заканчивают. Наряду с этим обычно более высокая фотосинтетическая активность лиственных пород в разгар вегетационного периода ведет к тому, что их продуктивность в сравнительно сходных лесорастительных условиях, как правило, не ниже, чем у хвойных пород.

Наряду с естественными факторами на фотосинтез растений оказывают влияние и различные **антропогенные воздействия**, промышленные газы, пыль, сажа и др.

Фотосинтетический аппарат растений, в том числе древесных, весьма чувствителен к **вредным газам**. Особенно часто встречаются повреждения, связанные с действием сернистого газа (SO_2), который ингибирует транспорт электронов в хлоропластах и фотолиз воды, нарушает цикл Кальвина - Бэнсона, замедляет транспорт ассимилятов.

Больше всего газа проникает в период активного фотосинтеза, т.е. когда устьица открыты полностью. Концентрация сернистого газа, равная $0,00004\%$, оказалась токсичной для многих видов хвойных растений. Наряду со снижением интенсивности фотосинтеза сернистый газ изменял и качественный состав продуктов фотосинтеза.

Отрицательное влияние на фотосинтез оказывают и другие промышленные газы - окись углерода, хлор, фтор и др. Ингибируют фотосинтез и окислы азота. Вместе с тем депрессия фотосинтеза в отдельных случаях бывает неглубокой и обратимой.

В меньшей степени изучено воздействие на фотосинтез различных **пылеватых частиц и тяжелых металлов**. Пыль, сажа, металлические частички в воздухе вокруг крупных промышленных предприятий плотным слоем

покрывают листья растений, в том числе древесных, почти полностью закупоривают устьица, резко снижают (до двух раз) доступ света к мезофиллу листа. Цементная пыль образует на поверхности листа твердую корку, которая часто механически повреждает покровы листа. Иногда высокие концентрации солей, содержащихся в пыли ряда заводов, приводят к воздушному засолению растений. Вот почему на листьях нередко появляются отмершие участки ткани (некротические области) и тем более обширные, чем менее устойчиво дерево к загрязнениям. Все это резко снижает интенсивность фотосинтеза и повышает дыхательную активность, что отрицательно сказывается на общей продуктивности лесов, подверженных действию твердых пылевых токсикантов.

Значительное ослабление интенсивности фотосинтеза связано также с различными **заболеваниями** растений, в том числе грибными (ржавчина, мучнистая роса, мильдью и др.).

Так, например фотосинтез листьев дуба черешчатого, пораженных мучнистой росой, протекал на более низком уровне в течение всего дня. Ингибирование фотосинтеза зависит от степени поражения листа. В опытах с трехлетними саженцами той же породы при слабой степени поражения (мицелием занято 10 % поверхности листа), фотосинтез уменьшался на 37 %, а при сильной (поражено более 50 %) - на 71 % по сравнению с непораженными экземплярами.

Ингибирование процесса фотосинтеза под влиянием патогена может происходить вследствие действия выделяемых грибом токсинов, вызывающих деструктивные изменения фотосистем с последующим нарушением ультраструктуры хлоропластов и отмиранием отдельных участков листа, снижения содержания хлорофилла и каротиноидов, затемнения листа мицелием гриба и т.д.

3 Связь фотосинтеза с продуктивностью растений. Формирование урожая – сложный процесс, итог взаимодействия растений с условиями внешней среды (ведущее место среди которых занимают обеспечение ФАР, водой, теплотой, CO₂, минеральными элементами).

Весь урожай, т.е. 95 % сухого вещества растений, образуется в результате фотосинтеза. Однако связь фотосинтеза с урожаем не всегда очевидна. Так, например, внесение минеральных удобрений увеличивает урожай в два раза, а в некоторых случаях и в три, а интенсивность фотосинтеза не изменяется.

Детально вопрос о связи между урожаем и фотосинтезом разработал А.А. Ничипорович (1955). В соответствии с его теорией фотосинтетической продуктивности растений **биологический урожай** ($Y_{\text{биол}}$) складывается из суммы суточных приростов сухого вещества на протяжении вегетационного периода:

$$Y_{\text{биол}} = C_1 + C_2 + C_3 \dots C_n,$$

где C_n – прирост сухой массы, кг/га, n – количество суток.

Прирост сухой массы определяют по формуле

$$C_i = \frac{F \cdot K_{\text{эф}} \cdot S}{1000} \text{ (г/м}^2 \cdot \text{сут),}$$

где F – интенсивность фотосинтеза, мг ($\text{CJ}_2/\text{м}^2 \cdot \text{ч}$); S – площадь листьев.

$K_{\text{эф}}$ включает несколько показателей. Во-первых, коэффициент дает возможность перейти от количества поглощенного CO_2 к величине запасенного сухого вещества и составляет 0,64 (1 г усвоенного CO_2 соответствует 0,64 г углеводов). Во-вторых, не все образовавшиеся органические вещества запасаются; частично они теряются при опадании листьев и других органов, на дыхание и вымываются или выделяются корневыми системами. Эти потери могут достигать 25-30 %. Кроме того, 5-10 % веществ от общей массы растения поступает через корни.

Если все это учесть, то $K_{\text{эф}}$ составит 0,5. Таким образом, общее запасание сухой массы растения зависит от интенсивности фотосинтеза, коэффициента эффективности, размеров листовой поверхности и суммы дней вегетативного периода. Биологический урожай в умеренной зоне достигает 20-40 т/га, а в тропическом лесу – 100 т/га.

Для человека более значимым представляется **хозяйственный урожай** ($Y_{\text{хоз}}$). Хозяйственный урожай – это доля сухого вещества, ради которого выращиваются растения (плоды, семена, клубни и т. д.).

$$Y_{\text{хоз}} = Y_{\text{биол}} \cdot K_{\text{хоз}}$$

где $K_{\text{хоз}}$ – коэффициент хозяйственной эффективности, т.е. часть вещества, которая определяет урожай.

Величина $K_{\text{хоз}}$ зависит от культуры. Для зерновых она составляет 0,25-0,40 (даже 0,5); для сахарной свеклы – 0,5; для хлопчатника 0,01. $K_{\text{хоз}}$ может варьировать и в пределах одной культуры.

Для получения наибольшего хозяйственного урожая нужно повысить $K_{\text{хоз}}$. Это можно сделать, если направить отток ассимилятов в те органы, из которых складывается урожай. Для этого необходимо умело использовать регуляторы роста.

Селекционеры также должны выводить растения с большими значениями $K_{\text{хоз}}$. Например, карликовые формы плодовых, злаковых, сорта, которые быстро формируют листовую поверхность, с быстрым оттоком ассимилятов в запасные ткани.

Еще один путь повышения урожая – увеличение процента использования фотосинтетической радиации. Сейчас растения используют в природных условиях 2-5 % поглощенной энергии на фотосинтез, а в искусственных – до 10 %.

Урожай растений является функцией фотосинтеза. Связь между фотосинтезом и продуктивностью растений, между фотосинтезом и урожаем издавна интересует ученых. Эта связь довольно сложна. Дело в том, что общее количество накопленного за определенный период времени органического вещества зависит не только от фотосинтеза, но и от противоположно направленных процессов дыхания и фотодыхания. Кроме того, масса растения мо-

жет меняться в зависимости от изменения направленности синтетических процессов: так, например, целлюлоза на 10 % легче, чем глюкоза, из которой она образовалась. При этом следует учитывать и опад различных частей: листьев, корней, корневых волосков, корневого чехлика и др., что особенно заметно сказывается на балансе органического вещества у древесных растений.

Учитывая все это, Л.А. Иванов в 1941 г. предложил известную формулу связи фотосинтеза растений, дыхания и опада с урожайностью, в основном для древесных растений:

$$Y_{\text{биол}} = \Phi - Д - о + п,$$

где Φ - продуктивность фотосинтеза; $Д$ - потери на дыхание; $о$ - потеря органического вещества с опадом листьев, корней и т.д.; $п$ - масса минеральных веществ, поглощенных из почвы.

Значения Φ зависят от интенсивности фотосинтеза, рабочей поверхности фотосинтеза и времени фотосинтеза, $Д$ - от интенсивности дыхания, рабочей поверхности дыхания и времени дыхания. В связи с этим пропорциональная зависимость между биологическим урожаем ($Y_{\text{биол}}$) и интенсивностью фотосинтеза наблюдается далеко не всегда.

При изучении связи урожая с фотосинтезом и дыханием необходимо учитывать затраты органических веществ на дыхание не только надземных органов, но и корневых систем.

В растительных сообществах общую фотосинтетическую продуктивность в значительной степени определяет листовой индекс, т.е. отношение площади всех листьев фитоценоза к площади почвы, занятой этим сообществом. С листовым индексом связаны и другие важные функции растительного сообщества, особенно лесного: распределение лучистой энергии солнца и ее утилизация на различные физиологические процессы слагающей растительности, тепловой и углекислотный режим ценоза и т. д.

Для сельскохозяйственных культур значения листового индекса достигают 4 - 5. Он примерно в 1,5 раза меньше, чем в высокопродуктивных лесах. Например, в лиственных лесах умеренной зоны индекс листовой поверхности колеблется от 3 до 12, а в некоторых хвойных - до 14. Каждому типу растительного сообщества свойствен свой листовой индекс. Наблюдается явная тенденция уменьшения продуктивности леса с понижением этого показателя. Рыхлость лесного полога способствует при равном листовом индексе более высокой продуктивности древостоев.

В лесохозяйственном производстве хозяйственной частью урожая, прежде всего, является масса сформировавшейся древесины. Специальные расчеты показали, что доля древесины с ухудшением лесорастительных условий и с продвижением с юга на север уменьшаются. $K_{\text{хоз}}$ в лесном хозяйстве можно повысить за счет рационального использования древесной зелени, сбора семян, переработки коры, добычи пневого осмола и некоторых других элементов биомассы дерева.

РАЗДЕЛ 6. ДЫХАНИЕ

Тема 22. Общие закономерности дыхания растений.

- 1 Значение дыхания в жизни растений
- 2 Пути окисления органических веществ в клетке
- 3 Ферментные системы дыхания

1 Значение дыхания в жизни растений. Дыхание – одно из наиболее характерных свойств организмов; оно присуще любому органу, любой ткани, каждой клетке. Процесс дыхания обычно ассоциируется с жизнью, а его прекращение – с гибелью организма.

Исходя из общего уравнения этого процесса $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{энергия}$, дают следующее определение дыхания: **дыхание представляет собой разрушение органических веществ при участии кислорода, в результате выделяется энергия и образуются очень окисленные вещества CO_2 и H_2O .**

Живым организмам удается использовать энергию химических связей разрушающихся веществ благодаря тому, что окисление происходит поэтапно и энергия освобождается небольшими порциями. Эти порции сразу же включаются в соответствующие процессы.

Растения используют солнечную энергию в процессе фотосинтеза, в результате энергия и углерод запасаются в форме фосфорилированных сахаров. Из этих гексозофосфатов не только синтезируется углеродная основа всех других соединений в растениях, но они служат и источником растрачиваемой на синтез энергии.

Дыхание – один из важнейших процессов обмена веществ растительного организма. Выделяющаяся при дыхании энергия тратится как на процессы роста, так и на поддержание в активном состоянии уже закончивших рост органов растения. Вместе с тем значение дыхания не ограничивается тем, что это процесс, поставляющий энергию. Дыхание – сложный окислительно-восстановительный процесс, идущий через ряд этапов. На его промежуточных стадиях образуются органические соединения, которые затем используются в различных метаболических реакциях. К промежуточным соединениям относят органические кислоты и пентозы, образующиеся при разных путях дыхательного распада. Таким образом, процесс дыхания – источник многих метаболитов. Несмотря на то, что процесс дыхания в суммарном виде противоположен фотосинтезу, в некоторых случаях они могут дополнять друг друга. Оба процесса являются поставщиками как энергетических эквивалентов (АТФ, НАДФН), так и метаболитов. Как видно из суммарного уравнения, в процессе дыхания образуется также вода. Эта вода в крайних условиях обезвоживания может использоваться растением и предохранить его от гибели. В некоторых случаях, когда энергия дыхания выделяется в виде тепла, дыхание ведет к бесполезной потере сухого вещества. В этой связи при рассмотрении процесса дыхания надо помнить, что не всегда усиление процесса дыхания является полезным для растительного организма.

Развитие представления о природе механизмов и путях окислительно-восстановительных превращений в клетке.

1774 г. – *Джозеф Пристли* и *Карл Шееле* независимо открыли кислород, а *Антуан Лавуазье* дал название этому элементу.

1773-1783 гг. – *Антуан Лоран Лавуазье* пришел к выводу, что при дыхании, как и при горении, поглощается O_2 и образуется CO_2 , причем в том и другом случаях выделяется теплота. Он заключил, что процесс горения состоит в присоединении кислорода к субстрату и что дыхание есть медленно текущее горение питательных веществ в живом организме.

1778-1780 гг. – *Ян Ингенгауз* показал, что зеленые растения в темноте, а незеленые части растений и в темноте, и на свету поглощают кислород и выделяют CO_2 так же, как животные.

1797-1804 гг. – основатель учения о дыхании растений *Никола Теодор Соссюр* впервые широко используя количественный анализ, установил, что в темноте растения поглощают столько же кислорода, сколько выделяется CO_2 , т.е. соотношение CO_2/O_2 , как правило, равно 1. При этом образуется и вода. Мнение Соссюра о том, что описанный им газообмен у растений является процессом дыхания и что этот процесс обеспечивает растительный организм энергией, долгое время не признавалось. Утверждалось, что в ночное время растения выделяют тот CO_2 , который не был использован при фотосинтезе, и что этот CO_2 не имеет отношения к дыханию.

Постепенно накапливалось все больше данных о том, что дыхание животных и растений протекает однотипно, несмотря на отсутствие у растений специальных дыхательных органов, причем основным субстратом дыхания служат сахара.

1876 г. – *Иван Парфеньевич Бородин* установил, что интенсивность дыхания листоносных побегов в темноте в первую очередь зависит от количества углеводов, накопленных ими на свету.

Вторая половина XIX в. – в результате изучения дыхания у растительных и животных объектов общее уравнение этого процесса приняло следующий вид: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{энергия (2875 кДж/моль)}$

Возник вопрос, если дыхание имеет сходство с процессом горения, то каким образом органические вещества могут «гореть» при обычной температуре тела организма, да еще в водной среде, (ведь на 70-90 % масса живых организмов состоит из воды)? Возникло предположение о том, что в живых клетках существуют механизмы, активирующие кислород.

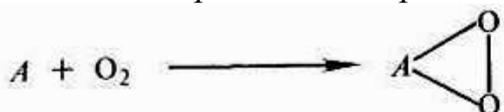
1845 г. – швейцарский химик *Христиан-Фридрих Шейнбайн*, открывший озон и изучавший причины быстрого потемнения пораненной поверхности растительных тканей, (таких, как ткани яблок, картофеля, плодовых тел грибов), выступил со своей *теорией окислительных процессов*, согласно которой в живых клетках имеются соединения, способные легко окисляться в присутствии O_2 и таким образом активировать молекулярный кислород. Если ткань прокипятить, то потемнения не происходит. Следовательно, потемнение тканей – каталитический окислительный процесс. Шейнбайн ошибочно полагал, что *активация кислорода – это образование озона*.

1897 г. – **Алексей Николаевич Бах** разработал *перекисную теорию биологического окисления*, приложив ее к процессам дыхания. Несколько позже, в том же 1897 г., аналогичные взгляды высказал немецкий исследователь **Карл Энглер**.

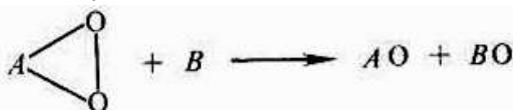
Суть перекисной теории биологического окисления Баха.

Молекулярный кислород имеет двойную связь и для того чтобы его активировать, необходимо эту двойную связь расщепить. В результате образуется перекисная группа –O–O–.

1) Легко окисляющееся соединение *A* взаимодействует с кислородом и, разрывая двойную связь, образует пероксид AO_2 . По мысли Баха, активация кислорода есть образование пероксида.



2) В свою очередь пероксидное соединение, взаимодействуя с соединением *B*, окисляет его:



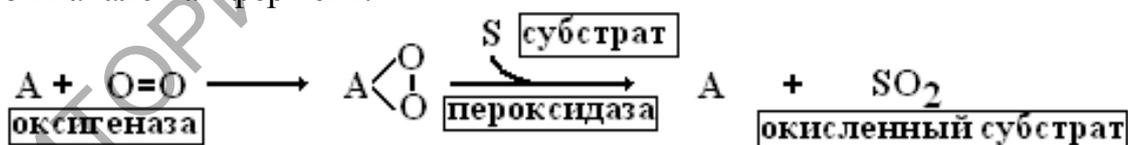
затем эта реакция повторяется со вторым атомом кислорода и второй молекулой соединения *B*.



Получается полностью восстановленное исходное соединение – акцептор кислорода *A* и полностью окисленное вещество *B*:



Во второй и третьей реакциях, по Баху, участвует пероксидаза. Соединение *A*, которое активирует кислород, Бах назвал «оксигеназой», рассматривая его вначале как фермент.



***В дальнейшем он пришел к заключению, что это те соединения, которые темнеют на воздухе при поранении тканей.

1955 г. – две группы исследователей – **О. Хаяши** с сотр. в Японии и **Г.С. Мэзон** с сотр. в США доказали, что молекулярный кислород действительно может включаться в органические соединения.

Значение теории. В настоящее время известно, что путь включения кислорода в органические соединения в соответствии с перекисной теорией биологического окисления Баха и Энглера не имеет отношения к дыханию, однако работы этих исследователей сыграли большую роль в изучении химизма дыхания, заложив основы современного понимания механизмов активации кислорода.

А.Н. Бах, сделав упор на перекисную теорию, выдвинул и вторую гипотезу, согласно которой биологическое окисление связано с отнятием от

субстрата электронов и протонов. Роль же кислорода состоит в этом случае в регенерации окисленного состояния первичного акцептора водорода.

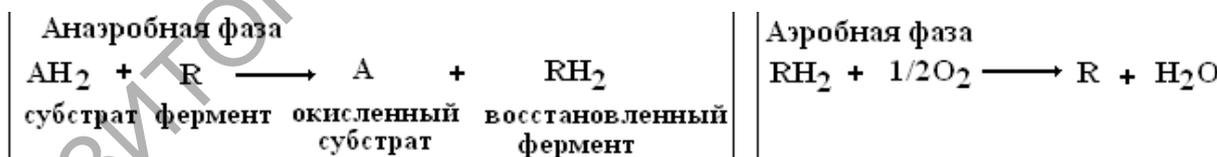
1903 – 1916 г. – На основе второй гипотезы Баха **Владимир Иванович Палладин** создает теорию химизма дыхания.

Теория химизма дыхания Палладина (теория активации водорода)

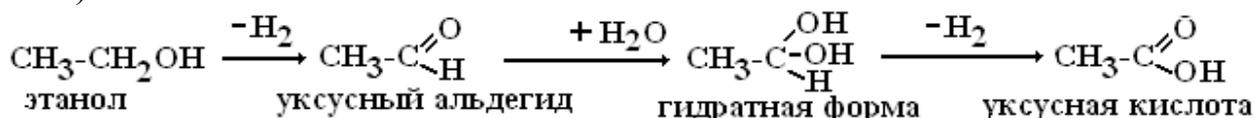
Занимаясь с дыхательными пигментами (темнеющими на воздухе веществами тканей), Палладию нашел, удачную искусственную модель, которая помогла расшифровать химизм дыхания. Это был известный краситель *метиленовый синий*. Если в пробирку с раствором метиленового синего поместить несколько прорастающих зародышей пшеницы и выкатать воздух (удалить кислород), то через некоторое время этот краситель полностью обесцветится. Если затем открыть пробирку и встряхнуть содержимое (т.е. дать кислород), то краситель снова синее. Таким образом, при контакте с кислородом краситель окисляется, приобретая синий цвет, а живая ткань способна восстанавливать краситель, обесцвечивая его. Причем окисление метиленового синего связано не с присоединением кислорода, а с отнятием водорода. Краситель восстанавливается за счет присоединения электронов и протонов.

По этой теории, биологическое окисление может происходить путем дегидрирования субстрата и без участия кислорода, но при помощи коферментов – акцепторов водорода, т.е. окисление на первых этапах может происходить и в анаэробных условиях, а затем может идти при участии кислорода в аэробных условиях, в результате чего образуются молекулы воды. Кислород, по Палладину, необходим не для включения в дыхательный субстрат, а для отнятия электронов и протонов от RH_2 , в результате чего образуется вода.

Предполагалось, что акцептором атомов водорода являются соединения хинонной природы (подобные, убихинону). Сейчас установлено, что в процессе биологического окисления атомы водорода от субстрата отщепляются коферментами – НАД, НАДФ, ФАД и ФМН.



1912 г. – немецкий биохимик **Генрих Виланд** подтвердил теорию Палладина, и показал, что окисление спиртов и гидратных форм альдегидов принципиально возможно и в отсутствие свободного кислорода (до этого считалось, что только кислород способен оторвать атомы водорода от вещества).



1921 г. – немецкий биохимик **Отто Варбург** показал, что биологическое окисление идет с участием ферментов, содержащих железо (цитохромов) и ферментов содержащих флавиновые коферменты.

1925 г. – Английский биохимик *Дэниел Кейлин* окончательно доказал присутствие в клетках цитохромоксидазы и открыл другие цитохромы. Затем цитохромы были обнаружены у всех аэробов и было показано, что у этих организмов на завершающе этапе процесса дыхания осуществляется перенос на кислород электронов и протонов, в результате чего образуется H_2O (или H_2O_2).

30-е годы 20 в. – *Владимир Александрович Энгельгардт* наблюдал, что при тканевом дыхании синтезируются молекулы АТФ, а *Владимир Александрович Белицер* и *Е. Цыбакова* (Украина) показали, что тканевое дыхание связано с транспортом электронов и ввели коэффициент Р/О, который показывает число молекул АТФ, которое образуется на каждый поглощенный атом кислорода.

1955 г. – *Борис Богратович Вартапетян* и *Андрей Львович Курсанов* экспериментальные доказывают участия воды в окислении субстрата дыхания и роль O_2 как конечного акцептора водорода.

1961-1966 гг. – английский биохимик *Питер Митчел* создал хемиосмотическую теорию окислительного фосфорилирования, в которой он связал синтез молекул АТФ в митохондриях с транспортом протонов через мембрану митохондрий (Нобелевская премия, 1978 года).

2 Пути окисления органических веществ в клетке

Освободившаяся в результате разрушения веществ энергия используется для синтеза молекул АТФ, доноров энергии для совершения работы в клетке. В этом и состоит основное физиологическое значение процесса дыхания. Вещество, разрушающееся в процессе дыхания, получило название **дыхательного субстрата**.

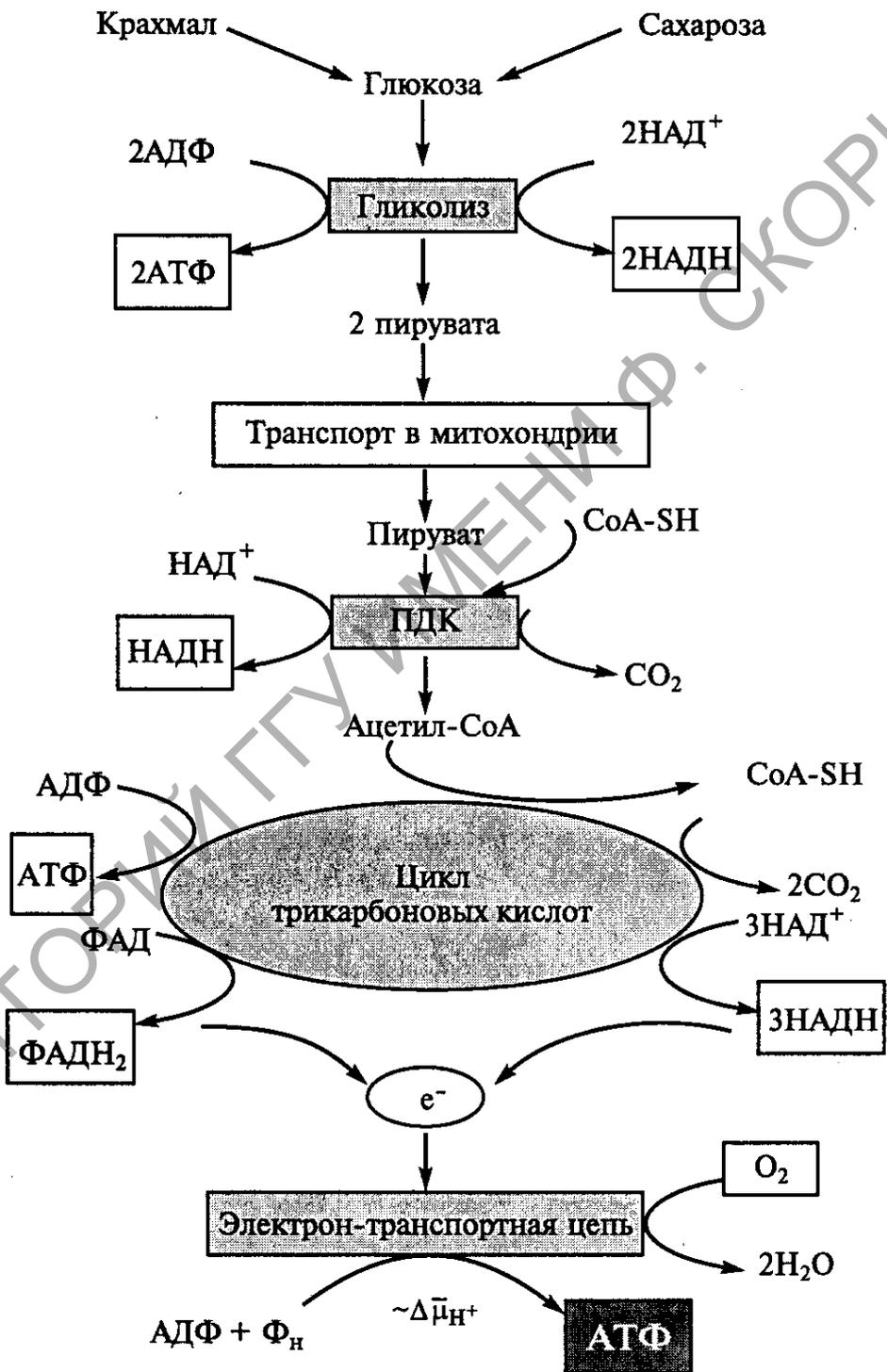
Образующиеся в ходе фотосинтеза сахара и другие органические соединения используются клетками растительного организма в качестве питательных веществ. Клетки незеленых частей и все клетки растения в темноте питаются веществами углеводной природы гетеротрофно и в этом принципиально не отличаются от животных клеток.

В качестве основного дыхательного субстрата растения используют **углеводы** – наиболее распространенные и важные в энергетическом отношении соединения. В первую очередь окисляются свободные сахара. Если растение испытывает в них недостаток, субстратами окисления могут выступать запасные полимерные вещества – полисахариды, белки, жиры, но только после их гидролиза. Поли- и дисахариды гидролизуются до моносахаридов, белки – до аминокислот, жиры – до глицерина и жирных кислот.

Запасными углеводами растения являются: крахмал, инулин, гемицеллюлозы. Некоторые высшие растения способны использовать в качестве субстрата дыхания многоатомные спирты, образующиеся при восстановлении гексоз (маннит, сорбит), а также кислоты первичного окисления сахаров.

Запасные жиры расходуются на дыхание проростков, развивающихся из семян, богатых жирами (подсолнечник, лен, конопля, клещевина и др.).

Гидролитическое расщепление жиров липазой на глицерин и жирные кислоты происходит в особых сферосомах, называемых жировыми каплями или олеосомами. Благодаря окислению и последующему фосфорилированию глицерин превращается в фосфоглицериновый альдегид, который включается в основной путь обмена углеводов.

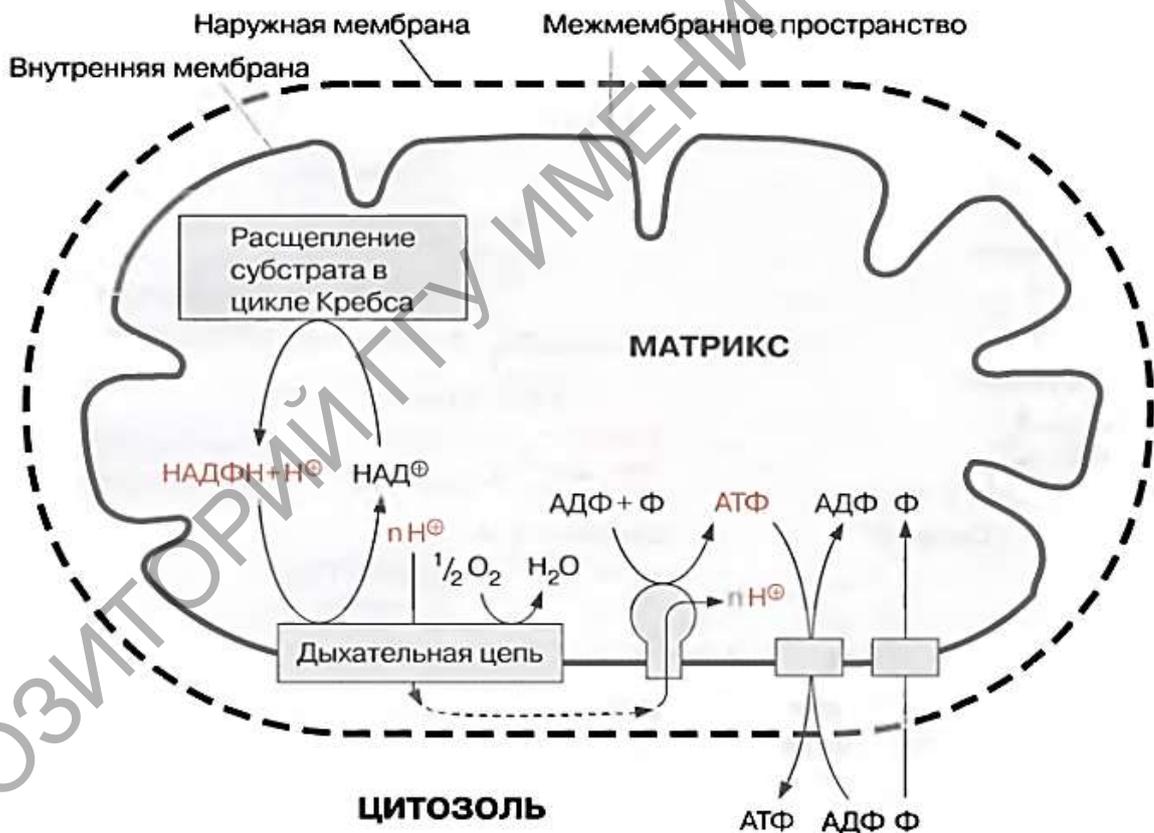


Жирные кислоты окисляются по механизму β-окисления, в результате которого от жирной кислоты последовательно отщепляются двууглеродные ацетильные остатки в форме ацетил-КоА. Процесс β-окисления жирных кислот протекает в глиоксисомах, где локализованы ферменты глиоксилатного

цикла. Ацетил-КоА включается в реакции глиоксилатного цикла, конечный продукт которого – сукцинат – покидает глиоксисому и в митохондриях участвует в цикле трикарбоновых кислот. Синтезированный в ЦТК малат в цитоплазме при участии малатдегидрогеназы превращается в ЩУК, который с помощью ФЕП-карбоксикиназы дает фосфоенолпируват. ФГА и ФЕП служат основным материалом для синтеза глюкозы (а также фруктозы и сахарозы) в обратных реакциях гликолиза. Процесс образования глюкозы из углеводов предшественников называется *глюконеогенезом*. Экспериментально доказано, что по мере расходования жиров в прорастающих семенах возрастает содержание сахаров. При этом в процессах синтеза сахаров в растительных клетках взаимодействуют олеосомы, глиоксисомы, митохондрии, пластиды и ферментные системы цитозоля.

Запасные белки используются для дыхания после их гидролиза до аминокислот и последующей окислительной деградации до ацетил-КоА или кетокислот, которые затем вступают в цикл Кребса.

Митохондрии образуют отдельный метаболический компартмент.



Расщепление субстратов до CO₂ и водорода (который связывается с НАДН) происходит в матриксе митохондрий. Образовавшийся в цикле Кребса НАДН диффундирует к внутренней мембране митохондрий и там окисляется в дыхательной цепи. В дыхательной цепи происходит ряд последовательных окислительно-восстановительных реакций, в результате которых электроны передаются от НАДН на кислород. Как и при фотосинтетическом электронном транспорте, высвобождаемая энергия используется для генерации протонного градиента, который, в свою очередь, является движущей си-

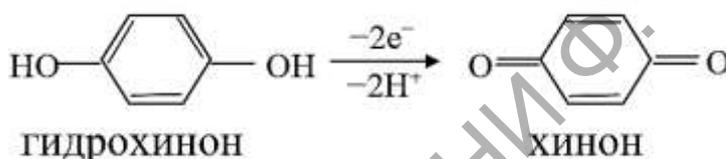
лой для синтеза АТФ. АТФ, образуемая в результате работы цепи, выносятся из митохондрий и используется для нужд клеточного метаболизма. Энергетическая функция митохондрий универсальна для всех эукариотических клеток.

3 Ферментные системы дыхания

С химической точки зрения окисление – это процесс отдачи электронов, с увеличением степени окисления. При окислении вещества в результате отдачи электронов увеличивается его степени окисления. Атомы окисляемого вещества называются донорами электронов, а атомы окислителя – акцепторами электронов. Окислитель, принимая электроны, приобретает восстановительные свойства.

В живых организмах реакции окисления могут осуществляться следующими путями:

- 1) отщеплением от окисляемого субстрата водорода (дегидрирование):



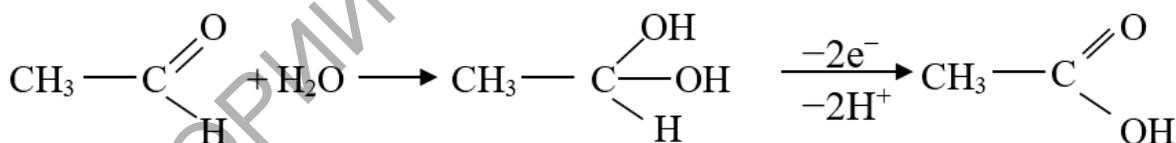
- 2) присоединением к окисляемому субстрату кислорода:



- 3) отдачей электронов:



- 4) образованием промежуточного гидратированного соединения с последующим отнятием двух электронов и протонов:



Каждый из типов реакций катализируется большим числом ферментов, различающихся по:

- химической структуре,
- природе кофакторов,
- кинетическим свойствам,
- природе используемых ими источников электронов,
- оптимальным значением температуры окружающей среды, парциального давления O_2 и др. условий.

Окисление органических соединений в живых тканях протекает при участии ферментных систем, осуществляющих активацию водорода и молекулярного кислорода, и ферментов, выполняющих роль промежуточных переносчиков водорода (электрона).

Принципиальные особенности окислительного аппарата растений:

1) **мульти-принцип** – принцип множественности при построении окислительных систем у растений. Растительная клетка имеет, как правило, несколько ферментов, катализирующих одни и те же или близкие по значению реакции. Этим обусловлена характерная для растений динамичность, альтернативность путей отдельных каталитических систем. Значение альтернативности в окислительном обмене заключается в расширении адаптивных возможностей растения. Переключение механизмов окислительного обмена позволяет растениям сохранять необходимый уровень и эффективность дыхательного процесса в непрерывно изменяющихся условиях внешней среды, включая и различные экстремальные воздействия.

2) **полифункциональность** каталитических систем – наличие катализаторов, обладающих не одним, а несколькими свойствами.

3) **распределенность** (делокализованность) окислительного аппарата. Окислительными системами различной сложности и эффективности обладают практически все структурные компоненты протопласта.

Для большинства ферментных белков характерно наличие молекулярных форм, различающихся по электрофоретической подвижности (величина и знак заряда), субстратной специфичности, кинетическим параметрам и др. свойствам. Такие формы ферментного белка называют изоферментами.

Изоферменты белки в определенных условиях (разбавление, воздействие детергентов, изменение pH) способны диссоциировать, образуя субъединицы. При ассоциации субъединиц может образоваться белок, отличающийся каталитическими свойствами от исходного.

Ферментные системы. Окисление одного вещества (донора электронов и протонов) сопряжено с восстановлением другого соединения (их акцептора). Ферменты, катализирующие эти реакции, называют *оксидоредуктазами*.

Дегидрогеназы представляют собой ферменты класса оксидоредуктаз, которые катализируют реакции отщепления водорода (то есть протонов и электронов) от субстрата, который является окислителем, и транспортируют его на другой субстрат, который восстанавливается.

В зависимости от химической природы акцептора, с которым взаимодействуют дегидрогеназы, их делят на несколько групп:

1. *Анаэробные дегидрогеназы* катализируют реакции, в которых акцептором водорода является соединение, которое отличается от кислорода.

2. *Аэробные дегидрогеназы* катализируют реакции, где акцептором водорода может быть кислород (оксидазы) или другой акцептор.

3. Дегидрогеназы, которые обеспечивают транспортировку электронов от субстрата к акцептору электронов. К этой группе дегидрогеназ принадлежат цитохромы дыхательной цепи митохондрий.

4. Дегидрогеназы, которые катализируют прямое введение в молекулу субстрата 1 или 2 атомов кислорода. Такие дегидрогеназы получили название оксигеназы.

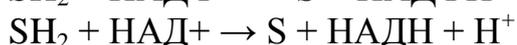
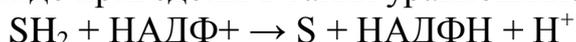
Функцию первичных акцепторов атомов водорода, отщепляющихся от соответствующих субстратов, выполняют дегидрогеназы 2 типов:

- *анаэробные – пиридинзависимые дегидрогеназы* - содержат коферменты никотинамидадениндинуклеотид (НАД +) или никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ +).

- *аэробные – флавинозависимые дегидрогеназы*, простетической группой которых является флавиноадениндинуклеотид (ФАД) или флавиномононуклеотид (ФМН).

У пиридинзависимых дегидрогеназ коферменты НАДФ+ (или НАД+) с апоферментом связаны непрочны и поэтому могут в клетке находиться как в связанном с апоферментом состоянии, так и быть отделенными от белковой части.

Реакции, катализируемой пиридинзависимыми дегидрогеназами, в общем виде приведены в таких уравнениях:

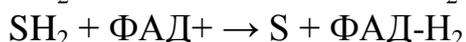
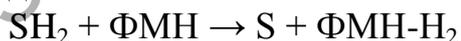


Рабочей структурой в молекуле НАД или НАДФ является пиридиновое кольцо никотинамида, который присоединяет в ходе ферментативной реакции один атом водорода и один электрон (гидрид-ион), а второй протон поступает в реакционную среду.

Пиридинзависимые дегидрогеназы очень распространены в живых клетках. НАД-зависимые дегидрогеназы главным образом катализируют окислительно-восстановительные реакции окислительных путей метаболизма – гликолиза, цикла Кребса, β - окисления жирных кислот, дыхательной цепи митохондрий и др. НАД является главным источником электронов для цепи переноса электронов. НАДФ используется главным образом в процессах восстановительного синтеза (в синтезе жирных кислот и стероидов).

Флавинозависимые дегидрогеназы с простетическими группами ФАД или ФМН - производными витамина В₂, которые прочно (ковалентно) связаны с апоферментом. Данные дегидрогеназы - мембраносвязанные ферменты, окисляющие неполярные и малополярные субстраты. Рабочей частью молекулы ФАД или ФМН, которая участвует в окислительно-восстановительных реакциях, является кольцо рибофлавина, который акцептирует два атома водорода ($2\text{H}^+ + 2\text{e}^-$) от субстрата.

Общее уравнение реакции с участием флавинозависимых дегидрогеназ выглядит так:



Некоторые флавопротеиды способны акцептировать водород непосредственно от окисляемого субстрата, например, сукцинатдегидрогеназа, другие – только от восстановленного НАД. Флавиновые ферменты различаются и в отношении акцепторов, которым они способны передавать полученный водород (электроны). Такими акцепторами могут служить другие дегидрогеназы или окисленный цитохром, или кислород.

Транспортировка электронов от пиридинзависимых дегидрогеназ и флавопротеинов к цитохромоксидазам в дыхательной цепи обеспечивают цитохромы, которые работают как анаэробные дегидрогеназы. Цитохромы –

представляют собой железосодержащие белки – гемпротеины, которые за счет обратного изменения валентности геминового железа выполняют функцию транспортировки электронов в аэробных клетках непосредственно в цепях биологического окисления. В состав дыхательной цепи митохондрий входят цитохромы b , c_1 , c , a и a_3 (цитохромоксидаза). Кроме дыхательной цепи, цитохромы содержатся в эндоплазматическом ретикулуме.

Дегидрогеназы, катализирующие включение одного или двух атомов кислорода в молекулу субстрата, получили название *оксигеназы*. Оксигеназы играют важную роль в процессах биосинтеза, деградации и трансформации клеточных метаболитов: ароматических аминокислот, липидов, сахаров, порфиринов, витаминов. Субстратами, на которые воздействуют оксигеназы, часто служат сильно восстановленные не растворимые в воде соединения; их окисление приводит к тому, что продукты реакции становятся более растворимыми в воде и, следовательно, биологически активными, что важно для их последующего метаболизирования.

В зависимости от количества атомов кислорода, которые взаимодействуют с субстратом, оксигеназы делят на 2 группы: диоксигеназы и монооксигеназы

Диоксигеназы катализируют присоединение в молекулу субстрата 2 атомов кислорода: $S + O_2 \rightarrow SO_2$. Таким путем окисляются циклические трудноокисляемые структуры, реакции идут с разрывом цикла. Диоксигеназные реакции протекают на цитоплазматической поверхности гладкого ЭПР.

Монооксигеназы катализируют присоединение к субстрату только 1 из атомов молекулы кислорода. При этом, второй атом кислорода восстанавливается до воды.

Монооксигеназные реакции необходимы для специфических превращений аминокислот (например, для синтеза тирозина из фенилаланина), обезвреживания чужеродных веществ (ксенобиотиков). Ферменты монооксигеназного пути окисления локализованы в мембранах эндоплазматического.

Оксидазы – это аэробные дегидрогеназы, способные передавать электроны только на кислород. В этом смысле оксидазы можно рассматривать как специализированный класс оксигеназ. Они активируют молекулярный кислород и делают его способным восстанавливаться. Эта группа ферментов многочисленна, но основная роль в ней принадлежит цитохромоксидазе, полифенолоксидазам, пероксидазам и каталазам.

Цитохромоксидаза – терминальная оксидаза аэробной дыхательной цепи переноса электронов, которая катализирует перенос электронов с цитохрома c на кислород с образованием воды. Цитохромоксидаза присутствует во внутренней мембране митохондрий всех эукариот, где её принято называть комплекс IV.

Полифенолоксидазы – это немитохондриальные медьсодержащие оксидазы, катализирующие перенос электронов и протонов от ряда фенолов (гидрохинон, пирокатехин, пирогаллол и др.) на молекулярный кислород.

Аскорбатоксидаза – это так же немитохондриальная медьсодержащая оксидаза, окисляющая аскорбиновую кислоту (АК) в дегидроаскорбиновую (ДАК):

Пероксидазы – группа ферментов, использующих в качестве окислителя пероксид водорода. К пероксидазам принадлежат классическая пероксидаза, НАД-пероксидаза, НАДФ- пероксидаза, цитохромпероксидаза и др. Установлено, что пероксидазы обладают свойствами анаэробных дегидрогеназ, так же способны передавать электроны на молекулярный кислород в отсутствие пероксида водорода.

Каталаза – фермент расщепляющий пероксид водорода. Осуществляемая каталазой реакция требует участия двух молекул пероксида водорода, одна из которых действует как донор, а другая как акцептор электронов.

Вспомогательные ферменты. К ферментным системам, участвующим в окислительно-восстановительных превращениях субстратов дыхания следует отнести:

1) *Карбоксилазы* или *декарбоксилазы* – ферменты из класса лиаз, воздействующие на связь углерод-углерод, которые катализируют присоединение или отщепление карбоксильной группы от органических соединений.

2) *Гидролазы* – класс ферментов, катализирующий гидролиз ковалентной связи, что приводит к упрощению молекул биологических полимеров. Примеры: *эстеразы* – гидролиз сложноэфирных связей; *липазы* – гидролиз жиров; *фосфатазы* – гидролиз моноэфиров фосфорной кислоты; *гликозидазы* – гидролизуют гликозидные связи; *протеазы*– гидролиз белков; *нуклеазы* – гидролиз нуклеиновых кислот.

3) *Трансферазы* – ферменты, катализирующие отщепление и перенос отдельных фрагментов углеродной цепи. Примеры: гексокиназа, фосфофруктокиназа, аспаратаминотрансфераза.

Механизмы участия кислорода в метаболизме. Молекулярный кислород обладает невысокой реакционной активностью и практически не способен окислять в организме вещества, являющиеся субстратом дыхания. Возможность участия кислорода в таких реакциях обусловлена его предварительным активированием.

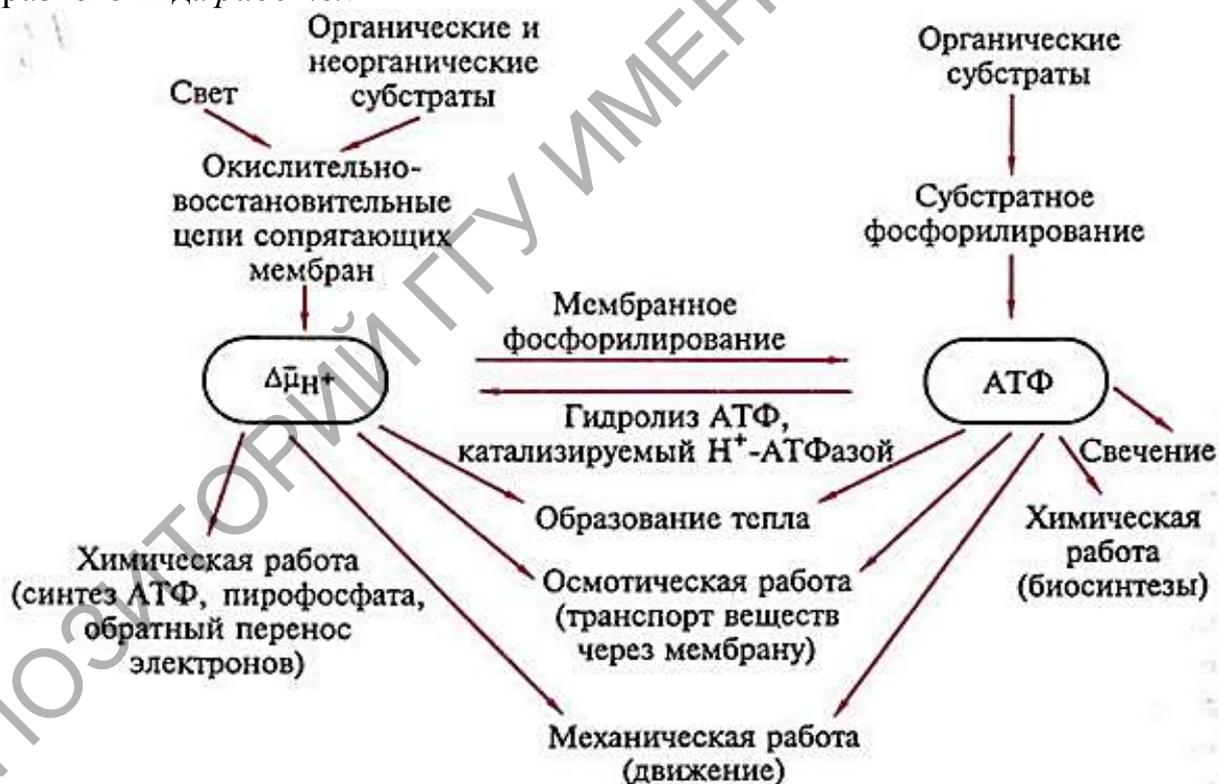
Порцию поглощенного клеткой O_2 можно разделить на две неравные части. Основная масса кислорода потребляется клеткой с участием клеточных ферментных систем. Поглощение клеткой какой-то части O_2 не связано с ее ферментными системами. В этом случае поглощение кислорода – чисто химический процесс, связанный с окислением определенных химических веществ клетки, например, SH-групп клеточных белков.

Неферментативное окисление веществ	Ферментативное поглощение O_2 – дыхание		
	свободное окисление	окисление, сопряженное с запасанием энергии	
		нефосфорилирующее	фосфорилирующее

В свою очередь, ферментативное поглощение молекулярного кислорода подразделяется на окисление, сопряженное с запасанием энергии, и свободное окисление, т.е. не связанное с запасанием энергии для клетки.

Окислительные ферментативные реакции с участием O_2 , относимые к категории *свободного окисления*, – это реакции, в результате которых энергия выделяется в виде тепла. К этой категории процессов относятся реакции, катализируемые моно- и диоксигеназами, в которых имеет место прямое включение кислорода в молекулу окисляемого вещества, а также реакции, катализируемые некоторыми оксидазами.

Ферментативное поглощение O_2 , сопряженное с *запасанием энергии*, подразделяется на процессы, не связанные с фосфорилированием, и процессы, сопровождающиеся фосфорилированием. В первом случае окисление, сопряженное с запасанием энергии, не связано с трансформированием свободной энергии в форму макроэргических фосфатных связей. Известно, что в клетке существуют две универсальные формы энергии: химическая и электрохимическая ($\Delta\mu_{H^+}$). Один из путей получения энергии в форме трансмембранного электрохимического градиента H^+ связан с переносом электронов на O_2 . Энергия в этой форме может использоваться клеткой для совершения разного вида *работы*.



Химическая энергия заключена в основном в соединениях, содержащих макроэргические фосфатные связи, и в первую очередь в молекулах АТФ. Но на промежуточных этапах процессов, связанных в конечном итоге с поглощением O_2 , образуются метаболиты, содержащие богатые энергией связи, например, тиоэфирные (C-S-Co A). Эти соединения могут непосредственно обеспечивать энергией некоторые биосинтетические процессы.

Наконец, при фосфорилирующем окислении энергия, высвобождаемая при электронном транспорте на молекулярный кислород и возникающая первоначально в форме $\Delta\mu_{H^+}$ с помощью протонной АТФ-синтазы трансформируется в химическую форму в молекулах АТФ.

В основу данной классификации положено рассмотрение всех реакций взаимодействия клетки с O_2 под углом зрения их «энергетической значимости». По химическим механизмам, лежащим в основе этих реакций, все они могут быть разделены на 2 типа. К первому типу относятся реакции, катализируемые кислородными трансферазами, или диоксигеназами, в которых имеет место прямое присоединение молекулы кислорода к молекуле метаболита: $A + O_2 \rightarrow AO_2$.

Одна молекула субстрата может акцептировать оба атома молекулы кислорода, как это имеет место в приведенной выше реакции. Акцепторами O_2 могут быть молекулы двух разных субстратов: $X + Y + O_2 \rightarrow XO + YO$.

Все подобные реакции представляют собой свободное окисление и не связаны с получением клеткой энергии.

В реакциях второго типа электроны идут к кислороду, выполняющему функцию конечного акцептора. В этом случае 1, 2 или 4 электрона в зависимости от природы переносчика акцептируются молекулой кислорода, что приводит в конечном итоге к ее полному (H_2O) восстановлению. Реакции данного типа катализируются ферментами, называемыми оксидазами, и могут представлять собой свободное окисление и окисление, сопряженное с запасанием энергии. К реакциям свободного окисления относятся реакции, катализируемые растворимыми оксидазами, локализованными в цитозоле клетки.

Тема 23. Пути диссимиляции углеводов.

1 Гликолиз, суть его реакций, энергетика

2 Цикл трикарбоновых кислот

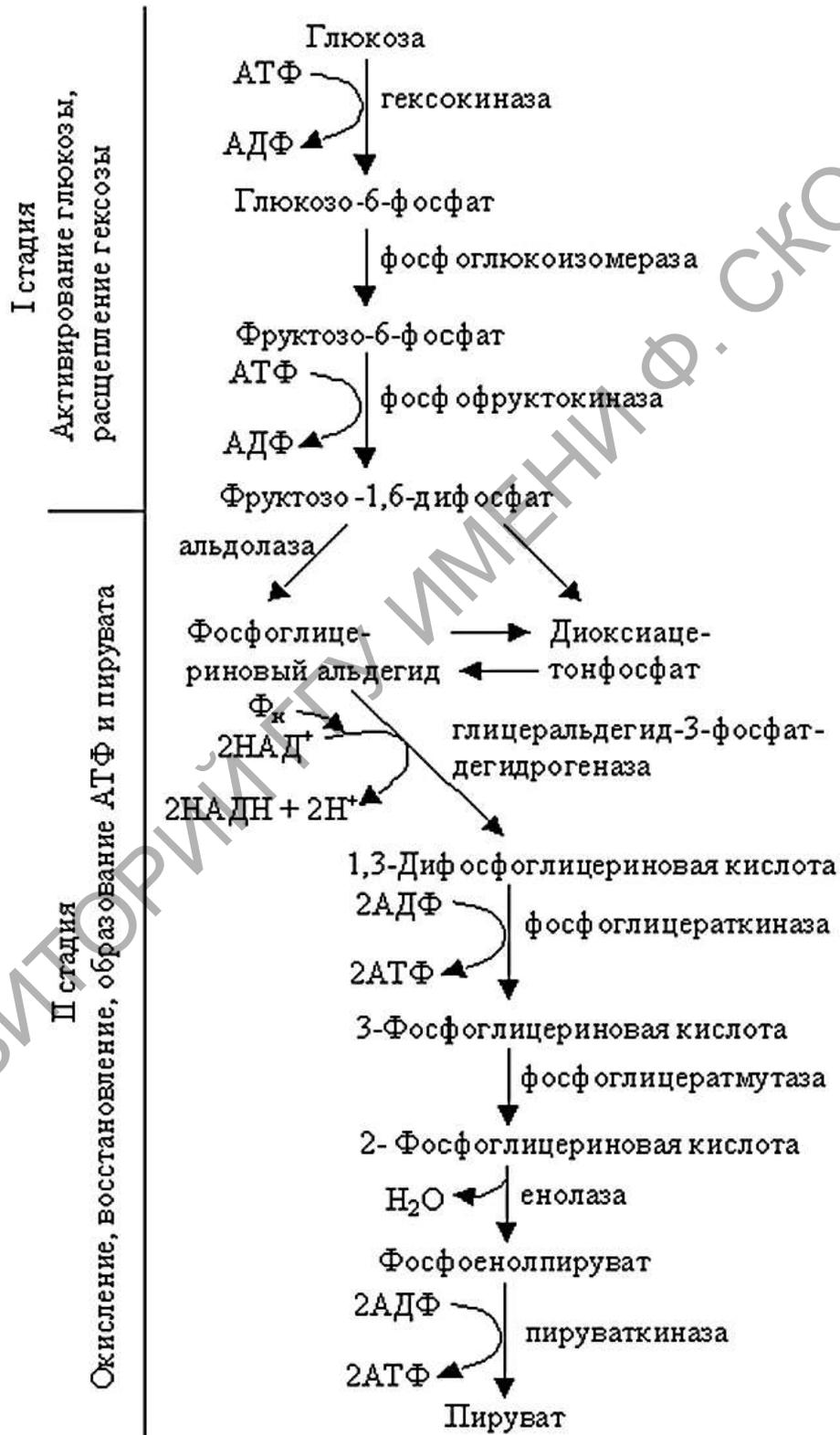
3 Цикл Кребса-Корнберга и пентозомонофосфатный путь окисления глюкозы

4 Взаимосвязь превращений углеводов, белков и жиров

1 Гликолиз, суть его реакций, энергетика. Окисление дыхательного субстрата – сложный процесс, состоящий из большого числа химических реакций. Главный путь распада углеводов – гликолиз и цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса).

Гликолиз – это процесс постепенного превращения сахара (глюкозы) в пируват, в результате которого клетка обогащается энергией. Впервые гликолиз был обнаружен и изучен у животных. В настоящее время известно, что это универсальный процесс, свойственный также растениям, грибам и бактериям.

Гликолиз состоит из нескольких реакций, образующих цепь. Он начинается с активирования молекулы глюкозы: к ней присоединяется остаток фосфорной кислоты от АТФ. В результате реакции, идущей при участии гексокиназы, образуется глюкозо-6-фосфат. Затем глюкозо-6-фосфат превращается с помощью глюкозофосфатизомеразы в фруктозо-6-фосфат. Заканчивается активация молекулы глюкозы присоединением еще одного остатка фосфорной кислоты от АТФ.



В конечном итоге образуется очень неустойчивое соединение фруктозо-1,6-дифосфат. Реакцию катализирует фосфофруктокиназа. Таким образом, для начала процесса дыхания, обогащающего клетку энергией, сначала надо израсходовать 2 молекулы АТФ.

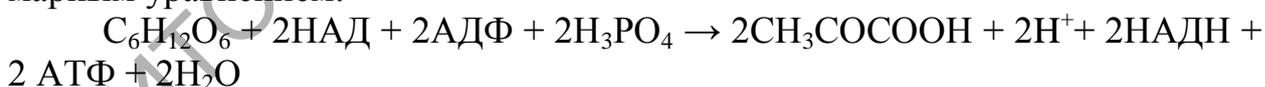
Неустойчивая молекула фруктозо-1,6-дифосфата при участии альдолазы расщепляется на две триозы: 3-фосфоглицериновый альдегид (ФГА) и фосфодиоксиацетон (ФДА). Альдолаза – очень распространенный фермент, участвующий в темновой фазе фотосинтеза, где она работает в обратном направлении: катализирует образование из ФГА и ФДА фруктозо-1,6-дифосфата. Таким образом, ФГА и фосфодиоксиацетон – промежуточные продукты и дыхания, и темновой фазы фотосинтеза.

Молекула фосфодиоксиацетона затем тоже превращается в молекулу ФГА. Следовательно, в процессе гликолиза образуются 2 молекулы фосфоглицеринового альдегида и поэтому все последующие реакции гликолиза идут с коэффициентом 2.

Образовавшийся ФГА окисляется в 1,3-дифосфоглицериновую кислоту под действием дегидрогеназы фосфоглицеринового альдегида, коферментом которой является НАД. В этой реакции кислород не участвует, окисление происходит в результате дегидрирования – потери водорода, который присоединяется к НАД, в результате последний восстанавливается.

1,3-Дифосфоглицериновая кислота при участии фосфоглицераткиназы передает один остаток фосфорной кислоты АДФ и образуются АТФ и 3-ФГК – это субстратное фосфорилирование.

Далее 3-ФГК под действием фосфоглицератмутаза превращается в 2-ФГК. Образовавшаяся 2-ФГК при участии енолазы (фосфопируватгидратазы) превращается в фосфоенолпируват (ФЕП), при этом молекула 2-фосфоглицериновой кислоты отдает воду, а в остатке фосфорной кислоты возникает высокоэнергетическая связь. Заканчивается гликолиз переносом фосфатной группы на АДФ и образованием пирувата (ПВК). Реакция катализируется пируваткиназой. Все реакции гликолиза можно представить суммарным уравнением:



Во время гликолиза при распаде молекулы глюкозы на 2 молекулы пирувата образуются 4 молекулы АТФ. Однако две молекулы АТФ были израсходованы в начале процесса для активации глюкозы, следовательно, в клетке накапливаются только 2 молекулы АТФ. Одновременно при окислении ФГА до ФГК восстанавливаются две молекулы НАД.

Последовательность реакций гликолиза можно разбить на три этапа:

1. Подготовительный этап – фосфорилирование гексозы и ее расщепление на две фосфотриозы.
2. Первое субстратное фосфорилирование, которое начинается с 3-фосфоглицеринового альдегида и кончается 3-фосфоглицериновой кислотой. Окисление альдегида до кислоты связано с освобождением энергии. В этом процессе на каждую фосфотриозу синтезируется одна молекула АТФ.

3. Второе субстратное фосфорилирование, при котором 3-фосфоглицериновая кислота за счет внутримолекулярного окисления отдает один фосфат с образованием АТФ.

Гликолиз происходит в цитозоле, пластидах и нуклеоплазме. Для него не нужен кислород. Это первая, анаэробная фаза дыхания. Гликолиз – наиболее древний способ добывания энергии. Для своего осуществления он не нуждается в специальных органеллах. В том случае, когда гликолиз происходит в цитозоле, его ферменты прочно связаны с наружной мембраной митохондрии или с мембранами эндоплазматического ретикулума.

Какое значение имеет гликолиз? В чем его физиологический смысл? Первое – в процессе гликолиза происходит постепенное освобождение энергии, часть которой запасается в макроэргических связях АТФ и может использоваться для работы клетки. Второе – промежуточные вещества, образующиеся во время гликолиза, могут использоваться для синтеза нуклеиновых кислот, белков, жиров и углеводов. Например, пируват может аминироваться с образованием аланина – аминокислоты, необходимой для синтеза белка. ФГК может использоваться для синтеза сахарозы. И наконец, третье – в какой-то степени гликолиз регулирует физиологические процессы в клетке. Например, в условиях засухи образование из каждой молекулы гексозы двух молекул триоз может понизить водный потенциал клеточного сока, что, в свою очередь, повлияет на поступление воды.

Реакции гликолиза могут идти в обратном направлении (обращенный гликолиз). Синтез сахаров из ПВК в результате обращения реакций гликолиза называют глюконеогенезом.

Глюконеогенез происходит у животных, растений, грибов и микроорганизмов. Его реакции одинаковы для всех тканей и биологических видов. Важными предшественниками глюкозы у животных выступают трёхуглеродные соединения, такие как лактат, пируват, глицерол, а также некоторые аминокислоты. У млекопитающих глюконеогенез происходит главным образом в печени, в меньшей степени – в корковом слое почек и эпителиальных клетках, выстилающих тонкую кишку. Образованная в ходе глюконеогенеза глюкоза уходит в кровь, откуда доставляется к другим тканям. После интенсивной физической работы лактат, образовавшийся при анаэробном гликолизе в скелетных мышцах, возвращается в печень и превращается там в глюкозу, которая снова поступает в мышцы или превращается в гликоген (этот круговорот известен как цикл Кори).

У проростков растений запасённые в семени жиры и белки превращаются, в том числе и через глюконеогенез, в дисахарид сахарозу, который транспортируется по всему развивающемуся растению. Глюкоза и её производные служат предшественниками для синтеза растительной клеточной стенки, нуклеотидов, коферментов и многих других жизненно важных метаболитов.

У многих микроорганизмов глюконеогенез начинается с простых органических соединений, содержащих два или три атома углерода, например, ацетата, лактата и пропионата, которые содержатся в питательной среде.

Хотя реакции глюконеогенеза одинаковы у всех организмов, соседние метаболические пути и регуляторные пути глюконеогенеза отличаются у различных видов и в различных тканях.

Глюконеогенез и гликолиз не являются полностью идентичными процессами, протекающими в противоположных направлениях, хотя несколько стадий являются общими для обоих процессов.

2 Цикл трикарбоновых кислот. В аэробных условиях главный путь превращения образовавшейся при гликолизе ПВК – окислительное декарбоксилирование при помощи пируватдегидрогеназного мультиферментного комплекса, составной частью которого является коэнзим А (CoA или CoA-SH). В результате образуется ацетил-CoA. анаэробных условиях пируват вступает в реакции брожения. При брожении, в основном спиртовом, пируват декарбоксилируется с образованием уксусного альдегида при участии карбоксилазы, а затем восстанавливается до этилового спирта ферментом алкогольдегидрогеназой: $\text{CH}_3\text{COCOON} \rightarrow \text{CH}_3\text{COON} + \text{CO}_2$. Ни в одной из реакций не синтезируется АТФ и не восстанавливаются коферменты. Образовавшийся во время гликолиза НАДН растрачивается на восстановление уксусного альдегида.

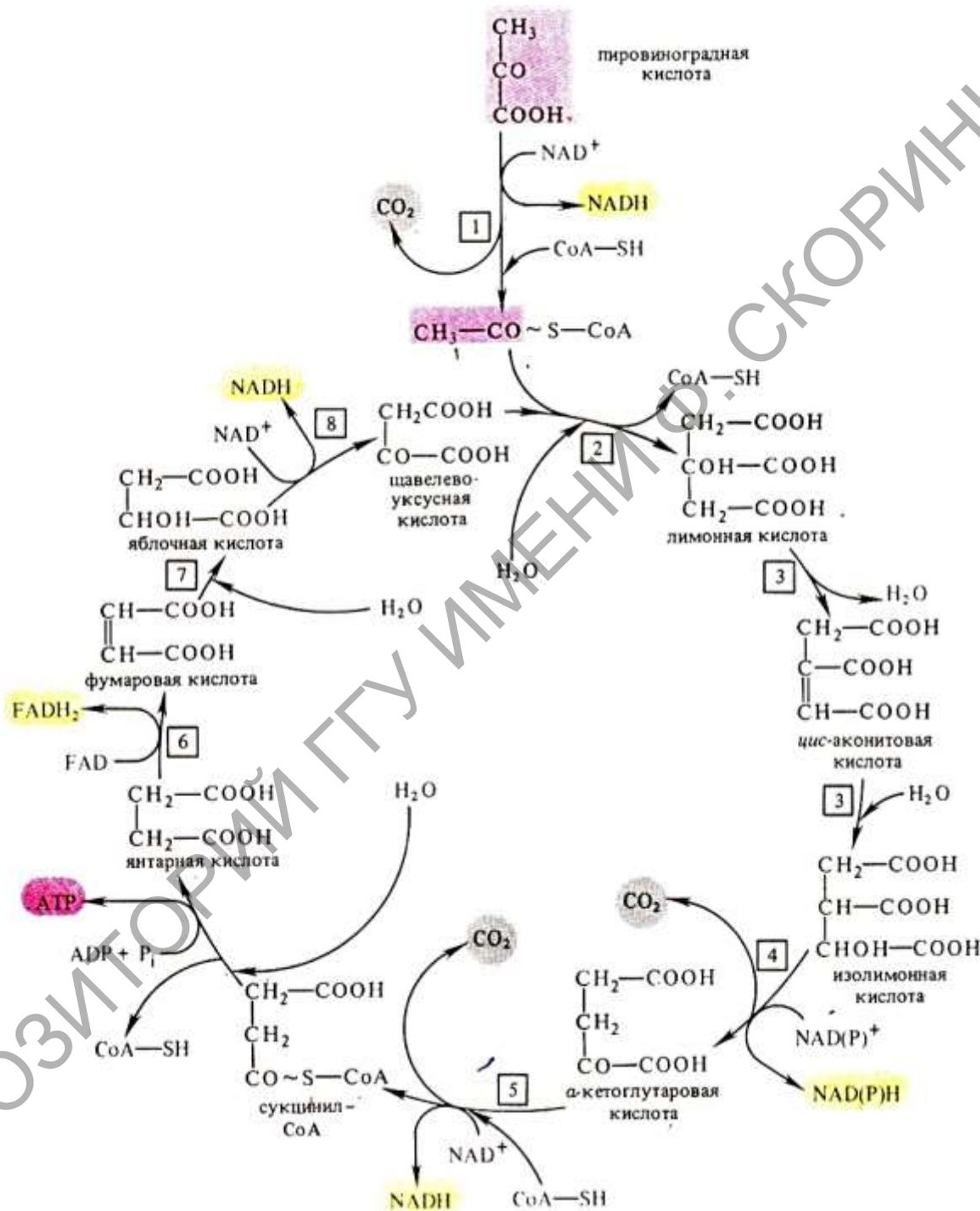


Спиртовое брожение лежит в основе получения спиртных напитков. В случае молочнокислого брожения при участии фермента лактатдегидрогеназы образуется молочная кислота: $\text{CH}_3\text{CHOH COOH}$. Молочнокислое брожение используется при производстве молочнокислых продуктов. Таким образом, основная функция брожения заключается в регенерации НАД⁺ и обеспечении гликолитических процессов окисленной формой кофермента в условиях анаэробнозиса.

В аэробных условиях образовавшийся ацетил-КоА включается в цикл трикарбоновых кислот, называемый еще циклом Г.А. Кребса, по имени изучившего его английского биохимика. В цикле Кребса после ряда реакций отщипывания и присоединения воды, декарбоксилирования и дегидрирования ацетильный остаток, поступивший в цикл в составе ацетил-КоА, полностью распадается.

Первая реакция цикла – перенос ацетильного остатка от ацетил-КоА к оксалоацетату с образованием цитрата. В ходе реакции, катализируемой цитратсинтазой, расходуется макроэргическая связь ацетил-КоА, т.е. та энергия, которая была запасена в ходе окисления пирувата. Следовательно, как и гликолиз цикл Кребса начинается с траты энергии. Интересно и то, что цикл, в результате которого происходит распад углеродных скелетов, начинается с их

удлинения: 2-углеродный фрагмент (ацетил) присоединяется к 4-углеродному фрагменту (оксалоацетату) с образованием 6-углеродной трикарбоновой кислоты цитрата. Цитрат может накапливаться в клетке в больших количествах.



В результате двух следующих реакций цитрат превращается в изоцитрат. В реакциях участвует вода, а промежуточным продуктом является цис-аконитат. Катализируют обе реакции аконитатгидратаза.

Затем изоцитрат дегидрируется с участием изоцитратдегидрогеназы, коферментом которой является НАД. В результате окисления образуется оксалосукцинат, который затем декарбоксилируется. Отщепляющийся CO_2

принадлежит ацетильному остатку, вступившему в цикл в составе ацетил-КоА. В результате декарбоксилирования образуется очень активный α -кетоглутарат. Он окисляется и декарбоксилируется с помощью α -кетоглутаратдегидрогеназного комплекса. Освобождающийся CO_2 является второй частью, которая отщепляется от ацетильного остатка. Образовавшийся в результате сложных превращений сукцинат вновь дегидрируется и возникает фумарат. Реакция происходит с помощью сукцинатдегидрогеназы. Фумарат после присоединения молекулы воды легко превращается в малат. В реакции участвует фумаратдегидратаза. Окисляясь, малат превращается в оксалоацетат при участии НАД-зависимой малатдегидрогеназы. Оксалоацетат – конечный продукт цикла Кребса. Напомним, что он образуется и во время фотосинтеза на свету (C_4 -цикл), и в темноте (у САМ-растений).

Итак, цикл Кребса замыкается и может начаться вновь. Единственное условие непрерывного повторения цикла – поступление новых молекул ацетил-КоА.

В ходе реакции цикла потребляются одна молекула ПВК, четыре НАД, одна АДФ, одна ФАД, две молекулы воды и синтезируются четыре молекулы НАД-Н, одна АТФ, одна ФАД-Н₂, две молекулы воды и выделяются три молекулы CO_2 . При этом от компонентов цикла отщепляется пять пар атомов водорода (электронов). Поскольку на каждую расщепляющуюся молекулу глюкозы приходится два оборота цикла Кребса (если промежуточные продукты не извлекаются из гликолиза и ЦТК на другие метаболические нужды), соответственно указанный энергетический выход также удваивается.

НАД-Н и ФАД-Н₂, образованные в цикле Кребса, подвергаются окислению. Окисление каждой молекулы НАД-Н или НАДФ-Н дает три молекулы АТФ, а окисление ФАД-Н₂ - две АТФ. Следовательно, при полном окислении ПВК образуются 15 молекул АТФ и 30 АТФ при двух оборотах цикла. Если сюда добавить 8 АТФ, образованных в ходе гликолиза, получается 38 АТФ, синтезированных при полном окислении молекулы глюкозы.

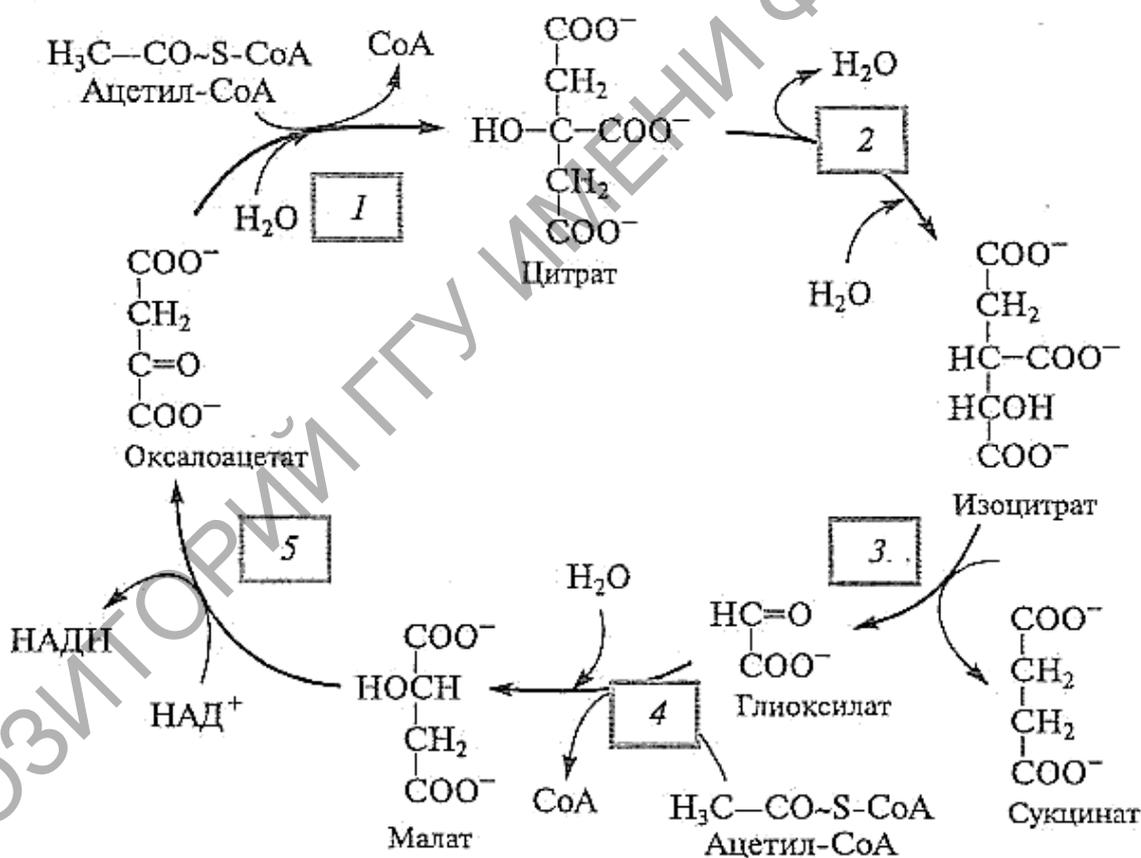
Цикл Кребса проходит в матриксе митохондрии и состоит из одинаковых реакций у животных и у растений. Это является еще одним доказательством единства происхождения органического мира.

Какова роль ЦТК в жизни растения? Во-первых, главное значение цикла Кребса – восстановление коферментов (НАД, ФАД), при последующем окислении которых образуются молекулы АТФ, запасующие в своих макроэргических связях энергию, освобождаемую при распаде ПВК. Кроме того, они служат донорами H^+ для восстановительных реакций. Во-вторых, промежуточные вещества, возникающие в цикле, могут использоваться для синтеза белков, жиров, углеводов. Например, α -кетоглутарат может в результате восстановительного аминирования превращаться в глутамат, а фумарат или оксалоацетат – в аспартат. Сукцинат является предшественником аминокислоты (СООН-СН₂-СН₂-СО-СН₂НН₂), используемой для синтеза хлорофилла. Образующиеся в гликолизе и цикле Кребса органические кислоты могут аминироваться и превращаться в аминокислоты, а затем использоваться для синтеза белка.

Для синтеза липидов, полиизопреноидов, углеводов и ряда других соединений используется ацетил-КоА. Отсюда видно, что ЦТК занимает центральное положение в метаболизме клетки. Через реакции цикла устанавливается связь между обменом белков, жиров и углеводов.

3 Цикл Кребса-Корнберга и пентозомонофосфатный путь окисления глюкозы

Цикл Кребса-Корнберга (глиоксилатный цикл) локализован не в митохондриях, как цикл Кребса, а в специализированных микротелах – глиоксисомах. В клетках животных этот цикл отсутствует. В глиоксилатном цикле из ШУК и ацетил-КоА синтезируется лимонная кислота, образуется цисаконитовая и изолимонная кислота, как и в ЦТК. Затем изолимонная кислота под действием изоцитратлиазы распадается на глиоксилую и янтарную кислоты. Глиоксилат с участием малатсинтетазы взаимодействует со второй молекулой ацетил-КоА, в результате чего синтезируется яблочная кислота, которая затем окисляется до ЩУК.



Таким образом, в глиоксилатном цикле участвует две молекулы ацетил-КоА и этот активированный ацетил используется не для окисления, а для синтеза яблочной кислоты. Янтарная кислота выходит из глиоксисом, превращается в ЩУК и участвует в глюконеогенезе и других биосинтезах. Глиоксилатный цикл позволяет утилизировать запасные жиры, при распаде которых образуется ацетил-КоА. Кроме того, на каждые две молекулы ацетил-КоА в глиоксилатном цикле восстанавливается одна молекула НАД-Н, энергия которой может быть использована на синтез АТФ в митохондриях или на

другие процессы.

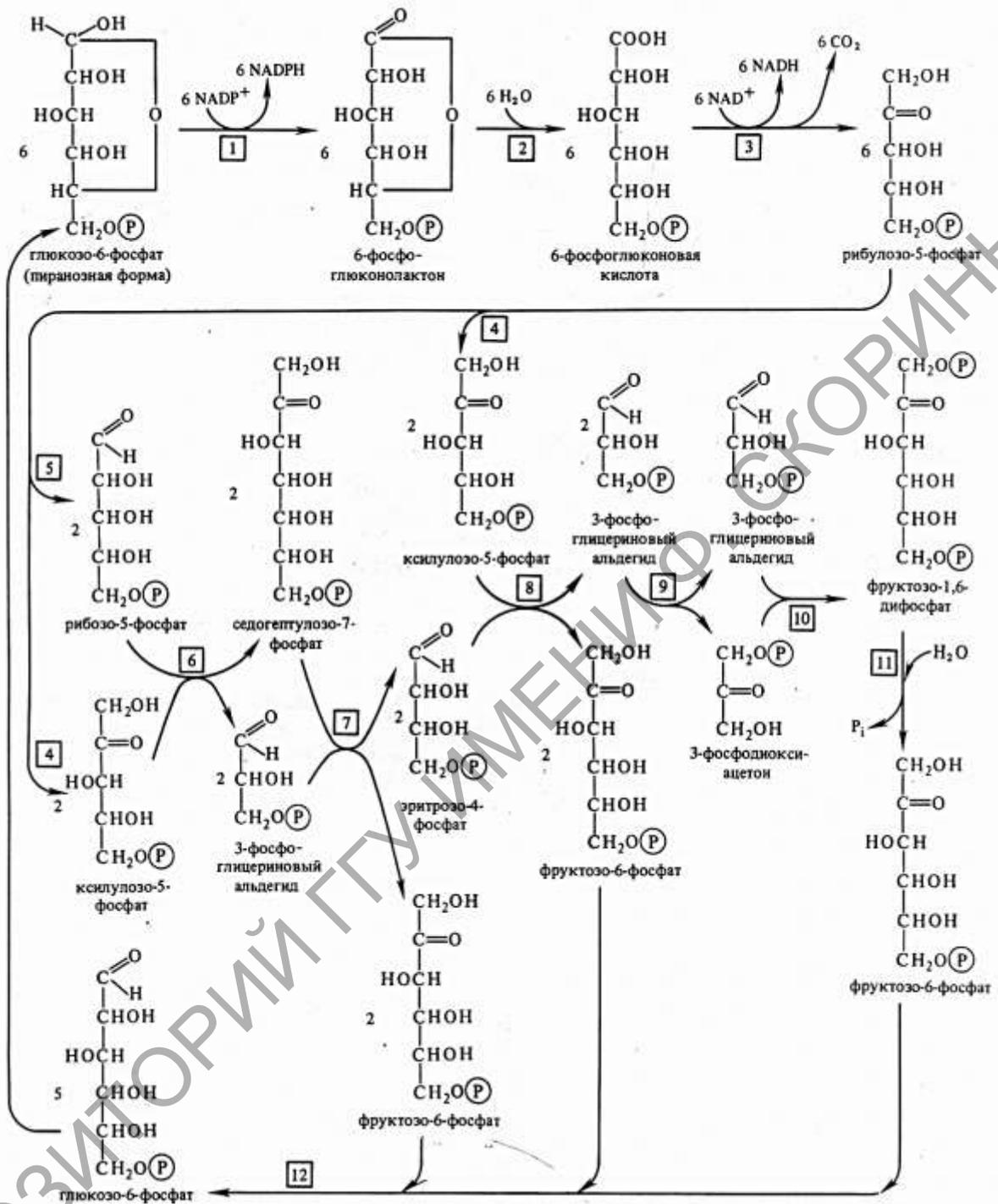
Глиоксилатный цикл функционирует не только в прорастающих семенах масличных растений, но и в стареющих листьях, а также при созревании пыльцы. Предполагается, что гены, кодирующие ферменты глиоксилатного цикла, имеются у всех растений, но экспрессируются не во всех тканях и не на всех стадиях онтогенеза. При старении листьев пероксисомы, вероятно, трансформируются в глиоксисомы, и в них начинает функционировать глиоксилатный цикл, с помощью которого метаболизирует ацетил-СоА, образованный при деградации липидов мембран. Образующиеся сахара в дальнейшем уходят из стареющих листьев в другие органы.

Пентозомонофосфатный путь окисления глюкозы и его роль в метаболизме клетки. Глюкозо-6-фосфат, образованный в начале гликолиза в результате фосфорилирования глюкозы, может подвергаться дальнейшим преобразованиям в окислительном пентозофосфатном цикле (не смешивать с восстановительным пентозофосфатным циклом при фотосинтезе – циклом Кальвина).

Пентозофосфатный путь окисления глюкозы (ПФП), или гексозомонофосфатный шунт, часто называют *апотомическим* окислением в отличие от гликолитического цикла, называемого *дихотомическим* (распад гексозы на две триозы). Реакции ПФП протекают в растворимой части цитоплазмы клеток, а также в пропластидах и хлоропластах. ПФП наиболее активен в тех клетках, где интенсивно идут синтезы: липидных компонентов клеточных мембран, нуклеиновых кислот, компонентов клеточных стенок, фенольных соединений и др. АТФ в ПФП используется только для образования исходного соединения – глюкозо-6-фосфата; ни в одной реакции этого цикла АТФ не образуется. ПФП – циклический процесс, поскольку окисление глюкозы сопровождается регенерацией исходного субстрата – глюкозо-6-фосфата. Цикл условно можно разделить на две фазы: непосредственно окислительную и регенерации. Первая включает превращение глюкозо-6-фосфата и двух молекул НАДФ в рибулозо-5-фосфат, две молекулы НАДФ-Н и CO_2 . Вначале глюкозо-6-фосфат окисляется дегидрогеназой, в результате чего образуются НАДФ-Н и 6-фосфоглюконовая кислота, которая затем подвергается декарбонилрованию с образованием пятиуглеродных фосфорилированных сахаров (рибозо-5-фосфат) и CO_2 .

Рибозо-5-фосфат способен переходить в ходе реакции изомеризации в кетоформу рибулозо-5-фосфат. Эти сахара выполняют в клетке разные функции: они включаются в полимеры клеточной стенки (пентозаны), расщепляются при обмене веществ с образованием CO_2 , H_2O и АТФ, включаются в нуклеотиды РНК и ДНК или участвуют в синтезе высокоэнергетических соединений, таких, как АТФ.

В фазе регенерации участвуют только фосфорные эфиры сахаров, причем те же, что и в фотосинтетическом цикле Кальвина. В ходе процесса образуются седогептулозо-7-фосфат, эритрозо-4-фосфат, фруктозо-6-фосфат и ФГА.



Наличие общих промежуточных продуктов в цикле Кальвина и ПФП свидетельствует о том, что эти соединения могут переходить в случае необходимости из одного цикла в другой. Совокупность реакций ПФП заключается в том, что из шести молекул глюкозо-6-фосфата одна молекула окисляется до CO₂, а остальные пять регенерируют вновь и выходят из цикла. При этом восстанавливаются 12 молекул НАДФ. Суммарное уравнение ПФП выглядит так: 6 глюкозо-6-фосфат + 12НАДФ⁺ + 7H₂O → 5 глюкозо-6-фосфат + 6CO₂ + 12НАДФH + 12H⁺ + H₃PO₄.

ПФП представляет собой анаэробное окисление, сопровождаемое в от-

личие от гликолиза выделением CO_2 . Этот процесс, так же как и гликолиз, локализован в цитоплазме, но частично происходит и в пластидах. В цикле восстанавливаются 12 молекул НАДФ, и в результате транспорта электронов от НАДФ-Н по дыхательной цепи митохондрий синтезируется $12 \cdot 3 = 36$ молекул АТФ. Чистый выход энергии за вычетом молекулы АТФ, потраченной на фосфорилирование глюкозы, составляет 35 молекул АТФ.

Основное назначение ПФП состоит в участии не столько в энергетическом, сколько в пластическом обмене клетки:

1. НАДФ-Н используется главным образом в различных синтетических реакциях. ПФП служит основным немитохондриальным и внехлоропластным источником НАДФ-Н, который необходим для синтеза жирных кислот, жиров, изопреноидов, для восстановительного карбоксилирования пирувата, восстановления нитрата и сульфата и т.д. НАДФ-Н играет значительную роль в поддержании восстановленности SH-соединений в клетке, поскольку является первичным восстановителем глутатиона.

2. В ходе ПФП синтезируются пентозы, входящие в состав нуклеиновых кислот и различных нуклеотидов (пиримидиновых, флавиновых, адениловых и др.). для гетеротрофных организмов ПФП – единственный способ образования пентоз (рибоз и дезоксирибоз) в клетке. Рибозы необходимы для синтеза АТФ, ГТФ, УТФ и других нуклеотидов. Коферменты НАД, НАДФ, ФАД, коэнзим А – тоже нуклеотиды, в состав которых входит рибоза.

3. ПФП имеет большое значение как источник образования углеводов с различным числом атомов углерода в цепи (от C_3 до C_7). Эритрозо-4-фосфат, возникающий в ПФП, необходим для синтеза шикимовой кислоты – предшественника многих ароматических соединений, таких, как ароматические аминокислоты, витамины, дубильные и ростовые вещества. Ю лигнин клеточных стенок и др.

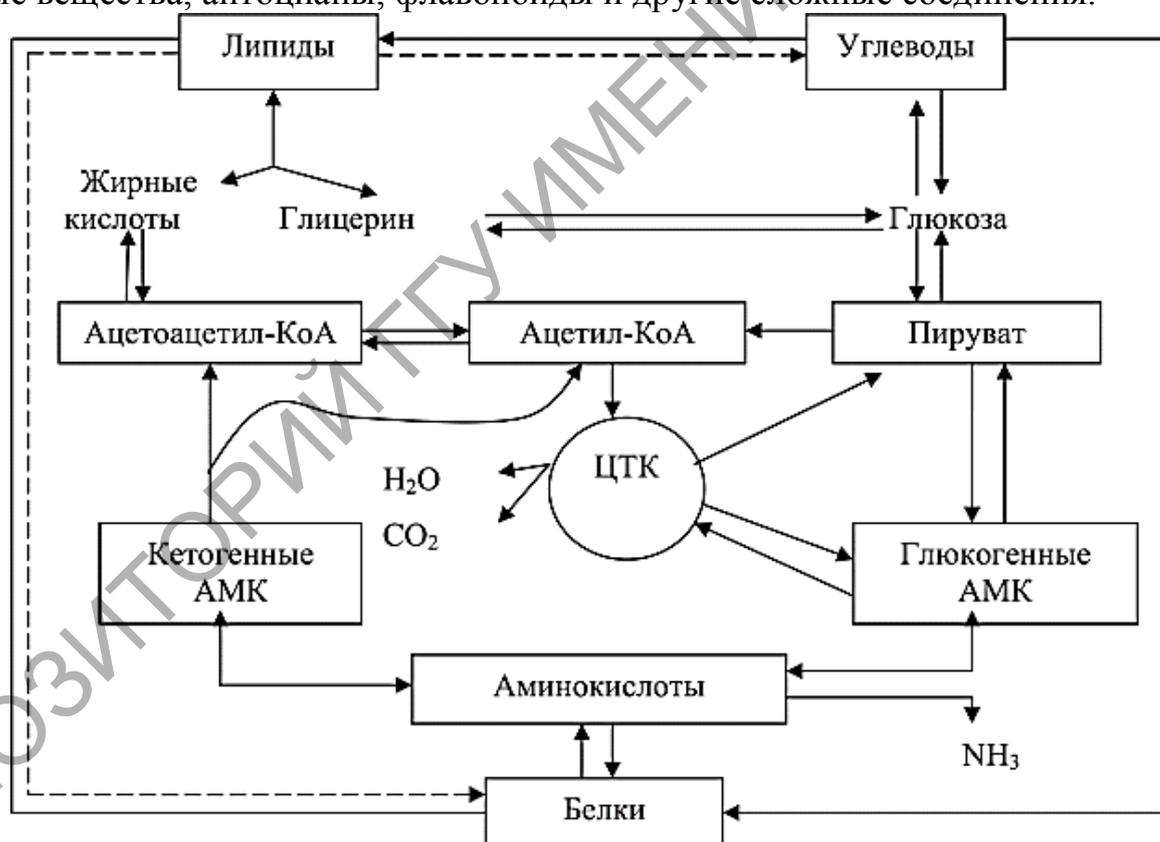
4. Компоненты ПФП (рибулозо-1,5-дифосфат, НАДФ-Н) принимают участие в темновой фиксации CO_2 . По существу, ПФП представляет собой обращенный фотосинтетический (восстановительный) цикл Кальвина. Только 2 из 15 реакций цикла Кальвина специфичны для фотосинтеза, остальные участвуют в окислительном ПФП дыхания и гликолизе.

5. В хлоропластах окислительный ПФП функционирует в темноте, предотвращая резкое изменение концентрации НАДФ-Н в отсутствие света. Кроме того, триозофосфаты этого цикла в хлоропластах превращаются в 3-ФГК, что важно для поддержания в них уровня АТФ в темноте.

В регуляции скорости пентозофосфатного цикла наряду с концентрацией P_n , контролирующего также гликолиз, важную роль играет содержание НАДФ^+ , которое тесно коррелирует со скоростью ПФП. Так, например, восстановительное аминирование кетокислот, как и другие биосинтезы, протекающие с использованием НАДФ-Н и соответственно увеличением НАДФ^+ , активирует ПФП. Важную роль в переключении с гликолиза на ПФП играет эритрозо-4-фосфат.

4 Взаимосвязь превращений углеводов, белков и жиров

Биосинтез углеводов. В процессе фотосинтеза зеленые растения ассимилируют CO_2 и образуют углеводы. За счет энергии света происходит фотохимическое разложение воды, причем кислород выделяется в атмосферу, а водород используется для восстановления CO_2 . На сравнительно ранних этапах фотосинтеза образуется фосфоглицериновая кислота, которая, подвергаясь восстановлению, дает трехуглеродные сахара – триозы. Две триозы – фосфоглицериновый альдегид и фосфодиоксиацетон – под действием фермента альдолазы конденсируются с образованием гексозы – фруктозодифосфата, который, в свою очередь, превращается в другие гексозы – глюкозу, маннозу, галактозу. Конденсация фосфодиоксиацетона с рядом других альдегидов приводит к образованию пентоз. Образовавшиеся в растениях гексозы служат исходным материалом для синтеза сложных углеводов – сахарозы, крахмала, инулина, целлюлозы и др. Пентозы дают начало высокомолекулярным пентозанам, участвующим в построении опорных тканей растений. Во многих растениях гексозы могут превращаться в полифенолы, фенолкарбоновые кислоты и другие соединения ароматического ряда. В результате полимеризации и конденсации из этих соединений образуются дубильные вещества, антоцианы, флавоноиды и другие сложные соединения.



Биосинтез липидов. Углеводы являются исходным материалом для синтеза липидов – жиров и других жироподобных веществ. Глицерин, необходимый для синтеза жиров, образуется путем восстановления фосфоглицеринового альдегида. Биосинтез жирных кислот (ЖК) протекает преимущественно в двух субклеточных компартментах – хлоропластах и эндоплазматическом ретикулуме (ЭР). Синтез de novo из ацетил-КоА таких ЖК, как

пальмитиновая или стеариновая, а также десатурация стеариновой кислоты до олеиновой происходят в пластидах, а дальнейшее преобразование олеиновой кислоты в линолевую и далее в линоленовую – в ЭР.

Биосинтез белков. У автотрофных организмов синтез белков начинается с усвоения неорганического азота и синтеза аминокислот. Образовавшиеся аминокислоты могут далее подвергаться переаминированию и другим превращениям, давая все др. аминокислоты, входящие в состав белков. Аминокислоты, соединяясь друг с другом под действием соответствующих ферментов, образуют различные белки. Простые белки, вступая во взаимодействие с другими веществами, дают начало сложным белкам – протеидам: соединяясь с углеводами, белки образуют гликопротеиды, с липидами – липопротеиды, с нуклеиновыми кислотами – нуклеопротеиды.

Диссимиляция углеводов. Расщепление полисахаридов в организме начинается с их ферментативного гидролиза с образованием глюкозы. Глюкоза подвергается дальнейшим превращениям, в результате которых образуется пировиноградная кислота. Последняя может далее подвергаться разнообразным превращениям. При различных видах брожений и при гликолизе пировиноградная кислота подвергается анаэробным превращениям. В аэробных условиях – в процессе дыхания – она может подвергаться окислительному декарбоксилированию с образованием уксусной кислоты, а также служить источником образования других органических кислот: щавелево-уксусной, лимонной, цис-аконитовой, изолимонной, щавелево-янтарной, кетоглутаровой, янтарной, фумаровой и яблочной.

Диссимиляция жиров также начинается с их гидролитического расщепления липазами с образованием свободных жирных кислот и глицерина; эти вещества могут далее легко окисляться, давая, в конечном счете, CO_2 и H_2O . Окисление жирных кислот идет главным образом путем β -окисления, т. е. таким образом, что от молекулы жирной кислоты отщепляются два углеродных атома, дающих остаток уксусной кислоты, и образуется новая жирная кислота, которая может подвергнуться дальнейшему β -окислению. Получающиеся остатки уксусной кислоты либо используются для синтеза различных соединений (например, ароматических соединений, изопреноидов и др.), либо окисляются до CO_2 и H_2O .

Диссимиляция белков начинается с их гидролитического расщепления протеолитическими ферментами, в результате чего образуются низкомолекулярные пептиды и свободные аминокислоты. Такого рода вторичное образование аминокислот происходит, например, весьма интенсивно при прорастании семян, когда белки, содержащиеся в эндосперме или в семядолях семени, гидролизуются с образованием свободных аминокислот, частично используемых на построение тканей развивающегося растения, а частично подвергающихся окислительному распаду. Происходящий в процессе диссимиляции окислительный распад аминокислот осуществляется путем дезаминирования и приводит к образованию соответствующих кето- или оксикислот. Эти последние либо подвергаются дальнейшему окислению до CO_2 и

H_2O , либо используются на синтез различных соединений, в том числе новых аминокислот.

Все биохимические процессы, совершающиеся в организме, тесно связаны друг с другом. Взаимосвязь обмена белков с окислительно-восстановительными процессами осуществляется различным образом. Отдельные биохимические реакции, лежащие в основе процесса дыхания, происходят благодаря каталитическому действию соответствующих ферментов, т. е. белков. Вместе с тем сами продукты расщепления белков – аминокислоты могут подвергаться различным окислительно-восстановительным превращениям – декарбоксилированию, дезаминированию и др.

Так, продукты дезаминирования аспарагиновой и глутаминовой кислот – щавелево-уксусная и α -кетоглутаровая кислоты – являются вместе с тем важнейшими звеньями окислительных превращений углеводов, происходящих в процессе дыхания. Пировиноградная кислота – важнейший промежуточный продукт, образующийся при брожении и дыхании, – также тесно связана с белковым обменом: взаимодействуя с NH_3 и соответствующим ферментом, она дает важную аминокислоту α -аланин. Теснейшая связь процессов брожения и дыхания с обменом липидов в организме проявляется в том, что фосфоглицериновый альдегид, образующийся на первых этапах диссимиляции углеводов, является исходным веществом для синтеза глицерина. С другой стороны, в результате окисления пировиноградной кислоты получаются остатки уксусной кислоты, из которых синтезируются высокомолекулярные жирные кислоты и разнообразные изопреноиды (терпены, каротиноиды, стероиды). Т.о., процессы брожения и дыхания приводят к образованию соединений, необходимых для синтеза жиров и др. веществ.

В превращениях веществ в организме важное место занимают витамины, вода и различные минеральные соединения. Витамины участвуют в многочисленных ферментативных реакциях в составе коферментов. Так, производное витамина B_1 – тиаминпирофосфат – служит коферментом при окислительном декарбоксилировании (α -кетокислот, в том числе пировиноградной кислоты; фосфорнокислый эфир витамина B_6 – пиридоксальфосфат – необходим для каталитического переаминирования, декарбоксилирования и др. реакций обмена аминокислот. Функции ряда витаминов (например, аскорбиновой кислоты) окончательно не выяснены.

Тема 24. Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование.

- 1 Строение электрон-транспортной цепи дыхания
- 2 Альтернативность каталитических механизмов биологического окисления
- 3 Окислительное фосфорилирование в электрон-транспортной цепи

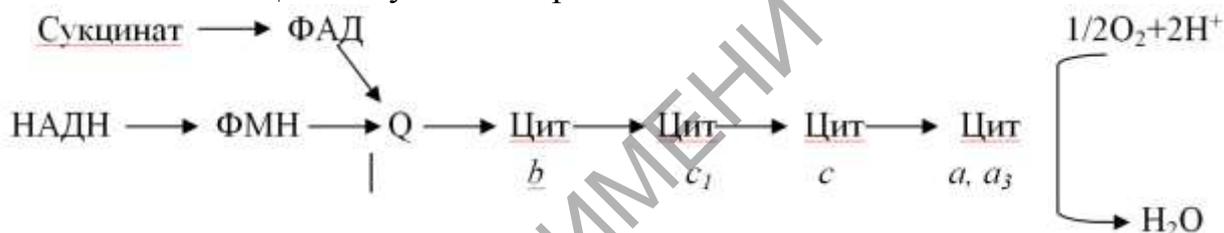
1 Строение электрон-транспортной цепи дыхания. Цикл Кребса, глиоксилатный и пентозофосфатный пути функционируют только в условиях достаточного количества кислорода. В то же время O_2 непосредственно не участвует в реакциях этих циклов. Точно так же в перечисленных циклах не

синтезируется АТФ (за исключением АТФ, образующегося в цикле Кребса в результате субстратного фосфорилирования на уровне сукцинил-СоА).

Кислород необходим для заключительного этапа дыхательного процесса, связанного с окислением восстановленных коферментов НАДН и ФАДН₂ в ЭТЦ митохондрий. С переносом электронов по ЭТЦ сопряжен синтез АТР.

Дыхательная ЭТЦ, локализованная во внутренней мембране митохондрий, служит для передачи электронов от восстановленных субстратов на кислород, что сопровождается трансмембранным переносом ионов Н⁺. Таким образом, ЭТЦ митохондрий (как и тилакоидов) выполняет функцию окислительно-восстановительной Н⁺-помпы.

Порядок размещения компонентов в цепи зависит от величины их окислительно-восстановительного потенциала (ОВП). Стандартный ОВП донора электронов НАДН равен 0,32 В. Каждый следующий переносчик находится на более низком уровне восстановленности и в соответствии с этим содержит меньше энергии, чем предыдущий. Однако подобные системы очень динамичны. Б. Чанс и другие ученые (США) в 50-х гг. XX в. разместили компоненты ЭТЦ в следующем порядке:



Пара электронов от НАДН или сукцината передается по ЭТЦ до кислорода, который, восстанавливаясь и присоединяя два протона, образует воду.

Основным фактором, определяющим способность какого-либо соединения присоединять или отдавать электроны, является соотношение величин окислительных потенциалов данного соединения и соединения, с которым оно взаимодействует. Непосредственное взаимодействие соединений, имеющих различные потенциалы, осуществляется самопроизвольно тем успешнее, чем меньше различия между их потенциалами.

Несколько позднее Д. Грин (1961) пришел к выводу, что все переносчики электронов в митохондриальной мембране сгруппированы в четыре комплекса; это было подтверждено дальнейшими исследованиями.

Таким образом, дыхательная цепь митохондрий включает в себя четыре основных мультиэнзимных комплекса и два небольших по молекулярной массе компонента: убихинон и цитохром с.

КК	Характеристика
Комплекс I (NADH: CoQ-оксидоредуктаза)	
NADH	Никотинамидадениндинуклеотид восстановленный
FMN	Флавінмононуклеотид – кофермент дегидрогеназы, окисляющей эндогенный NADH
FeS _{N1}	
FeS _{N3}	Железосерные белки – N ₁ N ₂ – 2FeS-типа, N ₃ – 4Fe4S-типа
FeS _{N2}	

Комплекс II (сукцинат: убихинон-оксидоредуктаза)	
FAD	Флавинадениндинуклеотид – кофермент сукцинатдегидрогеназы
FeS _{sl}	
FeS _{S2}	Железосерные белки – N ₁ N ₂ – 2FeS-типа, N ₃ – 4Fe4S-типа
FeS _{S3}	
Q	Убихинон – липидорастворимый одно- и двухэлектронный переносчик
Комплекс III (убихинол: цитохром с-оксидоредуктаза)	
b ₅₅₆ , b ₅₆₀	Гемопротеины, в которых гем связан с белком нековалентно
Цит. c ₁	Гемопротеин, в котором гем связан с белком ковалентно
FeS _R	Железосерный белок Риске (2Fe2S)
Цит. с	Гемопротеин, в котором гем связан с белком ковалентно, водорастворим
Комплекс IV (цитохром с: кислород – оксидоредуктаза; цитохромоксидаза)	
Цит. a	Цитохром a – гемопротеин, гем которого нековалентно связан с белком.
Cu _A	Атом меди, функционирующий с цит. a как редокс-компонент комплекса
Цит. a ₃	Цитохром a ₃ , – гемопротеин; способен взаимодействовать с кислородом.
Cu _B	Атом меди, функционирующий с цит. a ₃ при образовании комплекса с O ₂
O ₂ , H ₂ O	$1/2O_2 + 2H^+ + 2e^- \leftrightarrow H_2O$

Комплекс I осуществляет перенос электронов от NADH к убихинону Q. Его субстратом служат молекулы внутримитохондриального NADH, восстанавливающиеся в цикле Кребса. В состав комплекса входит флавиновая FMN-зависимая NADH: убихинон-оксидоредуктаза, содержащая три железосерных центра.

Комплекс II катализирует окисление сукцината убихиноном. Эту функцию осуществляют флавиновая (FAD-зависимая) сукцинат убихинон-оксидоредуктаза, в состав которой также входят три железосерных центра.

Комплекс III переносит электроны от восстановленного убихинона к цитохрому с, т.е. функционирует как убихинол: цитохром с-оксидоредуктаза. В своем составе он содержит цитохромы b₅₅₆ и b₅₆₀, цитохром c₁ и железосерный белок Риске. В присутствии убихинона комплекс III осуществляет активный трансмембранный перенос протонов.

В терминальном **комплексе IV** электроны переносятся от цитохрома с к кислороду, т.е. этот комплекс является цитохром с: кислород-оксидоредуктазой (цитохромоксидазой). В его состав входят четыре редокс-компонента: цитохромы a и a₃ и два атома меди. Цитохром a₃ и Cu_B способны взаимодействовать с O₂, на который передаются электроны с цитохрома a – Cu_A. Транспорт электронов через комплекс IV сопряжен с активным транспортом ионов H⁺.

В последнее время показано, что комплексы I, III и IV пересекают внутреннюю мембрану митохондрий.



Все компоненты цепи, за исключением убихинона, представляют собой белки с характерными простетическими группами. В состав цепи входят белки трех типов:

- флавопротеины, содержащие в качестве простетической группы флавиномононуклеотид (ФМН) или флавинадениндинуклеотид (ФАД);
- цитохромы, содержащие в качестве простетической группы гемы;
- железосеропротеины, в которых простетическая группа состоит из негемового железа, связанного комплексно с неорганической серой или серой цистеина.

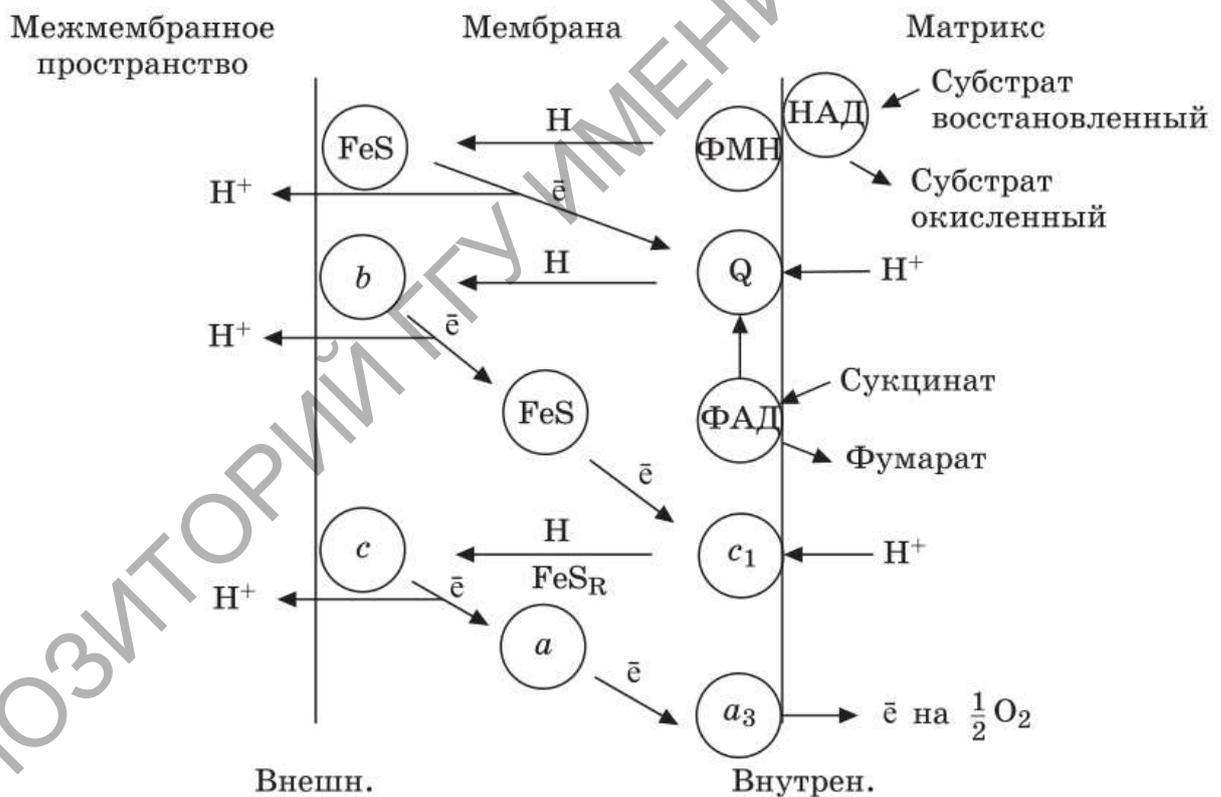
Убихинон – липид, который состоит из бензохинона и длинной гидрофобной изопреноидной боковой цепи.

Компоненты ЭТЦ также классифицируют как переносчики электронов или переносчики водорода в зависимости от функции, которую они выполняют. Поскольку назначение цепи переносчиков электронов – перемещать (или содействовать передаче) электроны от высокоэнергетического восстановителя к кислороду, все компоненты цепи должны быть переносчиками электронов. Однако некоторые из них совместно с электронами переносят и протон (H⁺); эти соединения называют переносчиками водорода (это сделано, чтобы отличать их от переносчиков e⁻, которые перемещают только электроны).

Кроме этого, очень важно знать, к каким переносчикам относится компонент – к одно- или двухэлектронным окислительно-восстановительным соединениям. В одноэлектронных соединениях окисленная и восстановленная формы отличаются на один электрон; они принимают только один электрон при преобразованиях окисленной формы в восстановленную и отдают один электрон в обратной реакции. У двухэлектронных переносчиков окисленное и восстановленное положения отличаются на два электрона. Флавопротеины и убихинон являются двухэлектронными ОВ-соединениями; цитохром – одноэлектронное соединение. Классификация железосерных белков не такая простая, но, вероятно, их правильнее рассматривать как одноэлектронные ОВ-соединения.

В дыхательной цепи происходит перенос электронной пары по термодинамическому потенциалу на кислород. Перемещается пара электронов, поскольку оба агента НАДН и сукцинат являются двухэлектронными ОВ-системами. Это значит, что при окислении НАДН и сукцината до НАД^+ и фумарата соответственно в цепь переноса электронов входит два электрона. Эти два электрона затем передаются по цепи компонентов с уменьшающимся электрическим потенциалом, пока не достигнут последнего компонента цепи цитохромоксидазы. Цитохромоксидаза (Цит а и Цит а₃) использует эти два электрона совместно с протонами для восстановления одного атома кислорода до одной молекулы воды. Таким образом, каждый компонент цепи взаимодействует одновременно с двумя электронами. Поэтому для переноса пары электронов, полученной одной молекулой убихинона к одному атому кислорода, необходимы две молекулы каждого из цитохромов (они функционируют парами). Работа ЭТЦ представлена на рисунке.

Пируват, изоцитрат, α -кетоглутарат, малат окисляются с помощью дегидрогеназы коферментом, которым является НАД⁺. Окисление НАДН происходит с помощью НАДН-дегидрогеназы, которая является флавопротеидом; роль простетической группы выполняет ФМН.



Протон, который отщепляется от НАДН, переносится с внутренней стороны мембраны на внешнюю (ФМНН_2), а электроны передаются на убихинон Q. Убихинон, получивший электроны, заряжается отрицательно, захватывает протоны со стороны стромы митохондрии и диффундирует в форме QH_2 к цитохрому b. На внешней стороне мембраны QH_2 окисляется и отдает электроны цитохрому b, а протон – в межмембранное пространство митохондрии. Через FeS_R электрон передается цитохрому c₁. Считают, что цитохром c₁ получивший электрон, также захватывает ион H^+ из стромы мито-

хондрии и передает электроны цитохрому с, а H^+ выбрасывается в межмембранное пространство. В конце ЭТЦ находится цитохромоксидаза, состоящая из Цит а и Цит а₃ и катализирующая перенос электронов на кислород воздуха. Когда окисляющим субстратом служит сукцинат, тогда водород переносится на ФАД, а затем на убихинон.

Таким образом, электрон переходит через цепь ферментов, спускаясь на более низкий энергетический уровень до тех пор, пока не акцептируется молекулярным кислородом. Следовательно, движущей силой транспорта электронов является разность ОВ-потенциалов – от -0,5 В у дыхательного субстрата и до +0,82 В у кислорода воздуха.

Когда при окислении дыхательного субстрата образуется НАДФН, то он окисляется до НАДФ⁺ и дальше транспорт электронов идет так же, как и при образовании НАДН.

Рассмотренный механизм работы ЭТЦ подтверждает два положения теории В.И. Палладина: ферменты работают в клетке не «врассыпную», а образуют системы; кислород воздуха нужен только для окисления ферментов, а не дыхательного субстрата.

На этапах транспорта от одного переносчика к другому передаются совместно протоны и электроны, на других – только электроны. В последнем случае происходит разделение зарядов: $H \rightarrow H^+ + e^-$. В результате присоединения электронов, передаваемых по дыхательной цепи, и протонов из внешней водной среды к кислороду воздуха, образуется новая молекула воды: $4H^+ + 4e^- + O_2 \rightarrow 2H_2O$. Эта вода получила название метаболической. В таких растениях, как суккуленты, выдерживающих засуху благодаря запасанию воды в тканях листьев или стеблей, она играет важную роль в водном балансе организма.

Для функционирования ЭТЦ необходима упорядоченность и тесная упаковка молекул. Нарушение в какой-нибудь точке ЭТЦ полностью блокирует транспорт электронов.

Дыхательная ЭТЦ служит для передачи электронов от восстановленных субстратов на кислород, что сопровождается трансмембранным переносом ионов H^+ . Таким образом, ЭТЦ митохондрий (как и тилакоидов) выполняет функцию окислительно-восстановительной H^+ -помпы.

Особенностью растительных митохондрий от митохондрий животных является способность окислять экзогенный НАДН, т.е. НАДН, который поступает из цитоплазмы.

Это окисление происходит, по меньшей мере, двумя флавинами и НАДН-дегидрогеназами, одна из которых локализована на внешней стороне внутренней мембраны митохондрий, а другая – на внутренней стороне. Первая из них передает электроны в ЭТЦ митохондрий на убихинон (УХ), а вторая на цитохром с.

Для функционирования НАДН-дегидрогеназы на внутренней стороне внутренней мембраны необходимо присутствие кальция.

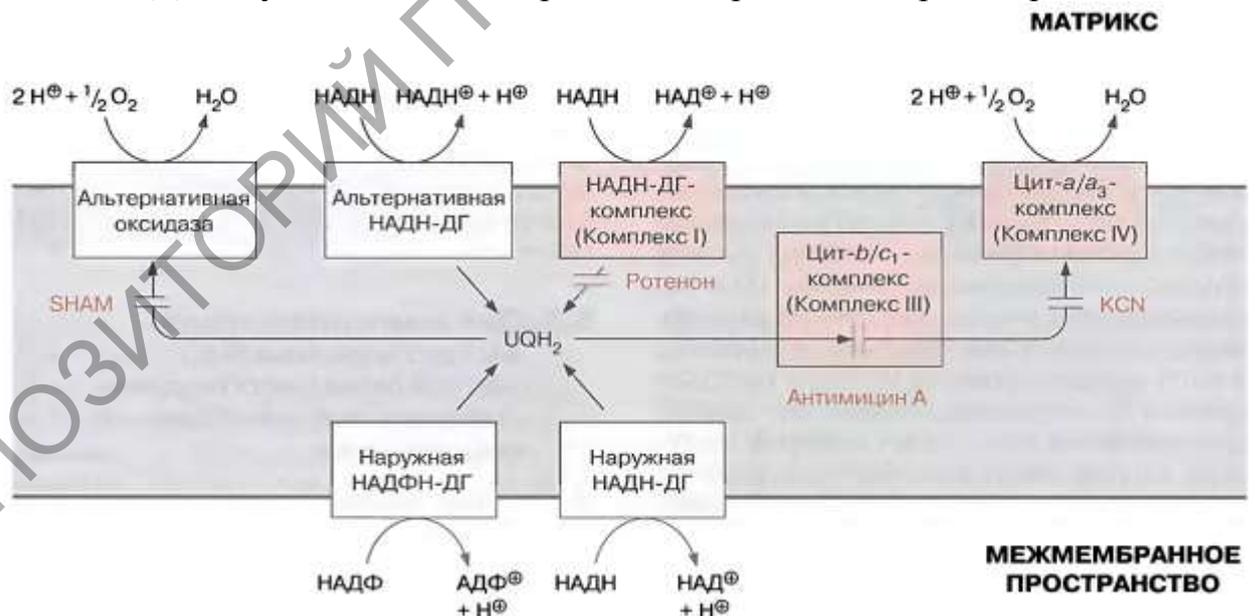
Описанный путь транспорта электронов – главный, он получил название цитохромного. Кроме него, в растениях существует еще другой путь пе-

переноса электронов – альтернативный, когда электроны от убихинона передаются на кислород воздуха с помощью альтернативной оксидазы; цитохромы не участвуют.

Итак, функция дыхательной цепи – транспорт электронов от восстановленных коферментов к кислороду воздуха, сопровождающийся переносом протонов через внутреннюю мембрану митохондрии в межмембранное пространство.

2 Альтернативность каталитических механизмов биологического окисления. Митохондрии могут окислять НАДН и без образования АТФ. В митохондриальном электронном транспорте участие флавинов, убисемихинонов и других электронных переносчиков приводит к образованию в качестве побочных продуктов супероксидрадикалов, H_2O_2 и гидроксил-радикалов (все эти продукты называют АФК, активные формы кислорода). Эти побочные продукты могут вызывать серьезные повреждения в клетке. Поскольку много АФК образуется в том случае, если компоненты дыхательной цепи восстановлены, необходимо избегать перевосстановления цепи.

С другой стороны, для растений необходимо, чтобы глицин, который образуется в больших количествах в фотодыхательном цикле, окислялся в митохондриях, даже когда клетка не нуждается в АТФ. У растительных митохондрий есть запасные пути, которые позволяют окислить НАДН без синтеза АТФ, с тем чтобы предотвратить перевосстановленное состояние дыхательной цепи. Во внутренней митохондриальной мембране со стороны матрикса есть альтернативная НАДН-дегидрогеназа, которая переносит электроны от НАДН на убихинон без сопряжения с протонным транспортом.



Более того, в растительных митохондриях есть альтернативная оксидаза, которая может передавать электроны непосредственно с убихинона на кислород; этот путь не сопряжен с протонным транспортом. Альтернативное окисление нечувствительно к антимицину-А и KCN (ингибиторам комплексов III и II, соответственно), но ингибируется салицилгидроксамовой кисло-

той (SHAM). Недавние исследования показали, что альтернативная оксидаза – мембранный белок, состоящий из двух одинаковых субъединиц (по 36 кДа каждая). Исходя из аминокислотной последовательности предполагают, что каждая субъединица образует две трансмембранные спирали. Вместе две субъединицы образуют 2-Fe-оксо-центр который катализирует окисление убихинона кислородом.

Электронный транспорт с участием альтернативной оксидазы можно рассматривать как сокращенный путь, он используется тогда, когда пул убихинонов сильно восстановлен. Когда метаболиты в митохондриях в избытке, участие альтернативной НАДН-дегидрогеназы и альтернативной оксидазы приводит к их окислению без сопутствующего синтеза АТФ, и вся высвобожденная энергия рассеивается в форме тепла. Активность альтернативной оксидазы в митохондриях из разных тканей растений различается и зависит от стадии развития. Особенно высокая активность альтернативной оксидазы была зарегистрирована в початке *Sauromatum guttatum*¹, растения из семейства ароидных, которое использует альтернативную оксидазу для разогрева соцветия. Из-за высокой температуры с его поверхности испаряются летучие азотистые соединения, которые пахнут падалью или фекалиями. Сильный запах распространяется на большие расстояния и привлекает насекомых. Образование альтернативной оксидазы в этих початках сопряжено с началом цветения.

Еще одной характерной особенностью митохондрии растительных клеток, в отличие от животных, является наличие маликэнзима, который катализирует окислительное декарбоксилирование малата до пирувата с восстановлением НАД.

Пируват далее окисляется в цикле Кребса, а НАДН – в электрон-транспортной цепи. Таким образом, растительные митохондрии способны окислять через цикл Кребса не только образующийся в гликолизе пируват, но и транспортируемый из цитоплазмы малат.

Немитохондриальные ЭТЦ растительной клетки. У растений, как и у других организмов, действуют системы окисления восстановленных пиридин- и флавинонуклеотидов не только с помощью терминальных оксидаз митохондрий, но и в редокс-цепях эндоплазматического ретикулума, плазмалеммы и цитоплазмы. В процессах окисления, катализируемых немитохондриальными оксидазами, не происходит образование АТФ. К таким оксидазам относятся, например, Си-содержащие ферменты – аскорбатоксидаза и полифенолоксидаза. Си-содержащие оксидазы способны восстанавливать оба атома молекулярного кислорода до H_2O , чем напоминают цитохром-с-оксидазный комплекс, который также содержит медь. Однако они не содержат железа.

Аскорбатоксидазная система в растительных клетках осуществляет окисление аскорбиновой кислоты в дегидроаскорбиновую. Функционирова-

¹ Сауроматум капельный - экзотическое ароидное растение. Его можно выращивать в цветочном горшке, в открытом грунте или использовать клубень для выгонки.

ние этой системы обеспечивает также окисление таких субстратов, как НАД(Ф)Н, восстановленная форма глутатиона и аскорбиновая кислота.

Полифенолоксидаза окисляет фенольные соединения (моно-, ди- и трифенолы) с образованием соответствующих хинонов. Именно активностью полифенолоксидазы объясняется потемнение поверхности разрезанного яблока или картофельного клубня, поскольку при ранениях растительных тканей этот фермент превращает фенолы в токсичные для патогенов хиноны, что препятствует распространению инфекции. Полифенолоксидаза участвует в окислении полифенолов и дубильных веществ, происходящем при скручивании и завяливании чайного листа, ее действием объясняется также потемнение плодов при сушке. Активность полифенолоксидазы возрастает в период старения тканей.

Свойство аутооксидабельности, т.е. прямого окисления кислородом, присуще лишь немногим органическим соединениям. Восстановленные флавины доступны быстрому прямому окислению молекулярным O_2 . НАДН и НАДФН самопроизвольно кислородом не окисляются. «Самоокисляемость» позволяет флавином некоторым ферментам переносить электроны непосредственно к O_2 , а также создает основу для функционирования флавинов в реакциях гидроксилирования. В цитоплазме растительных клеток функционируют флавопротеиновые оксидазы, которые реагируют с O_2 , образуя H_2O_2 .

Системы терминальных оксидаз в растениях (цитохромоксидаза, альтернативная оксидаза, аскорбатоксидаза, полифенолоксидаза, флавопротеиноксидаза) различаются по чувствительности к изменению парциального давления кислорода и температуры. Комплекс цитохромоксидаза обладает высоким сродством к O_2 и поэтому активно функционирует при низком парциальном давлении кислорода. Однако его активность сильно меняется при колебаниях температуры. Флавопротеиноксидазы меньше зависят от температуры, но имеют более низкое сродство к O_2 . Полифенолоксидаза и аскорбатоксидаза занимают по этим характеристикам промежуточное положение.

В мембранах эндоплазматического ретикулума растительных клеток найдены электрон-транспортные цепи, в которых проявляется активность монооксигеназ. Используя восстановители (НАДН или НАДФН) и цитохром b_5 , они осуществляют реакцию десатурации – образования ненасыщенных жирных кислот из насыщенных:

В другой редокс-цепи цитохром P_{450} , используя кислород, осуществляет реакцию гидроксилирования различных соединений. Процесс гидроксилирования необходим для синтеза некоторых соединений, детоксикации ряда вредных метаболитов, которые теряют свою активность, и, наконец, для превращения не растворимых в воде веществ в растворимые.

В плазматической мембране есть редокс-цепь, которая окисляет НАДФН и передает электроны через цитохром b_{559} , превращая его в супероксид-радикал. Эта НАДФН-оксидаза играет защитную роль в реакции сверхчувствительности при повреждении растительных клеток патогенами.

3 Окислительное фосфорилирование в электрон-транспортной цепи. Митохондрия как органелла синтеза АТФ. Строение митохондрий уже рассматривалось. Мембраны митохондрий состоят из белков (65-70 % сухой массы) и фосфолипидов и имеют полное соответствие со структурой универсальной мембраны.

На внешней мембране митохондрий расположены ферменты гликолиза, в матриксе – ферменты цикла Кребса и ферменты, катализирующие окисление жирных кислот. Из размещения ферментов можно заключить, что основная функция митохондрий – преобразование энергии сложных органических веществ в энергию макроэргических связей АТФ. Однако если все реакции фотосинтеза главным образом сосредоточены в хлоропластах, то разные этапы процесса дыхания происходят в разных частях клетки: в гиалоплазме, на эндоплазматическом ретикулуме, в ядрах и митохондриях. В связи с этим мембраны митохондрий легко проницаемы для большей части малых молекул и ионов. Например, пировиноградная кислота, образующаяся при разрушении глюкозы в гиалоплазме, легко проходит в митохондрию, где разрушается до CO_2 и воды в цикле Кребса.

В клетках зеленых растений обычно меньше митохондрий, чем в клетках животных, так как синтез АТФ идет и в хлоропластах.

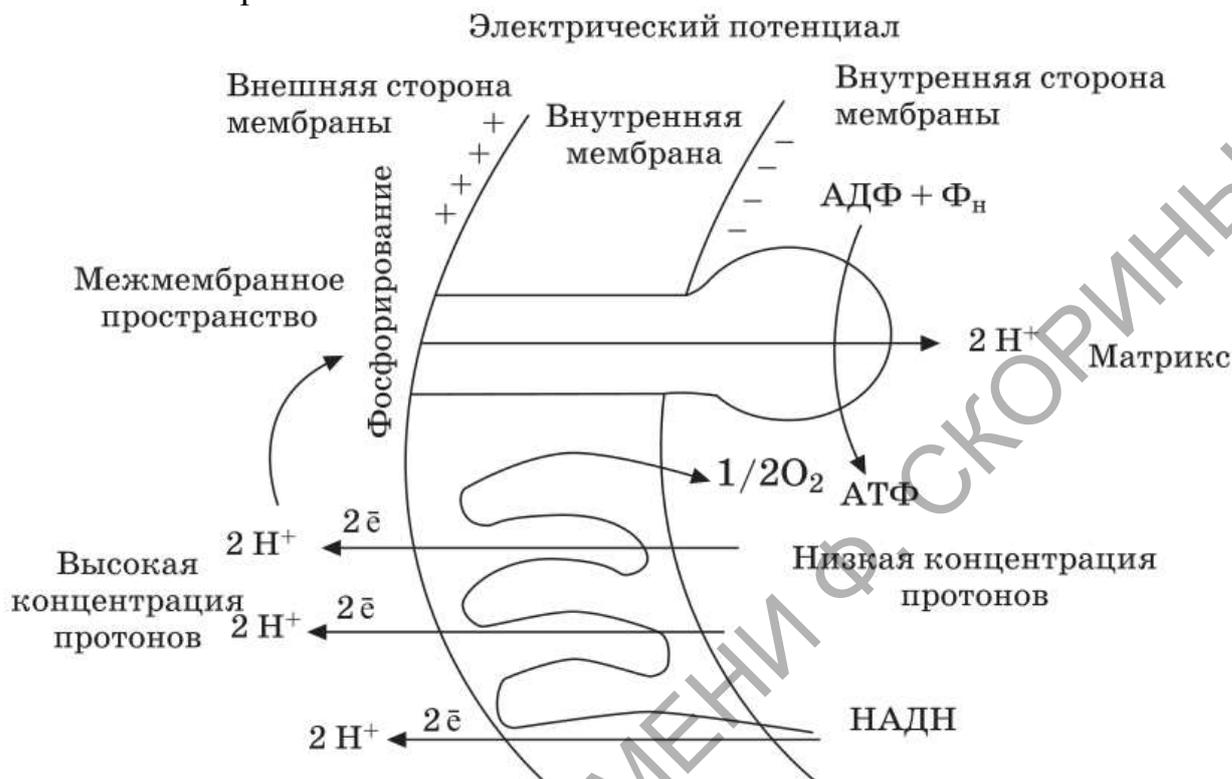
Митохондрия, как и хлоропласт, является органеллой, имеющей все свойства живой материи для обмена веществ и энергией движения, роста, размножения, раздражения, адаптации и т.д. Митохондрии могут размножаться делением с помощью перетяжки и образуются из инициальных частиц мембраны митохондрий путем «почкования». Инициальная частица быстро растет, а ее внутренняя мембрана образует маленькие складочки, расположенные перпендикулярно поверхности частицы. На этой стадии образования их уже называют промитохондриями. Промитохондрии быстро увеличиваются в объеме, складки внутренней мембраны дифференцируют в кристы. На этом формирование митохондрий заканчивается.

Как и хлоропласты, митохондрии двигаются. Они собираются обычно в той части клетки, где в данное время требуется больше энергии. Например, при поглощении воды корневым волоском митохондрии подходят к плазматической мембране, при делении ядра – к ядру.

В зеленых клетках растений митохондрии размещаются около хлоропластов. На поверхности хлоропластов иногда образуются выпячивания, с помощью которых хлоропласты могут соединяться с митохондриями. Это говорит о том, что в зеленых клетках растений фотосинтез и дыхание происходят согласованно.

В строении митохондрий и хлоропластов много общего. Так, обе органеллы окружены двумя мембранами, причем за счет выпячивания внутренней мембраны в матриксе в митохондриях образуются кристы, а в хлоропластах – тилакоиды стромы. В митохондриях содержится особая ДНК, молекула которой имеет форму кольца. Такая ДНК характерна для бактерий.

Таким образом, в митохондриях имеются все предпосылки, как структурные, так и функциональные, для осуществления процессов, связанных с запасанием энергии.



Движение электронов по дыхательной цепи вызывает перекачивание протонов через внутреннюю мембрану из матрикса митохондрии в межмембранное пространство. Согласно хемиосмотической теории П. Митчела, существует прямая связь между химическими процессами и транспортными. Перенос протонов через внутреннюю мембрану приводит к двум важным результатам. Во-первых, между сторонами внутренней мембраны создается градиент рН: в матриксе величина рН выше, чем в межмембранном пространстве. Так как протоны легко проходят через наружную мембрану митохондрии, величина рН в цитозоле будет такой же, как в межмембранном пространстве. Во-вторых, на внутренней мембране создается разность потенциалов – мембранный потенциал, причем внутренняя сторона мембраны заряжается отрицательно, а наружная – положительно.

В результате возникает электрохимический протонный градиент ($\Delta\mu H^+$). Таким образом, электрохимический протонный градиент состоит из мембранного потенциала и градиента концентрации протонов. Обе силы стремятся перемещать протоны обратно в матрикс митохондрии. Однако внутренняя мембрана митохондрии непроницаема для протонов, поэтому они могут попасть обратно в матрикс только с помощью АТФазы.

АТФ-синтетаза составляет около 15 % всего белка внутренней мембраны митохондрии. В этом белковом комплексе имеется трансмембранный канал для протонов. Когда через этот канал проходят протоны из межмембранного пространства в матрикс, т.е. по своему электрохимическому градиенту, из АДФ и фосфата синтезируется АТФ.

Исходя из теории П. Митчела, образование АТФ можно разделить на 4 этапа: 1) фосфат-анион и АДФ соединяются с ферментом; 2) два протона входят в канал АТФазы и соединяются с одним из атомов кислорода фосфата, образуется вода; 3) атом кислорода АДФ соединяется с атомом фосфора, образуя АТФ; 4) АТФ отделяется от фермента.

Число протонов, необходимое для синтеза 1 молекулы АТФ, в точности не известно. Для упрощения расчетов предполагают, что при прохождении через АТФазу каждых двух протонов синтезируется 1 молекула АТФ.

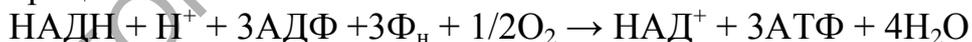
Поскольку процесс образования АТФ из АДФ и фосфата обратим, фермент может, используя энергию гидролиза АТФ, переносить протоны через мембрану в противоположном направлении: из матрикса в межмембранное пространство митохондрии. В каком направлении будет работать АТФ-синтетаза – фосфорилирования АДФ или гидролиза АТФ – зависит от концентрации в матриксе митохондрии АТФ, АДФ и фосфата.

Внутренняя мембрана митохондрии, как и мембраны тилакоидов хлоропласта, выполняет сопрягающую функцию, т.е. соединяет два процесса – транспорт электронов и синтез АТФ. Синтез АТФ из АДФ и неорганического фосфата сопряжен с транспортом электронов и перекачиванием протонов.

Сопряженными называют процессы, которые идут одновременно и один процесс доставляет энергию для другого. Любое нарушение, вызывающее прекращение транспорта электронов или увеличивающее проницаемость мембраны для протонов, приводит к торможению синтеза АТФ и выделению освобождающейся энергии в виде тепла.

Итак, физиологический смысл транспорта электронов заключается в возникновении электрохимического потенциала, энергия которого используется для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата.

Процесс фосфорилирования АДФ с образованием АТФ, сопряженный с транспортом электронов от восстановленных коферментов к кислороду воздуха, называют окислительным фосфорилированием. Суммарное уравнение этого процесса можно записать так:



При окислении каждой молекулы НАДН синтезируются три молекулы АТФ, а при окислении каждой молекулы ФАДН₂ – две.

С помощью специального белка, находящегося во внутренней мембране митохондрии, образовавшиеся в результате окислительного фосфорилирования молекулы АТФ быстро выходят в цитозоль, а молекулы АДФ из цитозоля транспортируются обратно в матрикс по принципу антипорта.

Фосфорилирование на уровне субстрата и фосфорилирование в дыхательной цепи.

Перенос электронов от NADH к молекулярному кислороду через ЭТЦ митохондрий сопровождается потерей свободной энергии. Какова судьба этой энергии? Еще в 1931 г. В. А. Энгельгардт показал, что при аэробном дыхании накапливается АТФ. Он первый выдвинул гипотезу о сопряжении между фосфорилированием ADP и аэробным дыханием. В дальнейшем эта гипотеза подтвердилась. Процесс фосфорилирования ADP с образованием

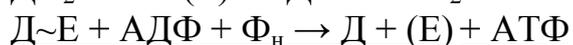
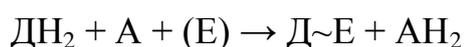
АТР, сопряженной с переносом электронов по ЭТЦ митохондрий, получил название *окислительного фосфорилирования*.

Ход окислительного фосфорилирования можно представить в виде следующего уравнения:



Роль ДН₂ (донор электронов) выполняют промежуточные соединения, образующиеся в ходе превращений дыхательного субстрата (фосфоглицериновый альдегид, пировиноградная и α-кетоглутаровая кислоты) (см. выше), а также те звенья окислительной цепи, которые участвуют в переносе электронов от восстановленных пиридиннуклеотидов на цитохромы и от них на кислород. В первом случае речь идет о фосфорилировании субстратом, а во втором – с коферментом (фосфорилирование в дыхательной цепи).

Таким образом, окислительное фосфорилирование протекает в два этапа:



Где (E) – катализатор-посредник, при участии которого осуществляется образование промежуточного макроэргического соединения. Его образование происходит на I этапе еще до того, как вступает в реакцию неорганическая фосфорная кислота. На II этапе энергия этого промежуточного соединения используется на присоединение неорганического фосфата и АДФ с образованием молекулы АТФ.

Тема 25. Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов.

- 1 Показатели эффективности дыхания
- 2 Зависимость дыхания от биологических особенностей растений, его физиологического состояния, возраста, вида ткани
- 3 Влияние на дыхание внешних факторов
- 4 Роль дыхания в продукционном процессе

1 Показатели эффективности дыхания. Восстановленные при распаде дыхательного субстрата коферменты включаются в ЭТЦ, окисляются, что приводит к синтезу АТФ. При окислении НАДН, НАДФН синтезируется три, а при окислении ФАДН₂ – две молекулы АТФ. Следовательно, всего при окислении молекулы глюкозы синтезируется 38 молекул АТФ: в результате гликолиза образуется 10 молекул (две расходуются на первоначальное активирование глюкозы), при окислительном карбоксилировании пирувата – шесть, в цикле Кребса – 24.

Если принять, что для образования макроэргической фосфатной связи каждой молекулы АТФ при ее синтезе из АДФ и неорганического фосфата необходимо затратить 7,3 ккал/моль, тогда в клетке запасается 7,3 • 38 - 277 ккал. При полном окислении 1 грамм-молекулы глюкозы выделяется 686

ккал. Таким образом, растение запасает в макроэргических связях АТФ приблизительно до 40 % энергии (277/686). Остальная энергия рассеивается в виде тепла. Из этого общего количества запасенной энергии наибольшее (26 %) приходится на долю цикла Кребса, 9 % – на гликолиз.

Приведенный расчет подчеркивает малую эффективность гликолиза как источника АТФ. Энергетическая эффективность гликолиза мала, так как его конечный продукт ПВК – восстановленное вещество, т.е. в нем еще остается большой запас энергии.

Зачем в таком случае гликолиз, возникший на первых этапах эволюции, сохраняется у высших растений? Это связано, во-первых, с тем, что он может действовать в качестве «аварийного» механизма в условиях временного анаэробноза как поставщик АТФ и НАДН для клеточных биосинтезов. Во-вторых, он является источником метаболитов для синтеза веществ, о чем мы уже говорили.

В пентозофосфатном окислительном цикле восстанавливается 12 молекул НАДФ^{*}; в результате их окисления синтезируется $12 \cdot 3 = 36$ молекул АТФ. Если в начале цикла была потрачена одна молекула АТФ на фосфорилирование глюкозы, то общий выход составляет 35 молекул АТФ, т. е. запасенная энергия равна ~ 255 ккал.

При работе ЭТЦ в результате поглощения одного атома кислорода могут синтезироваться три молекулы АТФ. Однако в реальной обстановке количество синтезируемых молекул АТФ может быть меньше. Последнее определяется степенью сопряжения окисления и фосфорилирования. Любые воздействия, увеличивающие проницаемость мембран для протонов или нарушающие размещение компонентов электрон-транспортной цепи, приводят к уменьшению или прекращению синтеза АТФ. В качестве показателя, характеризующего количество образованных молекул АТФ и степень сопряжения аэробного дыхания и фосфорилирования, используется соотношение $\Phi : O$ (Φ – количество молей неорганического фосфата, которое пошло на фосфорилирование АДФ, O – количество поглощенного кислорода).

При поглощении одного атома кислорода и переносе электронов от НАДН или НАДФН на кислород с образованием воды максимально могут синтезироваться три молекулы АТФ, поэтому $\Phi : O = 3$.

Когда электроны транспортируются от ФАДН₂, то $\Phi : O = 2$. Таким образом, величина $\Phi : O$ зависит от природы окисляемого вещества. При окислении α -кетоглутарата, кроме фосфорилирования, в дыхательной цепи при окислении НАДН происходит субстратное фосфорилирование и образуется еще одна молекула АТФ, поэтому $\Phi : O = 4$.

Зная, сколько синтезировалось молекул АТФ, можно подсчитать количество энергии, запасенной в макроэргических связях. Чем больше энергии запасается в клетке, тем лучше станет она работать, поэтому показатель $\Phi : O$ называют физиологическим показателем эффективности дыхания. Выше мы подсчитали, что при сопряжении окисления и фосфорилирования в макроэргических связях запасается 40 % энергии, которая освобождается при разрушении глюкозы в процессе гликолиза и цикле Кребса, таким образом, 60 %

этой энергии выделяется в виде тепла. Когда сопряжение транспорта электронов и фосфорилирования нарушается, то еще больше энергии рассеивается в виде тепла.

Соотношение $\Phi:O$ меньше 3 в большинстве случаев указывает на нарушение сопряжения транспорта электронов с фосфорилированием. Это нарушение может быть вызвано разными причинами, например, температурой. Увеличение температуры до $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ практически не влияет на соотношение $\Phi:O$, но при $46-47\text{ }^{\circ}\text{C}$ величина $\Phi:O$ быстро падает до нуля, т. е. происходит разъединение окисления и фосфорилирования. При этих температурах разрушаются кристы митохондрий, что и является причиной разобщения и резкого снижения величины $\Phi:O$.

В состоянии разобщения распадается дыхательный субстрат, клетка выделяет CO_2 , поглощает кислород, образуется вода, идет транспорт электронов, но не синтезируется АТФ. В результате вся энергия рассеивается в виде тепла. Может нарушаться и транспорт электронов по дыхательной цепи.

Величина $\Phi:O$ снижается как при обезвоживании, так и при набухании митохондрий. Вообще, при любых воздействиях, нарушающих внутреннюю мембрану митохондрий, размещение дыхательной цепи или расстояния между ними, показатель $\Phi:O$ уменьшается, так как нарушается сопряжение окисления и фосфорилирования.

В молодых тканях сопряжение этих процессов лучше, чем в старых. Вещества, увеличивающие проницаемость мембраны для протонов (например, динитрофенол), получили название дыхательных ядов. При их воздействии на клетку протоны, попавшие на наружную сторону внутренней мембраны митохондрий в результате функционирования ЭТЦ, возвращаются в матрикс органеллы, поэтому электрохимический потенциал на мембране не возникает и АТФ не синтезируется. Происходит разобщение окисления и фосфорилирования, и величина $\Phi:O$ снижается до нуля. Величина показателя $\Phi:O$ увеличивается под воздействием стимуляторов роста, например, под воздействием ИУК.

Что происходит в энергетическом обмене веществ в незеленой клетке?

Все процессы обмена, при которых освобождается энергия, делят на три основные фазы.

На первой фазе большие молекулы органических веществ разрушаются на более мелкие: сложные углеводы преобразуются в гексозы и пентозы, белки – в аминокислоты, жиры – в глицерин и жирные кислоты. На этой фазе выделяется менее 1 % запаса энергии этих веществ.

На второй фазе сравнительно небольшие молекулы гексоз, аминокислот, глицерина и жирных кислот окисляются. Кроме воды и CO_2 , образуется ацетил-СоА, α -кетоглутарат и оксалоацетат (ЩУК). Ацетил-СоА образуется через пируват из гексоз и глицерина, а также из некоторых amino- и жирных кислот. Часть аминокислот преобразуется в кетоглутарат или ЩУК. Во время второй фазы освобождается от 15 до 30 % энергии, заключенной в этих веществах.

Ацетил-СоА, оксалоацетат и α -кетоглутарат полностью окисляются во время третьей фазы в результате разрушения веществ через цикл Кребса до CO_2 и воды. Цикл Кребса представляет собой окончательный путь окисления всех органических веществ. Во время третьей фазы освобождается 70–80 % энергии.

В зеленых же клетках источником АТФ служит и фотосинтез.

Для характеристики дыхания как физиологического процесса, кроме величины $\Phi:\text{O}$, используют показатель интенсивности (скорость) дыхания и коэффициент дыхания. Интенсивность дыхания – это количество кислорода, поглощенного за 1 час граммом сухой (или сырой) массы растительного материала. Ее можно измерить и количеством CO_2 , который выделяется за 1 час одним граммом растительной массы.

При одновременном учете количества выделяющегося CO_2 и поглощенного O_2 определяют дыхательный коэффициент (ДК). Дыхательный коэффициент – это соотношение количества выделенного CO_2 к количеству поглощенного кислорода:

$$\text{ДК} = \text{CO}_2/\text{O}_2.$$

Выявить и, особенно, измерить интенсивность дыхания зеленых частей растения на свету нелегко, так как одновременно идет и фотосинтез, в газообмене которого участвуют те же газы. По изменению газовой среды, в которой находятся листья, можно определить, какой из двух процессов в данный момент происходит с наибольшей интенсивностью. Днем, как правило, количество поглощенного CO_2 для фотосинтеза больше, чем выделяется при дыхании. Дыхание на свету складывается из фотодыхания и митохондриального дыхания. При снижении скорости фотосинтеза может наступить момент, когда фотосинтез начнет компенсировать одновременно идущее дыхание и мы не сможем выявить газообмен. При дальнейшем снижении фотосинтеза дыхание начинает превалировать, а в темноте происходит только выделение CO_2 , который образуется при дыхании.

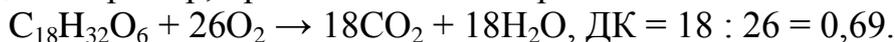
Интенсивность дыхания варьирует в широких пределах. С разной интенсивностью дышат представители разных систематических групп. Теневыносливые растения дышат менее интенсивно, чем светолюбивые. Интенсивность дыхания зависит и от особенностей органов, и их физиологического состояния. Корни дышат слабее листьев, а интенсивность дыхания цветков, наоборот, в 3–4 раза выше по сравнению с листьями.

Если интенсивность – количественная мера дыхания, то дыхательный коэффициент – еще и качественный показатель, так как в первую очередь он зависит от химической природы окисляемого вещества. Если дыхательным субстратом служат углеводы, тогда $\text{ДК} = 1$, что хорошо видно из суммарного уравнения дыхания.

Дыхательный коэффициент будет больше 1 при дыхании за счет органических соединений, в которых отношение кислорода к углероду больше, чем у углеводов. Так, при окислении ЩУК:



Когда при дыхании используются вещества, более богатые водородом, чем углеводы, например, жиры, белки, тогда дыхательный коэффициент будет меньше 1, так как на окисление «лишнего» водорода нужно больше кислорода. Например, при окислении стеариновой кислоты



Это теоретические расчеты. Однако в жизни такой строгой зависимости величины дыхательного коэффициента от природы дыхательного субстрата нет, так как на величину ДК влияют разные факторы.

Если окисление субстрата идет не до конца, а запасаются органические кислоты, тогда величина ДК уменьшается. Любой фактор, который повреждает мембраны, приводит к увеличению ДК.

Важным фактором, определяющим интенсивность дыхания клетки, является концентрация АДФ. Зависимость скорости потребления кислорода от концентрации АДФ называют дыхательным контролем или акцепторным контролем дыхания. Содержание Φ_n в клетках – обычно лимитирующий фактор.

Соотношение концентраций различных адениновых нуклеотидов в клетке называют энергетическим зарядом.

$$\frac{[ATP] + 0,5[ADP]}{[ATP] + [ADP] + [AMP]}$$

2 Зависимость дыхания от биологических особенностей растений, его физиологического состояния, возраста, вида ткани. Дыхание на уровне целого растения является интегральным показателем, значение которого может сильно варьировать в зависимости от объекта, стадии онтогенеза, физиологического состояния и действия факторов окружающей среды. Интенсивность и эффективность дыхания во многом определяют рост и накопление растением биомассы. Эти показатели, во многом определяющие продуктивность растений, зависят от количественных затрат дыхательного субстрата, с одной стороны, **на рост**, а с другой – **на обновление, или поддержание** биомассы. С этой точки зрения в физиологии растений существуют такие понятия, как **дыхание роста** и **дыхание поддержания**. Дыхание поддержания снабжает метаболитами и энергией процессы, связанные с обновлением и организацией уже существующей биомассы, тогда как дыхание роста обеспечивает энергией и метаболитами новообразование биомассы, т.е. рост. Количественно оценить вклад обоих составляющих в общее дыхание довольно сложно. Для этой цели сравнивают интенсивность дыхания растения в условиях оптимального роста и при условиях, когда рост экспериментально подавлен. Например, варьируют условия освещения: выращенные в оптимальных условиях растения затем выдерживают в темноте. После того как дыхание в темноте стабилизируется, его уровень принимают за дыхание поддержания. Близок по смыслу и другой способ, когда растения с полной питательной среды переносят на среду, лишенную азота. В таких условиях рост растений прекращается из-за отсутствия азота, и уровень дыхания принимается за дыхание поддержания. При стрессах разной природы рост расте-

ний, как правило, тормозится, однако интенсивность дыхания остается прежней или даже усиливается. Это говорит о том, что при адаптации к стрессу увеличиваются энергозатраты на поддержание биомассы и выживание.

Зависимость дыхания от внутренних факторов. О зависимости ДК от природы субстрата дыхания мы говорили на прошлой лекции. С интенсивностью дыхания достаточно тесно коррелирует **содержание углеводов** главным образом растворимых сахаров. Тесная корреляция между содержанием углеводов и ИД сохраняется обычно в том случае, если в суммарном дыхании доминирует дыхание роста, что происходит в активно растущих тканях или листьях, непосредственно снабжающих плодоеlementы ассимилятами при усиленном спросе со стороны акцептора. После завершения роста и в стареющих тканях, дыхание которых представлено главным образом дыханием поддержания, корреляция между указанными параметрами быстро ослабевает.

Донорно-акцепторные отношения. В механизме связи между донором, проводящей системой и акцептором важное место занимает дыхание. Активность фотосинтетического аппарата (донор ассимилятов) определяется аттрагирующей способностью растущих органов (акцептор). Так, скорость роста корней при дефиците влаги, как и их вклад в общую биомассу растения, выше у сортов, устойчивых к засухе, чем у более чувствительных. Это обусловлено импортом в корни растений устойчивых сортов большего количества ассимилятов, используемых как на рост, так и на более активное дыхание.

Сильная аттрагирующая способность корней, в свою очередь, обуславливает более высокую ИФ и скорость дыхания поддержания листьев у устойчивого сорта. Тесная связь между ИФ и дыханием поддержания листьев объясняется тем, что последнее обеспечивает энергией обновление «отработавших» фотосинтетических структур и способствует сохранению более активного фотосинтетического аппарата у устойчивого сорта при дефиците влаги. Таким образом, характер регуляции дыхания определяется соотношением роста и фотосинтеза растения или связями между акцепторными и донорными тканями в конкретных условиях выращивания. Потребности акцептора (роста) являются при этом доминирующими.

Проводящая система играет активную роль в транспорте ассимилятов от донора к акцептору, что подтверждается ее высокой ИД. До 5 % транспортируемого по флоэме углерода затрачивается на процессы дыхания, а 95 % поступают к акцептору. Около трети от указанных затрат (1,5–1,7 %) приходится на загрузку флоэмных окончаний сахарозой в донорной ткани.

С возрастанием ИД аттрагирующих органов, усиливаются приток к ним ассимилятов и рост. При этом аттрагирующая способность органов зависит не только от использования самих ассимилятов на рост, но и от того, насколько сильное дыхание сопровождает этот процесс. Поэтому по ИД роста можно судить о скорости роста аттрагирующего органа или всего растения.

Возраст. Жизненный цикл у большинства растений начинается с прорастания семени. Сухие *семена* обычно поглощают мало кислорода. Однако по мере набухания скорость поглощения O_2 (выделения CO_2) семенами увеличивается, достигая наибольших значений в период интенсивного роста зародыша.

ИД *листьев*, максимальная в молодом возрасте, снижается по мере уменьшения скорости роста. При старении листьев на растениях часто наблюдается временное увеличение ИД, хотя и менее выраженное в сравнении с климактерической активацией дыхания у сочных плодов. Одновременно в этот период усиливается выделение этилена листьями, что указывает на связь между этими процессами.

ИД *корней*, как и листьев, по мере старения растений уменьшается, а в расчете на целый орган быстро увеличивается в фазе вегетативного роста, остается постоянной от цветения до начала налива зерна, а затем снижается к фазе уборочной спелости. Динамика дыхания корня в онтогенезе растения аналогична динамике фотосинтеза целого растения, имеющей форму колоколообразной кривой с максимумом в фазе цветения генеративных органов.

В среднем за вегетацию к корням поступает 30–35 % ассимилятов, образованных в листьях при фотосинтезе. Около 1/3 этого количества затрачивается на дыхание корней, а остальное – на рост. Интенсивность дыхания в расчете на единицу массы *целого растения* уменьшается по мере старения, что объясняется как снижением дыхания роста в результате уменьшения скорости роста, так и уменьшением дыхания поддержания.

3 Влияние на дыхание внешних факторов. В отличие от других живых систем растения не могут хорошо стабилизировать свою внутреннюю среду, поэтому изменяющиеся условия окружающей среды оказывают заметное влияние на процессы дыхания.

Влияние газового состава среды. В атмосфере значительно больше кислорода (21 %), чем углекислого газа (0,03 – 0,045 %), поэтому в наземных растениях дыхание побегов только в исключительных случаях лимитируется недостатком O_2 . Так, при снижении содержания кислорода в воздухе до 9 % проростки пшеницы выделяли CO_2 и поглощали O_2 почти с той же скоростью, как и в обычной атмосфере. Только при снижении содержания кислорода до 3 % происходило сильное снижение поглощения O_2 . Интенсивность дыхания зависит не столько от газового состава окружающей среды, сколько от скорости поступления O_2 в ткани.

В корневой зоне часто наблюдается нехватка O_2 , особенно на тяжелых, влажных и заболоченных почвах. Короткий анаэробизм растения переносят без трудностей и быстро восстанавливают дыхание. Продолжительный анаэробизм вызывает гибель растений.

В анаэробных условиях происходит гликолиз, а затем спиртовое (иногда молочнокислое) брожение. Накопление образующегося спирта приводит к повреждению клеточных мембран, и их проницаемость к различным веществам увеличивается. Отсутствие в этих условиях цикла Кребса и пентозо-

фосфатного цикла вызывает нехватку промежуточных продуктов, необходимых для синтеза веществ. Резко снижается синтез АТФ, так как для работы ЭТЦ дыхания нужен кислород; с другой стороны, изменение проницаемости внутренней мембраны митохондрий также приводит к ингибированию синтеза АТФ.

При нехватке кислорода CO_2 продолжает выделяться с той же скоростью, как и в аэробных условиях, что и увеличивает дыхательный коэффициент. Этот пример отражает факт независимости процессов выделения CO_2 и поглощения O_2 ; эти процессы катализируются разными ферментами: поглощение O_2 зависит от активности оксидаз, а выделение CO_2 – от активности декарбоксилаз.

В растениях в анаэробных условиях вырабатываются разные приспособления. Например, развивается поверхностная корневая система. У сахарного тростника, растущего в условиях затопления, образуются придаточные корни на узлах, которые находятся вблизи уровня воды. У риса образуется специальная паренхима – аэренхима, которая содержит большие межклетники. Это облегчает транспорт газов и служит резервуаром кислорода, который необходим для дыхания тканей.

Большие дозы CO_2 подавляют и даже задерживают дыхание. Подавление дыхания в условиях высокой концентрации CO_2 связано с закрытием устьиц в листьях, а также ингибированием ферментов.

Влияние влажности. Большое влияние на интенсивность дыхания оказывает содержание воды в тканях растений или органах. От количества воды зависит размер устьичных щелей, через которые идет газообмен, коллоидное состояние протоплазмы, структура мембран, активность ферментов. Особенно реагируют на изменение содержания воды в цитоплазме ферменты, активирующие O_2 воздуха, например, цитохромоксидаза. Кислород воды участвует в окислении дыхательного субстрата. Увеличение оводненности ткани по-разному влияет на интенсивность дыхания разных органов растений. Например, сухие семена резко увеличивают интенсивность дыхания. Наоборот, процесс постепенного уменьшения интенсивности дыхания наблюдается при высыхании семян в результате их созревания.

Листья, наоборот, уменьшают интенсивность дыхания при увеличении оводненности их клеток выше оптимального уровня. Это объясняется тем, что заполнение водой межклетников препятствует диффузии кислорода в клетку.

Влияние температуры. Дыхание происходит в широком диапазоне температур, от -25 до $+50$, $+60$ °С. В основе зависимости дыхания от температуры лежит изменение активности ферментов от этого фактора. Как известно, ферментативная активность характеризуется тремя кардинальными точками: минимальной, оптимальной и максимальной. Это правило распространяется и на дыхание. Минимальной считается температура, ниже которой дыхание в тканях не происходит, оптимальной – температура, при которой дыхание идет с наибольшей интенсивностью, а максимальной – та, выше которой дыхание прекращается. Для большинства растений минимальна

температура, близкая к нулю. Однако у многих **деревьев** дыхание идет довольно интенсивно при температуре -10 и даже -25 °С. Оптимальная температура +37, +38 °С, максимальная – +50, +60 °С. При длительном нахождении ткани в условиях оптимальной температуры (более 6 ч) оптимум сдвигается на 20-25 °С.

Реакция дыхания на температуру зависит от происхождения видов: северные растения дышат интенсивнее при низких температурах, а южные – при высоких.

Увеличение интенсивности дыхания по мере повышения температуры от нуля до оптимума объясняют увеличением активности ферментов. Таким образом, температура играет роль регулятора.

Причиной уменьшения дыхания при температурах выше оптимальных является разъединение ферментативных процессов, что приводит к накоплению вредных продуктов, которые повреждают мембрану. Высокие температуры вызывают дезактивацию ферментов, набухание митохондрий, разрушение крист, что в свою очередь нарушает транспорт электронов.

Если сравнить температурную кривую дыхания с таковой для фотосинтеза, то увидим, что у первой оптимум сдвинут в сторону повышенных температур.

Таким образом, при повышенных температурах соотношение дыхания и фотосинтеза нарушается. Интенсивность дыхания может даже превысить интенсивность фотосинтеза. Это приводит к частичному торможению роста и может вызвать снижение урожая.

Влияние температуры на интенсивность дыхания зависит от содержания воды в клетках. Увеличение температуры оказывает минимальное влияние на интенсивность дыхания при низкой влажности тканей.

Таким образом, хранить семена надо при минимальном содержании воды в тканях.

Влияние химических и механических раздражителей. Экспериментальным путем установлено, что наблюдаются резкие изменения интенсивности дыхания при действии на растения ядовитых и наркотических веществ. В малых дозах многие вещества стимулируют интенсивность дыхания в 1,5-3 раза, а в больших – подавляют. Стимулирующее действие на дыхание оказывают не только яды, но и некоторые безвредные вещества, взятые в больших концентрациях, например, нейтральные соли щелочных и щелочно-земельных металлов, вызывающие временное повышение активности дыхания, которое затем возвращается к первоначальному уровню.

Раздражителями могут быть не только химические вещества, но физические и механические факторы. Так, простой изгиб или натирание листа на протяжении одной минуты увеличивают интенсивность дыхания, например, у лавровишневых, в два раза. Наблюдается увеличение интенсивности дыхания в результате ранения растений, в частности во время сбора урожая.

Минеральные вещества. Солевой состав среды влияет на интенсивность дыхания. Добавление солей в водную среду при выращивании проростков приводит к усилению дыхания. Этот эффект получил название «со-

левое дыхание» Возможно, что этот эффект обусловлен усилением обмена веществ, обеспечивающего энергией активный транспорт ионов корнем.

Влияние света на митохондриальное дыхание до сих пор изучено недостаточно. Особенно тяжело изучать дыхание зеленых клеток, так как одновременно идущие процессы фотосинтеза имеют интенсивность в несколько раз большую. Кроме того, растения дышат не только ночью, но и днем.

Доказательством того, что на свету интенсивность дыхания увеличивается, является следующий факт: сразу же после затемнения растений интенсивность дыхания на протяжении нескольких секунд была вдвое выше, чем в последующий период. Дальнейшие опыты показали, что интенсивность дыхания зависит и от качества света. При увеличении освещенности наземных листьев синими лучами наблюдали рост интенсивности дыхания. Красный свет не оказывает такого действия. Это связывают с тем, что флавиновые ферменты, входящие в состав электрон - транспортной цепи дыхания, поглощают синий свет и переходят в возбужденное состояние.

Увеличение интенсивности дыхания происходит и под действием ультрафиолетовых лучей, которые поглощаются тирозином, входящим в состав белковых молекул. Во всех указанных случаях свет – регулятор активности ферментов. Свет оказывает на дыхание и косвенное действие. Когда растения долго растут в темноте, в них наблюдается малая интенсивность дыхания из-за недостатка дыхательного субстрата, который образуется в процессе фотосинтеза.

Изменение дыхания в онтогенезе. Молодые растения и молодые органы дышат интенсивнее, чем старые. Особенно высока интенсивность дыхания растущих частей, так как для синтеза больших количеств веществ протопласт использует АТФ в количествах, значительно превосходящих обычные условия жизнедеятельности. При помощи механизма обратной связи клетка способна стимулировать образование АТФ в процессе дыхания в соответствии со своими потребностями. В проростках, кончиках корней, при распускании листьев дыхание, которое обеспечивает рост, в 3-10 раз больше дыхания в обычных условиях, которое поддерживает жизнедеятельность. По мере дифференцировки и созревания тканей интенсивность дыхания снова может снижаться, например, в листьях снижается в 10 раз.

Интенсивность дыхания в пересчете на целое растение сначала увеличивается, достигает максимума, затем падает. Эта зависимость известна под названием большой кривой дыхания. Если рассчитать интенсивность дыхания не на целое растение, а на грамм массы, тогда получим постепенно уменьшающиеся величины.

С чем связано уменьшение интенсивности дыхания с возрастом? По мере развития и старения тканей относительное содержание целлюлозы, лигнина и других подобных веществ в них увеличивается, увеличиваются вакуоли, содержащие запасные и ненужные вещества, и поэтому величина интенсивности дыхания на грамм массы уменьшается. Кроме того, в онтогенезе органа, организма изменяется количество живых дыхательных клеток. Сна-

чала оно увеличивается благодаря активному делению, а потом увеличивается количество отмирающих клеток – дыхание тормозится.

Незадолго до начала процессов разрушения, которые связаны со старением, может наступить временная активация дыхания, которая получила название *климактерического подъема дыхания*. Во время этого периода в плодах запасается этилен, который активирует, вероятно, ферменты ЭТЦ, что и вызывает резкое увеличение интенсивности дыхания. Это привело к практическим выводам: сочные плоды многих культур (томаты, ананасы, бананы) помещают в атмосферу этилена, когда хотят ускорить их созревание.

Таким образом, возрастные изменения интенсивности дыхания характеризуются большой кривой дыхания и выявляют собой связь между ростовыми процессами, количеством живых клеток, количеством дыхательного субстрата. Это общая закономерность.

С возрастом уменьшается не только интенсивность, но и эффективность дыхания – уменьшается соотношение Ф:О. Это значит, что меньше синтезируется АТФ и больше энергии рассеивается в виде тепла.

Возраст влияет не только на качество дыхания, но и на величину дыхательного коэффициента. Увеличение дыхательного коэффициента в этом случае объясняют заменой ферментативных систем. В результате при старении происходит переключение с одного дыхательного пути на другой. Так, для молодых тканей характерен гликолиз (для меристем), для спелых – пентозофосфатный окислительный путь.

Таким образом, активность дыхания изменяется в соответствии с потребностями процессов роста и развития растений.

4 Роль дыхания в продукционном процессе. Большое значение для исследования дыхания как фактора продуктивности имело количественное разделение дыхания на две составляющие: дыхание на рост и дыхание на поддержание.

Уровень современных знаний не позволяет ставить вопрос об управлении дыханием роста с целью оптимизации дыхательных затрат посева. Что касается дыхания поддержания, то не все исследователи признают целесообразность снижения его интенсивности с целью повышения продуктивности растений, хотя около 50 % всех дыхательных затрат за период вегетации приходится именно на дыхание поддержания.

Во всяком случае, попытка регулировать дыхание поддержания может вызвать неизбежные осложнения, привести к замене одних растительных структур другими, поскольку величина дыхания активной биомассы положительно коррелирует с устойчивостью функционирования растительного организма. Если бы это даже удалось сделать, то потребовалось бы увеличение внешних энергетических затрат для создания дополнительных компенсирующих условий. Кроме того, из-за уменьшения скорости оборота белка в листьях может снизиться фотосинтез. Отсюда понятно, почему среди большого разнообразия сортов и гибридов пока не удалось найти формы, обладающие слабым дыханием поддержания, за исключением линий райграсса.

Однако в последнем случае биохимическая основа разницы в скорости дыхания поддержания между линиями не ясна. Не известна также природа генов, контролирующих эту разницу, и они в настоящее время не являются предметом генетического улучшения. Поэтому использование биотехнологических подходов для повышения продуктивности растений путем снижения ИД остается проблематичным. Кроме того, при контролируемых генетических манипуляциях с дыханием, и особенно с митохондриями, может быть нарушен согласованный метаболизм в цитозоле, митохондриях и даже хлоропластах. Отсутствие в современных программах по генной инженерии задач по воздействию на дыхание подтверждает сложность этой проблемы.

Среди аспектов проблемы продуктивности растений важное место занимает оценка количественного соотношения дыхания и фотосинтеза. Оптимальный баланс углерода является одним из критериев приспособленности растений к условиям местообитания, поэтому определение указанного соотношения дыхания и фотосинтеза широко практикуется в эколого-физиологических исследованиях. В благоприятных условиях ИД листа не превышает 5-15 % ИФ. Определение соотношения дыхания и фотосинтеза целого растения на протяжении жизненного цикла позволяет выявить основные закономерности в продуцировании биомассы.

Поскольку интенсивность истинного фотосинтеза не может быть измерена прямыми методами (из-за сложности разделения фотосинтетического и дыхательного газообмена на свету), то gross-фотосинтез (Pq) обычно рассчитывают как сумму среднесуточного прироста биомассы (ΔW) и дыхательных затрат (R). Отношение R/Pq тесно связано с коэффициентом эффективности роста (КЭР), показывающим долю продуктов фотосинтеза, пошедших на накопление биомассы растений:

$$R/Pq = 1 - \text{КЭР} \quad \text{или} \quad \text{КЭР} = \frac{\Delta W}{\Delta W + R}$$

Величина КЭР у разных культур варьирует от 0,3 до 0,8. Она ниже у культур, накапливающих белки и липиды, по сравнению с теми, которые запасают крахмал или другие углеводы. Величина КЭР заметно снижается в онтогенезе, что обусловлено увеличением доли дыхания поддержания в общем дыхании растения.

Чем выше значение коэффициента дыхания на рост, тем ниже эффективность превращения субстрата в структурную биомассу.

На основании данных о биохимических путях синтеза был рассчитан выход основных соединений биомассы из единицы субстрата (глюкозы). Этот показатель получил название *продукционной величины* (PV). По смыслу она идентична коэффициенту истинной эффективности роста (Yq), но относится к синтезу отдельных веществ биомассы. Значения PV можно использовать для подсчета примерного количества субстрата, необходимого для синтеза биомассы известного состава. По теоретическим расчетам из единицы субстрата (углеводов) синтезируется примерно 0,75-0,85 единицы вегетативной массы. Экспериментальные значения для целых растений варьируют от 0,65 до 0,85.

Таким образом, в углеродном балансе целого растения затраты ассимилятов на дыхание в благоприятных для роста и развития условиях составляют от 30 до 60 %, т.е. на накопление биомассы расходуется лишь около половины ассимилированного углерода. Остальная часть окисляется в процессе дыхания.

Таким образом, дыхание характеризуется двумя главными функциями.

1. Выделение энергии, которая используется в процессах метаболизма.
2. Образование строительных блоков, из которых клетки синтезируют многие другие соединения.

Из всего рассмотренного можно сделать несколько выводов, касающихся процесса дыхания.

1. Стационарный уровень дыхания поддерживается цикличностью дыхательного метаболизма (цикл Кребса, пентозофосфатный и глиоксилатный путь) и наличием регуляторных ферментов (например, цитратсинтетазы), а также стабилизирующей ролью наследственного аппарата.

2. Под воздействием раздражителей возникает нарушение стационарного состояния: период высокой активности сменяется угнетением процесса. При непродолжительном действии раздражителей или раздражителей умеренной силы устанавливается новый стационарный уровень скорости дыхания. Раздражители могут быть следующими: смена температур, света и темноты, обезвоживание, механические, смена солевого состава питательного раствора, изменение газового состава атмосферы и др.

3. Наряду с универсальностью существует и специфичность в изменении скорости дыхания в ответ на действие различных факторов, которая отражается в соотношениях активации и угнетения процесса по мощности и направленности.

4. В экстремальных условиях температуры, влажности, под воздействием механических повреждений, ядов, болезни, анаэробнозиса скорость дыхания повышается – выделяется больше CO_2 , но уменьшается физиологическая эффективность дыхания, нарушается синтез АТФ. Все эти неблагоприятные факторы вызывают одновременно изменение дыхательного коэффициента.

РАЗДЕЛ 7. ФИЗИОЛОГИЯ ФИТОСТРЕССА

Тема 26. Стресс. Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса.

- 1 Классификация стрессоров
- 2 Повреждения клеток, тканей и органов растения при стрессе
- 3 Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса

1 Классификация стрессоров

Сильнодействующий фактор внешней среды, способный вызвать в организме повреждение или даже привести к смерти, называют стрессорным фактором, или **стрессором**. Если действие стрессора превосходит защитные возможности организма, то наступает смерть. В этом случае можно говорить об экстремальном факторе. Интенсивность (доза) стрессора, которая может вызвать гибель организма, называется летальной (ЛД) и характеризуется величиной $ЛД_{50}$, т.е. интенсивностью действующего фактора, при которой погибает половина растений.

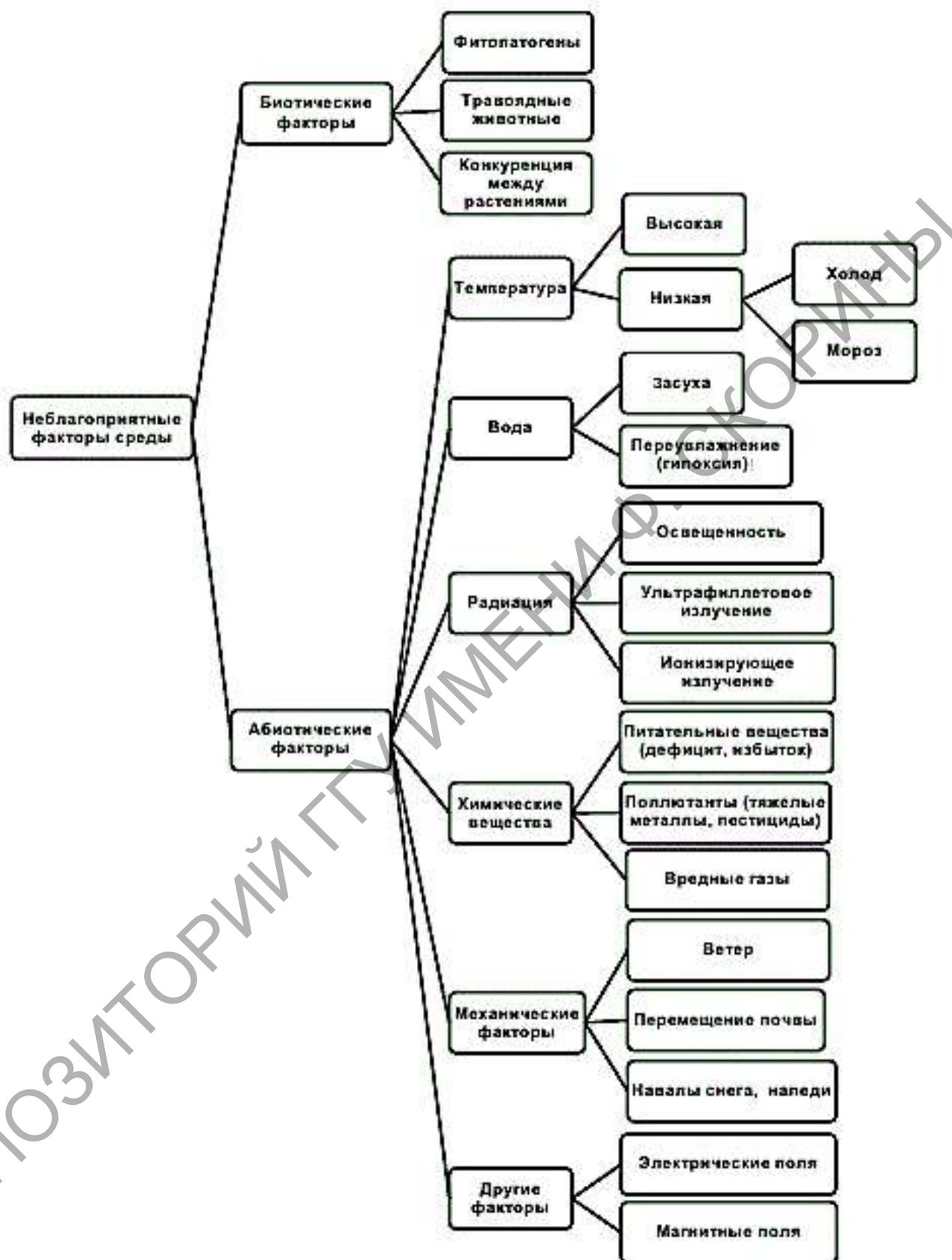
Все факторы внешней среды, действующие на растения, можно разделить на две основные группы: *биотические* и *абиотические*.

В ответ на повреждающее действие фактора организм переходит в состояние стресса. Этот термин был предложен выдающимся канадским ученым Г. Селье (1972). В настоящее время под термином стресс понимают интегральный неспецифический ответ растения на повреждающее воздействие, направленный на выживание организма за счет мобилизации и формирования защитных систем.

Способность растения переносить действие неблагоприятных факторов и давать в таких условиях потомство называется устойчивостью, или стресс-толерантностью.

Действию стрессорных факторов подвергаются не только дикие, но и культурные растения. Любой экстремальный фактор оказывает отрицательное влияние на рост, накопление биомассы и урожай. Поэтому иногда говорят еще об агрономической устойчивости. Агрономическая устойчивость – способность растения давать высокий урожай в неблагоприятных условиях. Степень снижения урожая под влиянием стрессорных условий является показателем устойчивости растений. Устойчивость является конечным результатом адаптации.

Адаптация – это генетически детерминированный процесс формирования защитных систем, обеспечивающих повышение устойчивости растения и протекание онтогенеза в ранее неблагоприятных условиях. Адаптация включает в себя все процессы (анатомические, морфологические, физиологические, поведенческие, популяционные и др.) от самой незначительной реакции организма на изменение внешних или внутренних условий, которая способствует повышению устойчивости, до выживания конкретного вида. Сохранение жизни на Земле является результатом непрерывной адаптации живых существ.



Выбор растением стратегии (способа) адаптации зависит от многих факторов. Однако ключевым фактором является время, предоставляемое организму для ответа. Чем больше времени предоставляется для ответа, тем больше выбор возможных стратегий. При внезапном действии экстремально-го фактора ответ должен последовать незамедлительно. В соответствии с

этим различают три главные стратегии адаптации: эволюционные, онтогенетические и срочные.

Эволюционные (филогенетические) адаптации – это адаптации, возникающие в ходе эволюционного процесса (филогенеза) на основе генетических мутаций и отбора и передающиеся по наследству. Результатом таких адаптаций является оптимальная подгонка организма к среде обитания. Системы выживания, сформированные в ходе эволюции, наиболее надежны. Они, как правило, функционируют в течение всего онтогенеза не только в стрессорных, но и в оптимальных условиях. Для примера достаточно вспомнить анатомо-морфологические особенности растений, обитающих в самых засушливых пустынях земного шара, а также на засоленных территориях.

Однако изменения условий среды, как правило, являются слишком быстрыми для возникновения эволюционных приспособлений. В этих случаях растения используют не постоянные, а индуцируемые стрессором защитные механизмы, формирование которых генетически предопределенно (детерминировано). В образовании таких защитных систем лежит изменение дифференциальной экспрессии генов.

Онтогенетические адаптации – изменения, происходящие в течение онтогенеза и обеспечивающие выживание данного индивида. Они не связаны с генетическими мутациями и не передаются по наследству. Классическим примером подобных адаптаций является переход некоторых C_3 -растений на САМ-тип фотосинтеза, помогающий эффективно использовать воду в ответ на засоление и водный дефицит.

Срочная (быстрая) адаптация, в основе которой лежит образование и функционирование шоковых защитных систем, происходит при быстрых и интенсивных изменениях условий обитания. Эти системы обеспечивают лишь кратковременное выживание при повреждающем действии фактора и, тем самым, создают условия для формирования более надежных долговременных механизмов адаптации. К шоковым защитным системам относятся, например, система теплового шока, которая образуется в ответ на быстрое повышение температуры, или SOS-система, сигналом для запуска которой является повреждение ДНК.

Существует бесконечное множество путей адаптации растений. Тем не менее, все адаптации условно можно разделить лишь на два принципиально различных типа: активная и пассивная адаптация.

Активная адаптация – формирование защитных механизмов, в основе которых лежит индукция синтеза ферментов с новыми свойствами или новых белков, обеспечивающих защиту клетки и протекание метаболизма в ранее непригодных для жизни условиях. Конечным результатом такой адаптации является расширение экологических границ жизни растения.

Пассивная адаптация – это уход от повреждающего действия стрессора или сосуществование с ним. Этот тип адаптации имеет огромное значение для растений, поскольку, в отличие от животных, они не способны убежать или спрятаться от действия неблагоприятного фактора. К пассивным адаптациям относятся, например, переход в состояние покоя, способность

растений изолировать агрессивные соединения, такие как тяжелые металлы в стареющих органах, тканях или в вакуолях, т.е. сосуществовать с ними. Настоящим уходом от действующего фактора является очень короткий онтогенез растений-эфемеров, позволяющий им сформировать семена до наступления неблагоприятных условий. Однако часто растения одновременно используют как активные, так и пассивные пути адаптации. Так, например, в ответ на повышение температуры воздуха растение уходит от действующего фактора, понижая температуру тканей за счет транспирации, и одновременно защищает клеточный метаболизм от высокой температуры, синтезируя белки теплового шока, о которых еще будет сказано.

Наиболее чувствительны к стрессорным факторам молодые растения в период появления и развития всходов, когда интенсивно идет активный рост и обуславливающие его метаболические процессы. В дальнейшем устойчивость растений повышается и постепенно продолжает увеличиваться до начала заложения цветков. В период формирования гамет, цветения, оплодотворения растения снова очень чувствительны к неблагоприятным условиям. Затем их устойчивость постепенно повышается вплоть до созревания семян.

2 Системы регуляции стрессовых сигналов у растений. При стрессовых воздействиях во время переключения обмена веществ на новый режим резервные возможности организма объединяются благодаря внутриклеточным и межклеточным системам регуляции.

Обязательное условие работы систем регуляции состоит в восприятии (рецепции или перцепции), передаче и преобразовании (трансдукции) внешних сигналов.

Формирование клеточного ответа на воздействие стрессового фактора происходит в 3 этапа:

- 1) восприятие (рецепция) первичного сигнала;
- 2) внутриклеточная передача этого сигнала и его усиление;
- 3) ответная реакция клетки на молекулярном, метаболитном и физиологическом уровнях.

Первичные сигналы воспринимаются рецепторами на клеточной поверхности.

Клеточный рецептор – молекула (обычно белок или гликопротеид) на поверхности клетки, клеточных органелл или растворенная в цитоплазме. Специфично реагирует изменением своей пространственной конфигурации на присоединение к ней молекулы определённого химического вещества, передающего внешний регуляторный сигнал и, в свою очередь, передает этот сигнал внутрь клетки или клеточной органеллы, нередко при помощи так называемых вторичных посредников или трансмембранных ионных токов.

Вещество, специфически соединяющееся с рецептором, называется **лигандом** этого рецептора. Любая клетка, в зависимости от ее специализации, содержит ограниченный набор рецепторов. Не каждая клетка способна отвечать на специфические сигналы.

В живом мире существует бесконечное разнообразие возможных пар лиганд-рецептор. Высокая степень специфичности их взаимодействия достигается благодаря формированию связывающей поверхности рецептора, комплементарной специфическому лиганду. Это обеспечивает образование оптимального количества слабых связей между ними.



Клеточные рецепторы можно разделить на два основных класса – мембранные рецепторы и внутриклеточные рецепторы.

Эти структурные изменения передаются соседним молекулам: в результате происходит активация ферментов и образуются вещества-посредники (вторичные мессенджеры), с помощью которых сигнал многократно усиливается.

Вторичные посредники, или «вторичные мессенджеры» – это внутриклеточные сигнальные молекулы, высвобождаемые в ответ на стимуляцию рецепторов и вызывающие активацию первичных эффекторных белков. Они же, в свою очередь, приводят к активации вторичных эффекторных белков. Это запускает каскад физиологических изменений, которые могут быть важны для обеспечения таких важных физиологических процессов, как рост, развитие и дифференцировка клеток, активация деления клетки, транскрипция или, наоборот, угнетение транскрипции генов, биосинтез белков, секреция гормонов, медиаторов или цитокинов соответственно типу клетки, изменение биоэлектрической активности клетки, миграция клеток, обеспечение их выживаемости или, наоборот, индукция апоптоза. Вторичные посредники являются иницирующими элементами во множестве внутриклеточных сигнальных каскадов. Вследствие всего этого вторичные посредники играют очень важную роль в жизни клетки, а грубое нарушение работы любой из систем вторичных посредников оказывает неблагоприятное воздействие на клетку (например, может привести к её опухолевой трансформации или, наоборот, к апоптозу).

Вторичные посредники, как правило, являются малыми небелковыми молекулами. Важнейшие примеры молекул вторичных посредников (но не

ограничивающиеся ими) включают в себя циклический АМФ, циклический ГМФ, инозитолтрифосфат, диацилглицерин, кальций, оксид азота (II). Клетка выделяет (или, наоборот, уменьшает выделение) тех или иных вторичных посредников в ответ на воздействие внеклеточных сигнальных молекул – так называемых «первичных сигнальных молекул» или «первичных мессенджеров».

Восприятие сигнала сопровождается его «переводом» на биологический язык (язык ионов, гомонов). Далее происходит передача сигнала на компоненты внутриклеточных сигнальных путей, конечными из которых являются гены. Вследствие изменения конформации белков может увеличиться проницаемость мембраны и субстрат соединиться с ферментом (произойдет ранее невозможная химическая реакция). И в этом случае также образуются вторичные мессенджеры.

3 Повреждения клеток, тканей и органов растения при стрессе

К первичным неспецифическим процессам, происходящим в клетках растений при сильном и быстро нарастающем действии стрессора, относятся следующие:

1. Повышение проницаемости мембран, деполяризация мембранного потенциала плазмалеммы.
2. Вход Ca^{2+} в цитоплазму (из клеточных стенок и внутриклеточных компартментов: вакуоли, ЭС, митохондрий).
3. Сдвиг рН цитоплазмы в кислую сторону.
4. Активация сборки актиновых микрофиламентов и сетей цитоскелета, в результате чего возрастает вязкость и светорассеивание цитоплазмы.
5. Усиление поглощения O_2 , ускоренная трата АТФ, развитие свободнорадикальных реакций.
6. Возрастание гидролитических процессов.
7. Активация и синтез стрессовых белков.
8. Усиление активности H^+ -помпы в плазмалемме (и, возможно, в тонопласте), препятствующей неблагоприятным сдвигам ионного гомеостаза.
9. Увеличение синтеза этилена и АБК, торможение деления и роста, поглощательной активности клеток и других физиологических и метаболических процессов, осуществляющихся в обычных условиях. Торможение функциональной активности клеток происходит в результате действия ингибиторов и переключения энергетических ресурсов на преодоление неблагоприятных сдвигов.

Перечисленные стрессовые реакции наблюдаются при действии любых стрессоров. Они направлены на защиту внутриклеточных структур и устранение неблагоприятных изменений в клетках. Все эти явления адаптационного синдрома (стресса) взаимосвязаны и развиваются как каскадные процессы. Наряду с неспецифическим эффектом все стрессоры оказывают и специфическое воздействие на клетки и ткани.

Механизмы стресса и адаптации **на организменном уровне**. На организменном уровне сохраняются все механизмы адаптации, свойственные клетке, но дополняются новыми, отражающими взаимодействие органов в целом растении. Прежде всего это конкурентные отношения между органами за физиологически активные вещества и трофические факторы. Эти отношения построены на силе аттрагирующего действия. Подобный механизм позволяет растениям в экстремальных условиях сформировать лишь такой минимум генеративных органов (аттрагирующих центров), которые они в состоянии обеспечить необходимыми веществами для нормального созревания. Например, при неблагоприятных условиях в колосе злака формируются не все семена, а лишь немногие, но эти оставшиеся достигают обычных размеров. Точно так же у плодовых деревьев в результате конкуренции за питательные вещества между ранее и позже заложившимися плодами часть из них опадает и тем в большей степени, чем хуже условия существования растения в целом. При неблагоприятных условиях резко ускоряются процессы старения и опадения нижних листьев, причем продукты их распада используются для питания более молодых органов.

Важнейший и очень характерный для растений механизм защиты от последствий действия экстремальных факторов – процесс замены поврежденных или утраченных органов путем регенерации и роста пазушных почек. Во всех этих процессах коррелятивного роста участвуют межклеточные системы регуляции (гормональная, трофическая и электрофизиологическая).

При неблагоприятных условиях существования в растениях резко возрастает выработка этилена и АБК, снижающих обмен веществ, тормозящих ростовые процессы, способствующих старению и опадению органов, переходу растительного организма в состояние покоя. Одновременно в тканях снижается содержание ауксина, цитокинина и гиббереллинов. Эта стереотипная реакция гормональной системы на экстремальные условия очень характерна для растительных организмов.

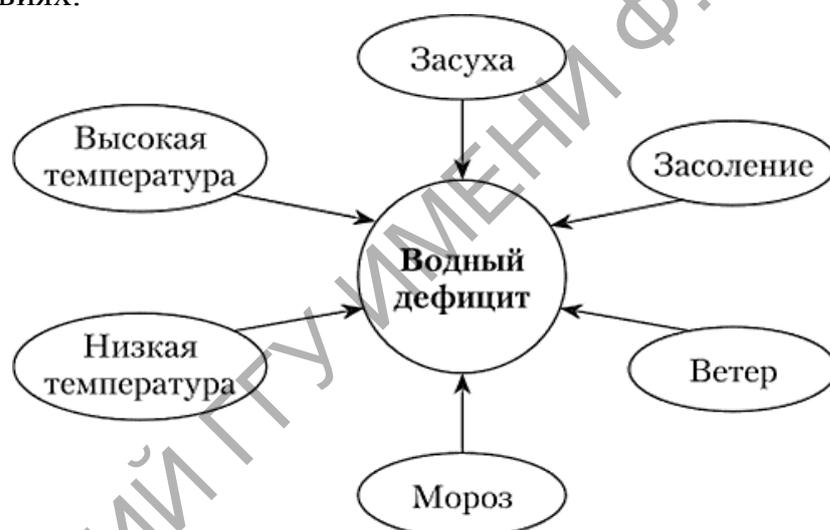
Стресс **на популяционном уровне**. В условиях длительного и сильного стресса в период истощения гибнут те индивидуумы, у которых генетически норма реакции на данный экстремальный фактор ограничена узкими пределами. Эти растения устраняются из популяции, а семенное потомство образуют лишь генетически более устойчивые растения. В результате общий уровень устойчивости в популяции возрастает. Таким образом, на популяционном уровне в стрессовую реакцию включается дополнительный фактор – отбор, приводящий к появлению более приспособленных организмов и новых видов (генетическая адаптация). Предпосылкой к этому механизму служит внутривидовая вариативность уровня устойчивости к тому или иному фактору или группе факторов.

4 Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса

Для ответа на вопрос о наличии общих систем устойчивости к двум или нескольким факторам следует обратить внимание на следующие обстоятель-

ства. Практически все растения отвечают на действие любого стрессора активацией разных групп генов и синтезом кодируемых ими защитных белков. Не вызывает сомнения, что отдельные вновь синтезированные полипептиды выполняют аналогичные защитные функции при различных стрессорных условиях. Например, белки теплового шока (БТШ) участвуют в защите растений от действия тяжелых металлов. Целый ряд стрессоров различной природы вызывает в растении возникновение водного дефицита.

Во всех этих случаях будут функционировать одни и те же механизмы, направленные на понижение внутриклеточного водного потенциала и защиту жизненно важных макромолекул и структур клетки. Все без исключения стрессоры определенной интенсивности нарушают протекание фотосинтеза, дыхания и других физиологических процессов, что приводит к появлению активных форм кислорода, крайне отрицательно влияющих на клеточный метаболизм. Для снижения уровня этих агрессивных радикалов также используются одни и те же системы защиты в разных растениях и при разных стрессорных условиях.



О существовании общих систем устойчивости к двум или нескольким стрессорам говорят опыты по кросс-адаптации. **Кросс-адаптация** – это повышение устойчивости растения к данному фактору в результате его адаптации к фактору другой природы. Например, 3-часовая обработка растений хлопчатника температурой 47 °С повышала их устойчивость к последующему долговременному засолению, а длительная адаптация растений к засолению, в свою очередь, сопровождалась повышением их термоустойчивости. Предварительный тепловой шок защищал хлопчатник не только от последующего засоления, но и от прогрессирующей засухи, тяжелых металлов и ультрафиолетовой радиации. Все это говорит о функционировании общих систем устойчивости к различным абиотическим факторам.

Рассматривая конкретную природу общих механизмов устойчивости к большой группе стрессоров, инициирующих в организме водный дефицит, следует выделять три типа универсальных механизмов: 1) стрессиндуцированное новообразование макромолекул с защитными свойствами; 2)

синтез совместимых осмолитов с множественными протекторными функциями и 3) антиоксидантные системы.



Стрессор может включить синтез макромолекул с механизмом действия, описываемым моделью молекулярного шаперона, протеолитических ферментов, обеспечивающих удаление из клеток поврежденных макромолекул и их реутилизацию, синтез белков-секвесторов ионов, белков ионных и водных каналов и, наконец, ферментов синтеза совместимых осмолитов. Ключевое значение для устойчивости имеет и индукция синтеза регуляторных белков, контролирующих экспрессию стресс-регулируемых генов.

Состав внутриклеточной среды, в которой функционируют макромолекулы, может регулироваться за счет синтеза и аккумуляции низкомолекулярных органических протекторных (защитных) соединений. К протекторным соединениям относятся аминокислоты, прежде всего такие, как пролин, сахароспирты, бетаины и некоторые другие молекулы. Регуляция состава микроокружения макромолекул – одна из наиболее распространенных стратегий адаптации растений к факторам различной физической природы.

Биологические функции органических протекторных соединений крайне многообразны. Например, пролин, который является в растительном мире самым универсальным осмолитом, может выступать в роли осмолита, в роли источника азота, углерода и энергетического субстрата. Он обладает также антиоксидантным действием, понижая количество активных форм кислорода.

Пролин регулирует также экспрессию стрессорных генов. Очень важна роль пролина как протектора структуры и функции макромолекул и мембран при стрессе.

Активные формы кислорода: перекись водорода (H_2O_2), супероксид (H_2O^+), синглетный кислород (O_2^*), гидроксил-радикал ($OH\cdot$) – являются очень «агрессивными» факторами, повреждающими клеточный метаболизм. Синглетный кислород – кислород, находящийся в возбужденном состоянии после получения энергии от хлорофилла. Активные формы кислорода возникают в любой клетке, испытывающей состояние стресса, и вызывают денатурацию белков, повреждение нуклеиновых кислот, а также перекисное окис-

ление липидов. Основными источниками активных форм кислорода в растениях являются хлоропласты и митохондрии.

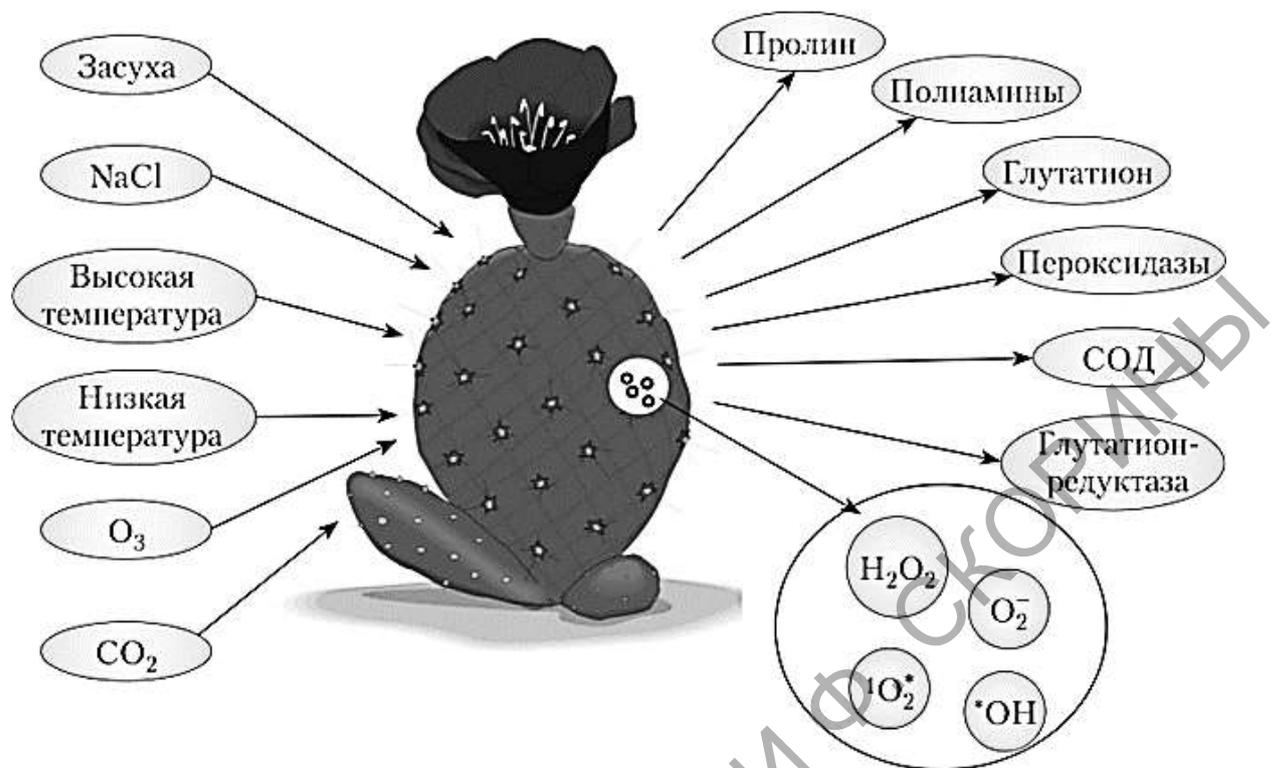


Клетки защищаются от активных форм кислорода с помощью антиоксидантов. Некоторые из этих веществ являются ферментами, поэтому существуют два протекторных механизма: ферментативный и неферментативный.

К антиоксидантным ферментам относятся супероксиддисмутаза, каталаза и пероксидаза. Их синтез индуцируется в ответ на повышение уровня этих радикалов. Важная роль принадлежит также аскорбатспецифической пероксидазе, функционирующей в одном цикле с дигидроаскорбатредуктазой и глутатионредуктазой.

В группу неферментативных антиоксидантов входят каротиноиды, флавоноиды, витамины, аскорбат, фенольные соединения, полиамины, аминокислоты и многие другие органические низкомолекулярные соединения, молекулы которых способны «гасить» активные молекулы кислорода.

В настоящее время установлено, что трансгенные растения, у которых активно синтезируются антиоксидантные ферменты (супероксиддисмутаза, каталаза и др.), пролин или макромолекулы с функциями молекулярного шаперона, обладают повышенной устойчивостью к водному дефициту, низким и высоким температурам, засолению и некоторым другим факторам.



Попытаемся понять, как быстро активируются общие системы устойчивости в ответ на действие повреждающего фактора и как осуществляется их координация с функционированием специализированных механизмов устойчивости.

Временная структура адаптационного процесса. В процессе адаптации растение проходит два различных этапа: 1) быстрый первичный ответ и 2) значительно более длительный этап, связанный с формированием новых изоэнзимов или стрессорных белков, которые обеспечивают протекание метаболизма в изменившихся условиях. Быстрая первичная реакция растения на повреждающее воздействие называется **стресс-реакцией**, а следующая за ней фаза – специализированной адаптацией. В случае прекращения действия стрессора растение переходит в состояние восстановления. Напротив, если стрессорное воздействие превышает защитные возможности организма, то развивается повреждение и наступает смерть.

Две фазы адаптации выполняют различные биологические функции. Стресс-реакция обеспечивает кратковременную защиту растения от гибели за счет формирования и функционирования быстрых защитных механизмов и предоставляет время для формирования более надежных и более эффективных механизмов специализированной устойчивости. В отличие от стресс-реакции, для которой характерно наличие элементов повреждения и функционирование аварийных защитных систем, для фазы специализированной адаптации свойственно образование новых, более надежных и более эффективных защитных механизмов, ответственных за протекание онтогенеза в условиях длительного действия стрессора.

Таковыми механизмами могут быть, например, аккумуляция фитохелатинов в ответ на действие тяжелых металлов или формирование САМ-типа фо-

тосинтеза в условиях засоления и других факторов, инициирующих водный стресс.

Возникает вопрос: каким образом растение выживает на первом этапе стрессорного ответа в условиях действия повреждающего фактора, когда специализированные системы устойчивости еще не сформированы?



Выживание организма в течение короткого первого этапа адаптационного процесса достигается за счет быстрого формирования энергоемких и малоэффективных «аварийных» защитных систем. Роль таких систем могут выполнять прежде всего системы шокового ответа. Как правило, антиоксидантные системы и механизмы синтеза протекторных низкомолекулярных соединений функционируют также в условиях интенсивного повреждения метаболизма, что и происходит на первой фазе адаптации. Подобные системы оказываются крайне эффективными в случае, если на растение одновременно воздействуют несколько различных стрессоров высокой интенсивности или их действие носит случайный и кратковременный характер. Эта ситуация наиболее характерна для фазы стресс-реакции. Наличие общих систем устойчивости на фазе стрессорного ответа позволяет быстро защищать организм от кратковременного действия повреждающих факторов различной физической природы без формирования специализированных, долговременных механизмов адаптации. Последнее позволяет не только сократить потенциальное повреждение метаболизма, но и обеспечить максимальную экономию энергетических и структурных ресурсов.

Следовательно, общие системы устойчивости функционируют обычно на фазе стресс-реакции, хотя могут функционировать и на фазе специализированной адаптации. Подобная временная структура адаптационного процесса позволяет растению выживать в первый момент действия повреждающего

фактора, формировать специализированные механизмы устойчивости и завершать программу онтогенеза в изменившихся условиях.

Тема 27. Устойчивость растений к температурным воздействиям.

- 1 Холодоустойчивость
- 2 Морозоустойчивость
- 3 Зимостойкость
- 4 Жароустойчивость

1 Холодоустойчивость

Еще во второй половине XIX в. немецкий физиолог Ю. Сакс предположил, что повреждения растений табака, тыквы и фасоли при снижении температуры до +2,5 или +5°C происходят из-за нарушения водообмена так как в охлажденные корни поступает меньше воды, чем ее расходуется при транспирации. Потеря тургора, увядание и подсыхание листьев, изменение их окраски из-за разрушения хлорофилла – наиболее общие внешние признаки повреждения теплолюбивых растений.

В настоящее время известны причины повреждения и гибели этих растений под действием пониженных температур: увеличение проницаемости мембран, разобщение окислительного фосфорилирования и дыхания, фотосинтетического фосфорилирования и темновой фазы фотосинтеза, нарушение белкового синтеза и накопление токсичных веществ. Основной причиной повреждения теплолюбивых растений при охлаждении является переход мембранных липидов из жидко-кристаллического состояния в гель. Изменение физического состояния мембран влияет на активность H^+ -АТФаз, белков-переносчиков, ионных каналов и многих ферментов. Мембраны теряют свою эластичность, молекулы липидов сжимаются, и увеличиваются размеры мембранных пор. В результате увеличивается проницаемость мембран и через плазмалемму и тонопласт интенсивно выделяются водорастворимые соединения. Органические кислоты из вакуоли поступают в хлоропласты, и хлорофилл превращается в феофитин. На листьях появляются бурые пятна.

Низкие температуры (+4°C) вызывают у теплолюбивых растений (огурцы, томаты) уменьшение интенсивности дыхания. Однако в первые часы понижения температуры в клетках иногда увеличивается количество АТФ, поскольку ростовые процессы, требующие большого количества энергии, в первые часы охлаждения тормозятся. Если пониженные температуры действуют долго, то количество АТФ потом падает. Дефицит АТФ становится причиной слабого поглощения солей корневой системой. В результате нарушается поступление воды из почвы. Растения даже могут потерять листья.

Нарушается согласованность в работе ферментов, катализирующих ход различных реакций, следствием чего является резкое увеличение количества эндогенных токсинов (ацетальдегид, этанол и др.).

При пониженной температуре почвы у большинства растений подавляется поглощение нитратов и уменьшается их транспорт из корней в листья. Уменьшение скорости оттока еще больше ухудшает поглощение нитратного азота.

При длительном действии пониженных температур увеличивается продолжительность всех фаз митотического цикла и снижается скорость роста клеток в фазе растяжения. Раньше начинается синтез лигнина, поэтому клетки, достигнув своего окончательного размера, переходят к дифференцировке.

Поскольку фотосинтез является основным поставщиком дыхательного субстрата, то от его устойчивости к неблагоприятным факторам среды, способности фотосинтетического аппарата восстанавливаться после частичного повреждения зависят интенсивность дыхания и, следовательно, обеспеченность клеток энергией, которая необходима для формирования защитных механизмов и репарации поврежденных структур и их функций.

Холодоустойчивость – способность теплолюбивых растений переносить действие низких положительных температур. Холодостойкими называются растения, которые не повреждаются и не снижают своей продуктивности при температуре от 0 до +10 °С.

Холодостойкость свойственна и растениям умеренной полосы. Для большинства сельскохозяйственных культур низкие положительные температуры почти безвредны. Наиболее холодоустойчивыми являются яровые пшеницы, ячмень, овес, которые сеют рано. Картофель, томаты, гречиха, просо, кукуруза, соя переносят температуры ниже +5 °С без значительных повреждений. Фасоль, сорго, клеверина, арахис, рис, арбуз, дыня, тыква, огурцы, кабачки, патиссоны, перец – теплолюбивые растения. Они погибают при температурах ниже +10 °С.

Отдельные органы теплолюбивых растений обладают разной устойчивостью к холоду. У кукурузы и гречихи быстрее всего отмирают стебли, у риса и вигны – менее устойчивы листья. У сои сначала повреждаются черешки, а затем листовые пластинки. У арахиса наиболее чувствительна к холоду корневая система.

У устойчивых сортов в условиях похолодания происходит переключение дыхания на пентозофосфатный путь. Это, по-видимому, помогает адаптации к действию низких положительных температур. У неустойчивых видов активирования этого пути дыхания не происходит.

У теплолюбивых растений полное ингибирование фотосинтеза наступает при 0 °С, так как происходит нарушение мембран хлоропластов и разобщение транспорта электронов и фотосинтетического фосфорилирования. Влияние температуры на фотосинтез зависит от освещенности.

Мембраны чувствительных к холоду видов характеризуются высоким содержанием насыщенных жирных кислот. Подобные мембраны переходят в полукристаллическое состояние при температурах, близких к 0 °С. Это сопровождается нарушением мембранных транспортных процессов, ферментов клеточного метаболизма и систем передачи энергии. В мембранах устойчивых к холоду видов растений содержится много ненасыщенных жирных кис-

лот, что позволяет им поддерживать мембраны в жидком состоянии при действии низких положительных температур. Как известно, в клетках высших растений возможен переход насыщенных жирных кислот в ненасыщенную форму с помощью специальных ферментов десатураз. Эти ферменты связаны с ЭПР и катализируют образование двойных связей. Синтез ферментов зависит от температуры. В ответ на ее понижение гены десатураз активируются. При пониженных температурах десатуразы превращают насыщенные жирные кислоты в ненасыщенные. Появление двойной связи в жирной кислоте увеличивает текучесть мембран. Десатурация жирных кислот является важным защитным механизмом растений от повреждающего действия низких положительных температур. В пользу этого свидетельствует повышение холодоустойчивости трансгенных растений табака, в клетки которых ввели гены цианобактерий, кодирующие десатуразы. У этих растений обнаруживают возрастание десатуразной активности и увеличение доли ненасыщенных жирных кислот в мембранах. Семена, полученные от этих растений, могут прорасти при более низких температурах, по сравнению с семенами контрольных растений.

2 Морозоустойчивость

Морозоустойчивость – способность растений переносить охлаждение ниже 0°C без нарушения онтогенетического развития.

Почему клетки гибнут от мороза? Непосредственное действие отрицательных температур не может быть причиной смерти. Семена пшеницы, кукурузы, ячменя, редиса, лука, салата прорастают после пребывания в жидком азоте (-196 °C) и не погибают при выдерживании их в течение длительного времени при температуре, близкой к абсолютному нулю.

Клетка погибает, если лед образуется в протопласте. Место образования льда зависит от скорости охлаждения. При быстром понижении температуры, например со скоростью 20 °C/мин, в протопласте образуются очень мелкие ледяные кристаллики. Они являются центрами кристаллизации и называются микронуклеусами. Сами микронуклеусы не способны разрушить внутриклеточные структуры, но они быстро растут, присоединяя молекулы воды из протопласта. Образующиеся крупные кристаллы способны механически повредить клетки. Однако в природных условиях столь быстрого понижения температуры не происходит.

При медленном же замораживании лед образуется прежде всего в межклетниках и сосудах ксилемы. Образование льда в межклетниках чаще неопасно для растения.

Лед образуется прежде всего в межклетниках, так как менее концентрированные растворы, находящиеся в них, замерзают быстрее. Хотя крупные кристаллы льда могут оказывать механическое давление на клеточные стенки и протопласт, однако именно дегидратация является главной причиной гибели клетки. Чем ниже температура, тем большее количество воды переходит в твердое состояние и тем сильнее обезвоживается цитоплазма.

Возникшие в апопласте кристаллы льда быстро растут за счет воды, которая поступает из протопласта по градиенту водного потенциала. Это вызывает постепенное обезвоживание протопласта и приводит к денатурации белков, нарушению функционирования мембран и клеточных органелл. В результате дегидратации в клетках сильно увеличиваются концентрации растворенных веществ, и прежде всего неорганических ионов, которые обладают токсичным действием.

В условиях низких температур нарушается водный статус растений, листья после оттаивания теряют тургор, побеги увядают и погибают.

В условиях отрицательных температур нарушается синтез нормальных клеточных белков, усиливается деградация макромолекул, увеличивается проницаемость мембран, прежде всего плазмалеммы, так как ее структура очень лабильна и чувствительна ко всем изменениям внешних условий.

Медленное замораживание вызывает нарушение работы транспортных систем и усиление пассивного выхода из клеток ионов, прежде всего ионов калия, сахаров и других водорастворимых веществ, что приводит к нарушению гомеостаза, а также к феофитинизации хлорофилла под действием кислот, проникающих из вакуоли в хлоропласты. Увеличивающееся выделение ионов кальция из поврежденных морозом клеток также усиливает степень повреждения мембран. В условиях гипотермии прекращается отток ассимилятов.

Низкие температуры вызывают набухание хлоропластов и митохондрий, что приводит к нарушению окислительного и фотосинтетического фосфорилирования.

Из холодной почвы вода поступает так плохо, что растение может увянуть. Низкие температуры почвы настолько сильно влияют на поглощение азота и калия, что нижние листья в результате реутилизации из них этих элементов засыхают и отмирают, а верхние приобретают зеленовато-желтую окраску. Если низкие температуры сопровождаются недостатком кислорода, то растения теряют устойчивость к патогенам.

Клетки, выдержавшие влияние мороза, могут погибнуть во время таяния льда при повышении температуры или сразу после оттаивания. Если лед образовался в межклетниках, то во время его таяния они заполняются водой. Это затрудняет газообмен и усиливает вымывание ионов в межклетники, что нарушает гомеостаз клеток. Во время таяния льда в межклетниках ионы движутся по градиенту концентрации из вакуоли через цитоплазму в апопласт. Следствием оттока из протопласта растворенных соединений является потеря клетками тургора, поскольку в этих условиях активный транспорт ионов и сахаров обратно в вакуоль невозможен.

После заморозка растения погибают, если на них действуют прямые солнечные лучи, однако остаются живыми в условиях затенения. У сильно освещенных растений вода, образовавшаяся в межклетниках в результате таяния льда, очень быстро испаряется, и растения погибают от дегидратации, тогда как в тени они успевают задержать потерю воды и восстановить тур-

гор. Этот пример показывает, что при замораживании нарушаются также осмотические свойства клеток.

Итак, растения погибают в условиях действия отрицательных температур в результате образования больших кристаллов льда в протопласте и вызванных ими механических повреждений клеточных структур, но чаще вследствие образования льда в межклетниках, вызывающего сильную дегидратацию, денатурацию белков, нарушение функционирования мембран и деформацию клеток. Основными видимыми признаками повреждения растений от замерзания являются потеря тургора, инфильтрация воды в межклетники, феофитинизация хлорофилла (образование хлоротических пятен на листьях), а также отмирание верхушечной и боковых почек или всей верхушки побега.

Существует два типа приспособления к действию отрицательных температур: уход от повреждающего действия фактора {пассивная адаптация} и формирование защитных механизмов (активная адаптация).

Уход от повреждающего действия низких температур достигается, прежде всего, за счет короткого онтогенеза. Это уход во времени. У однолетних растений жизненный цикл заканчивается до наступления отрицательных температур, и они успевают дать семена. Полностью созревшие семена, содержащие в своих клетках всего 10-12% воды, совершенно нечувствительны к морозу и без вреда выдерживают даже температуру жидкого азота. Намоченные семена погибают уже при температуре от -8 до -10°C, а наклюнувшиеся, содержащие больше свободной воды, оказываются еще чувствительнее.

Большинство же растений умеренного климата являются двухлетними или многолетними и, следовательно, подвергаются всем невзгодам зимнего периода. Большая часть многолетников теряет свои надземные органы и перезимовывает в виде луковиц, клубней или корневищ, хорошо защищенных от мороза слоем почвы и снега. Это уход в пространстве от повреждающего действия низких температур.

Ткани озимых растений, деревьев и кустарников замерзают и даже полностью промерзают. Способность этих растений переносить низкие температуры объясняется достаточно высокой морозоустойчивостью, которая формируется осенью в процессе их длительной адаптации, включающей перестройку метаболизма в ответ на сокращение продолжительности светового дня, действие низких положительных и, наконец, отрицательных (до -10 °C) температур. Этот процесс повышения устойчивости к низким температурам называют закаливанием, или закалкой.

Закаливание осуществляется поздней осенью при низких положительных температурах и при первых слабых морозах. Этот процесс проходит в две фазы.

Первая фаза – накопление сахаров. Для ее протекания необходимы пониженные положительные температуры (+10 °C днем и 2-3 °C ночью), при которых тормозится рост и задерживается расходование углеводов на дыхание, а также ясные осенние дни, благоприятствующие фотосинтезу. Во время первой фазы закалки происходит также уменьшение количества ауксинов, увеличение активности ИУК-оксидазы и увеличение количества ЛБК, кото-

рая изменяет состав липидных компонентов митохондриальных мембран, способствует лучшему обеспечению клеток энергией, индуцирует синтез некоторых стрессорных белков.

Вторая фаза адаптации растений происходит при температурах немного ниже нуля градусов и не зависит от света. В этих условиях постепенно уменьшается количество свободной воды. Изменение структуры белковых молекул приводит к тому, что они лучше связывают воду. Увеличение количества связанной воды уменьшает возможность образования льда. Одновременно увеличивается проницаемость плазмалеммы, в том числе и для воды. В результате вода из протопласта переходит в межклетники. Это предотвращает образование льда в протопласте. Выделение воды приводит к увеличению вязкости цитозоля, снижению скорости внутриклеточных транспортных процессов и торможению метаболизма. Предотвращается накопление вредных продуктов обмена веществ. В конце концов исчезают плазмодесмы, протопласты обособляются, и растение переходит в состояние покоя. Благодаря закалке дерева значительно повышают свою устойчивость.

Однако не все растения способны к закаливанию. Теплолюбивые растения южных широт, например хлопчатник, рис, бахчевые, при длительном пребывании при температурах чуть выше 0 °С не только не становятся устойчивее к морозу, но, наоборот, сильно страдают и могут даже погибнуть.

Физиологические и молекулярные механизмы адаптации к отрицательным температурам. Не имея эволюционно сформированных анатомических приспособлений для защиты от действия отрицательных температур, растения повышают свою морозоустойчивость, адаптируясь на физиологическом, биохимическом и молекулярном уровнях. Механизмы устойчивости к действию отрицательных температур отсутствуют в оптимальных условиях роста и образуются лишь в ответ на действие стрессорного фактора. Рассмотрим их подробнее.

1. Накопление сахаров и других совместимых осмолитов, прежде всего пролина, обладающих осморегуляторным и стресс-протекторным действием. При низкой температуре крахмал превращается в сахарозу, при потеплении происходит обратное превращение. Это превращение идет в клетках коры зимующих деревьев (дуба, клена, рябины), клубней и корневищ. Сахара накапливаются в клеточном соке, органеллах, особенно в хлоропластах. Чем выше концентрация раствора, тем ниже точка его замерзания, поэтому при накоплении сахаров уменьшается количество образующегося льда. Взаимодействуя с белками мембран, сахара стабилизируют их структуру, и прежде всего структуру хлоропластов. Когда сахаров много, фотофосфорилирование идет даже при отрицательных температурах. Хорошими протекторами для мембран хлоропластов при их промораживании в течение 3-4 ч при -25°С являются не только сахароза, но и раффиноза, а также янтарная и лимонная кислоты.

Сахара также препятствуют образованию или уменьшают количество токсических веществ, образующихся при обезвоживании клеток из-за образования льда. Сахара – главный дыхательный субстрат, являющийся источ-

ником энергии для синтезов, происходящих в период закаливания при низких положительных температурах.

Помимо сахарозы, в растениях наблюдается активный синтез и ряда других совместимых осмолитов. Среди этих соединений особая роль принадлежит пролину и некоторым другим аминокислотам. Пролин и сахароза защищают белки от инактивации в условиях обезвоживания, понижают водный потенциал клетки и тем самым препятствуют ее интенсивной дегидратации, снижают температуру замерзания содержимого протопласта, защищают макромолекулы и мембраны от разрушительного воздействия активных форм кислорода, а также являются эффективными энергетическими субстратами.

2. Изменение состава мембранных липидов и увеличение текучести мембран. В процессе охлаждения вязкость липидного бислоя мембран увеличивается. Переход мембранных липидов из жидко-кристаллического состояния в кристаллическое снижает проницаемость мембран, что увеличивает опасность образования льда внутри клетки, так как вода будет медленнее двигаться через мембрану к центрам кристаллизации в свободном пространстве и межклетниках. Одновременно нарушаются транспортные функции мембран, процессы фотосинтеза и образования энергии, а также функционирование мембранных белков.

Для предотвращения этих негативных явлений в ходе адаптации растений к низким температурам увеличивается текучесть мембран. Это является результатом увеличения количества ненасыщенных жирных кислот в мембранных фосфолипидах. Замену в липидах насыщенных жирных кислот на ненасыщенные осуществляют десатуразы. Активность этих ферментов, а также экспрессия кодирующих их генов сильно возрастают в ответ на действие закаливающих температур. Десатурация мембранных липидов в условиях низких температур характерна как для морозостойких, так и для менее устойчивых к низким температурам сортов и видов.

3. Глубокое переохлаждение и постепенная дегидратация. При понижении температуры в тканях спонтанно возникают микрокристаллики льда (микронуклеусы), из которых затем образуются тем более крупные кристаллы, чем больше свободной воды содержат клетки. Образование кристаллов льда может быть вызвано или стимулировано полисахаридами, белками и даже целыми бактериальными клетками, которые называют нуклеаторами льда. Многие растения, особенно древесные, в процессе адаптации к отрицательным температурам приобретают способность тормозить внутриклеточное образование кристаллов льда при температурах много ниже точки замерзания, т.е. в состоянии глубокого переохлаждения. Это состояние характеризуется наличием в протопластах высоких концентраций антинуклеаторов льда. Состояние глубокого переохлаждения поддерживается при отрицательных температурах не ниже $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$, поскольку при более сильных морозах начинается спонтанное образование кристаллов льда. Однако внеклеточное образование льда начинается уже при $-3 \dots -5\text{ }^{\circ}\text{C}$. По мере понижения температуры кристаллы растут за счет присоединения молекул воды из протопласта, который остается незамерзшим. Превращается в лед только свободная

вода. Чем меньше свободной воды в клетке, тем медленнее растут кристаллы льда, меньше обезвоживается клетка. Так, вполне созревшая и содержащая мало воды древесина в закончивших рост ветках деревьев гораздо выносливее к морозу, чем древесина растущих побегов, поскольку в таких уже заранее обезвоженных тканях даже при сильном морозе образуется лишь ничтожное количество льда. Постепенная дегидратация протопласта является одним из необходимых условий выживания растений при низких отрицательных температурах.

4. Ограничение роста внеклеточного льда и синтез антифризных белков. Растения, подобно полярным рыбам и насекомым, синтезируют антифризные белки (АФБ), которые тормозят рост кристаллов льда, не влияя при этом на температуру замерзания раствора. Синтез АФБ индуцируется низкими температурами, и они связываются с кристаллами льда, предотвращая или замедляя их дальнейший рост. АФБ обнаружены у растений 25-30 видов. Эти белки аккумулируются, прежде всего, в апопласте во время адаптации к холоду. В чувствительных к морозу растениях АФБ обычно не обнаруживаются. Защитный механизм АФБ растений пока изучен недостаточно.

5. Синтез стрессорных белков холодового ответа. Для развития устойчивости к морозу необходим синтез белка. В настоящее время идентифицировано несколько генов и кодируемых ими белков холодового ответа, которые часто обозначают как COR-белки (от англ. cold-responsive proteins). Наиболее изучены COR-белки арабидопсиса.

При адаптации к морозу синтезируются также аналоги LEA-белков, которые важны при адаптации растений к водному дефициту. Помимо этого, синтезируются десатуразы жирных кислот, ответственные за повышение степени текучести мембран, молекулярные шапероны, которые являются гомологами БТШ-90 и БТШ-70 и предотвращают денатурацию белков при действии отрицательных температур. Ключевое значение для запуска и координации стрессорного ответа имеет стимуляция холодом экспрессии генов, кодирующих компоненты рецепции и трансдукции сигнала, а также регуляторные белки.

Помимо перечисленных выше полипептидов, в условиях гипотермии все живые организмы синтезируют эволюционно консервативные белки, содержащие в своей структуре так называемый домен (фрагмент) холодового шока и обладающие способностью связывать ДНК и РНК. Внутриклеточное содержание этих белков значительно возрастает в ответ на понижение температуры благодаря избирательной стабилизации их мРНК. В основе защитного действия этих белков лежит их способность связываться с промоторами и энхансерами и регулировать экспрессию многих генов, вовлекаться в репликацию ДНК, а также в процесс сплайсинга мРНК.

Таким образом, в настоящее время имеются прямые доказательства участия регулируемых низкой температурой генов и синтеза кодируемых ими белков в повышении морозоустойчивости и выживания растений.

Морозоустойчивость зависит от вида растения. Наиболее чувствительные гибнут уже в самом начале этого процесса; другие выносят умеренное

промерзание; третьи могут быть заморожены до совершенно твердого состояния и тем не менее после оттаивания не теряют своей жизнеспособности.

Морозоустойчивость изменяется в течение года. Хвоя, выдерживающая зимой морозы до $-30 \dots -40 \text{ }^\circ\text{C}$, летом погибает при искусственном охлаждении до $-8 \text{ }^\circ\text{C}$. То же самое можно сказать и о ветвях яблони: в декабре – марте они могут выдержать температуру $-30 \dots -40 \text{ }^\circ\text{C}$, а в мае – июне погибают при $-3 \dots -6 \text{ }^\circ\text{C}$.

Переход растений в покой, характеризующийся прекращением видимого роста, всегда сопровождается повышением устойчивости. Наоборот, выход весной из состояния покоя и начало активной жизнедеятельности, при которой активизируется рост, неизбежно влечет за собой резкое снижение морозоустойчивости. Поэтому весенние заморозки более губительны, чем зимние морозы.

Существует универсальное правило: наиболее физиологически активные клетки обладают наименьшей устойчивостью.

3 Зимостойкость

Зимой на растения отрицательно влияют не только низкие температуры, но и обильный снежный покров, ледяная корка, а также другие факторы. В течение зимы морозы нередко сменяются кратковременными или продолжительными оттепелями, бывают снежные бури, а в бесснежные зимы – и суховеи. Все эти факторы ослабляют растения, и они погибают. Погибают не только озимые злаки, но и многолетние травы, деревья. Комплекс неблагоприятных факторов в зимнее и весеннее время вызывает такие явления, как выпревание, вымокание, выпираание, зимне-весенние ожоги растений. Поэтому появилось еще одно понятие – зимостойкость.

Зимостойкость – это устойчивость растений не только к холоду, но и к целому комплексу неблагоприятных условий, связанных с перезимовкой.

Выпревание. Такое явление происходит в нехолодные зимы с толстым снежным покровом. Находясь под слоем мокрого снега при температуре около $0 \text{ }^\circ\text{C}$, растения довольно интенсивно дышат и поэтому расходуют запасы сахаров, накопленных осенью во время закаливания. В результате количество сахаров снижается с 20-25 до 2-4 %. Уменьшение содержания сахаров приводит к снижению морозоустойчивости растений, и они легко погибают после таяния снега от весенних заморозков. Кроме того, истощенные растения быстрее подвергаются грибным заболеваниям.

Вымокание. Это явление наблюдается преимущественно весной, реже во время очень продолжительных оттепелей, когда на поверхности почвы скапливается талая вода, не впитываемая в замерзшую почву и затопляющая растения. В этом случае гибель растений происходит от недостатка кислорода (гипоксии), так как усиливаются анаэробные процессы и одновременно блокируется аэробное дыхание. В результате образуется меньше АТФ, а в тканях накапливаются этанол и лактат, являющиеся в больших количествах клеточным ядом. Под их влиянием увеличивается проницаемость мембран, и клетки выделяют в окружающую среду много водорастворимых веществ. Так

как при гипоксии в результате окислительного распада грамм-молекулы глюкозы синтезируется в 19 раз меньше АТФ, чем в аэробных условиях, то при затоплении происходит быстрая трата запасных питательных веществ, прежде всего сахаров. Затопленные растения могут жить при температуре 7 °С 5-7 дней, а при 20 °С – только 1 день.

Ледяная корка. Если после оттепели наступает мороз, талая вода замерзает, образуя над растениями сплошную ледяную корку. Последняя является причиной гибели растений, так как лед практически непроницаем для кислорода. Однако если часть листьев останется над ледяной коркой, то растение не погибнет, так как эти листья снабжают его кислородом. Чем больше листьев вмерзает в ледяную корку, тем больше повреждение. Если все листья вмерзают в лед, то губительна даже температура -3 °С.

Вторая причина гибели растений под ледяной коркой связана с тем, что лед хорошо проводит тепло. Его теплопроводность больше, чем теплопроводность снега, поэтому на растения действует низкая температура, и они вымерзают. И, наконец, сильное сдавливающее действие льда на растения тоже приводит к их гибели. Иногда ледяная корка образуется не над растениями, а покрывает их, что особенно опасно.

Выпирание. Если во время оттепели снеговая вода успевает впитаться в почву, а затем при понижении температуры замерзает, то на некоторой глубине, на границе с неоттаявшими слоями почвы, образуется ледяная прослойка. Известно, что вода при замерзании расширяется. Образовавшиеся прослойки льда приподнимают верхний слой почвы, и корни разрываются. Весной при потеплении ледяная прослойка тает, приподнятая почва оседает, растения с разорванными корнями оказываются лежащими на поверхности почвы и быстро засыхают, если только не успевают снова быстро укорениться. У некоторых растений есть приспособление против выпирания: осенью образуются S-образные корни. Такая форма корня возникает благодаря сжатию по главной оси клеток паренхимы. Корень укорачивается и стебель втягивается в почву. При расширении замерзшей почвы он распрямляется. Это предотвращает разрыв корней и выпирание растений.

Зимняя засуха. Деревья и кустарники, зимующие побеги которых располагаются выше снежного покрова, зимой могут сильно высохнуть. Хотя они теряют листья, наиболее сильно транспирирующие органы, вода испаряется с поверхности ветвей и стволов через чечевички. Общее количество воды, испаряемой через чечевички стеблей, значительно меньше потерь воды через листья, однако поступление воды в корни из замерзшей почвы прекращается. Поэтому при сильных и продолжительных ветрах, а также при значительном нагревании солнечными лучами, особенно в ясные дни, к концу зимы побеги могут потерять до 50 % имеющейся воды и погибнуть от высыхания.

Осенний листопад у деревьев – это приспособление к зимней засухе. Кроме того, ветви деревьев покрываются толстым слоем пробки, которого нет у однолетних стеблей травянистых растений. Почечные чешуи тоже защищают от зимнего высыхания, которое угрожает надземным органам. У

хвойных и других вечнозеленых растений образуется очень толстая кутикула, делающая листья жесткими и защищающая их от потери воды.

Зимне-весенние ожоги. В районах с солнечной зимой на южной стороне ветвей и молодых стволах появляются ожоги. У неопробковевших частей растений клетки под влиянием солнечных лучей нагреваются, теряют в зимнее время морозостойкость и не выдерживают ночных морозов. В образующиеся раны попадает инфекция.

4 Жароустойчивость

Растения относят к пойкилотермным (организмам, у которых температура тела меняется в зависимости от температуры окружающей среды). Однако в действительности растения являются ограниченными пойкилотермами, поскольку они способны частично регулировать температуру своих тканей за счет транспирации. Иногда температура тканей растения может быть выше температуры окружающего воздуха.

Организмы, в зависимости от их температурного оптимума, можно разделить на термофильные (выше 50 °С), теплолюбивые (25-50 °С), умеренно теплолюбивые (15-25 °С) и холодолюбивые (5-15 °С). Среди высших растений термофильных организмов нет.

Устойчивость растений к высоким температурам называют жароустойчивостью, или термотолерантностью. Жароустойчивость, особенно в южных районах, означает устойчивость к двум факторам: высокой температуре и прямой солнечной радиации. Повышенная температура больше всего опасна для растений при сильной освещенности. Существует определенная связь между условиями жизни растений и их жароустойчивостью. Чем суше местообитание и чем выше температура воздуха, тем больше жароустойчивость организма.

Известно, что жароустойчивость изменяется в ходе онтогенеза. Молодые активно растущие растения менее устойчивы, чем старые. Органы растений различаются по своей жароустойчивости: более устойчивы побеги и почки, менее устойчива корневая система. Из тканей наиболее устойчив камбий. Температура клеток камбия в прямостоячих стволах ели достигает +55 °С при температуре воздуха +37 °С.

Температура влияет на скорость диффузии и, как следствие этого, на скорость химических реакций (прямое влияние). Кроме того, она вызывает изменение структуры белковых макромолекул (косвенное влияние). Это приводит не только к изменению активности ферментов, но и к увеличению проницаемости мембран, нарушению гомеостаза, изменению взаимодействия между липидами, комплементарными цепями нуклеиновых кислот, нуклеиновыми кислотами и белками, гормонами и рецепторами. Денатурация белков и нарушения структуры мембран являются первыми звеньями повреждения клеток при высокой температуре.

Непосредственной реакцией на температурное воздействие является изменение текучести мембран. Под влиянием высокой температуры водородные и электростатические взаимодействия между полярными группами

белков внутри жидкой фазы мембраны падают, а интегральные белки сильнее взаимодействуют с липидной фазой. В результате состав и структура мембраны изменяются. Следствием этого является увеличение проницаемости мембран и выделение из клетки водорастворимых веществ. Повышенная текучесть мембранных липидов при высокой температуре может сопровождаться потерей активности связанных с мембранами ферментов и нарушением работы переносчиков электронов.

От состояния липидов в тилакоидах хлоропластов в значительной степени зависят фотохимические реакции и фотофосфорилирование. Наиболее чувствительна к повышенной температуре фотосистема II. Напротив, главный фермент C_3 -цикла – РубисКО – устойчив к высокой температуре.

Как фотосинтез, так и дыхание ингибируются при высоких температурах. Однако оптимальные температуры фотосинтеза ниже оптимальных температур дыхания. Это означает, что при перегреве, когда интенсивность фотосинтеза резко падает, интенсивность дыхания еще продолжает расти. В этих условиях дыхание может быть поставщиком энергии для репарации поврежденных органелл и клеточных функций.

При действии высокой температуры (гипертермия) изменяется вязкость цитоплазмы: чаще она увеличивается, реже уменьшается, но этот процесс обратим. В основе изменения вязкости цитоплазмы при повышении температуры лежит изменение цитоскелета.

Температура существенно влияет на водный статус растения. Одним из самых быстрых результатов на действие высокой температуры является повышение интенсивности транспирации, что сопровождается возникновением у растения водного дефицита.

Высокая температура нарушает также опыление и оплодотворение, что приводит к недоразвитию семян. У злаков высокие температуры в период заложения колосков и цветков, приводят к уменьшению их числа, в результате появляется чреззерница. У многих растений высокие температуры в период цветения вызывают стерильность цветков и опадание завязей.

В процессе эволюции были сформированы генетические механизмы, повышающие устойчивость растений к высоким температурам. В ясные солнечные дни листья располагаются параллельно солнечным лучам, а хлоропласты – вдоль клеточных стенок, параллельных лучам солнца, чтобы избежать перегрева. Защитой от тепловых повреждений являются также опушение и толстая кутикула. Одно из самых мощных приспособлений, защищающих растение от перегрева, – это снижение температуры тканей, особенно листьев, за счет транспирации.

Большое значение для выживания в условиях гипертермии имеют частичная дегидратация и снижение интенсивности клеточного метаболизма, поддержание на определенном уровне текучести мембран благодаря повышению содержания насыщенных жирных кислот в липидах, а также высокая термостабильность ключевых ферментов фотосинтеза и дыхания.

Белки теплового шока и выживание растений. Растения, как и другие живые организмы, отвечают на внезапное повышение температуры быст-

рой активацией небольшой группы генов, кодирующих белки теплового шока. Система БТШ – очень древняя и консервативная.

Повышение температуры среды обитания на 10-15 °С по сравнению с ее оптимальной величиной для данного вида инициирует полное перепрограммирование метаболизма. Это перепрограммирование обеспечивает поддержание жизни клетки в жестких аварийных условиях. Оно заключается в синтезе БТШ и отключении биохимических путей, исключающих выживание при гипертермии.

Растения отвечают на тепловой шок очень быстрой индукцией экспрессии генов теплового шока и массированным синтезом кодируемых ими белков. При этом каждая клетка синтезирует десятки тысяч копий различных молекул белков теплового шока. Затем количество их начинает уменьшаться. Это означает, что синтез БТШ имеет кратковременный (транзиторный) характер.

Транзиторный характер новообразования БТШ наблюдается лишь при нелетальном повышении температуры. Одновременно с торможением работы системы теплового шока восстанавливается нормальный клеточный метаболизм, но уже адаптированный для работы в новых условиях. При летальном повышении температуры функционирование системы теплового шока нарушается, что свидетельствует о быстрой гибели организма. Следовательно, белки теплового шока, временно защищая организм от гибели, создают условия для его последующей долговременной адаптации.

Непременным условием выживания организма при повреждающем действии высокой температуры является максимальная скорость активации генов теплового шока и синтеза кодируемых ими белков. Как же организм решает эту проблему?

Известно, что гены эукариот состоят из экзонов и интронов. Самым медленным этапом экспрессии генов в эукариотических клетках является сплайсинг. Чтобы обеспечить максимальную скорость экспрессии генов теплового шока и тем самым увеличить вероятность выживания организма в экстремальных условиях, необходимо до минимума сократить время, затрачиваемое клеткой на сплайсинг мРНК. Для решения этой проблемы эволюция пошла самым радикальным путем, вообще удалив интроны из генов теплового шока, исключив тем самым необходимость сплайсинга. Поэтому гены теплового шока принадлежат к немногочисленной группе эукариотических генов, скорость экспрессии которых является максимальной.

Получение энергии для синтеза БТШ. При действии экстремальной температуры растение находится на пределе своих функциональных, структурных и энергетических возможностей. Для выживания в этих условиях необходимы максимально быстрая мобилизация и формирование защитных систем, что невозможно без соответствующего энергообеспечения. Особенно много энергии требуется для быстрого новообразования большого числа молекул БТШ. Однако при повреждающем действии высокой температуры АТФ используется не только для образования защитных белков, но и для поддержания основных жизненных функций клетки. Следовательно, в этих

условиях идет жесткая конкуренция за АТФ между аварийными защитными системами и нормальным клеточным метаболизмом.

Исчерпав имеющиеся в клетке энергетические ресурсы (дыхательный субстрат, восстановленные коферменты), растение переходит к быстрому и эффективному отключению нормальных метаболических путей, не лимитирующих выживание организма в экстремальных условиях. Роль биологических выключателей различных биохимических процессов выполняют короткоживущие скорость-лимитирующие ферменты.

Частичное ингибирование нормального клеточного метаболизма на фоне интенсивного повреждения является одним из необходимых условий выживания.

Столь жесткая экономия энергетических ресурсов позволяет клетке синтезировать огромное количество белков теплового шока. Попробуем далее понять, как БТШ защищают клетку от гибели.

Синтез белков теплового шока в ответ на повышение температуры сопровождается, как правило, повышением термоустойчивости организма. Установлено, например, что клетки *E. coli* или дрожжей, дефектные по одному или нескольким генам теплового шока, погибают при более низких температурах по сравнению с клетками дикого типа. Меньшую устойчивость к высокой температуре имеют также клетки растений, которые синтезируют БТШ с нарушенной структурой. Нарушение структуры БТШ происходит, если во время их синтеза обычные аминокислоты заменяются на испорченные. Напротив, трансгенные организмы, способные к новообразованию больших количеств индивидуальных БТШ, как правило, оказываются более устойчивыми, хотя из этого правила есть некоторые исключения.

В настоящее время защитная роль практически всех групп БТШ описывается моделью молекулярного шаперона. Это название очень точно отражает суть защитной роли БТШ. Предполагается, что в условиях БТШ в индивидуальном порядке «опекают» функционирование конкретных макромолекул, мембран, клеточных структур, освобождают клетки от поврежденных компонентов, что и позволяет поддерживать клеточный гомеостаз.

В соответствии с этой моделью БТШ повышают термоустойчивость клеток, обеспечивая следующие процессы:

- АТФ-зависимую стабилизацию нативной пространственной структуры белков, необходимую для проявления их биологической активности;
- правильную сборку олигомерных структур в условиях гипертермии;
- стабилизацию при стрессе ферментов и мРНК, участвующих в синтезе белков нормального клеточного метаболизма;
- транспорт веществ через мембраны, например хлоропластов и митохондрий;
- дезагрегацию неправильно собранных макромолекулярных комплексов;
- освобождение клетки от денатурированных макромолекул и реутилизацию входивших в них мономеров с помощью убиквитинов.

Убиквитины – это целый класс низкомолекулярных белков теплового шока, выполняющих в клетке роль санитаров. Экспрессия генов убиквитинов индуцируется, подобно генам других БТШ, в ответ на внезапное повышение температуры. Они обладают уникальной способностью безошибочно распознавать белки с нарушенной структурой и метить их, после чего помеченные макромолекулы разрушаются с помощью так называемых протеасом. Протеасома представляет собой сложный белковый комплекс, осуществляющий убиквитин-зависимую деградацию белков цитоплазмы и нуклеоплазмы. Механизм действия убиквитиновой системы у растений крайне сложен и требует участия ряда дополнительных белковых молекул. Убиквитины имеются лишь в эукариотических клетках. Однако в клетках прокариот также обнаружены индивидуальные БТШ, обладающие протеолитическими свойствами. Это свидетельствует о важности данной системы для выживания организма в экстремальных условиях.

Таким образом, если анатомические и физиологические приспособления, возникшие у растения в процессе филогенеза, не могут защитить его от экстремальной температуры, то выживание растения в первый момент повреждающего действия будет определяться почти исключительно скоростью и эффективностью синтеза белков теплового шока. Однако БТШ защищают клетки лишь в течение очень ограниченного времени. Синтез БТШ имеет выраженный кратковременный характер. Длительный синтез БТШ невозможен из-за крайне высокой энергоемкости этого процесса. Белки теплового шока, предотвращая быструю гибель организма, создают тем самым условия для формирования более совершенных долговременных механизмов адаптации.

Тема 28. Влияние на растения дефицита воды, гипоксии и аноксии.

- 1 Водный дефицит и засухоустойчивость растений
- 2 Растения в условиях гипоксии и аноксии
- 3 Окислительный стресс

1 Водный дефицит и засухоустойчивость растений

Засуха представляет собой неблагоприятное сочетание метеорологических условий, при которых растения испытывают водный дефицит. Различают атмосферную и почвенную засуху. Говорят еще о мерзлотной засухе, которая возникает в условиях низких температур и низкой влажности почвы и воздуха.

Засухоустойчивость – это способность растений в течение онтогенеза переносить засуху и осуществлять в этих условиях рост и развитие благодаря наличию ряда адаптивных механизмов.

Засуха влияет на все физиологические процессы, при этом нужно различать действие короткой и продолжительной засухи, атмосферной и почвенной.

При атмосферной засухе у растений усиливается транспирация, что может привести к большой потере воды. Если температура не поднимается

очень высоко и корневая система растений хорошо развита, то непродолжительная атмосферная засуха не причиняет им большого вреда.

Неблагоприятное влияние почвенной засухи, часто сопровождаемое высокой температурой, состоит в том, что растения испытывают длительный дефицит воды из-за недостаточного ее поступления из почвы. Прежде всего, действие засухи сказывается на водном обмене растения. Большая потеря воды за счет интенсивной транспирации, превышающая поступление воды через корневую систему, вызывает развитие в растении водного дефицита. В жаркую солнечную погоду водный дефицит может возникнуть к середине дня. Вначале водный дефицит вызывает временное более сильное открывание устьиц, что приводит к ускорению транспирации и понижению температуры листьев. Одновременно высокая интенсивность транспирации активизирует поступление воды из корней в побеги, в результате в клетках корней уменьшается водный потенциал и увеличивается поступление воды из почвы в корни.

Если водный дефицит не ликвидируется, то растение увядает. Увядание проявляется в том, что клетки теряют тургор, в результате быстро расходуемые воду листья и молодые верхушки стеблей повисают, устьица закрываются, и транспирация уменьшается. В этом заключается приспособительное значение увядания. Однако остальные части растения содержат еще довольно много воды.

Различают два типа увядания: временное и длительное.

Временное увядание наблюдается чаще при атмосферной засухе, когда днем транспирация увеличивается настолько, что поступающая из почвы вода не успевает восполнить ее потерю. Однако при уменьшении транспирации, например ночью, водный дефицит исчезает, тургор восстанавливается и возобновляется нормальная жизнедеятельность. Большого вреда временное увядание не приносит, но все же снижает урожай, так как какое-то время устьица были закрыты, а фотосинтез и рост ингибировались. Временное увядание нередко наблюдается у сахарной свеклы, подсолнечника, тыквы и других растений.

Длительное увядание появляется в тех случаях, когда почва не содержит доступной для растений воды. Возникший при этом в тканях растения водный дефицит не восстанавливается за ночь, и к утру клетки растения не могут нормально выполнять свои функции. В этом случае даже низкая транспирация постепенно приводит к падению тургора во всех частях растения и уменьшению водного потенциала клеток листьев. Увядающие листья начинают оттягивать воду из верхушечных меристем побегов и корней, даже из корневых волосков, которые отмирают. В результате нарушается не только поглощение солей, но и долго не восстанавливается нормальное поступление воды после полива растений. Образование и рост органов приостанавливается, задерживается формирование новых цветков, а имеющиеся бутоны, цветки и плоды опадают.

Так как в начале засухи устьица сначала открываются шире, интенсивность фотосинтеза немного увеличивается. Однако в условиях развивающе-

гося водного дефицита они скоро закрываются, что затрудняет поступление CO_2 и приводит к снижению интенсивности фотосинтеза на 20-25 %.

При более длительном действии засухи интенсивность фотосинтеза резко снижается, нарушаются синтез хлорофилла и структура хлоропластов, разобщаются транспорт электронов и фотофосфорилирование.

Хлоропласты обладают достаточно большой устойчивостью к водному дефициту. При слабом и умеренном обезвоживании они набухают, а при более сильном теряют воду, но медленнее, чем вся клетка. Даже когда оводненность клеток падает на 75 %, оводненность пластид уменьшается меньше, чем наполовину. Это можно рассматривать как приспособление фотосинтетического аппарата к засухе. Меньшая потеря воды хлоропластами позволяет сохранять достаточно высокую интенсивность фотосинтеза в условиях засухи.

Отток ассимилятов в условиях водного дефицита тормозится даже раньше и сильнее, чем сам фотосинтез. Накопление ассимилятов еще усиливает торможение фотосинтеза и способствует понижению водного потенциала клеток.

В начале обезвоживания растений дыхание усиливается благодаря гидролизу имеющихся в клетках запасных веществ и увеличению количества сахаров – главного дыхательного субстрата, а затем снижается. Сопряжение дыхания и окислительного фосфорилирования также сначала увеличивается, но если обезвоживание продолжается, то происходит разобщение этих процессов, образуется меньше АТФ. В результате освобождаемая при дыхании энергия выделяется в окружающую среду в виде тепла, а на метаболические процессы ее тратится мало. Дыхание, направленное на поддержание физиологического состояния, снижается при дефиците воды меньше, чем дыхание, направленное на рост.

В начале засухи благодаря временно увеличившейся интенсивности дыхания образуется метаболическая вода. Ее образование – это один из процессов приспособления мезофитов к засухе. У растений томата во время засухи в течение часа образуется за счет дыхания примерно 13 % воды.

Уменьшение количества свободной воды в клетке сопровождается изменением водных оболочек белков цитоплазмы, усилением взаимодействий между макромолекулами и снижением активности большинства ферментов. В то же самое время увеличивается проницаемость мембран и изменяется ионный состав клеток. При дальнейшем обезвоживании увеличивается активность липаз и происходит изменение липидного состава мембран, приводящее к изменению активности мембраносвязанных белков. Когда содержание воды становится меньше 20 % от первоначальной массы мембраны, ее структурные и функциональные изменения становятся необратимыми.

Дефицит влаги вызывает изменение соотношения гормонов. У мезофитов увеличивается содержание АБК и уменьшается содержание ауксинов и цитокининов. АБК вызывает закрывание устьиц, уменьшение интенсивности транспирации, фотосинтеза. У суккулентов, наоборот, происходит увеличе-

ние содержания ауксинов и некоторое снижение содержания АБК и этилена, что позволяет растениям быстро возобновить свой рост при начале дождей.

Падение тургора, снижение интенсивности фотосинтеза и изменения в составе гормонов вызывают торможение роста сначала надземных органов, а потом – и корней. Ингибирование растяжения клеток является одной из самых быстрых ответных реакций растения на засуху. Корни дольше продолжают расти; в процессе своего роста они двигаются к воде. Торможение роста побегов приводит к сокращению транспирирующей поверхности. Так как ауксин стимулирует растяжение клеток, а его концентрация уменьшается, то у листьев формируется ксероморфная структура листьев. В то же время водный дефицит, как и другие экстремальные факторы, ускоряет заложение цветков.

В условиях длительной засухи рост корня замедляется, а чувствительные к недостатку воды корневые волоски отмирают. Замедление роста корня в условиях развивающейся засухи приводит к уменьшению поглощения минеральных солей, прежде всего азота и фосфора. В результате усиливается реутилизация недостающих элементов из нижних листьев, что приводит к отмиранию сначала их, а затем и всех надземных органов. Растение переходит в состояние покоя или погибает.

Эволюционные (филогенетические) адаптации растений-ксерофитов к засухе шли по пути формирования следующих механизмов:

- поддержание необходимой для нормальной жизнедеятельности оводненности тканей;
- развитие приспособлений для нормального течения метаболизма в условиях дегидратации;
- эффективное восстановление (репарация) клеточных структур и функций в условиях оптимального увлажнения после сильного обезвоживания;
- быстрое завершение онтогенеза до наступления засушливого периода.

Мезофиты, произрастающие в умеренном климате, более требовательны к воде и менее устойчивы к засухе, чем ксерофиты. Эти растения оказываются в условиях засухи при длительном отсутствии дождей. Они могут выносить кратковременный водный дефицит и перегрев и характеризуются сбалансированным водным обменом. Растения-мезофиты обладают большой приспособляемостью к окружающим условиям. В отличие от ксерофитов, мезофиты включают защитные механизмы лишь в ответ на засуху. Это онтогенетические адаптации.

Физиологические механизмы адаптации растений. Поддержание достаточной оводненности тканей – основная задача, которая стоит перед растением в условиях засухи. Эта задача может быть решена двумя путями – сокращением потерь воды и увеличением ее поступления из почвы с помощью корневой системы, что достигается несколькими механизмами, реализуемыми на органном и организменном уровнях.

1. Одним из механизмов сокращения потерь воды является торможение дальнейшего увеличения листовой поверхности. Существует прямая связь между размером транспирирующей поверхности и интенсивностью обезво-

живания. Чем больше общая площадь листьев, тем быстрее растение теряет воду. Поэтому одной из самых быстрых адаптивных реакций растения на водный дефицит является остановка дальнейшего увеличения испаряющей поверхности путем ингибирования роста клеток. Рост клеток листа в основном осуществляется за счет растяжения, а растяжение зависит от величины тургорного давления. При наступлении засухи в растении развивается водный дефицит, это приводит к падению тургорного давления, следствием чего является сильное торможение растяжения листьев. Этот механизм весьма эффективно сокращает потери растением воды в условиях засухи. Однако он работает лишь в формирующихся листьях. При засухе наблюдается ингибирование не только размера индивидуальных листьев и их числа, но и роста стебля и боковых побегов.

2. Второй механизм сокращения потерь воды – это уменьшение уже существующей у растения площади листовой поверхности. В основе этого явления лежит индуцированное водным дефицитом частичное или полное сбрасывание листьев. Ключевая роль в ускоренном старении и опадании листьев принадлежит двум гормонам: ауксину и этилену. Данный механизм сокращения потерь воды реализуется лишь в условиях длительной засухи. Более быстрое и менее вредное для растения сокращение транспирирующей поверхности связано со способностью листьев некоторых растений свертываться в трубку, причем сильнее испаряющая сторона листа оказывается внутри этой трубки.

3. Следующим важным адаптивным механизмом выживания растений при водном дефиците является стимуляция роста корневой системы, направленная на усиление поступления воды (ее водопоглотительной функции). Корни, в отличие от надземных органов, дольше продолжают расти при водном дефиците и в процессе своего роста двигаются в более глубокие и влажные слои почвы (положительный гидротропизм). Этот рост стимулирует АБК, которая синтезируется в клетках корня в условиях засухи средней интенсивности. Так как при водном дефиците рост надземных органов подавлен, то образующиеся в процессе фотосинтеза ассимиляты, направляемые ранее на рост листьев и стебля, используются для роста корневой системы, что приводит к увеличению поглотительной способности корня.

4. Более тонким механизмом поддержания водного статуса растения, по сравнению с сокращением транспирирующей поверхности, является уменьшение потерь воды за счет закрытия устьиц.

5. Аккумуляция низкомолекулярных соединений – следующий мощный защитный механизм, позволяющий поддерживать водный статус клеток при засухе.

В условиях нормального увлажнения почвы водный потенциал клеток корня ниже водного потенциала почвенного раствора, что и позволяет воде поступать в корни. При засухе ситуация принципиально меняется. Водный потенциал почвенного раствора становится ниже потенциала клеток корня. В этих условиях вода не только не поступает в растение через корень, а, напротив, может уходить в почву, вызывая дополнительное обезвоживание тканей.

Из создавшегося положения у растения есть только один выход — понизить свой водный потенциал так, чтобы он стал меньше водного потенциала почвенного раствора. Это достигается за счет аккумуляции в клетках неорганических ионов или низкомолекулярных органических соединений, называемых совместимыми осмолитами. К ним относятся аминокислоты (пролин, аланин и др.), сахароспирты (маннит), бетаины. В условиях засухи или большого содержания солей в почве в листьях накапливается пролин. Он не оказывает ингибирующего действия на ферменты даже в очень высоких концентрациях. Накопление таких совместимых метаболитов в цитозоле, хлоропластах, митохондриях уменьшает повреждающее действие водного стресса и защищает от обезвоживания.

Количество совместимых осмолитов является результатом активизации их биосинтеза, торможения распада и деградации макромолекул. Накоплению совместимых осмолитов способствуют активизация гидролитических ферментов, а также замедление оттока ассимилятов из листьев. Совместимые осмолиты не только понижают водный потенциал клеток, восстанавливая тем самым водоснабжение, но и защищают ферменты от инактивации, обеспечивают целостность структурных белков, сохраняют функциональную активность клеточных мембран. Подобное увеличение концентрации осмотически активных соединений без изменения объема клеток и без падения тургора получило название осмотического эджастмента (от англ. adjustment — урегулирование, улаживание).

В клетках в результате дыхания, а также гидролиза крахмала увеличивается концентрация осмотически активных веществ, например сахаров, что вызывает уменьшение водного потенциала листьев и, следовательно, лучшее поступление воды из почвы в корни. Кроме того, сахароза образует комплексы с ИУК, в результате гормон теряет свою активность, что является одной из причин торможения роста. Таким образом, торможение роста способствует повышению устойчивости.

6. Повышение эффективности использования растением воды — еще один механизм выживания в условиях жесткого водного дефицита. Это достигается за счет происходящего у некоторых растений в условиях стресса переключения C_3 -типа фотосинтеза на САМ-тип. Этот переход сопровождается индукцией синтеза целого ряда ферментов данного метаболического пути, ключевым из которых является ФЕП-карбоксилаза. Например, у хрустальной травки в ответ на водный дефицит активируется молчаливый в оптимальных условиях ген ФЕПК.

Молекулярные механизмы адаптации. В растениях существует огромное число регулируемых водным дефицитом генов, которые кодируют различные белки: регуляторные (например, трансфакторы), защитные (шапероны), ферменты, обеспечивающие протекание клеточного метаболизма при стрессе, включая гидролазы, ответственные за деградацию поврежденных макромолекул. Интенсивность экспрессии генов водного дефицита может зависеть от специфики тканей и органов, а также от стадии онтогенеза и характера стрессора.

Белки, защищающие клеточные структуры от сильного обезвоживания, были впервые обнаружены на поздних стадиях созревания семян и по этой причине получили название LEA-белков, или белков позднего эмбриогенеза (от англ. late embryogenesis abundant). В настоящее время выделены по меньшей мере шесть групп этих белков, каждая из которых характеризуется определенными особенностями первичной структуры.

Все LEA-белки локализованы преимущественно в цитоплазме и содержат гидрофильные аминокислоты, т.е. обладают повышенной способностью удерживать молекулы воды. Они активно связывают ионы, концентрация которых сильно возрастает в условиях обезвоживания, что позволяет защищать ферменты от повреждающего действия увеличивающихся концентраций солей в клетках. Отдельные белки заменяют молекулы воды вблизи мембран и тем самым сохраняют их нативную структуру. Подобно БТШ, белки водного дефицита выполняют функцию молекулярных шаперонов, т.е. обеспечивают сохранение функционально активной структуры макромолекул при стрессе.

В ответ на водный дефицит активируются гены, кодирующие ферменты синтеза осмолитов. Это приводит к аккумуляции в клетках пролина, бетаина, сахаров, сахароспиртов и других органических соединений, понижающих водный потенциал и оказывающих мощное защитное влияние на клеточный метаболизм.

Важное значение для поддержания водного статуса при стрессе имеет индукция синтеза аквапоринов, регулирующих перенос молекул воды через мембраны.

Растения отвечают на водный дефицит также индукцией генов, кодирующих синтез компонентов убиквитинового комплекса, протеаз и их ингибиторов, удаляющих из клеток поврежденные макромолекулы или неправильно собранные олигомерные белки.

В восприятии и передаче сигнала водного дефицита на промоторы стрессорных генов участвуют осмосенсорные молекулы (рецепторы, воспринимающие изменение концентрации веществ в клетках из-за ее дегидратации) и вторичные мессенджеры — ионы кальция, MAPK-каскад, Ca^{+2} -зависимая протеинкиназа (CDPK), регуляторные трансфакторы, и другие компоненты.

Сигналы, осуществляющие передачу информации об изменении водного потенциала почвенного раствора при засухе, передаются из корней в листья посредством гидравлических сигналов. Гидравлический сигнал — это изменение гидравлического давления в сосудах ксилемы. Он передается из подземных органов в надземные очень быстро. Передача сигнала с помощью АБК происходит медленнее.

Таким образом, между началом действия водного дефицита и смертью организма происходит длинная цепь приспособительных реакций, направленных на повышение устойчивости и ликвидацию последствий, вызванных этими повреждающими факторами.

2 Растения в условиях гипоксии и аноксии

Переувлажнение и даже затопление почв связано преимущественно с обильными поливами и сильными дождями. При нормальной влажности почвы растения не испытывают недостатка кислорода. Однако в условиях переувлажнения вода заполняет почвенные поры и практически вытесняет воздух. Корни растений, почвенные микроорганизмы и животные быстро используют весь имеющийся кислород, особенно при относительно высокой температуре. При этом растения испытывают недостаток кислорода – гипоксию или даже его полное отсутствие – аноксию, что отрицательно влияет на физиологические процессы и часто приводит к гибели. Ни один вид растений не способен жить в отсутствие кислорода, но некоторые виды способны переносить более или менее длительный период не только гипоксии, но и аноксии. Растения могут пережить длительное затопление (2-3 недели), если вода движется, как это бывает при разливе рек, так как движущаяся вода содержит достаточное количество кислорода для поддержания дыхания корней.

Вред от затопления, даже временного, заключается, прежде всего, в том, что нарушается аэрация почвы, замедляется диффузия газов к корням, исчезает кислород, увеличивается концентрация CO_2 , и корни попадают в условия аноксии. В результате в клетках прекращается транспорт электронов и окислительное фосфорилирование, не происходят реакции цикла трикарбоновых кислот, а идут лишь гликолиз да спиртовое и молочнокислое брожения. В результате из каждой молекулы гексозы образуется лишь 2, а не 36 молекул АТФ, как при кислородном дыхании. Растение испытывает дефицит энергии для поддержания метаболических процессов. Одновременно накапливаются продукты неполного окисления дыхательного субстрата – органические кислоты и спирты. Они увеличивают проницаемость клеточных мембран, из клеток выделяются водорастворимые вещества, нарушается гомеостаз.

Аккумуляция лактата при остром дефиците кислорода способствует закислению внутриклеточной среды, а недостаток АТФ и нарушение работы H^+ -АТФазы сопровождаются интенсивным выходом протонов из вакуоли. Падение величины рН цитоплазмы называется клеточным ацидозом, наступление которого совпадает с необратимым нарушением метаболизма и гибелью клеток.

Уменьшение количества АТФ приводит к ухудшению поглощения солей, следовательно, в клетки поступает меньше воды. Недостаточно эффективное поглощение корнями минеральных элементов и их слабый транспорт к побеги сопровождается реутилизацией азота, фосфора и калия из более старых листьев в более молодые. Следствием этого является быстрое старение и гибель закончивших рост листьев. Недостаточное поглощение солей, особенно азота, приводит к тому, что на болотах встречается много насекомоядных растений. Дефицит воды и минеральных элементов становится причиной торможения роста, снижения водного потенциала листьев и их увядания. Уменьшается интенсивность транспирации и газообмена.

Кроме прямого, недостаток кислорода оказывает на корни и косвенное влияние. В этих условиях в почве прекращаются нормальные окислительные

процессы, вызываемые деятельностью аэробных бактерий, и развиваются анаэробные процессы, при этом накапливаются CO_2 , органические кислоты и другие органические и неорганические вещества, многие из которых очень вредны для корней, поэтому их называют болотными токсинами. Корни начинают отмирать. Загнивание корней при затоплении приводит к гибели побегов.

Обычные растения не могут жить на затопляемых и болотных почвах. Здесь растут только специально приспособленные растения – гидрофиты. Главная особенность строения гидрофитов – наличие аэренхимы – основной ткани, содержащей очень крупные межклетники. Межклетники и воздушные полости в корнях, стеблях и черешках листьев сообщаются между собой и служат резервуаром для кислорода, необходимого для дыхания всех тканей. Полости погруженных в воду частей растения сообщаются с устьицами не погруженных в нее листьев, что помогает поступлению атмосферного кислорода в органы, расположенные в воде. Кроме того, кислород, образующийся в процессе фотосинтеза, расширяясь при нагревании листьев солнечными лучами, накачивается по этим полостям в корни и поддерживает их дыхание. Развитие аэренхимы и воздушных полостей в листовой пластинке и черешке позволяет листьям плавать.

У гидрофитов не развивается механическая ткань. Отсутствие механических тканей компенсируется плавучестью отдельных органов, в частности листьев. У погруженных в воду органов не образуются кутины и суберин, благодаря чему они могут поглощать питательные вещества всей своей поверхностью дополнительно к тому, что поглощает корневая система.

У погруженных в воду листьев отсутствует транспирация, а у плавающих листьев она идет интенсивно. Восходящий ток воды поддерживается у этих растений благодаря корневому давлению и выделению воды через гидатоды – водяные устьица. Эти растения не выносят даже небольшого обезвоживания.

Некоторые тропические болотные и прибрежные растения имеют дыхательные корни (пневматофоры), которые растут вертикально вверх и поднимаются над поверхностью почвы. Корневые чечевички у них настолько мелкие, что пропускают только воздух, но не воду. Во время прилива, когда пневматофоры полностью покрываются водой, кислород, содержащийся в межклетниках, расходуется на дыхание, а CO_2 выделяется; создается пониженное давление. Как только при отливе корни появляются над водой, в них начинает поступать воздух. Таким образом, в пневматорах происходит периодическое изменение содержания кислорода, синхронное ритму приливов и отливов. При отливе содержание кислорода почти равно 20 %, а во время прилива падает до 10 % и ниже.

Из культурных растений лишь очень немногие способны расти на переувлажненных почвах. Важнейшим из таких растений является рис. Первичная кора корня и стебля дифференцируется у риса в аэренхиму. По межклетникам происходит транспорт кислорода во все ткани. В воздушные полости корней риса кислород непрерывно поступает из надземных органов, в

том числе это может быть и кислород, образующийся при фотосинтезе. Днем, когда идет фотосинтез, содержание кислорода в воздушных полостях листьев всегда больше, чем в атмосфере. Благодаря передвигающемуся из листьев воздуху в воздушных полостях корней поддерживается высокая концентрация кислорода. Некоторая часть кислорода диффундирует из корня в почву и, очевидно, способствует улучшению почвенных условий, участвуя, например, в окислении токсичных веществ.

Для растений-мезофитов избыток воды в почве может быть так же губителен, как и ее недостаток. Непродолжительное затопление почвы вызывает повреждение и задержку роста растений, а длительное застаивание воды приводит к полной гибели растений.

У растений-мезофитов аэренхима в норме отсутствует. Она формируется в основании стебля и во вновь развивающихся корнях лишь в ответ на недостаток в тканях кислорода. Формирование этой ткани в стебле вызывает этилен, который обычно образуется из 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты (АЦК). Образование этилена является сигналом для гибели части клеток первичной коры корня и стебля, вместо них образуются полости, используемые для транспорта кислорода из надземных органов в корневую систему. Помимо этилена, в запуске гибели клеток участвуют ионы кальция.

Образование аэренхимы – это классический пример апоптоза, или программированной гибели клеток. Ключевую роль в программированной гибели клеток животных играют каспазы. Это так называемые цистеинзависимые протеазы, которые вносят специфические разрывы в некоторые клеточные белки, вовлеченные в процесс апоптоза. В растениях подобные каспазы пока не обнаружены, хотя идентифицирована протеаза, функционально близкая каспазам животных и названная фитаспазой. Биологический смысл апоптоза заключается в том, чтобы ценой гибели части клеток спасти жизнь всего организма.

В случае сильной гипоксии в корнях образуется лишь АЦК, которая поднимается с пасокой в листья, где и превращается в этилен. Причина заключается в том, что, в отличие от АЦК-синтазы, АЦК-оксидаза не образуется в анаэробных условиях.

У растений, находящихся в условиях переувлажнения, корневая система располагается в поверхностных слоях почвы, ее масса и поглощающая поверхность могут уменьшиться на 50 % и более из-за плохого развития корней второго порядка и корневых волосков, что также влияет на поглощение веществ и поступление воды.

Выживаемость некоторых растений, например сахарного тростника при затоплении связывают с их способностью образовывать придаточные корни на узлах, расположенных выше уровня воды. Образование придаточных корней стимулирует этилен. Придаточные корни снабжают побеги цитокининами.

Конечным результатом недостаточного снабжения водой надземных органов может быть формирование ксероморфной структуры. На первый взгляд кажется парадоксальным, что на сухих и переувлажненных почвах

растения имеют одинаковую структуру, но это объясняется недостаточным поглощением солей и ограниченным поступлением воды в обоих случаях.

Помимо механизмов ухода от недостатка кислорода, растения используют метаболические и молекулярные адаптивные реакции. Прежде всего, следует говорить о дыхании, липидном и гормональном обмене, а также о новообразовании белков аноксии. Интересно, что при аноксии у растений часть митохондрий увеличивается в 50-100 раз, превращаясь в одну гигантскую разветвленную митохондриальную структуру. Эти митохондрии могут выступать в роли аккумуляторов энергии гликолиза и системы, транспортирующей ее в различные участки клетки.

Подобно реакции на тепловой шок и водный дефицит, растения отвечают изменением дифференциальной экспрессии генов и на недостаток кислорода. Так, растения кукурузы отвечали на аноксию быстрым кратковременным синтезом отсутствовавших ранее полипептидов, так называемых белков аноксии. В течение этого времени также наблюдается резкое торможение синтеза белков аэробного метаболизма. Функция белков аноксии неизвестна. Тем не менее можно полагать, что эти полипептиды являются компонентами системы шокового ответа.

3 Окислительный стресс

Окислительный стресс в растениях возникает в условиях, способствующих формированию активных форм кислорода (АФК). К АФК относят анион-радикал O_2^- , пероксид водорода H_2O_2 , гидроперекисный радикал HO_2 , гидроксил-радикал HO^* , а также синглетный кислород и озон. Высокое содержание АФК в клетках приводит к повреждению биомолекул и может вызвать гибель растений.

Окислительный стресс в растениях возникает в результате действия практически всех неблагоприятных факторов внешней среды, включая засуху, почвенное засоление, загрязнение воздуха токсическими соединениями, такими, например, как озон, оксиды серы и азота, тяжелые металлы, низкие и высокие температуры, свет высокой интенсивности, ультрафиолетовое излучение, недостаток элементов минерального питания, некоторые гербициды, патогены различной природы и др. Можно сказать, что окислительный стресс входит как компонент в большинство других стрессов. Такая универсальность в индукции окислительного стресса при действии на растения самых разнообразных неблагоприятных факторов внешней среды указывает на принципиально важную роль антиоксидантных систем, снижающих внутриклеточные концентрации АФК, а также систем, ликвидирующих токсические продукты взаимодействия АФК с биополимерами и повышающих устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды вообще.

В норме концентрации АФК в клетках не высоки: 10^{-8} – 10^{-11} М. Возрастание внутриклеточных концентраций АФК при стрессах, и особенно HO^* , ведет к повреждениям молекул липидов, нуклеиновых кислот и белков. Взаимодействуя с ними, АФК вызывают образование органических гидропероксидов типа $ROOH$. Изменения макромолекул под действием АФК называют-

ся окислительными модификациями (ОМ) макромолекул. Органические гидропероксиды ROOH по своей структуре подобны H₂O₂ и характеризуются высокой реакционной способностью. При последующих превращениях они переходят в спирты, альдегиды, эпоксиды и другие окисленные органические соединения. Образование ROOH называют перекисным окислением.

АФК приводят к перекисному окислению липидов (ПОЛ), вызывая в остатках полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) цепные реакции с образованием липидных радикалов L[•], пероксидов LOO[•], гидропероксидов LOOH и алкоксидов LO[•].

Накапливающиеся в результате цепной реакции гидропероксиды жирных кислот, входящих в состав липидов, подвергаются распаду. Продукты расщепления, несущие двойную связь, под действием радикалов подвергаются дальнейшему перекисному окислению и распаду. В результате ЖК образуют целый спектр соединений. Многие из них представляют собой альдегиды, которые обладают высокой биологической активностью и часто высокотоксичны. При распаде жирных кислот, сопровождающем ПОЛ, сначала образуются диеновые конъюгаты, а затем такие метаболиты, как малоновый диальдегид. Продуктами ПОЛ могут быть и более простые соединения, например такие, как пентан и этан. ПОЛ прежде всего повреждает клеточные мембраны, что в свою очередь приводит к нарушениям функций мембранных белков и нарушению внутриклеточной компартментации веществ. Продукты ОМ липидов вызывают мутации и блокируют клеточное деление.

Прежде ПОЛ считали исключительно спонтанным процессом, протекающим без участия ферментов. Затем было показано, что важную роль в ПОЛ играют и ферментативные реакции, в частности реакции, катализируемые липоксигеназами. Окисление липидов с помощью этих ферментов приводит к образованию специфических веществ – эйкозаноидов, выполняющих функцию сигнальных молекул при экспрессии генов.

АФК вызывают окислительную модификацию нуклеотидов и нуклеиновых кислот, особенно ДНК. Наиболее заметное действие оказывает HO[•], который модифицирует все четыре основания в молекуле ДНК, образуя множество производных форм. Под действием АФК нуклеотиды подвергаются перекисному окислению. Модификации оснований, вызванные АФК, становятся причиной разрывов цепей ДНК и повреждений хромосом. АФК являются мощными мутагенными агентами, ингибиторами синтеза ДНК и деления клеток.

Белки, так же как липиды и нуклеиновые кислоты, повреждаются активными формами кислорода. При действии АФК происходит окисление аминокислот с образованием пероксильных радикалов. Из пероксильных радикалов образуются гидропероксиды и алкоксильные радикалы. Последние обладают высокой реакционной способностью и сами могут индуцировать образование высокорепреактивных соединений радикальной природы. Гидропероксиды также генерируют новые радикалы, если имеются ионы металлов переменной валентности. Образуются также димеры (дитиозины) и происходит окислительное гликозилирование белков. АФК-индуцированные окис-

лительные модификации аминокислот приводят к нарушению третичной структуры белков, к их денатурации и агрегации с сопутствующей потерей функциональной активности.

Наряду с ферментами, осуществляющими ликвидацию АФК (супероксиддисмутазой, аскорбатпероксидазой, глутатионредуктазой и др.), большое значение в устойчивости растений к окислительному стрессу имеют ферменты, включенные в детоксикацию продуктов взаимодействия АФК с биомолекулами, т.е. продуктов окислительной деградации липидов, белков и нуклеиновых кислот. К таким ферментам относятся глиоксалаза I (Гл I) и глиоксалаза II (Гл II), образующие глиоксалазную систему. Кофактором реакций, осуществляемых глиоксалазами, является восстановленный глутатион (Г-SH). Глиоксалазная система осуществляет превращение многих кетоальдегидов в органические кислоты.

Важная роль в детоксикации продуктов окислительной модификации биомолекул принадлежит также глутатион-S-трансферазам. Эти ферменты осуществляют превращение самых разнообразных химических соединений, имеющих электрофильную природу, т.е. способных принимать электрон от нуклеофильного донора. Функцию нуклеофильного донора электронов глутатиона.

Тема 29. Действие на растения засоления почв, промышленных газов и ультрафиолетового излучения.

- 1 Солеустойчивость растений
- 2 Устойчивость растений к тяжелым металлам
- 3 Газоустойчивость растений
- 4 Высшие растения и ультрафиолетовая радиация

1 Солеустойчивость растений

Засоленные почвы широко распространены во многих странах мира. Они занимают около 25 % поверхности суши, включая половину всех орошаемых земель, причем площади засоленных территорий постепенно увеличиваются.

По степени засоления различают практически незаселенные, слабозасоленные, средnezасоленные почвы и солончаки.

Существуют разные типы засоления: хлоридное (NaCl), сульфатное (Na₂SO₄), карбонатное (NaHCO₃) и смешанное. Преобладающим катионом в таких почвах является натрий, но встречается также карбонатно-магниевое и хлоридно-магниевое засоление. Высокая концентрация солей в почвах не только затрудняет поступление воды, но может прямо повреждать растения и даже нарушать структуру почвы, снижая ее пористость и ухудшая водопоглотительные свойства. Во влажных районах преобладает хлоридное засоление, в степях и пустынях – сульфатное и карбонатное.

Избыточное накопление солей вредно для большинства сельскохозяйственных культур. На засоленных почвах развивается особая солевыносливая

растительность. Растения, имеющие специальные приспособления для нормального завершения онтогенеза в условиях высокой засоленности, называются галофитами. В природе солончаковые почвы имеют довольно богатую и разнообразную растительность. Растения пресных местообитаний, обладающие, в отличие от галофитов, весьма ограниченными способностями приспосабливаться в процессе онтогенеза к высокому содержанию солей в почве, называют гликофитами. Для них уже вредно содержание соли в почве, равное 0,5 %.

Известны три основных механизма адаптации галофитов к избыточным концентрациям солей:

1) поглощение большого количества солей и аккумуляция их в вакуолях, что приводит к понижению водного потенциала клеточного сока и поступлению воды;

2) выделение поглощаемых растением солей с помощью специальных клеток и удаление избытка солей с опавшими листьями;

3) ограничение поглощения солей клетками корней.

Все эти механизмы направлены на решение одной и той же задачи – защитить клетки от токсичных концентраций ионов.

Галофиты делят на три группы: соленакапливающие, солевыводящие и соленепроницаемые.

Соленакапливающие галофиты, или эвгалофиты, обладают наибольшей устойчивостью к солям. Они хорошо растут и развиваются на наиболее засоленных почвах. Эти растения поглощают из почвы большое количество солей. К этой группе относятся преимущественно так называемые солянки (семейство маревые), растущие на мокрых солончаках, по берегам морей, соленых озер. Некоторые солянки накапливают до 7 % солей от массы клеточного сока. В результате водный потенциал клеток сильно уменьшается, и вода поступает в них даже из засоленной почвы. Соль накапливается в вакуолях, поэтому ее высокое содержание не влияет на цитоплазматические ферменты. Одновременно с солями эти растения накапливают в тканях и воду.

Солевыводящие галофиты, или криптогалофиты – растения, как и солянки, поглощающие значительное количество солей, но не накапливающие их в клеточном соке, а выделяющие наружу. Солевыводящие галофиты освобождаются от поступающих солей за счет выделения ионов против градиента концентрации. Эти функции выполняют мембраны специализированных клеток. Они поддерживают концентрацию натрия и хлора в цитозоле на низком уровне.

Соленепроницаемые галофиты (гликогалофиты) растут на менее засоленных почвах. Для этих растений накопление солей в клетках так же опасно, как и для гликофитов. Мембраны клеток корней растений этой группы малопроницаемы для солей.

Низкий водный потенциал в клетках корней, необходимый для поступления воды из засоленного почвенного раствора, создается благодаря накоплению в клетках сахаров, свободных аминокислот и других совместимых

осмолитов. Осмотический потенциал в клетках этих растений иногда достигает очень низких значений.

Раньше принято было считать, что главной причиной повреждения растений при засолении является осмотический стресс, накопление солей в зоне роста корней понижает водный потенциал почвенного раствора, что затрудняет поступление воды в корни. Физиологическая засуха долго считалась единственной причиной гибели растений на засоленных почвах.

Однако оказалось, что вредное действие на растение оказывают и сами соли. Хлористый натрий, сульфат натрия, сода, которые чаще всего засоляют почву, токсичны сами по себе. Даже безвредные в малых концентрациях соли, такие как сернокислый натрий, в высоких концентрациях оказываются ядовитыми, вызывая различные нарушения нормального хода физиологических процессов.

Сильное засоление, нарушающее ионный гомеостаз, замедляет синтез и ускоряет распад белков, а также изменяет работу трансаминаз и протекание реакций переаминирования. Следствием этого является накопление в клетках ряда токсичных веществ. В настоящее время считают, что главными причинами гибели растений при засолении являются нарушение ионного гомеостаза и токсичное действие солей, а также гиперосмотический стресс.

Высокие концентрации солей влияют на структуру органелл. По степени устойчивости к избытку солей, например хлорида натрия, органеллы можно расположить в такой последовательности: устойчивость больше митохондрий, чем у ядра; у ядра больше, чем у хлоропластов; у хлоропластов больше, чем у рибосом. В хлоропластах при засолении накапливается много ионов натрия и хлора, что приводит к разрушению гран. Избыток в цитоплазме этих ионов вызывает набухание не только хлоропластов, но и митохондрий. Процесс фотосинтетического транспорта электронов достаточно солеустойчив, однако восстановление углерода и фосфорилирование нарушаются при избыточном содержании ионов в клетках. Некоторые считают, что хлоропласты сохраняют свою фотосинтетическую активность, но при этом уменьшаются фотосинтезирующая поверхность и концентрация хлорофилла.

Обычно соли сильнее угнетают рост корней, чем надземных органов, возможно потому, что корни, в отличие от побегов, постоянно находятся в контакте с засоленной почвой. Соли повреждают клетки зон растяжения и корневых волосков – главных зон поглощения солей и поступления воды. Повреждение этих зон увеличивает водный дефицит в тканях, несмотря на снижение интенсивности транспирации. Повреждение клеток в зоне корневых волосков является причиной плохого поглощения элементов минерального питания, прежде всего азота, фосфора и калия. В результате растения голодают. Засоление приводит к нарушению соотношения между поглощением натрия, калия и магния: интенсивное поглощение натрия уменьшает поглощение калия и магния.

Соли по-разному влияют на вегетативный рост и продуктивность. Например, растения риса на засоленных почвах могут быть очень высокими,

но зерна дают мало. У ячменя и хлопчатника в таких же условиях хороший урожай, хотя сами растения низкорослые.

Различно влияет на растения и качество засоления. Особенно токсично хлоридное, менее – сульфатное, еще менее – смешанное засоление. Засоляющие ионы могут накапливаться в различных органах: ионы хлора – в стеблях и листьях, сульфат-ион и ион натрия – во всех органах, за исключением конуса нарастания стебля.

Тип засоления почвы влияет на структуру органов растения. При хлоридном засолении растения приобретают суккулентные черты – мясистость листьев, развиваются водозапасающие ткани. Вода запасается в вакуоли и цитоплазме, клетка набухает. При сульфатном засолении у растений преобладают черты ксероморфности. Более сильное сокращение листовой поверхности характерно для хлоридного засоления.

У галофитов выделяют следующие механизмы солеустойчивости.

1. Поддержание ионного гомеостаза. Ферменты и структурные белки растений, так же как и прочих живых организмов, не могут функционировать в условиях высоких внутриклеточных концентраций неорганических ионов, и прежде всего ионов натрия, поскольку практически все макромолекулы не обладают солеустойчивостью. По этой причине солеустойчивость растительного организма зависит не от солеустойчивости самих белков, а от их микроокружения, т.е. от концентрации и соотношения ионов в цитоплазме.

Выживание любого растения в условиях избыточного засоления в значительной степени зависит от способности клеток поддерживать ионный гомеостаз. Содержание ионов в цитоплазме определяется как барьерными функциями мембран, особенно плазмалеммы, так и скоростью выделения ионов в апопласт. Барьерная функция каждой мембраны зависит от ее проницаемости, определяемой ее структурой и работой транспортных систем. Поступающие при засолении в клетку ионы выводятся из цитозоля при помощи ионных насосов. Галофиты по сравнению с гликофитами поддерживают концентрацию ионов натрия в цитоплазме постоянной.

Поддержанию гомеостаза помогает и компартиментация лишних ионов в вакуоли. Аккумуляция ионов в вакуолях является очень экономным способом предотвращения его токсического действия в цитоплазме, поскольку находясь в вакуоли, ионы натрия могут одновременно использоваться и как осмолиты для поддержания внутриклеточного осмотического гомеостаза, нарушенного в условиях засоления.

2. Снижение водного потенциала клеток. В условиях засоления растение должно уменьшить свой водный потенциал до еще более низких значений, чтобы вода снова смогла поступать в корни. Это достигается за счет накопления в вакуоли неорганических ионов и синтеза совместимых осмолитов в цитозоле.

Поглощение неорганических ионов из внешнего раствора и их последующая компартиментация в вакуоли с одновременным накоплением совместимых осмолитов в цитозоле приводят к падению водного потенциала клеток до значений более низких, чем значения водного потенциала почвенного

раствора. Это означает восстановление нормального направления градиента водного потенциала между почвой и растением и поступление воды в растение.

3. Адаптация к условиям засоления – это не только поддержание низких концентраций ионов в цитоплазме и аккумуляция в больших количествах совместимых осмолитов, но и способность клеток, как и при засухе, активировать работу целого ряда других генов. Эти гены кодируют регуляторные белки, LEA-белки, ферменты синтеза гормонов (в частности АБК), макромолекулы с функциями шаперонов, убиквитины, ингибиторы протеаз, АТФазы и переносчики ионов. Важное значение имеет также регуляция экспрессии генов аквапоринов, участвующих в переносе через мембраны молекул воды и имеющих важное значение для сохранения водного статуса клетки в условиях засоления.

На засоление, как и на водный дефицит, растение отвечает не только на клеточном, но и на организменном уровне. Для начала ответа на организменном уровне главное значение имеют крайне быстрое возникновение в клетках гидравлического сигнала и его передача в надземные органы, а также более медленный синтез АБК в корне и ее транспорт с восходящим водным током в ассимилирующие органы. Совокупность этих защитных реакций и обеспечивает выживание и адаптацию растений в условиях засоления.

Солеустойчивость (галотолерантность) – это устойчивость растений повышенной концентрации солей в почве или в воде. Среди культурных растений настоящих галофитов нет. Хлопчатник, ячмень, люцерна, сахарная свекла, виноград, маслина, финиковая пальма, помидоры, арбузы обладают повышенной солеустойчивостью; кукуруза, лен, овес, гречиха, персик, лимон, пшеница – пониженной; мягкая пшеница устойчивее твердой. При длительном выращивании в условиях засоления ячменя, проса, томатов обнаружено значительное повышение их солеустойчивости без снижения урожая.

В сельском хозяйстве основным методом борьбы с засолением является мелиорация почв – орошение, создание хорошего дренажа и промывка почв после сбора урожая.

2 Устойчивость растений к тяжелым металлам

Одним из негативных результатов бурной индустриализации является загрязнение среды обитания тяжелыми металлами. К тяжелым металлам принято относить химические элементы, имеющие плотность больше 5 г/см^3 и атомную массу более 40 Да. Несмотря на то что в низких концентрациях многие из тяжелых металлов, например Си, Zn, Со, Мо, являются эссенциальными (жизненно важными) элементами, без которых невозможно нормальное развитие растений, в высоких концентрациях (выше 10^{-5} М) они чрезвычайно токсичны, подавляют рост и развитие и могут вызывать гибель растений. По токсическому действию на первом месте стоят ионы меди, а другие элементы можно расположить следующим образом: $\text{Zn}^{2+} < \text{Cu}^+ > \text{Cu}^{2+} > \text{Ni}^{2+} > \text{Co}^{2+} > \text{Fe}^{2+} > \text{Mn}^{2+} > \text{Ca}^{2+}$.

Основная часть высших растений повреждается избыточным содержанием тяжелых металлов. Однако многие растения способны накапливать в основном в надземных органах большие количества тяжелых металлов, многократно превышающие их концентрации в почве. Эти растения так и называются растениями-аккумуляторами, которые в процессе эволюции, произрастая на почвах геохимических аномалий, сформировали конститутивные механизмы устойчивости к тяжелым металлам, что позволяет им аккумулировать токсичные элементы в метаболически инертных органах и органеллах или включать их в хелаты и тем самым переводить в физиологически безопасные формы. Подобные виды растений начинают активно использовать для разработки технологий биологической очистки загрязненных территорий.

В основе токсического действия тяжелых металлов лежит их способность связываться с серосодержащими веществами и образовывать с ними прочные соединения. Одним из наиболее распространенных отрицательных эффектов тяжелых металлов является их взаимодействие с SH-группами белков, что приводит к образованию стабильных комплексов и инактивации ферментов, изменению других биологических свойств макромолекул и сопровождается нарушением клеточного метаболизма и физиологических процессов. В настоящее время известны более 100 ферментов, которые инактивируются тяжелыми металлами. Один и тот же фермент у разных видов растений может проявлять различную устойчивость к данному металлу, и, наоборот, один и тот же фермент данного вида может иметь различную устойчивость к разным тяжелым металлам. Известна также группа ферментов, участвующих в детоксикации активных форм кислорода, которые активируются в ответ на действие тяжелых металлов.

Наиболее общие проявления действия тяжелых металлов на растения – это ингибирование фотосинтеза, нарушение транспорта ассимилятов и минерального питания, изменение водного и гормонального статусов организма и торможение роста.

Тяжелые металлы ингибируют фотосинтез, нарушая ультраструктуру хлоропластов, тормозя синтез фотосинтетических ферментов и снижая количество хлорофилла, пластохинона и каротиноидов, вызывая дефицит CO_2 из-за закрывания устьиц. Тяжелые металлы влияют и на световую фазу фотосинтеза, нарушая транспорт электронов, преимущественно связанный с фотосистемой II, что обусловлено изменением структуры тилакоидных мембран, нарушением синтеза пластохинона и снижением активности ферредоксин-НАДФ⁺-оксидоредуктазы.

Действие тяжелых металлов на дыхание изучено слабо. Под действием тяжелых металлов нарушается водный статус растения. Замечено, что многие растения в промышленных районах характеризуются меньшей оводненностью тканей и пониженной интенсивностью транспирации, что нарушает тепловой режим листа. Изменение водного статуса растения является следствием многих причин, среди которых следует назвать понижение эффективности осморегуляции, уменьшение эластичности клеточных стенок, наруше-

ние водопоглотительной способности корня. Водопоглотительная способность корня падает вследствие ингибирования формирования новых боковых корней и корневых волосков, замедления линейного роста корня, снижения контакта корневой системы с почвой, торможения транспорта ассимилятов из побегов в корневую систему. Кроме этого, ускоряется отмирание кончика корня, возрастает лигнификация и суберинизация клеток, увеличивается содержание АБК, вызывающей закрывание устьиц.

Тяжелые металлы в большинстве случаев ингибируют поглощение клетками корня как катионов, так и анионов. Торможение поглощения макро- и микроэлементов может быть обусловлено конкуренцией с тяжелыми металлами за переносчики. Другой причиной нарушения ионного гомеостаза в клетках является отток ионов (например, калия) из корней вследствие изменения под действием тяжелых металлов активности мембранных ферментов и повреждения мембран.

Наиболее чувствителен к действию тяжелых металлов рост. Причем рост корня более чувствителен, чем рост побега. Наиболее устойчиво к тяжелым металлам прорастание семян, что обусловлено низкой проницаемостью для них семенной кожуры. Ингибирование роста тяжелыми металлами является следствием снижения скорости как деления, так и растяжения клеток. В основе этого явления могут быть уменьшение оводненности тканей, удлинение митотического цикла, нарушение эластичности клеточных стенок и формирования микротрубочек.

Растения выработали целый ряд адаптивных механизмов, защищающих клеточный метаболизм от присутствующих в окружающей среде тяжелых металлов. Эти механизмы включают: связывание тяжелых металлов клеточной стенкой и выделяемыми клеткой веществами (экссудатами); снижение поступления в клетку тяжелых металлов и выброс их из цитоплазмы в апопласт; хелатирование в цитоплазме пептидами и белками; репарацию поврежденных белков и компартментацию металлов в вакуоли с помощью переносчиков тонопласта. Рассмотрим некоторые из этих механизмов подробнее.

Клеточная стенка и корневые экссудаты. Связывание тяжелых металлов стенками клеток корня – первый рубеж «обороны» от присутствующих в почвенном растворе металлов. Цель этого механизма – снизить проникновение тяжелых металлов в протопласт.

Выделяемая клетками и покрывающая поверхность корня слизь ограничивает проникновение тяжелых металлов в клетки, т.е. выполняет барьерную функцию. Тяжелые металлы связываются с карбоксильными группами уроновых кислот слизи.

Плазмалемма – первый «живой» компонент клетки, который является границей на пути поступления тяжелых металлов в протопласт. Она играет важную роль в поддержании низкой концентрации тяжелых металлов не только за счет предотвращения или снижения интенсивности их поступления в клетку, но и за счет активного выброса их наружу. В растениях механизмы транспорта тяжелых металлов в клетку и наружу очень слабо изучены.

Хелатирование металлов (образование хелатов) в цитозоле является очень важным механизмом детоксикации тяжелых металлов. Хелаты – вещества, образующие с металлом комплексную соль, в которой металл закреплен по всем валентностям и находится внутри молекулы, поэтому его возможности вступать в реакцию резко снижаются. Лигандами, т.е. веществами, образующими с металлом хелат, могут служить аминокислоты, органические кислоты и два класса пептидов: фитохелатины и металлотионеины.

Фитохелатины (ФХ) – это пептиды, которые синтезируются в ответ на обработку растения тяжелыми металлами, активно связывают металлы. Фитохелатины синтезируются с помощью фермента фитохелатинсинтазы (ФХ-синтазы), использующей глутатион в качестве субстрата.

Металлотионеины (МТ) – это низкомолекулярные полипептиды, содержащие большое количество цистеина и активно связывающие металлы. Способность растительных металлотионеинов связывать тяжелые металлы и тем самым их обезвреживать еще предстоит доказать.

В отличие от фитохелатинов металлотионеины кодируются генами и синтезируются на рибосомах обычным матричным способом.

Потенциально органические кислоты и аминокислоты (лимонная, яблочная, гистидин) тоже являются лигандами для связывания тяжелых металлов и могут участвовать в повышении устойчивости растений. Однако прямых доказательств подобной роли этих соединений в растениях пока нет.

Выброс ионов через плазмалемму наружу или их транспорт в вакуоль – это два пути уменьшения избыточных, токсичных, концентраций металлов в цитозоле.

Таким образом, целый ряд механизмов повышения толерантности растений к тяжелым металлам направлен на удаление избыточного содержания металла из цитоплазмы и тем самым на предотвращение его возможных токсических эффектов. Для развития устойчивости к данному конкретному металлу используется не один, а несколько различных механизмов. Какого-либо единственного механизма, обеспечивающего толерантность растения к нескольким разным тяжелым металлам, не существует. Механизмы восприятия растением сигнала от действия тяжелого металла и трансдукции (передачи) этого сигнала к генам в настоящее время не известны.

3 Газоустойчивость растений

Загрязнение атмосферы связано с производственной деятельностью человека. Загрязнение воздуха растет в таких катастрофических масштабах, что системы саморегуляции биосферы уже не могут с ним справиться. В результате различных видов деятельности человека в воздух выделяются более 200 различных компонентов. К ним относятся газообразные соединения (сернистый газ, окислы азота, угарный газ, соединения фтора, углеводороды, пары серной, сернистой, азотной, соляной кислот, фенола), твердые частицы (сажа, зола, пыль, содержащие токсичные окислы свинца, селена, цинка и др.).

Вредные вещества проникают в растение при газообмене через устьица, а также с дождем, осаждаются вместе с пылью на поверхности побегов.

Наиболее сильно газы действуют на листья. Легко проникая в ткани через устьица, они могут непосредственно влиять на обмен веществ в клетках, вступая в химические реакции уже в клеточных стенках или на мембранах.

Токсичный газ, попадая в лист, растворяется в воде клеточных стенок, в результате чего образуются кислота или щелочь, которые взаимодействуют с веществами цитоплазмы. Первыми повреждаются клетки губчатой паренхимы, особенно граничащие с воздушной полостью за устьищем, а затем клетки палисадной паренхимы. Кислоты разрушают хлорофилл, изменяют рН, влияют на активность ферментов. Происходит подкисление цитоплазмы, изменяется работа транспортных белков, в клетках накапливаются кальций, цинк, свинец, медь. Токсичные вещества, проникая в клетки, увеличивают проницаемость мембран особенно для калия.

В этих условиях снижается интенсивность фотосинтеза. Из-за повреждения мембран хлоропластов на свету быстро разрушаются хлорофилл а и каротин, меньше хлорофилл b и ксантофиллы. Особенно плохо на пигменты хлоропластов действуют SO_2 и Cl_2 , аммиак же уменьшает содержание каротина и ксантофилла, мало влияя на хлорофиллы.

Пыль, оседая на поверхности растения, закупоривает устьица, что затрудняет газообмен, транспирацию, мешает поглощению света. Дыхание в условиях загрязнения сначала увеличивается, а затем снижается по мере развития повреждений. Все эти повреждения тормозят рост растений, ускоряют старение.

Попадая вместе с дождем в почву (кислые дожди), газы влияют на почвенную микрофлору, почвенный поглощающий комплекс, корни растений.

Газоустойчивость – это способность растений сохранять жизнедеятельность в присутствии в атмосфере вредных газов. У растений в процессе эволюции не могла сформироваться устойчивость к вредным газам, так как современная флора формировалась в течение тысячелетий в условиях, при которых их мало содержалось в атмосферном воздухе. Поэтому способность противостоять повреждающему действию газов основывается на механизмах устойчивости их к другим неблагоприятным факторам.

Газоустойчивость определяется способностью растения регулировать поступление токсичных газов, осуществлять их детоксикацию, поддерживать ионный гомеостаз и кислотность цитоплазмы. Регуляция поглощения газов определяется, прежде всего, скоростью закрывания устьиц под влиянием вредных газов. Устойчивость к токсическим газам может быть связана и с количеством в клетках катионов калия, натрия, кальция, способных нейтрализовать ангидриды кислот. Обычно растения, устойчивые к засухе, засолению и другим стрессорам, имеют и более высокую газоустойчивость, возможно, благодаря способности регулировать водный режим и солевой состав.

Растения делятся на три группы по газоустойчивости: устойчивые, среднеустойчивые и неустойчивые. Наиболее устойчивые к SO_2 древесные породы (вяз, жимолость, клен) оказались устойчивыми также к хлору, фтору, диоксиду азота. Среднеустойчивыми являются шелковица, тополь, дуб туркестанский, гледичия и другие, которые хорошо растут на засоленной почве.

Негазоустойчивыми оказались липа и каштан, которые плохо растут и на засоленных почвах. Предполагают, что для озеленения территорий промышленных предприятий целесообразно использовать семена растений, произрастающих на слабо- и средnezасоленных почвах.

На степень газоустойчивости растений влияют внешние условия. Она повышается при оптимизации минерального питания. Внесение минеральных удобрений (азота, калия, фосфора) снижает повреждаемость деревьев, особенно липы, каштана, тополя. На газоустойчивость растений благоприятно действует дождевание, так как из листьев вымывается до 30 % токсичных веществ. Замачивание семян в слабых растворах соляной и серной кислот повышает устойчивость растений к кислым газам.

4 Высшие растения и ультрафиолетовая радиация

Однако электромагнитное излучение Солнца, кроме лучей видимого спектра (380-770 нм), содержит ультрафиолетовые лучи (УФ-лучи), составляющие около 7 % общей солнечной радиации, достигающей поверхности Земли. Все лучи УФ-спектра делят в зависимости от длины волны на три части: А (400-320 нм), В (320-280 нм) и С (280-180 нм). Только УФ-радиация с длиной волны больше 290 нм достигает земной поверхности, остальная часть ультрафиолетовой радиации поглощается озоновым слоем планеты. Фотоны УФ обладают энергией, достаточной для поглощения их всеми биологически важными структурами и ионизации атомов. По этой причине УФ-радиация имеет огромное значение для эволюции живого мира.

Озоновый слой, который находится на высоте 10-50 км, начал формироваться около 400 млн лет назад. Появление озонового экрана защитило живые организмы от жесткого (коротковолнового) УФ-излучения и снизило интенсивность ультрафиолетовой радиации в среде обитания организмов. Однако толщина озонового слоя подвержена суточным, сезонным и более длительным (10-12-летним) колебаниям, а также зависит от погодных условий и негативной деятельности человека, загрязняющего атмосферу Земли фреонами. Распад фреонов сопровождается образованием оксидов азота и хлора, стимулирующих разнообразные фотохимические процессы в верхних слоях атмосферы, следствием чего является разрушение озона. Ослабление озонового щита планеты выражается в образовании сезонных озоновых дыр. Они появляются не только над полюсами и в высоких широтах, но часто достигают и средних широт. По оценкам некоторых экспертов, в атмосфере Земли озона стало меньше на 8-10 %, а скорость его убывания ныне достигла 0,5 % в год.

В результате растения и животные подвергаются не только более интенсивному облучению ультрафиолетовыми В-лучами, но и воздействию более жестких (коротковолновых) лучей. Их повреждающее действие может превышать возможности сформированных в ходе эволюции механизмов, защищающих растения от УФ-В-радиации, и приводить к нарушению физиологических, биохимических и макромолекулярных процессов. При полном от-

сутствии озонового экрана в атмосфере гибель всех растений нашей планеты наступила бы уже через двое-трое суток непрерывно облучения.

Характер влияния УФ-радиации на физиологические процессы зависит от длины волны, интенсивности и продолжительности облучения.

В умеренных дозах ультрафиолетовое излучение оказывает благотворное действие на организм: усиливает обмен веществ, вызывает синтез витамина D, повышает иммунитет. Однако увеличение ультрафиолетовой В-радиации вызывает у растений многочисленные прямые и косвенные реакции, включая повреждения ДНК, белков и мембран, изменения вторичного метаболизма, транспирации и фотосинтеза, роста, развития и морфогенеза, транспорта веществ и дыхания. УФ-радиация вызывает повреждение белков и липидов плазмалеммы. Наиболее уязвимой мишенью для УФ-В-лучей является K^+ -зависимая АТФаза, инактивация которой приводит к нарушению проницаемости мембран для ионов и нарушению их соотношения, развивается ионный дисбаланс. Помимо этого, под влиянием УФ-В-радиации наблюдается деструкция и инактивация витаминов, антиоксидантов и других биологически активных соединений, включая фитогормоны, и прежде всего ИУК.

Растения отвечают на повышение интенсивности УФ-радиации уменьшением сухой и сырой массы, площади листовой поверхности, появлением некрозов на листьях (участков мертвых тканей), нарушением корреляции между ростом надземных и подземных органов, ослаблением апикального доминирования, угнетением развития генеративных органов. Серьезно нарушается работа фотосинтетического аппарата. Причиной этого являются инактивация фотосистемы II, снижение активности RuБисКО и других фотосинтетических ферментов, содержания хлорофиллов и каротиноидов, а также изменение ультраструктуры хлоропластов и устьичной проводимости для CO_2 и водяных паров.

Околоцветник и стенки пыльника полностью защищают пыльцу, поэтому она может пострадать от УФ-радиации лишь после раскрытия пыльников. Высока вероятность облучения УФ-лучами пыльцы растений, опыляемых насекомыми, так как на переносимую ими пыльцу может падать солнечный свет. Самой незащищенной от УФ-радиации является пыльца ветроопыляемых растений, поскольку она может долго парить в воздухе и подвергаться в это время действию прямых солнечных лучей.

УФ-лучи оказывают значительное влияние на формирование генотипа высокогорных растений и, как следствие, на их фенотип. У растений замедляется рост, появляется опушенность листьев, изменяется их структура и расположение, кустовые формы превращаются в розеточные. Установлено, например, что у растений Памира, произрастающих в условиях повышенного фона УФ-радиации, увеличивается количество соцветий, уменьшается интенсивность цветения однолетних растений.

В основе всех этих нарушений жизнедеятельности растения лежат повреждения ультрафиолетовыми лучами биологически важных макромолекул, прежде всего ДНК и белков. Фотоинактивация белков является результатом

поглощения ультрафиолета триптофаном и сопутствующих этому поглощению фотохимических реакций. В результате нарушаются регуляторные, ферментативные, транспортные и другие функции белков, без которых невозможен нормальный ход метаболизма и физиологических процессов.

Однако главную угрозу для растений представляет мутагенное действие ультрафиолетовых лучей, в основе которого лежат повреждения ДНК, приводящие не только к возникновению мутаций, но, возможно, и к гибели организма. Поглощение фотонов УФ-В-лучей основаниями ДНК запускает образование циклобутановых димеров пиримидиновых оснований (ЦПД) и в меньшей мере пиримидин-пиримидиновых димеров. ЦПД возникают из двух соседних оснований вследствие разрыва двойной связи между 5'- и 6'-атомами углерода и соединения тимидинового и цитидинового остатков. В результате образуется так называемая циклобутановая структура. Как ДНК-, так и РНК-полимеразы не могут считывать информацию с цепи ДНК, содержащей подобные ЦПД, что приводит к блокированию транскрипции генов и репликации ДНК. Образование большого числа пиримидиновых димеров происходит в клетках внешних тканей органов, подвергающихся более сильному УФ-Б-облучению по сравнению с их внутренними тканями. Наличие столь серьезных повреждений генетического аппарата несовместимо с жизнью.

В ходе эволюции сформировались сложные механизмы защиты растений от действия УФ-лучей и системы репарации поврежденных ДНК, которые будут рассмотрены ниже.

Все множество механизмов устойчивости к этой радиации может быть сведено к двум принципиально разным стратегиям: 1) уходу от действующего фактора, т. е. снижению интенсивности облучения и 2) восстановлению (репарации) повреждений. Снижение интенсивности облучения ультрафиолетом жизненно важных макромолекул и биологических структур клетки достигается за счет формирования анатомических и биохимических приспособлений (адаптаций), т. е. на органном и клеточном уровнях организации. Репарации вызванных УФ-радиацией повреждений осуществляются прежде всего на молекулярном уровне.

Защитные механизмы, снижающие интенсивность проникающей в клетки УФ-радиации. В отличие от других стрессоров УФ-излучение действует прежде всего на поверхностный слой клеток, после чего наблюдается сильное рассеивание излучения в толще ткани и его поглощение большим числом биологических соединений.

В ходе эволюции у растений возникли анатомические приспособления, защищающие их от ультрафиолета. Так, поверхность листьев, как правило, покрыта кутикулой, которая примерно в два раза повышает их способность отражать падающую на них УФ-радиацию. Причем химический состав кутикулы может изменяться в зависимости от интенсивности и длины волны УФ-излучения.

Важную роль играет и эпидерма листа, являющаяся очень эффективным фильтром для УФ-лучей. Эпидерма пропускает в среднем менее 10 %

падающей на листовую пластинку УФ-радиации. Мезофилл тоже поглощает УФ-лучи. В отличие от клеточных стенок, состоящих из целлюлозы и гемицеллюлозы и хорошо пропускающих ультрафиолетовые лучи, лигнифицированные клеточные стенки способны поглощать до половины всех УФ-лучей.

Уменьшение высоты самого растения и уменьшение поверхности его листьев, доступной облучению ультрафиолетом, также снижает облучение и является одной из важных адаптивных реакций организма. Уменьшение облучаемой площади листьев достигается за счет образования характерных изгибов их краев. Также утолщаются листовые пластинки, увеличивается их опушенность, наблюдается перераспределение хлорофилла, обеспечивающее его преимущественную локализацию у верхней стороны листа.

Исключительно эффективно защищают растение от УФ-радиации вторичные метаболиты, особенно флавоноиды, ослабляющие поток УФ-лучей более чем на 90 %. Флавоноиды представляют собой группу фенилаланин-синтезируемых ароматических водорастворимых веществ. Многие из них (например, антоцианы) ярко окрашены в красный, малиновый или желтый цвета. Флавоноиды характерны только для высших растений, они найдены в большинстве тканей (в эпидерме, основной ткани) и содержатся в вакуолях, хромопластах, а также в хлоропластах некоторых видов растений.

Синтез УФ-поглощающих флавоноидов регулируется на уровне транскрипции. В регуляции участвует фоторецептор, который максимально поглощает лучи с длиной волны 290 нм и работает один или в комплексе с фитохромом. В настоящее время установлено, что растения арабидопсиса, дефектные по гену синтеза флавоноидов, крайне неустойчивы к УФ-облучению, а растения, выросшие в условиях, способствующих накоплению флавоноидов, напротив, более толерантны.

В поглощении ультрафиолетовых лучей участвуют также каротиноиды и алкалоиды.

Важную роль в выживании растений, подвергающихся действию УФ-радиации, играют полиамины. УФ-лучи, так же как и большинство других стрессоров, вызывают в клетках растений возникновение активных форм кислорода (супероксидрадикала, гидроксилрадикала и перекиси водорода), способных инактивировать ферменты, повреждать ДНК, структуру белков и мембран. Полиамины такие, как и флавоноиды, витамины, пигменты и органические осмолиты снижают уровень активных форм кислорода и тем самым повышают устойчивость растений к УФ-радиации. Подобный эффект полиаминов и других органических соединений получил название антиоксидантного. Антиоксидантами называют природные или синтетические соединения, замедляющие или предотвращающие окисление органических веществ.

Все перечисленные адаптивные механизмы растений значительно ослабляют поток УФ-лучей и тем самым снижают степень повреждения, особенно тканей листа.

Исправление повреждений, индуцированных ультрафиолетом, осуществляется специальными системами репарации. Известны три типа меха-

низмов репарации: световая (фотореактивация), темновая и пострепликативная.

Фотореактивация осуществляется ферментом фотолиазой, найденным в клетках животных и бактерий. Фотолиаза обладает повышенным сродством к пиридиновым димерам. Она присоединяется к ЦПД и за счет энергии света расщепляет димер с образованием исходных, неповрежденных оснований. Фотореактивация сама по себе наиболее эффективно запускается синим светом и ультрафиолетом А.

Функционирующая у растений система фотореактивации не способна справиться со всеми возникающими повреждениями ДНК, так как она специфична лишь к одному типу повреждений – пиримидиновым димерам.

Темновая репарация предполагает узнавание повреждения ДНК и вырезание поврежденных нуклеотидов с помощью экзо- и эндонуклеаз, удаление поврежденных азотистых оснований и деградацию прилегающих участков ДНК с последующей застройкой возникших брешей ДНК-полимеразами. Процесс такой репарации ДНК завершается сшиванием 5'- и 3'-концов ДНК-лигазами.

Пострепликативная репарация ДНК – это застройка образовавшихся пробелов в дочерних цепях ДНК по местам дефектов материнских цепей с помощью ДНК-полимераз и лигаз. Пострепликативная репарация происходит в основном в апикальных меристемах и близлежащих клетках, обычно защищенных от солнца в почках многочисленными листочками или корневым чехликом.

По этой причине данный тип репарации не имеет существенного значения для исправления повреждений ДНК, вызванных ультрафиолетом.

Таким образом, ультрафиолет В, составляющий небольшую часть солнечной радиации, оказывает мощное повреждающее влияние на растения. Его мишенями являются ДНК, белки, мембраны, которые должны быть защищены для нормального роста и развития. Эта защита достигается за счет анатомических эволюционных адаптаций и аккумуляции вторичных метаболитов, снижающих интенсивность проникающего в клетки УФ-В-излучения. Исправление дефектов, вызванных облучением, в первичной структуре ДНК осуществляется за счет функционирования трех различных систем, среди которых наибольшую роль в растениях играет фотореактивация.

Тема 30. Устойчивость растений к биопатогенам.

- 1 Болезни растений и их возбудители
- 2 Механизмы защиты растения от патогена
- 3 Влияние разных факторов на устойчивость к болезням

1 Болезни растений и их возбудители

Болезнь растения – это нарушение нормального обмена веществ и строения клеток, органов и целого растения, сопровождающееся определен-

ными симптомами, вызванными биотическими или абиотическими факторами. Симптом – признак какого-либо явления, например болезни.

Биогенными факторами заболеваний являются вирусы, бактерии, грибы, почвенные нематоды, одноклеточные водоросли и простейшие. Их объединяют под общим названием патогены.

Устойчивость к действию патогенов – это способность растения предотвращать, ограничивать или задерживать развитие болезни при наличии жизнеспособного возбудителя и условий, необходимых для заражения. Она получила название иммунитета. Устойчивость может быть неспецифической (видовой) и специфической (сортовой). Толерантность (выносливость) – способность растения переносить болезнь без существенного снижения урожая. Восприимчивость – неспособность противостоять заражению и распространению патогена в тканях.

Устойчивость делят на два типа:

1) конститутивную устойчивость, которая формируется в процессе эволюции вида, зависит от строения организма и передается по наследству; она может быть связана с образованием вторичных метаболитов, препятствующих проникновению патогенов в растение;

2) индуцированную, или физиологическую, устойчивость, которая формируется в ответ на заражение растения патогеном.

Конститутивная устойчивость имеется у организма независимо от наличия или отсутствия микробной агрессии; из-за высокой численности и большой изменчивости патогенов она не всегда является надежным барьером для инфекции. Индуцированная устойчивость в норме отсутствует и формируется лишь в ответ на заражение.

Выделяют две формы индуцированной (приобретенной) устойчивости:

1) системная приобретенная устойчивость – повышение устойчивости не только в месте внедрения патогена, но и в отдаленных частях растения;

2) индуцированная системная устойчивость – устойчивость к последующему заражению, индуцированная обработкой растений химическими веществами природного или синтетического происхождения, например экзогенной салициловой или жасминовой кислотами.

Болезни растений делят на неинфекционные и инфекционные. Неинфекционные болезни возникают в результате воздействия на растения неблагоприятных факторов внешней среды: высокие или низкие температуры, недостаток или избыток воды и питательных веществ, механические повреждения, загрязнение окружающей среды. Для этих болезней характерны следующие особенности: 1) причиной служат абиотические факторы; 2) признаки болезни появляются одновременно и массово; 3) не передаются от растения к растению.

Особенности инфекционных болезней:

1) их вызывают живые организмы – биопатогены;

2) болезни классифицируют по органам, культурам, которые они поражают, и возбудителям;

3) передаются от растения к растению;

4) в основе этих заболеваний лежит паразитизм.

На каждый вид растений приходится до 100 возможных патогенов. Развитие болезни зависит от особенностей растения, патогена и внешней среды. Вред, наносимый травоядными животными, включая насекомых, обычно не называют болезнью. Однако нарушения, вызванные неинфекционными причинами, ослабляют растение, а это предрасполагает развитие инфекционной болезни. Связь между неинфекционной и следующей за ней инфекционной болезнью называют сопряженным заболеванием.

Различают следующие группы патогенов: сапрофиты, факультативные паразиты и облигатные паразиты.

1. Сапрофиты питаются органическими веществами мертвых организмов, отсюда их другое название – некротрофы.

2. Факультативные (необязательные) паразиты не могут проникнуть в живую клетку. Сначала они заселяют участки отмерших тканей, затем постепенно своими выделениями убивают примыкающие здоровые клетки, превращая их в питательные для себя вещества, т.е. питаются сапрофитно. Они не обладают узкой специализацией, способны поражать разные растения. Факультативные паразиты – это самая многочисленная группа патогенов, которая пополняется за счет сапрофитов, приспособляющихся в процессе эволюции к питанию на живых растениях. Один из эффективных способов борьбы с этими патогенами – создание наиболее благоприятных условий для роста и развития растений.

3. Облигатные (обязательные) паразиты (биотрофы) не могут существовать без растения-хозяина, питаются только органическими веществами живых организмов. Они тесно связаны с особенностями обмена веществ своего хозяина и сильно от него зависят. Поэтому, по крайней мере на первых этапах заражения, биотрофы не оказывают сильного повреждающего действия на ткани растения-хозяина. Такое сосуществование продолжается до спороношения, после чего растение начинает повреждаться.

По локализации в организме хозяина паразиты делятся на эктопаразитов, обитающих на поверхности растения, и эндопаразитов, живущих в клетках или в межклетниках.

Большинство болезней растений вызывают грибы, несколько меньше – вирусы и бактерии. Это связано с тем, что грибов-патогенов значительно больше (более 10 тыс. видов) по сравнению с бактериями, поражающими растения (150-200 видов). Повреждение органов растения животными и насекомыми-вредителями способствует проникновению паразита и развитию болезни.

Орудиями нападения патогенов являются химические вещества. Патогены разрушают растение с помощью токсинов, гормонов, гидролитических ферментов. Каждое из этих веществ взаимодействует в клетках хозяина со своими мишенями, которые обычно локализованы в клеточных мембранах.

Основными орудиями нападения многих патогенов являются токсины. Токсины – вещества различной химической природы, повреждающие клетку. Патоген, размножаясь в клетках хозяина, секретирует токсины, с помощью

которых он непосредственно отравляет растение. Эти вещества вызывают у растения типичные симптомы заболевания. Среди токсинов есть специфичные и неспецифичные для данного хозяина соединения.

Токсины передвигаются от места инфекции по растению часто даже быстрее самого патогена и создают условия для заражения других клеток. По химической природе токсины различны, среди них есть низко- и высокомолекулярные вещества: органические кислоты, кумарины, алкалоиды, циклические пептиды, состоящие из нескольких аминокислот, замкнутых в кольцо, гликопептиды и др.

Токсины действуют в очень низких концентрациях, могут образоваться из нетоксичных предшественников. Токсины выделяются патогеном в среду, если он является сапрофитом, и в ткани растения, если патоген – паразит. Токсины, выделяемые некротрофами, убивают ткани растения; они не обладают специфичностью и способны повреждать многие растения. Эти токсины сами по себе не могут индуцировать болезнь. Наиболее полно симптомы болезни вызываются токсинами паразита, заражающего именно данный вид.

Патогены синтезируют и выделяют в окружающую среду избыточное количество гормонов, которые, попадая в клетки, изменяют их гормональный статус. Кроме того, под действием патогена в растении индуцируется синтез салициловой и жасминовой кислот, системина.

Средством нападения патогенов является и их антиоксидантная система, защищающая микроорганизмы как от своих АФК, так и от АФК растения-хозяина. Антиоксидантная система патогенов содержит супероксиддисмутазу, каталазу, пероксидазу, каротиноиды, меланин. Более патогенные формы имеют больший антиоксидантный потенциал и эффективнее мобилизуют его при окислительном стрессе.

Как и многие организмы, патогенные грибы содержат меланины – пигменты, которые могут работать как антиоксиданты. Присутствие меланинов в грибах делает их клетки устойчивыми к самым разным стрессорам. Меланины полифункциональны – они разрушают перекись водорода, а также радикалы, придают жесткость инфекционной гифе, что помогает ей повредить клеточную стенку и проникнуть в растение. Мутации, лишаящие грибы меланинов, лишают их способности к паразитизму.

Гены бактерий могут включаться в геном клетки растения.

В растение патогены проникают разными путями: через покровные ткани, состоящие из клеток, покрытых кутикулой (возбудители настоящих мучнистых рос, цветковые паразиты), большая часть – через устьица, чечевички, гидатоды, рыльце пестика (многие бактерии, возбудители ложных мучнистых рос), через микро- и макротравмы (вирусы, многие грибы). Для дальнейшего распространения внутри растения патогену необходимо подавить защитные свойства уже не отдельной клетки, а ткани; изменить метаболизм растения в нужную для себя сторону; обеспечить свой ближний и дальний транспорт в растении.

Многие фитопатогенные грибы и бактерии обладают гидролитическими ферментами, разрушающими вещества клеточных стенок. При заражении

растений грибы и бактерии образуют большой набор этих ферментов высокими активностями. Среди ферментов имеются пектиназы, целлюлазы, гемицеллюлазы, кутиназы, разрушающие клеточные стенки растения, вызывающие также мацерацию тканей. Мацерация способствует быстрому проникновению патогена в растительные ткани, а продукты гидролиза клеточных стенок служат для него питательными веществами.

Попав на благоприятный для питания субстрат, патоген начинает размножаться, при этом он может находиться внутри клеток растения, в межклетниках, на поверхности пораженной ткани. Распространение патогенов может быть локальным или охватывающим значительные участки ткани, располагаться по всему растению.

Развитие заболевания многоклеточного организма начинается с клетки или группы клеток, а в клетках – с изменения свойств мембран. Сначала патоген или его метаболиты индуцируют окислительный взрыв. Постоянное образование активных форм кислорода является нормой и происходит в хлоропластах, митохондриях и пероксисомах, а также на клеточной стенке и плазмалемме; однако в ответ на стресс их количество резко возрастает.

Активные формы кислорода вызывают перекисное окисление фосфолипидов мембран. В результате в мембранах уменьшается содержание ненасыщенных жирных кислот, накапливаются продукты перекисного окисления липидов, в том числе малоновый диальдегид. Увеличение содержания насыщенных жирных кислот в мембране приводит к уменьшению ее текучести, что, в свою очередь, вызывает нарушение всех функций мембран. Хотя перекисное окисление мембранных фосфолипидов происходит и в нормальной клетке, его усиление является одним из наиболее распространенных механизмов повреждения структуры мембран под действием патогенов и других стрессоров.

Одной из главных мишеней для АФК является фотосинтетический аппарат. При действии АФК нарушаются структура и функции хлоропластов, происходит инактивация фотосистемы II, снижается активность РубисКО и других ферментов, уменьшается концентрация хлорофиллов и каротиноидов. Повреждение фотосинтетического аппарата вызывает еще большее накопление АФК и, как следствие, повреждение мембран, цитоскелета, нарушение водного обмена.

Итак, перекисное окисление мембранных фосфолипидов является одним из наиболее распространенных механизмов разрушения мембранных структур.

Окислительный взрыв, вызванный патогеном, нарушает баланс между образованием АФК в норме и функционированием антиоксидантной системы растения.

Болезни связаны не только с образованием АФК, но и с действием мощных токсинов, которые патоген секретирует по мере размножения в клетках хозяина. По механизму действия токсины делят на две группы: токсины – ингибиторы ферментов и токсины, повреждающие мембраны.

Клеточные мембраны являются первой мишенью не только для действия АФК, но и для токсинов. Токсины ряда патогенов способны деполяризовать плазмалемму растения, они влияют на транспорт ионов через мембраны, индуцируют потерю клеткой важных метаболитов, некоторые токсины сами являются источником АФК. Нарушаются функции мембранных рецепторов.

У растений токсины вызывают набухание пластид и митохондрий, уменьшение размера ядер. Набухание хлоропластов приводит к разобщению фотофосфорилирования и транспорта электронов и, как следствие, к снижению синтеза АТФ. Изменяются белки митохондрий: снижается их способность связывать липиды, в них обнаруживается большее количество SH-групп, чем в мембранных белках здоровых растений. Грибные токсины могут вызвать увеличение концентрации ненасыщенных липидов в мембранах корней и побегов на 62-65%, что приводит к торможению роста.

Токсины вирусов, так же как и дефицит ионов Fe, Zn, Си и других элементов минерального питания, вызывают разрушение хлорофилла. Из-за низкого содержания хлорофилла изменяется окраска листьев: они становятся светло-зелеными, желтыми (хлороз) или на них появляются отдельные пожелтевшие участки (мозаика). Нарушается синтез белков и углеводов.

Под действием токсинов патогена не только увеличивается интенсивность дыхания, но и изменяется его химизм – активируется пентозофосфатный окислительный путь.

Нарушение функций митохондрий связано с изменением состава и соотношения липидов и белков мембран. При уменьшении числа двойных связей в липидах митохондрий активируется фосфолипаза А, которая катализирует гидролиз фосфолипидов, т.е. разрыв эфирных связей между жирной кислотой и глицерином. Этот процесс происходит и при старении хлоропластов.

Происходящее под действием фосфолипазы А изменение липидов вызывает набухание митохондрий, что становится причиной разобщения окисления и фосфорилирования, в митохондриях почти не синтезируется АТФ, что приводит к большему выделению тепла при дыхании. В результате температура листьев, пораженных, например, грибом-возбудителем корневой гнили, может повыситься на 3-5°C по сравнению с температурой здоровых листьев. Уменьшение степени ненасыщенности жирных кислот (ожирение мембран), увеличение количества стеринов лишает мембраны пластичности и способствует более легкой повреждаемости.

Некоторые патогенные бактерии и грибы могут индуцировать образование цианидов, которые вызывают увеличение активности альтернативной оксидазы, а, следовательно, возрастание интенсивности альтернативного (цианидустойчивого) дыхания.

К токсинам относят и гидролитические ферменты. Грибы выделяют экзополигалактуроназы, вызывающие распад (деполимеризацию) полисахаридов клеточных стенок растения с образованием олигосахаридов.

Некоторые олигосахариды обладают физиологической активностью, их называют олигосахаридами. В состав олигосахаридов могут входить ксилоза, рамноза, галактоза и остатки урсоловых кислот. К олигосахаридам относят и короткие фрагменты хитина грибов, образующиеся под действием хитиназы.

Вещества, вызывающие защитные реакции растения на контакт с патогеном, называют элиситорами, или индукторами. Элиситором может быть молекула белковой, углеводной, углеводно-белковой или липидной природы, не только свидетельствующая о присутствии патогена в растении, но и управляющая работой генов защиты. Элиситоры находятся на поверхности патогена или входят в состав его выделений, они действуют в очень малых концентрациях (10^{-5} М) и включают защитные реакции; некоторые элиситоры могут деполаризовать мембрану.

Большинство известных элиситоров являются неспецифическими, т.е. они вызывают защитные реакции у всех сортов растений и присутствуют у грибов всех рас. Растение узнает элиситоры и таким способом получает информацию о нападении патогена.

Кроме того, в клетках самой ткани растения под влиянием инфекции усиливаются гидролитические процессы. К гидролазам относятся фосфатазы, катализирующие гидролиз сложных эфиров фосфорной кислоты и широко распространенные в микроорганизмах и растениях. В результате некроптофы превращают клеточное содержимое в удобную для питания патогена форму.

Также может происходить лигнификация или суберинизация клеточных стенок, что приводит к нарушению межклеточных связей, нарушению ближнего транспорта и метаболизма и в конце концов к отмиранию тканей – образованию некрозов. Некрозообразование – универсальная, неспецифическая реакция на заражение или повреждение. Одна из первопричин быстрой некроптозации тканей растения – образование АФК на плазмалемме и связанное с ним перекисное окисление липидов мембран.

Патоген оказывает сильное влияние на общий характер обмена веществ восприимчивого растения, направляя весь метаболизм в нужную для него сторону.

Вызванные токсинами бактерий изменения клеточных стенок, образование тилл, закупорка сосудов нарушают дальний транспорт воды по растению, что приводит к потере тургора и увяданию молодых побегов и листьев. Увядание листьев – типичный симптом заболевания растения, вызванный токсином. В то же время транспирационный ток может помогать распространению спор грибов.

В инфицированных тканях изменяется вторичный метаболизм. Например, происходит накопление фенолов, прежде всего за счет их синтеза *de novo*. В процессе биосинтеза фенолов участвуют фенилаланинаммиазида, пероксидаза, полифенолоксидаза, активность которых при повреждении клетки возрастает. Увеличение содержания фенолов может быть результатом также гидролиза глюкозидов, агликоном которых могут быть фенольные соединения. Кроме того, под влиянием патогена активизируется пентозофосфатный окислительный путь дыхания, промежуточным продуктом которого яв-

ляется эритрозо-4-фосфат –предшественник ароматического кольца, нужного для синтеза фенолов.

Фенолы быстро окисляются полифенолоксидазой и пероксидазой, и образуются хиноны. Хиноны подавляют активность дегидрогеназ, в результате процесс окисления фенолов становится необратимым и сдвинутым в сторону образования хинонов, которые повреждают мембраны лизосом. Гидролитические ферменты последних попадают в цитозоль и вызывают самопереваривание клетки (автолиз). Хиноны легко взаимодействуют с некоторыми группами белков (NH_2 , OH , SH) и тем самым могут инактивировать ферменты, а также повреждать белки мембран. Хиноны разобщают окисление и фосфорилирование.

Известно, что патогены синтезируют и выделяют в окружающую среду избыточное количество гормонов, что приводит к нарушению соотношения гормонов в растении, т.е. к нарушению гормонального статуса растения. Кроме того, под действием патогена в самом растении индуцируется синтез таких гормонов, как салициловая и жасминовая кислоты, системин, этилен.

Некоторые токсины сами функционируют как гормоны. Принадлежность гиббереллинов к фитогормонам давно установлена, а вопрос о гормональной природе фузикокцина до сих пор остается открытым. Фузикокцин, прежде всего, влияет на транспорт веществ через мембраны, увеличивает поступление воды в замыкающие клетки, что приводит к открыванию устьиц.

Гормоны патогена изменяют направление транспорта поглощенных корнями питательных веществ и оттока продуктов фотосинтеза, в результате происходит нарушение роста.

Избыточные концентрации гормонов, возникающие благодаря патогенам, могут вызвать изменение формы отдельных органов или всего растения. Деформация проявляется в виде скручивания, морщинистости, курчавости или нитевидности листьев, махровости цветков, уродливости плодов, укорачивании междоузлий. Деформация побегов обычно сопровождается повышенной ветвистостью, нарушением апикального доминирования – образованием множества тонких мелких побегов (ведьмины метлы). Некоторые патогены вызывают у растений образование галлов, вздутий, наростов, опухолей. Гормоны могут вызывать гипертрофию – увеличение размеров и изменение формы органов, клеток, гиперплазию – увеличение числа клеток, гипоплазию – уменьшение числа клеток и их размера, некроз, мацерацию.

2 Механизмы защиты растения от патогена

Общая стратегия защиты растения состоит в том, чтобы не допустить воздействия патогена на свои клетки или локализовать инфекцию, затормозить развитие патогена и привести его к гибели. Однако микроорганизмы могут преодолевать защитные барьеры растения. Если это случается, то в ответ на инфекцию включается целый ряд биохимических реакций и физиологических процессов. Нарушение или выпадение отдельных процессов метаболизма должно приводить к активации запасных, обходных путей или к развитию патологических процессов, о которых уже было сказано ранее.

Устойчивость основана на сумме защитных реакций: конститутивных и индуцированных.

К конститутивным механизмам относятся:

1. Анатомо-морфологические особенности тканей (структурная устойчивость) имеют значение только на первой фазе взаимодействия патогена и растения – фазе внедрения, или инвазии.

Барьерами для внедрения, прежде всего, служат толстая кутикула, волоски, мелкие клетки и мелкие межклетники. Толщина покровных тканей (эпидермы, пробки) листа или других органов является механическим барьером. Кутикула в основном снижает скорость проникновения патогена, так как грибы выделяют ферменты, разрушающие ее. Толстые клеточные стенки, мешают прорастанию спор. Споры или сам патоген должны удержаться на поверхности органа. Этому мешает восковой налет на листьях, стеблях, плодах, который не только является механическим барьером, но и делает поверхность органа гладкой, плохо смачиваемой водой, вода стекает с органа, что затрудняет образование инфекционной капли и прорастание спор. Опушение листьев, стеблей играет важную роль в устойчивости, мешая контакту патогена с поверхностью растения. Особенно это относится к тлям и другим насекомым с колюще-сосущим ротовым аппаратом (переносчикам вирусов). Еще одной механической преградой на пути распространения паразита служат тиллы – выросты клеток древесной паренхимы, внедряющиеся через поры в полость сосудов. Они растут в полости сосуда, образуя ложную паренхиму; стенки клеток которой со временем иногда одревесневают. Тиллы задерживают проникновение грибов по сосудам в другие органы растения.

2. Химические особенности тканей (биохимическая устойчивость) – один из главных барьеров для патогена.

Химические вещества принято делить на две группы: 1) привлекающие возбудителя (пища) и способствующие развитию инфекции и 2) соединения, токсичные для микроорганизма и подавляющие развитие инфекции. Последние также делят на конститутивные и индуцированные.

Из конститутивных веществ обладают защитными свойствами углеводы. Например, гексозы понижают прорастание спор ржавчины. Многие сахара подавляют активность пектиназ и целлюлаз патогенов. От количества углеводов в растении и их состава зависит лежкость овощей в период хранения.

Белки, влияющие на иммунитет растения, богаты цистеином и выполняют разные функции:

- 1) являются ферментами, необходимыми для синтеза защитных веществ;
- 2) разрушают вещества патогена;
- 3) ингибируют ферменты патогена;
- 4) ингибируют вирусы.

Эти белки обнаружены в семенах, листьях, цветках, клубнях. Многие из них накапливаются в клеточных стенках и даже на поверхности семян создавая первую линию обороны растения от патогена. Белки-ферменты катализируют химические реакции, в результате которых синтезируются не толь-

ко вещества, образующие механические барьеры (суберин, кутин), но и вещества, подавляющие активность патогена.

Лектины – это гликопротеины, относящиеся к запасным белкам и одновременно выполняющие защитные функции. Особенно много их содержится в семенах бобовых. Молекула лектина имеет не менее двух участков для связывания углеводов, что позволяет ей агглютинировать молекулы и даже целые клетки, на поверхности которых есть специфические для данного лектина группировки. Агглютинация – склеивание и выпадение в осадок спор, патогенов, клеточных компонентов.

Защитная роль лектинов различна. Во-первых, некоторые лектины связываются с хитином клеточных стенок грибов, и клеточная стенка гриба не может растягиваться, в результате гифа не растет. Кроме того, лектины агглютинируют споры грибов, лишая их возможности перемещаться и прорастать. То же происходит и с бактериями.

Во-вторых, лектины, выделяющиеся в почву при прорастании семян некоторых видов, снижают подвижность почвенных бактерий. В почве лектины взаимодействуют с гуминовыми кислотами, и поэтому они сами устойчивы к почвенным протеазам. Находясь в почве около корней, освободившийся из семян лектин может защищать растение от патогенных грибов и бактерий, распознавая и связывая их. Бактерии, у которых клеточные стенки покрыты слизистым чехлом, не агглютинируются и свободно размножаются в межклетниках.

В-третьих, лектины узнают сапрофитные бактерии и иммобилизуют их в местах проникновения в растение. Такие агглютинированные бактерии обнаруживаются в проводящих тканях или на поверхности растения. В связывании бактерий участвуют лектин плазмалеммы и липополисахаридный комплекс бактерии.

В-четвертых, лектины плазмалеммы могут связываться с токсинами патогенов. У восприимчивого сорта токсин, связываясь с плазмалеммой, вызывает нарушение структуры мембраны, а также мембраносвязанной транспортной АТФазы. Это приводит к активации фермента и увеличению вымываемости веществ из клетки. В результате нарушается ионный баланс клетки, и она погибает. У невосприимчивого сорта этого не происходит, так как токсин связывают лектины.

Клеточные стенки содержат три класса белков: экстенсины, лектины и арабиногалактановые белки. Предполагают, что в их синтезе участвуют этилен и пероксидаза.

В клеточных стенках растения, а также в вакуоли содержатся ферменты хитиназа и β -1,3-глюканаза, разрушающие хитин и β -1,3-глюкан клеточных стенок грибов. При заражении активность этих ферментов увеличивается.

Эндополигалактуроназы растения активируются ранением и индуцируют образование олигогалактуронидов (ОГ). ОГ погибающих клеток диффундируют к соседним здоровым клеткам и вызывают в них синтез защитных веществ: фитоалексинов, ингибиторов протеаз, а также лигнификацию и образование оксипролинбогатых гликопротеинов.

Конститутивные защитные соединения можно обнаружить среди вторичных метаболитов любого класса. Главными являются сапонины. Эти вещества обладают антигрибным действием, способны адсорбироваться на плазмалемме клеток грибов, поэтому влияют на проницаемость мембран.

Высокая устойчивость к болезням некоторых культур обуславливается их способностью синтезировать фитонциды – конститутивные соединения, ингибирующие рост грибов, бактерий и простейших. Способность продуцировать фитонциды – универсальное свойство всех растений. Фитонциды находятся в интактных тканях растения, однако после инфекции или повреждения их активность увеличивается.

Активность фитонцидов изменяется в течение онтогенеза и зависит от температуры, влажности, возраста листьев. Сильнее всего она увеличивается при механическом разрушении тканей.

Одна из особенностей фитонцидов – слабо выраженная специфичность их действия. Фитонциды влияют на скорость прорастания спор патогена, действуют на его ферменты.

По химическому составу фитонциды различны. Среди них наиболее изучены терпеноиды, антоцианы, гликозиды, эфирные масла, алкалоиды, фенольные соединения.

3. Физиологические особенности. К физиологическим особенностям, влияющим на устойчивость к патогенам, можно отнести различный характер устьичных движений, величину осмотического потенциала, кислотность клеточного сока, активность ферментов, характер обмена веществ, интенсивность выделения органических веществ.

Индукцированные механизмы защиты от патогенов – это комплекс ответных физиологических процессов и биохимических реакций растения-хозяина на инфекцию.

В случае инфекции самый сильный ответ растения – реакция сверхчувствительности. Реакция сверхчувствительности (реакция СВЧ) – это быстрое программируемое отмирание инфицированных клеток растения, а также клеток, расположенных рядом с погибшими, в результате патогены блокируются слоем мертвых клеток, не могут заразить соседние клетки и погибают из-за отсутствия пищи и высоких концентраций токсинов в погибших клетках. Таким образом, растение жертвует частью клеток для спасения всего организма.

Внешним проявлением реакции СВЧ является образование небольших некротических пятен, чаще на листьях. Одной из причин некроза является лигнификация и суберинизация клеточных стенок растения.

Реакция сверхчувствительности приводит к локализации очага заболевания. Чем устойчивее растение, тем быстрее гибнут клетки с находящимися в них патогеном и тем меньшее число слоев клеток отмирает. У восприимчивых сортов клетки тканей остаются живыми, и по ним паразит распространяется. Основная функция реакции СВЧ – подавление спороношения паразита, которое происходит лишь при его контакте с живыми клетками.

Последующее изучение появления некрозов показало, что реакция СВЧ начинается быстрым и массовым образованием активных форм кислорода, особенно O_2^- , H_2O_2 , и токсинов, которые убивают клетки патогена. Окислительный взрыв запускает реакцию СВЧ. Следовательно, образование АФК – это не только средство нападения патогена, но и орудие растения для защиты от патогена. У растений основное место генерации АФК – хлоропласты и митохондрии, также АФК может образовываться на клеточной стенке и плазмалемме.

Последний этап реакции сверхчувствительности – синтез специфических белков и вторичных метаболитов. Клетки, окружающие зону инфекции, синтезируют токсичные вещества – фитоалексины, лектины, дефензины. В свою очередь, патогены имеют ферменты, разрушающие защитные вещества, синтезируемые растением-хозяином.

Дефензины – небольшие полипептиды, которые синтезируются в ответ на заражение бактериями или грибами. Они изменяют мембранный потенциал клетки, не нарушая структуру мембран.

Фитоалексины – это низкомолекулярные вещества, слабые антибиотики, продуцируемые клетками растения-хозяина. Они относятся к гетероциклическим соединениям и разнообразны по своей природе: у бобовых – флавоноиды, у пасленовых – сесквитерпены, у астровых – полиацетилены. Общее свойство большинства фитоалексинов – растворимость в липидах. Фитоалексины обычно не присутствуют в здоровом растении, их синтез начинается при контакте растения с паразитом. Фитоалексины синтезируются в здоровых клетках, примыкающих к инфицированным, но из-за своей токсичности не накапливаются в живых клетках, а сразу транспортируются в погибающие клетки. Быстрота и количество накопления зависят от синтеза *de novo* и от освобождения их из конъюгатов. Таким образом, к приходу патогена в мертвых клетках должны накопиться большие концентрации фитоалексинов. Если растение успевает это сделать, патоген погибает.

Белки, связанные с патогенезом (PR-белки) (от англ. Pathogenesis related proteins) – группа разнообразных растительных белков, токсичных для патогенов, синтез которых включается в ответ на грибные, бактериальные, вирусные инфекции, поранение. PR-белки представляют собой в основном гидролазы, среди которых имеются глюканазы и хитиназы, разрушающие клеточные стенки грибов и бактерий. Эти ферменты находятся в клеточной стенке растений и в вакуолях. Глюканазы расщепляют глюканы клеточной стенки. Фрагменты глюканов сами способны вызвать иммунную реакцию растительных клеток. Хитиназы расщепляют хитин клеточных стенок грибов. В результате разрушения клеточных стенок образуются олигосахарины, индуцирующие синтез фитоалексинов. Продукты гидролиза клеточных стенок растения используют в качестве элиситоров для образования защитных PR-белков. Эти агрессивные ферменты инактивируются, когда с ними связываются танины.

Еще одна возможность поддержания устойчивости растения – регуляция растением-хозяином образования соединений, необходимых для паразита.

В борьбе с патогенами участвуют и гормоны растения-хозяина. Так, ауксины повышают устойчивость клеточных стенок к ферментам, разрушающим пектиновые вещества. Брассиностероиды повышают устойчивость растений к вирусам и грибам.

Механизмы защиты от травоядных животных, так же как и от патогенных микроорганизмов, делят на конститутивные и индуцируемые. Конститутивные механизмы, в свою очередь, делят на структурные (анатомические) и химические. Анатомические особенности, защищающие от растительноядных животных, – это шипы, колючки, жгучие волоски (от более крупных животных), плотные клеточные стенки, кутикула (от более мелких).

Компоненты химической защиты – это специальные низкомолекулярные метаболиты. К ним относятся яды, а также репелленты – вещества, отпугивающие насекомых и животных, например некоторые гликозиды и самые разные алкалоиды (кофеин, морфин; стрихнин, колхицин). Горькие вещества снижают качество пищи. Латекс (млечный сок), выделяемый некоторыми растениями из ранки, при контакте с воздухом застывает и склеивает ротовой аппарат насекомого или его лапки. Существуют вещества, нарушающие цикл развития особенно быстро размножающихся насекомых.

Запасные белки (вицилин, лектины, ингибиторы протеиназ) могут защищать растения от поедания животными. Например, вицилин связывается с хитином грибов и насекомых. В результате хитин становится более прочным, не может растягиваться, гифы не могут расти. У насекомых упрочнение хитина не позволяет расти личинке.

Лектины содержатся в семенах некоторых бобовых. Когда они попадают в пищеварительную систему животного, то связываются с поверхностными гликолипидами клеток эпителия кишечника и препятствуют всасыванию пищи. Вместе с тем при поедании млекопитающими и птицами сочных плодов растение вырабатывает этилен. Под действием этилена синтезируются лектины, способные склеивать эритроциты. Лектины попадают в кровь и вызывают образование тромбов, что может быть смертельным.

Одновременно в пораненном участке листа благодаря ограниченному протеолизу от просистемина отщепляется системин. За несколько часов его молекулы распространяются по всему побегу и индуцируют образование жасминовой кислоты и синтез ингибиторов протеиназ, подавляющих активность, прежде всего, протеиназ животного или бактериального происхождения. Примерно через 24 ч после первого поранения все растение будет содержать большие концентрации ингибиторов. Употребление в пищу только 1 см² листа такого растения для личинки насекомого – смертельная доза. Резкое увеличение концентрации жасминовой кислоты индуцирует синтез ингибитора трипсина.

Животные, которые питаются растениями, могут также стимулировать образование защитных веществ, которые делают растительную массу (пищу)

ядовитой или неперевариваемой. Для переваривания белков пищи животным необходимы протеиназы, например трипсин. При повреждении листа, например личинкой насекомого, растения синтезируют этилен и системин. Происходит окислительный взрыв, и из липидов мембраны освобождается линолевая кислота, из которой образуется жасминовая кислота. Резкое увеличение концентрации жасминовой кислоты индуцирует синтез ингибитора трипсина, который попадает в пищеварительную систему животного, и переваривание пищи прекращается.

3 Влияние разных факторов на устойчивость к болезням

Как уже было сказано ранее, иммунитет – полная невосприимчивость к инфекционным заболеваниям, а восприимчивость – неспособность растения противостоять заражению и распространению патогена в тканях. Иммунитет в природе – правило, а восприимчивость – исключение.

Различают иммунитет абсолютный – полную устойчивость к данной болезни (например, у пшеницы к пыльной головне овса) и относительный – частичную поражаемость растений в зависимости от внешних условий.

Естественный иммунитет – свойство растения не поражаться той или иной болезнью, передающееся по наследству. Естественный иммунитет бывает пассивным и активным. Пассивный естественный иммунитет определяется строением растения, его органов независимо от взаимодействия с патогеном, а активный естественный иммунитет – тем, что его факторы действуют только при контакте растения и патогена. Приобретенный иммунитет формируется в процессе онтогенеза. Приобретенный иммунитет бывает специфическим и неспецифическим.

Видовой иммунитет – это неспособность растения поражаться определенными видами патогенов. Например, картофель не поражается возбудителями килы капусты, а пшеница не поражается болезнями картофеля, и наоборот. Видовая устойчивость защищает растение от огромного количества микроорганизмов. Благодаря видовой устойчивости каждый вид растений поражается лишь немногими возбудителями. Однако в процессе совместной эволюции некоторые патогены сумели преодолеть защитные механизмы растения, т.е. видовой иммунитет, и стали специфичными для данного вида.

Иммунитет, проявляющийся на уровне сорта по отношению к специализированным возбудителям, называется сортовым. Сортная устойчивость очень важна для культурных растений, так как именно специфические патогены обуславливают более 90 % потерь урожая от болезней.

Устойчивость тесно связана с внешними условиями. Из множества факторов решающими являются температура и влажность. Свет активирует фенилаланинаммиаклиазу, участвующую в синтезе лигнина и других защитных веществ. Так, на свету в позеленевших клубнях картофеля накапливается алкалоид соланин, токсичный для многих патогенов, поэтому такие клубни более устойчивы к фитофторозу и другим видам гнили.

Особая роль принадлежит минеральному питанию. Фосфор, кальций, калий и микроэлементы повышают устойчивость к инфекциям, а азот – понижает. Недостаток калия снижает устойчивость к фитофторозу и ржавчине.

Для различных видов возбудителей требуются определенные условия окружающей среды, благоприятствующие заражению (температура, влажность, наличие света и кислорода).

Степень поражения тесно связана с состоянием растения. Лишь жизнедеятельная клетка способна включать защитные механизмы. Факультативные паразиты, которые живут на мертвых остатках растений, поражают ослабленные растения, имеющие повреждения. Они заселяют участки отмерших тканей, затем постепенно осваивают примыкающие здоровые участки тканей, которые предварительно разрушают своими метаболитами.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРНИЦКОГО

Перечень контрольных мероприятий управляемой самостоятельной работы и методические рекомендации по организации самостоятельной работы студентов

Для организации самостоятельной работы студентов по учебной дисциплине рекомендуется использовать современные информационные технологии: разместить в сетевом доступе комплекс учебных и учебно-методических материалов (программа учебной дисциплины, электронный учебно-методический комплекс, методические указания к лабораторным занятиям, задания в тестовой форме, темы рефератов, список рекомендуемой литературы и информационных ресурсов и др.). Для общей оценки качества усвоения студентами учебного материала предлагается использование рейтинговой системы.

УСР № 1. Закономерности поступления и передвижения воды в растении

Форма выполнения заданий: конспектирование темы по вопросам.

Перечень изучаемых вопросов:

1. Корневая система как орган поглощения воды – схема.
2. Корневое давление и возможные механизмы его возникновения.
3. Внутриклеточный транспорт воды – схема. Роль аквапоринов.
4. Пути ближнего и дальнего транспорта воды – схемы.
5. Механизм передвижения воды по растению, роль явлений адгезии и когезии.

Форма работы – индивидуальная.

Форма контроля выполнения заданий: проверка конспектов.

Учебно-методическое обеспечение:

- 1 Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 437 с.
- 2 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.
- 3 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.
- 4 Биохимия растений / Г.-В. Хелдт. – М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. – 463 с.

УСР № 2. Влияние различных факторов на поглощение минеральных элементов

Форма выполнения заданий: конспектирование темы по вопросам.

Перечень изучаемых вопросов:

1. Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ.
2. Микориза и ее роль в минеральном питании растений.
3. Физиологические основы применения удобрений.

Сбалансированность минерального питания.

4. Органические, минеральные и бактериальные удобрения. Условия эффективного применения удобрений.

5. Беспочвенные методы выращивания растений: гидропоника, аэропоника, песчаная культура.

Форма работы – индивидуальная.

Форма контроля выполнения заданий: проверка конспектов.

Учебно-методическое обеспечение:

1 Физиология растений. В 2 т. Т. 2: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 459 с.

2 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.

3 Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: Учебник / Под ред. Н.Н. Третьякова. – М., 2005. – 655 с.

4 Биохимия растений / Г.-В. Хелдт. – М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. – 463 с.

5 Фитофизиология стресса: курс лекций / О.Г. Яковец. – Мн.: БГУ, 2010. – 103 с.

УСР № 3. Цветение и плодоношение растений. Старение и смерть.

Форма выполнения заданий: конспектирование темы по вопросам.

Перечень изучаемых вопросов:

1. Гормональная теория зацветания растений М.Х. Чайлахяна. Формирование мужских и женских цветков.

2. Развитие и созревание плодов и семян – схема. Физиологические и биохимические изменения плодов при созревании.

3. Образование клубней и луковиц – схемы.

4. Старение клетки, органа, организма – основные гипотезы.

5. Механизмы клеточной смерти у растений. Некроз и апоптоз.

Молекулярные и клеточные механизмы.

Форма работы – индивидуальная.

Форма контроля выполнения заданий: проверка конспектов.

Учебно-методическое обеспечение:

1 Физиология растений. В 2 т. Т. 2: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 459 с.

2 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.

3 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.

4 Биохимия растений / Г.-В. Хелдт. – М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. – 463 с.

5 Решетников, В.Н. Информационные структуры растительной клетки: курс лекций / В.Н. Решетников, Е.В. Спиридович – Мн.: БГУ, 2008. – 103 с.

УСР № 4 Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов».

Форма выполнения заданий: конспектирование темы по вопросам.

Перечень изучаемых вопросов:

1. Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез: содержание хлорофилла, анатомическое строение и возраст листа, скорость оттока ассимилятов.
2. Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. Световые кривые фотосинтеза.
3. Суточный и сезонный ход фотосинтеза.
4. Связь фотосинтеза с продуктивностью растений. Уравнение баланса органических веществ растения.
5. Пути повышения биологической продуктивности растений и фитоценозов. Коэффициент полезного действия фотосинтеза насаждения.
Форма работы – индивидуальная.
Форма контроля выполнения заданий: проверка конспектов.
Учебно-методическое обеспечение:
 - 1 Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 437 с.
 - 2 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.
 - 3 Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: Учебник / Под ред. Н.Н. Третьякова. – М., 2005. – 655 с.
 - 4 Биохимия растений / Г.-В. Хелдт. – М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. – 463 с.
 - 5 Андрианова, Ю.Е. Хлорофилл и продуктивность растений / Ю.Е. Андрианова, И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2000. –135 с.

2 ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

2.1 Перечень лабораторных работ

1 Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки

Лабораторная работа 1.1 Наблюдение за движением цитоплазмы у элодеи

Лабораторная работа 1.2 Свойства клеточных мембран

2 Закономерности поступления и передвижения воды в растении

Лабораторная работа 2.1 Определение степени набухания семян

Лабораторная работа 2.2 Определение водного потенциала растительной ткани методом полосок по Лилиенштерн

Лабораторная работа 2.3 Зависимость сосущей силы от степени насыщения клеток водой

3 Транспирация

Лабораторная работа 3.1 Наблюдение за движением устьиц под микроскопом.

Лабораторная работа 3.2 Определение интенсивности транспирации весовым методом

4 Механизмы поступления и передвижения минеральных элементов в растении

Лабораторная работа 4.1 Обнаружение отдельных элементов, входящих в состав растений

Лабораторная работа 4.2 Демонстрационные опыты на тему «Корень как орган поглощения воды и минеральных веществ»

5 Усвоение растениями макроэлементов

Лабораторная работа 5.1 Обнаружение нитратов в растениях

Лабораторная работа 5.2 Влияние анионов и катионов солей на форму и время плазмолиза

6 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением минеральных элементов

Лабораторная работа 6.1 Физиологическая реакция солей

Лабораторная работа 6.2 Влияние аэрации на поглощение питательных веществ корнями растений

Лабораторная работа 6.3 Определение общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы (по И.И. Колосову)

7. Рост и развитие растений

Лабораторная работа 7.1 Диагностика глубины покоя растений по химическим показателям (по П. А. Генкелю и Е.З. Окниной)

Лабораторная работа 7.2 Наблюдение периодичности роста древесных побегов

Лабораторная работа 7.3 Обнаружение белков, крахмала и жиров в тканях растений

8 Пигментные системы фотосинтетического аппарата

Лабораторная работа 8.1 Получение спиртового раствора пигментов фотосинтеза

Лабораторная работа 8.2 Изучение химических свойств пигментов фотосинтеза.

9 Фотофизическая и фотохимическая стадии фотосинтеза

Лабораторная работа 9.1 Фотосенсибилизирующее действие хлорофилла на реакцию переноса водорода (по А.А. Гуревичу)

Лабораторная работа 9.2 Наблюдение флуоресценции хлорофилла

Лабораторная работа 9.3 Определение концентрации хлорофиллов в листьях при помощи спектрофотометра

10 Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов

Лабораторная работа 10.1 Обнаружение фотосинтеза методом крахмальной пробы (по Ю. Саксу)

Лабораторная работа 10.2 Определение площади листьев

Лабораторная работа 10.3 Влияние внешних условий на интенсивность фотосинтеза водного растения

11 Общие закономерности дыхания растений

Лабораторная работа 11.1 Определение интенсивности дыхания в закрытом сосуде (по Бойсен-Иенсену)

Лабораторная работа 11.2 Определение активности каталазы в растительных объектах

12 Ферменты дыхания

Лабораторная работа 12.1 Обнаружение дегидрогеназ в семенах различных видов растений

Лабораторная работа 12.2 Обнаружение пероксидазы в соке клубня картофеля

Лабораторная работа 12.3 Определение содержания рутина в листьях чайного куста

13 Стресс и его регуляция у растений

Лабораторная работа 13.1 Действие криопротекторов на жизнеспособность клеток растительных тканей при замораживании

Лабораторная работа 13.2 Определение устойчивости тканей листьев растений к высоким температурам

Лабораторная работа 13.3 Выявление степени солеустойчивости растений по солевым некрозам

Практическое руководство к лабораторным занятиям в двух частях находится в репозитории УО «ГГУ имени Ф. Скорины» по адресу: <http://hdl.handle.net/123456789/1364>.

2.1 Задания к лабораторным работам

Лабораторный практикум по дисциплине «Физиология растений» включает 52 часа аудиторных занятий, и проводится в соответствии с учебной программой. Студенты, не выполнившие лабораторный практикум в полном объеме, до экзамена не допускаются. Лабораторное занятие состоит из теоретической и практической частей. Теоретическая часть представляет собой письменное и тестовое рассмотрение вопросов учебного материала, перечень которых выдается лектором по дисциплине. Практическая часть включает выполнение лабораторных работ, оформление отчета по ним, формулировку выводов.

К каждому лабораторному занятию студенты обязаны готовиться в соответствии с «Перечнем вопросов для подготовки к лабораторным занятиям», составляя при этом краткий конспект ответов на все предложенные вопросы в виде схем, рисунков, терминологических словарей и пр. Основанием для допуска к выполнению практической части лабораторного занятия является краткий конспект ответов на вопросы «Перечня вопросов для подготовки к лабораторным занятиям», подготовленный студентом до начала лабораторного занятия. Студенты, не получившие допуск к практической части лабораторного занятия, до работы не допускаются, и направляются на его отработку во внеучебное время.

В начале каждого лабораторного занятия студенты выполняют тест по материалу, приведенному в файле «Содержание учебной программы». Оценки, полученные студентами за ответы на теоретической части лабораторного занятия, включаются в рейтинговую систему оценки знаний по дисциплине.

Лабораторное занятие 1

Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки

1. Структура и функции мембран растительной клетки. Понятие липидного рафта. Белковая природа проницаемости и сенсорной функции мембран.

2. Жизненный цикл растительной клетки. Роль клеточной стенки и цитоскелета в росте клетки. Роль вторичной клеточной стенки в дифференциации клетки.

3. Принципы регуляции процессов на клеточном уровне. Функциональное взаимодействие компартментов клетки.

4. Энергетический обмен в растительной клетке. Понятие макроэргической связи. Значение макроэргических соединений в метаболизме живого организма.

5. Мембрана как структурная основа биоэнергетических процессов. Теория хемиосмотического сопряжения П. Митчела. Строение и принцип работы АТФазы.

Лабораторное занятие 2

Закономерности поступления и передвижения воды в растении

1. Свойства и роль воды в жизнедеятельности растений. Содержание и формы воды в растении.

2. Термодинамические основы водного обмена растений: активность воды, химический потенциал воды, водный потенциал, матричный потенциал, осмотический потенциал, гидростатический (потенциал давления).

3. Поглощение воды растительной клеткой. Механизм транспорта воды через плазматические мембраны.

4. Молекулярная организация и функция аквапоринов, регуляция их работы. Набухание (коллоидно-химический механизм поглощения воды).

Лабораторное занятие 3

Транспирация

1. Лист как орган транспирации. Физиологическое значение транспирации. Устьичное и внеустьичное регулирование транспирации.

2. Физиология устьичных движений.

3. Количественные показатели транспирации: интенсивность, продуктивность, транспирационный коэффициент.

4. Зависимость транспирации от внешних условий (света, температуры, влажности воздуха и почвы) и внутреннего состояния растений.

5. Суточный и сезонный ход транспирации.

Лабораторное занятие 4

Механизмы поступления и передвижения минеральных элементов

в растении

1. Макроэлементы: азот, фосфор, калий, сера, кальций, магний – структурная и каталитическая функция в метаболизме, функциональные и габитуальные нарушения при недостатке в растении.

2. Микроэлементы: железо, медь, марганец, цинк, молибден, бор – структурная и каталитическая функция в метаболизме, функциональные и габитуальные нарушения при недостатке в растении.

3. Взаимодействие ионов: антагонизм, синергизм, аддитивность – молекулярные основы взаимодействий. Физиологически кислые, щелочные и нейтральные соли. Уравновешенные питательные растворы.

4. Поступление ионов из окружающей среды в клетку. Роль процессов диффузии и адсорбции. Транспорт ионов через плазматическую мембрану.

5. Радиальный транспорт ионов в тканях корня и их метаболизация. Симпластический и апопластический пути.

6. Дальний транспорт ионов в растениях. Использование и накопление элементов в разных частях растений. Перераспределение и реутилизация минеральных веществ.

7. Поглощение ионов клетками листа; отток ионов из листьев. Перераспределение и реутилизация веществ в растении.

Лабораторное занятие 5

Усвоение растениями азота, фосфора и серы

1. Ассимиляция нитрата и аммония.

2. Фиксация молекулярного азота атмосферы. Организмы, осуществляющие азотфиксацию.

3. Фосфорный обмен растений. Фосфорсодержащие соединения, их роль в жизнедеятельности растительных организмов.

4. Обмен серы у растений. Ассимиляция сульфата. Участие серы в окислительно-восстановительных реакциях.

Лабораторное занятие 6

Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением минеральных элементов

1. Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ. Роль влажности, аэрации, температуры и кислотности почвы.

2. Микориза и ее роль в минеральном питании древесных растений. Влияние ризосферной микрофлоры на поглощение веществ.

3. Органические, минеральные и бактериальные удобрения. Общая характеристика.

4. Беспочвенные методы выращивания растений: гидропоника, аэропоника, агрегатопоника.

Лабораторное занятие 7

Рост и развитие растений

1. Клеточные основы роста растений. Эмбриональная фаза роста клеток, рост растяжением, дифференцировка, детерминация, дедифференцировка, передифференцировка, тотипотентность.

2. Общие закономерности роста растений. Ростовые корреляции, полярность, регенерация. Кривая роста. Периодичность роста и состояние покоя. Виды покоя.

3. Фитогормоны как химические факторы, регулирующие рост и развитие растений. Основные группы фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен. Биосинтез в растении, рецепция, транспорт и функции.

4. Новые гормон активные соединения: брассиностероиды, жасминовая и салициловая кислоты, системин. Биосинтез в растении, рецепция, транспорт и функции.

5. Ростовые и тургорные движения растений. Тропизмы (фото-, геотропизм и др.). Гормональная природа тропизмов. Насии. Сейсмонастические движения.

6. Продолжительность онтогенеза и его типы. Этапы онтогенеза – основные особенности. Возрастные изменения.

7. Влияние внешних условий на зацветание. Фотопериодическая индукция зацветания. Роль влажности и минерального питания.

Лабораторное занятие 8

Пигментные системы фотосинтетического аппарата

1. Особенности морфологии и анатомии листа в связи с функцией фотосинтеза. Поглощение энергии света листьями. Энергетический баланс листа. Коэффициент полезного действия фотосинтеза листа.

2. Элементы ультраструктуры хлоропластов: двойная мембрана, строма, тилакоиды, граны. Значение внутренней компартментации хлоропласта. Химический состав и физические свойства тилакоидных мембран.

3. Биогенез хлоропластов, пути и характеристика основных этапов образования. Фоторегуляция, гормональная и генетическая регуляция биогенеза хлоропластов.

4. Хлорофиллы. Химическая структура, химические и физические (спектральные) свойства.

5. Билихромопротеиды (фикобиллины). Распространение, химическое строение, спектральные свойства. Роль в фотосинтезе.

6. Каротиноиды. Химическое строение, свойства. Спектры поглощения. Функции в фотосинтезе.

7. Организация и функционирование пигментных систем. Электронно-возбужденное состояние пигментов и типы дезактивации возбужденных состояний. Миграция энергии в системе фотосинтетических пигментов. Понятие о фотосинтетической единице и реакционных центрах.

Лабораторное занятие 9

Фотофизическая и фотохимическая фазы фотосинтеза

1. Фазы фотосинтеза. Преобразование энергии в реакционном центре. Реакции, связанные с выделением кислорода в фотосинтезе.
2. Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза. Представление о совместном функционировании двух фотосистем.
3. Характеристика нециклического фотофосфорилирования, его физиологическое значение. Механизм работы АТФ-синтетазного комплекса при фотофосфорилировании.
4. Характеристика циклического фотофосфорилирования, его физиологическое значение.

Лабораторное занятие 10

Метаболизм углерода при фотосинтезе

1. C_3 -путь фотосинтеза, основные этапы, их характеристика. Природа первичного акцептора углекислоты. Первичные продукты фотосинтеза, их превращения.
2. C_2 -путь – фотодыхание – метаболизм гликолевой кислоты. Основные этапы, их характеристика. Физиологическая роль фотодыхания.
3. C_4 -пути фотосинтеза: схемы НАДФ-МДГ C_4 ; НАД-МДГ C_4 и ФЕП-КК путей (см. Хелдт, Биохимия растений).
4. Метаболизм углерода по типу толстянковых (САМ-цикл), его экологическая роль.
5. Внутриклеточный транспорт ассимилятов и ближний транспорт в листе. Дальний транспорт ассимилятов. Регуляция транспорта ассимилятов.

Лабораторное занятие 11

Общие закономерности дыхания растений. Пути диссимиляции углеводов

1. Пути окисления органических веществ в клетке. Дыхательные субстраты. Ферментные системы дыхания.
2. Гликолиз, суть его реакций. Синтез сахаров при обращении гликолиза. Схема и расчет энергетического выхода.
3. Цикл трикарбоновых кислот, характеристика основных стадий цикла. Схема и расчет энергетического выхода.
4. Цикл Кребса-Корнберга (глоксилатный цикл). Использование в качестве дыхательных субстратов жиров и белков.
5. Пентозомонофосфатный путь окисления глюкозы и его роль в метаболизме клетки. Схема и расчет энергетического выхода.

Лабораторное занятие 12

Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование

1. Электрон-транспортная цепь дыхания: структурная организация, основные комплексы переносчиков электронов.

2. Окислительное фосфорилирование в электрон-транспортной цепи, энергетическая эффективность. Субстратное и окислительное фосфорилирование: сравнение.

3. Взаимосвязь фотосинтеза и дыхания. Использование энергии дыхания и промежуточных продуктов окисления дыхательного субстрата в процессах биосинтеза.

4. Зависимость дыхания от биологических особенностей растений, его физиологического состояния, возраста, вида ткани.

5. Влияние на дыхание внешних факторов (температуры, газового состава среды, интенсивности и качества света и др.). Количественные показатели газообмена.

6. Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей. Изменение интенсивности дыхания с возрастом растения. Роль дыхания в продукционном процессе.

Лабораторное занятие 13

Стресс и его регуляция у растений

1. Стресс, адаптация, устойчивость – определения. Классификация стрессоров. Системы регуляции стрессовых сигналов у растений.

2. Восприятие внешних сигналов. Основные типы мембранных рецепторов. Передача и преобразование внешних сигналов. Краткая характеристика компонентов сигнальной трансдукции.

3. Холодоустойчивость растений. Физиолого-биохимические изменения в клетках теплолюбивых растений при низких положительных температурах. Способы повышения холодостойкости растений.

4. Морозоустойчивость растений. Повреждения клеток и тканей при замерзании. Физиолого-биохимическая природа устойчивости растений к отрицательным температурам.

5. Действие высоких температур и жароустойчивость растений. Изменение обмена веществ, роста и развития растений. Белки теплового шока и выживание растений.

6. Водный дефицит и засухоустойчивость растений. Совместное действие на растение недостатка влаги и высокой температуры. Приспособления растений к жаре и засухе. Типы засухоустойчивости.

7. Солевой стресс. Виды засоления. Группы растений по устойчивости к засолению. Влияние засоления на растения и механизмы устойчивости. Типы галофитов. Солеустойчивость древесных и кустарниковых пород.

8. Неблагоприятное воздействие на растения газообразных токсикантов и твердых загрязнителей атмосферы. Газоустойчивость разных видов и форм древесных и кустарниковых растений.

Требования

к выполнению лабораторного практикума по дисциплине «Физиология растений»

Лабораторный практикум по дисциплине «Физиология растений» включает 52 часа аудиторных занятий, и проводится в соответствии с учебной программой. Студенты, не выполнившие лабораторный практикум в полном объеме, до экзамена не допускаются. Лабораторное занятие состоит из теоретической и практической частей. Теоретическая часть представляет собой письменное и тестовое рассмотрение вопросов учебного материала, перечень которых выдается лектором по дисциплине. Практическая часть включает выполнение лабораторных работ, оформление отчета по ним, формулировку выводов.

К каждому лабораторному занятию студенты обязаны готовиться в соответствии с «Перечнем вопросов для подготовки к лабораторным занятиям», составляя при этом краткий конспект ответов на все предложенные вопросы в виде схем, рисунков, терминологических словарей и пр. Основанием для допуска к выполнению практической части лабораторного занятия является краткий конспект ответов на вопросы «Перечня вопросов для подготовки к лабораторным занятиям», подготовленный студентом до начала лабораторного занятия. Студенты, не получившие допуск к практической части лабораторного занятия, до работы не допускаются, и направляются на его отработку во внеучебное время.

В начале каждого лабораторного занятия студенты выполняют тест по материалу, приведенному в «Перечне вопросов для подготовки к лабораторным занятиям» и заданиях УСР. Оценки, полученные студентами за ответы на теоретической части лабораторного занятия, включаются в рейтинговую систему оценки знаний по дисциплине.

Отработка пропущенных лабораторных занятий осуществляется не позднее, чем в течение 2 недель с момента, когда студент приступил к занятиям. Занятия, пропущенные по уважительной причине, или по причине неготовности студента к ним, отрабатываются на безвозмездной основе. Занятия, пропущенные без уважительной причины, отрабатываются на платной основе, по направлению, выдаваемому деканатом. Основанием для допуска студента к выполнению пропущенного лабораторного занятия во всех случаях является развернутый конспект ответов на вопросы «Перечня вопросов для подготовки к лабораторным занятиям», подготовленный студентом до начала отработки лабораторного занятия, и подписанный преподавателем, ведущим лекционный курс и принимающим экзамен по дисциплине. Дни отработки пропущенных лабораторных занятий устанавливаются кафедрой в соответствии с расписанием учебных занятий и графиком занятости специализированных лабораторий.

ЗАНЯТИЕ 1

Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки

Лабораторная работа 1.1 Наблюдение за движением цитоплазмы у элодеи

Цель работы: ознакомиться с методами обнаружения движения цитоплазмы.

Материалы и оборудование: микроскоп, настольная лампа, предметные и покровные стекла, пинцет, препаровальная игла, фильтровальная бумага.

Растения: элодея канадская.

Ход работы:

Отрывают лист вблизи верхушки побега и кладут его в каплю воды, взятой из сосуда с элодеей. Объект накрывают покровным стеклом и рассматривают сначала при малом, затем при большом увеличении. Лист элодеи состоит только из двух слоев клеток, и каждый слой легко просматривается под микроскопом. Обрывание листа вызывает в его клетках движение цитоплазмы, которое легко наблюдать по перемещению всех хлоропластов в одном направлении вдоль клеточной стенки. Такое движение называется ротационным. В двух соседних клетках оно может происходить в разных направлениях – по часовой стрелке и против нее. Наиболее интенсивное движение можно увидеть в длинных узких клетках средней жилки листа. У растений, находившихся перед исследованием при слабом освещении или в темноте, движения хлоропластов обычно не наблюдается. Неподвижные хлоропласты располагаются под клеточными стенками параллельно поверхности листовой пластинки. Но если препарат выдержать несколько минут, не снимая со столика микроскопа, при освещении, то движение появляется.

Хлоропласты начинают двигаться сначала медленно, затем быстрее и занимают положение вдоль боковых клеточных стенок, расположенных перпендикулярно поверхности пластинки листа.

Задание: сделать схематический рисунок клеток листа элодеи и стрелками указать направление движения цитоплазмы. Отметить, наблюдалось ли движение сразу после приготовления препарата или оно менялось под действием освещения.

Лабораторная работа 1.2 Свойства клеточных мембран

Цель работы: изучить функциональные особенности мембран живых клеток.

Материалы и оборудование: микроскоп, предметные и покровные стекла, стеклянная палочка, препаровальная игла, скальпель, пинцет, пробирки – 3 шт., штатив для пробирок, держатель для пробирок, выпарительная чашка для промывания срезов, фильтровальная бумага, спиртовка, 30 % раствор уксусной кислоты, 1М раствор сахарозы, 1М раствор нитрата калия, 0,7 М раствор нитрата кальция, 1М раствор карбамида (мочевины).

Растения: корнеплоды столовой свеклы, луковицы лука репчатого (синеватые или красноватые сорта).

1.1. Сравнение проницаемости мембран живых и мертвых клеток. В вакуолях клеток корнеплода столовой свеклы содержится бетацианин – пигмент, придающий ткани корнеплода окраску. Тонoplastы живых клеток не проницаемы для молекул этого пигмента. После гибели клеток тонoplast теряет свойство полупроницаемости, становится проницаемым, молекулы пигмента выходят из клеток и окрашивают воду.

Ход работы:

Корнеплод свеклы после удаления покровных тканей нарезают на кубики (сторона кубика 5 мм) и тщательно промывают водой, чтобы удалить пигмент, вышедший из поврежденных клеток. Затем по одному кусочку опускают в три пробирки. В первую и вторую наливают по 5 мл воды, в третью – 5 мл 30 % раствора уксусной кислоты. Первую пробирку оставляют для контроля. Содержимое второй кипятят 2-3 мин.

Во второй и третьей пробирках, где клетки были убиты кипячением или кислотой, вода окрашивается, а в первой пробирке остается неокрашенной.

Задание: зарисовать схему опыта и его результаты, выявить различия в проницаемости мембран живых и мертвых клеток и сделать вывод о причинах этих различий.

1.2 Сравнение проницаемости клеточных мембран для различных веществ. Стойкий и временный плазмолиз.

Избирательная проницаемость мембран обеспечивает прохождение через них молекул воды, препятствует проникновению растворенных в воде веществ и обуславливает явление *плазмолиза* при действии на клетку гипертонического раствора. Если же молекулы растворенного вещества через мембрану проходят, но медленнее, чем молекулы воды, то начавшийся плазмолиз потом исчезает. *Деплазмолиз* происходит в результате постепенного проникновения растворенного вещества в клетку, изменения водного потенциала снаружи и внутри, а также поступления воды в клетку из наружного раствора по градиенту водного потенциала.

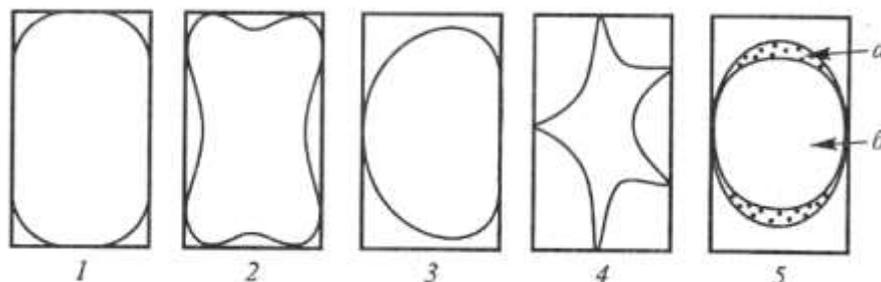
Ход работы:

На два предметных стекла наносят по капле раствора: на одно – 1М раствор сахарозы, на другое – 1М раствор карбамида (мочевины). В каждую каплю помещают по кусочку эпидермы лука, снятой с выпуклой поверхности одной и той же чешуи луковички, накрывают покровным стеклом и рассматривают под микроскопом сначала при малом, потом при большом увеличении объектива. Находят участки листа, в которых хорошо видны плазмолизованные клетки. Отмечают время начала плазмолиза (начало наблюдения), зарисовывают плазмолизованные клетки и оставляют препараты на 30-60 мин, затем вновь их рассматривают. В растворе сахарозы плазмолиз в клетках сохранился, а в растворе карбамида произошел деплазмолиз. В растворе сахарозы наблюдается стойкий плазмолиз, а в растворе карбамида – временный. Причиной деплазмолиза в растворе карбамида является проницаемость клеточных мембран для его молекул. Так как проницаемость для карбамида меньше, чем для воды, то вода из клетки выходит быстрее, чем в нее входит карбамид. Это и вызывает плазмолиз, который потом исчезает при проникновении в клетку карбамида и поступлении воды.

Задание: зарисовать схему опыта, плазмолизованные и деплазмолизованные клетки и сформулировать выводы.

1.3 Влияние ионов калия и кальция на форму плазмолиза

В ходе плазмолиза форма плазмолизованного протопласта меняется. Вначале протопласт отстает от клеточной стенки лишь в отдельных местах, чаще всего в уголках. Плазмолиз такой формы называют *уголковым*. Затем протопласт продолжает отставать от клеточных стенок, сохраняя связь с ними в отдельных местах, поверхность протопласта между этими точками имеет вогнутую форму. На этом этапе плазмолиз называется *вогнутым*. Постепенно протопласт отрывается от клеточных стенок по всей поверхности и принимает округлую форму. Такой плазмолиз носит название *выпуклого*. Если у протопласта связь с клеточной стенкой в отдельных местах сохраняется, то при дальнейшем уменьшении объема в ходе плазмолиза протопласт приобретает неправильную форму. Такой плазмолиз носит название *судорожного* (рисунок). Время, в течение которого вогнутый плазмолиз переходит в выпуклый, позволяет оценивать степень вязкости цитоплазмы.



Формы плазмолиза: 1 – уголковый; 2 – вогнутый; 3 – выпуклый; 4 – судорожный; 5 – колпачковый (а – цитоплазма; б – вакуоль)

При сравнении вязкости цитоплазмы в растворах солей калия и кальция можно отметить, что ионы калия, проникая в цитоплазму, повышают ее гидрофильность, уменьшают вязкость и способствуют ее быстрому отрыву от клеточной стенки. Поэтому в растворах солей калия плазмолиз быстро принимает форму выпуклого. Ионы кальция, наоборот, повышают вязкость цитоплазмы, увеличивают силы сцепления ее с клеточной стенкой, и плазмолиз принимает форму судорожного плазмолиза.

Ход работы:

На одно предметное стекло наносят каплю 1М раствора нитрата калия, на другое – 0,7 М раствора нитрата кальция. В обе капли помещают по кусочку эпидермы лука, снятой с выпуклой поверхности одной и той же чешуи луковицы, накрывают покровными стеклами. Через 5-10 мин препараты рассматривают под микроскопом.

Задание: зарисовать схему опыта, плазмолизованные и деплазмолизованные клетки и сформулировать выводы.

ЗАНЯТИЕ 2

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОСТУПЛЕНИЯ И ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ВОДЫ В РАСТЕНИИ

Лабораторная работа 2.1 Определение степени набухания семян

При соприкосновении с влагой сухие семена быстро поглощают воду, и увеличиваются в размерах благодаря набуханию белков, пектинов и других гидрофильных веществ. В основе набухания лежит гидратация коллоидов – взаимодействие веществ с водой, приводящее к уменьшению ее подвижности.

Цель работы: определение степени набухания семян зерновых культур.

Материалы и оборудование: весы технические, чашки Петри, стакан с водой, фильтровальная бумага.

Растения: сухие семена зерновых злаков¹.

Ход работы:

Берут навески 2 – 3 г семян разных видов растений, помещают их в чашки Петри, заливают водой, обращая внимание на полное смачивание семян. Чашки Петри закрывают крышками, оставляют на 3 часа. Через три часа семена вынимают из чашки Петри, быстро обсушивают фильтровальной бумагой, и взвешивают. Результаты записывают в таблицу.

Степень набухания семян злаковых культур

Вид растения	Масса семян, г		Увеличение массы семян	
	исходная	после набухания	г	% от исходной

Задание: описать ход работы. Сделать вывод о содержании гидрофильных коллоидов в семенах.

Лабораторная работа 2.2 Определение водного потенциала растительной ткани методом полосок по Лилиенштерн

Водный потенциал характеризует сосущую силу растительной ткани. Его величина зависит от разности химических потенциалов воды в клетке и чистой воды. Водный потенциал всегда имеет отрицательный знак. Чем ниже водный потенциал, тем сильнее обезвожена растительная клетка, поэтому этот показатель используют для выбора правильного времени полива. Для конкретных культур различных почвенно-климатических

¹ Можно использовать семена других культур – подсолнечника, рапса, редиса и др.

зон установлены оптимальные значения водного потенциала. Это позволяет по справочным данным проводить поливы в оптимальные сроки. Метод полосок основан на подборе наружного раствора такой концентрации, при погружении в который длина полоски растительной ткани не меняется. Если водный потенциал наружного раствора выше водного потенциала растительной ткани, то клетки, всасывая воду из раствора, увеличиваются в объеме, и длина полосок возрастает, если же он ниже, то раствор отнимает воду от клеток, в результате чего их объем и длина полоски уменьшается. В растворе, у которого водный потенциал равен водному потенциалу растительной ткани, длина полосок не изменяется.

Цель работы: определение водного потенциала растительной ткани методом полосок.

Материалы и оборудование: штатив с одиннадцатью пробирками, пипетки на 10 мл, пинцет, скальпель, линейка, 1 М раствор сахарозы.

Растения: крупные клубни картофеля.

Ход работы:

При помощи разбавления 1 М раствора сахарозы в пробирках готовят по 10 мл растворов 1,0; 0,9; 0,8; 0,7; 0,6; 0,5; 0,4; 0,3; 0,2; 0,1 и 0 М концентрации. Из клубня картофеля вырезают 14 полосок длиной 4-6 см и сечением около 4 мм². Концы полосок срезают наискось.

Работать следует быстро, чтобы исключить подсыхание полосок. Линейкой точно измеряют их длину и помещают по две в каждую пробирку с приготовленным раствором. Через 20 мин полоски вынимают, обсушивают фильтровальной бумагой и снова измеряют их длину. Для расчета величины водного потенциала берут концентрацию, при которой длина полосок не изменяется. Величину водного потенциала рассчитывают по формуле: $\Psi_{w \text{ ткани}} = \Psi_{w \text{ раствора}} = -RTci$, где R – газовая постоянная, равная 8,3 Дж/моль · К; T – абсолютная температура в градусах Кельвина (273° + комнатная); c – изотоническая концентрация, М; i – изотонический коэффициент (для сахарозы равен 1).

Результаты записывают в таблицу.

Определение водного потенциала методом Лилиенштерн

Концентрация раствора, моль/л	На 10 мл раствора		Длина полоски ткани, мм		Концентрация, при которой длина полосок не изменялась, М	Водный потенциал, кПа
	1 М раствора сахарозы, мл	воды, мл	перед погружением в раствор	после пребывания в растворе		
1,0	10	0				
0,9	9	1				
0,8	8	2				
0,7	7	3				
0,6	6	4				
0,5	5	5				
0,4	4	6				
0,3	3	7				
0,2	2	8				
0,1	1	9				
0	0	10				

Задание: описать ход работы. Рассчитать величину водного потенциала ткани.

Лабораторная работа 2.2 Зависимость сосущей силы от степени насыщения клеток водой

Силу, с которой клетка способна поглощать воду, называют сосущей силой (S) клетки. Сосущая сила растительной клетки равна разности между осмотическим давлением (P) клеточного сока и тургорным давлением (T). При погружении клетки в какой-либо раствор

водообмен между ними определяется соотношением их сосущих сил: вода передвигается в ту сторону, где больше сосущая сила.

Данная работа – продолжение предыдущей. На основе полученных данных в работе 2.1 нужно начертить диаграмму, показывающую, как изменятся сосущая сила клеток, осмотическое давление клеточного сока и тургорное давление при изменении степени насыщения клеток водой. Зависимость между указанными показателями выражается следующей формулой: $S=P-T$. Если до погружения все клетки имели более или менее одинаковую степень насыщения водой, а следовательно, и одинаковые S , P и T , то после пребывания клеток в растворах все эти показатели для разных полосок стали различными.

Материалы и оборудование: миллиметровая бумага, линейка.

Ход работы:

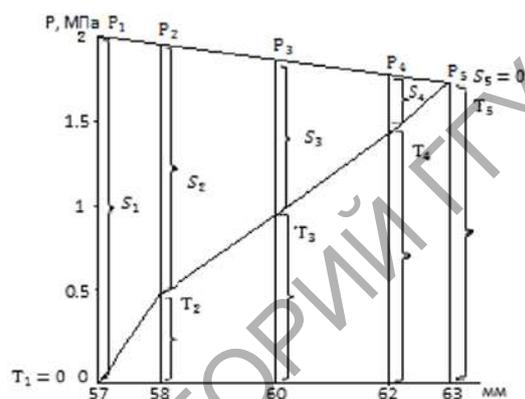
Заполняют таблицу, в которой записывают показатели, характеризующие состояние клеток после пребывания в растворах (см. таблицу в работе 2.2).

Состояние клеток после пребывания в растворах

Длина полоски V , мм				
Сосущая сила S , кПа				
Осмотическое давление P , кПа				
Тургорное давление T , кПа				

Длина полосок (V). В первую строку таблицы записывают длину полосок после пребывания клеток в растворах, начиная с наименьшей концентрации. При совпадении длины полосок в нескольких самых крепких растворах (например, 0,6 М; 0,8 М; 1,0 М) берут величину, относящуюся только к наиболее слабому из этих растворов (например – 0,6 М,

поскольку уже в этом растворе клеточные оболочки достигли предела сокращения).



Зависимость осмотических показателей от степени насыщения клеток водой

достаточно долго пролежали в растворах и уже перестали изменяться в длине, считают, что сосущая сила клеток сравнялась с осмотическим давлением соответствующего раствора.

Осмотическое давление раствора, а, следовательно, и равная ему сосущая сила клеток вычисляется по уравнению Вант-Гоффа. Потенциальное осмотическое давление: $P=RTci$, где R – газовая постоянная, равная 8,3 Дж/моль·К; T – абсолютная температура по Кельвину ($273^\circ +$ комнатная); c – изотоническая концентрация, М.; i –

изотонический коэффициент Вант-Гоффа (для сахарозы равен единице).

Осмотическое давление клеточного сока (P). Для самой короткой полоски (V_1) характерно полное отсутствие тургора: $T_1=0$, откуда (по формуле $S=P-T$) $P_1=S_1$. Остальные полоски имеют все более разбавленный клеточный сок, причем P уменьшается обратно пропорционально объему клеток (или длине полосок): $P_1V_1=P_nV_n$, откуда $P_n=P_1V_1/V_n$.

Тургорное давление (T) находят по формуле: $S=P-T$, откуда $T=P-S$. Заполнив таблицу, чертят диаграмму (образец – на рисунке). Для этого на миллиметровой бумаге чертят систему координат: ось абсцисс (X) – миллиметры, ось ординат (Y) – кПа. На оси абсцисс откладывают длину полосок (V), например, 1 мм=1 см, причем точку пересечения осей обозначают не нулем (0), а – V_1 . На оси ординат откладывают значения для P и T , соединяют линиями полученные точки. Получатся графики зависимости P и T от степени насыщения клеток водой. Значения для S откладывать не придется, т.к. эти величины представлены отрезками $P-T$.

Задание: описать ход работы, сделать вывод о том, как изменяются P , T и S в зависимости от насыщения клеток водой.

ЗАНЯТИЕ 3 ТРАНСПИРАЦИЯ

Транспирация, как и испарение, – диффузионный процесс, а потому определяется градиентом водного потенциала в системе «растение-воздух». Поэтому все факторы, влияющие на этот градиент, влияют и на общую (устьичную и кутикулярную) транспирацию в той же мере, в какой и на процесс испарения воды. Транспирация как физический процесс зависит от дефицита насыщения воздуха водяными парами, температуры, освещенности, ветра (движения воздуха), а также величины и формы испаряющей поверхности, определяемой особенностями строения растения.

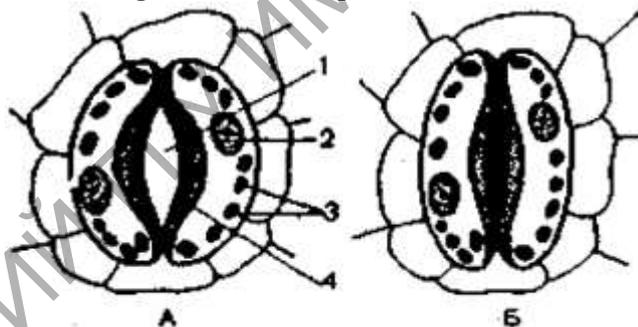
Лабораторная работа 3.1 Наблюдение за движением устьиц под микроскопом.

Цель работы: изучить строение устьиц и пронаблюдать за их движением.

Материалы и оборудование: микроскоп, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, лезвие, стакан с водой, фильтровальная бумага, 5%-й раствор глицерина в капельнице.

Растения: листья традесканции.

Газообмен между межклетниками листа и атмосферой регулируется устьицами. Устьице состоит из двух специализированных клеток эпидермиса, называемых замыкающими, между которыми находится устьичная щель (рисунок 2). В отличие от клеток эпидермиса замыкающие клетки устьичного аппарата имеют бобовидную форму, содержат хлоропласты. Устьица регулируют газо- и водообмен в растении благодаря тому, что обладают способностью периодически открываться и закрываться.



Строение устьиц у двудольных: А – открытое устьице; Б – закрытое устьице.
1 – устьичная щель; 2 – ядро; 3 – хлоропласты; 4 – толстая клеточная оболочка

Цель работы: изучить строение устьиц и пронаблюдать за их движением.

Ход работы:

Изучение строения устьиц. С нижней стороны листа традесканции виргинской снять эпидермис, поместить его на предметное стекло в каплю воды и накрыть покровным стеклом. При малом и большом увеличении микроскопа рассмотреть строение устьиц. Замыкающие клетки устьица имеют бобовидную форму, и содержат цитоплазму, ядро с ядрышком, хлоропласты, небольшие вакуоли. Оболочки замыкающих клеток утолщены неравномерно: оболочка внутренней стороны, обращенная к щели, толще, чем противоположная.

Наблюдение за открыванием и закрыванием устьиц. Приготовить срез эпидермиса с нижней стороны листа традесканции виргинской, поместить его в каплю 5%-го раствора глицерина на предметное стекло, накрыть покровным стеклом и сразу начать наблюдения плазмолиза под микроскопом, как в замыкающих клетках, так и в остальных клетках эпидермиса. Устьичные щели при этом закрываются. Заменить глицерин водой, для этого

нанести рядом с покровным стеклом каплю воды, а с другой стороны покровного стекла оттянуть глицерин фильтровальной бумагой. При этом устьица открываются.

Задание: зарисовать схему опыта и его результаты: открытое и закрытое устьице, объяснить причины устьичных движений.

Лабораторная работа 3.2 Определение интенсивности транспирации весовым методом

Интенсивность транспирации – количество воды, испарившейся с единицы листовой поверхности в единицу времени. Величина ее зависит от внешних факторов, времени суток и колеблется в пределах 15-250 ($\text{м}^2 \cdot \text{ч}$). Метод основан на учете изменений массы срезанного транспирирующего листа за короткие промежутки времени, что дает возможность наблюдать транспирацию при том состоянии насыщения листа водой, в каком он находился на растении. Интервал между взвешиваниями не должен превышать 5 мин. При более длительной экспозиции уменьшается содержание воды в листе и снижается интенсивность транспирации.

Цель работы: определить среднюю интенсивность транспирации листьев трех видов растений.

Материалы и оборудование: технические весы, ножницы, тетрадная бумага, пинцет, предметные стекла, покровные стекла, склянка с водой, пипетка, микроскоп.

Растения: листья пеларгонии, гибискуса и традесканции.

Ход работы:

Наблюдения ведутся за листьями с одного стебля растения. Каждый студент получает лист определенного яруса. Срезают лист, берут его пинцетом, кладут на чашку весов, взвешивают. Через 5 мин после взвешивания первого листа повторно взвешивают все листья в первоначальном порядке.

Убыль в массе листьев за время между первым и вторым взвешиваниями показывает, сколько воды испарилось за этот период. Все расчеты выполняют по суммарной массе и площади всех листьев.

Определение площади листа. Лист растения накладывают на тетрадную бумагу, обводят контур остро отточенным карандашом, получают отпечаток листа. Вырезают бумагу по контуру листовой пластинки и взвешивают. Одновременно из такой же бумаги вырезают квадрат, например площадью 100 см^2 ($10 \times 10 \text{ см}$), и взвешивают. Площадь исследуемого листа находят по формуле $S = a \cdot c / b$, где a – масса контура листа, г; b – масса квадрата бумаги, г; c – площадь квадрата бумаги, см^2 .

Рассчитывают количество воды, испарившейся из 1 г сырых листьев за 1 час. Интенсивность транспирации [$\text{г}/(\text{м}^2 \cdot \text{ч})$] рассчитывают по формуле: $T = \frac{10000 \cdot C}{S \cdot t}$, где C – убыль в массе за время опыта, г; S – площадь листа, см^2 , t – продолжительность опыта, ч.

Определяют количество устьиц на нижнем эпидермисе. Готовят водный препарат нижнего эпидермиса каждого вида растений. Считают количество устьиц в поле зрения на малом увеличении. Вычисляют среднее значение по результатам, полученным каждой парой студентов для каждого вида растений.

Задание: описать схему опыта, вычислить среднее значение интенсивности транспирации листьев трех видов растений, связать полученный результат со средним количеством устьиц на нижнем эпидермисе.

ЗАНЯТИЕ 4

МЕХАНИЗМЫ ПОСТУПЛЕНИЯ И ПЕРЕДВИЖЕНИЯ МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В РАСТЕНИИ

Лабораторная работа 4.1 Обнаружение отдельных элементов, входящих в состав растений

Минеральные элементы поглощаются главным образом корнями растений. В природной обстановке источником минерального питания является почва, в искусственных условиях растения могут выращиваться на жидких питательных средах. Но в любом случае в составе питательного раствора должны содержаться макроэлементы и микроэлементы, которые называются необходимыми. К необходимым макроэлементам относятся азот, фосфор, калий, кальций, магний и сера. Из микроэлементов наиболее изучена физиологическая роль железа, бора, цинка, меди, марганца и молибдена. В почвенном растворе ионы либо находятся в свободном состоянии, либо связаны с почвенными коллоидами. Поглощаются элементы минерального питания чаще всего в ионной форме. При сжигании растений поглощенные ими минеральные элементы остаются в несгораемой части – золе, – которая может составлять от 5 до 20 % от общей массы растений. Качественный состав золы неодинаков и зависит от видовых особенностей растений и условий произрастания.

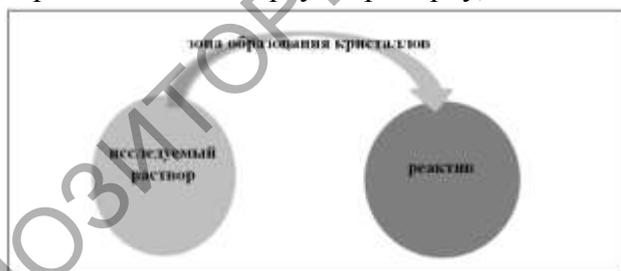
Цель работы: познакомиться с методами обнаружения минеральных веществ в растительной клетке.

Материалы и оборудование: штативы с пробирками; пипетки на 5 мл; колбы на 100 мл; электрическая плитка; технические весы; микроскоп, предметные стекла, стеклянные палочки, фильтры; воронки стеклянные; универсальная индикаторная бумага; дистиллированная вода; концентрированная HNO_3 ; 5 % раствор NaOH ; 2 % раствор HCl ; 5 % раствор щавелевой кислоты; 10 % раствор $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$; 1 % раствор уксусной кислоты; 10 % раствор BaCl_2 ; 10 % раствор HNO_3 ; 5 % раствор NH_4CNS ; 10 % раствор аммиака; 1 % раствор Na_2HPO_4 ; этиловый спирт; кобальт нитрит натрия $\text{Na}_3[\text{Co}(\text{NO}_2)_6]$ кристаллический; надсернистый аммоний $(\text{NH}_4)_2\text{S}_2\text{O}_8$ (или перекись свинца PbO_2) кристаллический; азотнокислый аммоний NH_4NO_3 кристаллический.

Растения: зола растений.

Ход работы:

Берут навеску золы 1 г в фарфоровый тигель, добавляют 1 мл концентрированной HNO_3 , перемешивают, приливают 15 мл воды, нагревают до кипения, быстро отфильтровывают горячий раствор от нерастворимых частиц угля и кремнезема. Фильтрат делят на две части. Одну часть разливают в три пробирки по 2-3 мл для открытия макроэлементов (калия, фосфора и серы). Другую часть фильтрата доводят 5 % раствором NaOH (приливая его по каплям) до слабо щелочной реакции и отфильтровывают выпавший студенистый осадок. Осадок сохраняют для определения микроэлементов, а щелочной раствор после его нейтрализации 2 % HCl и слабого подкисления несколькими каплями уксусной кислоты переливают в четвертую пробирку, и используют для открытия кальция.



Для открытия макроэлементов проделывают с растворами следующие реакции (таблица). Одновременно с операциями в пробирках проводят те же реакции на предметных стеклах, после чего рассматривают кристаллы выпавших осадков под микроскопом при малом увеличении и без покровного стекла, и зарисовывают их.

Все реакции, производимые на предметном стекле, выполняют следующим образом: маленькие капли исследуемого раствора и реактива наносят на расстоянии 1 см друг от друга. Затем чистой стеклянной палочкой соединяют капли тонким дугообразным каналцем. В месте соединения произойдет реакция, а по краям каналца раньше, чем на других участках, начнется кристаллизация продуктов реакции (рисунок).

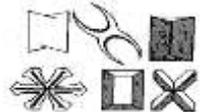
Следующие реакции проводят только в пробирках.

Обливают осадок, оставшийся на фильтре, 10 мл 10 % раствора HNO_3 и разливают раствор в две пробирки по 2-3 мл.

Для открытия железа в одну пробирку приливают 2-3 капли 5 % раствора NH_4CNS – при наличии железа появляется красное окрашивание раствора – выпадает осадок роданида

железа.



№	Открытый ион	Проведение реакции, уравнение реакции	Результат
1	K^+	Прибавить на кончике смоченной стеклянной палочки сухого кобальт-нитрита и 1-2 мл этилового спирта. Оставить на 30 мин. $\text{Na}_3[\text{Co}(\text{NO}_2)_6] + 2\text{KNO}_3 \rightarrow \text{NaK}_2[\text{Co}(\text{NO}_2)_6] \downarrow + 2\text{NaNO}_3$	 адок
2	Ca^{2+}	Прилить 0,5 – 1 мл 5 % раствора щавелевой кислоты $\text{Ca}^{2+} + \text{C}_2\text{O}_4^{2-} \rightarrow \text{CaC}_2\text{O}_4 \downarrow$	 Белая муть или док
3	PO_4^{3-}	Внести небольшой кристалл $\text{NH}_4 \text{NO}_3$, нагреть до кипения и прибавить 1 мл 10 % раствора $(\text{NH}_4)_2 \text{MoO}_4$ $\text{H}_3\text{PO}_4 + 12(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4 + 21\text{HNO}_3 \rightarrow (\text{NH}_4)_3\text{PO}_4 \cdot 12\text{MoO}_4 \downarrow + 21\text{NH}_4\text{NO}_3 + 12\text{H}_2\text{O}$	 Золотисто- док
4	SO_4^{2-}	Прилить 1 мл 10 % раствора BaCl_2 $\text{SO}_4^{2-} + \text{Ba}^{2+} \rightarrow \text{BaSO}_4 \downarrow$	 Белая муть или док
5	Mg^{2+}	Прилить 1 мл 10 % раствора аммиака, затем – 2 мл 1 % раствора Na_2HPO_4 $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 + \text{Na}_2\text{HPO}_4 + \text{NH}_3 \rightarrow \text{NH}_4\text{MgPO}_4 \downarrow + 2\text{NaNO}_3$.	 Белая муть или док

* – приведенные выше реакции проводят и в пробирках, и на предметных стеклах.

Для открытия марганца приливают к осадку 0,5 мл концентрированной HNO_3 и добавляют около 0,1 г надсернистого аммония (или 0,5 г перекиси свинца), нагревают в течение 4-5 мин. в кипящей воде. При наличии марганца раствор окрашивается в фиолетовый цвет.

Задание: описать ход работы, в таблицу вставить собственные рисунки, сделанные по результатам микроскопии полученных продуктов реакции. Сделать вывод о химическом составе золы.

Лабораторная работа 4.2 Демонстрационные опыты на тему «Корень как орган поглощения воды и минеральных веществ»

С помощью корней растение извлекает из почвы необходимые ему минеральные вещества – так осуществляется минеральное (почвенное) питание. В этом процессе особую важную роль играют корневые волоски в зоне всасывания. Поэтому почвенное питание еще называют корневым питанием. Корневая система поглощает минеральные вещества из почвы в виде растворов вместе с водой. Корневые волоски принимают непосредственное участие в их поглощении. Вещества, поступившие в корневой волосок, перемещаются в другие клетки всасывающей зоны корня и затем поступают в клетки проводящей ткани – трахеиды и сосуды древесины. По ним они транспортируются в зону проведения корня и

далее через стебель

4.2.1 Наблюдение корневых волосков

Цель работы: описать внешнее строение первичного корня.

Материалы и оборудование: лупа, стеклянные бюксы 3 шт., предметные стекла, покровные стекла, растворы метиленовой сини и эозина, склянка с водой, пинцет.

Растения: 10-дневные проростки любых зерновых культур.

Ход работы:

В стеклянные бюксы наливают воду, растворы метиленовой сини и эозина на высоту около 1мм. Помещают проростки, доливают жидкости так, чтобы была покрытой вся корневая система. Через 15 мин промывают корневые системы проростков, находившихся в растворах метиленовой сини и эозина, под лупой рассматривают внешний вид корневой системы проростков, выделяют зоны корня, зарисовывают. Пинцетом отделяют один корешок, помещают на предметное стекло, добавляют каплю воды, накрывают покровным стеклом, под микроскопом рассматривают зоны перемещения красителей.

Задание: описать ход работы, зарисовать строение первичного корня. Сделать вывод о роли корневых волосков в поглощении веществ из внешней среды.

4.2.2 Выделение воды из корня

Цель работы: описать реакцию первичного корня на помещение в гипертонический раствор.

Материалы и оборудование: стеклянные бюксы 2 шт., насыщенный раствор NaCl.

Растения: 10-дневные проростки гороха или фасоли.

Ход работы:

В стеклянные бюксы наливают воду и насыщенный раствор NaCl. Отбирают два более или менее одинаковых проростка, помещают их в бюксы, доливают жидкости так, чтобы был покрыт весь корень. Через 15 мин проростки вынимают из бюксов, определяют наличие тургора в их корнях.

Задание: описать ход работы. Сделать вывод о причине потери тургора корнем одного из проростков.

ЗАНЯТИЕ 5

УСВОЕНИЕ РАСТЕНИЯМИ АЗОТА, ФОСФОРА И СЕРЫ

Лабораторная работа 5.1 Обнаружение нитратов в растениях

Соли азотной кислоты (нитраты), поглощаемые корнями из почвы, восстанавливаются в растении до аммиака через ряд этапов, каждый из которых катализирует особый фермент. Аммиак связывается кетокислотами (α -кетоглутаровой, щавелевоуксусной и пировиноградной), образуя в процессе восстановительного аминирования первичные аминокислоты – глутаминовую, аспарагиновую и аланин. Другие аминокислоты образуются путем трансаминирования или ферментативного превращения одних аминокислот в другие. При достаточном содержании растворимых углеводов и высокой активности соответствующих ферментов перечисленные биохимические процессы происходят в корнях. Однако часть нитратов (нередко весьма значительная) может пройти через паренхиму корня в неизменном виде. В этом случае нитраты попадают в сосуды ксилемы и поднимаются с восходящим током к листьям, где и происходит их восстановление. Для восстановления нитратов требуется АТФ, образующаяся в процессе окислительного или фотофосфорилирования. Определение содержания нитратов в соке, отжатом из стеблей или черешков, позволяет судить о восстановлении нитратов в корнях: чем меньше обнаруживается ионов NO_3^- в соке, тем полнее проходит этот процесс в клетках корня. Сопоставление содержания нитратов в черешках и листовых пластинках дает представление о нитратредуктазной активности клеток мезофилла. Для обнаружения нитратов можно

использовать реакцию с дифениламином, который в присутствии иона NO_3^- образует синюю анилиновую краску. По интенсивности посинения можно приблизительно судить о количестве нитратов в исследуемом объекте.

Цель работы: обнаружение нитратов в тканях комнатных растений.

Материалы и оборудование: белая пластиковая тарелка, ножницы, стеклянная палочка, стакан с водой, фильтровальная бумага, штатив, три пробирки, три резиновые пробки для пробирок, 1М раствор нитрата калия, 0,7 М раствор нитрата кальция, 1 М раствор нитрата аммония, раствор дифениламина в серной кислоте.

Растения: стебли и листья пеларгонии, подкормленной азотными удобрениями за 2–3 дня до проведения опыта; стебли и листья пеларгонии, помещенной в темноту за 2–3 дня до проведения опыта; стебли и листья других комнатных растений (гибискус, традесканция), выращенных без дополнительной подкормки.

Ход работы:

Отрезают часть стебля с листом. На белую пластиковую тарелку помещают кусочки стебля, черешка и листовой пластинки испытуемого вида растения, разминают эти кусочки стеклянной палочкой (палочку каждый раз споласкивают чистой водой и вытирают). Подготовленные фрагменты растительных тканей обливают раствором дифениламина в серной кислоте, наблюдают появление синей окраски. Результаты наблюдений записывают в таблицу, оценивая интенсивность окраски по пятибалльной шкале. В качестве образца для сравнения в трех пробирках проводят реакции растворов KNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ и NH_4NO_3 с дифениламином, принимая за оценку «5» результат реакции с наиболее интенсивным окрашиванием – в пробирку прилить 1 мл раствора испытуемой соли, добавить 0,5 мл раствора дифениламина, пробирку закрыть пробкой, взболтать содержимое.

Количество нитратов в растениях

Объект исследования	Условия выращивания	Количество нитратов, баллов		
		в стебле	в черешке	в листе
Пеларгония	на свету, с подкормкой			
Пеларгония	на свету			
Пеларгония	в темноте			
Традесканция	на свету			
Гибискус	на рассеянном свету			

Задание: описать схему опыта, сделать выводы о наличии (или отсутствии) нитратной формы азота в различных органах растения.

Лабораторная работа 5.2 Влияние анионов и катионов солей на форму и время плазмолиза

Одной из причин антагонизма одновалентных и двухвалентных катионов считается их противоположное действие на вязкость и гидрофильность протоплазмы клеток. Например, калий повышает гидрофильность и понижает вязкость плазмы. Преобладание кальция приводит к увеличению вязкости и снижению гидрофильности. О вязкости плазмы можно судить по времени плазмолиза клеток в растворах солей. Временем плазмолиза называется период с момента помещения ткани растения в раствор до наступления выпуклого плазмолиза. Оно зависит от природы как катиона, так и аниона.

Цель работы: изучить влияние катионов и анионов на вязкость цитоплазмы.

Материалы и оборудование: микроскоп, предметные и покровные стекла, препаровальная игла, скальпель, склянка с водой, 1М раствор нитрата калия, 1М раствор хлорида калия, 0,7 М раствор нитрата кальция, 1М раствор хлорида аммония, 1 М раствор нитрата аммония.

Растения: луковица лука репчатого (синеватые или красноватые сорта).

Ход работы:

На предметное стекло в каплю исследуемого раствора помещают кусочек эпидермиса с выпуклой стороны окрашенной чешуи лука, отмечают время начала опыта. Препарат

накрывают покровным стеклом и рассматривают под микроскопом при малом увеличении. Наблюдают изменение формы плазмолиза. Сначала он может быть вогнутым и даже судорожным, а потом принимает выпуклую форму. Чем меньше вязкость плазмы, тем быстрее достигается выпуклый плазмолиз. Отмечают время наступления выпуклого плазмолиза у большинства клеток препарата. Результаты наблюдения записывают в таблицу.

Влияние катионов и анионов на форму и время плазмолиза

Варианты опыта	Концентрация растворов, М	Время погружения ткани в раствор	Время наступления выпуклого плазмолиза	Время плазмолиза, мин
KNO ₃	1			
KCl	1			
Ca(NO ₃) ₂	0,7			
NH ₄ Cl	1			
NH ₄ NO ₃	1			

Задание: описать схему опыта, определить время плазмолиза и сделать выводы о влиянии катионов и анионов солей на вязкость цитоплазмы

ЗАНЯТИЕ 6

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПОГЛОЩЕНИЕ И УСВОЕНИЕ РАСТЕНИЕМ МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Лабораторная работа 6.1 Физиологическая реакция солей

Корневые системы растений способны поглощать катионы и анионы избирательно, т.е. не в том соотношении, в котором они находятся в питательном растворе. При этом происходит изменение pH среды. Если из растворов солей растение поглощает больше катионов, а анионы накапливаются в среде, то pH раствора смещается в кислую сторону. Такая соль называется физиологически кислой. Физиологически щелочной солью называется такая соль, из раствора которой корни берут анионы, а катионы накапливаются в среде и подщелачивают ее. Физиологическую реакцию солей необходимо учитывать при выращивании растений на искусственных питательных смесях и внесении удобрений в полевых условиях. В последнем случае надо знать реакцию почвенного раствора.

Цель работы: установить физиологическую реакцию солей.

Материалы и оборудование: штатив, пробирки 3 шт., индикаторная бумага, 0,1 М растворы (NH₄)₂SO₄, NH₄NO₃ и NaNO₃.

Растения: 10-дневные проростки любых зерновых культур.

Ход работы:

В пробирки на 2/3 их объема наливают 0,1 М растворов (NH₄)₂SO₄, NH₄NO₃ и NaNO₃. При помощи индикаторной бумаги определяют pH растворов. Затем в растворы помещают 6–8 проростков испытуемых культур. Через 2–2,5 ч снова определить значение pH исследуемых растворов и сделать вывод о физиологической реакции солей. Результаты опыта записывают в таблицу.

Физиологическая реакция солей

Растворы солей	Исходное значение pH	Конечное значение pH	Физиологическая реакция солей
(NH ₄) ₂ SO ₄			
NH ₄ NO ₃			
NaNO ₃			

Задание: описать схему опыта, на основании полученных данных сделать вывод о физиологической реакции солей.

Лабораторная работа 6.2 Влияние аэрации на поглощение питательных веществ корнями растений

Поглощение минеральных элементов корнями растений является активным физиологическим процессом. Об этом свидетельствует большая скорость поглощения, поступление веществ против градиента концентрации, зависимость поглотительной деятельности корней от условий окружающей среды и т.д. Как любой активный процесс, поглощение минеральных элементов осуществляется с затратой энергии, источником которой в живых организмах служит процесс дыхания. Условия, затормаживающие дыхание, будут отрицательно действовать и на поглотительную деятельность корней. В этом можно убедиться на опыте, помещая корни растений в анаэробные условия.

Цель работы: демонстрация влияния аэрации на поглощение питательных веществ корнями растений.

Материалы и оборудование: белая пластиковая тарелка, ножницы, стеклянная палочка, стакан с водой, фильтровальная бумага, алюминиевая фольга, пипетка с грушей, плотно заткнутые пробками конические колбы на 50–100 мл, стакан с водой, фильтровальная бумага, заполненные прокипяченными и охлажденными растворами $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NH_4NO_3 и NaNO_3 ; дистиллированная вода, три пустые конические колбы на 50–100 мл; 0,1 М растворы $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NH_4NO_3 и NaNO_3 , раствор дифениламина в серной кислоте.

Растения: 10-дневные проростки любых зерновых культур.

Ход работы:

Колбы с прокипяченными растворами $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NH_4NO_3 и NaNO_3 доливают дистиллированной водой до края, накрывают листочками алюминиевой фольги, так, чтобы в колбе не оставалось воздуха. Три пустые колбы наполняют растворами $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NH_4NO_3 и NaNO_3 почти до края, накрывают листочками алюминиевой фольги, так, чтобы в колбе оставался воздух. В фольге, покрывающей колбы, прodelывают три отверстия, в которые высаживают проростки испытуемых культур. В колбах с прокипяченными растворами корни проростков должны быть полностью погружены в жидкость, т.е. находиться в анаэробных условиях. В колбах с некипяченными растворами в жидкость погружают только кончики корней; в них в течение 2 часов периодически раз в 15 – 20 минут проводят продувание воздухом с помощью резиновой груши, что обеспечивает хорошую аэрацию в зоне корней.

Через 2 часа срезают листья опытных растений, помещают их на белую пластиковую тарелку, разминают стеклянной палочкой (палочку каждый раз споласкивают чистой водой и вытирают), обливают раствором дифениламина в серной кислоте, наблюдают появление синей окраски. Результаты наблюдений записывают в таблицу, оценивая интенсивность окраски по пятибалльной шкале.

Влияние аэрации на поглощение питательных веществ корнями растений

Растворы солей	Условия выращивания	Количество нитратов в листьях, баллов
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	анаэробные	
NH_4NO_3	анаэробные	
NaNO_3	анаэробные	
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	аэробные	
NH_4NO_3	аэробные	
NaNO_3	аэробные	

Задание: описать схему опыта, на основании полученных данных сделать вывод о влиянии аэрации на поглощение питательных веществ корнями растений.

Лабораторная работа 6.3 Определение общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы (по И.И. Колосову)

Важным и наиболее убедительным показателем для характеристики развития корневой системы является ее величина и поглощающая поверхность.

Общая адсорбирующая поверхность корней складывается из величины деятельной (рабочей), поглощающей и недейтельной поверхностей. Под *рабочей* поверхностью корней понимается та часть ее поверхности, которая адсорбирует вещества из окружающей среды, а затем десорбирует их внутрь клеток корня.

Не рабочей поверхностью считается та часть поверхности корня, которая поглощает вещества, но не передает их внутрь. Эта поверхность адсорбирует вещества, которые распределяется мономерным слоем на поверхности корня, в результате очень быстро наступает предел поглощения веществ из раствора. В качестве адсорбирующих веществ следует брать такие вещества, которые легко адсорбируются на поверхности корня и являются безвредными для жизни растений.

Метод основан на применении в качестве адсорбирующего вещества метиленовой синей. Количество поглощенной корнем краски определяют по изменению ее концентрации в опытном растворе. Площадь, занимаемая 1 мг метиленовой синей равна $1,1 \text{ м}^2$.

Цель работы: определение общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы.

Материалы и оборудование: спектрофотометр, 4 кюветы к нему, раствор метиленовой сини (6,4 мг в 1 л дистиллированной воды); дистиллированная вода; фильтровальная бумага; 4 стакана; 0,2н раствор CaCl_2 ; мерный цилиндр, пинцет.

Растения (на 1 рабочий стол): двухнедельные проростки любых сельскохозяйственных культур с развитыми корнями.

Ход работы:

Определяют объем корневой системы. Корневую систему исследуемого растения пинцетом погружают в мерный цилиндр с известным количеством воды. После погружения корня объем воды в цилиндре увеличится. Увеличение количества воды и будет составлять объем корня (в мл).

Затем наливают в 3 стакана раствор метиленовой сини, объем которой должен быть примерно в 10 раз больше объема корней.

Корни высушивают фильтровальной бумагой и погружают последовательно в 3 стакана с метиленовой синью, выдерживая по 2 минуты в каждом стакане.

Далее при помощи спектрофотометра устанавливают концентрацию метиленовой сини во всех стаканах, начиная со стандартного раствора, при длине волны 668 нм. В качестве стандартного раствора берут исходный раствор метиленовой сини.

Концентрацию метиленовой сини в стаканах определяют по формуле: $C_x = C_1 \cdot D_1 / D_x$,

где C_x – концентрация метиленовой сини, соответственно в 1, 2, 3-м стаканах;

C_1 – концентрация метиленовой синей в стандартном растворе;

D_1 – оптическая плотность стандартного раствора;

D_x – оптическая плотность исследуемого раствора соответственно 1, 2, 3-го стаканов.

При поглощении метиленовой сини из первого и второго стаканов происходит адсорбционное насыщение всей поверхности корней. Из третьего стакана краска поглощается только рабочей адсорбирующей поверхностью. Следовательно, умножая $1,1 \text{ м}^2$ на число миллиграммов метиленовой сини, поглощенной из первого и второго стаканов вместе, получают величину общей адсорбирующей поверхности корня. Величину *рабочей адсорбирующей* поверхности находят, умножая $1,1 \text{ м}^2$ на количество миллиграммов краски, поглощенной из третьего стакана.

Разница между величинами *общей и рабочей адсорбирующей* поверхности дает представление о величине *недейтельной* поверхности корневой системы. Частные от деления величин общей и рабочей адсорбирующих поверхностей на объем корней характеризуют удельную общую и рабочую адсорбирующие поверхности корня.

Окрашенные корни после извлечения их из третьего стакана промывают водой и помещают в стакан с раствором CaCl_2 . Наблюдается выделение метиленовой сини в обмен на адсорбированные катионы кальция. Это доказывает наличие обменной адсорбции поглощающей поверхностью корней.

Результаты опыта записывают в таблицы. Вариантами опыта являются результаты, полученные студентами на всех рабочих столах, и усредненные по видам растений.

Определение объема корней и концентрации метиленовой сини

Вариант	Объем раствора метиленовой сини в стакане, мл	Начальное содержание метиленовой сини в стакане, мг	Осталось метиленовой сини в растворе после погружения корней, мг		
			стаканы		
			1	2	3

Определение адсорбирующей поверхности корней

Вариант	Поглощение корнями, мг				Поверхность корней, м ²			Удельная поверхность, м ²	
	стаканы				общая	рабочая	не рабочая	общая	рабочая
	1	2	1 + 2	3					

Задание: описать схему опыта, произвести расчеты, на основании полученных данных сделать вывод о величине общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы.

ЗАНЯТИЕ 7 РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Лабораторная работа 7.1 Диагностика глубины покоя растений по химическим показателям (по П. А. Генкелю и Е.З. Окниной)

При переходе древесных и кустарниковых растений в состояние покоя происходит превращение запасов крахмала, накопленных в течение лета, в масла, дающие окраску с таким реактивом, как Судан-3 (красно-оранжевое окрашивание). В весеннее время и к моменту сокодвижения происходит образование сахаров. Поэтому, исследуя химизм древесины или почек, можно диагностировать состояние покоя растений (предварительный, глубокий и вынужденный). Так как в разные периоды покоя неодинакова и морозоустойчивость растений (наивысшая морозоустойчивость приходится на период глубокого покоя), то одновременно это и метод диагностики морозоустойчивости растений.

Цель работы: определить глубину покоя древесных растений.

Материалы и оборудование: бритвы; предметное стекло; концентрированная H₂SO₄; глицерин; растворы: йода в KI, Судан-3 (10 мг судана в 5 мл спирта и 5 мл глицерина), α-нафтол (2%-ный раствор в спирте), 70%-ный этанол.

Растения: свежесрезанные ветки деревьев диаметром не менее 0,5 см.

Ход работы:

Сделать поперечные срезы однолетних зимующих ветвей древесных растений и продольные срезы их почек. Поместить срезы на предметные стекла и нанести (раздельно) капли следующих реактивов.

1.Йод-калий-йод: почернение с крахмалом.

2.Судан-3. Через 5-10 минут промыть срезы 70%-ным спиртом: оранжево-красное окрашивание с маслами.

3.Альфа-нафтол и далее 1-2 капли концентрированной серной кислоты: темно-малиновое окрашивание в присутствии сахаров.

При проведении этих проб в осенний период в древесине и почках обнаруживается крахмал, а масла, как правило, отсутствуют. В период глубокого покоя, наоборот, отсутствует крахмал, но получается интенсивная реакция на масла и сахара. Ближе к весне

реакция на сахара усиливается, а на масла ослабевает. Отметить особенности реакции у разных пород, сравниваемых одновременно.

Чем более морозоустойчиво растение, тем более яркое окрашивание получается при использовании реактива Судан-3. При этом у почек следует обращать внимание на интенсивность окрашивания клеток зачаточных листьев и зоны под меристемой. Чем интенсивнее окрашивание этих тканей и чем больше клеток дает это окрашивание, тем более устойчиво растение к действию низких температур.

Задание: описать схему опыта. Сделать вывод о глубине покоя ветвей и почек древесных растений.

Лабораторная работа 7.2 Наблюдение периодичности роста древесных побегов

Побег растет неравномерно. Вначале наблюдается медленный рост, затем скорость роста увеличивается, достигает максимума, снова замедляется, и, наконец, рост прекращается. Таким образом, наблюдается периодичность роста побега, которая характеризуется законом большого периода роста.

Периодичность роста проявляется в том, что междоузлия, образующиеся по мере нарастания побега, имеют неодинаковую длину. В большинстве случаев она увеличивается от основания к середине побега, где достигает максимума, а к верхушке побега опять уменьшается.

Цель работы: оценить периодичность роста побегов древесных растений.

Материалы и оборудование: линейка, миллиметровая бумага.

Растения: ветки 3-4 видов деревьев (береза повислая, клен американский, дуб черешчатый или красный) длиной не менее 1,0 м.

Ход работы:

Измерить линейкой длину междоузлий побегов древесных растений. Результаты измерения занести в таблицу.

Ход роста древесных побегов

Номер междоузлия от основания побега	Береза повислая		Клен американский		Дкб черешчатый	
	длина междоузлия	длина побега	длина междоузлия	длина побега	длина междоузлия	длина побега
1						
2						
3 и т.д.						

На листах миллиметровой бумаги построить графики прироста междоузлий и побега каждого вида деревьев. По оси абсцисс откладывают номера междоузлий, считая от основания побега, по оси ординат – длину междоузлий и длину побега.

Задание: описать ход работы. Сделать вывод о периодичности роста побегов разных видов деревьев.

Лабораторная работа 7.3 Обнаружение белков, крахмала и жиров в тканях растений

Цель работы: экспресс-определение белков, крахмала и жиров в тканях растений.

7.3.1 Экспресс-метод обнаружения белка в семенах разных видов растений.

Материалы и оборудование: 30%-ный раствор NaOH; 5%-ный раствор CuSO₄; стаканчики с водой; ступки и пестики; пипетки на 10 мл; пробирки.

Растения (на 1 рабочий стол): семена арахиса², фасоли (или гороха), овса (или другой зерновой культуры).

Ход работы:

Около 0,5 г семян растереть в ступке с 2 мл 30%-ного раствора NaOH, прилить 2 мл 5%-ного CuSO₄ и продолжить растирание. Смыть кашицу 10 мл воды в пробирку и оставить отстаиваться на 20-30 минут. Раствор над осадком окрашивается в фиолетовый цвет, пропорциональный по интенсивности содержанию белков (биуретовая реакция на белки).

Задание: описать схему опыта. По интенсивности фиолетовой окраски смесей в пробирках сделать вывод о содержании белка в семенах изучаемых видов растений.

7.3.2 Экспресс-метод обнаружения крахмала в семенах и древесине.

Материалы и оборудование: ступки и пестики; выпарительные чашки; электроплитка; пипетки на 10 мл; йодная спиртовая настойка; нож.

Растения (на 1 рабочий стол): семена арахиса, фасоли (или гороха), овса (или другой зерновой культуры), свежесрезанные ветки деревьев диаметром не менее 0,5 см.

Ход работы:

Около 0,2 г семян растереть в ступке с 2 мл воды, перенести в выпарительную чашку, прилить еще 2 мл воды, довести до кипения, охладить, добавить каплю йодной настойки. Определить по окрашиванию, имеется ли крахмал в семенах.

Снять с веток кору и приготовить 1,1 – 1,2 г стружек заболонной³ древесины ветвей изучаемых видов деревьев. Стружки поместить в выпарительную чашку, прилить 5 мл воды, прокипятить для извлечения крахмала. Слить раствор в другую чашку и упарить до 0,5 – 1,0 мл, затем охладить. Прибавить каплю разбавленной спиртом йодной настойки. При наличии крахмала раствор окрашивается в синий или черный цвет.

Задание: описать схему опыта. По наличию окраски и ее интенсивности сделать вывод о содержании крахмала в семенах и древесине изучаемых видов растений.

7.3.3 Экспресс-метод открытия масел в семенах.

Материалы и оборудование: писчая бумага размером 10 x10 см; пестик.

Растения (на 1 рабочий стол): семена арахиса, фасоли (или гороха), овса (или другой зерновой культуры)

Ход работы:

Поместить на листке бумаги несколько семян. Пестиком раздавить каждое семя, выдавливая из него масло. Просмотреть бумагу на свет. Подсчитать количество пятен масла, окрашенных в буроватый цвет, и рассчитать процент семян, давших эти пятна. В бурый цвет окрашено масло семян, утративших всхожесть.

Задание: описать схему опыта. Сделать вывод о содержании жира в семенах изучаемых видов растений и их всхожести.

ЗАНЯТИЕ 8

ПИГМЕНТНЫЕ СИСТЕМЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

Лабораторная работа 8.1 Получение спиртового раствора пигментов фотосинтеза

Пигментная система хлоропласта высших растений представлена двумя типами пигментов: хлорофиллами и каротиноидами. Основной функциональный пигмент хлорофилл

² Можно предложить студентам принести для анализа любимые ими орехи и/или семечки – обязательно не жаренные.

³ Заболонь, или подкорье – наружные молодые, физиологически активные слои древесины стволов, ветвей и корней, примыкающие к образовательной ткани – камбию. Часть клеток заболони содержит запасные вещества.

a обнаружен у всех фотосинтезирующих организмов за исключением бактерий. У большинства наземных высших растений содержание хлорофилла *a* в 2,5 – 3,5 раза выше, чем содержание хлорофилла *b*. По химической природе хлорофиллы – сложные эфиры дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух спиртов – метанола и фитола. Каротиноиды – это полиеновые углеводороды красного, желтого и оранжевого цветов. Каротиноиды содержат 40 атомов углерода и представляют собой цепи, обладающие сопряженными двойными связями. Каротиноиды присутствуют в хлоропластах всех растений.

Цель работы: ознакомиться с методами экстракции пигментов фотосинтеза.

Материалы и оборудование: весы технические, ножницы, ступка с пестиком, воронка, насос Камовского, колба Бунзена, воронка Бюхнера, колба на 50 мл с пробкой, этанол, CaCO₃, песок.

Растения: зеленые листья любых растений.

Ход работы:

Навеску листьев в 5-10 г измельчают ножницами, переносят в фарфоровую ступку, прибавляют на кончике шпателя CaCO₃ (для нейтрализации кислот клеточного сока), небольшое количество кварцевого песка (для лучшего растирания) и 1-2 мл спирта. Все это тщательно и быстро растирают в ступке, постепенно добавляя (после получения гомогенной массы) спирт несколькими порциями (в целом 10-15 мл).

Гомогенат вместе с осадком аккуратно по пестику переносят на стеклянный фильтр воронки Бюхнера, установленный в колбе Бунзена. Фильтруют с помощью насоса. После окончания фильтрования пестик и стенки ступки обмывают спиртом (3-5 мл) и профильтровывают (повторить 2-3 раза). Прозрачную вытяжку пигментов количественно переносят в коническую колбу на 50 мл, обмывая стенки колбы Бунзена небольшой порцией спирта (общий расход спирта на получение вытяжки не более 50 мл).

Задание: описать порядок извлечения пигментов фотосинтеза из растительного материала.

Лабораторная работа 8.2 Изучение химических свойств пигментов фотосинтеза.

Цель работы: ознакомиться с химическими свойствами пигментов фотосинтеза.

Материалы и оборудование: этиловый спирт в капельнице; бензин, гексан, или толуол; NaOH или KOH кристаллический; 10% соляная кислота в капельнице; уксуснокислая медь; спиртовка; штатив с пробирками; воронки; фильтровальная бумага; стеклянные палочки.

8.2.1 Разделение пигментов по Краусу. Метод основан на различной растворимости пигментов в спирте и бензине. Эти растворители при сливании не смешиваются, а образуют две фазы верхнюю бензиновую и нижнюю спиртовую, благодаря чему и разделяются компоненты смеси пигментов.

Ход работы:

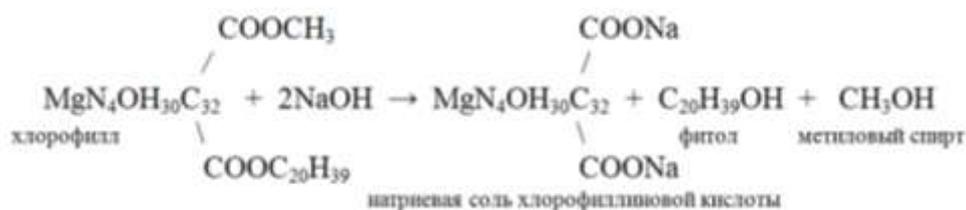
В пробирку налить 2-3 мл спиртового экстракта пигментов и добавить 3-4 мл бензина. Содержимое пробирки сильно встряхнуть, предварительно закрыв ее пробкой или большим пальцем, и оставить отстояться. Для лучшего разделения добавить 1-2 капли воды.

По мере расслоения эмульсии верхний бензиновый слой будет окрашиваться в зеленый цвет, из-за лучшей растворимости в нем хлорофиллов. Кроме того, в бензин переходит каротин, но его окраска маскируется хлорофиллом. Ксантофилл остается в нижнем спиртовом слое, придавая ему золотисто-желтую окраску.

Если пигменты разделяются недостаточно четко, добавить 1-2 капли воды и снова встряхнуть. При избытке воды возможно помутнение нижнего слоя, тогда следует прилить немного этилового спирта и взболтать содержимое пробирки.

Задание: описать ход работы. Зарисовать распределение пигментов в спирте и бензине, сделать выводы о различной их растворимости.

8.2.2 Омыление хлорофилла щелочью. При обработке хлорофилла щелочью происходит омыление эфирных групп, т.е. отщепление остатков метилового спирта и фитола:



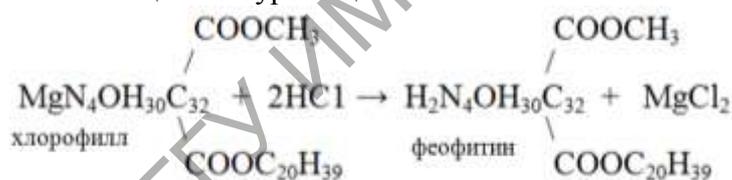
Образуется натриевая соль хлорофиллиновой кислоты, сохраняющая зеленую окраску и оптические свойства хлорофилла, но отличающаяся большей гидрофильностью, по сравнению с неизменным пигментом.

Ход работы:

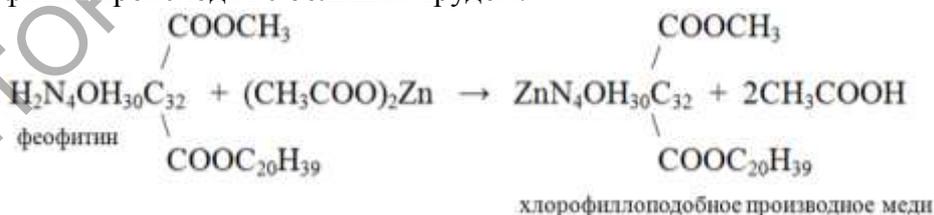
В пробирку с 2-3 мл спиртового раствора пигментов поместить небольшой кристалл КОН или NaOH и взболтать. К раствору прилить равный объем бензина и несколько капель воды для лучшего разделения смеси. Затем содержимое пробирки резко встряхнуть и дать ему отстояться. В бензиновый слой перейдут каротин и ксантофилл, а в спиртовой – натриевая соль хлорофиллиновой кислоты.

Задание: описать ход работы. Зарисовать окраску слоев, указав распределение пигментов, записать уравнение реакции омыления хлорофилла щелочью.

8.2.3 Получение феофитина и обратное замещение водорода атомом металла. Атом магния слабо удерживается в порфириновом ядре хлорофилла и при осторожном воздействии сильных кислот легко замещается двумя протонами, что приводит к образованию феофитина – вещества бурого цвета.



Если на феофитин подействовать солями меди, цинка или ртути, то вместо двух протонов в ядро входит соответствующий металл и вновь восстанавливается зеленая окраска. Однако она несколько отличается от окраски хлорофилла. Следовательно, цвет хлорофиллов зависит от металлоорганической связи в их молекуле. Обратное введение магния в феофитин происходит с большим трудом.



Ход работы:

В пробирку налить 2-3 мл спиртовой вытяжки пигментов и прибавить 1-2 капли 10%-го раствора соляной кислоты. В ходе реакции зеленый цвет меняется на бурый, при этом хлорофилл превращается в феофитин. Содержимое пробирки разлить в две пробирки.

Одну пробирку с феофитином оставить для контроля, а во вторую поместить несколько кристаллов уксуснокислой меди и нагреть раствор на спиртовке до кипения. После нагревания бурый цвет раствора меняется на зеленый в результате образования хлорофиллоподобного производного меди.

Задание: описать ход работы. Зарисовать окраску феофитина и медьпроизводного хлорофилла, записать уравнения реакций.

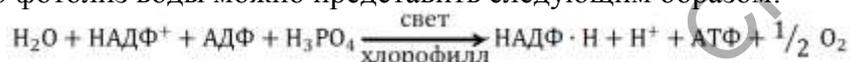
ЗАНЯТИЕ 9

ФОТОФИЗИЧЕСКАЯ И ФОТОХИМИЧЕСКАЯ СТАДИИ ФОТОСИНТЕЗА

Лабораторная работа 9.1 Фотосенсибилизирующее действие хлорофилла на реакцию переноса водорода (по А.А. Гуревичу)

На фотофизической и фотохимической стадиях фотосинтеза происходит окисление воды до молекулярного кислорода при помощи световой энергии, поглощенной хлорофиллом. Освобождающиеся при этом электроны передаются на НАДФ⁺, который восстанавливается до НАДФ·Н. В переносе электронов воды на НАДФ⁺ участвуют последовательно фотосистема II и фотосистема I. Фотоокисление воды и выделение кислорода происходит в ходе реакций, протекающих в фотосистеме II, тогда как НАДФ⁺ восстанавливается в фотосистеме I. Конечный результат фотоокисления воды – выделение молекулярного кислорода и образование богатых энергией и восстановительной силой соединений – АТФ и НАДФ·Н, необходимых для последующего восстановления диоксида углерода.

Схематично фотолиз воды можно представить следующим образом:



Как видно из уравнения, хлорофилл выполняет здесь функцию фотосенсибилизатора, способствующего переносу электрона к НАДФ⁺.

Фотосенсибилизирующая роль хлорофилла может быть продемонстрирована на модельных реакциях с выделенным из растений пигментом. Для этого в качестве источника водорода берут аскорбиновую кислоту, а акцептора водорода – метиловый красный, который, присоединяя водород, восстанавливается до неокрашенного соединения. Аскорбиновая кислота окисляется в дегидроаскорбиновую кислоту.

Цель работы: изучение фотосенсибилизирующего действия хлорофилла.

Материалы и оборудование: весы технические, ножницы, ступка с пестиком, воронка, насос Камовского, колба Бунзена, воронка Бюхнера, электрическая лампа, колба на 50 мл с пробкой, штатив, пробирки (4 шт.), пипетка на 10 мл, этанол, СаСО₃, песок, кристаллическая аскорбиновая кислота, метиленовый красный (насыщенный раствор в этиловом спирте).

Растения: зеленые листья любых растений.

Ход работы:

Навеску листьев в 5-10 г измельчают ножницами, переносят в фарфоровую ступку, прибавляют на кончике шпателя СаСО₃, небольшое количество кварцевого песка и 1-2 мл спирта. Тщательно и быстро растирают в ступке, постепенно добавляя (после получения гомогенной массы) спирт несколькими порциями (в целом 10-15 мл). Гомогенат переносят на стеклянный фильтр воронки Бюхнера, установленный в колбе Бунзена. Фильтруют с помощью насоса. После окончания фильтрования пестик и стенки ступки обмывают спиртом (3-5 мл) и профильтровывают (повторить 2-3 раза). Прозрачную вытяжку пигментов количественно переносят в коническую колбу на 50 мл, обмывая стенки колбы Бунзена небольшой порцией спирта (общий расход спирта на получение вытяжки не более 50 мл).

В штативе нумеруют четыре пробирки. В первую, вторую и третью пробирки наливают по 5 мл спиртовой вытяжки, в четвертую – 5 мл этилового спирта. В первую, вторую и четвертую пробирки вносят по 50 мг кристаллической аскорбиновой кислоты и несколько раз встряхивают их. В первую, вторую и третью пробирки добавляют по каплям раствор метиленового красного до тех пор, пока зеленая окраска не перейдет в красно-бурую. В четвертой пробирке окраску раствора при помощи индикатора доводят до ярко-розовой. Вторую пробирку закрывают чехлом из черной бумаги, затем все пробирки ставят в штатив и 15 – 20 минут освещают электрической лампой, расположив ее на расстоянии примерно 5 – 10 см от штатива.

После освещения в первой пробирке в результате восстановления метиленовый красный обесцвечивается, и раствор вновь приобретает зеленую окраску. В других пробирках окраска

раствора не меняется, так как без света, аскорбиновой кислоты или хлорофилла метиленовый красный не восстанавливается.

Результаты опыта вносят в таблицу.

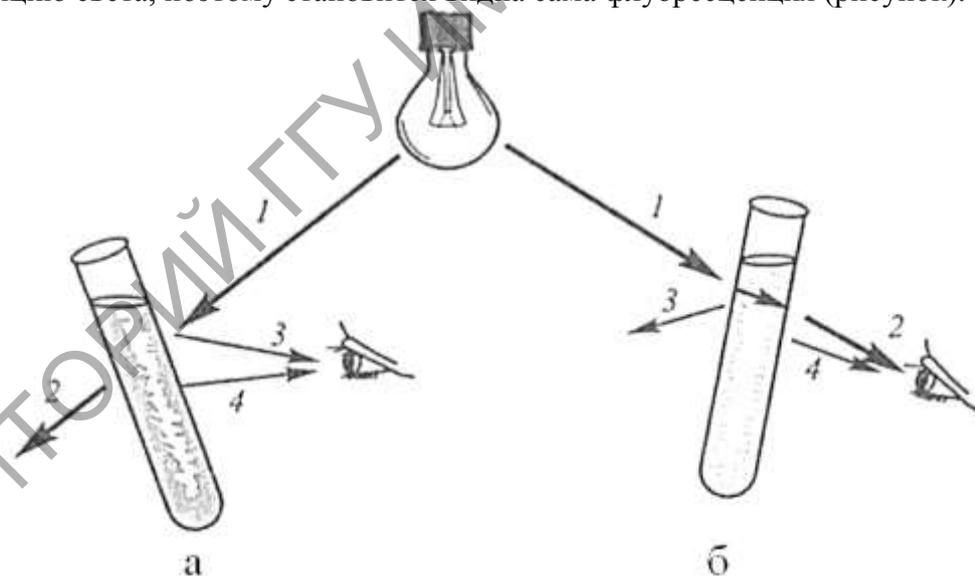
Определение фотосенсибилизирующего действия хлорофилла

Вариант	Состав смеси в пробирках				Условия	Результат
	спиртовая вытяжка	этанол	аскорбиновая кислота	метиленовый красный		
1	+	–	+	+	свет	
2	+	–	+	+	темнота	
3	+	–	–	+	свет	
4	–		+	+	свет	

Задание: описать ход работы. Заполнить таблицу, сделать вывод о фотосенсибилизирующих свойствах хлорофилла.

Лабораторная работа 9.2 Наблюдение флуоресценции хлорофилла

Флуоресценция хлорофилла – испускание возбужденной молекулой хлорофилла света с длиной волны, большей, чем длина волны света, возбуждающего флуоресценцию. Флуоресценция обнаруживается по красному цвету раствора хлорофилла, рассматриваемого в отраженном свете на темном фоне. Возбуждающий флуоресценцию свет значительно интенсивнее света флуоресценции. Поэтому раствор хлорофиллов выглядит зеленым. В отраженном свете в глаз наблюдателя попадает значительно меньше возбуждающего флуоресценцию света, поэтому становится видна сама флуоресценция (рисунок).



Спиртовая вытяжка хлорофилла в отраженных (а) и проходящих лучах (б):

1 – свет лампы, освещающий пробирку с раствором хлорофилла и возбуждающий его флуоресценцию; 2 – свет лампы, проходящий через пробирку с раствором хлорофилла;

3 – свет лампы, отраженный от пробирки; 4 – флуоресценция хлорофилла

Независимо от длины волны возбуждающего света хлорофилл флуоресцирует только красным светом. В живом листе основным флуоресцирующим пигментом является хлорофилл *a*. При этом в листьях флуоресценция выражена гораздо слабее, чем в растворе, так как часть поглощенной энергии используется на сенсибилизирование фотохимических реакций. Поэтому возрастание интенсивности фотосинтеза, как правило, влечет за собой ослабление флуоресценции.

Цель работы: наблюдать флуоресценцию хлорофилла.

Материалы и оборудование: спиртовая вытяжка из листьев, электрическая лампа, штатив, пробирка.

Ход работы:

В пробирку наливают 3-4 мл спиртовой вытяжки пигментов. Рассматривают раствор пигментов в пробирке в отраженном свете настольной лампы (рисунок). Отмечают красную флуоресценцию спиртовой вытяжки листа, которая содержит все пигменты. Рассматривают спиртовую вытяжку листа в проходящем свете, отмечают ее зеленую окраску, обусловленную присутствием хлорофилла. В проходящем свете красная флуоресценция не видна, так как интенсивный проходящий свет маскирует ее.

Задание: описать ход работы, сделать вывод о наличии флуоресценции у хлорофилла. Описать способ наблюдения флуоресценции и цвет раствора хлорофилла в проходящем и отраженном свете.

Лабораторная работа 9.3 Определение концентрации хлорофиллов на спектрофотометре

Спектрофотометрический анализ – наиболее точный количественный метод определения содержания пигментов фотосинтеза. Концентрация пигментов на спектрофотометре определяется по оптической плотности растворов. Плотность экстракта на спектрофотометре измеряют при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения хлорофиллов *a* и *b* в красной области спектра. Концентрацию хлорофиллов рассчитывают по уравнениям для 96 % раствора этанола: $C_{\text{хл.а}} = 13,70D_{665} - 5,76 D_{649}$; $C_{\text{хл.б}} = 25,80 D_{649} - 7,60 D_{665}$, где $C_{\text{хл.а}}$ и $C_{\text{хл.б}}$ – соответственно концентрации хлорофиллов *a* и *b*, мг/л; D – экспериментально полученные величины оптической плотности при соответствующих длинах волн.

Цель работы: определить концентрацию хлорофиллов *a* и *b*, рассчитать их соотношение.

Материалы и оборудование: спиртовая вытяжка из листьев, спектрофотометр, кюветы для спектрофотометрии, 96 % этанол.

Ход работы:

Включить спектрофотометр, наполнить растворами четыре кюветы. Первую, вторую и третью кюветы наполнить до метки спиртовой вытяжкой из листьев. Четвертую – 96 % раствором этанола (холостой раствор).

На клавиатуре спектрофотометра последовательно нажать кнопки: «F» и «λ». Установить требуемую длину волны. Набрать с помощью клавиатуры требуемую длину волны.

Например, последовательно нажать кнопки: «6», «4», «9». Нажать кнопку «ENTER». На индикаторе появится заданная длина волны. $\lambda = 649$. Вставить в кюветное отверстие кювету с холостым раствором, закрыть крышку и нажать кнопку «ZERO». Произойдет измерение сигнала, соответствующего базовой величине оптической плотности равной 0,000 единиц (начало шкалы отсчета или «нуль» прибора) и на индикаторе появится сообщение $A = 0,000$. При этом раздастся непродолжительный звуковой сигнал. Поместить в кюветное отверстие кювету с исследуемым раствором, закрыть крышку и нажать кнопку «A». На индикаторе отобразится измеренная величина оптической плотности раствора. Раздастся непродолжительный звуковой сигнал.

Повторить измерение. Вставить в кюветное отверстие кювету с холостым раствором, закрыть крышку и нажать кнопку «ZERO», на индикаторе появится сообщение $A = 0,000$. Поместить в кюветное отверстие кювету с исследуемым раствором, закрыть крышку и нажать кнопку «A». На индикаторе отобразится еще одна измеренная величина оптической плотности раствора.

Оптическую плотность раствора в каждой кювете следует измерять не менее трех раз для каждой длины волны. Для избежания ошибок измерения из одного раствора наполняют не менее трех кювет.

Таким образом, для $\lambda = 649$ нм и $\lambda = 665$ нм получают по девять значений оптической плотности. Вычисляют среднее значение оптической плотности раствора при $\lambda = 649$ нм и $\lambda = 665$ нм, полученные данные вставляют в формулы расчета концентрации хлорофиллов.

Далее вычисляют величину отношения концентраций хлорофиллов a и b .

Задание: определить концентрацию хлорофиллов a и b , рассчитать их соотношение, сделать вывод из полученных данных.

ЗАНЯТИЕ 10

ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ОТ ВНУТРЕННИХ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

Лабораторная работа 10.1 Обнаружение фотосинтеза методом крахмальной пробы (по Ю. Саксу)



Видимым продуктом фотосинтеза у высших растений является крахмал, который накапливается в виде зерен в хлоропластах листа. Перед опытом растения выдерживают 1 – 2 дня в темноте.

Цель работы: освоение методики демонстрационного опыта «крахмальная проба».

Материалы и оборудование: цветная бумага, ножницы, скрепки, электроплитка, химический стакан на 600 мл, водяная баня, чашка Петри, этанол, раствор Люголя.

Растения: невысокие экземпляры пеларгонии в горшках.

Ход работы:

Листья на выдержанных в темноте растениях с обеих сторон покрывают полосками цветной бумаги с вырезанными в ней различными фигурами, скрепляя их скрепками, и выставляют растения на свет на 1 час.

По окончании экспозиции бумагу убирают, листья срезают, помещают на несколько минут в кипящую воду, затем переносят в стакан со спиртом, выдерживают на горячей бане до обесцвечивания тканей листа. Листья промывают водой, раскладывают в чашке Петри и заливают раствором Люголя. Наблюдают окраску разных зон листа.

Задание: описать ход работы, зарисовать схему опыта и его результат. Объяснить причину появления окраски разных зон листа.

Лабораторная работа 10.2 Определение площади листьев

При изучении интенсивности фотосинтеза, дыхания, транспирации чаще всего получаемые величины рассчитывают на единицу листовой поверхности, поэтому возникает необходимость ее измерения.

10.2.1 Метод отпечатков

Цель работы: определить площадь листьев разных видов растений.

Материалы и оборудование: тетрадная бумага, ножницы, весы технические.

Растения: листья пеларгонии, гибискуса, традесканции. Можно использовать листья древесных и травянистых растений.

Ход работы:

Лист растения накладывают на тетрадную бумагу, обводят контур остро отточенным карандашом, получают отпечаток листа. Вырезают бумагу по контуру листовой пластинки и взвешивают. Одновременно из такой же бумаги вырезают квадрат, например площадью 100 см^2 ($10 \times 10 \text{ см}$), и взвешивают. Площадь исследуемого листа находят по формуле $S = a \cdot c / b$, где a – масса контура листа, г; b – масса квадрата бумаги, г; c – площадь квадрата бумаги, см^2 .

Данный метод прост и достаточно точен, но малопроизводителен. Кроме того, его практически нельзя использовать при исследовании гофрированных и сложных листьев.

Задание: описать ход работы, сравнить площадь листьев разных видов растений.

10.2.2 Метод высечек

Цель работы: определить площадь листьев разных видов растений.

Материалы и оборудование: ножницы, весы технические, сверла.

Растения: листья пеларгонии, гибискуса, традесканции.

Ход работы:

С растений быстро срезают листья и взвешивают. Затем из каждого листа пробочным сверлом определенного диаметра выбирают несколько высечек, объединяют их и взвешивают. Площадь исследуемого листа находят по формуле $S = a \cdot c / b$, где a – общая масса сырых листьев, г; b – общая масса сырых высечек, г; c – площадь квадрата бумаги, общая площадь высечек, см².

Данный метод наиболее доступен и продуктивен, особенно ценен в полевых условиях

Лабораторная работа 10.3 Влияние внешних условий на интенсивность фотосинтеза водного растения

Для определения интенсивности фотосинтеза водных растений можно использовать метод счета пузырьков кислорода. На свету в листьях происходит процесс фотосинтеза, продуктом которого является кислород, накапливающийся в межклетниках. При срезании стебля избыток газа начинает выделяться в виде непрерывного тока пузырьков, быстрота образования которых зависит от интенсивности фотосинтеза. Данный метод не отличается большой точностью, но зато очень прост и дает наглядное представление о тесной зависимости процесса фотосинтеза от внешних условий.

Цель работы: выявить зависимость интенсивности фотосинтеза от внешних условий.

Материалы и оборудование: пробирка, стакан на 400 – 600 мл для теплового экрана, стеклянная палочка, пинцет, электрическая лампа, термометр, линейка, 0,5 % раствор NaHCO₃, 1 % раствор K₂Cr₂O₇, серно-аммиачно-медная соль (4 % раствор медного купороса, насыщенный аммиаком).

Растения: элодея канадская.

Ход работы:

Выбирают здоровое растение элодеи. Под водой пинцетом обламывают веточку длиной 3–4 см с верхушечной почкой и помещают в пробирку с водой, обогащенной CO₂ с помощью 0,5 % раствора питьевой соды. Элодею помещают в пробирку верхушкой вниз, так, чтобы свежесрезанный кончик ветки был на 5 см ниже поверхности воды. Пробирку с веточкой помещают во внешний стакан с температурой воды 27 °С. Слой воды служит тепловым фильтром.

Из свежесрезанного побега, помещенного на свет, начинают выделяться пузырьки газа – происходит фотосинтез. Если пузырьки крупные и поступают редко, то нужно слегка придавить кончик среза пинцетом или слегка прижать его стеклянной палочкой к стенке пробирки. Это изменит величину пузырьков и скорость их выделения. Иногда полезно обновить срез.

10.3.1 Влияние освещенности. Веточку элодеи помещают сначала под лампу, а затем отодвигают на расстояние 5, 15, 25, 50 и 100 см. Величина освещенности при этом меняется пропорционально квадрату расстояния от лампы. Показателем интенсивности фотосинтеза служит количество пузырьков, выделяющихся за 1 минуту. Счет пузырьков повторяют трижды. Для каждого расстояния берут среднее из трех отсчетов.

Задание: описать ход работы, посчитать среднее число пузырьков, которые выделяются за 1 мин на разном расстоянии от лампы, сделать выводы.

10.3.2 Влияние спектрального состава света. Подсчитывают количество пузырьков при освещении белым светом (пробирка погружена в стакан с водой). Затем проводят наблюдения при красном экране, заменяя воду в наружном стакане раствором 1 % K₂Cr₂O₇, который пропускает красные, оранжевые и желтые лучи и не пропускает сине-фиолетовые. Определяют интенсивность фотосинтеза на синем экране, наливая в наружный стакан раствор серно-аммиачно-медной соли, пропускающий голубые, синие и фиолетовые лучи, но

задерживающий длинноволновую часть спектра. Все три наблюдения проводят с жидкостями одинаковой температуры и на одном расстоянии от источника света.

Задание: описать ход работы, посчитать среднее число пузырьков, которые выделяются за 1 мин при освещении длинноволновым и коротковолновым светом, сделать выводы.

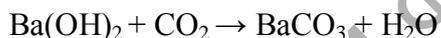
10.3.3 Влияние температуры. В наружный стакан наливают воду различной температуры – 30 °С, 25 °С, 20 °С и 15 °С. Проводят отсчеты при одинаковом расстоянии от источника света.

Задание: описать ход работы, посчитать среднее число пузырьков, которые выделяются за 1 мин при воздействии на растение различных температур, сделать выводы.

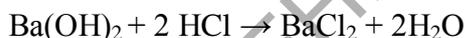
ЗАНЯТИЕ 11 ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ

Лабораторная работа 11.1 Определение интенсивности дыхания в закрытом сосуде (по Бойсен-Иенсену)

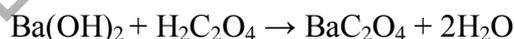
Метод заключается в учете количества CO₂, выделяемого семенами при дыхании. Процесс поглощения диоксида углерода баритом можно записать в виде следующего уравнения:



Избыток барита, не прореагировавшего с CO₂, оттитровывают раствором HCl или щавелевой кислоты:



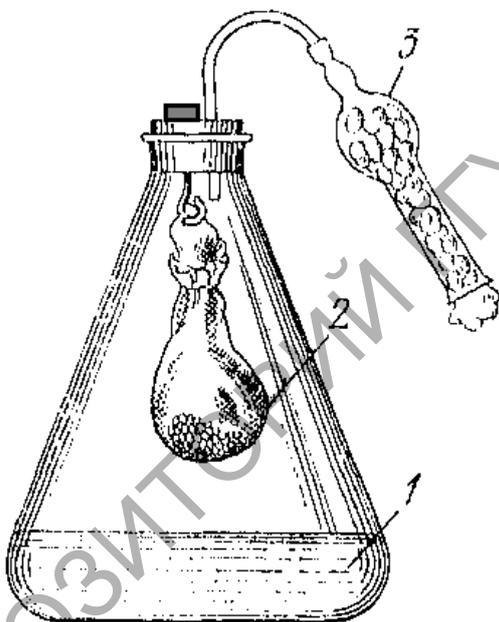
или



Цель работы: доказать, что при дыхании растений выделяется CO₂ и определить интенсивность дыхания у сухих и проросших семян разных растений.

Материалы и оборудование: конические колбы на 250 мл, бюретка на 25 мл для титрования и на 100 мл для дозирования раствора Ba(OH)₂, штативы для бюреток, мерная пипетка на 20 мл; резиновые пробки с небольшим отверстием, также закрытым пробкой; марля, нитки, ножницы; 0,02 н раствор Ba(OH)₂, 0,02 н раствор HCl (готовят из стандарт-титра), 1% раствор фенофталеина; лабораторные электрические весы.

Растения: проросшие и сухие семена разных сельскохозяйственных культур.



Ход работы:

Опыт ставится в конических колбах. Перед опытом все колбы держат открытыми в течение 15-20 минут. Количество колб должно соответствовать числу опытных объектов + контроль..

В марлевые мешочки помещают 4-5 г семян. В колбы (рисунок) наливают при помощи бюретки по 20 мл 0,02 н Ba(OH)₂ (1) и закрывают колбы пробками. В опытную колбу, приоткрыв ее, быстро подвешивают на крючок пробки мешочек с семенами (2) или закрепляют нитку, которой завязан мешочек, пробкой. Другую колбу оставляют в качестве контроля. Выдерживают все колбы 40 мин при комнатной температуре (20 °С).

В течение опыта периодически осторожно покачивают колбы, чтобы разрушить пленку BaCO₃, образующуюся на поверхности барита и препятствующую полноте поглощения CO₂.

Затем быстро вынимают из колбы мешочек с семенами, добавляют три капли фенолфталеина и оттитровывают избыток барита 0,02 н раствором HCl до слабо-розового окрашивания, исчезающего от одной капли кислоты. При титровании колбы закрывают пробкой, через которую проходит кончик пипетки, присоединенный к бутылке с баритом. Так же оттитровывают барит в контрольной колбе.

Интенсивность дыхания J (в мг CO₂, выделяемого 1 г семян естественной влажности за 1 ч) рассчитывают по формуле:

$$J = \frac{(a-b) \cdot 0,44 \cdot 60}{t \cdot n},$$

где a и b – количества 0,02 н соляной кислоты, израсходованной на титрование барита соответственно в контрольном и опытном вариантах, мл; 0,44 – количество CO₂, мг, соответствующее 1 мл 0,02 н раствора соляной кислоты; n – масса семян, г; t – время экспозиции, мин; 60 – коэффициент пересчета на 1 ч.

Результаты опыта записывают в таблицу.

Интенсивность дыхания семян

Объект	Навеска семян n , г	Объем барита, мл	Объем 0,02 н HCl, пошедшей на титрование		$(a-b)$, мл	Интенсивность дыхания мг CO ₂ , выделяемого 1 г семян естественной влажности за 1 ч
			контроль a , мл	опыт b , мл		

Задание: описать ход работы. Заполнить таблицу, сделать вывод об интенсивности дыхания растительных объектов.

Лабораторная работа 11.2 Определение активности каталазы в растительных объектах

В процессе дыхания в качестве побочного продукта окисления веществ образуется пероксид водорода, оказывающий в высоких концентрациях токсичное действие на цитоплазму. Нейтрализация пероксида водорода при участии фермента каталазы идет до воды и молекулярного кислорода по уравнению: $2\text{H}_2\text{O}_2 \xrightarrow{\text{каталаза}} 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$. Об активности каталазы судят по объему кислорода, выделяющегося в результате разложения пероксида водорода.

Цель работы: освоить методику определения активности каталазы в растительных тканях и определить активность каталазы в листьях комнатных растений.

Материалы и оборудование: промытый речной песок, порошок мела, 3 % раствор перекиси водорода; фарфоровая ступка с пестиком, пипетки на 5 мл, мерные цилиндры на 25 мл, прибор для определения активности каталазы, весы.

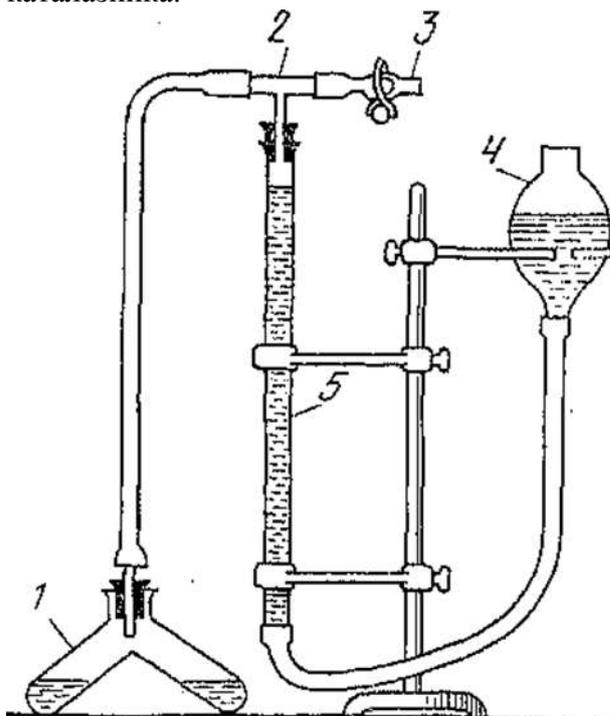
Растения: листья пеларгонии и гибискуса.

Ход работы:

Перед началом работы следует ознакомиться с прибором для определения каталазной активности. Для определения объема кислорода, выделяющегося при разложении пероксида водорода, пользуются прибором (рисунок), который состоит из каталазника 1, бюретки на 50 мл 5 и стеклянной грушевидной воронки 4, соединенных трубками и стеклянным тройником 2. Трубка на свободном конце тройника снабжена зажимом 3. Бюретка и грушевидная воронка закреплены в штативе. Их заполняют дистиллированной водой до половины объема.

Навеску листьев 0,5 г растирают в фарфоровой ступке с кварцевым песком, добавляют 0,5 г мела для создания щелочной реакции (рН 7,7 оптимальна для работы каталазы). Во

время растирания вливают небольшими порциями 20 мл воды, смесь вносят в одно колено каталазника.



Если каталазник меньшего объема, то объем добавляемой воды следует уменьшить до 10 или 5 мл. В другое колено помещают 5 мл 3 % раствора перекиси водорода. Каталазник закрывают пробкой с трубкой, не допуская смешивания жидкостей.

При открытом зажиме, то есть при атмосферном давлении, поднимая или опуская грушу, устанавливают в бюретке уровень жидкости на нулевом делении. Закрывают зажим и быстрым изменением положения каталазника смешивают жидкость в обоих коленах. Затем, все время встряхивая каталазник, по снижению уровня воды в бюретке отмечают объем кислорода (в мл), выделенного в течение 3 минут. Зажим закрыть, суспензию растительной ткани в реакторе смешать с

С этого момента начинают отсчет времени. Начнется выделение кислорода, который поступит в бюретку, и жидкость в ней опустится. Для равномерного выделения кислорода смесь в реакторе постоянно переливают из одного колена в другое. Реакция должна происходить при атмосферном давлении, для создания которого жидкости в бюретке и груше поддерживают на одном уровне.

Определяют активность каталазы отдельно в листьях испытуемых растений. Результаты определения активности фермента записывают в таблицу.

Растительный объект	Навеска, г	Выделилось O_2 за 3 мин, мл	Активность каталазы, мл O_2 на 1 г сырого материала за 1 мин
Пеларгония			
Гибискус			

Задание: описать ход работы. Заполнить таблицу, сделать вывод об активности каталазы в листьях испытуемых растений

ЗАНЯТИЕ 12 ФЕРМЕНТЫ ДЫХАНИЯ

Лабораторная работа 12.1 Обнаружение дегидрогеназ в семенах фасоли

Дегидрогеназы – это ферменты, активирующие и отщепляющие водород от окисляемого субстрата. Обнаружение дегидрогеназ основано на их способности передавать водород какому-нибудь акцептору, который, восстанавливаясь, меняет свою окраску. В качестве акцептора водорода может быть взята метиленовая синь, переходящая в восстановленном состоянии в бесцветную лейкоформу.

Цель работы: обнаружить присутствие дегидрогеназ в живых семенах фасоли.

Материалы и оборудование: 1 % раствор метиленовой сини, электроплитка, нагретая до 25 – 30 °С водяная баня, пробирки – по 2 на стол, резиновые пробки для пробирок, химические стаканы.

Растения: набухшие суточные семена фасоли.

Ход работы:

С набухших семян фасоли снимают кожуру. Часть семян убивают кипячением в течение 10 минут (в химическом стакане на электроплитке). Затем по 3 шт. живых (опытных) и убитых (контрольных) семян помещают в две пронумерованные пробирки, заливают 1 % раствором метиленовой сини, выдерживают 10 минут. Через 10 минут раствор метиленовой сини из пробирок сливают, семена промывают водопроводной водой. После промывания все семена должны иметь темно-синюю окраску. Окрашенные семена в пробирках заливают водой, пробирки закрывают пробками и ставят на водяную баню с температурой 25 – 30 °С.

Через 1,5–2 часа можно заметить, что непрокипяченные семена теряют синюю окраску. Это происходит потому, что дегидрогеназы, участвующие в дыхании клеток, активировали и сняли водород с дыхательного материала, а затем передали его на метиленовую синь, которая восстановилась и обесцветилась. Если с обесцвеченных семян слить воду, то на воздухе они снова синеют, так как лейкоформа метиленовой сини окисляется. Семена в контрольной пробирке остаются синими, поскольку при кипячении дегидрогеназы разрушились.

Задание: описать схему опыта, зарисовать живые и мертвые семена, сделать вывод о работе дегидразы семян исследуемой культуры.

Лабораторная работа 12.2 Обнаружение пероксидазы в соке клубня картофеля

Пероксидаза играет важную роль в окислительно-восстановительных процессах, протекающих в растительном организме при дыхании и брожении, т.е. она является дыхательным ферментом. Она способна окислять органические соединения лишь с помощью каких-либо органических перекисей. В растениях перекись водорода образуется под действием оксидаз (полифенолоксидаза, монофенолоксидаза). Пероксидаза вместе с перекисью водорода образует комплексные соединения, в результате чего перекись активизируется и приобретает способность действовать как акцептор водорода. Она может окислять полифенолы и некоторые органические амины. Например, под действием пероксидазы и перекиси водорода гидрохинон переходит в интенсивно буро окрашенный хинон.

Цель работы: обнаружить присутствие пероксидазы в соке клубней картофеля.

Материалы и оборудование: 1 % раствор гидрохинона, 3 % раствор перекиси водорода, вода. Пробирки – 5 шт. на стол, скальпель, пипетки, пластиковые тарелки, терка (желательно-пластиковая), марля.

Растения: клубни картофеля.

Ход работы:

На терке натирают очищенный клубень картофеля. Из мезги через марлю отжимают сок и собирают в коническую колбу на 50 мл.

В штативе нумеруют пять пробирок. В первую приливают 1 мл картофельного сока, 5 мл 1 % раствора гидрохинона и 1 мл 3 % раствора перекиси водорода. Во вторую – 5 мл 1 % раствора гидрохинона и 1 мл 3 % раствора перекиси водорода. В третью – 1 мл картофельного сока и 5 мл 1 % раствора гидрохинона. В четвертую – 1 мл предварительно прокипяченного в течение 1 мин картофельного сока и 1 мл перекиси водорода. В пятую – 1 мл картофельного сока.

Наблюдают изменение цвета жидкостей в пробирках. Результаты записывают в таблицу.

Обнаружение пероксидазы в соке картофеля

Вариант	Состав смеси в пробирке			Окраска раствора в пробирке
	картофельный сок	перекись водорода	гидрохинон	
1	+	+	+	
2	–	+	+	
3	+	–	+	
4	+	+	–	
5	+	–	–	

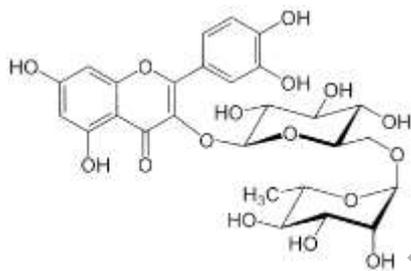
При окислении гидрохинона в хинон раствор буреет. Наблюдается некоторое побурение самого картофельного сока без добавления гидрохинона и пероксида водорода, что связано с действием полифенолоксидазы, окисляющей полифенолы тканей картофеля с участием молекулярного кислорода.

Задание: записать схему опыта, в таблицу внести результаты. Сделать вывод о проявлении активности пероксидазы в соке клубня картофеля

Лабораторная работа 12.3 Определение содержания рутина в листьях чайного куста⁴

В растениях имеется группа природных соединений, принадлежащих к флавоновым пигментам (биофлавоноидам) и имеющих полифенольный тип строения. А.В. Палладиным было установлено, что в процессе дыхания растений участвуют в качестве промежуточных звеньев вещества циклического строения, способные окисляться и восстанавливаться, являясь, таким образом, переносчиками водорода от субстрата к кислороду с образованием воды, меняя при этом свою окраску. Эти вещества А.В. Палладию назвал «дыхательные хромогены». По своему химическому строению дыхательные хромогены являются производными фенолов и были объединены под общим названием «полифенолы». К их числу относится рутин (витамин Р) - кристаллическое вещество желто-оранжевой окраски.

Особенно много веществ с Р-витаминным действием в листьях чая, листьях и цветах гречихи, плодах шиповника, в коре лимона, в незрелых плодах грецкого ореха (мякоти) и др. Так, из листьев чая был выделен препарат (А. Л. Курсанов с сотрудниками), получивший название "витамин Р из листьев чая", а из листьев цветов гречихи - препарат, названный рутином. Оба препарата обладают Р-витаминным действием.



Количественное определение рутина основано на его способности окисляться перманганатом. В качестве индикатора применяется индигокармин, который вступает в реакцию с перманганатом после того, как окислится весь рутин.

Цель работы: обнаружить присутствие рутина в листьях чайного куста.

Материалы и оборудование: колба коническая на 100 мл; 0,05 н раствор перманганата калия; индикатор индигокармин (0,25 % раствор в 50 % этаноле); коническая колба на 50 мл; пипетка на 10 мл; бюретка.

Растения: чай крупнолистной.

Ход работы:

К 100 мг листьев чая приливают 50 мл горячей дистиллированной воды и проводят экстракцию в течение 5 мин. Отбирают 10 мл экстракта чая и переносят в коническую колбу, добавляют 10 мл дистиллированной воды и 10 капель индигокармина. Пробу титруют 0,05 н раствором перманганата калия до появления устойчивой желтой окраски.

Процентное содержание рутина рассчитывают по формуле:

$$X = \frac{3,2 \cdot A \cdot V_1 \cdot 100}{V_2 \cdot m \cdot 1000},$$

где: X – содержание витамина Р, мг%; A – количество 0,05н раствора перманганата калия, пошедшее на титрование, мл; m – количество сухого чая, взятого для анализа, г; V_1 – объем вытяжки, взятой для титрования, мл; V_2 – объем воды, добавленной к сухому чаю для экстракции, мл; 100 – коэффициент для вычисления процентного содержания; 1000 – коэффициент для перевода в мг.

Задание: записать схему опыта, вычислить среднее (по результатам всей подгруппы) содержание рутина в листьях чайного куста⁵.

⁴ Можно предложить студентам принести разные сорта черного и зеленого чая (чайную ложку).

⁵ Если имеются разные сорта чая, то можно сравнивать их между собой.

ЗАНЯТИЕ 13 СТРЕСС И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ У РАСТЕНИЙ

Лабораторная работа 13.1 Действие криопротекторов на жизнеспособность клеток растительных тканей при замораживании

При воздействии отрицательных температур на растительные ткани в межклетниках образуется лед, который, оттягивая воду из клеток, обезвоживает протоплазму. Кристаллы льда, образующиеся непосредственно в клетках, оказывают механическое воздействие, в результате чего нарушается внутренняя структура протоплазмы, резко повышается ее проницаемость, а при длительной экспозиции на морозе наступает отмирание. Скорость отмирания протоплазмы клеток зависит как от температуры и времени экспозиции, так и от водоудерживающей способности самой клетки. Увеличение количества растворимых сахаров в зимующих органах растений повышает водоудерживающую способность тканей.

Цель работы: показать, что защитное действие смеси глицерина и сахарозы, используемых в качестве криопротекторов, выше, чем действие их чистых растворов.

Материалы и оборудование: кристаллизатор, скальпели, лезвия, термометр со шкалой от -50 до +50 °С, водяная баня, электроплитка, пробирки, штатив для пробирок, химические стаканы, линейки, пробочное сверло большого диаметра (8-10 мм), поваренная соль, снег или кубики льда, 12 %-ный раствор глицерина, 2М растворы сахарозы, пипетки на 5-10 мл.

Растения: корнеплоды свеклы.

Ход работы:

Вариантами опыта являются результаты, полученные каждой парой студентов. Из корнеплода столовой свеклы пробочным сверлом диаметром 8-10 мм вырезают цилиндр и разрезают его на диски толщиной 2-3 мм. Все диски (общее их число 105) должны быть одинаковыми. Затем их помещают в химический стакан и тщательно промывают водой, чтобы удалить клеточный сок, вытекающий из поврежденных клеток.

Отмытые диски по 5 штук помещают в 7 пробирок, в каждой из которых находится по 5 мл следующих жидкостей:

- 1) дистиллированной воды;
- 2) 2М раствора сахарозы;
- 3) 1М раствора сахарозы;
- 4) 12 %-ного раствора глицерина;
- 5) 12 %-ного раствора глицерина и 2М раствора сахарозы в соотношении 1:1 (по 2,5 мл);
- 6) 12 %-ного раствора глицерина и 1М раствора сахарозы в соотношении 1:1 (по 2,5 мл);
- 7) 12 %-ного раствора глицерина и 0,5М раствора сахарозы в соотношении 1:1 (по 2,5 мл).

Все пробирки помещают в охлаждающую смесь, состоящую из трех частей снега или льда и одной части сухой поваренной соли (температура -21 °С). Пробирки выдерживают в ней до полного замерзания содержимого.

После этого пробирки переносят в водяную баню с температурой 25-30 °С для размораживания. После оттаивания растворы тщательно перемешивают и сравнивают интенсивность их окрашивания.

Задание: описать ход работы. Расположить пробирки в ряд по мере увеличения интенсивности окрашивания растворов. Установить связь между интенсивностью окрашивания растворов и составом смесей, находящихся в этих пробирках. Сделать выводы о роли криопротекторов (сахарозы и глицерина) и их смесей в сохранении жизнеспособности клеток растительных тканей при их замораживании.

Лабораторная работа 13.2 Определение устойчивости тканей листьев растений к высоким температурам

При экстремальных воздействиях на растительные ткани, например при повышении температуры, мембраны клетки, в том числе и мембраны хлоропластов, теряют свойство полупроницаемости. Вследствие этого ионы водорода, присутствующие в клетке, замещают атом Mg в молекуле хлорофилла, который превращается в феофитин, имеющий бурый цвет. Чем больше хлорофиллоносных клеток повреждено, тем большая площадь листа буреет.

Цель работы: сравнить устойчивость к высоким температурам листьев разных видов растений.

Материалы и оборудование: нитки, плотная бумага для этикеток, ножницы, водяная баня, электроплитка, термометр, кристаллизаторы, листы белой бумаги, 0,2 М раствор HCl.

Растения: хвоя туи западной, листья комнатных растений – пеларгонии, гибискуса и др.

Ход работы:

Вариантами опыта являются результаты, полученные каждой парой студентов. Из плотной бумаги вырезают этикетки, на них записывают значение максимальной температуры, при которой будут выдерживаться хвоя и листья – 40, 45, 50, 55 и 60 °С. Этикетки нитками привязывают к черешкам листьев, или кончикам веточек туи, так.

В водяной бане поддерживают температуру 40 °С. В воду опускают хвою и листья растений, взятых для опыта. Первую пробу извлекают из бани через 20 мин и временно переносят в кристаллизатор с водой комнатной температуры. Затем температуру в бане поднимают на 5 °С. Через 5 мин из нее извлекают вторую пробу листьев, их также переносят в кристаллизатор с водой. Постепенно температуру воды в бане доводят до 60 °С, забирая пробы каждые 5 мин после увеличения температуры в бане на каждые 5 °С.

Затем листья извлекают из воды комнатной температуры и заливают 0,2М раствором HCl, в котором листья приобретают бурую окраску (если у растений клеточный сок кислый, то листья буреют уже в воде). Время пребывания в кислоте должно быть одинаковым для всех листьев.

Через 10 мин листья извлекают из раствора соляной кислоты, переносят в воду, промывают и раскладывают на листах белой бумаги в порядке увеличения площади бурой окраски.

Задание: описать ход работы. Сравнить степень повреждения листьев при разной температуре у разных растений. Листья зарисовать и раскрасить поврежденные участки. Сделать выводы.

Лабораторная работа 13.3 Выявление степени солеустойчивости растений по солевым некрозам

В зависимости от типа анионов выделяют хлоридный, сульфатный, хлоридно-сульфатный и карбонатный типы засоления почв. Плохой рост гликофитов на засоленных почвах обусловлен совместным действием на растения ряда факторов: физиологической засухи (ввиду высокого осмотического давления почвенного раствора), неблагоприятного ионного состава почвенного раствора, щелочной реакцией почвенного раствора, конкурентных взаимоотношений ионов при поглощении растением (в результате чего происходит поглощение избыточного количества балластных элементов) и т.д. Для сравнительной оценки степени солеустойчивости растений можно использовать особенности состояния листьев после их выдерживания в достаточно концентрированных растворах солей, с которыми обычно бывает связано засоление почвы.

Цель работы: сравнительная оценка солеустойчивости растений по солевым некрозам листьев.

Материалы и оборудование: 5 % растворы солей NaCl, Na₂SO₄ и Na₂CO₃, дистиллированная вода, стаканы химические на 600 мл – по 4 шт. на один рабочий стол, миллиметровая бумага.

Растения: листья традесканции, пеларгонии и гибискуса.

Ход работы:

Вариантами опыта являются результаты, полученные каждой парой студентов.

В химические стаканы наливают по 200 мл 5 % растворов NaCl, Na₂SO₄ и Na₂CO₃, а также дистиллированной воды. Срезают по одному листу растений изучаемых видов, на миллиметровой бумаге выводят их абрис для последующего определения площади листовой пластинки. Листья изучаемых растений погружают в воду (контрольный вариант) и растворы NaCl, Na₂SO₄, Na₂CO₃.

Через 15, 30 и 45 минут проводят наблюдения за состоянием листьев, отмечая такие признаки повреждений, как потеря тургора, появление инфильтрационных пятен, появление участков отмерших тканей листа и его подсыхание, скручивание краев листьев и т.д.

Определяют степень повреждения листьев солями, измеряя каждый раз площадь, занятую некрозами, и выражая ее в процентах от всей площади листьев, участвующих в данном опыте. Результаты опыта записывают в таблицу.

Влияние солей на степень повреждения листьев

Растение	Вариант опыта	Контроль, H ₂ O	Применяемые соли		
			NaCl	Na ₂ SO ₄	Na ₂ CO ₃
через 15 мин					
Традесканция	1				
	2				
	3 и т.д.				
Пеларгония	1				
	2				
	3 и т.д.				
Гибискус	1				
	2				
	3 и т.д.				
через 30 мин					
Традесканция	1				
	2				
	3 и т.д.				
Пеларгония	1				
	2				
	3 и т.д.				
Гибискус	1				
	2				
	3 и т.д.				
через 45 мин					
Традесканция	1				
	2				
	3 и т.д.				
Пеларгония	1				
	2				
	3 и т.д.				
Гибискус	1				
	2				
	3 и т.д.				

Задание: описать ход работы. Сделать выводы о солеустойчивости изучавшихся видов растений и фитотоксичности применявшихся солей.

3.1 Перечень вопросов к экзамену¹

1. Структура и функции мембран растительной клетки. Понятие липидного рафта. Белковая природа проницаемости и сенсорной функции мембран.
2. Жизненный цикл растительной клетки. Роль клеточной стенки и цитоскелета в росте клетки. Роль вторичной клеточной стенки в дифференциации клетки.
3. Принципы регуляции процессов на клеточном уровне. Функциональное взаимодействие компартментов клетки. Теория ретроградной сигнализации.
4. Энергетический обмен в растительной клетке. Понятие макроэргической связи. Значение макроэргических соединений в метаболизме живого организма.
5. Мембрана как структурная основа биоэнергетических процессов. Теория хемиосмотического сопряжения П. Митчела. Строение и принцип работы АТФазы.
6. Свойства и роль воды в жизнедеятельности растений. Содержание и формы воды в растении.
7. Термодинамические основы водного обмена растений: активность воды, химический потенциал воды, водный потенциал, матричный потенциал, осмотический потенциал, гидростатический (потенциал давления).
8. Поглощение воды растительной клеткой. Механизм транспорта воды через плазматические мембраны.
9. Молекулярная организация и функция аквапоринов, регуляция их работы. Набухание (коллоидно-химический механизм поглощения воды).
10. Корневая система как орган поглощения воды. Корневое давление и возможные механизмы его возникновения. Гуттация и «плач» растений.
11. Пути ближнего и дальнего транспорта воды. Механизм передвижения воды по растению.
12. Движущие силы восходящего тока воды в растении. Верхний и нижний концевые двигатели, процессы адгезии и когезии.
13. Лист как орган транспирации. Физиологическое значение транспирации. Устьичное и внеустьичное регулирование транспирации.
14. Физиология устьичных движений.
15. Количественные показатели транспирации: интенсивность, продуктивность, транспирационный коэффициент.
16. Зависимость транспирации от внешних условий (света, температуры, влажности воздуха и почвы) и внутреннего состояния растений.
17. Суточный и сезонный ход транспирации.
18. Макроэлементы: азот, фосфор, калий, сера, кальций, магний – структурная и каталитическая функция в метаболизме, функциональные и габитуальные нарушения при недостатке в растении.
19. Микроэлементы: железо, медь, марганец, цинк, молибден, кобальт, бор – структурная и каталитическая функция в метаболизме, функциональные и габитуальные нарушения при недостатке в растении.

¹ При проведении экзамена в форме компьютерного тестирования используются тесты, находящиеся по адресу: <http://dot3.gsu.by/mod/quiz/view.php?id=427>.

20. Взаимодействие ионов: антагонизм, синергизм, аддитивность – молекулярные основы взаимодействий. Физиологически кислые, щелочные и нейтральные соли. Уравновешенные питательные растворы.

21. Поступление ионов из окружающей среды в клетку. Роль процессов диффузии и адсорбции. Транспорт ионов через плазматическую мембрану.

22. Радиальный транспорт ионов в тканях корня и их метаболизация. Симпластический и апопластический пути.

23. Дальний транспорт ионов в растениях. Использование и накопление элементов в разных частях растений. Перераспределение и реутилизация минеральных веществ.

24. Поглощение ионов клетками листа; отток ионов из листьев. Перераспределение и реутилизация веществ в растении.

25. Ассимиляция нитрата и аммония. Синтез и распад белков.

26. Фиксация молекулярного азота атмосферы. Организмы, осуществляющие азотфиксацию.

27. Фосфорный обмен растений. Фосфорсодержащие соединения, их роль в жизнедеятельности растительных организмов.

28. Обмен серы у растений. Ассимиляция сульфата. Участие серы в окислительно-восстановительных реакциях.

29. Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ. Роль влажности, аэрации, температуры и кислотности почвы.

30. Микориза и ее роль в минеральном питании древесных растений. Влияние ризосферной микрофлоры на поглощение веществ.

31. Органические, минеральные и бактериальные удобрения. Общая характеристика.

32. Критические и максимальные периоды потребления минеральных элементов растениями. Сбалансированность минерального питания. Условия эффективного применения удобрений.

33. Беспочвенные методы выращивания растений: гидропоника, аэропоника, агрегатопоника.

34. Клеточные основы роста растений. Эмбриональная фаза роста клеток, рост растяжением, дифференцировка, детерминация, дедифференцировка, передифференцировка, тотипотентность.

35. Общие закономерности роста растений. Ростовые корреляции, полярность, регенерация. Кривая роста. Периодичность роста и состояние покоя. Виды покоя.

36. Фитогормоны как химические факторы, регулирующие рост и развитие растений. Основные группы фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен. Биосинтез в растении, рецепция, транспорт и функции.

37. Новые гормон активные соединения: брассиностероиды, жасминовая и салициловая кислоты, системин. Биосинтез в растении, рецепция, транспорт и функции.

38. Ростовые и тургорные движения растений. Тропизмы (фото-, геотропизм и др.). Гормональная природа тропизмов. Настии. Сейсмонастические движения.

39. Влияние температуры на рост. Чувствительность к температуре отдельных физиологических процессов; отдельных органов; видов растений.

40. Зависимость роста от света. Субстратная и регуляторная роль света. Рецепция световых сигналов.

41. Фоторецепция в красной области спектра: фитохромная система. Фотоконверсия фитохрома. Этиоляция и деэтиоляция. Внутренние часы и фитохромная система.

42. Криптохром – рецептор синего света, локализованный в ядре и цитоплазме.

43. Фототропин – мембранный рецептор синего света. Суперхром – «кентавр с головой фитохрома и туловищем фототропина».

44. Зависимость роста от влажности почвы и воздуха; газового состава атмосферы, минерального питания. Взаимодействие факторов.

45. Продолжительность онтогенеза и его типы. Этапы онтогенеза – основные особенности. Возрастные изменения.

46. Влияние внешних условий на зацветание. Фотопериодическая индукция зацветания. Роль влажности и минерального питания.

47. Гормональная теория зацветания растений М.Х. Чайлахяна. Гормоны цветения. Формирование мужских и женских цветков.

48. Развитие и созревание плодов и семян. Образование плода. Физиологические и биохимические изменения плодов при созревании. Влияние внешних условий на созревание и качество плодов и семян.

49. Физиология старения растений. Старение клетки, органа, организма. Причины и механизмы старения и смерти – основные гипотезы.

50. Механизмы клеточной смерти у растений. Некроз и программируемая клеточная смерть. Молекулярные и клеточные механизмы программируемой клеточной смерти, ее функции в жизни растений.

51. Особенности морфологии и анатомии листа в связи с функцией фотосинтеза. Поглощение энергии света листьями. Энергетический баланс листа. Коэффициент полезного действия фотосинтеза листа.

52. Элементы ультраструктуры хлоропластов: двойная мембрана, строма, тилакоиды, граны. Значение внутренней компартментации хлоропласта. Химический состав и физические свойства тилакоидных мембран. Б

53. иогенез хлоропластов, пути и характеристика основных этапов образования. Фоторегуляция, гормональная и генетическая регуляция биогенеза хлоропластов.

54. Хлорофиллы. Химическая структура, химические и физические (спектральные) свойства.

55. Билихромопротеиды (фикобиллины). Распространение, химическое строение, спектральные свойства. Роль в фотосинтезе.

56. Каротиноиды. Химическое строение, свойства. Спектры поглощения. Функции в фотосинтезе.

57. Организация и функционирование пигментных систем. Электронно-возбужденное состояние пигментов и типы дезактивации возбужденных состояний. Миграция энергии в системе фотосинтетических пигментов. Понятие о фотосинтетической единице и реакционных центрах.

58. Фазы фотосинтеза. Преобразование энергии в реакционном центре. Реакции, связанные с выделением кислорода в фотосинтезе.

59. Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза. Представление о совместном функционировании двух фотосистем.

60. Характеристика нециклического фотофосфорилирования, его физиологическое значение. Механизм работы АТФ-синтетазного комплекса при фотофосфорилировании.

61. Характеристика циклического фотофосфорилирования, его физиологическое значение.

62. С₃-путь фотосинтеза, основные этапы, их характеристика. Природа первичного акцептора углекислоты. Первичные продукты фотосинтеза, их превращения.

63. С₂-путь – фотодыхание – метаболизм гликолевой кислоты. Основные этапы, их характеристика. Физиологическая роль фотодыхания.

64. С₄-пути фотосинтеза: схемы НАДФ-МДГ С₄; НАД-МДГ С₄ и ФЕП-КК путей (см. Хелдт, Биохимия растений).

65. Метаболизм углерода по типу толстянковых (САМ-цикл), его экологическая роль.

66. Внутриклеточный транспорт ассимилятов и ближний транспорт в листе. Дальний транспорт ассимилятов. Регуляция транспорта ассимилятов.

67. Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез. Зависимость фотосинтеза от содержания хлорофилла, анатомического строения и возраста листа, скорости оттока ассимилятов. Ассимиляционное число.

68. Световые кривые фотосинтеза. Светолюбивые и теневыносливые растения, их морфологические и физиологические особенности.

69. Влияние на фотосинтез температуры, концентрации СО₂ в воздухе. Фотосинтез и водный режим растений. Роль минерального питания. Взаимодействие факторов.

70. Суточный и сезонный ход фотосинтеза. Связь фотосинтеза с продуктивностью растений.

71. Роль фотосинтеза в формировании урожая. Пути повышения биологической продуктивности растений и фитоценозов. Коэффициент полезного действия фотосинтеза насаждения.

72. Пути окисления органических веществ в клетке. Дыхательные субстраты. Ферментные системы дыхания.

73. Гликолиз, суть его реакций. Синтез сахаров при обращении гликолиза. Схема и расчет энергетического выхода.

74. Цикл трикарбоновых кислот, характеристика основных стадий цикла. Схема и расчет энергетического выхода.

75. Цикл Кребса-Корнберга (глоксилатный цикл). Использование в качестве дыхательных субстратов жиров и белков.

76. Пентозомонофосфатный путь окисления глюкозы и его роль в метаболизме клетки. Схема и расчет энергетического выхода.

77. Электрон-транспортная цепь дыхания: структурная организация, основные комплексы переносчиков электронов.

78. Окислительное фосфорилирование в электрон-транспортной цепи, энергетическая эффективность. Субстратное и окислительное фосфорилирование: сравнение.

79. Взаимосвязь фотосинтеза и дыхания. Использование энергии дыхания и промежуточных продуктов окисления дыхательного субстрата в процессах биосинтеза.

80. Зависимость дыхания от биологических особенностей растений, его физиологического состояния, возраста, вида ткани.

81. Влияние на дыхание внешних факторов (температуры, газового состава среды, интенсивности и качества света и др.). Количественные показатели газообмена.

82. Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей. Изменение интенсивности дыхания с возрастом растения. Роль дыхания в продукционном процессе.

83. Стресс, адаптация, устойчивость – определения. Классификация стрессоров. Системы регуляции стрессовых сигналов у растений.

84. Восприятие внешних сигналов. Основные типы мембранных рецепторов. Передача и преобразование внешних сигналов. Краткая характеристика компонентов сигнальной трансдукции.

85. Холодоустойчивость растений. Физиолого-биохимические изменения в клетках теплолюбивых растений при низких положительных температурах. Способы повышения холодостойкости растений.

86. Морозоустойчивость растений. Повреждения клеток и тканей при замерзании. Физиолого-биохимическая природа устойчивости растений к отрицательным температурам.

87. Действие высоких температур и жароустойчивость растений. Изменение обмена веществ, роста и развития растений. Белки теплового шока и выживание растений.

88. Водный дефицит и засухоустойчивость растений. Совместное действие на растение недостатка влаги и высокой температуры. Приспособления растений к жаре и засухе. Типы засухоустойчивости.

89. Солевой стресс. Виды засоления. Группы растений по устойчивости к засолению. Влияние засоления на растения и механизмы устойчивости. Типы галофитов. Солеустойчивость древесных и кустарниковых пород.

90. Неблагоприятное воздействие на растения газообразных токсикантов и твердых загрязнителей атмосферы. Газоустойчивость разных видов и форм древесных и кустарниковых растений.

3.2 Критерии оценок по дисциплине

10 баллов (десять):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам учебной программы, а также по основным вопросам, выходящим за ее пределы;

- точное использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы;

- безупречное владение инструментарием учебной дисциплины, умение его эффективно использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;

- выраженная способность самостоятельно и творчески решать сложные проблемы в нестандартной ситуации;

- полное и глубокое усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку, использовать научные достижения других дисциплин;

- творческая самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, активное участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

9 баллов (девять):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам учебной программы;

- точное использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы;

- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его эффективно использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;

- способность самостоятельно и творчески решать сложные проблемы в нестандартной ситуации в рамках учебной программы;

- полное усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку;

- самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях;

- творческое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

8 баллов (восемь):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем поставленным вопросам в объеме учебной программы;

- использование научной терминологии, стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать обоснованные выводы;

- владение инструментарием учебной дисциплины (методами комплексного анализа, техникой информационных технологий), умение его использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;

- способность самостоятельно решать сложные проблемы в рамках учебной программы;

- усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку с позиций государственной идеологии (по дисциплинам социально-гуманитарного цикла);

- активная самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, систематическое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

7 баллов (семь):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам учебной программы;

- использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), лингвистически и логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать обоснованные выводы;

- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;

- усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку;

- самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

6 баллов (шесть):

- достаточно полные и систематизированные знания в объеме учебной программы;

- использование необходимой научной терминологии, стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать обоснованные выводы;

- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении учебных и профессиональных задач;

- способность самостоятельно применять типовые решения в рамках учебной программы;

- усвоение основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в базовых теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им сравнительную оценку;

- активная самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, периодическое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

5 баллов (пять):

- достаточные знания в объеме учебной программы;

- использование научной терминологии, стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать выводы;

- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении учебных и профессиональных задач;

- способность самостоятельно применять типовые решения в рамках учебной программы;
- усвоение основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- умение ориентироваться в базовых теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им сравнительную оценку;
- самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

4 балла (четыре), ЗАЧТЕНО:

- достаточный объем знаний в рамках образовательного стандарта;
- усвоение основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- использование научной терминологии, стилистическое и логическое изложение ответа на вопросы, умение делать выводы без существенных ошибок;
- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении стандартных (типовых) задач;
- умение под руководством преподавателя решать стандартные (типовые) задачи;
- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им оценку;
- работа под руководством преподавателя на практических, лабораторных занятиях, допустимый уровень культуры исполнения заданий.

3 балла (три), НЕЗАЧТЕНО:

- недостаточно полный объем знаний в рамках образовательного стандарта;
- знание части основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- использование научной терминологии, изложение ответа на вопросы с существенными лингвистическими и логическими ошибками;
- слабое владение инструментарием учебной дисциплины, некомпетентность в решении стандартных (типовых) задач;
- неумение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях изучаемой дисциплины;
- пассивность на практических и лабораторных занятиях, низкий уровень культуры исполнения заданий.

2 балла (два), НЕЗАЧТЕНО:

- фрагментарные знания в рамках образовательного стандарта;
- знания отдельных литературных источников, рекомендованных учебной программой дисциплины;

- неумение использовать научную терминологию дисциплины, наличие в ответе грубых стилистических и логических ошибок:

- пассивность на практических и лабораторных занятиях, низкий уровень культуры исполнения заданий.

1 балл - один, НЕЗАЧТЕНО:

- отсутствие знаний и компетенций в рамках образовательного стандарта или отказ от ответа.

3.3 Образец тестовых заданий по дисциплине

Файл прилагается, и находится по адресу:
<http://dot3.gsu.by/course/view.php?id=1989>.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

РАЗДЕЛ 1. ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

1 ДНК в растительных клетках находится:

- а) в ядре; б) в ядре, хлоропластах и митохондриях; в) в митохондриях; г) в ядре и пластидах; д) в цитоплазме.

2 Каковы функции пероксисом?

- а) β -окисление жирных кислот; б) окисление гликолевой кислоты; в) биосинтез полисахаридов; г) фотодыхание и гидролиз белков; д) окислительное фосфорилирование.

3 Набор гидролитических ферментов находится:

- а) в пластидах; б) в митохондриях; в) в лизосомах; г) в пероксисомах; д) в глиоксисомах.

4 К одномембранным органоидам клетки относятся:

- а) эндоплазматический ретикулум, вакуоль; б) цитоскелет, комплекс Гольджи; в) эндоплазматический ретикулум, митохондрии; г) рибосомы, комплекс Гольджи; д) пластиды, лизосомы.

5 Как называется мембрана, отделяющая клеточную оболочку от цитоплазмы?

- а) тонопласт; б) мезоплазма; в) сопрягающая; г) тилакоидная; д) плазмалемма.

6 Что такое апопласт?

- а) совокупность межфибриллярных полостей клеточных стенок;
- б) совокупность протопластов всех клеток, соединенных плазмодесмами;
- в) совокупность межфибриллярных полостей клеточных стенок и межклетников;
- г) совокупность протопластов и межфибриллярных полостей клеточных стенок;
- д) совокупность вакуолей клеток в пределах одной ткани.

7 Структурную основу мембраны составляют:

- а) стероиды; б) фосфолипиды; в) пектиновые вещества; г) целлюлоза; д) жирные кислоты.

8 Немембранными структурами клетки являются:

- а) пероксисомы; б) глиоксисомы; в) вакуоли; г) цитоскелет; д) лизосомы.

9 Рост клеток растяжением обеспечивается:

- а) отложением лигнина в клеточной оболочке; б) образованием пигментов фотосинтеза;
- в) активацией систем рецепции сигналов; г) усиленным биосинтезом белков; д) увеличением объема вакуоли.

10 Для получения энергии живые клетки используют процессы:

- а) роста, развития и морфогенеза; б) минерального питания, осмоса и диффузии; в) фотосинтеза, гликолиза и дыхания; г) водного обмена, синтеза белка и фотодыхания; д) фотосинтеза, морфогенеза и минерального питания.

РАЗДЕЛ 2. ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

1 Гуттация – это выделение растениями:

- а) жидкой воды; б) парообразной воды; в) олигосахаридов; г) белков; д) избытка солей.

2 Движение воды от клеток эпидермы к сосудам ксилемы, проходящее по клеточным стенкам и межклетникам, называется:

а) симпластный путь; б) апопластный путь; в) трансмембранный путь; г) комбинированный путь; д) сигнальный путь.

3 Тургор – это:

- а) явление сжатия цитоплазмы и изгибания клеточной оболочки;
- б) явление отставания цитоплазмы от клеточной оболочки;
- в) явление потери воды цитоплазмой;
- г) напряженное состояние клетки, связанное с ее насыщением водой;
- д) явление направленного движения воды из почвы в корни.

4 Циторриз – это разновидность плазмолиза, при котором:

- а) протопласт отделяется от клеточной стенки; б) происходит гибель растительной клетки;
- в) протопласт не принимает участия; г) происходит гуттация; д) протопласт не отделяется от клеточной стенки.

5 Какие клетки корня имеют наименьшую величину водного потенциала?

- а) корневые волоски; б) клетки коры корня; в) клетки ксилемы; г) клетки, окружающие сосуды;
- д) клетки эндодермы.

6 В каком случае величина сосущей силы клетки возрастает?

- а) при превращении сахаров в крахмал; б) при повышении концентрации клеточного сока;
- в) при насыщении клеток водой; г) при повышении оводненности клеточной оболочки;
- д) при наступлении плазмолиза.

7 Увеличение диаметров сосудов ксилемы приводит к изменению гидравлической проводимости, которая:

- а) увеличивается; б) незначительно уменьшается; в) остается неизменной; г) резко уменьшается;
- д) все ответы верны.

8 Какие процессы включает в себя водный обмен растения?

- а) поглощение и расходование воды; б) поглощение и перемещение воды по растению;
- в) перемещение воды по растению и ее расходование; г) поглощение воды, перемещение ее по растению и расходование; д) поглощение воды и ее метаболизация.

9 Движение воды в клетку осуществляется по градиенту:

- а) химического потенциала; б) водного потенциала; в) гидростатического потенциала;
- г) осмотического потенциала; д) мембранного потенциала.

10 Корень, как орган поступления воды обладает свойством:

- а) отрицательного гидротропизма; б) положительного фототропизма; в) положительного гидротропизма; г) отрицательного хемотропизма; положительного геотропизма.

11 Фитогормон, способствующий закрыванию устьиц, называется:

- а) абсцизовая кислота; б) цитокинин; в) жасминовая кислота; г) ауксин; д) гиббереллин.

12 Как называется транспирация, при которой испарение идет через чечевички?

- а) устьичная; б) кутикулярная; в) гуттационная; г) перидермальная; д) пограничная.

13 Какой из предложенных факторов ослабляет интенсивность транспирации?

- а) высокий уровень оводненности тканей; б) высокая влажность воздуха; в) высокая температура;

г) сильный ветер; д) начало цветения.

14 Какие физиологические процессы, приводящие к изменению тургорного давления, осуществляются в замыкающих клетках устьиц под действием света:

а) синтез крахмала; б) фотофосфорилирование; в) поступление ионов калия; г) фотодыхание; д) изменение содержания абсцизовой кислоты.

15 Увеличение в вакуолях замыкающих клеток содержания осмотически активных веществ приводит к усилению поступления воды в вакуоли, повышению тургора и...

а) закрыванию устьиц; б) прекращению фотосинтеза и транспирации; в) падению осмотического потенциала; г) завяданию листьев; д) открыванию устьиц.

16 Что такое относительная транспирация?

а) отношение интенсивности транспирации к скорости испарения со свободной водной поверхности;
б) количество граммов воды, испарившейся в единицу времени с единицы площади листа;
в) количество граммов сухой массы, образовавшейся при испарении 1 л воды;
г) количество воды, затраченное растением на образование 1 г сухой массы;
д) сумма транспирационных потерь всеми растениями единицы площади фитоценоза плюс физическое испарение с поверхности почвы и растений.

17 За вегетационный период растения накопили 2 кг сухого вещества и испарили 2000 л воды. Продуктивность транспирации равна

а) 1000; б) 100; в) 10; г) 1; д) 0,1.

18 Чему равен транспирационный коэффициент посева, испарившего за вегетационный период 6000 л воды и накопившего за это время 3 кг сухого вещества?

а) 0,2; б) 2; в) 20; г) 200; д) 2000.

19 Гидролабильные виды растений – это:

а) виды, которые способны переносить резкие смены содержания воды;
б) виды, которые при сильном обезвоживании входят в состояние анабиоза;
в) виды, с совершенной регуляцией транспирации, что приводит к незначительным изменениям содержания в них воды;
г) пойкилогидрические растения;
д) растения влажных тропиков.

20 Какие особенности строения замыкающих клеток устьиц определяют изменение просвета устьичной щели при изменении величины тургорного давления:

а) наличие хлоропластов; б) наличие центральной вакуоли; в) наличие множества плазмодесм; г) наличие хроматофоров; д) неравномерная толщина клеточных стенок.

Раздел 3. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

1 Укажите ряд элементов, включающий только микроэлементы:

а) N, P, S, Ca, K, Mg; б) C, H, O, N; в) C, O, H, N P, S, Ca, K, Mg; г) Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, B, Cl;
д) Cs, Cd, Hg, Ag, Au, Ra.

2 Элементы, присутствующие в тканях в концентрации до 0,01%, называют:

а) микроэлементами; б) макроэлементами; в) незаменимыми; г) органогенами; д) зольными.

3 Соль, у которой быстрее поглощается катион, называется физиологически:

а) кислой; б) уравновешенной; в) щелочной; г) комплексной; д) нейтральной.

4 Транспорт веществ через мембрану растительной клетки в симпорте – это:

а) перемещение веществ путем диффузии по электрическому и концентрационному градиенту;

б) транспорт веществ по химическому градиенту в ту же сторону, что и транспорт ионов H^+ ;

в) перемещение веществ против электрохимического градиента с затратой метаболической энергии;

г) транспорт веществ в направлении, противоположном транспорту H^+ ;

д) парный транспорт веществ по электрохимическому градиенту с затратой метаболической энергии.

5 Физиологическая роль магния в жизни растений:

а) способствует продвижению углеводов из листовых пластинок в другие органы растения;

б) входит в состав ядерных белков, нуклеиновых кислот, липидов, фитина;

в) обязательный элемент хлорофилла;

г) составная часть всех аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, хлорофилла;

д) входит в состав цитохромов.

6 При дефиците калия наблюдается:

а) сине-зеленая окраска листьев с бронзовым оттенком;

б) уменьшается ветвление корней, листья бледно-зеленой окраски;

в) побледнение и пожелтение листьев;

г) пожелтение листьев снизу вверх – от старых к молодым, а также листья желтеют с краев;

д) ярко выраженный хлороз листьев.

7 Физиологическая роль железа в жизни растений:

а) катализирует начальные этапы фотосинтеза; б) обязательный элемент хлорофилла;

в) входит в состав ядерных белков и липидов;

г) составная часть всех аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и хлорофилла;

д) входит в состав углеводов.

8 При дефиците серы наблюдается:

а) побледнение и пожелтение молодых листьев;

б) сине-зеленая окраска листьев с бронзовым оттенком;

в) прекращается образование боковых корней и корневых волосков, замедляется рост корней;

г) пожелтение листьев снизу вверх – от старых к молодым, а также листья желтеют с краев;

д) ярко выраженный хлороз старых листьев.

9 Растение не усваивает азот в форме:

а) аммония; б) амидов; в) нитрата; г) N_2 ; д) мочевины.

10 Укажите ферменты, которые в растении участвуют в восстановлении нитратов до аммония:

а) нитрогеназа, нитратредуктаза; б) нитратредуктаза, нитритредуктаза;

в) нитритредуктаза, нитрогеназа; г) нитрогеназа, аминотрансфераза; д) нитратредуктаза, каталаза.

11 Нитрификация – это...

а) микробиологический процесс окисления аммония до нитрита и далее до нитрата;

б) разложение микроорганизмами азотсодержащих органических соединений с образованием нитрата;

в) выделение нитрата микроорганизмами из почвообразующих минералов;

г) внесение нитратных удобрений в почву; д) поступление нитрат-ионов в корни высших растений.

12 Элементами минерального питания, образующими макроэргические соединения, являются:
а) цинк и алюминий; б) кремний и кальций; в) сера и фосфор; г) железо и медь; д) азот и кислород.

13 Азотфиксирующий симбиоз с бобовыми растениями образуют бактерии рода:
а) Nitrosomonas; б) Nitrobacter; в) Bacillus; г) Rhizobium; д) Azotobacter.

14 В процессы азотного обмена растений включаются ионы аммония следующего происхождения:
а) образовавшийся в результате восстановления нитратов;
б) непосредственно поглощенный из почвы; в) образовавшийся в гликолатном цикле фотосинтеза;
г) в результате распада белков в стареющих органах; д) все перечисленные.

15 В основном, фосфорные удобрения вносят:
а) на зиму; б) для подкормки; в) до посева; г) в любое время; д) перед уборкой урожая.

16 Повторное использование элементов питания в растении называется:
а) синергизм; б) аллелопатия; в) аддитивность; г) реутилизация; д) симбиоз.

17 На поглощение и усвоение растением минеральных элементов влияют факторы:
а) концентрация ионов в почвенном растворе; б) аэрация почв; в) кислотность почвенного раствора; г) температура почвы; д) все перечисленные.

18 Для поглощения растением минеральных элементов требуется присутствие кислорода в ризосфере в количестве:
а) 2-3 %; б) 15-20 %; в) 20-25 %; г) 21 %; д) 18 %.

19 В условиях избытка влаги поглощения растением минеральных элементов снижается в связи с тем, что:
а) минеральные элементы становятся подвижными; б) минеральные элементы выпадают в осадок;
в) устанавливаются низкие рН почвенного раствора; г) в корне синтезируется меньше АТФ;
д) вода мешает поступлению элементов.

20 Растения поглощают определенные минеральные элементы при определенных рН почвенного раствора в связи с тем, что при данных рН :
а) развивается мощная корневая система; б) минеральные элементы становятся подвижными;
в) почва содержит больше гумуса; г) начинается цветение;
д) минеральные элементы выпадают в осадок.

РАЗДЕЛ 4. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

1 Как называется необратимое увеличение линейных размеров поверхности, массы и новообразований структур протопласта?
а) развитие растений; б) рост растений; в) онтогенез растений; г) органогенез растений;
д) морфогенез растений.

2 Показателем темпов роста растений являются:

- а) увеличение размеров; б) цветение; в) развитие метаморфозов;
- г) появление специализированных органов; д) уровень адаптации.

3 Возникновение функциональных и структурных отличий у различных клеток и тканей в процессе развития растения называется:

- а) компетенция; б) дифференциация; в) эвокация; г) корреляция; д) дефолиация.

4 Влияние одних частей организма на скорость и характер роста других называют:

- а) компетенция; б) дифференциация; в) эвокация; г) корреляция; д) дефолиация.

5 Специфическая ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфологических и физиологических градиентов и выражающаяся в различиях свойств на противоположных концах клеток, тканей, органов и всего растения, называется:

- а) компетенция; б) дифференциация; в) эвокация; г) корреляция; д) полярность.

6 Что собой представляет явление глубокого покоя?

- а) прекращение роста растений при неблагоприятных условиях;
- б) физиологическое состояние растений, при котором они уходят на зимовку;
- в) приостановка ростовых процессов, вызванная внутренними физиологическими и биохимическими причинами;
- г) отсутствие роста и развития растений под действием фотопериода;
- д) отсутствие роста при недостаточном минеральном питании.

7 Выберите движения растений, которые относятся к настиям:

- а) раскрытие соцветий одуванчика в солнечную погоду;
- б) прорастание пыльцевых трубок к семенным зачаткам;
- в) рост корня в направлении силы тяжести;
- г) колебательные движения верхушек растущих частей;
- д) рост стебля в направлении большей освещенности.

8 Выберите движения растений, которые относятся к геотропизмам:

- а) раскрытие на свету соцветий одуванчика;
- б) прорастание пыльцевых трубок к семенным зачаткам;
- в) рост корня в направлении силы тяжести;
- г) колебательные движения верхушек растущих частей;
- д) рост стебля в направлении большей освещенности.

9 Нарастание побега стимулирует высокое содержание в точке роста:

- а) гиббереллинов; б) цитокининов; в) этилена; г) ауксинов; д) абсцизовой кислоты.

10 Фитогормоны цитокинины:

- а) являются фактором физиологического покоя, процессов старения и отторжения органов;
- б) первичный индуктор клеточных делений, задерживают процессы старения;
- в) обеспечивают апикальное доминирование, тропизмы;
- г) ингибируют рост, регулируют длительность покоя;
- д) способствуют удлинению цветоножки (стрелкованию).

11 Фитогормоны гиббереллины:

- а) являются фактором физиологического покоя, процессов старения и отторжения органов;
- б) первичный индуктор клеточных делений, задерживают процессы старения;
- в) обеспечивают апикальное доминирование, тропизмы;
- г) ингибируют рост, регулируют длительность покоя;

д) способствуют удлинению цветоножки (стрелкованию).

12 Для борьбы с сорной растительностью на полях применяют синтетические препараты, которые резко тормозят рост растений. Их название:

а) инсектициды; б) дефолианты; в) гербициды; г) фунгициды; д) десиканты.

13 Как называется рецепторный белок растений, воспринимающий красный свет и регулирующий фотопериодическую реакцию?

а) фитохром; б) фукоксантин; в) зеаксантин; г) фикоцианин; д) фикоэритрин.

14 Фитогормоны стероидной природы называют:

а) ауксины; б) цитокинины; в) гиббереллины; г) фунгициды; д) брассины.

15 Направление передвижения по растению цитокининов:

- а) из листьев в восходящем и нисходящем направлении, как по ксилеме, так и по флоэме;
- б) из верхушки побега по флоэме вниз к основанию, а далее от основания корня к его окончанию;
- в) из корня в надземные органы по ксилеме;
- г) из апикальных меристем к боковым;
- д) не способны к передвижению.

РАЗДЕЛ 5. ФОТОСИНТЕЗ

1 Укажите элемент структуры листа, который принимает прямое участие в процессе фотосинтеза:

а) мезофилл; б) проводящие пучки; в) устьица; г) верхний эпидермис д) нижний эпидермис.

2 Укажите фотосинтетические пигменты высших растений:

а) антоцианы, хлорофиллы, каротиноиды; б) хлорофиллы, антоцианы, каротины;
в) ксантофиллы, антоцианы, каротиноиды; г) каротины, ксантофиллы, хлорофиллы;
д) ксантофиллы, фикобилины, каротиноиды.

3 В каких структурных компонентах хлоропласта локализованы пигменты растений?

а) в матриксе; б) в тилакоидах; в) в люмене; г) в наружной мембране;
д) в межмембранном пространстве

4 Растения зеленого цвета, потому что:

а) в клеточном соке накапливается зеленый пигмент;
б) при поглощении красного и синего света хлоропласты окрашиваются в зеленый цвет;
в) хлорофиллы отражают зеленый свет; г) хлорофиллы поглощают зеленый свет;
д) эпидермис окрашен в зеленый цвет.

5 Какая часть молекулы хлорофилла образует ее хромофорную группу?

а) порфириновое ядро; б) циклопентановое кольцо; в) остаток фитола; г) остаток метанола;
д) атом магния.

6 Фотосинтетически активной радиацией называют:

а) ближний ультрафиолет; б) инфракрасное излучение; в) видимый спектр солнечного излучения;
г) участок видимого спектра, поглощаемый пигментами хлоропластов;
д) коротковолновой ультрафиолет.

7 Какая часть молекулы каротина образует ее хромофорную группу?

- а) иононовое кольцо; б) атом магния; в) система конъюгированных двойных связей;
- г) остаток фитола; д) остаток метанола.

8 В результате взаимодействия хлорофилла с кислотой образуются:

- а) каротин и вода; б) хлорофиллиновая кислота и метанол;
- в) щелочная соль хлорофиллиновой кислоты, фитол и метанол; г) фитол и вода;
- д) феофетин и вода.

9 К какому классу органических соединений относится хлорофилл?

- а) дикарбоновая кислота; б) сложный эфир; в) полиеновый углеводород; г) двухосновный спирт;
- д) диеновый углеводород.

10 Каротиноиды поглощают:

- а) желтый и синий свет; б) оранжевый и красный свет; в) синий и фиолетовый свет;
- г) красный свет; д) синий свет.

11 Укажите продукты циклического фотофосфорилирования в фотосистеме I:

- а) ФГК, Рибулезо-1,5-дифосфат; б) НАДФН+Н⁺, O₂, глюкоза; в) АТФ;
- г) O₂, НАДФН+Н⁺, АТФ; д) АТФ, CO₂, глюкоза.

12 Роль антенного компонента фотосистемы I выполняют:

- а) хлорофиллы $a_{675-695}$, β -каротин; б) железо-серные белки; в) феофитин;
- г) димер хлорофилла a с максимумом поглощения 680 нм;
- д) димер хлорофилла a с максимумом поглощения 700 нм.

13 В каком направлении происходит миграция энергии в пигментной системе?

- а) от коротковолновых пигментов к длинноволновым;
- б) от хлорофиллов к каротиноидам;
- в) от длинноволновых пигментов к коротковолновым;
- г) от хлорофиллов к ксантофиллам; д) в любом направлении.

14 Разделение зарядов в реакционном центре, перенос электронов по фотосинтетической электрон-транспортной цепи происходит:

- а) в цитоплазме; б) в фотофизической фазе; в) в биохимической фазе;
- г) в темновой фазе; д) в фотохимической фазе.

15 Укажите схему, которая соответствует циклическому транспорту электронов в циклическому транспорту электронов в фотосистеме I::

- а) $P_{700} \rightarrow P_{700}^* \rightarrow A_0 \rightarrow A_1 \rightarrow F_x \rightarrow F_A/F_B \rightarrow \Phi D \rightarrow \Phi NP \rightarrow \text{НАДФ}^+$;
- б) $P_{700} \rightarrow P_{700}^* \rightarrow A_0 \rightarrow A_1 \rightarrow F_x \rightarrow F_A/F_B$;
- в) $\sim P_{680} \rightarrow P_{680}^* \rightarrow \Phi \Phi \rightarrow PQ \rightarrow Fe_2S_2 \rightarrow P_{680}$;
- г) $P_{700} \rightarrow P_{700}^* \rightarrow A_1 \rightarrow \Phi D \rightarrow PQ \rightarrow Fe_2S_2 \rightarrow \text{Цит } b_6 \rightarrow \text{Цит } f \rightarrow \text{Пц} \rightarrow P_{700}$;
- д) $P_{680} \rightarrow P_{680}^* \rightarrow \Phi \Phi \rightarrow PQ \rightarrow Fe_2S_2 \rightarrow \text{Цит } b_6 \rightarrow \text{Цит } f \rightarrow \text{Пц} \rightarrow P_{700} \rightarrow P_{700}^* \rightarrow A_1 \rightarrow \Phi D \rightarrow \text{НАДФ}^+$.

16 Суммарное количество энергии, запасенное в световой стадии фотосинтеза в форме АТФ и НАДФН, называется:

- а) фотосинтетический коэффициент; б) ассимиляционная сила;
- в) фотосинтетический потенциал; г) дыхательный коэффициент;

д) продуктивность фотосинтеза.

17 Фотолиз воды сопровождается:

- а) образованием кислорода; б) образованием углеводов; в) синтезом НАДФН;
- г) синтезом АТФ; д) синтезом глюкозы.

18 С фотолизом воды в молекуле хлорофилла связаны:

- а) углеводные группы порфиринового ядра; б) центральный атом магния;
- в) система конъюгированных двойных связей; г) циклопентановое кольцо;
- д) остаток фитола.

19 Конечные продукты реакций фотохимической фазы фотосинтеза:

- а) АТФ, вода и кислород; б) АТФ, НАДФН и кислород; в) НАДФН, вода и кислород; г) глюкоза, кислород и НАДФН;
- д) феофитин, АТФ и кислород.

20 Какие продукты фотохимической фазы фотосинтеза используются в биохимической фазе:

- а) АТФ и O_2 ; б) НАДФН и O_2 ; в) АТФ и НАДФН; г) АДФ и Фн д) феофитин.

21 Ключевым ферментом карбоксилирования в САМ-цикле является:

- а) фосфоенолпируваткарбоксилаза; б) рибулозодифосфаткарбоксилаза; в) аминотрансфераза;
- г) фосфофруктокиназа; д) пируватдегидрогеназа.

22 Акцептором CO_2 в цикле Кальвина является:

- а) рибулезо-1,5-дифосфат; б) 3-фосфоглицериновая кислота; в) рибозофосфат;
- г) пировиноградная кислота; д) фосфоенолпируват.

23 В биохимической фазе фотосинтеза используются следующие продукты фотохимической фазы:

- а) O_2 и НАДФ; б) O_2 и АТФ; в) АТФ и НАДФН; г) АТФ и ФЕП; д) НАДФН и ФЕП.

24 В цикле Хэтча-Слэка НАДФН, образовавшийся на фотохимической фазе, используется:

- а) на синтез глиоксилата; б) на восстановление ФГК до ФГА; в) на восстановление нитрата;
- г) на синтез гликолата; д) на восстановление ЦУК до малата.

25 Укажите, где *правильно* дано второе название путей ассимиляции углекислого газа при фотосинтезе:

- а) C_3 -путь – фотосинтез по типу толстянковых; б) C_4 -путь – цикл Кальвина;
- в) САМ– фотосинтез –цикл Хэтча-Слэка; г) C_2 путь – фотодыхание;
- д) C_3 -путь – цикл Кребса.

26 Укажите *правильную* последовательность фаз в цикле Кальвина:

- а) восстановление, карбоксилирование, регенерация;
- б) карбоксилирование, восстановление, регенерация;
- в) регенерация, карбоксилирование, восстановление;
- г) восстановление, регенерация, карбоксилирование;
- д) карбоксилирование, регенерация, восстановление.

27 Для синтеза одной молекулы глюкозы в цикле Кальвина необходимы:

- а) 2 НАДФН и 18 АТФ; б) 12 НАДФН и 1 АТФ; в) 12 НАДФН и 12 АТФ; г) 2 НАДФН и 8 АТФ;
- д) 12 НАДФН и 18 АТФ.

28 Особенности, характерные для САМ- пути фотосинтеза:

- а) карбоксилирование происходит один раз в цикле;
- б) в результате карбоксилирования образуется 3-х углеродное соединение;
- в) продуктом карбоксилирования является 4-х углеродное соединение;
- г) C_4 - растения имеют низкий уровень фотодыхания;
- д) происходит окислительное декарбоксилирование.

29 Отношение количества выделившегося кислорода к количеству поглощенного углекислого газа называется:

- а) листовым индексом; б) дыхательным коэффициентом; в) чистой продуктивностью фотосинтеза;
- г) фотосинтетическим коэффициентом; д) ассимиляционной силой.

30 Важной физиологической особенностью C_4 -растений является:

- а) низкая засухо- и термоустойчивость; б) высокая засухо- и термоустойчивость;
- в) низкая солеустойчивость; г) высокая морозоустойчивость; д) низкая продуктивность.

РАЗДЕЛ 6. ДЫХАНИЕ

1 Дыхание – это процесс:

- а) окисления субстрата с превращением энергии в АТФ; б) выделения углекислого газа;
- в) поглощения кислорода; г) который происходит только в темноте; д) расщепления белков.

2 Образование АТФ в процессе дыхания называется:

- а) фотофосфорилирование; б) гликолиз; в) брожение; г) окислительное фосфорилирование;
- д) окислительное декарбоксилирование.

3 Роль аэробных дегидрогеназ в процессе дыхания:

- а) передают водород (электроны) промежуточным акцепторам, но не кислороду;
- б) переносят аминогруппы; в) присоединяют кислород; г) осуществляют альтернативное дыхание;
- д) передают водород (электроны) промежуточным акцепторам, а также кислороду.

4 Укажите утверждение, справедливое относительно анаэробных дегидрогеназ растительной клетки:

- а) содержат железо-порфириновую простетическую группу;
- б) кофактором может быть ФМН и ФАД;
- в) кофактором может быть НАД⁺ и НАДФ⁺;
- г) содержат железо-серную простетическую группу;
- д) содержат атомы молибдена в простетической группе.

5 В простетическую группу каталазы входит:

- а) медь; б) молибден; в) марганец; г) железо; д) цинк.

6 Реакции гликолиза проходят:

- а) в митохондриях; б) в цитоплазме; в) в аппарате Гольджи; г) в ядре; д) в вакуоли

7 Цикл Кребса является:

- а) источником полисахаридов для метаболизма; б) источником жиров для метаболизма;
- в) общим путем конечного окисления углеводов, жиров и белков; г) источником аминокислот;
- д) источником белков для метаболизма.

8 Какое вещество является общим промежуточным продуктом для дыхания и брожения?
а) щавелевоуксусная кислота; б) пировиноградная кислота; в) фосфоглицериновая кислота;
г) изолимонная кислота; д) глиоксиловая кислота.

9 Энергетический выход пентозофосфатного пути дыхания равен:
а) 8 молекул АТФ; б) 38 молекул АТФ; в) 12 молекул АТФ; г) 30 молекул АТФ; д) 35 молекул АТФ;

10 При фотосинтезе и клеточном дыхании через фермент АТФ-азу проходит ион, придающий этому ферменту способность синтезировать АТФ. Назовите этот ион:
а) H^+ ; б) Ca^{2+} ; в) K^+ ; г) Na^+ ; д) NH_4^+ .

11 Признаком, общим для процессов фотосинтеза и аэробного дыхания, является:
а) синтез органических веществ из неорганических; б) протекание в пластидах;
в) протекание в митохондриях; г) перенос H^+ через мембрану; д) синтез белков.

12 Электрон-транспортная цепь дыхания локализована:
а) во внутренней мембране митохондрий; б) в эндоплазматическом ретикулуме;
в) в матриксе митохондрий; г) в тилакоидах хлоропластов; д) в тонопласте.

13 Для получения энергии живые клетки используют процессы:
а) роста, развития и морфогенеза; б) фотосинтеза, гликолиза и дыхания;
в) минерального питания, транспирации и осмоса; г) биосинтеза белка и фотодыхания;
д) транспирации и минерального питания.

14 Назовите участок в митохондриях, где расположен фермент АТФ-аза:
а) межмембранное пространство; б) матрикс; в) внутренняя мембрана; г) наружная мембрана;
д) митохондриальная ДНК.

15 Дыхательная цепь митохондрий включает в себя ... основных мультиэнзимных комплексов:
а) три; б) пять; в) два; г) шесть; д) четыре.

16 Комплекс I дыхательной цепи митохондрий осуществляет:
а) окисление сукцината убихиноном; б) перенос электронов от НАДН к убихинону;
в) перенос электронов от восстановленного убихинона к цитохрому *c*;
г) перенос электронов от цитохрома *c* к кислороду;
д) перенос электронов от цитохромов к пластоцианину.

17 Комплекс III дыхательной цепи митохондрий осуществляет:
а) окисление сукцината убихиноном; б) перенос электронов от НАДН к убихинону;
в) перенос электронов от восстановленного убихинона к цитохрому *c*;
г) перенос электронов от цитохрома *c* к кислороду;
д) перенос электронов от цитохромов к пластоцианину.

18 Дыхательный коэффициент равен:
а) количеству выделившегося CO_2 ; б) доле окисленных сахаров;
в) количеству выделившейся энергии; г) количеству поглощенного O_2 ;
д) отношению количеств выделившегося CO_2 к поглощенному O_2 .

19 Какое значение будет иметь дыхательный коэффициент (Дк), если субстратами дыхания будут углеводы?
а) $Дк > 1$; б) $Дк = 1$; в) $Дк < 1$; г) $Дк = 0$; $Дк = 2$.

20 При прорастании семян рапса, подсолнечника, льна и конопли основным дыхательным материалом служат:

а) углеводы; б) спирты; в) белки; г) жиры; д) фитогормоны.

РАЗДЕЛ 7. ФИЗИОЛОГИЯ ФИТОСТРЕССА

1 Способность растений приспосабливаться к изменяющимся условиям внешней среды называется:

а) стресс; б) адаптация; в) иммунитет; г) устойчивость; д) невосприимчивость.

2 Растения наиболее устойчивы к воздействию факторов среды:

а) в период роста; б) в начале вегетации; в) в фазу цветения; г) в середине вегетации; д) в состоянии покоя.

3 Способность растений переносить комплекс неблагоприятных факторов зимнего периода, называется:

а) закалка; б) холодоустойчивость; в) морозоустойчивость; г) зимостойкость; д) иммунитет.

4 Как называются растения засоленных мест обитания?

а) ; суккуленты б) гликофиты; в) галофиты; г) алкалофилы; д) ксерофиты.

5 При засухе относительное увеличение содержания абсцизовой кислоты вызывает:

а) закрытие устьиц, синтез пролина, распад РНК; б) интенсивный рост корней и побегов; в) перевод обмена веществ в режим покоя; г) резкое увеличение интенсивности фотосинтеза; д) полную гибель всего растения.

6 Гигрофиты:

а) произрастают в условиях достаточного увлажнения;
б) приспособлены к атмосферной и почвенной засухе; в) не устойчивы к засухе;
г) произрастают в условиях избыточного увлажнения; д) избегают атмосферной и почвенной засухи.

7 Основная масса токсических газов поступает в лист через:

а) кутикулу; б) устьица; в) межклетники; г) кроющие волоски; д) эпидермис.

8 У засухоустойчивых растений во время засухи накапливается:

а) ауксин; б) серин; в) пролин; г) аргинин; д) сахароза.

9 Критическим периодом для растений при стрессовых условиях является:

а) закладка генеративных органов; б) начало вегетации; в) интенсивный рост вегетативных органов; г) созревание семян и плодов; д) зимний покой.

10 Ксерофиты:

а) произрастают в условиях достаточного увлажнения; б) не устойчивы к засухе;
в) произрастают в условиях избыточного увлажнения; г) избегают атмосферной и почвенной засухи; д) приспособлены к атмосферной и почвенной засухе.

11 Способность растений поддерживать свою жизнедеятельность в условиях загрязнения атмосферы без заметного снижения функций называется:

а) стабильностью; б) газоустойчивостью; в) газочувствительностью; г) солеустойчивостью;

д) невосприимчивостью.

12 Признаки повреждения растений холодом:

а) потеря корневых волосков; б) отмирание кончиков листьев; в) скручивание листьев; г) потеря тургора, изменение окраски; д) опадение листьев.

13 На популяционном уровне в стрессовую реакцию включается:

а) отбор более приспособленных особей; б) регуляция активности ферментов; в) разобщение транспорта электронов и фосфорилирования; г) разрушение структуры хлоропластов; д) потеря корневых волосков.

14 В качестве антиоксидантов могут выступать:

а) вода; б) жиры; в) аскорбиновая кислота; г) лигнин; д) аминокислоты.

15 Причиной глубокого завядания является:

а) атмосферная засуха; б) почвенная засуха; в) атмосферная и почвенная засуха; г) сильный ветер; д) состояние, когда поступление воды в растение превышает ее расходование.

16 К конституционным механизмам защиты растений от патогенов относятся:

а) накопление фитонцидов, фенолов; б) усиление синтеза фитоалексинов; в) усиление дыхания и энергетического обмена растений; г) развитие метаморфозов побегов и корней; д) создание механического барьера и недостатка веществ для роста и развития паразита.

17 Фитоалексины – это:

а) защитные фенольные соединения, отсутствующие у здорового растения и образующиеся как ответная реакция на поражение возбудителем; б) brassinosteroids, системин, салициловая и жасминовая кислоты; в) низкомолекулярные органические вещества, вырабатываемые растениями и имеющие регуляторные функции; г) образуемые растениями летучие биологически активные вещества, убивающие или подавляющие рост патогенов; д) класс функционально сходных белков, экспрессия которых усиливается при повышении температуры или при других стрессирующих клетку условиях.

18 Радикальным способом снижения накопления тяжелых металлов в растениеводческой продукции является:

а) фиторемедиация; б) предотвращение загрязнения окружающей среды; в) орошение; г) внесение удобрений; д) выведение устойчивых сортов.

19 Растение не способно выжить, если кристаллы льда образовались:

а) на поверхности стеблей; б) в межклетниках; в) внутри клетки; г) в проводящих тканях; д) на поверхности корней.

20 Факторы, вызывающие повреждение растений от зимней засухи:

а) сильные морозы после оттепели; б) бесснежная зима; в) слабые морозы в течение зимы; г) постоянные и сильные ветры; д) малоснежная морозная зима.

4 ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ

4.1 Учебная программа дисциплины

Файл прилагается

4.2 Перечень рекомендуемой литературы

Основная

- 1 Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 437 с.
- 2 Физиология растений. В 2 т. Т. 2: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 459 с.
- 3 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.
- 4 Физиология растений: Учебник / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2006. – 742 с.
- 5 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.
- 6 Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: Учебник / Под ред. Н.Н. Третьякова. – М., 2005. – 655 с.
- 7 Физиология растений Учеб. Пособие / Н.И. Якушкина. – М., 2005. – 464 с.
- 8 Физиология растений: Учебник / С.С. Медведев. – СПб., 2004. – 336 с.
- 9 Практикум по физиологии растений: практическое руководство. Часть 1 / О. М. Храмченкова; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ, 2017 – 44 с.
- 10 Практикум по физиологии растений: практическое руководство. Часть 2 / О. М. Храмченкова; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ, 2017 – 46 с.

Дополнительная

- 11 Биохимия растений / Г.-В. Хелдт. – М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. – 463 с.
- 12 Филипцова, Г.Г. Основы биохимии растений / Г.Г. Филипцова, И.И. Смолич. – Мн.: БГУ, 2004. – 136 с.
- 13 Биохимия растений / Л.А. Красильникова [и др.]. – Ростов на Дону: «Феникс», 2004. – 224 с.
- 14 Сигнальные системы клеток растений: учебное пособие / И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
- 15 Решетников, В.Н. Информационные структуры растительной клетки: курс лекций / В.Н. Решетников, Е.В. Спиридович – Мн: БГУ, 2008. – 103 с.
- 16 Биомедиаторы в растениях / В.М. Юрин. – Мн.: БГУ, 2004 – 128 с.

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

УТВЕРЖДАЮ
Проректор по учебной работе
ГГУ имени Ф.Скорины
И.В.Семченко
(подпись)
019
(дата утверждения)
Регистрационный № УД-17-2019-3 /уч.



ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Учебная программа учреждения высшего образования
по учебной дисциплине для специальности
1-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность)

Учебная программа составлена на основе типовой учебной программы регистрационный №А ТД-Г.477/тип. от 07.07.2014 г. и учебного плана ГГУ имени Ф.Скорины специальности 1-31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность), регистрационный номер G31-01-16 от 17.06.2016

Составитель:

О.М. Храмченкова, доцент кафедры ботаники и физиологии растений учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины», кандидат биологических наук, доцент

Рекомендована к утверждению:
Кафедрой ботаники и физиологии
растений

протокол № 10, от 18.04.2019 г.

Научно-методическим советом УО «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

протокол № 8 от 17.05.2019

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Учебная дисциплина «Физиология растений» относится к государственному компоненту цикла специальных дисциплин учебного плана специальности 1-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность).

Физиология растений является одной из наиболее важных фундаментальных дисциплин в системе высшего биологического образования. Физиология растений тесно связана с ботаникой, биохимией, генетикой, другими разделами биологии и является методологической основой для изучения структуры и функциональной активности растительных систем на разных уровнях их организации. Изучение дисциплины даст студентам современные знания об особенностях организации и закономерностях функционирования растительных объектов, необходимые высококвалифицированным специалистам-биологам, а также специалистам, связанным с такими отраслями как экология, биотехнология, фармакогнозия и других. Освоение программы будет способствовать их развитию как самостоятельных ученых-исследователей и практиков, позволит получить знания, требующиеся для проведения исследований на современном научно-методическом уровне, даст опыт практической работы с растительными системами. Подготовка специалиста-биолога направлена на получение им информации не только о структурных и функциональных свойствах основных классов природных веществ, но и механизмах регуляции и взаимосвязи биохимических процессов, протекающих в организме. Связь с практикой, сельским хозяйством и биотехнологией также является одним из ключевых требований современного биологического образования.

Учебная дисциплина «Физиология растений» включает 7 основных разделов, в которых на современном уровне рассматриваются физиологические функции растений. Особое внимание уделяется вопросам регуляции и интеграции процессов на разных уровнях организации растительного организма, а также их взаимосвязи с продуктивностью сельскохозяйственных растений и поддержанию биоразнообразия.

Программа учебной дисциплины составлена с учетом междисциплинарных связей и программ по смежным дисциплинам химического и биологического профиля («Биохимия», «Ботаника», «Основы ксенобиологии» и др.).

Цель учебной дисциплины – сформировать у студентов целостную систему знаний о физиолого-биохимических процессах и механизмах их регуляции на разных уровнях организации растительного организма.

Задачи учебной дисциплины:

1) представить основные сведения о фундаментальных физиолого-биохимических процессах, происходящих на разных уровнях организации растительного организма;

2) ознакомить студентов с современными методическими и практическими разработками по основным разделам физиологии растений;

3) рассмотреть механизмы взаимодействия растительного организма с окружающей средой и контроля продуктивности сельскохозяйственных растений.

По итогам изучения учебной дисциплины «Физиология растений» студент должен обладать следующими **компетенциями**:

АК-1. Уметь применять базовые научно-теоретические знания для решения теоретических и практических задач.

АК-2. Владеть системным и сравнительным анализом.

АК-3. Владеть исследовательскими навыками.

АК-4. Уметь работать самостоятельно.

АК-6. Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем.

ПК-1. Квалифицированно проводить научные исследования в области биохимии и молекулярной биологии растений, проводить анализ результатов экспериментальных исследований, формулировать из полученных результатов корректные выводы.

ПК-2. Осваивать новые модели, теории, методы исследования, участвовать в разработке новых методических подходов.

ПК-3. Осуществлять поиск и анализ данных по изучаемой проблеме в научной литературе, составлять аналитические обзоры.

ПК-4. Готовить научные статьи, сообщения, рефераты, доклады и материалы к презентациям.

В результате изучения учебной дисциплины студент должен:

знать:

– основные понятия, закономерности функционирования метаболических систем и механизмы их регуляции в растительном организме;

– физико-химические подходы и методы изучения растительного организма на разных уровнях организации;

– проблемы, достижения в области физиологии растений и перспективы их использования для повышения продуктивности растений;

уметь:

– использовать основные закономерности функционирования растительных организмов в качестве научной основы земледелия, растениеводства и биотехнологии;

– использовать методы теоретического и экспериментального исследований в фитофизиологии;

– проводить поиск и систематизировать научную информацию по отдельным разделам физиологии растений;

владеть:

– основными приемами обработки экспериментальных данных;

– методами оценки показателей физиологических процессов на разных уровнях организации.

В основу структуры учебной программы положен модуль как укрупненная и целостная дидактическая единица, имеющая логически завершённый характер по отношению к установленным целям и результатам обучения.

При чтении лекционного курса активно используются технические средства обучения для демонстрации фильмов и презентаций.

Для организации самостоятельной работы студентов по учебной дисциплине «Физиология растений» в сетевом доступе размещается комплекс учебных и учебно-методических материалов – программа курса, методические указания, список необходимой литературы, задания в виде тестов для самоконтроля.

Лабораторные занятия предусматривают формирование у студентов умения трудиться с лабораторным оборудованием и приборной базой, обеспечивающими освоение лабораторных методик.

Для оценки качества усвоения студентами учебного материала используется модульно-рейтинговая система.

Изучение данной учебной дисциплины предусмотрено студентами 2 и 3 курса специальности 1–31 01 01–02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)». Общее количество часов **для студентов дневной формы обучения** – 210 (5 зачетных единиц); аудиторных – 112, из них: лекции – 60, в том числе – УСП – 8, лабораторные занятия – 52. Форма отчетности – экзамен в 4 семестре. Общее количество часов **для студентов заочной формы обучения** – 210 (5 зачетных единиц); аудиторных – 28, из них: лекции – 16, лабораторные занятия – 12. Форма отчетности – экзамен в 5 семестре.

СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

РАЗДЕЛ 1. ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Модуль 1 (М-1). Физиология растительной клетки

Тема 1. Физиология растений – наука о функциях растительного организма.

Предмет физиологии растений. Молекулярный, физико-химический, экологический и эволюционные аспекты физиологии растений. Объект физиологии растений, его особенности. Разнообразие объектов, характеризующихся фототрофным образом жизни. Задачи физиологии растений. Этапы развития физиологии растений, ее связь с общим развитием биологии и практикой. Проблемы современной физиологии растений. Тематика и задачи новых разделов физиологии растений (геномика, феномика, метаболомика, биоинформатика, системная биология растений, молекулярная биотехнология). Физиология растений и проблемы современной цивилизации: генетическая модификация организмов, глобальное потепление, экологические изменения, устойчивое производство продуктов питания и биотоплива, поддержание биоразнообразия и т.д.

Тема 2. Структура, функции и взаимодействие отдельных компонентов и органоидов растительной клетки.

Молекулярная структура компонентов растительной клетки, особенности их строения в связи с биологической функцией. Клеточная стенка. Понятие апопласта и симпласта. Цитоплазма. Ядро. Пластиды. Рибосомы, митохондрии, вакуоль, плазмодесмы, микротрубочки, микрофиламенты, пероксисомы, лизосомы. Эндоплазматический ретикулум. Аппарат Гольджи. Структура и функции мембран растительной клетки. Понятие липидного рафта. Белковая природа проницаемости и сенсорной функции мембран. Жизненный цикл растительной клетки. Роль клеточной стенки и цитоскелета в росте клетки. Роль вторичной клеточной стенки в дифференциации клетки. Смерть растительной клетки.

Тема 3. Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки.

Физико-химические свойства цитоплазмы (проницаемость, вязкость, эластичность, раздражимость, движение цитоплазмы и органоидов.). Их роль во взаимодействии растения с внешней средой. Принципы регуляции процессов на клеточном уровне. Функциональное взаимодействие отдельных компартментов клетки. Теория ретроградной сигнализации. Энергетический обмен в растительной клетке. Понятие макроэргической связи. Значение макроэргических соединений в метаболизме живого организма. Мембрана как структурная основа биоэнергетических процессов. Развитие представлений о механизме сопряжения окислительно-восстановительных реакций с образованием макроэргических соединений.

Модуль контроля 1 (М-К₁). Контроль усвоения раздела «Физиология растительной клетки»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Физиология растительной клетки». Контроль осуществляется в форме контрольной работы или тестирования с разноуровневыми заданиями (уровень узнавания; воспроизведение по памяти; воспроизведение на уровне понимания и применения знаний в знакомой ситуации; применение знаний в незнакомой ситуации; творческая деятельность).

РАЗДЕЛ 2. ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Модуль 2 (М-2). Водный обмен растений

Тема 4. Биологическое значение воды. Водный обмен клетки.

Структура, свойства и роль воды в жизнедеятельности растений. Содержание и формы воды в растении. Водный баланс растений. Регулирование водного обмена. Градиент водного потенциала – движущая сила поступления и передвижения воды в клетках, тканях и растении. Термодинамические основы водного обмена растений: активность воды, химический потенциал воды, водный потенциал, матричный потенциал, осмотический потенциал, гидростатический (потенциал давления). Поглощение воды растительной клеткой. Механизм транспорта воды через плазматические мембраны. Молекулярная организация и функция аквапоринов, регуляция их работы. Набухание (коллоидно-химический механизм).

Тема 5. Закономерности поступления и передвижения воды в растении.

Поглощение воды растением. Корневая система как орган поглощения воды. Корневое давление и возможные механизмы его возникновения. Гуттация и «плач» растений. Пути ближнего и дальнего транспорта воды. Механизм передвижения воды по растению. Движущие силы восходящего тока воды в растении. Верхний и нижний концевые двигатели, процессы адгезии и когезии.

Тема 6. Транспирация.

Лист как орган транспирации. Физиологическое значение транспирации. Физиология устьичных движений. Устьичное и внеустьичное регулирование транспирации. Количественные показатели транспирации: интенсивность, продуктивность, транспирационный коэффициент. Зависимость транспирации от внешних условий и внутреннего состояния растений. Влияние внешних факторов на интенсивность транспирации (света, температуры, влажности воздуха и почвы). Суточный ход транспирации.

Модуль контроля 2 (М-К₂). Контроль усвоения раздела «Водный обмен растений»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Водный обмен растений». Контроль осуществляется в форме контрольной работы или тестирования с разноуровневыми заданиями (уровень узнавания; воспроизведение по памяти; воспроизведение на уровне понимания и применения знаний в знакомой ситуации; применение знаний в незнакомой ситуации; творческая деятельность). Также студенты выполняют задание УСР № 1 по теме «Закономерности поступления и передвижения воды в растении».

Раздел 3. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Модуль 3 (М-3). Минеральное питание

Тема 7. Физиологическая роль элементов минерального питания.

Незаменимые элементы минерального питания. Понятие сопутствующих элементов или «трэйс-элементов». Макроэлементы: азот, фосфор, калий, сера, кальций, магний. Микроэлементы: железо, медь, марганец, цинк, молибден, кобальт, бор. Роль и функциональные нарушения при недостатке в растении микро- и макроэлементов. Структурная и каталитическая функция ионов в метаболизме. Классические представления о взаимодействии ионов: антагонизм, синергизм, аддитивность. Молекулярные основы этих взаимодействий. Физиологически кислые, щелочные и нейтральные соли. Уравновешенные питательные растворы.

Тема 8. Поступление и передвижения минеральных элементов в растении.

Поступление ионов в клетку. Роль процессов диффузии и адсорбции. Транспорт ионов через плазматическую мембрану. Роль транспортеров и транспортных АТФаз. Структура и основные типы АТФаз. Значение регуляции мембранного потенциала для процессов поступления ионов в клетку. Ближний (радиальный) транспорт ионов в тканях корня. Симпластический и апопластический пути. Метаболизм в корнях. Дальний транспорт ионов. Состав ксилемного сока. Пути использования минеральных веществ в растении. Накопление элементов в разных частях растений. Перераспределение и реутилизация минеральных веществ. Поглощение ионов клетками листа; отток ионов из листьев. Перераспределение и реутилизация веществ в растении.

Тема 9. Ассимиляция азота, фосфора и серы.

Азотный обмен. Ассимиляция нитрата и аммония. Синтез и распад белков. Фиксация молекулярного азота атмосферы. Организмы, осуществляющие азотфиксацию. Их классификация. Нитрогеназный

комплекс. Нитрификация, денитрификация, аммонификация. Круговорот азота в природе. Фосфорный обмен. Участие фосфора в энергетическом и пластическом обмене растений. Фосфорсодержащие соединения, их роль в жизнедеятельности растительных организмов. Обмен серы. Ассимиляция сульфата. Участие серы в окислительно-восстановительных реакциях.

Тема 10. Влияние внешних факторов на поглощение минеральных элементов.

Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ. Роль влажности, аэрации, температуры и кислотности почвы. Микориза и ее роль в минеральном питании древесных растений. Влияние ризосферной микрофлоры на поглощение веществ. Физиологические основы применения удобрений. Органические, минеральные и бактериальные удобрения. Критические и максимальные периоды потребления минеральных элементов растениями. Сбалансированность минерального питания. Условия эффективного применения удобрений. Беспочвенные методы выращивания растений: гидропоника, аэропоника, песчаная культура. Корневое питание как важнейший фактор управления продуктивностью и качеством урожая сельскохозяйственных растений.

Модуль контроля 3 (М-КЗ₂). Контроль усвоения раздела «Минеральное питание»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Минеральное питание». Контроль осуществляется в форме контрольной работы или тестирования с разноуровневыми заданиями (уровень узнавания; воспроизведение по памяти; воспроизведение на уровне понимания и применения знаний в знакомой ситуации; применение знаний в незнакомой ситуации; творческая деятельность). Также студенты выполняют задание УСР № 2 по теме «Влияние различных факторов на поглощение минеральных элементов».

РАЗДЕЛ 4. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Модуль 4 (М-4). Рост и развитие растений

Тема 11. Основные закономерности роста растений.

Понятие роста растений. Истинный рост и видимый рост. Клеточные основы роста. Эмбриональная фаза роста клеток. Рост растяжением. Клеточная дифференцировка. Детерминация. Дедифференцировка. Передифференцировка. Тотипотентность. Общие закономерности роста растений. Корреляции. Апикальное доминирование. Полярность. Регенерация. Кривая роста. Периодичность роста и состояние покоя. Виды

покоя. Внутренние и внешние условия перехода растений в состояние покоя и выхода из него. Покой семян. Факторы нарушения покоя семян. Способы искусственного прерывания покоя семян и почек растений.

Тема 12. Фитогормоны.

Фитогормоны как химические факторы, регулирующие рост и развитие растений. Основные группы фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен. Новые гормон активные соединения: брассиностероиды, жасмоновая и салициловая кислоты, системин. Биосинтез фитогормонов в растении, рецепция, транспорт и функции. Взаимодействие гормонов. Синтетические регуляторы роста, их природа и использование: гербициды, ретарданты, регуляторы созревания и покоя, дефолианты, морфактины. Движения растений. Ростовые и тургорные движения растений. Тропизмы (фото-, геотропизм и др.). Гормональная природа тропизмов. Настии. Сейсмонастические движения.

Тема 13. Зависимость роста от внешних факторов.

Влияние температуры на рост. Чувствительность к температуре отдельных физиологических процессов; отдельных органов; видов растений. Реакции на скорость изменения температур, соотношения температур почвы и воздуха. Зависимость роста от света. Субстратная и регуляторная роль света. Рецепция световых сигналов. Фоторецепция в красной области спектра: фитохромная система. Фотоконверсия фитохрома. Этиоляция и деэтиоляция. Внутренние часы и фитохромная система. Фоторецепция в синей области спектра: криптохром и фототропин. Криптохром – рецептор синего света, локализованный в ядре и цитоплазме. Фототропин – мембранный рецептор синего света. Суперхром – «кентавр с головой фитохрома и туловищем фототропина». Зависимость роста от влажности почвы и воздуха; газового состава атмосферы, минерального питания. Взаимодействие факторов.

Тема 14. Развитие растений: эмбриональный и ювенильный этапы. Переход к цветению.

Продолжительность онтогенеза и его типы. Этапы онтогенеза – основные особенности. Возрастные изменения. Эмбриональный этап онтогенеза. Образование эмбриона. Прозембрио. Отложение запасных веществ и созревание семян. Ювенильный этап развития. Прорастание семени – основные этапы. Типы прорастания семян. Формирование вегетативных органов. Влияние внешних условий на зацветание. Продолжительность дня и ночи (фотопериодизм). Классификация растений. Фотопериодическая индукция зацветания. Яровизация. Роль влажности и минерального питания.

Тема 15. Цветение и плодоношение растений. Старение и смерть.

Цветение, опыление и оплодотворение. Гормоны цветения. Гормональная теория зацветания растений М.Х. Чайлахяна. Формирование мужских и женских цветков. Развитие и созревание плодов и семян. Образование плода. Физиологические и биохимические изменения плодов

при созревании. Влияние внешних условий на созревание и качество плодов и семян. Регуляция созревания плодов. Образование клубней и луковиц. Физиология старения растений. Старение клетки, органа, организма. Старение растений и гормоны. Причины и механизмы старения и смерти – основные гипотезы. Механизмы клеточной смерти у растений. Некроз и программируемая клеточная смерть. Молекулярные и клеточные механизмы программируемой клеточной смерти, ее функции в жизни растений.

Тема 16. Культуры клеток и тканей в биотехнологии растений.

Культура клеток, тканей и органов растений. Типы культур клеток и тканей растений. Получение и общие принципы культивирования. Направления использования культуры клеток и тканей для решения теоретических вопросов физиологии, биохимии и генетики растений. Биотехнологии на основе культивируемых клеток и тканей растений. Клеточные технологии для получения экономически важных веществ растительного происхождения. Клональное микроразмножение растений. Получение безвирусного посадочного материала. Использование метода культуры клеток, тканей и органов растений для сохранения генофонда.

Модуль контроля 4 (М-КЗ₄). Контроль усвоения раздела «Рост и развитие растений»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Рост и развитие растений». Контроль осуществляется в форме контрольной работы или тестирования с разноуровневыми заданиями (уровень узнавания; воспроизведение по памяти; воспроизведение на уровне понимания и применения знаний в знакомой ситуации; применение знаний в незнакомой ситуации; творческая деятельность). Также студенты выполняют задание УСР № 3 по теме «Цветение и плодоношение растений. Старение и смерть».

РАЗДЕЛ 5. ФОТОСИНТЕЗ

Модуль 5 (М-5). Фотосинтез

Тема 17. Сущность и значение фотосинтеза.

Физико-химическая сущность фотосинтеза. Планетарная роль фотосинтеза. Значение фотосинтеза в энергетике растительного организма. Основные этапы истории изучения фотосинтеза. Структурная организация фотосинтетического аппарата. Строение листа как органа фотосинтеза. Особенности морфологии и анатомии листа в связи с функцией фотосинтеза. Поглощение энергии света листьями. Фотосинтетически активная радиация. Энергетический баланс листа. Коэффициент полезного действия фотосинтеза листа. Элементы ультраструктуры хлоропластов: двойная мембрана, строма, тилакоиды, граны. Значение внутренней компартментации хлоропласта.

Химический состав и физические свойства тилакоидных мембран. Биогенез хлоропластов, пути и характеристика основных этапов образования. Фоторегуляция, гормональная и генетическая регуляция биогенеза хлоропластов.

Тема 18. Пигментные системы фотосинтетического аппарата.

Хлорофиллы. Химическая структура, химические и физические (спектральные) свойства. Биосинтез хлорофилла. Билихромопротеиды (фикобиллины). Распространение, химическое строение, спектральные свойства. Роль в фотосинтезе. Каротиноиды. Химическое строение, свойства. Спектры поглощения. Функции в фотосинтезе. Биосинтез каротиноидов. Функциональное и экологическое значение спектрально-различных форм пигментов у фотосинтезирующих организмов. Организация и функционирование пигментных систем. Электронно-возбужденное состояние пигментов и типы дезактивации возбужденных состояний. Миграция энергии в системе фотосинтетических пигментов. Понятие о фотосинтетической единице и реакционных центрах.

Тема 19. Световая стадия фотосинтеза.

Световая фаза фотосинтеза. Преобразование энергии в реакционном центре. Представление о совместном функционировании двух фотосистем. Реакции, связанные с выделением кислорода в фотосинтезе. Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза. Фотосинтетическое фосфорилирование. Характеристика основных типов фотофосфорилирования: циклического, нециклического, псевдоциклического. Физиологическое значение основных типов фотофосфорилирования. Структурно-функциональная организация и механизм работы АТФ-синтазного комплекса. Синтез АТФ.

Тема 20. Метаболизм углерода при фотосинтезе.

Ассимиляция углерода. Классификация растений по метаболизму CO_2 в фотосинтезе. C_3 -путь фотосинтеза, основные этапы, их характеристика. Природа первичного акцептора углекислоты. Первичные продукты фотосинтеза, их превращения. C_2 -путь, фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты. C_4 -путь фотосинтеза, его особенности и характеристика, метаболизм углерода по типу толстянковых (САМ-цикл), их экологическая роль. Транспорт ассимилятов в растении. Внутриклеточный транспорт ассимилятов и ближний транспорт в листе. Дальний транспорт ассимилятов. Регуляция транспорта ассимилятов.

Тема 21. Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов.

Фотосинтез истинный и наблюдаемый. Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез. Зависимость фотосинтеза от содержания хлорофилла, анатомического строения и возраста листа, скорости оттока ассимилятов. Ассимиляционное число. Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. Световые кривые фотосинтеза. Светолюбивые и теневыносливые растения, их морфологические и физиологические особенности. Влияние на

фотосинтез температуры, концентрации CO_2 в воздухе. Фотосинтез и водный режим растений. Роль минерального питания. Взаимодействие факторов. Суточный и сезонный ход фотосинтеза. Связь фотосинтеза с продуктивностью растений. Уравнение баланса органических веществ растения. Роль фотосинтеза в формировании урожая. Пути повышения биологической продуктивности растений и фитоценозов. Листовой индекс. Коэффициент полезного действия фотосинтеза насаждения.

Модуль контроля 5 (М-КЗ₅). Контроль усвоения раздела «Фотосинтез»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Фотосинтез». Контроль осуществляется в форме контрольной работы или тестирования с разноуровневыми заданиями (уровень узнавания; воспроизведение по памяти; воспроизведение на уровне понимания и применения знаний в знакомой ситуации; применение знаний в незнакомой ситуации; творческая деятельность). Также студенты выполняют задание УСР № 4 по теме «Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов».

РАЗДЕЛ 6. ДЫХАНИЕ

Модуль 6 (М-6). Дыхание

Тема 22. Общие закономерности дыхания растений.

Значение дыхания в жизни растений. Дыхательные субстраты. Пути окисления органических веществ в клетке. Унификация субстратов дыхания. Показатели дыхания: интенсивность и дыхательный коэффициент. Ферментные системы дыхания. Участие ферментов различных классов в дыхании. Особенность растительных митохондрий – присутствие малик-энзима. Альтернативность каталитических механизмов биологического окисления. Механизмы активации водорода субстрата и молекулярного кислорода. Механизмы участия кислорода в метаболизме. Активные формы кислорода и их значение в жизнедеятельности растительной клетки. Антиоксидантные системы. Эволюция энзиматических систем, участвующих во взаимодействии клеток с кислородом.

Тема 23. Пути диссимиляции углеводов.

Глюкоза – основной дыхательный субстрат у растений. Гликолиз, суть его реакций, энергетика. Синтез сахаров при обращении гликолиза. Цикл трикарбоновых кислот, характеристика основных стадий цикла, энергетика, роль в клеточном метаболизме. Конверсия жиров в углеводы. Цикл Кребса-Корнберга (глюкоксилатный цикл). Пентозомонофосфатный путь окисления глюкозы и его роль в метаболизме клетки. Использование в качестве дыхательных субстратов жиров и белков. Взаимосвязь превращений углеводов, белков и жиров.

Тема 24. Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование.

Электрон-транспортная цепь дыхания: структурная организация, основные компоненты, их окислительно-восстановительные потенциалы. Комплексы переносчиков электронов. Альтернативность каталитических механизмов биологического окисления. Окислительное фосфорилирование в электрон-транспортной цепи, энергетическая эффективность. Субстратное и окислительное фосфорилирование. Сопряженность электронного транспорта с синтезом АТФ. Разнообразие путей переноса электронов и протонов у растений. Терминальные оксидазы, их локализация и назначение.

Тема 25. Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов.

Дыхание и обмен веществ в растительной клетке. Взаимосвязь фотосинтеза и дыхания. Использование энергии дыхания и промежуточных продуктов окисления дыхательного субстрата в процессах биосинтеза. Дыхание в фотосинтезирующей клетке. Дыхание целого растения. Зависимость дыхания от биологических особенностей растений, его физиологического состояния, возраста, вида ткани. Влияние на дыхание внешних факторов (температуры, газового состава среды, интенсивности и качества света и др.). Количественные показатели газообмена. Потери на дыхание при хранении урожая. Интенсивность дыхания и методы его измерения: Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей. Изменение интенсивности дыхания с возрастом растения. Роль дыхания в продукционном процессе.

Модуль контроля 6 (М-КЗ₆). Контроль усвоения раздела «Дыхание»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Дыхание». Контроль осуществляется в форме контрольной работы или тестирования с разноуровневыми заданиями (уровень узнавания; воспроизведение по памяти; воспроизведение на уровне понимания и применения знаний в знакомой ситуации; применение знаний в незнакомой ситуации; творческая деятельность).

РАЗДЕЛ 7. ФИЗИОЛОГИЯ ФИТОСТРЕССА

Модуль 6 (М-7). Физиология фитостресса

Тема 26. Стресс. Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса.

Стресс, адаптация, устойчивость. Классификация стрессоров. Триада Селье. Системы регуляции стрессовых сигналов у растений. Восприятие внешних сигналов. Основные типы мембранных рецепторов. Передача и преобразование внешних сигналов. Краткая характеристика компонентов

сигнальной трансдукции. Внутриклеточные системы регуляции. Межклеточные системы регуляции. Обратимые и необратимые повреждения тканей и органов растения. Критические периоды воздействия стрессовых факторов на растения. Стресс-белки. Защитно-приспособительные реакции растения на повреждающие воздействия. Возможности приспособления растений к неблагоприятным изменениям среды (закаливание). Изменение устойчивости растений в онтогенезе. Способы защиты растений от неблагоприятных воздействий.

Тема 27. Устойчивость растений к температурным воздействиям.

Действие низких положительных температур и холодоустойчивость растений. Физиолого-биохимические изменения в клетках теплолюбивых растений при низких положительных температурах. Приспособление растений к низким положительным температурам. Способы повышения холодостойкости растений. Действие отрицательных температур и морозоустойчивость растений. Повреждения клеток и тканей при замерзании. Причины вымерзания растений. Физиолого-биохимическая природа устойчивости растений к отрицательным температурам. Закаливание. Зимостойкость как устойчивость к комплексу неблагоприятных факторов зимы. Выпревание. Вымокание. Ледяная корка. Выпирание. Зимняя засуха. Зимне-весенние ожоги. Действие высоких температур и жароустойчивость растений. Изменение обмена веществ, роста и развития растений. Некоторые эволюционные адаптации растений к высоким температурам. Белки теплового шока и выживание растений.

Тема 28. Влияние на растения дефицита воды, гипоксии и аноксии.

Водный дефицит и засухоустойчивость растений. Совместное действие на растение недостатка влаги и высокой температуры. Особенности устойчивости у мезофитов и ксерофитов. Критические периоды в жизни растений. Приспособления растений к жаре и засухе. Типы засухоустойчивости. Влияние на растение избытка влаги, факторы, обуславливающие устойчивость растений при затоплении. Неблагоприятные факторы переувлажненных почв. Адаптация растений к избыточному увлажнению. Анатомо-морфологические приспособления и активирование анаэробного метаболизма в условиях недостатка кислорода. Метаболические приспособления к гипоксии и аноксии. Окислительный стресс. Повреждения биомолекул активными формами кислорода. Детоксикация продуктов окислительной модификации биомолекул. Атмосферный озон вызывает окислительный стресс в растениях.

Тема 29. Действие на растения засоления почв, промышленных газов и ультрафиолетового излучения.

Солевой стресс. Виды засоления. Группы растений по устойчивости к засолению. Влияние засоления на растения и механизмы устойчивости. Типы галофитов. Солеустойчивость древесных и кустарниковых пород. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Влияние тяжелых металлов на физиологические процессы. Клеточные и молекулярные механизмы

устойчивости к тяжелым металлам. Устойчивость растений к действию промышленных газов и пыли. Неблагоприятное воздействие на растения газообразных токсикантов и твердых загрязнителей атмосферы. Газоустойчивость разных видов и форм древесных и кустарниковых растений. Высшие растения и ультрафиолет. Виды ультрафиолетового излучения. Влияние ультрафиолетового излучения на молекулярные и физиологические процессы. Механизмы устойчивости растений к ультрафиолетовой радиации.

Тема 30. Устойчивость растений к биопатогенам.

Болезни растений и их возбудители. Классификация болезней. Возбудители заболеваний, их классификация и характеристика. Средства нападения на растения. Влияние патогенов на физиологические функции. Механизмы защиты растения от патогена. Конститутивные механизмы устойчивости. Индуцированные механизмы защиты. Защита от травоядных животных и листогрызущих насекомых. Взаимодействие патогена и растения-хозяина. Влияние разных факторов на устойчивость к болезням. Виды иммунитета растений. Влияние различных факторов. Устойчивые и восприимчивые растения.

Модуль контроля 7 (М-К3₇). Контроль усвоения раздела «Физиология фитостресса»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Физиология фитостресса». Контроль осуществляется в форме контрольной работы или тестирования с разноуровневыми заданиями (уровень узнавания; воспроизведение по памяти; воспроизведение на уровне понимания и применения знаний в знакомой ситуации; применение знаний в незнакомой ситуации; творческая деятельность).

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА ДЛЯ ДНЕВНОЙ ФОРМЫ ОБУЧЕНИЯ

Номер раздела, модуля, темы	Название раздела, модуля, темы; перечень изучаемых вопросов	Количество часов				Материальное обеспечение занятия (наглядные, методические пособия и др.)	Литература	Формы контроля знаний
		лекции	практические (семинарские) занятия	лабораторные занятия	управляемая самостоятельная работа студента			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 1	Физиология растительной клетки	6		4	2			
М-1	Физиология растительной клетки	6		4	2			
Тема 1	Физиология растений – наука о функциях растительного организма 1 Предмет физиологии растений. 2 Проблемы современной физиологии растений. 3 Физиология растений и проблемы современной цивилизации.	2				Курс лекций, презентация	[1-5]	
Тема 2	Структура, функции и взаимодействие отдельных компонентов и органоидов растительной клетки 1 Молекулярная структура и функции компонентов растительной клетки. 2 Структура и функции растительных мембран. 3 Жизненный цикл растительной клетки.	2				Курс лекций, презентация	[1,-6, 12, 19]	
Тема 3	Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки 1 Физико-химические свойства цитоплазмы. 2 Принципы регуляции процессов на клеточном уровне. 3 Энергетический обмен в растительной клетке.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 9, 12, 16, 17, 19]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Раздел 2	Водный обмен растений	4		8	2			
М-2	Водный обмен растений	4		8	2			
Тема 4	Биологическое значение воды. Водный обмен клетки 1 Содержание и формы воды в растении. 2 Водный баланс растений. 3 Термодинамические основы водного обмена растений. 4 Поглощение воды растительной клеткой.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 16, 17, 19]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Тема 5	Закономерности поступления и передвижения воды в растении 1 Корневая система как орган поглощения воды. 2 Корневое давление и возможные механизмы его возникновения. 3 Пути ближнего и дальнего транспорта воды. 4 Верхний и нижний концевые двигатели передвижения воды.			4	2	Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 12, 16, 17, 19]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 6	Транспирация 1 Лист как орган транспирации. 2 Физиология устьичных движений. 3 Количественные показатели транспирации. 4 Влияние внешних факторов на интенсивность транспирации.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Раздел 3	Минеральное питание	6		12	2			
М-3	Минеральное питание	6		12	2			
Тема 7	Физиологическая роль элементов минерального питания 1 Классификация элементов минерального питания. 2 Макроэлементы – структурная и каталитическая функция в метаболизме. 3 Микроэлементы – структурная и каталитическая функция в метаболизме. 4 Взаимодействие ионов.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 9, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	
Тема 8	Поступление и передвижения минеральных элементов в растении 1 Поступление ионов в клетку. 2 Радиальный транспорт ионов в тканях корня. 3 Дальний транспорт ионов. 4 Поглощение ионов листьями.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 9, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 9	Ассимиляция азота, фосфора и серы 1 Азотный обмен. Ассимиляция нитрата и аммония. 2 Фиксация молекулярного азота атмосферы. 3 Фосфорный обмен. 4 Обмен серы.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 10	Влияние различных факторов на поглощение минеральных элементов 1 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ. 2 Микориза и ее роль в минеральном питании растений. 3 Физиологические основы применения удобрений. 4 Беспочвенные методы выращивания растений.			4	2	Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе Проверка УСП

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 4	Рост и развитие растений	10		4	2			
М-4	<i>Рост и развитие растений</i>	10		4	2			
Тема 11	Основные закономерности роста растений 1 Клеточные основы роста. 2 Общие закономерности роста растений. 3 Периодичность роста и состояние покоя.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 9, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 12	Фитогормоны 1 Основные группы фитогормонов. 2 Новые гормон активные соединения. 3 Синтетические регуляторы роста. 4 Ростовые движения растений.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17, 19, 20]	
Тема 13	Зависимость роста от внешних факторов 1 Влияние температуры на рост. 2 Фоторецепция в красной области спектра. 3 Фоторецепция в синей области спектра. 4 Зависимость роста от почвенных и атмосферных факторов.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 9, 15, 16, 17, 19, 20]	
Тема 14	Развитие растений: эмбриональный и ювенильный этапы. Переход к цветению 1 Периодизация онтогенеза растений. 2 Эмбриональный этап онтогенеза. 3 Ювенильный этап развития. 4 Влияние внешних условий на зацветание.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17, 19, 20]	
Тема 15	Цветение и плодоношение растений. Старение и смерть 1 Гормональная теория зацветания растений. 2 Развитие и созревание плодов и семян. 3 Образование клубней и луковиц. 4 Физиология старения растений.				2	Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17, 19, 20]	
Тема 16	Культуры клеток и тканей в биотехнологии растений 1 Типы культур клеток и тканей растений. 2 Направления использования культуры клеток и тканей. 3 Биотехнологии на основе культур клеток и тканей растений.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17, 19, 20]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 5	Фотосинтез	8		12	2			
М-5	Фотосинтез	8		12	2			
Тема 17	Сущность и значение фотосинтеза 1 Физико-химическая сущность фотосинтеза. 2 Строение листа как органа фотосинтеза. 3 Ультраструктура хлоропластов. 4 Биогенез хлоропластов.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17]	
Тема 18	Пигментные системы фотосинтетического аппарата 1 Хлорофиллы. Билихромопротеиды (фикобиллины). Распространение, химическое строение, спектральные свойства 2 Каротиноиды. Химическое строение, свойства 3 Организация и функционирование пигментных систем 4 Поглощение света пигментами. Понятие о фотосинтетической единице и реакционных центрах	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 10, 15, 16, 17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 19	Световая стадия фотосинтеза 1 Преобразование энергии света в реакционном центре фотосинтеза. 2 Реакции, связанные с выделением кислорода в фотосинтезе. 3 Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза. 4 Фотосинтетическое фосфорилирование.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 10, 15, 16, 17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 20	Метаболизм углерода при фотосинтезе 1 С ₃ -путь фотосинтеза, основные этапы, их характеристика. 2 С ₂ -путь, фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты. 3 С ₄ -путь фотосинтеза и САМ-цикл. 4 Транспорт ассимилятов в растении.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 15, 16, 17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 21	Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов 1 Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез. 2 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. 3 Связь фотосинтеза с продуктивностью растений.				2	Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17]	Проверка УСР
Раздел 6	Дыхание							
М-6	Дыхание	8		8				
Тема 22	Общие закономерности дыхания растений 1 Значение дыхания в жизни растений. 2 Пути окисления органических веществ в клетке. 3 Ферментные системы дыхания.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 10, 15, 16, 17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Тема 23	Пути диссимиляции углеводов 1 Гликолиз, суть его реакций, энергетика. 2 Цикл трикарбоновых кислот. 3 Цикл Кребса-Корнберга и пентозомонофосфатный путь окисления глюкозы. 4 Взаимосвязь превращений углеводов, белков и жиров.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 15, 16, 17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 24	Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование 1 Строение электрон-транспортной цепи дыхания 2 Альтернативность каталитических механизмов биологического окисления 3 Окислительное фосфорилирование в электрон-транспортной цепи	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 10, 15, 16, 17]	
Тема 25	Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов 1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке 2 Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов 3 Роль дыхания в продукционном процессе	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 10, 15, 16, 17]	
Раздел 7	Физиология фитостресса	10		4				
М-7	Физиология фитостресса	10		4				
Тема 26	Стресс. Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса 1 Классификация стрессоров 2 Системы регуляции стрессовых сигналов у растений 3 Повреждения клеток, тканей и органов растения при стрессе 4 Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 13, 14, 18, 20]	
Тема 27	Устойчивость растений к температурным воздействиям 1 Холодоустойчивость 2 Морозоустойчивость 3 Зимостойкость 4 Жароустойчивость	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 10, 12, 13, 14, 18, 20]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 28	Влияние на растения дефицита воды, гипоксии и аноксии 1 Водный дефицит и засухоустойчивость растений 2 Влияние на растение избытка влаги 3 Растения в условиях гипоксии и аноксии 4 Окислительный стресс	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 13, 14, 18, 20]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Тема 29	Действие на растения засоления почв, промышленных газов и ультрафиолетового излучения 1 Солеустойчивость растений 2 Устойчивость растений к тяжелым металлам 3 Газоустойчивость растений 4 Высшие растения и ультрафиолетовая радиация	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 13, 14, 18, 20]	
Тема 30	Устойчивость растений к биопатогенам 1 Болезни растений и их возбудители 2 Механизмы защиты растения от патогена 3 Влияние разных факторов на устойчивость к болезням	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 13, 14, 18, 20]	
Всего часов		52	–	52	8			Экзамен в 4 семестре

Доцент кафедры ботаники и физиологии растений

О.М. Храмченкова

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА ДЛЯ ЗАОЧНОЙ ФОРМЫ ОБУЧЕНИЯ

Номер раздела, модуля, темы	Название раздела, модуля, темы; перечень изучаемых вопросов	Количество часов				Материальное обеспечение занятия (наглядные, методические пособия и др.)	Литература	Формы контроля знаний
		лекции	практические (семинарские) занятия	лабораторные занятия	управляемая самостоятельная работа студента			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 1	Физиология растительной клетки	2		4				
М-1	Физиология растительной клетки	2		4				
Тема 1	Физиология растений – наука о функциях растительного организма 1 Предмет физиологии растений. 2 Проблемы современной физиологии растений. 3 Физиология растений и проблемы современной цивилизации.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-5]	Контрольная работа
Тема 2	Структура, функции и взаимодействие отдельных компонентов и органоидов растительной клетки 1 Молекулярная структура и функции компонентов растительной клетки. 2 Структура и функции растительных мембран. 3 Жизненный цикл растительной клетки.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1,-6, 12, 19]	Контрольная работа
Тема 3	Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки 1 Физико-химические свойства цитоплазмы. 2 Принципы регуляции процессов на клеточном уровне. 3 Энергетический обмен в растительной клетке.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 9, 12, 16, 17, 19]	Защита отчетов по лабораторной работе
Раздел 2	Водный обмен растений	2						
М-2	Водный обмен растений	2						
Тема 4	Биологическое значение воды. Водный обмен клетки 1 Содержание и формы воды в растениях. 2 Водный баланс растений. 3 Термодинамические основы водного обмена растений. 4 Поглощение воды растительной клеткой.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 16, 17, 19]	Контрольная работа

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Тема 5	Закономерности поступления и передвижения воды в растении 1 Корневая система как орган поглощения воды. 2 Корневое давление и возможные механизмы его возникновения. 3 Пути ближнего и дальнего транспорта воды. 4 Верхний и нижний концевые двигатели передвижения воды.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 16, 17, 19]	Контрольная работа
Тема 6	Транспирация 1 Лист как орган транспирации. 2 Физиология устьичных движений. 3 Количественные показатели транспирации. 4 Влияние внешних факторов на интенсивность транспирации.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Контрольная работа
Раздел 3	Минеральное питание	2						
М-3	Минеральное питание	2						
Тема 7	Физиологическая роль элементов минерального питания 1 Классификация элементов минерального питания. 2 Макроэлементы – структурная и каталитическая функция в метаболизме. 3 Микроэлементы – структурная и каталитическая функция в метаболизме. 4 Взаимодействие ионов.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 9, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Контрольная работа
Тема 8	Поступление и передвижения минеральных элементов в растении 1 Поступление ионов в клетку. 2 Радиальный транспорт ионов в тканях корня. 3 Дальний транспорт ионов. 4 Поглощение ионов листьями.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 9, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Контрольная работа
Тема 9	Ассимиляция азота, фосфора и серы 1 Азотный обмен. Ассимиляция нитрата и аммония. 2 Фиксация молекулярного азота атмосферы. 3 Фосфорный обмен. 4 Обмен серы.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Контрольная работа
Тема 10	Влияние различных факторов на поглощение минеральных элементов 1 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ. 2 Микориза и ее роль в минеральном питании растений. 3 Физиологические основы применения удобрений. 4 Беспочвенные методы выращивания растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Контрольная работа

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 4	Рост и развитие растений	2						
М-4	Рост и развитие растений	2						
Тема 11	Основные закономерности роста растений 1 Клеточные основы роста. 2 Общие закономерности роста растений. 3 Периодичность роста и состояние покоя.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 9, 11, 12, 15, 16, 17, 19]	Контрольная работа
Тема 12	Фитогормоны 1 Основные группы фитогормонов. 2 Новые гормон активные соединения. 3 Синтетические регуляторы роста. 4 Ростовые движения растений.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17, 19, 20]	Контрольная работа
Тема 13	Зависимость роста от внешних факторов 1 Влияние температуры на рост. 2 Фоторецепция в красной области спектра. 3 Фоторецепция в синей области спектра. 4 Зависимость роста от почвенных и атмосферных факторов.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 9, 15, 16, 17, 19, 20]	Контрольная работа
Тема 14	Развитие растений: эмбриональный и ювенильный этапы. Переход к цветению 1 Периодизация онтогенеза растений. 2 Эмбриональный этап онтогенеза. 3 Ювенильный этап развития. 4 Влияние внешних условий на зацветание.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17, 19, 20]	Контрольная работа
Тема 15	Цветение и плодоношение растений. Старение и смерть 1 Гормональная теория зацветания растений. 2 Развитие и созревание плодов и семян. 3 Образование клубней и луковиц. 4 Физиология старения растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17, 19, 20]	Контрольная работа
Тема 16	Культуры клеток и тканей в биотехнологии растений 1 Типы культур клеток и тканей растений. 2 Направления использования культуры клеток и тканей. 3 Биотехнологии на основе культур клеток и тканей растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17, 19, 20]	Контрольная работа

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 5	Фотосинтез	4		4				
М-5	Фотосинтез	4		4				
Тема 17	Сущность и значение фотосинтеза 1 Физико-химическая сущность фотосинтеза. 2 Строение листа как органа фотосинтеза. 3 Ультраструктура хлоропластов. 4 Биогенез хлоропластов.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17]	Контрольная работа
Тема 18	Пигментные системы фотосинтетического аппарата 1 Хлорофиллы. Билихромопротеиды (фикобиллины). Распространение, химическое строение, спектральные свойства 2 Каротиноиды. Химическое строение, свойства 3 Организация и функционирование пигментных систем 4 Поглощение света пигментами. Понятие о фотосинтетической единице и реакционных центрах	2		4		Курс лекций, презентация	[1-6, 10, 15, 16, 17]	Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 19	Световая стадия фотосинтеза 1 Преобразование энергии света в реакционном центре фотосинтеза. 2 Реакции, связанные с выделением кислорода в фотосинтезе. 3 Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза. 4 Фотосинтетическое фосфорилирование.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 10, 15, 16, 17]	Контрольная работа
Тема 20	Метаболизм углерода при фотосинтезе 1 C ₃ -путь фотосинтеза, основные этапы, их характеристика. 2 C ₂ -путь, фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты. 3 C ₄ -путь фотосинтеза и САМ-цикл. 4 Транспорт ассимилятов в растении.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17]	Контрольная работа
Тема 21	Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов 1 Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез. 2 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. 3 Связь фотосинтеза с продуктивностью растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17]	Контрольная работа
Раздел 6	Дыхание	2		4				
М-6	Дыхание	2		4				
Тема 22	Общие закономерности дыхания растений 1 Значение дыхания в жизни растений. 2 Пути окисления органических веществ в клетке. 3 Ферментные системы дыхания.			4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-6, 10, 15, 16, 17]	Защита отчетов по лабораторной работе

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Тема 23	Пути диссимиляции углеводов 1 Гликолиз, суть его реакций, энергетика. 2 Цикл трикарбоновых кислот. 3 Цикл Кребса-Корнберга и пентозомонофосфатный путь окисления глюкозы. 4 Взаимосвязь превращений углеводов, белков и жиров.	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 15, 16, 17]	Контрольная работа
Тема 24	Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование 1 Строение электрон-транспортной цепи дыхания 2 Альтернативность каталитических механизмов биологического окисления 3 Окислительное фосфорилирование в электрон-транспортной цепи	Самостоятельное изучение			Курс лекций, презентация	[1-6, 10, 15, 16, 17]	Контрольная работа	
Тема 25	Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов 1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке 2 Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов 3 Роль дыхания в продукционном процессе	Самостоятельное изучение			Курс лекций, презентация	[1-6, 10, 15, 16, 17]	Контрольная работа	
Раздел 7	Физиология фитостресса	2						
М-7	Физиология фитостресса	2						
Тема 26	Стресс. Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса 1 Классификация стрессоров 2 Системы регуляции стрессовых сигналов у растений 3 Повреждения клеток, тканей и органов растения при стрессе 4 Общие механизмы устойчивости и структура адаптационного процесса	Самостоятельное изучение			Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 13, 14, 18, 20]	Контрольная работа	
Тема 27	Устойчивость растений к температурным воздействиям 1 Холодоустойчивость 2 Морозоустойчивость 3 Зимостойкость 4 Жароустойчивость	Самостоятельное изучение			Курс лекций, презентация	[1-6, 10, 12, 13, 14, 18, 20]	Контрольная работа	
Тема 28	Влияние на растения дефицита воды, гипоксии и аноксии 1 Водный дефицит и засухоустойчивость растений 2 Влияние на растение избытка влаги 3 Растения в условиях гипоксии и аноксии 4 Окислительный стресс	Самостоятельное изучение			Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 13, 14, 18, 20]	Контрольная работа	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Тема 29	Действие на растения засоления почв, промышленных газов и ультрафиолетового излучения 1 Солеустойчивость растений 2 Устойчивость растений к тяжелым металлам 3 Газоустойчивость растений 4 Высшие растения и ультрафиолетовая радиация	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 13, 14, 18, 20]	Контрольная работа
Тема 30	Устойчивость растений к биопатогенам 1 Болезни растений и их возбудители 2 Механизмы защиты растения от патогена 3 Влияние разных факторов на устойчивость к болезням	2				Курс лекций, презентация	[1-6, 12, 13, 14, 18, 20]	Контрольная работа
Всего часов		16		12				Экзамен в 5 семестре

Доцент кафедры ботаники и физиологии растений

О.М. Храмченкова

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

І ЛИТЕРАТУРА

Основная

- 1 Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 437 с.
- 2 Физиология растений. В 2 т. Т. 2: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 459 с.
- 3 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.
- 4 Физиология растений: Учебник / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2006. – 742 с.
- 5 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.
- 6 Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: Учебник / Под ред. Н.Н. Третьякова. – М., 2005. – 655 с.
- 7 Физиология растений Учеб. Пособие / Н.И. Якушкина. – М., 2005. – 464 с.
- 8 Физиология растений: Учебник / С.С. Медведев. – СПб., 2004. – 336 с.
- 9 Практикум по физиологии растений: практическое руководство. Часть 1 / О. М. Храменкова; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ, 2017 – 44 с.
- 10 Практикум по физиологии растений: практическое руководство. Часть 2 / О. М. Храменкова; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ, 2017 – 46 с.

Дополнительная

- 11 Биохимия растений / Г.-В. Хелдт. – М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. – 463 с.
- 12 Филипцова, Г.Г. Основы биохимии растений / Г.Г. Филипцова, И.И. Смолич. – Мн.: БГУ, 2004. – 136 с.
- 13 Биохимия растений / Л.А. Красильникова [и др.]. – Ростов на Дону: «Феникс», 2004. – 224 с.
- 14 Сигнальные системы клеток растений: учебное пособие / И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
- 15 Решетников, В.Н. Информационные структуры растительной клетки: курс лекций / В.Н. Решетников, Е.В. Спиридович – Мн: БГУ, 2008. – 103 с.
- 16 Биомедиаторы в растениях / В.М. Юрин. – Мн.: БГУ, 2004 – 128 с.
- 17 Андрианова, Ю.Е. Хлорофилл и продуктивность растений / Ю.Е. Андрианова, И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2000. – 135 с.

18 Физиологические основы устойчивости растений: учебное пособие студентов биологических факультетов вузов / Т.В. Чиркова. – СПб.: СПбГУ, 2002. – 244 с.

19 Метаболизм растений при стрессе / И.А. Тарчевский. – Казань: Фэн, 2001. – 448 с.

20 Фитофизиология стресса: курс лекций / О.Г. Яковец. – Мн.: БГУ, 2010. – 103 с.

II ПЕРЕЧЕНЬ КОНТРОЛЬНЫХ МЕРОПРИЯТИЙ УПРАВЛЯЕМОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ И МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ОРГАНИЗАЦИИ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ

Для организации самостоятельной работы студентов по учебной дисциплине рекомендуется использовать современные информационные технологии: разместить в сетевом доступе комплекс учебных и учебно-методических материалов (программа учебной дисциплины, учебно-методический комплекс, методические указания к лабораторным занятиям, задания в тестовой форме, темы рефератов, список рекомендуемой литературы и информационных ресурсов и др.). Для общей оценки качества усвоения студентами учебного материала предлагается использование рейтинговой системы.

УСР № 1. Закономерности поступления и передвижения воды в растении

Форма выполнения заданий: конспектирование темы по вопросам.

Перечень изучаемых вопросов:

1. Корневая система как орган поглощения воды – схема.
2. Корневое давление и возможные механизмы его возникновения.
3. Внутриклеточный транспорт воды – схема. Роль аквапоринов.
4. Пути ближнего и дальнего транспорта воды – схемы.
5. Механизм передвижения воды по растению, роль явлений адгезии и когезии.

Форма работы – индивидуальная.

Форма контроля выполнения заданий: проверка конспектов.

Учебно-методическое обеспечение:

1 Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 437 с.

2 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.

3 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.

4 Биохимия растений / Г.-В. Хелдт. – М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. – 463 с.

УСР № 2. Влияние различных факторов на поглощение минеральных элементов

Форма выполнения заданий: конспектирование темы по вопросам.

Перечень изучаемых вопросов:

1. Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ.

2. Микориза и ее роль в минеральном питании растений.

3. Физиологические основы применения удобрений.

Сбалансированность минерального питания.

4. Органические, минеральные и бактериальные удобрения. Условия эффективного применения удобрений.

5. Беспочвенные методы выращивания растений: гидропоника, аэропоника, песчаная культура.

Форма работы – индивидуальная.

Форма контроля выполнения заданий: проверка конспектов.

Учебно-методическое обеспечение:

1 Физиология растений. В 2 т. Т. 2: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 459 с.

2 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.

3 Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: Учебник / Под ред. Н.Н. Третьякова. – М., 2005. – 655 с.

4 Биохимия растений / Г.-В. Хелдт. – М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. – 463 с.

5 Фитофизиология стресса: курс лекций / О.Г. Яковец. – Мн.: БГУ, 2010. – 103 с.

УСР № 3. Цветение и плодоношение растений. Старение и смерть.

Форма выполнения заданий: конспектирование темы по вопросам.

Перечень изучаемых вопросов:

1. Гормональная теория зацветания растений М.Х. Чайлахяна. Формирование мужских и женских цветков.

2. Развитие и созревание плодов и семян – схема. Физиологические и биохимические изменения плодов при созревании.

3. Образование клубней и луковиц – схемы.

4. Старение клетки, органа, организма – основные гипотезы.

5. Механизмы клеточной смерти у растений. Некроз и апоптоз. Молекулярные и клеточные механизмы.

Форма работы – индивидуальная.

Форма контроля выполнения заданий: проверка конспектов.

Учебно-методическое обеспечение:

1 Физиология растений. В 2 т. Т. 2: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 459 с.

- 2 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.
- 3 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.
- 4 Биохимия растений / Г.-В. Хелдт. – М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. – 463 с.
- 5 Решетников, В.Н. Информационные структуры растительной клетки: курс лекций / В.Н. Решетников, Е.В. Спиридович – Мн: БГУ, 2008. – 103 с.

УСР № 4 Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов».

Форма выполнения заданий: конспектирование темы по вопросам.

Перечень изучаемых вопросов:

1. Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез: содержание хлорофилла, анатомическое строение и возраст листа, скорость оттока ассимилятов.
2. Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. Световые кривые фотосинтеза.
3. Суточный и сезонный ход фотосинтеза.
4. Связь фотосинтеза с продуктивностью растений. Уравнение баланса органических веществ растения.
5. Пути повышения биологической продуктивности растений и фитоценозов. Коэффициент полезного действия фотосинтеза насаждения.

Форма работы – индивидуальная.

Форма контроля выполнения заданий: проверка конспектов.

Учебно-методическое обеспечение:

- 1 Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 437 с.
- 2 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.
- 3 Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: Учебник / Под ред. Н.Н. Третьякова. – М., 2005. – 655 с.
- 4 Биохимия растений / Г.-В. Хелдт. – М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. – 463 с.
- 5 Андрианова, Ю.Е. Хлорофилл и продуктивность растений / Ю.Е. Андрианова, И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2000. –135 с.

III ПЕРЕЧЕНЬ ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СРЕДСТВ ДИАГНОСТИКИ РЕЗУЛЬТАТОВ УЧЕБНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СТУДЕНТОВ

В качестве формы итогового контроля по дисциплине рекомендован экзамен. Оценка учебных достижений студента осуществляется на экзамене и производится по десятибалльной шкале. Для текущего контроля и самоконтроля знаний и умений студентов по данной дисциплине можно использовать следующий диагностический инструментарий:

- защита отчетов при выполнении лабораторных работ;
- защита подготовленного студентом реферата;
- устные опросы;
- тестовые письменные контрольные работы по отдельным темам курса.

IV ПЕРЕЧЕНЬ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ

Очная форма получения образования, 4 часа каждое

1 Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки

Лабораторная работа 1.1 Наблюдение за движением цитоплазмы у элодеи

Лабораторная работа 1.2 Свойства клеточных мембран

2 Закономерности поступления и передвижения воды в растении

Лабораторная работа 2.1 Определение степени набухания семян

Лабораторная работа 2.2 Определение водного потенциала растительной ткани методом полосок по Лилиенштерн

Лабораторная работа 2.3 Зависимость сосущей силы от степени насыщения клеток водой

3 Транспирация

Лабораторная работа 3.1 Наблюдение за движением устьиц под микроскопом.

Лабораторная работа 3.2 Определение интенсивности транспирации весовым методом

4 Механизмы поступления и передвижения минеральных элементов в растении

Лабораторная работа 4.1 Обнаружение отдельных элементов, входящих в состав растений

Лабораторная работа 4.2 Демонстрационные опыты на тему «Корень как орган поглощения воды и минеральных веществ»

5 Усвоение растениями макроэлементов

Лабораторная работа 5.1 Обнаружение нитратов в растениях

Лабораторная работа 5.2 Влияние анионов и катионов солей на форму и время плазмолиза

6 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением минеральных элементов

Лабораторная работа 6.1 Физиологическая реакция солей

Лабораторная работа 6.2 Влияние аэрации на поглощение питательных веществ корнями растений

Лабораторная работа 6.3 Определение общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы (по И.И. Колосову)

7. Рост и развитие растений

Лабораторная работа 7.1 Диагностика глубины покоя растений по химическим показателям (по П. А. Генкелю и Е.З. Окниной)

Лабораторная работа 7.2 Наблюдение периодичности роста древесных побегов

Лабораторная работа 7.3 Обнаружение белков, крахмала и жиров в тканях растений

8 Пигментные системы фотосинтетического аппарата

Лабораторная работа 8.1 Получение спиртового раствора пигментов фотосинтеза

Лабораторная работа 8.2 Изучение химических свойств пигментов фотосинтеза.

9 Фотофизическая и фотохимическая стадии фотосинтеза

Лабораторная работа 9.1 Фотосенсибилизирующее действие хлорофилла на реакцию переноса водорода (по А.А. Гуревичу)

Лабораторная работа 9.2 Наблюдение флуоресценции хлорофилла

Лабораторная работа 9.3 Определение концентрации хлорофиллов в листьях при помощи спектрофотометра

10 Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов

Лабораторная работа 10.1 Обнаружение фотосинтеза методом крахмальной пробы (по Ю. Саксу)

Лабораторная работа 10.2 Определение площади листьев

Лабораторная работа 10.3 Влияние внешних условий на интенсивность фотосинтеза водного растения

11 Общие закономерности дыхания растений

Лабораторная работа 11.1 Определение интенсивности дыхания в закрытом сосуде (по Бойсен-Иенсену)

Лабораторная работа 11.2 Определение активности каталазы в растительных объектах

12 Ферменты дыхания

Лабораторная работа 12.1 Обнаружение дегидрогеназ в семенах различных видов растений

Лабораторная работа 12.2 Обнаружение пероксидазы в соке клубня картофеля

Лабораторная работа 12.3 Определение содержания рутина в листьях чайного куста

13 Стресс и его регуляция у растений

Лабораторная работа 13.1 Действие криопротекторов на жизнеспособность клеток растительных тканей при замораживании

Лабораторная работа 13.2 Определение устойчивости тканей листьев растений к высоким температурам

Лабораторная работа 13.3 Выявление степени солеустойчивости растений по солевым некрозам

Заочная форма получения образования, 4 часа каждое

1 Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки

Лабораторная работа 1.1 Наблюдение за движением цитоплазмы у элодеи

Лабораторная работа 1.2 Свойства клеточных мембран

2 Пигментные системы фотосинтетического аппарата

Лабораторная работа 2.1 Получение спиртового раствора пигментов фотосинтеза

Лабораторная работа 2.2 Изучение химических свойств пигментов фотосинтеза.

3 Общие закономерности дыхания растений

Лабораторная работа 3.1 Определение интенсивности дыхания в закрытом сосуде (по Бойсен-Иенсену)

Лабораторная работа 3.2 Определение активности каталазы в растительных объектах

V СТРУКТУРА РЕЙТИНГОВОЙ ОЦЕНКИ ЗНАНИЙ

Итоговая оценка по дисциплине (минимум 4, максимум 10 баллов) на основании данных ведомостей модульно-рейтинговой системы оценки знаний определяется по формуле:

$$\text{Итоговая оценка} = A \times 0,4 + B \times 0,6$$

где A – средний балл текущей успеваемости, B – экзаменационный балл.

Итоговая оценка выставляется только в случае успешной сдачи экзамена (4 балла и выше).

Балл текущей успеваемости определяется по формуле:

$$A = (C + D + F) / 3$$

где C – средний балл по 13 тестовым контрольным работам, проводимым на лабораторных занятиях;

D – среднее арифметическое по 4 контрольным работам УСР;

F – среднее арифметическое по 4 оценкам за качество конспекта лекций.

**ПРОТОКОЛ СОГЛАСОВАНИЯ УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЫ
ДИСЦИПЛИНЫ «ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ» С ДРУГИМИ
ДИСЦИПЛИНАМИ СПЕЦИАЛЬНОСТИ**

1-31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)»

Название дисциплины, с которой требуется согласование	Название кафедры	Предложения об изменениях в содержании учебной программы по изучаемой учебной дисциплине	Решение, принятое кафедрой, разработавшей учебную программу (с указанием даты и номера протокола)
Биохимия	Химии	Содержание учебной программы одобрить	Рекомендовать к утверждению учебную программу в представленном варианте протокол № 10 от <u>18.04.</u> 2019 г.
Современные проблемы биологии	Кафедра зоологии, физиологии и генетики	Содержание учебной программы одобрить	Рекомендовать к утверждению учебную программу в представленном варианте протокол № 10 от <u>18.04.</u> 2019 г.

**ДОПОЛНЕНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ К УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЕ
ПО ИЗУЧАЕМОЙ УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ**

на ____ / ____ учебный год

№ п/п	Дополнения и изменения	Основание

Учебная программа пересмотрена и одобрена на заседании кафедры ботаники и физиологии растений (протокол № ____ от _____ 20__ г.)

Заведующий кафедрой химии _____

Н.М. Дайнеко

УТВЕРЖДАЮ

Декан биологического факультета
УО «ГГУ им. Ф. Скорины», д.б.н.

В.С. Аверин

17 Андрианова, Ю.Е. Хлорофилл и продуктивность растений / Ю.Е. Андрианова, И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2000. –135 с.

18 Физиологические основы устойчивости растений: учебное пособие студентов биологических факультетов вузов / Т.В. Чиркова. – СПб.: СПбГУ, 2002. – 244 с.

19 Метаболизм растений при стрессе / И.А. Тарчевский. – Казань: Фэн, 2001. – 448 с.

20 Фитофизиология стресса: курс лекций / О.Г. Яковец. – Мн.: БГУ, 2010. – 103 с.

Интернет-ресурсы

21. <http://hdl.handle.net/123456789/1358>
22. <http://hdl.handle.net/123456789/1361>
23. <http://hdl.handle.net/123456789/1352>
24. <http://hdl.handle.net/123456789/1364>
25. <http://hdl.handle.net/123456789/2193>
26. <http://hdl.handle.net/123456789/2175>
27. <http://hdl.handle.net/123456789/2182>
28. <http://elib.gsu.by/handle/123456789/7413>
29. <http://elib.gsu.by/handle/123456789/7414>
30. <http://elib.gsu.by/handle/123456789/7415>
31. <http://elib.gsu.by/handle/123456789/7416>