

Учреждение образования «Гомельский государственный
университет имени Франциска Скорины»

Факультет биологический
Кафедра ботаники и физиологии растений

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой

Д. а. 1 Н.М. Дайнеко
10.10 2019 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета

 В.С. Аверин
10 2019г.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС
ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ
ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ С ОСНОВАМИ МИКРОБИОЛОГИИ

для специальности
1 – 75 01 01 «Лесное хозяйство»

Рассмотрено и утверждено
на заседании кафедры ботаники и физиологии растений

10 октября 2019 г., протокол № 2

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

Рассмотрено и утверждено
на заседании научно-методического совета УО «ГГУ им. Ф. Скорины»

«16» 10 2019 г., протокол № 2

РЕЦЕНЗЕНТЫ:

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

М.С. Лазарева, заведующая кафедрой лесохозяйственных дисциплин УО «Гомельский государственный университет имени Ф. Скорины», кандидат сельскохозяйственных наук, доцент.

**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.....	6
	1.1 Перечень теоретического материала.....	6
	1.2 Материалы для обеспечения самостоятельной учебной работы студентов.....	9
2	Практический раздел.....	11
	2.1 Перечень лабораторных работ.....	11
	2.2 Задания к лабораторным работам.....	12
3	Контроль знаний.....	18
	3.1 Перечень вопросов к экзамену.....	18
	3.2 Критерии оценок по дисциплине.....	23
	3.3 Образцы тестовых заданий по дисциплине.....	26
4	Вспомогательный раздел.....	27
	4.1 Учебная программа дисциплины.....	27
	4.2 Перечень рекомендуемой литературы.....	27

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Учебно-методический комплекс (УМК) по учебной дисциплине «Физиология растений с основами микробиологии» создан в соответствии с требованиями Положения об учебно-методическом комплексе на уровне высшего образования и предназначен для студентов специальности 1 – 75 01 01 «Лесное хозяйство». Содержание разделов УМК соответствует образовательному стандарту ОСВО 1-75 01 01-2018, типовой учебной программе регистрационный номер ТД-К.363/тип. от 20.06.2015 г. и учебному плану ГГУ имени Ф.Скорины специальности 1-75 01 01 Лесное хозяйство, регистрационный номер К 75-01-18 от 17.07.2018. Главная цель УМК – оказание методической помощи студентам в систематизации учебного материала в процессе подготовки к итоговой аттестации по курсу «Физиология растений с основами микробиологии».

При изучении дисциплины государственного компонента «Физиология растений с основами микробиологии» студенты получают знания о жизнедеятельности растительного организма и роли почвенных микроорганизмов в жизни растений, необходимые для профессиональной деятельности специалистов лесного хозяйства.

Цель изучения дисциплины государственного компонента состоит в формировании у студентов представлений о сущности и механизмах жизненных процессов, протекающих в растениях и микроорганизмах, способах управления этими процессами для повышения продуктивности и устойчивости растений.

Основные задачи дисциплины – дать знания о функциях растительного организма и бактериальной клетки, изучить зависимости физиологических процессов от факторов внешней среды, познать особенности взаимоотношений высших растений и микроорганизмов почвы, а также пути оптимизации условий жизнедеятельности растений.

После изучения дисциплины студент должен обладать **компетенциями:**

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

АК-2. Владеть системным и сравнительным анализом.

АК-4. Уметь работать самостоятельно.

АК-6. Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем.

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.

БПК-9. Знать сущность и механизмы жизненных процессов, протекающих в растениях и микроорганизмах, быть способным использовать эти процессы для повышения продуктивности и устойчивости растений.

В соответствии с требованиями образовательного стандарта студент должен **знать**:

- сущность и механизмы жизненных процессов, протекающих в растениях и микроорганизмах;
- зависимость процессов жизнедеятельности от факторов среды;
- взаимоотношения высших растений и микроорганизмов почвы;
- влияние микроорганизмов на корневое питание, рост и развитие растений;

уметь:

- оценивать состояние растений в конкретных условиях среды обитания и диагностировать по внешним признакам простейшие причины нарушения жизненных процессов;
- регулировать численность и качественный состав микроорганизмов почвы путем проведения агротехнических и лесохозяйственных мероприятий;

владеть:

- методами оптимизации условий жизнедеятельности растений в конкретных условиях произрастания для повышения их продуктивности и устойчивости.

Изучение данной учебной дисциплины предусмотрено студентами 1 и 2 курсов специальности 1–75 01 01 «Лесное хозяйство». Общее количество часов **для студентов дневной формы обучения** – 134 (3 зачетных единицы); аудиторных – 86, из них: лекции – 34, в том числе – УСП – 4, лабораторные занятия – 52. Форма отчетности – экзамен в 3 семестре. Общее количество часов **для студентов заочной формы обучения** – 134 (3 зачетных единицы); аудиторных – 22, из них: лекции – 10, лабораторные занятия – 12. Форма отчетности – экзамен в 3 семестре. Общее количество часов **для студентов сокращенной заочной формы обучения** – 90 (2,5 зачетных единицы); аудиторных – 12, из них: лекции – 8, лабораторные занятия – 4. Форма отчетности – экзамен в 4 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 Основы физиологии и биохимии растительной клетки

Тема 1 Биохимический состав и особенности функционирования растительной клетки

- 1 Биохимический состав растительной клетки.
- 2 Общая морфология растительной клетки: функции основных структур растительной клетки.

3 Химический состав, структура и функции клеточных мембран.

4 Транспорт веществ через мембраны.

Тема 2 Обмен веществ и энергии растительной клетки

1 Строение и функции ферментов.

2 Обмен веществ и энергии клетки.

3 Биосинтез белка в клетке.

4 Регуляция процессов на уровне клетки.

Раздел 2 Водный обмен растений

Тема 3 Поглощение и испарение воды растением

1 Содержание и формы воды в растении. Механизмы поступления воды в клетку.

2 Корневая система как орган поглощения воды.

3 Лист как орган транспирации.

4 Количественные показатели транспирации.

Тема 4 Транспорт воды по растению

1 Движение воды по растению.

2 Влияние внешних и внутренних факторов на водный обмен растения.

3 Водный баланс растений.

Раздел 3 Фотосинтез

Тема 5 Сущность и значение фотосинтеза. Лист как орган фотосинтеза

1 Физико-химическая сущность фотосинтеза.

2 Лист как орган фотосинтеза.

3 Пигменты – акцепторы света, их химическое строение, свойства и функции.

4 Организация пигментных комплексов на мембранах хлоропластов.

Тема 6 Этапы фотосинтеза

1 Световая фаза фотосинтеза.

2 Фотофосфорилирование.

3 Восстановление углекислоты при фотосинтезе

4 Продукты темновой фазы фотосинтеза.

Тема 7 Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов

1 Транспорт ассимилятов в растениях.

2 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов.

3 Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез.

4 Связь фотосинтеза с продуктивностью растений.

Раздел 4 Дыхание

Тема 8 Сущность дыхания и пути дыхательного обмена

- 1 Сущность и значение дыхания.
- 2 Окисление углеводов в процессе дыхания.
- 3 Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование.

Тема 9 Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов

- 1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке.
- 2 Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей древесных растений.
- 3 Зависимость дыхания от внешних факторов.
- 4 Роль дыхания в продукционном процессе.

Раздел 5 Основы микробиологии

Тема 10 Особенности строения прокариот. Распространение и роль микроорганизмов в природе

- 1 Особенности строения и жизнедеятельности прокариот на примере бактерий.
- 2 Распространение и роль микроорганизмов в природе.
- 3 Сообщества микроорганизмов в лесных экосистемах.
- 4 Биопрепараты в земледелии.

Раздел 6 Минеральное питание растений

Тема 11 Поглощение элементов минерального питания

- 1 Необходимые макро- и микроэлементы, их содержание в растениях.
- 2 Поглощение элементов питания растениями.
- 3 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ.

Тема 12 Ассимиляция, транспорт и круговорот элементов минерального питания

- 1 Ассимиляция азота, фосфора и серы.
- 2 Транспорт минеральных веществ в растении.
- 3 Выделение веществ растениями.
- 4 Физиологические основы применения удобрений в лесном хозяйстве.

Раздел 7 Рост и развитие растений

Тема 13 Общие закономерности роста растений

- 1 Основные закономерности роста.
- 2 Фитогормоны и их функции.
- 3 Ростовые движения растений.

Тема 14 Развитие растений

- 1 Этапы онтогенеза.
- 2 Генеративное развитие растений.
- 3 Развитие и созревание семян и плодов, образование клубней и луковиц.
- 4 Физиология старения растений.

Тема 15 Зависимость роста и развития растений от внешних факторов

- 1 Роль света как источника энергии для роста и как регулятора морфогенеза.

2 Влияние на рост тепла, влажности почвы и воздуха, аэрации, почвенного питания.

3 Влияние внешних условий на цветение и плодоношение.

4 Влияние внешней среды на процесс старения.

Раздел 8 Устойчивость растений

Тема 16 Физиологические основы устойчивости растений

1 Понятия стресса, адаптации и устойчивости.

2 Холодоустойчивость растений.

3 Морозоустойчивость растений.

4 Зимостойкость растений.

Тема 17 Адаптация и устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим факторам

1 Жароустойчивость и засухоустойчивость растений.

2 Растения в условиях гипоксии и аноксии.

3 Солеустойчивость и устойчивость растений к тяжелым металлам.

4 Газоустойчивость и радиационная устойчивость растений.

Краткий курс лекций, сгруппированный по разделам, находится на сайте УО «ГГУ имени Ф. Скорины» по адресу: <http://dot.gsu.by/course/view.php?id=397>.

1.2 Материалы для обеспечения самостоятельной учебной работы студентов

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. Транспорт воды по растению

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 Пути ближнего и дальнего транспорта воды – схемы.

4 Механизм передвижения воды по растению, роль явлений адгезии и когезии

5 Влияние внешних и внутренних факторов на водный обмен растения.

6 Водный баланс растений.

Форма работы – индивидуальная.

Форма контроля выполнения заданий: проверка конспектов.

Учебно-методическое обеспечение:

1 Веретенников, А.В. Физиология растений: учебник для вузов по направлению «Лесное дело»/ А.В. Веретенников. – 3-е изд. – М.: Академ. Проект, 2006. – 479 с.

2 Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 437 с.

3 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.

4 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.

УСР № 2. Развитие растений

Форма выполнения заданий: конспектирование темы по вопросам.

Перечень изучаемых вопросов:

1 Эмбриональный этап онтогенеза: образование эмбриона и отложение запасных веществ при созревании семян.

2 Ювенильный этап онтогенеза: прорастание семян и формирование вегетативных органов.

3 Цветение, опыление и оплодотворение. Формирование мужских и женских цветков.

4 Образование, развитие и созревание плодов и семян. Формирование клубней и луковиц.

5 Физиология старения растений. Причины и механизм старения.

Учебно-методическое обеспечение:

1 Веретенников, А.В. Физиология растений: учебник для вузов по направлению «Лесное дело»/ А.В. Веретенников. – 3-е изд. – М.: Академ. Проект, 2006. – 479 с.

2 Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 437 с.

3 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.

4 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.

РАЗДЕЛ 1 ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Тема 1 Биохимический состав и особенности функционирования растительной клетки

- 1 Биохимический состав растительной клетки.
- 2 Общая морфология растительной клетки: функции основных структур растительной клетки.
- 3 Химический состав, структура и функции клеточных мембран.
- 4 Транспорт веществ через мембраны.

1 Биохимический состав растительной клетки

Большую часть массы живых клеток составляет вода (около 80 %). Остальная масса называется «сухим веществом». «Сухое вещество» состоит из неорганических, или зольных, или минеральных (около 5 %) и органических веществ. Органические вещества, в свою очередь, делятся на вещества основного обмена (белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды, витамины, гормоны) и вещества вторичного метаболизма (гликозиды, терпеноиды, алкалоиды и пр.), каковые не все и не всегда присутствуют в клетке. Химический состав активно функционирующих растительных клеток весьма сходен.

Белки (протеины, полипептиды) – высокомолекулярные органические вещества, состоящие из альфа-аминокислот, соединенных в цепочку пептидной связью. Аминокислотный состав белков определяется генетическим кодом, при синтезе используется 20 «протеиногенных» аминокислот. Множество их комбинаций создают молекулы белков с большим разнообразием свойств.

Функции белков.

Каталитическая. Наиболее хорошо известная функция белков в организме – катализ различных химических реакций. Ферменты – это белки, обладающие специфическими каталитическими свойствами, то есть каждый фермент катализирует одну или несколько сходных реакций.

Структурная. Структурные белки цитоскелета, как своего рода арматура, придают форму клеткам и многим органоидам и участвуют в изменении формы клеток.

Защитная. Это, например, связывание токсинов белковыми молекулами, обеспечивающее их детоксикацию.

Регуляторная. Многие процессы внутри клеток регулируются белковыми молекулами, которые не служат ни источником энергии, ни строительным материалом для клетки. Эти белки регулируют продвижение клетки по клеточному циклу, активность других белков и многие другие процессы.

Сигнальная – способность белков служить сигнальными веществами, передавая сигналы между клетками, тканями, органами и организмами. Часто сигнальную функцию объединяют с регуляторной, так как многие внутриклеточные регуляторные белки тоже осуществляют передачу сигналов.

Транспортная. Некоторые мембранные белки участвуют в транспорте малых молекул через мембрану клетки, изменяя ее проницаемость.

Запасная (резервная). Некоторые белки запасаются в качестве источника энергии и вещества. Ряд других белков используется в качестве источника аминокислот, которые в свою очередь являются предшественниками биологически активных веществ, регулирующих процессы метаболизма.

Рецепторная. Белковые рецепторы могут находиться как в цитоплазме, так и встраиваться в клеточную мембрану. Одна часть молекулы рецептора воспринимает сигнал, которым чаще всего служит химическое вещество, а в некоторых случаях – свет, механическое воздействие и другие стимулы. При воздействии сигнала на определенный участок молекулы – белок-рецептор – происходят ее конформационные изменения. В результате меняется конформация другой части молекулы, осуществляющей передачу сигнала на другие клеточные компоненты.

Моторная (двигательная). Целый класс моторных белков обеспечивает движения, например, ресничек и жгутиков, а также активный и направленный внутриклеточный транспорт

К **нуклеиновым кислотам** относят высокополимерные соединения, распадающиеся при гидролизе на пуриновые и пиримидиновые основания, пентозу и фосфорную кислоту. Нуклеиновые кислоты содержат углерод, водород, фосфор, кислород и азот. Различают два класса нуклеиновых кислот: рибонуклеиновые кислоты (РНК) и дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК). Мономерами нуклеиновых кислот являются нуклеотиды, которые, в свою очередь, состоят из трех соединений: азотистого основания - пиридинового или пуринового; сахара – рибозы или дезоксирибозы; остатка ортофосфорной кислоты.

ДНК и РНК различаются своим сахарным компонентом: в молекуле РНК это рибоза, в ДНК - ее производное - дезоксирибоза, которая отличается от рибозы только тем, что у второго углеродного атома в ее молекуле стоит не гидроксильная группа, а атом водорода.

В состав молекул ДНК и РНК входят по четыре азотистых основания. Три из них одинаковы: аденин (А), гуанин (Г) и цитозин (Ц). Четвертое основание в составе молекулы РНК – урацил (У), а ДНК – тимин (Т). У и Т являются пиримидиновыми основаниями, А и Г – пуриновыми.

РНК и ДНК отличаются по структуре молекул: первая состоит из одной полинуклеотидной цепи, вторая – из двух.

Выделяют три вида РНК: 1) информационная (матричная) РНК – иРНК (мРНК), 2) транспортная РНК – тРНК, 3) рибосомная РНК – рРНК.

Функция ДНК – хранение и передача наследственной информации.

Функции иРНК: 1) перенос генетической информации от ДНК к рибосомам, 2) матрица для синтеза молекулы белка, 3) определение аминокислотной последовательности первичной структуры белковой молекулы.

Функции тРНК: 1) транспорт аминокислот к месту синтеза белка, к рибосомам, 2) трансляционный посредник.

Функции рРНК: 1) необходимый структурный компонент рибосом и, таким образом, обеспечение функционирования рибосом; 2) обеспечение взаимодействия рибосомы и тРНК; 3) первоначальное связывание рибосомы и кодона-инициатора иРНК и определение рамки считывания, 4) формирование активного центра рибосомы.

Углеводы – органические соединения, состав которых в большинстве случаев выражается общей формулой $C_n(H_2O)_m$ (n и $m \geq 4$). Углеводы подразделяются на моносахариды, олигосахариды и полисахариды.

Моносахариды – простые углеводы, в зависимости от числа атомов углерода подразделяются на триозы (3), тетрозы (4), пентозы (5), гексозы (6) и гептозы (7 атомов). Наиболее распространены пентозы и гексозы.

Олигосахариды – углеводы, образующиеся в результате реакции конденсации между несколькими (от двух до десяти) молекулами моносахаридов. В зависимости от числа остатков моносахаридов различают дисахариды, трисахариды и т. д. Наиболее распространены дисахариды.

Полисахариды – это углеводы, образующиеся в результате реакции поликонденсации множества (несколько десятков и более) молекул моносахаридов.

Функции углеводов:

Энергетическая: основной источник энергии для всех видов работ, происходящих в клетках.

Структурная: из целлюлозы состоит клеточная стенка растений.

Запасающая: резервными углеводами у растений являются крахмал, инулин и др.

Липиды не имеют единой химической характеристики. В большинстве пособий, давая определение липидам, говорят, что это сборная группа нерастворимых в воде органических соединений, которые можно извлечь из клетки органическими растворителями – эфиром, хлороформом и бензолом.

Функции липидов:

- они являются структурными компонентами биологических мембран и определяют проницаемость как клетки в целом, так и клеточных компонентов, активность ряда ферментов;

- участвуют в процессах адсорбции различных веществ;
- откладываются в запас;
- выполняют защитные функции, предохраняя растения от обезвоживания, проникновения инфекции, повышая устойчивость растений к низкой отрицательной температуре;

- обладают способностью ориентирования молекул различных веществ относительно структурных компонентов клетки и т. д.

Органические вещества вторичного происхождения

Растения синтезируют огромное количество разнообразных веществ, которые не участвуют в основном обмене клеток. К настоящему времени на предмет присутствия вторичных метаболитов исследовано около 20–30 тыс. видов растений, т.е. 10–15 % от всей флоры Земли. Несмотря на это уже

идентифицировано около 100 000 индивидуальных соединений вторичного метаболизма, и ежедневно в мире идентифицируют около десятка новых.

Признаки вторичных метаболитов:

- 1) присутствие не во всех растениях;
- 2) наличие биологической активности;
- 3) относительно низкий молекулярный вес;
- 4) небольшой набор исходных соединений для их синтеза.

Основные группы вторичных метаболитов

В настоящее время известно более десятка групп (классов) вторичных метаболитов. Три самые большие группы вторичных метаболитов – *алкалоиды*, *изопреноиды (терпеноиды)* и *фенольные соединения*.

Алкалоиды – азотистые гетероциклические соединения, оказывающие весьма сильное физиологическое действие на животный организм; многие из них применяются в медицине. Известно около 10 000 алкалоидов.

Терпеноиды – органические соединения, производные терпенов. В основе строения терпенов находится молекула изопрена. Название «терпены» происходит от лат. «turpentine» – скипидар.

Фенольные соединения содержат в своей молекуле ароматическое (бензольное) кольцо (или несколько колец), которое несет одну, две или более гидроксильных групп.

Вторичные метаболиты в растениях практически никогда не присутствуют в «чистом виде», они, как правило, входят в состав сложных смесей. Такие смеси в зависимости от их состава и нахождения в растении часто носят собственные, исторически сложившиеся названия.

Эфирные масла, как правило, представляют из себя смесь легко испаряющихся изопреноидов (моно- и сесквитерпенов).

Камеди состоят преимущественно из полисахаридов, но в их состав часто входят алкалоиды, фенольные соединения.

Слизи – это смесь водорастворимых олиго- и полисахаридов, сахаров, а также небольших количеств фенольных соединений, алкалоидов или изопреноидов.

Смолы (живица) представлены главным образом дитерпенами. *Дитерпеноиды* насчитывают несколько тысяч структур, они являются главными компонентами смол у голосеменных (ель, сосна, пихта, кедр). Часто дитерпеноиды смол обладают бактерицидными свойствами.

2 Общая морфология растительной клетки: функции основных структур растительной клетки

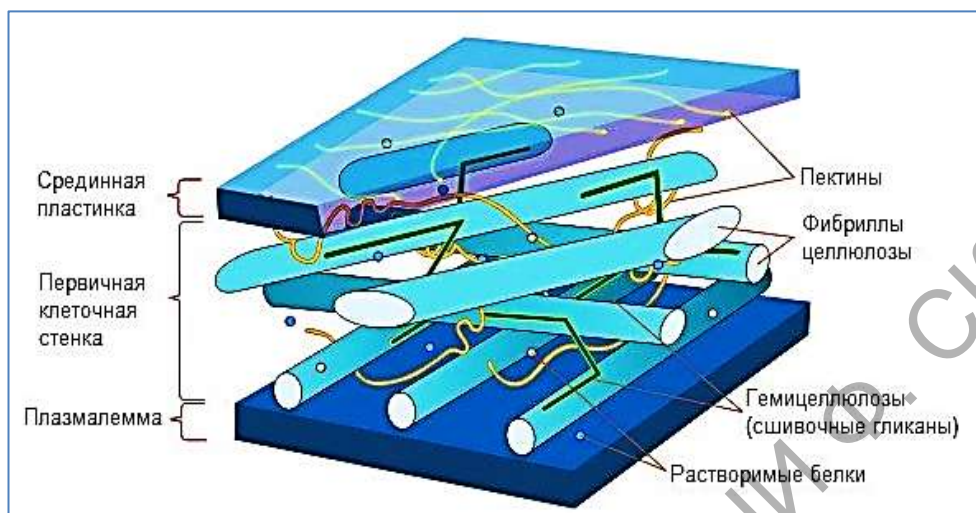
В отличие от клеток других эукариотических организмов для растительной клетки характерно следующее:

- 1) наличие пластидной системы, возникшей в связи с фототрофным способом питания;
- 2) жесткая полисахаридная клеточная стенка, окружающая клетку;
- 3) центральная вакуоль в зрелых клетках;
- 4) отсутствие у делящейся растительной клетки центриолей;

5) совмещение в себе трех относительно автономных генетических систем: ядерной (хромосомной), митохондриальной и пластидной.

Рассматривая общие черты строения и жизнедеятельности растительных клеток, удобно говорить о некоей типовой клетке.

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.

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.

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.

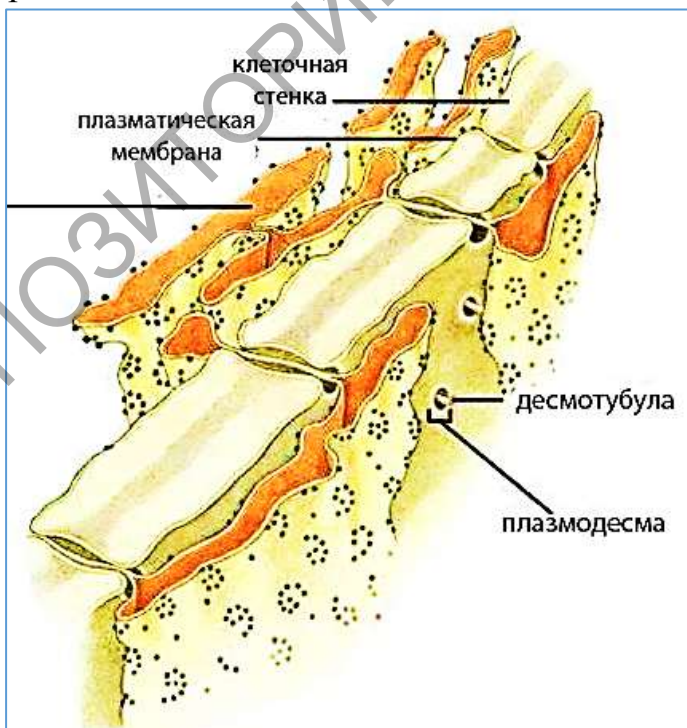
Клеточные стенки эпидермальных клеток могут содержать значительные количества силикатов и карбонатов кальция.

Биосинтез клеточной стенки. Клеточная стенка образуется в результате развития срединной пластинки. 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.

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 состо-



ит из двух первичных стенок и срединной пластинки и пронизана плазмодесмами.

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 канальцах 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 завер-

шению 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.

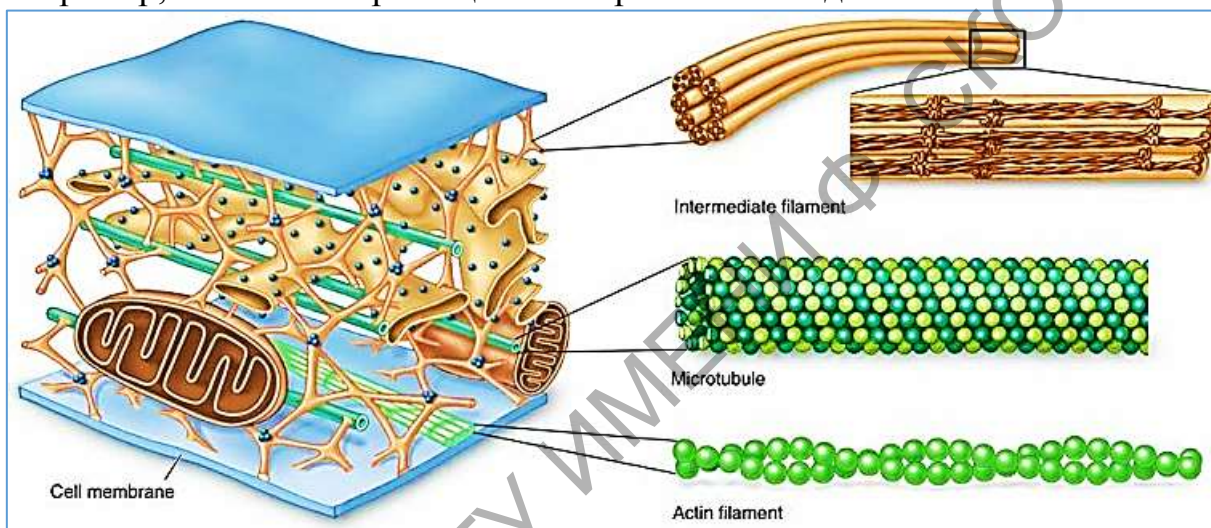
Цитозоль – это бесцветный, прозрачный, водный, коллоидный раствор, заполняющий пространства между органеллами и содержащий около 90 % воды. В состав раствора входят сахара, аминокислоты, нуклеотиды, витамины, газы, ионы, белки, нуклеиновые кислоты. В нем находятся глобулярные белки, некоторые из которых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

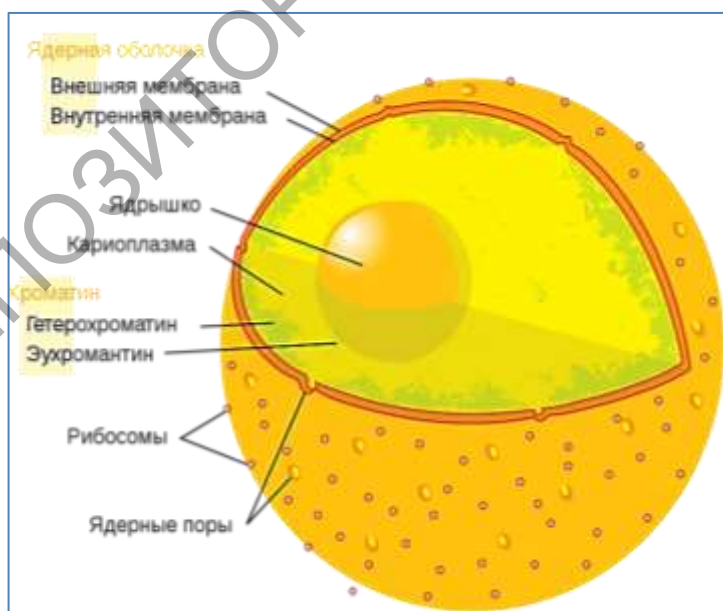
Движение цитозоля помогает внутриклеточному транспорту веществ. Скорость движения цитозоля непостоянна и зависит от внешних условий и состояния клетки. Через цитозоль разные органеллы обмениваются веществами – так осуществляется их взаимодействие.

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. 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*. Комплекс 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

ретикулума.

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.

Вакуолями называют органеллы, заполненные жидкостью и окруженные одинарной мембраной – тонопластом. Увеличение размеров (растяжение) растительной клетки происходит за счет осмотического поглощения воды вакуолью и изменения прочности клеточной стенки. Вода, поглощаемая вакуолью, создает тургорное давление, которое не только расширяет первичную клеточную стенку, но и обеспечивает тургор клетки.

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 пурпурную 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 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. Трубчатые 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 трубчатых канальцев, а шероховатый ЭР – из уплощенных цистерн.

В клетке ЭР выполняет функции:

1) *секреторную*:

– в гладком ЭР образуются углеводы, липиды, терпеноиды;

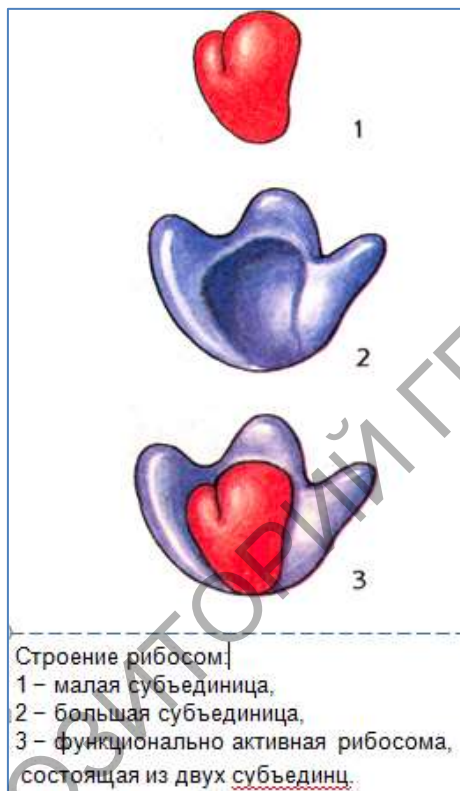
– в шероховатом ретикулуме синтезируются мембранные белки, ферменты, необходимые для синтеза полисахаридов клеточных стенок, структурный белок и ферменты клеточных стенок, другие секретируемые белки;

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) и превращение 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).

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.



Уплощенные 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 секретируемые вещества оказываются в клеточной стенке;

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

Пероксисомы и глиоксисомы (микротела)

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 глиоксиплатного цикла.

Сферосомы (липидные капли, или олеосомы). Функции. В них хранятся запасы липидов клетки.

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

Пластиды — это ограниченные двойной мембраной округлые или овальные органоиды, содержащие внутреннюю систему мембран, т.е. пластиды имеют ламеллярное строение. Растительные клетки содержат пластиды нескольких 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.

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

Митохондрии являются центрами энергетической активности клеток:

– в них функционируют системы аэробного дыхания и окислительного фосфорилирования:

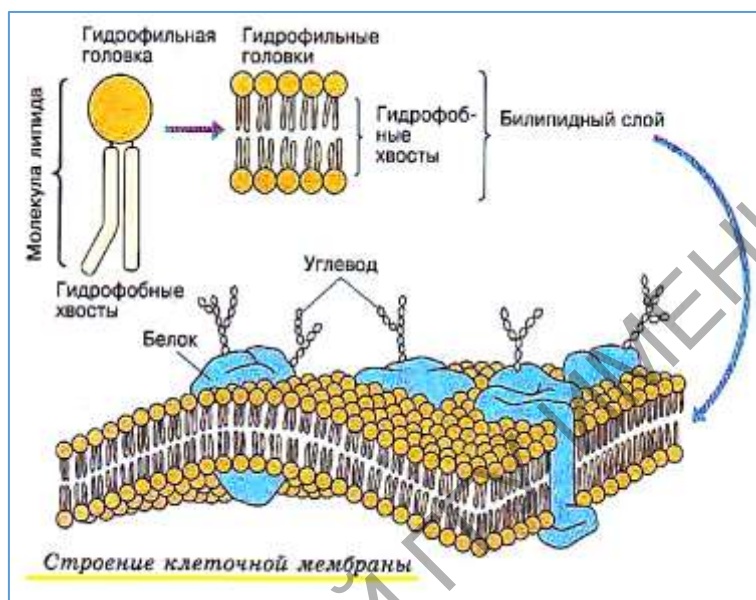
– во *внутренней мембране* митохондрий локализованы компоненты электрон-транспортной цепи и АТФ-синтетазные комплексы, осуществляющие транспорт электронов и протонов и синтез АТФ;

– 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.

3 Химический состав, структура и функции клеточных мембран

Структура. Толщина биомембран не превышает 6-10 нм. Согласно *жидкостно-мозаичной гипотезе строения биологических мембран* основу мембраны составляет двойной слой фосфолипидов с некоторым количеством других липидов (галактолипидов, стерина, жирных кислот и др.), причем липиды повернуты друг к другу своими гидрофобными концами. Участки молекул полярных липидов, образованные очень часто ненасыщенными



жирными кислотами, и стерин обеспечивают несколько *разрыхленное (жидкое) состояние* бислоя. Полярной частью молекула фосфолипида хорошо взаимодействует с водной средой.

Наружная и внутренняя стороны биологических мембран обращены в качестве разные гидрофильные среды. Это является причиной *асимметричного строения мембран* — в

наружном слое плазмалеммы содержится больше стерина и гликолипидов.

Липиды, входящие в состав мембранного бислоя, не закреплены жестко, а непрерывно меняются местами. Перемещения липидных молекул бывают двух типов:

- 1) в пределах своего монослоя (*латеральная диффузия*);
- 2) путем перестановки двух липидных молекул, противостоящих друг другу в двух монослоях («*флип-флор*»).

В состав мембран входят разные в функциональном отношении белки: белки-ферменты, белки, выполняющие функции насосов, переносчиков, ионных каналов, белки-регуляторы и структурные белки.

Если такие *специализированные протеиновые комплексы*:

- погружены в липидную фазу и удерживаются гидрофобными связями (*липопотеины*), их называют «*интегральные белки*»;

- удерживаются на внутренней и внешней поверхностях мембран электростатическими связями (*гидрофильные белки*), взаимодействуя с гидрофильными головками полярных липидов, то их называют «*периферийные белки*».

Периферийные белки ассоциированы с мембраной за счет присоединения к интегральным белкам или липидному бислою слабыми связями: водородными, электростатическими, солевыми мостиками. Они в основном растворимы в воде и легко отделяются от мембраны без ее разрушения. Некоторые периферийные белки обеспечивают связь между мембранами и цитоскелетом.

Интегральные белки мембран нерастворимы в воде. Как минимум один из доменов интегрального белка встроен в гидрофобную часть бислоя мембраны, поэтому интегральный белок, как правило, не может быть удален из мембраны без ее разрушения.

В последнее время показано существование третьей группы белков, так называемых «заякоренных» в мембране белков. Эти белки фиксируются в мембране за счет специальной молекулы, в качестве которой могут выступать жирная кислота, изопреноид или другое вещество. Функциональная активность мембран и изменения мембранного потенциала сопровождаются всплыванием или погружением субъединиц, их латеральными перемещениями.

Особенностью липидного состава плазмалеммы по сравнению с другими мембранами растительной клетки является высокое содержание стерина, но в отличие от плазматической мембраны животной клетки для плазмалеммы характерна высокая вариабельность их состава в зависимости от вида растения, органа и ткани.

Функции мембран

1) *Структурная функция.* У эукариотической клетки в отличие от прокариотической множество внутренних отсеков (компарментов), окруженных мембранами, и различающихся по степени активности содержащихся в них химических соединений и систем, регулирующих их превращения. Компарменты эукариотической клетки называются *органеллами*. Таким образом, клеточные мембраны выполняют функцию расчленения биохимических процессов, разделения их между различными компонентами протоплазмы и пространственного размещения в объеме клетки фондов метаболитов и ферментов.

Одномембранные структурные компоненты клеток: плазмалемма, эндоплазматический ретикулум, комплекс Гольджи, лизосомы, вакуоль.

Двухмембранные структурные компоненты клеток: ядро, митохондрии, пластиды.

2) *Барьерная функция.* Для клеток и субклеточных частиц мембраны служат механическим барьером, отделяющим их от внешнего пространства.

3) *Контроль поглощения и выделения веществ (транспортная функция).* В плазмалемме находятся множество транспортных систем, прежде всего для транспорта ионов, – ионные каналы, ионные переносчики и ионные насосы. Благодаря им осуществляется очень точный и селективный транспорт ионов как внутрь клетки, так и наружу, т.е. оптимальное снабжение клетки необходимыми ионами.

4) *Аккумуляция и трансформация энергии.* Плазмалемма любой клетки является энергизованной мембраной, т.е. на ней существует градиент электрохимического потенциала $\Delta\mu_{H^+}$, который используется для выполнения полезной работы, прежде всего для активного переноса веществ через мембрану. В хлоропластах зеленых растений энергия света трансформируется в энергию NADH и АТФ, а в конечном счете – в стабильную энергию химических связей сахаров, органических кислот, аминокислот.

5) *Размещение и обеспечение работы ферментов.* В плазмалемме находится множество ферментов. Это ферменты построения клеточной стенки, ферменты сигнальных систем и ряд других.

6) *Рецепторная функция.* Плазмалемма клетки – это мозаика различных рецепторов эндогенных сигналов (прежде всего фитогормонов) и внешних воздействий. Она является местом рецепции (восприятия) различных сигналов химической и физической природы.

7) *Сигнальная функция.* Многие компоненты плазмалеммы после восприятия сигналов служат источником вторичных мессенджеров – молекул, которые «передают» сигнал по эстафете и усиливают его.

4 Транспорт веществ через мембраны

Поглощаемое клеткой вещество сначала поступает в свободное пространство клеточной стенки, затем через плазмалемму оно должно войти в цитозоль. Некоторые вещества остаются в цитозоле и включаются здесь в различные процессы; другие проходят в органеллы, окруженные мембранами, где участвуют в химических реакциях. Например, CO_2 в хлоропласт, а O_2 – в митохондрии. Таким образом, поглощение вещества клеткой – это транспорт его через мембраны.

Через мембрану должны проходить молекулы разных веществ. Они могут быть: растворимыми в воде (гидрофильными) или в жирах (гидрофобными); заряженными (ионы K^+ , Na^+ , NO_3^- , Ca^{2+}) или незаряженными (CO_2 , O_2 , H_2O , аминокислоты, сахара); большими (белки, полисахариды) или маленькими.

Поскольку внутренняя часть липидного бислоя мембраны – гидрофобна, она представляет собой практически непроницаемый барьер для большинства полярных молекул. Благодаря такому барьеру вещества, растворимые в воде, не могут выйти из клетки. Однако клетка должна получать необходимые питательные вещества и освобождаться от ненужных. В этом случае существование мембран создает трудности для поглощения и выделения веществ.

Трудности транспорта веществ через мембраны связаны еще с тем, что многие элементы минерального питания клетка поглощает в ионной форме, а мембраны имеют электрический заряд. Например, внутренняя сторона плазмалеммы заряжена отрицательно по отношению к наружному раствору. Это помогает прохождению в протопласт положительно заряженных ионов и препятствует поступлению отрицательно заряженных. Тонoplast, наоборот, имеет положительный заряд.

Если транспортируемая молекула не заряжена, то направление ее движения определяется только разностью концентраций этого вещества по обеим сторонам мембраны (градиентом концентрации): молекулы передвигаются в сторону их меньшей концентрации. Однако если молекула заряжена, то на ее транспорт влияет и разница электрических потенциалов на сторонах мембраны (электрический градиент). Вместе концентрационный и электрический градиенты составляют электрохимический градиент.

Кроме того, ионы окружены водной оболочкой, увеличивающей их диаметр. Так, например, радиус негидратированного иона калия составляет 0,133 нм, а притяжение водных молекул увеличивает его до 0,34 нм. В результате для всех ионов, независимо от их размеров, мембраны оказываются в значительной степени непроницаемыми.

Часто концентрация веществ в клетке больше, чем в свободном пространстве, поэтому вещество должно двигаться против электрохимического градиента, «в гору». Для такого транспорта нужна энергия. Транспорт веществ через мембрану без затраты энергии, по градиенту электрохимического потенциала называется пассивным, а транспорт, идущий против электрохимического потенциала с затратой энергии, выделяющейся в процессе метаболизма (АТФ), – активным.

Итак, трудности транспорта веществ через мембрану обусловлены свойствами мембран и транспортируемых веществ.

Диффузия как один из механизмов транспорта веществ. При температуре выше абсолютного нуля все молекулы находятся в постоянном беспорядочном движении. Это говорит о том, что они обладают определенной кинетической энергией. Благодаря постоянному движению при смешивании двух жидкостей или двух газов возникает диффузия: молекулы передвигаются быстрее туда, где их меньше, до тех пор, пока не распределятся равномерно по всему объему. Диффузия – это процесс, ведущий к равномерному распределению молекул растворенного вещества и растворителя. Как для всякого движения, для диффузии нужна энергия. Часть внутренней энергии системы, которая может быть потрачена на работу или движение, называется свободной. Свободная энергия, отнесенная к 1 молю вещества, получила название химического потенциала. Таким образом, химический потенциал – это та энергия, которую данное вещество может израсходовать на работу или движение. Химический потенциал – функция концентрации. Скорость диффузии зависит от температуры, природы вещества и разности концентраций. Чем выше концентрация данного вещества, тем выше его активность и его химический потенциал. Диффузия всегда направлена от большей концентрации данного вещества к меньшей, от системы, обладающей большей свободной энергией, к системе с меньшей свободной энергией, от большего химического потенциала к меньшему.

С помощью диффузии вещества поступают в свободное пространство клеточной стенки. Если концентрация данного вещества внутри клетки меньше, чем в ее свободном пространстве, и плазмалемма проницаема для этого вещества, то оно проходит в протопласт тоже с помощью диффузии.

Однако скорость диффузии через липидный бислой мембраны сильно зависит от размера молекулы и ее растворимости в липидах. Чем меньше молекула и чем более она растворима в жирах, тем быстрее она диффундирует через мембрану. Это обнаружили в 1899 г. Е. Овертон и Р. Коллайдер.

Малые неполярные молекулы, такие как кислород, легко растворяются в липидных бислоях и поэтому быстро проходят через мембрану. Незаряженные полярные молекулы также диффундируют с большой скоростью, если они достаточно малы, например, углекислый газ (44 Да), этанол (46 Да), мочеви́на (60 Да). Они проскакивают через отверстия, которые образуются между колеблющимися «хвостами» липидных молекул.

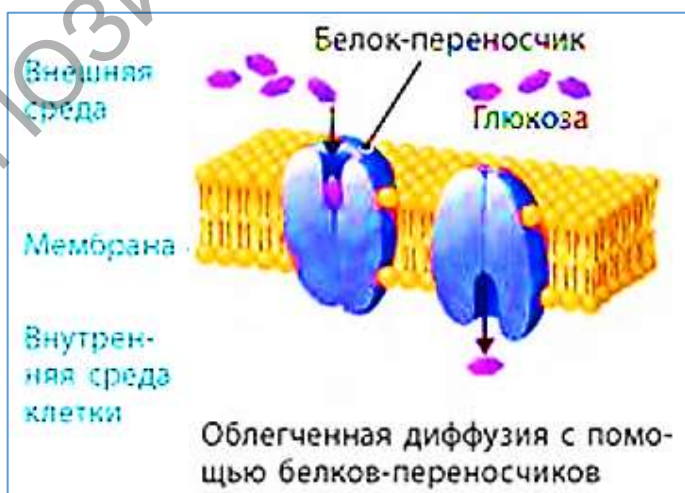
Итак, диффузия – пассивный транспорт, она происходит по градиенту электрохимического потенциала без траты энергии.

Как сделать, чтобы диффузия шла долго, чтобы увеличение концентрации вещества в клетке не остановило ее? Для этого молекула вошедшего в цитоплазму вещества должна так измениться с помощью химической реакции, чтобы мембрана стала для нее непроницаемой. Например, в клетках некоторых бактерий сахара после переноса через плазматическую мембрану фосфорилируются. В результате они становятся заряженными, не могут выйти из клетки и накапливаются в ней. Кроме того, в результате фосфорилирования концентрация самих нефосфорилированных сахаров внутри клетки остается низкой, так что их диффузия в клетку может продолжаться.

Для объяснения транспорта через мембраны водорастворимых веществ, ионов, а также веществ, транспортируемых против градиента электрохимического потенциала, предложены следующие механизмы.

Мембранные транспортные белки. Маленькие водорастворимые молекулы (сахара, аминокислоты, нуклеотиды) через гидрофобный бислой мембраны переносят специальные белки, которые называют мембранными транспортными белками. Каждый белок переносит только определенную молекулу или группу похожих молекул, т.е. эти белки относительно специфичны. Таким способом обеспечивается избирательность поглощения веществ клеткой.

Транспортные белки есть во всех мембранах, хотя сильно отличаются по своему составу друг от друга. Полипептидная цепь всех изученных транс-



портных белков пересекает липидный бислой несколько раз. Наружная поверхность этих белков, соприкасающаяся с гидрофобным слоем мембраны, гидрофобна, а внутренняя – гидрофильна. Вещества с помощью транспортных белков проходят через мембрану, не контактируя с ее гидрофобной частью.

Существуют два типа мембранных транспортных белков –

белки-переносчики и каналообразующие белки.

Белки-переносчики. Работа белков-переносчиков напоминает работу фермента, но переносимое вещество при этом не изменяется. Как и фермент, белок-переносчик имеет специальный участок для связывания транспортируемого вещества. Транспортный белок соединяется с молекулой или ионом переносимого вещества так же, как фермент соединяется с субстратом.

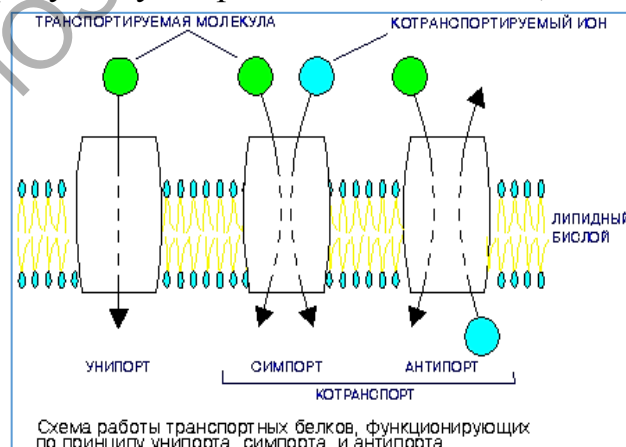
Сначала подход к связывающему участку открыт с наружной стороны мембраны. Молекула или ион входит в молекулу белка-переносчика и соединяется со связывающим участком. Форма молекулы белка-переносчика изменяется, и подход к связывающему участку открывается с другой стороны мембраны. Молекула или ион переносимого вещества отделяется от молекулы переносчика и оказывается с противоположной стороны мембраны.

Итак, белки-переносчики транспортируют растворенные вещества через липидный бислой, обратимо изменяя свою форму (конформационные изменения), при этом участки связывания открываются то с одной, то с другой стороны мембраны. Изменение формы молекулы белка-переносчика может происходить с затратой энергии.

Белки-переносчики транспортируют вещества через мембраны как по градиенту электрохимического потенциала, так и против этого градиента. Транспорт растворенных веществ через мембрану по градиенту электрохимического потенциала с помощью переносчика называется облегченной диффузией.

Роль белков-переносчиков могут выполнять специальные белки, использующие для изменения своей формы энергию, освобождающуюся при гидролизе АТФ. Такие специальные белки, находящиеся в мембране и транспортирующие через нее растворенные вещества против градиента электрохимического потенциала с использованием энергии, освобождаемой, например, при гидролизе АТФ, получили название ионных насосов.

Переносчиком могут быть и сами АТФазы. Они располагаются поперек мембраны и гидролизуют АТФ. Их еще называют транспортными АТФазами. Энергия гидролиза АТФ в данном случае используется для транспорта протонов через мембрану. Вынос протонов из клетки сопровождается поступлением в нее катионов или выходом анионов. Вместе с протонами в ту же сторону могут передвигаться анионы, сахара, аминокислоты, ионы хлора; в противоположном направлении – катионы, например, калия.

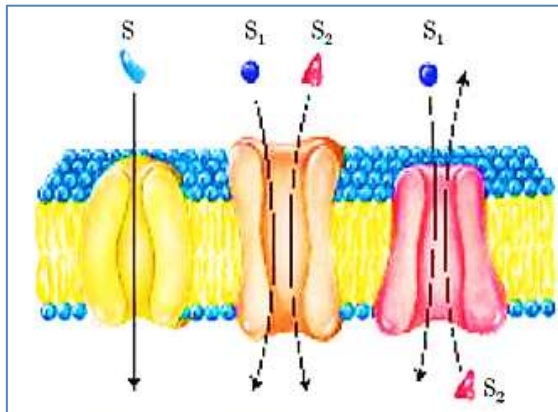


в противоположном направлении – катионы, например, калия.

Перенос транспортными белками одного вещества через мембрану называют унипортом, а одновременный перенос двух веществ – котранспортом. Если два вещества транспортируются через мембрану одновременно в одном направлении, то такой транспорт называется симпортом, если в разных направ-

лениях, то – антипортом.

Каналообразующие белки. Эти белки образуют в мембранах каналы, пронизывающие липидный бислой и заполненные водой. Наружная поверхность этих каналов гидрофобна, а внутренняя – гидрофильна; диаметр канала – 0,5-0,8 нм. Вещества проходят через каналы, не контактируя с гидрофобной частью мембраны.



Практически все каналы служат для транспорта ионов, поэтому их называют ионными каналами. В настоящее время известно около 50 видов этих каналов. Наиболее распространенными являются каналы, проницаемые для ионов калия, кальция.

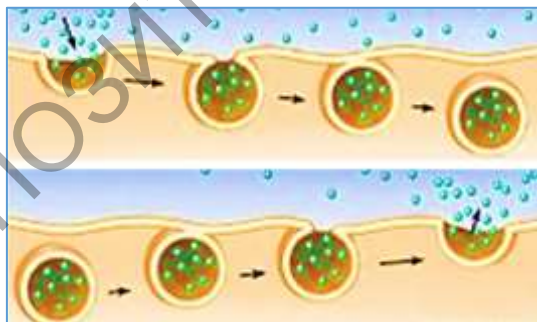
Каналообразующие белки мембран митохондрий и хлоропластов образуют большие неспецифичные поры, а в плазмалемме эти поры малы и высокоспецифичны, т.е. через них проходят ионы только определенного вида.

Ионные каналы могут открываться и закрываться. Они открываются в ответ на изменения мембранного потенциала, механические раздражения или соединение рецепторов с сигнальными молекулами. Сигнальными молекулами могут быть ионы, нуклеотиды, регуляторные белки, гормоны.

Транспорт через каналы является всегда пассивным. Ионы транспортируются через эти каналы со скоростью 10^6 ионов/с, т.е. в 1000 раз быстрее, чем с помощью белков-переносчиков.

Перенос макромолекул через мембраны. Транспортные белки переносят через мембраны полярные молекулы небольшого размера. Для транспорта крупных молекул, например, белков, полинуклеотидов, полисахаридов, существуют другие механизмы – эндоцитоз и экзоцитоз.

При эндоцитозе вещество сначала адсорбируется на мембране, например, на плазмалемме. Этот небольшой участок мембраны впячивается (инвагинируется) и окружает поглощаемое вещество, образуя транспортный пузырек, или везикулу. Везикула отделяется от мембраны и передвигается в цитозоле. Затем она соединяется с одной из лизосом, находящихся в цитозоле. Для этого процесса нужна энергия. В лизосомах находятся гидролитические ферменты. С помощью этих ферментов вещества везикулы разрушаются, образуются низкомолекулярные соединения: аминокислоты, сахара, нуклеотиды, которые проходят через мембрану везикулы в цитозоль, где используются клеткой. Этот процесс может идти и в обратном направлении. Тогда он называется экзоцитозом.



Примером экзоцитоза может служить транспорт синтезированных макромолекул из эндоплазматического ретикулума к другим частям клетки. Так, при образовании клеточной стенки везикулы непрерывно переносят молекулы полисахаридов, белков от аппарата Гольджи к плазмалемме. Здесь везикулы соединяются с плазмалеммой. Находящиеся в них вещества выходят и используются для построения клеточной стенки. Мембрана везикулы, соединившись с плазмалеммой, становится ее частью. Если построение клеточной стенки идет быстро, много веществ транспортируется от аппарата Гольджи к плазмалемме, то ее поверхность сильно увеличивается за счет слияния с мембранами везикул. Потом часть плазмалеммы, впячиваясь, может опять превратиться в мембрану везикулы, последняя входит в цитозоль.

Ионофоры. Не только белки переносят вещества через мембраны. Эту роль могут выполнять небольшие гидрофобные молекулы, которые растворяются в липидных бислоях. Они повышают проницаемость мембран для ионов. Такие переносчики называют ионофорами. Большинство ионофоров синтезируется микроорганизмами, некоторые из них используются человеком как лекарства – антибиотики. Ионофоры не связаны ни с какими источниками энергии, поэтому с их помощью ионы передвигаются только пассивно, по градиентам электрохимических потенциалов.

Из всего сказанного можно сделать вывод: клетки поглощают вещества избирательно; могут поглощать и те вещества, концентрация которых в протопласте больше, чем в ее свободном пространстве; поглощение веществ может идти активно и пассивно; для транспорта веществ через мембраны нужны транспортные белки, которые синтезируются в самой клетке. Следовательно, транспорт веществ через мембраны зависит от метаболизма клетки.

Тема 2 Обмен веществ и энергии растительной клетки

- 1 Строение и функции ферментов.
- 2 Обмен веществ и энергии клетки.
- 3 Биосинтез белка в клетке.
- 4 Регуляция процессов на уровне клетки.

1 Строение и функции ферментов

Ферменты – это обычно достаточно сложные молекулы белка или их комплексы, ускоряющие химические реакции в живых системах. Каждый фермент, свернутый в определённую структуру, ускоряет соответствующую химическую реакцию. Реагенты в такой реакции называются субстратами, а получающиеся вещества – продуктами. Ферменты специфичны к субстратам: АТФ-аза катализирует расщепление только АТФ, глюкокиназа фосфорилирует только глюкозу и т.д.

Активность ферментов определяется их трех- и четырехмерной структурой. Как и все белки, ферменты синтезируются в виде линейной цепочки аминокислот, которая сворачивается определённым образом. Каждая последовательность аминокислот сворачивается особым образом, и получающаяся

молекула (белковая глобула) обладает уникальными свойствами. Несколько белковых цепей могут объединяться в белковый комплекс. Третичная и четвертичная структуры белков разрушается при нагревании, изменении pH, или воздействии некоторых химических веществ.

На сегодняшний момент описано несколько механизмов действия ферментов. В *простой ферментативной реакции* может участвовать только одна молекула субстрата С, связывающаяся с ферментом Φ с образованием продукта П:



Однако на самом деле во многих ферментативных реакциях метаболизма принимают участие и связываются с ферментом две, а иногда даже три молекулы разных субстратов. Такие реакции обычно включают перенос атома или функциональной группы от одного субстрата к другому. Такие реакции могут протекать по двум различным механизмам. В реакциях первого типа, называемых *реакциями единичного замещения*, два субстрата C_1 и C_2 связываются с ферментом Φ либо специфическим, либо случайным образом с образованием комплекса $\Phi C_1 C_2$, который затем распадается на продукты P_1 и P_2 :



Второй класс двухсубстратных реакций составляют реакции, протекающие по механизму *двойного замещения* (механизм типа «пинг-понг»):



В этих реакциях с каталитическим центром фермента в данный момент времени связан только один из двух субстратов. Присоединение первого субстрата сопровождается переносом его функциональной группы на молекулу фермента. Только после удаления продукта, образовавшегося из первого субстрата, второй субстрат может связаться с ферментом и принять функциональную группу.

Обычно молекулы субстрата, участвующие в ферментативных реакциях, по сравнению с молекулами ферментов имеют относительно небольшие размеры. Таким образом, при образовании фермент-субстратных комплексов в непосредственное химическое взаимодействие вступают лишь ограниченные фрагменты аминокислотной последовательности полипептидной цепи – «активный центр» – уникальная комбинация остатков аминокислот в молекуле фермента, обеспечивающая непосредственное взаимодействие с молекулой субстрата и прямое участие в акте катализа.

В активном центре условно выделяют :

- каталитический центр – непосредственно химически взаимодействующий с субстратом;
- связывающий центр (контактная или «якорная» площадка) – обеспечивающий специфическое сродство к субстрату и формирование комплекса фермент-субстрат.

Чтобы катализировать реакцию, фермент должен связаться с одним или несколькими субстратами. Белковая цепь фермента сворачивается таким образом, что на поверхности глобулы образуется щель, или впадина, где связы-

ваются субстраты. Эта область называется сайтом связывания субстрата. Обычно он совпадает с активным центром фермента или находится вблизи него. Некоторые ферменты содержат также сайты связывания кофакторов или ионов металлов.

Кофакторами могут быть как неорганическими молекулами (ионы металлов, железо-серные кластеры и др.), так и органическими (например, флаavin или гем). Органические кофакторы, прочно связанные с ферментом, называют также простетическими группами. Кофакторы органической природы, способные отделяться от фермента, называют коферментами. Большинство кофакторов связано с ферментом нековалентными, но довольно прочными взаимодействиями. Есть и такие простетические группы, которые связаны с ферментом ковалентно, например, тиаминпирофосфат в пируват-дегидрогеназе.

Фермент, соединяясь с субстратом:

- очищает субстрат от водяной «шубы»;
- располагает реагирующие молекулы субстратов в пространстве нужным для протекания реакции образом;
- подготавливает к реакции (например, поляризует) молекулы субстратов.

Обычно присоединение фермента к субстрату происходит за счет ионных или водородных связей, редко – за счет ковалентных. В конце реакции её продукт (или продукты) отделяются от фермента.

В результате фермент снижает энергию активации реакции. Это происходит потому, что в присутствии фермента реакция идет по другому пути (фактически происходит другая реакция). В отсутствие фермента: $A + B = AB$.

В присутствии фермента: 1) $A + F = AF$; 2) $AF + B = ABF$; 3) $ABF = AB + F$.

Ферменты не могут самостоятельно обеспечивать энергией эндергонические реакции (для протекания которых требуется энергия). Поэтому ферменты, осуществляющие такие реакции, сопрягают их с экзергоническими реакциями, идущими с выделением большего количества энергии. Например, реакции синтеза биополимеров часто сопрягаются с реакцией гидролиза АТФ.

Будучи катализаторами, *все* ферменты ускоряют как прямую, так и обратную реакции, поэтому, например, лиазы способны катализировать и обратную реакцию – присоединение по двойным связям.

Ферменты – высокоспецифичные белковые катализаторы. Ферменты присутствуют во всех живых клетках и способствуют превращению одних веществ (субстратов) в другие (продукты). Ферменты выступают в роли катализаторов практически во всех биохимических реакциях, протекающих в живых организмах. Ферменты играют важнейшую роль во всех процессах жизнедеятельности, направляя и регулируя обмен веществ организма. Подобно всем катализаторам, ферменты ускоряют как прямую, так и обратную реакцию, понижая энергию активации процесса. Химическое равновесие при этом не смещается ни в прямую, ни в обратную сторону. Отличительной осо-

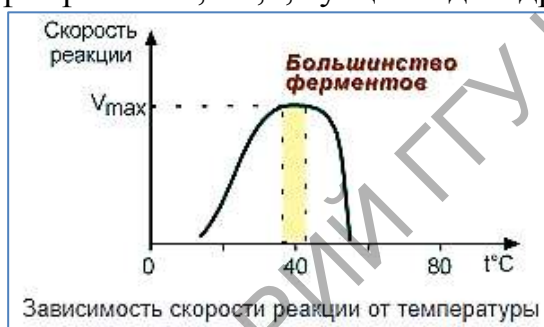
бенностью ферментов по сравнению с небелковыми катализаторами является их высокая специфичность – константа связывания некоторых субстратов с белком может достигать 10^{-10} моль/л и менее.

Зависимость активности ферментов от внешних условий.

Зависимость активности ферментов (скорости реакции) от температуры описывается колоколообразной кривой с максимумом скорости при значениях оптимальной температуры для данного фермента.

Закон о повышении скорости реакции в 2-4 раза при повышении температуры на 10°C справедлив и для ферментативных реакций, но только в пределах до $55-60^{\circ}\text{C}$, т.е. до температур денатурации белков. Наряду с этим, как исключение, имеются ферменты некоторых микроорганизмов, существующих в воде горячих источников и гейзеров. При понижении температуры активность ферментов понижается, но не исчезает совсем. Иллюстрацией могут служить ферментативные процессы в зимующих органах растений.

Зависимость скорости реакции от pH также описывается колоколообразной кривой с максимумом скорости при оптимальном для данного фермента значении pH. Данная особенность ферментов имеет существенное значение для организма в его адаптации к изменяющимся внешним и внутренним условиям. Для каждого фермента существует определенный узкий интервал pH среды, который является оптимальным для проявления его высшей активности. Например, оптимальные значения pH для аргиназы 9,7, кислой фосфатазы 4,5-5,0, сукцинатдегидрогеназы 9,0.



Зависимость от количества фермента. При увеличении количества молекул фермента скорость реакции возрастает непрерывно и прямо пропорционально количеству фермента, т.к. большее количество молекул фермента производит большее число молекул продукта.



При увеличении концентрации субстрата скорость реакции сначала возрастает, т.к. к катализу добавляемых молекул субстрата подключаются

новые и новые молекулы фермента. Т.е. скорость накопления продукта возрастает, и это означает увеличение активности фермента. Затем наблюдается эффект насыщения (плато на кривой), когда все молекулы фермента заняты молекулами субстрата и непрерывно ведут катализ, здесь скорость реакции максимальна. В **некоторых** случаях, при дальнейшем увеличении концентрации субстрата между его молекулами возникает конкуренция за активный центр фермента и активность фермента (скорость реакции) снижается.

По типу катализируемых реакций ферменты подразделяются на 6 классов.

Оксидоредуктазы катализируют перенос электронов, то есть окисление или восстановление (каталаза, дегидрогеназы).

Трансферазы катализируют перенос химических групп с одной молекулы субстрата на другую. Среди трансфераз особо выделяют киназы, переносящие фосфатную группу, как правило, с молекулы АТФ.

Гидролазы катализируют гидролиз химических связей (амилаза, липазы).

Лиазы катализируют разрыв химических связей без гидролиза с образованием двойной связи в одном из продуктов, а также обратные реакции.

Изомеразы катализируют структурные или геометрические изменения в молекуле субстрата с образованием изомерных форм.

Лигазы катализируют катализирующие образование химических связей C–C, C–S, C–O и C–N между субстратами за счёт реакций конденсации, сопряжённых с гидролизом АТФ.

Транслоказы катализируют перенос ионов или молекул через мембраны или их разделение в мембранах.

2 Обмен веществ и энергии клетки

Процессы, происходящие в клетке, подчиняются общим законам физики и химии. Согласно первому закону термодинамики энергия для клеточной работы не может создаваться из ничего и исчезать бесследно. Согласно второму закону термодинамики в клетке последовательно возрастает энтропия и

происходит «разупорядочение» структуры. По сравнению с неживыми структурами скорость возрастания энтропии в живых системах минимальная.

Живые организмы представляют собой открытые системы, которые обмениваются с окружающей средой веществом, энергией и информацией.

Обмен веществом включает процесс поглоще-

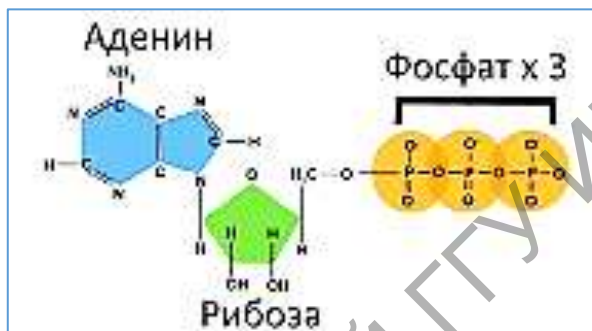


ния из окружающей среды диоксида углерода, воды, минеральных веществ, участвующих в клетке в многочисленных биохимических реакциях. В результате этих процессов клетка строит и поддерживает свои структуры, а продукты распада и отходы жизнедеятельности выходят в окружающую среду, где они подвергаются превращениям.

Энергетический обмен. Фотосинтезирующие клетки растений потребляют солнечную энергию и превращают ее в химическую форму. Универсальной клеточной «валютой» служат молекулы АТФ, обеспечивающие важнейшие процессы жизнедеятельности, прежде всего – биосинтезы.

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.



Часть энергии АТФ затрачивается на механическую работу (например, движение цитоплазмы), другая часть идет на активный транспорт веществ против физико-химических градиентов. Большую роль играют в клетке механизмы, обеспечивающие сигналы о быстрых изменениях окружающей

среды. При этом часть энергии АТФ превращается в электрическую (биопотенциалы) или световую (биохемилюминесценция), которые вновь высвобождаются в окружающую среду.

Образованные при фотосинтезе органические вещества участвуют в другом важнейшем процессе – **дыхании**. Окислительный распад дыхательных субстратов приводит к освобождению заключенной в них энергии – часть ее вновь локализуется в молекулах АТФ и может затем использоваться по перечисленным направлениям. Более половины энергии окисления превращается в теплоту и в этой форме выделяется в окружающую среду. Таким образом осуществляется обмен энергией между клеткой и средой.

Обмен информацией начинается с восприятия клеткой сигналов от внешних раздражителей. Возникающее в клетке возбуждение приводит к изменению функциональной активности клетки. Сигналы о происшедших переменах клетка посылает в окружающую среду.

Клеточная энергетика. 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.

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.

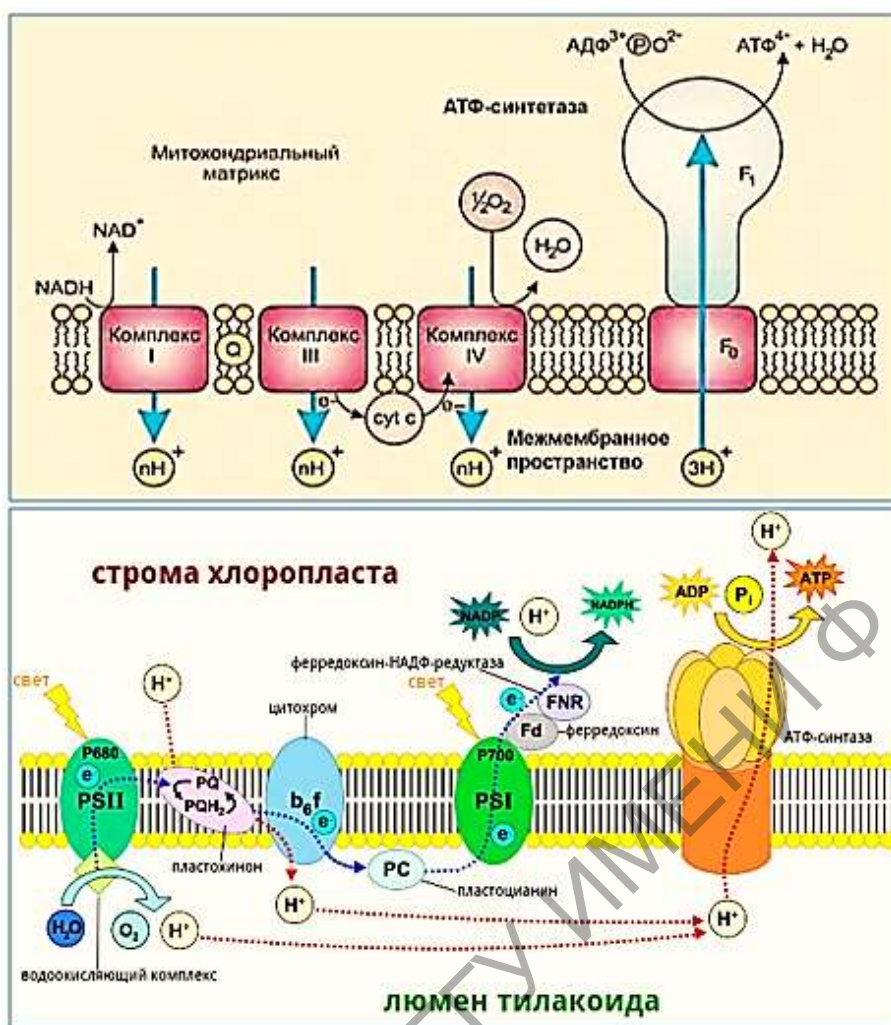
Вся поступающая в клетку энергия, будь то световая энергия или энергия субстратов дыхания, сначала преобразуется и запасается в форме универсальных энергетических и восстановительных эквивалентов. Универсальным энергетическим эквивалентом является: *трансмембранный градиент электрохимического потенциала ионов водорода*, или электрохимический протонный градиент $\Delta\mu_{H^+}$ и АТФ.

Важнейшими восстановительными эквивалентами являются никотинамидадениндинуклеотид (НАДН) и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (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 $\Delta\mu_{H^+}$.

Образование АТФ происходит путем фосфорилирования АДФ неорганическим фосфатом за счет энергии электрохимического потенциала ионов водорода на мембране. Мембранное фосфорилирование протекает во внутренней мембране митохондрий, в мембранах тилакоидов хлоропластов, в хроматофорах фотосинтезирующих бактерий, в цитоплазматической мембране бактерий. Эти мембраны, несущие ферменты переноса электронов и сопряженного с ним фосфорилирования, называются *сопрягающими мембранами*. Как правило, сопрягающая мембрана обогащена белком и биохимически отличается от других мембран клетки, так как содержит уникальный фосфолипид - кардиолипин, который делает мембрану более жидкой и более непроницаемой для ионов.

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.

Энергопреобразующие мембраны содержат ЭТЦ. В процессах фото-



синтеза 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

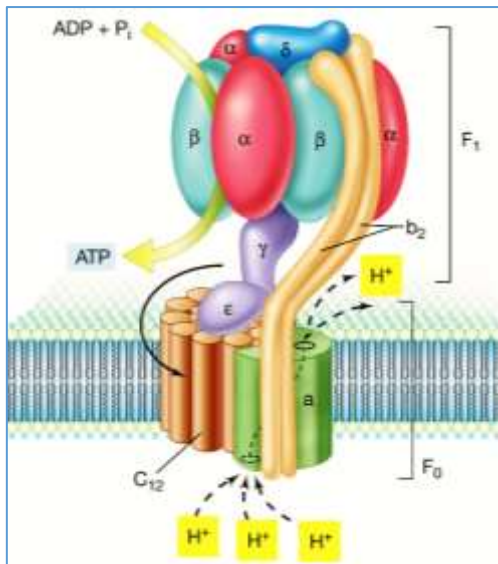
внутри тилакоидного пространства. Дыхательная цепь перекачивает протоны из матрикса в межмембранное пространство митохондрий. Процесс транслокации протона сопровождается *энергизацией* мембраны, т.е. возникновением на ней трансмембранной разности, или градиента электрохимического потенциала ионов водорода ($\Delta\mu_{H^+}$) 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 P_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. 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.



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.

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 имеет место в митохондриях животных и растений и представляет особый механизм регуляции метаболизма.

Некоторые переносчики электронов являются общими для ЭТЦ всех типов.

НАД(Н) и 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. 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.

Флавопротеиды – белки, содержащие в качестве прочно связанной простетической группы ФМН или ФАД. Функциональная часть этих соединений представлена системой ароматических колец, в состав которых входит остаток рибофлавина (витамина В₂). Окисление – восстановление флавопротеидов связано с переносом двух атомов водорода.

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 Fe²⁺ в состояние Fe³⁺.

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. 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.

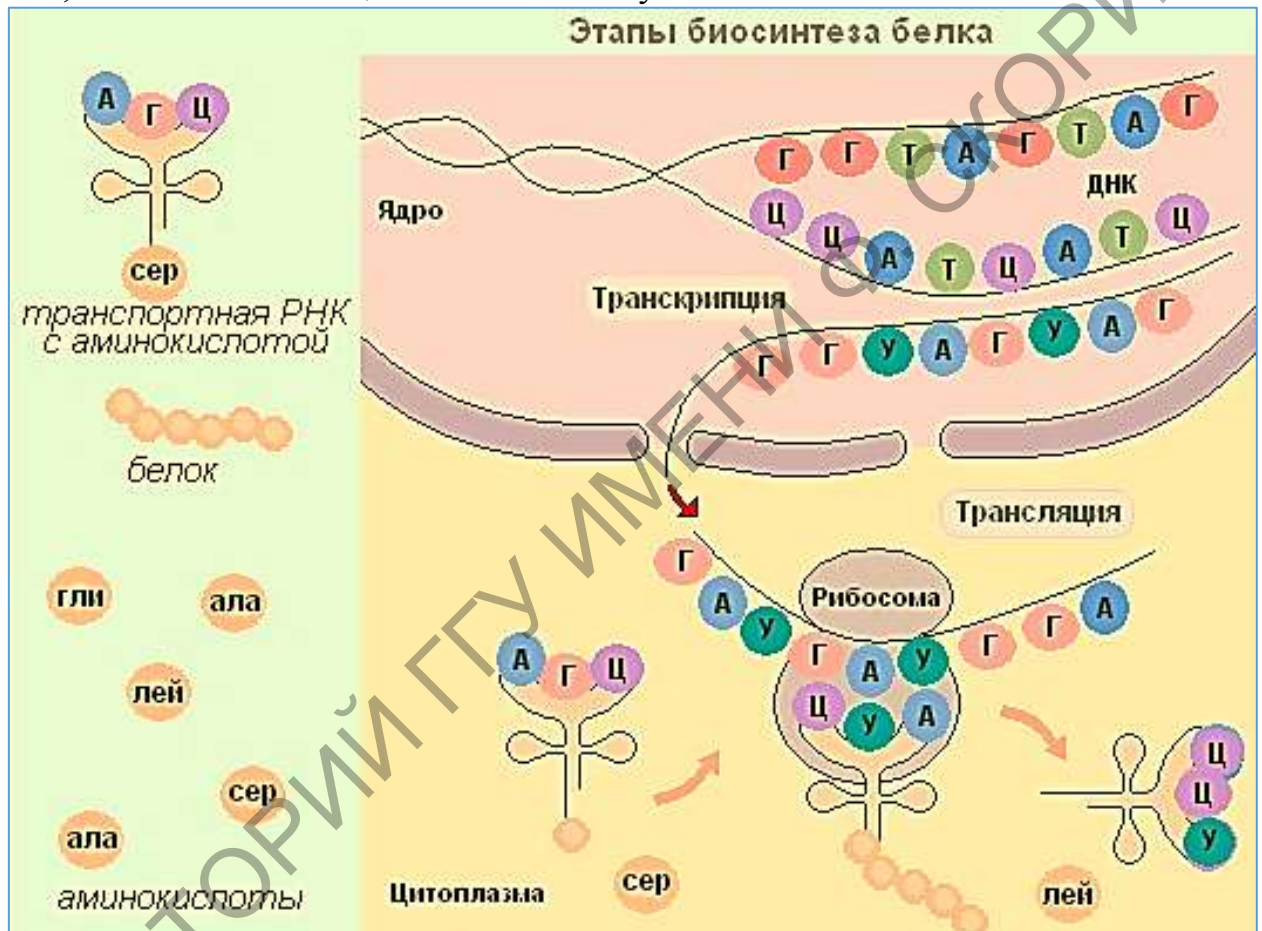
В качестве подвижных переносчиков, действующих в липидной фазе мембраны, функционируют **хиноны**, обозначаемые буквой Q (от англ. quinon), **пластохинон** в ЭТЦ фотосинтеза и **убихинон** в ЭТЦ дыхания. Хиноны состоят из ароматического кольца и боковой липофильной цепи, в составе которой может содержаться 9 (пластохинон) или 10 (убихинон) изопреноидных остатков. Свободно диффундирующие в мембране хиноны осуществляют связь между белковыми комплексами и могут переносить два атома водорода.

3 Биосинтез белка в клетке

Биосинтез белка – это многостадийный процесс синтеза и созревания белков, протекающий в живых организмах. Процесс биосинтеза белка состоит из двух этапов: транскрипции и трансляции. Транскрипция – это процесс снятия информации с молекулы ДНК синтезируемой на ней молекулой иРНК (мРНК). В ходе транскрипции участок двуцепочечной ДНК «разматывается», а затем на одной из цепочек синтезируется молекула иРНК. Информационная (матричная) РНК состоит из одной цепи и синтезируется на ДНК в соответ-

ствии с правилом комплементарности. Формируется цепочка иРНК, представляющая собой точную копию второй (нематричной) цепочки ДНК (только вместо тимина включен урацил). Так информация о последовательности аминокислот в белке переводится с «языка ДНК» на «язык РНК».

Так как в одной молекуле ДНК может находиться множество генов, очень важно, чтобы РНК-полимераза начала синтез иРНК со строго определенного места ДНК. Поэтому в начале каждого гена находится особая специфическая последовательность нуклеотидов, называемая **промотором**. РНК-полимераза «узнает» промотор, взаимодействует с ним и, таким образом, начинает синтез цепочки иРНК с нужного места.



Фермент продолжает синтезировать иРНК до тех пор, пока не дойдет до очередного «знака препинания» в молекуле ДНК – **терминатора** (это последовательность нуклеотидов, указывающая на то, что синтез иРНК нужно прекратить).

У эукариот иРНК синтезируется в ядре, поэтому сначала она взаимодействует со специальными ядерными белками и переносится через ядерную мембрану в цитоплазму.

Трансляция – это перевод последовательности нуклеотидов молекулы иРНК в последовательность аминокислот молекулы белка.

Аминокислоты доставляются к рибосомам **тРНК**. Любая аминокислота может попасть в рибосому только прикрепившись к специальной тРНК. На тот конец иРНК, с которого нужно начать синтез белка, нанизывается рибо-

сома. Она движется вдоль иРНК прерывисто, «скачками», задерживаясь на каждом триплете приблизительно 0,2 секунды.

За это время молекула тРНК, антикодон которой комплементарен кодону, находящемуся в рибосоме, успевает распознать его. Аминокислота, которая была связана с этой тРНК, отделяется от «черешка» тРНК и присоединяется с образованием пептидной связи к растущей цепочке белка. В тот же самый момент к рибосоме подходит следующая тРНК (антикодон которой комплементарен следующему триплету в иРНК), и следующая аминокислота включается в растущую цепочку.

Аминокислоты, доставленные на рибосомы, ориентированы по отношению друг к другу так, что карбоксильная группа одной молекулы оказывается рядом с аминогруппой другой молекулы. В результате между ними образуется пептидная связь.

Рибосома постепенно сдвигается по иРНК, задерживаясь на следующих триплетях. Так постепенно формируется молекула полипептида (белка).

Синтез белка продолжается до тех пор, пока на рибосоме не окажется один из трех **стоп-кодонов** (УАА, УАГ или УГА). После этого белковая цепочка отсоединяется от рибосомы, выходит в цитоплазму и формирует присущую этому белку вторичную, третичную и четвертичную структуры.

Так как клетке необходимо много молекул каждого белка, то, как только рибосома, первой начавшая синтез белка на иРНК, продвинется вперед, за ней на ту же иРНК, нанизывается вторая рибосома. Затем на иРНК последовательно нанизываются следующие рибосомы.

Все рибосомы, синтезирующие один и тот же белок, закодированный в данной иРНК, образуют **полисому**. Именно на полисомах и происходит одновременный синтез нескольких одинаковых молекул белка.

Когда синтез данного белка окончен, рибосома может найти другую иРНК и начать синтезировать другой белок.

4 Регуляция процессов на уровне клетки

Регуляция обеспечивает гомеостаз клетки и организма в целом, что означает сохранение постоянства параметров внутренней среды, а также создание условий для его развития (эпигенеза). Разнообразные реакции, протекающие в организме, должны быть согласованы между собой, и их строгая упорядоченность обеспечивается только эффективной регуляцией.

Для многоклеточного организма системы регуляции разделяют на внутриклеточные, межклеточные и организменные.

К внутриклеточной системе относятся ферментная регуляция (на уровне ферментов), генетическая, мембранная и др. Межклеточные системы включают, по меньшей мере, гормональную, электрофизиологическую, трофическую системы. На организменном уровне следует говорить об организменном уровне интеграции.

Рассмотрим следующие основные типы клеточной регуляции: метаболическую, ферментную, генетическую, мембранную, гормональную, фоторегуляцию, электрическую (электрофизиологическую).

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

Метаболитная 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. При метаболитной регуляции на разветвлении путей обмена веществ выбор пути может определяться концентрацией общего для конкурирующих ферментов субстрата.

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). 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).

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.

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.

Особое место в механизмах мембранной регуляции имеет система мембранных хемо-, фото- и механорецепторов, позволяющих клетке отмечать изменения во внешней и внутренней средах и в соответствии с этим изменять свойства мембраны.

Фоторегуляция. У растений существует белковая система, рецептирующая красный и дальний красный свет, – фитохромная система. Фитохром присутствует в клетке в очень малых количествах, поэтому для запуска контролируемых им фотоморфогенетических реакций достаточно малой энергии. К таким реакциям относятся: диэтиолирование проростков, выращенных в темноте, стимуляция прорастания некоторых семян, начало цветения и переход в состояние покоя.

РАЗДЕЛ 2 ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Тема 3 Поглощение и испарение воды растением

1 Содержание и формы воды в растении. Механизмы поступления воды в клетку.

2 Корневая система как орган поглощения воды.

3 Лист как орган транспирации.

4 Количественные показатели транспирации.

1 Содержание и формы воды в растении. механизмы поступления воды в клетку

Физико-химические свойства воды и ее значение в жизни растений. Среди всех веществ живой клетки вода занимает первое место, составляя 75 – 85 % ее массы. Исключением служат лишь клетки сухих семян и спор, обычно содержащих не более 14 % воды. Вода содержится не только в живых, но и в мертвых клетках (ксилема). В межклетниках она находится главным образом в виде пара. Нормальное функционирование клеток происходит при содержании воды равном 70 – 80 %.

Вода обладает рядом специфических *свойств*, определяющих ее громадное значение в жизни растений. Она *слабо диссоциирует* на водород и гидроксильный ион. Концентрация каждого из них составляет 10^{-7} г-ионов на 1 л воды. Чистая вода имеет поэтому значение pH 7.

Вода имеет целый ряд *особенностей*, аномальных свойств по сравнению с близкими к ней по химическому составу веществами.

Одним из аномальных свойств воды является ее *плотность*. Известно, что все вещества при нагревании увеличивают свой объем и в связи с этим уменьшают плотность. Исключение для воды состоит в том, что в интервале температуры от 0 °С до + 4 °С плотность ее не уменьшается, а увеличивается. В момент замерзания объем воды мгновенно увеличивается примерно на 11 %. Лед легче жидкой воды и держится на ее поверхности, плавает. В связи с этим вода в глубоких водоемах даже при очень сильных морозах не замерзает, ибо как только температура воды упадет ниже + 4 °С. она поднимается на поверхность и превращается в лед. У самого дна озера, например, температура воды зимой обычно равна + 4 °С, что весьма благоприятно для жизни его обитателей. Но вода может оставаться в жидком состоянии при температуре вплоть до –70 °С. Это *переохлажденная вода*. Способность воды сохраняться в переохлажденном состоянии в тканях растений, наличие в них растворов органических и минеральных веществ, способствующих сохранению жидкого состояния, предохраняет растение от гибели при трескучих зимних морозах.

Необыкновенно высоки у воды *температура кипения* и *замерзания*. По всем физическим законам вода должна бы кипеть при температуре –75°С, а не при + 100°С и замерзать при –90°С. Эти особенности объясняются наличием структуры воды.

«Исключением из правил» являются и ее необыкновенно *высокие теплоемкость, поверхностное натяжение, растворяющая способность*, прочность на разрыв (*когезия*), что также имеет неоценимое значение в жизненных процессах растений.

Для водных растений существенное значение имеет *отсутствие* у воды *цвета*. Высокая светопропускающая способность воды делает возможным осуществление растениями под водой процесса фотосинтеза.

В молекуле воды (H_2O) распределение зарядов (двух положительных и двух отрицательных) асимметрично. В связи с тем, что атомы водорода в молекуле расположены по отношению к атому кислорода под тупым углом $104,5^\circ$, молекула воды, будучи электронейтральной, имеет на одной стороне отрицательный, а на другой – положительный заряды. Такие молекулы называют *диполями*.

Наличие *дипольного момента*, равного произведению величины заряда на расстояние между полюсами, определяет ориентацию молекул воды вокруг ионов: у катионов молекулы воды располагаются к поверхности иона своими отрицательными концами – атомами кислорода, а вокруг анионов – положительными, т.е. атомами водорода.

Связывание молекул воды в электрическом поле ионов получило название *электростатической гидратации*. Явления электростатической гидратации наблюдаются и около ионизированных химических групп ряда органических соединений. Это имеет значение в поддержании особого состояния цитоплазмы, ее устойчивости и вместе с тем – лабильности.

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).

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 чис-

ле и иммобилизованную воду), и *интермицеллярную воду* (находится на поверхности коллоидов и между ними). Коллоидно-связанная вода наименее подвижна и составляет 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 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 также 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, таннины 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. Основной вид 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 благо-

даря 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.

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.

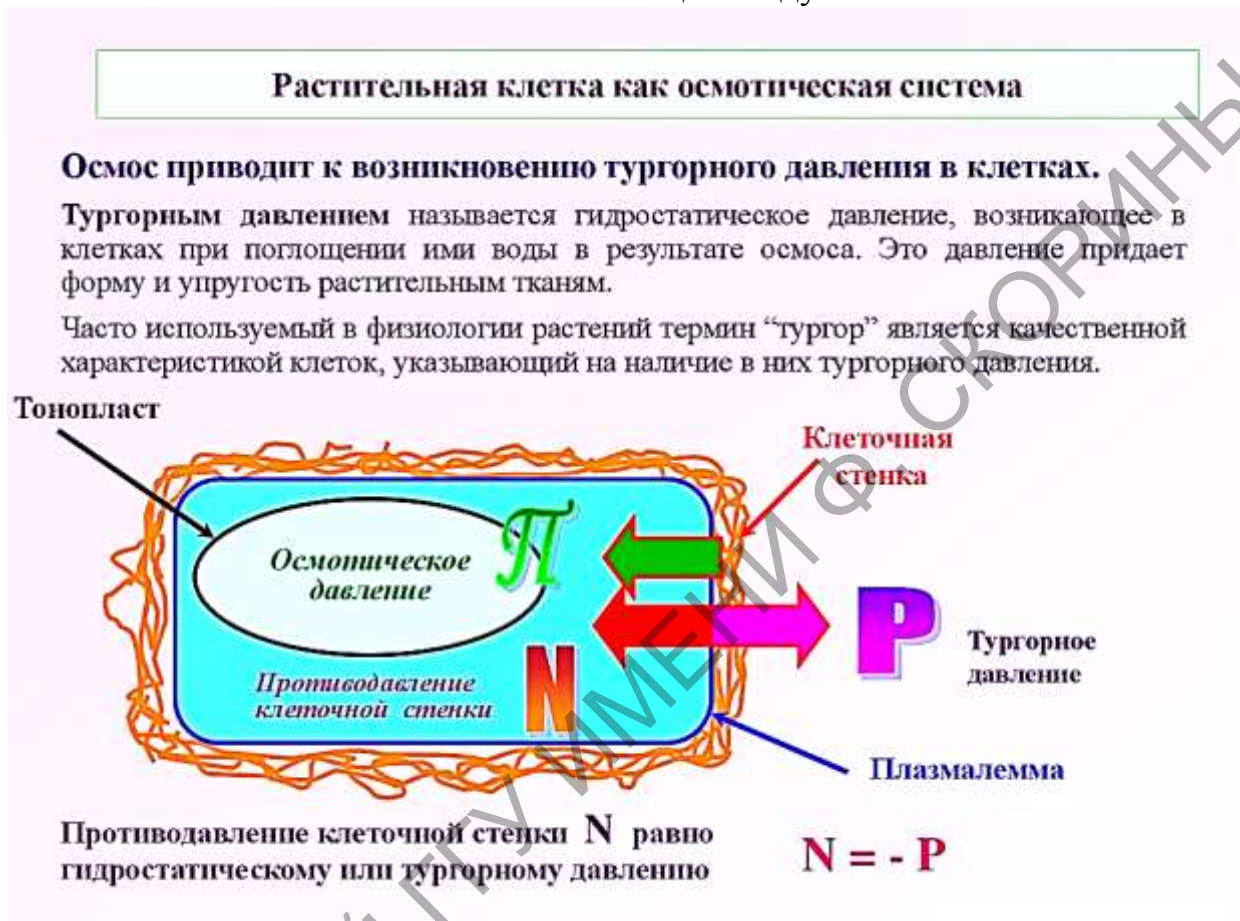
Поглощение воды клеткой. Вода должна пройти сквозь две мембраны (плазмалемму и тонопласт) и через лежащую между ними цитоплазму. Обычно все три структуры рассматриваются как единый мембранный барьер.

Осмотический механизм поступления воды. Причиной односторонней диффузии является разность концентраций раствора по обеим сторонам мембраны. Система, которая содержит растворы разных концентраций (или раствор и растворенное вещество), разделенная 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 про-

ницаемой мембраны, разделяющей эти пространства, играют плазмалемма, мезоплазма и тонопласт.

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



Осмотическое давление можно выявить только в том случае, если раствор помещен в сосуд с избирательно проницаемой мембраной, по другую сторону которой находится растворитель. Таким образом, состояние осмотического давления в отсутствие проницаемой мембраны как бы потенциально, и поэтому ему дали название «осмотический потенциал» и обозначили буквой P . Осмотический потенциал пропорционален температуре и концентрации вакуолярного сока. Следовательно, величина P не является постоянной.

Для расчета осмотического давления применяют формулу: $P = iCRT$, 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). Потенциальное осмотическое давление отражает максимально возможное давление раствора данной концентрации или максимальную способность раствора в ячейке поглощать воду.

Таким образом, на величину осмотического потенциала клетки влияет концентрация веществ, растворенных в вакуолярном соке. Эти вещества называются осмотически активными.

Поступление воды в клетку зависит 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 противодействует 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 отстаёт 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 слу-

чае 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.

Специалисты по водному обмену растений Р. Слэтчер и С. Тейлор предложили вместо старого и широко используемого понятия «сосущая сила» использовать термин «водный потенциал».

Водный потенциал выражает способность воды в растворе произвести работу в сравнении с работой, которую производит чистая вода в этих же условиях. Водный потенциал характеризует способность воды диффундировать, испаряться или поглощаться. Он имеет размерность энергии, поделенной на объем (что совпадает с размерностью давления), и его величину выражают в атмосферах или барах ($1 \text{ атм} = 1,013 \text{ бар} = 10 \text{ Па}$). 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. Вода движется 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. 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 $\Psi_{кл} = -\Psi_m - \Psi_{м\ т}$, при $\Psi_p = \Psi_T$ клетка не будет поглощать воду ($P = T$).

Итак, основные показатели водного баланса клетки

Активность воды: $a_{H_2O} = p_{H_2O} / p^o_{H_2O}$ $a_{H_2O} \leq 1$

p_{H_2O} и $p^o_{H_2O}$ – давление пара воды над системой и над чистой водой соответственно

Химический потенциал воды: $\mu_{H_2O} = RT \ln a_{H_2O}$ $\mu_{H_2O} \leq 0$

Водный потенциал: $\Psi_{H_2O} = (\mu_{H_2O} - \mu^o_{H_2O}) / \bar{V}$ [джоуль/см³] $\Psi_{H_2O} \leq 0$
где $\bar{V}$ – парциальный мольный объем воды

Водный потенциал клетки: $\Psi_{кл} = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$

Где: Ψ_s – осмотический потенциал, влияние на Ψ растворенных веществ

Ψ_p – потенциал давления, влияние на Ψ механического давления

Ψ_m – матричный потенциал, влияние на Ψ связанной макромолекулами воды

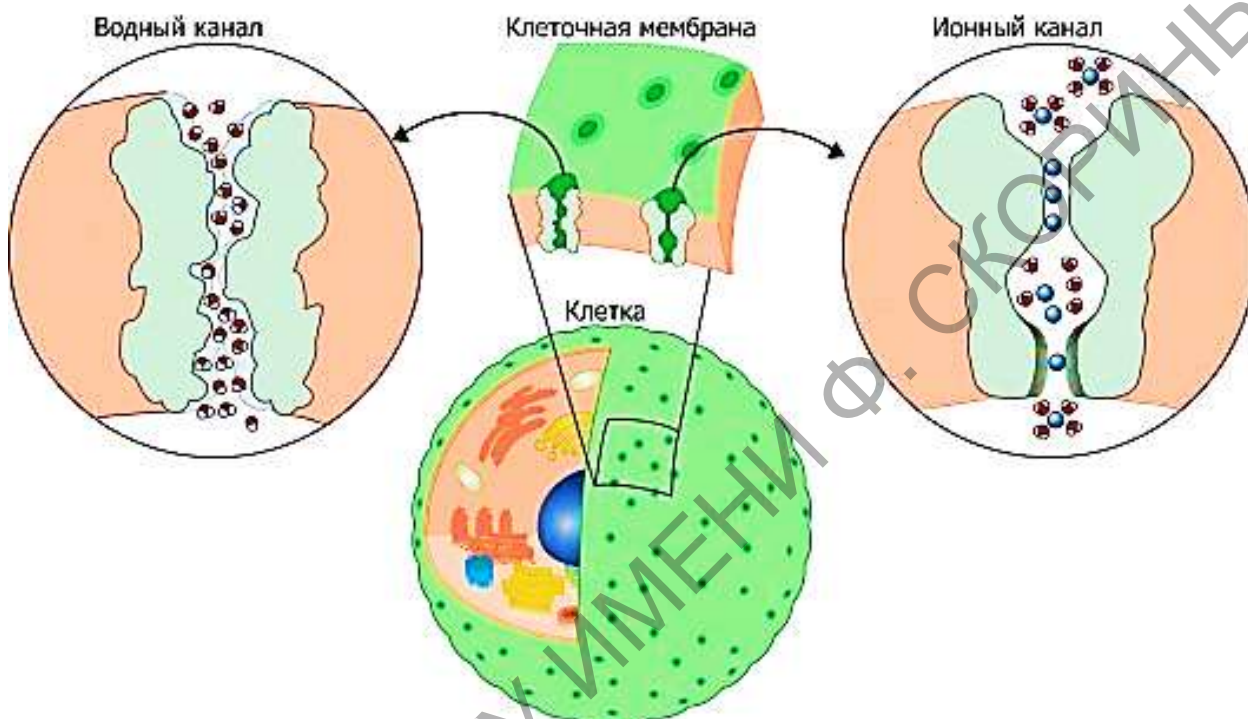
Ψ_g – гравитационный потенциал, влияние на Ψ силы тяжести

$\Psi_s < 0$; $\Psi_m < 0$; $\Psi_p > 0$ (как правило); Ψ_g – для высоких деревьев

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.

Транспорт воды осуществляют специальные белки – аквапорины, формирующие в мембране селективные для воды каналы.



Название «аквапорины» произошло от лат. aqua – вода и греч. poros – отверстие. 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. Особенность аквапоринов в их разнообразии. 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, 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 межмембранных пространствах) и коллоидного (гидратация полисахаридов, особенно гемицеллюлоз) эффектов; в вакуоли, как правило, набухающих тел нет.

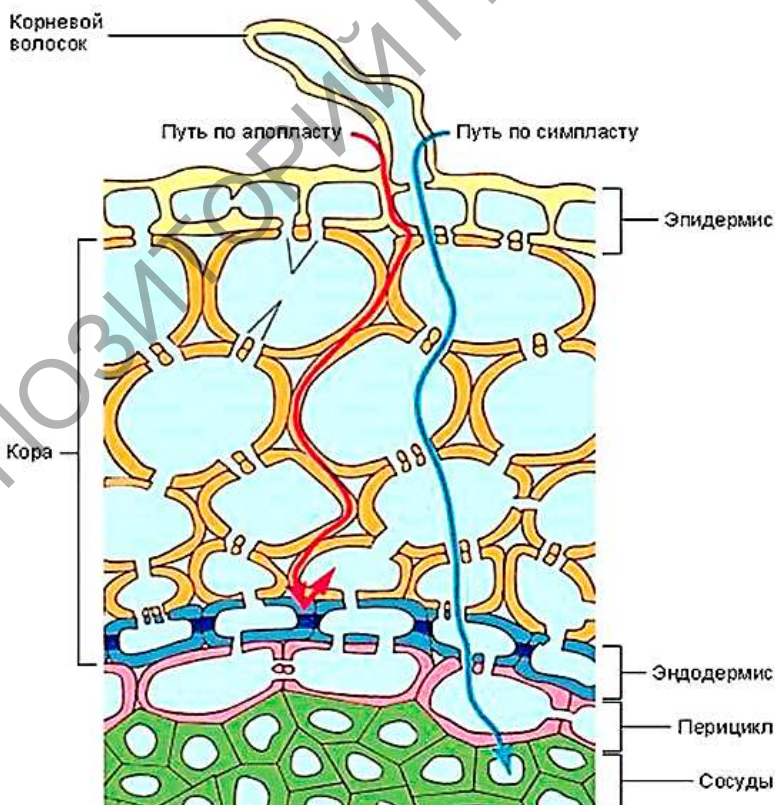
Состояние набухания протоплазмы имеет решающее значение для интенсивности всего обмена веществ. Вода в протоплазме – важнейшая среда для биохимических реакций и диффузии, а гидратация протоплазматических белков необходима для поддержания ультраструктуры и функциональной активности органоидов.

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).

2 Корневая система как орган поглощения воды



Поступление воды из почвы – более сложный процесс, чем простое всасывание воды растением, опущенным в водный раствор корнями. В почве мы имеем ряд сил, противодействующих этому всасыванию, которые можно назвать водоудерживающими силами.

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

Для поступления во-

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

Вода, попавшая в корневой волосок или другую клетку корня с помощью одного из механизмов, о которых мы говорили, движется к сосудам ксилемы, т.е. происходит *радиальное перемещение воды* по тканям корня.

Все многообразие древесных растений по характеру строения и развития корневых систем делят на три основные группы:

- с глубоко идущей в почву *якорной корневой системой* (лиственница, дуб, липа, робиния и др.);
- с *поверхностной корневой системой* (ель, ясень, рябина и др.);
- с *промежуточным типом корневых систем*, включающим в зависимости от лесорастительных условий как глубоко идущую, так и поверхностную корневую систему (сосна, береза, осина, многие клены, ольха и др.).

Далеко не вся корневая система всасывает воду. Этой способностью обладают лишь молодые корневые окончания. Вода поглощается клетками зоны корневых волосков, а также зоны растяжения. *Поглощающие корни* относятся к последнему порядку ветвления. Для них характерно первичное строение, отсутствие камбиального слоя. Основная их функция поглощение воды и элементов минерального питания из почвы, тогда как для ростовых – увеличение размеров корневых систем.

Различают *пассивное и активное поглощение воды корневой системой*. Первое осуществляется за счет сосущих сил листьев, теряющих воду в процессе транспирации. Активное поглощение тесно связано с метаболизмом клеток корня и проявляется в явлениях «плача» и гуттации.

При перерезании стебля через поверхность среза начинает вытекать жидкость – пасока. Это явление носит название «*плача растений*». Очень легко наблюдается «плач» у таких растений, как тыква, гортензия, а из древесных – у березы, кленов, особенно сахарного.

Иногда можно наблюдать выделение капелек жидкости из неповрежденных листьев. Это гуттация. Она ярко проявляется у проростков злаков, каллы, манжетки, земляники. Из древесных растений нередко гуттируют ольха, ивы, вязы и некоторые другие. Гуттация обусловлена тем, что при высокой влажности воздуха и почвы в теплую погоду вода, поступившая в растение, не испаряется, а выдавливается в виде капелек жидкости.

«Плач» и гуттация связаны с наличием *корневого давления*, нагнетающего воду вверх из корней по растению. Само корневое давление является результатом жизнедеятельности корня. Движущей силой корневого давления служит энергия аэробного дыхания.

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 тур-

Механизм возникновения корневого давления

Низкое водное сопротивление (R) = высокая проводимость (L_p)

Эндодерма
Играет роль полупроницаемой мембраны осмотической ячейки

Высокое водное сопротивление (R) = низкая проводимость (L_p)

Корневое давление, у древесных растений действует в течение всего года, в том числе зимой, пополняя водные запасы ствола. Особенно велико значение корневого давления ранней весной до распускания листьев, когда отсутствует притягивающая воду транспирация.

3 Лист как орган транспирации

Основным органом транспирации является лист. Напомним некоторые особенности строения листа.

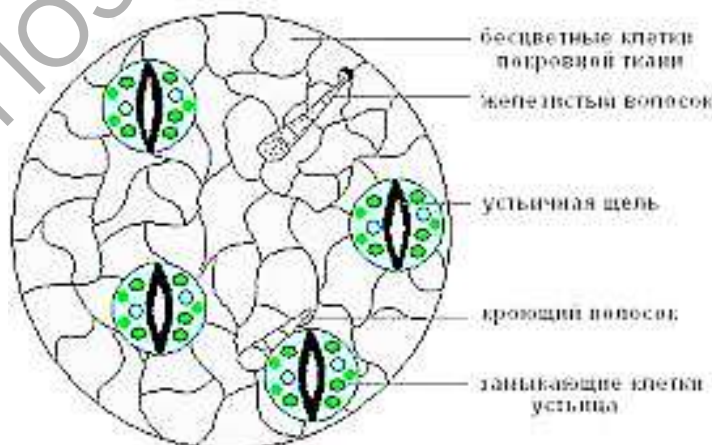
Сверху и снизу лист покрыт эпидермисом, состоящим из одного слоя тесно примыкающих друг к другу клеток. Наружные стенки этих клеток покрыты кутикулой. Входящие в ее состав вещества: кутин, воска – гидрофобны, что затрудняет испарение воды и позволяет эпидермису поддерживать водный гомеостаз листа. Толщина кутикулы зависит от вида, возраста растения, условий произрастания.



В эпидермисе расположены устьица. Их число и расположение колеблется от нескольких десятков до нескольких сотен. У деревьев они находятся только на нижней стороне листовой пластинки, у травянистых растений

– на обеих. У большинства растений на верхнем эпидермисе меньше устьиц, чем на нижнем, что уменьшает испарение воды. Длина устьичной щели 20–30, а ширина 4–6 мкм. Однако скорость диффузии водяного пара через устьица довольно большая, так как, согласно закону И. Стефана, испарение с малых поверхностей (площади устьичной щели) пропорционально не их площади, а диаметру. Поэтому хотя устьица занимают 1–2 % площади листа, транспирация достигает 50–70 % испарения с равной по величине водной поверхности и даже больше.

Устьице – щель между двумя замыкающими клетками, в которых имеются хлоропласты, отсутствующие в других клетках эпидермиса. Важной особенностью строения замыкающих клеток является неодинаковая толщина их стенок: стенки, примыкающие к устьичной щели, утолщены, а противоположные им – тонкие и, следовательно, более эластичные.



Вследствие этого при увеличении тургорного давления в замыкающих клетках тонкие части стенки растягиваются и выпячиваются, а толстые, обращенные к щели, становятся вогнутыми. При этом устьичная щель расширяется, т.е. устьице открывается. Кроме двух замыкающих клеток дви-

жения устьиц зависят еще и от соседних с ними клеток эпидермиса, называемых примыкающими.

Между нижним и верхним эпидермисом находится мезофилл с системой межклетников и проводящими пучками. Межклетники увеличивают внутреннюю испаряющую поверхность листа в 7–10 раз и соединяются с внешней средой через устьица. Количество проводящих пучков определяет скорость поступления воды в листовую пластинку.

Парообразование зависит от внутренней поверхности листа – суммы всех поверхностей клеточных стенок, граничащих с межклетниками. Она достаточно велика: у травянистых растений, растущих в затененных местах, она превышает наружную поверхность листа в 7 - 10 раз, у многих мезофитов – в 12–20 раз, а у растений с ксероморфной структурой – в 17–30 раз. Примерно такие же показатели получены для древесных растений и кустарников: у сирени отношение внутренней поверхности листа к наружной поверхности составляет 13, у катальпы – 30.

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).

Как правило, транспирацию подразделяют на устьичную и внеустьичную (кутикулярная, перидермальная).

В процессе устьичной транспирации выделяют следующие фазы: 1) испарение воды с поверхности влажных стенок паренхимных клеток мезофилла в межклетники; 2) диффузия водяного пара к устьичным щелям и выход через них в атмосферу; 3) движение водяного пара от поверхности листа.

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, за-

трудняется 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 *вододержживающую 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 прижимаются 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

устычная 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 примыкающие 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-фосфорилазой, 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-фосфорилазы 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.

4 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.

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)

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

Транспирацию кроны дерева используют для *подсушки древесины после рубки* древостоя и для пропитки ее различными химическими реагентами. Известно, что свежесрубленная древесина ряда древесных пород (лиственница, береза, осина и др.) настолько тяжела, что тонет при помещении ее в воду. Это затрудняет транспортировку такой древесины дешевым водным путем. Вместе с тем более сухая и, следовательно, более легкая древесина тех же пород с успехом сплавляется на далекие расстояния. Способ подсушки весьма прост. Срубленное дерево оставляют лежать в лесу с кроной в течение 10–15 суток. В это время крона срубленного дерева продолжает жить за счет внутренних запасов воды и питательных веществ, а листья – транспирировать. С каждым последующим днем количество свободной воды в стволе понижается. Уменьшение массы 1 м³ древесины за указанное время составляет 25–30 %. Этого вполне достаточно, чтобы резко повысить плавучесть такой древесины. Облегчается в связи с этим и ее трелевка и транспортировка. Известно также, что после сплава предварительно подсушенная древесина быстрее сохнет.

Испарение воды различными органами древесных растений. Лист является основным органом процесса транспирации, но не единственным. *Транспирация стеблей и почек* деревьев составляет очень небольшую величину по сравнению с транспирационными потерями облиственного побега. Несмотря на это, в зимний период нередко наблюдаются случаи, когда значительные потери воды приводят к суховершинности древесных растений. При этом наиболее интенсивно теряется вода через листовые рубцы на побегах, затем – через почки и перидерму. Молодые побеги отличаются более высокой интенсивностью зимней транспирации, чем старые. Подсчитано, что у хвойных древесных растений потери воды зимой иглами и побегами составляют от 3 до 15 %, а у лиственных – от 20 до 65 % от общего содержания воды в них. У многих древесных растений указанные потери воды возмещаются на 55 – 90 %, а иногда и на все 100 % за счет притока ее из нижележащих частей ствола и корней и частично из почвы, если она не промерзла.

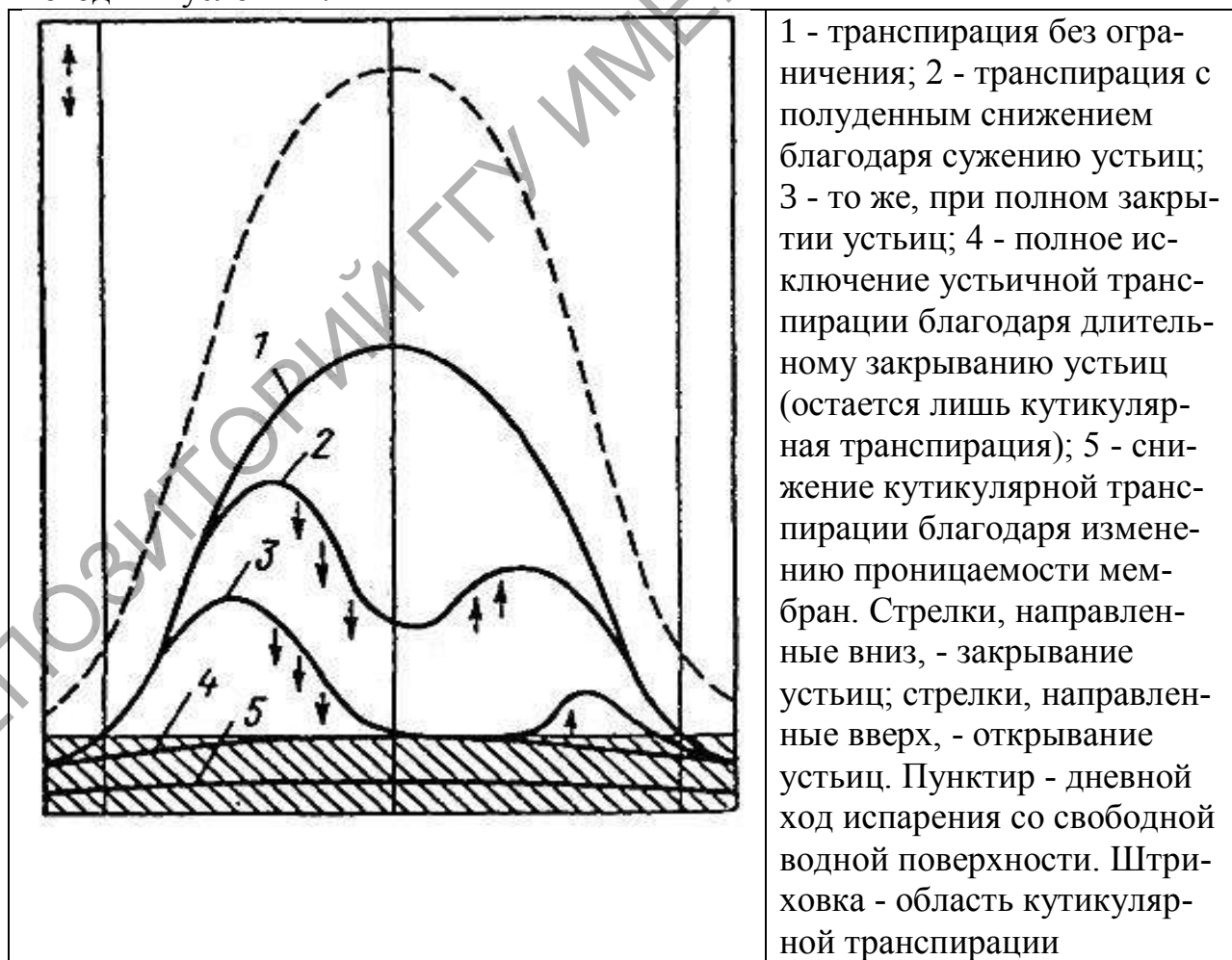
Бутоны и цветки транспирируют обычно слабее, чем листья (в расчете на единицу сырой массы). В свою очередь, цветки обладают более высокой транспирационной способностью, чем бутоны, а венчик – чем целый

цветок. У большинства древесных растений и кустарников транспирация венчика даже выше, чем транспирация листа. Водный обмен бутонов менее интенсивен, чем цветков.

Признается очевидным тот факт, что водный режим растений с появлением цветков становится более напряженным. Поэтому в период цветения и завязывания плодов, особенно у плодовых древесных растений, необходимо обеспечивать оптимальное увлажнение почвы.

В расчете на единицу сырой массы листа транспирируют сильнее, чем плоды. Вместе с тем при расчете на единицу испаряющей поверхности получаем обратную картину. Это связано с тем, что листья имеют большую поверхность на единицу сырой массы, чем плоды. Молодые плоды теряют воду значительно сильнее, чем зрелые. Характерно, что при недостатке воды в почве особенно резко падает транспирация листьев и в меньшей степени - плодов. Установлена согласованность метаболической активности плодов и семян с интенсивностью транспирации. В этом проявляется еще одна мало пока известная физиологическая роль рассматриваемого процесса.

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.



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.

Тема 4 Транспорт воды по растению

1 Движение воды по растению.

2 Влияние внешних и внутренних факторов на водный обмен растения.

3 Водный баланс растений.

1 Движение воды по растению

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, в том числе токсические отбросы. 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 является важнейшей физиологической функцией, в регулировании которой самое непосредственное участие принимают не только внешние, но и главным образом внутренние факторы. Концевые двигатели восходящего тока – нижний (корневое давление) и верхний (присасывающее действие транспирации) взаимосвязаны, а также имеют связь с другими процессами жизнедеятельности, что обеспечивается сложной системой эндогенной регуляции.

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 (90 %) и ситовидным трубкам, а нисходящий – только по ситовидным трубкам. Лучше изучен восходящий транспорт.

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.

Итак, вода, попавшая в корневой волосок или другую клетку корня с помощью одного из механизмов, о которых мы говорили, движется к сосудам ксилемы, т.е. происходит радиальное перемещение воды по тканям корня.

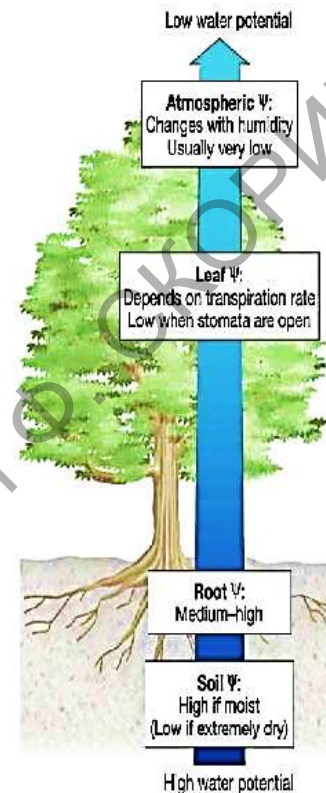
Механизмы транспорта воды

Движущей силой водного потока вдоль растения является градиент водного потенциала.

Вода передвигается в сторону более низкого водного потенциала.

Механизмы возникновения градиента водного потенциала:

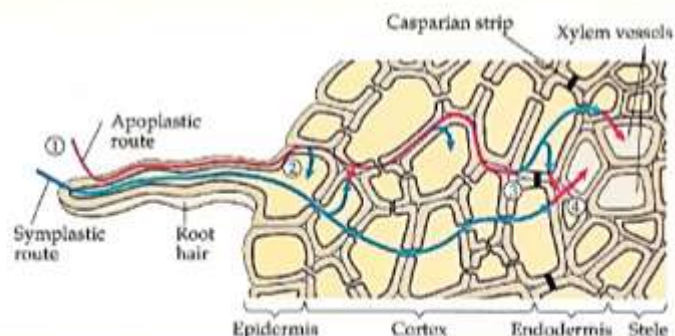
- Активное поглощение солей клетками эпидермы и их активное передвижение из одной клетки в другую;
- Транспирация.



Движение воды в корневой волосок или другую клетку начинается с взаимодействия с оболочкой клеток, затем вода может пройти через плазмалемму и транспортироваться из протопласта одной клетки в протопласт другой через плазмодесмы. В этом случае вода движется по симпласту. Это симпластический путь.

Радиальный транспорт в корне - от поверхности корня до сосудов ксилемы:
эпидерма → кора → эндодерма → перицикл
→ паренхима цилиндра → сосуды ксилемы

по апопласту,
по симпласту,
трансmemбранный

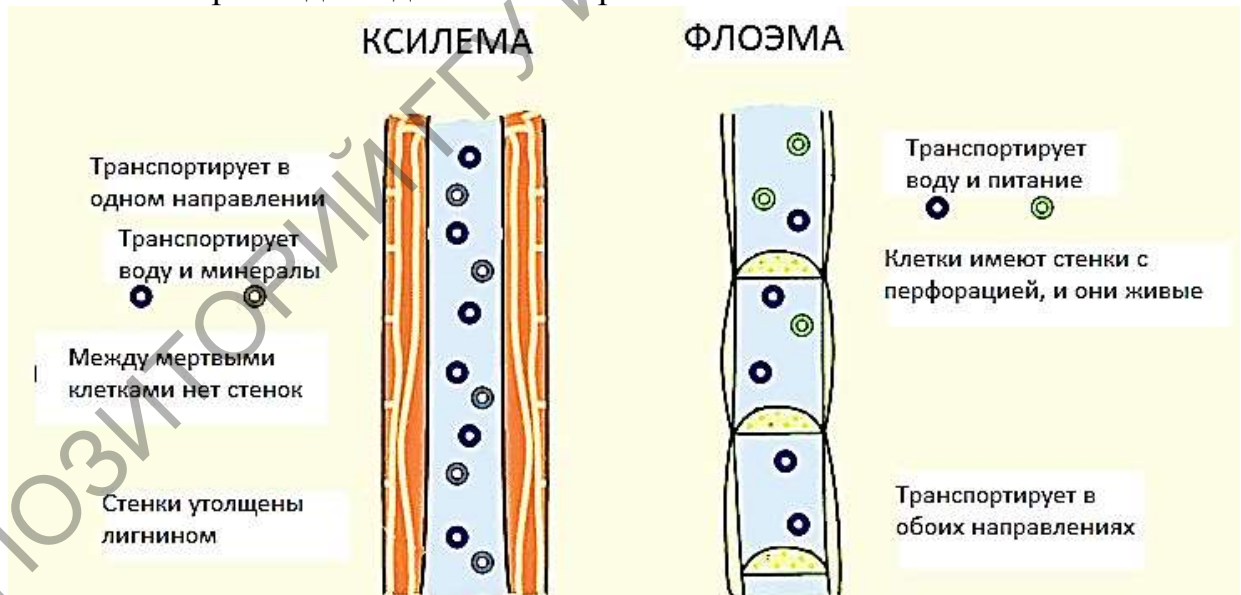


Однако вода могла бы и не заходить в симпласт, а оставаться в клеточной оболочке и двигаться по ней через ткани корня к центральному цилиндру. Это апопластический путь. Но по апопласту вода может двигаться только до эндодермы (до поясков Каспари). Поэтому путь воды по апопласту тут прекращается. Для дальнейшего передвижения она должна обязательно войти в симпласт.

Необходимость переключения движения воды с апопластического на симпластический путь имеет большое значение, так как процесс движения по живой протоплазме клетка может сама регулировать – в отличие от перемещения воды по клеточным стенкам.

Далее вода из клеток паренхимы центрального цилиндра корня поступает в сосуды ксилемы.

Дальний транспорт. 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.



Вода и минеральные элементы доставляются к каждой клетке надземной части растения благодаря восходящему току по ксилеме. Существует 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).

Из-за движения тока воды по сосудам ксилемы при перерезании стебля растения на небольшом расстоянии от почвы через некоторое время с конца сосудов начинает выделяться сок, который называют пасокой. Это явление получило название «плача растений», или экссудации.

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.

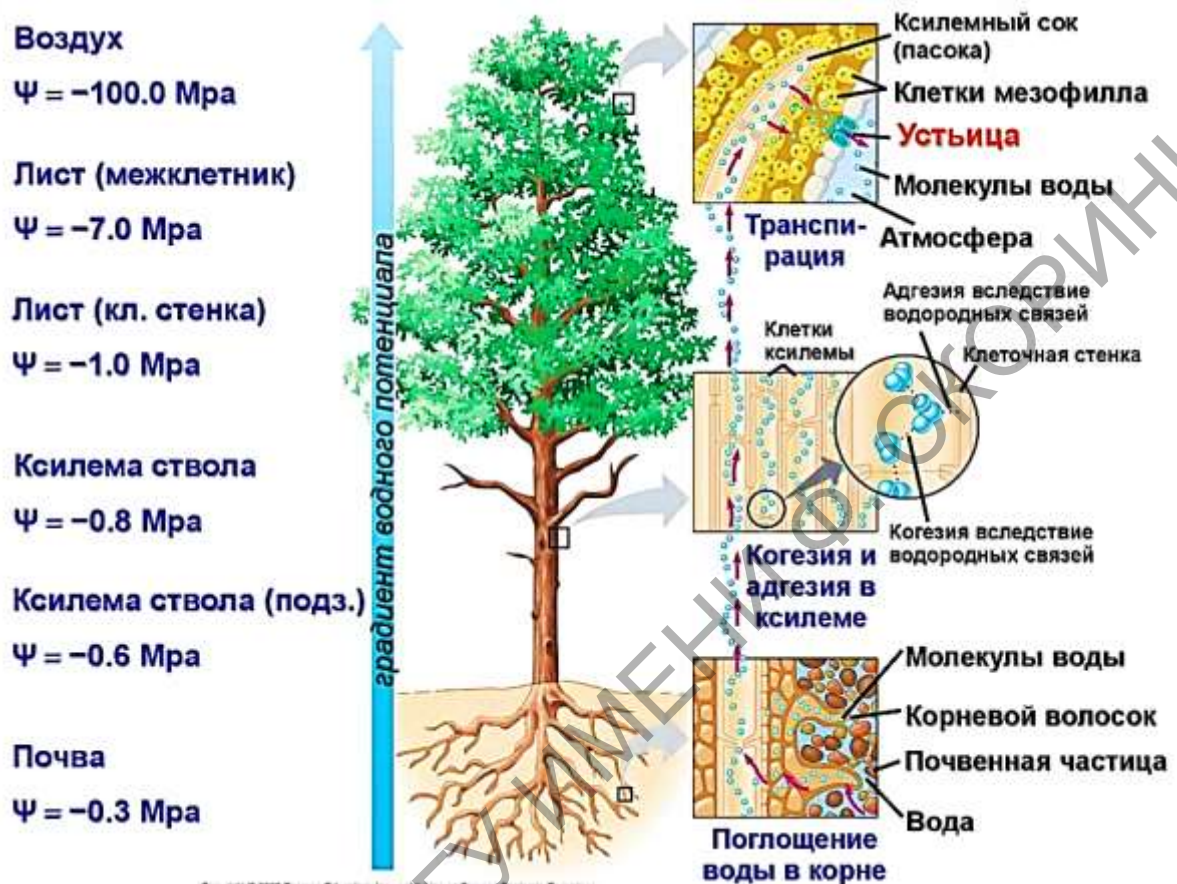
Механизм работы верхнего концевой двигателя не сложный. Атмосфера обычно недонасыщена водяными парами, поэтому имеет отрицательный водный потенциал. При относительной влажности воздуха 90 % он составляет 140 бар. У большинства растений водный потенциал листьев колеблется от 1 до 30 бар.

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. Для верхнего концевой двигателя источник энергии – Солнце, это означает, что поглощаемая листом лучи-

стая энергия используется для испарения. Для нижнего концевой 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.



Работой верхнего и нижнего концевых двигателей без труда можно объяснить поднятие воды на несколько десятков сантиметров, пусть метров. А как объяснить поднятие воды на десятки метров (а секвойя достигает высоты 140 м)? Сосуды, по которым вода движется на большей части своего пути, представляют собой мертвые трубки. Они не могут развивать силы для поднятия воды.

Ответить на этот вопрос помогает теория сцепления, которую предложил английский исследователь Г. Диксон в 1921 г. В соответствии с этой теорией в сосудах образуются непрерывные нити, проходящие от клеток паренхимы корня до клеток паренхимы листьев. Сила, которая заставляет молекулы воды идти друг за другом, была названа силой сцепления (когезия). Непрерывные водяные нити образуются за счет водородных связей. Однако водяные нити сцеплены и со стенками сосудов (адгезия) с силой 300–350 бар. Все это позволяет нижнему и верхнему концевым двигателям поднимать воду по стволу на высоту 140 м.

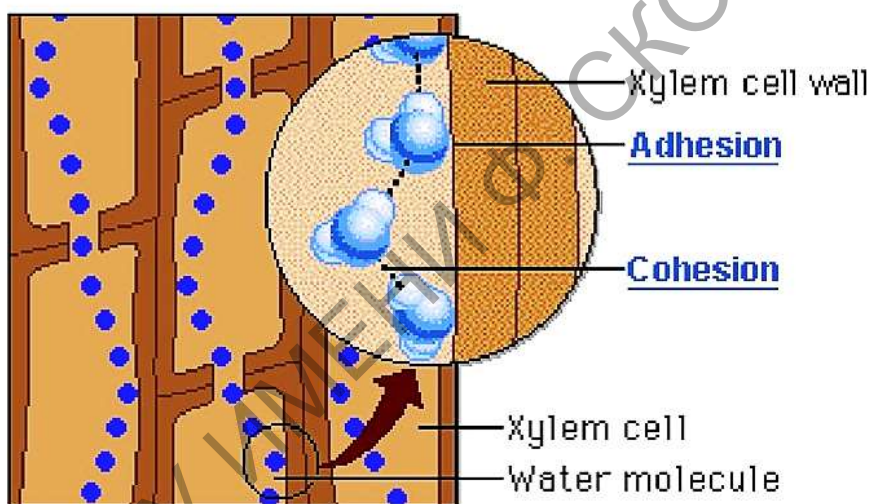
После появления этой теории анатомы не раз обращали внимание исследователей на образование пузырьков воздуха, которые должны нарушать сцепление между молекулами воды в сосудах. Однако в случае временного исключения какого-нибудь сосуда вода движется по запасным путям (другим сосудам) или апопласту, а воздушные пузырьки постепенно рассасываются

при участии живых клеток.

Передвижение воды из корня в лист по мертвым сосудам, оказывающим минимальное сопротивление водному току, – одна из находок природы.

Притяжение между молекулами воды, наблюдаемое в жидкой фазе, обычно называют когезией, и притяжение между жидкой водой и твердой фазой, например стенками тонкой трубочки или капилляра, – адгезией.

В случае воды в стеклянных капиллярах или в сосудах ксилемы притяжение между молекулами воды и стенками велико, и поэтому жидкость поднимается.



Клетки сосудов и трахеид вытянуты в длину, в них отсутствует живое содержимое, внутри они пустые, т.е. представляют собой пористые трубки. Одревесневшие вторичные клеточные оболочки достаточно крепки на разрыв, способны выдержать большую разность давлений, возникающих при подъеме воды к вершине больших деревьев. Торцевые, а иногда и боковые стенки члеников сосудов, перфорированы; сосуды, которые состоят из соединенных концами члеников, образуют длинные трубки, по которым вода с минеральными веществами легко проходит. В трахеидах нет перфораций, и вода, чтобы попасть из одной трахеиды в другую, должна пройти через их торцевые стенки; но трахеиды очень длинные клетки, а поэтому и это строение тоже хорошо приспособлено для проведения воды.

Выход в процессе эволюции растений на сушу, крона которых располагается довольно далеко от земли, стал возможным благодаря образованию высокоспециализированной проводящей системы. Значение этого приспособления подчеркивается и названием самих растений – сосудистые.

Кроме разницы в механизмах действия существует полная согласованность в работе двух концевых двигателей. На действие любого фактора среды, способного подавить работу нижнего двигателя, лист отвечает активацией транспирации, и наоборот. Это биологически важное приспособление, хотя, на первый взгляд, выглядит парадоксально: поступление воды ухудшается, а лист на этот неблагоприятный фактор отвечает не подавлением, а уве-

личением транспирации. Увеличение транспирации в данном случае имеет целью стимулировать поступление воды в корень.

Сейчас существует взгляд, что в растении есть особая регуляторная система – гидродинамическая. Под ее контролем находятся водный режим, поддержание водного гомеостаза, а также некоторые другие функции, в частности фотосинтез. Гидродинамическая регуляторная система очень чувствительна. Она приходит в действие при очень маленькой потере воды листом (0,06 % от исходного количества) и предотвращает более сильное обезвоживание в дальнейшем.

Передача сигнала к листу происходит через сплошной водный поток, а восприятие – устьичным и фотосинтетическим аппаратом. Рецептором сдвигов почвенных условий, тормозящих поступление воды, являются, скорее всего, мембраны эндодермальных клеток корня.

Гидродинамическая регуляторная система позволяет растению очень быстро реагировать на внешние изменения, потенциально неблагоприятные для водного гомеостаза.

Наземные растения стоят перед сложной дилеммой: они должны обладать развитой поверхностью, чтобы эффективно поглощать солнечный свет и CO_2 , но в этой связи увеличиваются потери воды. Эту проблему растения решают разными способами: во-первых, поступление воды увеличивается за счет роста корней и развития гипертрофированной поглотительной поверхности. Во-вторых, потеря воды становится медленнее из-за того, что мезофилльные клетки отделены от окружающей среды кутикулой, содержащей воск. В-третьих, противоречие между необходимостью поглощать большее количество CO_2 и одновременно уменьшать количество испаряемой воды растения решают с помощью осцилляторного механизма, т.е. с 20-минутным интервалом последовательно происходят открытие и закрытие устьиц, в каждый промежуток времени интенсивность транспирации то увеличивается, то уменьшается.

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.

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.

Особенности транспорта воды по древесному растению

Водный ток испытывает и преодолевает силу земного притяжения, силу тяжести. В силу этого, например, обычные поршневые насосы не могут поднять воду с глубины более 10 м, ибо этот 10-метровый столб воды соответствует давлению в 1 атм. Кроме того, движение воды по ксилеме испытывает довольно значительное сопротивление, особенно у представителей голосеменных древесных растений.

Для того чтобы поднять воду на высоту 100 м, необходимо наличие со- сущих сил в кроне дерева порядка 30 – 35 атм: на преодоление силы тяжести – 10 атм, сопротивления фильтрации через поперечные стенки сосудов – 20 – 25 атм. В природной обстановке леса такие величины часто регистрируются экспериментально. Поэтому с чисто физической точки зрения представляется возможным объяснить подъем воды на высоту 100 м и более.

В зависимости от анатомического строения древесины линейная скорость восходящего тока колеблется от 1 – 6 м/ч у хвойных и рассеянно-сосудистых древесных пород (береза, осина, бук, липа, ольха, тополь, граб, клен) до 25 – 60 м/ч у кольцесосудистых (дуб, ясень, вяз, каштан). Такая скорость зарегистрирована летом в полдень. Скорость передвижения воды по дереву в течение суток изменяется и в основном соответствует интенсивности транспирации. Существует и *светозависимый восходящий водный поток* в растениях, тесно не связанный с транспирационной активностью.

В самом дереве быстрее всего вода передвигается в стволе и медленнее – в наиболее молодых ветвях. Среднее положение по этому показателю занимают старые ветви.

Особенности водного тока по стволу дерева:

- С помощью изотопной техники и введения в ствол красок было показано, что у большинства древесных растений водный ток в стволе передвигается *по спирали*. Это тесно связано с макростроением древесного ствола, что затрудняет ответ на вопрос, какая часть корневой системы питает водой ту или иную сторону кроны дерева.

- Передвижение воды в *радиальном направлении* осуществляется медленнее и происходит через поры на стенках сосудов и трахеид. Оно имеет значение в поддержании нормальной оводненности живых элементов древесины и коры.

- *Неравномерность* водного тока. Далеко не вся древесина служит местом проведения воды. У ядровых древесных растений (сосна, дуб) для этого служит только заболонь. При этом более активны в проведении воды последние годовичные слои древесины. Это объясняется тем, что только эти

слои переходят в древесину однолетних ветвей, тесно связанную с водопроводящей системой листьев. У хвойных, в частности у ели, проводящие пучки хвои сообщаются, по-видимому, с несколькими годичными кольцами. Старые годичные кольца просто не достигают кроны, они выклиниваются по мере увеличения высоты дерева. У ряда древесных пород (акация белая, фисташка, ясень) вода проводится всего лишь 1 – 3 последними годичными слоями заболони. Такая же картина наблюдается и у заболонных, и у спелодревесных пород (осина, береза, липа), но у них число годичных слоев, проводящих воду, несколько больше.

- Можно назвать и такую особенность восходящего тока в стволе дерева, как его *изолированность*. В общих чертах она присуща и травянистым растениям. Тем не менее, у древесных растений она выражена в большей степени. Проводящая воду древесина ствола отделена от внешней среды не только живыми клетками камбия и флоэмы, но и толстой пробкой или коркой, ограничивающих связь древесины с воздухом атмосферы.

- Такое свойство восходящего тока, как *обратимость*, иногда наблюдается в природе у ряда древесных пород, в том числе у некоторых хвойных (ели, пихты), при укоренении нижних ветвей, соприкасающихся с почвой, или верхушек у вываленных деревьев. Ток воды здесь идет в обратном направлении – от морфологически верхнего конца к морфологически нижнему концу.

Восходящий ток обеспечивает все живые клетки растения водой и минеральными элементами. Очень важна роль восходящего тока и в обеспечении живых клеток корней, ствола и ветвей кислородом, ибо проницаемость тканей коры, камбия, древесины для газов весьма низка. Этот растворенный в воде восходящего тока кислород идет на осуществление процесса дыхания живых элементов дерева.

Восходящий ток влияет и на *оводненность* тканей, в частности древесины ствола. В молодом возрасте до образования ядра наибольшей влажностью обладает древесина хвойных пород. Это различие, очевидно, связано с отсутствием у них по сравнению с лиственными породами либриформа.

Содержание воды в древесине у большинства древесных растений увеличивается от внутренней части ствола к внешней и от основания ствола к его вершине. В пределах же кроны дерева количество воды в древесине увеличивается от вершины к основанию.

Резкие изменения оводненности древесины наблюдаются *течение года*. Так, у хвойных древесных растений самая низкая влажность отмечается в летние месяцы, а самая высокая – зимой. В поздневесеннее и ранне-осеннее время влажность древесины занимает среднее положение. Влажность ядровой древесины практически остается неизменной и самой низкой. У лиственных древесных пород отмечено два периода пониженной влажности – летний и во второй половине зимы и два повышенной – весенний во время сокодвижения и зимний – в первой половине зимы.

Влажность древесины молодых деревьев несколько выше, а амплитуда колебаний ее больше, чем у старых деревьев. Содержание воды в древесине

меняется и в течение летних суток: наиболее высокое рано утром, а низкое – в полдень.

Вода, запасенная в середине ствола, способна передвигаться в молодые побеги, что особенно важно при отсутствии доступной для растений воды в почве (засуха, морозы). Например, 100– летняя сосна может переносить засушливый период за счет внутренних запасов воды в стволе в течение целого месяца.

Перетекающая по растению вода *отличается от метаболической воды*, которая непосредственно используется в различных процессах обмена веществ. Вода постоянно обменивается в клетках растений. С помощью современной техники, в частности изотопной, удалось показать, что самый быстрый обмен внутритканевой воды на внешнюю воду происходит в корнях растений, а самый медленный – в стеблях. Промежуточное положение занимают листья.

2 Влияние внешних и внутренних факторов на водный обмен растения

Внешние условия не только регулируют степень открытости устьиц, но и влияют на поступление и транспорт воды.

Для поступления воды нужна энергия, поэтому этот процесс зависит от скорости дыхания корней. Условия, подавляющие дыхание, резко уменьшают поступление воды. Следовательно, одним из главных внешних факторов, обуславливающих поступление воды, является **кислород**.

Поступление воды через корневую систему зависит и от **температуры почвы**. На холодных почвах, несмотря на достаточное количество воды, растения испытывают ее недостаток так как при низких температурах угнетается дыхание и нарушается снабжение клеток энергией, необходимой для поглощения солей и, следовательно, поступления воды. В результате наблюдается парадоксальный, на первый взгляд, факт: у растений формируется структура, характерная для растений жарких сухих мест – ксерофитов: мелкие клетки, много устьиц и проводящих пучков на единице листовой поверхности. Такая структура называется ксероморфной. Состояние, при котором растение испытывает водный дефицит, несмотря на достаточное количество воды в окружающей среде, получило название **физиологической засухи**.

Поступление воды связано с другими функциями растения. Оно зависит от дыхания корней, поглощения ими веществ из почвы, транспирации. Вещества, активирующие дыхание, усиливают и поступление воды, а ингибирующие его – уменьшают ее поступление.

Поскольку в процессе фотосинтеза образуются органические вещества, транспортирующиеся затем в корни и являющиеся субстратом для дыхания, а также влияющие на величину осмотического потенциала клеток корней, то существует зависимость поступления воды **от фотосинтеза** и, следовательно, скорости транспорта веществ в корни из побегов.

Поступление воды зависит и **от роста** самого растения. В процессе роста корень движется к воле, а в результате ветвления увеличивается количе-

ство зон интенсивного поступления воды в корни. С другой стороны, быстрый рост побегов требует большого количества воды. С торможением роста поступление воды уменьшается.

В постоянных условиях корни поглощают воду ночью хуже, чем днем. Если при постоянных условиях в течение суток скорость функции изменяется, то говорят об эндогенной ритмичности. Эндогенными ритмами называют внутренние, наследственно обусловленные ритмы, проявляемые и в постоянных условиях. Эндогенные ритмы характерны и для других функций растения. Существование эндогенных ритмов доказывает, что изменение скорости физиологических процессов не следует пассивно за изменением условий внешней среды, а регулируется и самим растением.

Движения устьиц зависят от изменения внешних условий и состояния клеток, органов, организма. Поскольку ширина устьичной щели зависит от тургорного давления в замыкающих клетках, то **вода** – главный фактор, регулирующий устьичные движения.

Другим очень важным фактором является **концентрация углекислого газа**, при ее снижении в межклетниках устьица открываются. Свет оказывает на устьичные движения косвенное влияние через участие в фотосинтезе. При освещении в замыкающих клетках идет фотосинтез, и устьица открываются, так как образующаяся АТФ используется для работы калиевых насосов. На свету при хорошем водоснабжении устьица открываются тем шире, чем больше освещенность. Кроме того, зависящая от света интенсивность фотосинтеза в замыкающих клетках влияет на концентрацию CO_2 в межклетниках.

Не только свет, но и другие факторы вызывают противоположную реакцию в замыкающих клетках и в клетках хлоренхимы. Например, в условиях засухи при обезвоживании листа в хлоренхимных клетках происходит распад крахмала, в результате понижается водный потенциал, что облегчает поступление воды. В замыкающих клетках в этих условиях, наоборот, сахар превращается в крахмал, и устьице закрывается.

Температура влияет прежде всего на скорость открывания устьиц. При температуре ниже $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ устьица открываются очень медленно и не полностью. При отрицательных температурах (от 0 до $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$) они остаются закрытыми, а при температурах выше оптимальных они тоже открываются не полностью, однако во время жары у некоторых видов растений ширина устьичной щели и вновь достигает максимальной величины.

Итак, малая интенсивность света, недостаток воды, высокая температура, вызывающие снижение интенсивности фотосинтеза и повышение интенсивности дыхания, приводят у большинства растений к увеличению концентрации углекислого газа в замыкающих клетках и вследствие этого – к закрыванию устьиц. Высокая влажность корнеобитаемого слоя почвы, снабжение калием способствуют открыванию устьиц.

Из внутренних факторов на состояние устьиц влияет прежде всего содержание воды в тканях растения, т. е. соотношение поступления воды и ее испарения.

Как физический процесс испарения воды транспирация зависит от влажности воздуха, температуры, ветра, величины испаряющей поверхности.

Прежде всего на транспирацию влияет **влажность воздуха**: чем меньше относительная влажность воздуха, тем ниже его водный потенциал и тем быстрее идет транспирация.

Высокая влажность воздуха препятствует нормальному ходу транспирации, следовательно, отрицательно влияет на восходящий транспорт веществ по сосудам, регуляцию температуры растения, устьичные движения.

Следующий фактор, влияющий на транспирацию как на физический процесс испарения – температура. С увеличением температуры интенсивность транспирации увеличивается.

Скорость ветра не так сильно влияет на транспирацию, как на испарение со свободной водной поверхности. Вначале при появлении ветра и увеличении его скорости до 0,4-0,8 м/с интенсивность транспирации возрастает, но дальнейшее усиление ветра почти не влияет на этот процесс. Сильный ветер увеличивает интенсивность транспирации лишь немного больше, чем слабый. Это связано с тем, что вода испаряется с поверхности клеток мезофилла в межклетники, а ветер влияет лишь на движение пара от поверхности листа.

Интенсивность транспирации зависит и от условий **минерального питания**. У растений, испытывающих недостаток азота, фосфора или калия, интенсивность транспирации максимальна. Транспирация резко сокращается, если растения получают полное минеральное удобрение.

Транспирация зависит и от внутренних факторов, прежде всего от содержания воды в листьях. Всякое уменьшение оводненности листьев уменьшает транспирацию. Интенсивность транспирации зависит от количества свободной воды, водоудерживающей силы клеток. Чем меньше свободной воды, тем меньше транспирация.

Количество воды, испарившейся растением, зависит от величины его листовой поверхности: чем больше листовая поверхность, тем больше воды теряет растение. Однако в процессе эволюции у растений выработались приспособления для сокращения испарения воды. Опушение листовой пластинки снижает транспирацию в 2-3 раза. Устьица могут быть погружены в мезофил. Толщина кутикулы, зависящая от вида растений, влияет на интенсивность кутикулярной транспирации.

Интенсивность транспирации зависит и от соотношения поверхности корней и побегов. При увеличении доли корней транспирация увеличивается.

На интенсивность транспирации влияет физиологическое состояние тканей, например, связанное с **возрастными** изменениями. У молодых листьев интенсивность испарения воды выше, поскольку у них кутикула еще тонкая, и потому кутикулярная транспирация сильнее.

3 Водный баланс растений.

Водный режим (водообмен) растений представляет собой совокупность ряда процессов: поглощение воды растением; проведение воды по растению; потеря воды в процессе транспирации (испарения); усвоение воды клетками.

Сравнение прихода воды и ее расхода носит название **водного баланса растения**. Если расход воды превышает ее приход, то в растении возникает водный дефицит.

Оводненность тканей растений выражают в процентах на общую сырую или сухую массу, причем первое более предпочтительно.

Относительное содержание воды в тканях определяется по формуле $(a - b) / a \cdot 100$, где a – сырая масса; b – абсолютно сухая масса.

Сезонные изменения влажности листьев нередко являются в большей мере следствием увеличения или уменьшения сухой массы, нежели содержания воды. Сухая масса растущего листа, например, быстро увеличивается благодаря постоянному утолщению клеточных стенок. Колебания сухой массы наблюдаются при различной интенсивности фотосинтеза, дыхания, оттока продуктов фотосинтеза и т.д.

Выражают оводненность и через **водный дефицит** – отношение недостатка насыщения клеток водой к количеству воды при полном насыщении. Водный дефицит рассчитывают по формуле

$$d = (c - a) / (c - b) \cdot 100,$$

где a – сырая масса; b – абсолютно сухая масса; d – водный дефицит, %; c – масса исследуемой ткани при полном насыщении.

В умеренно влажные и не слишком жаркие дни транспирация хорошо согласована с поступлением воды, оводненность тканей довольно постоянна, т.е. складывается благоприятный водный баланс растения. В жаркие летние дни усиление транспирации нарушает это относительное равновесие, что вызывает *водный дефицит*, достигающий даже при достаточной влажности почвы 5–10 %, а при недостатке влаги в почве – 25 %, что указывает на отрицательный характер водного баланса. Это объясняется тем, что корни не успевают покрывать расход воды на транспирацию, интенсивность которой, особенно в полуденные часы, сильно возрастает. Полуденный водный дефицит представляет собой нормальное явление и не причиняет растению особого вреда. Его значительному увеличению препятствует способность растений снижать транспирацию под влиянием потери воды за счет возрастания водоудерживающей способности тканей и закрывания устьичных щелей.

Однако регулирование транспирации небеспредельно. В жестких условиях жаркого летнего дня при недостатке воды в почве происходит значительное нарушение водного баланса, которое проявляется в потере тургора растением – *завядании*. Завядание еще не указывает на утрату растением жизнеспособности. При обеспечении растений водой тургор восстанавливается и их нормальная жизнедеятельность возобновляется. Но завядание не проходит для растения бесследно: чем оно было глубже и длительнее, тем серьезнее его последствия.

Различают два типа завядания растений: *временное* и *длительное*. Первое наблюдается обычно в полуденные часы. При этом сильнее всего расходующие воду органы, а именно листья теряют тургор и вянут, остальные части растения, сохраняют тургесцентность. При ослаблений транспирации к вечеру водный дефицит снижается, а в ночные часы за счет активной деятельности корневой системы водный баланс полностью восстанавливается. Большого вреда временное завядание не причиняет, хотя возможно снижение урожая, так как наблюдаются депрессия фотосинтеза и приостановка ростовых процессов.

Длительное завядание наступает, когда в почве почти не остается доступной для растения влаги. В этих условиях водный баланс растения за ночь не восстанавливается. Такой не покрываемый к утру водный дефицит получил название *остаточного дефицита*. Завядающие листья оттягивают воду из других частей растения: молодых растущих верхушек, корней, плодов. Происходит отмирание корневых волосков, поглотительная деятельность корней значительно снижается. Поэтому, даже после полива водный баланс растения восстанавливается лишь через несколько дней. Последствия такого завядания могут быть необратимыми и губительными.

Регулирование водного обмена. Растение в течение своей жизни нередко испытывает длительный или кратковременный недостаток, или избыток воды в почве. В общей системе мероприятий по повышению продуктивности растений *орошение* в засушливых и *дренаж* в водоизбыточных районах имеют первостепенное значение. Вместе с тем в том и другом случае при несоблюдении научно обоснованных приемов мелиорации водный режим почвы не достигает оптимальных значений, что сказывается на свойствах почвы и на урожайности растений. Так, превышение норм полива в южных районах приводит к повторному засолению почвы и потере ее плодородия. Осушение заболоченных лесов таежной зоны редкими канавами улучшает водный режим почвы лишь в узкой приканавной полосе, остальное пространство остается избыточно увлажненным, и гидротехническая мелиорация оказывается малоэффективной.

Одна оптимизация водного режима почвы приводит к заметному, но все же меньшему повышению продуктивности растений, чем *комплекс мероприятий*. Это связано с тем, что на фоне оптимального водного режима почвы растению требуется повышенное количество элементов минерального питания. В связи с этим предпочтение отдается поливу растворами минеральных солей, осушению с последующим внесением удобрений и т.д. В лесах эти мероприятия сочетаются с рядом лесохозяйственных приемов, например, с прореживанием загущенных лесных насаждений, что регулирует одновременно и условия освещения в лесу, а с ними – температуру почвы и микробиологическую активность последней.

Существенная роль в регулировании водного режима растений принадлежит *антитранспирантам*. Наибольшее распространение получили пленочные антитранспиранты – полистирол, поливинилхлорид, полиэтилен, натуральный или искусственный латексы. Обработка листьев растений эмульсия-

ми этих веществ приводит к образованию на них пленок различной толщины, закрывающих устьица и тем самым снижающих интенсивность процесса транспирации. Это снижение может достигать 50 % и более, сохраняя тем самым в большей степени сравнительно с контрольными саженцами водные запасы в течение нескольких суток. Фотосинтез обработанных антитранспирантами растений снижается в гораздо меньшей степени, а темновое дыхание остается практически на прежнем уровне. Таким образом, пленочные антитранспиранты оказывают достаточно большое сопротивление для прохождения через них паров воды и гораздо меньшее – для CO_2 и O_2 в особенности. Использование антитранспирантов не только положительно сказывается на приживаемости и росте лесных культур, но и удлиняет срок лесопосадочных работ.

Обработка антитранспирантами саженцев древесных растений приводила вместе с другими агроприемами к 100 %-ной приживаемости на лесокультурной площади. Полезны они оказались при пересадке крупных деревьев в городских условиях, в том числе в летний период при максимальном напряжении факторов внешней среды, и при черенковании древесно-кустарниковых пород.

В качестве антитранспирантов можно использовать также некоторые физиологически активные вещества, в том числе абсцизовую кислоту и некоторые органические кислоты, способные при нанесении их слабых растворов на листья вызывать закрытие устьиц.

Физиологического основы орошения. Наиболее радикальным способом повышения урожайности культур в засушливых условиях является орошение. Однако только правильное его применение эффективно. Как избыточное, так и недостаточное орошение может дать отрицательный результат. При избыточном орошении есть опасность ухудшения снабжения корней растений кислородом, уплотнения и вторичного засоления почвы. При недостаточных поливах с длительными межполивными периодами растения периодически попадают в условия засухи, происходят задержка роста листьев, снижение их фотосинтетической активности.

Оптимальной для накопления сухого вещества является влажность 70–80 % ПВ. Но постоянно поддерживать поливом такой узкий интервал влажности в полевых условиях крайне сложно и невыгодно. Экономически целесообразно получение примерно 80 % максимального урожая. В практике орошаемого земледелия наиболее эффективно поддерживать влажность почвы в пределах 50–80 % ПВ с учетом биологических особенностей культуры, фазы онтогенеза, уровня агротехники, почвенных и климатических условий.

При разработке рациональных режимов орошения культур нужно определить *оросительную норму* – количество воды, необходимое для полива определенной культуры за весь вегетационный период в расчете на 1 га.

РАЗДЕЛ 3 ФОТОСИНТЕЗ

Тема 5 Сущность и значение фотосинтеза. Лист как орган фотосинтеза

- 1 Физико-химическая сущность фотосинтеза.
- 2 Лист как орган фотосинтеза.
- 3 Пигменты – акцепторы света, их химическое строение, свойства и функции.
- 4 Организация пигментных комплексов на мембранах хлоропластов.

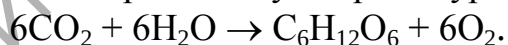
1 Физико-химическая сущность фотосинтеза

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 и общей энергии (ΔU), и снижается энтропия системы. 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).

Процесс фотосинтеза выражают суммарным уравнением:



На свету в зеленом растении из предельно окисленных веществ - диоксида углерода и воды образуются органические вещества, и высвобождается молекулярный кислород. В процессе фотосинтеза восстанавливаются не только CO_2 , но и нитраты или сульфаты, а энергия может быть направлена на различные эндэргонические процессы, в том числе на транспорт веществ.

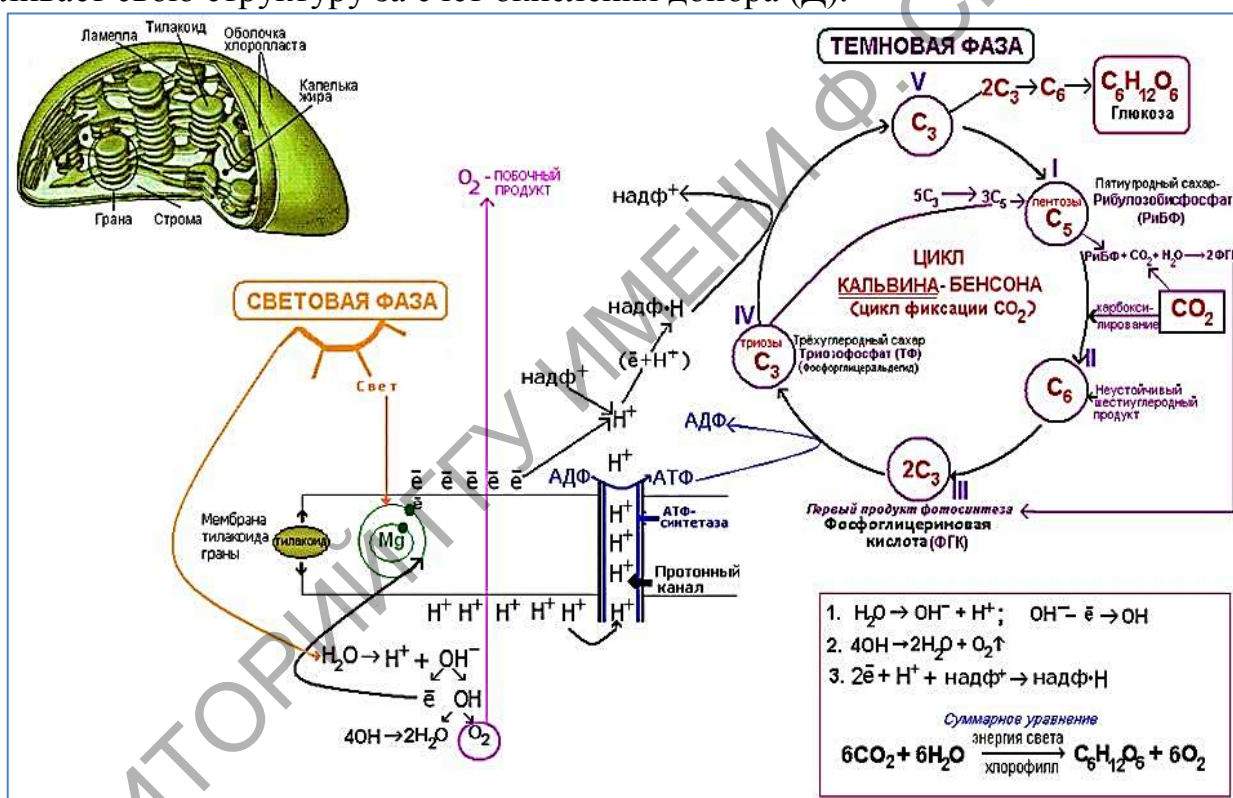
Для осуществления этого уникального процесса в ходе эволюции был создан фотосинтетический аппарат, содержащий: 1) набор фотоактивных пигментов, способных поглощать электромагнитное излучение определенных областей спектра и запасать эту энергию в виде энергии электронного возбуждения, и 2) специальный аппарат преобразования энергии электронного возбуждения в разные формы химической энергии.

Процесс фотосинтеза представляет собой очень сложную систему по пространственной и временной организации.

В современной схеме фотосинтеза можно выделить четыре стадии, которые различаются по природе и скорости реакций, а также по значению и сущности

I стадия – физическая. Включает фотофизические по природе реакции поглощения энергии пигментами (П), запасаения ее в виде энергии электронного возбуждения (P^*) 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 ($P_{(РЦ)}$) используется для разделения зарядов. При этом электрон с высоким энергетическим потенциалом передается на первичный акцептор А, и образующаяся система с разделенными зарядами ($P_{(РЦ)} - A$) содержит определенное количество энергии уже в химической форме. Окисленный пигмент $P_{(РЦ)}$ восстанавливается 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 (P^* , A^-) очень лабильны, и электрон может вернуться к окисленному пигменту P^* (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 так называемую 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 высоковосстановленные продукты: восстановленный ферредоксин ($\text{ФД}_{\text{восст}}$) 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. Глобальная чистая продуктивность фотосинтеза составляет $7-8 \cdot 10^8$ т углерода в год, из которых 7 % непосредственно используют на питание, топливо и строительные материалы.

Выделяют 5 основных аспектов 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. Содержа-

ние органического вещества в осадочных породах по углероду $\sim 2 \cdot 10^{16}$ 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 $\sim 0,03\text{--}0,04\%$ 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: 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 $\sim 85\%$ 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 $\sim 21\%$ по объему воздуха. Появление и накопление O_2 в атмосфере связано с жизнедеятельностью зеленых растений. Ежегодно в атмосферу поступает $\sim 70\text{--}120$ 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 Лист как орган фотосинтеза

Лист представляет собой боковую структурную часть (или орган) побега. Он выполняет три главные функции: фотосинтез, транспирацию и газообмен. Первые листовые органы семенных растений – семядоли зародыша. Следующие листья формируются в виде меристематических бугорков – примордиев, возникающих на апексе побега.

Лист, как правило, – *плоский дорсовентральный* орган, форма и размеры которого способствуют созданию максимальной фотосинтезирующей поверхности при оптимальных значениях транспирации. Плоская форма делает лист бифациальным, т.е. двусторонним. Поэтому можно говорить о верхней и нижней сторонах листа, имея в виду ориентацию этих сторон по отношению к верхушке побега. Плоская форма также делает лист проницаемым для света, что имеет важное значение для фотосинтеза в фитоценозе. Верхняя и нижняя стороны листа нередко существенно различаются между собой по анатомическому строению, характеру жилкования и окраске. Размеры листьев чаще всего колеблются в пределах от 3 до 10 см, однако известны гигантские листья некоторых пальм, достигающие длины почти 15 м. Крупнейшие листья известной амазонской кувшинки виктории королевской (*Victoria regia*) достигают 2 м 17 см в диаметре. Размеры, форма и степень рассеченности листьев, хотя и являются наследственными признаками того или иного вида, зависят также от условий обитания его особей.

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 м² 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 (м²), приходящуюся на 1 м² 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 *архитектоника 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 *ана-*

томические 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 2 500 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 губ-

чатой паренхимы – около 20 хлоропластов. Вообще число хлоропластов в одной клетке сильно варьирует: от 20 до нескольких сотен. В пересчете на 1 мм² 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 CO₂ 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 существенно различаться.

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 примыкает 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 %.

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.

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 неэффективно.

К факторам, ограничивающим первичную продукцию 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.

Фотосинтез в растительной клетке осуществляется специализированными органеллами – **хлоропластами**. От других типов пластид хлоропласты отличаются наличием зеленых пигментов хлорофиллов и сложной организованной системой внутренних мембран. 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 содержимое 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. Внут-

ренняя 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 внутренней мембрана образует не замкнутые «мешочки», а, скорее, наслоения, 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.

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 диффе-

ренцировкой 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 проламелярное тело, сформированное в результате скопления ограниченных мембраной пузырьков и разветвленных трубчатых структур. Мембраны проламелярного тела содержат небольшие количества каротиноидов и предшественника хлорофилла – протохлорофиллида. Формирование тилакоидных мембран хлоропластов в этиопластах происходит при участии мембран проламелярного 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 проламелярных 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*.

3 Пигменты – акцепторы света, их химическое строение, свойства и функции

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. Погло-

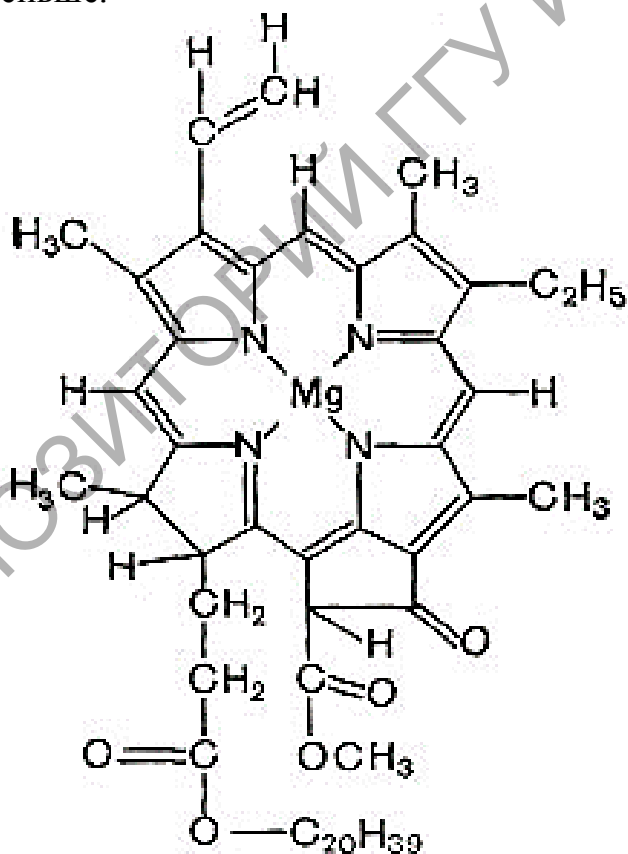
тив квант света, такой электрон может оторваться от молекулы пигмента, т.е. становится донором электронов для восстановления веществ.

Пигменты, участвующие в фотосинтезе высших растений, делятся на 2 группы: хлорофиллы – зеленые пигменты – и каротиноиды – желтые.

Хлорофиллы. Различают 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. Хлорофиллы не растворяются в воде, но хорошо растворимы в органических растворителях и легко изменяются под действием кислот, солей и щелочей. В листе содержится примерно в три раза больше хлорофилла а по сравнению с хлорофиллом b.

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 магниевым порфиринам. Хлорофилл b отличается от хлорофилла а тем, что у него ко второму пиррольному кольцу присоединена не метальная, 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.

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 некоторые 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 a.

Каротиноиды – полиеновые углеводороды красного, желтого и оранжевого цветов, производные изопрена, содержащие 40 атомов углерода. 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.

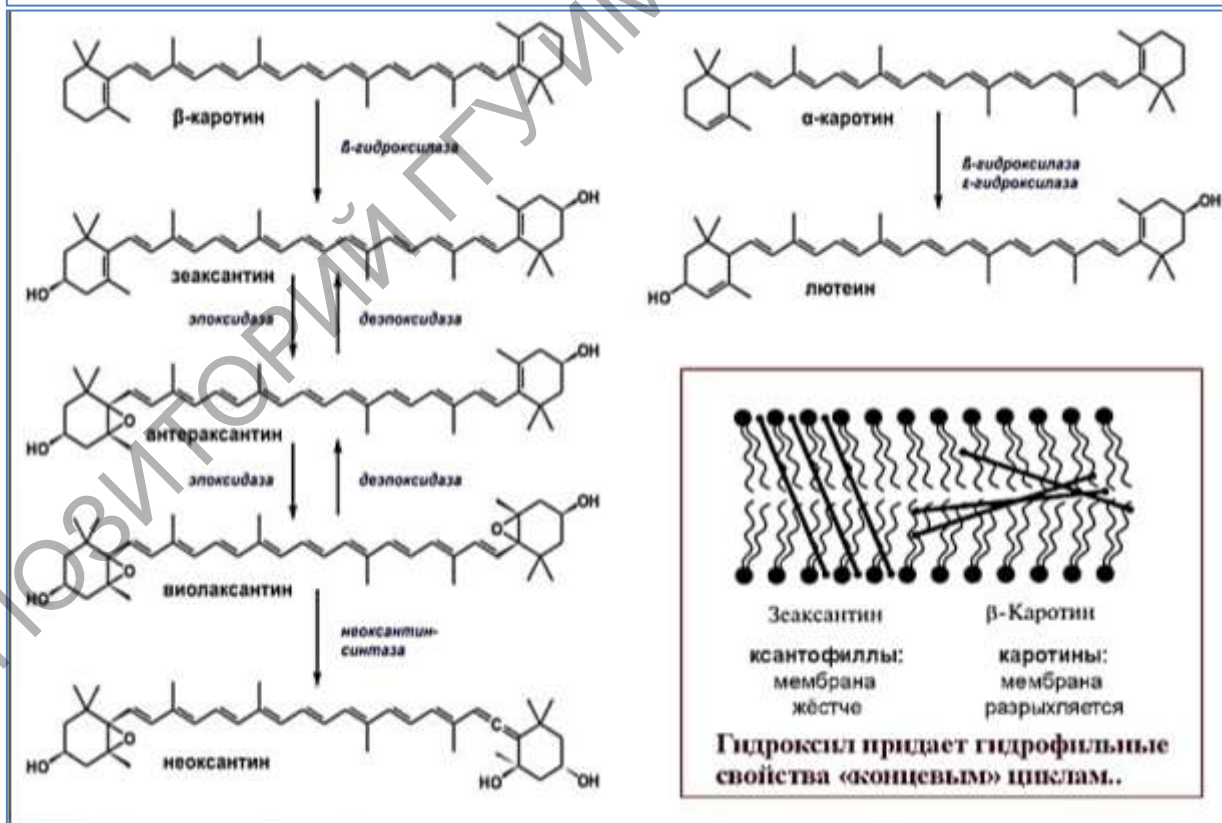
Каротиноиды делятся на 2 группы: каротины ($C_{40}H_{56}$) и ксантофиллы ($C_{40}H_{56}O_2$ и $C_{40}H_{56}O_4$). Каротины представляют собой углеводороды (тетра-терпены), а ксантофиллы – содержат дополнительные гидрокси- и эпоксигруппы.

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).

Каротиноиды делят на две группы: каротины и ксантофиллы.
Каротины, например α -каротин ($C_{40}H_{56}$) представляют собой чистые углеводороды (тетратерпены):



α -Каротин имеет одно β -иононовое кольцо (двойные связи между C_5 и C_6), а второе – ϵ -иононовое (двойные связи между C_4 и C_5).
 β -Каротин отличается от α - тем, что имеет два β -иононовых кольца.



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 двой-

ным 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.

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.

4 Организация пигментных комплексов на мембранах хлоропластов

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 выделяться 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.

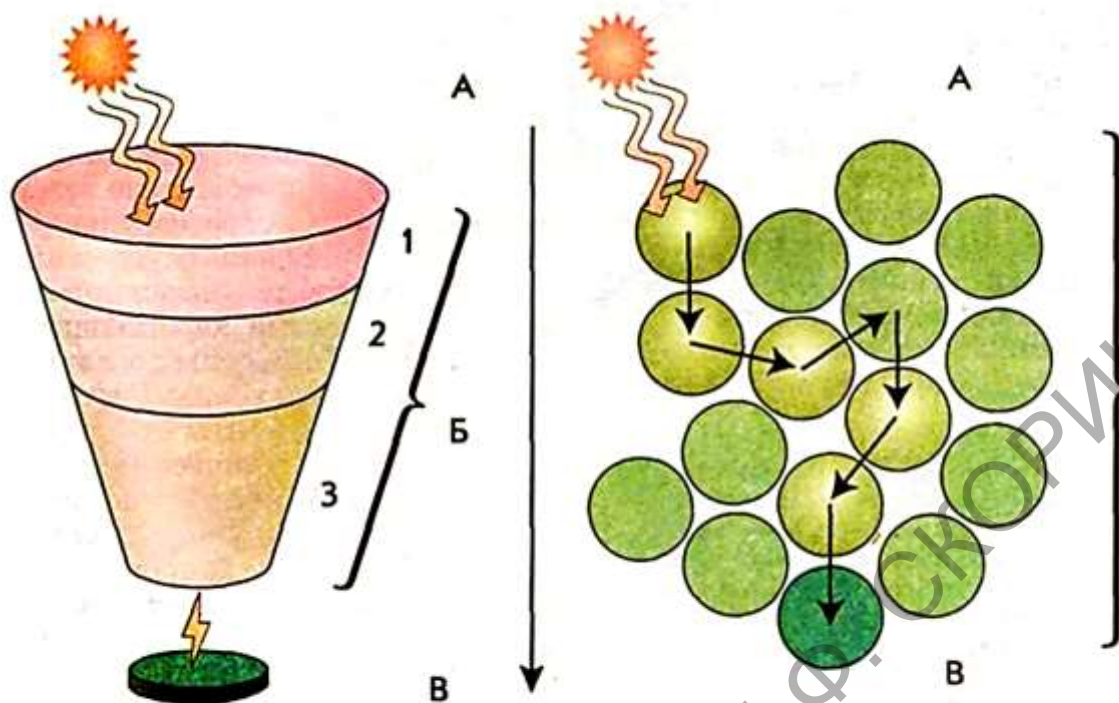


Схема поглощения света пигментами хлоропласта:

А – фотоны света;

Б – антенный комплекс: 1 – каротиноиды, 2 – хлорофилл *b*, 3 – хлорофилл *a*;

В – 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, поглощающим 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.

Тема 6 Этапы фотосинтеза

- 1 Световая фаза фотосинтеза.
- 2 Фотофосфорилирование.
- 3 Восстановление углекислоты при фотосинтезе
- 4 Продукты темновой фазы фотосинтеза.

1 Световая фаза фотосинтеза

Поглощение света пигментами. Электронно-возбужденные состояния пигментов (синглетное, триплетное). Типы дезактивации возбужденных состояний. 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. Фотосинтетическая единица. Миграция энергии в системе фотосинтетических пигментов. 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 энзиматической 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.

Из первого синглетного и триплетного состояний молекула может переходить в основное

- с выделением энергии в виде света (флуоресценция) или тепла,
- с переносом энергии на **другую молекулу пигмента (реализуется в ССК)**,

- либо, поскольку электрон на высоком энергетическом уровне слабо связан с ядром, с переносом электрона на другое соединение. Реализуется в **реакционных центрах**, где переходящий в возбужденное состояние под воздействием кванта света хлорофилл становится донором электрона (восстановителем) и передает его на первичный акцептор.

Чтобы предотвратить возвращение электрона на положительно заряженный хлорофилл, первичный акцептор передает его вторичному. Кроме того, время жизни полученных соединений выше, чем у возбужденной молекулы хлорофилла. *Происходит стабилизация энергии и разделение зарядов.*

Резонансная миграция энергии между молекулами пигментов разных видов называется *гетерогенной* (например, хлорофилл – каротиноиды), а перенос энергии между тождественными молекулами хлорофилла *a* – *гомогенной*.

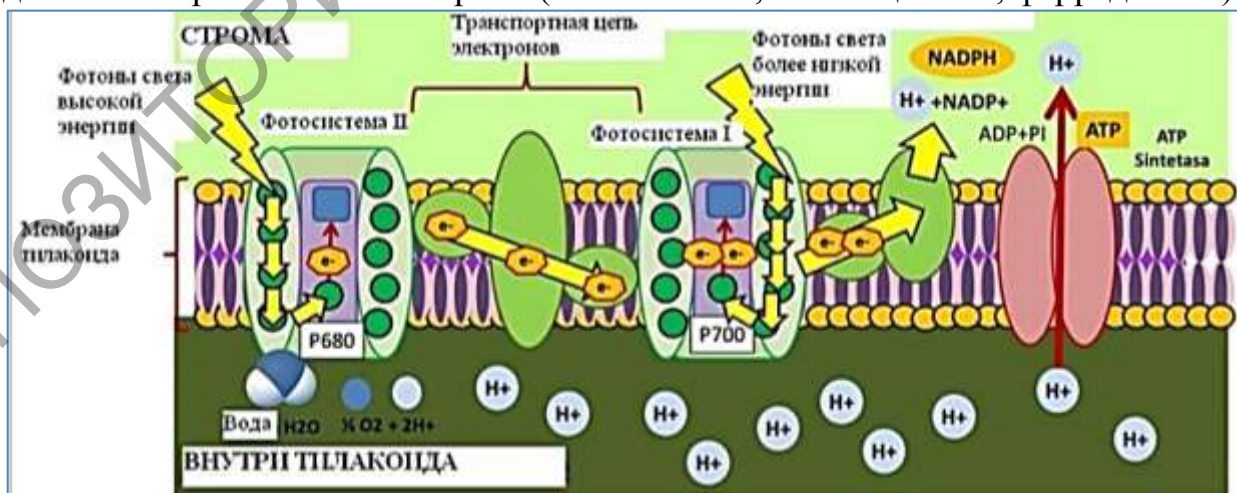
Передача сопровождается некоторыми потерями энергии (10 % от хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*, 60 % от каротиноидов к хлорофиллу), из-за чего передача возможна только от пигмента с максимумом поглощения при меньшей длине волны к пигменту с большей. Именно в таком порядке взаимно локализуются пигменты ССК, причем наиболее длинноволновые хлорофиллы находятся в реакционных центрах. Обратный переход энергии невозможен.

Перенос энергии в антенном комплексе ФСII: каротин (400–550 нм) → хлорофилл *b* (650 нм) → хлорофиллы *a* (660 – 675 нм) → P680 (ФС II).

Реакционный центр с работающими в нем молекулами пигментов называется *фотосинтетической единицей*.

Энергия квантов солнечного излучения, поглощаемая ССК, мигрирует к реакционным центрам, которые непосредственно участвуют в фотосинтетическом переносе электрона.

Помимо светособирающего пигмент-белкового комплекса и комплексов ФС I и ФС II в фотосинтезирующих мембранах находится так называемый цитохромный комплекс, обеспечивающий перенос электронов между фотосистемами и циклический перенос электронов вокруг ФС I, а также подвижные переносчики электрона (пластохинон, пластоцианин, ферредоксин).

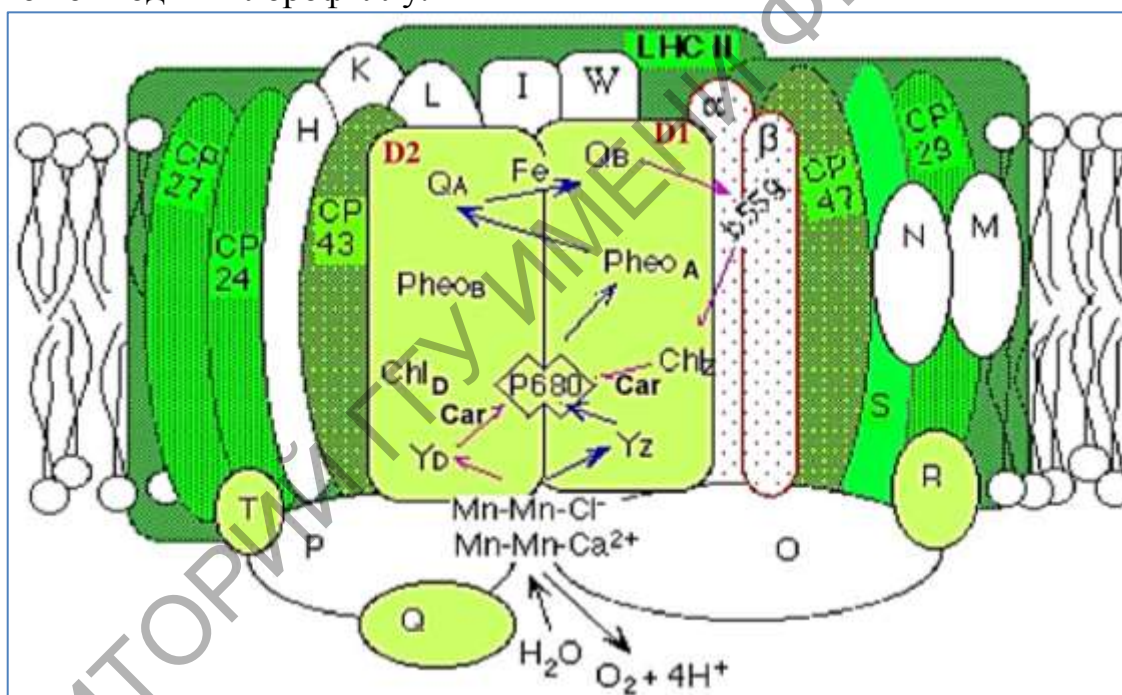


Преобразование энергии в реакционном центре. Белки, содержащие длинноволновые формы хлорофиллов (P₆₈₀ в ФС II и P₇₀₀ в ФС I) в количестве 1 молекула на 200–400 молекул других хлорофиллов и способные к пер-

вичному фотохимическому разделению зарядов, называют *реакционными центрами*.

Первичное разделение зарядов в реакционных центрах происходит между молекулами хлорофилловой природы и связано с транспортом электронов. Функцию первичного донора электронов выполняет молекула хлорофилла, находящаяся в синглетном возбужденном состоянии. В реакционном центре ФС II, перешнуровывающем мембрану, первичным донором электронов служит P_{680} , а первичным акцептором – феофетин. В реакционном центре ФС I первичный донор электронов – P_{700} , а акцептор – мономерная форма хлорофилла a_{695} (A_1).

Окисление воды и образование кислорода происходит в ФС II. При возбуждении P_{680} электрон передается на феофитин, а оттуда – на пластохиноны. Дефицит электрона в $Хл-a^{+*}$, образовавшийся в процессе электронного транспорта, компенсируется за счет электронов, полученных при окислении воды. Катионы марганца и остатки тирозина участвуют в транспорте электронов от воды к хлорофиллу.



Радикал $Хл-a^{+*}$ 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.

2. Фотофосфорилирование

Фотохимические процессы в реакционных центрах ФС I и ФС II приводят к быстрому первичному запасанию энергии квантов света в форме лабильных соединений с высоким энергетическим потенциалом. Дальнейшие реакции фотосинтеза направлены на преобразование энергии света в более стабильную форму: сначала в форму восстановленного НАДФН и АТФ, а затем, при использовании этих продуктов в реакциях углеродных циклов, – в форму углеводов и других стабильных органических соединений.

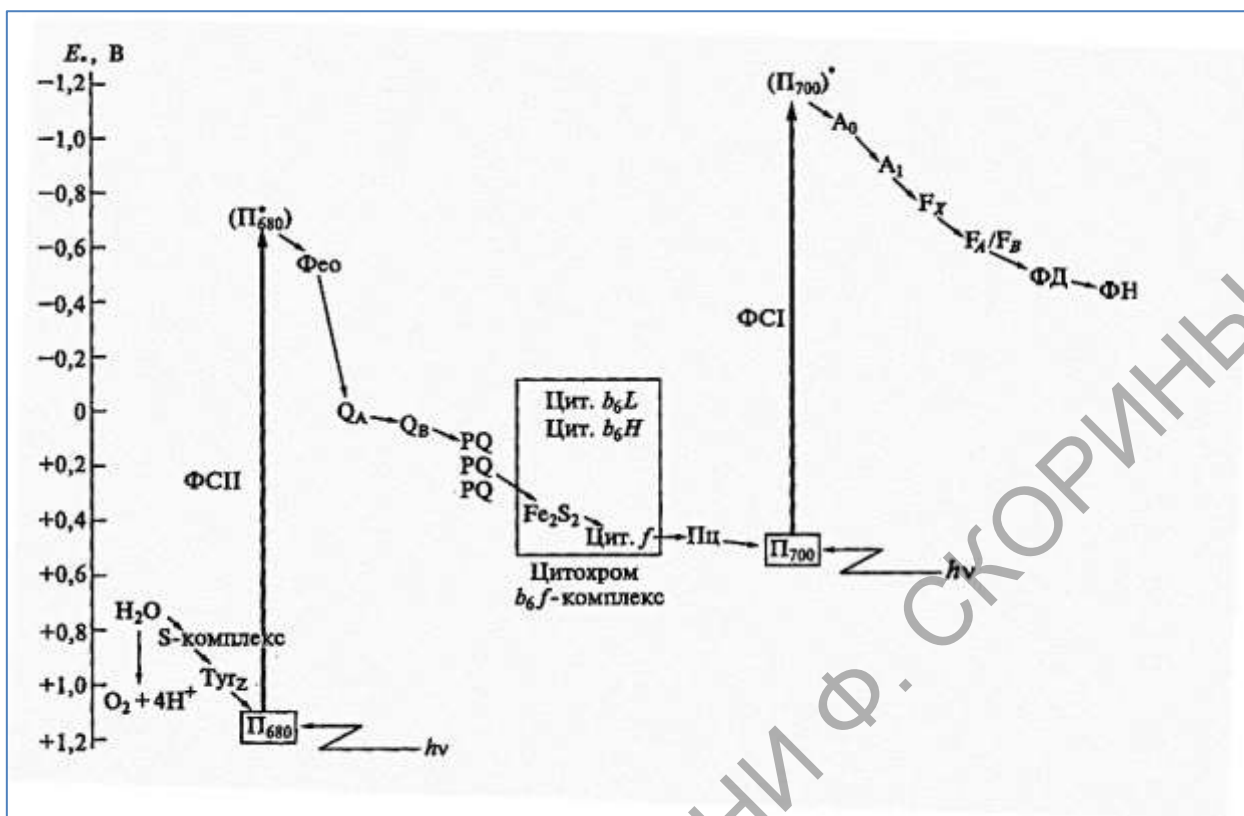
Световые реакции фотосинтеза сопровождаются реакциями образования АТФ. Любой механизм образования АТФ носит название **фосфорилирования**. В случае фотосинтеза говорят о **фотофосфорилировании**, подчеркивая, что АТФ образуется за счет трансформации энергии света.

Образование восстановленного НАДФН и АТФ в хлоропластах связано с работой электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) фотосинтеза. В зависимости от характера транспорта электронов различают *циклическое* и *нециклическое* фотофосфорилирование. Сначала энергия квантов света преобразуется в энергию мембранного электрохимического потенциала, образованного за счет неравномерного распределения протонов на внешней и внутренней сторонах фотосинтетической мембраны, а затем в ходе работы АТФ-синтетазы превращается в химическую – АТФ.

Для восстановления одной молекулы NADP^+ в процессе фотосинтеза необходимы два электрона и два протона, причем донором электронов является вода. Фотоиндуцированное окисление воды осуществляет ФС II, восстановление NADP^+ – фотосистема I. Следовательно, эти две фотосистемы должны функционировать во взаимодействии.

Исходя из данных о квантовом выходе фотосинтеза (необходимы 8 квантов света для выделения одной молекулы O_2) из состава компонентов, входящих в ФС I и ФС II, и величин их окислительно-восстановительного потенциала была разработана схема последовательности реакций в световой фазе фотосинтеза. Из-за сходства с буквой Z эта схема получила название *Z-схемы*.

В ФС II димер P_{680} , поглотив энергию, эквивалентную 2 квантам коротковолнового красного света, и перейдя в синглетное возбужденное состояние, отдает 2 электрона феофетину (Фф). От Фф электроны, теряя энергию, последовательно передаются на пластохиноны ФС II – Q_A и Q_B , далее на пул липидорастворимых молекул пластохинона (PQ), переносящих через липидную фазу мембраны электроны и протоны, на железосерный белок FeS_R и цитохром f цитохромного комплекса b_6-f , восстанавливая Cu-содержащий белок пластоцианин (Пц).



Вакантные места («дырки») в P_{680} заполняются двумя электронами из содержащего Mn-кластер переносчика электронов Z, который в свою очередь восстанавливается за счет фотоокисления воды.

Однако описанная цепь реакций резко замедляется, если не возбуждена ФС I, так как в этом случае весь Пц переходит в восстановленное состояние. При возбуждении P_{700} в реакционном центре ФС I энергией, эквивалентной 2 квантам длинноволнового красного света, 2 электрона захватываются мономерной формой хлорофилла *a* (A_1) и затем последовательно передаются переносчикам электронов A_2 и A_B (железосерные белки FeS), ферредоксину (водорастворимый FeS-белок) и ферредоксин:NADP-оксидоредуктазе с FAD в качестве кофактора. Наконец, редуктаза восстанавливает $NADP^+$.

На вакантные места в P_{700}^+ переходят электроны с Пц, и нециклическая цепь переноса электронов таким образом замыкается.

Энергия, освобождающаяся при движении электронов от P_{680} до P_{700} , используется для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата (*фотофосфорилирование*).

Таким образом, нециклический транспорт электронов сопровождается выделением кислорода и восстановлением НАДФ⁺ и сопряжен с синтезом АТФ (*нециклическое фотофосфорилирование*).

Циклический транспорт электронов осуществляется отдельно в ФС I или ФСII.

Циклический транспорт в ФС I включает перенос электронов от восстановленного ферредоксина ($Фд_{\text{восст.}}$) обратно к окисленному P_{700}^+ . В этом случае возбужденные молекулы P_{700} последовательно отдают электроны на A_1 , A_2 , A_B , Фд, PQ, цитохром b_6 , FeS_R, цитохром *f*, Пц и, наконец, P_{700} . При

этом NADP^+ не восстанавливается. Освобождающаяся энергия используется для фосфорилирования ADP.

Циклический поток электронов с участием ФСІ сопряжен с синтезом АТФ (циклическое фотофосфорилирование) и может обеспечивать дополнительный синтез АТФ, необходимый для ассимиляции углерода. Он может

быть альтернативным путем использования энергии света при его высоких интенсивностях.

Циклический транспорт электронов в ФС II связан с обратным переносом электронов от восстановленных первичных хинонов Q_A и Q_B к окисленному пигменту P^+_{680} . При этом участвуют цитохром b_{559} , β -каротин и сопровождающие молекулы хлорофилла a РЦ ФСII.

Является альтернативным путем использования энергии света. Он активируется в условиях, когда интенсивность света превышает

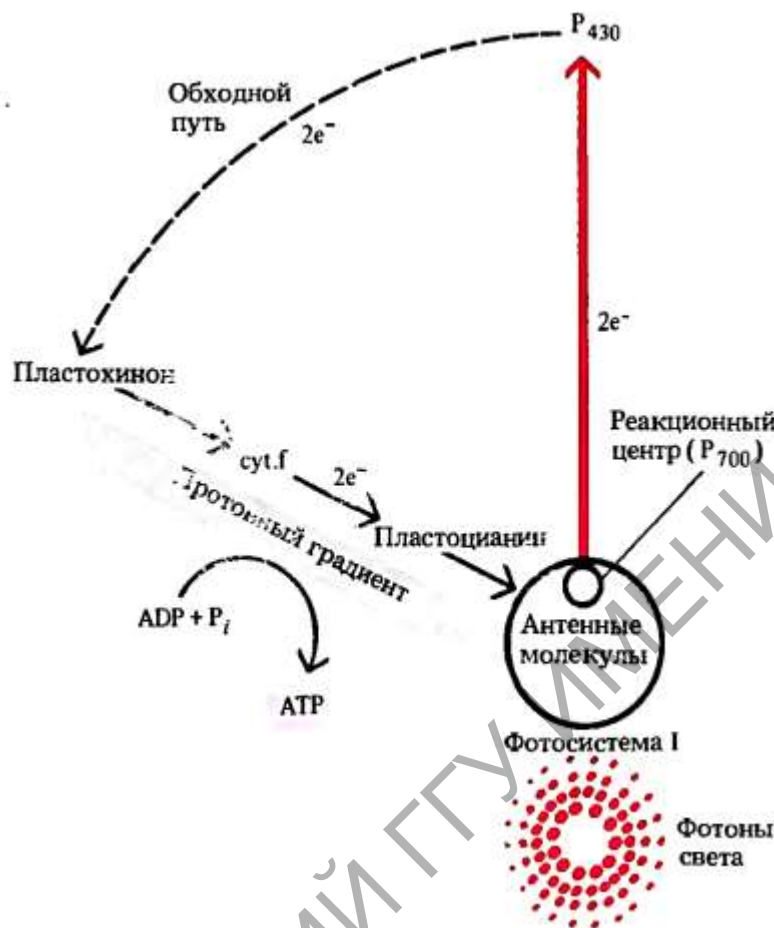
возможности ЭТЦ утилизировать его энергию или при повреждении водоокисляющей системы хлоропластов.

Итак, основные этапы преобразования энергии, приводящие к образованию АТФ и НАДФ•Н, включают в себя следующие процессы:

- 1) поглощение энергии света пигментами светособирающей антенны;
- 2) перенос энергии возбуждения к фотореакционному центру;
- 3) окисление фотореакционного центра и стабилизация разделенных зарядов;
- 4) перенос электрона по цепи электронного транспорта, образование НАДФ•Н;
- 5) трансмембранный перенос ионов водорода;
- 6) синтез АТФ.

3 Восстановление углекислоты при фотосинтезе

В результате фотохимических реакции в хлоропластах создается необходимый уровень АТФ и NADPH. Эти конечные продукты световой фазы фо-



тосинтеза стоят на входе в темновую фазу, где CO_2 восстанавливается до углевода:

В настоящее время известны так называемые C_3 -путь и C_4 -путь фиксации CO_2 , фотосинтез по типу толстянковых (САМ-метаболизм) и фотодыхание.

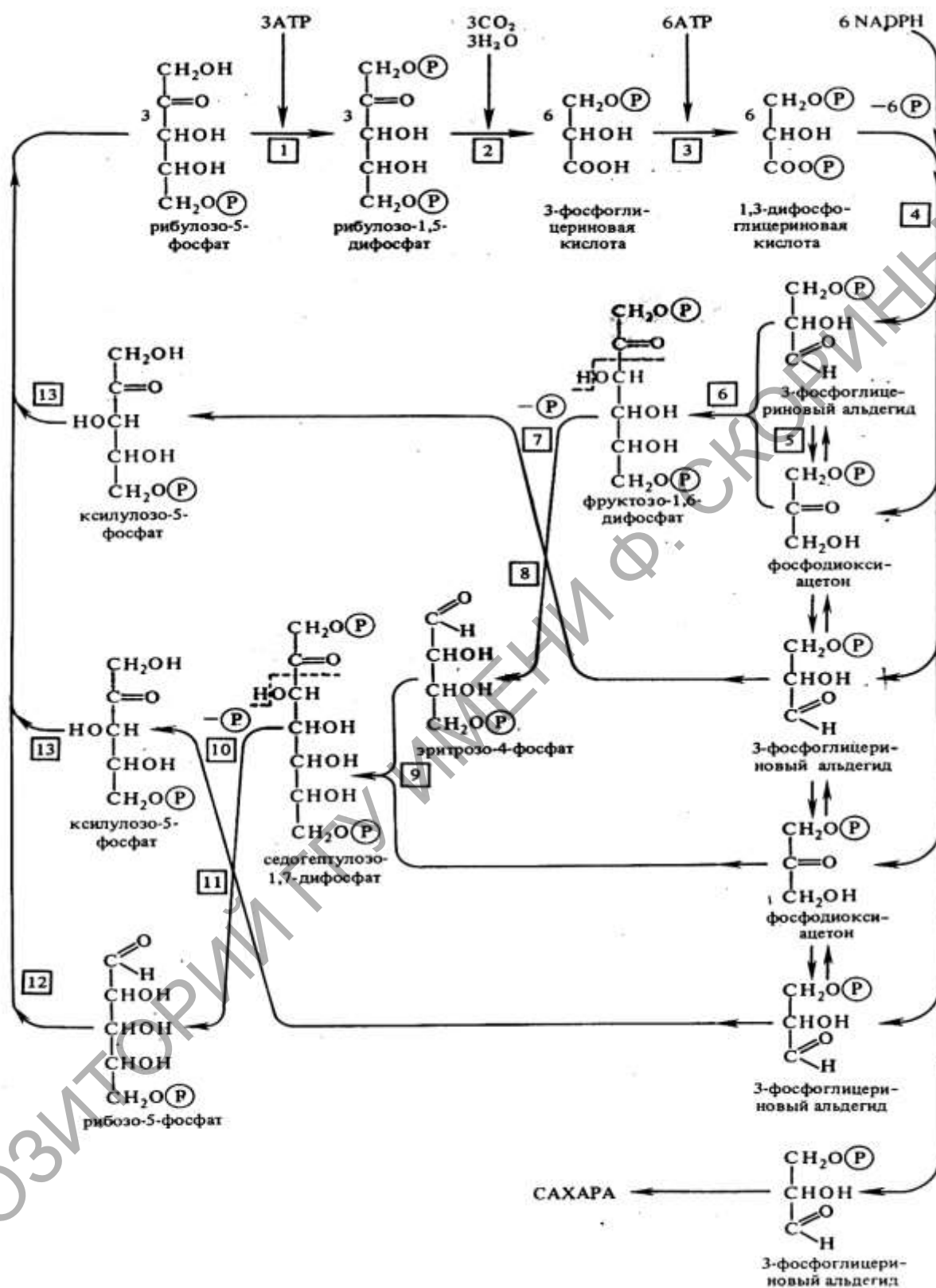
C_3 -путь. Этот способ ассимиляции CO_2 , присущий всем растениям, в 1946-1956 гг. был расшифрован американским биохимиком М. Кальвином и его сотрудниками, в силу чего он получил название *цикла Кальвина*. Этот цикл, весьма напоминающий обращенный пентозофосфатный путь дыхания, состоит из трех этапов: карбоксилирования, восстановления и регенерации.

Карбоксилирование. Молекулы рибулозо-5-фосфата фосфорилируются с участием АТФ и фосфорибулозокиназы, в результате чего образуются молекулы рибулозо-1,5-дифосфата, к которым в свою очередь присоединяется CO_2 с помощью рибулозодифосфаткарбоксилазы. Полученный продукт расщепляется на две триозы: 2 молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК).

Фаза восстановления. 3-ФГК восстанавливается до 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА) в два этапа. Сначала происходит фосфорилирование 3-ФГК при участии АТФ и фосфоглицераткиназы до 1,3-дифосфоглицериновой кислоты, а затем восстановление 1,3-ФГК с помощью NADPH и дегидрогеназы фосфоглицеринового альдегида.

Фаза регенерации первичного акцептора диоксида углерода и синтеза конечного продукта фотосинтеза. В результате описанных выше реакций при фиксации трех молекул CO_2 и образовании шести молекул восстановленных 3-фосфотриоз пять из них используются затем для регенерации рибулозо-5-фосфата, а один - для синтеза глюкозы. 3-ФГА под действием триозофосфатизомеразы изомеризуется в фосфодиоксиацетон. При участии альдолазы 3-ФГА и фосфодиоксиацетон конденсируются с образованием фруктозе-1,6-дифосфата, у которого отщепляется один фосфат с помощью фруктозе-1,6-дифосфатазы. В дальнейших реакциях, связанных с регенерацией первичного акцептора CO_2 , последовательно принимают участие транскетолаза и альдолаза. Транскетолаза катализирует перенос содержащего два углерода гликолевого альдегида от кетозы на альдозу.

Альдолаза затем осуществляет перенос трехуглеродного остатка фосфодиоксиацетона на альдозу, в данном случае на эритрозо-4-фосфат, в результате чего синтезируется седогептулозо-1,7-дифосфат. Последний дефосфорилируется и под действием транскетолазы из него и 3-ФГА образуются ксилулозо-5-фосфат и рибозо-5-фосфат. Две молекулы ксилулозо-5-фосфата при участии рибулозофосфатэпимеразы и одна молекула рибозо-5-фосфата с участием рибозофосфатизомеразы превращаются в три молекулы рибулозо-5-фосфата, с которого начинается новый цикл фиксации CO_2 .



Из оставшейся неиспользованной 6-й молекулы 3-ФГА под действием альдолазы синтезируется (при повторении цикла) молекула фруктозе-1,6-дифосфата, из которой могут образовываться глюкоза, сахароза или крахмал: Таким образом, для синтеза одной молекулы глюкозы в цикле Кальвина необходимы 12 NADPH и 18 ATP, которые поставляются в результате фотохимических реакций фотосинтеза.

C₄-путь. C₃-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 C₄-циклом. Последнее название связано с тем, что ЩУК содержит в своей молекуле 4 атома углерода.

Акцептором углекислого газа в этом цикле является фосфоенолпируват (ФЕП). В результате карбоксилирования ФЕП образуется ЩУК и ортофосфат.

К C₄-растениям относится ряд культурных растений преимущественно тропического и субтропического происхождения - кукуруза, просо, сорго, сахарный тростник и многие злостные сорняки - свинорой, сыть округлая, ежовник крестьянский, просо куриное, просо крупное, гумай (сорго алепское), щирица, щетинник и др. Как правило, это высокопродуктивные растения, устойчиво осуществляющие фотосинтез при значительных повышениях температуры и в засушливых условиях.

C₄-цикл можно разделить на две стадии: карбоксилирование, происходящее в клетках мезофилла, и декарбоксилирование и синтез углеводов, идущие в клетках обкладки проводящих пучков. Общим для всех C₄-растений является то, что карбоксилированию подвергается ФЕП при участии ФЕП-карбоксилазы и образуется ЩУК, которая восстанавливается до яблочной кислоты или аминируется с образованием аспарагиновой кислоты.

Щавелевоуксусная, яблочная и аспарагиновая кислоты являются *четырёхуглеродными* соединениями.

По способу декарбоксилирования при участии НАДФ-Н или НАД-малатдегидрогеназы (МДГ) или ФЕП-карбоксикиназы (ФЕП-КК) у C₄-растений можно выделить три группы: НАДФ-МДГ, НАД-МДГ и ФЕП-КК-типы соответственно.

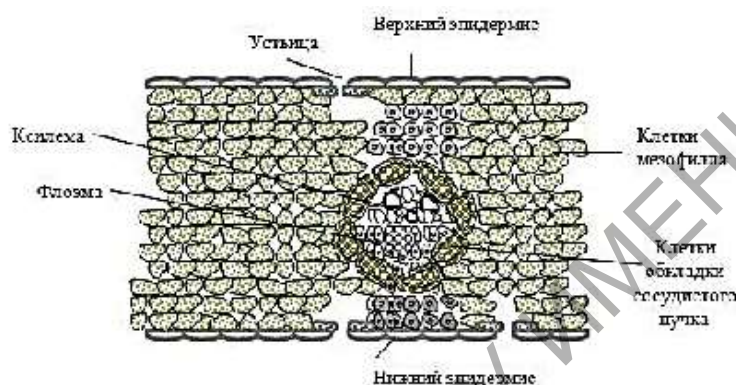
У НАДФ-МДГ-растений главными метаболитами, вовлеченными в обмен между клетками, являются малат и пируват (ПВК), у НАД-МДГ-растений - аспартат и аланин и у ФЕП-КК-растений - аспартат и ФЕП. Важнейшие сельскохозяйственные культуры - кукуруза, сорго, сахарный тростник и такие распространенные сорняки, как сыть, ежовник, щетинник, гумай, относятся к НАДФ-МДГ-типу.

Рассмотрим C₄-цикл восстановления CO₂ на примере этих растений. CO₂, поступающий в лист через устьица, попадает в цитоплазму клеток мезофилла, где при участии ФЕП-карбоксилазы вступает в реакцию с ФЕП, образуя ЩУК. Затем уже в хлоропластах ЩУК восстанавливается до яблоч-

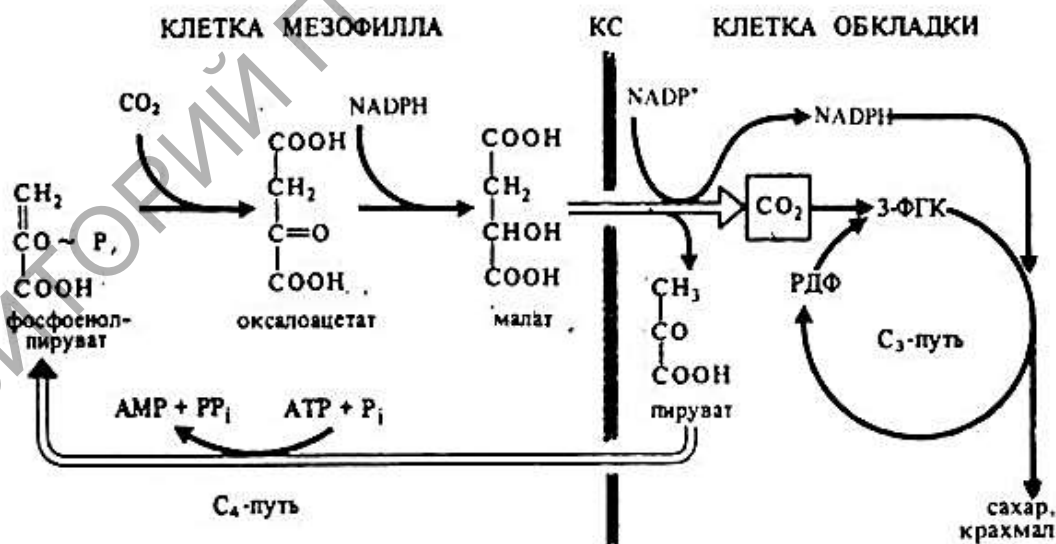
ной кислоты (малата) за счет НАДФ-Н, образующегося в ходе световой фазы фотосинтеза; ЦУК в присутствии NH_4 может превращаться также в аспарат.

Затем малат переносится в хлоропласты клеток обкладки сосудистого пучка, где он подвергается окислительному декарбоксилированию, продуктом которого является пировиноградная кислота (ПВК). Последняя снова диффундирует в мезофилл, где при участии АТФ, образованной в световой фазе, происходит регенерация ФЕП, после чего цикл карбоксилирования повторяется с участием новой молекулы CO_2 .

Образовавшиеся в результате окислительного декарбоксилирования малата CO_2 и НАДФ-Н поступают в цикл Кальвина, что приводит к образованию ФГК и других продуктов, свойственных C_3 -растениям. Следовательно, именно клетки обкладки выполняют роль основной ассимилирующей ткани, поставляющей сахара в проводящую систему. Клетки мезофилла выполняют вспомогательную функцию – подкачку CO_2 для цикла Кальвина.



Строение листа C_4 .



Таким образом, C_4 -путь обеспечивает более полное усвоение CO_2 , что особенно важно для тропических растений, где основным лимитирующим фактором фотосинтеза является концентрация CO_2 . Эффективность усвоения CO_2 C_4 -растениями увеличивается также за счет подачи НАДФ-Н в хлоропласты клеток обкладки. Эти хлоропласты имеют агранальное строение и специализируются на темновой фазе фотосинтеза, здесь практически не происходит нециклическое фотофосфорилирование. На один агранальный хло-

ропласт в среднем приходится 8-10 гранальных хлоропластов, осуществляющих первичную фиксацию CO_2 и нециклическое фотофосфорилирование. Такая компартментация процессов и кооперация функционирования тканей обеспечивают повышение продуктивности растений и позволяют накапливать CO_2 в органических кислотах для осуществления фотосинтеза даже при закрытых устьицах в наиболее жаркое время дня. Это сокращает потери воды на транспирацию. Эффективность использования воды C_4 -растениями вдвое выше, чем у C_3 -растений.

САМ-фотосинтез. В сухих местах существуют растения-суккуленты, у которых устьица открыты ночью и закрыты днем для уменьшения транспирации. Поэтому эти растения поглощают углекислый газ ночью. 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 ЩУК и ортофосфат.



Образовавшаяся ЩУК восстанавливается под действием НАДН-зависимой малатдегидрогеназы до яблочной кислоты, которая накапливается в вакуолях клеток листа. Это приводит к закислению клеточного сока в ночное время. Днем в условиях высокой температуры, когда устьица закрыты, малат транспортируется из вакуолей в цитоплазму и там декарбоксилируется при участии декарбоксилирующей малатдегидрогеназы с образованием CO_2 и ПВК. CO_2 поступает в хлоропласты и включается в них в цикл Кальвина, участвуя в синтезе сахаров.

Таким образом, у растений с фотосинтезом по типу толстянковых много общего с C_4 -путем фотосинтеза. Однако при САМ-метаболизме фиксация CO_2 с образованием малата (ночью) и декарбоксилирование малата с высвобождением CO_2 и пирувата (днем) разделены во времени. У C_4 -растений эти же реакции разграничены в пространстве: первая протекает в хлоропластах мезофилла, вторая – в клетках обкладки.

4 Продукты темновой фазы фотосинтеза

Гликолатный цикл или фотодыхание. Фотодыханием называют поглощение растениями кислорода и выделение углекислого газа на свету. У C_3 -растений его интенсивность может составлять до 50 % от интенсивности фотосинтеза. У C_4 -растений фотодыхание практически отсутствует. Начальный этап фотодыхания связан с оксигеназной активностью фермента РубФ-карбоксилазы и осуществляется в хлоропластах, последующие реакции проходят в пероксисомах и митохондриях.

Присоединение кислорода к молекуле РубФ 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 глиоксилатглицинаминотрансферазы, 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.

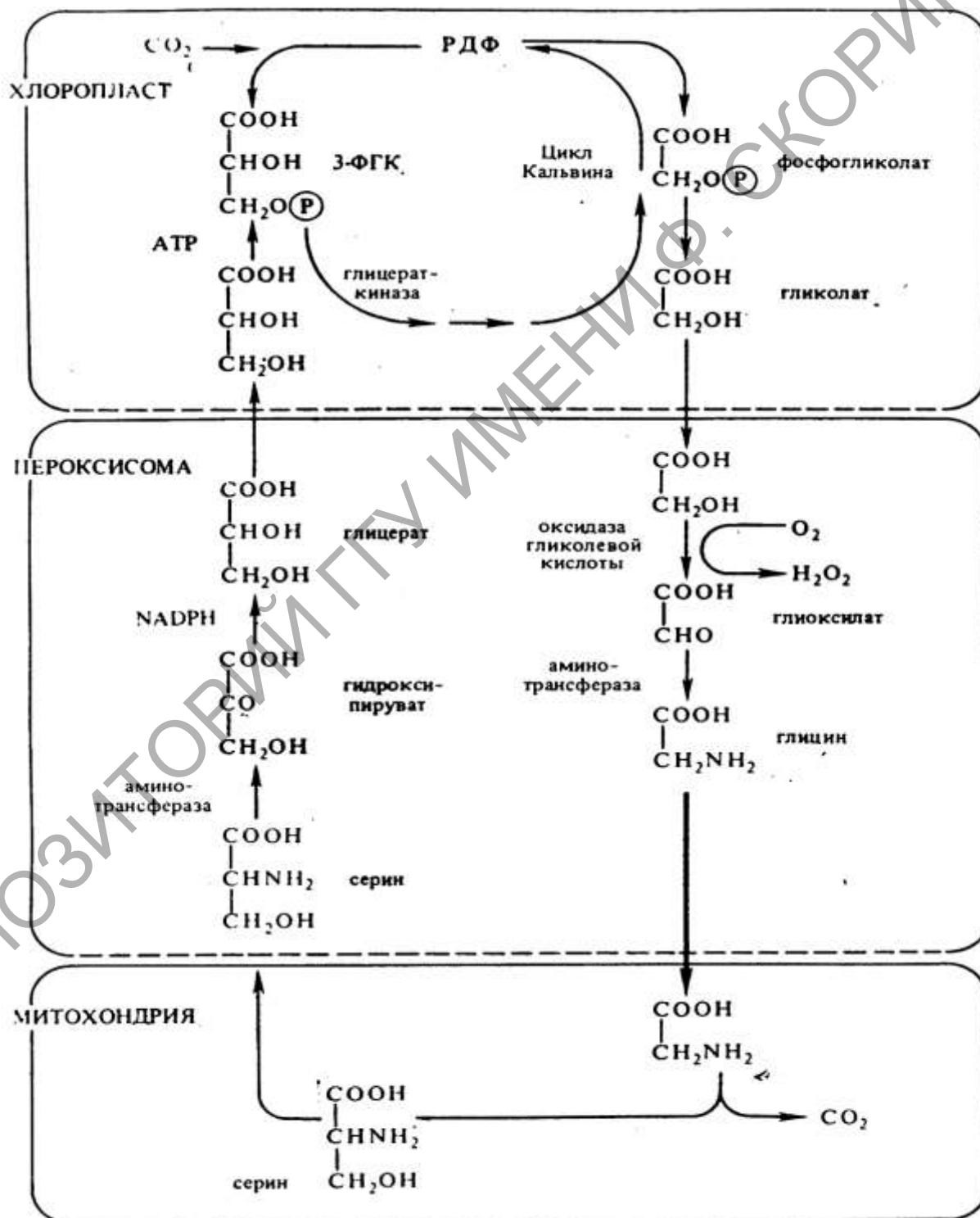
Она может поступить в C_3 -цикл для регенерации РубФ или использоваться для синтеза сахарозы или крахмала.

Гликолат считается первичным продуктом этого цикла, поэтому цикл превращения его в триозофосфат (ФГК) называли 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-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.

Восстановление азота. В последние годы было показано, что продукты световой фазы фотосинтеза используются не только для восстановления углекислого газа, но и для восстановления азота. Известно, что растения поглощают из почвы азот в виде нитрата. В клетках азот восстанавливается с образованием NH_4^+ , который используется для образования аминокислот. В листьях для восстановления нитрата до NH_4^+ может использоваться восстановленный ферредоксин, который образуется во время световой фазы фотосинтеза при транспорте электронов: чем больше света, чем быстрее идет световая фаза фотосинтеза, тем меньше будет накапливаться в растительных клетках нитратов.

Продукты темновой фазы фотосинтеза. Главными продуктами фотосинтеза – ассимилятами, или фотоассимилятами, считают сахарозу и крахмал.

Сахароза – соединение, в форме которого транспортируются в растении связанный углерод и энергия. Поступая из листьев в быстро растущие органы, она включается в их обмен веществ.

Крахмал представляет собой как бы временный запас поглощенного углерода. Он образуется во время наиболее активного периода фотосинтеза и накапливается в хлоропласте в виде крахмальных зерен. Ночью этот первичный крахмал превращается в сахарозу и уходит из клетки.

Уже говорилось, что при ассимиляции в цикле Кальвина трех молекул CO_2 образуются 6 молекул ФГА. Пять из них в течение третьего этапа C_3 -цикла превращаются опять в РуБФ, и только одна молекула ФГА является конечным продуктом. Она используется в строении хлоропласта для синтеза крахмала или выходит из него в цитозоль. В цитозоль может выйти также

ФДА, образовавшийся из ФГА. В цитозоле ФГА и ФДА используются для синтеза сахарозы.

Для образования одной молекулы сахарозы цикл Кальвина должен пройти четыре раза. Цитозоль – главное место синтеза сахарозы. Здесь находятся основные сахарозосинтезирующие ферменты. Часть образующегося в C_3 -цикле фруктозо-6-фосфата может использоваться в стромах хлоропласта для синтеза первичного крахмала. В синтезе крахмала и сахарозы сначала участвуют одни и те же ферменты, различаются они только по своему местонахождению в клетке: ферменты, участвующие в синтезе крахмала, находятся в стромах хлоропласта, а ферменты, нужные для образования сахарозы, – в цитозоле.

Если в хлоропласте мало НАДФН, то в цитозоль может выходить ФГК. Здесь она превращается в фосфоенолпируват (ФЕП), из которого образуется пируват или оксалоацетат. Последние, аминируясь, дают соответственно аланин или аспартат.

На состав конечных продуктов темновой фазы фотосинтеза влияют и условия, в которых находится растение. Так, например, при освещении красным светом в листьях синтезируется больше крахмала и сахарозы, а при освещении синим – больше аминокислот и белков.

Тема 7 Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов

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

1 Транспорт ассимилятов в растениях

Листья, а точнее хлоропласты, снабжают образовавшимися в них органическими веществами все незеленые органы растения. Орган, поставляющий ассимилянты, 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. Запасающие 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.

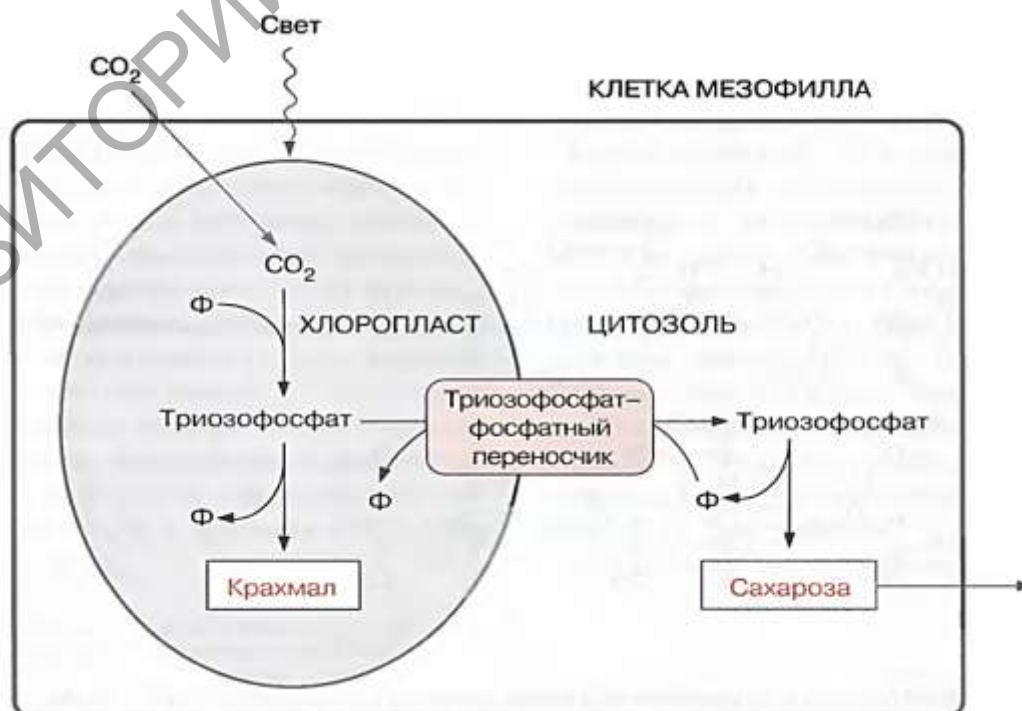
Образовавшиеся в хлоропласте вещества должны поступить сначала в цитозоль, затем в проводящие ткани листовой пластинки и по ним транспортироваться в органы-акцепторы.

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.

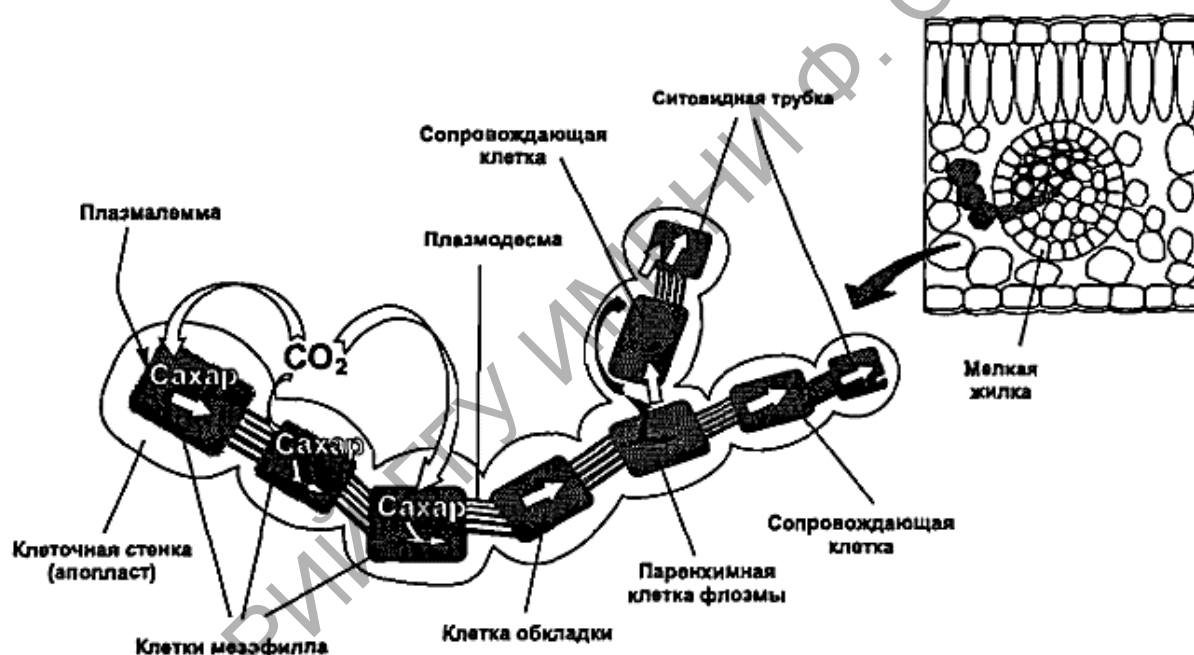
Скорость оттока веществ из хлоропластов зависит от интенсивности фотосинтеза в самом хлоропласте, от процессов в окружающем его цитозоле, а также от скорости потребления ассимилятов в органах-акцепторах. Решающую роль в обмене веществами между хлоропластом и цитозолем играет избирательная проницаемость мембран этой органеллы. 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. Главным соединением, выходящим из хлоропласта, является фосфодиоксиацетон (ФДА).



В цитозоле из триозофосфатов синтезируются сахароза, гексозы, аминокислоты, ФЕП, малат, ЦУК. Эти реакции протекают очень быстро. Благодаря этим превращениям концентрация триозофосфатов в цитозоле не увеличивается, и их отток продолжается из хлоропласта по градиенту концентрации.

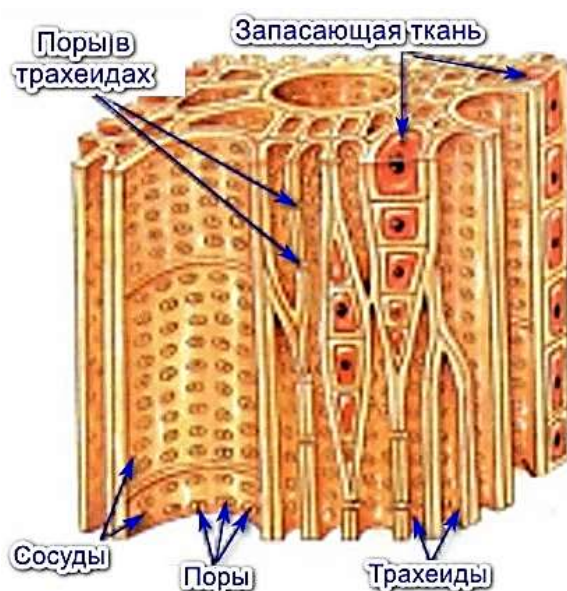
Ближний транспорт ассимилятов в листе. Часть поступивших в цитозоль веществ используется в данной клетке, а часть выходит из нее и передвигается к ближайшему, самому маленькому проводящему пучку. Из клетки в клетку вещества в листовой пластинке передвигаются по градиенту концентрации со скоростью 10-60 см/ч.

На долю проводящих пучков приходится около 25 % от общего объема листовой пластинки, причем 95 % пучков – мелкие. 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. Тонoplast в этих клетках исчезает; митохондрии очень мелкие. На месте вакуоли появляются пучки микротрубочек и фибриллярных белков, которые ориентированы вдоль трубки и образуют сетку. Они увеличивают внутреннюю поверхность трубки. 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. Диаметр пор – 0,5-5,0 мкм. Он может изменяться благодаря отложению специального полисахарида – каллозы. 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.



Ксилема



Флоэма

К каждому члену 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.

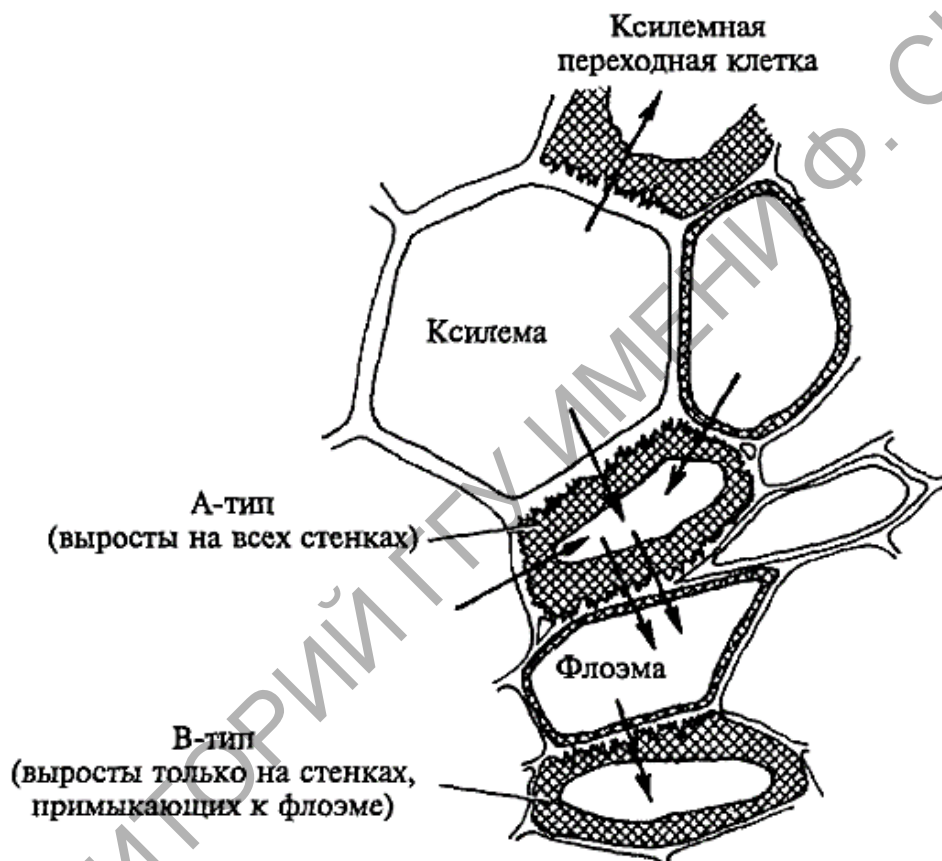
Кроме ситовидных трубок и сопровождающих клеток, в состав флоэмы входят паренхимные клетки, имеющие большие вакуоли. Паренхимные клетки флоэмы снабжают ситовидные трубки и сопровождающие клетки метаболитами. В клетках флоэмной паренхимы временно могут запасаться сахара и другие ассимиляты. Из этих клеток 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, ассимиляты 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 (В-тип). Они глубоко проникают в цитоплазму, в результате любая часть плазмалеммы всегда находится достаточно близко от органелл. Особенно часто к выростам клеточной стенки приближаются ми-

тохондрии. 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 углево-

дов, в основном из сахарозы. Свободные глюкоза, фруктоза в нем практически отсутствуют. 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).

Отток ассимилятов из фотосинтезирующих клеток в проводящие ткани осуществляется избирательно: в окончания флоэмы поступают, во-первых, не все вещества и, во-вторых, они поступают с разной скоростью. Этим объясняется состав флоэмного сока. Направление транспорта ассимилятов в листо-

вой 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.

Скорость оттока и механизмы транспорта веществ по флоэме в среднем составляет 40-120 см/ч, т.е. в 40 000 раз быстрее, чем при диффузии. Скорость транспорта у C_3 -трав – 60-100 см/ч, у C_3 -деревьев – 70 см/ч; у C_4 -растений – 120-200 см/ч. Самая большая скорость была зарегистрирована у растений сахарного тростника – до 360 см/ч. Многие объясняют этим очень высокую продуктивность данной культуры. У одного и того же растения разные вещества могут передвигаться с разной скоростью, например, сахара двигаются со скоростью 70-80 см/ч, а аминокислоты – 90 см/ч.

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.

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 катион 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.

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.

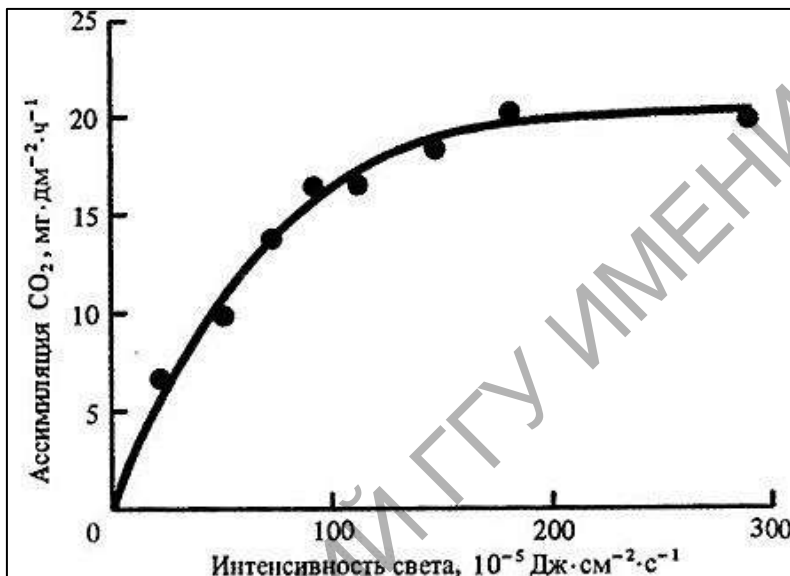
Ассимиляты никогда не распределяются равномерно по всему растению. Они направляются преимущественно туда, где больше их потребление. Такими активными центрами потребления являются быстро растущие или запасующие органы. Они как бы притягивают (аттрагируют) ассимиляты, поэтому их еще называют аттрагирующими.

Большое значение в распределении ассимилятов имеют гормоны, накапливающиеся в каждом растущем или запасующем 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 запасные 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.

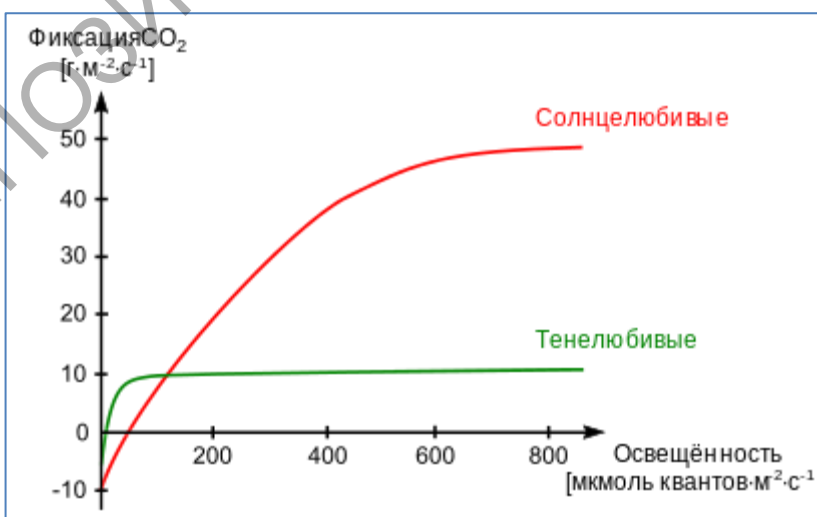
2 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов

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).



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.

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: светолюбивые и теневыносливые. Под светолюбием обычно понимается способность растений расти и развиваться только при хорошем освещении. **Светолюбивые** травянистые растения не выносят затенения и растут на откры-

тых местах. Среди древесных пород светолюбивыми являются лиственница, сосна, ясень, осина, береза, дуб и др. Они растут на открытых местах или в первом верхнем ярусе леса. Светолюбивые 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 растений иногда называют *тенелюбами*. При выставлении таких растений на свет у них резко нарушаются водный режим, фотосинтез и другие жизненно важные процессы.

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. 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.

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.

Световая точка компенсации, или *световой компенсационный пункт* (СКП) – наименьшая интенсивность света на световой кривой, при которой активность фотосинтеза и дыхания уравниваются по газообмену. В этой точке количество фиксируемого растением CO_2 в точности соответствует его количеству, выделяемому растением в результате дыхания и фотодыхания, а потребление O_2 в точности соответствует его выделению в результате фотосинтеза.

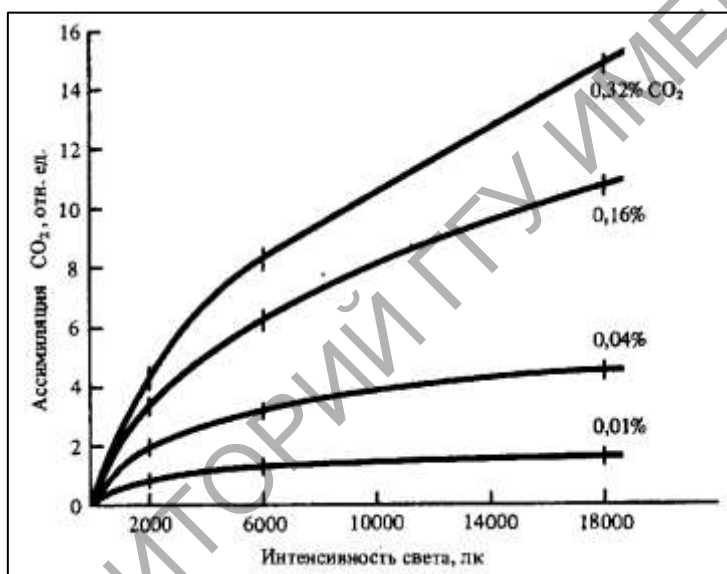
СКП широко используется при оценке качества и состояния естественного возобновления в лесу, ибо подрост начинает страдать и отмирать под пологом леса при освещенности, равной СКП или ниже его. Этот показатель хорошо объясняет процесс очищения ствола от сучьев. Дело в том, что ветки в кроне дерева начинают 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.

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



ся в большей степени, чем интенсивность фотосинтеза. При температуре выше оптимальной (35 - 40 °С) фотосинтез C₃-растений снижается из-за нарушения согласованности действия фотосистем, а при 45 – 50 °С он полностью прекращается вследствие инактивации ферментов цикла Кальвина-Бенсона.

Фотосинтез при температуре около нуля градусов и ниже ингибируется из-за сни-

жения 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 процессе своей длительной эволюции растения приспособились осуществлять фотосинтез при **содержании CO₂** 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. Повышение содержания углекислоты в теплицах вокруг листьев зерновых сельскохозяйственных культур приводит к двойному усилению фотосинтеза. Весьма положительно

сказываются *углекислотные подкормки* и при выращивании посадочного материала древесных пород в теплицах.

В природе недостаток CO_2 проявляется в полдень, когда она усиленно потребляется на фотосинтез. Слабый ветер, приносящий новые порции CO_2 , усиливает усвоение углерода. Максимальных значений концентрация CO_2 под пологом леса достигает к утру. 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 .

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.

Содержание CO_2 в атмосфере, начиная с конца XVIII века, стало повышаться сначала из-за чрезмерной вырубki лесов, а затем за счет промышленной углекислоты. 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 .

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 полого 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 соприкасаться 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 (синтез).

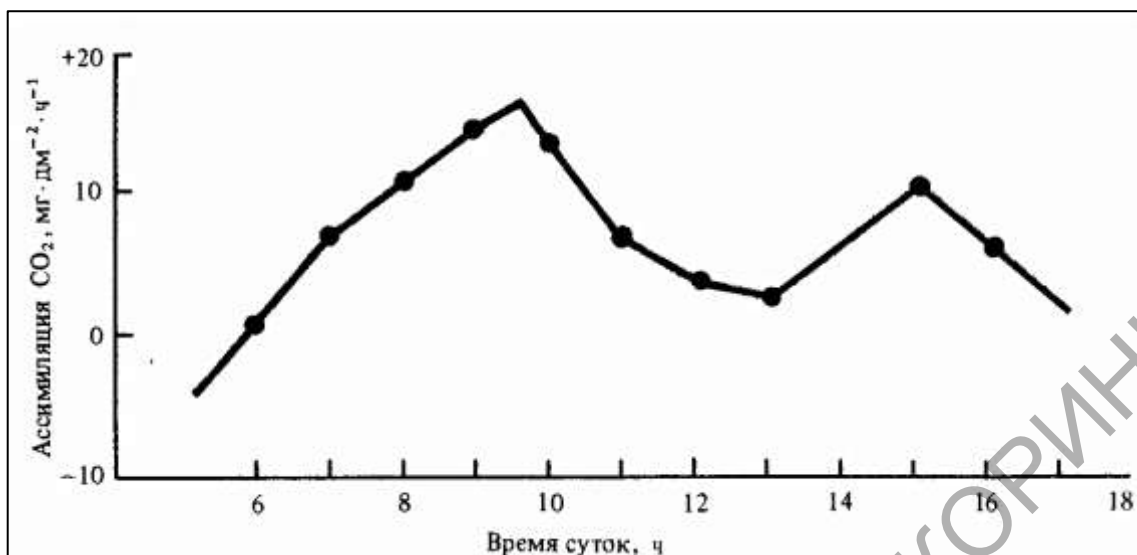
Содержание воды в листе оказывает большое влияние на фотосинтез. При небольшом водном дефиците (до 5 %) интенсивность фотосинтеза может достигать максимальных значений. Более сильное обезвоживание тканей листа вызывает снижение интенсивности фотосинтеза, а затем падение ее до нуля. Полное насыщение клеток мезофилла листа водой также несколько снижает скорость этого процесса.

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.

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.

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 становится 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.



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 (SO₂), который ингибирует транспорт электронов в хлоропластах и фотолиз воды, нарушает цикл Кальвина - Бенсона, замедляет транспорт ассимилятов.

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 загрязнению. 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 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 количеству 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.

4 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, CO_2 , 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, $\text{мг (CJ}_2/\text{м}^2 \cdot \text{ч)}$; S – площадь листьев.

$K_{эф}$ 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 $K_{эф}$ составит 0,5. Таким образом, общее запасаение 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** ($Y_{хоз}$). Хозяйственный урожай – это доля сухого вещества, ради которого выращиваются растения (плоды, семена, клубни и т. д.).

$$Y_{хоз} = Y_{биол} \cdot K_{хоз}$$

где $K_{хоз}$ – коэффициент хозяйственной эффективности, т.е. часть вещества, которая определяет урожай.

Величина $K_{хоз}$ зависит от культуры. Для зерновых она составляет 0,25-0,40 (даже 0,5); для сахарной свеклы – 0,5; для хлопчатника 0,01. $K_{хоз}$ может варьировать и в пределах одной культуры.

Для получения наибольшего хозяйственного урожая нужно повысить $K_{хоз}$. 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 $K_{хоз}$. 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 может 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:

$$Y_{\text{биол}} = \Phi - D - o + п,$$

где Φ - продуктивность фотосинтеза; D - потери на дыхание; o - 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, D - 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 4 ДЫХАНИЕ

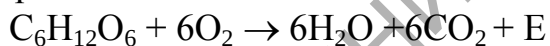
Тема 8 Сущность дыхания и пути дыхательного обмена

- 1 Сущность и значение дыхания.
- 2 Окисление углеводов в процессе дыхания.
- 3 Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование.

1 Сущность и значение дыхания

Образующиеся в ходе фотосинтеза сахара и другие органические соединения используются клетками растительного организма в качестве питательных веществ. Клетки не зеленых частей и все клетки растения в темноте питаются веществами углеводной природы гетеротрофно и в этом принципиально не отличаются от животных клеток. Важнейшим этапом питания органическими веществами на клеточном уровне является процесс дыхания.

Клеточное дыхание – это окислительный, с участием кислорода распад органических питательных веществ, сопровождающийся образованием химически активных метаболитов и освобождением энергии, которые используются клетками для процессов жизнедеятельности.



Органические вещества, разрушающиеся во время дыхания, называют **дыхательным субстратом**. Главным дыхательным субстратом являются углеводы. В растительной клетке существует даже такая закономерность: чем больше она содержит сахаров, тем интенсивнее дышит. В семенах и других органах, запасających вещества, для дыхания могут расходоваться белки, жиры и органические кислоты.

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. Живым организмам удастся 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.

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 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. ФГА и ФЕП служат основным материалом для синтеза глюкозы (а также фруктозы и сахарозы) в обратных реакциях гликолиза. Процесс образования глюкозы из неуглеводных 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.

Стехиометрия CO_2 и O_2 -обмена растительных тканей зависит от типа субстрата дыхания. Отношение объема выделившегося CO_2 к объему поглощенного O_2 получило название **дыхательного коэффициента (ДК)**. При полном окислении глюкозы $\text{ДК}=1,0$, т.е. 1 моль глюкозы окисляется с поглощением 6 молей O_2 , и при этом выделяется 6 молей CO_2 , что вытекает из суммарного уравнения дыхания.

Количество кислорода, необходимое для окисления субстрата в процессе дыхания, находится в обратной зависимости от содержания его в молекуле субстрата: чем меньше атомов кислорода в молекуле субстрата, тем больше O_2 тратится на окисление. Поэтому если субстратом дыхания являются более бедные кислородом (по сравнению с углеводами) жирные кислоты, то ДК будет меньше единицы. Примером может быть окисление стеариновой кислоты: $\text{C}_{18}\text{H}_{36}\text{O}_2 + 26\text{O}_2 \rightarrow 18\text{CO}_2 + 18\text{H}_2\text{O}$; $\text{ДК} = 18\text{CO}_2/26\text{O}_2 = 0,69$.

На окисление более окисленных, чем углеводы, органических кислот требуется меньше кислорода, что увеличивает дыхательный коэффициент, как видно из реакции окисления щавелевой кислоты: $2\text{C}_2\text{H}_2\text{O}_4 + \text{O}_2 \rightarrow 4\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$; $\text{ДК} = 4\text{CO}_2/\text{O}_2 = 4$.

Таким образом, ДК выступает как мера окисленности субстрата. Однако на ДК кроме типа субстрата влияет целый ряд факторов, в частности полнота окисления субстрата или условия выращивания. Так, частичное окисление сахаров до ПВК сопровождается поглощением O_2 , но без выделения CO_2 . Вместе с тем при последующем декарбоксилировании с образованием ацетил-КоА, используемого для синтеза жирных кислот, наоборот, выделяется CO_2 , но поглощения O_2 не происходит. Аналогично повышение концентрации CO_2 тормозит реакции декарбоксилирования и активность сукцинатдегидрогеназы. При этом выделение CO_2 и ДК уменьшаются. Так, при низком парциальном давлении кислорода в среде ДК возрастает в результате главным образом сильного подавления поглощения O_2 , а выделение CO_2 снижается лишь незначительно.

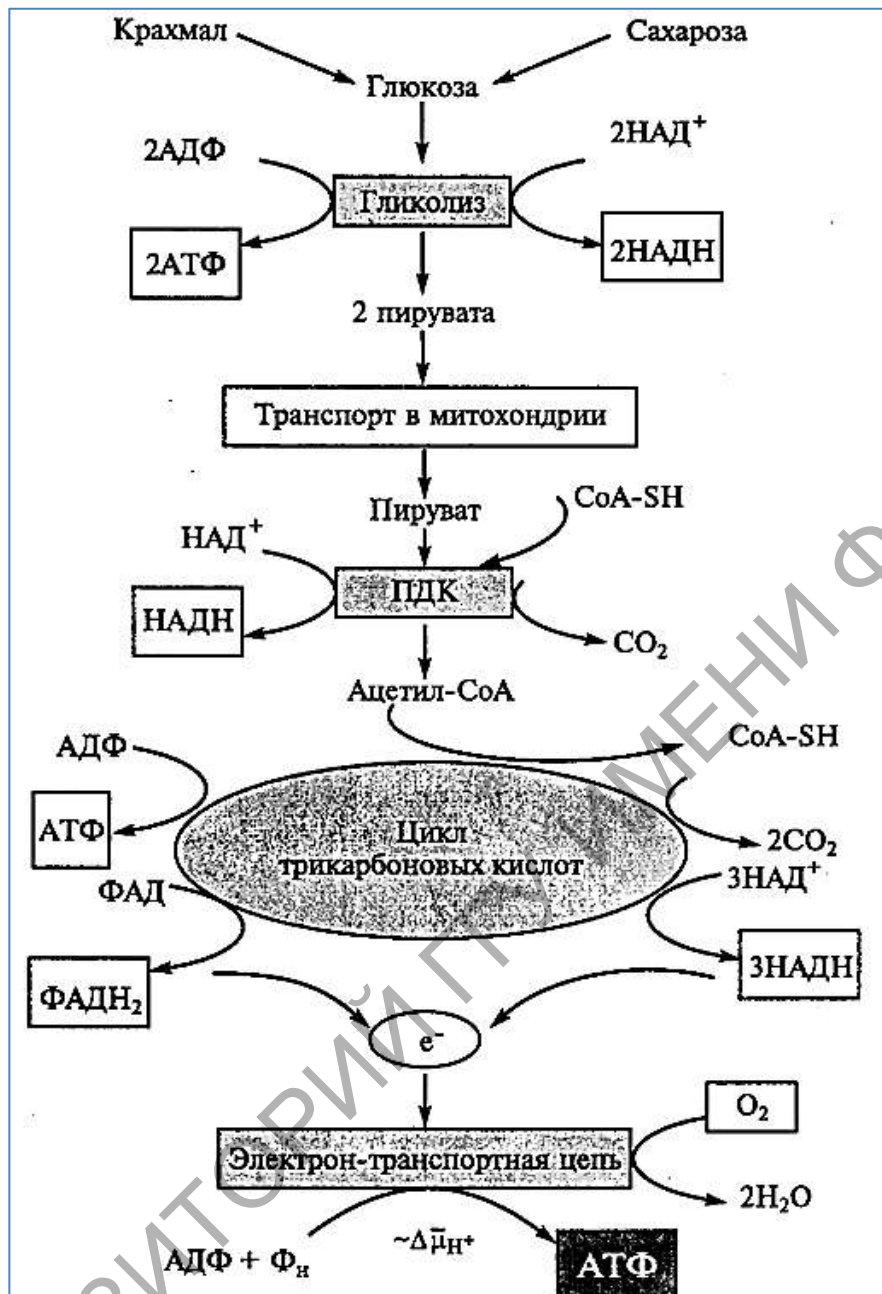
Этот пример наглядно свидетельствует о том, что эти два процесса протекают независимо один от другого, так как катализируются разными ферментами. Величина ДК возрастает со снижением влажности ткани и температуры окружающей среды, но заметно уменьшается при механических повреждениях, в частности при повреждении корне- и клубнеплодов в ходе уборки. В последнем случае поглощение O_2 может возрасти до 10 раз в сравнении с неповрежденными клубнями, что может существенно увеличить потери органического вещества при хранении.

Значение дыхания для жизнедеятельности растений. 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, подобно фотосинтезу, 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.

2 Окисление углеводов в процессе дыхания.

Окисление дыхательного субстрата – сложный процесс, состоящий из большого числа химических реакций. Главный путь распада углеводов – гли-



колиз и цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса).

Гликолиз представляет собой доминирующий путь окисления углеводов в растении. Гликолитический цикл или нечто подобное представлено во всех формах жизни, предшествуя всем типам дыхания и брожения, что свидетельствует о его раннем происхождении в эволюции жизни.

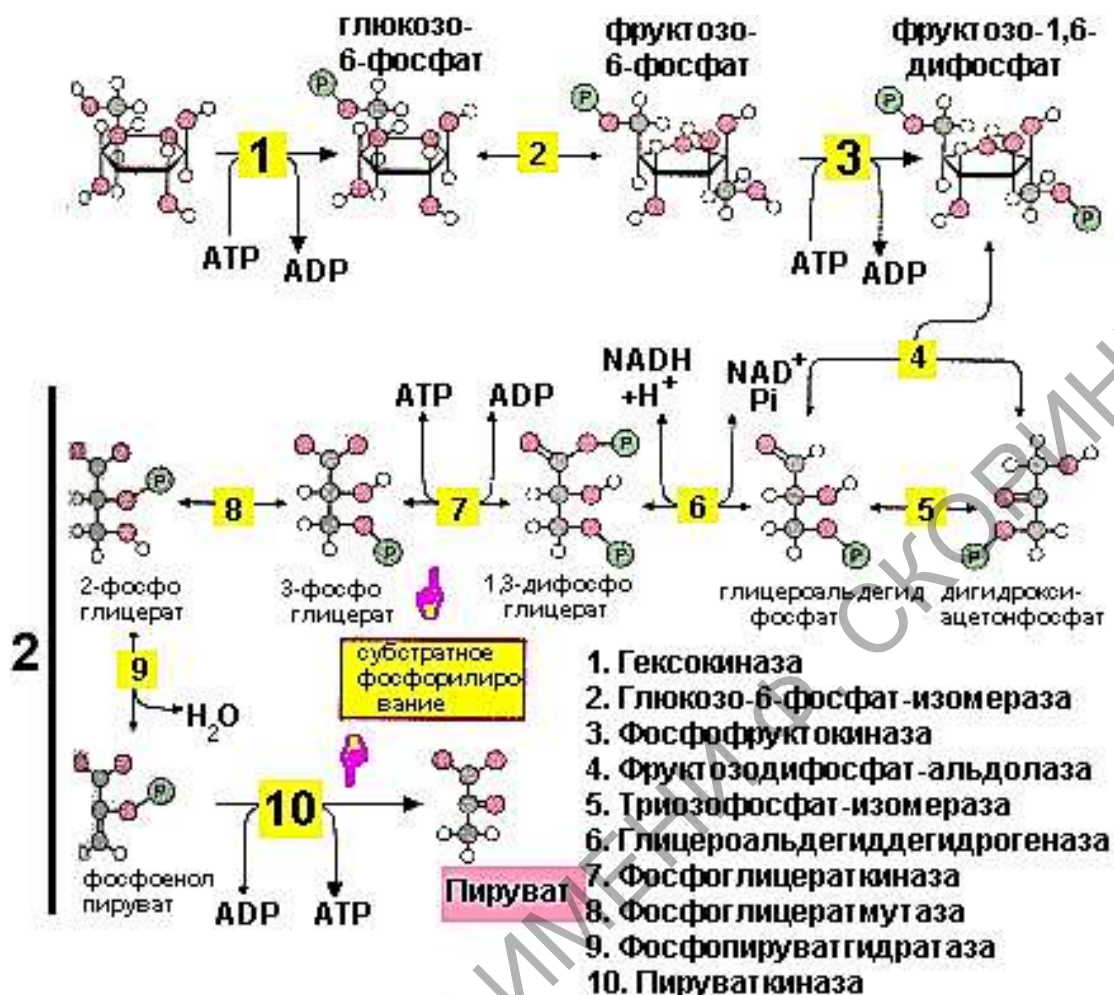
Гликолиз – процесс анаэробного распада глюкозы, идущий с освобождением энергии, конечным продуктом которого является пировиноградная кислота. Реакции гликолиза протекают в растворимой части цитоплазмы (цитозоле) и в хлоропластах.

В цитозоле гликолитические ферменты организованы в мультиферментные комплексы с участием актиновых ферментов цитоскелета, что обеспечивает векторность процессов гликолиза.

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.

Поскольку глюкоза – стабильное соединение, на ее активацию необходима затрата энергии, что осуществляется в процессе образования фосфорных эфиров глюкозы в ряде подготовительных реакций. Пиранозная форма глюкозы фосфорилируется АТФ с участием гексокиназы, превращаясь в глюкозо-6-фосфат, который затем изомеризуется в фруктозо-6-фосфат с помощью глюкозофосфатизомеразы. Этот переход необходим для образования более лабильной фуранозной формы молекулы гексозы.

Фруктозо-6-фосфат трансформируется в ходе реакции фосфорилирования с участием АТФ во фруктозе-1,6-дифосфат. Далее молекула фруктозо-1,6-дифосфата под влиянием фермента альдолазы обратимо расщепляется на две трехуглеродные молекулы (дихотомический путь расщепления): фосфодиоксиацетон и 3-ФГА. Эти два сахара, являющиеся также промежуточными продуктами фотосинтеза, свободно могут трансформироваться друг в друга в реакции изомеризации. В результате превращения фосфодиоксиацетона в ФГА образуются две молекулы ФГА. Эта реакция рассматривается как завершающая первый этап гликолиза, в ходе которого использованы две молекулы АТФ для расщепления молекулы глюкозы на две триозы.

В ходе второго этапа гликолиза из АДФ образуется АТФ, т.е. клетка пополняет свой фонд энергии. Первой стадией на этом пути является пре-

вращение 3-ФГА в 1,3- фосфоглицериновую кислоту (ФГК) с участием НАД-зависимой дегидрогеназы. Эта реакция протекает с потреблением НАД (НАД⁺), Рн и завершается образованием НАД-Н (НАД-Н+Н⁺). По существу, это первая реакция гликолиза, протекающая не с затратой, а с накоплением энергии в результате восстановления нуклеотида НАД.

Затем фермент фосфоглицераткиназа катализирует превращение 1,3-ФГК в 3-ФГК. В ходе этой реакции происходит фосфорилирование АДФ с образованием АТФ в процессе субстратного фосфорилирования. Эта реакция высокоэкзоэргоническая и, следовательно, необратимая. Термин «субстратное фосфорилирование» говорит о том, что непосредственно субстраты реакции участвуют в фосфорилировании АДФ (в данном случае один остаток фосфорной кислоты от 1,3- фосфоглицерата переносится на АДФ). Кроме того, макроэргическая связь фосфата формируется прямо на окисляемом субстрате. Окислительное фосфорилирование, протекающее в митохондриях, не предусматривает прямого участия субстратов дыхания.

На последнем этапе гликолиза фермент фосфоглицератмутаза обратимо катализирует превращение 3-ФГК в 2-ФГК, которая затем превращается в ФЕП под действием фермента енолазы в Mg-зависимой реакции, а ФЕП трансформируется в енолпируват. Последняя реакция включает субстратное фосфорилирование АДФ, в результате чего образуется АТФ. Затем енолпируват превращается в пируват, чем и завершается второй этап гликолиза. В целом на преобразование одной молекулы глюкозы в две молекулы ПВК необходимо затратить две молекулы АТФ. При этом образуются четыре молекулы АТФ и две молекулы НАД-Н. Одна молекула НАД-Н, окисляясь, образует три молекулы АТФ, а всего – 6 молекул АТФ. Следовательно, чистый выход энергии в ходе гликолиза составляет восемь молекул АТФ.

Гликолиз - это процесс генерации энергии в клетке, происходящий без поглощения О₂ и выделения СО₂. Поэтому его скорость трудно измерить. Основной функцией гликолиза наряду с образованием энергии служит активирование гексоз, достаточно инертных, мало реакционноспособных. В результате синтезируются активные молекулы кислоты, подвергающиеся дальнейшим преобразованиям. Кроме того, при гликолизе образуются интермедиаты, необходимые для синтетических процессов в клетке (например, из ФЕП образуются фенольные соединения и лигнин). Важную роль гликолиз играет также при расщеплении крахмала хлоропластов до экспортных продуктов - триоз. Вместе с тем отдельные реакции гликолиза выступают в линейной последовательности. Это значит, что они менее саморегулируемы из-за отсутствия обратной связи по сравнению, например, с циклом Кребса. Тем не менее, гликолиз находится под постоянным контролем регуляторной системы клетки. Если, например, энергетические потребности клетки возрастают, то концентрация Рн в результате гидролиза АТФ увеличивается. Это активирует ферменты гликолиза и одновременно ингибирует активность ферментов пентозофосфатного цикла. При дефиците Рн, наоборот, подавляется гликолиз и активируется пентозофосфатный цикл. Подобная регуляция скорости гликолиза возможна также на других участках цепи реакций.

Функции гликолиза в клетке:

1. гликолиз осуществляет связь между дыхательными субстратами и циклом Кребса;
2. поставляет на нужде клетки 2 молекулы АТФ и 2 молекулы НАД-Н при окислении каждой молекулы глюкозы (в условиях аноксии гликолиз служит единственным источником АТФ в клетке);
3. производит интермедиаты, необходимые для синтетических процессов в клетке (например, ФЕП необходим для образования фенольных и полифенольных соединений);
4. в хлоропластах реакции гликолиза обеспечивают прямой путь синтеза АТФ, независимый от поставок НАДФ-Н;
5. в хлоропластах запасенный крахмал через гликолиз метаболизируется до триоз, после чего синтезированные сахара в виде триоз транспортируются из хлоропласта.

В анаэробных условиях ПВК подвергается дальнейшим превращениям в ходе различных видов брожения. В присутствии достаточного количества кислорода пируват полностью окисляется до CO_2 и H_2O в дыхательном цикле, получившем название цикла Кребса (по имени английского биохимика Г. А. Кребса, предложившего данную схему распада ПВК в 1937 г.), или цикла трикарбоновых кислот. Все участки этого процесса локализованы в матриксе или во внутренней мембране митохондрий.

Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса). Субстратом цикла трикарбоновых кислот (ЦТК) служит ПВК. По существу, цикл представляет собой окислительное декарбоксилирование ПВК в ходе ряда реакций.

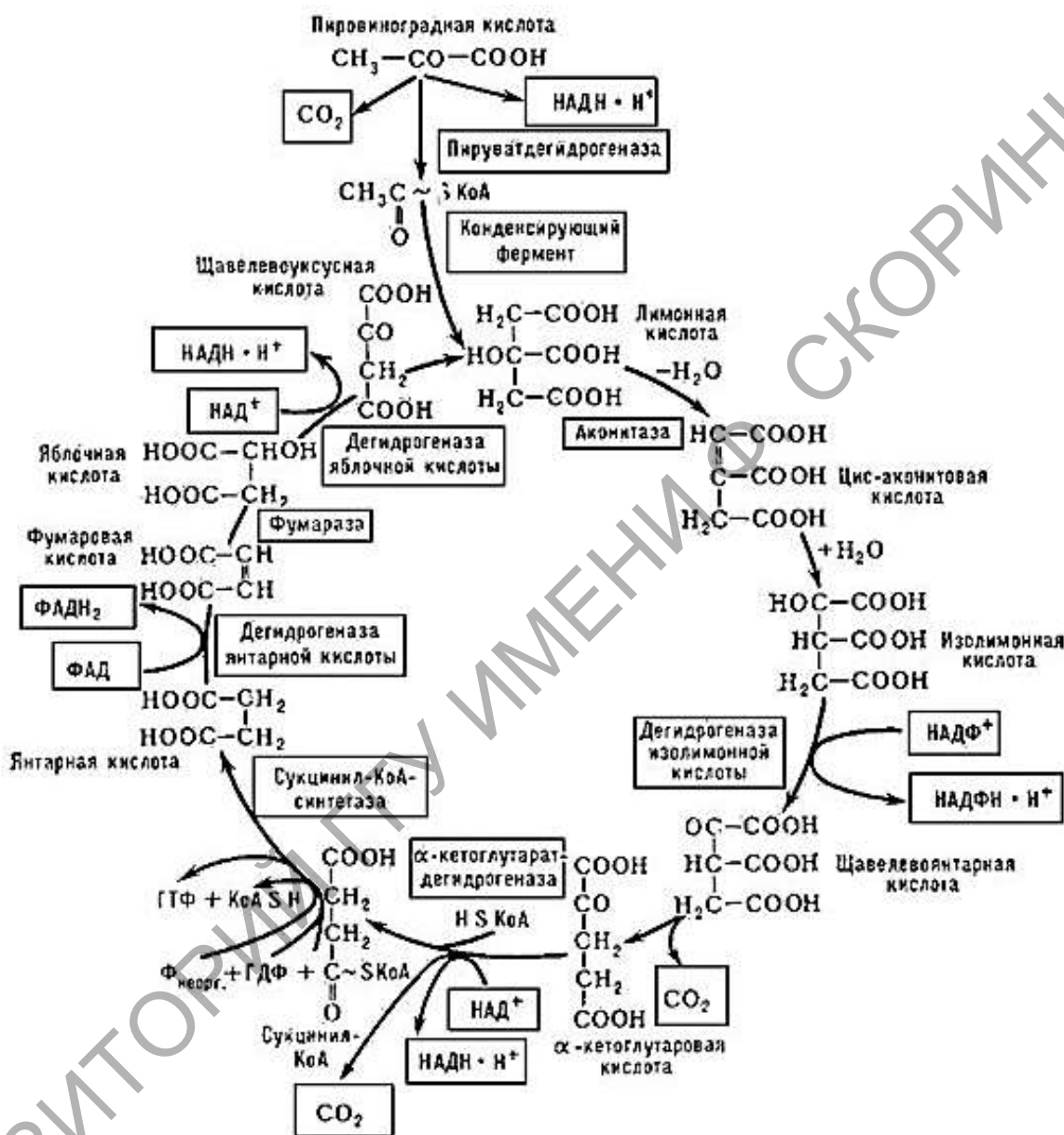
ПВК перед вступлением в цикл подвергается окислительному декарбоксилированию с участием дегидрогеназы ПВК митохондриального происхождения. ПВК импортируется или из цитозоля как продукт гликолиза, или образуется из яблочной кислоты. Коферменты А и НАД также вступают в эту реакцию, в результате чего образуются ацетил-КоА с высокоэнергетической тиоэфирной связью, НАД-Н и CO_2 .

Для успешного протекания данной реакции необходимы также другие кофакторы, включая ФАД, липоевую кислоту, тиамин пиродифосфат и двухвалентные катионы. В дальнейшем фермент цитратсинтаза катализирует реакцию конденсации ацетил-КоА, ЩУК и воды с образованием лимонной кислоты и комплекса КоА-SH. Эта реакция ответственна за вхождение углерода в цикл Кребса и, следовательно, контролирует его прохождение по циклу.

В следующей реакции фермент аконитаза превращает лимонную кислоту в цис-аконитовую, которая затем трансформируется в изолимонную кислоту. Последняя под воздействием НАД-зависимой изоцитратдегидрогеназы окисляется в нестойкое соединение – щавелевую кислоту, которая сразу же декарбоксилируется с образованием α -кетоглутаровой кислоты. При этом образуется НАД-Н, а также вторая после начала метаболизации ПВК молекула CO_2 .

В ходе последующего окислительного декарбоксилирования α -кетоглутаровой кислоты с помощью α -кетоглутаратдегидрогеназного ком-

плекса образуются НАД-Н, сукцинил-КоА и выделяется CO_2 . Сукцинил-КоА в присутствии Рн и АДФ, в свою очередь, превращается в сукцинат (янтарная кислота), что сопровождается образованием АТФ в процессе субстратного фосфорилирования.



Сукцинатдегидрогеназа, коферментом которой служит ФАД, катализирует обратимое превращение янтарной кислоты в фумаровую с образованием ФАДН_2 во время реакции.

Фумаровая кислота, реагируя с водой в присутствии фумаратгидратазы, образует яблочную кислоту (малат), которая затем с помощью НАД-зависимой малатдегидрогеназы окисляется в ЩУК. При этом образуется НАД-Н, а ЩУК может принимать участие в дальнейших реакциях цикла Кребса. Центральную роль в регуляции цикла Кребса играет отношение $[\text{НАДН}]/[\text{НАД}^+]$. Расходование ацетил-КоА на метаболические потребности клетки, например, на синтез жирных кислот, также может контролировать вход углерода в цикл Кребса.

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 СО₂. 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.

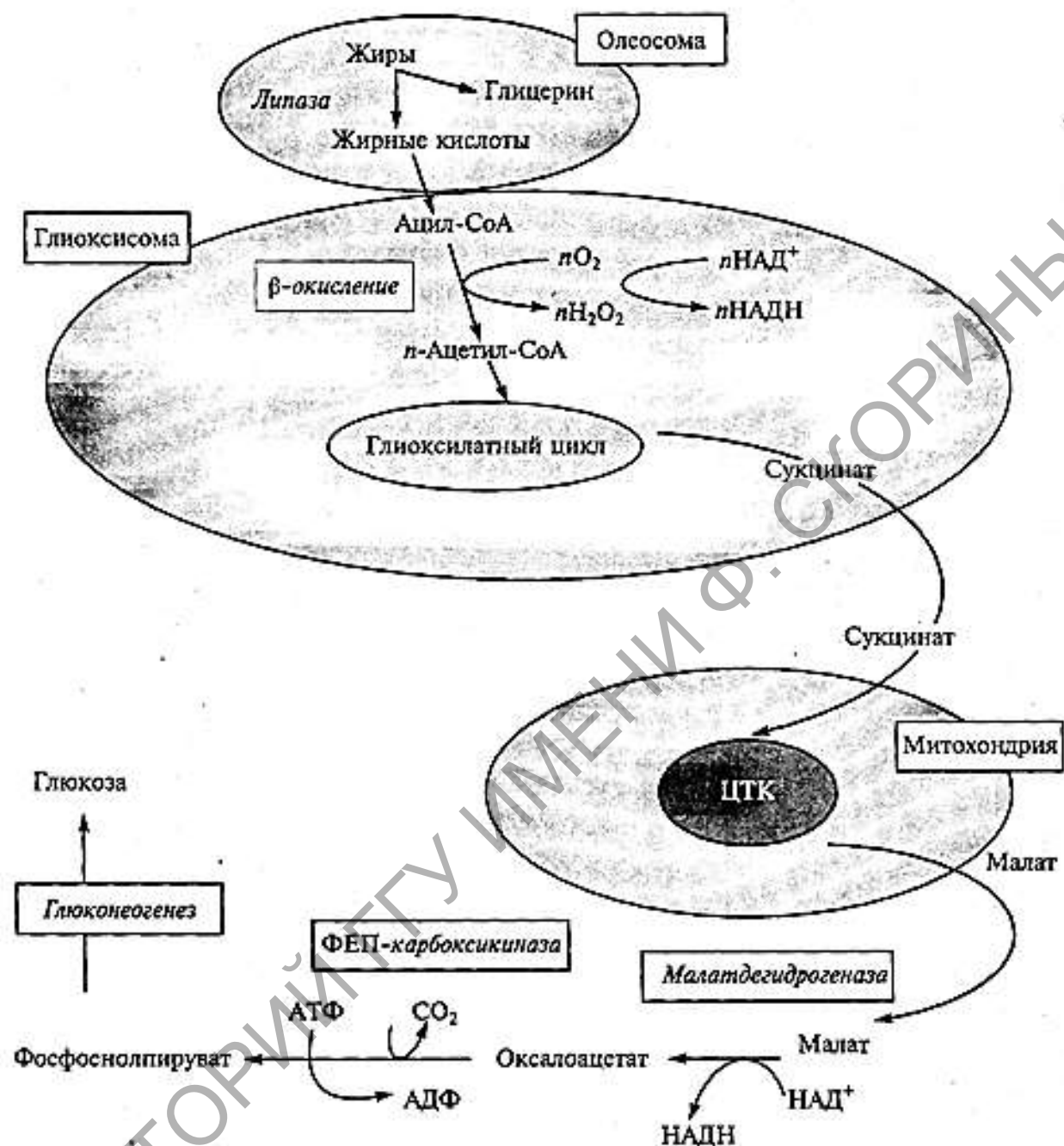
НАД-Н и ФАД-Н₂, образованные в цикле Кребса, подвергаются окислению. Окисление каждой молекулы НАД-Н или НАДФ-Н дает три молекулы АТФ, а окисление ФАД-Н₂ - две АТФ. Следовательно, при полном окислении ПВК образуются 15 молекул АТФ и 30 АТФ при двух оборотах цикла.

Если сюда добавить 8 АТФ, образованных в ходе гликолиза, получается 38 АТФ, синтезированных при полном окислении молекулы глюкозы. Принято считать, что энергия третьей сложноэфирной фосфатной связи АТФ равняется примерно 42 кДж/моль (10 ккал/моль). Отсюда следует, что при полном окислении глюкозы до СО₂ и Н₂О образуется 1591 кДж/моль (380 ккал/моль) энергии, в то время как изменение свободной энергии составляет 2872 кДж/моль (686 ккал/моль). Таким образом, эффективность использования энергии составляет 55 %.

Однако подобная эффективность отмечена лишь в стандартных условиях, т.е. при температуре 25 °С, давлении 1 Па и концентрации реагирующих веществ 1 М. Вместе с тем большинство реакций в растениях протекает в условиях, далеких от равновесия. Поэтому эффективность, равная 55 %, не отражает реальной эффективности дыхания в интактных клетках растения.

Значение цикла Кребса не исчерпывается его вкладом в энергетический обмен клетки. Не менее важную роль играет то обстоятельство, что многие промежуточные продукты цикла используются при синтезе различных соединений. Прежде всего следует отметить участие ряда органических кислот в азотном обмене. Из кетокислот в результате переаминирования и восстановительного аминирования образуются аминокислоты (ПВК – аланин, ШУК – аспарагиновая, α-кетоглутарат – глутаминовая, фумарат аспартат). 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.

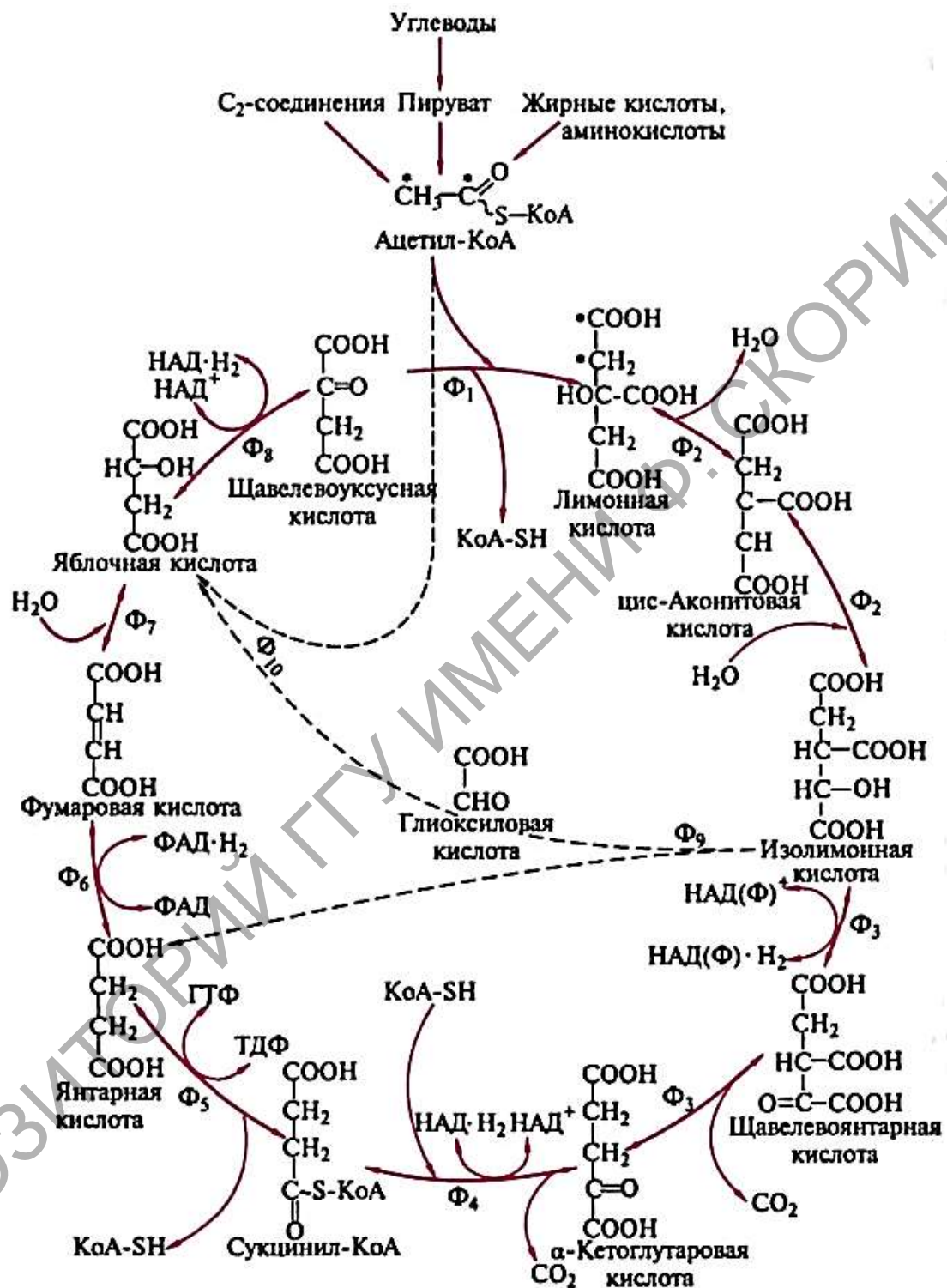
Глиоксилатный цикл можно рассматривать как модификацию цикла Кребса. Этот цикл локализован не в митохондриях, как цикл Кребса, а в специализированных микротелах – глиоксисомах. В клетках животных этот цикл отсутствует.



В глиоксилатном цикле из ИСУК и ацетил-КоА синтезируется лимонная кислота, образуется цис-аконитовая и изолимонная кислота, как и в ЦТК. Затем изолимонная кислота под действием изоцитратлиазы распадается на глиоксиловую и янтарную кислоты. Глиоксилат с участием малатсинтетазы взаимодействует со второй молекулой ацетил-КоА, в результате чего синтезируется яблочная кислота, которая затем окисляется до ИСУК.

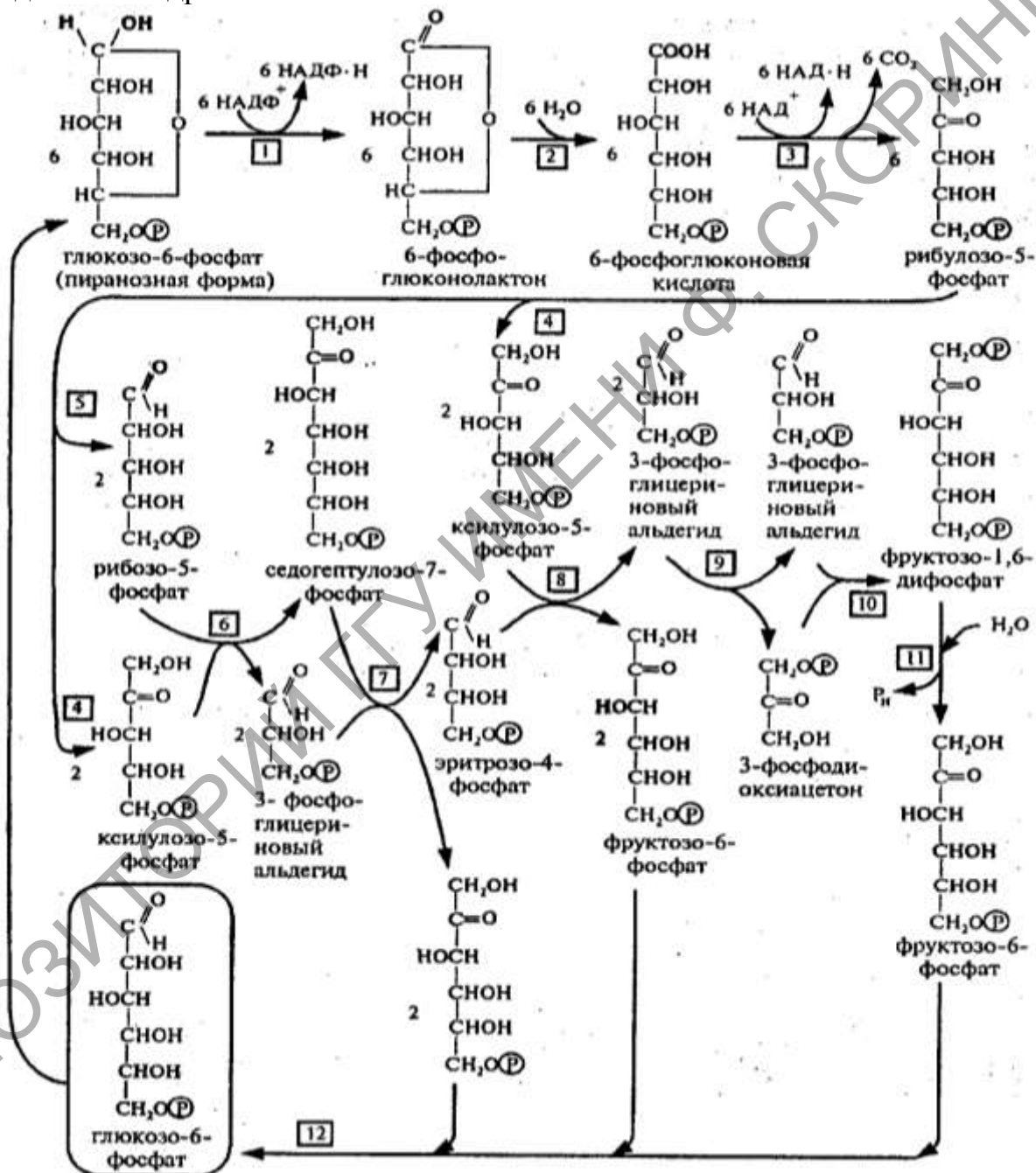
Таким образом, в глиоксилатном цикле участвует две молекулы ацетил-КоА и этот активированный ацетил используется не для окисления, а для синтеза яблочной кислоты. Янтарная кислота выходит из глиоксисом, превращается в ИСУК и участвует в глюконеогенезе и других биосинтезах. Глиоксилатный цикл позволяет 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, энер-

гия которой может быть использована на синтез АТФ в митохондриях или на другие процессы.



Окислительный пентозофосфатный цикл. 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.

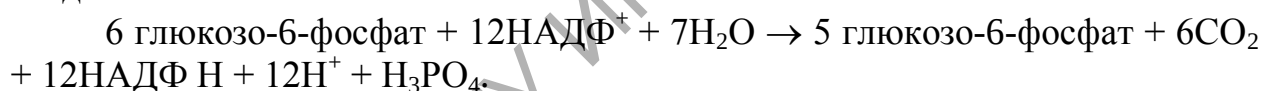


АТФ в ПФП используется только для образования исходного соединения – глюкозо-6-фосфата; ни в одной реакции этого цикла АТФ не образуется. ПФП – циклический процесс, поскольку окисление глюкозы сопровождается регенерацией исходного субстрата – глюкозо-6-фосфата. Цикл условно можно разделить на две фазы: непосредственно окислительную и регенера-

ции. 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 декарбоксилированию 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 CO_2 , а остальные пять регенерируют вновь и выходят из цикла. При этом восстанавливаются 12 молекул НАДФ. Суммарное уравнение ПФП выглядит так:



ПФП представляет собой анаэробное окисление, сопровождаемое в отличие 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 внемитохондриальным 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 (пиридиновых, 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, 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.

Субстратное фосфорилирование – это синтез богатых энергией фосфорных соединений за счет энергии окислительно-восстановительных реакций гликолиза и при окислении α -кетоглутаровой кислоты в цикле трикарбоновых кислот (под действием α -кетоглутаратдегидрогеназы и сукцинаттиокиназы). Субстратное фосфорилирование, в отличие от фосфорилирования в цепи переноса электронов не связано с фиксацией ферментов в мембранах митохондрий.

3 Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование

В процессе распада органических веществ происходит синтез АТФ (субстратное фосфорилирование) и восстановление коферментов: НАД, ФАД и НАДФ. Сам распад дыхательного субстрата происходит **без участия кислорода воздуха**, хотя цикл Кребса, пентозофосфатный и глиоксилатный, осуществляются только в условиях достаточного снабжения клеток кислородом. Часть энергии, освободившейся при распаде дыхательного субстрата, запасается в макроэргических связях АТФ, но большая ее часть содержится в восстановленных коферментах. Восстановленные коферменты могут окисляться с образованием воды и одновременным синтезом АТФ или служить донорами водорода для восстановительных процессов, протекающих в клетках.

Для окисления восстановленных коферментов используется атмосферный кислород. Окисление восстановленных коферментов с помощью кислорода воздуха – последний этап дыхания. Он происходит в результате потери водорода (дегидрирования) восстановленными коферментами, причем атомы водорода прежде всего расщепляются на электроны и протоны: $H \rightarrow H^+ + e^-$; протон H^+ переходит в межмембранное пространство митохондрии, а электрон передается с помощью специальных переносчиков кислороду воздуха, который вместе с протоном из матрикса митохондрии образует молекулу воды: $4H^+ + 4e^- + O_2 \rightarrow 2H_2O$. Переносчиками являются ферменты – пиридиновые и флавиновые дегидрогеназы, коферментами которых соответственно служат НАД или НАДФ, ФАД или ФМН, а также железосерные белки, убихинон и цитохромы. Переносчики могут находиться в восстановленном или окисленном состоянии, они попеременно являются то донорами, то акцепторами электронов. Кислород – конечный акцептор электронов, в чем и состоит его роль в дыхании.

В дыхании участвует несколько цитохромов, различающихся по природе гема и обозначаемых как цитохром а, цитохром а₃, цитохром b, цитохром с, цитохром с₁. Атом железа, присоединяя электрон, переходит из окисной формы (Fe^{3+}) в закисную (Fe^{2+}), а теряя его, опять окисляется. Непосредственно с кислородом воздуха взаимодействует только цитохром-оксидаза.

Вторую важную группу переносчиков образуют железосерные белки, в молекулах которых 2 или 4 атома железа связаны с таким же числом атомов серы и с радикалами цистеина, образуя железосерный центр белка.

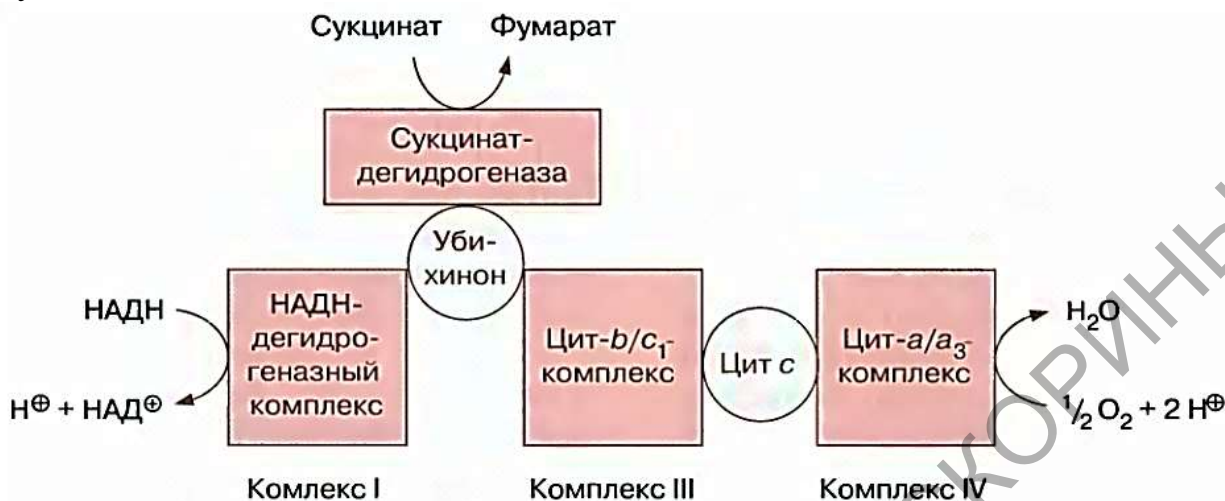
Переносчики образуют электронтранспортную, или дыхательную, цепь, которая встроена во внутреннюю мембрану митохондрий подобно тому, как переносчики, работающие в световой фазе фотосинтеза, расположены на тилакоидах гран и тилакоидах стромы хлоропласта.

Порядок расположения компонентов цепи зависит от величины их окислительно-восстановительных потенциалов.

Окислительно-восстановительный потенциал E_0 характеризует сродство молекулы переносчика к электронам. В начале цепи расположен НАДН, так как его редокс-потенциал равен -0,32 В, что указывает на сильно выраженную способность отдавать электроны. Окислительно-восстановительный потенциал кислорода воздуха +0,82 В, что означает тенденцию к принятию электронов, поэтому он является их конечным акцептором. Ос тальные переносчики располагаются между НАДН и кислородом в порядке последовательного повышения положительного потенциала. У цитохромов редокс-потенциал выше, чем у железосерных центров, поэтому железосерные белки располагаются в цепи ближе к НАДН-концу. Итак, редокс-потенциал увеличивается в дыхательной цепи от одного переносчика к другому.

Каждый компонент должен располагаться в цепи так, чтобы он мог принять электрон и передать его следующему. Следовательно, необходимы упорядоченность и плотная упаковка молекул в мембране. Нарушение в любой точке электрон-транспортной цепи полностью блокирует весь транспорт электронов. Движущей силой транспорта электронов является разность окис-

лительно-восстановительных потенциалов между НАДН и кислородом воздуха.



Переносчики, за исключением убихинона и цитохрома с, образуют во внутренней мембране митохондрии четыре комплекса.

Комплекс I – НАДН-дегидрогеназный комплекс; самый большой, содержит более 22 полипептидных цепей, а также флавиномононуклеотид и 5 железосерных центров. Этот комплекс переносит электроны от НАДН через ФМН и железосерные белки на убихинон. Одновременно этот комплекс переносит и протоны.

Комплекс II содержит ФАД-зависимую сукцинат – убихинон – оксидоредуктазу и три железосерных белка. Этот комплекс катализирует окисление сукцината - янтарной кислоты.

Убихинон, или кофермент Q, – самый простой переносчик электронов. Это небольшая гидрофобная молекула, растворенная в липидном бислое мембраны. Молекула убихинона имеет форму кольца с двумя присоединенными к нему атомами кислорода. Она может находиться в трех состояниях: окисленном, полувосстановленном и восстановленном. Убихинон может принять или отдать как один, так и два электрона и временно захватить из окружающей водной среды протон при переносе каждого электрона. Когда он отдает электрон другому переносчику, протон освобождается. Убихинон передает электроны от первого и второго комплексов третьему.

Комплекс III (комплекс b – c₁) состоит из 8 разных полипептидных цепей и является димером. В состав комплекса входят цитохромы b, c₁ и железосерный белок. Этот комплекс переносит электроны от восстановленного убихинона к цитохрому с.

Цитохром с – небольшой водорастворимый белок, располагается на обращенной к межмембранному пространству стороне внутренней мембраны митохондрии между комплексами III и IV. Цитохром с переносит электроны на комплекс IV; в присутствии убихинона он переносит через мембрану и протоны.

Комплекс IV (цитохромоксидазный комплекс) наиболее изучен. Это димер, состоящий из 8 полипептидных цепей. Каждый мономер содержит 2 цитохрома: а и 2 атома меди. Этот комплекс получает электроны от цитохро-

ма с и передает их кислороду воздуха. Транспорт электронов через данный комплекс сопряжен с транспортом протонов через внутреннюю мембрану митохондрии в межмембранное пространство. Этот процесс ингибируется цианидом, азидом и СО.

Убихинон и цитохром с могут быстро перемещаться в результате диффузии в плоскости мембраны, как челноки, от одного ферментного комплекса к другому и переносить электроны.

Комплексы I, III и IV пересекают мембрану. Электроны переносятся последовательно от одного комплекса к другому и потом на кислород воздуха, имеющий наибольшее сродство к электронам. При переходе электрона от одного переносчика к другому освобождается энергия, количество которой прямо пропорционально разности между их редокс-потенциалами. Ферментные комплексы используют эту энергию для перекачивания протонов через внутреннюю мембрану митохондрии в межмембранное пространство. Каждый комплекс содержит трансмембранные белки, прочно закрепляющие его во внутренней мембране митохондрии, и ориентирован так, чтобы все протоны перемещались в одном направлении: из матрикса наружу. Специфическая ориентация в бислое свойственна всем мембранным белкам и очень важна для выполнения их функций.

Как работает дыхательная цепь? НАДН – главный источник электронов, переносимых дыхательной цепью. Он входит в состав НАДН-дегидразного комплекса и располагается на внутренней стороне мембраны. Каждая молекула НАДН несет не просто атом водорода, а водородный атом плюс добавочный электрон (гидрид-ион). Из-за того, что в матриксе митохондрии всегда есть свободные протоны, перенос гидрид-иона от НАДН эквивалентен (равносителен) переносу двух атомов водорода. Перенос электронов по дыхательной цепи начинается с отнятия гидрид-иона от НАДН. При этом образуется НАД⁺, а гидрид-ион превращается в протон и 2 электрона. Два электрона и два протона – один от НАДН и один из матрикса митохондрии – передаются на ФМН первого комплекса. Протоны переносятся через мембрану в межмембранное пространство, а электроны передаются на железосерные центры, а затем на 2 молекулы окисленного убихинона, которые присоединяют 2 протона, образуя семихиноны. Семихиноны диффундируют к комплексу III. К этим семихинонам поступает еще пара электронов от цитохрома b третьего комплекса. Теперь семихиноны могут присоединить еще 2H⁺ из матрикса митохондрии, и образуются 2 молекулы полностью восстановленного убихинона. Полностью восстановленный убихинон отдает 2e⁻ цитохрому b и 2e⁻ цитохрому c₁. В результате освобождаются 4H⁺, которые выходят в межмембранное пространство митохондрии. Окисленные молекулы убихинона диффундируют к комплексу I и могут опять принимать от него электроны и протоны. Эти превращения убихинона получили название Q-цикла.

Цитохром с, получив 2e⁻ от цитохрома c₁ передает их на цитохром a комплекса IV. Цитохром a₃, связывая кислород, переносит на него эти элек-

троны, в результате присоединяются 2H^+ и образуется вода. Цитохромоксидный комплекс тоже способен переносить H^+ через мембрану.

Таким образом, во время транспорта каждой пары электронов от НАДН к $1/2 \text{O}_2$ в трех участках дыхательной цепи (комплекс I, III, IV) через внутреннюю мембрану митохондрии переносятся, по крайней мере, 3 пары протонов. Следовательно, дыхательная цепь работает как протонная помпа.

Поскольку редокс-потенциал ФАДН₂ близок к 0 В, перенос двух электронов от него на убихинон в комплексе II не сопровождается переносом протонов. Поэтому во время транспорта электронов от ФАДН₂ к кислороду через мембрану переносятся только 2 пары протонов.

Итак, дыхательный субстрат и кислород воздуха не взаимодействуют непосредственно, между ними лежит дыхательная цепь, встроенная во внутреннюю мембрану митохондрии. Полная цепь состоит из 80 белковых молекул, две трети которых выполняют структурную роль и функцию сопряжения. Остальные являются переносчиками электронов и протонов.

В результате присоединения к кислороду электронов, передаваемых по дыхательной цепи, и протонов из матрикса митохондрии образуется молекула воды: $4\text{H}^+ + 4\text{e}^- + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$, называемая *метаболической*. У таких растений, как суккуленты, выдерживающих засуху благодаря накоплению воды в тканях листьев, стеблей или корней, она играет важную роль в водном балансе организма.

Описанный путь транспорта электронов – главный, он получил название цитохромного. Кроме него, в растениях существует еще другой путь переноса электронов – альтернативный, когда электроны от убихинона передаются на кислород воздуха с помощью альтернативной оксидазы; цитохромы не участвуют.

Окислительное фосфорилирование. Движение электронов по дыхательной цепи вызывает перекачивание протонов через внутреннюю мембрану из матрикса митохондрии в межмембранное пространство.

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 ($\Delta\mu_{\text{H}^+}$). Таким образом, электрохимический протонный градиент состоит из мембранного потенциала ($\Delta\psi$) и градиента концентрации протонов (ΔpH). 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. Она состоит не менее чем из 9 субъединиц, пять из которых

образуют головку. 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.

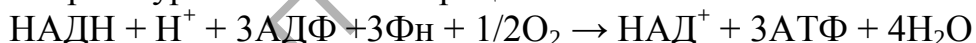
Внутренняя мембрана митохондрии, как и мембраны тилакоидов хлоропласта, выполняет сопрягающую функцию, т.е. соединяет два процесса – транспорт электронов и синтез АТФ. Синтез АТФ из АДФ и неорганического фосфата сопряжен с транспортом электронов и перекачиванием протонов.

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.

Дыхательная цепь и АТФазы находятся во внутренней мембране митохондрий. АТФазы образуют грибовидные выросты мембраны.

На наружной мембране митохондрии расположены ферменты субстратного фосфорилирования и гликолиза; в матриксе митохондрии – ферменты цикла Кребса и ферменты, катализирующие окисление жирных кислот. Из расположения ферментов можно заключить, что основная функция митохондрий – превращение энергии сложных органических веществ в энергию макроэргических связей АТФ. Образующийся в результате β-окисления жирных кислот ацетил-КоА включается в ЦТК.

Мембраны митохондрий проницаемы для большей части малых молекул и ионов. Например, пируват, образующийся в цитозоле при распаде глюкозы, легко проходит в матрикс митохондрии, где в результате цикла Кребса распадается на CO₂ и воду.

В клетках зеленых растений обычно меньше митохондрий, чем в животных клетках, так как синтез АТФ у первых идет и в хлоропластах, интенсивность дыхания у них тоже ниже.

В строении хлоропластов и митохондрий много общего. Так, обе органеллы окружены двойной мембраной. За счет выпячивания внутренней мембраны в матрикс или строму в митохондриях образуются кристы, а в хлоропластах – тилакоиды стромы. Обе органеллы относительно автономны: как и ядро содержат ДНК, РНК и рибосомы; как и хлоропласты, митохондрии двигаются – собираются в той части клетки, которой в данный момент нужно больше энергии. Например, при делении ядра митохондрии подходят к нему, а при поглощении солей корневым волоском – к поверхности волоска. В зеленых клетках митохондрии располагаются около хлоропластов или хлоропластов и пероксисом. На поверхности хлоропласта иногда образуются выпячивания, с помощью которых хлоропласты могут соединяться с митохондриями. Это доказывает, что в зеленых клетках фотосинтез и дыхание взаимосвязаны. И митохондрии, и хлоропласты размножаются делением и почкованием.

Существует гипотеза, что хлоропласты – это какие-то сине-зеленые водоросли (цианобактерии), а митохондрии – примитивные бактерии, которые на заре эволюции внедрились в гетеротрофные клетки предков растений. Подтверждением этого служат следующие факты. Липиды и белки внутренней мембраны митохондрий по составу похожи на липиды и белки бактерий. Синтез белка в митохондриях и бактериях ингибируется одними и теми же антибиотиками, которые не влияют на синтез белка в других частях растительной клетки. В митохондриях содержатся плазмиды – микрокольцевые молекулы ДНК, способные к саморепликации.

Тема 9 Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов

- 1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке.
- 2 Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей древесных растений.
- 3 Зависимость дыхания от внешних факторов.
- 4 Роль дыхания в продукционном процессе.

1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке

Дыхание и фотосинтез. В свете современных данных можно сделать следующее определение дыхания: дыхание – это совокупность скоординированных, последовательно происходящих экзоэргических окислительно-восстановительных реакций, ведущих к их фиксированию в богатых энергией связях АТФ, используемых клеткой для выполнения работы.

Как и фотосинтез, дыхание складывается из отдельных групп последовательно происходящих реакций. У высших растений можно выделить, по

меньшей мере, две фазы: анаэробную (гликолиз) и аэробную (цикл Кребса, пентозофосфатный окислительный цикл).

Углекислый газ образуется за счет декарбоксилирования органических кислот. Углерод дыхательного субстрата не соединяется непосредственно с кислородом воздуха. Кислород воздуха нужен как акцептор электронов, транспортируемых от восстановленных коферментов, доноров электронов и протонов. Место образования АТФ – сопряженные мембраны крист в митохондриях.

Дыхание – поставщик энергии, главным образом в форме АТФ. Для гетеротрофных органов (корни, клубни, незеленые части стебля и другие органы) дыхание – единственный поставщик энергии. В зеленых клетках АТФ образуется еще и в процессе фотосинтеза.

Дыхание – одновременно и источник промежуточных веществ для различных синтезов. Так, пируват используется для синтеза аланина, ацетил-СоА, малат участвует в синтезе сахарозы. Ацетил-СоА служит важным исходным продуктом для синтеза многих веществ, таких как жирные кислоты, стероиды, АБК и др. К образующимся в процессе гликолиза молекулам глицерина могут присоединяться три остатка жирных кислот, и появляются жиры; если к глицерину присоединяются две жирные кислоты и одно фосфорилированное соединение, образуются фосфолипиды – важные компоненты биологических мембран. Таким образом, можно отметить, что дыхание – это центральный процесс обмена веществ.



Дыхание – регулятор разных процессов. Регуляторная роль дыхания хорошо видна на примере прорастания семян. Сначала при поглощении воды активируется дыхание, а затем семена начинают расти. Для их роста необходим строительный материал – органические вещества, а для синтеза последних – АТФ и восстановленные коферменты. Интенсивность дыхания прорастающих семян в сотни раз больше, чем покоящихся.

Концентрация АТФ и других макроэргических соединений влияет на скорость биосинтеза различных веществ. Чем больше содержание ацетил-СоА, тем скорее может идти и синтез жиров. Существует тесная связь между активностью дыхательных ферментов (например, цитохромоксидаза) и синтезом хлорофилла.

Дыхание и обмен веществ в растительной клетке. Восстановленные при распаде дыхательного субстрата коферменты включаются в ЭТЦ, окисляются, что приводит к синтезу АТФ. При окислении НАДН, НАДФН синте-

зируется 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.

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.

В пентозофосфатном окислительном цикле восстанавливается 12 молекул НАДФ⁺; в результате их окисления синтезируется 36 молекул АТФ. Если в начале цикла была потрачена одна молекула АТФ на фосфорилирование глюкозы, то общий выход составляет 35 молекул АТФ.

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 Ф:О (Ф – количество молей неорганического фосфата, которое пошло на фосфорилирование АДФ, О – 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 Ф:О = 3.

Когда электроны транспортируются от ФАДН₂, то Ф:О = 2. Таким образом, величина Ф:О 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 Ф : О = 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 Ф:О называют **физиологическим показателем эффективности дыхания**. 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 выделя-

ется 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 °C практически не влияет на соотношение $\Phi:O$, но при 46-47 °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.

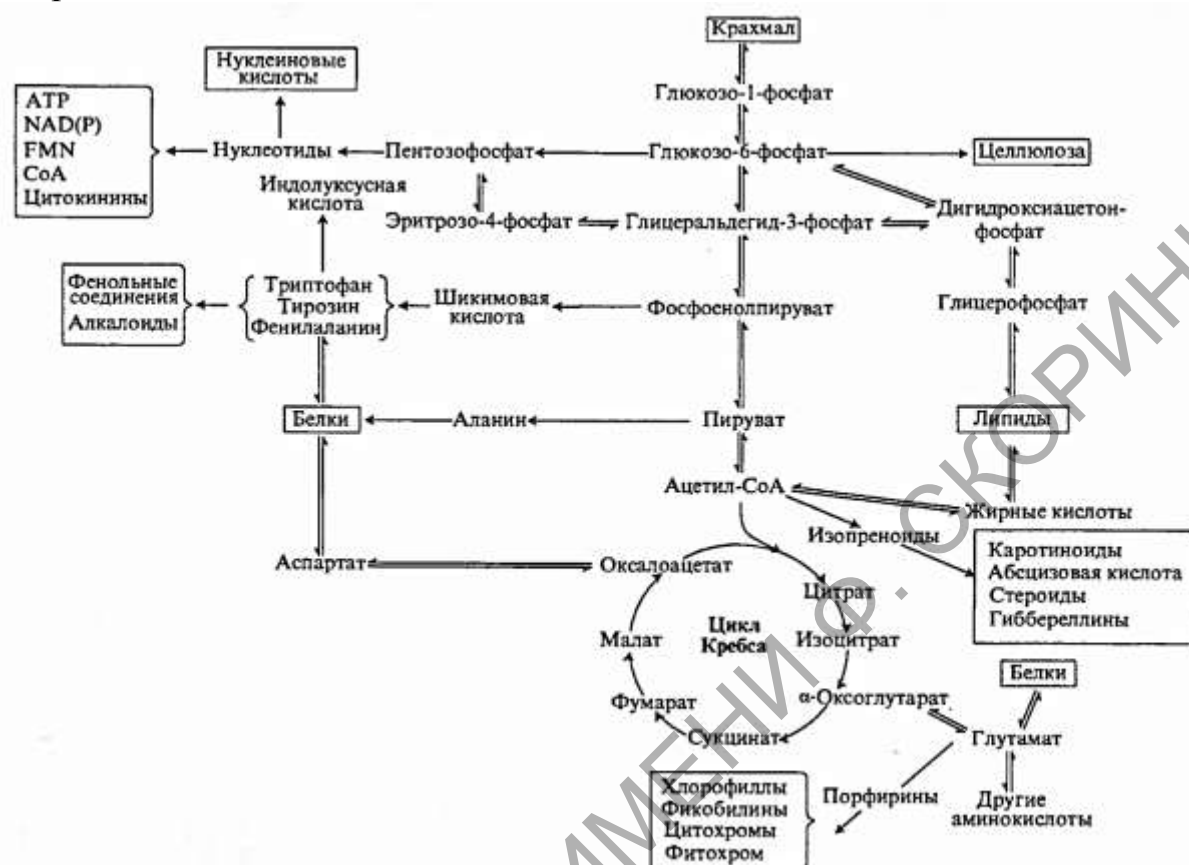
В молодых тканях сопряжение этих процессов лучше, чем в старых. Вещества, увеличивающие проницаемость мембраны для протонов (например, динитрофенол), получили название **дыхательных ядов**. При их воздействии на клетку протоны, попавшие на наружную сторону внутренней мембраны митохондрий в результате 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 ЦУК. Ацетил-СоА образуется через пируват из гексоз и глицерина, а также из некоторых amino- и жирных кислот. Часть аминокислот преобразуется в α -кетоглутарат или ЦУК. Во время второй фазы освобождается от 15 до 30 % энергии, заключенной в этих веществах.

Ацетил-СоА, оксалоацетат и 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 $\Phi:O_2$, 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 $ДК = CO_2/O_2$.

2 Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей древесных растений

Интенсивность дыхания варьирует в широких пределах, от 0,02 до 715 мг CO_2 /г сухого вещества в час. 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.

Видовая специфика дыхания отмечена у корней древесных растений. Молодые корни лиственных древесных пород дышат интенсивнее, чем хвойных, быстро растущих – интенсивнее медленно растущих и теневыносливых. Очень высокая интенсивность дыхания у поглощающих корней, отличающихся повышенным обменом веществ, а также придаточных. Дыхание микоризных корней в 2–4 раза выше немикоризных.

Низкое дыхание наблюдается у сухих семян, древесины побегов, а также у зрелых плодов и клубней. У плодов, перикарпий которых состоит из сочной многослойной паренхимы, резкое повышение дыхательной активности наблюдается сначала в период деления клеток после опыления и роста завязи с последующим спадом при увеличении размеров разделившихся клеток. Перед созреванием наблюдается второй пик дыхания, связанный с качественными изменениями в биохимии плода (климактерический подъем дыхания).

С *возрастом* интенсивность процесса дыхания также не остается одинаковой. Наиболее интенсивно дышат только что распустившиеся молодые листья, а менее всего – старые листья. Эта закономерность сохраняется и для облиственного побега в целом. Подобная картина наблюдается и у древесных, как лиственных, так и хвойных пород.

Дыхание наблюдается во всех живых клетках, в любое время дня и ночи, в период активного роста дерева и в состоянии покоя. Поэтому существенная часть синтезированных в процессе фотосинтеза ассимилятов потребляется на дыхание. В среднем отношение фотосинтеза к темновому дыханию составляет у молодых листьев 1,5–2 и увеличивается до 4–5,5 у более зрелых. Вместе с тем у однолетней хвой сосны в течение теплого периода вегетации потери на темновое дыхание составляют всего лишь 10 % от истинной величины фотосинтеза. Древесные растения тропиков в связи с более высокой здесь ночной температурой тратят на дыхание до 15 % веществ, обязанных своим происхождением фотосинтезу. Чем старше дерево и лес в целом, тем больше органических веществ идет на дыхание. Существенны затраты органических веществ на дыхание нефотосинтезирующих тканей дерева.

В течение вегетации у растений, в том числе древесных, различают затраты дыхания на поддержание клеточных структур, на транспорт ассимилятов по флоэме и на рост, причем два последних процесса требуют гораздо больших энергетических затрат, чем первый. Для громоздких древесных растений с их огромной массой мертвой древесины и корки это деление дыхания на отдельные компоненты оказалось неоправданным.

С *ухудшением лесорастительных условий* доля дыхания в общем газообмене древесных растений увеличивается. Интенсивность дыхания листьев с продвижением на Крайний Север или с подъемом в горы повышается. Очевидно, это является одним из факторов снижения продуктивности северных и горных лесных ценозов, ибо на дыхание здесь тратится значительно больше пластических веществ, чем в равнинах умеренной зоны.

Методы учета дыхания. Дыхание растений измеряют двумя способами: на интактных растениях и органах в токе воздуха или на отделенных органах в замкнутой камере. Первый способ лежит в основе ряда технических решений, использующих главным образом принципы инфракрасного (ИК) газового анализа и калориметрии, второй – манометрии (измерение давления) и волюмометрии (измерение объема).

Использование замкнутой камеры позволяет судить об интенсивности обмена O_2 и CO_2 по изменению объема газовой фазы, что упрощает аппаратуру, повышает ее чувствительность и точность. К недостаткам таких приборов относятся необходимость расчленения растений, помещение их в атмосферу замкнутой камеры, инерционность измерительных систем и относительно небольшая производительность.

В приборах, работающих на принципах манометрии, как, например, в аппарате Варбурга, количество поглощенного растением O_2 или выделенного CO_2 может быть определено лишь, когда известен объем газовой и жидкой фаз в приемнике для объекта.

Возможность одновременно изучать обмен двух газов, их динамику и высокая чувствительность приборов выделяют этот метод особо даже в сравнении с ИК-газометрией и полярографическим анализом. Однако использование малых навесок и сложность проведения измерений ограничивают его массовое применение при изучении экологии дыхания.

В волюмометрии газообмен измеряется при постоянном давлении, вследствие чего отпадает необходимость учитывать объем жидкой и газовой фаз. Для точного измерения дыхания на приборах, работающих на принципе волюмометрии или манометрии, необходима стабилизация температуры, что осуществляют путем термостатирования приемника с образцом.

3 Зависимость дыхания от внешних факторов

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 растений, 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 плодозлементы 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 возрастом 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.

Зависимость дыхания от 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 пентозофосфатного 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. 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°C и даже -25°C . Оптимальная температура $+37, +38^{\circ}\text{C}$, максимальная – $+50, +60^{\circ}\text{C}$. При длительном нахождении ткани в условиях оптимальной температуры (более 6 ч) оптимум сдвигается на $20-25^{\circ}\text{C}$.

Реакция дыхания на температуру зависит от происхождения видов: северные растения дышат интенсивнее при низких температурах, а южные – при высоких.

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 «**солевое 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. Сначала оно увеличивается благодаря активному делению, а потом увеличивается количество отмирающих клеток – дыхание тормозится.

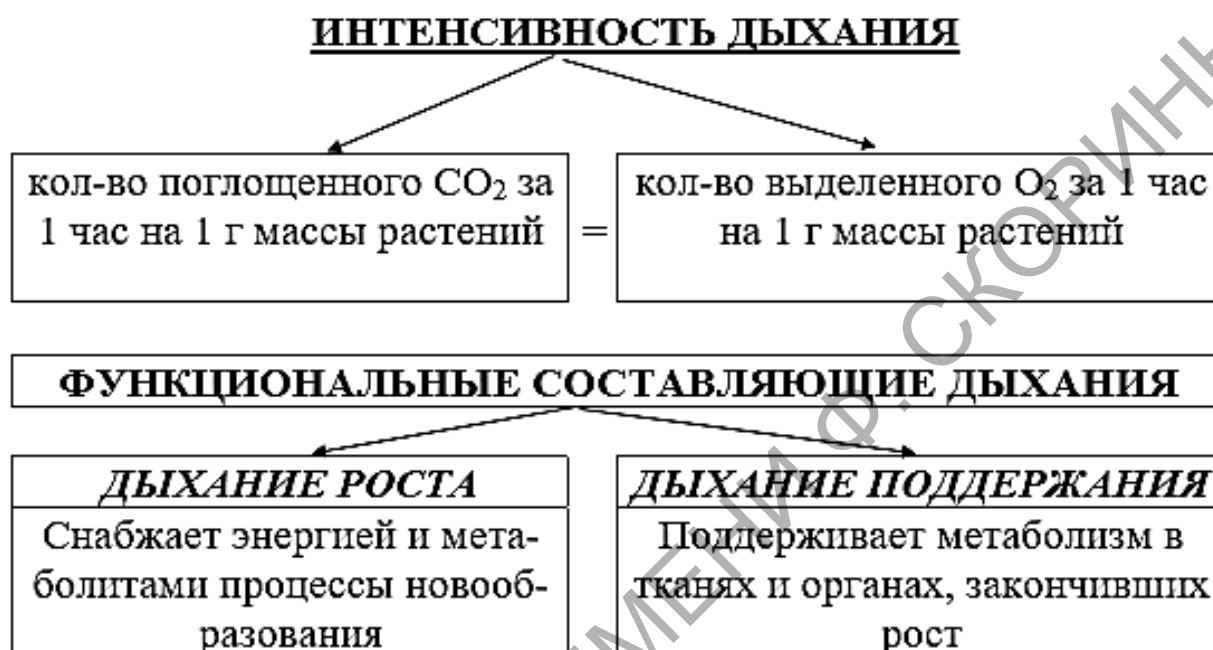
Незадолго до начала процессов разрушения, которые связаны со старением, может наступить временная активация дыхания, которая получила название *климактерического подъема дыхания*. Во время этого периода в плодах запасается этилен, который активирует, вероятно, ферменты ЭТЦ, что и вызывает резкое увеличение 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.

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.



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.

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 фотосинтез обычно рассчитывают как

сумму среднесуточного прироста биомассы и дыхательных затрат. Из них вычисляют долю продуктов фотосинтеза, пошедших на накопление биомассы растений, которая 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.

На основании данных о биохимических путях синтеза был рассчитан выход основных соединений биомассы из единицы субстрата (глюкозы). По теоретическим расчетам из единицы субстрата (углеводов) синтезируется примерно 0,75-0,85 единицы вегетативной массы.

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.

РАЗДЕЛ 5 ОСНОВЫ МИКРОБИОЛОГИИ

Тема 10 Особенности строения прокариот. Распространение и роль микроорганизмов в природе

- 1 Особенности строения и жизнедеятельности прокариот на примере бактерий.
- 2 Распространение и роль микроорганизмов в природе.
- 3 Сообщества микроорганизмов в лесных экосистемах.
- 4 Биопрепараты в земледелии.

Микробиология (от греч. *micros* – малый, *bios* – жизнь, *logos* – учение) – наука, изучающая строение, жизнедеятельность и экологию микроорганизмов, мельчайших форм жизни растительного или животного происхождения, не видимых невооруженным глазом.

К микроорганизмам относят:

- бактерии – одноклеточные микроорганизмы растительного происхождения, лишенные хлорофилла и не имеющие ядра;
- грибы – одноклеточные и многоклеточные микроорганизмы растительного происхождения, лишенные хлорофилла, но имеющие черты животной клетки, эукариоты;
- вирусы – это уникальные микроорганизмы, не имеющие клеточной структурной организации;
- простейшие – микроорганизмы, состоящие из одной клетки. В отличие от бактерий и вирусов, у простейших есть одно или несколько ядер.
- микроводоросли – виды одноклеточных водорослевых организмов.

Общими свойствами микроорганизмов являются:

- малые размеры (размеры микроорганизмов измеряются в микрометрах);
- высокая скорость обменных процессов. Это связано с большим отношением поверхности обмена к объему клетки. Для микроорганизмов вся поверхность клетки является поверхностью обмена. В свою очередь, скорость обменных процессов у микроорганизмов в десятки и сотни тысяч раз выше, чем у животных. Например, в организме одного быка массой в 500 кг за 24 часа образуется примерно 0,5 кг белка; за это же время 500 кг дрожжей могут синтезировать более 50 000 кг белка;
- широкое распространение в природе. Малые размеры микроорганизмов имеют значение для экологии. Микроорганизмы могут распространяться с воздушными потоками и существуют повсюду;
- пластичность обмена – высокая способность к адаптации (приспособлению к новым условиям существования). Несравненно большая гибкость обменных процессов у микроорганизмов по сравнению с растениями и животными объясняется их способностью синтезировать индуцибельные ферменты, т.е. ферменты, которые образуются в клетке только при наличии в среде соответствующих веществ;

- высокая степень изменчивости. Более высокая степень изменчивости микроорганизмов по сравнению с макроорганизмами связана с тем, что большинство микроорганизмов является одно-клеточными организмами. Высокая степень изменчивости, быстрый рост и развитие, высокая скорость обменных процессов, образование многочисленного потомства – все эти свойства микроорганизмов делают их чрезвычайно удобными объектами для генетического анализа, так как опыты можно проводить в короткие сроки на огромном числе особей.

Микробиология (от греч. *micros* – малый, *bios* – жизнь, *logos* – учение) – наука, изучающая строение, жизнедеятельность и экологию микроорганизмов, мельчайших форм жизни растительного или животного происхождения, не видимых невооруженным глазом.

К микроорганизмам относят:

- бактерии – одноклеточные микроорганизмы растительного происхождения, лишенные хлорофилла и не имеющие ядра;
- грибы – одноклеточные и многоклеточные микроорганизмы растительного происхождения, лишенные хлорофилла, но имеющие черты животной клетки, эукариоты;
- вирусы – это уникальные микроорганизмы, не имеющие клеточной структурной организации;
- простейшие – микроорганизмы, состоящие из одной клетки. В отличие от бактерий и вирусов, у простейших есть одно или несколько ядер.
- микроводоросли – виды одноклеточных водорослевых организмов.

Общими свойствами микроорганизмов являются:

- малые размеры (размеры микроорганизмов измеряются в микрометрах);
- высокая скорость обменных процессов. Это связано с большим отношением поверхности обмена к объему клетки. Для микроорганизмов вся поверхность клетки является поверхностью обмена. В свою очередь, скорость обменных процессов у микроорганизмов в десятки и сотни тысяч раз выше, чем у животных. Например, в организме одного быка массой в 500 кг за 24 часа образуется примерно 0,5 кг белка; за это же время 500 кг дрожжей могут синтезировать более 50 000 кг белка;
- широкое распространение в природе. Малые размеры микроорганизмов имеют значение для экологии. Микроорганизмы могут распространяться с воздушными потоками и существуют повсюду;
- пластичность обмена – высокая способность к адаптации (приспособлению к новым условиям существования). Несравненно большая гибкость обменных процессов у микроорганизмов по сравнению с растениями и животными объясняется их способностью синтезировать индуцибельные ферменты, т.е. ферменты, которые образуются в клетке только при наличии в среде соответствующих веществ;
- высокая степень изменчивости. Более высокая степень изменчивости микроорганизмов по сравнению с макроорганизмами связана с тем, что

большинство микроорганизмов является одноклеточными организмами. Высокая степень изменчивости, быстрый рост и развитие, высокая скорость обменных процессов, образование многочисленного потомства – все эти свойства микроорганизмов делают их чрезвычайно удобными объектами для генетического анализа, так как опыты можно проводить в короткие сроки на огромном числе особей.

1 Особенности строения и жизнедеятельности прокариот на примере бактерий

Отличия бактерий от других клеток:

- бактерии относятся к прокариотам, т.е. не имеют обособленного ядра;
- в клеточной стенке бактерий содержится особый пептидогликан – муреин;
- в бактериальной клетке отсутствуют аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, митохондрии;
- роль митохондрий выполняют мезосомы – инвагинации цитоплазматической мембраны;
- в бактериальной клетке много рибосом;
- у бактерий могут быть специальные органеллы движения – жгутики;
- размеры бактерий колеблются от 0,3-0,5 до 5-10 мкм.

По форме клеток бактерии подразделяются на кокки, палочки и извитые.

В бактериальной клетке различают: 1) основные органеллы: а) нуклеоид; б) цитоплазму; в) рибосомы; г) цитоплазматическую мембрану; д) клеточную стенку; 2) дополнительные органеллы: а) споры; б) капсулы; в) ворсинки; г) жгутики.

Цитоплазма представляет собой сложную коллоидную систему, состоящую из воды (75 %), минеральных соединений, белков, РНК и ДНК, которые входят в состав органелл нуклеоида, рибосом, мезосом, включений.

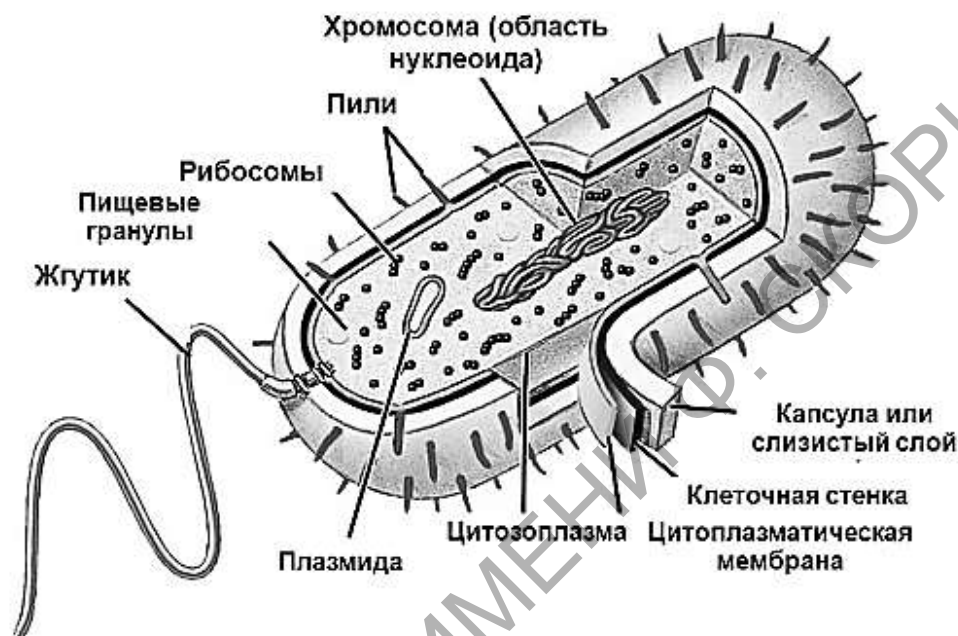
Нуклеоид – ядерное вещество, распыленное в цитоплазме клетки. Не имеет ядерной мембраны, ядрышек. В нем локализуется ДНК, представленная двухцепочечной спиралью. Обычно она замкнута в кольцо и прикреплена к цитоплазматической мембране. Содержит около 60 млн. пар оснований. Это чистая ДНК, она не содержит белков гистонов. Их защитную функцию выполняют метилированные азотистые основания. В нуклеоиде закодирована основная генетическая информация, т. е. геном клетки.

Наряду с нуклеоидом в цитоплазме могут находиться автономные кольцевые молекулы ДНК с меньшей молекулярной массой – плазмиды. В них также закодирована наследственная информация, но она не является жизненно необходимой для бактериальной клетки.

Рибосомы представляют собой рибонуклеопротеиновые частицы размером 20 нм, состоящие из двух субъединиц – 30 S и 50 S. Рибосомы отве-

чают за синтез белка. Перед началом синтеза белка происходит объединение этих субъединиц в одну – 70 S. В отличие от клеток эукариотов, рибосомы бактерий не объединены в эндоплазматическую сеть.

Мезосомы являются производными цитоплазматической мембраны. Мезосомы могут быть в виде концентрических мембран, пузырьков, трубочек, в форме петли. Они связаны с нуклеоидом. Участвуют в делении клетки и спорообразовании.



Включения являются продуктами метаболизма микроорганизмов, которые располагаются в их цитоплазме и используются в качестве запасных питательных веществ. К ним относятся включения гликогена, крахмала, серы, полифосфата (волютина) и др.

Клеточная стенка – упругое ригидное образование толщиной 15-20 нм. Это важный и обязательный структурный элемент большинства прокариотных клеток, который располагается под капсулой или слизистым чехлом, или непосредственно контактирует с окружающей средой.

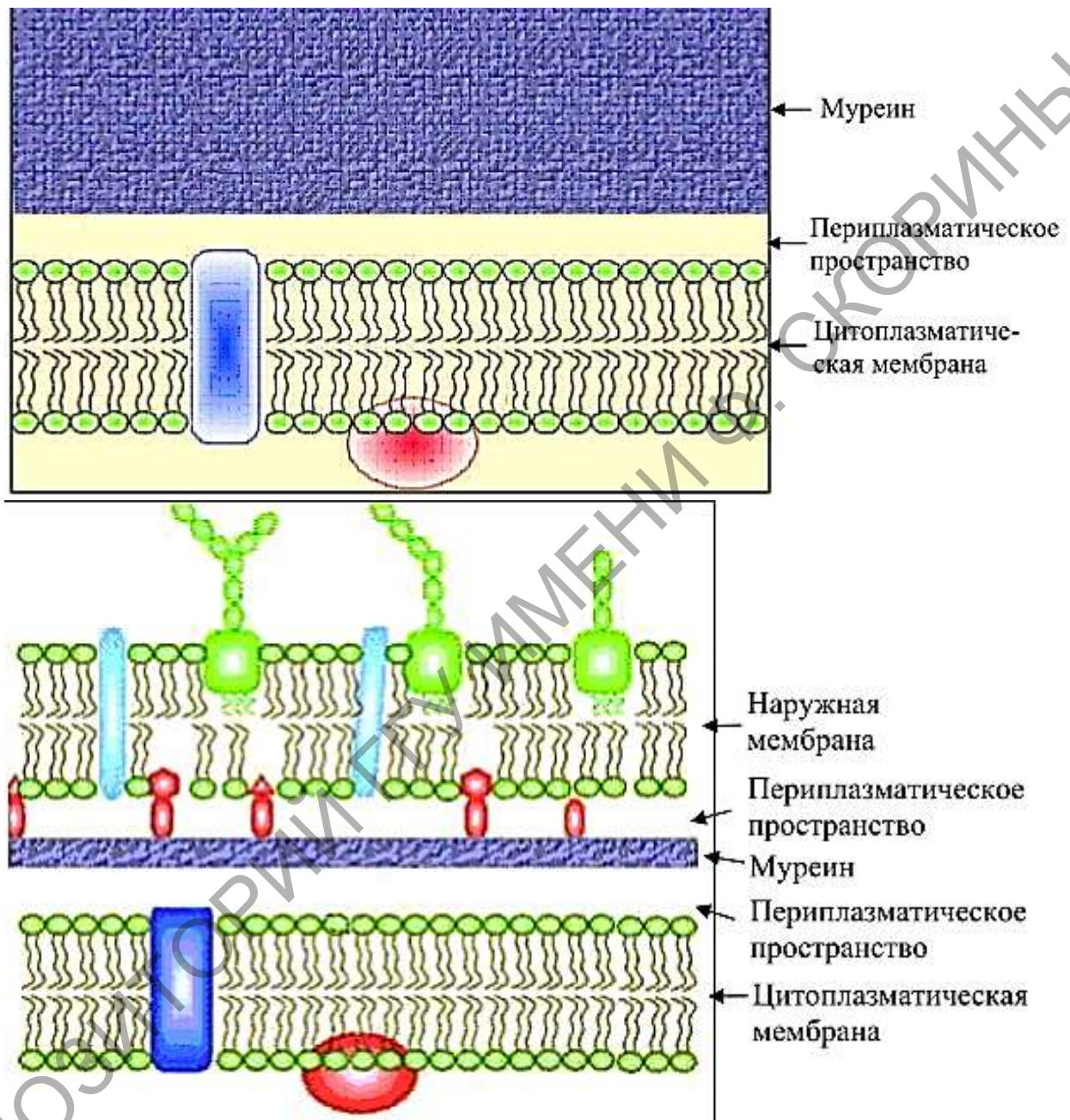
Выполняет следующие функции: защитную, осуществление фагоцитоза; регуляцию осмотического давления; рецепторную; принимает участие в процессах питания, деления клетки; антигенную (определяется продукцией эндотоксина – основного соматического антигена бактерий); стабилизирует форму и размер бактерий; обеспечивает систему коммуникаций с внешней средой; косвенно участвует в регуляции роста и деления клетки.

Клеточная стенка вплотную примыкает к цитоплазматической мембране у грамположительных бактерий, у грамотрицательных бактерий клеточная стенка отделена от цитоплазматической мембраны периплазматическим пространством.

Клеточная стенка имеет два слоя: 1) наружный – пластичный; 2) внутренний – ригидный, состоящий из муреина.

В зависимости от содержания муреина в клеточной стенке различают грамположительные и грамотрицательные бактерии (по отношению к окрас-

ке по Грамму). У грамположительных бактерий муреиновый слой составляет 80 % от массы клеточной стенки. По Грамму, они окрашиваются в синий цвет. У грамотрицательных бактерий муреиновый слой составляет 20 % от массы клеточной стенки, по Грамму, они окрашиваются в красный цвет.



К клеточной стенке прилегает цитоплазматическая мембрана. Она обладает избирательной проницаемостью, принимает участие в транспорте питательных веществ, выведении экзотоксинов, энергетическом обмене клетки, является осмотическим барьером, участвует в регуляции роста и деления, репликации ДНК, является стабилизатором рибосом. Имеет обычное строение: два слоя фосфолипидов (25–40 %) и белки.

Дополнительные органеллы бактерий.

Ворсинки (пили, фимбрии) – это тонкие белковые выросты на поверхности клеточной стенки. Функционально они различны. Различают комон-

пили и секс-пили. Комон-пили отвечают за адгезию бактерий на поверхности клеток макроорганизма. Секс-пили обеспечивают контакт между мужскими и женскими бактериальными клетками в процессе конъюгации. Через них идет обмен генетической информацией от донора к реципиенту.

Жгутики – органеллы движения. Есть у подвижных бактерий. Это особые белковые выросты на поверхности бактериальной клетки, содержащие белок – флагелин. Количество и расположение жгутиков может быть различным. Различают бактерии: монотрихи (имеют один жгутик); лофотрихи (имеют пучок жгутиков на одном конце клетки); амфитрихи (имеют по одному жгутику на каждом конце); перитрихи (имеют несколько жгутиков, расположенных по периметру).

Капсулы представляют собой дополнительную поверхностную оболочку. Они образуются при попадании микроорганизма в макроорганизм. Функция капсулы заключается в защите от фагоцитоза и антител.

Споры – это особые формы существования некоторых бактерий при неблагоприятных условиях внешней среды. Спорообразование присуще грамположительным бактериям. В отличие от вегетативных форм споры более устойчивы к действию химических, термических факторов. Процесс спорообразования заключается в утолщении всех оболочек клетки. Они пропитываются солями кальция, становятся плотными, клетка теряет воду, замедляются все ее пластические процессы. При попадании споры в благоприятные условия она прорастает в вегетативную форму.

Разнообразие условий существования микробов обуславливает различные типы их питания. Они определяются на основании усвоения - углевода и азота.

По усвоению углерода бактерии делятся на: аутотрофы и гетеротрофы. Аутотрофы способны получать углерод из неорганических соединений. Энергию для синтеза органических веществ, они получают при окислении минеральных соединений. Гетеротрофы используют в качестве источника углерода органические соединения и играют большую роль в уничтожении мертвых органических остатков. Такие бактерии называются сапрофитами. Микробы, способные существовать за счет органических соединений организма животных и в клетках растений, получили название паразиты.

По способности усваивать азот бактерии делятся на: аминокислототрофы и аминокислотогетеротрофы. Аминокислототрофы используют молекулярный азот воздуха. Бактерии этой группы – азотфиксирующие почвенные и клубеньковые бактерии – принимают активное участие в круговороте азота в природе. Аминокислотогетеротрофы получают азот из органических соединений – сложных белков. К аминокислотогетеротрофам относятся все патогенные микроорганизмы и большинство сапрофитов.

По источникам энергии различают фототрофы – бактерии, для которых источником энергии является солнечный свет, и хемотротрофы – бактерии, которые получают энергию за счет химического окисления веществ.

В зависимости от отношения микроорганизмов к кислороду их делят на: аэробы, которым необходим атмосферный кислород для дыхания; анаэ-

робы, размножающиеся при очень низких концентрациях молекулярного кислорода, который в больших концентрациях для них губителен.

2 Распространение и роль микроорганизмов в природе

Микроорганизмы распространены в окружающей среде повсеместно. Они находятся в почве, воде, воздухе, на поверхности и в организме растений, животных и человека. Микроорганизмы встречаются в разнообразных сочетаниях (ассоциациях) и количествах. Каждый объект имеет свою, характерную для него микрофлору.

Влияние факторов внешней среды на микроорганизмы. Факторы внешней среды, влияющие на жизнеспособность микроорганизмов, подразделяют на химические и физические. Они оказывают либо стимулирующее действие, либо вызывают торможение метаболизма, либо приводят клетки микроорганизмов к гибели.

Химические соединения по механизму действия на клетки микроорганизмов могут быть разделены на: повреждающие клеточную стенку или цитоплазматическую мембрану; повреждающие ферменты, участвующие в обмене веществ, а также нарушающие синтез основных биополимеров клетки.

В зависимости от отношения к кислотности среды микроорганизмы делятся на: нейтрофилы (оптимальное значение pH для роста составляет 6-8); ацидофилы (оптимальная кислотность среды для роста ниже 4 единиц pH); алкалофилы (оптимальные условия для развития находятся в пределах значений pH 9,0-10,5).

К группе химических веществ, повреждающих ферменты и вызывающих нарушение обмена веществ, относятся ионы тяжелых металлов, оксид углерода, цианиды, некоторые активные окислители – перманганат калия, пероксид водорода, хлорная известь, иод.

К группе химических веществ, нарушающих синтез клеточных компонентов, относятся структурные аналоги соответствующих соединений – антиметаболиты (сукцинат – малонат).

К микростатическим агентам, которые ограничивают рост нежелательной микрофлоры в продуктах питания, косметических средствах и других, относятся консерванты (поваренная соль; сахар; органические кислоты: лимонная, молочная, уксусная, пропионовая, бензойная, а также их соли; SO₂ и жидкие сульфиты; нитриты и нитраты).

Действие факторов физической природы. По отношению к температуре бактерии делят на три основные группы: мезофилы (оптимальные температуры роста лежат в пределах 20–42 °C); психрофилы (способные нормально расти при 0–20 °C) и термофилы (хорошо растут при температурах выше 45–50 °C).

Микроорганизмы подвержены воздействию различных видов электромагнитных излучений. Эффект воздействия зависит от дозы облучения и длины волны. Наиболее длинноволновая радиация (радиоволны) не вызывает биологического эффекта. Инфракрасные лучи оказывают тепловое воздействие на микроорганизмы и используются зелеными и пурпурными бактери-

ями в процессе фотосинтеза. Видимая часть спектра используется цианобактериями и другими фототрофными бактериями в процессе фотосинтеза. УФ-лучи могут оказывать на микроорганизмы как микробоцидное, так и мутагенное действие, что определяется видом микроорганизмов и дозой облучения. Ионизирующая радиация, под которой обычно подразумевают рентгеновское и гамма-излучение, вызывает летальный для клетки эффект.

Высокие значения гидростатического давления приводят к разрушению клеточных структур, происходит денатурация белков, прекращается деление и клетки приобретают нитевидную форму. Однако существуют бактерии, которые живут на глубине 7000 м и более, где давление достигает более 1000 атмосфер.

Концентрация веществ, растворенных в окружающей среде, т. е. осмотическое давление, также оказывает большое влияние на жизнеспособность микроорганизмов: чем концентрированнее раствор, тем труднее клетке поглощать из него воду. Однако некоторые микроорганизмы способны нормально развиваться в достаточно концентрированных растворах. Такие микроорганизмы называют осмофильными. Осмофильные микроорганизмы, для которых требуется высокое содержание NaCl, получили название галофильных.

Биогеохимическая деятельность микроорганизмов. Микроорганизмам принадлежит важная роль в круговороте веществ в природе, образовании и разрушении месторождений полезных ископаемых, минералов и горных пород. Будучи широко распространенными в природе и обладая активным ферментным аппаратом, микроорганизмы осуществляют процессы расщепления и синтеза самых сложных органических веществ. Благодаря минерализующей деятельности микроорганизмов происходит постоянное очищение поверхности земли от трупов животных и остатков растений. Органические вещества растений и животных под действием микроорганизмов разлагаются на простые минеральные элементы, которые растворяются в воде и используются растениями в качестве источника питания, вовлекаясь таким образом в малый биологический круговорот. Помимо биологического круговорота элементов, в природе функционирует и большой геологический круговорот. Он осуществляется под действием физико-химических факторов и включает процессы выветривания горных пород, растворения минеральных продуктов выветривания и вынос их в моря и океаны.

Круговорот углерода. Углеродные ресурсы на Земле представлены углеродом в органических соединениях (ископаемые остатки, почвенный гумус, живая и отмершая биомасса) и неорганических веществах (карбонаты, углекислый газ), которые присутствуют во всех частях (литосфера, гидросфера и атмосфера) биосферы.

Круговорот углерода начинается с фиксации CO_2 зелеными растениями и автотрофными микроорганизмами. Образовавшиеся органические соединения частично используются этими же организмами для получения энергии, при этом CO_2 выделяется в среду. Часть фиксированного растениями углерода потребляется человеком и животными, которые выделяют его в форме

CO₂ в процессе дыхания. Углерод, образующийся в результате разложения отмерших растений и животных, окисляется до CO₂ и тоже возвращается в атмосферу. Ведущая роль в возвращении углерода в атмосферу принадлежит микроорганизмам. В процессе дыхания и брожения они разлагают самые разнообразные органические вещества. Дальнейшее превращение данных соединений осуществляется в реакциях дыхания или брожения. Примерно 1 % минерализованного углерода поступает в биосферу в виде метана биогенного происхождения. Это количество постоянно возрастает, что сказывается и на увеличении в атмосфере содержания так называемых парниковых газов.

Круговорот азота состоит из четырех этапов. Первый этап – фиксация молекулярного азота. Он осуществляется аэробными и анаэробными азот-фиксирующими микроорганизмами, которые могут быть свободноживущими и симбиотическими. Конечным продуктом азотфиксации является ион аммония, который ассимилируют микроорганизмы и растения и включают в азот-содержащие органические вещества. Второй этап, получивший название аммонификации, приводит к высвобождению аммиака, но уже в результате процессов минерализации органического вещества. Аммонификации подвергаются белковые соединения, аминосахара, нуклеиновые кислоты, алкалоиды, мочевины и другие, причем освобождающийся аммиак расходуется по-разному. Часть его адсорбируется в обменных реакциях почвы, часть используется гетеротрофными микроорганизмами и превращается в белки их клеток; некоторое количество аммиака окисляется хемолитотрофами до нитритов и нитратов. Он также может остаться в свободном состоянии и выделяться в атмосферу. В аммонификации принимают участие многие микроорганизмы. На третьем этапе происходит нитрификация: образовавшийся при аммонификации аммиак окисляется до нитритов и нитратов. Нитраты потребляются определенными растениями и микроорганизмами, имеющими ассимиляционную нитратредуктазную активность. Если нитраты служат не только источниками азота, но и акцепторами электронов в бескислородных условиях, говорят о денитрификации (четвертый этап). В результате ее образуются газообразные соединения азота, которые выделяются в атмосферу и возвращаются в цикл.

Круговорот серы. Микроорганизмы осуществляют три важнейших этапа в превращении серы: минерализацию органической серы, окисление и восстановление минеральной серы. Эти этапы определяют три основные формы природной серы: органическую серу (белки, аминокислоты); сульфаты и сульфиты; сероводород и сульфиды.

Круговорот фосфора. Фосфор, относящийся к группе биогенов, представляет собой химический элемент, без которого невозможны основные биосинтетические реакции в клетке. Более того, считается, что рост, накопление биомассы и продуктивность живых организмов определяются соотношением N : P, которое может варьировать от 10-15 до 2. Однако почти во всех экологических системах фосфора меньше, чем азота, и именно он лимитирует массу живого вещества. Кроме того, содержание фосфора в реакциях анаболизма тесно сопряжено с содержанием органического углерода и выра-

жается как 100 : 1. В живых организмах фосфор присутствует только в пятивалентном состоянии в виде свободных фосфатных ионов или органических фосфатных компонентов клетки. Живые клетки не способны поглощать большинство органических соединений, они предпочтительно используют соединения неорганического ортофосфата, из которых внутри них синтезируются органические фосфорсодержащие соединения. После отмирания организмов происходит минерализация этих соединений с помощью микроорганизмов и фосфатный ион снова освобождается. Однако несмотря на быстрое функционирование круговорота фосфора и относительное обилие фосфатов в почвах и горных породах, вследствие малой растворимости фосфорных минералов содержание неорганического фосфата во многих природных местообитаниях ограничено. Доступность фосфатов лимитируется также их способностью адсорбироваться на органических и неорганических полимерах. Все это приводит к тому, что фосфат служит фактором, ограничивающим рост многих организмов.

Микроорганизмы осуществляют следующие преобразования соединений фосфора: перевод в растворимую форму фосфатных минералов, включение неорганического фосфата в органические соединения клеток и минерализацию органических соединений фосфора.

Взаимоотношения между микроорганизмами могут быть разделены на симбиотические и конкурентные (антибиоз).

По характеру образующихся взаимоотношений выделяют собственно симбиоз, метабиоз, сателлитизм и синергизм.

Собственно симбиоз – такой тип взаимоотношений между микроорганизмами, когда два или более их вида при совместном развитии создают взаимовыгодные условия для развития друг друга. Примером собственно симбиоза являются взаимоотношения цианобактерий и микроскопических грибов, наблюдающиеся в лишайнике.

Метабиоз – тип взаимоотношений, при котором пользу из них извлекает только один партнер, не причиняя вреда другому; чаще всего один организм развивается за счет продуктов жизнедеятельности другого, как бы продолжая начатый им процесс. Например, аммонифицирующие бактерии разлагают органические азотсодержащие соединения с образованием аммиака, который является субстратом для развития нитрификаторов. Последние окисляют аммиак до нитритов и нитратов, выступающих акцепторами электронов при нитратном дыхании денитрифицирующих бактерий. Аналогичные взаимоотношения возникают между группой целлюлозоразрушающих бактерий и азотобактером, который не обладает способностью использовать клетчатку, но прекрасно развивается за счет глюкозы и органических кислот, образующихся при ее разложении целлюлозоразрушающими бактериями. Таким образом, часто метабиотические отношения микроорганизмов лежат в основе круговорота биогенных элементов в природе.

Сателлитизм является разновидностью метабиоза, при которой развитие одного микроорганизма стимулируется другим за счет выделения последним факторов роста (витамины, аминокислоты, азотистые вещества).

Так, сарцины, продуцирующие различные витамины и аминокислоты, способствуют росту и размножению уксуснокислых бактерий, которые более требовательны к содержанию и составу субстрата.

При **синергизме** члены ассоциации стимулируют развитие друг друга за счет выделения продуктов жизнедеятельности. Примером синергизма могут служить взаимоотношения между молочнокислыми бактериями и дрожжами в кумысе, хлебном квасе, кислом ржаном тесте. Бактерии образуют молочную кислоту, которая создает кислую среду, благоприятную для развития дрожжей. Кроме того, молочная кислота служит хорошим источником углеродного питания. В свою очередь дрожжи стимулируют развитие молочнокислых бактерий, устраняя избыток молочной кислоты и обогащая субстрат витаминами. Отмирающие клетки дрожжей содержат много белков, являющихся хорошим источником азота для бактерий.

Конкурентные взаимоотношения предполагают невозможность сосуществования двух видов микроорганизмов, обусловленную борьбой за источники питания или другие факторы среды. Если организмам необходимы одинаковые ресурсы или другие факторы среды, их конкуренция называется пассивной. В том случае, когда один из микроорганизмов подавляет развитие другого за счет образования продуктов обмена, говорят об активной конкуренции. Среди конкурентных взаимоотношений выделяют антагонизм, хищничество и паразитизм.

Антагонизм как форма конкурентных взаимоотношений может возникать:

- при совместном развитии микроорганизмов разных видов, нуждающихся в одних и тех же питательных веществах;
- образовании микроорганизмами веществ (органические кислоты, спирты и др.), которые изменяют среду, делая ее непригодной для развития других микроорганизмов. Характерным примером являются взаимоотношения между молочнокислыми и гнилостными бактериями в молоке. Парное молоко содержит 94-96 % гнилостных бактерий и только 4-6 % молочнокислых. Однако через 24-26 ч картина изменяется. Молочнокислые бактерии, продуцирующие молочную кислоту, подавляют развитие гнилостной микрофлоры и сводят ее содержание до минимума;
- продуцировании веществ, обладающих бактерицидным или бактериостатическим действием по отношению к другим микроорганизмам (антибиотики, бактериоцины).

Хищничество – форма взаимоотношений, при которых одна группа микроорганизмов использует клетки других в качестве питательного субстрата. Это редко встречающийся тип взаимоотношений у микроорганизмов. Например, амёбы поедают бактерии *E. coli*.

Паразитизм как форма взаимоотношений предполагает существование одного вида (паразита) в клетках другого (хозяина) и использование его как источника питания и среды обитания. Примером таких взаимоотношений в мире микроорганизмов могут служить бактериофаги, не способные к актив-

ному существованию вне бактерии-хозяина. С этими микроорганизмами связывают самоочищение вод.

Микроорганизмы и растения. Вокруг корней (в радиусе 2-5 мм) находится ризосфера. Зона почвы, находящаяся в контакте с корневой системой растений, носит название ризосферы, а микроорганизмы, развивающиеся в данной зоне, называются ризосферными. Ризосфера характеризуется максимальной биологической активностью, выражающейся обменом катионов и анионов, наличием колинов, присутствием корневых волосков и гиф микоризных грибов, огромным скоплением микроорганизмов и простейших животных. Именно в ризосфере микроорганизмы находят обильный корневой опад, а также выделения корневых волосков, содержащих ферменты, органические и минеральные соединения, витамины и биологически активные вещества. Микроскопические грибы составляют всего около 10 % от общего числа видов микроорганизмов, обитающих в ризосфере древесных растений, однако их масса обычно значительно больше, чем масса бактерий.

Эпифитной называется микрофлора, находящаяся на поверхности надземных частей растений. По качественному составу она однообразна, и типичными ее представителями являются *Pseudomonas furbicola aurum* – граммотрицательные короткие подвижные палочки, *Pseudomonas fluorescens* – полиморфные граммотрицательные палочки с полярными жгутиками. Реже встречаются споровые бактерии *Bacillus mesentericus*, *Bacillus vulgatus*, бесспоровые молочнокислые бактерии, грибы плесневые и дрожжевые. Эпифитные микроорганизмы являются антагонистами фитопатогенных бактерий, тем самым, предохраняя растения от заболеваний.

Некоторые виды бактерий и грибов вызывают заболевания растений и животных. Наибольший вред лесным биогеоценозам в целом причиняют паразитные грибы, поселяющиеся на возобновлении древостоя – всходах и подросте хвойных растений (шютте обыкновенное (*Lophodermium pinastri*), сосновый вертун, фузариум (*Fusarium*)).

Патогенные микроорганизмы животных-фитофагов положительно сказываются на состоянии тех видов растений, которые являются их кормом.

3 Сообщества микроорганизмов в лесных экосистемах

Составной частью любого биоценоза является микробоценоз – сообщество функционально взаимосвязанных видов микроорганизмов. В лесу население микробоценоза почти целиком сконцентрировано в почве, играя здесь исключительно важную роль. Микроорганизмы представлены микроскопическими водорослями, бактериями, грибами, простейшими, вирусами (роль и представленность вирусов в лесах почти не изучена). Такое систематическое разнообразие обуславливает и наличие групп микроорганизмов, различающихся по типу питания: фототрофы, хемотрофы, фитофаги, зоофаги, паразиты, сапрофиты, сапрофаги.

Несмотря на микроскопические размеры, биомасса почвенных микроорганизмов в лесах может достигать нескольких тонн на одном гектаре. При этом на долю бактерий обычно приходится ее основная часть – до 90 %.

За редким исключением почвенные микроорганизмы являются гетеротрофами, получающими энергию при окислении (аэробы) или брожении (анаэробы). Они выполняют исключительно важную роль в разложении растительного опада, трупов животных, отмерших микроорганизмов и токсических веществ, выделяемых многими организмами. Благодаря микроорганизмам сложные органические и минеральные соединения подстилки и почвы переводятся в усвояемые для растений формы. Кроме того, многие почвенные микроорганизмы выделяют необходимые для нормального развития растений витамины и ростовые вещества.

Водоросли. В лесных биогеоценозах роль водорослей в общей продуктивности биогеоценоза, а значит и в материально-энергетическом обмене, совершенно ничтожна. Их масса в лесных почвах умеренной зоны не превышает 150 кг/га. Основное биогеоценозическое значение почвенных водорослей состоит в том, что они являются кормовым ресурсом для хищной микрофауны, паразитных бактерий и грибов. Будучи фотосинтетиками, водоросли сконцентрированы в верхних слоях почвы (3-5 см). В лесных почвах наиболее распространены зеленые (Chlorophyta), синезеленые (Cyanophyta) и диатомовые (Bacillariophyta) водоросли, общая численность видов которых не превышает 1 тыс. Лишь незначительная часть водорослей живет на стволах деревьев. Это явление хорошо заметно в летний период, когда в основании стволов старых осин, растущих на переувлажненной почве, появляется зеленоватый налет. Качественный и количественный состав водорослей подвержен сезонной динамике, будучи тесно связан как с погодными условиями, так и с состоянием всех компонентов лесного биогеоценоза.

Бактерии и грибы. По численности это самая значительная группа микроорганизмов, обитающих в почве: в 1 г почвы их насчитывается несколько миллионов. Масса почвенных бактерий весьма заметно варьирует в зависимости от экологических условий, достигая максимум 4,5 т/га. Микроскопические грибы в сотни раз крупнее бактерий, а грибы, имеющие мицелий, видны даже невооруженным глазом. Их масса в почвах разных типов леса может изменяться в пределах 1-3 т/га. При этом наблюдается следующая закономерность: чем больше масса грибов, тем меньше масса бактерий, и наоборот. Связано это с различной требовательностью данных групп микроорганизмов к экологическим условиям. Основная часть видов бактерий и грибов питается сапротрофно, но среди них есть также и паразиты растений и животных. Поэтому некоторые из них находят широкое применение в качестве биологического метода борьбы с насекомыми-вредителями и возбудителями болезней древесных растений.

Простейшие. Простейшие – это наиболее многочисленная и повсеместно распространенная группа подвижных одноклеточных микроскопических организмов размерами от 5 до 20 мкм. Простейшие в основном представлены жгутиконосцами (Mastigophora, Flagellata), инфузориями (Ciliata) и саркодовыми (Sarcodina). Большая часть видов простейших питается живыми бактериями, одноклеточными грибами и водорослями, а также друг другом, что естественно сказывается на темпах создания и разложения органического

вещества. Между тем и сами простейшие являются пищевым ресурсом для более крупных почвенных животных: нематод, клещей и др. Численность простейших в 1 г лесной почвы достигает сотен тысяч, а масса на одном гектаре – 100 кг. Наибольшая численность простейших имеет место в ризосфере, где обитает основная часть их добычи. Здесь некоторые виды простейших участвуют и в почвообразовательном процессе, выступая в роли сапротрофов.

Биогеоценотическая роль почвенных микроорганизмов. Для большинства видов микроорганизмов оптимальной является нейтральная кислотность почвы (рН около 7,0). Наиболее широким диапазоном толерантности к данному фактору отличаются грибы и простейшие, которые по этой причине и преобладают в кислых подзолистых почвах таежных лесов.

Самая благоприятная температура почвы почти для всех видов почвенных микроорганизмов находится в диапазоне 25-30 °С, что в бореальной зоне не наблюдается даже летом. Зимой у почвенных микроорганизмов процессы жизнедеятельности почти полностью прекращаются.

Наиболее интенсивно микроорганизмы развиваются при влажности почвы 40-70 %. Избыток влаги в почве неблагоприятно действует на большинство видов аэробных бактерий и грибов. Поэтому в заболоченных лесах разложение опада идет так медленно, что начинается образование торфяного горизонта.

Интенсивность жизнедеятельности аэробных микроорганизмов напрямую связана также с количеством кислорода в почве. С глубиной содержание кислорода в почве снижается. В нижнем почвенном горизонте кислород обычно отсутствует, что обуславливает появление анаэробных микроорганизмов, деятельность которых мало способствует повышению почвенного плодородия.

Число видов и плотность микроорганизмов находятся в прямой зависимости от механического и химического состава почвы. Видовой состав и численность, а, следовательно, и интенсивность микробиологических процессов в почвах разных типов биогеоценозов существенно различаются. Связано это в основном с особенностями климата, почв и самого фитоценоза. Например, общее количество микроорганизмов, особенно бактерий, в почвах широколиственных лесов в несколько раз больше по сравнению с почвами хвойных лесов. В пределах той или иной растительной зоны каждому типу почв соответствует определенный видовой состав микроорганизмов, который может несколько варьировать в зависимости от состава и строения фитоценоза. Численность микроорганизмов в лесных почвах подвержена значительным сезонным колебаниям в результате изменчивости ряда почвенных факторов и интенсивности поступления растительного опада, а также выделения различных веществ животными и самими микроорганизмами.

Наибольшее влияние на численность микроорганизмов все же оказывает состав и строение фитоценоза. Эта зависимость реализуется через формирование определенного опада и подстилки, возвращение и поглощение из почвы тех или иных веществ. В распределении микроорганизмов по почвенному профилю некоторую роль играют корневые выделения.

Вырубка леса обычно способствует увеличению видового состава и численности микроорганизмов благодаря повышению температуры почвы в результате усиления притока солнечной радиации. Поэтому даже частичная рубка (рубки ухода, санитарные, выборочные и постепенные) способствуют повышению почвенного плодородия. После пожаров интенсивность микробиологических процессов в результате обогащения почвы зольными элементами также резко усиливается. Проведение лесосушительной мелиорации особенно заметно активизирует деятельность микробоценоза, создавая для него более благоприятный температурный, водный и воздушный режимы. Жизнедеятельность микроорганизмов лесных почв можно активизировать, изменяя условия местообитания также внесением удобрений и извести.

Почвенные микроорганизмы в лесах выполняют различные биогеоценотические функции. Они осуществляют минерализацию органики (окончательное разложение органики до химических элементов), разрушают и синтезируют многие минеральные соединения, образуют гумус, фиксируют свободный азот.

Разложение органических веществ происходит с помощью выделяемых микроорганизмами ферментов. При этом они используют высвобождающуюся энергию, а также минеральные соединения для построения своего тела. Остальные минеральные вещества поступают в почву и поглощаются растениями. Процесс разложения мертвой органики ведется поэтапно различными видами бактерий и грибов.

Мертвая органика весьма разнообразна по консистенции и химическому составу, в связи с чем доступность ее для тех или иных видов микроорганизмов различна. Наряду с грубыми одревесневшими частями стволов присутствуют и сочные мягкие материалы в виде листьев и плодов. Поэтому разложение столь различных материалов осуществляется специализированными группами бактерий и грибов как в аэробных, так и в анаэробных условиях.

Аммонификация (гниение белков) происходит при разложении микроорганизмами остатков растений, животных, их выделений и самих микроорганизмов до аммиака. Этот процесс осуществляется поэтапно аммонифицирующими видами бактерий (*Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Arthrobacter* и др.) и многими микроскопическими грибами.

Целлюлоза, или клетчатка, разлагается микроорганизмами до более простых углеводов, углекислого газа и воды (*Cellulomonas*, *Cytophaga* и др. бактерии). Лигнин относится к группе химически очень стойких веществ и разрушается только некоторыми видами грибов. Пентозаны, пектиновые вещества, сахара, крахмал и органические кислоты являются источником пищи для многих видов бактерий и грибов. Жиры и углеводороды окисляются бактериями и в меньшей степени грибами.

Разложение минеральных веществ. Хемосинтезирующие бактерии преобразуют минералы подстилающих материнских пород. Благодаря этому в биогеоценотические круговороты веществ поступают все новые и новые количества доступных к использованию корнями растений минеральных солей.

Между тем другие группы бактерий приводят к совершенно противоположному эффекту – они образуют чрезвычайно устойчивые химические соединения в рудных формах.

В результате процесса аммонификации образуется аммиак. Его окисление ведут в основном нитрифицирующие в основном бактерии родов *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*. В результате образуются соли нитратного азота, которые в первую очередь необходимы всем автотрофным растениям. Соли азота, усиливая растворимость фосфатов, улучшают снабжение растений этим элементом питания. Процессы нитрификации идут в аэробных условиях и особенно активно в нейтральной или щелочной среде нормально увлажненной почвы.

Сульфикацией называется процесс окисления сероводорода, образующегося при разложении белков, до серной кислоты и осуществляемый только серобактериями (*Achromatium*, *Thiovulum* и др.) и цианобактериями (*Thiobacillus* и *Thiomicrospira* и др.). Серная кислота способствует переводу трудно растворимых соединений фосфора в доступную для растений форму.

Денитрификация происходит при восстановлении азотной кислоты до азотистой кислоты или свободного азота. Она ведется исключительно денитрифицирующими бактериями в анаэробных условиях (*Rhodopseudomonas*, *Paracoccus* и др.). Поэтому в условиях нормального увлажнения потери азота совершенно ничтожны.

Восстановление сульфатов до сероводорода, который ядовит для всех организмов, осуществляется бактериями в анаэробных условиях водоемов или заболоченных почв (*Desulfovibrio*, *Desulfomonas*, *Desulfonema* и др.).

Органические соединения фосфора подвергаются расщеплению и переходят в соли фосфорной кислоты, доступной для растений, благодаря некоторым узкоспециализированным видам бактерий и грибов, способных разрушать алюмосиликаты и освобождать содержащийся в них калий. Кислые почвы неблагоприятны для развития этих бактерий. Поэтому таежные растения обычно испытывают недостаток в фосфоре и калии.

Образование гумуса. Мертвое органическое вещество, главным образом опад, поступающий в почву или на почву, частично минерализуется. Другая же его часть принимает участие в формировании так называемого гумуса. Это вещество представляет собой сложный конгломерат соединений, синтезированных микроорганизмами, и продуктов разложения органики, являясь для растений резервом питательных веществ.

Образование газов и летучих веществ. В процессе разложения органического вещества микроорганизмами выделяется огромное количество углекислоты. Лишь незначительная ее часть усваивается самими микроорганизмами. Наряду с углекислотой в лесных почвах образуется незначительное количество сероводорода и ряда летучих органических веществ, которые подавляют жизнедеятельность патогенных микроорганизмов.

Биологическая фиксация газообразного азота. Биологическая фиксация газообразного азота почвы имеет важные последствия для круговорота веществ и почвенного плодородия. Эту роль выполняют азотфиксаторы, жи-

вущие свободно и в симбиозе. Свободноживущие в почве азотфиксирующие бактерии представлены родами *Azotobacter* и *Clostridium*. Энергию для связывания азота они получают при окислении различных безазотистых веществ, выделяющихся при минерализации перегноя. Количество фиксируемого ими азота в лесных почвах в среднем составляет 10 кг/га в год. В таежных почвах азотфиксирующих бактерий очень мало.

Особое значение для лесных экосистем имеют синезеленые водоросли родов *Ahabaena* и *Nostoc*, способные фиксировать атмосферный азот и накапливать его в виде минеральных соединений. После их отмирания почва обогащается солями азота, в которых особенно нуждаются лесные растения. Деятельность синезеленых водорослей приводит к ежегодному поступлению в лесные почвы до 100 кг солей азота на 1 га. После различного рода нарушений в лесах (пожары, карьеры и др.) почвенные водоросли наряду с другими пионерами-микроорганизмами начинают заселение таких участков и восстановление биоценоза.

Роль микроорганизмов в почве не сводится только к разрушению или созданию определенных веществ. В трофических сетях они присутствуют и как источник пищи для многих видов простейших почвенных животных.

4 Биопрепараты в земледелии и лесном хозяйстве

Биопрепараты – это широкая группа биологических средств, содержащих в своем составе микроорганизмы или вещества ими выделяемые, а также вытяжки активных компонентов из природных источников.

В последнее время систематическое использование средств химизации привело к сокращению численности многих видов микроорганизмов в почве. Однако, бактериальную массу на полях, отравленных многолетней химизацией, можно восстановить, притом за небольшой период времени. Технологии, основанные на применении эффективных микроорганизмов, являются безвредными, приводят к оздоровлению системы почва - растения и считаются перспективными во многих странах мира.

Положительное воздействие биопрепаратов, содержащих живые полезные микроорганизмы, на систему почва-растение проявляется в следующем:

- увеличивается сопротивляемость растений бактериальным и вирусным болезням, а также поражению вредителями;
- происходит санация почв при выращивании культур на одном месте;
- увеличивается процент всхожих семян и энергия прорастания;
- уменьшается воздействие стресса при посадке рассады и саженцев, усиливается корнеобразование;
- увеличивается накопление эссенциальных и снижается токсичных химических элементов и нитратов в растениях;
- увеличивается урожайность и длительность плодоношения растений;
- повышается качество и сохранность продукции.

Биопрепараты можно разделить на бактериальные удобрения и средства защиты растений.

Бактериальные удобрения не содержат питательных веществ; представляют собой культуры полезных для сельскохозяйственных растений почвенных микроорганизмов. При внесении этих удобрений в почву усиливаются биохимические процессы и улучшается корневое питание растений. Говоря о биоудобрениях, чаще всего имеют в виду бактериальные удобрения из клубеньковых бактерий, которые повышают биодоступность минеральных и органических соединений фосфора, магния, кальция, железа и цинка. Фитостимуляторы – это препараты бактерий, которые вырабатывают стимуляторы роста растений (фитогормоны). Фитогормоны ускоряют рост растений и помогают им формировать корневую систему, а также их наземные органы. В состав микоризных инокулянтов входят грибы, которые образуют разветвленную сеть гиф мицелия, увеличивающую всасывающую поверхность корневой системы. Благодаря таким инокулянтам растение получает больше воды и минералов (особенно фосфора) из почвы.

Микробные препараты являются важнейшими средствами защиты растений от вредителей и болезней в органическом (биологическом, экологическом) земледелии. Главной особенностью этих средств защиты является их безвредность для человека, окружающей среды, домашних и диких животных, насекомых (опылителей, энтомофагов) и других представителей биоценоза. В большинстве случаев в состав препаратов входят живые микроорганизмы: бактерии, грибы, вирусы. Некоторые из полезных микроорганизмов могут продуцировать природные токсины, антибиотические вещества, стимуляторы роста, содержащиеся в биопрепаратах. Другие (актиномицеты) при помощи биотехнологий при культивировании на питательных средах в процессе биосинтеза выделяют химические вещества, которые имеют высокую инсектицидную активность. Они поэтому и получили название биохимических средств защиты.

Все разрабатываемые препараты проходят стадию регистрационных испытаний и затем включаются в Государственный каталог средств защиты растений, разрешенных для применения в сельском и/или лесном хозяйстве, а также в личном подсобном хозяйстве.

На почвенную микрофлору влияют способы обработки почвы. Поэтому при выборе способа обработки почвы под ту или иную культуру необходимо знать, как он будет влиять на микробсообщества. В настоящее время в нашей стране наиболее распространенным способом обработки почвы является вспашка, которая создает в почве наиболее благоприятные условия для жизнедеятельности микрофлоры. Вспашка – это прием отвальной обработки, обеспечивающий оборачивание, крошение, рыхление, частичное перемешивание почвы, подрезание подземных органов растений, удобрений, возбудителей болезней и вредителей культурных растений рабочими органами отвальных и дисковых плугов.

Существует множество теорий подхода к обработке почвы, на основе исследований которых установлено, что по мере углубления в почву снижается численность микроорганизмов. Это связано с ухудшением воздушного

режима, накоплением токсических веществ в нижней толще почвы и рядом других факторов.

В зоне достаточного увлажнения верхний слой пахотного слоя более богат микроорганизмами, чем в неорошаемых, т.к. там верхние слои почвы сильно подсыхают. Таким образом, для каждой зоны необходимо использовать свой метод обработки почвы, в зависимости от климатических условий, состава почвы.

Внесение в почву удобрений не только улучшает питание растений, но и изменяет условия существования почвенных микроорганизмов. При благоприятных климатических условиях количество микроорганизмов и их активность после внесения удобрений возрастает. Усиливается распад гумуса.

Применение минеральных удобрений активизирует деятельность бактерий, снижает численность актиномицетов, увеличивает грибное население. Но под влиянием минеральных удобрений часто ухудшаются свойства почвы, увеличивается кислотность. Влияние органических удобрений также имеют позитивное влияние на почву и ее микрофлору.

Состав почвенной микрофлоры способны изменять пестициды. Пестициды в основном быстро разлагаются в почве и вследствие этого их влияние на почвенную флору и фауну незначительно. Передвижение пестицидов в почве происходит при поверхностном стоке, вызываемом осадками или орошением. Пестициды передвигаются в растворе или суспензии, скапливаясь в углублениях почвы. Данная форма передвижения пестицидов зависит от рельефа местности, интенсивности осадков, степени покрытия почв растительностью, периода времени, прошедшего с момента внесения пестицида. Количество пестицидов, передвигающихся с поверхностным стоком, составляет более 5% от внесенного в почву.

Пестициды отрицательно действуют на большинство представителей почвенной микрофлоры. Но, подавляя одни виды, они могут стимулировать развитие других. Например, *карбатион* подавляет развитие всех почвенных микроорганизмов, кроме актиномицетов. *Хлорпикрин* снижает количество грибов в почве, которое впоследствии восстанавливается, но при этом изменяется их видовой состав. Действие пестицидов на почвенные микроорганизмы (положительное и отрицательное) изменяет плодородие почвы, что сказывается на последующих звеньях лесного геоценоза.

РАЗДЕЛ 6 МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Тема 11 Поглощение элементов минерального питания

- 1 Необходимые макро- и микроэлементы, их содержание в растениях.
- 2 Поглощение элементов питания растениями.
- 3 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ.

1 Необходимые макро- и микроэлементы, их содержание в растениях

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.

– специфичность в потребности, накоплении и распределении по органам отдельных элементов у разных растений. 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.

Классификация минеральных элементов. Растения способны поглощать из окружающей среды в больших или меньших количествах практически все элементы периодической системы. Для нормальной жизнедеятельности растительного организма необходима лишь определенная группа основных питательных элементов, функции которых в растениях не могут быть заменены другими химическими элементами. В эту группу входят следующие 19 элементов: C, H, O, 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 C, H и O поступают в растения преимущественно в виде CO_2 , O_2 и H_2O . Натрий поглощается в относительно высоких количествах некоторыми видами сем. маревых, в частности свеклой, а также видами, адаптированными к условиям засоления, и в этом случае является необходимым. Кремний, который в особенно больших количествах встречается в солоmine злаковых, для риса является необходимым элементом. C, H, O, N называют **органогенами**.

О минеральном составе растений обычно судят по анализу золы, остающейся после сжигания органического вещества растений. Содержание минеральных элементов (или их окислов) в растениях выражают, как правило, в

процентах по отношению к массе сухого вещества или в процентах к массе золы. 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 – С, О, Н, N, Si, К, Са, Mg, Na, Fe, P, S, Al.

Микроэлементы – элементы, содержание которых составляет ниже тысячных долей процента. К этой группе относятся Mn, В, Cu, Zn, Ba, Ti, Li, I, Br, Ni, Mo, Co и др.

Иногда элементы, содержание которых составляет миллионные доли 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, К, Са, Mg, Fe, Al, Si, Na и др. (S – 0,1; P – 0,2; Mg – 0,2; Са – 0,5; К – 1).

Качественный состав элементов и их содержание в растении сильно варьируют в зависимости от различных условий. В тканях различных органов растения содержание золы также различно. Из всех органов растения наиболее богаты золой листья. Относительно высокое содержание зольных элементов в коре деревьев, корнях.

Необходимость элементов. 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. Потребление питательных веществ растениями в особенности усиливается в период цветения и последующего образования семян. Установлена различная степень чувствительности растений на разных этапах их развития к высоким концентрациям солей в почве, которые создаются при одновременном внесении в почву больших доз минеральных удобрений, что проявляется уже на самых первых этапах жизни растений, в момент прорастания семян – снижается всхожесть и энергия прорастания семян, угнетается развитие корневой системы, наблюдается ослабление синтеза белков.

Физиологическая роль и усвояемые соединения минеральных элементов.

Азот. Составляет около 1,5 % сухой массы растений. Он входит в состав белков, нуклеиновых кислот, липоидных компонентов мембран, фотосинтетических пигментов, витаминов и других жизненно важных соединений. Основными усвояемыми формами азота являются ионы *нитрата* и *аммония*.

Недостаток азота тормозит рост растений. Это выражается не только в низкорослости и слабом кущении, но и в появлении признаков ксероморфизма, как и при недостатке воды. Наблюдается мелколистность, перегиб кривой ярусной изменчивости размеров листа наступает раньше. Одновременно снижается ветвление корней, но соотношение массы корней и надземной системы может увеличиваться. Это приводит к уменьшению площади фотосинтетического аппарата и сокращению периода вегетативного роста, что снижает фотосинтетический потенциал и продуктивность посева.

Недостаток азота вызывает также серьезные нарушения энергетического обмена. Растения хуже используют световую энергию, так как снижается интенсивность фотосинтеза, раньше наступает световое насыщение, а компенсационная точка находится при более высокой интенсивности света. Интенсивность дыхания может возрасти, но уменьшаются сопряженность окисления с фосфорилированием и выработка АТФ. Кроме того, энергетические затраты на поддержание структуры цитоплазмы возрастают. Все это также приводит к снижению урожая.

И, наконец, азотное голодание влияет на водный режим растений. Недостаток азота снижает водоудерживающую способность растительных тканей, так как уменьшает количество коллоидно связанной воды. У растений снижается возможность внеустьичного регулирования транспирации и водоотдача возрастает. Поэтому низкий уровень азотного питания не только снижает урожай, но и уменьшает эффективность использования воды посевом.

Фосфор. Содержание его составляет 0,2-1,2 % сухой массы растения. В отличие от азота фосфор поглощается и функционирует в растении только в окисленной форме – в виде остатков ортофосфорной кислоты. Собственно весь фосфорный обмен сводится лишь к присоединению или переносу остатка фосфорной кислоты (фосфорилирование и трансфосфорилирование).

Фосфор – обязательный компонент таких важнейших соединений, как нуклеиновые кислоты, фосфопротеиды, фосфолипиды, фосфорные эфиры, сахара, нуклеотиды, принимающих участие в энергетическом обмене (АТФ, НАД, ФАД и др.), витаминов. Поэтому недостаток фосфора вызывает серьезные нарушения биосинтетических процессов, функционирования мембран, энергетического обмена. При недостатке фосфора корневая система бурее, слабо развивается, корневые волоски отмирают. Приостанавливается рост растений, задерживается созревание плодов.

Сера. Содержание серы в растительных тканях – 0,2-1,0 % сухой массы. Сера, как и фосфор, поступает в растение в окисленной форме, в виде аниона SO_4^{2-} , но на этом сходство заканчивается. В органические соединения сера входит только в восстановленной форме – в составе сульфгидрильных групп (-SH) и дисульфидных связей (-S-S-). Восстановление сульфата происходит преимущественно в листьях.

Сера принимает активное участие в многочисленных реакциях обмена веществ. Почти все белки содержат серосодержащие аминокислоты – метионин, цистеин, цистин. Важнейшие функции серы в белках – участие SH-групп и -S-S-связей в стабилизации трехмерной структуры белков и образо-

вание связей с коферментами и простетическими группами. Сочетание метильной и SH-группы обуславливает широкое участие метионина в образовании активных центров ферментов. С этой аминокислоты начинается синтез всех полипептидных цепей.

Другая важнейшая функция серы в растительном организме состоит в поддержании определенного уровня окислительно-восстановительного потенциала в клетке, необходимого для нормального функционирования всех ферментных систем.

Многие виды растений в малых количествах содержат летучие соединения серы. Например, сульфоксиды входят в состав фитонцидов лука и чеснока. Представители семейства крестоцветные синтезируют серосодержащие горчичные масла.

Недостаточное снабжение растений серой тормозит белковый синтез, снижает фотосинтез и скорость роста растений, особенно надземной части.

Калий. Содержание калия в растениях составляет около 1 % в расчете на сухую массу. В растительных тканях его гораздо больше, чем других катионов. Содержание калия в растениях в 100 – 1000 раз превосходит его уровень во внешней среде. Поступает калий в растение в виде катиона K^+ . Калий не входит ни в одно органическое соединение. В клетках он присутствует в основном в ионной форме и легко подвижен. В наибольшем количестве калий сосредоточен в молодых растущих тканях, характеризующихся высоким уровнем обмена веществ.

Известно участие калия в регуляции вязкости цитоплазмы, в повышении гидратации ее коллоидов и водоудерживающей способности. Калий служит основным противоионом для нейтрализации отрицательных зарядов неорганических и органических анионов. Высокая подвижность калия создает ионную асимметрию и разность электрических потенциалов на мембране, т.е. обеспечивает генерацию биотоков в растениях.

Калий составляет основную часть катионов клеточного сока и принимает активное участие в осморегуляции. Важное значение имеет транспорт калия при открывании и закрывании устьиц. Транспорт углеводов в растениях также связан с перераспределением калия. Под влиянием калия увеличивается накопление крахмала в клубнях картофеля, сахарозы в сахарной свекле, моносахаридов в плодах и овощах, целлюлозы, гемицеллюлоз и пектиновых веществ в клеточных стенках растений. В результате повышается устойчивость злаков к полеганию, к грибным и бактериальным заболеваниям.

Калий является активатором многих ферментных систем. Он необходим для включения фосфата в органические соединения, синтеза белков, полисахаридов и рибофлавина – компонента флавиновых дегидрогеназ.

Снабжение калием особенно важно для молодых, активно растущих органов и тканей. При дефиците калия снижается функционирование камбия, нарушаются процессы деления и растяжения клеток, развитие сосудистых тканей, уменьшается толщина клеточной стенки эпидермиса. В результате укорачивания междоузлий могут образоваться розеточные формы растений. Недостаток калия снижает продуктивность фотосинтеза прежде всего за счет

уменьшения оттока ассимилятов из листьев.

Кальций. Входит в состав растений в количестве 0,2 % сухого вещества. Поступает в растение в виде иона Ca^{2+} . Кальций накапливается в старых органах и тканях. При снижении физиологической активности клеток кальций из цитоплазмы перемещается в вакуоль и откладывается в виде нерастворимых соединений щавелевой, лимонной и других кислот. Это значительно снижает подвижность кальция в растении.

В клетках большое количество кальция связано с пектиновыми веществами клеточной стенки и срединной пластинки. При недостатке кальция клеточные стенки ослизняются.

Важная роль принадлежит ионам кальция в стабилизации структуры мембран, регуляции ионных потоков и биоэлектрических явлениях. Его относительно много содержится в митохондриях, хлоропластах и ядрах, а также в комплексах с биополимерами пограничных мембран клетки. Большая часть катионообменной поверхности корня занята кальцием. Кальций наряду с протоном водорода принимает активное участие в первичных механизмах поступления ионов в клетки корня. Ограничивая поступление других ионов в растения, кальций способствует устранению токсичности избыточных концентраций ионов аммония, алюминия, марганца, железа, повышает устойчивость к засолению, снижает кислотность почвы.

Кальций активирует ряд ферментных систем клетки, например, дегидрогеназы, амилазы, фосфатазы, киназы, липазы. Его действие основано на участии в образовании четвертичной структуры белка, создании мостиков в фермент-субстратных комплексах, влиянии на состояние аллостерических центров.

При недостатке кальция в первую очередь страдают меристематические ткани и корневая система. У делящихся клеток не образуются клеточные стенки, в результате возникают многоядерные клетки. Прекращается образование боковых корней и корневых волосков. Недостаток кальция вызывает также набухание пектиновых веществ, что приводит к ослизнению клеточных стенок и загниванию растительных тканей.

Магний. Содержание магния в растительных тканях составляет около 0,2 % сухой массы. Особенно много магния в молодых растущих частях растения, а также в генеративных органах и запасающих тканях. Магний поступает в растение в виде иона Mg^{2+} , и, в отличие от кальция, обладает сравнительно высокой подвижностью. Легкая подвижность Mg объясняется тем, что почти 70 % этого катиона в растениях связано с анионами органических и неорганических кислот. Около 10-12 % магния входит в состав хлорофилла.

Магний является активатором ряда ферментных систем: фосфокиназ, РДФ-карбоксилазы, АТФ-аз, енолаз, ферментов цикла Кребса, пентозофосфатного пути, спиртового и молочнокислого брожения. Магний также активирует процессы транспорта электронов при фотофосфорилировании. Mg^{2+} необходим для формирования рибосом и полисом, для активации аминокислот и синтеза белков. Он активирует ДНК- и РНК-полимеразы, участвует в

образовании определенной пространственной структуры нуклеиновых кислот.

Магний усиливает синтез эфирных масел, каучуков. Образуя комплексное соединение с аскорбиновой кислотой, он предотвращает ее окисление. Недостаток магния приводит к нарушению фосфорного, белкового и углеводного обменов. При магниевом голодании нарушается формирование пластид: граны слипаются, разрываются ламеллы стромы, просветляется матрикс хлоропластов. Впоследствии развиваются хлороз и некроз листьев.

Железо. Входит в состав растения в количестве 0,08 %. Поступает в растение в виде Fe^{3+} и Fe^{2+} . Роль железа в большинстве случаев связана с его способностью к обратимым окислительно-восстановительным превращениями участием в транспорте электронов.

Железо входит в состав участников ЭТЦ фотосинтетического и окислительного фосфорилирования (цитохромов, ферредоксина), является компонентом ряда оксидаз (цитохромоксидазы, каталазы, пероксидазы).

Кроме того, железо является составной частью ферментов, катализирующих синтез предшественников хлорофилла (аминолевулиновой кислоты и протопорфиринов). Поэтому недостаток железа вызывает глубокий хлороз в развивающихся листьях, которые могут быть совершенно белыми, и тормозит два важнейших процесса энергообмена растения – фотосинтез и дыхание.

Растения могут включать железо в запасные вещества. В этом отношении интересен содержащийся в пластидах ферритин – белок, который содержит железо в негеминной форме. На долю железа может приходиться до 23 % сухой массы ферритина.

Медь. Поступает в растение в виде иона Cu^{2+} и Cu^+ . В основе ее функционирования лежит способность к обратимым окислительно-восстановительным превращениям: $\text{Cu}^{2+} \leftrightarrow \text{Cu}^+$.

Она входит непосредственно в состав ряда ферментных систем, относящихся к группе оксидаз, таких, как полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза, тирозиназы. Два атома меди функционируют в цитохромоксидазном комплексе дыхательной цепи митохондрий.

Большая часть меди (75 % всего содержания в листе) концентрируется в хлоропластах. Здесь сосредоточен медьсодержащий белок синего цвета – пластоцианин, осуществляющий перенос электронов между ФСII и ФСI.

Кроме того, медь активирует ряд ферментов, в частности нитратредуктазу, а также протеазы, т.е. играет определенную роль в азотном обмене. Необходимо отметить также участие меди в гормональной регуляции в растении. Медьсодержащий фермент полифенолоксидаза регулирует содержание и активность в растениях ауксинов и ингибиторов роста фенольной природы. Это лежит в основе способности меди повышать устойчивость растений к полеганию и неблагоприятным условиям среды.

Недостаток меди вызывает задержку роста и цветения. У плодовых культур при остром дефиците меди наблюдается суховершинность.

Марганец. Он поступает в растение в виде ионов Mn^{3+} . Марганец активирует ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса (дегидрогеназы

яблочной и лимонной кислот), а также участвующие в окислении важнейшего фитогормона – ауксина (индолилуксусной кислоты).

Марганец принимает участие в процессе восстановления нитратов до аммиака, в связи с чем растения, испытывающие недостаток марганца, не могут использовать нитраты в качестве источника азотного питания.

Марганец необходим для нормального протекания фотосинтеза, он участвует в этом процессе на этапе разложения воды и выделения кислорода (фотолиз воды), а также восстановления CO_2 . Марганец способствует оттоку сахаров из листьев.

Этот элемент играет специфическую роль в поддержании структуры хлоропластов. В отсутствие марганца хлорофилл быстро разрушается на свету.

Марганец является кофактором РНК-полимеразы, ответственной за синтез мРНК в ядре, и ауксиноксидазы – ферментативного комплекса, разрушающего ИУК, поэтому он очень важен для ростовых процессов.

Установлено также влияние марганца на поступление веществ в растение. При исключении марганца из питательной среды в тканях растений возрастает уровень основных элементов минерального питания, нарушается их соотношение.

Особенно чувствительны к недостатку марганца злаковые, корнеплоды, картофель.

Цинк. Поступает в растение в виде иона Zn^{2+} . Цинк входит в состав фермента карбоангидразы, катализирующей гидратацию CO_2 в H_2CO_3 . Этот фермент играет важную роль в поддержании запасов CO_2 для фотосинтеза.

В качестве кофактора Zn участвует в синтезе растительного гормона – ауксина (ИУК). Недостаток цинка приводит к резкому торможению роста и формирования побегов, растения приобретают розеточные формы. Zn также выступает в качестве активатора ряда ферментов гликолиза (гексокиназы, альдолазы, триозофосфатдегидрогеназы) и пентозофосфатного пути (дегидрогеназ глюкозо-6-фосфата и фосфоглюконата).

При дефиците цинка в растениях накапливаются редуцирующие сахара и уменьшается содержание сахарозы и крахмала, увеличивается количество органических кислот и небелковых соединений азота – свободных аминокислот и амидов. При недостатке цинка в растениях нарушается также фосфорный обмен: включение фосфора в органические соединения и замедление его транспорта из корней в надземную часть.

Молибден. Поступает в растение в виде аниона MoO_4^{2-} и концентрируется в молодых растущих частях. Молибден играет особо важную роль в азотном обмене растений. Это связано с тем, что он входит в активный центр фермента, восстанавливающего нитраты, – нитратредуктазу, а также является компонентом активного центра нитрогеназы бактериоидов, фиксирующих атмосферный азот в клубеньках бобовых. Как металл-активатор молибден необходим в реакциях аминирования и переаминирования, для включения аминокислот в пептидную цепь, функционирования различных фосфатаз. Он оказывает влияние на уровень накопления аскорбиновой кислоты.

При дефиците молибдена рост растений тормозится. Особенно чувствительны к недостатку молибдена бобовые и овощные культуры.

Бор. Поступает в растение в виде аниона борной кислоты. Это один из наиболее важных микроэлементов, особенно для двудольных растений. При его недостатке нарушаются синтез, превращение и транспорт углеводов, формирование репродуктивных органов, происходят гибель меристематических клеток и деградация проводящей системы растений. Бор имеет специфическое значение для растения благодаря своей уникальной роли в фенольном обмене. Предполагается, что при недостатке бора в клетках двудольных растений накапливаются фенолы и супероптимальные концентрации ауксинов, что нарушает синтез нуклеиновых кислот и белков; затем нарушаются ритм деления клеток и структура клеточных стенок, появляются уродливые изменения в формирующихся листьях конуса нарастания. На заключительной стадии борного голодания под действием полифенолоксидаз в клетке накапливаются токсичные хиноны которые приводят к отмиранию конусов нарастания.

Диагностика недостаточности элементов питания. Для повышения продуктивности посевов необходимо создать оптимальные условия питания растений и контролировать их в течение вегетации. Существует несколько причин, обуславливающих недостаток или избыток элементов питания в почве: недостаточное внесение одного или нескольких питательных веществ с удобрениями; одностороннее применение удобрений (особенно азотных); свойства почвы, препятствующие поступлению питательных веществ в растения; возделывание интенсивных сортов, обладающих повышенной потребностью в питательных элементах; неравномерность поглощения веществ растениями на протяжении онтогенеза и др.

Корректировка питания должна проводиться на протяжении всей вегетации, особенно на ранних этапах развития растений.

Диагностику питания растений подразделяют на почвенную и растительную. *Почвенная диагностика* проводится путем агрохимического анализа почвы и сопоставления полученных данных с установленными нормативами. Однако анализ почвы не всегда достаточен для определения обеспеченности растений минеральным питанием из-за сложности взаимосвязей элементов, физико-химических и других свойств почвы. Кроме того, потребность растения зависит от многих факторов среды: освещенности, температуры, снабжения водой. Поэтому для получения более объективной информации об обеспеченности растений минеральным питанием наряду с почвенной проводят растительную диагностику.

Классификация методов *растительной диагностики*.

1. Визуальная диагностика – определение нарушения питания по внешнему виду растений.
2. Метод инъекции или опрыскивания. Используют главным образом для диагностики питания микроэлементами.
3. Морфобиометрическая диагностика по приросту массы, числу и размерам органов, величине и структуре урожая.

4. Химическая диагностика – химический анализ растений по фазам их развития.

2 Поглощение элементов питания растениями

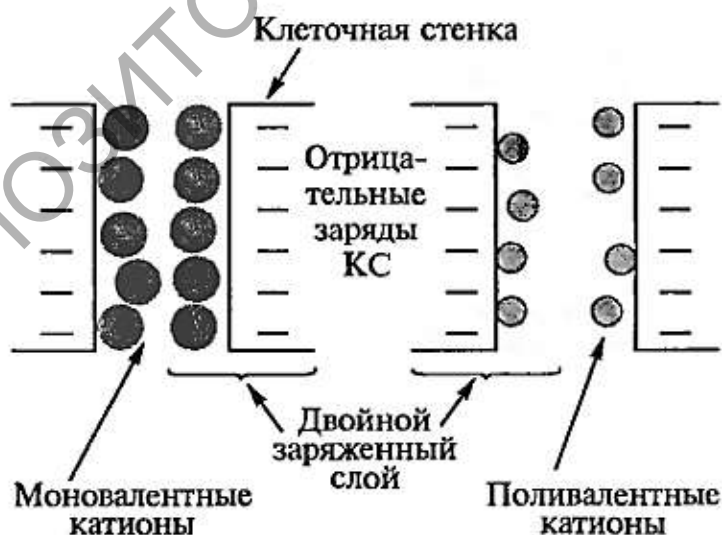
В почвенном растворе ионы находятся в свободном состоянии или связаны с почвенными коллоидами. Поглощаются элементы минерального питания чаще всего в ионной форме.

Не только различные соли, но даже анион и катион одной и той же соли поступают в растение из раствора с разной 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. 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.

Как и поступление воды, процесс поглощения делят на два этапа: 1-й – поступление ионов из почвы или питательного раствора в свободное пространство клетки; 2-й – передвижение их из свободного пространства через плазмалемму в протопласт. Иногда поглощенные ионы могут транспортироваться из цитозоля в вакуоль или в другую органеллу.

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. Апопласт включает клеточные стенки с их межмицеллярными и межфибриллярными просветами, межклетники, сосуды ксилемы, а в корне также слизи, покрывающие его поверхность. Симпласт состоит из протопластов клеток, соединенных плазмодесмами, его внешней границей служат плазматические мембраны. В силу особенностей растительной клетки он имеет и вторую внутриклеточную границу – тонопласт, отделяющий цитозоль от вакуоли.



Симпласт состоит из протопластов клеток, соединенных плазмодесмами, его внешней границей служат плазматические мембраны. В силу особенностей растительной клетки он имеет и вторую внутриклеточную границу – тонопласт, отделяющий цитозоль от вакуоли.

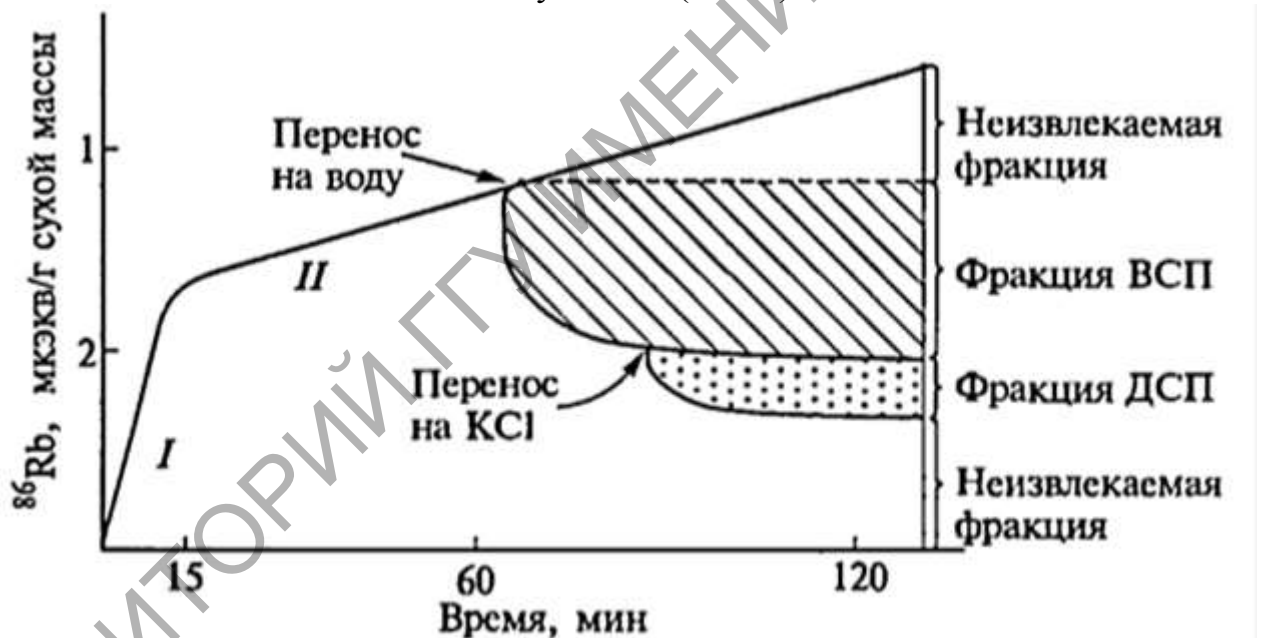
Поступление ионов в апопласт. Питательные вещества не просто проходят через апопласт на пути к плазмалемме, но благодаря физико-химическим

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 минутами. Проводимость клеточной стенки для воды по сравнению с плазмалеммой значительно выше.

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.

Считается, что в среднем отношение ВСП : ДСП составляет 4:1. 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



с определенными трудностями. Одна из трудностей – наличие гидратированной воды, окружающей ион и значительно увели-

чивающей его объем.

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.

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.

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 молекулы 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.

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 гидролизировано. 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 противоположном 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.

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 про-

тонами 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 функции в различных частях растений, что позволяет транспортировать вещества из одной ткани в другую.

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^+ –АТФазы 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 осмотические 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.

Главный орган поглощения элементов минерального питания – корень. Корневая система неоднородна не только анатомически, но и физиологически. Разные зоны корня, отличающиеся разной скоростью роста, дыхания, поглощают вещества тоже с различной интенсивностью. Наиболее активно поглощают вещества клетки зоны растяжения и зоны корневых волосков. Зона наибольшего поглощения, зависящая от особенностей растения, почвы, уровня грунтовых вод, орошения и распределения элементов минерального питания, с возрастом растения опускается вниз. Итак, в каждом корне существует значительный градиент поглотительной способности, который уменьшается от кончика корня к его базальной части.

Если корень в течение какого-то времени поглощает вещества, то их концентрация около активно поглощающих участков корня уменьшится и скорость поглощения будет зависеть от скорости диффузии ионов в почве. У растущего кончика корня положение иное. Его клетки не только лучше поглощают, но благодаря делению и растяжению клеток кончик продвигается все дальше и дальше в новые участки почвы, где запасы необходимых веществ еще не истощились. В процессе роста корень двигается к питательным веществам. Поглощение в растущей части происходит намного быстрее, чем в других зонах корня, вблизи которых доставка веществ лимитирована. Чем быстрее ветвится корень, тем больше данная корневая система имеет зон растяжения и зон корневых волосков, т.е. зон активного поглощения.

Однако неправильно было бы думать, что мощное развитие корней всегда является обязательным условием для удовлетворения потребностей растения в питательных веществах. Например, огромное количество сортов сахарного тростника с сильно развитой корневой системой низкоурожайны, поскольку много сахарозы расходуется на дыхание корней. Развитие растениями мощной и сильно разветвленной корневой системы является формой приспособления к поглощению малоподвижных веществ, к тому же часто весьма рассеянных в почве. При наличии в корнеобитаемой среде питательных веществ в легкодоступной форме и в достаточной концентрации мощное развитие корней не нужно, потому что корневая система работает обычно не с полной нагрузкой.

Неравномерное распределение в почве питательных веществ привело к тому, что у корней в процессе эволюции выработалась способность быстрее расти в том направлении, где больше концентрация недостающего элемента. Это свойство получило название **хемотропизма**.

Итак, скорость и направление движения корня в почве, величина поверхности, активно поглощающей соли и снабжающей ими другие органы, скорость включения ионов в метаболизм обусловлены ростом корня. Следствием этой зависимости является то, что при недостатке питательных веществ прежде всего тормозится рост побегов, а рост корней в длину, наоборот, стимулируется, что позволяет корню быстрее пройти слой почвы, бедный питательными веществами.

Значение изучения закономерностей формирования корневых систем и поглощения ими элементов минерального питания важно, во-первых, для

решения некоторых вопросов агротехники (глубины пахотного слоя, глубины заделки семян и удобрений, выбора методов обработки почвы и орошения); во-вторых, существуют определенные корреляции между развитием корней и приспособляемостью растений к засухе, к повышенной влажности или к повреждению вредителями.

3 Влияние внешних факторов на поглощение и усвоение минеральных элементов

Минеральное питание растений зависит от **содержания в почве** необходимых макро- и микроэлементов и от **доступности** макро- и микроэлементов для корней. Большая часть питательных элементов находится в нерастворимой и мало доступной для растений форме. Лишь сравнительно небольшая доля минеральных солей находится в почвенном растворе и легко поглощается корнями растений.

Прочное удерживание минеральных и органических соединений почвой называется ее поглощающей способностью. Различают механическую, физическую, физико-химическую, химическую и биологическую поглощающую способность почвы. Вся совокупность компонентов почвы, обладающих ионообменной способностью, называется почвенным поглощающим комплексом (ППК). Входящие в состав ППК ионы носят название обменных или поглощенных. Обменные катионы являются одним из непосредственных источников минерального питания растений, состав ППК отражается на образовании органоминеральных соединений, структуре почвы и ее кислотности. ППК способен удерживать минеральные ионы, защищая их от вымывания. Вместе с тем это свойство почвы создает определенные трудности в добытии корнями элементов их почвенного питания.

Растения, прежде чем поглотить недоступные формы питательных веществ, должны перевести их с помощью своих корневых выделений в доступную растворимую форму. Этому способствуют и различные микроорганизмы почвы, в особенности обитатели ризосферы. При тесном соприкосновении корней с почвенным поглощающим комплексом возможно контактное обменное поглощение минеральных ионов.

Важными факторами являются концентрация почвенного раствора и соотношение элементов минерального питания. При недостаточной концентрации питательного раствора растения хуже растут и страдают от недостатка минерального питания. Повышение концентрации также неблагоприятно действует на рост и вызывает преждевременное старение растений. Оптимальная концентрация питательного раствора, т.е. та которой обеспечивается в данных условиях наибольшая продуктивность растений, сильно варьирует и постоянно изменяется в различные периоды онтогенеза для одного вида для одного вида растений.

Температура. В процессе длительной эволюции корни растений приспособились к осуществлению своей нормальной жизнедеятельности при более низкой температуре, чем надземная часть. Оптимальная температура почвы для поглощения ионов корнями примерно на 8–10 °С ниже, чем для

ряда процессов, происходящих в надземной части, и составляет около 20 °С, максимальная – около 40 °С и минимальная – около 0 °С.

Причины снижения активности поглощения минеральных элементов при пониженной температуре почвы сводятся, прежде всего, к резкому уменьшению интенсивности дыхания корней. Кроме того, на холоде наблюдается сильное повышение вязкости цитоплазмы клеток поглощающих корневых окончаний и уменьшение проницаемости мембран для ионов солей.

Высокая температура почвы порядка 40 °С и более в умеренном климате встречается сравнительно редко. В этих случаях поглощение резко ингибируется ввиду инактивации ферментов дыхательных систем, участвующих в поглощении минеральных элементов. Инактивируются также различные переносчики ионов питательных солей.

Аэрация почвы. На поглощение элементов минерального питания оказывает влияние аэрация почвы, доступность кислорода почвенного воздуха для корней растений. Рыхлая структурная почва оптимальной влажности содержит достаточное количество кислорода, равное 8 – 10 %. Несмотря на более низкое по сравнению с воздухом атмосферы содержание кислорода в воздухе почвы, растениям его вполне достаточно для осуществления жизнедеятельности корневых систем. Здесь также налицо признаки адаптации корней к почвенным условиям.

Вместе с тем в сильно уплотненной или затопленной почве содержание кислорода может падать почти до нуля. В этом случае поглощение минеральных элементов сильно ингибируется и может прекратиться вовсе. Особенно резкое снижение интенсивности поглощения минеральных элементов

наблюдается при уменьшении содержания кислорода до 3 % и ниже. В пределах от 21 до 5 % содержания кислорода в почве скорость поглощения минеральных элементов изменяется мало.

Основной причиной снижения интенсивности поглощения минеральных элементов при недостатке кислорода является подавление аэробного дыхания корневых систем, нарушение энергообмена, ибо усвоение ионов – процесс метаболический, связанный с затратами энергии макроэргов АТФ.

Наиболее благоприятной влажностью почв для



нормального протекания процесса поглощения элементов минерального питания является содержание воды, равное 60 -70 % от полной влагоемкости. Изменение влажности почвы в ту или иную сторону от этой величины отрицательно сказывается на минеральном питании растений. Так как поглощение воды и минеральных элементов осуществляется различными механизмами, то влияние водного режима почвы на минеральный обмен оказывается в основном косвенным путем, через нарушение водообмена растений, а через него и фотосинтеза. Снижение интенсивности фотосинтеза отрицательно влияет на углеводный обмен растений и на процесс дыхания корней, их энергетику. Именно нарушение энергетического обмена корневых систем в почве с недостатком или чрезмерным избытком влаги является главной причиной сдвигов в минеральном питании растений в условиях засушливых или затопленных почв.

Деятельность корневых систем зависит от кислотности почвы (рН почвенного раствора). В процессе длительной эволюции большинство растений приспособилось к существованию на почвах с нейтральной, слабокислой или слабощелочной средой. Это нейтрофилы. Встречаются и растения, для которых предпочтительнее более кислые почвы. К ним относятся сфагнум, осоки, хвоши, багульник и другие болотные растения, черника, щавель, картофель, люпин, табак, рожь, а из древесных растений – ель, рябина, пихта и некоторые другие. Лучше растут на слабощелочных почвах мать-и-мачеха, люцерна, горчица, дуб, ясень, лиственница.

Исследования показали, что смещение рН в кислую сторону способствует более активному поглощению анионов, а в щелочную – катионов. Так, например, в слабокислой среде при $\text{pH} = 5$ корнями растений более активно поглощается нитратный ион NO_3^- , а нейтральной – аммиачный NH_4^+ (Д. Н. Прянишников).

Особенно важно обеспечить растение достаточным количеством питательных веществ в так называемый критический период, когда размеры потребления элементов питания могут быть, ограниченны, поэтому их недостаток в это время резко ухудшает рост и развитие растения, так же как и в период максимального поглощения, характеризующийся наиболее интенсивным потреблением питательных веществ.

Высокая чувствительность, как к недостатку, так и к избытку элементов минерального питания наблюдается у растений в начальный период роста, являющийся критическим в отношении фосфорного питания. Большая требовательность молодых растений к условиям минерального питания объясняется высокой напряженностью синтетических процессов, происходящих в это время в растительном организме, и одновременно слаборазвитой корневой системой.

Таким образом, в начальный период роста растения, как правило, нуждаются в больших количествах фосфора по сравнению с азотом и калием. Усиление азотного и отчасти фосфорного питания в период бутонизации и цветения способствует увеличению урожая зерновых.

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. Тесное сожительство корней высших растений и грибов носит название **микоризы**.

Гифы гриба более чем на порядок тоньше корневых волосков, и поэтому способны проникать в тончайшие поры почвенных минералов. 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.

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.

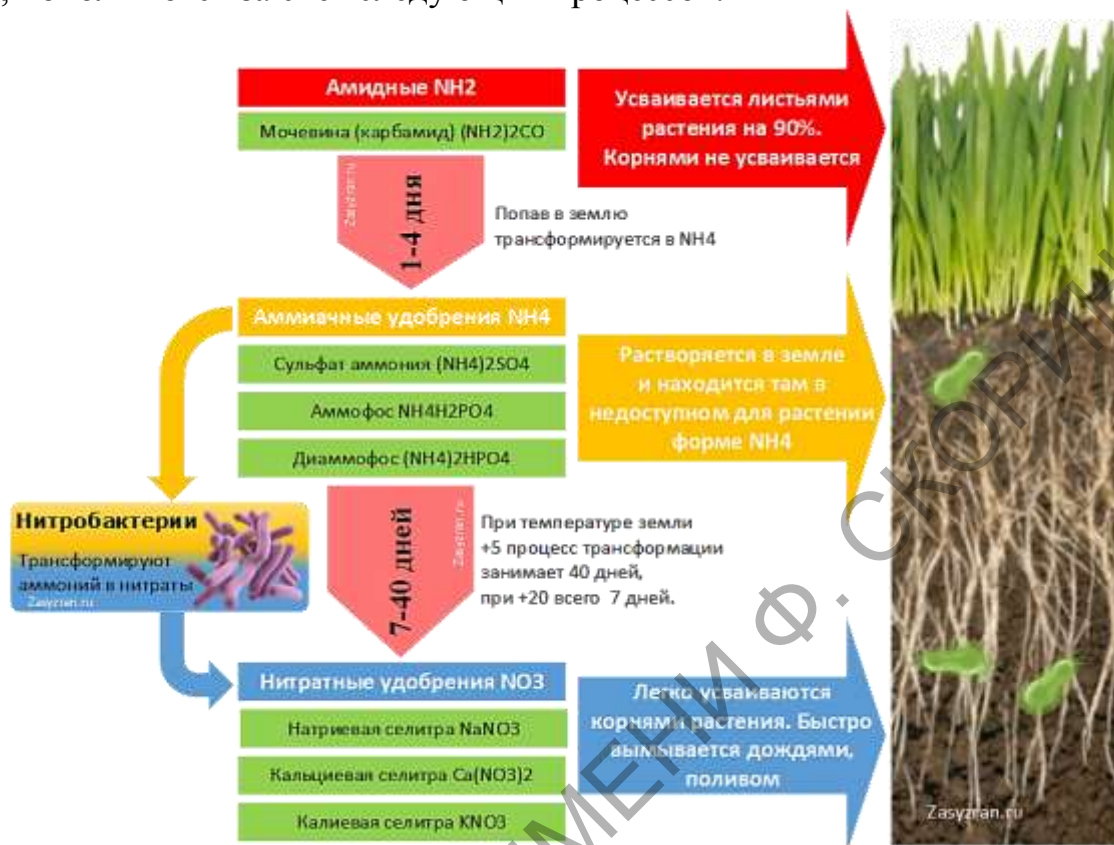
Тема 12 Ассимиляция, транспорт и круговорот элементов минерального питания

- 1 Ассимиляция азота, фосфора и серы.
- 2 Транспорт минеральных веществ в растении.
- 3 Выделение веществ растениями.
- 4 Физиологические основы применения удобрений в лесном хозяйстве.

1 Ассимиляция азота, фосфора и серы

Формы азота, используемые растением. Растения 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:



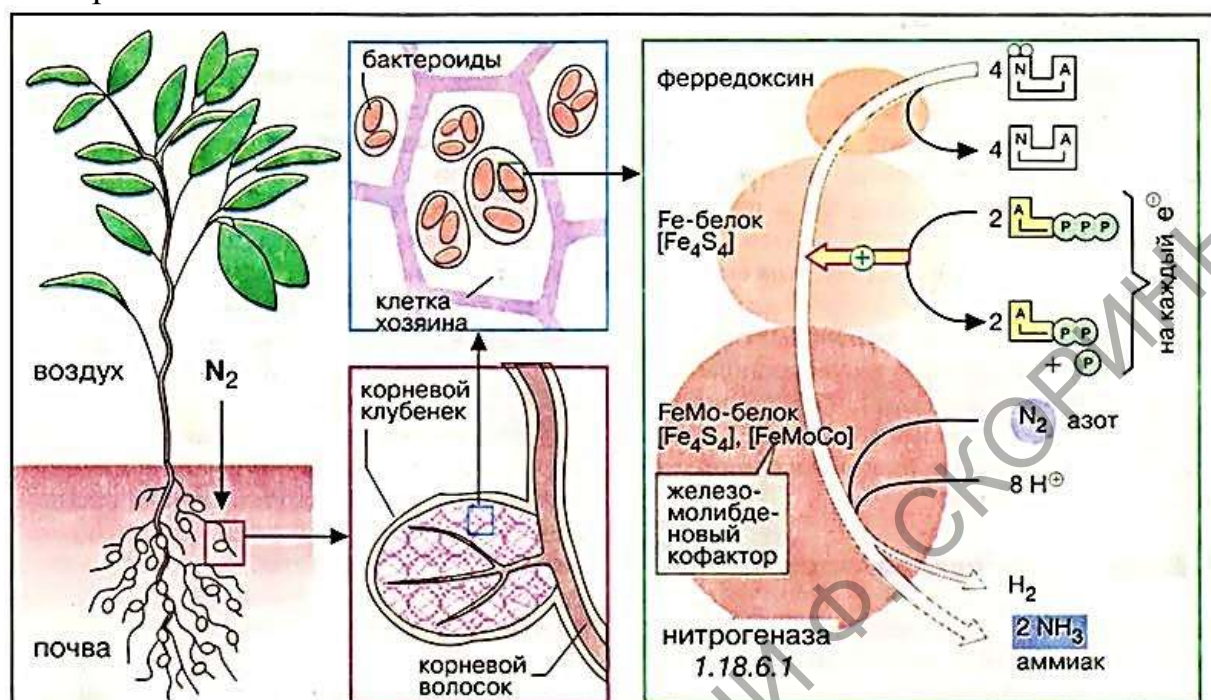
Аммонификация – это разложение микроорганизмами азотсодержащих органических соединений (белков, мочевины, нуклеиновых кислот и др.) с образованием свободного аммиака. Процесс аммонификации в обыденной жизни называют **гниением**, поскольку при этом наряду с аммиаком выделяется сероводород, метилмеркаптан и др. вещества с характерным неприятным запахом.

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).

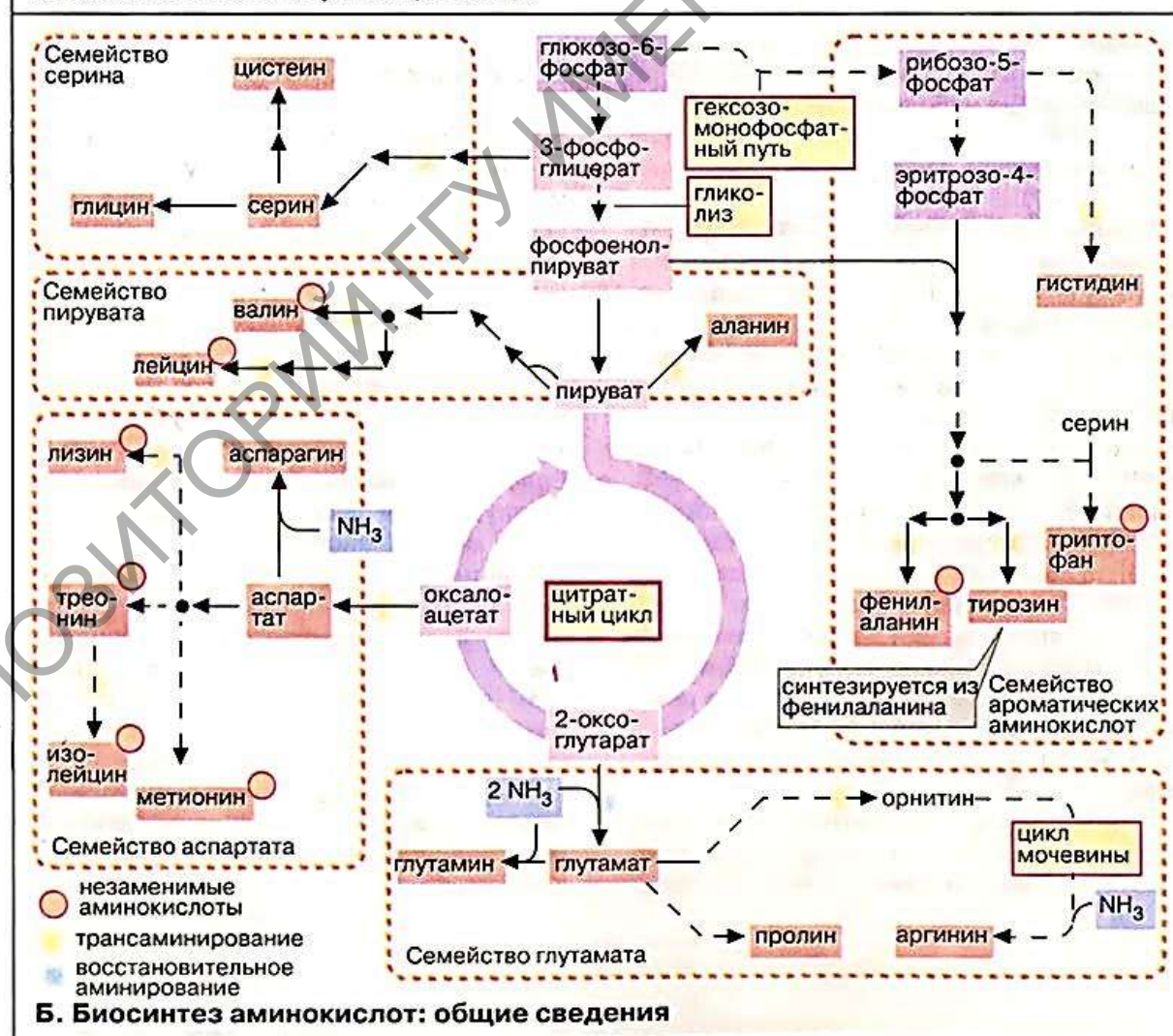
Денитрификация (восстановление нитрата) – сумма микробиологических процессов восстановления нитратов до нитритов и далее до газообразных оксидов и молекулярного азота. В результате их азот возвращается в атмосферу и становится недоступным большинству организмов. Осуществляется только прокариотами (причём 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. 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), циа-

нобактерий с голосеменными и актиномицетов с небобовыми покрытосеменными растениями.



А. Симбиотическая фиксация азота

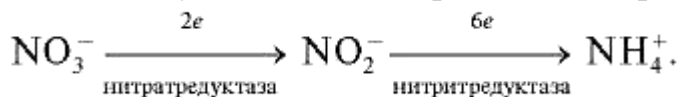


Бобовые – самая большая группа растений, образующих «товарищество» с бактериями-азотфиксаторами рода *Rhizobium*. Корневые системы бобовых растений обладают специфическими корневыми выделениями. Благодаря этому клубеньковые бактерии скапливаются вокруг корневых волосков, которые при этом скручиваются. Такая способность организмов передвигаться в ответ на узнавание химических продуктов, называется хемотаксисом.

Бактерии, внедрившиеся в корневой волосок, в виде сплошного тяжа (т.н. инфекционные шнуры), состоящего из соединенных слизью бесчисленных бактерий, проникают в паренхиму корня. Клетки перикала 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.

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).

Поглощение и 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 ра-

нее нитрат служит эндогенным источником N для новых азотпотребляющих синтезов. С другой, стороны, нитрат, местом накопления которого служит вакуоль, выполняет осморегуляторную функцию.

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). 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, катализируемое нитритредуктазой (НнР). Далее аммоний включается в состав аминокислот в реакциях первичного аминирования и амидирования.

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 органических соединений через синтез амидов и аминокислот. 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 B_6 (пиридоксальфосфат). Трансаминазы находятся в цитозоле, хлоропластах, митохондриях, глиоксисомах и пероксисомах.

Фосфорсодержащие соединения. 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 ($\text{F}_\text{н}$) в почвах. Специальную помощь в поглощении труднодоступного для растения $\text{F}_\text{н}$ 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.

Поступление фосфата в клетку через плазмалемму, или вход, происходит против «крутого» электрохимического потенциала на мембране и обеспечивается транспортерами. Выход $\text{F}_\text{н}$ из клетки происходит пассивно через канал.

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.

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.

Второе место по интенсивности вовлечения фосфата в метаболизм занимают реакции фосфорилирования глюкозы и триоз в гликолизе.

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 Р 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.

Сера, ее усвоение и метаболизм в растениях. 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 невозстановленном виде. Восстановление сульфата, необходимое для включения серы в состав органических соединений, происходит в пластидах, преимущественно в хлоропластах.

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.

Из наиболее функционально важных серосодержащих органических молекул следует назвать ацетилкоэнзим А (ацетил-СoА), липоевую кислоту, биотин, тиаминпирофосфат (витамин B_1). SH-группа коэнзима А образует высокоэнергетическую тиоэфирную связь с ацильными группами кислот. В частности, ацетил-СoА 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.

Ассимиляторное восстановление сульфата до сульфида происходит с помощью АТФ в присутствии ионов магния.

2 Транспорт минеральных веществ в растении

Ближний (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 поверхности 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 компарментом, по которому осуществляется радиальный транспорт, по крайней мере, некоторых ионов, могут быть эндоплазматический ретикулум и демотрубочки.

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.

Дальний транспорт ионов. Перераспределение и реутилизация минеральных веществ. 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 эксудата 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 эксудате. Азот представляет исключение, 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 $pH < 7$. 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.

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 ($Ca^{2+} > K^{+}$), 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.

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 pH 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 – со-

ставная 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.

Растения характеризуются большой экономичностью в потреблении питательных веществ. Это выражается в их способности к *реутилизации*, т.е. повторному использованию основных элементов минерального питания. Повторному использованию подвергается большинство элементов минерального питания. Наиболее подвижен калий, хорошо реутилизированы азот и фосфор. Однако есть элементы, которые практически не реутилизированы. К ним относятся кальций, бор, очень слабо реутилизировано железо. Это связано с малой лабильностью и плохой растворимостью соединений, в которые входят эти элементы. Магний и сера по степени реутилизации занимают промежуточное положение.

Возможность повторного использования отдельных элементов оказывает влияние на их распределение в растении. Для элементов, подвергающихся реутилизации, характерен *базипетальный градиент* распределения, т.е. чем выше расположен лист и чем он моложе, тем больше в нем азота, фосфора и калия. Это особенно проявляется при недостатке данного элемента в почве. Для элементов, не подвергающихся повторному использованию (кальций, железо, бор), характерен *акропетальный градиент*. Чем старше орган, тем больше содержание в нем указанных элементов.

Благодаря реутилизации веществ растущие части растения на более поздних фазах роста получают значительную часть необходимых им элементов. У многолетних культур перед осенним листопадом большие количества ионов оттекают из листьев в корни, стволы и органы запаса.

Поглощение ионов клетками листа; отток ионов из листьев. 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 однодольных, 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 железах.

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 pH 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.

3 Выделение веществ растениями.

Еще в начале XIX в. исследователи обратили внимание на то, что корни могут не только поглощать, но и выделять элементы минерального питания в окружающую среду. Изучение поглощения веществ корнями в течение нескольких суток за небольшие промежутки времени (каждые 1-2 ч) показало, что поглощение калия, кальция, нитратов, фосфатов и сульфатов чередуется с их выделением. Однако поглощается ионов больше, чем их выделяется, поэтому с увеличением временного интервала между взятием проб создается впечатление, что корни только поглощают вещества.

Было установлено, что выделяются калий, нитраты, фосфаты, сульфаты. В корневых выделениях (эксудатах) были обнаружены и органические вещества: щавелевая, лимонная, яблочная, янтарная, фумаровая кислоты (промежуточные продукты дыхания), аминокислоты и амиды (продукты первичной ассимиляции азота), а также нуклеиновые кислоты, ферменты, витамины, сахара (глюкоза, фруктоза). Практически выделяются все водорастворимые вещества. Следовательно, корни растений способны выделять во

внешнюю среду вещества, различные по своей химической природе, сложности строения и биологическому значению. Выделяемые вещества не являются отбросами. Они содержатся в разных органеллах: ядре, пластидах, вакуоли, а также в цитозоле – и участвуют в обмене веществ.

Выделяют вещества и надземные органы, которые, подвергаясь действию дождя, росы, тумана, искусственного орошения, периодически оказываются в водной среде. Количество выделившихся в дождливое время веществ может достигать 50-60 % от всего сухого вещества органа. Листья разных растений различаются по своей способности выделять те или иные элементы. В листовых выделениях содержатся калий, магний, натрий, фосфор, азот, а также углеводы, аминокислоты и другие органические кислоты.

Выделение веществ происходит в обычных условиях постоянно. Скорость процесса зависит от внешних факторов. Она возрастает в условиях сильно пониженной или повышенной температуры, а также на свету, при подкислении или подщелачивании питательного раствора. Щелочная среда наиболее благоприятна для выделения растениями сульфатов и фосфатов. Выделение корнями калия и кальция, наоборот, происходит только в кислой среде в обмен на ион водорода, поступающий в клетку. В результате происходит подщелачивание слишком кислой для растения среды.

В полную питательную смесь выделяется меньше веществ, чем в неуравновешенные растворы. С другой стороны, способность к выделению усиливается при недостатке в почве или питательном растворе элементов минерального питания. Так, растения не поглощают, а, напротив, выделяют фосфаты, если их концентрация в питательном растворе мала.

Выделение веществ увеличивается под действием любого раздражителя и особенно того, который вызывает повреждение клеток. В оптимальных для роста условиях выделение веществ ничтожно, но любой фактор, тормозящий рост, стимулирует этот процесс.

При одинаковых условиях внешней среды скорость выделения ионов в наружный раствор зависит от физиологического состояния растения, степени его насыщенности данным элементом (последнее определяется условиями предварительного выращивания) и от возраста организма. Например, максимум корневых выделений приходится на время цветения, а в период покоя резко снижается. Молодые корни выделяют больше азотистых веществ, чем старые. То же можно сказать и о молодых листьях, однако очень старые листья также выделяют много ионов. В конце вегетации вещества могут выделяться в больших количествах. Следовательно, интенсивность выделения веществ не остается постоянной в течение жизни растения.

Вещества могут выделяться пассивно и активно. Пассивное выделение веществ связано с изменением структуры белковых глобул. Белковые молекулы, несущие положительные и отрицательные заряды, могут связывать различные ионы. Напомним, что расположение зарядов на поверхности белковой глобулы зависит от ее третичной структуры, которая легко изменяется под влиянием любых факторов и, в свою очередь, определяется первичной структурой полипептидной цепи. Изменение пространственной структуры

белковой глобулы приводит к освобождению определенных ионов и их выделению из клеток. При раздражении также происходит изменение структуры белков мембран, что приводит к увеличению проницаемости последних, в результате чего вещества могут выходить из клеток. При необратимом повреждении мембран количество выделяемых веществ резко увеличивается.

Механизмы активного выделения веществ изучены слабо. Предполагают, что вещества могут активно выделяться из клеток с помощью энергозависимых транспортных белков и экзоцитоза. При экзоцитозе везикула, содержащая выделяемое вещество, подходит к плазмалемме. Ее мембрана встраивается в плазмалемму, а освобождаемое вещество выходит в периплазматическое, а затем в свободное пространство клеточной стенки.

Итак, выделение веществ – это нормальная функция растительного организма. Оно помогает клетке, органу, организму поддерживать гомеостаз. Выделяя вещества, растение участвует в установлении равновесного состояния между наружным раствором и внутренней средой, в поддержании гомеостаза популяции, биогеоценоза. Мы уже говорили, что поглощение ионов зависит от pH почвенного раствора. Выделяя те или иные ионы, растение улучшает условия для поглощения необходимых элементов.

Корневые выделения (экsudаты) – важный фактор влияния растений друг на друга. Выделенные вещества поглощаются соседними растениями и оказывают на них стимулирующее или ингибирующее действие. Вещества, выделяемые корнями, регулируют в почве «микробиологическое равновесие»: они стимулируют развитие одних видов бактерий или грибов и ингибируют развитие других.

Чутко реагируя на изменение внешних условий, интенсивность выделения веществ может служить показателем устойчивости растений к внешним факторам, болезням и вредителям. В неблагоприятных условиях ткани устойчивых растений, как правило, выделяют меньше веществ, чем ткани неустойчивых.

Все сказанное позволяет считать выделение веществ одной из функций растительного организма и одним из звеньев в круговороте веществ в растении.

4 Физиологические основы применения удобрений в лесном хозяйстве

Теоретическое обоснование применения минеральных удобрений. Валовыми запасами элементов минеральной пищи почва обычно достаточно богата. Растения обладают целым арсеналом средств и возможностей для того, чтобы поглощать минеральные элементы из почвы даже из труднодоступных форм. Способствует минеральному питанию и микробиологическая деятельность почвы, особенно в ризосфере корневых систем.

В различные периоды жизни растения нуждаются в разном обеспечении минеральными элементами и их сочетании. В лесном биогеоценозе, функционирующем десятки и сотни лет, определенная и довольно существенная доля элементов минерального питания возвращается после минера-

лизации органических веществ различного рода *опада* (листья, хвоя, ветки, корни) и сухостоя. В молодом возрасте лесных насаждений (30-40 лет) *возврат* составляет 40-60 % потребления. Остальная часть удерживается биомассой леса. На следующих этапах роста и развития, например, в приспевающих и спелых лесах, в составе древостоя задерживается меньше элементов почвенного питания, а возврат в количественном выражении от потребления возрастает до 80-90 %. Это особенно характерно для таких элементов, как калий, кальций и фосфор в березняках и дубравах, а, также в сосняках. Вместе с тем запасы азота, серы и магния восстанавливаются медленнее.

К возрасту главной рубки леса баланс питательных веществ все более выравнивается. Все это свидетельствует о важнейшем свойстве леса как биологической системы осуществлять свой собственный внутренний круговорот веществ

При использовании в основном одной лишь древесины из всей биомассы леса *вынос минеральных элементов* составляет незначительную величину (15-20 %). Поэтому в большинстве лесорастительных условий не было нужды в использовании минеральных удобрений непосредственно в лесу. Сейчас же в ряде стран мира переходят на полное использование лесной продукции, включая кору, ветви, листья, особенно хвою, и даже корни. Экономически это очень выгодно. Но известно, что наибольшее количество элементов минеральной пищи содержится не в древесине, а в листьях и мелких корнях и ветвях. Поэтому вынос минеральных элементов при использовании всей биомассы леса возрастает в 2-5 раз и более. В связи с этим продуктивность последующих поколений леса на таких площадях постоянно будет падать. Без соответствующего возврата питательных веществ в почву все это будет вести не только к снижению лесохозяйственного урожая, но и к ухудшению его качества. Многократное же использование удобрений на больших площадях вряд ли будет экономически оправдано. Поэтому переход на полное использование лесного сырья надо осуществлять только после дополнительных научных исследований и расчетов.

При использовании удобрений в лесных насаждениях исходят из *уровня плодородия лесной почвы, возраста насаждений, полноты и эффективности потребления вносимых веществ*. Замечено, что быстро растущие деревья на единицу внесенных удобрений реагируют несколько слабее, чем медленно растущие. В молодняках удобрения рекомендуется вносить после проведения в них рубок ухода. Густые насаждения перед внесением удобрений прореживают до полноты 0,6 – 0,7. При этом вырубается в первую очередь отстающие в росте деревья главных лесобразующих пород и чрезмерно разросшиеся деревья второстепенных.

В лесных питомниках и теплицах минеральные удобрения вносят во время *заправки почвы* и в виде корневых и не корневых подкормок. *Корневые подкормки* проводят 3 раза за вегетационный сезон под одно- и двухлетние сеянцы. *Некорневые подкормки* осуществляют на самых первых фазах жизни всходов (терминальный этап) путем опрыскивания слабыми растворами ми-

неральных солей. Лучше всего использовать питательные смеси Кнопа, Прянишникова и других.

Наряду с ускорением выращивания высококачественного посадочного материала древесных пород в лесных питомниках и теплицах и повышением прироста древесины в насаждениях *применение удобрений повышает* устойчивость древесных растений к энтомовам вредителям, болезням и неблагоприятным факторам внешней среды. Доказано, например, повышение газоустойчивости древесных пород под влиянием удобрений. При этом положительное воздействие удобрений прослеживается до 20 лет. Использование удобрений способствует плодоношению деревьев, улучшает качество и товарный вид некоторых видов лесной продукции.

Нельзя вносить минеральные удобрения в засушливый и жаркий период лета, даже в условиях Севера. При очень буйном росте растений необходимо увеличивать дозу фосфора, а при слабом - азота. В холодную погоду дозу азота уменьшают, а дозу калия увеличивают.

Правильное применение удобрений - обязательный элемент агротехники получения запланированных урожаев, неперенный атрибут культуры ведения лесного хозяйства.

Для того чтобы удобрять почву, необходимо знать, какие макро- и микроудобрения в данный момент нужны тому или иному виду или сорту растения, в каком соотношении и количестве.

Наиболее требовательными к богатству почвы питательными веществами являются многие виды кленов, ясени, бархат амурский и другие. К *малотребовательным* древесным породам относят большинство видов сосен, березы, дуб красный и ряд других.

Существует три основных *способа диагностики минеральной недостаточности* у растений:

- по внешнему виду растений, внешним признакам;
- по результатам анализа сока листьев (листовая диагностика);
- по анализу почвы.

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.

Дополнительное питание растений минеральными удобрениями в период вегетации обеспечивается некорневыми и *корневыми подкормками*. Особенно эффективны подкормки на орошаемых землях. *Некорневые подкормки* в лесных питомниках проводят на самых первых этапах жизни всходов путем опрыскивания слабыми растворами минеральных солей (не более 1%). С целью лучшего смачивания поверхности семядолей и листьев к раствору добавляют поверхностно-активные вещества.

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.

РАЗДЕЛ 7 РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Тема 13 Общие закономерности роста растений

- 1 Основные закономерности роста.
- 2 Фитогормоны и их функции.
- 3 Ростовые движения растений.

1 ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА

Процессы роста и развития растений имеют ряд отличительных особенностей по сравнению с животными организмами. Во-первых, растения способны размножаться вегетативным путем. Во-вторых, наличие меристематических тканей у растений обеспечивает высокую скорость и способность к регенерации. В-третьих, для обеспечения питательными веществами растения поддерживают рост на протяжении всей жизни.

Каждый живой организм подвергается количественным и качественным изменениям, которые прекращаются при известных условиях периодами покоя.

Рост – это количественные изменения в ходе развития, которые заключаются в необратимом увеличении размеров клетки, органа или целого организма.

Развитие – это качественные изменения компонентов организма, при которых имеющиеся функции преобразуются в другие. Развитие – это изменения, происходящие в растительном организме в процессе его жизненного цикла. Если этот процесс рассматривать как установление формы, то он называется морфогенезом.

Процесс развития включает в себя целый ряд сложных и очень строго скоординированных химических превращений.

Кривая, характерная для роста всех органов, растений, популяций и т.д.



(от сообщества до молекулярного уровня) имеет S-образный, или сигмоидный, вид. Эту кривую можно разделить на ряд участков:

- начальная лаг-фаза, протяжение которой зависит от внутренних изменений, служащих для подготовки к росту;
- логарифмическая фаза, или период, когда зависимость логарифма скорости роста от времени описывается прямой;
- фаза постепенного снижения скорости роста;
- фаза, на протяжении которой организм достигает ста-

ционарного состояния.

Протяженность каждой из слагающих S-кривую фаз и ее характер зависят от ряда внутренних и внешних факторов.

На длительность лаг-фазы прорастания семян влияют отсутствие или излишек гормонов, ингибиторы роста, физиологическая неспелость зародыша, недостаток воды и кислорода, отсутствие оптимальной температуры, световой индукции и др.

Протяженность логарифмической фазы связана с рядом специфических факторов и зависит от особенностей генетической программы развития, закодированной в ядре, градиента фитогормонов, интенсивности транспорта питательных элементов и т.д.

Торможение роста может быть результатом изменения факторов окружающей среды, оно определяется сдвигами, связанными с накоплением ингибиторов и своеобразных белков старения.

Полное торможение роста обычно связывают со старением организма, т.е. с тем периодом, когда скорость синтетических процессов идет на убыль.

Во время завершения роста происходит процесс накопления ингибирующих веществ, растительные органы начинают активно стареть. На последней стадии все растения или отдельные его части прекращают рост и могут впадать в состояние покоя. Эта конечная стадия растения и срок прихода стационарной фазы часто заданы наследственностью, но эти характеристики могут изменяться под воздействием окружающей среды.

Кривые роста свидетельствуют о существовании разных типов физиологической регуляции роста. В период лаг-фазы функционируют механизмы, связанные с образованием ДНК и РНК, синтезом новых ферментов, белков, а также биосинтезом гормонов. В период логарифмической фазы наблюдается активное растяжение клеток, появление новых тканей и органов, увеличение их размеров, т.е. происходят этапы видимого роста. По наклону кривой можно судить о генетическом фонде, который определяет ростовой потенциал данного растения, а также насколько хорошо соответствуют условия потребностям растения.

Скорость роста побегов составляет в среднем 0,01 мм/мин (1,5 см/день), в тропиках – до 0,07 мм/мин (около 10 см/день), а у побегов бамбука – 0,2 мм/мин (30 см/день).

Клеточные основы роста и развития. Основа любого роста – рост клеток. Он состоит из следующих последовательных процессов: деления, роста протоплазмы, роста растяжением и дифференцировки. Деление клеток и рост протоплазмы происходят в меристеме (эмбриональной зоне), и поэтому могут быть объединены под названием эмбриональный рост.

Эмбриональный рост начинается с деления эмбриональной (способной к делению) материнской клетки.

Рост протоплазмы – увеличение количества протоплазмы в клетке, новообразование живой материи при небольшом увеличении объема. Рост протоплазмы состоит из процессов репликации ДНК и последовательности реакций: ДНК → РНК → фермент (белки) → продукт; процесс включает в себя

транскрипцию и многочисленные ферментативные реакции. В конусе нарастания рост протоплазмы одной клетки длится 15-20 ч. По причине роста протоплазмы она вырастает приблизительно до размеров материнской клетки.

Рост растяжением представляет собой последующее увеличение объема клетки при сильном поступлении воды и образовании вакуолей, но при незначительном увеличении массы протоплазмы.

Рост клетки растяжением происходит очень быстро и включает несколько этапов. За час клетка может увеличиваться в два раза. Кроме быстрого поступления воды происходит и новообразование специальных белков.

Существуют три гипотезы, каждая из которых объясняет процесс остановки растяжения:

1. Ауксин активирует не только разрыхление оболочки и разрыв ковалентных связей, но и активирует синтез элементов вторичной клеточной стенки; последняя тормозит растяжение клетки.

2. В клетке происходит синтез предшественников лигнина, которые участвуют в разрушении ауксина и торможении клеточного растяжения.

3. В клетке на последнем этапе растяжения синтезируется в большом количестве этилен – антагонист ауксина и ингибитор клеточного растяжения.

Растянутая клетка с большой центральной вакуолью переходит к следующему этапу жизнедеятельности – дифференцировке.

Дифференцировкой называют превращение эмбриональной клетки в специализированную. После окончания роста растяжением отдельные клетки развиваются разными путями.

Каждое состояние дифференцировки клетки характеризуется определенной генной моделью, вызывающей эту дифференцировку через индукцию специфических ферментов. Дифференцировка – появление качественных различий между клетками, тканями и органами в процессе развития.

Дифференцировка клеток приводит к возникновению как специфической формы, так и специализации выполняемых функций. Различают и физиологическую дифференцировку (разница между корнями и побегом, между вегетативными и репродуктивными фазами жизненного цикла).

Существуют разные классификации типов дифференцированных клеток, одну из них можно представить в следующем виде:

- паренхимные, характеризующиеся большими размерами, тонкими оболочками, содержанием хлоропластов или запасных веществ;
- проводящие и поддерживающие – все клетки этой группы вытянуты, часть из них сильно лигнифицирована, представлена трахеидами, сосудами и волокнами. Живое содержимое в них почти отсутствует;
- покровные – обычно находятся на поверхности и покрыты водонепроницаемыми веществами (воском, кутином, суберином). К ним относятся эпидермис, ризодермис и перидерма;
- репродуктивные, образующиеся в определенные периоды жизненного цикла растений, из которых потом формируются гаметы, необходимые для полового размножения высших растений.

Важным вопросом клеточной дифференцировки является вопрос о механизмах, которые лежат в основе этого явления. Начальным этапом дифференцировки является образование физиологической оси с двумя полюсами. Дальнейшая дифференцировка многоклеточного организма определяется дифференцированной реализацией генетической информации во времени и пространстве, содержащейся в генотипе клетки.

Таким образом, в индукции дифференцировки первыми шагами служит возникновение **полярности**. Полярность индуцируется градиентом какого-либо фактора окружающей среды. Фактор может иметь физическую (свет, сила тяжести, электрическое поле, температура) или химическую (фитогормоны, ионы Ca^{2+}) природу.

Возникшая полярная ось – необходимая предпосылка для поддержания внутриклеточных градиентов.

Соседство клеток одна с другой обеспечивает программу дифференцировки и рост клеточной ассоциации. Контакты растущих клеток в протканевых фрагментах происходят не только за счет поверхностных агентов, но и при участии внутриклеточных компонентов. Большую роль при этом играют микротрубочки, состоящие из подобного актину белка – тубулина.

Сформировав протканевую структуру, клетки начинают свое кооперативное движение: пласт клеток перемещается один относительно другого, образуя первичную ткань.

Дифференцировка клеток во вновь образованной ткани происходит в два этапа. Сначала формируется одна из специализированных клеток, затем возникают ей подобные. Большую роль в процессе тканевой дифференцировки играют фитогормоны.

Формирование органа, таким образом, происходит за счет последовательной дифференцировки отдельных тканей. Однако конечный размер органа – комплексный результат роста его отдельных тканей и клеток, т.е. размер и форма органа предопределяются в меристеме.

Дифференцировка растительных клеток включает в себя индукцию полярности и дифференциальной активности генов, в результате клетка детерминируется и приобретает черты специализации. В качестве индукторов дифференцировки, как отмечалось, выступают как физические, так и химические факторы внутренней и внешней среды. Причем каждая клетка непрерывно получает информацию о своем окружении и развивается в соответствии с этой информацией.

Детерминация – это определение пути дифференцировки клетки. При детерминации делается выбор из большого количества потенций (генов, информации) в определенном направлении. Детерминация клетки может быть запрограммирована или возникает под воздействием разных внешних факторов: соседних клеток, гормонов и т.д.

Важную роль в детерминации будущей дифференцировки играет клеточное окружение. Растениям принадлежат интенсивные регенерирующие способности. Это связано с уникальной способностью растительной клетки – под влиянием воздействий реализовать принадлежащую ей тотипотентность

и дать начало целому организму. Тотипотентной является любая клетка растения, так как она владеет полным генофондом, т.е. всеми возможностями будущего организма. Тотипотентные клетки – генетически однородные клетки.

Рост органов растений. Ростовые корреляции. В результате деления, растяжения и дифференцировки клеток возникают ткани и органы. У растений эти процессы начинаются в меристемах.

Существуют различия и в характере роста отдельных органов самого 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 неограничен, 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 называют **корреляцией**. Корреляции могут быть стимулирующими или тормозящими. Например, корень стимулирует рост побега, наличие на стеблевых черенках листьев стимулирует образование у них корней, формирующиеся семена стимулируют рост околоплодника. 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 однолетнее растение некоторых видов даже можно превратить в многолетнее. 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 развивается ветвистое растение.

Наиболее известным случаем коррелятивного торможения роста является апикальное доминирование. Апикальное доминирование – это торможение роста боковых побегов (или корней) под влиянием верхушки побега (или корня).

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 наблюдается в развитии корневой системы. Растущая верхушка корня задерживает образование боковых корней в непосредственной близости от себя, поэтому ветвление корней всегда начинается на некотором расстоянии от верхушки. Если удалить кончик корня, сразу начинается 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. Удаление верхушечной почки главного и боковых побегов после завязывания определенного количества плодов, например, у томатов, называют пенсировкой.

Периодичность роста и состояние покоя. Закон большого периода роста универсален: кривые Сакса получают 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 него свое влияние, поэтому кривые Сакса могут иметь разную форму, т.е. они специфичны. Побег древесного растения в течение своей, иногда очень длинной жизни проходит несколько периодов роста, каждый из которых графически выражается S-образной кривой.

Суточная и сезонная ритмичность роста. Ритмичность роста – это регулярно повторяющееся чередование периодов активного роста и периодов его торможения. Измеряя приросты различных растений, находящихся в условиях постоянной температуры, можно заметить, что максимум роста за сутки приходится на ночные, а минимум – на дневные часы. Эта суточная периодичность роста обуславливается изменением освещения днем и ночью. У растений умеренной зоны она не всегда ясно выражена, так как ночные пониженные температуры замедляют рост, который должен был бы усиливаться в темноте. Суточная ритмичность хорошо видна у растений влажных тропических лесов, где температуры дня и ночи отличаются мало.

Ритмичность роста, обусловленную колебаниями напряженности факторов внешней среды и следующую за их колебаниями, 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. Так, в начале зимы в почках и ветках деревьев постепенно исчезает крахмал, накапливаются сахара и липиды, изменяется химический состав клеток, что увеличивает устойчивость к низким температурам.

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.

Глубокий, или органический, покой – это отсутствие видимого роста, несмотря на благоприятные условия внешней среды, вызванное внутренними факторами. Глубокий и вынужденный покой могут совпадать во времени. Так, многие деревья и кустарники 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 дней. Изменение продолжительности дня воспринимают листья. Выход из состояния покоя возникает, как правило, не под влиянием света, а при улучшении тех самых условий, которые вызвали это приспособление (повышение температуры, влажности). Часто возобновление роста активируют колебания температуры.

Растения готовятся к переходу в состояние вынужденного покоя. Подготовка начинается до наступления неблагоприятных условий. В период подготовки к вынужденному покою в клетках изменяется химический состав мембран: ненасыщенные липиды заменяются на насыщенные, – что уменьшает проницаемость мембран в 20 раз; подавляется обмен веществ; увеличивается вязкость цитоплазмы; плазмалемма отходит от клеточной стенки, а плазмодесмы втягиваются внутрь протопласта; связь между клетками, следовательно, и транспорт веществ нарушаются. Перед наступлением покоя часто увеличивается выделение веществ из клетки. В клетках 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. В период покоя происходит формирование недоразвитого зародыша. Длительная задержка прорастания может быть вызвана особенностями семенной кожуры. Семенная кожура может быть непроницаемой для газов. Отсутствие кислорода или накопление в семенах CO_2 тормозит рост зародыша. В этом случае для начала прорастания нужны механические разрывы кожуры.

Накопление ингибиторов роста в самом зародыше, в эндосперме, особенно часто в семенной кожуре или в мякоти плодов, тоже является причиной глубокого покоя. Продолжительность периода покоя зависит от скорости их разрушения.

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.

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).

2 Фитогормоны и их функции

Фитогормоны –низкомолекулярные органические вещества, вырабатываемые растениями и имеющие регуляторные функции.

Фитогормоны имеют следующие общие черты:

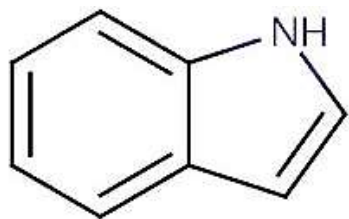
- это сравнительно низкомолекулярные органические соединения;
- они вырабатываются растением;
- действие проявляют в очень низких концентрациях (10^{-13} - 10^{-5} моль/л);
- как правило, образуются в одной части растения, а действуют в другой, куда транспортируются;
- образуются в отдельных частях растения, но распространяются по всему организму, составляя своеобразное гормональное поле;
- регулируют крупные морфогенетические и физиологические программы и подпрограммы.

Гормональная система растений менее специализирована, чем у высокоорганизованных животных, имеющих обособленные эндокринные железы. В растительных организмах для включения и выключения морфогенетических и физиологических программ используются одни и те же фитогормоны в разных соотношениях.

Итак, любой гормон представляет собой вещество, образуемое в малых количествах в одной части организма и транспортируемое затем в другую часть растения, где он оказывает соответствующее действие. Расстояние, на которое транспортируется гормон, может быть относительно большим, например, от корня до листа, от последнего к почке, может быть и меньшим – от апикальной меристемы до находящихся ниже клеток, или совсем малым – в пределах одной клетки.

У высших растений содержатся важные классы регулирующих рост гормонов, основные из которых: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота и этилен.

Природные **ауксины** являются производными индола. 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, поражение которыми вызывает аномальное разрастание тканей растения-хозяина).

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 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 транспорта, и дальше ИУК движется акропетально до зоны образования боковых корней. ИУК – единственный фитогормон, обладающий сложноорганизованной системой полярного транспорта. От направления транспорта ауксинов в различных органах растения зависит полярность их развития.

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 геотропические реакции, стимуляция закладки боковых и придаточных корней, стимуляция закладки и развития латеральных органов в апикальной меристеме побега.

Гиббереллины – группа фитогормонов дитерпеновой природы. Основное место синтеза гиббереллинов в растении – листовые примордии и молодые листья. У высших растений наиболее богаты гиббереллинами быстрорастущие ткани; они содержатся в незрелых семенах и плодах, проростках, развёртывающихся семядолях и листьях. К числу наиболее известных функций гиббереллинов относятся контроль прорастания семян, роста стебля в длину, перехода к цветению и развития органов цветка.

Цитокинины – класс гормонов растений 6-аминопуринового ряда (аденина). Цитокинины синтезируются в основном в корнях, а также в стеблях и листьях. Камбий и другие активно делящиеся ткани растений также являются местом синтеза цитокининов.



Функции цитокининов в развитии растений очень многообразны: контроль пролиферации клеток; координация роста и развития растений в зависимости от доступности минерального и органического питания; поддержание апикальной меристемы побега и ингибирование развития корневой системы; предотвращение старения листьев. Цитокинины участвуют во многих физиологических процессах растений, регулируют деления клеток, морфогенез побега и корня, созревание хлоропластов. Соотношение ауксинов к цитокининам является ключевым фактором деления клеток и дифференцировки тканей растения. В контроле большинства онтогенетических процессов цитокинины являются антагонистами ауксинов и гиббереллинов.

Абсцизовая кислота – растительный гормон изопреноидной природы. Основное место синтеза АБК – листья и корневой чехлик. Она присутствует в клетке как в свободной форме, так и в виде конъюгатов с глюкозой. АБК называют гормоном-антагонистом ауксинов, цитокининов и гиббереллинов, так как она тормозит реакции, которые вызывают эти гормоны.

Среди функций АБК наиболее известными являются контроль закрытия устьиц, стимуляция созревания зародыша и периода покоя семян, ингибирование прорастания. Кроме того, АБК является одним из центральных регуляторов адаптации растений к абиотическим стрессам – таким, как высыхание, засоление и низкая температура.

АБК является одним из ключевых регуляторов развития семян. АБК регулирует созревание зародыша, препятствует преждевременному прорастанию семян при их созревании, продлевает период покоя зрелых семян, спящих почек, клубней и корнеплодов.

Показана роль абсцизовой кислоты в опадании листьев. При подготовке к зиме абсцизовая кислота синтезируется в концевых почках растений. Это приводит к замедлению роста, а из прилистников образуются защитные чешуйки, покрывающие спящие почки в холодный период. Абсцизовая кислота останавливает деление клеток камбия и останавливает первичный и вторичный рост.

Этилен – простейший алкен. Первый из обнаруженных газообразных растительных гормонов, обладающий очень широким спектром биологических эффектов. 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.

К числу наиболее известных функций этилена относится развитие так называемого тройного ответа у этиолированных (выращенных в темноте) проростков при обработке этим гормоном. Тройной ответ включает в себя три реакции: укорочение и утолщение гипокотилия, укорочение корня и усиление апикального крючка (резкий изгиб верхней части гипокотилия). Ответ проростков на этилен крайне важен на первых этапах их развития, так как способствует пробиванию ростков к свету.

В коммерческом сборе плодов и фруктов используют специальные комнаты или камеры для дозревания плодов, в атмосферу которых этилен впрыскивается из специальных каталитических генераторов. При более высокой температуре воздуха и более высокой концентрации этилена в воздухе дозревание плодов идёт быстрее.

Этилен использовался для стимулирования созревания плодов ещё в Древнем Египте. Древние египтяне намеренно царапали или слегка мяли, отбивали финики, фиги и другие плоды с целью стимулировать их созревание (повреждение тканей стимулирует образование этилена тканями растений). Древние китайцы сжигали деревянные ароматические палочки или ароматические свечи в закрытых помещениях с целью стимулировать созревание персиков (при сгорании свеч или дерева выделяется не только углекислый газ, но и недоокисленные промежуточные продукты горения, в том числе и этилен).

Этилен образуется практически во всех частях высших растений, включая листья, стебли, корни, цветки, мякоть и кожуру плодов, и семена. Образование этилена регулируется множеством факторов, включая как внутренние факторы (например, фазы развития растения), так и факторы внешней среды. В течение жизненного цикла растения, образование этилена стимулируется в ходе таких процессов, как опыление, созревание плодов, опадание листьев и лепестков, старение и гибель растения. Образование этилена стимулируется также такими внешними факторами, как механическое повреждение или ранение, нападение паразитов (микроорганизмов, грибов, насекомых и др.), внешние стрессы и неблагоприятные условия развития, а также некоторыми эндогенными и экзогенными стимуляторами, такими, как ауксины и другие.

Неблагоприятные внешние факторы, такие, как недостаточное содержание кислорода в атмосфере, наводнение, засуха, заморозки, механическое повреждение (ранение) растения, нападение патогенных микроорганизмов, грибов или насекомых, могут вызывать повышенное образование этилена в тканях растений.

Новые гормоны растений.

Брассиностероиды – фитогормоны класса стероидов, поддерживающие нормальное функционирование иммунитета растений, 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 примordiaх, развивающейся пыльце.

Жасмонаты – группа гормонов, регулирующих рост и развитие растений. Содержание жасмонатов в тканях растений отличается на разных этапах развития, являясь ответом растительного организма на стимулы внешней среды. Высокие уровни жасмонатов обнаружены в цветках и тканях перикарпа, а также в хлоропластах на свету. Уровни жасмонатов быстро возрастают в ответ на механические помехи, например, при закручивании усиков и при возникновении повреждений. Показаны следующие функции жасмонатов для растений. Жасмоновая кислота и метилжасмонат ингибируют прорастание неспящих семян и вызывают прорастание спящих. Высокие уровни жасмоновой кислоты стимулируют накопление запасных белков. Жасмоновая кислота играет важную роль в устойчивости растений к насекомым и заболеваниям. Жасмоновая кислота активирует многие гены защитной системы растений. Она же может выполнять защитные функции совместно с этиленом.

Системин – полипептидный гормон, запускает системы, защищающие растения от патогенов, повышает устойчивость к заболеваниям. Важный компонент защитных реакций растений – ингибитор ферментов, участвующие в процессах переваривания пищи насекомыми.

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: 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 системинном может осуществляться вместе с другими гормонами, например, такими, как АБК, этилен, жасмоновая кислота.

3 Ростовые движения растений

Движения у растений – это изменение положения в пространстве всего растения или отдельных ее частей. Растения, как и все организмы, способные отвечать на различные изменения окружающей среды изменениями в своем организме или перемещением тела, или его частей. Движения растений бывают *положительными* (по направлению к фактору) или *отрицательными* (в направлении от фактора), *пассивными* и *активными*. Пассивные движения возникают под воздействием ветра, течений воды и т.д. (например, перелеты семян одуванчика). Активные движения можно разделить на *ростовые* и *тургорные*.

Ростовые движения - это активные движения растений, связанные с процессами роста. Эти движения у большинства растений осуществляются медленно, не связанные со значительными перемещениями всего тела в пространстве и охватывают лишь отдельные органы - корень, стебель, листья, цветки. Ростовые движения является результатом быстрого роста клеток на одном каком-то стороне органа под влиянием факторов среды (например, света, температуры). Причиной ростовых движений у растений является изменение условий существования в течение суток, и прежде всего освещенности и температуры. Ростовые движения растений разделяют на *тропизмы* и *настии*. **Тропизмы** – *ростовые движения в направлении, которое определяется односторонним влиянием определенного фактора среды.* Эти движения могут быть направлены по направлению к раздражителю (например, движение корзины подсолнечника в сторону к солнцу), или от него (рост корней плюща в направлении, противоположном света). Результатом таких движений является то, что растение занимает в пространстве благоприятнейшая положения и избегает всего опасного для его жизни. Наибольшее значение для растений имеют *геотропизм* (движения под влиянием земного притяжения), *фототропизмы* (под действием света), *гидротропизмы* (под воздействием воды), *термотропизмы* (под воздействием температуры) и др.

В основе тропизма лежит свойство раздражимости цитоплазмы клетки как ответной реакции на различные факторы внешней среды. Эти движения могут возникать в растущих частях растений, как следствие более быстрого роста клеток, расположенных на одной стороне органа растения (стебля, корня, листа). В органах растения возникают растяжения, связанные с асимметричным распределением в них гормонов роста растений – ауксинов и абсцизовой кислоты.

Геотропизм связан с воздействием на растения гравитации. При положительном геотропизме рост главного корня направлен строго вниз по направлению к центру Земли, что связано не только с деятельностью гормонов, но и с особыми крахмальными зёрнами в корневом чехлике, выполняющим роль статолитов. Отрицательный геотропизм характерен для главного стебля.

Фототропизм, или гелиотропизм вызывает направленный изгиб растения к источнику света. Этот изгиб имеет химическую природу. Под влиянием фитогормона ауксина на теневой стороне деление и рост клеток интенсивнее

по сравнению со световой стороной, где ауксина меньше и рост клеток замедлен. В связи с этим растение изгибается в сторону клеток медленно растущих, то есть к свету. У стеблей наблюдается положительный фототропизм, корней – отрицательный, листьев – поперечный. Примером поперечного гелиотропизма, который свойствен, листьям растений, живущих в засушливых зонах, например, листьям эвкалипта. В солнечный день эти листья поворачиваются ребром и пропускают солнечные лучи мимо себя. Благодаря положительному фототропизму растения образуют листовую мозаику, то есть листья в пространстве располагаются так, чтобы максимально использовать свет.

Хемотропизм вызывает движение растений под влиянием химических соединений. Наиболее яркий пример хемотропизма – о рост корней в сторону больших концентраций питательных веществ в почве.

Настии – это движения дорсовентральных органов растений, которые обусловлены особенностями самого растения и проявляются при воздействии факторов окружающей среды (температура, свет, влажность и др.). В отличие от тропизмов, настии являются более быстрыми и возникают в ответ на ненаправленные, рассеянные в окружающей среде раздражители.

Например, цветки тюльпана открываются и закрываются в ответ на изменение температуры окружающей среды (термонастии). В тепле происходит ускорение роста внутренней стороны лепестков – и цветки раскрываются, а при холоде происходит ускорение роста их внешней стороны – происходит закрытие цветка.

Непосредственно с настиями связаны суточные ритмы открывания и закрывания цветков и соцветий. Соответствующие настии вызываются происходящими в течение суток изменениями температуры и влажности.

Для различных типов настических движений используются особые термины:

Никтинастии – движения растений, связанные с комбинированным изменением, как освещенности, так и температуры. Такое комбинированное воздействие наступает при сменах дня и ночи.

Сеймонастии – движения, вызванные прикосновением, сотрясением и т.п

Термонастии – движения, которые вызваны изменениями температуры.

Тургорные движения связаны с изменением тургора. К ним относятся никтинастические движения листьев. Так, для листьев многих растений также характерны ритмические движения, связанные с изменением тургора в клетках листовых подушечек.

Тема 14 Развитие растений

1 Этапы онтогенеза.

2 Генеративное развитие растений.

3 Развитие и созревание семян и плодов, образование клубней и лукович.

4 Физиология старения растений.

1 ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА

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. Созревшее семя переходит в состояние покоя. В процессе эмбриогенеза питающие ткани как вне зародыша (эндосперм, перисперм), так и в самом зародыше (семядоли) синтезируют и запасают большое количество питательных веществ.

Ювенильный этап (или молодость) – это период от прорастания семени до начала заложения первых цветков. Прорастание семени происходит при наступлении благоприятных условий после периода покоя. Оно является возобновлением роста в результате поступления в семя воды и его набухания. 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 у разных видов растений неодинакова: от нескольких недель (однолетние травы) до десятков лет (у дре-

весных). Для ювенильных растений характерна максимальная активность всех физиологических функций, поэтому растения в это время обладают минимальной устойчивостью. У молодых растений большая способность к корнеобразованию: черенки, срезанные в этот период онтогенеза, легко укореняются, что с давних пор используется в садоводстве и лесоводстве. 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 формирования репродуктивных органов растения от заложения первого цветка до первого оплодотворения. Заложение цветков тормозит рост вегетативных органов. Физиологические процессы при переходе в зрелое состояние пока мало изучены. Периоду постепенного формирования цветков соответствует длительный период сексуализации: 1) увеличение количества воды в генеративных тканях с одновременным понижением в вегетативных; 2) уменьшение интенсивности фотосинтеза, переполнение клеток ассимилятами; 3) накопление в репродуктивных органах фосфора, бора, аскорбиновой кислоты, ауксинов, нуклеиновых кислот, флавопротеидов, каротиноидов. У растений одного вида состав белков в клетках цветков и в клетках вегетативных органов качественно отличается. Кроме того, в цветке синтезируются пигменты околоцветника и специфические вещества клеточных стенок пыльцы. Следовательно, в цветочных органах активируются гены, неактивные в вегетативных органах.

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 происходят образование, рост и созревание плодов и семян; продолжается торможение роста вегетативных органов. Поскольку на этом этапе в пределах одного онтогенеза начинается новый онтогенез (эмбриогенез), то этот последний становится главным, доминирующим над всеми другими процессами. Этапы зрелости и размножения растянуты во времени, особенно у многолетних поликарпических растений.

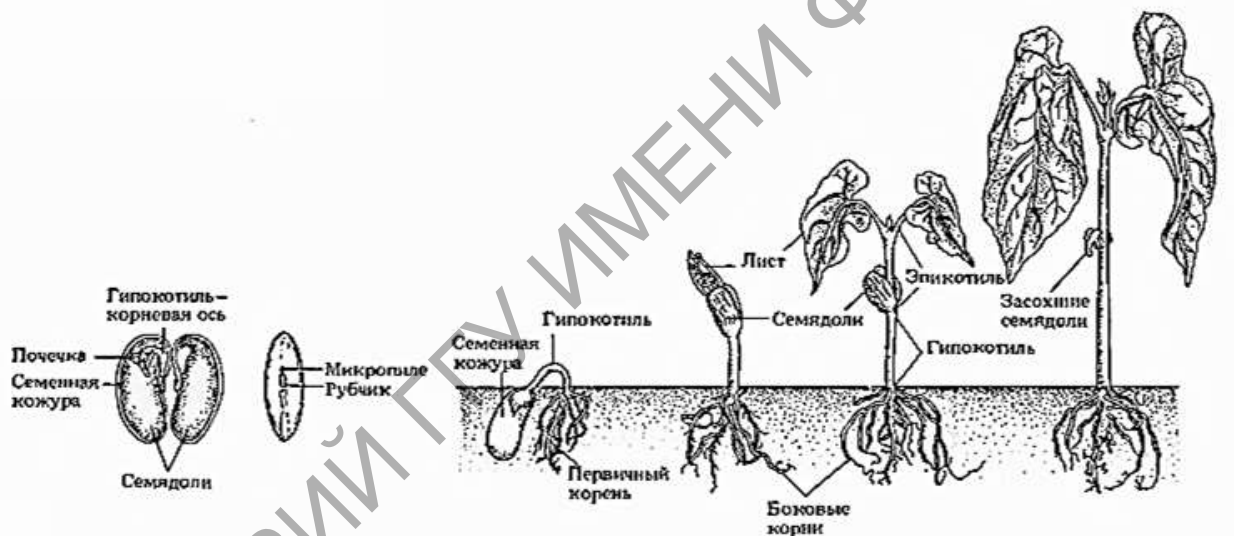
Старость – период от полного прекращения плодоношения до отмирания всех вегетативных органов и смерти всего организма. Этот этап характеризуется прогрессирующим старением организма. Старение – это усиливающееся с возрастом ослабление жизнедеятельности, приводящее в конечном итоге к естественному отмиранию. 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 образование этих органов не ускоряет старения. Однолетние растения после плодоношения отмирают целиком, у многолетних – отмирают отдельные органы ежегодно. Процесс старения органа завершается его опадением. Старение приводит в конце концов к отмиранию тканей, органов и целых растений.

Ювенильный этап развития делят на два подэтапа: 1) прорастание семени и возникновение проростка; 2) формирование вегетативных органов.

Продолжительность ювенильного периода у разных растений неодинакова: от нескольких недель (однолетние растения) до нескольких десятков и сотен лет (деревья).

Прорастание семени происходит после периода покоя. Прорастание – это возобновление роста зародыша в результате поступления воды в семя и его набухания. Прорастание тоже 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 ($-\text{OH}$; $-\text{COOH}$; $-\text{NH}_2$), которые притягивают молекулы воды. Уже во время набухания начинается интенсивный гидролиз запасных питательных веществ. В результате гидролиза в клетке увеличивается количество осмотически активных веществ: аминокислот, сахаров и др. Поэтому включается осмотический механизм поступления воды.

Запасные вещества (белки, жиры, полисахариды) – это сложные органические соединения, которые не растворяются в воде, поэтому плохо передвигаются. Во время прорастания они превращаются в растворимые, легко используемые для питания зародыша соединения. 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 во время прорастания, а вторая находится в связанном состоянии в сухих семенах. Вновь образуются также ферменты, катализирующие распад белков (протеазы), нуклеиновых кислот (нуклеазы), ферменты, 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.

Под действием ферментов крахмал превращается в сахар, белки расщепляются на аминокислоты, жиры – на глицерин и жирные кислоты. Аминокислоты превращаются в органические кислоты и аммиак, который используется для синтеза амидов. В результате аминирования и переаминирования возникают новые аминокислоты. Жирные кислоты в результате β -окисления превращаются в ацетил-КоА, который в глиоксисомах включается в глиоксилатный цикл. Ацетил-КоА взаимодействует со ЩУК, и образуется лимонная кислота. Лимонная кислота превращается в изолимонную, которая под действием изоцитратлиазы распадается на янтарную и глиоксилевую кислоты. Глиоксилевая кислота соединяется со второй молекулой ацетил-КоА, и образуется малат, который окисляется до ЩУК. Таким образом, цикл завершается. Янтарная кислота выходит из глиоксисомы и поступает в митохондрию, где включается в цикл трикарбоновых кислот, затем превращается в ФЕП и с помощью обратного гликолиза – в сахар.

Образовавшиеся в результате распада запасных веществ сахара, аминокислоты, органические кислоты транспортируются в ось зародыша, где используются как строительный материал или как дыхательный субстрат. Из них синтезируются нуклеиновые кислоты, белки и липиды, входящие в состав мембран, компоненты клеточных стенок – целлюлоза, пектиновые вещества.

Поставщиком энергии для всех этих процессов является дыхание, интенсивность которого увеличивается во много раз сразу после поступления воды в семя. Большое значение для начала прорастания семян имеет увеличение интенсивности пентозофосфатного окислительного пути, так как в нем в качестве промежуточных продуктов образуются пентозы (рибозофосфат, рибулозофосфат), необходимые для синтеза нуклеиновых кислот и для начала C_3 -цикла, а также восстанавливается НАДФ.

Во время прорастания происходит синтез и активация гормонов. При прорастании фитогормоны образуются в следующем порядке. Гиббереллины

при набухании активируются и вызывают синтез гидролаз. Образовавшиеся при этом нуклеазы катализируют распад нуклеиновых кислот. В результате появляются пуриновые основания, используемые для синтеза цитокининов. Одновременно при распаде белков образуются аминокислоты, в том числе и триптофан, являющийся предшественником ауксина. Ауксин и цитокинины индуцируют деление и растяжение клеток зародыша.

Рост зародыша начинается с растяжения его клеток и сопровождается изменением структуры мембран, которые в сухом семени не выявляются, а в прорастающем хорошо различимы; появлением новых органелл, например, глиоксисом. 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 вторичные ткани. Одними из первых в проростке начинают дифференцироваться проводящие ткани. Развитие проводящих тканей помогает транспорту питательных веществ и гормонов в ось зародыша.

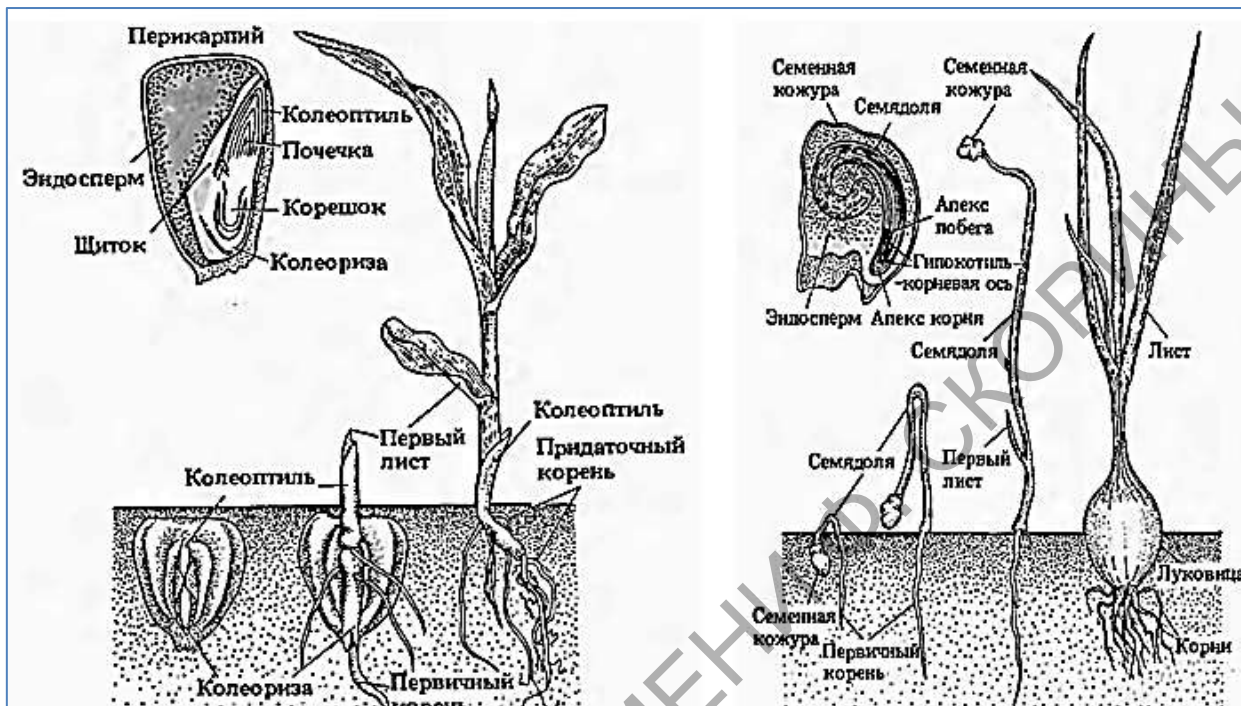
Первым начинает расти зародышевый корешок. Когда влажность семени достигнет 40-60 %, семенная кожура разрывается и появляется кончик зародышевого корня (наклевывание). Рост корня вначале происходит благодаря растяжению его клеток, затем через 1,0-1,5 сут от начала набухания семени начинаются деления клеток. Митозы в клетках зародыша начинаются неодновременно: раньше делятся 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.

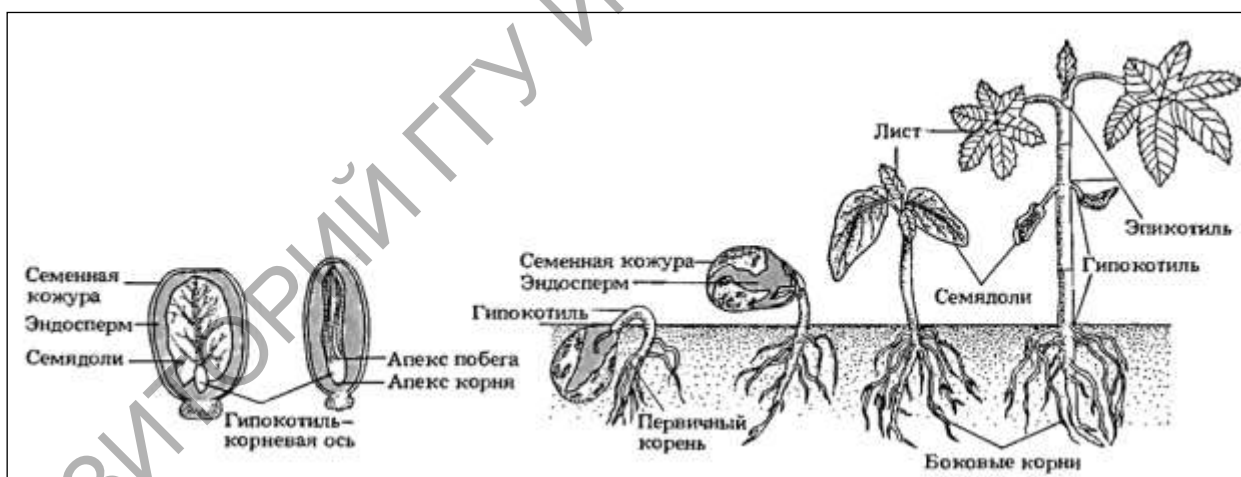
У двудольных растений с надземным типом прорастания прежде всего растет гипокотиль. Он растет не равномерно и образует петлю, которая раздвигает частицы почвы, почка зародыша расположена внизу. Неравномерный рост гипокотilea и образование петли связаны с растяжением клеток и индуцируются этиленом. Под 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 coleoptilea, 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.



Прорастание семян кукурузы (слева) и лука (справа)



Прорастание клеверины

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, а потом – на автотрофное питание. 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 мо-

жет 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 запасающих 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. Небольшое 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, это характерно, например, 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 перицикле. 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.

2 Генеративное развитие 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 фитогормонов, 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 антензины.

Усилия ученых по выделению антензинов до сих пор не увенчались успехом. 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 антензин не привели к успеху, так как поиск был направлен на низкомолекулярные соединения.

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 брассиностероидов, 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 темного 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 четырем органам цветка: чашелистикам, лепесткам венчика, тычинкам и плодолистикам (пестикам).

Все органы цветка закладываются 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.

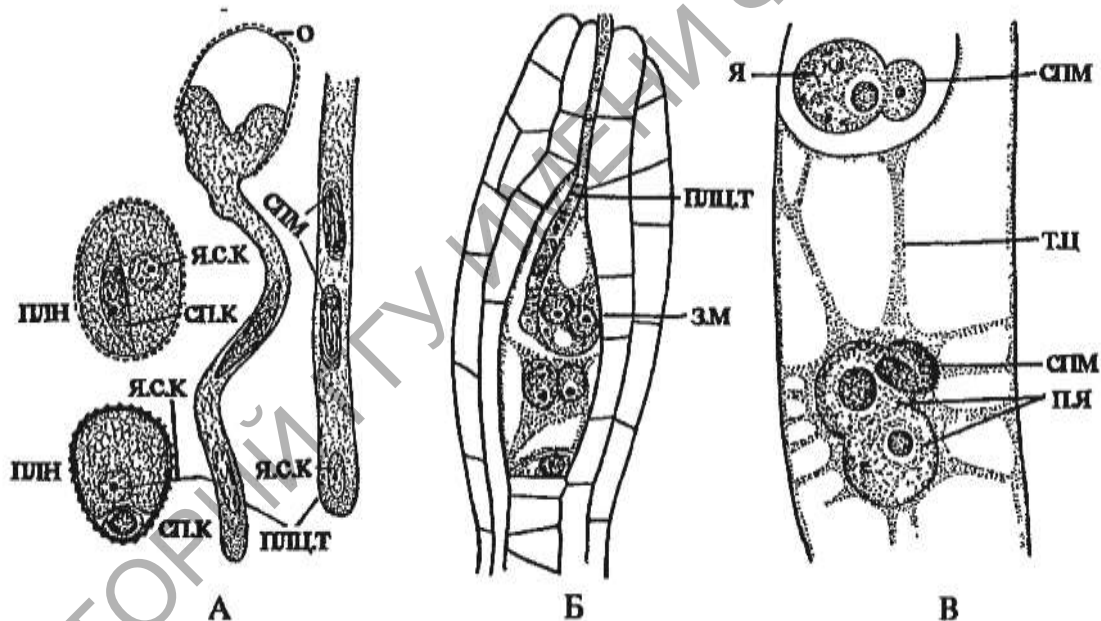
Физиология опыления и оплодотворения. После развития органов в цветке происходят процессы, связанные с оплодотворением. Выделяют четыре фазы: опыление, прорастание пыльцы на рыльце пестика, рост пыльцевых трубок и собственно оплодотворение.

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.

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.



Пыльцевые зерна и оплодотворение:

А – пыльцевые зерна и пыльцевые трубки; Б – зародышевый мешок (з.м) с вошедшей в него пыльцевой трубкой; В – слияние одного из спермиев с яйцеклеткой (я), а другого – с полярными ядрами (п.я); плн – пылинки (пыльцевые зерна), плц.т – пыльцевая трубка, полярные ядра, сп.к – спермиогенная клетка, спм – спермин, т.ц – тяжи цитоплазмы, я – ядро яйцеклетки, я.с.к – ядро сифоногенной клетки

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 семязачатка, 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.

После оплодотворения 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.

3 Развитие и созревание семян и плодов, образование клубней и луковиц

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.

Плоды могут развиваться без оплодотворения и образования семян. Это явление, партенокарпия, широко распространено среди видов с большим числом семязачатков в плоде (банан, инжир, дыня, ананас, томат). Бессемянные плоды могут развиваться и в результате нарушения развития зародыша, например, у кишмишных сортов винограда.

Двойное оплодотворение яйцеклетки инициирует развитие зародыша, которое завершается формированием семени. Этому сопутствуют специфические изменения цветка, ведущие к развитию плода.

У большинства видов растений, например, у томатов, черной смородины, после раскрытия цветков рост клеток делением прекращается, а последующее увеличение размеров плода определяется только растяжением клеток, а не изменением их числа. У других видов, например, у яблони, деление клеток завязи продолжается определенное время после опыления. Клетки плодов некоторых растений, например, арбуза, увеличиваясь путем вакуолизации, достигают огромных размеров, и видны даже невооруженным глазом.

Рост плодов в значительной степени зависит от развития семян. Одна из причин преждевременного опадения плодов – нарушение в процессах развития семян.

Развивающиеся семена – наиболее богатый источник фитогормонов, влияющий на рост плодов посредством вырабатываемых в семенах ауксинов, гиббереллинов и цитокининов. Выявлено, что наибольшая концентрация ИУК регистрируется в семенах, а самая низкая – в стенке плода. Такой градиент распределения гормона делает развивающиеся плоды мощным аттрагирующим центром, который становится наиболее активным потребителем ассимилятов и минеральных веществ, имеющихся в растении. Развитие плодов сопровождается резким замедлением вегетативного роста, а у однолетних растений – старением всего организма. При созревании плодов усиливается синтез фитогормона этилена, который резко ускоряет эту завершающую фазу онтогенеза растительного организма.

Семя служит функциональной единицей распространения, т.е. органом размножения растения. Оно представляет собой созревший семязачаток, содержащий зародыш и запас питательных веществ. Снаружи семя покрыто семенной кожурой.

Основная функция семени – поддержание жизнеспособности зародыша и хранение запасных питательных веществ. Семенная кожура служит не только для защиты заключенного в ней зародыша, но и оказывает влияние на прорастание семени, приурочивая его ко времени и условиям, наиболее благоприятным для развития проростка.

Семена имеют больше шансов выжить и дать начало новым поколениям, чем споры. Способность к образованию семян позволила семенным растениям (особенно покрытосеменным) доминировать над споровыми растениями и завоевать господство в растительном мире.

Вегетативное размножение растений – это бесполое воспроизведение растений за счет обособления частей материнского организма. Оно основано на процессе восстановления целого организма из отдельных частей тела и даже из отдельной вегетативной клетки. В результате появляются клоны – генетически однородные группы особей. Растения могут размножаться отводками, корневыми отпрысками, луковицами, клубнями, отчленением частей родительской особи.

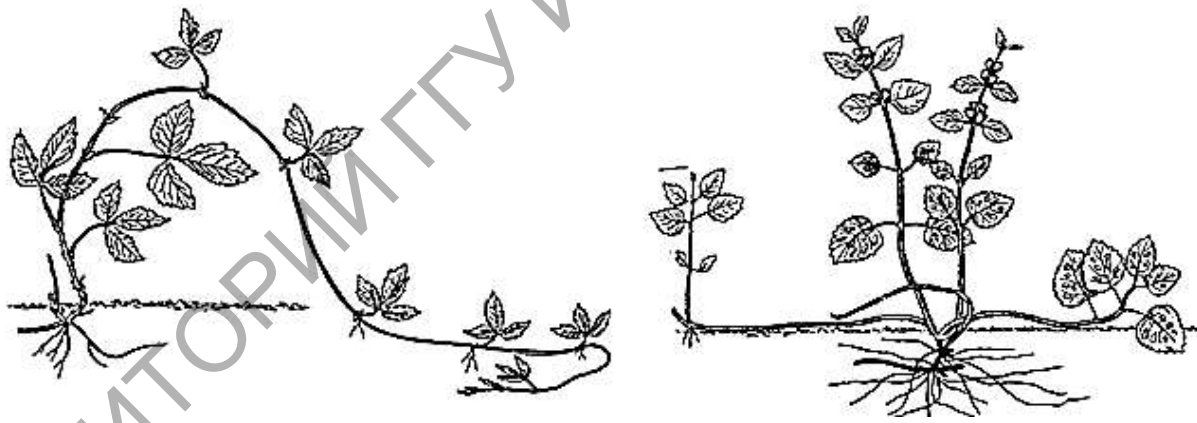
Вегетативное размножение – одна из типичных особенностей, отличающих растительные организмы от животных. Этот способ размножения широко применяется при разведении плодовых и ягодных культур черенками и отводками, при размножении овощей и цветов клубнями и луковицами. Но-

вые почки, а из них побеги, могут возникать на самых различных органах растения: корнях, стеблях, листьях, частях цветка и плода. Некоторые растения отчлениют от себя части, которые становятся самостоятельными организмами. Отчленением, например, способны размножаться растения из семейства толстянковых, рясовых и элодея.

Многие виды растений успешно размножаются отводками, т.е. побегами, связь которых с материнским растением поддерживается до того момента, пока они не укоренятся. В естественном состоянии низко расположенные ветви древесных растений или кустарников, соприкасаясь с почвой, часто укореняются и дают побеги. В культуре этот способ широко применяется при размножении винограда, ореха, смородины, сливы и других растений.

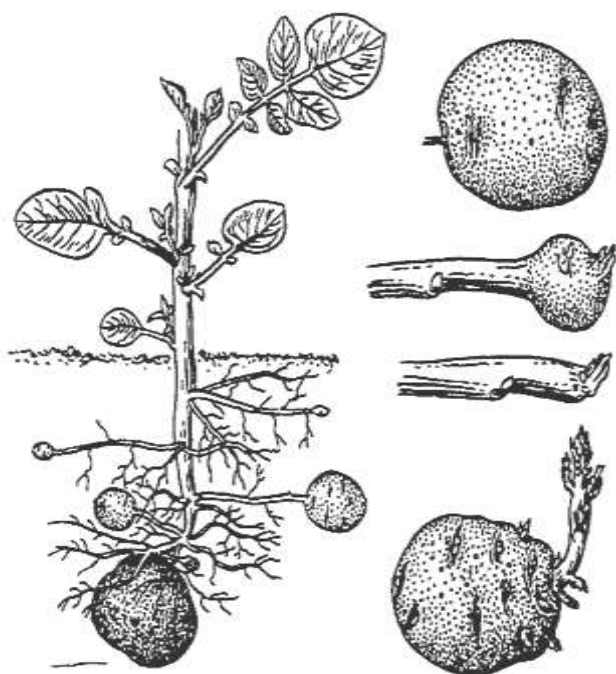
Растения могут размножаться плетями – у видов с ползучим стеблем, образующим корни в месте контакта с почвой, и усами, представляющими видоизмененные стебли, – из каждой почки образуется новое растение. Такими способами хорошо укореняются и размножаются в естественных условиях лапчатка, портулак огородный, а при искусственном разведении – земляника, клубника и другие.

При повреждении растений широко распространено образование побегов из спящих почек в нижней части ствола (пневая поросль) и из адвентивных почек на поврежденных корнях у поверхности почвы (корневые побеги). Именно за счет пневой и корневой поросли возобновляются насаждения срубленных или поврежденных растений.



В природных условиях и в условиях агрокультуры широко используется размножение растений луковицами, клубнями и корневищами. Лук, чеснок, тюльпаны, лилии, гиацинты эффективно размножаются луковицами, картофель и топинамбур – клубнями, мята, ландыш, пырей и бамбук – корневищами.

При образовании клубней, например, у картофеля, вначале из пазушных почек стебля в почве формируются столоны – видоизмененные боковые побеги. Возникновению столонов благоприятствует окучивание, т.е. их затенение. Столоны отличаются от обычных побегов тем, что имеют рудиментарные листья на вытянутых этиолированных междоузлиях, растущие горизонтально. У них отсутствует гравитропическая реакция, характерная для осевых органов растений.



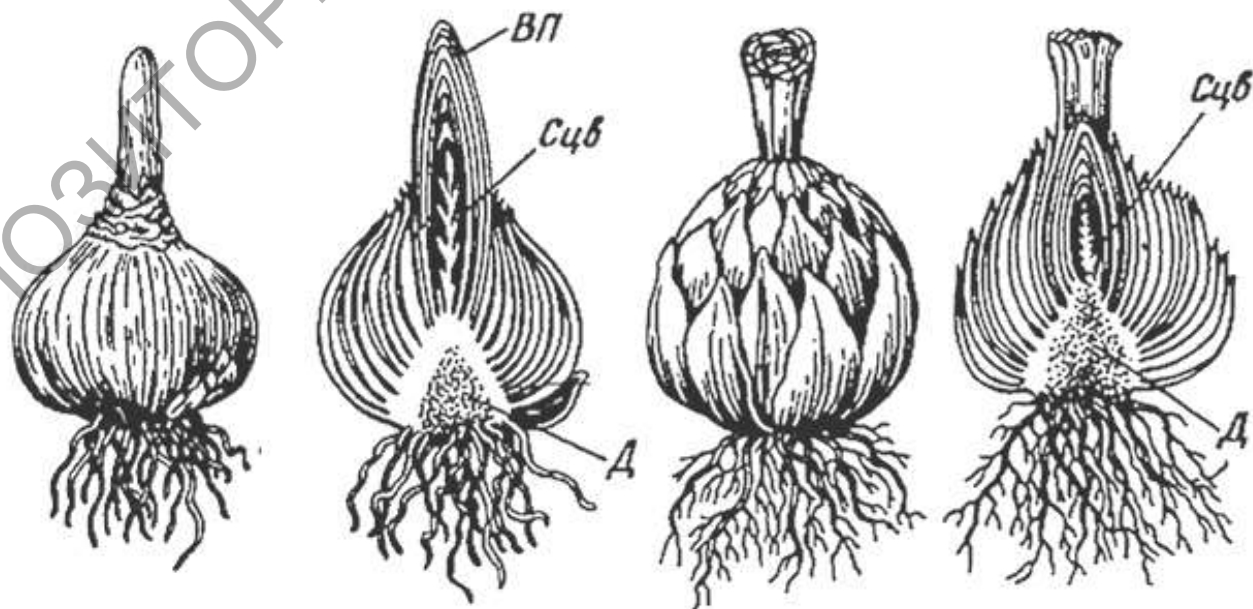
Наиболее существенное влияние на клубнеобразование оказывает температура и длина дня. Клубни закладываются на дистальном конце столонов, при этом происходит резкое торможение их роста в длину, вероятно, связанное с повышением содержания АБК. В период формирования клубни становятся аттрагирующими центрами, в которые направляется поток питательных веществ.

Высокая аттрагирующая способность развивающихся клубней определяется именно рез-

ким увеличением концентрации цитокининов. АБК и этилен задерживают рост столонов и таким образом способствуют клубнеобразованию. Состояние покоя клубней обусловлено высоким содержанием АБК. Способность к образованию клубней зависит от соотношения гормонов, определяемом длиной дня, температуры, возраста.

Луковица представляет собой сильно укороченный подземный побег, на котором плотно расположены утолщенные листья (сочные чешуи). Укороченный стебель луковицы называется донцем.

Формирование луковиц происходит в условиях длинного светового периода, а состояние покоя поддерживается высоким содержанием АБК. Сохраняются в покое длительное время. Выход луковиц из состояния покоя ускоряется после воздействия низких положительных температур.



При этом увеличивается концентрация ауксина, цитокининов и гиббереллинов. У многолетних луковичных растений ежегодно около материнской луковицы образуются новые луковицы – детки, которые развиваются из пазушных почек. На следующий год детки дают начало новому растению. Благодаря такому размножению луковичные растения могут за небольшое время занять большие территории.

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 рибулезодифосфат-

карбоксилазы, 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 его сухая 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 аттрагирующих центров (центров притяжения питательных веществ) в течение онтогенеза 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 веществ, 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.

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 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) запрограммированность 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-синтез), 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.

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.

Тема 15 Зависимость роста и развития растений от внешних факторов

1 Роль света как источника энергии для роста и как регулятора морфогенеза.

2 Влияние на рост тепла, влажности почвы и воздуха, аэрации, почвенного питания.

3 Влияние внешних условий на цветение и плодоношение.

4 Влияние внешней среды на процесс старения.

1 Роль света как источника энергии для роста и как регулятора морфогенеза

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 затевают 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, получаются 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, фенилаланинам-миаклиазы (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 укора-

чивающегося 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.

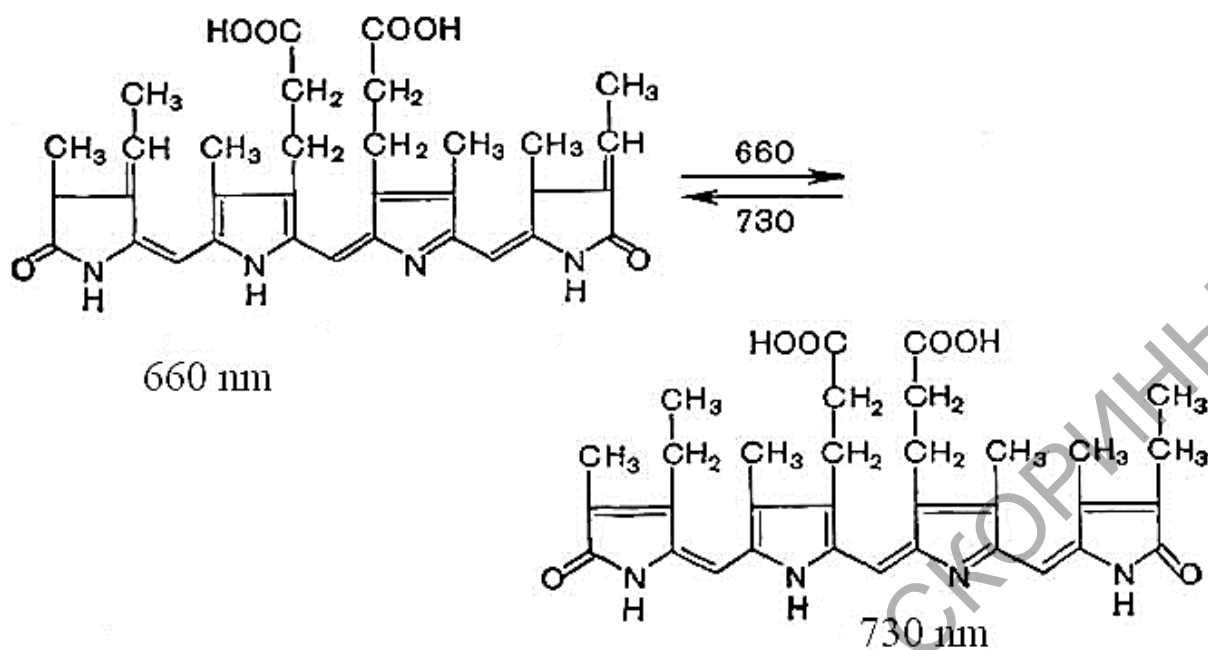
Длина дня влияет на образование и распределение гормонов. Содержание ауксина и гиббереллинов в листьях выше на длинном дне, а абсцизовой кислоты – на коротком. Содержание цитокининов в листьях одних растений больше на коротком дне, в листьях других растений – на длинном; в корнях и столонах клубненосных 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 $\Phi_{ДК}$).

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 (темновую) форму Φ_{660} . Активная форма Φ_{730} нестабильна, на белом свете медленно распадается. В темноте $\Phi_{ДК}$ 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.

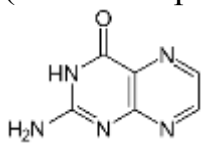
Фитохром участвует в регуляции многих сторон жизнедеятельности растений: прорастании светочувствительных семян, открытии крючка и удлинении гипокотилия проростков, разворачивании семядолей, дифференциации эпидермиса и устьиц, дифференциации тканей и органов, ориентации в клетке хлоропластов, синтезе 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.

В регуляции роста синим светом участвуют **криптохромы и фототропин**. Как рецепторы синего света, криптохромы очень долго не могли выделить и охарактеризовать, поэтому они и получили свое имя от греческого слова «сτυριος» скрытый.

Криптохромы – класс светочувствительных белков растений и животных. Эти белки дают клеткам возможность воспринимать синий свет и ультрафиолет.

Криптохромы обладают значительным поглощением в синей (320–390 нм) и зеленой (390–500 нм) областях спектра видимого света. Роль антенны (светособирающего хромофора) в криптохромах выполняет птерин.



При поглощении птерином кванта света его возбуждение передается на молекулу ФАД, которая играет роль «реакционного центра». Исходным в рабочем цикле криптохрома является полностью окисленное состояние ФАД. Поглощение синего кванта света приводит к одноэлектронному фотовосстановлению, в результате чего образуется радикальная форма ФАДН[•]. ФАДН[•] форма криптохрома является активной, вызывающей физиологический ответ на синий свет. Дальнейшее поглощение кванта зеленого света приводит к образованию неактивной полностью восстановленной формы ФАДН⁻. В ходе темновой релаксации происходит полное окисление ФАДН⁻ и образование исходной окисленной ФАД формы криптохрома, т.е. рабочий цикл криптохрома замыкается.

Физиологический ответ растений на синий свет определяется его качеством (длиной волны) и интенсивностью.

Криптохромы играют ключевую роль в фототропизмах, направленных ростовых изгибах. Также синий свет вызывает рост листьев, дифференцировку хлоропластов, раскрытие семядолей и распрямление апекса побега.

Исследования различных животных и растений показали, что криптохром играет ключевую роль в циркадных ритмах.

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 ингиби-

торов 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.

2 Влияние на рост тепла, влажности почвы и воздуха, аэрации, почвенного питания

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, плодоземеленты и др.). Для роста большинства сельскохозяйственных растений нижняя температурная граница соответствует температуре замерзания клеточного сока (около -1...-3 °C), а верхняя – ко-

агуляции белков протоплазмы (около 60 °С). Вспомним, что температура влияет на биохимические процессы дыхания, фотосинтеза и других метаболических 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.

Свет. Зависимость роста растений от освещения является довольно сложной. Влияние света на рост проявляется, главным образом, не прямо, а косвенно, через воздействие на процесс фотосинтеза, поставляющего строительный материал и энергию. *Прямое действие* света на рост тормозящее. Проростки, выращенные в темноте, имеют сильно вытянутые стебли и недоразвитые листья, лишенные хлорофилла (явление этиоляции). Выросшие же на свету растения имеют меньшие размеры, но с хорошо дифференцирован-

ными сильно развитыми механическими тканями, с меньшим количеством межклетников. Клетки таких растений быстрее заканчивают фазу растяжения.

Вместе с тем корневая система растений, выросших на свету, отличается большими размерами. Нужен свет и для нормального развития листа. В кроне взрослого дерева самые крупные пластинки имеют листья, испытывающие некоторое затенение. При более сильном освещении листья становятся обычно несколько мельче, но толще, с более развитой столбчатой паренхимой (световой тип строения листа).

Проростки и всходы древесных растений для своего нормального роста и развития требуют меньшей силы света, чем взрослые деревья. Для молодых растений сосны оптимальная освещенность составляет 25-30 % общей радиации на открытом месте.

Использование монохроматоров и специальных фильтров позволило изучить влияние *качественного состава света* на рост растений. Опыты показали, что растения, выросшие на синем свете, приземисты, а на красном – вытянуты. Листья первых имеют нормальные размеры, а вторых – недоразвиты и неправильной формы. Богатство света коротковолновыми синими и ультрафиолетовыми лучами придает низкорослость растениям, произрастающим в горах. Красные лучи спектра стимулируют фазу растяжения клеток, а сине-фиолетовые – фазу дифференциации.

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 намоачивании 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 аэрации. 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 CO_2 . Содержание CO_2 в воздухе (0,03 %) недостаточно для оптимального фотосинтеза, а, следовательно, и роста. Однако избыток CO_2 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 CO_2 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 воз-

расте, 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.

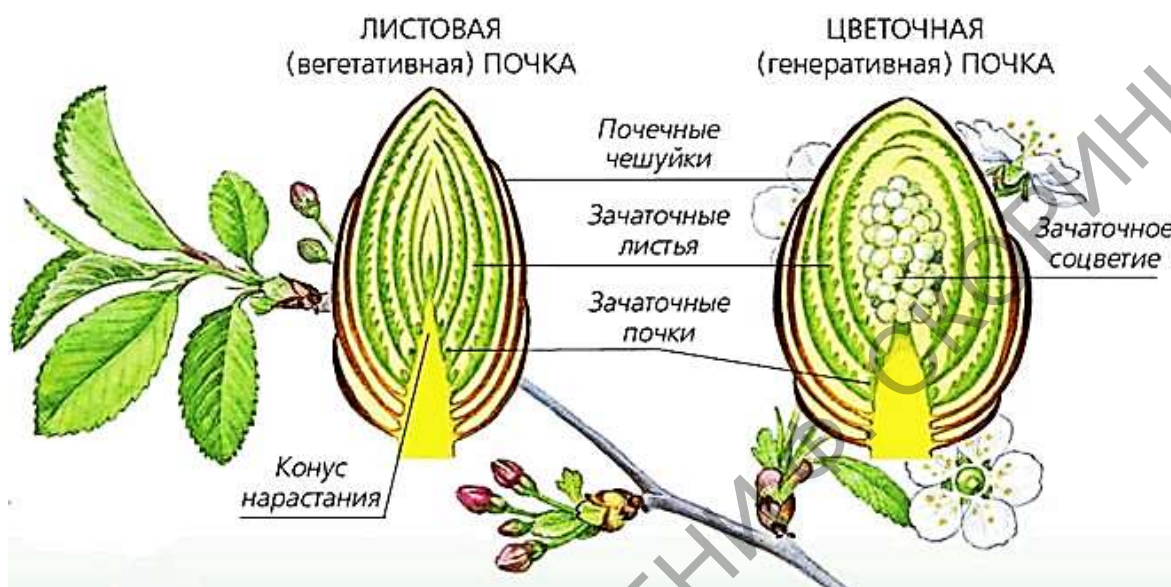
3 Влияние внешних условий на цветение и плодоношение

Переход цветковых растений от вегетативного развития и роста к генеративному развитию – сложный многофазный процесс. При достижении зрелого возраста и инициации цветения вегетативные почки преобразуются во флоральные, в которых вместо примордиев листьев закладываются зачатки органов цветка, осуществляется их формирование и рост, вслед за опылением и оплодотворением образуются семена и плоды, распространяющиеся ветром, водой, животными по окружающей территории.

Полагают, что измерение времени осуществляется в организме по типу песочных часов благодаря процессам накопления растением определенной массы, числа метамеров, какого-то вещества, гормона или соотношения гормонов. Так, растения переходят к образованию цветочных зачатков только после образования определенного для каждого вида (сорта) числа листьев. Возможно также измерение времени растением по принципу маятника ос-

циллятора, по ритмическим колебаниям каких-то физиологических процессов, которые мало зависят от внешних условий.

По М.Х. Чайлахяну, в растениях имеются **два типа** регуляций, влияющих на переход растений от этапа молодости к зрелости, – автономный и индуцированный.



Автономная регуляция (возрастной контроль) проявляется в переходе растений в цветочно-спелое состояние лишь в определенном возрасте. У большинства яровых зерновых цветочно-спелое состояние наступает при наличии у растений нескольких листьев.

Индукцированная регуляция достижения цветочно-спелого состояния вызывается определенными внешними факторами (светом, температурой и др.). Особое значение для многих видов растений имеет воздействие температуры (яровизация) и фотопериода (фотопериодизм).

Цветение в ботаническом смысле представляет период в жизни растений от момента раскрытия бутона до засыхания венчика и тычинок отдельного цветка. Цветение отдельной особи длится от раскрытия первых цветков до отцветания последних.

В физиологическом плане **цветение** рассматривается как комплекс процессов, протекающих в период от начала закладки цветочных зачатков до оплодотворения и образования зиготы.

Переход покрытосеменных растений к цветению включает компетенцию, инициацию и эвокацию.

Компетенция (способность зацвести) возникает у разных растений только в определенном возрасте. Так, яблоня зацветает в возрасте 5-6 лет, а дуб – свыше 40 лет. Для зацветания необходимо также, чтобы растение полностью завершило ювенильный этап онтогенеза. Большое значение имеет накопление достаточного количества питательных веществ, столь необходимых для образования репродуктивных органов и семян. Существует принцип минимального количества листьев, необходимых для заложения первых цветков. Время зацветания (переход к репродуктивной фазе) в значительной

степени связано с важнейшими факторами внешней среды. Известно, что повышенное азотное питание, усиливающее вегетативный рост растений, тормозит цветение. Недостаток влаги в почве, как и недостаток многих других жизненно важных элементов, как правило, ускоряет репродуктивное развитие растений. В этом выражается стремление каждого вида создать свое потомство даже в неблагоприятных внешних условиях. Существенную роль в цветении играют некоторые микроэлементы и в первую очередь железо и медь. Наиболее продолжительное цветение наблюдается в благоприятные годы, когда температура, влажность и другие факторы находятся на уровне средних многолетних.

Инициация цветения связана с восприятием растением специфических внешних и внутренних факторов, создающих условия для закладки цветочных зачатков. К важнейшим экзогенным факторам относятся чередование дня и ночи (фотопериодизм) и температурные условия, необходимые для яровизации.

Эндогенные факторы связаны с возрастными изменениями растения.

Эвокация цветения представляет собой завершающую фазу инициации, во время которой в апексе происходят процессы, необходимые для закладки цветочных зачатков. Инициация перехода к зацветанию включает в себя две фазы: индукцию и эвокацию.

Индукция. Эта фаза осуществляется под действием экологических факторов – температуры (яровизация) и чередования дня и ночи (фотопериодизм) – или эндогенных факторов, обусловленных возрастом растения. Яровизация – процесс, протекающий в озимых формах однолетних и двулетних растений под действием низких положительных температур определенной длительности, способствующий последующему ускорению развития этих растений. *Фотопериодизм* – реакция растений на суточный ритм освещения, т.е. на соотношение длины дня и ночи (фотопериоды), выражающаяся в изменении процессов роста и развития. Одно из основных проявлений этой реакции – фотопериодическая индукция зацветания. Оба фактора – температурный и световой – могут действовать последовательно, например, у озимых злаков (рожь, пшеница). Температурная и фотопериодическая регуляции служат приспособлением растений к условиям существования, так как обуславливают благоприятные сроки для перехода к зацветанию. В ходе фотопериодической индукции в листьях образуется стимулятор цветения, который транспортируется в вегетативные почки побегов, где включает вторую фазу инициации – эвокацию.

Фотопериодизм. В зависимости от реакции на длину дня, ускоряющей зацветание, растения делятся на длиннодневные (ДДР), короткодневные (КДР), растения, нуждающиеся в чередовании разных фотопериодов, – длинно-короткодневные (ДКДР) и коротко-длиннодневные (КДДР), а также на нейтральные по отношению к длине дня растения (НДР).

У большинства растений максимальной чувствительностью к фотопериоду обладают листья, только что прекратившие рост. Основную роль в восприятии фотопериода листом играет фитохром. Предполагается, что его

темновое превращение может служить способом измерения времени по типу песочных часов. Вспышка красного света устанавливает фазу эндогенного ритма.

Необходимость большой поверхности листьев и достаточной интенсивности света для перехода к цветению у многих растений объясняется потребностью растущих меристем в ассимилятах. Устранение CO_2 из воздуха во время светового периода снижает инициацию цветения у некоторых КДР и ДДР.

У фотопериодически нейтральных растений переход к зацветанию обеспечивается возрастными изменениями (эндогенная регуляция).

Эвокация представляет собой завершающую фазу инициации цветения, во время которой в апексе происходят процессы, необходимые для инициации цветочных зачатков. При поступлении флорального стимула в апикальных меристемах последовательно возрастают содержание растворимых сахаров и активность инвертазы, число митохондрий и интенсивность дыхания; активируется митоз как в периферической, так и центральной зонах стеблевой меристемы; наблюдается кратковременная синхронизация клеточных делений; усиливается синтез РНК и белков, изменяется их качественный состав (последнее – за сутки до заложения зачатков цветков). Все эти данные показывают, что сущность эвокации заключается в переключении генетической программы, способствующей развитию вегетативных почек, на другую, обеспечивающую закладку и формирование цветков.

Природа флорального стимула. Было установлено, что фотопериодическое воздействие воспринимается листьями и затем флоральный стимул передается в апекс побега. Эти факты позволили М.Х. Чайлахяну сформулировать *гормональную теорию развития* растений. Согласно этой теории, при благоприятном фотопериоде в листьях образуется гормон цветения **флориген**, индуцирующий переход растений к зацветанию. Эта точка зрения подтверждалась опытами с прививками: зацветание вегетирующих растений, привитых на цветущие, происходило при неблагоприятном фотопериоде за счет веществ, передвигающихся из листьев подвоев. Химически флориген не является видоспецифичным, так как цветущие растения одного вида способны индуцировать цветение у привитых вегетирующих растений другого вида.

Чайлахян выдвинул гипотезу о бикомпонентной природе флоригена, согласно которой гормон цветения состоит из гиббереллинов и антезинов, причем гиббереллины обуславливают образование и рост цветочных стеблей, а антезины индуцируют заложение цветков. По этой гипотезе ДДР, особенно розеточные формы, содержат антезины, но бедны гиббереллинами. В условиях благоприятного длинногодневного фотопериода в листьях ДДР синтезируется значительное количество гиббереллинов, которые поступают в апекс побега. Присутствие обоих компонентов флоригена – гиббереллина и антезина – индуцирует зацветание растений.

Под **детерминацией (определением) пола** у растений понимают формирование клеток, органов или особей определенного пола в зависимости от генетических факторов, локализованных в хромосомах (генетическое опре-

деление пола), и от условий внешней и внутренней среды (фенотипическое определение пола).

Процесс дифференциации пола можно представить следующим образом. Все факторы внешней среды так или иначе влияют на гормональный обмен растений, причем факторы, приводящие к сдвигу гормонального баланса в сторону увеличения содержания цитокинина (или в ряде случаев ауксина) усиливают женскую сексуализацию, а вызывающие увеличение содержания гиббереллина - мужскую. Гормональная система взаимодействует с генетическим аппаратом, что и обуславливает проявление пола у растений.

Влияние внешних условий на цветение и плодоношение древесных растений. На процессы цветения сильное влияние оказывают *внешние условия* – условия минерального питания, избыток азотистых соединений в почве удлиняет фазу вегетативного роста, а высокий уровень фосфорного питания, наоборот, ускоряет переход растения в репродуктивную фазу развития.

Условия внешней среды воздействуют не только на сроки и обилие цветения и плодоношения, но и на проявление сексуализации побегов, соотношение мужских и женских цветков.

Сильное влияние на развитие растений оказывает **продолжительность** дневного освещения.

Фотопериодическая реакция имеет особое значение в жизни многолетних древесных растений. Фотопериод лежит в основе ритмики роста деревьев, опадения листьев, формирования и покоя почек, начала цветения и других явлений. Определяющим моментом здесь выступает продолжительность темных ночных часов. Прекращение роста в высоту при уменьшении длины дня у деревьев умеренного климата является приспособлением к внешней среде, древесный организм переходит к состоянию покоя, в котором он становится более устойчивым к неблагоприятным воздействиям еще задолго до начала первых осенних заморозков.

Температура. В течение длительной эволюции некоторые растения приспособились к *определенной смене тепла и холода*. Так, озимые злаки для нормального развития требуют, чтобы в течение 1-2 месяцев они находились при температуре от + 2 до + 10 °С. Только после этого они развиваются нормально, цветут и дают урожай зерна.

В противоположность озимым яровые злаки не требуют пониженных температур. Холод способствует переходу зимующих растений от состояния вегетативного роста к репродуктивному развитию. Данное явление, получившее название **яровизации** имеет значение не только для озимых зерновых, но и для двухлетних и многих многолетних растений.

В настоящее время ставится на очередь проблема, связанная с действием на развитие растений *повышенной температуры*. Некоторые растения южного происхождения требуют для осуществления нормального хода развития воздействия высокой температуры (хлопчатник, просо, соя и др.). Молодые растения дуба, выросшие из желудей, подвергнутых такой обработке, начинали плодоносить на седьмой год жизни вместо обычных 15-20 лет.

4 Влияние внешней среды на процесс старения

У стареющего растения резко снижается сопротивляемость по отношению к неблагоприятным факторам среды, которые легко переносятся молодым организмом и вызывают гибель старого.

Этап старости и отмирания

Этап старости и отмирания включает в себя период от полного прекращения плодоношения до естественной смерти организма. Этот период прогрессирующего ослабления жизнедеятельности.

Продолжительность жизни растений, принадлежащих к разным таксономическим группам и различным жизненным формам, варьирует в очень широких пределах. Это свидетельствует о генетической детерминированности нормы времени жизни каждого вида.

Старение и смерть - завершающая фаза онтогенеза любого многоклеточного растения, но термин "старение" может быть применим не только целому растению, но и к отдельным его органам - листьям, плодам, частям цветков. Этот вид старения изучен



Возрастные изменения запрограммированы в наследственной основе, однако их темпы зависят от внешней среды. Ускоряют старение недостаток питательных веществ и воды, слишком низкая или высокая температура, ионизирующее излучение и др. У некоторых растений старение индуцируется определенным фотопериодом.

РАЗДЕЛ 8 УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Тема 16 Физиологические основы устойчивости растений

1 Понятия стресса, адаптации и устойчивости.

2 Холодоустойчивость растений.

3 Морозоустойчивость растений.

4 Зимостойкость растений.

1 Понятия стресса, адаптации и устойчивости

Стресс у растений – это комплексная защитная реакция, включающая как неспецифические (общие для разных типов стрессоров), так и специфические компоненты. У растений обнаружена способность распространять состояние стресса из области влияния стрессирующего фактора далеко за ее пределы с помощью дистанционных электрических сигналов.

Неблагоприятный фактор, действующий на живой организм, принято называть стрессором. Стрессор – сильно действующий фактор внешней среды, способный вызвать в организме повреждение или даже привести к смерти. Если повреждающее действие стрессора превосходит защитные возможности организма, то наступает смерть, в этом случае говорят об экстремальном факторе.

Наиболее распространенными неблагоприятными для растений факторами являются засуха, высокие и низкие температуры, избыток воды и солей в почве, недостаток кислорода, присутствие в атмосфере вредных веществ, ультрафиолетовая радиация, ионы тяжелых металлов, фитопатогены. Существуют критические периоды воздействия стрессовых факторов на растения. Показано, что растения наиболее устойчивы в покоем состоянии (в виде семян, луковиц, клубней) и наиболее чувствительны в ювенильный период (молодой возраст), период появления всходов, период формирования гамет, во время цветения и плодоношения.

Реакция растений на стресс обычно комплексная и включает в себя как неспецифические (общие для разных стрессоров), так и специфические компоненты.

К неспецифической составляющей стресса относятся следующие явления:

- повышение проницаемости и деполяризация клеточных мембран,
- повышение содержания в цитоплазме ионов кальция,
- выход ионов калия из клеток,
- увеличение вязкости цитоплазмы,
- синтез особых «стрессорных» белков,
- торможение роста и деления клеток,
- усиление дыхания,
- торможение фотосинтеза,
- увеличение продукции гормонов стресса – абсцизовой и жасмоновой кислот, этилена.

Всего насчитывают от 15 до 20 «неспецифических» признаков стресса у растений.

К специфическим относят ответные реакции, качественно отличающиеся в зависимости от фактора и генотипа. Важной особенностью реакции растений на стресс-факторы является изменение напряженности энергетического обмена. В состоянии стресса цитохромный путь дыхания падает и возрастает альтернативный путь с его терминальной оксидазой, не сопровождаемой образованием АТФ. Возникает недостаток энергетических ресурсов. Существенную роль в ответе растений на стрессоры играет гормональная система.

Адаптация – процесс, а также результат приспособления строения и функций организмов и их органов к условиям среды обитания. Общая приспособленность живых организмов к условиям существования складывается из множества отдельных адаптаций самого разного масштаба. Примеры анатомо-морфологических адаптаций растений к холоду: минимизация размеров при сохранении больших размеров репродуктивных органов (многочисленные арктические растения);



формирование укороченных побегов-брахибластов (лиственницы, ивы); опущение побегов и листьев, наличие воскового налета; оплетание сосущими корнями лиственницы теплых бугорков (камни, валеж) на почвах с мерзлотой; геофи-

лизация – погружение в субстрат нижней части растений.

Примеры физиолого-биохимических адаптаций к холоду: снижение интенсивности транспирации, уменьшающее теплоотдачу; накопление в клетках сахаров и других веществ, увеличивающих концентрацию клеточного сока; отложение в клетках запасных питательных веществ в виде высокоорганических соединений – масла, жира, гликогена. Они вытесняют из вакуолей воду и делают клетки более устойчивыми к замерзанию. В период подготовки к зиме происходит изменение запасных веществ: крахмал вновь превращается в сахар, но иного строения, чем летом – кроме сахарозы и фруктозы в коре хвойных деревьев появляется стахиоза и раффиноза. Перераспределение в тканях энергетических веществ. У растений к зиме крахмал откладывается в корнях, масла и сахара – в надземных органах. В древесине масла откладываются во внутренних слоях, что повышает их физико-химического состава веществ в клетках и тканях.

Поведенческие приспособления, или избегание действия неблагоприятного фактора. Примером могут служить эфемеры и эфемероиды. Они проходят весь цикл своего развития весной за 1,5-2 месяца, еще до наступления жары и засухи. Таким образом, они как бы уходят, или избегают попадания под влияние стрессора.

Устойчивость – способность организма противостоять неблагоприятному воздействию экологических факторов.

Устойчивость позволяет реализовать одну из функций организма – *защитную*, и формируется следующими ее *компонентами*:

I. *Ресурсы надежности* – способность организма *не допускать* или *ликвидировать отказы* (нарушения в обмене веществ и физиологических функциях разного уровня организации (молекулярного, субклеточного, организменного и надорганизменного).

Ресурсы надежности, позволяющие растительному организму *безотказно* функционировать *в норме* и *при отклонении* от нормы, обеспечивают следующие системы:

1. *Система стабилизации* – *не допускает* возникновения отказов и складывается:

а) из механизмов *гомеостаза* (в том числе физиологического);

б) из принципа *избытка* – создается избыток структур и компонентов биологических объектов разного уровня организации (полиплоидия, пазушные почки, формирование избытка семян и др.), обеспечивающих *воспроизведение* организма;

в) из принципа *равнозначности гетерогенных компонентов* – наличие *разных* по строению, локализации и т.д. структур и компонентов, позволяющих реализовать одну и ту же функцию (полифункциональность ферментов, взаимопревращения пластид, возможность окисления субстрата альтернативным путем в любой части растительной клетки, апикальное доминирование и др.).

2. *Система репарации* – *ликвидирует* возникающие отказы, обеспечивая *целостность* биологического объекта. Включает:

а) *энзиматическую репарацию* – восстановление структур макромолекулярного уровня (например, ДНК);

б) *регенерацию* – восстановление целостности за счет деятельности специфических структур, например, клеток *каллуса* (на клеточном уровне – образование *феллогена* при заживлении ран, на органном – *органогенез*, на организменном – соматический *эмбриогенез*).

II. *Способы защиты* – арсенал защитных приспособлений (структурных, физиологических и химических особенностей организации растительного организма), позволяющих избежать или «терпеть» воздействие стрессора. Включает способы:

1. *Структурные*:

а) особенности *анатомического* строения (кутикула, механическая ткань и т.д.);

б) специальные органы защиты (колючки, жгучие волоски).

2. *Физиологические*:

а) *двигательные* реакции (движение цитоплазмы, таксисы, нутации, тропизмы, настии);

б) *приспособительные* реакции (закаливание, формирование определенного экотипа: С₄-растения, САМ-метаболизм и др.);

в) особый фенологический *режим* – переживание неблагоприятных условий в *анабиозе* (эфемеры).

3. Химические:

а) *абиотического* назначения – вещества, синтезируемые растением (сахара, пролин и др.) и увеличивающие его *резистентность* к воздействию неблагоприятного фактора;

б) *биотического* назначения – синтез веществ (смолы, фитонциды, токсины), отпугивающих, повреждающих, уничтожающих другие организмы (например, патогены).

По времени протекания различают три главные стратегии адаптации: эволюционные, онтогенетические и срочные.

Эволюционные (филогенетические) **адаптации** – это адаптации, возникающие в ходе эволюционного процесса (филогенеза) на основе генетических мутаций, отбора и передающиеся по наследству.

Системы выживания, сформированные в ходе эволюции, наиболее надежны. Они, как правило, функционируют в течение всего онтогенеза не только в стрессовых, но и в оптимальных условиях. Примером служит анатомо-морфологические особенности растений, обитающих в засушливых жарких пустынях земного шара, а также на засоленных территориях (приспособленность к дефициту влаги).

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 предопределено (детерминировано). В образовании таких защитных систем лежит изменение дифференциальной экспрессии генов.

Онтогенетические, или **фенотипические**, **адаптации** обеспечивают выживание данного индивида. Они связаны с генетическими мутациями и не передаются по наследству. Формирование такого рода приспособлений требует сравнительно много времени, поэтому их иногда называют долговременными адаптациями. Классическим примером подобных адаптаций является переход некоторых C_3 -растений на САМ-тип фотосинтеза, помогающий экономить воду, в ответ на засоление и жесткий водный дефицит.

Срочная 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 адаптация и пассивная.

Активная адаптация – формирование защитных механизмов, при этом обязательным условием выживания является 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 – «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 вредного 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 активно защищает клеточный метаболизм от высокой температуры, синтезируя белки теплового шока.

В процессе адаптации растение проходит два различных этапа:

- 1) быстрый первичный ответ;
- 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. Такими механизмами могут быть, например, аккумуляция фитохелатинов в ответ на действие тяжелых металлов или формирование САМ-типа фотосинтеза в условиях засоления и других факторов, инициирующих водный стресс.

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, антиоксидантные системы и механизмы синтеза протекторных низкомолекулярных соединений. 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.

2 Холодоустойчивость растений

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 °C.

Отдельные органы теплолюбивых растений обладают разной устойчивостью к холоду. У кукурузы и гречихи быстрее всего отмирают стебли, у риса 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 °C, так как происходит нарушение мембран хлоропластов и разобщение транспорта электронов и фотосинтетического фосфорилирования. У нехолодостойких сортов кукурузы через 20 ч после действия температуры +3 °C происходит распад хлоропластов и разрушение пигментов. 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 °C. Это со-

проводится нарушением мембранных транспортных процессов, ферментов клеточного метаболизма и систем передачи энергии. В мембранах устойчивых к холоду видов растений содержится много ненасыщенных жирных кислот, что позволяет им поддерживать мембраны в жидком состоянии при действии низких положительных температур. В клетках высших растений возможен переход насыщенных жирных кислот в ненасыщенную форму с помощью специальных десатурирующих ферментов (десатураз). Эти ферменты 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.

3 Морозоустойчивость растений

Морозоустойчивость – способность растений переносить охлаждение ниже 0 °С без нарушения онтогенетического развития.

Непосредственное действие отрицательных температур не может быть причиной гибели растений. Клетка погибает при образовании льда в протопласте. Однако это бывает редко. Место образования льда зависит от скорости охлаждения. При быстром понижении температуры в протопласте образуются очень мелкие ледяные кристаллики, которые 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, 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 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 протопластов по градиенту водного потенциала. Это вызывает постепенное обезвоживание протопласта и приводит к денатурации белков, нарушению функционирования мембран и клеточных оргanelл. В результате дегидратации в клетках сильно увеличиваются концентрации растворенных веществ и прежде всего неорганических ионов, которые обладают токсичным действием.

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.

Существуют два типа приспособлений к действию отрицательных температур: уход от повреждающего действия фактора (пассивная адаптация) и повышение выживаемости (активная адаптация).

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. Процесс повышения устойчивости к низким температурам называют **закаливанием**, или закалкой.

Закаливание осуществляется поздней осенью при низких положительных температурах и при первых слабых морозах. По теории И.И. Туманова, этот процесс происходит в две фазы.

Первая фаза – накопление сахаров, для протекания которой необходимы пониженные положительные температуры ($+10^{\circ}\text{C}$ днем и $+2 \dots +3^{\circ}\text{C}$ ночью), при которых тормозится рост и задерживается расходование углеводов на дыхание, а также ясные осенние дни, благоприятствующие фотосинтезу. Во время первой фазы закладки происходит также уменьшение количества ауксинов, увеличение активности ИУК-оксидазы и увеличение количества абсцизовой кислоты. АБК 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 происходит обособление протопластов в связи с исчезновением плазмодесм, и растение переходит в состояние покоя.

Древесные растения могут значительно повышать свою устойчивость. Например, сосна становится в состоянии выдерживать суровые зимы с температурами -35°C и ниже.

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.

1. Накопление сахаров и других совместимых осмолитов, прежде всего пролина, обладающих осморегуляторным и стресс-протекторным действием.

В зимнее время в листьях растений, находящихся под снегом, нельзя обнаружить крахмал, но в них накапливается много сахарозы. При низкой температуре крахмал превращается в сахарозу, при потеплении происходит обратное превращение. Это превращение идет в клетках коры зимующих деревьев (дуба, клена, рябины), в клубнях и корневищах. 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.

Сахара также препятствуют образованию или уменьшают количество токсических веществ, образующихся при обезвоживании клеток из-за образования льда. Сахара – главный дыхательный субстрат, являющийся источником энергии для синтезов, происходящих в период закаливания при низких положительных температурах.

2. Изменение состава мембранных липидов и увеличение текучести мембран. В процессе охлаждения вязкость липидного бислоя мембран увеличивается. Переход мембранных липидов из жидкокристаллического 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 в межклетниках. Одновременно нарушаются транспортные функции мембран, процессы фотосинтеза и образования энергии, а также функционирование мембранных белков.

Для предотвращения таких негативных явлений в ходе адаптации растений к низким температурам увеличивается текучесть мембран, что 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 возрастает 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. Многие растения, особенно древесные, в процессе адаптации к отрицательным тем-

пературам приобретают способность тормозить внутриклеточное образование кристаллов льда при температурах значительно ниже точки замерзания, т.е. в состоянии глубокого переохлаждения. Это состояние характеризуется наличием в протопластах высоких концентраций антинуклеаторов льда. Превращается в лед только свободная вода. Чем меньше свободной воды в клетке, тем медленнее растут кристаллы льда, тем меньше обезвоживается клетка. Так, вполне созревшая и содержащая мало воды древесина в закончивших рост ветках деревьев гораздо устойчивее 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.

5. *Синтез стрессорных белков холодового ответа.* В настоящее время идентифицировано несколько генов и кодируемых ими белков холодового ответа. Кодируемые этими генами белки крайне гидрофильны и в отличие от подавляющего большинства других клеточных белков сохраняют свою стабильность даже при кипячении. Повышение устойчивости к низким температурам всего растительного организма зависит от одновременной «работы» всех имеющихся генов, кодирующих синтез белков холодового ответа. Следовательно, морозоустойчивость является признаком, контролируемым многими генами.

При адаптации к морозу синтезируются также аналоги белков, которые важны при адаптации растений к водному дефициту. Помимо этого, синтезируются десатуразы жирных кислот, ответственные за повышение степени текучести мембран, молекулярные шапероны, предотвращающие 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.

Таким образом, в настоящее время имеются доказательства участия регулируемых низкой температурой генов и синтеза кодируемых ими белков в повышении морозостойкости и выживании растений.

4 Зимостойкость растений

Зимостойкость – это способность растений противостоять комплексу воздействий внешней среды на протяжении зимнего и ранневесеннего периодов.

При сильных морозах в результате образования льда в клетках или межклеточном пространстве может произойти повреждение тканей. Появляющаяся при оттепелях ледяная корка ухудшает аэрацию клеток и ослабляет морозостойкость растений. Растения, долго находящиеся под глубоким снегом при температуре около 0 °С, страдают от истощения и поражения грибами. Вследствие образования в почве ледяной прослойки, разрывающей корни, происходит выпирание растений. Часто наблюдается одновременное действие многих из этих неблагоприятных факторов.

Зимостойкость и морозостойкость растений развиваются к началу зимы в процессе закаливания растений.

Выпревание растений – это частичная или полная гибель зимующих культур от истощения в результате продолжительного пребывания под глубоким снежным покровом. Выпреванию способствуют недостаток света, прекращение поступления воды и пищи из почвы, большая влажность воздуха и повышенная температура под снегом. В этих условиях новые питательные вещества в растениях не образуются, а накопленные ранее – расходуются на дыхание. В результате наступает сначала углеводное истощение, затем распад белков и, наконец, поражение растений болезнями.

Устойчивость растений к выпреванию обеспечивается: накоплением в них к началу зимы большого количества сахаров и других запасных веществ; экономным расходом растениями (при температуре около 0 °С) запасных веществ на дыхание и рост; защитой растений от грибных болезней.

Выпирание растений – это обнажение узлов кущения, верхушек корней растений вследствие попеременного замерзания и оттаивания или оседания почвы. При замерзании почва увеличивается в объеме, а затем при оттаивании оседает, что приводит к обрыву корней и обнажению узлов кущения. Выпирание может вызвать и образовавшаяся на посевах ледяная корка, в которую вмерзают растения и при последующем наращивании снизу слоя льда вытесняются из почвы. Особенно часто выпирание происходит при посеве по не осевшей после пахоты почве, оседающей после появления всходов. Устойчивость растений к выпиранию обуславливается мощностью и растяжимостью корней.

Ледяная корка. Если после оттепели наступает мороз, талая вода замерзает, образуя над растениями сплошную ледяную корку, которая является причиной гибели растений, так как лед практически непроницаем для кислорода. Однако если часть листьев остается над ледяной коркой, то растение не погибает, 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°C .

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. Это особенно опасно.

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 тем не менее 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. Например, в период с октября по март содержание воды в ветвях дуба падает с 52 до 41 %, ясеня – с 50 до 36 %, а гледичии – с 70 до 36 %.

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.

Зимостойкость меняется с возрастом растений, зависит от ветрового режима, микроклимата, типа и влажности почвы участка произрастания.

Решающее значение имеет минимальная температура воздуха и почвы зимой, продолжительность сильных морозов, сумма отрицательных температур в холодную часть года, колебания суточных температур в конце зимы и в период оттепелей. Важное значение для результатов перезимовки имеет количество тепла в вегетационный сезон. Неблагоприятны длительные зимние оттепели, особенно во второй половине зимы, так как при потеплении начинаются ростовые процессы и растения выходят из состояния покоя. При возврате холодов они могут быть повреждены даже незначительными морозами. К неблагоприятным последствиям таких оттепелей относится уменьшение или исчезновение защитного снежного покрова.

Особенно негативно влияют на растения так называемые аномально суровые, или критические, зимы. Последствия аномально тёплых зим сказыв-

ваются прежде всего на цветении и плодоношении из-за повреждений начавших рост почек в результате возврата холодов. После суровых зим, как правило, наблюдается массовая гибель или очень сильные обмерзания до уровня снега или всей надземной части.

Для оценки степени зимостойкости деревьев и кустарников наиболее распространенной считается семибалльная шкала, основанная на степени обмерзания растений. Деревья, имеющие баллы 6-7, считаются зимостойкими, 5 – среднезимостойкими, с баллом 4 – слабозимостойкими и 1-2 – незимостойкими:

- 1 – повреждений нет (растение не обмерзает);
- 2 – обмерзает не более половины длины однолетних побегов;
- 3 – обмерзают однолетние побеги полностью;
- 4 – обмерзают двулетние и более старые части растений;
- 5 – обмерзает крона до уровня снегового покрова;
- 6 – обмерзает вся надземная часть;
- 7 – растение вымерзает полностью.

Тема 17 Адаптация и устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим факторам

- 1 Жароустойчивость и засухоустойчивость растений.
- 2 Растения в условиях гипоксии и аноксии.
- 3 Солеустойчивость и устойчивость растений к тяжелым металлам.
- 4 Газоустойчивость и радиационная устойчивость растений.

1 Жароустойчивость и засухоустойчивость растений

Жароустойчивость – это способность растений переносить действие высоких температур, перегрев. Это генетически обусловленный признак. По жароустойчивости выделяют три группы растений:

1. Жаростойкие – термофильные синезеленые водоросли и бактерии горячих источников, способные переносить до 75-100 °С. Они имеют повышенное содержание РНК в клетках и устойчивость белка к тепловой коагуляции.

2. Жаровыносливые – растения пустынь и сухих мест (суккуленты, кактусы, толстянковые), выдерживающие температуру до 50-65 °С. Имеют пониженный обмен веществ и высокую вязкость цитоплазмы.

3. Нежаростойкие – мезофитные и водные растения, переносят кратковременное воздействие температур до 38-47 °С.

Большинство растений начинают страдать при температуре 35-40 °С, когда угнетаются все физиологические функции. При 50 °С происходит свертывание протоплазмы и отмирание клеток.

Влияние высоких температур на физиологические процессы растений. Температура влияет на скорость диффузии и, как следствие, 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 про-

ницаемости 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 в мембранах увеличивается количество ненасыщенных фосфолипидов. В результате состав и структура мембраны изменяются и, как следствие, происходит 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. Нагрев хлоропластов вызывает снижение интенсивности фотофосфорилирования, а при температуре около $+40^{\circ}\text{C}$ подавляется циклическое фотофосфорилирование. Наиболее чувствительна к повышенной температуре фотосистема II, тогда как главный фермент C_3 -цикла – РубФкарбоксилаза – устойчив к высокой температуре.

Дыхание также ингибируется 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. Дальнейшее повышение температуры до $+45$ – 52°C , особенно если она действует 3–6 ч, приводит к разобщению окисления и фосфорилирования и снижению образования молекул АТФ. При таких высоких температурах клетка не имеет энергии для синтеза макромолекул и сохранения структуры мембран и органелл. Правда, энергетические потребности растения в этих условиях тоже снижаются, так как заторможены рост и отток веществ.

При действии высокой температуры (гипертермия) изменяется вязкость цитоплазмы: чаще увеличивается, реже уменьшается, но этот процесс обратим даже при действии температуры $+51^{\circ}\text{C}$ в течение 5 мин. В основе изменения вязкости цитоплазмы при повышении температуры лежит изменение цитоскелета.

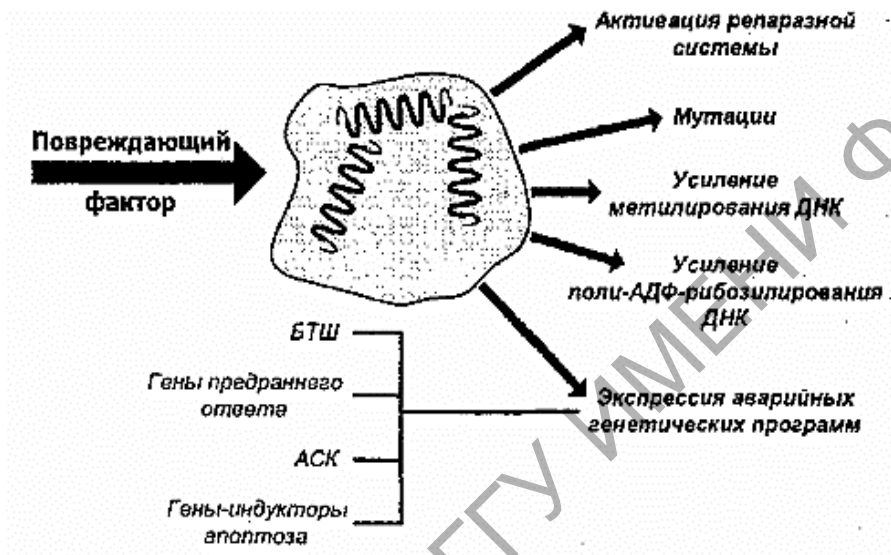
Температура существенно влияет на водный статус растения. Одной из самых быстрых реакций на действие высокой температуры является повышение интенсивности транспирации, что сопровождается возникновением у растения водного дефицита.

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. У многих

растений высокие температуры в период цветения вызывают стерильность цветков и опадание завязей.

Адаптация растений к высоким температурам. В процессе эволюции формировались и закреплялись различные механизмы адаптации, делающие растение более устойчивым к высоким температурам. Выработка таких механизмов шла в нескольких направлениях:

- уменьшение перегрева за счет транспирации;
- защита от тепловых повреждений (опушение листьев, толстая кутикула);
- стабилизация метаболических процессов (более жесткая структура мембран, низкое содержание воды в клетке);
- высокая интенсивность фотосинтеза и дыхания.



В случаях, если повреждающее действие высокой температуры превышает защитные возможности морфо-анатомических и физиологических приспособлений, включается следующий механизм защиты: образуются так называемые **белки теплового шока** (БТШ). БТШ –

это последний «рубеж обороны» живой клетки, который запускается в ответ на повреждающее действие высоких температур. Они были открыты в 1962 г. у дрозофилы, потом у человека, затем у растений (1980 г.) и микроорганизмов. БТШ помогают клетке выжить при действии температурного стрессора и восстановить физиологические процессы после его прекращения. БТШ образуются в результате экспрессии определенных генов. Некоторые из этих БТШ синтезируются не только при повышенной температуре, но и при других стресс-факторах, например, при недостатке воды, низких температурах, действии солей. Показано, что после действия одного стрессора клетки становятся устойчивыми к другим.

БТШ в растении ведут себя так, как если бы они функционировали в изолированной клетке, а не в составе многоклеточного организма. При этом каждая клетка синтезирует десятки тысяч копий различных молекул белков теплового шока, затем количество их начинает уменьшаться, т.е. синтез БТШ имеет кратковременный (транзитный) характер. Длительный синтез БТШ невозможен из-за крайне высокой потребности в энергии.

Транзитный характер новообразования БТШ наблюдается лишь при нелетальном повышении температуры. При летальном повышении температуры транзитность функционирования системы теплового шока нарушается,

что свидетельствует о гибели организма. Следовательно, действие белков теплового шока приурочено к начальному периоду ответа растений на повышение температуры. БТШ, временно защищая организм от гибели, тем самым создают условия для его последующей долговременной адаптации.

В настоящее время выделяют 5 групп белков теплового шока, которые обозначаются по молекулярным массам их основных компонентов: БТШ-90, БТШ-70, БТШ-60, БТШ-20 и БТШ-8,5. Большинство этих белков удивительно консервативны. Так, например, БТШ-70 кукурузы, дрозофиллы и человека идентичны на 75%. Все БТШ кодируются мультигенными семействами, содержащими до 10 и более генов. Главным отличием системы белков теплового шока растений по сравнению с другими организмами является многокомпонентность и сложность состава низкомолекулярных (15-30 кДа) полипептидов, не гомологичных соответствующим БТШ других организмов. Именно с функционированием низкомолекулярных БТШ связывают защитную роль данной системы в растениях. БТШ локализуются в ядре, цитозоле, клеточных органеллах и функционируют в клетках в виде высокомолекулярных комплексов. Также имеются индивидуальные БТШ, обладающие протеолитическими свойствами, что свидетельствует о важности данной системы для выживания организма в экстремальных условиях и создают условия для формирования более совершенных долговременных механизмов адаптации.

Засухоустойчивость – способность растений переносить длительные засушливые периоды, обезвоживание и перегрев с наименьшим снижением продуктивности.

Засухоустойчивость обусловлена генетически определенной приспособленностью растений к условиям местообитания, а также адаптацией к недостатку воды. По отношению к воде выделяют три морфологические группы: ксерофиты, мезофиты и гигрофиты.

На разных этапах развития растения реагируют на засуху по-разному. Древесные растения обычно более засухоустойчивы, чем другие жизненные формы благодаря глубоко проникающей в почву корневой системе, запасам воды в корнях, стволе и ветвях. Различия в засухоустойчивости древесных пород обусловлена не одинаковой глубиной корневой системы или различной эффективностью использования воды.

Неблагоприятное действие засухи состоит в том, что растения испытывают недостаток воды или комплексное влияние обезвоживания и перегрева. У растений выработались приспособления, позволяющие переносить периоды засухи.

Растения используют три основных способа защиты:

- 1) предотвращение излишней потери воды клетками (избегание высыхания),
- 2) перенесение высыхания,
- 3) избегание периода засухи.

Наиболее общими являются приспособления для сохранения воды в клетках.

Ксерофиты не являются сухолюбивыми: обилие воды в почве способствует их интенсивному росту. Устойчивость к засухе заключается в их способности переносить потерю воды.

Растения-мезофиты также могут приспосабливаться к засухе. Так, анатомическая структура листьев различных ярусов на одном и том же растении зависит от уровня водоснабжения, освещенности и т.д. Чем выше по стеблю расположен лист, тем мельче его клетки, больше устьиц на единицу поверхности, а размер их меньше, гуще сеть проводящих пучков, сильнее развита палисадная паренхима и т. д. Такого рода закономерности изменений листового аппарата получили название, закона Заленского.

Поскольку сходные особенности строения свойственны ряду ксерофитов, такая структура листьев получила название ксероморфной. Следовательно, возникновение ксероморфной структуры листьев – одно из анатомических приспособлений к недостатку воды, так же как заглубление устьиц в ткани листа, опушенность, толстая кутикула, редукция листьев и др.

Биохимические механизмы защиты предотвращают обезвоживание клетки, обеспечивают детоксикацию продуктов распада, способствуют восстановлению нарушенных структур цитоплазмы. Высокую водоудерживающую способность цитоплазмы в условиях засухи поддерживает накопление низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих в виде гидратных оболочек значительные количества воды. Этому помогает также взаимодействие белков с пролином, концентрация которого значительно возрастает в условиях водного стресса, а также увеличение в цитоплазме содержания моносахаров.

Детоксикация избытка образующегося при протеолизе аммиака осуществляется с участием органических кислот, количество которых возрастает в тканях при водном дефиците и высокой температуре. Процессы восстановления после прекращения действия засухи идут успешно, если сохранены от повреждения при недостатке воды и перегреве генетические системы клеток. Защита ДНК от действия засухи состоит в частичном выведении молекулы из активного состояния с помощью ядерных белков и, возможно, как в случае теплового стресса, с участием специальных стрессовых белков. Поэтому изменения количества ДНК обнаруживаются лишь при сильной длительной засухе.

Засуха вызывает существенные перестройки в гормональной системе растений: уменьшается содержание гормонов-активаторов роста – ауксина, цитокинина, гиббереллинов, стимуляторов роста фенольной природы и возрастает уровень абсцизовой кислоты и этилена. Приспособительный характер такого перераспределения очевиден, так как для поддержания роста необходима вода. Поэтому в условиях засухи от быстроты остановки ростовых процессов часто зависит выживание растения.

2 Растения в условиях гипоксии и аноксии

Переувлажнение и даже затопление почв связано преимущественно с обильными поливами и сильными дождями. Особенно часто такое явление

наблюдается на глинистых почвах. Быстрое таяние снегов и разлив рек тоже приводят к затоплению. В неблагоприятных условиях находятся растения прибрежных зон и болотных местообитаний. В условиях переувлажнения вода заполняет почвенное поровое пространство 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. Растения могут пережить длительное затопление (2-3 нед.), если вода движется, как это бывает при разливе рек, так как движущаяся вода содержит достаточное количество кислорода для поддержания дыхания корней.

Влияние недостатка кислорода на физиологические процессы растений. 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, спиртовое и молочнокислое брожение. 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 сопровождается интенсивным выходом протонов из вакуоли. Падение величины рН цитоплазмы называют **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 в 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 минеральных элементов, 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.

Адаптация растений к недостатку кислорода. Обычные растения не могут жить на затопляемых и болотных почвах. Здесь растут только специально приспособленные растения – гидрофиты. Основная особенность строения гидрофитов – наличие аэренхимы. Аэренхима – основная ткань, содержащая 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 она интенсивна. 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 улетучивается; создается пониженное давление. Как только при отливе корни появляются над водой, в них начинает засасываться воздух. Таким образом, в пневматофорах 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 ее 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*. Образование этилена является сигналом для гибели 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. Подобный процесс гибели клеток называют *апоптозом*, или программируемой смертью клеток. Биологический смысл апоптоза заключается в том, чтобы ценой гибели части клеток спасти жизнь всего организма.

У растений, растущих 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 на 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. Функция белков аноксии не известна. Тем не менее, можно полагать, что эти полипептиды являются компонентами системы шокового ответа.

Предполагают, что роль рецептора, воспринимающего аноксию, у растений может играть гемоглобин. Другими компонентами передачи этого раздражения являются ионы кальция, Ca^{2+} -зависимая протеинкиназа, кальмоду-

лин, G-белки и транс-факторы. Белковые транс-факторы взаимодействуют с определенными регуляторными участками генов анаэробного ответа (цис-факторами) и запускают экспрессию этих генов. Последнее приводит к переключению аэробного метаболизма на анаэробный и обеспечивает адаптацию растений к условиям дефицита кислорода.

3 Солеустойчивость и устойчивость растений к тяжелым металлам

Засоление почвы связано с накоплением в ней натриевых солей. Наиболее токсичны карбонаты натрия (NaHCO_3), менее токсичны хлориды (NaCl) и сульфаты (NaSO_4). Вредное воздействие солей проявляется также в высоком осмотическом давлении почвенного раствора, что обуславливает «физиологическую» сухость почвы. По реакции на засоление почвы различают две группы растений: **галофиты** и **гликофиты**. **Галофиты** – это растения засоленных мест обитания. Среди них различают: **эугалофиты**, **криногалофиты** и **гликогалофиты**.

1. Эугалофиты – это «соленакапливающие» растения с мясистыми стеблями и листьями. Они поглощают соли из почвы, накапливают их в вакуолях, имеют высокий осмотический потенциал (солерос).

2. Криногалофиты – это «солевывделяющие» растения. Они поглощают соли, пропускают их через себя и накапливают в специальных секретизирующих клетках, которые выводят их на поверхность листьев.

3. Гликогалофиты – это «соленепроницаемые» растения. К ним относятся полынь и лебеда. Они плохо поглощают соли, а высокое осмотическое давление в клетках обусловлено высокой концентрацией органических соединений, особенно углеводов.

Гликофиты – это растения пресных мест. Большинство с-х культур относится к этой группе. Высокая концентрация солей:

- изменяет их осмотические свойства,
- разрушает цитоплазматические мембраны,
- снижает активность ферментов,
- нарушает белковый обмен (образование аммиака, кадаверина, путресцина).

Засоление почвы тормозит поглощение элементов минерального питания (нитратов, фосфора, калия, кальция и др.) и транспорт их в наземные органы.

Основной ответной реакцией на засоление почвы является повышение осмотического потенциала клеток. Но повышение концентрации клеточного сока ведет к торможению роста и в конечном итоге к снижению продуктивности.

Таким образом, рост гликофитов на засоленных почвах лимитируется тремя факторами: 1. нарушением водного баланса, 2. нарушением ионного равновесия, 3. солевой токсичностью.

Критическими периодами для большинства культур являются фазы всходов, проростков и цветения.

Растения используют различные способы выживания в условиях засоления. Основная стратегия снижения повреждающего эффекта – изолирование меристем (особенно побеговых) и листьев от воздействия солей в высоких концентрациях. Транспорт солей в растение определяется способностью клеток коры корня противостоять засолению. Плазмалемма клеток корней имеет низкую проницаемость для ионов Cl^- . Натрий поступает в клетки корней пассивно по градиенту электрохимического потенциала (в отличие от ионов Cl^-). Процесс активного выведения ионов Na^+ из корня обеспечивают транспортные системы, функционирующие с затратой энергии. Транспорт солей в сосуды ксилемы и далее в надземную часть растения ограничивают пояски Каспари. Поглощаемые соли могут концентрироваться в вакуолях клеток.

У ряда растений для вывода избытка солей есть специализированные пузырьвидные клетки, солевые железки и т.д., с помощью которых растения пытаются избежать накопления солей или приспосабливаются к их высокой.

Растительные организмы способны корректировать водный потенциал клеток при стрессе путем дополнительного синтеза таких веществ, как глицин, бетаин, пролин, сорбит, сахараза.

При засолении начинают экспрессироваться гены, кодирующие ферменты синтеза пролина и бетаина. Осмотический шок активирует гены, кодирующие ферменты САМ-пути углеродного метаболизма и синтеза лигнина, аквапорины, различные АТФазы и протеазы.

Солеустойчивыми древесными породами считаются саксаул черный, ясень зеленый и приречный, гледичия, айлант, акация белая, берест, вяз перистовистый, лох, дуб, сосна эльдарская, платан и некоторые другие, а из кустарников – селитрянка, поташник, соляноколосник, жимолость татарская, олеандр, бирючина, дрок испанский.

Достаточно солевыносливыми можно считать и ряд плодовых культур шелковицу, абрикос, грушу, алычу, айву, виноград, гранат, финиковую пальму.

Наиболее действенными путями повышения урожайности и общей биологической продуктивности растений на засоленных почвах являются:

- коренная мелиорация засоленных почв, солонцов и солончаков;
- селекция растений на солеустойчивость;
- повышение устойчивости растений к солям путем предпосевного закаливания набухших семян в солевых растворах;
- выращивание посадочного материала на засоленном фоне;
- использование органических удобрений;
- применение оптимальных норм полива растений.

Устойчивость растений к тяжелым металлам. Загрязнение среды тяжелыми металлами происходит в результате сжигания топлива, деятельности горнодобывающей промышленности, сбрасывания сточных вод и внесения в почву удобрений. Тяжелые металлы поступают в растение преимущественно через корневую систему из почвы, в меньшей степени – через ли-

стия. Скорость поглощения растением металлов зависит от pH почвенного раствора, содержания органических веществ в почве и концентрации других ионов.

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.

Помимо растений-аккумуляторов существуют **растения-индикаторы** и **растения-исключатели**. У растений-индикаторов содержание металла в клетках соответствует его содержанию в почве. В побегах растений-исключателей поддерживается низкая концентрация металлов, несмотря на высокую концентрацию в окружающей среде. В этом случае барьерную функцию выполняет корень.

Влияние тяжелых металлов на физиологические процессы. 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 инактивации ферментов и изменению других биологических свойств макромолекул и сопровождается нарушением клеточного метаболизма и физиологических процессов. В настоящее время известны более 100 ферментов, инактивирующихся тяжелыми металлами.

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.

Адаптация растений к тяжелым металлам. Растения выработали целый ряд приспособительных механизмов, защищающих клеточный метаболизм от присутствующих в окружающей среде тяжелых металлов. Эти механизмы включают: связывание тяжелых металлов клеточной стенкой и выделяемыми клеткой веществами (эксудатами); 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.

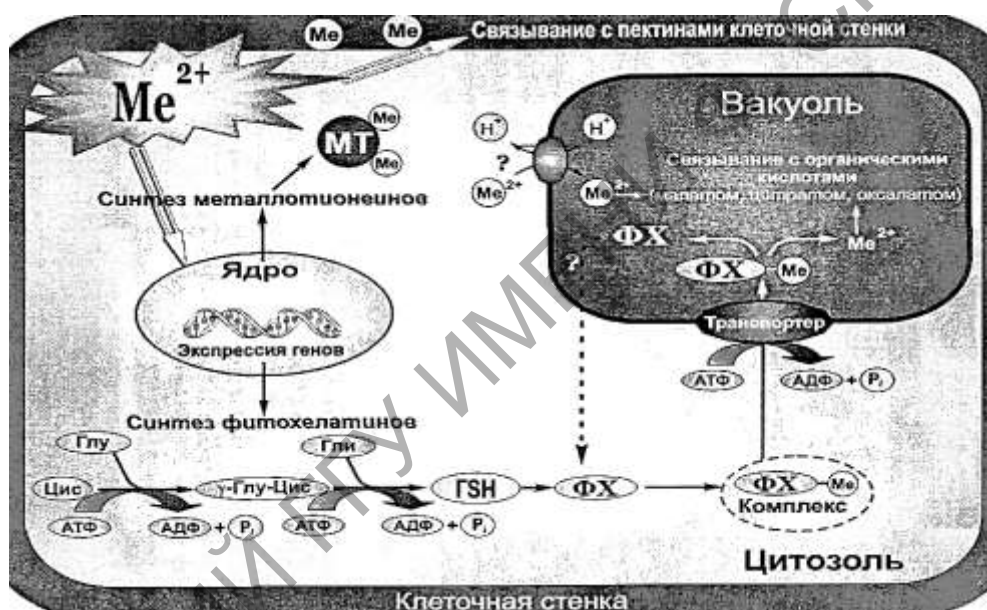
Клеточная стенка и корневые эксудаты. Связывание тяжелых металлов стенками клеток корня – первый рубеж «обороны» от присутствующим

щих 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.

Иногда выделяемые в почву эксудаты корней могут содержать гистидин, цитрат и другие хелаторы тяжелых металлов. Подобный механизм используется при детоксикации такого легкого металла, как алюминий.

Плазмалемма 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.



Фитохелатины и другие хелаторы 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. Хелатирование металлов (образование хелатов) в цитозоле является очень важным механизмом детоксикации тяжелых металлов.

Лигандами, т.е. веществами, образующими с металлом хелат, могут служить аминокислоты, органические кислоты и два класса пептидов: фитохелатины и металлотионеины. Наиболее обстоятельно исследованы в растениях фитохелатины.

Компартментация тяжелых металлов в вакуолях. 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 ме-

таллу используется не один, а несколько различных механизмов. Какого-либо единственного механизма, обеспечивающего толерантность растения к нескольким разным тяжелым металлам, не существует.

4 Газоустойчивость и радиационная устойчивость растений

По характеру реакции у растений различают **газочувствительность** (т.е. скорость и степень проявления патологических процессов под влиянием газов) и **газоустойчивость**.

Газоустойчивость – это способность растений сохранять жизнедеятельность в присутствии в атмосфере вредных газов.

К ним относятся газообразные соединения: сернистый газ (SO_2), оксиды азота (NO , NO_2), угарный газ (CO), соединения фтора и др., углеводороды, пары кислот (серной, сернистой, азотной, соляной), фенола и др., твердые частицы сажи, золы, пыли, содержащие токсические оксиды свинца, селена, цинка и т.д.

Загрязняющие атмосферный воздух компоненты (эксгалаты) по величине частиц, скорости оседания под действием силы тяжести и электромагнитному спектру подразделяют на пыль, пары, туманы и дым.

Газы и пары, легко проникая в ткани растений через устьица, могут непосредственно влиять на обмен веществ клеток, вступая в химические взаимодействия уже на уровне клеточных стенок и мембран. Пыль, оседая на поверхности растения, закупоривает устьица, что ухудшает газообмен листьев, затрудняет поглощение света, нарушает водный режим.

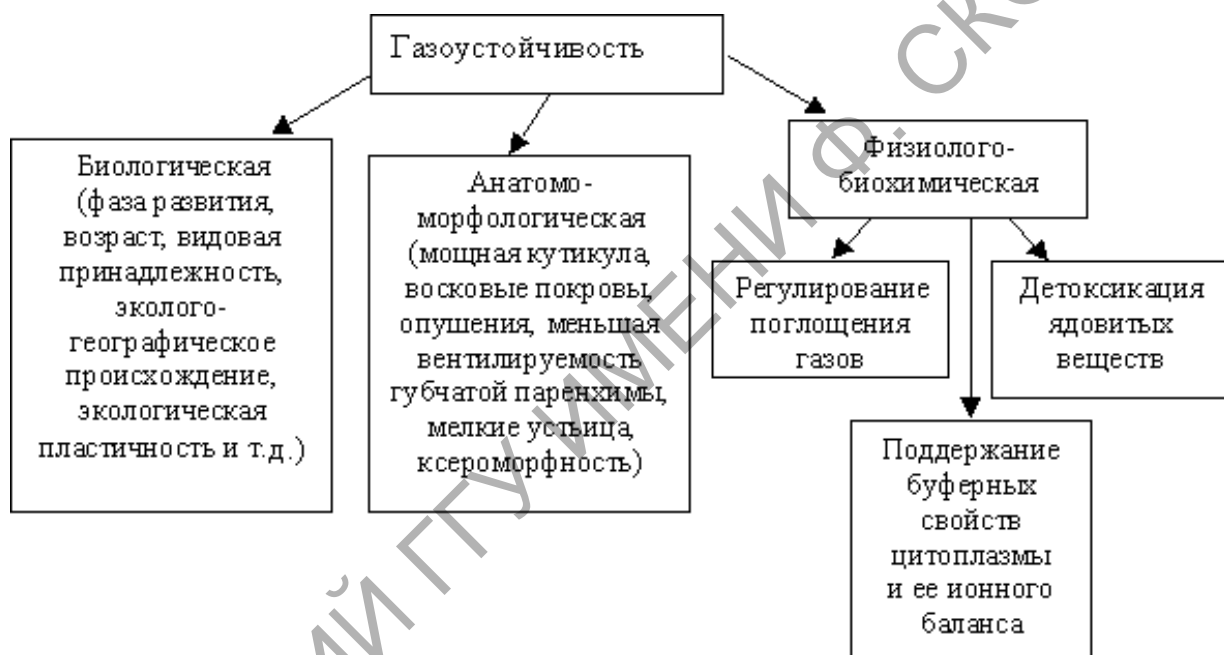
Наиболее сильно газы воздействуют на процессы в листьях. Косвенный эффект загрязнения атмосферы проявляется через почву, где газы влияют на микрофлору, почвенный поглощающий комплекс и корни растений. Кислые газы и кислые дожди нарушают водный режим тканей, приводят к постоянному закислению цитоплазмы клеток, изменению работы транспортных систем мембран (плазмалеммы, хлоропластов), накоплению Ca , Zn , Pb , Cu . В этих условиях интенсивность фотосинтеза снижается из-за нарушения мембран хлоропластов. Кроме того, на свету быстро разрушаются хлорофилл *a* и каротин, меньше – хлорофилл *b* и ксантофиллы.

Адаптация растений к действию 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.

Для газоустойчивости существенна способность растений 1) регулировать поступление токсических газов, 2) поддерживать буферность цитоплазмы и её ионный баланс, 3) осуществлять детоксикацию образующихся ядов.

В зависимости от механизмов, ее определяющих, газоустойчивость классифицируется как биологическая, анатомо- морфологическая и физиолого-биохимическая.

Под **биологической** газоустойчивостью следует понимать зависимость устойчивости растений от биологических особенностей (фазы роста и развития, скорости роста, наличия критических периодов), систематического положения и географического происхождения, преадаптации, экологической пластичности, светолюбия и др. Биологические механизмы устойчивости связаны с межродовым и межвидовым разнообразием. Например, крестоцветные более устойчивы, чем бобовые, из бобовых фасоль более устойчива, чем клевер, соя и т.д. Древесные растения (вяз, жимолость, клен) менее устойчивы по отношению к хлору, фтору, закиси азота, чем травянистые. У цветковых повреждаемость листьев зависит даже от их положения на побеге. Культурным растениям свойственна большая чувствительность к загрязнению атмосферы по сравнению с дикими видами.



Анатомо-морфологическая устойчивость связана с особенностями строения растений. Она проявляется в зависимости газоустойчивости растений от некоторых особенностей в анатомо-морфологическом строении листьев, ответственных за интенсивность газообмена и, следовательно, за скорость поглощения токсичных газов. Скорость поглощения газов зависит от числа устьиц, динамики их движения (степени открытия) в течение суток, толщины кутикулы, эпидермиса, толщины губчатой ткани, отношения высоты палисадной ткани к высоте губчатой и объема полостей в губчатой паренхиме. Для устойчивых видов древесных и цветочных растений в отличие от неустойчивых характерны большее число устьиц на 1 мм² поверхности листа; меньшая длительность и степень открытия их в течение дня; большая толщина кутикулы и наличие различных дополнительных покровных образований; меньшая толщина и вентилируемость губчатой ткани; меньшая величина отношения высоты палисадной ткани к высоте губчатой. Все эти признаки в строении обуславливают снижение газообмена и, следовательно, поглощение вредных, газов. Для газоустойчивых видов характерны признаки ксероморфных черт в строении листьев, а для неустойчивых видов – мезоморфных.

Физиолого-биохимическая устойчивость определяется индивидуальными особенностями метаболизма растений, скоростью протекания биохимических реакций, способностью утилизировать ядовитые вещества, связывать их белками цитоплазмы и т.д.

К физиологическим механизмам устойчивости можно отнести состояние покоя у растений, которое выработалось в ходе эволюции как приспособление к перенесению неблагоприятного периода года, характеризующегося низкими температурами или продолжительными засухами. Резкое снижение интенсивности газообмена при одновременном усилении развития покровных тканей обеспечивает зимующим побегам деревьев и кустарников высокую газоустойчивость.

Возрастание уровня сахаров, аскорбиновой кислоты, азотосодержащих веществ в листьях также способствуют повышению газоустойчивости. Поддержание ионного баланса и буферных свойств цитоплазмы может быть связано с уровнем в клетках катионов (K^+ , Na^+ , Ca^{2+}), способных нейтрализовать ангидриды кислот. Обычно растения, устойчивые к засухе, засолению и некоторым другим подобным воздействиям, имеют более высокую газоустойчивость, возможно благодаря способности регулировать водный режим и ионный состав.

Группы устойчивости растений. Обычно по степени устойчивости выделяют три категории растений: *устойчивые*, *среднеустойчивые* и *неустойчивые*. Критерием устойчивости служит размер площади некрозов в процентах от общей поверхности листа. Кроме того, могут использоваться такие показатели, как уменьшение всхожести семян, энергия роста и урожайность растения, метод биологических тестов и некоторые физиолого-биохимические, анатомо-морфологические показатели.

Повышение устойчивости растений к загрязняющим газам. Способы повышения устойчивости растений к вредным загрязнениям могут быть различными.

Селекционные методы. Используя высокоустойчивые формы, следует создавать новые формы и сорта еще более устойчивых растений. Исследования по выведению устойчивых к фитотоксикантам растений разворачиваются ныне в разных странах.

Агротехнические приемы. На плодородных почвах растения меньше страдают от загрязненности воздуха и оказываются более долговечными. При внесении удобрений в почву нейтрализуются накапливающиеся в ней вредные вещества, улучшаются условия существования микроорганизмов, способствующих детоксикации и нейтрализации вредных примесей.

Важное значение для нейтрализации кислых газов, поступающих с осадками в почву, имеет известкование.

Газоустойчивость повышается также в результате предпосевной обработки семян слабыми растворами микроэлементов (марганца, кобальта).

Для повышения устойчивости растений к токсическим веществам следует правильно снабжать растения водой. Обычно чем лучше водоснабжение растений, тем шире открыты устьица, интенсивнее транспирация и более ак-

тивное поступление токсикантов. Вместе с тем осадки смывают с листьев вредные вещества, вымывают из их тканей хлор, сернистый газ и т.д. Удаление пыли способствует усилению процессов жизнедеятельности листьев.

Важное значение в повышении устойчивости растений к фитотоксикантам имеет характер размещения растений в посадках. Отдельно стоящие деревья и кустарники более подвергаются их действию по сравнению с теми, которые находятся внутри древостоя. По этой причине посадки деревьев в зоне атмосферных загрязнений должны располагаться достаточно плотно.

Под влиянием загрязнителей происходит замедление роста побегов, более быстрое их старение. В этих условиях путем обрезки растений можно стимулировать процессы омоложения вегетативных и генеративных органов.

Радиационная устойчивость растений.

Влияние УФ-лучей и ионизирующего излучения на физиологические процессы. В естественных или экспериментально созданных условиях стрессовое состояние у растений может быть индуцировано повышенным уровнем ультрафиолетового излучения или ионизирующего излучения. Первостепенное значение облучения связано с его влиянием на генетический аппарат клетки. Различные типы излучений могут также непосредственно нарушать многие физиологические процессы: дыхание, фотосинтез, рост активный транспорт, а также ионный баланс и синтез белка.

В лучевом поражении клеток большую роль играют образующиеся при радиационном воздействии токсичные продукты окисления биосубстратов и ненасыщенных жирных кислот (радиотоксины). Образующиеся при облучении водорастворимые, а также липоидные радиотоксины взаимодействуют с генетическими структурами и мембранами и, таким образом, играют важную роль в развитии лучевого поражения клетки.

Радиотоксины способны активно реагировать с ДНК и действовать на внутренние мембраны клеток, вызывая мутагенные эффекты. При воздействии на мембраны митохондрий возникают нарушения в окислительно-восстановительных процессах, сопряженных с реакциями окислительного фосфорилирования. Предполагается, что липоидные радиотоксины действуют в основном на мембраны, а хиноидные радиотоксины реагируют с ДНК ядра, вызывая нарушение в ней информации.

Первичное действие излучения на генетический материал приводит к разрыву хромосом, в результате чего образуются фрагменты, в затем и перекombинации, вызывающие появление хромосомных перестроек. Более сильное воздействие радиации приводит к прекращению митозов и сильному повреждению ядер.

Адаптация растений к действию УФ-лучей и ионизирующего излучения. В настоящий период быстрого развития атомной энергетики все большее внимание привлекает проблема надежности растений и непосредственно устойчивости их к ионизирующему излучению. Основную роль в защите растений от облучения играют репарационные процессы, среди которых выделяют репарацию генетических управляющих систем клетки и репарацию отдельных клеточных структур.

Устойчивость растений к действию радиации может определяться рядом факторов как на молекулярном, так и на более высоких уровнях организации:

1. Степень радиационного повреждения молекул ДНК в клетке уменьшают системы восстановления ДНК, независимые (темновая репарация) или зависимые от света. Такого рода восстановление целостности ДНК способствует также уменьшению повреждений (изменений) и в хромосомах.

2. Защиту на уровне клетки осуществляют вещества-радиопротекторы. Их функция состоит в гашении свободных радикалов, возникающих при облучении (и повреждающих многие биологически важные молекулы – нуклеиновые кислоты, белки-ферменты, липиды мембран и др.), в создании локального недостатка кислорода или в блокировании реакций с участием продуктов – производных радиационно-химических процессов.

Функцию радиопротекторов выполняют сульфгидрильные соединения (глутатион, цистеин, цистеамин и др.) и такие восстановители, как аскорбиновая кислота; ионы металлов и элементы питания (бор, висмут, железо, калий, кальций, кобальт, магний, натрий, сера, фосфор, цинк); ряд ферментов и кофакторов (каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза, цитохром с, НАД); ингибиторы метаболизма (фенолы, хиноны); активаторы (ИУК, кинетин, гибберелловая кислота) и ингибиторы роста (абсцизовая кислота, кумарин) и др.

3. Восстановление на уровне организма обеспечивается у растений:

а) неоднородностью популяции делящихся клеток меристем, которые содержат клетки с разной интенсивностью деления;

б) асинхронностью делений в меристемах, так что в каждый данный момент в них содержатся клетки на разных фазах митотического цикла с неодинаковой радиоустойчивостью;

в) существованием в апикальных меристемах фонда клеток типа покоящегося центра, которые приступают к энергичному делению при остановке деления клеток основной меристемы и восстанавливают как инициальные клетки, так и меристему;

г) наличием покоящихся меристем типа спящих почек, которые при гибели апикальных меристем начинают активно функционировать и восстанавливают повреждение.

Все эти механизмы защиты и восстановления не являются специфичными только для растений и поэтому их изучение важно для решения проблемы радиоустойчивости как растений, так и других живых организмов.

Устойчивость к УФ излучению, которое обладает слабой проникающей способностью, может быть обусловлена абсорбцией падающей радиации эпидермальными клетками, морфологическим строением растений, которое предохраняет чувствительные клетки, механизмами фоторепарации. Значительную роль в защите растений от УФ играет аккумуляция в вакуоле клетки флавоноидов, абсорбирующих значительную часть УФ радиации.

2 ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

2.1 Перечень лабораторных работ

Лабораторная работа 1. Биохимический состав растительной клетки

- 1.1 Качественные реакции на белки
- 1.2 Качественные реакции на углеводы
- 1.3 Реакция на содержание дубильных веществ

Лабораторная работа 2. Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки

- 2.1 Наблюдение за движением цитоплазмы у элодеи
- 2.2 Свойства клеточных мембран

Лабораторная работа 3. Закономерности поступления и передвижения воды в растении

- 3.1 Определение степени набухания семян
- 3.2 Определение водного потенциала растительной ткани методом полосок по Лилиенштерн
- 3.3 Зависимость сосущей силы от степени насыщения клеток водой

Лабораторная работа 4. Пигменты фотосинтеза

- 4.1 Определение содержания пигментов фотосинтеза в листьях
- 4.2 Изучение химических свойств пигментов фотосинтеза

Лабораторная работа 5. Изучение процесса фотосинтеза

- 5.1 Фотосенсибилизирующее действие хлорофилла на реакцию переноса водорода (по А.А. Гуревичу)
- 5.2 Наблюдение флуоресценции хлорофилла
- 5.3 Выявление крахмала в листе методом Сакса

Лабораторная работа 6. Ферменты дыхания

- 6.1 Определение активности дегидрогеназ в набухших семенах
- 6.2 Обнаружение активной амилазы в семенах

Лабораторная работа 7. Общие закономерности дыхания растений

- 7.1 Определение интенсивности дыхания в закрытом сосуде (по Бойсен-Иенсену)
- 7.2 Определение активности каталазы в растительных объектах

Лабораторная работа 8. Основы микробиологии

- 8.1 Изучение культур азотфиксирующих бактерий (*Azotobacter*, *Clostridium pasteurianum*, *Rhizobium pisi*)

Лабораторная работа 9. Обнаружение отдельных элементов, входящих в состав растений

- 9.1 Микрохимический анализ золы растений
- 9.2 Обнаружение нитратов в растениях

Лабораторная работа 10. Влияние внешних условий на минеральное питание растений

- 10.1 Физиологическая реакция солей

10.2 Определение общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы (по И.И. Колосову)

Лабораторная работа 11. Взаимопревращения и передвижение органических веществ в растениях

11.1 Обнаружение белков, крахмала и жиров в семенах растений

11.2 Экспресс-метод проведения реакции Меуле для различения древесины хвойных и лиственных пород

11.3 Химическая диагностика степени вызревания побега (по И.М. Рядновой)

Лабораторная работа 12. Рост и развитие растений

12.1 Диагностика глубины покоя растений по химическим показателям (по Генкелю и Окниной)

12.2 Наблюдение периодичности роста древесных побегов

Лабораторная работа 13. Стресс и его регуляция у растений

13.1 Действие криопротекторов на жизнеспособность клеток растительных тканей при замораживании

13.2 Определение устойчивости тканей листьев растений к высоким температурам

13.3 Выявление степени солеустойчивости растений по солевым некрозам

2.1 Задания к лабораторным работам

Лабораторный практикум по дисциплине «Физиология растений с основами микробиологии» 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 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. Следует изучить соответствующий раздел дисциплины по учебникам и конспекту лекций. Затем подготовить письменные ответы на вопросы 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 в тетради для лабораторных работ.

В начале каждого лабораторного занятия студенты выполняют тест по материалу, приведенному в файле «Содержание учебной программы».

Оценки, полученные студентами за ответы на тесты, включаются в рейтинговую систему оценки знаний по дисциплине.

Лабораторное занятие 1

Биохимический состав растительной клетки

1. Биохимический состав растительной клетки. Вода, неорганические и органические вещества (основные классы) – содержание в растениях.

2. Строение молекул и функции веществ основного обмена – заполнить таблицу.

Класс соединений	Строение молекулы, свойства	Функции в клетке
Белки		
Нуклеиновые кислоты		
Углеводы		
Липиды		

3. Строение растительной клетки – заполнить таблицу

Компонент клетки	Особенности строения	Функции в клетке
Ядро и ядрышко		
ЭПС		
Аппарат Гольджи		
Рибосомы		
Пластиды		
Митохондрии		
Вакуоль		
Пероксисомы		
Глиоксисомы		
Цитоплазма		
Цитоскелет		
Клеточная оболочка		

Лабораторное занятие 2

Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки

1. Строение, функции и классификация ферментов.

2. Характеристика основных классов ферментов – заполнить таблицу.

Класс ферментов	Особенности строения	Функции
Оксидоредуктазы		
Трансферазы		
Гидролазы		
Лигаза		
Лиазы (синтетазы)		

3. Строение и функции АТФ.

4. Теория хемиосмотического сопряжения П. Митчела.

5. Биосинтез белка в клетке.

Лабораторное занятие 3

Закономерности поступления и передвижения воды в растении

1. Механизмы поступления воды в клетку.
2. Пути и механизмы внутриклеточного, ближнего и дальнего транспорта воды в растении – схемы и описания.
3. Физиология устьичных движений – схемы и описания.
4. Количественные показатели транспирации – определения.

Лабораторное занятие 4

Пигменты фотосинтеза

1. Строение листа как органа фотосинтеза – схема и описание.
2. Хлорофиллы и каротиноиды. Строение молекулы, функциональное назначение отдельных структур молекулы. Химические и физические (спектральные) свойства.
3. Поглощение света пигментами. Электронно-возбужденное состояние пигментов и типы дезактивации возбужденных состояний.
4. Преобразование энергии в реакционном центре. Реакции, связанные с выделением кислорода в фотосинтезе.
5. Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза. Представление о совместном функционировании двух фотосистем.

Лабораторное занятие 5

Изучение процесса фотосинтеза

1. Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза. Характеристика нециклического и циклического фотофосфорилирования.
2. C_3 -путь фотосинтеза (цикл Кальвина), схема. Природа первичного акцептора углекислоты, ключевой фермент. Использование химических продуктов световой фазы.
3. C_2 -путь – фотодыхание – метаболизм гликолевой кислоты. Схема. Взаимодействие органоидов при фотодыхании. Физиологическая роль фотодыхания.
4. C_4 -пути фотосинтеза (цикл Хэтча-Слэка и САМ-цикл). Природа первичных акцепторов углекислоты, ключевые ферменты. Использование химических продуктов световой фазы.
5. Влияние на фотосинтез температуры, концентрации CO_2 в воздухе. Фотосинтез и водный режим растений. Роль минерального питания. Взаимодействие факторов.

Лабораторное занятие 6

Ферменты дыхания

1. Дыхательные субстраты. Пути окисления органических веществ в клетке.

2. Ферментные системы дыхания – заполнить таблицу.

Название фермента	Особенности строения	Функции
Аэробные дегидрогеназы		
Анаэробные дегидрогеназы		
Оксигеназы		
Оксидазы		
Каталаза		
Цитохромоксидаза		
полифенолоксидаза		

3. Схемы и расчет энергетического выхода гликолиза, ЦТК, глиоксилатного цикла и ПФП.

Лабораторное занятие 7

Общие закономерности дыхания растений

1. Электрон-транспортная цепь дыхания: структурная организация, основные комплексы переносчиков электронов, их назначение.
2. Окислительное фосфорилирование в электрон-транспортной цепи, энергетическая эффективность.
3. Субстратное и окислительное фосфорилирование: описание и сравнение.
4. Дыхательный коэффициент.
5. Зависимость дыхания от внешних факторов.

Лабораторное занятие 8

Основы микробиологии

1. Особенности строения бактериальной клетки.
2. Основные типы питания и получения энергии микроорганизмами.
3. Распространение и роль микроорганизмов в природе.
4. Взаимоотношения между микроорганизмами – классификация.
5. Сообщества микроорганизмов лесных экосистем.

Лабораторное занятие 9

Обнаружение отдельных элементов, входящих в состав растений

1. Необходимые макро- и микроэлементы, их усвояемые соединения и содержание в растениях.
2. Физиологическая роль макроэлементов и микроэлементов. Признаки голодания растений.
3. Ассимиляция нитратного азота и аммиака.
4. Фиксация молекулярного азота.
5. Усвоение фосфора и серы.

Лабораторное занятие 10

Влияние внешних условий на минеральное питание растений

1. Внутриклеточный, ближний и дальний транспорт минеральных веществ в растении.
2. Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ. Роль микоризы, влажности, аэрации, температуры и кислотности почвы.
3. Органические, минеральные и бактериальные удобрения. Общая характеристика.
4. Критические и максимальные периоды потребления минеральных элементов растениями.
5. Сбалансированность минерального питания. Взаимодействие ионов.
6. Беспочвенные методы выращивания растений: гидропоника, аэропоника, песчаная культура.

Лабораторное занятие 11

Взаимопревращения и передвижение органических веществ в растениях

1. Классификация растительных углеводов. Представители. Физиологические функции растительных углеводов.
2. Образование и взаимные превращения углеводов в растениях. Сезонная динамика превращения и накопления углеводов в древесных растениях.
3. Строение, жирнокислотный состав и функции жиров в растениях.
4. Синтез и распад жиров в растениях. Взаимопревращения жиров и углеводов. Сезонная динамика превращения и накопления жиров в древесных растениях.
5. Внутриклеточный, ближний и дальний транспорт ассимилятов – пути и механизмы.

Лабораторное занятие 12

Рост и развитие растений

1. Понятия онтогенез, рост и развитие растений – определения. Кривая роста.
2. Периодичность роста и состояние покоя. Виды покоя почек. Внутренние и внешние условия перехода растений в состояние покоя и выхода из него.
3. Покой семян – виды покоя. Способы искусственного прерывания покоя семян и почек растений.
4. Основные группы фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен – место синтеза, функции.
5. Новые гормональные соединения: брассиностероиды, жасмоновая и салициловая кислоты, системин – основные функции.

Лабораторное занятие 13

Стресс и его регуляция у растений

1. Стресс у растений – определение. Классификация стрессоров.
2. Клеточный, организменный и популяционный уровни развития стрессовых реакций растений – заполнить таблицу.

Уровень развития стресса	Механизмы неблагоприятных явлений	Механизмы адаптации

3. Критические периоды воздействия стрессовых факторов на растения. Стресс-белки. Изменение устойчивости растений в онтогенезе.

4. Действие почвенно-климатических факторов зимне-весеннего периода и зимостойкость растений.

5. Виды устойчивости растений – заполнить таблицу.

Вид устойчивости	Почему погибают не устойчивые виды	Почему выживают устойчивые виды
Холодоустойчивость		
Морозоустойчивость		
Жароустойчивость		
Засухоустойчивость		
Устойчивость к избытку влаги		
Солеустойчивость		
Газоустойчивость		
Устойчивость к радиации и ультрафиолету		

Полный текст лабораторного практикума, сгруппированный по занятиям, находится на сайте УО «ГГУ имени Ф. Скорины» по адресу: <http://dot.gsu.by/course/view.php?id=397..>

ВВЕДЕНИЕ

Учебная дисциплина «Физиология растений с основами микробиологии» относится к циклу дисциплин государственного компонента, модуля «Флористические ресурсы» типового учебного плана специальности 1 – 75 01 01 Лесное хозяйство.

При изучении дисциплины государственного компонента «Физиология растений с основами микробиологии» студенты получают знания о жизнедеятельности растительного организма и роли почвенных микроорганизмов в жизни растений, необходимые для профессиональной деятельности специалистов лесного хозяйства.

Физиология растений с основами микробиологии тесно связана с другими дисциплинами учебного плана, такими как «Органическая химия с основами биохимии растений», «Экология с основами метеорологии», «Ботаника», «Почвоведение с основами земледелия» «Дендрология», «Лесоведение», «Лесоводство». Она является теоретической основой для последующего усвоения специальных технологических дисциплин, связанных с лесоводством.

Цель изучения дисциплины государственного компонента состоит в формировании у студентов представлений о сущности и механизмах жизненных процессов, протекающих в растениях и микроорганизмах, способах управления этими процессами для повышения продуктивности и устойчивости растений.

Основные задачи дисциплины – дать знания о функциях растительного организма и бактериальной клетки, изучить зависимости физиологических процессов от факторов внешней среды, познать особенности взаимоотношений высших растений и микроорганизмов почвы, а также пути оптимизации условий жизнедеятельности растений.

Эффективность применения физиологических знаний на практике зависит от того, насколько целостным будет представление о механизмах и взаимосвязи физиологических процессов в растительном организме. Такой уровень знаний достигается благодаря проработке теоретического материала и закрепляется при выполнении лабораторных работ, анализе результатов. Успешное освоение данной дисциплины невозможно без знания основ физики, химии, экологии, ботаники, анатомии растений, биохимии.

После изучения дисциплины студент должен обладать компетенциями:

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

АК-2. Владеть системным и сравнительным анализом.

АК-4. Уметь работать самостоятельно.

АК-6. Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем.

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.

БПК-9. Знать сущность и механизмы жизненных процессов, протекающих в растениях и микроорганизмах, быть способным использовать эти процессы для повышения продуктивности и устойчивости растений.

В соответствии с требованиями образовательного стандарта студент должен знать:

сущность и механизмы жизненных процессов, протекающих в растениях и микроорганизмах;

зависимость процессов жизнедеятельности от факторов среды;

взаимоотношения высших растений и микроорганизмов почвы;

влияние микроорганизмов на корневое питание, рост и развитие растений;

уметь:

оценивать состояние растений в конкретных условиях среды обитания и диагностировать по внешним признакам простейшие причины нарушения жизненных процессов;

регулировать численность и качественный состав микроорганизмов почвы путем проведения агротехнических и лесохозяйственных мероприятий;

владеть:

методами оптимизации условий жизнедеятельности растений в конкретных условиях произрастания для повышения их продуктивности и устойчивости.

Изучение данной учебной дисциплины предусмотрено студентами 1 и 2 курсов специальности 1–75 01 01 «Лесное хозяйство». Общее количество часов для студентов дневной формы обучения – 134 (3 зачетных единицы); аудиторных – 86, из них: лекции – 34, в том числе – УСП – 4, лабораторные занятия – 52. Форма отчетности – экзамен в 3 семестре. Общее количество часов для студентов заочной формы обучения – 134 (3 зачетных единицы); аудиторных – 22, из них: лекции – 10, лабораторные занятия – 12. Форма отчетности – экзамен в 3 семестре. Общее количество часов для студентов сокращенной заочной формы обучения – 90 (2,5 зачетных единицы); аудиторных – 12, из них: лекции – 8, лабораторные занятия – 4. Форма отчетности – экзамен в 4 семестре.

Лабораторный практикум по дисциплине включает 52 часа аудиторных занятий, и проводится в соответствии с учебной программой. 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 до начала выполнения практикума.

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. В начале каждого лабораторного занятия студенты выполняют тест по теоретическому материалу изучаемого раздела дисциплины.

Практикум включает в себя опыты, иллюстрирующие теоретические положения лекционного курса, а также экспериментальные работы, связанные с количественным определением физиологических показателей растений.

Перед началом выполнения лабораторной работы студент обязан уяснить цели и задачи выполняемого эксперимента, порядок выполнения работы, явления, эффекты или количественные показатели, на которых базируется анализ и подводятся итоги полученных результатов.

Лабораторное занятие оформляется по схеме:

- 1 Номер по порядку название работы, дата.
- 2 Цель работы.
- 3 Объекты исследования.
- 4 Оборудование, материалы и реактивы.
- 5 Ход работы.
- 6 Результаты работы (таблицы, графики, рисунки).
- 7 Анализ результатов.
- 8 Выводы.

Требования к таблицам, графикам и рисункам. Все таблицы, графики и рисунки должны быть подписанными в соответствии с правилами оформления курсовой работы. Обязательно должны быть обозначены объекты исследования, варианты опыта, единицы измерения, название осей координат – на графиках.

Анализ результатов лабораторной работы должен включать: теоретическое обоснование изучаемой темы; сравнение полученных результатов с теоретическими; выявление закономерностей и их обсуждение.

Сформулированные выводы должны соответствовать цели лабораторной работы и полученным экспериментальным результатам.

После оформления лабораторной работы студент обязан ответить на вопросы преподавателя по теме, получить его подпись в лабораторном дневнике.

ЗАНЯТИЕ 1 БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Биохимический состав растительной клетки. Вода, неорганические и органические вещества (основные классы) – содержание в растениях.

2. Строение молекул и функции веществ основного обмена – заполнить таблицу.

Класс соединений	Строение молекулы, свойства	Функции в клетке
Белки		
Нуклеиновые кислоты		
Углеводы		
Липиды		

3. Строение растительной клетки – заполнить таблицу

Компонент клетки	Особенности строения	Функции в клетке
Ядро и ядрышко		
ЭПС		
Аппарат Гольджи		
Рибосомы		
Пластиды		
Митохондрии		
Вакуоль		
Пероксисомы		
Глиоксисомы		
Цитоплазма		
Цитоскелет		
Клеточная оболочка		

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 1.1 Качественные реакции на белки

Биуретовая реакция связана с присутствием в молекуле пептидной группы ($-\text{CO}-\text{NH}-$). Такую реакцию (появление фиолетовой окраски раствора) дают не только белки, но и полипептиды в щелочной среде в присутствии сульфата меди.

Ксантопротеиновая реакция – от греческого «ксантос» - желтый. Эту реакцию дают все белки, содержащие циклические аминокислоты (тирозин, триптофан, фенилаланин) при нагревании с концентрированным раствором азотной кислоты.

Цель работы: ознакомиться с методами обнаружения белков в растительных тканях.

Материалы и оборудование: маркер; ножницы; фарфоровая ступка с пестиком; стаканчики с водой; воронки; пробирки; спиртовки; пипетки на 10 мл; 30 %-ный раствор NaOH; 5 %-ный раствор CuSO_4 ; концентрированная азотная кислота.

Растения: годичные побеги и семена древесных растений (дуба, клена).

Ход работы:

Пробирки пронумеровать в соответствии со схемой опыта. Схему занести в лабораторный дневник. Например:

- 1 – биуретовая реакция, дуб красный, желуди;
- 2 – биуретовая реакция, дуб красный, древесина;
- 3 – ксантопротеиновая реакция, дуб красный, желуди;
- 4 – ксантопротеиновая реакция, дуб красный, древесина;
- 5 – биуретовая реакция, клен ясенелистный, семена;
- 6 – биуретовая реакция, клен ясенелистный, древесина;
- 7 – ксантопротеиновая реакция, клен ясенелистный, семена;
- 8 – ксантопротеиновая реакция, клен ясенелистный, древесина.

Семена очистить от кожуры, годичные побеги – от коры. Кору использовать при выполнении лабораторной работы 1.3.

Биуретовая реакция. Навеску растительной ткани (0,5 г) растереть в ступке с 2 мл 30 %-ного раствора NaOH, прилить 2 мл 5 %-ного CuSO_4 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.

Ксантопротеиновая реакция. Навеску растительной ткани (0,5 г) растереть в ступке с 5 мл воды, прилить 2-3 мл концентрированной азотной кислоты, пробирку подогреть над пламенем спиртовки для появления желтой окраски содержимого.

Задание: описать схему опыта. По интенсивности фиолетовой окраски смесей в пробирках сделать вывод о содержании белка в тканях изучаемых видов растений. По интенсивности желтой окраски смесей в пробирках сделать вывод о содержании циклических аминокислот в тканях изучаемых видов растений.

Лабораторная работа 1.2 Качественные реакции на углеводы

Реакция Троммера основана на способности редуцирующих (способных вступать в реакцию восстановления) сахаров восстанавливать медь (II) в медь (I). В данной реакции образовавшийся вследствие взаимодействия NaOH и CuSO_4 гидроксид меди (II) (имеет синюю окраску) восстанавливается до гидроксида меди (I) (желтая окраска), который далее распадается до Cu_2O (красная окраска).

Цветная реакция на крахмал основана на образовании ярко-синего соединения с иодом.

Цель работы: ознакомиться с методами обнаружения углеводов в растительных тканях.

Материалы и оборудование: маркер; ножницы; фарфоровая ступка с пестиком; выпарительные чашки; стаканчики с водой; воронки; конические колбы на 100 мл; бумажные фильтры; пробирки; спиртовки; пипетки на 10 мл; 30 %-ный раствор NaOH; 5 %-ный раствор CuSO_4 ; раствор Люголя.

Растения: годичные побеги и семена древесных растений (дуба, клена).

Ход работы:

Извлечение сахаров водой. Семена очистить от кожуры, годичные побеги – от коры. Взвесить 5 г исследуемого растительного материала, измельчить и растереть до гомогенной массы в ступке с небольшим количеством горячей воды (70 °C). Растертую массу количественно перенести в коническую колбу на 100 мл, объем вытяжки довести до 50 мл горячей дистиллированной водой и оставить на 10 мин для

экстракции. По истечении указанного времени экстракт охладить, отфильтровать через воронку.

Определение редуцирующих сахаров. Пробирки пронумеровать в соответствии со схемой опыта. Схему занести в лабораторный дневник. Например:

- 1 – редуцирующие сахара, дуб красный, желуди;
- 2 – редуцирующие сахара, дуб красный, древесина;
- 3 – редуцирующие сахара, клен ясенелистный, семена;
- 4 – редуцирующие сахара, клен ясенелистный, древесина;

К 5 мл исследуемого раствора прилить 1 мл 30 % раствора NaOH и по каплям 5 % раствор CuSO_4 до появления мути голубой окраски. Смесь в пробирке нагреть до кипения. Появление желтого или красного осадка (оксиды меди) указывает на присутствие в растворе сахара.

Задание: описать схему опыта. Сделать вывод о присутствии редуцирующих сахаров в тканях изучаемых видов растений.

Цветная реакция на крахмал.

Выпарительные чашки пронумеровать в соответствии со схемой опыта. Схему занести в лабораторный дневник. Например:

- 1 – крахмал, дуб красный, желуди;
- 2 – крахмал, дуб красный, древесина;
- 3 – крахмал, клен ясенелистный, семена;
- 4 – крахмал, клен ясенелистный, древесина;

Около 0,2 г растительного материала растереть в ступке с 2 мл воды, перенести в выпарительную чашку, прилить еще 2 мл воды, довести до кипения, охладить, добавить каплю раствора йода в йодистом калии (раствор Люголя).

Задание: описать схему опыта. По интенсивности синей окраски смесей в выпарительных чашках сделать вывод о содержании крахмала в тканях изучаемых видов растений.

Лабораторная работа 1.3 Реакция на содержание дубильных веществ

Дубильными называют группу растворимых в воде веществ растительного происхождения, содержащих фенольные радикалы. Дубильные вещества часто встречаются в растениях. Они образуют окрашенные растворы и/или осадки в присутствии солей железа.

Цель работы: ознакомиться с методами обнаружения дубильных в растительных тканях.

Материалы и оборудование: маркер; ножницы; фарфоровая ступка с пестиком; стаканчики с водой; воронки; бумажные фильтры; пробирки; спиртовки; пипетки на 10 мл; 1 %-ный раствор FeCl_3 .

Растения: годичные побеги и семена древесных растений (дуба, клена).

Ход работы:

Пробирки пронумеровать в соответствии со схемой опыта. Схему занести в лабораторный дневник. Например:

- 1 – дубильные вещества, дуб красный, желуди;
- 2 – дубильные вещества, дуб красный, кора;
- 3 – дубильные вещества, клен ясенелистный, семена;
- 4 – дубильные вещества, клен ясенелистный, кора;

В пробирку поместить кусочки семян растений или коры, добавить воды (все содержимое занимает 1/2 объема пробирки), кипятить 2-3 минуты на пламени спиртовки. После кипячения экстракт слить в сухую пробирку, добавить 1-3 капли 1% раствора FeCl_3 . Содержимое пробирки окрашивается в зелено-черный цвет, что свидетельствует о наличии дубильных веществ.

Задание: описать схему опыта. По интенсивности окраски смесей в пробирках сделать вывод о содержании дубильных веществ в тканях изучаемых видов растений.

ЗАНЯТИЕ 2 ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПРОТОПЛАСТА РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Строение, функции и классификация ферментов.
2. Характеристика основных классов ферментов – заполнить таблицу.

Класс ферментов	Особенности строения	Функции
Оксидоредуктазы		
Трансферазы		
Гидролазы		
Лигаза		
Лиазы (синтетазы)		

3. Строение и функции АТФ.
4. Теория хемиосмотического сопряжения П. Митчела.
5. Биосинтез белка в клетке.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 2.1 Наблюдение за движением цитоплазмы у элодеи

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.

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:

Оторвать лист вблизи верхушки побега, положить его на предметное стекло в каплю воды, взятой из сосуда с элодеей. Накрыть покровным стеклом, рассмотреть под микроскопом сначала при малом, затем при большом увеличении.

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 2.2 Свойства клеточных мембран

Цель работы: изучить функциональные особенности мембран живых клеток.

Материалы и оборудование: микроскоп; маркер; предметные и покровные стекла; препаровальная игла; скальпель; пинцет; пробирки; 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).

2.2.1. 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 разрезать на кубики (сторона кубика 5 мм), тщательно промыть водой, чтобы удалить пигмент, вышедший из поврежденных клеток. Три пробирки пронумеровать в соответствии со схемой опыта. Схему занести в лабораторный дневник:

- 1 – вода, контроль;
- 2 – вода, кипячение;
- 3 – 30 % раствора уксусной кислоты.

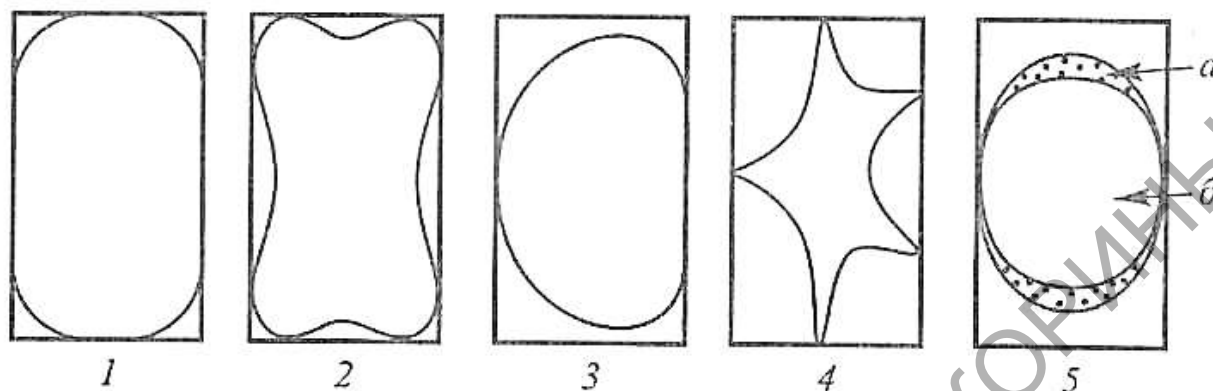
В пронумерованные пробирки прилить по 5 мл реактивов в соответствии со схемой опыта. По одному кусочку промытых тканей растения опустить в пробирки. Содержимое второй пробирки прокипятить 2-3 мин. на пламени спиртовки. Зафиксировать окраску жидкостей в пробирках. Во второй и третьей пробирках, где клетки 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.

2.2.2 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.



Формы плазмолиза: 1 – уголковый; 2 – вогнутый; 3 – выпуклый; 4 – судорожный; 5 – колпачковый (а – цитоплазма; б – вакуоль)

Ход работы:

Предметные стекла пометить маркером в правом нижнем углу. На два предметных стекла нанести по капле раствора: на одно – 1М раствор сахарозы, на другое – 1М раствор карбамида (мочевины). В каждую каплю поместить по кусочку эпидермиса лука, снятого с выпуклой поверхности одной и той же чешуи луковичы, накрыть покровным стеклом, рассмотреть под микроскопом сначала при малом, потом при большом увеличении. Найти участки эпидермиса, где хорошо видны плазмолизованные клетки. Отметить время начала плазмолиза (начало наблюдения), зарисовать плазмолизованные клетки, оставить препараты на 30-60 мин, затем вновь их рассмотреть.

В растворе сахарозы плазмолиз в клетках сохраняется, а в растворе карбамида происходит 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.

2.2.3 Влияние ионов калия и кальция на форму плазмолиза

В ходе плазмолиза форма плазмолизированного 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 протопласта

пласт приобретает неправильную форму. Такой плазмолиз носит название *судорожного* (рисунок). Время, в течение которого вогнутый плазмолиз переходит в выпуклый, позволяет оценивать степень вязкости цитоплазмы.

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:

Два предметных стекла пометить маркером в правом нижнем углу. На одно стекло нанести каплю 1М раствора нитрата калия, на другое – 0,7 М раствора нитрата кальция. В обе капли поместить по кусочку эпидермиса лука, снятого с выпуклой поверхности одной и той же чешуи луковицы, накрыть покровными стеклами. Через 5-10 мин препараты рассмотреть под микроскопом.

Задание: зарисовать схему опыта, плазмолизированные клетки, определить форму плазмолиза, сформулировать выводы о причинах влияния ионов калия и кальция на форму плазмолиза.

ЗАНЯТИЕ 3 ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОСТУПЛЕНИЯ И ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ВОДЫ В РАСТЕНИИ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Механизмы поступления воды в клетку.
2. Пути и механизмы внутриклеточного, ближнего и дальнего транспорта воды в растении – схемы и описания.
3. Физиология устьичных движений – схемы и описания.
4. Количественные показатели транспирации – определения.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 3.1 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 различных видов растений.

Материалы и оборудование: весы технические, чашки Петри, стакан с водой, фильтровальная бумага.

Растения: сухие семена зерновых злаков, масличных культур и древесных растений.

Ход работы:

Чашки Петри пронумеровать в соответствии со схемой опыта. Схему занести в лабораторный дневник. Например:

- 1 – овес посевной;
- 2 – подсолнечник однолетний;
- 3 – клен ясенелистный.

Взять навески 2 – 3 г семян каждого вида растений, поместить их в чашки Петри, залить водой, обращая внимание на полное смачивание семян. Чашки Петри закрыть крышками, оставить на 3 часа. Через три часа семена вынуть из чашки Петри, быстро обсушить фильтровальной бумагой, взвесить. Результаты записать 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 3.2 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 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:

Пробирки пометить в соответствии со схемой опыта. Путем разбавления 1 М раствора сахарозы приготовить растворы 1,0; 0,9; 0,8; 0,7; 0,6; 0,5; 0,4; 0,3; 0,2; 0,1 и 0 М концентрации, по 10 мл каждого раствора прилить в соответствующие пробирки. Из клубня картофеля вырезать 22 полоски длиной 4-6 см и сечением около 4

мм². Концы полосок срезать наискось. Линейкой точно измерить длину полосок и поместить из по две в каждую пробирку с приготовленным раствором. **Работать следует быстро, чтобы исключить подсыхание полосок.** Через 20 мин полоски вынуть, обсушить фильтровальной бумагой, измерить их длину. Определить концентрацию, при которой длина полосок не изменилась. Эту величину использовать для расчета водного потенциала по формуле: $\Psi_{\text{в ткани}} = \Psi_{\text{в раствора}} = -RTci$, 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 записать в таблицу.

Определение водного потенциала методом Лилиенштерн

Концентрация раствора, моль/л	Длина полоски ткани, мм		Концентрация, при которой длина полосок не изменялась, М	Водный потенциал, кПа
	перед погружением в раствор	после пребывания в растворе		
1,0				
0,9				
0,8				
0,7				
0,6				
0,5				
0,4				
0,3				
0,2				
0,1				
0				

Задание: описать ход работы. Рассчитать величину водного потенциала ткани.

Лабораторная работа 3.3 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 3.2 нужно начертить диаграмму, показывающую, как изменяется 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:

Заполнить таблицу, в которой следует записать показатели, характеризующие состояние клеток после пребывания в растворах (см. таблицу в работе 3.2).

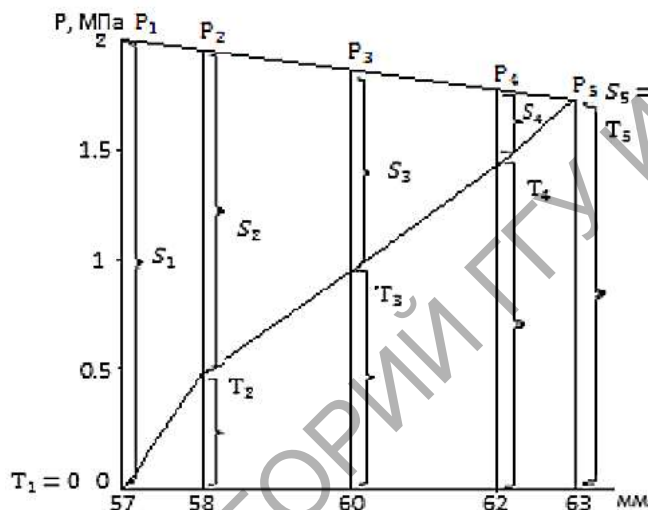
Длина полосок (V). В первую строку таблицы записать длину полосок после пребывания клеток в растворах, начиная с наименьшей концентрации. При совпадении длины полосок в нескольких растворах (например, 0,6 М; 0,8 М; 1,0 М) взять величину, относящуюся только к наиболее слабому из этих растворов (например – 0,6 М, поскольку уже в этом растворе клеточные оболочки достигли предела сокращения).

Состояние клеток после пребывания в растворах

Длина полоски V , мм					
Сосущая сила S , кПа					
Осмотическое давление P , кПа					
Тургорное давление T , кПа					

Сосущая сила (S). Исходя из того, что полоски 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 ($273^\circ + \text{комнатная}$); c – изотоническая концентрация, М.; i – изотонический коэффициент Вант-Гоффа (для сахарозы равен единице).



Зависимость осмотических показателей от степени насыщения клеток водой

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): $P_1 V_1 = P_n V_n$, откуда $P_n = P_1 V_1 / V_n$.

Тургорное давление (T) вычислить по формуле: $S = P - T$, откуда $T = P - S$. Заполнив таблицу, начертить диа-

грамму (образец – на рисунке). Для этого на миллиметровой бумаге начертить систему координат: ось абсцисс (X) – миллиметры, ось ординат (Y) – кПа. На оси абсцисс отложить длину полосок (V), например, 1 мм = 1 см, причем точку пересечения осей обозначить не нулем (0), а – V_1 . На оси ординат отложить значения для P и T , соединить 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 4 ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕЗА

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Строение листа как органа фотосинтеза – схема и описание.
2. Хлорофиллы и каротиноиды. Строение молекулы, функциональное назначение отдельных структур молекулы. Химические и физические (спектральные) свойства.
3. Поглощение света пигментами. Электронно-возбужденное состояние пигментов и типы дезактивации возбужденных состояний.
4. Преобразование энергии в реакционном центре. Реакции, связанные с выделением кислорода в фотосинтезе.
5. Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза. Представление о совместном функционировании двух фотосистем.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 4.1 Определение содержания пигментов фотосинтеза в листьях

Пигменты фотосинтеза – хлорофиллы и каротиноиды (каротины и ксантофиллы) – находятся в живом листе в тесной связи с белково-липоидными компонентами мембран хлоропластов. Такая связь менее прочна, чем ковалентная, и легко разрушается при действии на лист полярных органических растворителей (этанол, ацетон), вызывающих денатурацию белковой части фотосинтетической мембраны. Определенную роль в поддержании естественного структурного состояния пигментов в живом листе играет вода. Из абсолютно сухих листьев невозможно извлечь хлорофилл безводным растворителем, поэтому используют 85 % ацетон или 96 % этанол. Неполярные растворители (бензин, петролейный эфир) не способны разорвать связь хлорофилла с белком мембран и извлечь чистый пигмент. Вода также не способна нарушить связь хлорофилла с белком. Каротины в отличие от ксантофиллов менее прочно связаны с белком и, находясь в липоидном окружении, легче, чем хлорофилл, извлекаются неполярными растворителями.

Цель работы: ознакомиться с методами экстракции пигментов фотосинтеза.

Материалы и оборудование: спектрофотометр; весы технические; ножницы; фарфоровая ступка с пестиком; воронка; насос Камовского; колба Бунзена; воронка со стеклянным фильтром; мерные пробирки на 20 мл; CaCO_3 ; 85 %-ный раствор ацетона; песок.

Растения: зеленые листья комнатных растений, хвоя голосеменных пород.

Ход работы:

Мерные пробирки пронумеровать в соответствии со схемой опыта. Схему занести в лабораторный дневник. Например:

- 1 – листья пеларгонии зональной;
- 2 – листья туи западной;
- 3 – листья ели европейской.

Навеску листьев (хвои) 0,1 – 0,2 г измельчить ножницами, перенести в фарфоровую ступку, добавить на кончике шпателя CaCO_3 (для нейтрализации кислот клеточного сока), небольшое количество кварцевого песка (для лучшего растирания) и 3-4 мл раствора ацетона. Все это тщательно и быстро растереть в ступке, постепенно

добавляя (после получения гомогенной массы) ацетон несколькими порциями (в целом 10 мл).

Гомогенат вместе с осадком аккуратно по пестикку перенести на стеклянный фильтр, установленный в колбе Бунзена, отфильтровать. Пестик и стенки ступки дважды обмыть ацетоном (по 5 мл) и профильтровать. Прозрачную вытяжку пигментов количественно перенести в мерные пробирки. Полученную вытяжку прилить в кюветы для спектрофотометрии, определить оптическую плотность растворов при длинах волн 452,5 нм; 644 нм и 663 нм. Результаты измерения занести в таблицу.

Оптическая плотность растворов

Объект исследования	Масса навески, г	Оптическая плотность (D) при длине волны, бел		
		452,5 нм	644 нм	663 нм

По формулам Реббелена вычислить концентрацию хлорофилла в растворах пигментов.

$$C_{\text{хла}} = 10,3 \cdot D_{663} - 0,918 \cdot D_{644};$$

$$C_{\text{хлб}} = 19,7 \cdot D_{644} - 3,87 \cdot D_{663};$$

$$C_{\text{хла+хлб}} = 6,4 \cdot D_{663} + 18,8 \cdot D_{644};$$

$C_{\text{кар}} = 4,75 \cdot D_{452,5} - 0,226 \cdot C_{\text{хла+хлб}}$; где: D – значение оптической плотности растворов при соответствующей длине волны; C – концентрация соответствующего пигмента фотосинтеза, в мг/л.

Рассчитать в мг/г сырой массы содержание пигментов фотосинтеза в листьях растений разных видов по формуле: $A = VC/1000P$, где: A – содержание пигмента, мг/г сырой массы; V – объем вытяжки, мл; C – концентрация соответствующего пигмента фотосинтеза, в мг/л; P – навеска растительного материала, г.

Вычислить величины отношений концентраций хла/хлб и хла+хлб/кар. Результаты расчетов занести в таблицу.

Количественное определение пигментов фотосинтеза

Объект исследования	Концентрация пигментов, мг/л				Содержание пигментов в листьях, мг/г сырой массы				Соотношения пигментов	
	хла	хлб	хла+хлб	кар	хла	хлб	хла+хлб	кар	хла/хлб	хла+хлб/кар

Задание: описать порядок извлечения пигментов фотосинтеза из растительного материала, выполнить измерения и расчеты. Сделать выводы о количественном содержании пигментов и их соотношениях фотосинтеза в листьях растений разных видов.

Лабораторная работа 4.2 Изучение химических свойств пигментов фотосинтеза

В мембранах тилакоидов содержатся основные пигменты фотосинтеза: хлорофилл а $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ – вещество зеленого цвета с синеватым оттенком; хлорофилл б $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ – зеленый с желтоватым оттенком; каротин $C_{40}H_{56}$ – желто-

оранжевый пигмент; ксантофиллы $C_{40}H_{56}O_2$ – золотисто-желтые вещества. Все эти пигменты не растворимы в воде, но растворимы в органических растворителях.

Цель работы: освоить методику получения пигментов фотосинтеза из растительных тканей, изучить некоторые химические свойства данных соединений.

Материалы и оборудование: весы технические; ножницы; фарфоровая ступка с пестиком; насос Камовского; колба Бунзена; воронка со стеклянным фильтром; коническая колба на 250 мл; пробирки; этанол; $CaCO_3$, песок; бензин, или гексан; NaOH или KOH кристаллический; 10 % раствор HCl в капельнице; уксуснокислая медь или цинк.

Растения: зеленые листья любых растений.

Ход работы:

4.2.1 Получение спиртового раствора пигментов фотосинтеза

Навеску листьев 0,5-1,0 г измельчить ножницами, перенести в фарфоровую ступку, на кончике шпателя внести $CaCO_3$ и небольшое количество кварцевого песка, прилить 1-2 мл этанола. Все это тщательно и быстро растереть в ступке, постепенно добавляя (после получения гомогенной массы) этанол несколькими порциями (в целом 10-15 мл). Гомогенат вместе с осадком аккуратно перенести на стеклянный фильтр, установленный в колбе Бунзена, отфильтровать. Пестик и стенки ступки дважды обмыть этанолом (по 5 мл) и профильтровать. Прозрачную вытяжку пигментов количественно перенести в коническую колбу.

4.2.2. 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 (гексана). Содержимое пробирки сильно встряхнуть, предварительно закрыв ее пробкой или большим пальцем, и оставить отстояться. Для лучшего разделения добавить 1-2 капли воды.

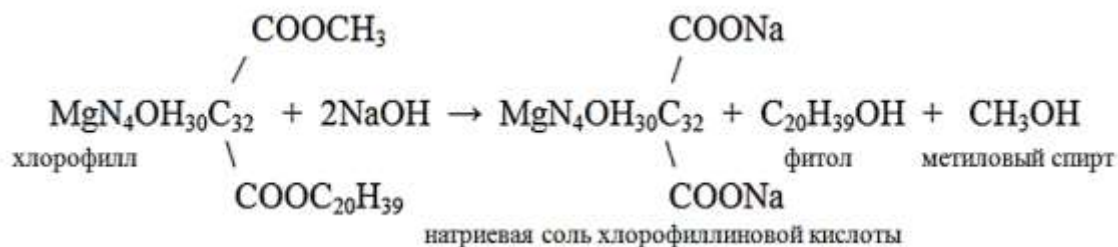
По мере расслоения эмульсии верхний бензиновый слой будет окрашиваться в зеленый цвет, из-за лучшей растворимости в нем хлорофиллов. Кроме того, в бензин переходит каротин, но его окраска маскируется хлорофиллом. Ксантофилл остается в нижнем спиртовом слое, придавая ему золотисто-желтую окраску.

Если пигменты разделятся 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.

4.2.3 Омыление хлорофилла щелочью

При обработке хлорофилла щелочью происходит омыление эфирных групп, т.е. отщепление остатков метилового спирта и фитола:



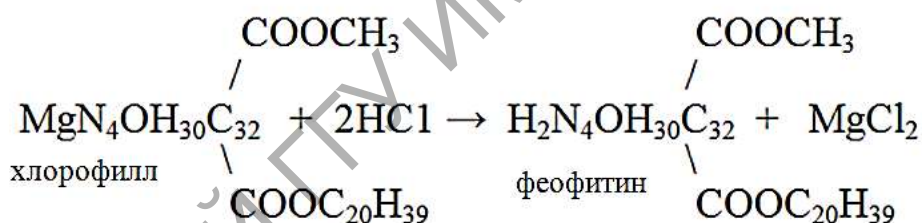
Образуется натриевая соль хлорофиллиновой кислоты, сохраняющая зеленую окраску и оптические свойства хлорофилла, но отличающаяся большей гидрофильностью, по сравнению с неизмененным пигментом.

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 (гексана) 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.

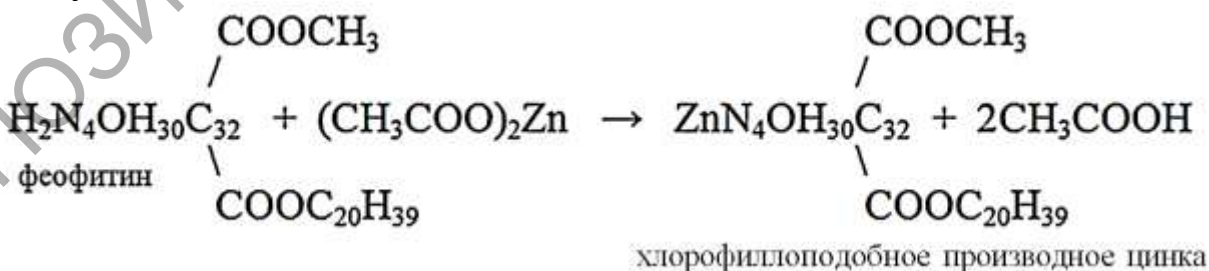
Задание: описать ход работы. Зарисовать окраску слоев, указав распределение пигментов, записать уравнение реакции омыления хлорофилла щелочью.

4.2.4 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 порфириновое 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 %-ного 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 уксуснокислого цинка (меди) и

нагреть раствор на спиртовке до кипения. После нагревания бурый цвет раствора меняется на зеленый в результате образования хлорофиллоподобного производного цинка (меди).

Задание: описать ход работы. Зарисовать окраску феофитина и цинк (медь) производного хлорофилла, записать уравнения реакций.

ЗАНЯТИЕ 5 ИЗУЧЕНИЕ ПРОЦЕССА ФОТОСИНТЕЗА

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Структура электрон-транспортной цепи фотосинтеза. Характеристика нециклического и циклического фотофосфорилирования.

2. С₃-путь фотосинтеза (цикл Кальвина), схема. Природа первичного акцептора углекислоты, ключевой фермент. Использование химических продуктов световой фазы.

3. С₂-путь – фотодыхание – метаболизм гликолевой кислоты. Схема. Взаимодействие органоидов при фотодыхании. Физиологическая роль фотодыхания.

4. С₄-пути фотосинтеза (цикл Хэтча-Слэка и САМ-цикл). Природа первичных акцепторов углекислоты, ключевые ферменты. Использование химических продуктов световой фазы.

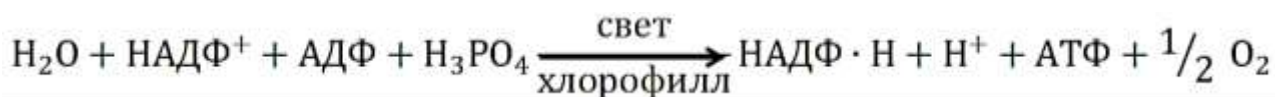
5. Влияние на фотосинтез температуры, концентрации СО₂ в воздухе. Фотосинтез и водный режим растений. Роль минерального питания. Взаимодействие факторов.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 5.1 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; фарфоровая ступка с пестиком; воронка; насос Камовского; колба Бунзена; воронка со стеклянным фильтром; настольная лампа, коническая колба на 250 мл; штатив; пробирки; пипетка на 10 мл; этанол; CaCO_3 ; песок; кристаллическая аскорбиновая кислота; метиленовый красный (насыщенный раствор в этаноле).

Растения: зеленые листья любых растений.

Ход работы:

Навеску листьев 0,5-1,0 г измельчить ножницами, перенести в фарфоровую ступку, на кончике шпателя внести CaCO_3 и небольшое количество кварцевого песка, прилить 1-2 мл этанола. Все это тщательно и быстро растереть в ступке, постепенно добавляя (после получения гомогенной массы) этанол несколькими порциями (в целом 10-15 мл). Гомогенат вместе с осадком аккуратно перенести на стеклянный фильтр, установленный в колбе Бунзена, отфильтровать. Пестик и стенки ступки дважды обмыть этанолом (по 5 мл) и профильтровать. Прозрачную вытяжку пигментов количественно перенести в коническую колбу.

В штативе пронумеровать четыре пробирки. В первую, вторую и третью пробирки налить по 5 мл спиртовой вытяжки, в четвертую – 5 мл этанола. В первую, вторую и четвертую пробирки внести по 50 мг кристаллической аскорбиновой кислоты, несколько раз встряхнуть. В первую, вторую и третью пробирки прилить по каплям раствор метиленового красного до тех пор, пока зеленая окраска не перейдет в красно-бурую. В четвертой пробирке окраску раствора при помощи метиленового красного довести до ярко-розовой. Вторую пробирку закрыть чехлом из черной бумаги, все пробирки поставить в штатив и 15 – 20 минут освещать настольной лампой, расположив ее на расстоянии 5 – 10 см от штатива. После освещения в первой пробирке метиленовый красный в результате восстановления 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 занести в таблицу.

Определение фотосенсибилизирующего действия хлорофилла

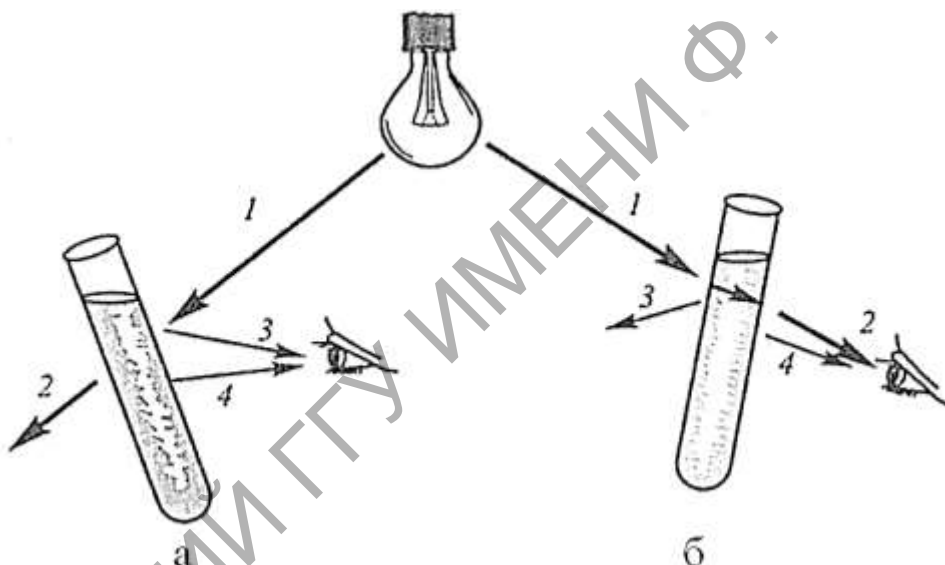
Вариант опыта	Состав смеси в пробирках				Условия	Результат
	спиртовая вытяжка	этанол	аскорбиновая кислота	метиленовый красный		
1	+	—	+	+	свет	
2	+	—	+	+	темнота	
3	+	—	—	+	свет	
4	—	+	+	+	свет	

Задание: описать ход работы. Заполнить таблицу, сделать вывод о фотосенсибилизирующих свойствах хлорофилла.

Лабораторная работа 5.2 Наблюдение флуоресценции хлорофилла

Флуоресценция хлорофилла – испускание возбужденной молекулой хлорофилла света с длиной волны, большей, чем длина волны света, возбуждавшего 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).

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 сенсibilизирование фотохимических реакций. Поэтому возрастание интенсивности фотосинтеза, как правило, влечет за собой ослабление флуоресценции.



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

Цель работы: наблюдать флуоресценцию хлорофилла.

Материалы и оборудование: спиртовая вытяжка из листьев; электрическая лампа; штатив; пробирка.

Ход работы:

В пробирку налить 3-4 мл спиртовой вытяжки пигментов. Рассмотреть раствор пигментов в пробирке в отраженном свете настольной лампы (рисунок). Отметить красную флуоресценцию спиртовой вытяжки листа, которая содержит все пигменты. Рассмотреть спиртовую вытяжку листа в проходящем свете, отметить 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 5.3 Выявление крахмала в листе методом Сакса

Для того чтобы установить, что имел место фотосинтез, можно идентифицировать какой-либо из его продуктов. Самый первый продукт фотосинтеза – фосfogлицериновая кислота – очень быстро превращается в ряд других соединений, включая сахара и крахмал. Ранее считалось, что в процессе фотосинтеза из углекислого газа и воды в растениях образуются только углеводы, из которых далее синтезируются все органические соединения. Дальнейшие исследования показали, что в процессе фотосинтеза образуются не только углеводы, но и другие вещества. У большинства растений в результате фотосинтеза в хлоропластах откладывается крахмал, который легко обнаружить пробой Сакса. Для этого лист обесцвечивают кипячением в спирте и обрабатывают раствором Люголя. Посинение указывает на наличие в листе крахмала.

Цель работы: проверить наличие крахмала в листе методом Сакса.

Материалы и оборудование: растения, подготовленные для исследования; светонепроницаемые чехлы; канцелярские скрепки; настольная лампа; ножницы; пинцет; горячая водяная баня; стаканы из термостойкого стекла; выпарительные чашки; 96%-ный раствор этанола; раствор Люголя.

Растения: любые комнатные растения.

Ход работы:

За неделю до выполнения работы экспериментальные растения обильно полить и поставить в темное теплое место. При выдерживании в темноте листья постепенно теряют крахмал, который будет тратиться в процессе дыхания, роста и отчасти отводиться в запас в другие органы растения. За неделю происходит обескрахмаливание листьев.



На лист подготовленного к опыту растения при помощи канцелярских скрепок плотно прикрепить сложенную вдвое черную бумагу, выставить растение на свет на 2 часа.

Через 2 часа листья срезать с растения, снять бумагу, опустить на 2-3 минуты в кипящую воду,

чтобы убить клетки. Для того чтобы зеленый цвет хлорофилла не маскировал происходящее изменение окраски, листья нужно предварительно обесцветить. Листья поместить в стакан с кипящим 96 %-ным этанолом, помещенный в водяную баню, выдержать до полной экстракции хлорофилла. Обесцвеченные листья на несколько опустить в теплую воду, чтобы размягчить ткани, которые после этанола становятся хрупкими. Листья разложить в выпарительные чашки с раствором Люголя. Участки листа, где присутствует крахмал окрашиваются в сине-черный цвет.

Задание: описать ход работы, зарисовать схему опыта и его результат. Объяснить причину появления окраски разных зон листа.

ЗАНЯТИЕ 6 ФЕРМЕНТЫ ДЫХАНИЯ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Дыхательные субстраты. Пути окисления органических веществ в клетке.
2. Ферментные системы дыхания – заполнить таблицу.

Название фермента	Особенности строения	Функции
Аэробные дегидрогеназы		
Анаэробные дегидрогеназы		
Оксигеназы		
Оксидазы		
Каталаза		
Цитохромоксидаза		
полифенолоксидаза		

3. Схемы и расчет энергетического выхода гликолиза, цикла трикарбоновых кислот, глиоксилатного цикла и окислительного пентозофосфатного пути.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 6.1 Определение активности дегидрогеназ в набухших семенах

В клетках набухших семян первичные дегидрогеназы с участием коферментов (например, НАД) отнимают водород от окисляемого субстрата и передают его флавиновым дегидрогеназам, содержащим кофермент ФАД. При этом ФАД переходит в ФАД·Н₂ форму. При отсутствии кислорода в клетках семян ФАД·Н₂ передает водород метиленовой сини. Метиленовая синь в восстановленной форме бесцветная, в окисленной – имеет синюю окраску. Метиленовая синь, принимая водород от ФАД·Н₂, восстанавливается и теряет синюю окраску, в силу чего окрашенные ею семена обесцвечиваются. Когда обесцвеченные семена переносят в сухие стаканы, водород от метиленовой сини передается кислороду воздуха, метиленовая синь вновь окисляется, приобретая синюю окраску.

Цель работы: наблюдение активности дегидрогеназ в набухших семенах.

Материалы и оборудование: электроплитка; водяная баня; конические колбы на 250 мл; пробирки; стаканы; мерные цилиндры; растительное масло в капельнице; водный раствор метиленовой сини (50 мг/л).

Растения: набухшие семена гороха, подсолнечника, фасоли или тыквы.

Ход работы:

Две конические колбы на 250 мл обозначить номерами 1 и 2. Набухшие семена освободить от кожуры, по 10 семян поместить в каждую колбу. В колбу №1 прилить

20 мл воды, кипятить 5-10 минут, после чего слить воду. В колбы № 1 и № 2 прилить по 15 мл раствора метиленовой синей, выдержать семена 15 минут. По ис-

течению времени растворы из колб слить, семена промыть водой. После промывки семена остаются окрашенными в синий цвет.

Пробирки обозначить номерами 1 и 2. Поместить в них промытые семена из соответствующих колб, залить водой так, чтобы слой воды над семенами был не менее 1 см. Для создания анаэробных условий, в пробирки внести несколько капель растительного масла. Слой масла на поверхности воды препятствует доступу кислорода воздуха к семенам. Пробирки поместить в стакан с водой, стакан с пробирками – на водяную баню с температурой 35-40 °С. При наблюдении отметить, что семена из колбы № 2 постепенно теряют синюю окраску, а семена из колбы № 1 остаются окрашенными. Когда большая часть семян из колбы № 2 обесцветится, воду из пробирок вылить, семена вытряхнуть в сухие стаканы. Через некоторое время семена из колбы № 2 вновь приобретают синюю окраску, а семена из колбы № 1 остаются без изменений.

Задание: описать ход работы, зарисовать схему опыта и его результат. Объяснить причину изменения окраски живых семян.

Лабораторная работа 6.2 Обнаружение активной амилазы в семенах

Запасные вещества растений (крахмал, белки, жиры) обладают относительно низкой химической активностью. При прорастании они гидролизуются до простых и более активных веществ. Этот процесс осуществляется с участием специфических ферментов – гидролаз. Гидролитический распад запасного крахмала может протекать при участии четырех видов гидролаз: α -амилазы, β -амилазы, глюкоамилазы и амилопектин-1,6-глюкозидазы. По мере набухания сухих семян в период прорастания активность гидролитических ферментов возрастает, при этом содержание крахмала снижается, а сахаров возрастает. Крахмал представляет собой смесь двух полимеров: амилозы и амилопектина. Амилоза – линейный полимер, амилопектин – полимер с многократно разветвленной цепью. В связи с особенностями строения гидролиз этих соединений под действием амилазы протекает по-разному. Амилоза сразу расщепляется на молекулы дисахара мальтозы, амилопектин – постепенно, через декстрины (ряд промежуточных продуктов со все более укороченной цепью). Дальнейшее расщепление мальтозы до глюкозы осуществляется уже другим ферментом – мальтазой. Степень гидролиза крахмала определяется по реакции декстринов с йодом. Крахмал при этом дает синий цвет, а продукты его начального расщепления – амилодекстрины – фиолетовый, эритродекстрины – красный, ахродекстрины – оранжевый, продукты же глубокого гидролиза – мальтодекстрины и мальтоза – не дают реакции с йодом и принимают цвет его раствора.

В покоящихся семенах активность амилазы незначительна. При их прорастании она во много раз возрастает. Причем высокая активность фермента обнаруживается там, где в качестве запасного вещества откладывается крахмал. В органах, содержащих другие запасные вещества, этот фермент менее активен или вовсе не обнаруживается.

Цель работы: обнаружение активной амилазы в семенах.

Материалы и оборудование: весы; фарфоровая ступка с пестиком; конические колбы на 100 мл; штатив для пробирок; пробирки; воронки; цилиндры на 10 мл; бумажные фильтры; глицерин в капельнице; 1,0 % крахмальный клейстер; раствор Люголя.

Растения: сухие и проросшие семена хлебных злаков.

Ход работы:

Навеску проросших семян 4 г измельчить в ступке, перенести в колбу на 100 мл, залить 20 мл теплой воды (35–40 °С), добавить 1–3 капли глицерина, встряхнуть содержимое и настаивать 30 мин. То же самое проделать с навеской сухих семян 2 г. Смеси профильтровать в чистые пробирки через складчатый фильтр, смоченный водой. Так получается экстракт амилазы сухих и проросших семян.

Пробирки пронумеровать в соответствии со схемой опыта – рисунок.

Обнаружение активности амилазы проросших семян				
1 реакционная смесь	2	3	4	5
Обнаружение активности амилазы сухих семян				
1* реакционная смесь	2*	3*	4*	5*
Экстракт амилазы проросших семян			Экстракт амилазы сухих семян	
0			0*	

В пробирки 1 и 1* налить по 10 мл 1,0 % крахмального клейстера, в остальные четыре пробирки – по 5 мл раствора Люголя. В пробирки 1 и 1* прилить по 4 мл экстракта амилазы из пробирок 0 и 0*, соответственно, хорошо встряхнуть. Так получают *реакционную смесь*.

Затем по 2 мл реакционной смеси из пробирок 1 и 1* перенести пипетками в пробирки 2 и 2*. Пипетки оставить в пробирках с реакционной смесью. Далее через каждые 4 мин по 2 мл реакционной смеси из пробирок 1 и 1* вносить в следующие пробирки: 3 и 3*; 4 и 4*; 5 и 5* (по возможности, в обе пробирки одновременно).

Степень гидролиза крахмала прямо пропорциональна продолжительности действия на него амилазы. В зависимости от ее активности в проросших и сухих семенах получают различные продукты расщепления крахмала, что видно по окраске содержимого одинаковых по счету пробирок в каждом ряду.

Если гидролиз за время опыта (12 мин) не прошел до конца, что определяется по окраске декстринов, отметить низкую активность амилазы.

Провести гидролиз и полученные данные записать в таблицу

Определение активности амилазы в семенах _____ (указать вид растения)

Варианты опыта	Окраска продуктов гидролиза через интервалы времени, мин				Время гидролиза, мин		
	0	4	8	12	начало	конец	полный
Проросшие семена							
Сухие семена							

Задание: проанализировать полученные результаты, сравнивая активность амилазы в сухих и проросших семенах. Сделать вывод об активности амилазы в исследуемых объектах

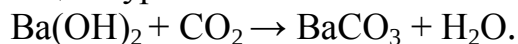
ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Электрон-транспортная цепь дыхания: структурная организация, основные комплексы переносчиков электронов, их назначение.
2. Окислительное фосфорилирование в электрон-транспортной цепи, энергетическая эффективность.
3. Субстратное и окислительное фосфорилирование: описание и сравнение.
4. Дыхательный коэффициент.
5. Зависимость дыхания от внешних факторов.

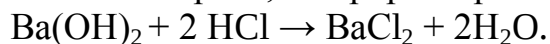
ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 7.1 Определение интенсивности дыхания в закрытом сосуде (по Бойсен-Иенсену)

Метод заключается в учете количества CO_2 , выделяемого семенами при дыхании. Процесс поглощения диоксида углерода баритом можно записать в виде следующего уравнения:



Избыток барита, не прореагировавшего с CO_2 , оттитровать раствором HCl :



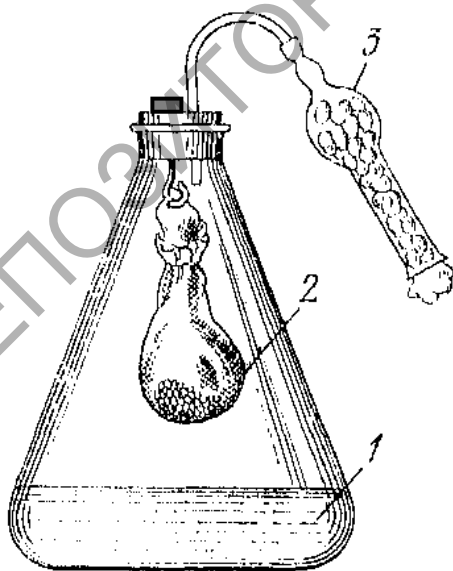
Цель работы: доказать, что при дыхании растений выделяется CO_2 и определить интенсивность дыхания у сухих и проросших семян разных растений.

Материалы и оборудование: весы; колбы для определения интенсивности дыхания семян; бюретка на 25 мл для титрования; штатив для бюретки; марля; нитки; ножницы; 0,02 н раствор $\text{Ba}(\text{OH})_2$; 0,02 н раствор HCl ; 1% раствор фенофталеина.

Растения: проросшие и сухие семена разных сельскохозяйственных культур.

Ход работы:

Опыт ставится в колбах для определения интенсивности дыхания семян. Колбы пронумеровать в соответствии со схемой опыта:



- 1 – контроль;
- 2 – сухие семена;
- 3 – проросшие семена.

Перед началом опыта все колбы следует держать открытыми в течение 15-20 минут. В марлевые мешочки поместить по 4-5 г проросших и сухих семян одного вида. Мешочки подвесить на крючки пробок так, чтобы они не соприкасались в дальнейшем с раствором $\text{Ba}(\text{OH})_2$. В колбы (рисунок), приоткрыв их, быстро прилить по 20 мл 0,02 н $\text{Ba}(\text{OH})_2$ (1) и закрыть пробками. Выдержать все колбы 40 мин при комнатной температуре (20 °C). В течение этого времени бюретку наполнить 0,02 н раствором HCl .

В течение опыта периодически следует осторожно покачивать колбы, чтобы разрушить пленку BaCO_3 , образующуюся на поверхности барита и препятствующую полноте поглощения CO_2 .

По истечении времени быстро вынуть из колбы мешочек с семенами, добавить три капли фенолфталеина и оттитровать избыток барита 0,02 н раствором HCl до слабо-розового окрашивания, исчезающего от одной капли кислоты. Так же оттитровать барит в контрольной колбе.

Интенсивность дыхания J (в мг CO_2 , выделяемого 1 г семян естественной влажности за 1 ч) рассчитать по формуле:

$$J = \frac{(a - b) \cdot 0,4 \cdot 60}{t \cdot n}$$

где a и b – количества 0,02 н соляной кислоты, израсходованной на титрование барита, соответственно, в контрольном и опытном вариантах, мл; 0,44 – количество CO_2 , 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 записать в таблицу.

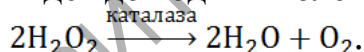
Определение интенсивности дыхания семян

Объект	Навеска семян n , г	Объем барита, мл	Объем 0,02 н HCl , пошедшей на титрование		(a-b), мл	Интенсивность дыхания семян
			контроль a , мл	опыт b , мл		
Сухие семена		20				
Проросшие семена		20				

Задание: описать ход работы. Заполнить таблицу, сделать вывод об интенсивности дыхания растительных объектов.

Лабораторная работа 7.2 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:



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.

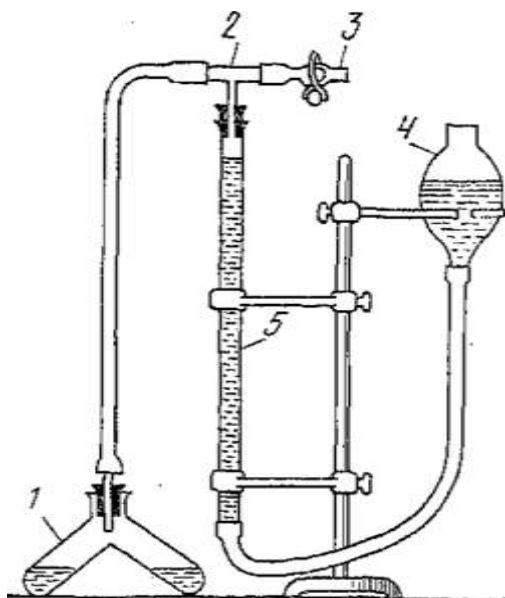
Материалы и оборудование: промытый речной песок; порошок мела; 3 % раствор перекиси водорода; фарфоровая ступка с пестиком, пипетки на 5 мл, мерные цилиндры на 25 мл, прибор для определения активности каталазы, весы.

Растения: листья пеларгонии зональной и гибискуса китайского.

Ход работы:

Перед началом работы ознакомиться с прибором для определения каталазной активности. Для определения объема кислорода, выделяющегося при разложении пероксида водорода, пользуются прибором (рисунок), который состоит из каталаз-

ника 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 следует заполнить дистиллированной водой до половины объема.



Навеску листьев 0,5 г растереть в фарфоровой ступке с кварцевым песком, добавить 0,5 г мела для создания щелочной реакции ($\text{pH}=7,7$ оптимальна для работы каталазы). Во время растирания влить небольшими порциями 20 мл воды, смесь внести в одно колено каталазника.

В другое колено поместить 5 мл 3 % раствора перекиси водорода. Каталазник закрыть пробкой с трубкой, не допуская смешивания жидкостей.

При открытом зажиме, то есть при атмосферном давлении, поднимая или опуская грушу, установить в бюретке уровень жидкости на нулевом делении. Закрыть зажим и быстрым изменением положения каталазника смешать жидкость в обоих коленах. С этого момента начать отсчет времени. Начнется выделение кислорода, который поступит в бюретку, и жидкость в ней опустится. Для равномерного выделения кислорода смесь в реакторе постоянно переливать из одного колена в другое. Зафиксировать величину снижения уровня воды в бюретке. Результаты записать в таблицу.

Определение активности каталазы

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 зональная			
Гибискус китайский			

Задание: описать ход работы, сделать вывод об активности каталазы в листьях испытуемых растений

Лабораторная работа 7.3 Выращивание культур свободноживущих азотфиксирующих бактерий на питательных средах

Из бактерий, связывающих молекулярный азот, в почве наиболее распространены аэробные бактерии из рода *Azotobacter* и анаэробные бактерии из рода *Clostridium*.

Азотобактер (*Azotobacter*) – род свободноживущих аэробных азотфиксирующих бактерий. Форма клеток овальная или кокковидная. Грамотрицательные. Неспорообразующие. Наиболее часто встречается на хорошо окультуренных почвах с нейтральной реакцией среды. Количество азотобактера в почве является одним из показателей степени окультуренности почвы.

Бактерии рода *Clostridium* – грамположительные спорообразующие облигатные анаэробы, повсеместно распространены в природе, встречаются практически во

всех почвах, в виде палочек или спор, но в наибольшем числе и в наиболее активном состоянии находятся в ризосфере растений.

Цель работы: освоить методику культивирования почвенных азотфиксирующих бактерий.

Материалы и оборудование: весы; электроплитка; склянка с водой; микробиологические пробирки; стерилизованные чашки Петри; ватные пробки; препаровальные иглы; фарфоровые чашки; агар-агар; сахароза; сухая просеянная почва; K_2HPO_4 ; $MgSO_4$; $NaCl$; K_2SO_4 ; $CaCO_3$.

Ход работы:

Выращивание культуры азотобактера. Для получения культуры азотобактера следует приготовить агаризованную питательную среду Эшби следующего состава, г/л: сахароза – 20,0; K_2HPO_4 – 0,2; $MgSO_4$ – 0,2; $NaCl$ – 0,2; K_2SO_4 – 0,1; $CaCO_3$ – 5,0; агар-агар – 20,0.

Исходя из потребного для опыта количества питательной среды рассчитать нужное количество реактивов, взять навески. Соли и сахарозу растворить в дистиллированной воде, добавить агар-агар, нагреть до кипения. Горячую питательную среду разлить в стерилизованные чашки Петри, хорошо размешивая не растворяющийся порошок $CaCO_3$.

Навеску просеянной почвы увлажнить стерильной водопроводной водой до пастообразного состояния, снова взвесить.

Когда среда застынет, на ее поверхность тонкой стеклянной палочкой или препаровальной иглой правильными рядами высадить 50 комочков почвы размером около 1 мм. Оставшуюся почву – снова взвесить. Чашки, перевернутые вверх дном и обернутые бумагой, поместить в термостат с температурой 25-30 °C на 7 суток.

Выращивание культуры клостридий. Приготовить безазотистую среду Виноградского следующего состава, г/л: сахароза – 20,0; K_2HPO_4 – 1,0; $MgSO_4$ – 0,5; $NaCl$ – 0,5.

Исходя из потребного для опыта количества питательной среды рассчитать нужное количество реактивов, взять навески. Соли и сахарозу растворить в дистиллированной воде, разлить в микробиологические пробирки на 2/3 их объема, добавить 0,5 г мела (для нейтрализации масляной кислоты), внести 1 г сухой почвы. Пробирки закрыть ватными пробками, пастеризовать 10 мин при температуре 80 °C, после чего поместить в термостат с температурой 25-30 °C на 7 суток.

Задание: описать порядок приготовления питательных сред, зарисовать чашку Петри с нанесенными на агаровую пластинку комочками почвы, пробирки с культурой бактерий.

ЗАНЯТИЕ 8 ОСНОВЫ МИКРОБИОЛОГИИ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Особенности строения бактериальной клетки.
2. Основные типы питания и получения энергии микроорганизмами.
3. Распространение и роль микроорганизмов в природе.
4. Взаимоотношения между микроорганизмами – классификация.
5. Сообщества микроорганизмов лесных экосистем.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

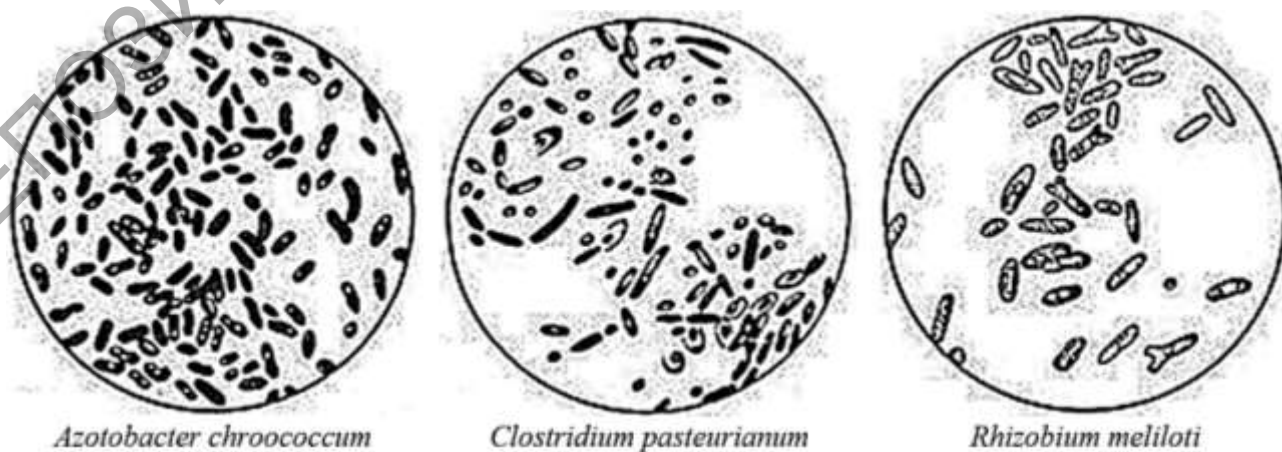
Лабораторная работа 8.1 Изучение культур азотфиксирующих бактерий

Существуют две группы фиксирующих атмосферный азот микроорганизмов. Одна из них находится в симбиозе с высшими растениями, образуя клубеньки на корнях. К этой группе относятся клубеньковые бактерии. Микроорганизмы другой группы обитают в почве независимо от растений. К ним относятся азотобактер, клостридий, бейеринкия и другие свободноживущие микроорганизмы. Потенциальные возможности симбиотических азотфиксаторов значительно выше, чем свободноживущих.

Азотобактер (*Azotobacter*) – род грамотрицательных бактерий, клетки относительно крупные (1-2 мкм в диаметре), обычно овальные, но могут иметь форму от палочковидной до сферической. Неспорообразующие. На микроскопических препаратах клетки могут располагаться одиночно, парами, неправильными скоплениями или, изредка, цепочками различной длины – рисунок.

О наличии азотобактера в исследуемом материале судят по образованию через 4 – 6 суток вокруг комочков почвы характерных колоний. Эти колонии по консистенции слизистые, растекающиеся, сначала бесцветные, затем могут становиться бурыми. Азотобактер способен хорошо развиваться только в плодородных почвах, в силу чего является индикатором их окультуренности.

Клостридии – род грамположительных облигатно анаэробных бактерий. Азотфиксирующая функция выявлена у многих представителей рода *Clostridium*: *Cl. pasteurianum*, *Cl. beijerinckia*, *Cl. pectinovorum*, *Cl. acetobutylicum* и других видов. Наиболее энергичный азотонакопитель – *Cl. pasteurianum* – анаэробные бактерии, живущие за счет сбраживания сахаров до масляной и уксусной кислот с образованием углекислого газа. Клетки *Cl. pasteurianum* крупные, длина 2,5-7,5 мкм, ширина 0,7-1,3 мкм. Располагаются они поодиночке, парами или образуют короткие цепочки – рисунок. Молодые клетки подвижны, имеют жгутики, плазма гомогенна. При старении клетки плазма становится гранулированной, в ней накапливается гранулеза (вещество типа крахмала). В центре клетки или ближе к ее концу формируется эндоспора, которая в поперечнике значительно шире, чем вегетативная клетка, поэтому клетка в этот период приобретает форму веретена.



Azotobacter chroococcum

Clostridium pasteurianum

Rhizobium meliloti

Ризобии (*Rhizobium*)– грамотрицательные почвенные бактерии, вступающие в симбиотические отношения с бобовыми растениями (клубеньковые бактерии). Для клубеньковых бактерий характерно разнообразие формы клеток – полиморфность (рисунок).

Цель работы: изучить культуральные и морфологические особенности свободно живущих и симбиотических азотфиксирующих почвенных бактерий.

Материалы и оборудование: микроскоп; спиртовка; предметные и покровные стекла; препаровальная игла; химическая пробирка; пипетка Пастера; лезвие; склянка с водой; фильтровальная бумага; чашка Петри с культурой азотобактера; пробирка с культурой *Clostridium pasteurianum*; черная тушь; раствор Люголя в капельнице; метиленовый синий в капельнице; 1 %-ный раствор FeCl_3 .

Растения: корни гороха посевного с клубеньками.

Ход работы:

8.1 Изучение культуры бактерий рода *Azotobacter*

Просмотреть чашку Петри с выращенной на ней культурой азотобактера и зарисовать, обращая внимание на цвет и форму колоний бактерий вокруг комочков почвы. Подсчитать число комочков почвы, содержащих азотобактер, рассчитать количество его клеток в 1 г почвы исходя из предположения, что каждый обросший комочек содержал по крайней мере одну клетку азотобактера. На основании количества комочков, обросших азотобактером, сделать заключение о степени окультуренности исследованной почвы.

Из не подсохших блестящих слизистых колоний приготовить временный нативный препарат, внося небольшое количество слизи с помощью препаровальной иглы в каплю воды на предметном стекле. Рассмотреть препарат при большом увеличении, изучить особенности клеток азотобактера. Мелкие овальные клетки азотобактера, расположенные парами, окружены слабо различимыми слизистыми капсулами. Для обнаружения капсул выполнить негативное контрастирование живых препаратов тушью. Небольшое количество культуры смешать на предметном стекле с тушью и накрыть препарат покровным стеклом. При микроскопии на черном фоне заметны бесцветные капсулы и заключенные в них клетки азотобактера.

Задание: описать ход работы. Оценить степень окультуренности исследованной почвы. Зарисовать клетки азотобактера, описать их особенности.

8.2 Изучение культуры бактерий *Clostridium pasteurianum*

Пипеткой Пастера со стенки в нижней части пробирки, где в осадке мела, часто покрытые пленкой, накапливаются клостридии, захватить небольшой объем материала. Быстро перенести на предметное стекло, приготовить нативный препарат. Рассмотреть препарат при большом увеличении, изучить особенности клеток *Clostridium pasteurianum*. К одному краю покровного стекла прилить каплю раствора Люголя, к другому придвинуть фильтровальную бумагу, которая засасывает раствор под покровное стекло. При микроскопировании препарата видны клетки клостридиев с потемневшим содержанием. Спора в клетке остается при этом неокрашенной и хорошо различима на темном фоне.

Выполнить пробу на масляную кислоту. В пробирку отобрать 5 мл накопительной культуры, прилить 1 мл раствора FeCl_3 , подогреть в пламени спиртовки. Образующееся масляно-кислое железо (бутират) изменяет окраску раствора с соломенно-желтого на темно-бурый (чайный) цвет, в проходящем свете – раствор кроваво-красного цвета.

Задание: описать ход работы. Зарисовать клетки *Clostridium pasteurianum*, описать их особенности.

8.3 Изучение культуры бактерий *Rhizobium pisi*

За месяц до лабораторной работы посеять предварительно замоченные (7 суток, под марлей, воду ежедневно менять) семена гороха посевного в почву с pH = 6,0 – 7,0. Горшки для посева – глубиной не менее 20 см. Культуру постоянно поливать, не переувлажняя. В день проведения лабораторной работы аккуратно выкопать растения, промыть корни, отделить корешки с образовавшимися клубеньками.

Рассмотреть клубеньки на корнях гороха посевного, зарисовать форму клубеньков и их расположение на корнях, подсчитать число клубеньков, измерить их.

Сделать срез клубенька бритвой, поместить его в каплю воды на предметное стекло, покрыть покровным стеклом, рассмотреть под микроскопом при малом, а затем при большом увеличении. Внутри клеток клубенька видны мелкие палочки и/или бактериоиды клубеньковых бактерий. Для лучшей видимости бактерий приготовить фиксированный препарат, окрашенный метиленовым синим.

Приготовить мазок: клубенок разрезать на две части. Место разреза многократно проткнуть препаровальной иглой для разрушения клеток клубенька. Из разрушенного клубенька отжать капельку жидкости на предметное стекло, разбавить ее каплей стерильной воды, приготовить мазок. Мазок подсушить над пламенем спиртовки, зафиксировать 3 секунды в пламени спиртовки, окрасить метиленовым синим в течение 1-5 мин, тщательно промыть водой, рассмотреть под микроскопом. На препарате хорошо видна морфология клеток клубеньковых бактерий.

Задание: описать ход работы. Зарисовать клетки *Rhizobium pisi*, описать их особенности.

ЗАНЯТИЕ 9 ОБНАРУЖЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ, ВХОДЯЩИХ В СОСТАВ РАСТЕНИЙ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Необходимые макро- и микроэлементы, их усвояемые соединения и содержание в растениях.
2. Физиологическая роль макроэлементов и микроэлементов. Признаки голодания растений.
3. Ассимиляция нитратного азота и аммиака.
4. Фиксация молекулярного азота.
5. Усвоение фосфора и серы.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 9.1 Микрохимический анализ золы 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 мак-

роэлементам 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: технические весы; электрическая плитка; микроскоп; штативы с пробирками; пипетки; фарфоровые тигли; цилиндры на 10 мл; предметные стекла, стеклянные палочки, фильтры; воронки; универсальная индикаторная бумага; бумажные фильтры; 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; надсернокислый 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 древесных растений.

Ход работы:

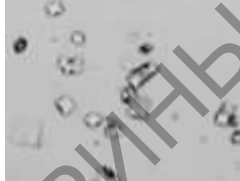
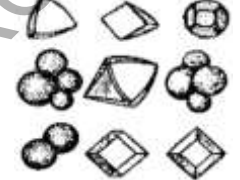
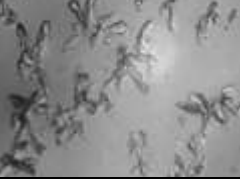
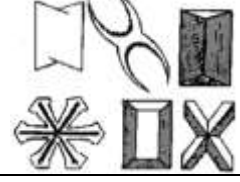
К навеске золы 1 г в фарфоровый тигель, прилить 1 мл концентрированной HNO_3 , перемешать, прилить 15 мл воды, нагреть до кипения, быстро отфильтровать горячий раствор от нерастворимых частиц угля и кремнезема. Фильтрат разделить на две части. Одну часть разлить в три пробирки по 2-3 мл для открытия макроэлементов (калия, фосфора и серы). Другую часть фильтрата довести 5 % раствором NaOH (приливая его по каплям) до слабо щелочной реакции и отфильтровать выпавший студенистый осадок. Осадок сохранить для определения микроэлементов, а щелочной раствор после его нейтрализации 2 % HCl и слабого подкисления несколькими каплями уксусной кислоты перелить в четвертую пробирку, и использовать для открытия кальция.

Для открытия макроэлементов проделать с растворами следующие реакции (таблица). Одновременно с операциями в пробирках провести те же реакции на предметных стеклах, рассмотреть кристаллы выпавших осадков под микроскопом при малом увеличении и без покровного стекла, зарисовать их.

Все реакции, производимые на предметном стекле, следует выполнять следующим образом: маленькие капли исследуемого раствора и реактива нанести на расстоянии 1 см друг от друга. Затем чистой стеклянной палочкой соединить капли тонким дугообразным каналцем. В месте соединения произойдет реакция, а по краям каналца раньше, чем на других участках, начнется кристаллизация продуктов реакции (рисунок).

Открытие макроэлементов в золе

Открытый ион	Проведение реакции, уравнение реакции	Результат
K^+	Прибавить на кончике смоченной стеклянной палочки су-	Желтый осадок

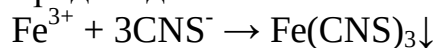
	хого кобальт-нитрита и 1-2 мл этилового спирта. Оставить на 30 мин. $\text{Na}_3[\text{Co}(\text{NO}_2)_6] + 2\text{KNO}_3 \rightarrow \text{NaK}_2[\text{Co}(\text{NO}_2)_6]\downarrow + 2\text{NaNO}_3$	
Ca^{2+}	Прилить 0,5 – 1 мл 5 % раствора щавелевой кислоты $\text{Ca}^{2+} + \text{C}_2\text{O}_4^{2-} \rightarrow \text{CaC}_2\text{O}_4\downarrow$	Белая муть или белый осадок 
PO_4^{3-}	Внести небольшой кристалл NH_4NO_3, нагреть до кипения и прибавить 1 мл 10 % раствора $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$ $\text{H}_3\text{PO}_4 + 12(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4 + 21\text{HNO}_3 \rightarrow (\text{NH}_4)_3\text{PO}_4 \cdot 12\text{MoO}_3\downarrow + 21\text{NH}_4\text{NO}_3 + 12\text{H}_2\text{O}$	Золотисто-желтый осадок 
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 белый осадок 
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 белый осадок 

* – приведенные выше реакции проводят и в пробирках, и на предметных стеклах.

Следующие реакции проводят только в пробирках.

Облить осадок, оставшийся на фильтре, 10 мл 10 % раствора HNO_3 и разлить раствор в две пробирки по 2-3 мл.

Для открытия железа в одну пробирку прилить 2-3 капли 5 % раствора NH_4CNS – при наличии железа появляется красное окрашивание раствора – выпадает осадок роданида железа.



Для открытия марганца прилить к осадку 0,5 мл концентрированной HNO_3 и добавляют около 0,1 г надсернического аммония (или 0,5 г перекиси свинца), нагреть 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 вы-



Лабораторная работа 9.2 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; 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 зональной, подкормленной азотными удобрениями за 2 – 3 дня до проведения опыта; стебли и листья пеларгонии зональной, помещенной в темноту за 2 – 3 дня до проведения опыта; стебли и листья других комнатных растений (гибискус китайский), выращенных без дополнительной подкормки.

Ход работы:

Отрезать часть стебля с листом. На белую пластиковую тарелку поместить кусочки стебля, черешка и листовой пластинки испытуемого вида растения, размять эти кусочки стеклянной палочкой (палочку каждый раз споласкивать чистой водой и вытирать). Подготовленные фрагменты растительных тканей облить раствором дифениламина в серной кислоте, отметить появление синей окраски. Результаты наблюдений записать в таблицу, оценить интенсивность окраски по пятибалльной шкале. В качестве образца для сравнения в трех пробирках провести 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 зональная	на свету, с подкормкой			
Пеларгония зональная	на свету			
Пеларгония зональная	в темноте			
Гибискус китайский	на рассеянном свету			

Задание: описать схему опыта, сделать выводы о наличии (или отсутствии) нитратной формы азота в различных органах растения.

ЗАНЯТИЕ 10 ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Внутриклеточный, ближний и дальний транспорт минеральных веществ в растении.
2. Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ. Роль микоризы, влажности, аэрации, температуры и кислотности почвы.
3. Органические, минеральные и бактериальные удобрения. Общая характеристика.
4. Критические и максимальные периоды потребления минеральных элементов растениями.
5. Сбалансированность минерального питания. Взаимодействие ионов.
6. Беспочвенные методы выращивания растений: гидропоника, аэропоника, песчаная культура.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 10.1 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 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NH_4NO_3 и NaNO_3 .

Растения: 10-дневные проростки любых зерновых культур.

Ход работы:

В пробирки на 2/3 их объема налить 0,1 М растворов $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NH_4NO_3 и NaNO_3 . При помощи индикаторной бумаги определить pH растворов. Затем в растворы поместить 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 записать в таблицу.

Физиологическая реакция солей

Растворы солей	Исходное значение pH	Конечное значение pH	Физиологическая реакция солей
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$			
NH_4NO_3			
NaNO_3			

Задание: описать схему опыта, на основании полученных данных сделать вывод о физиологической реакции солей.

Лабораторная работа 10.2 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 недействующей 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 распределяются 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; дистиллированная вода; фильтровальная бумага; 4 стакана; 0,2н раствор CaCl_2 ; мерный цилиндр, пинцет.

Растения: двухнедельные проростки любых сельскохозяйственных культур с развитыми корнями.

Ход работы:

Определить объем корневой системы. Корневую систему исследуемого растения пинцетом погрузить 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).

В 3 стакана налить раствор метиленовой сини, объем которой должен быть примерно в 10 раз больше объема корней.

Корни высушить фильтровальной бумагой и погрузить последовательно в 3 стакана с метиленовой синью, выдерживая по 2 минуты в каждом стакане.

Определить оптическую плотность растворов метиленовой сини при $\lambda = 668$ нм после погружения в них корней. В качестве стандартного раствора использовать исходный раствор метиленовой сини.

Концентрацию метиленовой сини в стаканах рассчитать 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 сини 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 *недействительной* поверхности корневой системы. Частные от деления величин общей и рабочей адсорбирующих поверхностей на объем корней характеризуют удельную общую и рабочую адсорбирующие поверхности корня.

Результаты опыта записать 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					

Окрашенные корни после извлечения их из третьего стакана промыть водой и поместить в стакан с раствором CaCl_2 . Наблюдается выделение метиленовой сини в обмен на адсорбированные катионы кальция. Это доказывает наличие обменной адсорбции поглощающей поверхностью корней.

Задание: описать схему опыта, произвести расчеты, на основании полученных данных сделать вывод о величине общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы исследуемых видов растений.

ЗАНЯТИЕ 11 ВЗАИМОПРЕВРАЩЕНИЯ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИЯХ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Классификация растительных углеводов. Представители. Физиологические функции растительных углеводов.
2. Образование и взаимные превращения углеводов в растениях. Сезонная динамика превращения и накопления углеводов в древесных растениях.
3. Строение, жирнокислотный состав и функции жиров в растениях.
4. Синтез и распад жиров в растениях. Взаимопревращения жиров и углеводов. Сезонная динамика превращения и накопления жиров в древесных растениях.
5. Внутриклеточный, ближний и дальний транспорт ассимилятов – пути и механизмы.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 11.1 Обнаружение белков, крахмала и жиров в семенах растений

Основными формами запасных веществ в семенах являются крахмал, жиры и белки. Все семена по преобладающей форме запасных веществ делят на *крахмалистые и маслянистые семена*. К крахмалистым относят семена большинства хлебных злаков и зернобобовых, каштана, акаций, дуба и некоторых других. Семена с преобладанием жиров формируются у конопли, льна, мака, подсолнечника, хлопчатника, кедра, сосны, ели, пихты, тисса и других хвойных, а также у липы, грецкого ореха, лещины, бука и многих других. Например, в семенах дуба черешчатого содержится около 47 % крахмала и только 3 % жира, в семенах сосны – до 35 % жиров и около 5 % углеводов (в основном гемицеллюлоз при почти полном отсутствии крахмала). Семена обеих групп накапливают значительные количества запасных белков, причем маслянистые семена содержат белков, как правило, больше, чем крахмалистые.

При созревании семян наблюдаются глубокие превращения разнообразных органических веществ. По мере завершения роста зародыша в созревающих семенах происходит накопление больших количеств сахаров (у злаков эту фазу называют молочной спелостью). Затем начинается синтез крахмала. В крахмалистых семенах процесс синтеза крахмала продолжается до полного созревания, в результате чего семена становятся твердыми и крепкими.

Превращение глюкозы в крахмал происходит и на ранних этапах созревания маслянистых семян. Так, например, в начале июля в семенах лещины содержится около 8 % сахаров, 22 % крахмала и только 3 % жиров. На самых заключительных этапах созревания маслянистых семян происходит интенсивное накопление в них различных масел и других жироподобных веществ. Например, у лещины за три лет-

них месяца количество жиров в семенах увеличивается в 20 раз, а углеводов уменьшается в 7 раз.

Цель работы: экспресс-определение белков, крахмала и жиров в семена растений

11.1.1 Экспресс-обнаружение белка в семенах разных видов растений

Материалы и оборудование: весы; ступка с пестиком; цилиндр на 10 мл; пробирки; стаканчики с водой; 30%-ный раствор NaOH; 5%-ный раствор CuSO₄.

Растения: семена овса (или другой зерновой культуры), желуди дуба, семена подсолнечника, орешки липы.

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.

11.1.2 Экспресс-обнаружение крахмала в семенах и древесине

Материалы и оборудование: весы; электроплитка; ступка с пестиком; нож; цилиндр на 10 мл; выпарительные чашки; раствор Люголя.

Растения: семена овса (или другой зерновой культуры), желуди дуба, семена подсолнечника, орешки липы, 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 раствора Люголя. Определить по окрашиванию, имеется ли крахмал в семенах. По интенсивности окраски смесей в чашках сделать вывод о содержании крахмала в семенах изучаемых видов растений.

Снять с веток кору и приготовить 1,1 – 1,2 г стружек заболонной 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 раствора Люголя. При наличии крахмала раствор окрашивается в синий или черный цвет. По интенсивности окраски смесей в чашках сделать вывод о содержании крахмала в заболони изучаемых видов растений.

Задание: описать схему опыта. По наличию окраски и ее интенсивности сделать вывод о содержании крахмала в семенах и древесине изучаемых видов растений.

11.1.3 Экспресс-метод открытия масел в семенах

Материалы и оборудование: писчая бумага; ступка с пестиком.

Растения: семена овса (или другой зерновой культуры), желуди дуба, семена подсолнечника, орешки липы.

Ход работы:

Несколько семян поместить на листке бумаги. Пестиком раздавить каждое семя, выдавливая из него масло (если семена очень крепкие – предварительно слегка измельчить их в ступке). 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.

Лабораторная работа 11.2 Экспресс-метод проведения реакции Меуле для различения древесины хвойных и лиственных пород

Наряду с анатомическими исследованиями древесины (древесина хвойных распознается по наличию трахеид с окаймленными порами; древесина лиственных – по наличию сосудов), возможно быстрое различение древесины этих двух групп древесных пород на основании различий их вторичных веществ.

Цель работы: освоить гистохимический метод различения древесины хвойных и лиственных пород.

Материалы и оборудование: 10 % раствор KMnO_4 , фильтры; концентрированная HCl ; 25 % раствор NH_3 .

Растения: свежие спилы лиственных (береза, липа) и хвойных (сосна, ель) пород.

Ход работы:

Реакцию следует проводить на свежих спилах. Нанести на исследуемые куски древесины по капле 10 % раствора KMnO_4 и через минуту удалить их фильтровальной бумагой. Смочить те же участки древесины каплей концентрированной HCl и убрать каплю. В заключение смочить каплей 25 % раствора аммиака. Эта реакция носит название реакции Меуле. Древесина лиственных пород окрашивается в красный цвет. Древесина хвойных – не окрашивается, или желтеет.

Задание: описать схему опыта. Установить принадлежность спила к хвойным или лиственным породам.

Лабораторная работа 11.3 Химическая диагностика степени вызревания побега (по И.М. Рядновой)

При созревании побега в его клетках увеличивается количество лигнина, обуславливающего одревеснение тканей.

Цель работы: освоить методику химической диагностики степени вызревания побега

Материалы и оборудование: бритва; предметное стекло; 10 % флороглюцин в концентрированной HCl ; стеклянные палочки.

Растения: побеги древесных культур.

Ход работы:

Сделать поперечные срезы травянистых и одревесневших побегов одной породы или срезы из разных зон одного побега, не закончившего созревание. Смочить срезы на предметном стекле 10 % раствором флороглюцина в концентрированной HCl . Одревесневшие ткани окрашиваются в интенсивный красный цвет, неодревесневшие – не окрашиваются.

Задание: описать схему опыта, сделать вывод.

ЗАНЯТИЕ 12 РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Понятия онтогенез, рост и развитие растений – определения. Кривая роста.
2. Периодичность роста и состояние покоя. Виды покоя почек. Внутренние и внешние условия перехода растений в состояние покоя и выхода из него.
3. Покой семян – виды покоя. Способы искусственного прерывания покоя семян и почек растений.
4. Основные группы фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен – место синтеза, функции.
5. Новые гормональные соединения: брассиностероиды, жасмоновая и салициловая кислоты, системин – основные функции.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Лабораторная работа 12.1 Обнаружение амилазы в прорастающих семенах

Характер и интенсивность физиологических процессов, протекающих в прорастающих семенах, зависят от активности ферментов и от условий окружающей среды. Главная особенность прорастания и его общая биохимическая направленность – распад высокомолекулярных веществ до растворимых низкомолекулярных при участии воды и под действием ферментов, прежде всего, амилазы. Частично ферменты находятся в эндосперме или зародыше в связанном, неактивном состоянии и под влиянием набухания переходят в активное состояние. Под влиянием амилазы крахмал в семени переводится в декстрины и мальтозу. Мальтоза под влиянием мальтазы расщепляется при прорастании семян до глюкозы. Одновременно с накоплением глюкозы идет образование сахарозы, которая используется растущим проростком.

Цель работы: убедиться в том, что ферменты образуются в процессе жизнедеятельности растения.

Материалы и оборудование: чашки Петри с пластинками крахмального агар-агара (2 % крахмальный клейстер + 2 % агар-агар); скальпель; пинцет; стаканчик с водой» раствор Люголя, разбавленный водой 1:10.

Растения: сухие и проросшие семена ячменя или овса, подсолнечника и тыквы.

Ход работы:

Сухие семена 5. Слабый раствор йода в иодистом калии.

Ход работы:

Несколько не проросших зерновок разрезать пополам, слегка смочить водой и разложить на одной стороне пластинки из крахмального агара в чашке Петри поверхностью разреза вниз, не вдавливая семена в пластинку. На другую половинку агаровой пластинки поместить половинки проросших семян того же растения (желательно оставить на некоторых проросших семенах корешки и приложить их к поверхности крахмального агара). Закрыть чашку крышкой, чтобы крахмальный агар

не подсыхал. Через час осторожно снять пинцетом семена и облить всю пластинку слабым раствором Люголя.

Задание: описать схему опыта, сделать вывод.

Лабораторная работа 12.2 Диагностика глубины покоя растений по химическим показателям (по Генкелю и 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 H_2SO_4 ; глицерин; растворы: йода в KI, Судан-3 (10 мг судана в 5 мл спирта и 5 мл глицерина), α -нафтол (2 % раствор в спирте), 70 % 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 12.3 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 2-3 видов деревьев (береза повислая, клен ясенелистный, дуб черешчатый) 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 ясенелистный		Дуб 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 отложить 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.

ЗАНЯТИЕ 13 СТРЕСС И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ У РАСТЕНИЙ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. Стресс у растений – определение. Классификация стрессоров.
2. Клеточный, организменный и популяционный уровни развития стрессовых реакций растений – заполнить таблицу.

Уровень развития стресса	Механизмы неблагоприятных явлений	Механизмы адаптации

3. Критические периоды воздействия стрессовых факторов на растения. Стресс-белки. Изменение устойчивости растений в онтогенезе.

4. Действие почвенно-климатических факторов зимне-весеннего периода и зимостойкость растений.

5. Виды устойчивости растений – заполнить таблицу.

Вид устойчивости	Почему погибают не устойчивые виды	Почему выживают устойчивые виды
Холодоустойчивость		

Морозоустойчивость		
Жароустойчивость		
Засухоустойчивость		
Устойчивость к избытку влаги		
Солеустойчивость		
Газоустойчивость		
Устойчивость к радиации и ультрафиолету		

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

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: электроплитка; водяная баня; термометр; пробочное сверло большого диаметра (8-10 мм); химические стаканы; кристаллизатор; скальпель; пробирки; цилиндр на 10 мл; NaCl; снег или кубики льда; 2М растворы сахарозы; 12 %-ный раствор глицерина.

Растения: корнеплоды свеклы.

Ход работы:

Вариантами опыта являются результаты, полученные каждой парой студентов.

Пробирки пометить в соответствии со схемой опыта. Схему занести в лабораторный дневник. Внести в пробирки 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).

Из корнеплода столовой свеклы пробочным сверлом диаметром 8-10 мм вырезать цилиндр и разрезать его на диски толщиной 2-3 мм. Все диски должны быть

одинаковыми. Затем их поместить в химический стакан и тщательно промыть водой, чтобы удалить клеточный сок, вытекающий из поврежденных клеток. Отмытые диски по 5 штук поместить в 7 пробирок с растворами.

Приготовить охлаждающую смесь, состоящую из трех частей снега или льда и одной части сухой поваренной соли (температура -21°C). Поместить в нее пробирки и выдержать до полного замерзания содержимого.

Пробирки перенести в водяную баню с температурой $25-30^{\circ}\text{C}$ для размораживания. После оттаивания растворы тщательно перемешать и сравнить 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: электроплитка; водяная баня; термометр; ножницы; нитки; плотная бумага для этикеток; кристаллизатор; листы белой бумаги; 0,2 М раствор HCl.

Растения: веточки туи западной, листья комнатных растений – пеларгонии зональной, гибискуса китайского и др.

Ход работы:

Вариантами опыта являются результаты, полученные каждой парой студентов. Из плотной бумаги вырезать этикетки, на них записать значение максимальной температуры, при которой будут выдерживаться хвоя и листья – $40, 45, 50, 55$ и 60°C . Этикетки нитками привязать к черешкам листьев, или кончикам веточек туи.

В водяной бане поддерживать температуру 40°C . В воду опустить ветки и листья всех растений, взятых для опыта. Первую пробу извлечь из бани через 20 мин, временно перенести в кристаллизатор с водой комнатной температуры. Затем температуру в бане поднять на 5°C . Через 5 мин из нее следует извлечь вторую пробу листьев, их так же поместить в кристаллизатор с водой. Постепенно температуру воды в бане доводят до 60°C , забирая пробы каждые 5 мин после увеличения температуры в бане на каждые 5°C .

Растительный материал извлечь из воды комнатной температуры и залить 0,2 М 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 извлечь из раствора соляной кислоты, перенести в воду, промыть, разложить 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, 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 реакции 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: стаканы химические на 600 мл – по 4 шт. на один рабочий стол; миллиметровая бумага; 5 % растворы солей NaCl , Na_2SO_4 и Na_2CO_3 ; дистиллированная вода,.

Растения: пеларгонии зональной и гибискуса китайского.

Ход работы:

Вариантами опыта являются результаты, полученные каждой парой студентов. В химические стаканы налить по 200 мл 5 % растворов NaCl , Na_2SO_4 и Na_2CO_3 , а также дистиллированной воды. Срезать по одному листу растений изучаемых видов, на миллиметровой бумаге вывести их абрис для последующего определения площади листовой пластинки. Листья изучаемых растений опустить в воду (контрольный вариант) и растворы солей NaCl , Na_2SO_4 и Na_2CO_3 .

Через 15, 30 и 45 минут произвести 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.

Определить 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 записать в таблицу.

Влияние растворов солей на степень повреждения листьев

Растение	Вариант опыта	Контроль, H ₂ O	Применяемые растворы		
			NaCl	Na ₂ SO ₄	Na ₂ CO ₃
через 15 мин					
Пеларгония зональная	1				
	2				

	3 и т.д.				
Гибискус китайский	1				
	2				
	3 и т.д.				
через 30 мин					
Пеларгония зональная	1				
	2				
	3 и т.д.				
Гибискус китайский	1				
	2				
	3 и т.д.				
через 45 мин					
Пеларгония зональная	1				
	2				
	3 и т.д.				
Гибискус китайский	1				
	2				
	3 и т.д.				

Задание: описать ход работы. Сделать выводы о солеустойчивости изучаемых видов растений и фитотоксичности применявшихся солей.

3 КОНТРОЛЬ ЗНАНИЙ

3.1 Перечень вопросов к экзамену¹

I Теоретический блок

- 1 Биохимический состав растительной клетки. Вода, неорганические и органические вещества. Белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды.
- 2 Внешний обмен и метаболизм клетки. Клеточная энергетика. АТФ, ее структура, химическая природа и роль в энергетике клетки.
- 3 Строение и функции ферментов. Механизм действия и свойства ферментов. Зависимость активности ферментов от внешних условий. Классификация ферментов.
- 4 Внутриклеточные, межклеточные и организменные системы регуляции. Регуляция процессов на уровне клетки.
- 5 Физико-химические свойства воды и ее значение в жизни растений. Содержание и формы воды в растении. Поглощение воды клеткой. Клетка как осмотическая система.
- 6 Поступление воды из почвы в корень. Особенности корневых систем древесных растений. Корневое давление и возможные механизмы его возникновения. Гуттация и «плач» растений.
- 7 Зависимость поглощения воды растениями от внутренних и внешних условий. Связь водного обмена растений с водным режимом почвы. Представление о «физиологической сухости» почвы.
- 8 Устьичная и кутикулярная транспирации. Физиологическое значение транспирации. Физиология устьичных движений. Регулирование транспирации.
- 9 Количественные показатели транспирации. Зависимость транспирации от внешних условий и внутреннего состояния растений.
- 10 Группы древесных растений по интенсивности транспирации. Испарение воды различными органами древесных растений. Суточная и сезонная динамика транспирации. Эвапотранспирация.
- 11 Ближний и дальний транспорт воды по растению. Особенности транспорта воды по древесному растению. Водопроводимость древесины хвойных и лиственных растений.
- 12 Водный баланс растений. Уравнение водного баланса. Водный дефицит. Связь водного обмена с другими физиологическими процессами и с продуктивностью.
- 13 Регулирование водного обмена. Антитранспираты. Поддержание водного баланса растения при пересадке.
- 14 Физико-химическая сущность фотосинтеза. Суммарное уравнение процесса. Планетарная роль фотосинтеза.

¹ При проведении экзамена в форме компьютерного тестирования используются тесты, находящиеся в системе ДОТ на сайте УО «ГТУ имени Ф. Скорины».

15 Пигменты фотосинтеза, их классификация, химическое строение, свойства и функции. Зависимость образования пигментов от внутреннего состояния растения и внешних условий.

16 Организация пигментных комплексов на мембранах хлоропластов. Поглощение квантов света молекулами пигментов и передача энергии.

17 Фотосинтез истинный и наблюдаемый. Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез. Ассимиляционное число.

18 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. Суточный и сезонный ход фотосинтеза.

19 Связь фотосинтеза с продуктивностью растений. Пути повышения биологической продуктивности растений и фитоценозов. Физиологические основы рубок ухода за лесом.

20 Зависимость дыхания от внутренних факторов растительного организма. Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей древесных растений.

21 Зависимость дыхания от внешних факторов. Изменение интенсивности дыхания с возрастом растения. Роль дыхания в продукционном процессе.

22 Питание микроорганизмов и закономерности микробного роста. Метаболизм микроорганизмов.

23 Влияние внешних условий на жизнедеятельность почвенных микроорганизмов. Распространение и роль микроорганизмов в природе. Микрофлора почвы.

24 Взаимоотношения между почвенными микроорганизмами, между микроорганизмами и высшими растениями.

25 Необходимые макро- и микроэлементы, их содержание в растениях. Физиологическая роль и усвояемые соединения минеральных элементов. Доступные для растений формы основных элементов питания.

26 Методы определения необходимых для растений элементов. Нарушения в растениях при недостатке отдельных элементов. Диагностика недостаточности элементов питания.

27 Поглощение элементов питания растениями. Поступление ионов в апопласт корня. Адсорбция веществ клеточными оболочками. Мембранный транспорт веществ в клетку с помощью переносчиков.

28 Ближний и дальний транспорт ионов в растениях. Радиальное перемещение минеральных веществ в корне. Метаболическая роль корня.

29 Пути использования минеральных веществ в растении. Перераспределение и реутилизация минеральных веществ.

30 Ассимиляция нитратного азота и аммиака. Синтез аминокислот. Усвоение фосфора, серы и других элементов. Синтетическая деятельность корня.

31 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ. Роль влажности, аэрации, температуры и кислотности почвы.

32 Физиологически кислые, щелочные и нейтральные соли в минеральном питании растений. Микориза и ее роль в минеральном питании древесных растений.

33 Физиологические основы применения удобрений в лесном и садово-парковом хозяйствах. Критические и максимальные периоды потребления минеральных элементов растениями.

34 Потребность растений в минеральных элементах. Условия эффективного применения удобрений. Органические, минеральные и бактериальные удобрения.

35 Образование и взаимные превращения углеводов в растениях. Сезонная динамика превращения и накопления углеводов в древесных растениях.

36 Синтез и распад жиров в растениях. Взаимопревращения жиров и углеводов. Сезонная динамика превращения и накопления жиров в древесных растениях.

37 Внутриклеточный транспорт ассимилятов. Ближний транспорт ассимилятов в листе. Дальний транспорт ассимилятов.

38 Понятие об онтогенезе, росте и развитии растений. Моно- и поликарпичность растений. Периодизация онтогенеза.

39 Фитогормоны и их функции. Использование фитогормонов и других физиологически активных веществ в растениеводстве.

40 Клеточные основы роста. Деление и растяжение клетки. Дифференцировка. Тотипотентность и детерминация. Дедифференцировка.

41 Особенности роста органов растений. Локализация роста. Ростовые корреляции.

42 Роль света как источника энергии для роста и как регулятора морфогенеза. Регуляторное действие красного и синего света. Фоторецепторы.

43 Влияние на рост растений тепла, влажности почвы и воздуха, аэрации, почвенного питания.

44 Ростовые движения растений. Тропизмы и настии. Механизмы фото- и геотропизмов.

45 Покой семян. Факторы нарушения покоя семян. Приемы ускорения прорастания семян и регулирования роста растений.

46 Физиология прорастания семян. Внешние условия, необходимые для прорастания семян. Физиологические основы хранения семян.

47 Влияние внешних условий на зацветание. Гормоны цветения. Цветение, опыление и оплодотворение.

48 Развитие и созревание плодов и семян. Влияние внешних условий на цветение и плодоношение древесных растений.

49 Физиология старения растений. Причины и механизм старения. Смерть растений.

50 Понятие об устойчивости и иммунитете растений. Устойчивость как результат приспособления к условиям среды в процессе эволюционного развития.

51 Стресс у растений, его физиологические основы. Факторы, вызывающие стресс у растений.

52 Холодоустойчивость растений. Физиолого-биохимические изменения в клетках теплолюбивых растений при низких положительных температурах.

53 Морозоустойчивость растений. Повреждения клеток и тканей растений при замерзании. Приспособления растений к низким положительным и отрицательным температурам.

54 Устойчивость растений к низким температурам на разных этапах развития. Зимостойкость как устойчивость к комплексу неблагоприятных факторов зимы.

55 Приспособления растений к жаре и засухе. Устойчивость к засухе древесных растений. Способы повышения жаро- и засухоустойчивости. Тепловые повреждения древесных растений при лесных пожарах.

56 Устойчивость древесных растений к избытку воды в почве. Неблагоприятные факторы переувлажненных почв. Адаптация растений к избыточному увлажнению.

57 Солеустойчивость растений. Типы засоления почв. Влияние засоления на растения и механизмы устойчивости. Солеустойчивость древесных и кустарниковых пород.

58 Устойчивость растений к действию промышленных газов. Газоустойчивость разных видов и форм древесных и кустарниковых растений.

59 Радиационная устойчивость растений. Действие на растения ионизирующих излучений. Радиочувствительность растений и ее зависимость от факторов среды и состояния организмов.

60 Устойчивость растений к патогенным микроорганизмам. Возбудители болезней. Воздействие патогенов на растения. Механизмы устойчивости растений.

II Практические задания

61 Изобразите схему строения растительной клетки. Укажите отличия растительных клеток от животных.

62 Изобразите схему строения биологических мембран. Перечислите основные функции мембран в растительных клетках.

63 Изобразите схему строения клеточной оболочки. Охарактеризуйте различия между первичной и вторичной клеточной оболочкой.

64 Изобразите принципиальную схему биосинтеза белка в клетке. Суть кодирования наследственной информации на ДНК и механизм ее передачи.

65 Изобразите строение листа как органа транспирации. Укажите основные структуры растений, участвующие в испарении воды.

66 Изобразите схему устьичного аппарата листа. Расскажите о механизмах устьичных движений.

67 Изобразите строение листа как органа фотосинтеза. Укажите роль структур листа в обеспечении фотосинтеза.

68 Изобразите строение хлоропласта высших растений. Укажите локусы, в которых протекают световая и темновая фазы фотосинтеза.

69 Изобразите схему взаимопревращений пластид у высших растений.

70 Нарисуйте Z-схему электрон-транспортной цепи фотосинтеза и, используя ее,кажите назначение фотосистемы I и фотосистемы II.

71 Изобразите схему циклического фотосинтетического фосфорилирования. Укажите основные химические продукты процесса.

72 Изобразите схему нециклического фотосинтетического фосфорилирования. Укажите основные химические продукты процесса.

73 Изобразите схему C_3 -пути фиксации CO_2 – цикла Кальвина. Суть участия продуктов световой фазы фотосинтеза в цикле.

74 Изобразите схему C_4 -пути фиксации CO_2 – цикла Хэтча-Слэка. Суть участия продуктов световой фазы фотосинтеза в цикле.

75 Изобразите схему САМ-пути фиксации CO_2 . Суть участия продуктов световой фазы фотосинтеза в цикле.

76 Изобразите схему фотодыхания растений. В чем значение фотодыхания для растения?

77 Изобразите световые кривые фотосинтеза. Укажите характер влияния внешних факторов на интенсивность фотосинтеза.

78 Изобразите схему использования углеводов, жиров и белков как субстратов дыхания. Что такое дыхательный субстрат?

79 Изобразите схему гликолиза. Произведите расчет энергетического выхода процесса.

80 Изобразите схему цикла трикарбоновых кислот. Произведите расчет энергетического выхода процесса.

81 Изобразите схему пентозофосфатного пути окисления углеводов. Произведите расчет энергетического выхода процесса.

82 Изобразите схему электрон-транспортной цепи митохондрий. Укажите пункты сопряжения процессов образования АТФ с переносом электронов.

83 Изобразите схему электрон-транспортной цепи митохондрий. Укажите место и роль в жизни растений альтернативного дыхания.

84 Изобразите схему взаимосвязи фотосинтеза и дыхания. Как используются промежуточные продукты окисления дыхательного субстрата в процессах биосинтеза?

85 Изобразите схему строения клетки бактерий. Как происходит рост и размножение бактерий?

86 Изобразите схему участия микроорганизмов в биологическом круговороте углерода. Какова роль микрофлоры почвы в этом процессе?

87 Изобразите схему участия микроорганизмов в биологическом круговороте азота. Какова роль микрофлоры почвы в этом процессе?

88 Изобразите кривую роста растений. Охарактеризуйте физиолого-биохимическую сущность слагающих ее фаз.

89 Изобразите схему онтогенеза растения. Охарактеризуйте фазы онтогенеза.

90 Изобразите схему взаимодействия фитогормонов. Охарактеризуйте спектр действия стимуляторов и ингибиторов роста.

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://dot.gsu.by/course/view.php?id=397..>

ТЕСТ ПО ТЕМЕ «БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ»

1 Под влиянием высокой температуры в молекуле белка:

- а) меняется последовательность аминокислот;
- б) частично или полностью меняется конформация молекулы;
- в) происходит замена отдельных субъединиц в глобуле;
- г) меняется порядок расположения субъединиц в глобуле;
- д) меняется состав аминокислот.

2 Воска представляют собой:

- а) смесь стероидов и липофильных пигментов;
- б) триглицериды, содержащие насыщенные жирные кислоты;
- в) смесь фосфолипидов, гликолипидов и сульфолипидов;
- г) смесь гликопротеидов и липопротеидов;
- д) сложные эфиры одноатомных высокомолекулярных спиртов.

3 В состав РНК входят нуклеотиды:

- а) А, Г, Ц, Т; б) А, Г, Ц, У; в) А, Г, Т, У; г) А, Ц, Т, У; д) А, У, Ц, Т.

4 Только из водорода, углерода и кислорода состоят:

- а) белки и жиры; б) нуклеиновые кислоты и углеводы;
- в) углеводы и белки; г) нуклеиновые кислоты и белки; д) жиры и углеводы;

5 Сухое вещество цитоплазмы растительных клеток в основном состоит из:

- а) целлюлозы; б) антоцианов; в) нуклеиновых кислот; г) белков, липидов, углеводов;
- д) полисахаридов.

6 Среди пентоз в природе наиболее часто встречаются:

- а) рибоза, глюкоза, фруктоза; б) мальтоза, сахароза, лактоза; в) рибоза, дезоксирибоза, рибулоза;
- г) глюкоза, ксилоза, арабиноза; д) фруктоза, рибоза и дезоксирибоза.

7 Гликолипиды – это комплекс:

- а) углеводов и липидов; б) белков и липидов; в) углеводов и белков;
- г) ионов металлов и липидов; д) нуклеиновых кислот и липидов.

8 Как называются мембрана рибосомы?

- а) тонопласт; б) мембрана отсутствует; в) сопрягающая; г) плазмалемма; д) тилакоидная.

9 Какие органоиды растительной клетки относятся к полуавтономным?

- а) митохондрии, хлоропласты, ядро; б) ядро, рибосомы, аппарат Гольджи;
- в) лизосомы, микротрубочки, митохондрии; г) пероксисомы, рибосомы, хлоропласты;
- д) аппарат Гольджи, хлоропласты, микрофиламенты.

10 Свойства гидрофильности белков и гидрофобности липидов обеспечивают:

- а) жидкое состояние цитоплазмы; б) адсорбцию ионов; в) процессы диффузии;
- г) полупроницаемость плазмалеммы; д) тургор.

11 Инкрустирующими компонентами клеточной стенки являются:

- а) целлюлоза и гемицеллюлоза; б) кутин и воска; в) лигнин и суберин; г) хитин и пектин;
- д) гемицеллюлоза и пектин.

12 Собственную ДНК в клетке имеют:

а) эндоплазматическая сеть; б) пероксисомы; в) цитоскелет; г) аппарат Гольджи; д) пластиды.

13 Какую роль в клетке выполняет шероховатый эндоплазматический ретикулум?

а) биосинтез белков; б) фитохромная регуляция морфогенеза; в) обеспечение состояния тургора;
г) синтез АТФ; д) окислительное фосфорилирование.

14 Транспортную систему клетки составляют:

а) тонопласт; б) тилакоиды гран хлоропластов и кристы митохондрий;
в) система замкнутых мембран эндоплазматического ретикулума и комплекса Гольджи;
г) гиалоплазма и нуклеоплазма; д) микрофибриллы и микрофиламенты.

15 В образовании кутикулы у растений принимают участие:

а) целлюлоза и суберин; б) кутин и воска; в) кутин и лигнин; г) кутин и суберин; д) воска и гликоген.

ТЕСТ ПО ТЕМЕ «ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕЗА»

1. Какие клетки листа имеют следующие признаки: относительно округлой формы, с большими межклетниками, которые занимают больший объем, чем сами клетки:

а) клетки обкладки проводящих пучков; б) клетки столбчатого (палисадного) мезофилла;
в) клетки эпидермиса; г) клетки губчатого мезофилла; д) клетки проводящих пучков.

2. Какая часть молекулы хлорофилла обуславливает ее гидрофильные свойства?

а) порфириновое ядро; б) цикlopентановое кольцо; в) остаток фитола; г) остаток метанола;
д) атом магния.

3. Хлорофиллы поглощают:

а) синий свет; б) красный свет; в) синий и красный свет; г) зеленый свет; д) не поглощают света.

4. Какая особенность молекул каротиноидов и хлорофиллов является для них общей, как для пигментов, и обеспечивает их способность поглощать кванты света?

а) наличие металлоорганических связей ; б) наличие пиррольных колец;
в) наличие метильных групп в молекуле; г) наличие атомов азота в молекуле;
д) большое количество сопряженных связей в молекуле

5. Укажите элемент структуры листа, который принимает прямое участие в процессе фотосинтеза:

а) мезофилл; б) проводящие пучки; в) устьица; г) верхний эпидермис; д) нижний эпидермис.

6. 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.

7. Каково биологическое значение систем внутренних мембран (ламелл) хлоропласта?

а) служат опорной системой хлоропласта;
б) обеспечивают преемственность последовательных световых реакций фотосинтеза (перенос электронов);

в) на них происходит связывание и обновление CO_2 ;
г) на них происходит отложение крахмала; д) на них располагается ДНК.

8. Какая часть молекулы хлорофилла обуславливает ее липофильные свойства?
а) порфириновое кольцо; б) атом магния; в) остаток метанола; г) остаток фитола;
д) цикlopentanовое кольцо.

9. Молекула хлорофилла до воздействия на нее квантов света находится в основном синглетном состоянии. Какие признаки характеризуют ее?

а) наличие на орбиталях неспаренных электронов;
б) электроны размещены на возбужденных энергетических уровнях;
в) суммарный спин электронов равен нулю; г) имеется электронная вакансия;
д) находится в возбужденном состоянии.

10. Фотолиз воды – это:

а) синтез глюкозы; б) расщепление глюкозы, синтез АТФ; в) расщепление жиров;
г) расщепление молекул воды в хлоропластах под действием света;
д) субстратное фосфорилирование.

11. Укажите продукты нециклического фотофосфорилирования:

а) O_2 , НАДФН, АТФ; б) ФГК, рибулезо-1,5-дифосфат; в) НАДФН, O_2 , глюкоза; г) АТФ, рибулезо-1,5-дифосфат; д) только АТФ.

12. Укажите схему, которая соответствует нециклическому транспорту электронов при фотосинтезе:

а) $\text{P}_{700} \rightarrow \text{P}^*_{700} \rightarrow \text{A}_0 \rightarrow \text{A}_1 \rightarrow \text{F}_x \rightarrow \text{ФД} \rightarrow \text{НАДФ}^+$;
б) $\text{P}_{680} \rightarrow \text{P}^*_{680} \rightarrow \text{ФФ} \rightarrow \text{PQ} \rightarrow \text{Fe}_2\text{S}_2 \rightarrow \text{Цит } b_6f \rightarrow \text{Пц} \rightarrow \text{P}_{700} \rightarrow \text{P}^*_{700} \rightarrow \text{A}_0 \rightarrow \text{A}_1 \rightarrow \text{F}_x \rightarrow \text{ФД} \rightarrow \text{НАДФ}^+$;
в) $\text{P}_{700} \rightarrow \text{P}^*_{700} \rightarrow \text{A}_0 \rightarrow \text{A}_1 \rightarrow \text{F}_x \rightarrow \text{ФД} \rightarrow \text{ПЦ}$;
г) $\text{P}_{700} \rightarrow \text{P}^*_{700} \rightarrow \text{A}_0 \rightarrow \text{A}_1 \rightarrow \text{F}_x \rightarrow \text{ФД} \rightarrow \text{PQ} \rightarrow \text{Fe}_2\text{S}_2 \rightarrow \text{Цит } b_6f \rightarrow \text{Пц} \rightarrow \text{P}_{700}$;
д) $\text{P}_{680} \rightarrow \text{P}^*_{680} \rightarrow \text{ФФ} \rightarrow \text{PQ} \rightarrow \text{Fe}_2\text{S}_2 \rightarrow \text{П}_{680}$.

13. Конечные продукты реакций фотохимической фазы фотосинтеза:

а) АТФ, вода и кислород; б) НАДФН, вода и кислород; в) АТФ, НАДФН и кислород;
г) глюкоза, кислород и НАДФН; д) только АТФ.

14. Перенос энергии квантов света при фотосинтезе осуществляют:

а) реакционные центры; б) компоненты электрон-транспортной цепи; в) отдельные электроны;
г) железосерные центры; д) светособирающие антенные пигменты.

15. Совокупность фотосинтетической единицы и ферментов, обеспечивающих транспорт электронов, называется:

а) иницирующей системой; б) терминирующей системой; в) тилакоидом; г) фотосистемой;
д) граной.

ТЕСТ ПО ТЕМЕ «ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ»

1. 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 сопрягающую мембрану;
д) поглощение кислорода.

2 Электрон-транспортная цепь дыхания локализована:

- а) во внутренней мембране митохондрий; б) в эндоплазматическом ретикулууме;
- в) в матриксе митохондрий; г) в тилакоидах хлоропластов; д) в тонопласте.

3 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.

4 Назовите участок в митохондриях, где расположен фермент АТФ-аза:

- а) межмембранное пространство; б) матрикс; в) внутренняя мембрана; г) наружная мембрана;
- д) митохондриальная ДНК.

5 Дыхательная цепь митохондрий включает в себя ... основных мультиэнзимных комплексов:

- а) два; б) три; в) четыре; г) пять; д) шесть.

6 Комплекс I дыхательной цепи митохондрий осуществляет:

- а) окисление сукцината убихиноном;
- б) перенос электронов от НАДН к убихинону;
- в) переносит электроны от восстановленного убихинона к цитохрому *c*;
- г) переносит электроны от цитохрома *c* к кислороду;
- д) перенос электронов от цитохромов к пластоцианину.

7 Комплекс III дыхательной цепи митохондрий осуществляет:

- а) окисление сукцината убихиноном;
- б) перенос электронов от НАДН к убихинону;
- в) переносит электроны от восстановленного убихинона к цитохрому *c*;
- г) переносит электроны от цитохрома *c* к кислороду;
- д) перенос электронов от цитохромов к пластоцианину.

8 Дыхательный коэффициент равен:

- а) количеству выделившегося CO_2 ; б) количеству поглощенного O_2 ;
- в) количеству выделившейся энергии; г) доле окисленных сахаров;
- д) отношению выделившегося CO_2 к поглощенному O_2 .

9 Какое значение будет иметь дыхательный коэффициент (D_k), если субстратами дыхания будут углеводы?

- а) $D_k > 1$; б) $D_k = 1$; в) $D_k < 1$; г) $D_k = 0$; д) $D_k = 2$.

10 При прорастании семян рапса, подсолнечника, льна и конопли основным дыхательным материалом служат:

- а) углеводы; б) спирты; в) жиры; г) белки; д) витамины.

11 Укажите *верное* утверждение. Субстратное фосфорилирование:

- а) протекает в мембранах тилакоидов хлоропластов;
- б) не требует мембранных структур;
- в) происходит путем фосфорилирования АДФ неорганическим фосфатом за счет энергии электрохимического потенциала ионов водорода на мембране;
- г) протекает во внутренней мембране митохондрий;
- д) протекает в тонопласте.

12 Наименьшая интенсивность дыхания характерна для:

а) развивающихся почек; б) прорастающих семян; в) растущих корешков; г) стареющих листьев; д) апикальных меристем.

13 Как изменится интенсивность дыхания при снижении содержания кислорода с 21 % до 9 %?

а) снизится; б) сначала возрастет, а затем резко снизится; в) останется без изменений; г) увеличится; д) сначала снизится, а затем резко возрастет.

14 Что из перечисленного не характеризует процесс аэробного дыхания?

а) запасание АТФ; б) потребление кислорода; в) выделение двуокиси углерода; г) расщепление дыхательных субстратов; д) выделение воды и использование ее в крайних условиях обезвоживания.

15 На каких стадиях онтогенеза интенсивность дыхания увеличивается:

а) при разворачивании листа и увеличении его площади;
б) при прорастании семян;
в) при цветении и оплодотворении;
г) при образовании семян;
д) все вышеуказанные.

ТЕСТ ПО ТЕМЕ «ОСНОВЫ МИКРОБИОЛОГИИ»

1 Цитоплазматическая мембрана:

а) придает определенную форму бактериям; б) образует жгутики; в) образует пластиды; г) защищает бактерии от неблагоприятных внешних воздействий; д) осуществляет транспорт растворенных веществ в клетку.

2 Жгутики бактерий:

а) состоят из полисахаридов; б) определяют подвижность бактерий; в) ответственны за размножение; г) обуславливают устойчивость бактерии к внешним факторам; д) защищает бактерии от неблагоприятных внешних воздействий.

3 Способность грамположительных бактерий окрашиваться в сине-фиолетовый цвет зависит от:

а) наличия углеводов в клеточной стенке; б) толщины клеточной стенки; в) наличия цитоплазматической мембраны; г) свойства пептидогликана взаимодействовать с краской; д) pH среды обитания бактерий.

4 Какую форму имеют кокки:

а) шаровидную; б) нитевидную; в) палочковидную; г) извитую; д) амебоидную.

5 Как называются кокки, располагающиеся цепочками:

а) бациллы; б) спирохеты; в) стрептококки; г) стафилококки; д) спириллы.

6 Структурный компонент бактериальной клетки:

а) ядро; б) нуклеоид; в) аппарат Гольджи; г) митохондрии; д) пластиды.

7 Типы дыхания бактерий:

а) аэробный и анаэробный; б) химический и физический; в) окислительный и восстановительный; г) физический и биологический; д) анаэробный и окислительный.

8 Факультативные анаэробы растут:

- а) в присутствии углекислого газа; б) только в кислородной среде; в) в бескислородной среде;
- г) в присутствии инертных газов; д) в кислородной и бескислородной среде.

9 К почвенным микроорганизмам не относятся:

- а) бактерии; б) личинки; в) водоросли; г) микроскопические грибы; д) простейшие.

10 Теплолюбивые микроорганизмы:

- а) термофилы; б) психрофилы; в) ацидофилы; г) алкалофилы; д) мезофилы.

11 Форма межвидовых взаимоотношений, при которой происходит подавление жизнедеятельности одной популяции другой:

- а) мутуализм; б) антагонизм; в) паразитизм; г) нейтрализм; д) симбиоз.

12 Сосуществование двух различных видов организмов:

- а) мутуализм; б) антагонизм; в) паразитизм; г) симбиоз; д) нейтрализм.

13 Облигатные анаэробы:

- а) в присутствии кислорода погибают; б) содержат цитохромы; в) способны к фотосинтезу;
- г) для роста необходим солнечный свет; д) окисляют глюкозу до углекислого газа и воды.

14 Чистая культура это:

- а) совокупность микроорганизмов разных вида; б) совокупность микроорганизмов одного видов;
- в) совокупность микроорганизмов одного микробиоценоза;
- г) совокупность грамотрицательных микроорганизмов;
- д) совокупность грамположительных микроорганизмов.

15 Сожительство популяций микроорганизмов, обитающих в определенном биотопе:

- а) биосфера; б) экосистема; в) микробиоценоз; г) мутуализм; д) симбиоз.

ТЕСТ ПО ТЕМЕ «ВЗАИМОПРЕВРАЩЕНИЯ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИЯХ»

1 К моносахаридам относятся:

- а) глюкоза и фруктоза; б) глюкоза и сахароза; в) сахароза и крахмал;
- г) фруктоза и сахароза; д) целлюлоза и фруктоза.

2 Важнейший запасной полисахарид многих растений:

- а) глюкоза; б) целлюлоза; в) сахароза; г) крахмал; д) лигнин.

3 Какой первый стабильный углевод образуется при фотосинтезе?

- а) крахмал; б) сахароза; в) глюкоза; г) целлюлоза; д) фосфоглицериновая кислота.

4 Запасной крахмал растительных клеток сосредоточен в:

- а) хлоропластах; б) амилопластах; в) хромопластах; г) вакуолях; д) цитоплазме.

5 Какой фермент участвует в гидролизе запасного крахмала при прорастании семян?

- а) протеаза; б) гидролаза; в) каталаза; г) липаза; д) амилаза.

6 Исходным продуктом для синтеза крахмала служит

а) фосфоглицериновая кислота; б) фруктоза; в) пировиноградная кислота; г) глюкоза;
д) фосфоглицериновый альдегид.

7 Какое соединение является исходным при синтезе жирных кислот?

а) глюкоза; б) фосфоенолпируват; в) сукцинил-СoA; г) щавелево-уксусная кислота; д) ацетил-СoA.

8 Консистенция растительных жиров зависит от:

а) степени насыщенности жирных кислот; б) локализации жиров в растении;
в) соотношения жирных кислот; г) количества атомов углерода в жирных кислотах;
д) присутствия витаминов.

9 Жиры состоят:

а) из остатков жирных кислот и многоатомных спиртов; б) из остатков аминокислот;
в) из остатков глицерина и жирных кислот; г) из остатков холина и жирных кислот;
д) из жирных кислот.

10 Какая группа липидов выполняет в основном запасную функцию?

а) фосфолипиды; б) гликолипиды; в) воска; г) собственно жиры; д) сульфолипиды.

11 При β -окислении жирных кислот образуется:

а) ацетилкоэнзим А; б) пировиноградная кислота;
в) фосфоенолпировиноградная кислота; г) сукцинилкоэнзим А; д) глюкоза.

12 В каких компартментах происходит β -окисление жирных кислот?

а) в пероксисомах; б) в митохондриях; в) в аппарате Гольджи; г) в цитоплазме;
д) в глиоксисомах.

13 Насыщенной жирной кислотой является:

а) пальмитиновая; б) олеиновая; в) линолевая; г) арахидоновая; д) линоленовая.

14 Дальним транспортом ассимилятов у растений называют:

а) передвижение ионов, метаболитов и воды между клетками и тканями;
б) передвижение веществ между органами в целом растении;
в) передвижение веществ от корней к органам побега;
г) передвижение веществ от листьев к зонам потребления питательных веществ или отложения их в запас;
д) перемещение веществ из побегов в листья.

15 Восходящим током называют:

а) передвижение ионов, метаболитов и воды между клетками и тканями;
б) передвижение ионов, метаболитов и воды между органами в целом растении;
в) передвижение ионов, метаболитов и воды от корней к органам побега;
г) передвижение веществ от листьев к зонам потребления питательных веществ или отложения их в запас;
д) перемещение веществ из побегов в листья.

ТЕСТ ПО ТЕМЕ «СТРЕСС И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ У РАСТЕНИЙ»

1 Мезофиты:

а) произрастают в условиях достаточного увлажнения; б) не устойчивы к засухе;

- в) приспособлены к атмосферной и почвенной засухе; г) избегают атмосферной и почвенной засухи;
- д) произрастают в условиях избыточного увлажнения.

2 Общие признаки повреждения растений токсическими газами:

- а) побурение краев листьев; б) некроз и хлороз листьев, преждевременный листопад;
- в) образование бурых пятен на стеблях; г) фиолетовый налет на листьях;
- д) камедетечение на стеблях.

3 К первичным неспецифическим процессам в клетках растений при сильном и быстро нарастающем действии стрессора, относятся:

- а) повышение проницаемости мембран; б) снижение синтеза этилена и абсцизовой кислоты;
- в) снижение проницаемости мембран, повышение вязкости протоплазмы;
- г) сдвиг рН цитоплазмы в кислую сторону, усиление поглощения O_2 , ускоренная трата АТФ, активация гидролитических процессов и синтеза стрессовых белков;
- д) усиление биосинтеза хлорофиллов и каротиноидов.

4 Гигрофиты:

- а) произрастают в условиях достаточного увлажнения; б) не устойчивы к засухе;
- в) приспособлены к атмосферной и почвенной засухе;
- г) избегают атмосферной и почвенной засухи.
- д) произрастают в условиях избыточного увлажнения;

5 Способ защиты от недостатка влаги у эфемеров:

- а) перенесение высыхания путем морфологической адаптации;
- б) перенесение высыхания путем физиологической адаптации;
- в) избежание периода засухи; г) предупреждение излишней траты воды;
- д) развитие мощной корневой системы.

6 Значение сахаров, которые накапливаются в ходе закаливания растений:

- а) снижают температуру замерзания клеточного сока, предупреждая образование льда;
- б) увеличивают оводненность клеток; в) снижают оводненность клеток;
- г) повышают интенсивность дыхания; д) снижают активность ферментов.

7 Критическим периодом для растений при стрессовых условиях является:

- а) начало вегетации; б) интенсивный рост вегетативных органов; в) закладка генеративных органов;
- г) созревание семян и плодов; д) зимний покой.

8 Характерный признак устойчивого водного дефицита:

- а) снижение интенсивности фотосинтеза; б) прекращение выделения пасоки из срезанного стебля;
- в) увеличение продуктивности транспирации; г) прекращение синтеза белков;
- д) увеличение интенсивности минерального питания.

9 При гипоксии приспособительную роль может играть:

- а) увеличение активности пентозофосфатного пути дыхания;
- б) снижение интенсивности фотосинтеза; в) увеличение содержания фитогормонов;
- г) повышение содержания воды в клетках, тканях, органах растений;
- д) увеличение интенсивности минерального питания.

10 Основная масса токсических газов поступает в лист через:

а) кутикулу; б) межклетники; в) кроющие волоски; г) устьица; д) эпидермис.

11 Вынужденный покой семян обычно связан с недостатком:

а) тепла; б) кислорода; в) воды; г) света; д) подходящей почвы.

12 Способность растений приспосабливаться к изменяющимся условиям внешней среды называется:

а) стресс; б) адаптация; в) иммунитет; г) устойчивость; д) невосприимчивость.

13 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.

14 Способность растений переносить комплекс неблагоприятных факторов зимнего периода, называется:

а) закалка; б) холодоустойчивость; в) морозоустойчивость; г) зимостойкость; д) иммунитет.

15 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.

4 ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ

4.1 Учебная программа дисциплины

Файл прилагается

4.2 Перечень рекомендуемой литературы

Основная

1. Веретенников, А.В. Физиология растений: учебник для вузов по направлению «Лесное дело»/ А.В. Веретенников. – 3-е изд. – М.: Академ. Проект, 2006. – 479 с.
2. Кузнецов, Вл.В. Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Издательство Юрайт, 2019. – 437 с.
3. Кузнецов, Вл.В. Физиология растений. В 2 т. Т. 2: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Издательство Юрайт, 2019. – 459 с.
4. Лысак, В.В. Микробиология: учеб. пособие / В. В. Лысак. – Минск: БГУ, 2007. – 428 с.
5. Емцев, В. Т. Микробиология: учебник для вузов / В. Т. Емцев, Е. Н. Мишустин. – 5-е изд., перераб. и доп. – М.: Дрофа, 2005. – 445 с.
6. Юрин, В.М. Физиология растений: учебное пособие. – Мн.: БГУ, 2010. – 455 с.
7. Медведев, С.С. Физиология растений: учебник для вузов/ С.С. Медведев. – СПб: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. – 336 с.
8. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений/ Н.Н. Третьяков [и др.]; под ред. Н.Н. Третьякова. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: КолосС, 2005. – 655 с.
9. Якушкина, Н.И. Физиология растений/ Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Владос, 2005. – 464 с.
10. Физиология растений с основами микробиологии: практ. рук-во / О. М. Храмченкова; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ, 2017 – 44 с.

Дополнительная

11. Гусев, М.В. Микробиология/ М.В. Гусев, Л.А. Минеева. – 7-е изд, стер. – М.: Академия, 2007. – 462 с.
12. Крючков, В.А. Практикум по физиологии древесных растений: учебное пособие/ В.А. Крючков, И.К. Булатова. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2006. – 248 с.
13. Кузнецов, Вл.В. Физиология растений: учебник для вузов/ Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. школа, 2005. – 742 с.
14. Кузнецов, Вл.В. Физиология растений: учебник для вузов/ Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. школа, 2013. – 783 с.

15. Физиология растений: учебник для вузов/ Н.Д. Алехина [и др.]; под ред. И.П. Ермакова. – М.: Академия, 2005. – 640 с.

16. Биохимия растений / Б. Хельд. - М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. - 471 с.

17. Биохимия сельскохозяйственных растений / Б.П. Плешков. – М.: Агропромиздат, 2007. - 494 с.

Интернет-ресурсы

18. <http://hdl.handle.net/123456789/1358>

19. <http://hdl.handle.net/123456789/1361>

20. <http://hdl.handle.net/123456789/1352>

21. <http://hdl.handle.net/123456789/1364>

22. <http://hdl.handle.net/123456789/2193>

23. <http://hdl.handle.net/123456789/2175>

24. <http://hdl.handle.net/123456789/2182>

25. <http://elib.gsu.by/handle/123456789/7413>

26. <http://elib.gsu.by/handle/123456789/7414>

27. <http://elib.gsu.by/handle/123456789/7415>

28. <http://elib.gsu.by/handle/123456789/7416>

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

УТВЕРЖДАЮ

Проректор по учебной работе

ГГУ имени Ф.Скорины

И.В.Семченко



(подпись)

(подтверждения)

Регистрационный № УД- 17-2019-4 /уч.

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ С ОСНОВАМИ МИКРОБИОЛОГИИ

Учебная программа учреждения высшего образования
по учебной дисциплине для специальности
1-75 01 01 Лесное хозяйство

2019

Учебная программа составлена на основе образовательного стандарта ОСВО 1-75 01 01-2018, типовой учебной программы регистрационный номер ТД-К.363/тип. от 20.06.2015 г. и учебного плана ГГУ имени Ф.Скорины специальности 1-75 01 01 Лесное хозяйство, регистрационный номер К 75-01-18 от 17.07.2018

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 г.

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Учебная дисциплина «Физиология растений с основами микробиологии» относится к циклу дисциплин государственного компонента, модуля «Флористические ресурсы» типового учебного плана специальности 1 – 75 01 01 Лесное хозяйство.

При изучении дисциплины государственного компонента «Физиология растений с основами микробиологии» студенты получают знания о жизнедеятельности растительного организма и роли почвенных микроорганизмов в жизни растений, необходимые для профессиональной деятельности специалистов лесного хозяйства.

Физиология растений с основами микробиологии тесно связана с другими дисциплинами учебного плана, такими как «Органическая химия с основами биохимии растений», «Экология с основами метеорологии», «Ботаника», «Почвоведение с основами земледелия» «Дендрология», «Лесоведение», «Лесоводство». Она является теоретической основой для последующего усвоения специальных технологических дисциплин, связанных с лесоводством.

Цель изучения дисциплины государственного компонента состоит в формировании у студентов представлений о сущности и механизмах жизненных процессов, протекающих в растениях и микроорганизмах, способах управления этими процессами для повышения продуктивности и устойчивости растений.

Основные задачи дисциплины – дать знания о функциях растительного организма и бактериальной клетки, изучить зависимости физиологических процессов от факторов внешней среды, познать особенности взаимоотношений высших растений и микроорганизмов почвы, а также пути оптимизации условий жизнедеятельности растений.

Эффективность применения физиологических знаний на практике зависит от того, насколько целостным будет представление о механизмах и взаимосвязи физиологических процессов в растительном организме. Такой уровень знаний достигается благодаря проработке теоретического материала и закрепляется при выполнении лабораторных работ, анализе результатов. Успешное освоение данной дисциплины невозможно без знания основ физики, химии, экологии, ботаники, анатомии растений, биохимии.

После изучения дисциплины студент должен обладать **компетенциями:**

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

АК-2. Владеть системным и сравнительным анализом.

АК-4. Уметь работать самостоятельно.

АК-6. Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем.

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.

БПК-9. Знать сущность и механизмы жизненных процессов, протекающих в растениях и микроорганизмах, быть способным использовать эти процессы для повышения продуктивности и устойчивости растений.

В соответствии с требованиями образовательного стандарта студент должен **знать**:

- сущность и механизмы жизненных процессов, протекающих в растениях и микроорганизмах;
- зависимость процессов жизнедеятельности от факторов среды;
- взаимоотношения высших растений и микроорганизмов почвы;
- влияние микроорганизмов на корневое питание, рост и развитие растений;

уметь:

- оценивать состояние растений в конкретных условиях среды обитания и диагностировать по внешним признакам простейшие причины нарушения жизненных процессов;
- регулировать численность и качественный состав микроорганизмов почвы путем проведения агротехнических и лесохозяйственных мероприятий;

владеть:

- методами оптимизации условий жизнедеятельности растений в конкретных условиях произрастания для повышения их продуктивности и устойчивости.

Изучение данной учебной дисциплины предусмотрено студентами 1 и 2 курсов специальности 1–75 01 01 «Лесное хозяйство». Общее количество часов **для студентов дневной формы обучения** – 134 (3 зачетных единицы); аудиторных – 86, из них: лекции – 34, в том числе – УСП – 4, лабораторные занятия – 52. Форма отчетности – экзамен в 3 семестре. Общее количество часов **для студентов заочной формы обучения** – 134 (3 зачетных единицы); аудиторных – 22, из них: лекции – 10, лабораторные занятия – 12. Форма отчетности – экзамен в 3 семестре. Общее количество часов **для студентов сокращенной заочной формы обучения** – 90 (2,5 зачетных единицы); аудиторных – 12, из них: лекции – 8, лабораторные занятия – 4. Форма отчетности – экзамен в 4 семестре.

СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

РАЗДЕЛ 1 ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Модуль 1 (М-1). Основы физиологии и биохимии растительной клетки

Тема 1. Биохимический состав и особенности функционирования растительной клетки.

Вода, неорганические и органические вещества. Содержание в клетке и функции веществ основного обмена. Белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды. Органические вещества вторичного происхождения. Живица. Общая морфология растительной клетки: функции основных структур растительной клетки. Химический состав и структура клеточных мембран. Свойства и функции клеточных мембран. Транспорт веществ через мембраны. Диффузия как один из механизмов транспорта веществ. Мембранные транспортные белки. Перенос макромолекул через мембраны.

Тема 2. Обмен веществ и энергии растительной клетки.

Строение и функции ферментов. Механизм действия и свойства ферментов. Зависимость активности ферментов от внешних условий. Классификация ферментов. Обмен веществ и энергии клетки. Источники энергии для жизнедеятельности клеток. Пути превращения и использования энергии. Роль сопрягающих мембран. Основные компоненты электрон-транспортных цепей. АТФ, ее структура, химическая природа и роль в энергетике клетки. Биосинтез белка в клетке. Кодирование наследственной информации на ДНК и механизм ее передачи. Состав белоксинтезирующей системы клетки. Локализация процессов синтеза белка. Клетка как целостная саморегулирующаяся живая система. Регуляция процессов на уровне клетки. Основные регуляторные системы растительной клетки. Раздражимость и возбудимость клетки. Взаимосвязь между клетками.

Модуль контроля 1 (М-К₁). Контроль усвоения раздела «Основы физиологии и биохимии растительной клетки»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Основы физиологии и биохимии 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 3. Поглощение и испарение воды растением.

Физико-химические свойства воды и ее значение в жизни растений. Содержание и формы воды в растении. Механизмы поступления воды в клетку. Корневая система как орган поглощения воды. Особенности корневых систем древесных растений. Механизмы поступления воды в корень. Лист как орган транспирации. Типы транспирации. Физиологическое значение транспирации. Механизмы устьичных движений. Количественные показатели транспирации. Эвапотранспирация. Группы древесных растений по интенсивности транспирации. Испарение воды различными органами древесных растений. Суточная и сезонная динамика транспирации.

Тема 4. Транспорт воды по растению.

Транспорт воды по растению. Внутриклеточный, ближний и дальний транспорт воды. Движущие силы водного потока. Скорость передвижения воды по растению. Особенности движения воды в стволе дерева. Водопроводимость древесины хвойных и лиственных растений. Сезонные и суточные колебания содержания воды в древесном растении. Влияние внешних и внутренних факторов на поступление воды. Влияние внешних и внутренних факторов на движения устьиц и транспирацию. Способы снижения транспирации. Водный баланс растений. Уравнение водного баланса. Водный дефицит. Завядание растений. Связь водного обмена с другими физиологическими процессами и с продуктивностью. Регулирование водного обмена. Поддержание водного баланса растения при пересадке растений.

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 «Транспорт воды по растению».

РАЗДЕЛ 3 ФОТОСИНТЕЗ

Модуль 3 (М-3). Фотосинтез

Тема 5. Сущность и значение фотосинтеза. Лист как орган фотосинтеза.

Физико-химическая сущность фотосинтеза. Фотосинтез – основа энергетики биосферы. Планетарная роль фотосинтеза. Значение фотосинтеза в энергетике растительного организма. Особенности морфологии и анатомии листа в связи с функцией фотосинтеза. Поглощение энергии света листьями. Энергетический баланс листа. Коэффициент полезного действия фотосинтеза листа. Строение хлоропластов. Фотосинтетические пигменты – акцепторы света, их химическое строение, свойства и функции. Зависимость образования пигментов от внутреннего состояния растения и внешних условий. Организация пигментных комплексов на мембранах хлоропластов. Реакционный центр, фотосинтетическая единица, фотосистемы.

Тема 6. Этапы фотосинтеза.

Световая фаза фотосинтеза. Поглощение квантов света молекулами пигментов и передача энергии. Типы транспорта электронов. Синтез АТФ. Циклическое и нециклическое фотофосфорилирование. Восстановление углекислоты при фотосинтезе. Цикл Кальвина. Цикл Хетча-Слэка и C_4 -растения. Кислотный метаболизм толстянковых (САМ-фотосинтез). Гликолатный цикл. Восстановление азота. Продукты темновой фазы фотосинтеза.

Тема 7. Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов.

Транспорт ассимилятов в растениях. Внутриклеточный транспорт ассимилятов. Транспорт ассимилятов в листе. Дальний транспорт ассимилятов, регуляция транспорта. Показатели, характеризующие фотосинтез. Фотосинтез истинный и наблюдаемый. Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. Световые кривые фотосинтеза. Влияние на фотосинтез температуры, концентрации CO_2 в воздухе. Фотосинтез и водный режим растений. Роль минерального питания. Взаимодействие факторов. Суточный ход фотосинтеза. Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез. Зависимость фотосинтеза от содержания хлорофилла, анатомического строения и возраста листа, генетических особенностей растения, возраста, скорости оттока ассимилятов. Связь фотосинтеза с продуктивностью растений. Роль фотосинтеза в формировании урожая. Пути повышения биологической продуктивности растений и фитоценозов. Физиологические основы рубок ухода за лесом.

Модуль контроля 3 (М-КЗ₃). 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).

РАЗДЕЛ 4 ДЫХАНИЕ

Модуль 4 (М-4). Дыхание

Тема 8. Сущность дыхания и пути дыхательного обмена.

Сущность и значение дыхания. Дыхательные субстраты. Пути использования углеводов, жиров и белков как субстратов дыхания. Дыхательный коэффициент и его зависимость от дыхательного субстрата. Показатели дыхания. Окисление углеводов в процессе дыхания. Гликолиз. Локализация в клетке. Энергетика гликолиза. Цикл ди-трикарбоновых кислот. Локализация ферментов цикла в клетке. Пентозофосфатный путь окисления углеводов. Электрон-транспортная цепь митохондрий. Окислительное фосфорилирование. Сопряжение процессов образования АТФ и переноса электронов. Разнообразие путей переноса электронов и протонов у растений.

Тема 9. Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов.

Взаимосвязь фотосинтеза и дыхания. Дыхание и обмен веществ в растительной клетке. Использование энергии дыхания и промежуточных продуктов окисления дыхательного субстрата в процессах биосинтеза. Интенсивность дыхания и методы его измерения: Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей древесных растений. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе, с возрастом растения. Зависимость дыхания от внешних факторов. Влияние внутренних факторов на дыхание. Роль дыхания в продукционном процессе. Дыхание как саморегулируемый процесс.

Модуль контроля 4 (М-КЗ₄). 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 5 ОСНОВЫ МИКРОБИОЛОГИИ

Модуль 5 (М-5). Основы микробиологии

Тема 10. Особенности строения прокариот. Распространение и роль микроорганизмов в природе.

Особенности строения прокариот на примере бактериальной клетки. Рост и размножение бактерий. Основные типы питания и получения энергии микроорганизмами. Микроорганизмы и почвообразование. Микрофлора почвы. Распространение и роль микроорганизмов в природе. Участие микроорганизмов в биологическом круговороте углерода и азота. Влияние внешних условий на жизнедеятельность микроорганизмов. Взаимоотношения между микроорганизмами почвы, микроорганизмами и высшими растениями. Сообщества микроорганизмов лесных экосистем. Почвенная микрофлора. Ризосферные микроорганизмы. Микориза и ее роль в минеральном питании древесных растений. Эпифитные микроорганизмы. Биопрепараты в земледелии. Влияние агроприемов и способов обработки на почвенную микрофлору. Действие удобрений на микроорганизмы и плодородие почвы. Влияние пестицидов на почвенную микрофлору.

Модуль контроля 5 (М-КЗ₅). Контроль усвоения раздела «Основы микробиологии»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Основы микробиологии». 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 6 МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Модуль 6 (М-6). Минеральное питание растений

Тема 11. Поглощение элементов минерального питания.

Необходимые макро- и микроэлементы, их усвояемые соединения и содержание в растениях. Физиологическая роль макроэлементов и микроэлементов. Формы элементов питания в почве и их доступность для растений. Методы определения необходимых для растений элементов. Диагностика недостаточности элементов питания. Поглощение элементов питания растениями. Основные закономерности поглощения веществ. Механизмы поглощения веществ корнем. Корень как орган, осуществляющий синтез сложных органических соединений. Связь

поглощения элементов минерального питания с другими физиологическими функциями. Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ. Роль свойств почвы, температуры, аэрации, влажности. Ритмичность поглощения.

Тема 12. Ассимиляция, транспорт и круговорот элементов минерального питания.

Ассимиляция нитратного азота и аммиака. Синтез аминокислот. Фиксация молекулярного азота. Усвоение фосфора и серы. Внутриклеточный, ближний и дальний транспорт минеральных веществ в растении. Пути использования минеральных веществ в растении. Накопление элементов в разных частях растений. Круговорот элементов минерального питания. Перераспределение и реутилизация минеральных веществ. Выделение веществ растениями. Механизмы выделения веществ. Зависимость выделения веществ от разных факторов. Физиологические основы применения удобрений в лесном хозяйстве. Виды удобрений и способы их применения. Условия эффективного применения удобрений. Критические и максимальные периоды потребления минеральных элементов растениями. Сбалансированность минерального питания.

Модуль контроля 6 (М-КЗ₆). Контроль усвоения раздела «Минеральное питание растений»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Минеральное питание 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).

РАЗДЕЛ 7 РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Модуль 7 (М-7). Рост и развитие растений

Тема 13. Общие закономерности роста растений.

Основные закономерности роста. Понятие роста растений. Клеточные основы роста. Особенности роста органов растения. Корреляции. Полярность. Регенерация. Неравномерность роста. Покой. Виды покоя. Внутренние и внешние условия перехода растений в состояние покоя и выхода из него. Фитогормоны и их функции. Характеристика ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, абсцизовой кислоты, этилена, брассиностероидов, жасминовой и салициловой кислот, пептидных гормонов. Использование фитогормонов и других физиологически активных

веществ в растениеводстве. Движения растений. Тропизмы и настии. Механизмы фото- и геотропизмов.

Тема 14. Развитие растений.

Продолжительность онтогенеза и его типы. Этапы онтогенеза. Возрастные изменения. Эмбриональный этап: образование эмбриона и отложение запасных веществ при созревании семян. Ювенильный этап: прорастание семян и формирование вегетативных органов. Цветение, опыление и оплодотворение. Формирование мужских и женских цветков. Образование, развитие и созревание плодов и семян. Влияние внешних условий на созревание и качество плодов и семян. Образование клубней и луковиц. Физиология старения растений. Возрастные изменения у растений и их проявления. Причины и механизм старения. Старение и омоложение растений в онтогенезе.

Тема 15. Зависимость роста и развития растений от внешних факторов.

Роль света как источника энергии для роста и как регулятора морфогенеза. Регуляторное действие красного и синего света. Фоторецепторы. Влияние на рост тепла, влажности почвы и воздуха, аэрации, почвенного питания. Взаимодействие факторов и закон минимума. Влияние внешних условий на зацветание. Пониженные температуры (яровизация). Продолжительность дня и ночи (фотопериодизм). Элементы минерального питания. Вода. Влияние внешних условий на цветение и плодоношение древесных растений; на созревание и качество плодов и семян. Влияние внешней среды на процессы старения и смерти растений.

Модуль контроля 7 (М-КЗ₇). 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 № 2 по теме «Развитие растений».

РАЗДЕЛ 8 УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Модуль 8 (М-8). Устойчивость растений

Тема 16. Физиологические основы устойчивости растений.

Понятия стресса, адаптации и устойчивости. Факторы, вызывающие стресс у растений. Защитно-приспособительные реакции растения на

повреждающие воздействия. Устойчивость как результат приспособления к условиям среды в процессе эволюционного развития. Временная структура адаптационного процесса. 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. Действие почвенно-климатических факторов зимне-весеннего периода и зимостойкость. Вызревание. Вымокание. Ледяная корка. Выпирание. Зимняя засуха. Зимне-весенние ожоги.

Тема 17. Адаптация и устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим факторам.

Жароустойчивость растений. Неблагоприятное действие на растение высокой температуры. Белки теплового шока и выживание растений. Засухоустойчивость растений. Механизмы адаптации ксерофитов и мезофитов к засухе. Растения в условиях гипоксии и аноксии. Устойчивость древесных растений к избытку воды в почве. Неблагоприятные факторы переувлажненных почв. Адаптация растений к избыточному увлажнению. Солеустойчивость растений. Типы засоления почв. Влияние засоления на растения и механизмы устойчивости. Типы галофитов. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Газоустойчивость растений. Устойчивость разных видов и форм древесных и кустарниковых растений к действию промышленных газов и пыли. Радиационная устойчивость растений. Высшие растения и ультрафиолетовая радиация.

Модуль контроля 8 (М-КЗ₈). Контроль усвоения раздела «Устойчивость растений»

Модуль обеспечивает контроль основных понятий, знаний и умений, освоенных студентами в результате изучения раздела «Устойчивость 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).

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА ДЛЯ ОЧНОЙ 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	Основы физиологии и биохимии растительной клетки	4		8				
М-1	Основы физиологии и биохимии растительной клетки	4		8				
Тема 1	Биохимический состав и особенности функционирования растительной клетки 1 Биохимический состав растительной клетки. 2 Общая морфология растительной клетки: функции основных структур растительной клетки. 3 Химический состав, структура и функции клеточных мембран. 4 Транспорт веществ через мембраны.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 2	Обмен веществ и энергии растительной клетки 1 Строение и функции ферментов. 2 Обмен веществ и энергии клетки. 3 Биосинтез белка в клетке. 4 Регуляция процессов на уровне клетки.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Раздел 2	Водный обмен растений	2		4	2			
М-2	Водный обмен растений	2		4	2			
Тема 3	Поглощение и испарение воды растением 1 Содержание и формы воды в растении. Механизмы поступления воды в клетку. 2 Корневая система как орган поглощения воды. 3 Лист как орган транспирации. 4 Количественные показатели транспирации.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 4	Транспорт воды по растению 1 Движение воды по растению. 2 Влияние внешних и внутренних факторов на водный обмен растения. 3 Водный баланс растений.				2	Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 3	Фотосинтез	6		8				
М-3	Фотосинтез	6		8				
Тема 5	Сущность и значение фотосинтеза. Лист как орган фотосинтеза 1 Физико-химическая сущность фотосинтеза. 2 Лист как орган фотосинтеза. 3 Пигменты – акцепторы света, их химическое строение, свойства и функции. 4 Организация пигментных комплексов на мембранах хлоропластов.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 6	Этапы фотосинтеза 1 Световая фаза фотосинтеза. 2 Фотофосфорилирование. 3 Восстановление углекислоты при фотосинтезе 4 Продукты темновой фазы фотосинтеза.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 7	Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов 1 Транспорт ассимилятов в растениях. 2 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. 3 Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез. 4 Связь фотосинтеза с продуктивностью растений.	2				Курс лекций, презентация	[1, 9, 11, 13, 17]	
Раздел 4	Дыхание	4		8				
М-4	Дыхание	4		8				
Тема 8	Сущность дыхания и пути дыхательного обмена 1 Сущность и значение дыхания. 2 Окисление углеводов в процессе дыхания. 3 Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 9	Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов 1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке. 2 Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей древесных растений. 3 Зависимость дыхания от внешних факторов. 4 Роль дыхания в продукционном процессе.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Раздел 5	Основы микробиологии	2		4				
М-5	Основы микробиологии	2		4				
Тема 10	Особенности строения прокариот. Распространение и роль микроорганизмов в природе 1 Особенности строения и жизнедеятельности прокариот на примере бактерий. 2 Распространение и роль микроорганизмов в природе. 3 Сообщества микроорганизмов в лесных экосистемах. 4 Биопрепараты в земледелии.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1, 4, 5, 10, 11]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 6	Минеральное питание растений	4		8	-			
М-6	Минеральное питание растений	4		8				
Тема 11	Поглощение элементов минерального питания 1 Необходимые макро- и микроэлементы, их содержание в растениях. 2 Поглощение элементов питания растениями. 3 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 12	Ассимиляция, транспорт и круговорот элементов минерального питания 1 Ассимиляция азота, фосфора и серы. 2 Транспорт минеральных веществ в растении. 3 Выделение веществ растениями. 4 Физиологические основы применения удобрений в лесном хозяйстве.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Раздел 7	Рост и развитие растений	4		8	2			
М-7	Рост и развитие растений	4		8	2			
Тема 13	Общие закономерности роста растений 1 Основные закономерности роста. 2 Фитогормоны и их функции. 3 Ростовые движения растений.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 14	Развитие растений 1 Этапы онтогенеза. 2 Генеративное развитие растений. 3 Развитие и созревание семян и плодов, образование клубней и луковиц. 4 Физиология старения растений.				2	Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 15	Зависимость роста и развития растений от внешних факторов 1 Роль света как источника энергии для роста и как регулятора морфогенеза. 2 Влияние на рост тепла, влажности почвы и воздуха, аэрации, почвенного питания. 3 Влияние внешних условий на цветение и плодоношение. 4 Влияние внешней среды на процесс старения.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Раздел 8	Устойчивость растений	4		4				
М-8	Устойчивость растений	4		4				
Тема 16	Физиологические основы устойчивости растений 1 Понятия стресса, адаптации и устойчивости. 2 Холодоустойчивость растений. 3 Морозоустойчивость растений. 4 Зимостойкость растений.	2				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Тема 17	Адаптация и устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим факторам 1 Жароустойчивость и засухоустойчивость растений. 2 Растения в условиях гипоксии и аноксии. 3 Солеустойчивость и устойчивость растений к тяжелым металлам. 4 Газоустойчивость и радиационная устойчивость растений.	2	-	4	-	Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Тестирование Защита отчетов по лабораторной работе
Всего часов		30	-	52	4			Экзамен в 3 семестре

Доцент кафедры ботаники и физиологии растений, к.б.н.

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	Основы физиологии и биохимии растительной клетки	2		4				
М-1	Основы физиологии и биохимии растительной клетки	2		4				
Тема 1	Биохимический состав и особенности функционирования растительной клетки 1 Биохимический состав растительной клетки. 2 Общая морфология растительной клетки: функции основных структур растительной клетки. 3 Химический состав, структура и функции клеточных мембран. 4 Транспорт веществ через мембраны.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 2	Обмен веществ и энергии растительной клетки 1 Строение и функции ферментов. 2 Обмен веществ и энергии клетки. 3 Биосинтез белка в клетке. 4 Регуляция процессов на уровне клетки.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Защита отчетов по лабораторной работе
Раздел 2	Водный обмен растений	2						
М-2	Водный обмен растений	2						
Тема 3	Поглощение и испарение воды растением 1 Содержание и формы воды в растении. Механизмы поступления воды в клетку. 2 Корневая система как орган поглощения воды. 3 Лист как орган транспирации. 4 Количественные показатели транспирации.	2				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 4	Транспорт воды по растению 1 Движение воды по растению. 2 Влияние внешних и внутренних факторов на водный обмен растения. 3 Водный баланс растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 3	Фотосинтез	2		4				
М-3	Фотосинтез	2		4				
Тема 5	Сущность и значение фотосинтеза. Лист как орган фотосинтеза 1 Физико-химическая сущность фотосинтеза. 2 Лист как орган фотосинтеза. 3 Пигменты – акцепторы света, их химическое строение, свойства и функции. 4 Организация пигментных комплексов на мембранах хлоропластов.			4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 6	Этапы фотосинтеза 1 Световая фаза фотосинтеза. 2 Фотофосфорилирование. 3 Восстановление углекислоты при фотосинтезе 4 Продукты темновой фазы фотосинтеза.	2				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 7	Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов 1 Транспорт ассимилятов в растениях. 2 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. 3 Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез. 4 Связь фотосинтеза с продуктивностью растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1, 9, 11, 13, 17]	
Раздел 4	Дыхание	2		4				
М-4	Дыхание	2		4				
Тема 8	Сущность дыхания и пути дыхательного обмена 1 Сущность и значение дыхания. 2 Окисление углеводов в процессе дыхания. 3 Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование.	2		4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 9	Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов 1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке. 2 Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей древесных растений. 3 Зависимость дыхания от внешних факторов. 4 Роль дыхания в продукционном процессе.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Раздел 5	Основы микробиологии	2						
М-5	Основы микробиологии	2						
Тема 10	Особенности строения прокариот. Распространение и роль микроорганизмов в природе 1 Особенности строения и жизнедеятельности прокариот на примере бактерий. 2 Распространение и роль микроорганизмов в природе. 3 Сообщества микроорганизмов в лесных экосистемах. 4 Биопрепараты в земледелии.	2				Курс лекций, презентация	[1, 4, 5, 10, 11]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 6	Минеральное питание растений							
М-6	Минеральное питание растений							
Тема 11	Поглощение элементов минерального питания 1 Необходимые макро- и микроэлементы, их содержание в растениях. 2 Поглощение элементов питания растениями. 3 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 12	Ассимиляция, транспорт и круговорот элементов минерального питания 1 Ассимиляция азота, фосфора и серы. 2 Транспорт минеральных веществ в растении. 3 Выделение веществ растениями. 4 Физиологические основы применения удобрений в лесном хозяйстве.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Раздел 7	Рост и развитие растений							
М-7	Рост и развитие растений							
Тема 13	Общие закономерности роста растений 1 Основные закономерности роста. 2 Фитогормоны и их функции. 3 Ростовые движения растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 14	Развитие растений 1 Этапы онтогенеза. 2 Генеративное развитие растений. 3 Развитие и созревание семян и плодов, образование клубней и луковиц. 4 Физиология старения растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 15	Зависимость роста и развития растений от внешних факторов 1 Роль света как источника энергии для роста и как регулятора морфогенеза. 2 Влияние на рост тепла, влажности почвы и воздуха, аэрации, почвенного питания. 3 Влияние внешних условий на цветение и плодоношение. 4 Влияние внешней среды на процесс старения.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Раздел 8	Устойчивость растений							
М-8	Устойчивость растений							
Тема 16	Физиологические основы устойчивости растений 1 Понятия стресса, адаптации и устойчивости. 2 Холодоустойчивость растений. 3 Морозоустойчивость растений. 4 Зимостойкость растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Тема 17	Адаптация и устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим факторам 1 Жароустойчивость и засухоустойчивость растений. 2 Растения в условиях гипоксии и аноксии. 3 Солеустойчивость и устойчивость растений к тяжелым металлам. 4 Газоустойчивость и радиационная устойчивость растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Всего часов		10	-	12				Экзамен в 3 семестре

Доцент кафедры ботаники и физиологии растений, к.б.н.

О. М. Храмченкова

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА ДЛЯ СОКРАЩЕННОЙ 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	Основы физиологии и биохимии растительной клетки	2						
М-1	Основы физиологии и биохимии растительной клетки	2						
Тема 1	Биохимический состав и особенности функционирования растительной клетки 1 Биохимический состав растительной клетки. 2 Общая морфология растительной клетки: функции основных структур растительной клетки. 3 Химический состав, структура и функции клеточных мембран. 4 Транспорт веществ через мембраны.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 2	Обмен веществ и энергии растительной клетки 1 Строение и функции ферментов. 2 Обмен веществ и энергии клетки. 3 Биосинтез белка в клетке. 4 Регуляция процессов на уровне клетки.	2				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Раздел 2	Водный обмен растений							
М-2	Водный обмен растений							
Тема 3	Поглощение и испарение воды растением 1 Содержание и формы воды в растении. Механизмы поступления воды в клетку. 2 Корневая система как орган поглощения воды. 3 Лист как орган транспирации. 4 Количественные показатели транспирации.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 4	Транспорт воды по растению 1 Движение воды по растению. 2 Влияние внешних и внутренних факторов на водный обмен растения. 3 Водный баланс растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 3	Фотосинтез	2		4				
М-3	Фотосинтез	2		4				
Тема 5	Сущность и значение фотосинтеза. Лист как орган фотосинтеза 1 Физико-химическая сущность фотосинтеза. 2 Лист как орган фотосинтеза. 3 Пигменты – акцепторы света, их химическое строение, свойства и функции. 4 Организация пигментных комплексов на мембранах хлоропластов.			4		Курс лекций, презентация, практическое пособие	[1-3, 6-10, 13-17]	Защита отчетов по лабораторной работе
Тема 6	Этапы фотосинтеза 1 Световая фаза фотосинтеза. 2 Фотофосфорилирование. 3 Восстановление углекислоты при фотосинтезе 4 Продукты темновой фазы фотосинтеза.	2				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 7	Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних факторов 1 Транспорт ассимилятов в растениях. 2 Зависимость фотосинтеза от внешних факторов. 3 Внутренние факторы, влияющие на фотосинтез. 4 Связь фотосинтеза с продуктивностью растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1, 9, 11, 13, 17]	
Раздел 4	Дыхание	2						
М-4	Дыхание	2						
Тема 8	Сущность дыхания и пути дыхательного обмена 1 Сущность и значение дыхания. 2 Окисление углеводов в процессе дыхания. 3 Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование.	2				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 9	Зависимость дыхания от внутренних и внешних факторов 1 Дыхание и обмен веществ в растительной клетке. 2 Интенсивность дыхания отдельных органов и тканей древесных растений. 3 Зависимость дыхания от внешних факторов. 4 Роль дыхания в продукционном процессе.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Раздел 5	Основы микробиологии	2						
М-5	Основы микробиологии	2						
Тема 10	Особенности строения прокариот. Распространение и роль микроорганизмов в природе 1 Особенности строения и жизнедеятельности прокариот на примере бактерий. 2 Распространение и роль микроорганизмов в природе. 3 Сообщества микроорганизмов в лесных экосистемах. 4 Биопрепараты в земледелии.	2				Курс лекций, презентация	[1, 4, 5, 10, 11]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Раздел 6	Минеральное питание растений							
М-6	Минеральное питание растений							
Тема 11	Поглощение элементов минерального питания 1 Необходимые макро- и микроэлементы, их содержание в растениях. 2 Поглощение элементов питания растениями. 3 Влияние внешних условий на поглощение и усвоение растением питательных веществ.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 12	Ассимиляция, транспорт и круговорот элементов минерального питания 1 Ассимиляция азота, фосфора и серы. 2 Транспорт минеральных веществ в растении. 3 Выделение веществ растениями. 4 Физиологические основы применения удобрений в лесном хозяйстве.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Раздел 7	Рост и развитие растений							
М-7	Рост и развитие растений							
Тема 13	Общие закономерности роста растений 1 Основные закономерности роста. 2 Фитогормоны и их функции. 3 Ростовые движения растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 14	Развитие растений 1 Этапы онтогенеза. 2 Генеративное развитие растений. 3 Развитие и созревание семян и плодов, образование клубней и луковиц. 4 Физиология старения растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Тема 15	Зависимость роста и развития растений от внешних факторов 1 Роль света как источника энергии для роста и как регулятора морфогенеза. 2 Влияние на рост тепла, влажности почвы и воздуха, аэрации, почвенного питания. 3 Влияние внешних условий на цветение и плодоношение. 4 Влияние внешней среды на процесс старения.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Раздел 8	Устойчивость растений							
М-8	Устойчивость растений							
Тема 16	Физиологические основы устойчивости растений 1 Понятия стресса, адаптации и устойчивости. 2 Холодоустойчивость растений. 3 Морозоустойчивость растений. 4 Зимостойкость растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Тема 17	Адаптация и устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим факторам 1 Жароустойчивость и засухоустойчивость растений. 2 Растения в условиях гипоксии и аноксии. 3 Солеустойчивость и устойчивость растений к тяжелым металлам. 4 Газоустойчивость и радиационная устойчивость растений.	Самостоятельное изучение				Курс лекций, презентация	[1-3, 6-10, 13-17]	
Всего часов		8	-	4				Экзамен в 4 семестре

Доцент кафедры ботаники и физиологии растений, к.б.н.

О. М. Храмченкова

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

І ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. Веретенников, А.В. Физиология растений: учебник для вузов по направлению «Лесное дело»/ А.В. Веретенников. – 3-е изд. – М.: Академ. Проект, 2006. – 479 с.
2. Кузнецов, Вл.В. Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Издательство Юрайт, 2019. – 437 с.
3. Кузнецов, Вл.В. Физиология растений. В 2 т. Т. 2: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Издательство Юрайт, 2019. – 459 с.
4. Лысак, В.В. Микробиология: учеб. пособие / В. В. Лысак. – Минск: БГУ, 2007. – 428 с.
5. Емцев, В. Т. Микробиология: учебник для вузов / В. Т. Емцев, Е. Н. Мишустин. – 5-е изд., перераб. и доп. – М.: Дрофа, 2005. – 445 с.
6. Юрин, В.М. Физиология растений: учебное пособие. – Мн.: БГУ, 2010. – 455 с.
7. Медведев, С.С. Физиология растений: учебник для вузов/ С.С. Медведев. – СПб: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. – 336 с.
8. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений/ Н.Н. Третьяков [и др.]; под ред. Н.Н. Третьякова. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: КолосС, 2005. – 655 с.
9. Якушкина, Н.И. Физиология растений/ Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Владос, 2005. – 464 с.
10. Физиология растений с основами микробиологии: практ. рук-во / О. М. Храмченкова; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ, 2017 – 44 с.

Дополнительная

11. Гусев, М.В. Микробиология/ М.В. Гусев, Л.А. Минеева. – 7-е изд, стер. – М.: Академия, 2007. – 462 с.
12. Крючков, В.А. Практикум по физиологии древесных растений: учебное пособие/ В.А. Крючков, И.К. Булатова. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2006. – 248 с.
13. Кузнецов, Вл.В. Физиология растений: учебник для вузов/ Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. школа, 2005. – 742 с.
14. Кузнецов, Вл.В. Физиология растений: учебник для вузов/ Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высш. школа, 2013. – 783 с.
15. Физиология растений: учебник для вузов/ Н.Д. Алехина [и др.]; под ред. И.П. Ермакова. – М.: Академия, 2005. – 640 с.

16. Биохимия растений / Б. Хельд. - М.: Бином. Лаборатория знаний, 2011. - 471 с.

17. Биохимия сельскохозяйственных растений / Б.П. Плешков. – М.: Агропромиздат, 2007. - 494 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. Транспорт воды по растению

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 Пути ближнего и дальнего транспорта воды – схемы.
- 4 Механизм передвижения воды по растению, роль явлений адгезии и когезии
- 5 Влияние внешних и внутренних факторов на водный обмен растения.
- 6 Водный баланс растений.

Форма работы – индивидуальная.

Форма контроля выполнения заданий: проверка конспектов.

Учебно-методическое обеспечение:

- 1 Веретенников, А.В. Физиология растений: учебник для вузов по направлению «Лесное дело»/ А.В. Веретенников. – 3-е изд. – М.: Академ. Проект, 2006. – 479 с.
- 2 Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 437 с.
- 3 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.
- 4 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.

УСР № 2. Развитие растений

Форма выполнения заданий: конспектирование темы по вопросам.

Перечень изучаемых вопросов:

- 1 Эмбриональный этап онтогенеза: образование эмбриона и отложение запасных веществ при созревании семян.
- 2 Ювенильный этап онтогенеза: проращивание семян и формирование вегетативных органов.
- 3 Цветение, опыление и оплодотворение. Формирование мужских и женских цветков.
- 4 Образование, развитие и созревание плодов и семян. Формирование клубней и луковиц.
- 5 Физиология старения растений. Причины и механизм старения.

Учебно-методическое обеспечение:

- 1 Веретенников, А.В. Физиология растений: учебник для вузов по направлению «Лесное дело»/ А.В. Веретенников. – 3-е изд. – М.: Академ. Проект, 2006. – 479 с.
- 2 Физиология растений. В 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2019. – 437 с.
- 3 Физиология растений: Учеб. пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.
- 4 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 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

Занятие 1. Биохимический состав растительной клетки

Лабораторная работа 1.1 Качественные реакции на белки

Лабораторная работа 1.2 Качественные реакции на углеводы

Лабораторная работа 1.3 Реакция на содержание дубильных веществ

Занятие 2. Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки

Лабораторная работа 2.1 Наблюдение за движением цитоплазмы у элодеи

Лабораторная работа 2.2 Свойства клеточных мембран

Занятие 3. Закономерности поступления и передвижения воды в растении

Лабораторная работа 3.1 Определение степени набухания семян

Лабораторная работа 3.2 Определение водного потенциала растительной ткани методом полосок по Лилиенштерн

Лабораторная работа 3.3 Зависимость сосущей силы от степени насыщения клеток водой

Занятие 4. Пигменты фотосинтеза

Лабораторная работа 4.1 Определение содержания пигментов фотосинтеза в листьях

Лабораторная работа 4.2 Изучение химических свойств пигментов фотосинтеза

Занятие 5. Изучение процесса фотосинтеза

Лабораторная работа 5.1 Фотосенсибилизирующее действие хлорофилла на реакцию переноса водорода (по А.А. Гуревичу)

Лабораторная работа 5.2 Наблюдение флуоресценции хлорофилла

Лабораторная работа 5.3 Выявление крахмала в листе методом Сакса

Занятие 6. Ферменты дыхания

Лабораторная работа 6.1 Определение активности дегидрогеназ в набухших семенах

Лабораторная работа 6.2 Обнаружение активной амилазы в семенах

Занятие 7. Общие закономерности дыхания растений

Лабораторная работа 7.1 Определение интенсивности дыхания в закрытом сосуде (по Бойсен-Иенсену)

Лабораторная работа 7.2 Определение активности каталазы в растительных объектах

Занятие 8. Основы микробиологии

Лабораторная работа 8.1 Изучение культур азотфиксирующих бактерий (*Azotobacter*, *Clostridium pasteurianum*, *Rhizobium pisi*)

Занятие 9. Обнаружение отдельных элементов, входящих в состав растений

Лабораторная работа 9.1 Микрохимический анализ золы растений

Лабораторная работа 9.2 Обнаружение нитратов в растениях

Занятие 10. Влияние внешних условий на минеральное питание растений

Лабораторная работа 10.1 Физиологическая реакция солей

Лабораторная работа 10.2 Определение общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы (по И.И. Колосову)

Занятие 11. Взаимопревращения и передвижение органических веществ в растениях

Лабораторная работа 11.1 Обнаружение белков, крахмала и жиров в семенах растений

Лабораторная работа 11.2 Экспресс-метод проведения реакции Меуле для различения древесины хвойных и лиственных пород

Лабораторная работа 11.3 Химическая диагностика степени вызревания побега (по И.М. Рядновой)

Занятие 12. Рост и развитие растений

Лабораторная работа 12.1 Диагностика глубины покоя растений по химическим показателям (по Генкелю и Окниной)

Лабораторная работа 12.2 Наблюдение периодичности роста древесных побегов

Занятие 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

Занятие 1. Основные принципы функционирования протопласта растительной клетки

Лабораторная работа 1.1 Наблюдение за движением цитоплазмы у элодеи

Лабораторная работа 1.2 Свойства клеточных мембран

Занятие 2. Пигменты фотосинтеза

Лабораторная работа 2.1 Определение содержания пигментов фотосинтеза в листьях

Лабораторная работа 2.2 Изучение химических свойств пигментов фотосинтеза

Занятие 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

Заочная сокращенная форма получения образования, 4 часа каждое

Занятие 1. Пигменты фотосинтеза

Лабораторная работа 1.1 Определение содержания пигментов фотосинтеза в листьях

Лабораторная работа 1.2 Изучение химических свойств пигментов фотосинтеза

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 2 контрольным работам УСР;

F – среднее арифметическое по 2 оценкам за качество конспекта лекций.