

УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ «БЕЛОРУССКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ МАКСИМА ТАНКА»

Факультет естествознания

Кафедра общей биологии и ботаники

(рег. № УМ-25-1-244-2023)

29.06.2023
дата

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой
общей биологии и ботаники

И.И. Жукова
05.06 2023 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета
естествознания

Н.В. Науменко
29.06 2023 г.

ЭЛЕКТРОННЫЙ УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС
ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ «ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ»

для специальностей:

1-02 04 01 Биология и химия, 1-02 04 02 Биология и география

Составители: Ж.Э.Мазец, к.б.н., доцент

И.И.Жукова, к. с.-х.н., доцент

Рассмотрено и утверждено

на заседании Совета БГПУ 29.06 2023 г.,

протокол № 11

СОДЕРЖАНИЕ

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА.....	3
1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ.....	5
1.1 Содержание лекционного материала	5
Лекция 1. Введение в физиологию растений	5
Лекция 1-2. Основные структурные компоненты клетки, их физиологическая роль.....	7
Тема 3. Водный обмен растений.....	26
Лекция 2-3. Водный обмен растений	26
Тема 4. Фотосинтез	49
Лекция 3-5. Организация фотосинтетического аппарата. Пигменты листа.....	49
Лекция 5-6. Световая и темновая стадии фотосинтеза	67
Тема 5. Минеральное питание растений.....	103
Лекция 7-8. Минеральное питание растений	103
Тема 6. Дыхание растений	123
Лекция 9-10. Дыхание растений	123
Тема 7. Рост и развитие растений	146
Лекция 11-12. Рост и развитие растений	146
Тема 8. Физиологические основы устойчивости растений.....	168
Лекция 13-14. Стресс у растений. Специфические и неспецифические реакции растений. Устойчивость растений к факторам среды	168
2. ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ	184
2.1. Структура и краткое содержание лабораторных занятий	184
2.2. Структура и краткое содержание семинарских занятий.....	184
2.3 Структура и краткое содержание практических занятий	187
3. РАЗДЕЛ КОНТРОЛЯ ЗНАНИЙ	188
3.1. Задания и тесты для текущего контроля знаний	188
3.2 Вопросы для подготовки к зачету	201
3.3 Вопросы для подготовки к экзамену.....	202
4. ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ.....	206
4.1. Учебная программа по дисциплине	206
4.2. Примеры решения задач.....	206
4.3 Терминологический словарь.....	215
СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	235
Основная литература	235
Дополнительная литература.....	235

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Электронный учебно-методический комплекс (ЭУМК) по учебной дисциплине «Физиология растений» создан в соответствии с требованиями Положения об электронном учебно-методическом комплексе на уровне высшего образования и предназначен для студентов специальности 6-05-0113-03 Природоведческое образование (биология и химия); 6-05-0113-03 Природоведческое образование (биология и география). Содержание разделов соответствует образовательным стандартам высшего образования данных специальностей.

Главная цель ЭУМК – оказание методической помощи студентам в систематизации учебного материала в процессе подготовки к итоговой аттестации по курсу «Физиология растений». Материалы ЭУМК дают возможность планировать и осуществлять самостоятельную работу студентов, обеспечивают рациональное распределение учебного времени по темам учебной дисциплины и совершенствование методики проведения занятий.

Структура электронного учебно-методического обеспечения дисциплины состоит из четырех блоков теоретического, практического, вспомогательного и раздела контроля знаний.

Теоретический раздел (краткий конспект лекций для теоретического изучения дисциплины в объеме, установленном учебным планом для специальности 6-05-0113-03 Природоведческое образование (биология и химия); 6-05-0113-03 Природоведческое образование (биология и география)).

Практический раздел объединяет материалы, необходимые для проведения лабораторных, практических и семинарских занятий по дисциплине в соответствии с учебным планом.

Контроль знаний студентов включает 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 зачету и экзамену, задания, тесты, вопросы для самоконтроля, терминологические словари.

Вспомогательный раздел несет учебно-программные материалы (учебная программа для студентов дневной и заочной форм получения образования), информационно-аналитические материалы, в которых приведены списки рекомендуемой литературы, перечень электронных образовательных ресурсов и их адреса и др.).

Работа с ЭУМК должна включать на первом этапе ознакомление с тематическим планом дисциплины, представленным в типовой учебной программе. С помощью рабочего варианта учебной программы по дисциплине можно получить информацию о тематике лекций, лабораторных, практических и семинарских занятий, перечнях

рассматриваемых вопросов и рекомендуемой для их изучения литературы. Для подготовки к лабораторным и практическим занятиям и промежуточным зачетам необходимо, в первую очередь, использовать материалы, представленные в разделе учебно-методическое обеспечение дисциплины, а также материалы для текущего контроля самостоятельной работы. В ходе подготовки к аудиторному рейтинговому контролю и итоговой аттестации рекомендуется ознакомиться с перечнем вопросов для самоконтроля.

1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

1.1 Содержание лекционного материала

Лекция 1. Введение в физиологию растений (1 ч)

Вопросы для рассмотрения.

1. Физиология растений как экспериментальная наука.
2. Задачи физиологии растений.
3. Методы исследований.
4. Основные функции растительного организма, их взаимосвязь и эволюция.
5. Роль физиологии растений в подготовке учителя биологии.

1. Физиология растений как экспериментальная наука.

Физиология растений (от греч. *physis* – природа и *logos* – наука) или фитофизиология – наука о жизнедеятельности целостного растительного организма и его отдельных частей: клеток, органов, функциональных систем. Физиология растений (ФЗР) стремится раскрыть механизмы основных функций живого растения (питание, рост, размножение, дыхание и др.), их связь между собой, регуляцию и приспособление к внешней среде.

Цель физиологии растений – познание закономерностей жизнедеятельности растений, раскрытие биохимических, молекулярных и генетических основ взаимозависимости сложных функций и механизмов их регуляции в системе целого организма.

2. Задачи ФЗР:

1. Изучение закономерностей жизнедеятельности растения.
2. Разработка теоретических основ получения максимального урожая с/х культур;
3. Разработка приемов и подходов для осуществления процессов выращивания растений в искусственных условиях.

3. Методы ФЗР: лабораторно-аналитический метод; вегетационный метод; полевой метод; метод меченных атомов; метод электронной и люминесцентной микроскопии; электрофоретический и хроматографический методы; метод программирования; метод культуры тканей, органов и клеток; метод дифференциального центрифугирования; исторический метод

4. Основные функции растительного организма, их взаимосвязь и эволюция

Основные функции растительного организма, их взаимосвязь и эволюция представлены на схеме (рисунок 1).

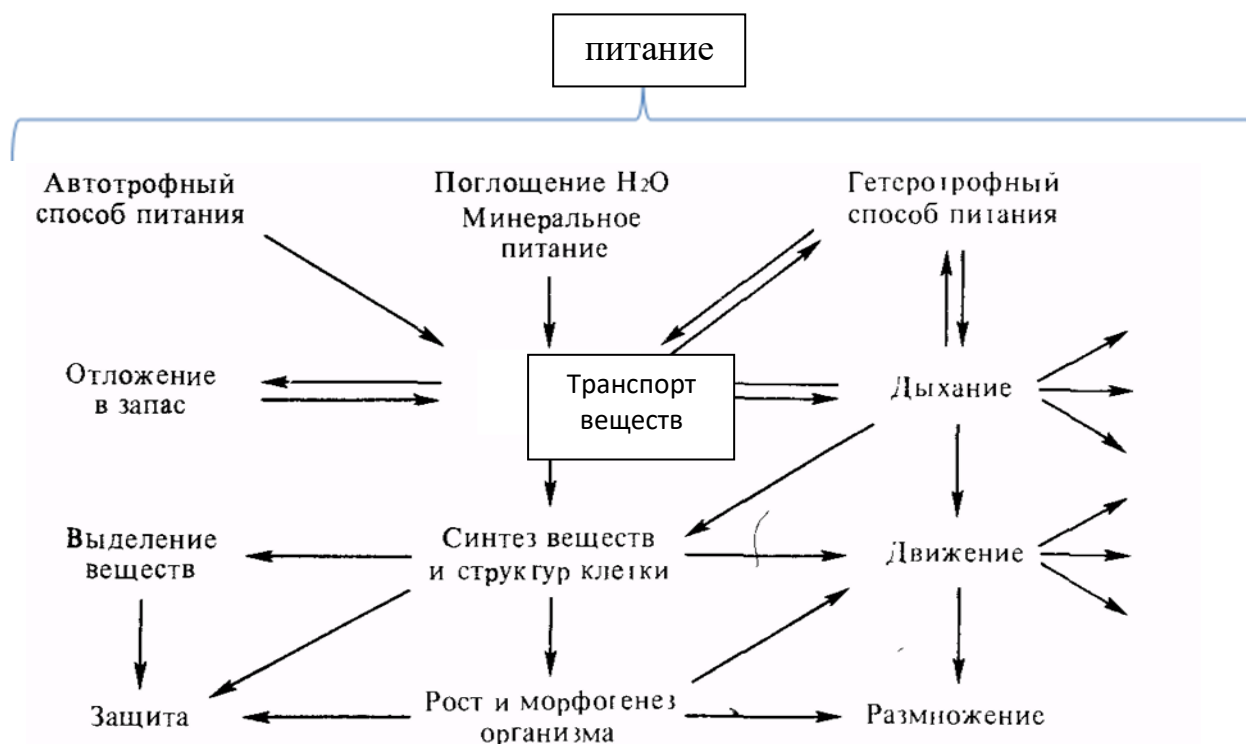


Рисунок 1. – Основные функции растительного организма, их взаимосвязь

Разнообразие видов транспорта веществ в клетке и в целом в растении представлена на рисунке 2.



Рисунок 2. – Схема транспорта веществ по растению

5. Роль физиологии растений в подготовке учителя биологии

Возможность разобраться в основных жизненных функциях растения, их механизмах и регуляции на разных уровнях организации организма, изменениях под влиянием окружающей среды; в эволюции

физиологических функций и структур их обуславливающих; в современном методическом уровне физиологии растений, в последних достижениях белорусских и зарубежных ученых в этой области науки.

Методически верно поставить физиологический эксперимент, в том числе школьный, работать на лабораторном оборудовании, применять знания по физиологии растений в практике растениеводства, для проведения природоохранных мероприятий, использовать данные физиологии растений для доказательства единства живой природы, диалектического характера биологических явлений.

Тема 2. Физиология растительной клетки (2 ч).

Лекция 1-2. Основные структурные компоненты клетки, их физиологическая роль

Вопросы для рассмотрения.

1. Основные структурные компоненты клетки, их функции.
2. Клеточная оболочка, ее функции.
3. Структура и функции биомембран.
4. Основные свойства цитоплазмы.
5. Основные принципы регуляторных механизмов клетки.

1. Основные структурные компоненты клетки, их функции

Основные отличия растительной клетки от животной:

- ❖ Клеточная стенка (определяет тип поведения)
- ❖ Пластиды (определяют основной тип питания, триединый геном)
- ❖ Большая центральная вакуоль (определяет тип поведения)
- ❖ Плазмодесмы
- ❖ Отсутствие центриолей при делении

«Эволюционная классификация» органелл:

1. Ядро и цитозоль. Они разделены мембраной, выполняют разные функции, но являются топологически эквивалентными.

2. Митохондрии

3. Пластиды (только для растительной клетки)

4. Пероксисомы

5. Эндоплазматическая система клетки. К ней относят остальные мембранные органеллы – ЭР, аппарат Гольджи, вакуоли (для растительных клеток), лизосомы, транспортные везикулы.

Цитоскелет. В наружном кортикальном слое цитоплазмы неделящихся растительных клеток локализованы *микротрубочки* (рисунок 3).

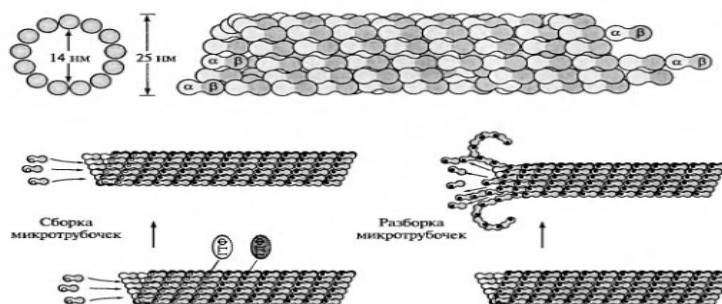


Рисунок 3. – Строение и функционирование микротрубочек

Их наружный диаметр 30 нм, внутренний – около 14 нм. Они ориентированы параллельно друг другу и перпендикулярно продольной оси клетки. При делении клетки микротрубочки составляют основу структуры веретена, пучки трубочек прикрепляются также к кинетохорам хромосом. У монадных водорослей микротрубочки входят в состав жгутиков, обеспечивая их подвижность. Все микротрубочки имеют единый план строения и состоят из глобулярного кислого белка *тубулина*, субъединицей которого является димер, состоящий из двух глобулярных мономеров (α - и β -тубулинов). В микротрубочке димеры белка располагаются по спирали. Трубка образована 13 субъединицами тубулина. Цитоплазматические микротрубочки легко диссоциируют на субъединицы (разбираются) и собираются вновь. Для сборки микротрубочек благоприятен кислый pH среды, присутствие магния, GTP и АТР. Разборка ускоряется повышением концентрации Ca^{+} и низкой температурой.

В цитоплазме растительных клеток обнаружены также филаментные структуры, состоящие из немышечного актина. Это сократительный белок, сходный по молекулярной массе с актином мышц и близкий ему по аминокислотному составу. Он может находиться в мономерной (глобулярный, G-актин) или в полимерной форме двойной спирали (фибриллярный, F-актин) (рисунок 4).

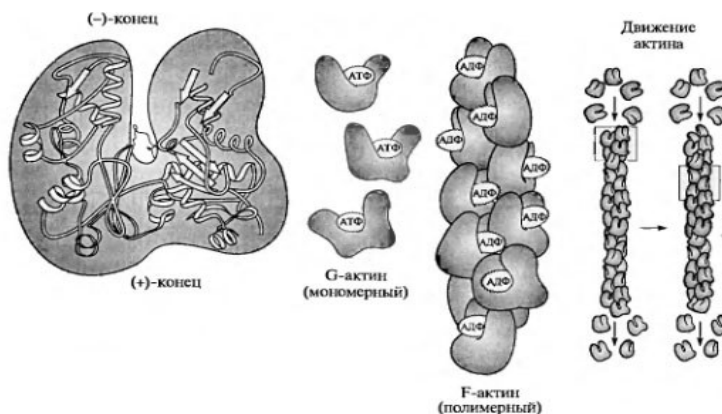


Рисунок 4. – Строение G- и F-актина и их функционирование

Микрофиламенты актина взаимодействуют с микротрубочками кортикального слоя и плазмалеммой. Они участвуют в пространственной организации метаболических процессов, протекающих в растворимой фазе цитоплазмы, и служат основой ее двигательной активности.

Микрофиламенты могут образовывать сложную молекулярную сеть, придавая тем самым матриксу свойства твердого тела, или распадаться, обуславливая свойства жидкости. Последнее происходит, когда белки оказываются в высокодисперсном состоянии, т.е. если они заряжаются одноименными зарядами и окружаются водными оболочками – гидратной и диффузной, препятствующей их слипанию.

При обезвоживании матрикса молекулы белка сближаются, и между ними усиливается взаимодействие, приводящее к возникновению как временных, так и относительно постоянных связей), называемых точками скрепления (рисунок 5). Они могут появляться в боковых цепях белков, в местах взаимодействия аминокислотных остатков или гидрофобных радикалов. В результате образуются соответственно водородные, ионные, гидрофобные и весьма прочные дисульфидные связи. Взаимные переходы цитоплазматического матрикса из золя в гель и обратно обуславливаются также наличием в нем ионов. К примеру, одновалентные катионы калия разжижают матрикс, поскольку, окружаясь водными оболочками, как бы раздвигают микрофиламенты. Напротив, двух- и трехвалентные ионы (Ca^{2+} , Al^{3+}), связывая микрофиламенты за счет ионного взаимодействия в более или менее устойчивую сеть, переводят его в студневидное состояние.

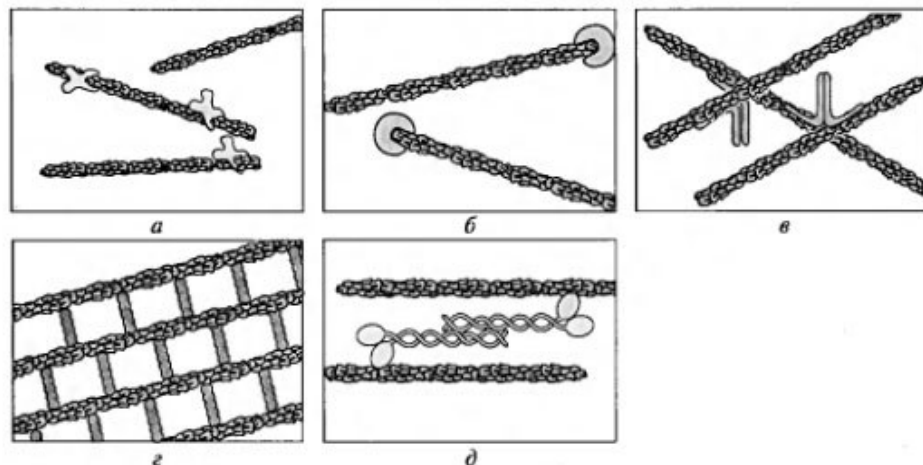


Рисунок 5. – Актин-ассоциированные белки: а – разъединяющие, б – «блокировочные», в – «скреживающие», г – связующие, д – «моторные»

Функции цитоскелета:

- Формирует механический каркас.
- Действует как «мотор» клеточного движения.
- Служат «рельсами» для транспорта органелл и других крупных комплексов внутри клетки.

Вакуоль – типичный органоид растительной клетки. В меристематических клетках вакуоли представлены мелкими пузырьками; для зрелых клеток характерна большая центральная вакуоль. Вакуолярная система растений формируется несколькими путями. Из расширенных цистерн ЭР образуются провакуоли, слияние которых приводит к возникновению более крупных вакуолей и созданию вакуолярной мембраны – *тонопласта*, который, таким образом, является производным ЭР. Тонoplast может образовывать инвагинации, что приводит к включению в вакуоль участков цитоплазмы. Гидролитические ферменты, содержащиеся в возникшей вакуоли, расщепляют полимеры до низкомолекулярных веществ.

Важную роль в становлении вакуолей играют явления *автофагии*. Процесс начинается с окружения мембраной ЭР участка цитоплазмы (*автофагическая вакуоль*). Деятельность кислых гидролаз в замкнутом мембраной пространстве приводит к деградации полимерного содержимого и поступлению воды. Вакуоли, возникшие в результате автофагии, могут сливаться с вакуолями, образовавшимися иными путями.

Вакуолярный сок имеет сложный состав и включает органические вещества и минеральные соли.

Функции вакуоли в растительной клетке представлены на рисунке 6.

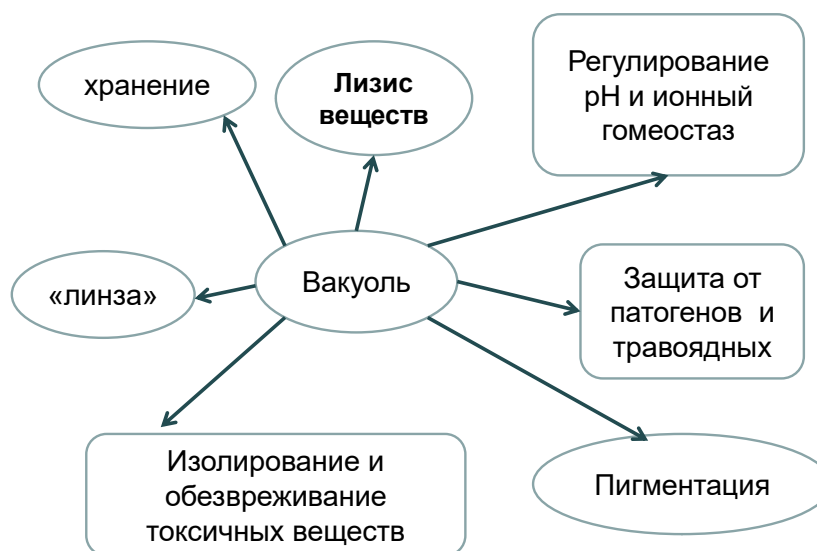


Рисунок 6. – Функции вакуоли в растительной клетке

2. Клеточная оболочка, ее функции

Клетки растений окружены плотной полисахаридной оболочкой, выстланной изнутри плазмалеммой. Формируется клеточная стенка на стадии телофазы во время митотического деления клеток. Клеточную стенку делящихся и растущих растяжением клеток называют *первичной*. После прекращения роста клетки на первичную клеточную стенку изнутри

откладываются новые слои, и возникает прочная *вторичная* клеточная стенка. Компонентный состав клеточной стенки представлен на рисунке 7.

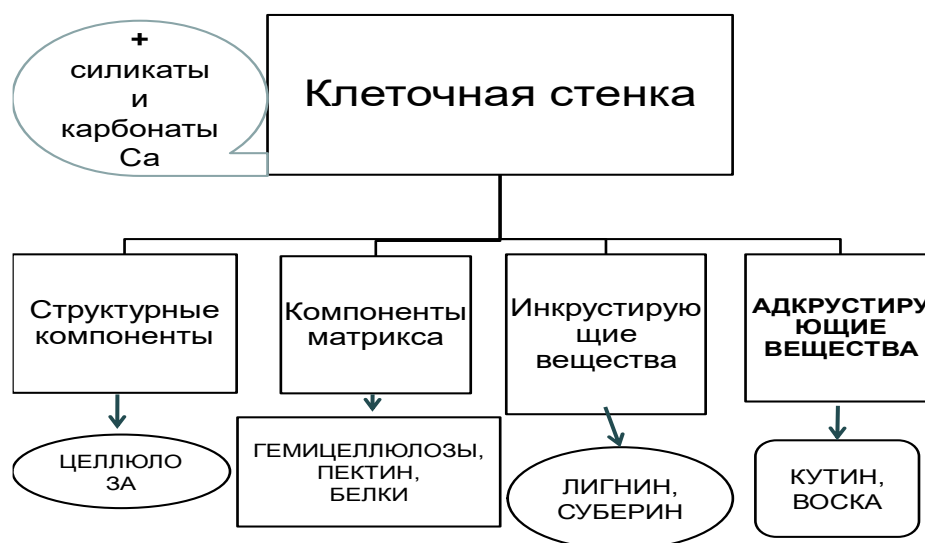


Рисунок 7. – Компонентный состав клеточной стенки

Первичная клеточная стенка состоит из целлюлозных мицелл, которые образуют микрофибриллы, погруженных в матрикс, в состав которого входят сложные полисахариды.

Целлюлоза представляет собой полисахарид (полимер глюкозы). В ней заключено около 50 % углерода, находящегося в растениях. 20–40 % материала клеточной стенки составляет целлюлоза. Целлюлозные волокна представляют собой длинные цепи – приблизительно из 10 000 остатков глюкозы. Особенности строения микрофибриллы целлюлозы представлены на рисунке 8.

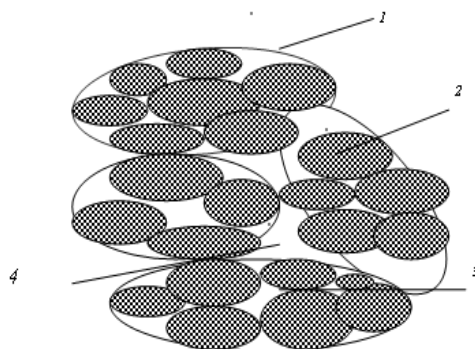


Рисунок 8. – Строение микрофибриллы целлюлозы:

1 – микрофибрилла; 2 – мицелла; 3 – межмицеллярное пространство (диаметр 1 нм); 4 – межмикрофибриллярное пространство (диаметр ~ 10 нм)

Пектиновые вещества – это полимерные соединения углеводного типа. Они обуславливают высокую оводненность клеточной оболочки. Важнейшим представителем пектиновых веществ являются

рамногалактуронаны, представляющие собой цепочку остатков α -D-галактуроновой кислоты (Гк), к которой в ряде мест присоединяются остатки рамнозы. Рамноза ($C_6H_{12}O_5$) – производное глюкозы. Вследствие внедрения рамнозы основная цепь этого полисахарида приобретает зигзагообразную форму. Пектиновые вещества, содержащие много карбоксильных групп, связывают ионы двухвалентных металлов, которые способны обмениваться на другие катионы (H^+ , K^+ и т.д.). Это обуславливает катионообменную способность клеточных стенок растений.

Функции пектиновых веществ:

- Определяют размеры пор клеточной стенки;
- Обеспечивают поверхностный заряд;
- Участвуют в регулировании межклеточной адгезии и образовании срединной пластинки;
- Служат источниками сигнальных молекул;
- Адсорбируют воду;
- Катионообменная.

Помимо углеводных компонентов в состав матрикса клеточной стенки входят также структурные белки, которые в стенке также могут образовывать сеть (рисунок 9).

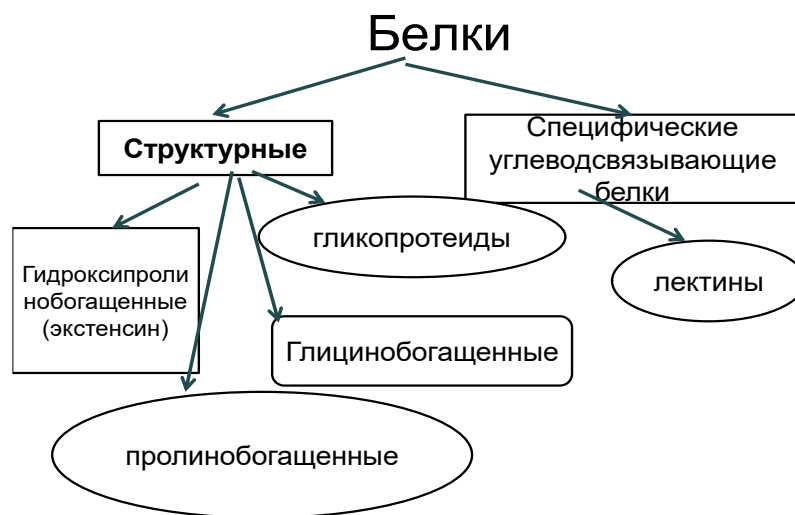


Рисунок 9 – Виды белков, входящих в состав клеточной стенки

Известно четыре главных класса структурных белков клеточной стенки, три из которых названы по преобладающей в данном белке аминокислоте – гидроксипролинобогащенные гликопротеиды, пролинобогащенные белки и глицинобогащенные белки. Один из наиболее изученных гидроксипролиновых белков растений – *экстенсин*. Это гликопротеин, содержащий более 20% L-оксипролина от суммы аминокислот. По этому признаку белок клеточных стенок растений сходен с межклеточным белком животных – коллагеном. Экстенсин является связующим звеном между полисахаридами, входящими в состав клеточной

оболочки, соединяя их в единый каркас. Наряду с этим в состав клеточной оболочки входят специфические углевод-связывающие белки *лектины*. По современным представлениям они участвуют в обеспечении узнавания и взаимодействия клеток, рецепторных свойств, защиты от инфекций.

Клеточная стенка растительной клетки пронизана плазмодесмами. В клеточной стенке они могут располагаться равномерно или группами. На каждые 100 мкм² клеточной оболочки имеется примерно 10–30 плазмодесм. Плазмодесма представляет собой канал (пору) шириной до 1 мкм, выстланный плазмолеммой. В центре поры имеется десмотрубочка, которая образована мембранами ЭПС соседних клеток. Десмотрубочка окружена белками и слоем цитоплазмы, которая соединяется с цитоплазмами соседних клеток (рисунок 10).

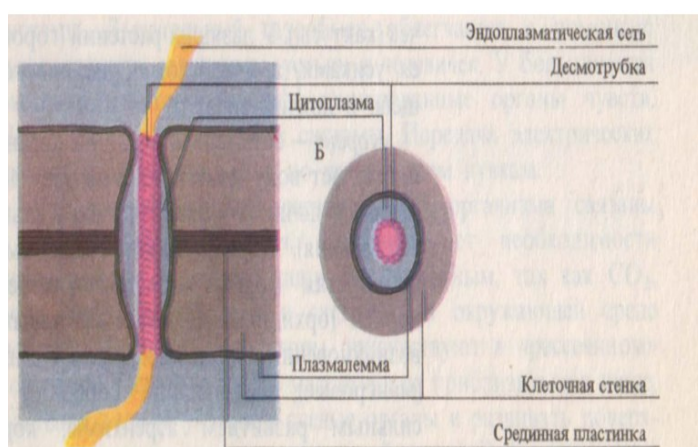


Рисунок 10. – Схема строения плазмодесмы

Благодаря плазмодесмам цитоплазма всех клеток объединена в единое целое – симпласт, т.е. это совокупность протопластов всех клеток, соединенных плазмодесмами.

Функции плазмодесм:

- ❖ Транспорт органических и минеральных веществ;
- ❖ Транспорт веществ регуляторов;
- ❖ Передача электрического сигнала.

Благодаря контакту соседних клеток друг с другом возникает единая система клеточных стенок, получившая название *апопласта*. По апопласту, минуя мембранные барьеры, от клетки к клетке перемещаются вещества. Межмолекулярное пространство в фазе клеточной стенки, где осуществляются диффузия, адсорбция и освобождение водорастворимых веществ, называется *кажущимся свободным пространством*. Кажущееся свободное пространство включает в себя и пространство между клеточной стенкой и плазмалеммой, называемое *периплазматическим*. Свободное пространство клетки – это место синтеза веществ, например целлюлозы. Через свободное пространство клетки обмениваются метаболитами.

Функции клеточной стенки:

1. Опорная (скелетная)
2. Защитная (механическая, химическая)
3. Тургорное давление
4. Защита от потери воды
5. Рост растяжением
6. Поглощение воды и ионов
7. Апопласт (транспортная функция)
8. Сигнальная функция
3. Структура и функции биомембран

В настоящее время наибольшим признанием пользуется жидкостно-мозаичная гипотеза строения биологических мембран (рисунок 11).

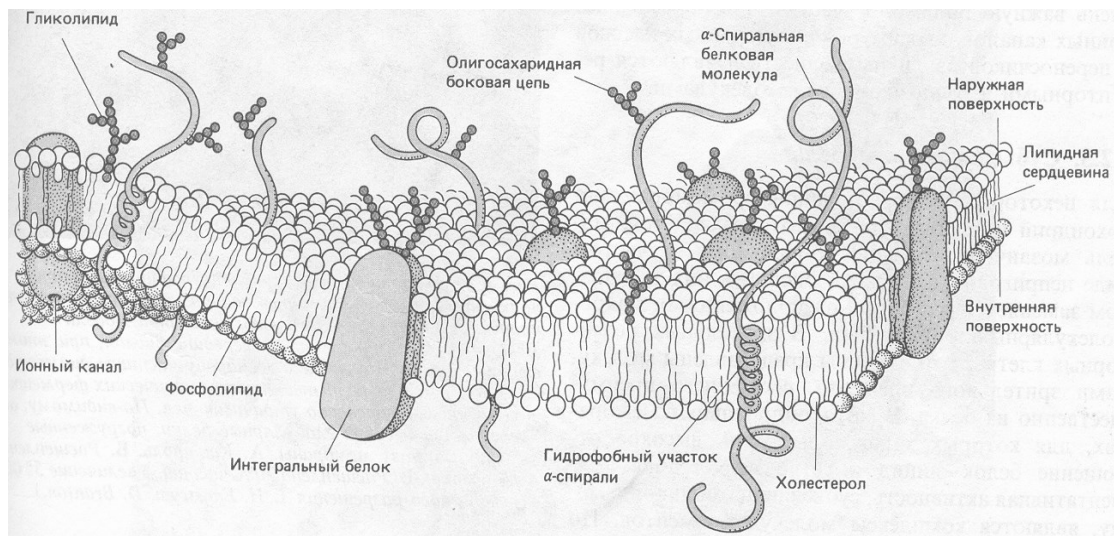


Рисунок 11. – Трехмерная схема жидкостно-мозаичной модели Сингера-Николсона

Согласно этой гипотезе 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. Ненасыщенные жирные кислоты полярных липидов обеспечивают несколько разрыхленное (жидкое) состояние бислоя при физиологических температурах. Этому же способствуют и стерин. Биологические мембраны уже по составу липидов построены асимметрично, так как две их стороны – наружная и внутренняя – обращены в качественно разные гидрофильные среды. 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) и 2) путем перестановки двух липидных молекул, противостоящих друг другу в двух монослоях («флип-флоп»). При латеральной диффузии

молекулы липидов претерпевают миллионы перестановок в секунду, а скорость ее составляет 5–10 мкм/с. Перестановки молекул липидов из одного монослоя в другой происходят значительно реже, но могут ускоряться мембранными белками.

В жидких слоях липидных мембран находятся специализированные протеиновые комплексы. Липопротеины погружены в липидную фазу и удерживаются гидрофобными связями (интегральные белки). Гидрофильные белки (периферические) удерживаются на внутренней и внешней поверхностях мембран электростатическими связями, взаимодействуя с гидрофильными головками полярных липидов. Основную роль в формировании мембран играют гидрофобные связи: липид – липид, липид – белок, белок – белок. Толщина биомембран не превышает 6–10 нм.

В состав мембран входят белки, выполняющие функции ферментов, насосов, переносчиков, ионных каналов, а также белки-регуляторы и структурные белки.

Интегральные белковые глобулы располагаются в фосфолипидных слоях мембран ориентированно. Эта ориентация определяется особенностями гидрофобной поверхности каждого белка, локализацией и свойствами его гидрофильных участков. Определенные участки липопротеиновых глобул (участки узнавания) служат для самосборки полиэнзимных мембранных комплексов. На положение белков в мембране оказывают влияние состав фосфолипидов, прочно связанных с глобулами, состояние «свободных» фосфолипидов двойного слоя, а также величина электростатического заряда мембраны. Функциональная активность мембран и изменения мембранного потенциала сопровождаются всплыванием или погружением субъединиц, их латеральными перемещениями. Предполагается, что такое перемещение белков в мембране может быть ограничено их связью с микрофиламентами и микротрубочками.

Структурные особенности плазмалеммы растительных клеток

Химический состав мембран и особенности их молекул обуславливают свойства самих мембран.

Особенности мембраны растительной клетки:

- Жирнокислотный состав: основными жирными кислотами плазмалеммы являются пальмитиновая, олеиновая, линоленовая. Практически отсутствует стеариновая и полностью арахидоновая, характерные для мембран животных и грибов.

- Набор стероидов: в плазмалемме, как и во всех мембранах растительной клетки, почти нет холестерина. Его заменяют фитостерины.

- Набор белков: наличие специфических белков, прежде всего арабиногалактанов, обеспечивающих структурное и функциональное взаимодействие плазмалеммы с клеточной стенкой.

Функции плазмалеммы:

Общие для плазматических мембран:

1. *Контроль поглощения и секреции веществ.* В мембране имеется множество транспортных систем: ионные каналы, ионные переносчики, ионные насосы. Благодаря им осуществляется точный и селективный транспорт веществ внутрь и наружу клетки.

2. *Запасание и использование энергии.* Плазмалемма – это энергизованная мембрана, т.е. на ней существует градиент электрохимического потенциала $\Delta\mu H$, который используется для выполнения полезной работы, прежде всего активного транспорта веществ.

3. *Размещение и обеспечение работы ферментов.* Здесь имеются ферменты построения клеточной стенки (целлюлозосинтаза), ферменты сигнальных систем (фосфолипазы С, А; аденилатциклаза) и ряд др. ферментов (цитохром с, десатуразы).

4. *Рецепторные функции* – место восприятия химических и физических сигналов.

5. *Сигнальная функция* – многие компоненты мембраны после восприятия сигналов являются источником вторичных мессенджеров – молекул, которые «передают» сигналы по эстафете и усиливают его.

Функциональные особенности плазмалеммы растительной клетки:

1. *Градиент электрохимического потенциала плазматической мембраны* создается за счет активного переноса сопрягающего иона с одной стороны мембраны на другую. Для плазмалеммы растительной клетки сопрягающим ионом выступает H^+ , а у животных – Na^+ .

2. *У растительной клетки электрическая разность потенциалов составляет $\Delta\psi$ от 100 до 250 мВ, что существенно выше, чем у животной клетки.*

3. Плазмалемма растительной клетки вместе со специфическим участком ЭР образует плазмодесмы – специальные цитоплазматические каналы, пронизывающие клеточную стенку и соединяющие смежные клетки.

Существенно различаются условия функционирования плазмалеммы и мембраны животной клетки. Плазмалемма в норме испытывает давление цитоплазмы и клеточной стенки.

Компартментализация клетки – необходимое условие для жизнедеятельности и одна из основных функций мембран. Во-первых, мембраны увеличивают внутреннюю поверхность клетки, на которой локализованы ферменты и проходят химические реакции. Во-вторых, разные компартменты отличаются по химическому составу. Установлено, что компартменты имеют различный химический состав в них проходят разные биохимические реакции, поэтому с помощью мембран осуществляется физическое разделение метаболических процессов, часто противоположного направления.

Однако метаболические системы не полностью изолированы одна от другой. В мембранах, разделяющих клетку на компартменты, имеются специализированные механизмы, которые транспортируют из одного в другой субстраты, продукты реакции, а также кофакторы и соединения, имеющие регуляторное действие.

Выделяют пассивный (без затрат энергии, по градиенту концентрации) и активный (с затратой энергии и против химического и электрического градиентов) транспорт веществ через мембрану.

Пассивный транспорт осуществляется через:

1. Простую диффузию через липидную фазу, если вещество растворимо в липидах (это не касается ионов).
2. Облегченную диффузию гидрофильных веществ с помощью липофильных переносчиков (транспортёров).
3. Через гидрофильные поры (например, через ионные каналы).

Активный транспорт происходит с участием активных комплексов (насосов или помп).

Активный транспорт ионов H^+ через биологические мембраны с использованием АТФ или NAD(P)H получил название *протонной* помпы, H^+ -помпы, или H^+ -насоса).

Эта помпа участвует в таких важнейших процессах:

- как регуляция внутриклеточного pH,
- создание мембранного потенциала,
- запасание и трансформация энергии,
- мембранный и дальний транспорт веществ,
- поглощение минеральных солей корнями,
- рост и двигательная активность и др.

4. Основные свойства цитоплазмы

Основными свойствами цитоплазмы являются вязкость, эластичность, движение, избирательная проницаемость, возбудимость. Они обуславливаются спецификой ее структуры – наличием микрофиламентов и пограничных мембранных слоев.

Вязкость – это способность цитоплазмы оказывать сопротивление перемещению одних частиц (ионы, молекулы, органеллы) относительно других. По сути дела, вязкость цитоплазмы обуславливается ее физико-химическим состоянием (золя, геля), в основе которого лежит взаимодействие между микрофиламентами. Поэтому цитоплазма в отличие от других вязких сред обладает так называемой структурной вязкостью, степень которой определяется мерой ее оводненности и спецификой строения белков микрофиламентов, определяющей количество точек скрепления между ними. На разных этапах развития растений степень вязкости цитоплазмы их клеток изменяется. Этот показатель в фазе деления клетки довольно высок. В фазе растяжения он снижается в результате сильного оводнения цитоплазматического матрикса, а к моменту дифференцировки клетки снова возрастает вследствие отведения

воды из коллоидов цитоплазмы в вакуоль. Степень вязкости цитоплазмы клеток различных органов зависит от их возраста. К примеру, в молодом листе, где клетки активно делятся, она очень высокая, но по мере развития листа снижается, а в полностью сформированном листе вновь возрастает. Изменение степени вязкости цитоплазмы в онтогенезе органа отражает изменение ее в онтогенезе клетки. В онтогенезе растения вязкость цитоплазмы возрастает к периоду бутонизации, затем, к моменту цветения, снижается, а по его завершении снова увеличивается. Весьма высокая степень вязкости цитоплазмы характерна для клеток покоящихся органов (семена, луковицы, клубни).

Вязкость цитоплазмы влияет на активность метаболических процессов в клетке. При ее снижении обмен веществ активизируется, при повышении – подавляется.

Вот почему в ответственные для растения периоды жизни (активный рост, цветение) вязкость цитоплазмы невелика, а в состоянии покоя при обезвоживании организма возрастает. Благодаря увеличению вязкости снижается интенсивность метаболических процессов, что важно для переживания неблагоприятных условий (засуха, зимние холода и т. д.).

Вязкость цитоплазмы обуславливается также характером экотипа растения. У обитателей жарких и сухих мест она высокая, у мезофитов – несколько ниже, а у водных растений – лишь незначительно превышает вязкость воды. Вероятно, это объясняется различиями в структуре актиноподобных белков у представителей разных экотипов. Клетки растений сухих мест обитания благодаря более вязкой цитоплазме лучше противостоят обезвоживанию и меньше подвергаются деформирующим воздействиям, связанным с потерей воды.

На вязкость цитоплазмы влияют не только внутренние, но и внешние факторы. При низкой температуре тепловое движение микрофиламентов замедляется. Это способствует стабилизации их молекулярной сети и повышению вязкости цитоплазматического матрикса. При возрастании температуры сеть микрофиламентов разрушается, и цитоплазма переходит в разжиженное состояние. При 35–40°C и выше вязкость цитоплазмы увеличивается вследствие обезвоживания и коагуляции белков.

Вязкость цитоплазмы зависит и от присутствия в среде тех или иных катионов: одновалентные катионы (K^+ , Na^+ , Li^+) снижают ее, двух- и трехвалентные (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Al^{3+}) – повышают.

Эластичность – это способность цитоплазмы восстанавливать свою форму после деформирующих воздействий (например, после плазмолиза). Она обуславливается упругостью микрофиламентов, а также способностью клеточной мембраны менять размеры своей поверхности за счет быстрой разборки (при плазмолизе) и последующей самосборки (при деплазмолизе) отдельных участков. Эластичность цитоплазмы имеет приспособительное значение. Так, у ксерофитов она приблизительно в 3

раза выше, чем у мезофитов, что позволяет первым переносить длительное обезвоживание без существенных повреждений цитоплазмы.

Движение цитоплазмы свойственно практически всем живым активно функционирующим клеткам. У одних растений цитоплазма движется с высокой скоростью (клетки листьев водных растений, эпидермальные волоски тыквенных и гloxиниевых), у других – движение ее едва заметно.

Быстрое или почти незаметное движение цитоплазмы, которое происходит в клетках в естественных условиях, называют *первичным*. Движение же, индуцированное каким-либо фактором внешней среды (светом, температурой, химическим или механическим воздействием и т.п.), – *вторичным*.

Выделяют несколько типов движения цитоплазмы. Наиболее широко распространено колебательное движение. Его считают наименее упорядоченным, так как при этом одни частицы находятся в покое, другие скользят к периферии, третьи – к центру клетки. Движение имеет неустойчивый, случайный характер.

В зависимости от строения клетки существует несколько видов движения цитоплазмы. Рассмотрим лишь два наиболее распространенных – ротационное (циклоз) и циркуляционное.

Циклоз свойствен клеткам, имеющим крупную центральную вакуоль (например, у водных растений). Он заключается в скольжении тонкого постенного слоя цитоплазмы по периметру клетки. Вместе с током цитоплазмы перемещаются органеллы.

Циркуляционное движение присуще цитоплазме клеток, имеющих несколько крупных вакуолей (например, в волосках тычиночных нитей традесканции). Оно сводится к перемещению цитоплазмы в различных направлениях по цитоплазматическим телям, разделяющим вакуоли.

Помимо перечисленных выделяют еще ряд типов движения, например фонтанирующее и челночное. Типы движения различаются между собой условно и в одной и той же клетке могут переходить из одного в другой.

В организации движения цитоплазмы участвуют белки, образующие цитоскелет клетки.

Внутриклеточное движение зависит главным образом от скольжения одного структурного элемента по другому. Это скольжение происходит за счет взаимодействия белков. Два основных белка, ответственных за двигательную систему, существуют во всех клетках. Это *актин* и *миозин*. Вытянутые молекулы последнего либо свободно располагаются в цитоплазме, либо связываются с мембранами или с актиновыми нитями. Сокращение микрофиламентов происходит при образовании актомиозинового комплекса. Благодаря миозину, обладающему АТФ-азной активностью, химическая энергия АТФ преобразуется в

механическую энергию скольжения нитей этих двух белков относительно друг друга.

Движение цитоплазмы активизирует превращение метаболитов и тем самым ускоряет обмен веществ и энергии в клетке.

Движение цитоплазмы – активный процесс, сопровождающийся затратой энергии АТФ. Поэтому оно протекает при определенном температурном оптимуме и соответствующем значении pH среды (4,5–5,0). Непосредственным источником АТФ служит гликолиз, кислородное дыхание и фотосинтез.

Скорость движения цитоплазмы зависит также от внешних факторов. Температура, ионы, свет действуют на движение цитоплазмы косвенно, через изменение ее вязкости. При повышении температуры среды до верхней предельной для каждого вида границы вязкость цитоплазмы снижается, и движение ее ускоряется. Свет может либо ускорить движение (фотодинамизм), либо замедлить и остановить его. Характер реакции зависит от количества световой энергии и качественного состава света. Одновалентные ионы (K^+ , Na^+) оводняют и разжижают цитоплазму, ускоряя тем самым ее движение, двухвалентные (Ca^{2+} , Mg^{2+}), наоборот, замедляют и даже останавливают его. Соли меди, свинца и других тяжелых металлов, будучи высокотоксичными, вначале ускоряют движение цитоплазмы (у элодеи, валлиснерии), а затем снижают его или даже полностью подавляют, что приводит к гибели клетки.

Скорость движения цитоплазмы увеличивается под действием факторов, способствующих образованию АТФ в ходе фотосинтеза или дыхания, а именно – освещения и кислорода.

Биологическое значение движения цитоплазмы состоит в том, что оно способствует переносу веществ от одной части клетки к другой. Движение цитоплазмы имеет большое значение для поглощения и выделения веществ путем эндо- и экзоцитоза. Различные внешние воздействия способны изменять скорость движения цитоплазмы. Ускорение движения под влиянием химических веществ называют *хемотаксисом*. Следовательно, скорость передвижения цитоплазмы может регулироваться продуктами метаболизма клетки.

Избирательная проницаемость, т.е. способность цитоплазмы пропускать различные вещества с неодинаковой скоростью, обуславливается наличием в ней пограничных мембранных слоев, несущих тот или иной набор специфических транспортных белков. Избирательная проницаемость свойственна только живой цитоплазме. При высокой температуре, действии кислот, щелочей, растворителей липидов, вследствие коагуляции белковых компонентов мембран или вымывания их липидного матрикса она теряет это свойство и беспрепятственно пропускает вещества. Проницаемость цитоплазмы увеличивается при повышении температуры и освещения, при водном дефиците, а также при

старении клетки – в результате нарушения естественной структуры мембран.

Возбудимость – это способность клетки адекватно реагировать на воздействие факторов внешней и внутренней (химические и электрические сигналы, поступающие от соседних клеток) среды. Она проявляется следующим образом. В отсутствие раздражения цитоплазматическая мембрана обладает так называемым потенциалом покоя (ПП) – разность электрических потенциалов между протопластом и внешней средой. Он возникает в результате асимметричного распределения по обеим сторонам мембраны определенных ионов из-за ее неодинаковой проницаемости по отношению к ним, а также из-за принудительного нагнетания их в том или ином направлении ионными насосами. При этом на внешней стороне сосредотачиваются ионы Ca^{2+} или Na^{+} (в зависимости от природы объекта), а на внутренней – ионы K^{+} и Cl^{-} , благодаря чему последняя заряжается отрицательно по отношению к внешней стороне и мембранный потенциал принимает отрицательный знак. Обычно он равен $-50 \dots -200$ мВ.

Под действием раздражителя, воспринимаемого рецептором, проницаемость мембраны для Ca^{2+} и Cl^{-} возрастает в десятки раз. Рецепторами могут быть молекулы белков, гликолипидов, пигментов, лектинов, локализованные в цитоплазме или в мембранной системе клетки или ее органелл. Формирование клеточного ответа на раздражение – сложный процесс, который условно можно разделить на три этапа: 1) восприятие раздражения; 2) внутриклеточная передача этого сигнала и его усиление; 3) ответная реакция клетки на молекулярном, метаболическом и физиологическом уровнях. В результате восприятия раздражения может возникнуть возбуждение (состояние повышенной физиологической активности), если сила раздражителя выше пороговой. В ответ на раздражение в клетке возникает потенциал действия (ПД). Потенциал действия – это быстрое колебание (спайк) мембранного потенциала, возникающее в ответ на раздражение, выше порогового.

Предполагается, что это происходит благодаря такому изменению конформации специфических транспортных белков, при котором ионы получают возможность, как по туннелю, беспрепятственно перетекать туда, где их концентрация ниже: Ca^{2+} – из внешней среды в клетку, а Cl^{-} – из клетки наружу. В таком случае заряд мембраны сначала снижается до 0 (деполяризация), а затем на некоторое время становится даже положительным, поскольку внешняя сторона оказывается электроотрицательной по отношению к внутренней (так называемая инверсия полярности). Потенциал противоположного знака, возникающий на мембране в результате раздражения, называется потенциалом действия (ПД). Он компенсирует ПП или даже превосходит его. Поэтому при возникновении ПД заряд мембраны достигает 60–200 мВ, составляя 100–150 В. Промежуток времени от раздражения до начала реакции называется

латентным периодом. Его продолжительность колеблется от долей секунды до сотен секунд.

Продолжительность существования ПД ограничивается несколькими десятками секунд. После кратковременного повышения проницаемости мембраны для ионов Ca^{2+} и Cl^- возрастает ее проницаемость для ионов K^+ . Они передвигаются по градиенту концентрации из клетки в окружающую среду и накапливаются на внешней стороне мембраны, так что ее положительный заряд по отношению к внутренней стороне постепенно увеличивается. Данный процесс можно рассматривать как первый шаг к восстановлению ПП (реполяризация). Однако полное снятие ПД и восстановление ПП происходит только после включения ионных насосов, которые перемещают ионы Ca^{2+} из клетки, а ионы K^+ и Cl^- – в клетку. В результате исходное распределение ионов на мембране восстанавливается, т. е. ПД сменяется ПП. Следует отметить, что во время деполяризации, инверсии полярности и начала реполяризации мембрана утрачивает способность к возбуждению (так называемый рефрактерный период – период, когда клетка не отвечает на новое раздражение), поскольку каналы, по которым передвигаются ионы, вначале полностью загружаются ими, а затем закрываются и инактивируются. Чувствительность мембраны к раздражению появляется лишь спустя некоторое время после восстановления конформации транспортных белков. На восстановление исходного потенциала покоя у растений затрачивается не более 20 с. Данный процесс связан с затратой энергии АТФ. Поэтому факторы, подавляющие его синтез (понижение температуры, недостаток кислорода, дыхательные яды и др.), снижают способность цитоплазмы к восприятию раздражения.

Возбудимость отдельной клетки многоклеточных растений трудно наблюдать из-за того, что у большинства из них отсутствует активная двигательная реакция. Однако о ней можно судить по увеличению скорости движения цитоплазмы, усилению сократительной активности белков, увеличению активности ферментов и интенсивности физиологических процессов.

5. Основные принципы регуляторных механизмов клетки

Целостность всякого, в том числе и растительного, организма обеспечивается системами регуляции, управления и интеграции.

Регуляция обеспечивает гомеостаз организма, т.е. сохранение постоянства параметров внутренней среды, а также создает условия для его развития (эпигенеза).

В ходе эволюции сначала должны были возникнуть *внутриклеточные системы регуляции*. К ним относятся регуляция на уровне ферментов, генетическая и мембранная регуляции. Все эти системы регуляции тесно связаны между собой. В основе всех форм внутриклеточной регуляции лежит единый первичный принцип, который можно назвать *рецепторно-конформационным*. Суть состоит в

том, что белковая молекула – будь то фермент, рецептор или регуляторный белок – «узнает» специфический для нее фактор и, взаимодействуя с ним, изменяет свою конфигурацию. В мультикомпонентных комплексах ферментов, генов и мембран конформационные изменения молекул-рецепторов кооперативно передаются на весь комплекс, влияя на его функциональную активность.

Регуляция активности ферментов (рисунок 12).

Изостерическая регуляция активности ферментов осуществляется на уровне их каталитических центров. Интенсивность работы фермента определяется наличием коферментов, кофакторов (специфически действующих катионов) и активаторов или ингибиторов, действующих на уровне каталитического центра. Активность тех или других ферментов может быть связана с конкуренцией за общие субстраты и коферменты, что является одним из способов взаимодействия различных метаболических циклов (рисунок 13).

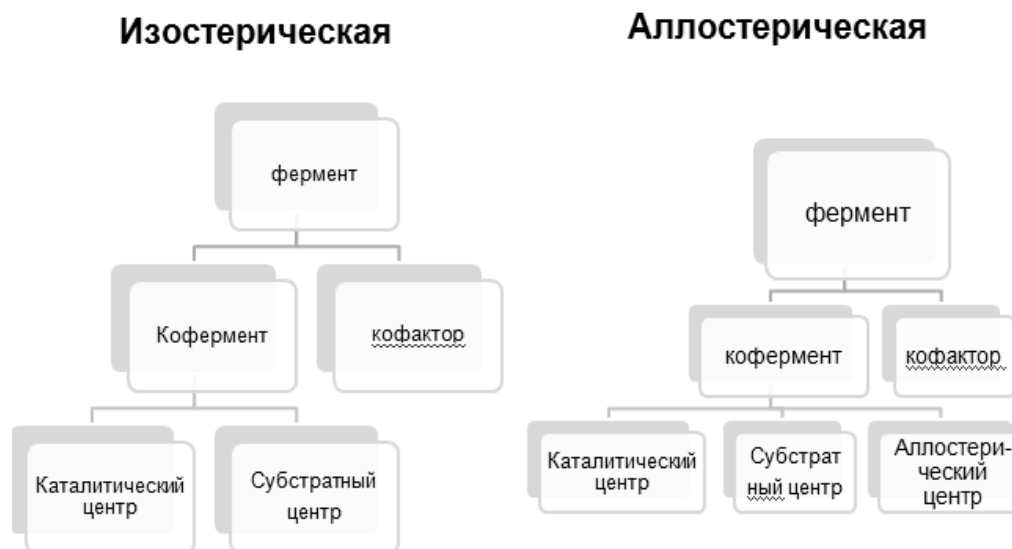


Рисунок 12. – Регуляция активности ферментов



Рисунок 13. – Изостерическая регуляция

Кроме каталитического центра, образованного сочетанием аминокислотных радикалов или присоединением кофермента, у ферментов различают еще два центра: *субстратный и аллостерический*. Под субстратным центром понимают участок молекулы фермента, ответственный за присоединение вещества (субстрата), подвергающегося ферментативному превращению. Часто этот участок называют «якорной площадкой» фермента, где, как судно на якорь, становится субстрат.

Аллостерический центр представляет собой участок молекулы фермента, в результате присоединения к которому определенного низкомолекулярного (а иногда и высокомолекулярного) вещества изменяется третичная структура белковой молекулы (рисунок 12, 14). Вследствие этого изменяется конфигурация активного центра, сопровождающаяся либо увеличением, либо снижением каталитической активности фермента. Это явление лежит в основе так называемой *аллостерической регуляции* каталитической активности ферментов.

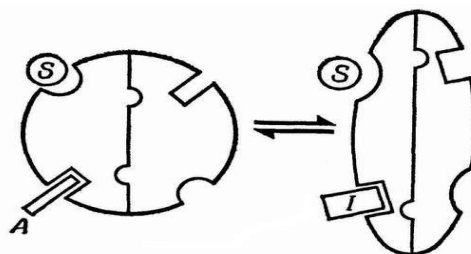


Рисунок 14. – Механизм аллостерического эффекта: слева – активатор *A* стабилизирует более активное конформационное состояние фермента; справа – ингибитор *I* стабилизирует менее активное состояние; *S* – субстрат

Генетическая регуляция включает в себя регуляцию на уровне репликации, транскрипции, процессинга и трансляции. Молекулярные механизмы регуляции здесь те же (рН, ионы, модификация молекул, белки регуляторы) (рисунок 15).

Интенсивность и направленность трансляции зависят от:

1) концентрации информационных матриц, т. е. специфических мРНК, уровень которых определяется их синтезом, транспортом, хранением, активацией и распадом; 2) присутствия всех компонентов аппарата трансляции (рибосом, тРНК, аминокислот, АТР, ГТР, синтетаз, регуляторных белков); 3) физико-химических условий (рН, ионов).

Мембранная регуляция осуществляется благодаря сдвигам в мембранном транспорте, связыванию или освобождению ферментов и регуляторных белков путем изменения активности мембранных ферментов. Все рассмотренные функции мембран – транспортная, осмотическая, энергетическая и др. – одновременно являются и различными сторонами механизма регуляции внутриклеточного обмена веществ. Причем особое значение во всех этих механизмах имеет система мембранных хемо-, фото- и механорецепторов, позволяющих клетке

оценивать качественные и количественные изменения во внешней и внутренней среде и в соответствии с этим изменять свойства мембран.



Рисунок 15 – Виды механизмов регуляции у растений на клеточном и организменном уровне

Контактная регуляция активности ферментов имеет место, в частности, в цистернах ЭР и в АГ, где идет достройка и модификация секретируемых белков. Связывание мембранами или освобождение ферментов, как уже отмечалось, также меняет их активность.

Дистанционная мембранная регуляция активности внутриклеточных ферментов осуществляется путем доставки субстратов и коферментов, удаления продуктов реакции, ионных и кислотнощелочных сдвигов в компартментах, фосфорилированием ферментов и другими способами. Ca^{2+} специфически необходим для регуляции таких процессов, как движение цитоплазмы, митоз, секреция.

Мембранная регуляция генной активности на уровне репликации, транскрипции, процессинга и трансляции также осуществляется контактным и дистанционным способами.

Дистанционная мембранная регуляция включает в себя транспорт предшественников синтеза ДНК, РНК и белков, освобождение регуляторных белков. Мембранное управление хромосомным и рибосомальным аппаратами осуществляется также с помощью ионных и кислотно-щелочных сдвигов. Так, активность РНК-полимеразы II, синтезирующей мРНК, повышается с увеличением ионной силы, причем необходимы Mn^{2+} и pH 7,5, в то время как ответственная за синтез рРНК РНК-полимераза I максимальную активность развивает при низкой ионной силе в присутствии Mg^{2+} и при pH 8,5. Эти данные указывают на то, что

ионные отношения и pH, зависящие от регуляторной активности мембран, могут быть важным звеном в управлении генным аппаратом. Существует мнение, что сдвиги в ионном гомеостазе клеток в ответ на внешние воздействия служат первичным внутриклеточным индуктором процессов митоза и дифференциальной активности генов. В частности, сдвиг pH в кислую сторону в ряде случаев вызывает деление клеток. Синтез белков также зависит от качественного состава и количественного содержания ионов. Mg^{2+} необходим для сборки рибосом и полирибосом. Инициации трансляции благоприятствует низкая концентрация ионов K^+ (NH_4^+) порядка 30 – 50 ммоль/л и pH 7,4 – 7,6, а для последующего процесса элонгации полипептида в рибосомальном комплексе оптимальна повышенная концентрация K^+ или NH_4^+ (до 150 ммоль/л) и pH 8,3-8,4.

С появлением многоклеточных организмов развиваются и совершенствуются межклеточные системы регуляции. Они включают в себя, по крайней мере, трофическую, гормональную и электрофизиологическую системы.

Тема 3. Водный обмен растений (2 ч)

Лекция 2-3. Водный обмен растений

Вопросы для рассмотрения.

1. Формы воды в клетке.
2. Водный потенциал клетки.
3. Растительная клетка как осмотическая система.
4. Поступление воды в растительную клетку.
5. Поступление воды в растение.
6. Корневое давление, его механизмы. Верхний и нижний двигатели водного тока. Передвижение воды по растению.
7. Транспирация, ее виды, влияние внешних условий.

1. Формы воды в клетке

Вода содержится во всех живых клетках, в мертвых сосудах, в межклетниках. Как известно, молекула воды является диполем: один ее полюс заряжен положительно, а другой – отрицательно. Это влияет на состояние воды в клетке, так как в ней содержится много ионов, кроме того, положительно и отрицательно заряженные группы атомов входят в состав биополимеров. Вода в клетках встречается в двух видах: свободная и связанная.

Связанная вода делится на:

- 1) осмотически-связанную (гидратирует растворенные вещества – ионы, молекулы);
- 2) коллоидно-связанную, включающую интрамецеллярную воду, находящуюся внутри коллоидной системы (в том числе

иммобилизованную воду (замкнутую внутри макромолекул), и интермицеллярную воду (находится на поверхности коллоидов и между ними);

3) капиллярно-связанную (находится в клеточных стенках и сосудах проводящей системы).

Коллоидно- и осмотическисвязанная вода, образующая оболочки вокруг коллоидов и ионов, получила название гидратационной.

Свободная вода обладает свойствами чистой воды. Она легко передвигается, вступает в химические реакции, испаряется и замерзает. Она не входит в состав водных оболочек и называется негидратационной.

Существуют две группы гипотез, объясняющих структуру жидкой воды:

1. Жидкая вода обладает однородной (ажурной или гексагональной) льдоподобной структурой, в пустотах которой находятся молекулы воды, не образующие решетку (плотнупакованная вода) (О.Я. Самойлов, 1957) (рисунок 16).

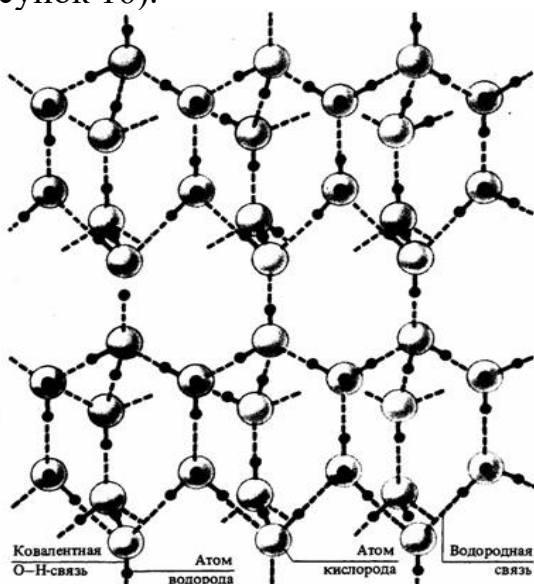


Рисунок 16. – Гексагональная структура льда (Самойлов, 1957)

2. Решеточно-упорядоченная структура (мерцающие кластеры). За счет водородных связей молекула воды притягивает к себе еще четыре ее молекулы. В результате возникают короткоживущие агрегаты (тетраэдры). Водородные связи непрерывно возникают и разрушаются; время полужизни каждой из них менее 10^{-9} с. Поэтому такие группы называли «мерцающими кластерами».

3. Модель искаженных водородных связей – водородные связи при плавлении льда не разрушаются, а лишь искажаются → изменение угла между линией, соединяющей центры соседних молекул и направлением Н-связи между этими молекулами.

Состояние воды в разных структурах клетки неодинаково. В цитоплазме в основном находится коллоидно-связанная вода, но имеется

свободная и осмотически связанная; в клеточном соке – осмотически связанная и свободная вода. Клеточные стенки удерживают воду за счет высокой гидрофильности ее пектиновых веществ и целлюлозы. Они содержат 2 фракции воды: *подвижную* (вода крупных капиллярных пространств между микрофибриллами целлюлозы) и *малоподвижную* (микрокапилляры и вода, удерживаемая водородными связями в микрофибриллах целлюлозы).

Физиологическое значение свободной и связанной воды различно. Скорость химических реакций, интенсивность физиологических процессов зависят от состояния и структуры воды, и главным образом, от содержания свободной воды.

Как же вода поступает в клетку? В настоящее время говорят о *трех механизмах*: осмотическом, коллоидно-химическом (набухании), электроосмотическом.

2. Водный потенциал клетки

Поглощение воды из внешней среды – обязательное условие существования любого живого организма. Главным способом поступления воды в живые клетки является ее осмотическое поглощение.

Так на пути в клетку или органеллу вода, как и др. вещества, должна пройти через плазмалемму, а для поступления в вакуоль – еще и через цитоплазму и тонопласт. Односторонняя диффузия молекул воды или другого растворителя через *полупроницаемую* мембрану (проницаемую для воды или иного растворителя) называется **осмосом** (от греч. *ostos* – давление, толчок). Причиной осмоса является разность концентраций растворов по обе стороны полупроницаемой мембраны. Впервые это явление наблюдал в 1748 г. А. Ноллет – движение растворителя через мембрану из разбавленного раствора в более концентрированный.

Система, в которой можно наблюдать осмос, называется *осмотической*. Она состоит из растворов разных концентраций или из раствора и растворителя, разделенных полупроницаемой мембраной. Пространство, окруженное такой мембраной и заполненное каким-нибудь раствором, называется *осмотической ячейкой*.

Изучение осмоса в растительной клетке началось давно. В 1826 г. это явление изучал французский ботаник Г. Дютроше. В 1877 г. немецкий ботаник В. Пфеффер создал более совершенную модель растительной клетки, названную *осмометром Пфеффера* или *«искусственной клеткой»*. Основой ее служил пористый фарфоровый сосуд. Во внутреннюю полость сосуда наливался раствор желтой кровянистой соли $K_4[Fe(CN)_6]$, и сосуд помещался в раствор $CuSO_4$. При взаимодействии этих веществ в порах фарфорового сосуда образовывалась гелеобразная масса железистосинеродистой меди $Cu_2[Fe(CN)_6]$, служившая полупроницаемой мембраной. Этим достигалась достаточная прочность и полупроницаемость сосуда.

Поступление воды в такого рода осмотическую ячейку приводит к увеличению объема жидкости и поднятию ее уровня в манометрической трубке до тех пор, пока *гидростатическое давление* P столба жидкости не повысится настолько, чтобы воспрепятствовать дальнейшему увеличению объема раствора. В достигнутом состоянии равновесия полупроницаемая мембрана в единицу времени пропускает одинаковые количества воды в обоих направлениях. Гидростатическое давление в этом случае соответствует потенциальному *осмотическому давлению* π .

Датский химик Я. Вант-Гофф, обобщив результаты Пфееффера, предложил уравнение для расчета осмотического давления (π):

$$\pi = RTci,$$

где c – концентрация раствора в молях, R – газовая постоянная, T – абсолютная температура, i – изотонический коэффициент, равный $1+\alpha (n-1)$, α – степень электролитической диссоциации, n – число ионов, на которые распадается молекула электролита.

Потенциальное осмотическое давление выражается в Паскалях (Па) и отражает максимально возможное давление, которое имеет раствор данной концентрации, или максимальную способность раствора в ячейке поглощать воду.

Для характеристики осмотических явлений пользуются понятиями, характеризующими термодинамические особенности системы.

Химическим потенциалом данного вещества (ψ) называют энергетический уровень (свободная энергия) молекул этого вещества, который выражается в скорости диффузии.

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

$$\mu_w = \mu_w^0 + RT \ln a_w,$$

где μ_w^0 – химический потенциал чистой воды (принят равным нулю); a_w – активность молекул воды; множитель RT необходим, чтобы перевести активность в единицы энергии.

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

Водный потенциал выражает способность воды в данной системе произвести работу в сравнении с работой, которую производит чистая вода в этих же условиях:

$$\psi_w = \frac{(\mu_w - \mu_w^0)}{\bar{V}_w}$$

$\bar{V}_w$ – парциальный молярный объем воды, т. е. объем 1 моля воды ($18,0 \text{ см}^3/\text{моль}$).

Химический потенциал воды называется водным потенциалом (ψ_{H_2O}). 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 ($1 \text{ атм} = 1,013 \text{ бар} = 10^5 \text{ Па}$). В действительности мы не можем измерить энергию молекул воды, например в стакане, поэтому водный потенциал чистой воды взят за ноль при стандартных величинах температуры и давления. Измерить можно только разность энергий молекул воды, находящихся в разных условиях. Чем ниже энергия молекул воды, тем ниже водный потенциал. Добавление к воде растворимых веществ уменьшает ее химический потенциал, так ионы связывают воду. Следовательно, химический потенциал чистой воды наибольший. Поэтому химический потенциал любого раствора – *отрицательная величина* и с увеличением концентрации растворенных веществ становится все более отрицательным.

Согласно второму закону термодинамики молекулы воды перемещаются всегда в направлении от более высокого водного потенциала к более низкому.

В 1960 г. был введен термин «водный потенциал клетки». *Водный потенциал клетки* ($\psi_{H_2O_{\text{ккл}}}$) – это разность между свободной энергией воды внутри клетки и вне ее при той же температуре и атмосферном давлении.

Величина водного потенциала клетки определяется степенью ее насыщенности водой: чем больше клетка насыщена водой, тем менее отрицателен ее водный потенциал.

Водный потенциал клетки показывает насколько энергия воды в клетке меньше энергии чистой воды. Таким образом, водный потенциал клетки – это мера энергии, с которой вода устремляется в клетку.

Водный потенциал включает компоненту, которая определяется присутствием растворенного вещества, называемую особым термином – «*осмотический потенциал*» (ψ_{π}) и потенциал, связанный с гидростатическим давлением (ψ_p).

Осмотический потенциал раствора связан прямой зависимостью с концентрацией растворенного вещества. С увеличением этой концентрации осмотический потенциал становится все более отрицательной величиной. На величину осмотического давления влияет концентрация растворенных в воде веществ. Эти вещества называются осмотически активными (осмотиками). К ним относятся органические кислоты, аминокислоты, сахара, соли.

Два раствора с одинаковыми осмотическими потенциалами, т.е. способные развивать одинаковое осмотическое давление, называют *изотоническими*. Раствор, имеющий больший осмотический потенциал по отношению к другому, будет *гипертоническим*, меньший – *гипотоническим*.

Водный потенциал клетки, ткани или органа, целого растения является величиной интегральной. Он состоит из компонент осмотического Ψ_{π} , матричного Ψ_m , тургорного Ψ_p и гравитационного Ψ_g потенциалов:

$$\Psi_w = \Psi_{\pi} + \Psi_m + \Psi_p + \Psi_g,$$

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 набуханию клеточной оболочки и характеризуется влиянием на активность воды тургорного (гидростатического) давления.

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

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

3. Растительная клетка как осмотическая система

Если взять осмометр Пфееффера и фарфоровый сосуд наполнить раствором сахарозы, играющим роль клеточного сока и поместить в цилиндр с водой, то вода станет поступать в фарфоровый сосуд. То же самое наблюдается и в клетке: если ее поместить в воду, вода поступает в вакуоль (рисунок 17).

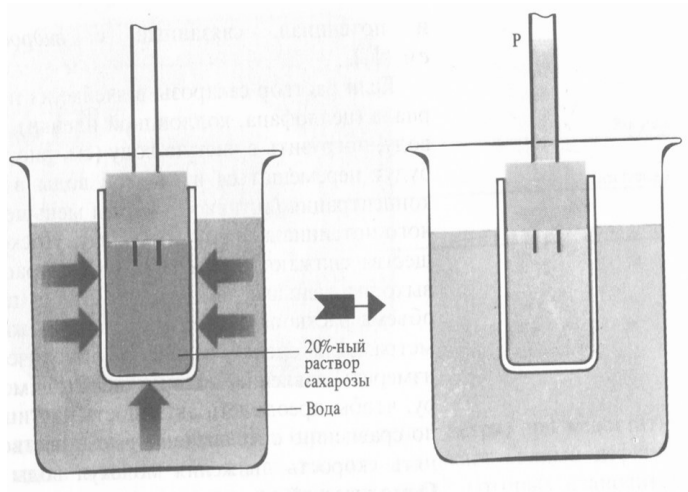


Рисунок 17. – Демонстрация осмотического давления во внутреннем сосуде осмометра после его наполнения раствором сахарозы и погружения в чистую воду. Раствор сахарозы отделен от воды мембраной проницаемой для воды, но не проницаемой для сахарозы; Р – гидростатическое давление.

Таким образом, было показано, что клетка представляет собой осмотическую систему. Теперь мы хорошо знаем, что более концентрированный раствор – это клеточный сок, менее концентрированный находится в свободном пространстве клеточной стенки, а роль полупроницаемой мембраны выполняет сообща плазмалемма, тонопласт и цитоплазма. Так как в цитоплазме находится очень много разных органелл, окруженных мембранами, то всю ее в данном случае можно считать полупроницаемой. Однако, любая органелла цитоплазмы, окруженная мембраной, представляет собой осмотическую ячейку. В результате осмотическое передвижение воды происходит также между отдельной органеллой и цитозолем.

После работ В. Пфелфера поступление воды в клетку стали объяснять только разностью осмотических давлений клеточного сока и наружного раствора: если клетка находится в гипотоническом растворе или в воде, вода входит в нее (*эндоосмос*); если клетка находится в гипертоническом растворе, то вода выходит из клетки (*экзоосмос*). В последнем случае вакуоль сжимается, объем протопласта уменьшается, и протопласт отделяется от клеточной стенки. Происходит плазмолиз.

Такое объяснение поступления воды в клетку в течение многих лет считалось единственно правильным. Однако в 1918 г. А. Ушпрунг и Г. Блюм (Германия) доказали, что поступление воды в клетку зависит не только от разности осмотического давления в разных компартментах клетки. Поступая в клетку, вода тем самым увеличивает объем вакуоли, которая давит на цитоплазму и заставляет ее протопласт прижиматься к клеточной стенке. Клеточная стенка растягивается, отчего клетка переходит в напряженное состояние – *тургор*. Давление протопласта на клеточную стенку получило название – тургорного (Р) (рисунок 18).

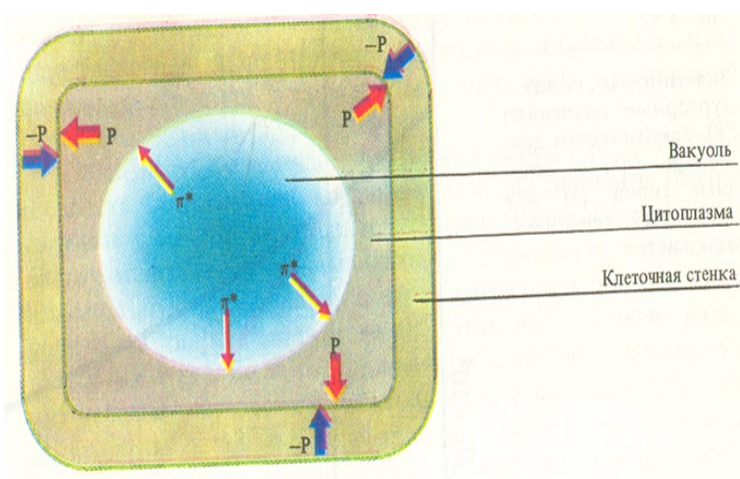


Рисунок 18. – Схема растительной клетки как осмотической системы:
 π^* – осмотическое давление; Р – тургорное давление; $-P$ – противодействие клеточной стенки

Наблюдения за явлениями плазмолиза и тургора позволяют изучить многие свойства клетки. Явление плазмолиза показывает, что клетка жива и цитоплазма сохранила полупроницаемость. В мертвых клетках мембрана не обладает полупроницаемостью, не контролирует потоки веществ, осмотический выход воды не происходит. По скорости и форме плазмолиза можно судить о вязкости цитоплазмы.

Сила, с которой вода входит в клетку, называют *сосущей силой* S . Она тождественна водному потенциалу клетки (ψ_{H_2O}). Величина сосущей силы определяется осмотическим давлением клеточного сока (π) и тургорным (гидростатическим) давлением в клетке (P), которое равно противодействию клеточной стенки, возникающему при ее эластическом растяжении: $S = \pi - P$ (рисунок 18).

При замене этих обозначений соответствующими термодинамическими величинами уравнение приобретает следующий вид:

$$-\psi_{H_2O_{кл}} = -\psi_{\pi} + \psi_P$$

В условиях разной оводненности соотношения между всеми компонентами уравнения меняются. Когда клетка полностью насыщена водой (полностью тургесцентна), ее сосущая сила равна нулю, а тургорное давление равно потенциальному осмотическому: $S = 0$; $P = \pi$. Состояние полного тургора наблюдается в клетках при достаточной влажности почвы и воздуха. Если подача воды в клетки уменьшается (при усилении ветра, при недостатке влаги в почве и т.д.), то вначале возникает водный дефицит (*водный дефицит* – разница между содержанием воды в период максимального насыщения ее тканей и ее содержанием в растении в данное время) в клеточных стенках, водный потенциал которых становится ниже, чем в вакуолях, и вода начинает перемещаться в клеточные стенки. Отток воды из вакуоли снижает тургорное давление в клетках, и, следовательно, увеличивает их сосущую силу, при этом наблюдается явление *плазмолиза* (обратимое отставание протопласта от клеточной стенки, характерное только живым клеткам). При длительном недостатке влаги большинство клеток теряет тургор и растение подвядает. В этих условиях $P = 0$; $S = \pi$.

В условиях водного дефицита в молодых тканях резкое усиление потери воды, например при сухове, может приводить к тому, что тургорное давление в клетках становится отрицательной величиной и протопласты, сокращаясь в объеме, не отделяются от клеточных стенок, а тянут их вслед за собой. Клетки и ткани сжимаются, клеточная оболочка прогибается. Это явление называется *циторризом*.

Помимо осмотического фактора, поглощение цитоплазмой воды может быть связано с гидратацией белков и других биокolloидов. При учете воды, поглощаемой клетками в результате процессов гидратации, в уравнение водного потенциала наряду с другими компонентами вводится и потенциал набухания ψ_m , или матричный потенциал. Матричный потенциал определяется влиянием на поступление воды

высокомолекулярных компонентов клетки: белков цитоплазмы, полисахаридов клеточной стенки, и особенно пектиновых веществ. Этот потенциал имеет значение не только для семян, но и для молодых меристематических клеток, в которых отсутствуют вакуоли и которые заполнены цитоплазмой.

Величина осмотического потенциала неоднозначна у разных видов растений и в разных частях одного и того же растения.

Осмотическая концентрация вакуолярного сока для клеток корней составляет 0,3–1,2 МПа, а для клеток надземных органов – 1,0–2,6 МПа. Это обуславливает существование вертикального градиента осмотической концентрации и сосущей силы от корней к листьям. Очень высоко осмотическое давление в клетках галофитов, растущих в условиях засоления: оно достигает 15 МПа.

Таким образом, в растительных клетках в зависимости от степени насыщения их водой может развиваться та или иная сосущая сила, обеспечивающая поглощение воды по принципу отрицательной обратной связи. Клетки при этом действуют как саморегулирующиеся осмотические системы.

4. Поступление воды в растительную клетку

Клетка, попав в водную среду, начинает всасывать воду с силой, равной осмотическому потенциалу вакуолярного сока. Если бы она не имела жесткой клеточной стенки, это продолжалось бы до тех пор, пока концентрации клеточного сока и наружного раствора не сравнялись бы (практически до бесконечности) или развивающееся в клетке гидростатическое давление не разорвало бы ее.

Осмотическое поступление воды связано в основном с *растворенными* веществами клеточного сока, т.е. с вакуолью. Однако около 80% сухой массы протопласта составляют высокомолекулярные соединения: белки, полисахариды, нуклеиновые кислоты, нерастворимые в воде. Они тоже влияют на поступление воды в клетку. Имея положительно и отрицательно заряженные группы атомов ($-\text{COO}^-$, $-\text{NH}_3^+$), гидрофильные коллоиды притягивают диполи воды. Молекулы воды могут удерживаться около молекулы полимера также с помощью водородных связей, которые возникают между атомами водорода и азота или кислорода. Поглощение жидкости или пара высокомолекулярным веществом, сопровождаемое увеличением его объема, называется *набуханием*. Набухание может рассматриваться как особый вид диффузии, так как движение воды идет по градиенту концентрации. Присутствие органических веществ, связывающих воду, понижает водный потенциал.

Силу набухания называют *матричным потенциалом* (ψ_m). Она может достигать –100 МПа, например, при поглощении воды сухими семенами. Матричный потенциал всегда отрицателен, так как коллоиды, связывая воду, уменьшают ее активность. Поэтому уравнение водного потенциала клетки (3) можно уточнить: $-\psi_{\text{кл}} = -\psi_{\pi} + \psi_p - \psi_m$.

Набухание участвует в поступлении воды в цитоплазму и в клеточную стенку. Клеточная стенка способна к набуханию, так как гемицеллюлозы и пектиновые вещества гидратируются благодаря наличию диссоциирующих карбоксильных и полярных гидроксильных групп. Кроме того, набухание клеточной стенки может быть вызвано накоплением воды в межфибриллярных и межмиецеллярных пространствах. В вакуоли, как правило, нет набухающих веществ.

Некоторые части растений, например, сухие семена, поглощают воду исключительно с помощью набухания. Особенно сильной способностью к набуханию отличаются семена бобовых с высоким содержанием белков. Набухание и обезвоживание клеточной стенки мертвых клеток при изменении влажности воздуха обычно являются причинами гигроскопических движений у растений.

Итак, в зависимости от *возраста и строения клетки* разные механизмы поступления воды играют большую или меньшую роль. Но в зрелой клетке с большой центральной вакуолью главным механизмом является *осмотический*. В эмбриональной клетке, не имеющей центральной вакуоли, но быстро синтезирующей белковые молекулы, способные притягивать воду, основным механизмом ее поступления становится *набухание*. В онтогенезе органа может происходить смена механизмов поступления воды. Например, прорастающее семя поглощает воду за счет набухания, а потом включается в работу и осмотический механизм.

Механизм осмотического поступления воды в клетку основной, но не единственный у растения. Существуют и другие пути поглощения воды живой клеткой. Из них, прежде всего, необходимо назвать *электроосмотический*. Как уже отмечалось, в силу различной проницаемости плазмалеммы и тонопласта по отношению к ионам внешней сторона первой заряжается более положительно по сравнению с внутренней стороной второго и, таким образом, между ними создается трансмембранный потенциал, благодаря этому возникает поток заряженных частиц воды – диполей из внешней среды через поры мембран в вакуоли с участием аквапоринов.

Поступление воды в клетку осмотическим и электроосмотическим путями – активные физиологические процессы. Они связаны с метаболическим превращением, обеспечивающим поддержание в клетке соответствующего осмотического потенциала, а также с активным транспортом ионов через мембраны, способствующим созданию трансмембранного потенциала. Доказательством того, что эти процессы связаны с превращением веществ, является снижение или полное прекращение поступления воды в клетку в случае подавления дыхания. Это достигается при действии на клетку дыхательными ядами или помещении ее в атмосферу с пониженной концентрацией кислорода.

Таким образом, факторы стимулирующие дыхание, ускоряют поступление воды в клетку и, наоборот, факторы, ингибирующие его, уменьшают ее поступление. Следовательно, для поступления воды в клетки нужна энергия АТФ.

Осмотические процессы лежат в основе многих процессов, например поступления воды, движения органов растения, движения устьиц.

Итак, поступление воды в растительную клетку происходит тремя путями:

1. осмотическим;
2. набуханием;
3. электроосмотическим.

В онтогенезе органов растений может происходить смена механизмов поступления воды.

5. Поступление воды в растение

Водный обмен растений складывается из трех взаимосвязанных процессов: поступления, передвижения и распределения в растении, транспирации.

Для большинства растений суши основным источником воды (до 95%) являются различные формы почвенной влаги. Эта влага поглощается корнями растения и распространяется по нему с помощью проводящей системы. Кроме того, источником воды могут служить осадки, роса, туман. Ее растения поглощают с помощью надземных органов – побегов, почек, листьев. При определенных условиях данный способ поглощения играет решающую роль. Обычно же доля воды, поглощаемой надземными органами, увеличивается осенью и зимой, когда всасывающая способность корневой системы снижается. Однако в этот период вода не играет существенной роли в жизни растения.

Почвенная вода в зависимости от ее доступности усваивается растениями по-разному. Наиболее доступна гравитационная, капиллярная и грунтовая вода, представляющая собой так называемую свободную почвенную влагу. Менее доступна пленочная, а также гигроскопическая и коллоидносвязанная вода. Химически связанная вода в виде кристаллогидратов вообще недоступна для растений. Все эти формы воды относятся к связанной почвенной влаге. Однако некоторые организмы обладают огромной сосущей силой (около 15 МПа), превышающей силу абсорбции молекул воды на поверхности почвенных частиц. Для таких организмов вполне доступна и связанная почвенная влага. К ним относятся обитатели засоленных мест, а также ряд микроорганизмов.

Способность растений поглощать почвенную влагу определяется интенсивностью ветвления корневой системы, глубиной ее проникновения и строением корня.

Поглощение воды корнем. Поступление воды в растение с помощью корня обеспечивается его внешним и внутренним строением.

Характерной особенностью корня является его способность к интенсивному ветвлению и образованию многочисленных придаточных или боковых корней, а также корневых волосков. По подсчетам немецкого физиолога Г. Дитмера (1937), поверхность корней одного растения озимой ржи превышает площадь ее надземной части примерно в 130 раз, а общая длина их достигает 600 км. Причем на корнях этого растения образуется в среднем около 15 млрд. корневых волосков общей протяженностью 10 тыс. км и площадью 100 м². Благодаря столь сильному ветвлению корни могут вступать в контакт с массой почвенных частиц и использовать всю доступную влагу. Следует подчеркнуть, что высокая степень поглощения влаги корнями в определенной мере обусловливается их гидротропизмом, т.е. способностью расти в направлении более увлажненных участков почвы.

Корень, как известно, подразделяется на несколько анатомически и функционально специализированных зон. Основную роль в поглощении воды играет *зона корневых волосков*, так называемая *зона всасывания*. Ее протяженность зависит от вида растения и колеблется в пределах 2–10 см. Так что чем больше в корне молодых корешков, несущих корневые волоски, тем выше его поглощающая способность. Определенное количество воды поглощает лежащая ниже зоны всасывания *зона ветвления*, в которой развиваются менее водопроницаемые слои перидермы. Незначительное количество воды всасывают зоны растяжения и деления, а также корневой чехлик. Этой воды хватает лишь для удовлетворения их собственных потребностей.

От поверхности корня через клетки коры, эндодерму и перицикл вода должна дойти до сосудов ксилемы (рисунок 19). Через клетки коры возможны два пути транспорта воды и минеральных веществ: через цитоплазму по плазмодесмам (симпластный транспорт) и по клеточным стенкам (апопластный транспорт). Вода поступает в цитоплазму клеток ризодермы и паренхимных клеток корня по законам осмоса.

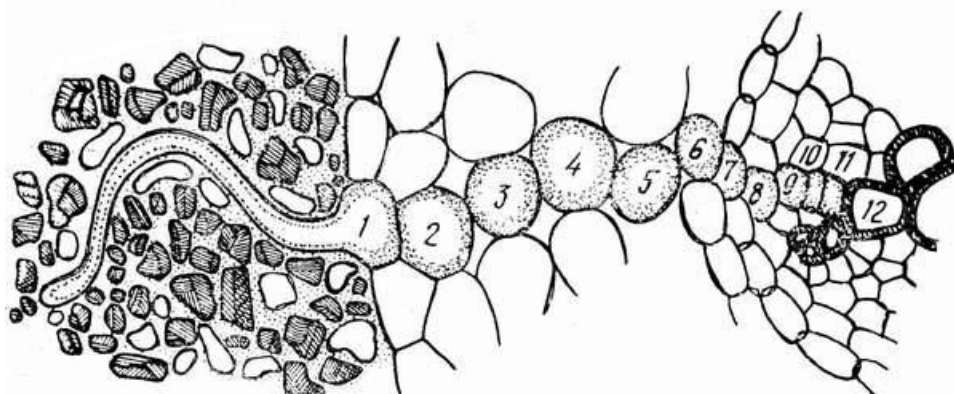


Рисунок 19. – Путь воды от корневого волоска (1) до сосудов (12) через клетки коры (2 – 6), эндодерму (7), перицикл (8) и паренхиму осевого цилиндра (9 – 11)

Более быстрый радиальный транспорт воды осуществляется через корень по апопласту, т.к. сопротивление клеточных стенок для воды значительно ниже, чем у цитоплазмы. Однако на уровне эндодермы этот тип транспорта становится невозможным из-за непроницаемых для воды поясков Каспари. Регуляция подачи воды на уровне эндодермы осуществляется с одной стороны, сменой быстрого апопластного транспорта на медленный симпластный, а с другой – тем, что диаметр центрального цилиндра, куда должна подаваться вода через эндодерму, в 5–6 раз меньше диаметра поверхности коры и всасывающей поверхности корня. Первым барьерную функцию эндодермы выявил Д. Пристли в 1920 г. В последнее время эта функция была неоднократно подтверждена.

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.

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 (рисунок 20).

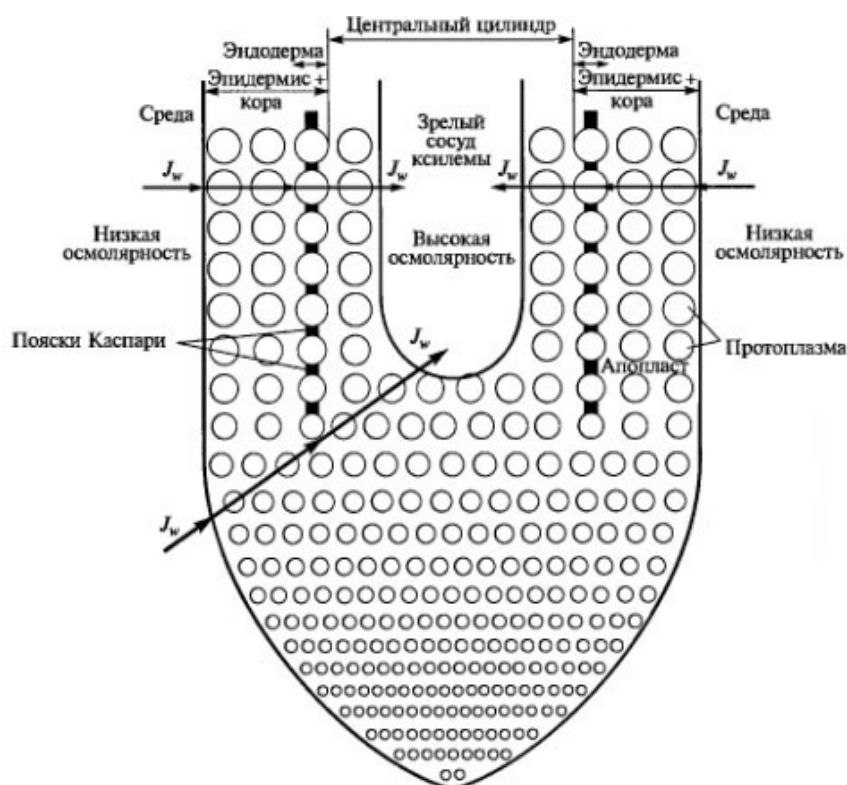


Рисунок 20. – Транспортная модель корня (по E.Steudle and C.A. Peterson, 1998)

Следует отметить, что непроницаемость клеточных стенок для воды не является абсолютной. Так, в растущих зонах корня и в участках корня, где закладываются боковые корни, смены типов транспорта, по-видимому, не происходит. Внутри проводящего цилиндра движение воды от

эндодермы до сосудов ксилемы встречает небольшое сопротивление и, возможно, осуществляется по клеточным стенкам.

Таким образом, движение воды от клеток эпидермиса к сосудам ксилемы может осуществляться по трем параллельным направлениям: через клеточные мембраны (трансмембранный путь), по цитоплазме и плазмодесмам (симпластный путь); по клеточным стенкам и межклетникам (апопластный путь) (рисунок 21). Эти три пути не автономны: вода может перемещаться по комбинированным траекториям, например, пройти некоторый путь по апопласту, затем пересечь ПМ и далее передвигаться от клетки к клетке по симпласту.

6. Корневое давление, его механизмы. Верхний и нижний двигатели водного тока. Передвижение воды по растению.

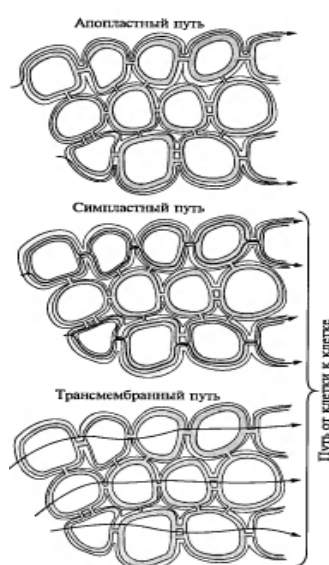


Рисунок 21. – Направление водного тока в растительных тканях (по E. Steudle and C.A.Peterson, 1998)

В сосуды ксилемы вода поступает благодаря осмотическому механизму. Осмотически активными веществами в сосудах и их клеточных стенках служат минеральные вещества и метаболиты, выделяемые активными ионными насосами, функционирующими в плазмалемме паренхимных клеток, окружающих сосуды. Накопление этих осмотически активных веществ в сосудах создает сосущую силу, способствующую осмотическому транспорту воды в ксилему.

Сосущая сила оказывается выше, чем у окружающих их живых клеток, не только из-за повышающейся концентрации ксилемного сока, но также из-за отсутствия противодействия со стороны клеточных стенок, которые в сосудах лигнифицированы, и, следовательно, не эластичны.

Таким образом, в результате активной работы ионных насосов в корне и осмотическому (пассивному) поступлению воды в сосуды ксилемы в сосудах развивается гидростатическое давление, получившее название корневого давления, т.е. корневое давление складывается из двух

составляющих: осмотической и метаболической (биосинтез осмолитов в клетках корня). Оно обеспечивает поднятие ксилемного раствора по сосудам ксилемы из корня в надземные части. Поскольку активное поступление зависит от энергии, выделяемой при дыхании, работа нижнего концевой двигателя зависит: от присутствия кислорода, ингибиторов и активаторов дыхательного обмена.

Корневое давление – сила, с которой вода поступает в сосуды ксилемы в отсутствие транспирации. Механизм поднятия воды по растению вследствие развивающегося корневого давления называют *нижним концевым двигателем*.

На пути водного тока в направлении сосудов ксилемы создаются локальные градиенты водного потенциала, что способствует проталкиванию воды в сосуды. Сила, развиваемая нижним концевым двигателем водного тока, во много раз меньше той, которая обуславливается транспирацией.

Примером работы нижнего концевой двигателя служит так называемый «плач» растений. Весной у деревьев до распускания листьев можно наблюдать интенсивный ксилемный ток жидкости снизу вверх через надрезы ствола и даже верхних веток кроны (раненое дерево «плачет»). Это явление свидетельствует о значительном корневом давлении не менее 10 атм. У вегетирующих растений при удалении стебля с листьями из оставшегося связанного с корнем пенёка довольно долго выделяется ксилемный сок, или пасока. Корневое давление можно измерить, поместив на пенек манометр.

Другим примером работы нижнего концевой двигателя является *гуттация*. При высокой влажности воздуха на концах и зубчиках листьев через гидатоды выделяется капельно-жидкая влага в результате деятельности нижнего концевой двигателя – растение гуттирует. Гуттационное выделение особенно характерно для тропических растений, приспособленных к жизни в условиях повышенной влажности, при которых транспирация затруднена.

Верхний и нижний двигатели водного тока.

Возникновение корневого давления – результат не только простого поступления воды в корень как в осмометр, оно связано с обменом веществ в клетках.

Итак, корень подает воду в побеги, прежде всего, в стебель, а потеря молекул воды в верхней части водного столба в результате испарения заставляет ее подниматься по сосудам ксилемы для ликвидации этой потери. Поэтому корневое давление было названо *нижним*, а транспирация – *верхним концевым двигателем водного тока*.

Механизм работы верхнего концевой двигателя несложен и основан на следующем (таблица 1). Вода передвигается всегда в сторону меньшего водного потенциала. Водный потенциал максимален в почве, несколько

меньше в клетках корня и самый низкий – в клетках, примыкающих к эпидерме листа, что наглядно демонстрируют приведенные ниже данные.

Таблица 1. – Водный потенциал различных систем

Компонент систем	Водный потенциал, МПа
Почвенный раствор	– 0,05
Корневой волосок	– 0,09
Корень (первичная кора)	– 0,2
Стебель	–0,5
Лист	– 1,5
Воздух (при относительной влажности 50%)	–100

Атмосфера обычно не насыщена водяными парами, поэтому обладает самым низким водным потенциалом. При относительной влажности воздуха (90%) он равняется –14 МПа. У большинства растений водный потенциал листьев колеблется от –0,1 до –3,0 МПа.

Вследствие большой разницы водных потенциалов происходит транспирация. Поскольку концентрация водяных паров в воздухе, даже в условиях влажного климата, как правило, меньше, чем в межклетниках листа, пар двигается из тканей растения наружу. Причем диффузия молекул воды от испаряющей поверхности в воздух происходит в 1500 раз быстрее, чем их поступление в корень, из почвы.

Уменьшение количества воды в паренхимной клетке листа вызывает снижение активности воды в ней и уменьшение водного потенциала. Вода из соседней клетки поступает в эту клетку, транспирирующую активнее. Водный дефицит постепенно от клетки к клетке доходит до корней, и активность воды в них снижается. Вследствие этого вода поступает из почвы в корень. Из сказанного можно сделать вывод, что передвижение воды по растению, как и поступление ее в корни, связано с градиентом водного потенциала в системе «почва – растение – атмосфера». Этот градиент тем больше, чем больше клетка листа будет терять воды, т. е. чем сильнее транспирация.

Вызванное транспирацией движение воды по растению называется *транспирационным током*. Транспирационный ток, в свою очередь, обуславливает поступление воды из почвы в растение также по градиенту водного потенциала. Из-за транспирации водный потенциал в верхней части растения ниже, чем у его основания. Кроме того, нередко скорость транспирации больше скорости поступления воды, потому что эндодерма и клеточные стенки оказывают сопротивление движению воды.

Работают оба двигателя водного тока по-разному. Верхний концевой двигатель развивает силу в (–1,0) – (–1,5) МПа и даже более, нижний – в (–0,15) – (–0,3) МПа. Значит, главную роль в транспорте воды по растению играет верхний двигатель.

При отсутствии листьев у деревьев весной или после сухого сезона работает только нижний концевой двигатель.

Как известно, для работы верхнего концевого двигателя источником энергии является солнце, так как большая часть поглощаемой растением световой энергии превращается в тепло и расходуется на транспирацию. Таким образом, верхний концевой двигатель представляет собой автоматически работающий механизм, который тем сильнее «присасывает» воду, чем быстрее ее расходует. Для нижнего концевого двигателя источник энергии – дыхание клеток корней, поставляющее АТФ. Энергия АТФ расходуется на поглощение и работу сократительных белков и, следовательно, на создание градиента водного потенциала.

Вода может подниматься вверх на десятки метров благодаря тому, что между ее молекулами возникают *силы сцепления*. Теория сцепления была предложена Г. Диксоном (Англия, 1895) и Е.Ф. Вотчалом (Россия, 1897). По этой теории молекулы воды, соединяясь друг с другом водородными связями, образуют в растении сплошные *водяные нити*, проходящие от клеток ризодермы корня до испаряющих клеток паренхимы листовой пластинки. Поэтому испарение одной молекулы воды заставляет двигаться вверх всю водяную нить. Силы сцепления достигают величины 3,0 МПа.

Наличие сил сцепления позволяет нижнему и верхнему концевым двигателям поднимать воду на высоту 144 м, а большей высоты стволы деревьев не достигают.

Силы сцепления обусловлены наличием сил когезии и адгезии. *Когезия* – силы сцепления молекул воды между собой в отсутствие пузырьков воздуха. *Адгезия* – силы сцепления молекул воды со стенками сосудов.

Работа обоих концевых двигателей водного тока хорошо согласована. Так, многочисленные опыты помогли установить интересную закономерность: на действие любого фактора среды, способного подавить работу корня как нижнего концевого двигателя, лист отвечает временной активацией транспирации и наоборот. Увеличение транспирации в данном случае должно стимулировать поступление воды в корень. Можно предположить, что в растении существует особая регуляторная система – *гидродинамическая*.

Гидродинамическая регуляторная система позволяет растению очень быстро реагировать на изменение внешних условий, потенциально способных нарушить водный гомеостаз; контролирует водный режим растения, поддержание водного гомеостаза, а также ход др. функций, например, фотосинтеза.

Передвижение воды по растению. Путь воды из почвы в ткани растения условно можно разделить на несколько этапов: радиальный транспорт, дальний транспорт (между органами) и ближний (в пределах одного органа) транспорт.

Радиальный транспорт (рисунок 22) начинается с диффузии воды из почвы в оболочки клеток корневых волосков. Затем она передвигается в сосуды корня двумя путями – по свободному пространству (апопластный путь) и по цитоплазме клеток (симпластный путь).

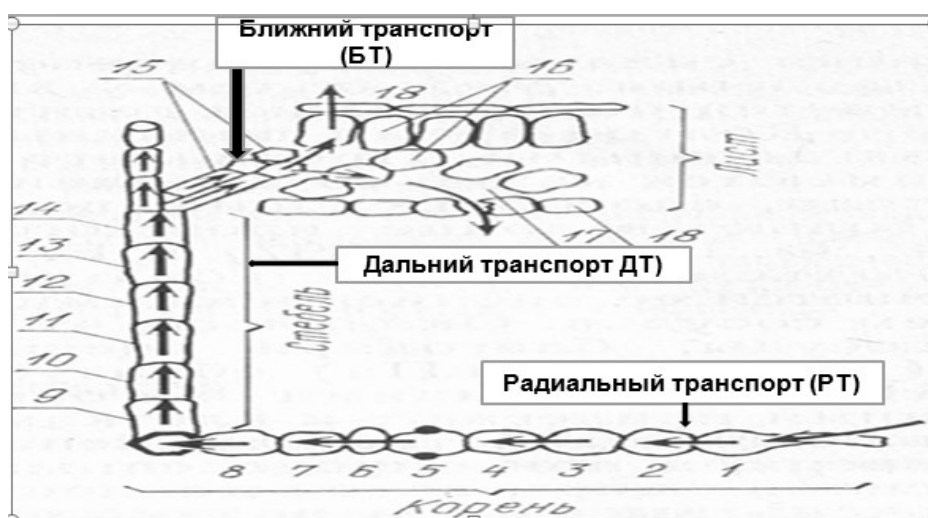


Рисунок 22. – Путь воды по растению (схема): 1 – корневой волосок; 2–4 паренхимные клетки коры; 5 – пропускные клетки эндодермы; 6 – перицикл; 7, 8 – околососудистая паренхима; 9–14 сосуды ксилемы; 15 – ксилемные окончания в листе; 16 – клетки мезофилла; 17 – межклетники; 18 – клетки эпидермиса.

При передвижении по апопластному пути вода из оболочек клеток корневых волосков (1) диффундирует в свободное пространство клеток первичной коры (2–8) корня и доходит до эндодермы (9). Здесь, встретив водонепроницаемый барьер (оболочки клеток, пропитанные суберином, – пояски Каспари), она устремляется в протопласт пропускных клеток эндодермы. Далее вода передвигается либо по цитоплазме клеток околососудистой паренхимы (10, 11) в направлении увеличения градиента сосущей силы, либо снова переходит в пектиновый матрикс их оболочек и достигает сосудов (12). Таким образом, если конечный отрезок апопластного пути составляет цитоплазма пропускных клеток и клеток околососудистой паренхимы, то в целом пассивный процесс диффузии здесь находится под контролем живой цитоплазмы.

При передвижении по симпласту вода из оболочек клеток корневых волосков поступает в их цитоплазму. Затем она последовательно по цитоплазме клеток коры, пропускных клеток и околососудистой паренхимы передвигается в сосуды в направлении увеличения градиента сосущей силы.

Согласно одним представлениям, переход воды в сосуды обуславливается высокой концентрацией солей в них и в прилегающих к ним паренхимных клетках. Предполагается, что при этом водонепроницаемые клетки эндодермы препятствуют выходу солей из центрального цилиндра в кору корня. По другим данным, вода активно

выталкивается в сосуды из окружающих клеток через, плазмодесмы в результате сокращения микрофиламентов, на что затрачивается определенное количество энергии АТФ. Обе гипотезы базируются на том, что членики сосудов якобы лишены цитоплазмы и поэтому являются мертвыми клетками.

Однако в настоящее время все большее число исследователей склоняются к тому, что сосуды, прилегающие в зоне всасывания, представляют собой живые, метаболически активные клетки. Если это действительно так, то можно утверждать, что градиент сосущей силы между сосудами и окружающими их клетками создается за счет сдвига обмена веществ в сосудах в сторону накопления низкомолекулярных осмотически активных соединений (соли, органические кислоты, растворимые сахара и др.). При этом не исключается, что процесс поступления воды в сосуды по симпласту происходит сразу несколькими путями.

Хотя механизм поступления воды в сосуды окончательно не выяснен, несомненно, в основе его лежит активная метаболическая деятельность клеток корня (транс-мембранный перенос ионов в сосуды, образование осмотически активных соединений и АТФ в процессе дыхания и т. д.), которые как бы нагнетают воду из почвы и создают в растении направленный ток ее. Поэтому поглощение воды корнем рассматривают как активный процесс. Силу же, с которой вода поступает в сосуды ксилемы при участии клеток корня, называют корневым давлением. Корневое давление играет роль нижнего двигателя водного тока и варьирует в пределах 100– 250 кПа. Определенное влияние на его величину оказывают внешние условия и прежде всего влажность. При высокой влажности корневое давление достигает максимальных значений, при низкой – падает до нуля или даже выражается отрицательной величиной. Кроме того, деятельность нижнего двигателя подавляется недостатком кислорода, субстратов дыхания, низкой температурой.

Восходящий поток воды движется по растению главным образом по ксилеме. Ксилема представляет собой распределительную систему, снабжающую все ткани и органы растения водой. Помимо восходящего тока по ксилеме существует ток воды по клеточным стенкам живых клеток от корня до листа, также поддерживаемый градиентом водного потенциала, создаваемым транспирацией. Доля этого потока воды составляет 1–10% общего потока.

7. Транспирация, ее виды, влияние внешних условий.
Физиологические основы орошения

Транспирация – это физиологический процесс испарения воды растением. Основным органом транспирации является лист. Растение, как правило, имеет большую листовую поверхность. Увеличение листовой поверхности облегчает поглощение CO_2 , улавливание света и это же создает огромную поверхность испарения. В результате потеря воды

клетками листьев в них снижается водный потенциал, т.е. возрастает сосущая сила.

Транспирация складывается из двух процессов: а) передвижения воды из листовых жилок в поверхностные слои стенок клеток мезофилла; б) испарения воды из клеточных стенок в межклеточные пространства и подустьичные полости с последующей диффузией в окружающую атмосферу через устьица (*устьичная транспирация*) или испарения воды из клеточных стенок эпидермиса в атмосферу путем *кутикулярной транспирации*.

Устьичная транспирация. Устьица играют важнейшую роль в газообмене между листом и атмосферой, это основной проводящий путь для водяного пара, CO_2 и O_2 . Устьица могут находиться как на одной, так и на обеих сторонах листа. У «затемненных» листьев количество устьиц меньше, чем у «световых». В среднем количество устьиц колеблется от 50 до 500 на 1 мм^2 . Транспирация с поверхности листа через устьица идет почти с такой же скоростью, как и с поверхности чистой воды. Это объясняется *законом Стефана*: через малые отверстия скорость диффузии газов пропорциональна не площади отверстия, а диаметру или длине окружности. Поэтому, хотя площадь устьичных отверстий и мала по отношению к площади всего листа (0,5–2,0%), испарение воды через многочисленные устьица идет очень интенсивно.

Кутикулярная транспирация. При открытых устьицах потери водяного пара через кутикулу листа обычно незначительны по сравнению с общей транспирацией. Но если устьица закрыты, как, например, во время засухи, кутикулярная транспирация приобретает важное значение в водном режиме растений многих видов, интенсивность кутикулярной транспирации сильно варьирует у разных видов: от совершенно незначительных потерь до 50% её общей транспирации. У молодых листьев с тонкой кутикулой кутикулярная транспирация составляет около половины всей транспирации. У зрелых листьев с более мощной кутикулой кутикулярная транспирация составляет лишь 1/10 общей транспирации. В стареющих листьях кутикулярное испарение воды может вновь возрасть из-за разрушения и растрескивания кутикулы. Кутикулярная транспирация регулируется главным образом толщиной слоя кутикулы. Виды магнолий и хвойных, обладающие толстыми слоями кутина в кутикуле, теряют очень мало воды через эпидермис листа, и наоборот, виды с тонким слоем кутина продолжают терять воду и после того, как устьица закроются, и поэтому гораздо сильнее страдают от засухи.

Лентикулярная (перидермальная) транспирация. Некоторое количество воды выделяется в результате транспирации почек, поскольку почечные чешуи полностью не предохраняют их от потери влаги. Репродуктивные органы также теряют воду и в некоторых случаях эти потери могут быть очень значительными: например, корзинки

подсолнечника, коробочки мака и плоды перца транспирируют сильнее, чем листья данных растений в тех же условиях. Кроме того, вода испаряется с поверхности ветвей и стволов древесных растений через чечевички и окружающие их слои пробки (*перидермальная транспирация*). Хотя общее количество воды, испаряемой через чечевички, значительно меньше того, которое теряется через листья, фактически интенсивность транспирации на единицу испаряющей поверхности нередко мало различается в обоих случаях. Вследствие транспирации ветвей в зимнее время часто возникает водный дефицит и растения гибнут в результате обезвоживания.

Регуляция устьичной транспирации. Открывание устьиц регулируется несколькими взаимодействующими механизмами.

1. Движущей силой, вызывающей изменение ширины устьичной щели, является изменение тургора замыкающих (иногда и прилегающих к устьицам) клеток. По мере того как замыкающая клетка устьища осмотически поглощает воду, более тонкая и эластичная часть ее клеточной стенки, удаленная от щели, растягивается. Поскольку более толстый и менее эластичный участок стенки, окаймляющий щель, растягивается слабее, замыкающие клетки принимают полукруглую форму, в результате чего устьища раскрываются (рисунок 23). Факторы внешней и внутренней среды прямо и косвенно воздействуют на устьичный аппарат, вызывая в замыкающих клетках изменения, которые в свою очередь приводят к изменению тургора. Из внешних факторов на движения устьиц больше всего влияют влажность воздуха и условия водоснабжения, свет и температура, а из внутренних – парциальное давление CO_2 в системе межклетников, состояние гидратации растения, ионный баланс и фитогормоны, из которых цитокинин способствует открыванию устьиц, а абсцизовая кислота – закрыванию. На состояние устьиц влияют возраст листьев и фазы развития растения, а также эндогенные суточные ритмы.

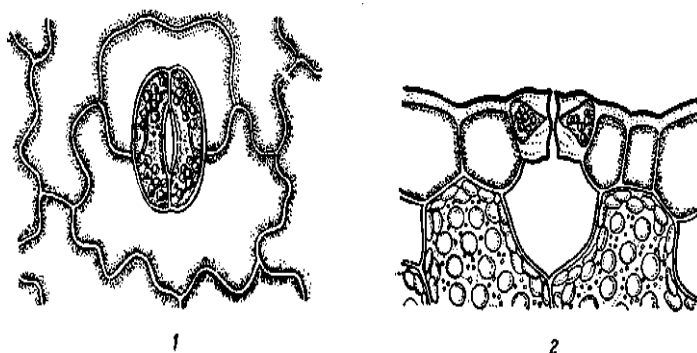


Рисунок 23. – Строение устьиц: 1 – вид сверху; 2 – в поперечном разрезе

Сильнейшее влияние на движения устьиц оказывает степень обеспеченности клетки водой. Различают гидропассивную и гидроактивную устьичные реакции. *Гидропассивное закрывание* устьиц

связано со сдавливающим действием соседних клеток эпидермиса (и хлоренхимы) в условиях их полного тургора (при высокой насыщенности водой). *Гидропассивное открывание* устьиц может произойти при ослаблении этого сдавливания в условиях слабого дефицита воды.

Гидроактивное закрывание устьиц произойдет, как только транспирация превысит поглощение воды корнями и снижение тургора в замыкающих клетках достигнет критического уровня. Этот уровень имеет разную величину в зависимости от вида растения, возраста листьев и степени приспособленности к окружающей среде.

Механизм фотоактивного открывания. В отличие от других клеток эпидермиса замыкающие клетки устьиц содержат хлоропласты. На свету при хорошем водоснабжении устьица открываются тем шире, чем больше интенсивность освещения (механизм *фотоактивного открывания*), причем действующим фактором является синий свет. Фотосинтез в замыкающих клетках также участвует в регуляции устьичных движений. Усиление синтеза углеводов в замыкающих клетках увеличивает их сосущую силу и вызывает поглощение воды, способствуя этим открыванию устьиц.

Состояние устьиц зависит от концентрации CO_2 . Если концентрация CO_2 в подустьичной полости падает ниже 0,03%, тургор замыкающих клеток увеличивается и устьица открываются. Закрывание устьиц можно вызвать повышением концентрации CO_2 в воздухе.

Смена дня и ночи, изменение условий в течение суток наложили отпечаток и на процесс транспирации. Как устьичные движения, так и транспирация имеют свой определенный суточный ход. Английский исследователь Д. Лофтфельд разделил все растения в отношении *суточного хода устьичных движений* на три группы:

1. Растения, у которых ночью устьица всегда закрыты. Утром устьица открываются, и их дальнейшее поведение в течение дня зависит от условий среды. Мало воды – они закрываются, достаточно воды – открываются. К этой группе относятся в первую очередь хлебные злаки.

2. Растения, у которых ночное поведение устьиц зависит от дневного. Если днем устьица были закрыты, то ночью они открываются, если днем были открыты, то ночью закрываются. К этой группе принадлежат растения с тонкими листьями – люцерна, горох, клевер, свекла, подсолнечник.

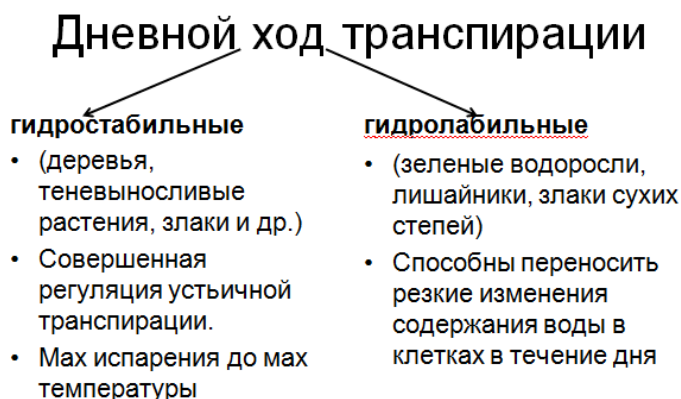
3. Растения с более толстыми листьями, у которых ночью устьица всегда открыты, а днем, как и у всех остальных групп растений, открыты или закрыты в зависимости от условий (картофель, капуста).

Что касается *суточного хода транспирации*, то в ночной период суток транспирация резко сокращается. Это связано как с изменением внешних факторов (повышение влажности воздуха, снижение температуры, отсутствие света), так и с внутренними особенностями

(закрытие устьиц). Измерения показывают, что ночная транспирация составляет всего 3–5% от дневной.

Дневной ход транспирации обычно следует за изменением напряженности основных метеорологических факторов (освещенности, температуры, влажности воздуха). Наиболее интенсивно транспирация происходит в 12–13 ч. Ведущим в этом комплексе внешних воздействий будет напряженность солнечной инсоляции. Интересно, что растения с разным расположением листьев несколько различаются по суточному ходу транспирационного процесса. «Эффект леса» – на листья, повернутые ребром к горизонту, солнечные лучи начинают падать раньше. В связи с этим подъем транспирации у таких растений в утренние часы также начинается несколько раньше. В случае недостатка влаги кривая суточного хода транспирационного процесса из одновершинной превращается в двухвершинную, в полуденные часы интенсивность транспирации сокращается благодаря закрытию устьиц. Это позволяет растению восполнить недостаток воды, и тогда к вечеру транспирация снова возрастает.

При частом измерении транспирации можно заметить, что этому процессу свойственно ритмичное увеличение и уменьшение интенсивности.



Напряженность транспирации, а также ее связь с другими процессами, в частности с фотосинтезом, принято выражать в следующих единицах.

Показатели транспирации:

Интенсивность транспирации – это количество воды, испаряемой растением (в г) за единицу времени (ч) единицей поверхности листа (в дм²). Эта величина колеблется в пределах 0,15–1,47 г/дм²-ч.

Транспирационный коэффициент – количество воды (в г), испаряемой растением при накоплении им 1 г сухого вещества. Транспирационные коэффициенты заметно колеблются у одного и того же растения в зависимости от условий среды. Все же в некоторой степени они могут служить показателем требований растений к влаге. Так, если

транспирационный коэффициент пшеницы, в зависимости от условий, колеблется от 217 до 755 г H_2O /г сухого вещества, то для проса эти величины значительно ниже и составляют 162–447. Значительно более экономное расходование воды растениями проса является одной из причин большой устойчивости этого растения к засухе. Особенно важно подчеркнуть, что транспирационный коэффициент резко падает на фоне достаточного снабжения питательными элементами. Так, по данным И.С. Шатилова, транспирационные коэффициенты на фоне удобрений снизились для озимой пшеницы с 417 до 241, для овса с 257 до 177. Эти данные хорошо подчеркивают значение удобрений как фактора, влияющего на более экономное расходование растениями воды.

Продуктивность транспирации – величина, обратная транспирационному коэффициенту. Это количество сухого вещества (в г), накопленного растением за период, когда оно испаряет 1 кг воды.

Относительная транспирация – отношение воды, испаряемой листом, к воде, испаряемой со свободной водной поверхности той же площади за один и тот же промежуток времени.

Экономность транспирации – количество испаряемой воды (в мг) на единицу (1 кг) воды, содержащейся в растении. Тонколистные растения расходуют за час больше воды по сравнению с растениями с мясистыми листьями, которые испаряют 8–20% от общего количества содержащейся в них воды.

Полив.

Сроки и нормы полива

- Растения не должны испытывать недостатка в воде, но в тоже время они должны успевать расходовать воду полностью

Способы полива:

- 1. дождевание
- 2. капельное орошение
- 3. подвод воды под корневую систему.

Тема 4. Фотосинтез (7 ч.)

Лекция 3-5. Организация фотосинтетического аппарата.

Пигменты листа

Вопросы для рассмотрения:

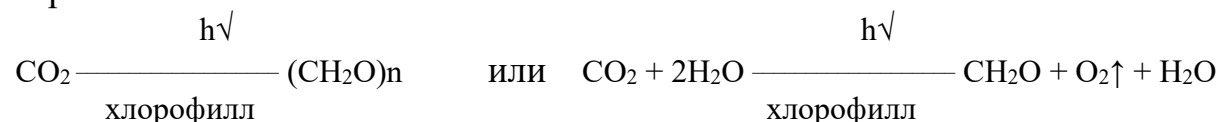
1. Разные уровни организации фотосинтетического аппарата. Лист как орган фотосинтеза.
2. Пластиды листа, их взаимосвязь и взаимопревращение. Современные представления о строении хлоропласта, онтогенез хлоропластов.
3. Химический состав, особенности структуры фотосинтетической мембраны.
4. Общая характеристика фотосинтетических пигментов листа.

5. Хлорофиллы: химическое строение, физико-химические свойства. Биосинтез хлорофилла.
6. Каротиноиды: химическое строение, свойства, функции.
7. Фикобилины: особенности строения, функции.
8. Фитохромная система растения, роль в фотосинтезе.

1. Разные уровни организации фотосинтетического аппарата.
Лист как орган фотосинтеза.

Фотосинтез – процесс поглощения солнечного света фотосинтетическими пигментами, превращение данной энергии в энергию химических связей (АТФ и НАДФ·Н) и использование ее для преобразования углерода из неорганической формы (СО₂) в органическую, при этом выделяется кислород.

Суммарное уравнение фотосинтеза можно изобразить следующим образом:



Значение фотосинтеза:

1. Синтез органических соединений, необходимых для восполнения убыли органических веществ, которая непрерывно происходит на Земле в результате жизнедеятельности гетеротрофных организмов.

2. Запасание химической энергии в продуктах фотосинтеза, которая используется в многочисленных сферах жизни человека, прежде всего, как топливо.

3. Поддержание определенного содержания О₂, необходимого для существования подавляющей части организмов, образование озонового экрана.

4. Поглощение СО₂ и предотвращение накопления СО₂ в атмосфере. Борьба с парниковым эффектом.

Аппарат фотосинтеза:

Фотосинтез осуществляется на трех уровнях организации растений:

I – организменном (лист), II – клеточном (хлоропласты), III – молекулярном (фотосинтетические мембраны).

I. Организменный уровень (лист).

Лист является основным органом фотосинтеза, хотя кроме него могут фотосинтезировать также стебель, плоды, чашелистики и т.д.

Структура листа приспособлена для **интенсивного газообмена**: поверхность листа больше объема, есть устьица, система дыхательных полостей, межклетники.

Для **поглощения солнечной радиации** имеется: большая светособирающая поверхность, эпидермис пропускает лучи, вакуоли эпидермиса – линзы, губчатая ткань, столбчатая ткань.

Для **синтеза органических веществ**: сеть сосудисто-волокнистых пучков, обеспечивает: а) приток H_2O и минеральных веществ, б) отток органических веществ в потребляющие органы.

II. Клеточный уровень (хлоропласты).

2. Пластиды листа, их взаимосвязь и взаимопревращение. Современные представления о строении хлоропласта, онтогенез хлоропластов.

Хлоропласты относятся к пластидам. Пластиды включают следующие типы:

- 1 – пропластиды – предшественники пластид в меристематических клетках;
- 2 – хлоропласты – фотосинтетический аппарат (хлорофиллы, каротиноиды);
- 3 – хромопласты – фотосинтеза нет (цвет от желтого до красного, каротиноиды);
- 4 – лейкопласты (амилопласты) – пигментов нет (синтез и запасание крахмала, наличие крахмальных зерен в корневом чехлике – восприятие гравитации);
- 5 – этиопласты – переходная форма к хлоропластам.

Все типы пластид генетически связаны между собой (рисунок 24).

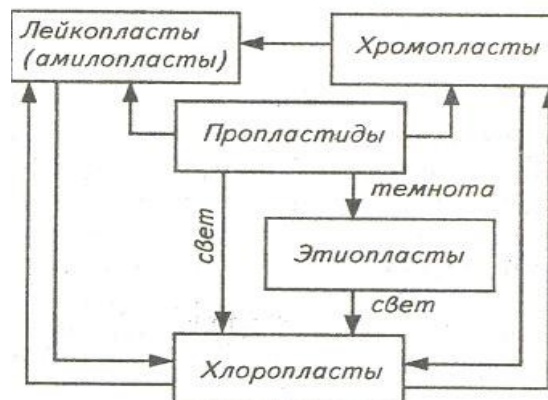


Рисунок 24. – Схема взаимных превращений пластид

У всех пластид присутствует:

- двойная мембрана снаружи;
- система внутренних мембран в различной степени развития;
- хромосомы (ДНК в виде кольца);
- рибосомы;
- часто присутствуют пластоглобулы (осмиофильные гранулы, богатые липидами капли, особенно пластохиноном);
- строма.

Хлоропласты. Одно дерево имеет примерно 10^{14} хлоропластов. Внутри хлоропласта имеются стопки монет-гран. Грана это 1 монета

(тилакоид); тилакоиды соединены фретами (тилакоидами стромы; тилакоид – мешкообразный).

1. В ранней концепции внутренней структурной организации хлоропластов высших растений предполагалось, что существует два типа тилакоидов, различающихся по размерам: большой тилакоид (стромы) и меньший (граны).

Менке (1962) высказал предположение, что мембраны располагаются параллельно друг другу, имеют двухмерную структуру.

2. Вейер предложил позднее гранулярно-решетчатую структуру (сетчатую). Выяснилось, что мембраны между гранами перфорированы. Таким образом, они не могли быть просто мембранными компонентами больших тилакоидов. Размер перфораций существенно варьировал, часто они были такими большими, что мембраны, которые соединяли между собой граны, представляли не более чем узкие трубочки. Вермейер и Паолино назвали их фретами (1970) (рисунок 25Б).

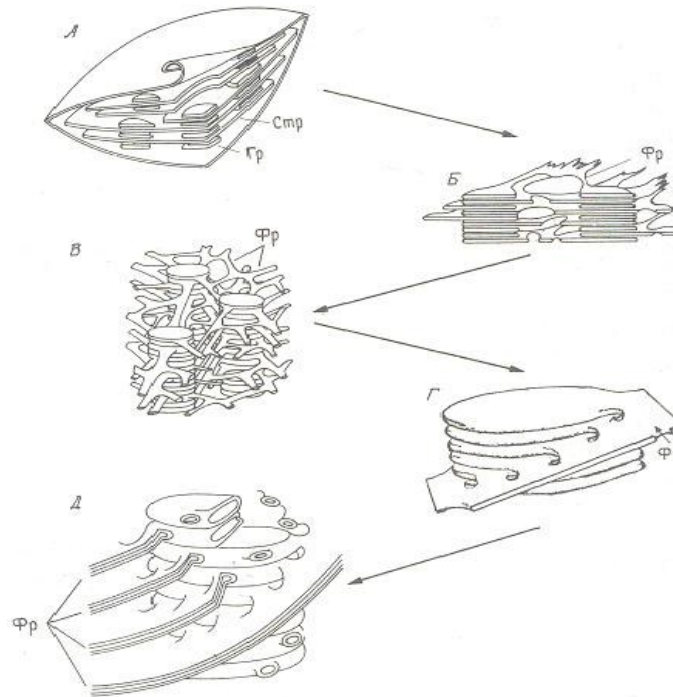


Рисунок 25. – Развитие идей о структурной организации внутренних мембран хлоропластов у высших растений: А – раннее представление о внутренней структуре хлоропласта. Стр. – большие тилакоиды стромы, Гр – маленькие тилакоиды гран; Б – более позднее представление, показывающее что интегральные граны перфорированы, образуя узкие и широкие мембранные каналы (фреты – Фр), которые связывают между собой граны, В-Д – изображения, показывающие что каждый диск граны имеет множественные сообщения с другим диском через фреты

3. Хеслон-Харрисон высказали мысль о том, что граны соединяются между собой не только в горизонтальном, но и в вертикальном

направлении. Каждый диск грани имеет множественные сообщения с другим диском через фретты (рисунок 25 В–Д).

Таким образом, тилакоидная система является единой сложной полостью, которая отделена от стромы тилакоидной мембранной системой.

Значение сложной организации внутренних мембран хлоропластов:

1. Увеличение числа функциональных единиц, способных осуществлять световые реакции.

2. Возможность латерально мигрировать и вступать между собой в структурный и функциональный контакт отдельным компонентам мембраны.

3. Повышается эффективность фотосинтеза и дополнительные возможности для регуляции световых реакций.

4. Мембрана разделяет внутреннее пространство на стромальное и внутритилакоидное (люмен) – создание электрохимического градиента $\Delta\mu\text{H}^+$.

Формирование хлоропласта.

1. Из пропластид (при условии нормального соотношения дня и ночи).

2. Этиопласты образуются только в отсутствии света.

3. Процесс протекает через три этапа:

1) образование пузырьков,

2) накопление белков, липидов, ферментов и самосборка мембран тилакоидов,

3) дифференциация гран – необходимо высокое содержание хл, особенно хл в.

Регуляция биогенеза хлоропластов:

1) Фоторегуляция (участвуют фоторецепторные системы – фитохромная система и рецепторы синего света);

2) Гормональная регуляция (связана с влиянием фитогормонов цитокининов и этилена);

3) Генетическая регуляция.

III. Молекулярный уровень (фотосинтетические мембраны)

3. Химический состав, особенности структуры фотосинтетической мембраны.

Химический состав мембран:

1) протеиды: структурные и ферментативные.

Структурные белки имеют вытянутую форму и пронизывают липидный матрикс мембраны.

Ферментативные белки – или на поверхности, или внутри липидного матрикса, участвуют в создании ЭТЦ фотосинтеза, в том числе цитохромы (b_{559} , f , b_6 , c_{553}): пластоцианин – (Cu -содержащий протеид); ферредоксин (Fe-содержащий белок).

АТФ-синтетаза – участвует в образовании АТФ.

2) углеводы;

- 3) липиды (глико-, фосфо-, сульфолипиды);
- 4) жирные кислоты;
- 5) нуклеиновые кислоты;
- 6) хиноны (пластохинон);
- 7) пигменты фотосинтеза – важная составляющая часть фотосинтетической мембраны.

Специфика липидного и белкового состава, а также особое распределение компонентов в мембранной системе хлоропластов.

В строме находятся ферменты темновой фазы фотосинтеза (цикла Кальвина – C_3 -пути фотосинтеза.)

4. Общая характеристика фотосинтетических пигментов листа.

Пигменты фотосинтеза:

- | | |
|----------------|---|
| 1) хлорофиллы | } непосредственно
в световой стадии
фотосинтеза |
| 2) каротиноиды | |
| 3) фикобилины | |
| 4) фитохром | |
| 5) криптохром | |

Основное назначение пигментов – фоторецепция – улавливание света.

Общее для пигментов:

1. Все пигменты в клетке соединены с белком, входят в состав пигментных систем в виде хромопротеидов – пигмент-белковых комплексов (ПБК). Пигменты не работают без белка.

Так, хлорофиллы и каротиноиды соединены с белками относительно слабо (по сравнению с фикобилинами); связь между пигментом и белком нековалентная; их легко экстрагировать органическими растворителями (ацетон, спирт). Фикобилины соединены с белком ковалентно. Поэтому в тканях они находятся в виде определенных молекул – фикобилипротеидов. Разрушается связь с белком в жестких условиях.

2. В основе построения молекул всех пигментов лежит только 2 типа химических структур – тетрапиррольная (хлорофиллы, фикобилины) и изопреноидная (каротиноиды), которые дают большое число представителей. Они отличаются по: 1) боковым группировкам, 2) спектрам поглощения, 3) функциям.

За их счет создается многокомпонентная система, которая улавливает почти всю видимую часть спектра (до 90% света).

2. Анализ структуры молекул хлорофилла, физико-химические свойства. Биосинтез хлорофилла

5. Хлорофиллы: химическое строение, физико-химические свойства. Биосинтез хлорофилла.

Дарвин говорил: "Хлорофилл – самое интересное соединение на Земле". Хлорофиллы найдены во всех организмах, где происходит фотосинтез. Известно около 10 разных хлорофиллов, которые незначительно отличаются один от другого.

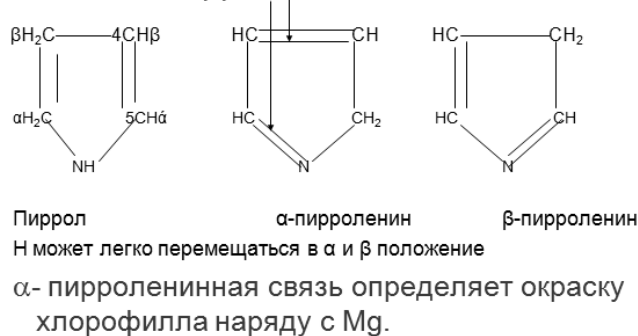
Хл. *a* – у всех высших и низших растений,

Хл. *в* – у высших растений,
 Хл. *с* – бурые водоросли,
 Хл. *д* – красные водоросли,
 Бактериохлорофиллы *а*, *в*, *с*, *д* – у бактерий.

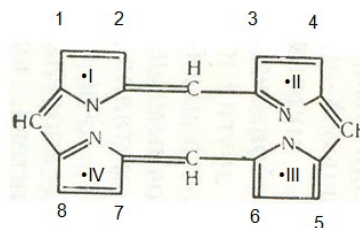
Разберем **строение хлорофилла *а***, состоящего из 4 пиррольных колец, связанных системой сопряженных связей в порфириновое ядро:

а) в основе лежит **пиррол**

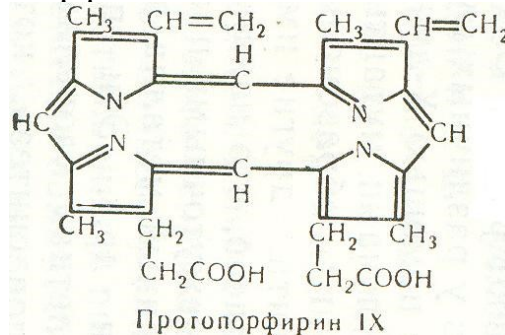
• **α-пирроленинные связи**



б) **Порфин** – система из 4 пиррольных колец без заместителей.



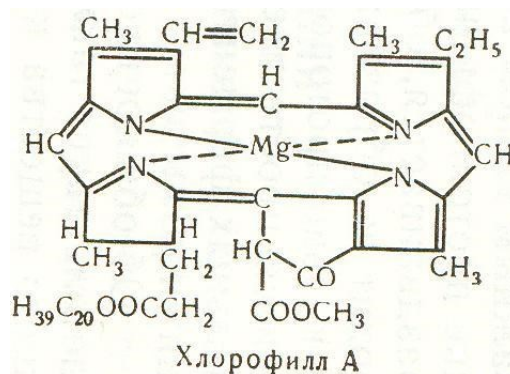
в) **Порфирин** – система 4 пиррольных колец, которые соединены метиновыми мостиками и имеют вместо Н какие-либо заместители, например, протопорфирин - 1,3,5,8-тетраметил, 2,4-дивинил, 6,7-пропионовой кислоты порфин.



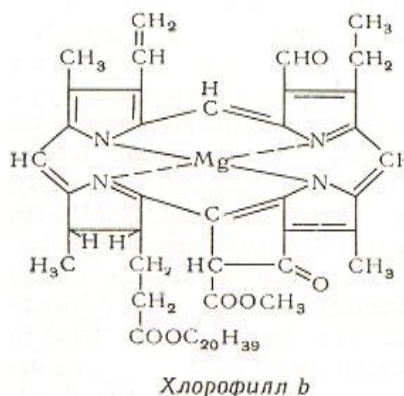
Если сюда ввести Fe (это гем), активная группа окислительно-восстановительных ферментов, если Mg – то получится хлорофилл.

г) **Форбин** – 4 пиррольных кольца + 5 цикlopentanное (~пентановое) между 3 и 4 пиррольными кольцами.

Пример: *хлорофилл а* 1,3,5,8 -тетраметил, 2-винил, 4-этил, 9-окси-10-метакарбоокси-7-фитил пропионовой кислоты Mg-комплексный эфир – форбин.



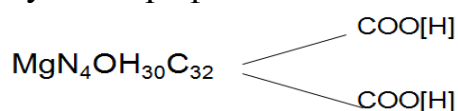
д) **Хлорофилл b** – в отличие от хлорофилла *a* в хлорофилле *b* в 3 положении – альдегидная группа (CHO).



Таким образом, хлорофилл по химическому строению – это сложный эфир дикарбоновой органической кислоты – хлорофиллина и двух остатков спиртов: фитилового ($C_{20}H_{39}OH$) и метилового (CH_3OH).

Хлорофиллин – азотсодержащее металлоорганическое соединение, которое относится к Mg-порфиринам.

Эмпирическая формула хлорофиллина:



В молекуле хлорофилла водороды карбоксильных групп замещены на остатки спиртов.

Анализ структуры молекулы хлорофилла:

I. Система сопряженных (или конъюгированных) двойных связей – чередующиеся двойные и простые связи в пиррольных группировках хлорофилла и при соединении их в порфириновое ядро.

Значение сопряженных двойных связей:

1. Вокруг хлорофилла образуется электронное облако.

При поглощении света электроны переходят в колебательное движение, в возбужденное состояние. Особенно легко возбуждаются электроны сопряженных двойных связей – π -электроны – наиболее реакционно-способные. Обнаружено, что длина волны света, которая вызывает переход $\pi \rightarrow \pi^*$, растет по мере увеличения количества двойных

связей в сопряженной системе молекулы, потому что больше делокализованных π -электронов.

Каротин – 7 связей – 400 нм (длина волны максимума поглощения);

Ликопин – 11 связей – 472 нм.

2. Вместе с Mg система сопряженных двойных связей определяет цвет пигмента.

3. Участвует в окислительно-восстановительных реакциях, но двойные связи фиксированы не прочно, и при перемещении азот пиррольных ядер может окисляться (отдача e^-) или присоединять e^- – восстанавливаться.

$Хл^* \rightarrow хл^+ + e^-$ (отдает e^- , окисляется).

$Хл^+ + e^- \rightarrow хл^*$ (присоединяет e^- , восстанавливается).

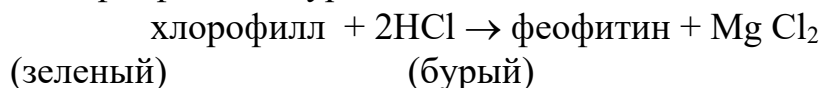
II. Mg – не имеет закрепленных валентностей. Атом Mg вращается в молекуле за счет координационных связей:

1) поддерживает симметрию молекулы;

2) включается в систему сопряженных связей;

3) определяет спектральные особенности – определяет цвет.

В кислой среде Mg выбивается из центра, замещается на протоны, образуется – феофитин – бурого цвета:



4) участвует в образовании ассоциатов (групп) молекул хлорофилла. Важным свойством молекул хлорофилла является способность к взаимодействию, переходу в агрегированную форму (у молекул P_{700} – ФС1 – имеет димер хлорофилла a – “специальная пара”).

III. 5-ое циклопентанное кольцо – с кетогруппой, которая обладает большой реакционной способностью. По месту этой группы присоединяется вода.

IV. Фитол – придает свойство гидрофобности, взаимодействует с гидрофобными молекулами липидов фотосинтетической мембраны хлоропластов; фитол – якорь для хлорофилла, который закрепляет его в мембране («заякоривает»). Гидрофильные свойства у порфиринового ядра (ОН, -Н). Таким образом, молекула полярна.

V. Значение нахождения хлорофилла в мембране.

Как уже отмечалось, в листе хлорофилл находится в соединении с белком (структурным) и образует так называемый пигмент-белковый-комплекс (ПБК, рисунок 26). Это:

1. изменяет спектры поглощения хлорофилла:

так, *in vitro* – хл a – 645-665 нм (в растворе)

in vivo – хл a – 670–720 нм (в листе)

2. обеспечивает пространственное соответствие хлорофилла и веществ, которые с ним реагируют, создает предпосылки для протекания световых реакций.

3. изменяет физико-химические свойства, способность растворяться в полярных и неполярных растворителях.

Основные связи пигмента с белком – полярные – нужны полярные растворители (спирт, ацетон). Неполярные (бензин, петролейный эфир) растворители не могут разорвать связь хлорофилла с белком мембран и извлечь чистый пигмент (H_2O также), но разрывает связь с липидами.

4. белок стабилизирует пигменты, защищая организм от синглетного кислорода (от фотоокисления).

5. создает возможность для фотовосстановления протохлорофиллида в хлорофиллид (на последней стадии биосинтеза хлорофилла).

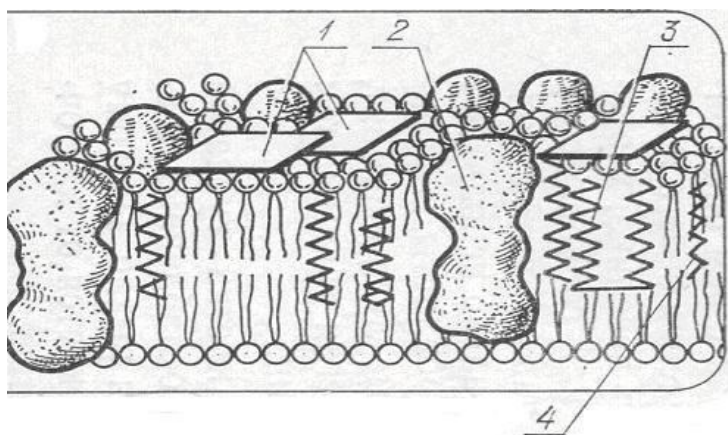


Рисунок 26. – Тилакоид граны на разрезе: 1 – порфириновые ядра, 2 – молекулы белка, 3, 4 – ксантофилла, каротина

Среди пигмент-белковых-комплексов отличают комплексы, которые способны поглощать энергию света (ССК) и реакционные центры (РЦ), где осуществляется преобразование энергии. Другой способ разделения зависит от того, содержат ли они только хл или хл *a* и хл *b*.

Общее для всех комплексов – содержание каротиноидов (для стабилизации молекул хлорофилла). Каротиноидные мутанты или растения, в которых синтез каротиноидов заторможен гербицидами, на свету полностью обесцвечиваются.

Химические особенности хлорофилла

В соответствии с особенностями строения молекулы хлорофилла, он:

1) вступает в реакцию омыления:



2) при действии концентрированной HCl разрушаются спаренные связи форбина, слабokonцентрированная HCl выбивает Mg (реакция феофитинизации).

Физические свойства хлорофилла

Хлорофилл способен к:

1) *избирательному поглощению света*

Хлорофилл имеет две основные линии поглощения – красные и сине-фиолетовые лучи (рисунок 27):

Хл *a* в растворе — 429 и 660 нм

Хл *b* в растворе — 453 и 642 нм

Однако спектры поглощения меняются в зависимости от состояния хлорофилла в листе, его агрегации и других условий – 700, 710 нм и т.д.

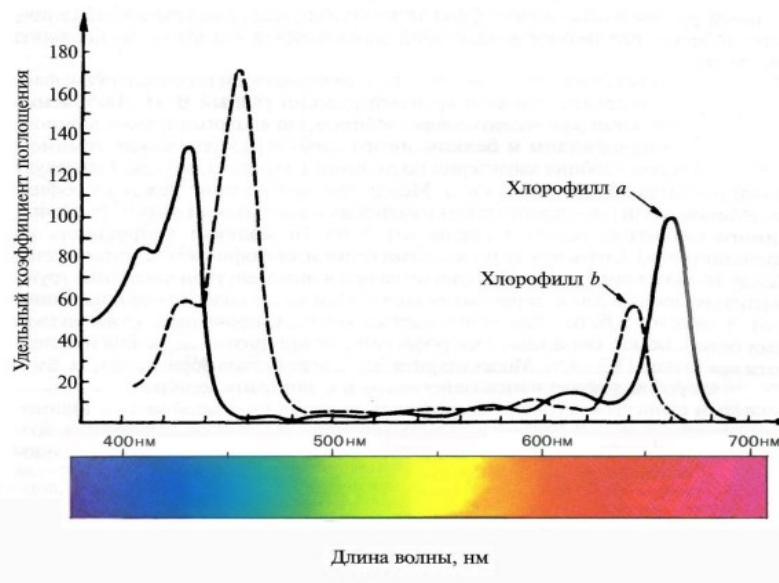


Рисунок 27. – Спектры поглощения пигментов пластид

2) флюоресценции (люминесценции);

В растворах хлорофиллов в полярных растворителях у них – красная флюоресценция.

Хлорофилл в виде агрегатов и в нативном состоянии (в живом листе) флюоресцирует слабо. Флюоресценция – это свечение тел, которое возбуждается светом (потеря кванта света).

Растворы хлорофиллов способны к фосфоресценции – длительное (протяженное) послесвечение, максимум в инфракрасной области.

Биосинтез хлорофилла включает три стадии:

- 1) биосинтез порфиринов,
- 2) образование металлопорфиринов,
- 3) биосинтез собственно хлорофиллов,

1. Биосинтез порфиринов

а) образование δ -АЛК

Теперь известно, что все живые организмы используют для образования порфиринов один и тот же механизм независимо от того, гем или хлорофилл является конечным продуктом.

Важнейшим, и в то же время специфическим для биосинтеза порфирина соединением, является δ (дельта)-аминолевулиновая кислота (АЛК) (рисунок 28).

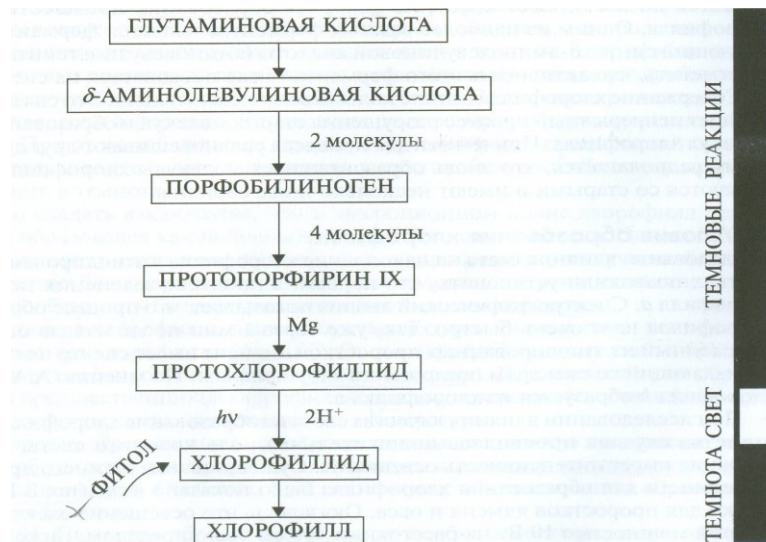
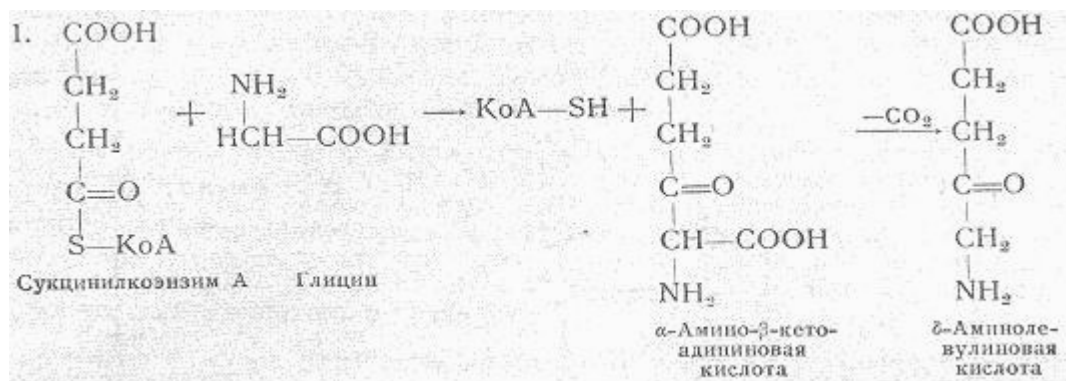


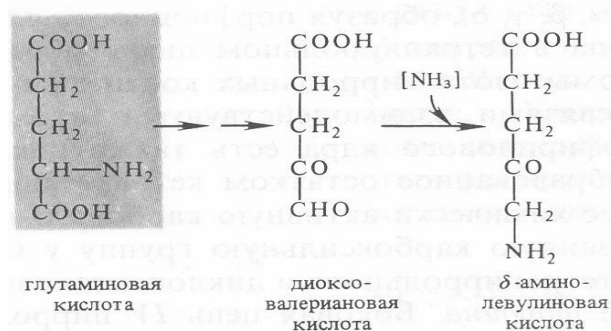
Рисунок 28. – Схема биосинтеза хлорофилла



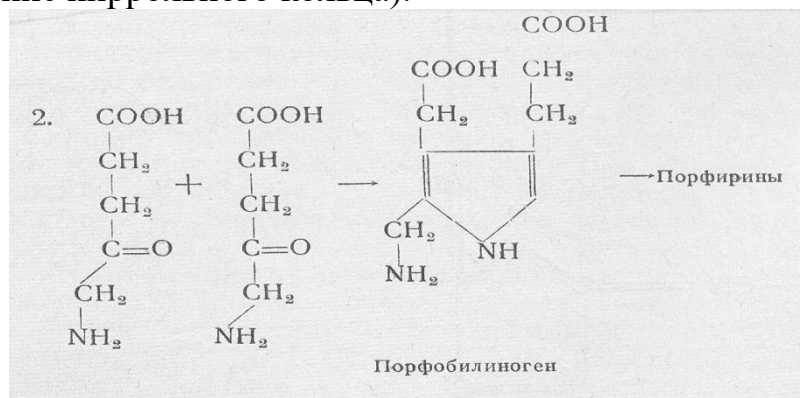
Принципиальное отличие прокариот и животных организмов от растений в образовании АЛК.

У прокариот и животных АЛК синтезируется из сукцинил-КоА и глицина в глициновом цикле янтарной кислоты (цикл Шемина), который примыкает к ЦТК.

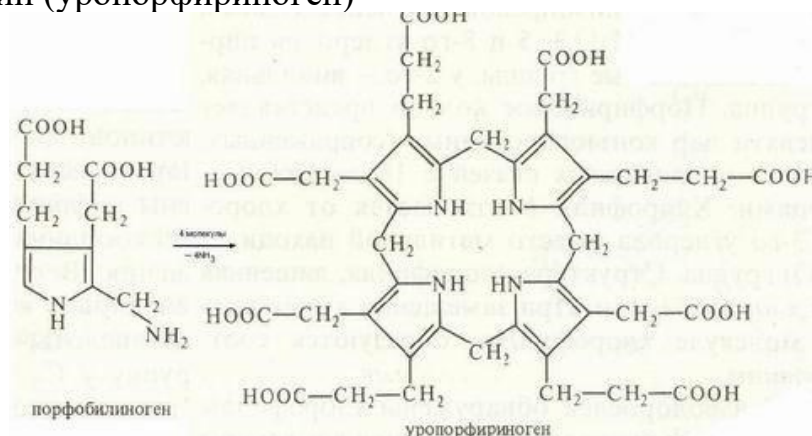
У высших растений и водорослей в результате эволюции синтез АЛК идет другим путем. Она образуется в пластидах из различных C_5 -соединений, в частности глутамата, который фосфорилируется, а затем восстанавливается. У некоторых зеленых водорослей используются оба источника АЛК. Любое из этих соединений может дать начало ключевому продукту биосинтеза хлорофилла δ-АЛК.



б) конденсация двух молекул АЛК до порфобилиногена (возникновение пиррольного кольца).

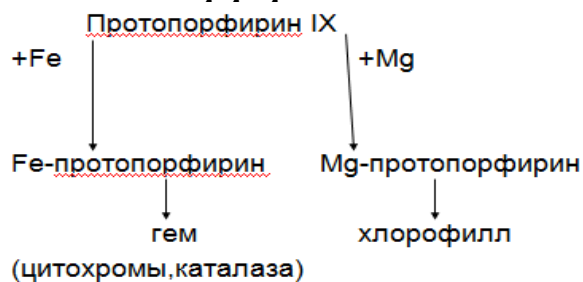


в) объединение 4-х молекул порфобилиногена в тетрапиррол ($-H_2O$) → уропорфирин (уропорфориноген)

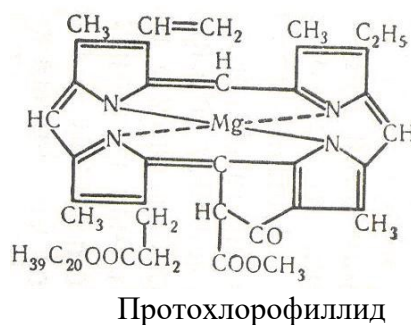


г) через ряд превращений образуется протопорфирин IX – предшественник гема и хлорофилла.

2. Образование металлопорфиринов



3. Биосинтез собственно хлорофилла



а) из Mg-протопорфирина IX образуется, протохлорофиллид, у которого есть V-циклопентанное кольцо, образующееся из CH_3OH и остатка пропионовой кислоты в 6 положении, при этом в 4 положении CH_3 замещается на C_2H_5 ;

б) протохлорофиллид соединяется с белком мембраны, образуется протохлорофиллид-голохром;

в) на свету происходит гидрирование – в 7 и 8 положении присоединяется H, и протохлорофиллид-голохром превращается в хлорофиллид-голохром;

г) присоединяется к хлорофиллиду-голохрому фитол ($\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$) и образуется хл_а. Отрываясь от белкового комплекса, хлорофилл покидает место синтеза (формулу хл_а см. выше).

При отсутствии света формируются этиолированные растения, у которых биосинтез хлорофилла заблокирован на стадии протохлорофиллида – желтого цвета.

Условия образования хлорофилла:

- 1) наличие исходных веществ биосинтеза,
- 2) нормальное минеральное питание (Mg, N, Fe – активизирует ферменты),
- 3) свет,
- 4) O_2 (аэробные условия),
- 5) оптимальная температура – (оптимум действия ферментов),
- 6) развитая система тилакоидов,
- 7) наличие H_2O .

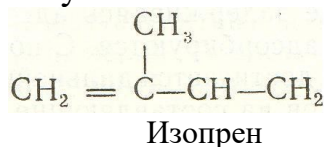
Согласно А.А.Шлыку с соавтор. (1965):

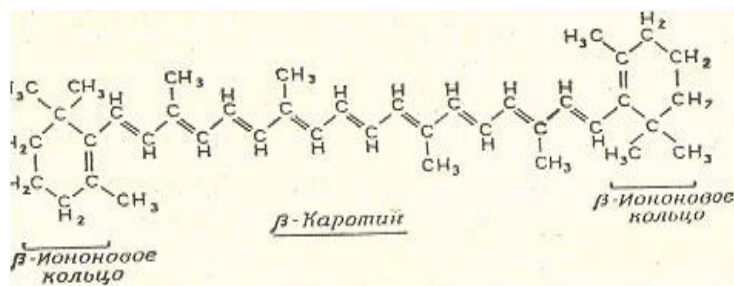
- 1) образование хлорофилла (совместно с биосинтезом каротиноидов) осуществляется в особых центрах мембраны тилакоидов;
- 2) “молодые” молекулы хлорофилла имеют повышенную лабильность, легко отрываются от мембраны, легко вступают в химические взаимодействия;
- 3) преимущественно “молодые” молекулы хлорофилла *а* являются источником биосинтеза хлорофилла *в*;
- 4) молярные соотношения: хл *а* : хл *в* : ксантоф. : карот. = 6 : 2 : 3 : 1

6. Каротиноиды: химическое строение, свойства, функции.

Спутники хлорофиллов – желтые пигменты – каротиноиды, построены на основе изопрена. Широко распространены в животном и растительном царствах и у прокариот.

Большая часть каротиноидов состоит из восьми изопреновых единиц, которые имеют на конце молекулы иононовое кольцо.





Чередование одинарных и двойных связей в длинных цепях, которые складываются из атомов углерода, окрашивает в желтые тона эти пигменты и выявляет другие функции каротиноидов.

Различают моно-, бициклические (в зависимости от количества иононовых колец) и ациклические (без кольца) каротиноиды (ликопин у томатов).

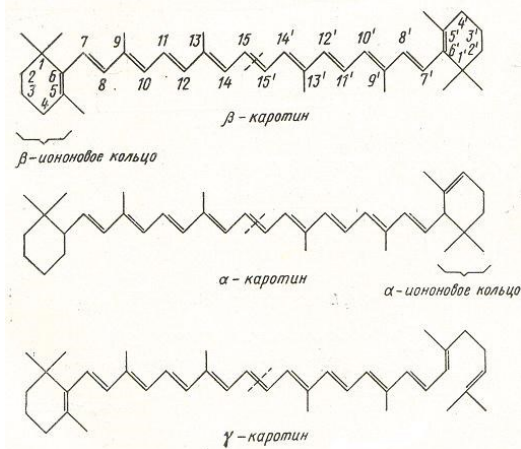
Выделяют 3 группы каротиноидов:

1) оранжево-желтые или красные каротины (ненасыщенные углеводороды – $C_{40}H_{56}$).

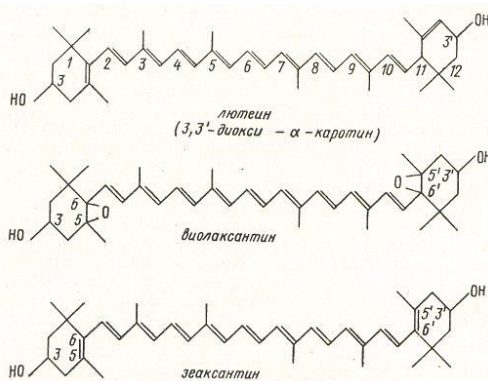
2) лимонно-желтые ксантофиллы (более окисленные – $C_{40}H_{56}O_n$, и имеют спиртовую группу, где n может быть от 1, 2, 3, 4, 6 или 8).

3) каротиноидные кислоты – продукты окисления каротиноидов с укороченной цепочкой и $COOH$ -группами например, $C_{20}H_{24}O_4$ – кроцетин (2 карбоксильные группы).

Каротины – α , β , γ в зависимости от того, какие кольца.



Ксантофиллы — лютеин, виолаксантин, криптоксантин, зеаксантин — наиболее распространены.



Ксантофиллы и каротины растворяются в хлороформе, бензоле, ацетоне. Каротины – хорошо растворяются в петролейном эфире, диэтиловом эфире, почти не растворяются в метаноле, этаноле. Ксантофиллы – хорошо растворяются в спиртах, значительно хуже в петролейном эфире.

Суммарный максимум поглощения каротиноидов – 440 нм (синяя часть спектра и часть желто-зеленого – от 400 до 480-500нм (рис.5).

Молярные соотношения: хл *a* : хл *b* : ксантоф. : карот. = 6 : 2 : 3 : 1

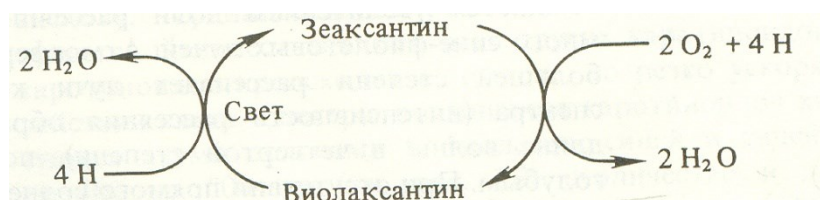
Функции:

1) участвуют в поглощении света и передают энергию возбуждения на хлорофилл, т.е. выполняют вспомогательную роль в фотосинтезе, расширяя область действия фотосинтеза;

2) принимают участие в защите от фотоокисления молекул, в обезвреживании синглетного кислорода, (протекторная или защитная функция);

3) участвуют в кислородном обмене при фотосинтезе.

Примером может служить – виолаксантиновый цикл:



Устранение излишков кислорода охраняет фотосинтетический аппарат от образования в нем перекиси. Согласно Сиферману и Яомото этот цикл является регуляторной фотосинтетической системой, функционирование которой влияет на свойства мембран хлоропластов. Но это не совсем ясно.

4) каротиноиды играют важную роль в прорастании пыльцы, оплодотворении,

5) являются компонентами биосинтеза молекул хлорофилла, в частности – фитола и др.

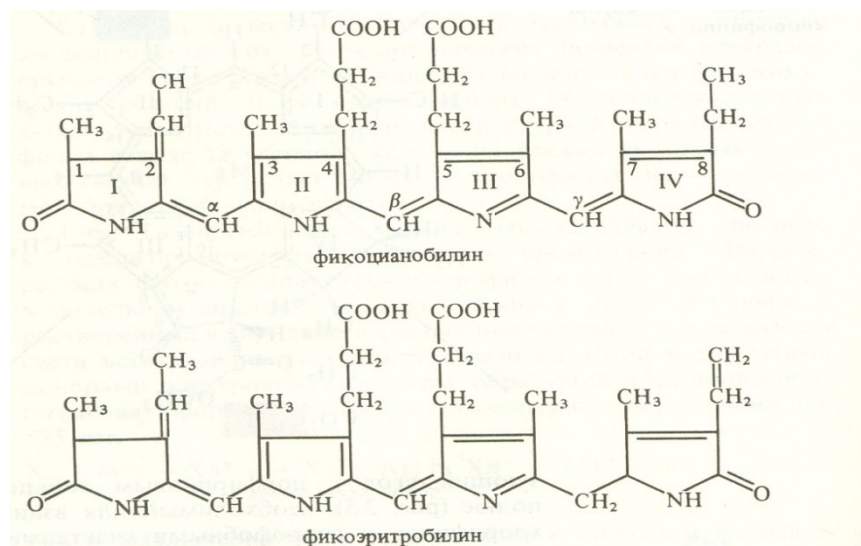
7. Фикобилины: особенности строения, функции.

Пигменты водорослей фикобилины имеют красную и синюю окраску. По структуре они относятся к билинам. Это тетрапирролы с открытой цепью, имеющие систему конъюгированных двойных и одинарных связей. Фикобилины являются хромофорными группами фикобилипротеинов – глобулиновых белков, с которыми в отличие от хлорофиллов они связаны прочными ковалентными связями. Фикобилипротеины делятся на три основные группы, отличающиеся по окраске и максимумом поглощения:

1) фикоэритрины – белки красного цвета с максимумом поглощения 500-565нм.

2) фикоцианины – сине-голубые, от 585 до 630 нм.

3) аллофикоцианины – синего цвета, от 585 до 650 нм.



Фикоцианины и фикоэритрины встречаются в организмах в различных соотношениях. При изменении условий освещения всегда образуются преимущественно те пигменты, которые лучше всего будут использовать соответствующий спектр – *хроматическая адаптация*.

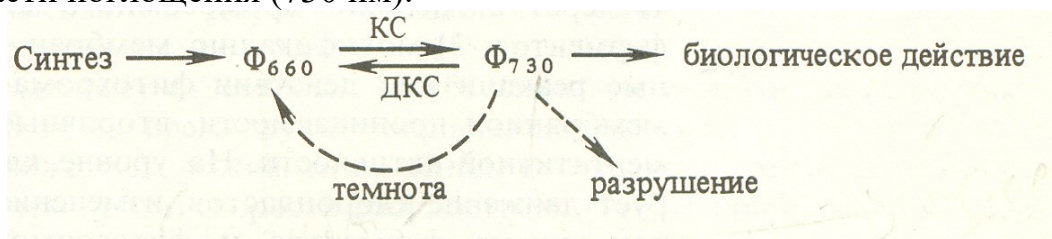
Функции:

- 1) охраняют хлорофилл от выцветания, разрушения;
- 2) сборщики квантов света, передают их на длинноволновой хлорофилл, в реакционный центр.

8. Фитохромная система растения, роль в фотосинтезе.

У всех высших растений есть **фитохром** – сине-зеленый фотохромный пигмент, который контролирует большое число разнообразных метаболических процессов, а также различные стадии развития организмов. Фитохром представляет собой белок-хромопротеид. В качестве хромофора простетической группы он содержит линейный тетрапиррол, или билин.

Фитохром существует и функционирует в двух формах — в форме Φ_k , которая имеет максимум поглощения в красном диапазоне спектра (660 нм), и в форме $\Phi_{\text{дальний красный}}$ с максимумом поглощения в дальней красной области поглощения (730 нм).



Эти две формы легко переходят друг в друга: при поглощении (в темноте) красного света фитохром красный превращается в форму фитохром дальний красный, которая в свою очередь дает форму фитохром красный в результате поглощения дальнего красного света.

Причем физиологический ответ организма определяется тем, какое именно освещение (д.кр. или кр.) было последним.

Активной формой является $\Phi_{\text{д. кр.}}$,

$\Phi_{\text{кр.}} \rightarrow \Phi_{\text{д. кр.}} \rightarrow \text{биологический эффект}$

(трансдукция) – стадия промежуточных процессов, темновых.

Функции:

1) рецепция света растениями осуществляется с участием нескольких фоторецепторных систем, которые не связаны с фотосинтезом – фитохромная система, система синего (УФ-А) и ультрафиолетового (УФ-Б) света. Множество фотоморфогенетических эффектов – результат кооперации этих систем клетки. Основной из них является фитохромная.

Поглощенная фитохромом энергия трансформируется в морфогенетический ответ – ингибирует рост стебля, раскрытие семядолей и т.д., осуществляется дифференциация эпидермиса и устьиц и т.д., движение листа, инициирование цветения и т.д.

2) на молекулярном уровне под контролем фитохрома находится регуляция транскрипции ряда генов:

- а) самого фитохрома,
- б) малой субъединицы РБФ- карбоксилазы-оксигеназы,
- в) НАДФН-протохлорофиллидоксиоредуктазы,
- г) белка светособирающего белкового комплекса,
- д) системы, ответственной за образование АЛК в ответ на освещение и др., таким образом, участвуя косвенно в фотосинтезе.

Достоверно неизвестно, как именно $\Phi_{\text{д. кр.}}$ запускает биохимические и физиологические изменения.

Существуют три основные гипотезы, которые пытаются представить механизм действия фитохрома.

Согласно первой, фитохром является ферментом, который активен в дальней красной форме (Воскресенская, 1965, Hendricks, 1964) и проявляет свое действие на пересечении метаболических путей в растительной клетке. Однако каких-нибудь доказательств полифункциональной ферментативной активности фитохрома получить не удалось.

Согласно второй, действие фитохрома осуществляется через его контроль экспрессии генов (Mohr, 1966). Здесь, также есть вопросы: действует ли фитохром на гены непосредственно или через медиаторы.

Третья – основывается на изменении свойств мембран под действием фитохрома (Hendricks, Borthwick, 1967). Красный свет изменял потенциал мембран, заряд, барьерные функции.

Поскольку фитохром дает различные эффекты, было бы удивительно, что все они управляются по одинаковому механизму.

Изучение продолжается, в том числе и в НАН РБ.

Ученые, которые изучали и изучают фитохром: Курсанов А.Л., М.Х. Чайлахян, А.А. Ничипорович, Т.Н. Годнев, А.А. Шлык, И.Д. Волотовский.

Криптохром. Кроме пигментов красного света – фитохромов, есть еще пигменты синего света – криптохромы (крипто – в подземных органах). Максимум поглощения – 300–360 нм – УФ, 400 – 490 нм – синяя область.

Криптохром, возможно, представляет группу фоточувствительных веществ, в которую входят, видно, производные флавинов и каротиноиды (Mancinelli, 1989).

Функции:

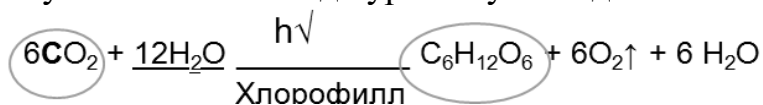
- 1) фотоморфогенез (вместе с фитохромом),
- 2) усиливает синтез НК, белка,
- 3) усиливает движение хлоропластов и цитоплазмы,
- 4) ускоряет открытие устьичной щели,
- 5) фототропические изгибы,
- 6) усиливает синтез большой субъединицы РБФ-карбоксилазы-оксигеназы.

Лекция 5-6. Световая и темновая стадии фотосинтеза

Вопросы для рассмотрения:

1. Фотофизический этап фотосинтеза, его сущность.
2. Фотохимический этап фотосинтеза, его сущность. Циклический и нециклический поток электронов, фотофосфорилирование.
3. Фотоокисление воды, выделение кислорода.
4. Генерация АТФ.
5. С₃-путь фотосинтеза (цикл Кальвина), его механизмы.
6. Фотодыхание, его биологическое значение.
7. С₄-путь фотосинтеза.
8. Особенности САМ-фотосинтеза.
9. Продукты фотосинтеза.
10. Пути повышения продуктивности фотосинтеза.
11. Выход ассимилятов из хлоропластов. Передвижение органических веществ по флоэме. Механизмы флоэмного транспорта.

Фотосинтез – это сложный многоступенчатый окислительно-восстановительный процесс, в котором при поглощении света и при участии хлорофилла происходит окисление воды до кислорода и восстановление углекислого газа до уровня углеводов.



По современным представлениям процесс фотосинтеза можно условно разделить на 2 стадии (таблица 2) и 3 этапа:

- I – фотофизический,
- II – фотохимический,
- III – темновой.

Таблица 2. – Сравнительная характеристика световых и темновых реакций фотосинтеза

Световые реакции:	Темновые реакции:
Зависят от света	Не зависят от света
Не зависят от температуры	Зависят от температуры
Быстрые $< 10^{-5}$ (сек)	Медленные $\sim 10^{-2}$ (сек)
Протекают на мембранах тилакоидов гран и стромы	Протекают в строме
Продукты (лабильные): АТФ и НАДФН – «ассимиляционная сила»	Продукты (стабильные): углеводы, белки, жиры

Сущность световой стадии – поглощение квантов света молекулой хлорофилла РЦ с участием дополнительных пигментов и трансформация Е квантов $h\nu$ в Е АТФ и восстановленного надфосфата (NADP·H).

1. Фотофизический этап, его сущность (поглощение света и его передача).

Как осуществляется поглощение света? Для этого сначала вспомним некоторые общие физические закономерности поглощения света (квантовая теория света).

Свет имеет одновременно и волновые, и корпускулярные свойства: он распространяется как волна, а поглощается и излучается порциями, которые называют фотонами, или квантами света. Квант – количество энергии в каждой порции света. Энергия кванта равна произведению частоты его колебаний (ν) на константу Планка h ; $h = 6,6262 \cdot 10^{-34}$ Дж/с:

$$E_{\text{кванта}} = h\nu; \nu = \frac{c}{\lambda},$$

где c – скорость света = $2,9979 \cdot 10^8$ м/с; λ – длина волны света (м);

$$\text{отсюда } E = \frac{hc}{\lambda};$$

т.е. величина энергии квантов для разных участков спектра разная, чем короче длина волны, тем больше энергия кванта.

При $\lambda_{\text{кр.}} - 580 - 750\text{нм} \rightarrow E=40 - 42$ ккал, более мелкие; $\lambda_{\text{син.}} - 450 - 470\text{нм} \rightarrow E=62 - 65$ ккал, более крупные кванты.

Вспомним также 3 основные правила (закона) фотохимии:

1. Только поглощенные лучи могут быть использованы в химических реакциях (закон Гротгуса-Дрейпера).

2. Каждый поглощенный 1 фотон активизирует только 1 молекулу (закон Штарка-Эйнштейна).

3. Вся энергия 1 кванта передается при поглощении света $1e^-$, в результате чего он поднимается на более высокий энергетический уровень (постулат Эйнштейна).

Согласно теории фотоэффекта Эйнштейна интенсивность (продуктивность) каждой фотохимической реакции определяется не

количеством поглощенной энергии, а количеством поглощенных квантов. Молекула принимает участие в фотохимической реакции (превращение вещества под воздействием света) после того, как поглотит 1 квант, имеющий достаточный запас энергии, чтобы вызывать в молекуле соответствующие изменения.

Могут быть такие маленькие кванты, что фотохимическая реакция не происходит (20 ккал).

Для привлечения 1 молекулы CO_2 в фотосинтез, необходимо 8 квантов.

Красные лучи: $8 h\nu \times 40 \text{ ккал} = 320 \text{ ккал}$ (достаточно энергии)

синие лучи: $8 h\nu \times 60 \text{ ккал} = 480 \text{ ккал}$ (избыток энергии)

- 160 ккал (в виде тепла выделяется)

Красные лучи используются более продуктивно

ϕ (квантовый выход) = количество молекул воспринятого CO_2 (или выделенного O_2) / число поглощенных квантов $h\nu$.

ϕ -- квантовый выход меньше единицы, по нему считают количество квантов на 1 молекулу CO_2 .

Наши представления об энергетике фотосинтеза заложены К.А. Тимирязевым. Он отметил, что все положения, которые применимы к фотохимическим реакциям, применимы и к фотосинтезу.

Процесс фотосинтеза происходит в тех лучах, которые поглощаются хлорофиллом – красных и синих, причем более интенсивно в красных. В зеленых эффект минимальный, поэтому лист зеленый.

Интенсивность процесса фотосинтеза в разных участках спектра получила название спектра действия. Спектр поглощения хлорофилла и спектр действия совпадают.

Как осуществляется поглощение и передача энергии света? Согласно законам фотохимии, как было отмечено, при поглощении кванта света атомом или молекулой какого-нибудь вещества, электрон переходит на другую, более отдаленную орбиталь, т.е. на более высокий энергетический уровень. Каждый электрон переходит на более высокий энергетический уровень под действием 1 кванта света.

В молекуле хлорофилла два уровня возбуждения:

1 – связан с переходом на более высокий энергетический уровень электрона в системе сопряженных двойных связей,

2 – с возбуждением неспаренных электронов атомов O и N в порфириновом ядре – $\pi \rightarrow \pi^*$, $n \rightarrow \pi^*$

Основное энергетическое состояние хлорофилла – S_0 – молекула, находится в тепловом равновесии со средой.

Понятие о синглетном и триплетном состояниях связаны с тем, что суммарный спин сопряженных электронов в магнитном поле в первом случае имеет одну, а во втором – 3 разные ориентации (Single – единственный, triple – тройной).

Под влиянием $h\nu$ молекула переходит на более высокий энергетический уровень S_1 или S_2 при условии, что возбужденный электрон не меняет свой спин, и на триплетный T_1 – когда происходит поворот спина, т.е. под воздействием $h\nu$ молекула может переходить на 3 уровня (рисунок 29).

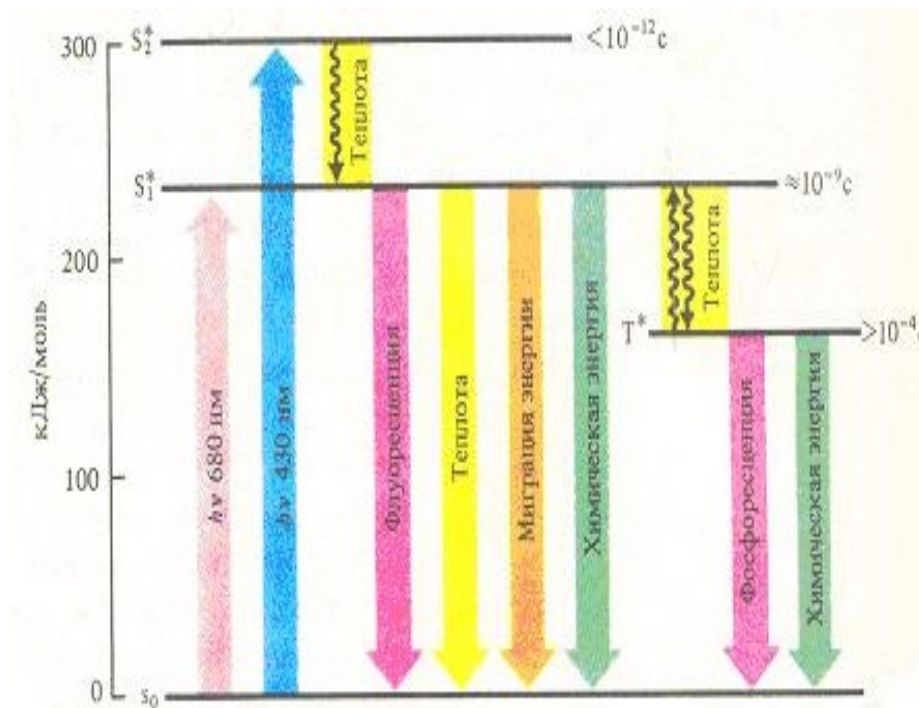


Рисунок 29. – Энергетическое состояние молекулы хлорофилла и различные пути использования энергии электронного возбуждения. Цифры указывают время жизни каждого из состояний молекулы

Самый высокий уровень S_2 – 10^{-12} с (время жизни e^- – время, которое требуется, чтобы число молекул в данном состоянии уменьшилось на 63%). Переход происходит под воздействием синих лучей (62ккал). За это время энергия электронного возбуждения не может быть использована. Излучается тепло или свет.

На S_1 уровень e^- может попасть либо с S_2 уровня, отдав часть тепла, или под воздействием красного света (41 ккал). Время жизни e^- – 10^{-9} – 10^{-8} с.

Наибольшее время жизни e^- – 10^{-4} – 10^{-2} с в триплетном состоянии, потому что переход на триплетный уровень происходит с изменением спина e^- . Чтобы оказаться вновь на S_0 , e^- должен вернуться в предыдущее состояние (количество энергии 31 ккал).

Пути дезактивации электронно-возбужденных состояний.

I. С S_2 на S_1 – тепло

II. С $S_1 \rightarrow S_0$

а) тепло,

б) флуоресценция,

в) миграция энергии (от вспомогательных пигментов до РЦ, излишек энергии на возбуждение соседней молекулы хлорофилла в случае резонанса частот),

г) в энергию окислительно-восстановительных реакций (e^- направляется на другую молекулу).

2. $S_1 \rightarrow T_1$ – тепло

III. С $T_1 \rightarrow S_0$

а) тепло,

б) фосфоресценция (замедленное свечение),

в) миграция энергии,

г) фотохимические реакции (рисунок 25).

Согласно Красновскому, Теренину – триплетное состояние более важное, потому что более долгоживущее. Но есть и другая точка зрения, что лучшее положение S_1 .

Исследования показали, что не каждая молекула хлорофилла принимает участие в дальнейших фотохимических реакциях.

Только 1 из 200–400 молекул участвует в фотохимических реакциях. Она поглощает наибольшую длину волны – 680–700 нм. Образует “хлорофилл-ловушку” или реакционный центр (РЦ).

1% всего хлорофилла участвует в поглощении кванта света, остальные собирают и передают кванты на хлорофилл-ловушку, которая все время находится в возбужденном состоянии. 1 молекула хлорофилла получает $1 \text{ } h\nu / \text{с}$, а для работы РЦ необходимо $50 \text{ } h\nu / \text{с}$, необходим постоянный приток $h\nu$.

Кванты света как капли дождя падающие на крышу. Если для каждой капли иметь трубы! Если бы каждая молекула отдавала энергию на фотосинтез, он шел бы прерывисто, а через ловушку – непрерывно. В листе не хватило бы места для этих реакций. Результат эволюции – кооперация молекул.

200–400 молекул хлорофилла и других пигментов (каротиноиды, фикобилины в водорослях) собирают $h\nu$ – это ССК (светособирающий комплекс, который собирает свет) и передают их в РЦ. *Сборщики более коротковолновые, чем хлорофилл из РЦ.*

В качестве **механизмов энергетического переноса** обсуждается гипотеза о миграции экситона (полупроводниковый механизм) и индуктивный резонанс (рисунок 30).

I. Резонансный путь

Механическая модель представляет два маятника, связанных между собой слабой пружиной. Раскачивается один, потом начинает другой, а первый останавливается.

Вокруг возбужденной молекулы хлорофилла существует электрическое поле с соответствующей частотой колебания. Когда расстояние между соседними молекулами не превышает размеров возбужденной молекулы, то может происходить индукция

соответствующего колебания соседней молекулы, происходит перекрывание спектров частот колебаний двух молекул (рисунок 31).

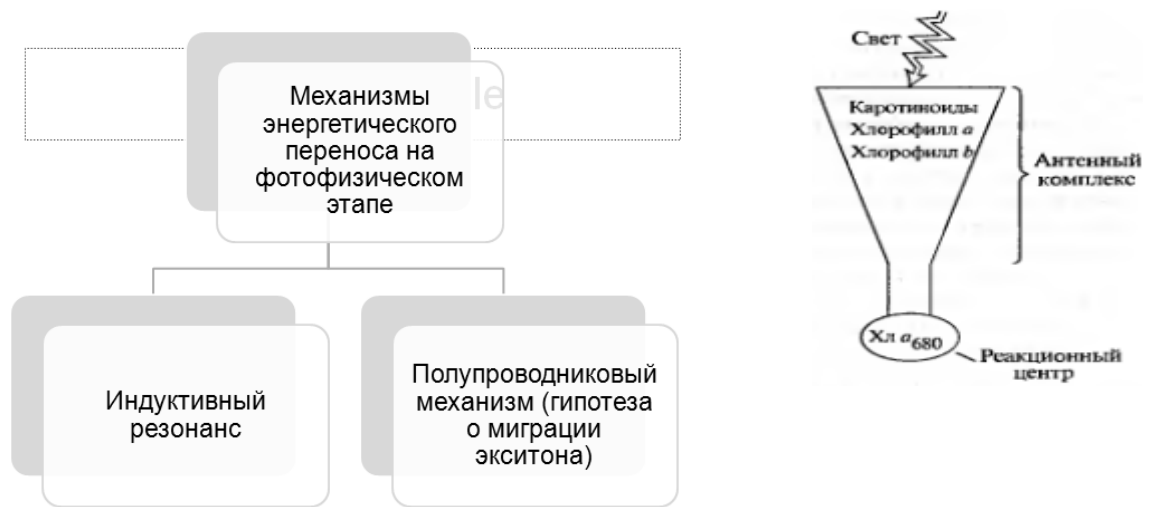


Рисунок 30. – Схема механизмов переноса энергии с ССК на РЦ

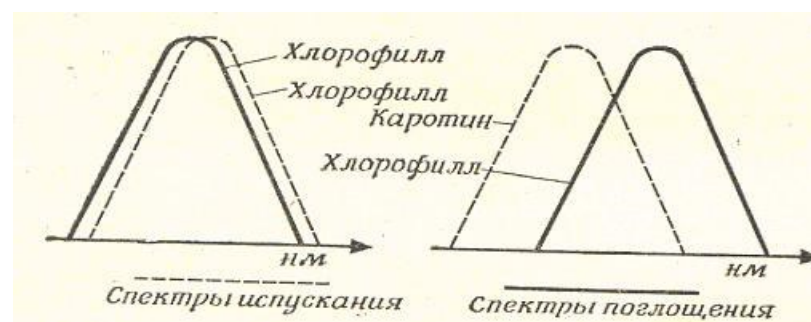


Рисунок 31. – Схема переноса энергии путем индуктивного резонанса. Слева: сильный резонанс – перенос энергии с малыми потерями; справа – слабый резонанс – перенос энергии с большими потерями



Итак, резонансный перенос – перенос энергии с донора на акцептор с большей или меньшей потерей энергии, что определяется расположением донора и акцептора.

II. Полупроводниковый механизм.

Молекула хлорофилла в тилакоидах организована в форме квазикристаллов и к ней применима модель полупроводника.

а) в органических кристаллах поглощение квантов может приводить к разделению зарядов: электрон поднимается в полосу проводимости и оставляет положительную «дырку». Оба заряда независимо друг от друга перемещаются к реакционному центру. Между электроном проводимости и дыркой не существует сил связи. Акцептор может улавливать e^- , донор отдавать.

б) еще большее значение имеет для хлорофилла перенос в виде экситонов (экситон – движение электронного возбуждения без разделения зарядов)

Экситоны – это такие возбужденные состояния, когда между e^- и дыркой еще существуют силы связи (экситоны возникают в том случае, когда поглощенная энергия достаточна не для подъема электрона в зону проводимости, а лишь для возникновения зоны экситонов).

Экситоны, как бы диффундируют без определенного направления, распределяются по кристаллу. При достижении электронного акцептора они диссоциируют (с потерей $1 e^-$) на дырку и e^- , который улавливается; таким же образом экситоны ведут себя и при взаимодействии с донором электронов (акцептор “дырки”), где удерживается дырка (рисунок 32).

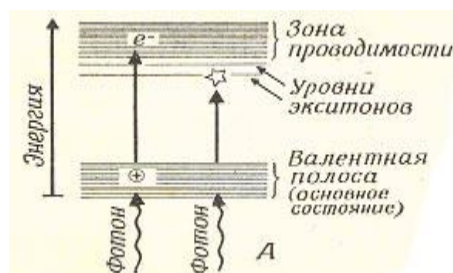


Рисунок 32. – Процессы в полупроводниковом кристалле после поглощения фотона (энергии возбуждения электронов)

Таким образом, P_{700} играет роль ловушек энергии для высокоэнергетических e^- , “дырок” и экситонов.

Пигменты, которые улавливают свет, объединяются в фотосинтетическую единицу – ФЕ.

ФЕ + РЦ = фотосистема.

В растениях существуют 2 системы ФС I и ФС II.

О существовании ФС I и ФС II свидетельствует эффект Эмерсона (эффект стимуляции). При спектральном измерении квантового выхода фотосинтеза в зеленых растениях наблюдается резкое падение квантового выхода в красной области спектра с длиной волны более 680 нм. Выделение O_2 при одновременном освещении светом с длиной волн 650 и 700 нм превышает суммарное количество O_2 , которое выделяется при

раздельном освещении, т.е. наблюдается кооперация ФС I и ФС II (рисунок 33).

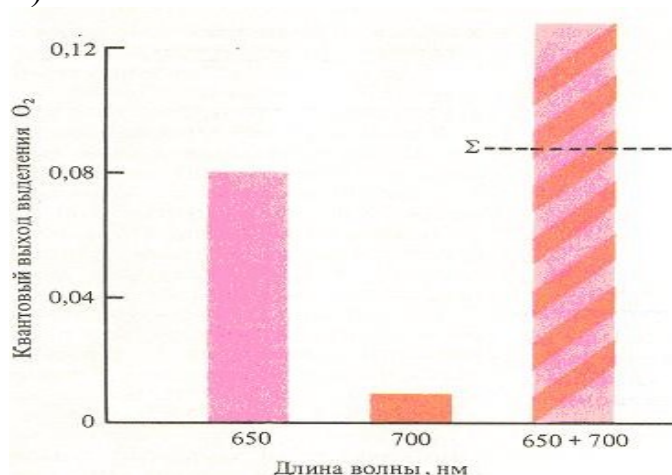


Рисунок 33. – Квантовый выход фотосинтеза зеленой водоросли хлореллы при использовании красного света с различными длинами волн. Возрастание квантового выхода при дополнительной подсветке коротковолновым красным светом (эффект усиления Эмерсона)

В настоящее время выделено 4 главных типа светособирающих (антенных) комплексов. Два из них, локализованные в реакционных центрах ФС I и ФС II, связывают только молекулы хлорофилла *a* и β -каротин; два других – белки внешних светособирающих комплексов – связывают хлорофиллы *a* и *b* и каротиноиды.

Фотосистема I включает *центральный комплекс (ядро комплекса)*, содержащий димер хлорофилла *a* (P_{700}), 2 молекулы β -каротина и около 100 молекул хлорофилла *a*, расположенных вокруг электрон-транспортной цепи реакционного центра (внутренняя антенна). Внешний светособирающий комплекс ССК I (ЛНС I) содержит 80–120 молекул хлорофиллов *a* и *b*, каротиноиды и состоит из 4 субъединиц: Lhca 1, Lhca 2, Lhca 3 и Lhca 4 – с молекулярными массами 17–24 кДа.

Фотосистема II включает *центральный комплекс II (ядро комплекса)*, содержащий димер хлорофилла *a* P_{680} и хлорофилл *a*-содержащие белки – CP43 и CP47 (внутренние антенны). ФС II имеет также большой внешний антенный комплекс ССК II (ЛНС II), содержащий хлорофиллы *a* и *b* и каротиноиды, а также ряд «минорных» ССК: CP24, CP26 и CP29 – расположенных между ССК II и реакционным центром и выполняющих важную роль в регуляции переноса энергии в реакционный центр.

Структурная организация всех антенных комплексов в целом подчинена основному требованию поглощения квантов света – возможности эффективной миграции энергии возбуждения среди молекул ССК и направленному переносу всей энергии в реакционные центры (рисунок 34).

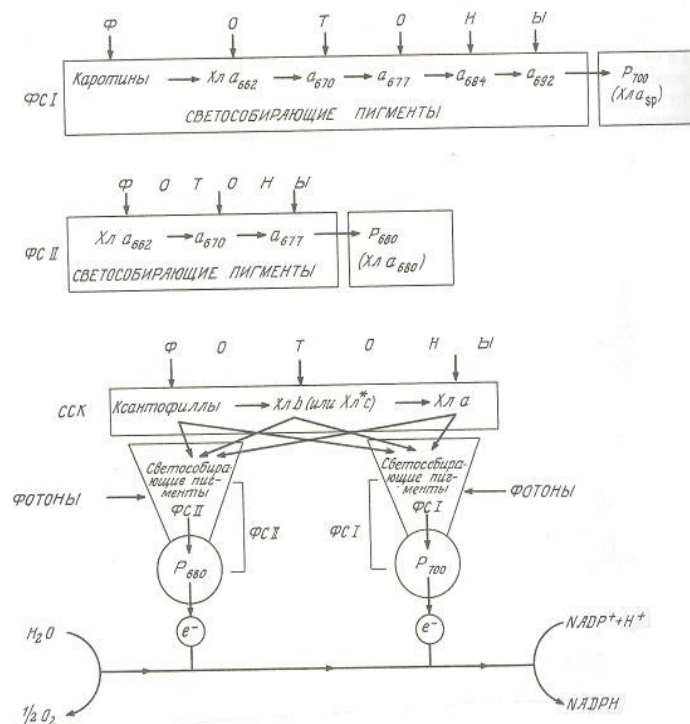


Рисунок 34. – Возможная организация и взаимодействие пигментов ФС I, ФС II и соответствующего светособирающего комплекса

Считается, что геометрический путь переноса энергии возбуждения в ФС I и ФС II напоминает случайное блуждание, которое продолжается до тех пор, пока квант не попадет на пигмент P_{700} или P_{680} в реакционном центре. Расположение РЦ среди молекул антенн, может быть случайным. Поэтому поглощенный любой из молекул антенн квант может перейти к любой другой молекуле и в конце концов достигнуть любого РЦ – мультицентральная модель. Другая возможность – каждый реакционный центр может получать энергию лишь от определенного числа молекул антенны, и любой поглощенный в пигментной системе квант имеет доступ лишь к одному РЦ – уницентральная модель. До сих пор неясно, которая из моделей ближе к действительности (рисунок 35).

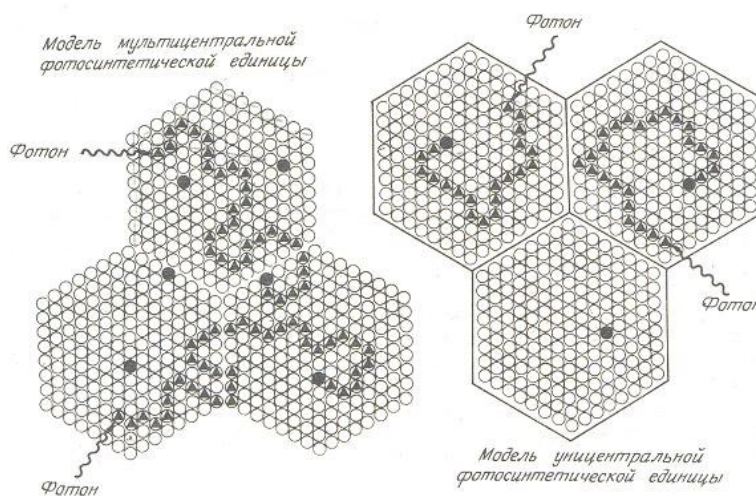


Рисунок 35. – Модели мультицентральной и уницентральной фотосинтетической единицы

Локализация ФС I и II в тилакоидных мембранах до сих пор также не определена. Предполагают, что ФС I размещается в гранах и фретах, ФС II - в гранах (ФС II возникла позднее в процессе эволюции). Но было уже отмечено, что ФС I и ФС II работают кооперативно. Возник вопрос, полностью ли они отделены друг от друга?

Возникла также необходимость выяснить, отличаются между собой ФС I гранальная и та ФС I, что во фретах, и есть ли во фретах, возможно, и ФС II

При обсуждении этой проблемы нужно иметь в виду жидкостное состояние мембран, где ее компоненты могут двигаться. Оказалось, (Кочубей, 1990) что в ряде случаев наблюдается перенос ФС II во фреты в состоянии ФС II_β, а все фотосистемы имеют форму α и β. Отрыв антенны (комплекса, который собирает кванты света) ФС II является началом перехода ФС II_α → ФС II_β.

Отличие ФС I зависит не от места локализации, а от особенностей ассоциации с фосфопротеинами разных типов. ФС I α и β формы участвуют одна в циклическом, вторая в нециклическом транспорте электронов.

Компоненты ФС I и ФС II ЭТЦ также движутся в мембранах: ПХ – внутри самой мембраны, Фд вдоль нижней поверхности тилакоидов со стороны стромы, Пц – внутренней поверхности тилакоидов и т.д.

Физическая энергия уловленных фотонов должна быть видоизменена и переведена в «химическую» энергию. Мы отметили, что энергия мигрирует до реакционных центров. В результате отдельные электроны получают достаточное количество энергии для того, чтобы они могли перейти от молекул хлорофилла P₇₀₀ или P₆₈₀ до молекул-переносчиков электронов. Переносчик поглощает определенную часть этой энергии активации и передает электрон следующему переносчику, где этот процесс повторяется. В хлоропластах разные переносчики электронов расположены на мембране или внутри мембран и образуют ряд, в пределах которого они располагаются в соответствии со способностью присоединять электроны (другими словами, с их окислительно-восстановительным потенциалом, т.е. от более электроотрицательного к более положительному).

Во внутренние мембраны хлоропластов встроены *пять основных полипептидных комплексов* (рисунок 36):

1. комплекс фотосистемы I (ФС I);
2. комплекс фотосистемы II (ФС II);
3. светособирающий комплекс II (ССК II);
4. цитохромный *b₆f*-комплекс;
5. АТФ-синтаза (CF₀ – CF₁-комплекс) – фермент, катализирующий синтез АТФ.

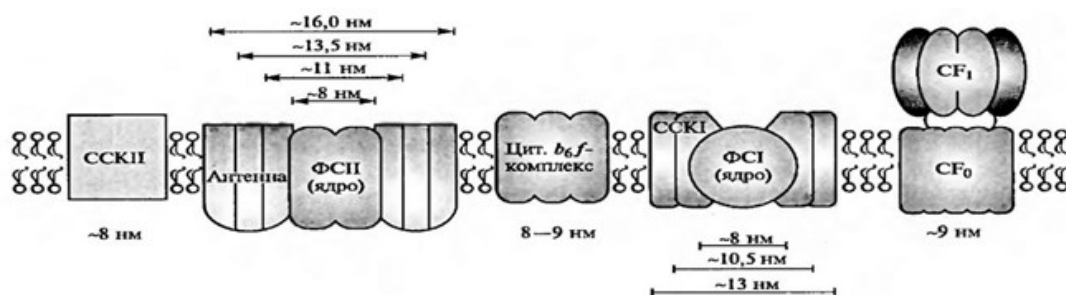


Рисунок 36. – Схема организации основных функциональных комплексов в мембране тилакоидов: ФС I – фотосистема I, ФС II – фотосистема II, ССК I – светособирающий комплекс I, ССК II – светособирающий комплекс II (мобильная антенна), CF₀ – сопрягающий фактор 0, CF₁ – сопрягающий фактор 1

Комплексы ФС I, ФС II и ССК II содержат пигменты (хлорофиллы, каротиноиды), большинство которых функционируют как пигменты-антенны, собирающие энергию для пигментов реакционных центров ФС I и ФС II. Комплексы ФС I и ФС II, а также цитохромный b_6f -комплекс имеют в своем составе редокс-кофакторы и участвуют в фотосинтетическом транспорте электронов. Белки этих комплексов отличаются высоким содержанием гидрофобных аминокислот, что обеспечивает их встраивание в мембрану. АТФ-синтаза (CF₀ – CF₁-комплекс) осуществляет синтез АТФ.

Кроме крупных полипептидных комплексов в мембранах тилакоидов имеются небольшие белковые компоненты – пластоцианин (ПЦ), ферредоксин (Фд) и ферредоксин-НАДФ-оксидоредуктаза, расположенные на поверхности мембран. Они входят в электрон-транспортную систему фотосинтеза.

Таким образом, на фотофизической стадии энергия кванта света превращается в энергию возбужденного электрона, который, когда попадает в РЦ, а потом в ЭТЦ, отдает свою энергию постепенно, участвуя в окислительно-восстановительных реакциях, при этом энергия превращается в энергию химических связей АТФ и НАДФН.

2. Фотохимический этап фотосинтеза, его сущность. Циклический и нециклический поток электронов, фотофосфорилирование.

Электрон передается по цепи переносчиков e^- – ЭТЦ. В процессе передачи e^- теряет энергию.

Для того чтобы он мог двигаться по ЭТЦ переносчики должны быть расположены по градиенту окислительно-восстановительных потенциалов, от отрицательного (или менее положительного) до более положительного.

Существуют переносчики 2 типов (таблица 3):

- 1) которые переносят e^- – цитохромы, Фд, ПЦ;
- 2) переносчики H^+ и e^- – ПХ (превращение хинон $\leftrightarrow$ в гидрохинон).

При этом молекула, отдающая протон или электрон, окисляется, а молекула, воспринимающая протон или электрон, восстанавливается.

Таблица 3. – Характеристика компонентов электрон-транспортной цепи в хлоропластах

Компоненты	Основные свойства
Фотосистема 2	
S	S-система. Комплекс, расщепляющий воду. Содержит 4 атома Mn. Нуждается в Ca^{2+} и Cl^- .
Z	Быстрый донор электронов от P_{680} , содержащий два прочно связанных атома Mn
P_{680}	Хлорофилл a_{680} и антенный комплекс (хлорофиллы $\text{a}_{670}\dots\text{a}_{683}$)
Цитохром b_{559}	Гемопротеин
$\Phi_{\text{ф}}$	Феофетин – первичный акцептор электронов в ФС2
$\text{Q}_\text{А}$	Первичный пластохинон, ассоциированный с атомом железа
$\text{Q}_\text{В}$	Вторичный пластохинон, место связывания PQ
Цитохромный комплекс b_6/f	
Цитохром b_6	Гемопротеин
$\text{Q}_\text{р}, \text{Q}_\text{н}$	Участки связывания пластохинонов PQH_2 и PQ в соответственно <i>р</i> и <i>н</i> -сайтах цитохромного комплекса b_6/f
FeS_R	Железосерный центр Риске
Цитохром f	Гемопротеин
Подвижные компоненты фотосинтеза	
PQH_2	Пластохинон – подвижный переносчик электронов и протонов
$\text{П}_\text{ц}$	Пластоцианин – водорастворимый медьсодержащий белок
Фотосистема 1	
P_{700}	Хлорофилл a_{700} и антенный комплекс (хлорофиллы $\text{a}_{765}\dots\text{a}_{695}$)
A_1	Мономерная форма хлорофилла a_{695} , первичный акцептор электронов ФС1
$\text{A}_2, \text{A}_\text{В}$	Железосерные белки (FeS -белки). Вторичные акцепторы электронов, содержащие 4Fe и 4S.
$\Phi_\text{д}$	Ферредоксин – водорастворимый белок, содержащий железосерные центры
ФНР	Фермент – ферредоксин-НАДФ $^+$ -редуктаза, катализирует реакцию восстановления $\text{НАДФ} + \text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{НАДФН}$

Все реакционные центры имеют не только общий принцип организации, но и единый фотохимический механизм преобразования энергии. В реакционном центре происходит первичное фотохимическое разделение зарядов между фотовозбужденным пигментом реакционного центра $\text{П}^*_{\text{рц}}$ и первичным акцептором А. Поскольку взаимодействует с

P^*_{PC} в реакциях окислительно-восстановительного типа, структура, осуществляющая преобразование энергии, должна быть способна к обратимым окислительно-восстановительным реакциям. Как известно, молекула хлорофилла способна к фотовосстановлению и фотоокислению. Реакции фотоокисления хлорофилла требуют особых условий: присутствия ионов магния в центре молекулы (Дж, Гудхир, 1966) и слабокислых условий среды (В. Б. Евстигнеев, 1967). Именно такие условия создаются в нем при освещении и векторном движении протонов во внутритилакоидное пространство.

В основе преобразования энергии лежит процесс разделения зарядов. Первичный этап включает две сопряженных окислительно-восстановительных реакции:

$$h\nu$$

1) $Хл \rightarrow Хл^+ + e^-$ (для реакции необходима затрата энергии, равная энергии ионизации хлорофилла);

2) $A + e^- \rightarrow A^-$ (освобождается энергия, равная энергии ионизации акцептора А)

Энергия, запасаемая в процессе разделения зарядов, равна разности энергий ионизации акцептора и хлорофилла: $\Delta E = E_A - E_{Хл}$. Следовательно, чем меньше энергия ионизации хлорофилла, тем больше величина запасаемой энергии ΔE .

В 1950–1953 гг. Арнон на изолированных хлоропластах установил, что энергия возбужденного электрона может быть использована для синтеза АТФ. Он показал, что на свету в изолированных хлоропластах идет образование АТФ за счет присоединения минерального фосфора (Ф) к АДФ.

Процесс превращения энергии квантов света в энергию химических связей АТФ получил название *фотосинтетического фосфорилирования*.

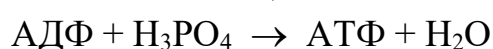
Различают 2 основных типа переноса e^- – циклический и нециклический.

При *циклическом* потоке электроны, которые от молекул хлорофилла перешли к первичному акцептору, возвращаются к хлорофиллу обратно (рис. 45). Участвует ФС I с P_{700} .

Под действием $h\nu$ E'_0 (окисл.- восстан. потенциал) PC падает от +0,40В до –0,60В, тогда он может передать e^- переносчику $X = -0,43В$. Как только он отдает e^- , то вновь меняет E'_0 на +0,40В, и тогда его e^- может к нему вернуться.

Вся энергия света, поглощённая пигментами ФС I фиксируется только в АТФ.

$$h\nu$$



$$ХЛ.$$

Точно путь e^- не установлен. Показаны разные пути предполагаемого места локализации фотофосфорилирования (рисунок 37 А, Б).

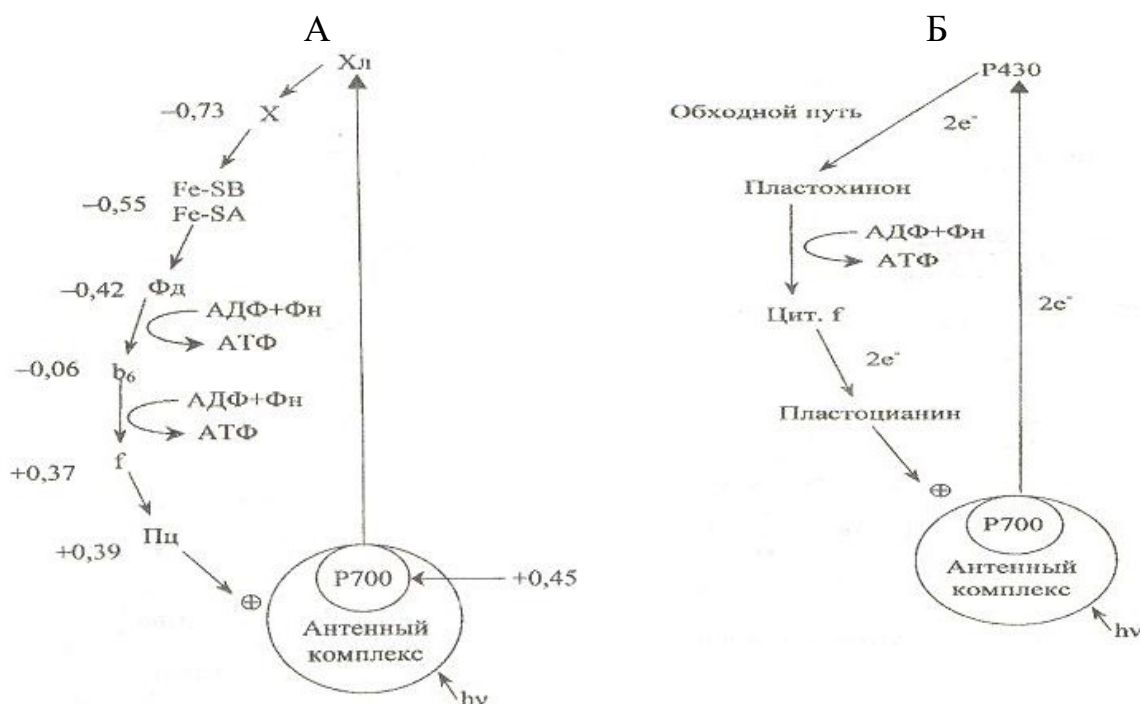


Рисунок 37. – Циклический поток электронов и фотофосфорилирование (варианты А и Б).

Цифрами показан окислительно-восстановительный потенциал в В

Нециклический поток. Работают 2 ФС.

У ФСІ под влиянием $h\nu$ e^- переходит на более высокий энергетический уровень S_1 - $E'_0 = -0,60V$. Электрон передается в направлении НАДФ⁺ через ряд переносчиков, которые размещены по мере возрастания E'_0 электроны спонтанно текут в сторону более высоких E'_0 (рисунок 38).

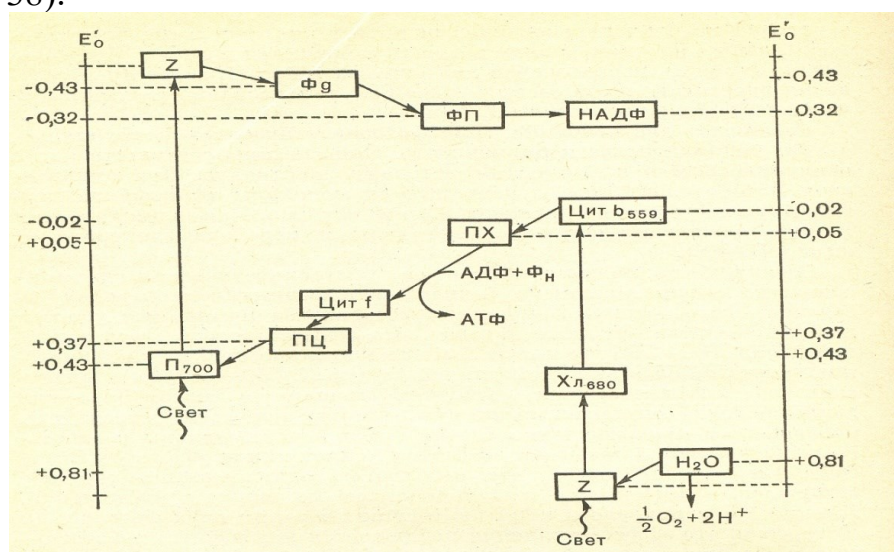
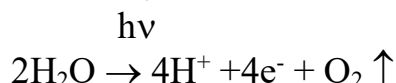


Рисунок 38. – Схема нециклического фотофосфорилирования

Отдав e^- , $P\dot{C}_{700}$ остается в виде ионизированной молекулы с $E'_0 + 0,43\text{В}$, что делает ее хорошим акцептором e^- . Источником e^- является ФСII с $P\dot{C}_{680}$. Электрон для $P\dot{C}_{680}$ получается из H_2O :

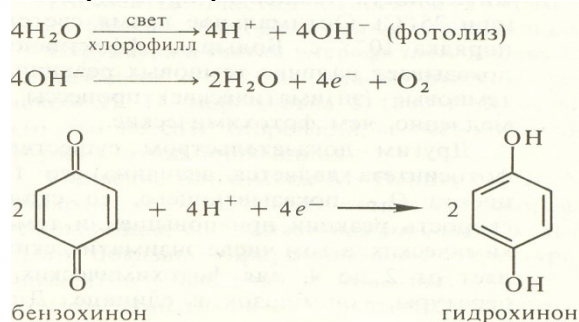


3. Фотоокисление воды, выделение кислорода.

Раньше считали, что источник O_2 при фотосинтезе – CO_2 , но Виноградов А.П., Тейс Р.В., Рубен С., Камен М. (1941) показали, что это H_2O (O^{16}), в CO_2 – O^{18} по изотопам, которые входят в состав этих соединений.

Еще в 1937 г. Р.Хилл работал с изолированными хлоропластами и определил их способность на свету в присутствии ацептора H^+ окислять воду, при этом выделяется O_2 . В качестве акцептора H он использовал хинон. При этом выделение O_2 хлоропластами на свету проходило при отсутствии CO_2 (реакция Хилла).

Согласно Хилла процесс фотоокисления H_2O идет в 3 этапа:



В дальнейшем было показано, что акцептором H^+ является НАДФ^+ . Сущность фотохимических реакций на свету была выяснена в 1954 – 1958 гг. Арноном.

Вода находится во внутритилакоидном пространстве. Окислителем ее является хлорофилл. На пути e^- от H_2O к хлорофиллу есть система (S-система), которая содержит белок и Mn^{+2} , Mn^{+3} (рисунок 39).

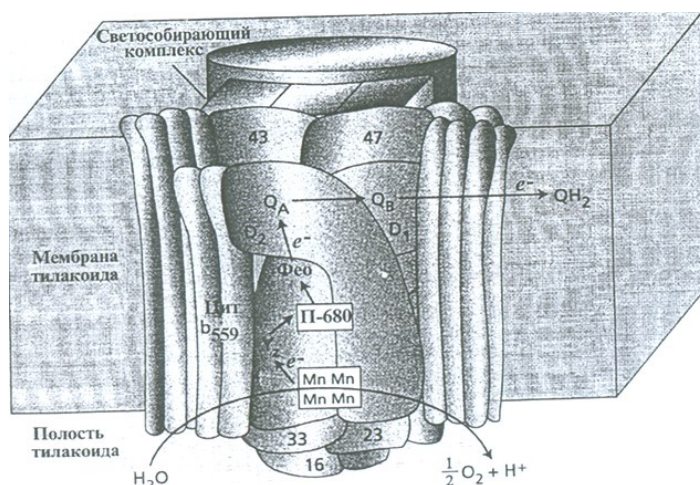
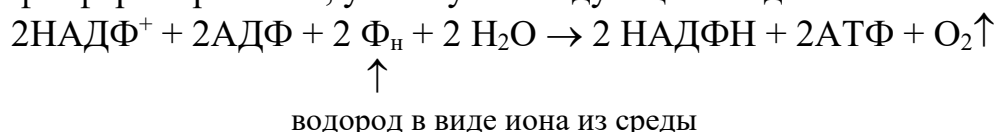


Рисунок 39. – Строение кислородвыделяющего центра ФСII (Hankamer et al., 1997)

$Mn^{+3} + e^-$ (от H_2O) $\rightarrow Mn^{+2}$, а e^- отдается хлорофиллу P_{680} . P_{680} нейтрализуется и весь процесс нециклического фотофосфорилирования может начинаться сначала (e^- от фотоокисления H_2O поступает на группу $C=O$ в V кольце). Имеется и система Z – быстрый донор электронов к P_{680} , которая содержит и два сильно связанных атомов Mn.

Ингибитором этой реакции является диурон (дихлорфенилдиметилмочевина). Растения, обработанные диуроном, гибнут, так как при этом блокируется транспорт электронов от воды, не образуется АТФ и не восстанавливается НАДФ⁺, а следовательно, невозможно восстановление CO_2 .

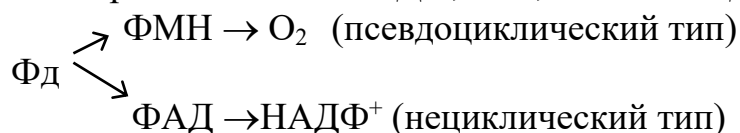
При нециклическом потоке e^- , т.е. нециклическом фотофосфорилировании, участвуют следующие соединения:



Энергия аккумулируется в молекулах АТФ и НАДФН – по Арнону “ассимиляционная сила”.

Таким образом, при нециклическом потоке участвуют две фотосистемы, происходит фотоокисление воды и передача электрона от воды к НАДФ. Выделяемая входе о.в.р. энергия частично используется на синтез АТФ.

Псевдоциклическое фотофосфорилирование (тип нециклического), но акцептор e^- от ФСІ не НАДФ, а O_2 , вместо ФАД - ФМН



Таким образом, у растений множество путей фотохимической стадии фотосинтеза. Растения приспосабливаются к разным условиям, спектр их адаптационных возможностей широкий. Преобладает тот или другой путь (циклический, нециклический, псевдоциклический) в зависимости от условий.

На этом световые реакции заканчиваются.

В присутствии АТФ и НАДФ H_2 CO_2 может образовывать $C_6H_{12}O_6$.

Всего за две стадии циклического и нециклического фосфорилирования образуются 2 молекулы НАДФН и 3 молекулы АТФ.

4. Генерация АТФ.

Как клетки делают АТФ?

Как осуществляется связь между переносом возбужденного светом e^- по цепи переносчиков и образованием АТФ за счет выделенной при этом энергии. Вопрос до конца не ясен.

Наибольшее признание получила хемиосмотическая гипотеза Митчелла. Сущность ее в том, что энергия $h\nu$, которая превращается в

энергию возбужденного электрона, переходит в электрическую энергию на мембране, или мембранный потенциал. Энергия мембранного потенциала трансформируется в энергию химических связей.

Без мембраны процесс образования АТФ не идет.

Переносчики e^- (ЭТЦ) локализованы в мембранах в соответствующей последовательности: переносчики e^- и переносчики водорода H^+ и e^- ; располагаются переносчики с различных сторон тилакоидов (рисунок 40).

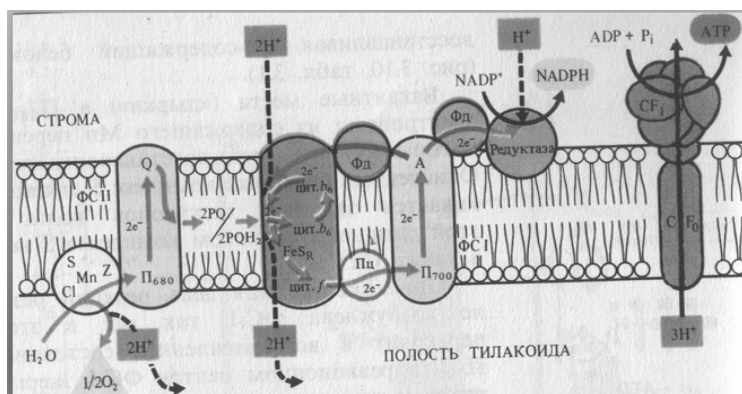


Рисунок 40. – Локализация электрон- и протонтранспортных реакций в тилакоидной мембране

Во внутренней среде накапливается H^+ и возникает разность рН в 2 – 2,5 единицы. Разность концентрации H^+ по обе стороны мембраны – дает ΔpH и одновременно разность электрических зарядов – $\Delta \mu$ – возникает электрохимический потенциал $\Delta \mu_{H^+}$.

Это возможно потому, что мембрана непроницаема для H^+ , а НАДФ $^+$ и H_2O располагаются с разных ее сторон.

Образование АТФ является результатом разрядки мембраны через АТФ-синтазу, грибовидные частицы которой видны во всех фотосинтетических мембранах. Она состоит из сферической головки (фактор F_1), встроенной в мембрану ножки (фактор F_0) (рисунок 41).

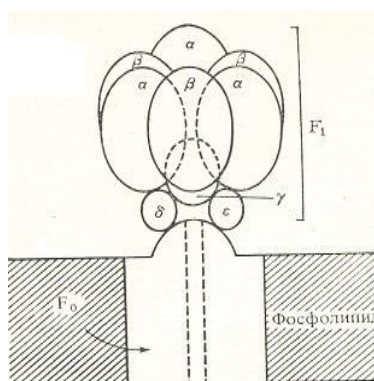


Рисунок 41. – Структура H^+ –АТФазы (α , β , γ , δ , ϵ – субъединицы F_1 ; α , β – образуют насос; γ , δ , ϵ – образуют ворота; F_0 – канал

Существуют две гипотезы: прямой и косвенный механизм преобразования энергии $\Delta \mu \text{H}^+$ в АТФ. Подробно рассматривается в теме “Дыхание”.

Следует отметить, что энергетические преобразования в живой клетке могут быть разделены на 2 группы: одни локализуются в мембранах, другие в не мембранных отделах протоплазмы.

В каждой группе своя валюта для оплаты энергетических затрат: в мембранах $\Delta \mu \text{H}^+$, в не мембранных отделах – АТФ и другие высокоэнергетических соединения (Скулачев) (рисунок 42).

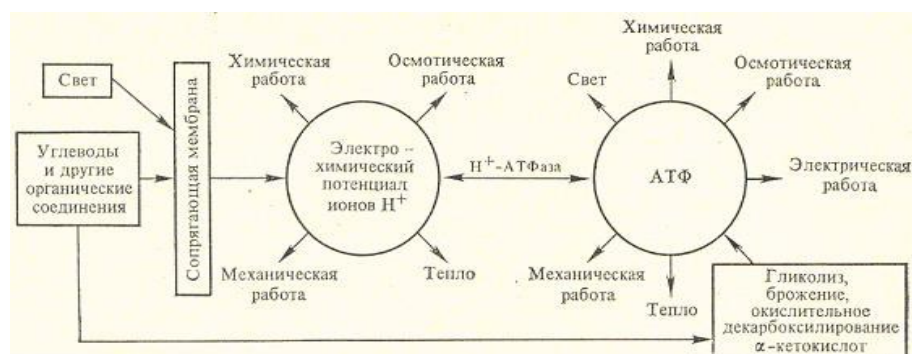


Рисунок 42. – Значение АТФ и электрохимического потенциала ионов водорода в энергетике клетки

АТФ и $\Delta \mu \text{H}^+$ – две самостоятельные энергетические валюты клетки!

Таким образом, фотохимический этап фотосинтеза состоит из циклического и нециклического потока e^- и циклического и нециклического фосфорилирования определяется структурной организацией фотосинтетических мембран, где образуется $\Delta \mu \text{H}^+$. При разрядке мембраны энергия $\Delta \mu \text{H}^+$ преобразуется в АТФ. Одновременно образуется НАДФН. АТФ и НАДФН используются в темновых реакциях фотосинтеза.

5. C_3 -путь фотосинтеза (цикл Кальвина), его механизмы.

Последний этап фотосинтеза – темновой. Происходит он в строме хлоропласта.

В настоящее время известны 3 различных механизма темновых реакций фотосинтеза у высших растений, но, по-видимому, правильное говорить об основном процессе и двух его вариантах.

Основной механизм – это фиксация углекислоты в цикле фотосинтетического восстановления углерода – цикле Кальвина, а в последнее время он получил название – C_3 -путь, или C_3 -тип фотосинтеза. Растения осуществляющие только реакции этого цикла, называют C_3 -растениями. Такие растения обычно растут в областях умеренного климата, оптимальная дневная температура для фиксации CO_2 – 15-25°C.

Два варианта процесса – это C_4 -путь (или C_4 -тип фотосинтеза) и САМ-фотосинтез или МОКТ-метаболизм органических кислот по типу

толстянковых. Растения, имеющие C_4 -тип фотосинтеза, распространены чаще в тропических областях, САМ-растения – в засушливых зонах.

C_3 -растения превращают CO_2 в органические вещества только в реакциях цикла Кальвина, C_4 - и САМ-растения также осуществляют цикл Кальвина, но в них процесс превращения CO_2 включает и другие реакции. C_4 - и САМ-растения отличаются:

1. природой этих дополнительных реакций,
2. временем суток, когда эти реакции происходят,
3. в каких клетках находятся вещества, участвующие в этих реакциях.

Основополагающие исследования в области фотосинтетической фиксации CO_2 были проведены Кальвином (Нобелевская премия в 1961г.), Бэнсоном, Басхэмом.

Вопросы, которые поставили и на которые ответили Кальвин и его сотрудники:

1. какова природа соединения, являющегося первичным акцептором CO_2 ,
2. какой продукт образуется непосредственно при фиксации CO_2 ,
3. как этот продукт затем превращается в простые сахара?

Следующие обстоятельства способствовали успеху их эксперимента:

- 1) впервые применили метод меченных атомов ($C^{14}O_2$),
- 2) хроматографический метод разделения продуктов фотосинтеза при коротких экспозициях (освещение 1 с и более),
- 3) использовали однородный материал – хлореллу.

Необходимо отметить, что они случайно выбрали и для дальнейших исследований C_3 -растения – ячмень, шпинат. Если бы к ним попали растения с C_4 -путем фотосинтеза (кукуруза, сорго, просо), то работа бы осложнилась.

Идея эксперимента была проста. $C^{14}O_2$ вводили в освещенную стеклянную трубку, через которую протекала суспензия водорослей. После инкубации с $C^{14}O_2$ на свету суспензию обрабатывали горячим спиртом, чем останавливали все ферментативные реакции. Варьируя время инкубации в $C^{14}O_2$ от долей секунды до нескольких минут и проводя затем анализ спиртовых экстрактов с помощью хроматографии на содержание C^{14} -меченных соединений, исследователи установили, что:

1. если время экспозиции было 10 мин., то на хроматографии обнаруживается большой набор различных меченых соединений, в том числе простые углеводы (фосфорилированные сахара), некоторые аминокислоты, все основные нуклеотиды и другие соединения;

2. при 30 с экспозиции набор веществ получался меньший – фосфорилированные углеводы – соединения цикла Кальвина – триозы (ФГК, ФГА, ФДА), тетрозы (эритрозо-4-фосфат), пентозы (рибозо-5-фосфат, рибулозо-5-фосфат, рибулозо-1,5-бисфосфат, ксилулозо-5-

Фермент РБФ-карбоксилаза-оксигеназа – самый распространенный белок в природе – он составляет около 50% всех растворимых белков в листе. Имеет молекулярную массу $\approx 5,5 \cdot 10^5$ и состоит из 8 больших (м.м. 51000– 58000) и 8 малых (м.м 12000-18000) субъединиц (рисунок 44).



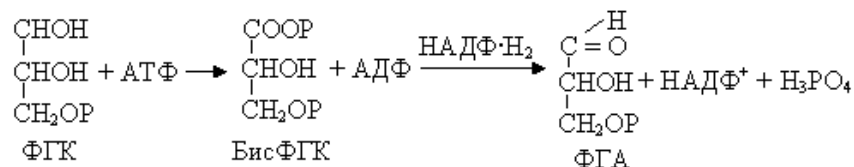
Рисунок 44. – Строение РБФ-карбоксилазы-оксигеназы

Большие субъединицы кодируются хлоропластной ДНК, малые – ядерной ДНК. Большие субъединицы обладают ферментативной активностью, малые выполняют регуляторную роль.

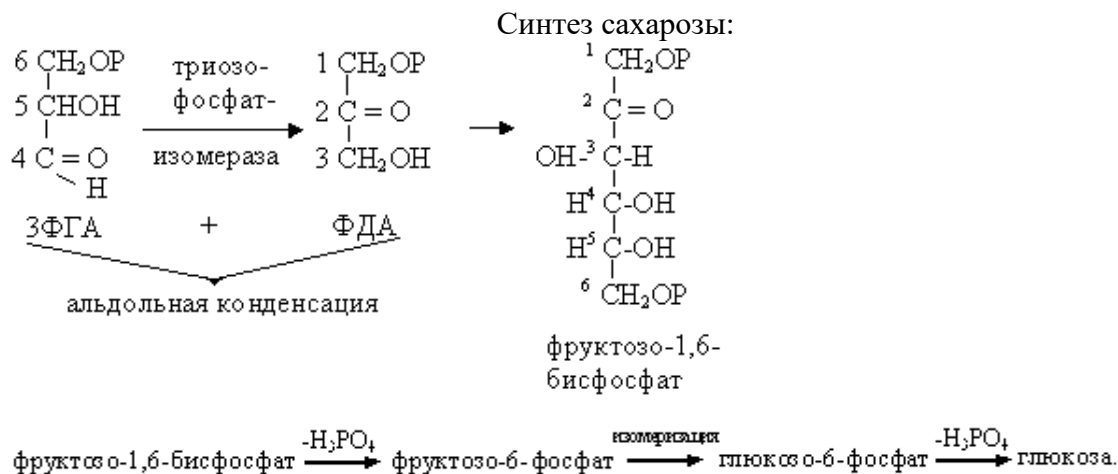
Криптохром усиливает синтез больших субъединиц, фитохром – малых. Для активации РБФ-карбоксилазы-оксигеназы требуется свет.

II фаза – восстановление CO_2

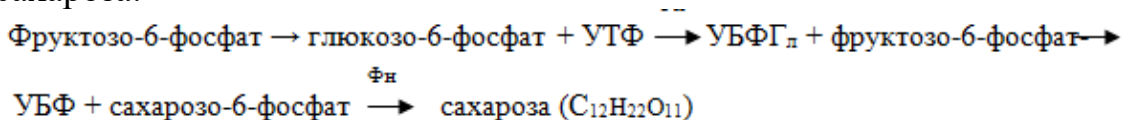
Для этой фазы необходимы АТФ и НАДФН, которые образовались на световой стадии фотосинтеза (цикл Кальвина).



Образовавшийся ФГА претерпевает ряд превращений. Из молекул ФГА – 5 идут на регенерацию РБФ, а 1 молекула выходит из цикла.

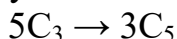


Существует мнение, что конечным продуктом цикла является не глюкоза, а сахароза:



III фаза – регенерация РБФ

Из остальных 5 молекул ФГА в 7 последовательных ферментативных реакциях, которые происходят по механизму восстановительного пентозофосфатного цикла, образуется 3 молекулы РБФ:



В основе этого лежит открытый Рэкером и Хорекером механизм трансальдолиза и транскатализа, который выявил возможность переноса части атомов одной молекулы на другую (перегруппировка атомов) (рисунок 45).

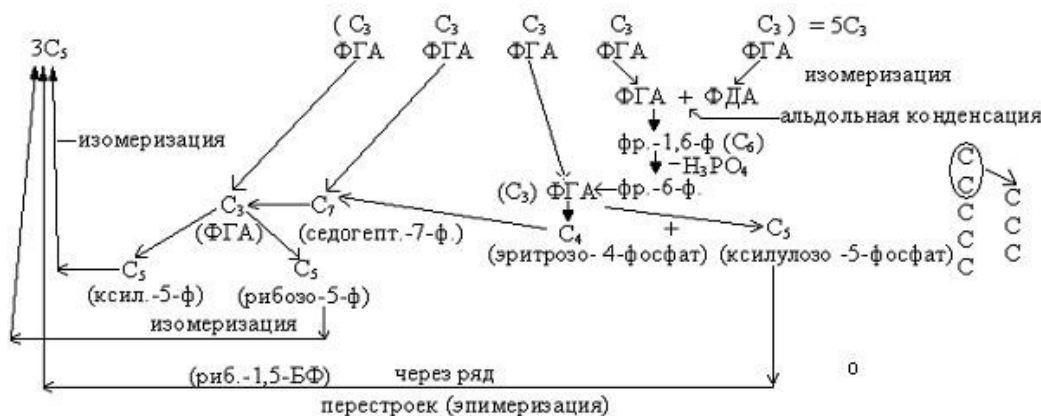
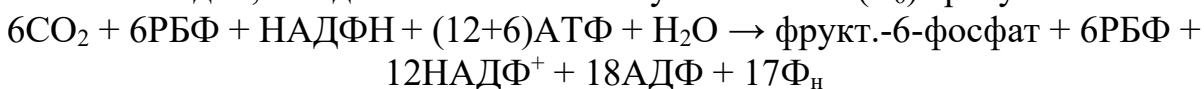


Рисунок 45. – Схема регенерации РБФ

Очевидно, что для синтеза 1 молекулы гексозы (C₆) требуется:



Однако эти затраты не учитывают эффекта фотодыхания, приводящего к потерям углерода, ассимилированного при фотосинтезе.

У C₃-растений, и это их недостаток, такие потери составляют 20–40%. Поэтому реальное количество молекул АТФ и НАДФН, необходимых для фиксации 1 молекулы CO₂ существенно превышают 3АФТ и 2 НАДФН.

6. Фотодыхание, его биологическое значение.

Ещё в 40-50 гг. Варбург отметил, что в присутствии большого количества O₂, фотосинтез тормозится – эффект Варбурга.

В 1960 г. было описано световое дыхание – фотодыхание – поглощение O₂ и выделение CO₂ на свету с использованием в качестве субстрата промежуточных продуктов цикла Кальвина (дыхательный субстрат – гликолат).

Химизм фотодыхания отличается от химизма темнового (обычного) дыхания. Как отмечалось ранее, в присутствии избытка O_2 фермент РБФ-карбоксилаза-оксигеназа проявляет оксигеназную активность, приводит к образованию а) ФГК и б) фосфогликолевой кислоты (рисунок 46).

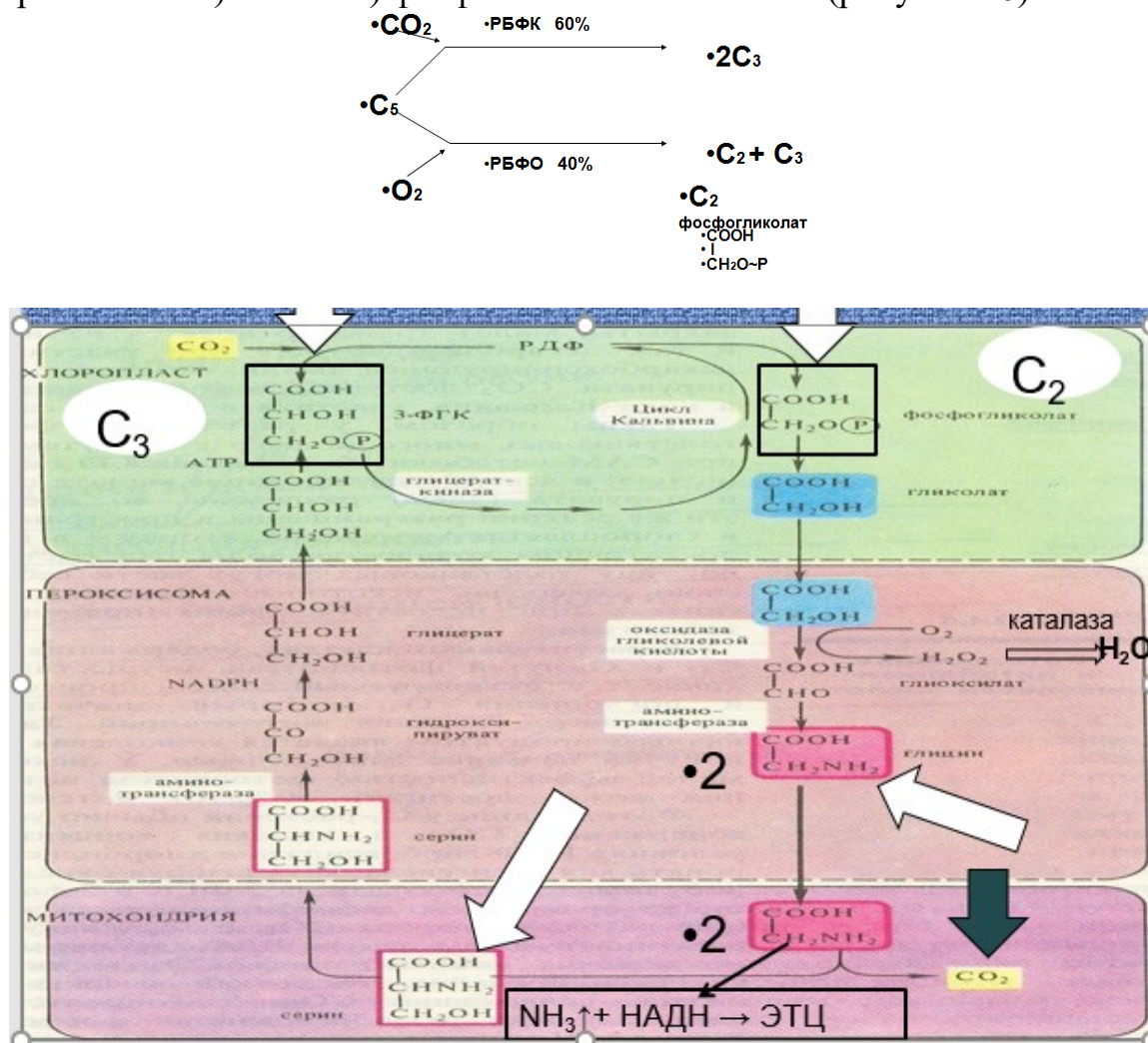


Рисунок 46. – Фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты

Результат фотодыхания: $2РБФ + 3 O_2 + H_2O \rightarrow 3 ФГК + CO_2 + \Phi_n$

Функция фотодыхания до сих пор не ясна.

Существуют разные, часто противоположные точки зрения на этот вопрос.

1. Так, есть мнение, что фотодыхание – бесполезный процесс, общий выход органических веществ снижается, АТФ не образуется, только когда НАДФН в митохондриях в ЭТЦ приводит к образованию АТФ. АТФ расходуется на фосфорилирование ГК до ФГК.

2. Согласно другого мнения, наоборот, фотодыхание:

а) энергетический процесс (в митохондриях – АТФ);

б) накапливаются физиологически важные метаболиты – глицин, серин;

в) поглощается избыток АТФ и НАДФН, который возникает при повышенном освещении;

г) если мало CO_2 и света устанавливается баланс между темновой и световой стадиями фотосинтеза;

д) фотодыхание – один из способов защиты от торможения O_2 -ом за счет его дополнительной утилизации и т.д.

Таким образом, фотодыхание – приспособление к окружающей среде.

Фото- и темновое дыхание похожи только по конечным продуктам, отличаются по субстратам, локализации: фотодыхание окисление гликолата в пероксиомах, темновое – углеводы в митохондриях.

Тот факт, что до сих пор не обнаружено растений полностью лишенных фотодыхания, убедительно свидетельствует о том, что это полезный процесс. Однако, несмотря на это, и в надежде на повышение продуктивности сельскохозяйственных культур в отсутствии фотодыхания делаются попытки снижения фотодыхания у C_3 -растений. Проводимая в этом направлении работа пока не увенчалась успехом. Снижение фотодыхания обычно сопровождается подавлением самого фотосинтеза, а, следовательно, продуктивности растений.

Фотодыхание у C_4 -растений составляет 1–3%, их продуктивность в 2 раза выше, чем у C_3 -растений.

7. C_4 -путь фотосинтеза (кооперативный фотосинтез).

C_4 -путь более эволюционно поздний, встречается у почти 300 видов растений 16 семейств покрытосеменных.

Анатомические особенности листа – у C_4 -растений есть клетки обкладки вокруг сосудисто-волокнистых пучков, содержащие большие хлоропласты без гран, а клетки мезофилла расположены рыхло, их хлоропласты более мелкие, с гранами (рисунок 47).

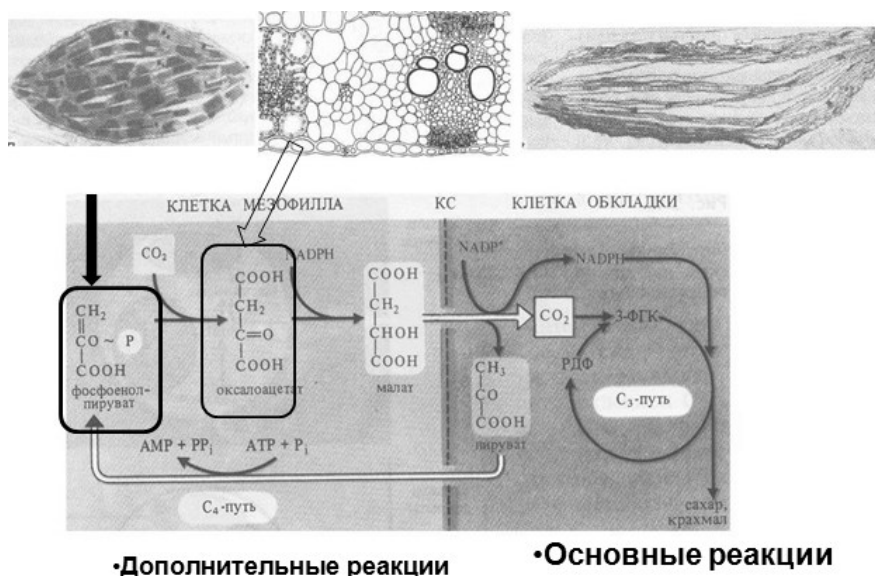


Рисунок 47. – Анатомическое строение листа и схема C_4 -пути фотосинтеза

Чем отличается этот путь от C_3 -пути? Хэтч и Слэк в 1966 г, а еще ранее Карпилов (1960 г.), Корчак (1965 г.) установили, что у сахарного тростника и кукурузы в противоположность циклу Кальвина акцептором CO_2 является ФЭП, а не РБФ. ФЭП с CO_2 образует ЩУК (щавелевоуксусную кислоту) – C_4 -соединение. Фермент – ФЭП-карбоксилаза. ФЭП-карбоксилаза имеет более высокое химическое сродство к CO_2 , чем РБФ-карбоксилаза. При концентрации в 100 раз ниже обычной ФЭП-карбоксилаза более активна.

Преимущество C_4 -растений:

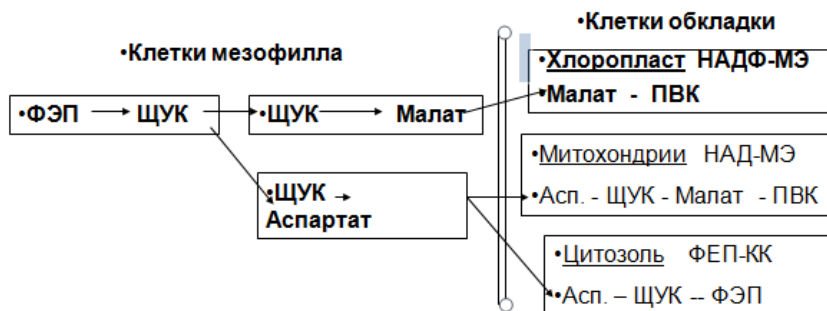
- в клетках обкладки CO_2 концентрируется, потому фотодыхание не идет;
- клетки обкладки находятся вокруг сосудисто-волокнистых пучков, что содействует быстрому оттоку органических веществ, они не накапливаются в хлоропластах;
- сопротивление устьиц выше у этих растений, CO_2 входит с трудом, что мешает транспирации. Растения более экономно расходуют воду, более устойчивы к засухе.

C_4 растения различаются по способам декарбоксилирования. Карбоксилирование у всех одинаково: в цитозоле клеток мезофилла. Декарбоксилирование трех типов:

1. НАДФ-малатдегидрогеназа
2. НАДФ-малик энзим (МДГ декарбоксилирующая)
3. ФЕП-КК: фосфоенолпируват карбоксикиназа

Кооперативный фотосинтез – совместное функционирование C_3 - и C_4 - циклов в пределах одного растения. В настоящее время пришли к выводу, что основная функция C_4 -цикла, который идет в клетках мезофилла листа – концентрирование CO_2 для C_3 -цикла. C_4 -цикл является своеобразным насосом – «углекислотной помпой».

1. $C_4 + C_3$ биохимические циклы
2. Кранц анатомия, диморфизм хлоропластов
3. Подавлено фотодыхание
4. Высокая продуктивность
5. Приспособлены к обитанию в жарких, засушливых местах и в условиях засоления



8. Особенности САМ-фотосинтеза.

Ассимиляция CO_2 у толстянковых идет подобно C_4 -пути фотосинтеза. Но есть отличие. У обычных C_4 -растений 1 и 2

карбоксилирование разделены пространством – мезофилл и обкладка; у толстянковых – временем: все реакции идут в мезофилле, ночью образуются органические кислоты при открытых устьицах, днем при закрытых - CO_2 выделяется внутри клеток и происходит цикл Кальвина. Фотосинтез идет на свету при закрытых устьицах (приспособление к засухе) (рисунок 48).

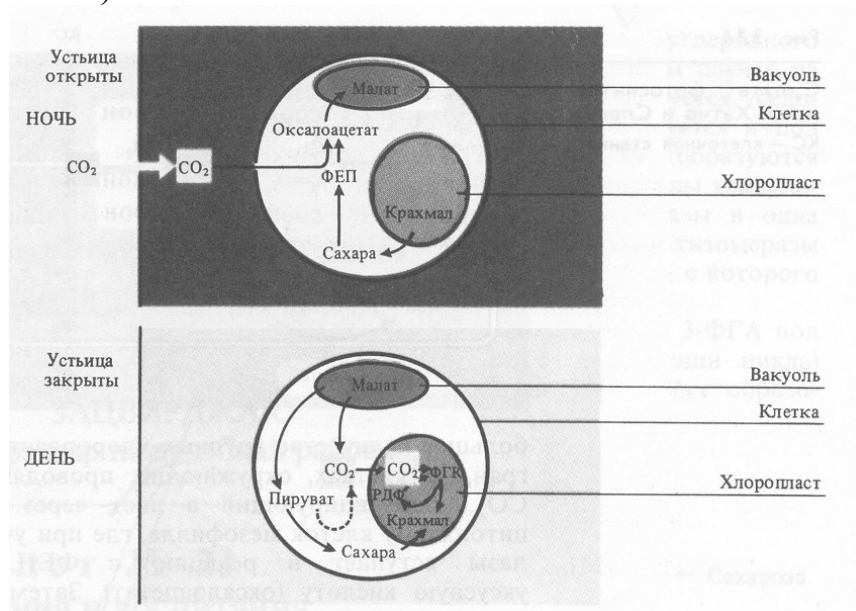


Рисунок 48. – САМ-фотосинтез

Таким образом, существуют разные пути связывания CO_2 . Кроме того, на всех этапах фотосинтетического цикла промежуточные продукты могут претерпевать различные превращения в зависимости от условий среды. Это является основой для образования разнообразных продуктов фотосинтеза.

9. Продукты фотосинтеза.

Первый стабильный продукт темновой фазы фиксации CO_2 – ФГК, которая дает углеводы и другие продукты.

Еще в 1884 г. Крашениников высказал предположение, что в результате фотосинтеза образуются белки, жиры, углеводы.

И действительно из ФГК – первичного продукта образуются:

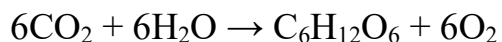


Белки образуются непосредственно, а не через углеводы. Работы Ничипоровича, Андреевой показали, что возникают азотсодержащие соединения. Они выдерживали лист на растворе $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ в атмосфере с C^{14}O_2 . Выяснилось, что на свету у этого листа образуются белки с N^{15} и C^{14} . При выдерживании в темноте этого не наблюдалось. Значит, на свету происходит новообразование аминокислот, а затем белков непосредственно из CO_2 .

Воскресенская показала, что когда преобладает синий цвет, то образуется больше белков, красный – углеводов.

Какие метаболиты образуются у этого растения при данных условиях, можно определить исходя из величин *фотосинтетического коэффициента* (ФК). Под *фотосинтетическим коэффициентом* понимается отношение выделенного в процессе фотосинтеза кислорода к поглощенному CO_2 .

$$\text{ФК} = V_{\text{O}_2} / V_{\text{CO}_2}$$



$\text{ФК} = 6/6 = 1$ (углеводы), белки $> 1,25$; жиры $> 1,44$.

Для C_3 -растений $\text{ФК} = 1,03$ (т.е. 75% углеводов, 25% – белков).

Нет единства в продуктах фотосинтеза – это является приспособительной реакцией.

Есть группы растений, у которых основные продукты фотосинтеза:

1. сахара и крахмал (90–95%) – картофель, сахарная свекла, ранневесенние эфемеры (тюльпаны) и др.

2. галактозосодержащие углеводы – раффиноза, стахиоза, вербаскоза – тыквенные.

3. сахароспирты – манит, сорбит – яблоня, ясень, сирень, сельдерей и др.

4. наряду с сахарозой и крахмалом есть глицин, серин и другие аминокислоты – бобовые.

Таким образом, сущность темновой стадии фотосинтеза – преобразование химически связанной энергии лабильных промежуточных соединений АТФ и НАДФН в потенциальную энергию химических связей стабильных продуктов – сахаров, аминокислот и др.

10. Пути повышения продуктивности фотосинтеза.

Продуктивность фотосинтеза (за сутки) вычисляется по формуле Кидда-Веста-Бриггса:

$$\text{Фпр} = \frac{B_1 - B_2}{1/2(A_1 + A_2)T} \text{ (г/м}^2\text{)},$$

где Фпр – общая продуктивность фотосинтеза; $B_2 - B_1$ – увеличение м сухого вещества, г; T – период наблюдения (сутки); $1/2 (A_1 + A_2)$ – средняя площадь листьев, м^2 .

Кроме того, учитываются следующие показатели продуктивности:

- $У_{\text{биол.}} = \Phi_{\text{и}} - (Д_{\text{т}} + Д_{\text{ф}})$
- $У_{\text{хоз.}} = \Phi_{\text{и}} - (Д_{\text{т}} + Д_{\text{ф}} + М_{\text{в}})$
- $У_{\text{хоз.}} = \Phi_{\text{ч.п.}}$
- $К_{\text{хоз}} = У_{\text{хоз.}} / У_{\text{биол.}}$
- **ФИ – ФОТОСИНТЕЗ ИСТИННЫЙ**
- **ДТ- ДЫХАНИЕ ТЕМНОВОЕ**
- **ДФ – ФОТОДЫХАНИЕ**
- **МВ – ВЕГЕТАТИВНАЯ МАССА**
- **ФЧП – ЧИСТАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА**
- **К_{хоз} – КОЭФФИЦИЕНТ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА**

Урожай биологический ($У_{\text{биол.}}$) – масса органического вещества, образованного всеми частями растениями на 1 га почвы в течение вегетационного периода.

Урожай хозяйственный ($У_{\text{хоз.}}$) – доля сухого вещества, ради которой выращивают растения (плоды, семена, клубни и др.).

Истинный фотосинтез – количество органического вещества, синтезированного в процессе фотосинтеза за вычетом количества органического вещества, затраченного на процесс дыхания за определенный период времени единицей массы или площади растения.

Коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза – показывает, какое количество сухой биомассы образуется растением в течение определенного времени в расчете на 1 г. или кг поглощенного CO_2 .

Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) – показатель, характеризующий количество общей сухой биомассы, образованной растениями в течение суток в расчете на 1 м^2 листьев.

Основные положения теории фотосинтетической продуктивности были сформулированы в 1950-х гг. А.А. Ничипоровичем. Она включает анализ количественных взаимосвязей между величиной солнечной радиации, приходящей на единицу поверхности фитоценоза, с общим уровнем продуктивности сельскохозяйственных растений.

Для более продуктивного фотосинтеза должны быть решены следующие задачи:

1. Эффективное использование растениями солнечной радиации, путем правильного размещения растений в посевах, т.е. посевы не должны быть загущены (общая S листьев примерно в 3–4 раза превышает занимаемую растениями площадь земли);
2. Обеспечение растений достаточным количеством CO_2 (органические удобрения);
3. Удовлетворение потребностей растения в воде и минеральной пище;
4. Селекционный отбор растений.

Энергетика фотосинтеза представлена на рисунке 49.

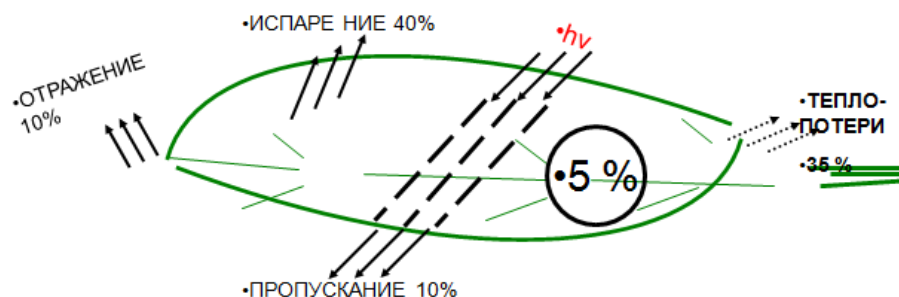


Рисунок 49. – Энергетика фотосинтеза

11. Выход ассимилятов из хлоропластов. Передвижение органических веществ по флоэме. Механизмы флоэмного транспорта.

Передвижение минеральных и органических веществ по растению имеет очень большое значение, так как это процесс, с помощью которого осуществляется физиологическая взаимосвязь отдельных органов. Между органами, поставляющими питательные вещества, и органами, потребляющими их, создаются так называемые донорно-акцепторные связи. Донором минеральных питательных веществ служит корень, донором органических веществ – лист. В этой связи в растениях существуют два основных тока питательных веществ – восходящий и нисходящий.

Основные органические вещества образуются в процессе фотосинтеза в листьях. Листья, а точнее хлоропласты, снабжают образовавшимися в них органическими веществами (ассимилятами) все органы растительного организма. Образовавшиеся в хлоропласте вещества должны прежде всего поступить в цитоплазму, затем по паренхимным клеткам или межклетникам в ситовидные трубки флоэмы и по ним к различным потребляющим органам растения.

Направление транспорта органических веществ в растении определяется интенсивностью их использования. Потребление ассимилятов более интенсивно протекает в зонах роста (меристемы, формирующиеся органы), а также в запасующих тканях. Эти зоны называются потребители или *акцепторы* (акцепторная зона). В то же время центры образования органических веществ, которые оттекают в органы (ткани) – акцепторы называются *доноры* (донорная зона). Основными донорами ассимилятов являются фотосинтезирующие, а также запасующие ткани (органы). Таким образом, передвижение органических веществ по растению подчиняется донорно-акцепторным отношениям и может осуществляться как вверх, так и вниз и всегда направлено от донора к акцептору (рисунок 50).

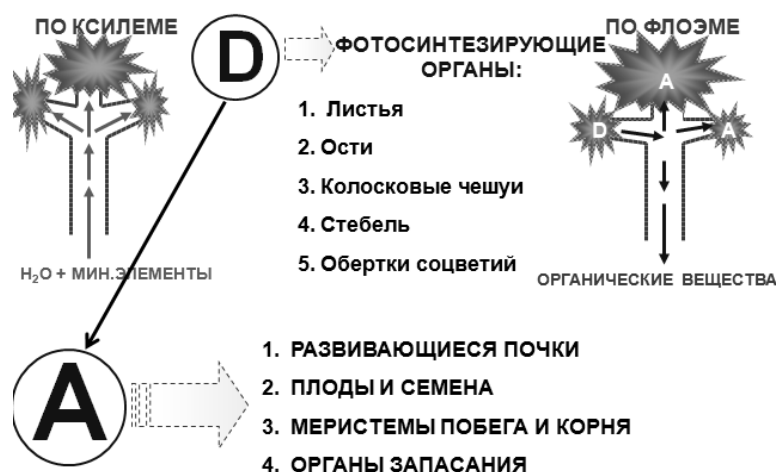


Рисунок 50. – Схема транспорта веществ по растению

Соответственно различают внутриклеточный, межклеточный паренхимный (ближний транспорт) и флоэмный (дальний) транспорт веществ (А.Л. Курсанов) (рисунок 51).

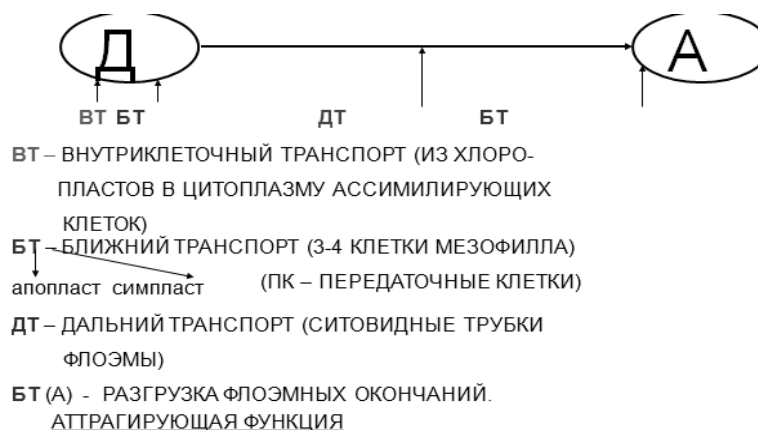


Рисунок 51. – Виды транспорта органических веществ в растении

Количество продуктов, образовавшихся за день в процессе фотосинтеза, превосходит массу хлоропластов во много раз. В этой связи большое значение имеет отток ассимилятов в другие части клетки, т. е. внутриклеточный транспорт. *Внутриклеточный транспорт* происходит в клетках мезофилла листа и направлен из хлоропластов в цитоплазму (рисунок 51).

Проникновение через мембрану хлоропластов крахмала, сахарозы и фосфорилированных гексоз затруднено (рисунок 52). Наиболее легко через мембраны хлоропластов проникают триозофосфаты (ФГА, ФДА). Предполагается, что образующиеся в хлоропластах более сложные углеводы распадаются на триозофосфаты и в таком виде передвигаются в цитоплазму, где могут служить материалом для ресинтеза гексоз, сахарозы, крахмала. Благодаря указанным превращениям концентрация триозофосфатов в цитоплазме не снижается, что способствует их притоку

Скорость перемещения ассимилятов в паренхимных тканях равняется примерно 10–60 см/ч, это заметно выше скорости обычной диффузии. При передвижении веществ по плазмодесмам такая скорость может достигаться лишь при ольшой дополнительной затрате энергии. Вместе с тем не у всех растений хорошо развиты плазмодесмы между клетками мезофилла и флоэмы. Показано, что клетки мезофилла листа обладают значительной секреторной способностью и легко выделяют сахарозу в свободное пространство.

Соотношение апопластного или симпластного и пути зависит от вида растения, транспортируемого сахара, типа сопутствующих клеток, числа плазмодесм. По апопласту главным образом передвигается сахароза, при этом отмечается малое количество плазмодесм в клетках флоэмы. По симпласту транспортируется не только сахароза, но и другие сахара (рафиноза и др.), а в клетках флоэмы наблюдается много плазмодесм. Путь ближнего транспорта зависит и от условий. Показано, что при низкой температуре и засухе симпластный транспорт заменяется на апопластный. Все это позволяет считать, что паренхимный транспорт осуществляется не только через плазмодесмы, но и по свободному пространству. Причем у одних растений преобладает апопластный транспорт, у других – симпластный

Клетки флоэмных окончаний (передаточные) усиленно абсорбируют сахара и аминокислоты. Отличительной особенностью передаточных клеток являются многочисленные выросты клеточных стенок. Благодаря выростам, направленным внутрь клеток, поверхность плазмалеммы возрастает. Одновременно это увеличивает емкость свободного пространства и создает благоприятные условия для абсорбции веществ. Предполагается, что сахароза, образовавшаяся в клетках мезофилла листа, десорбируется в свободное пространство (апопласт). Выходя из паренхимных клеток в свободное пространство (может находиться до 20% сахаров), сахароза расщепляется находящимся там ферментом *инвертазой* на гексозы. Гексозы передвигаются по апопласту к передаточным клеткам проводящих пучков по градиенту концентрации. При соприкосновении с паренхимными передаточными клетками флоэмы они снова превращаются в сахарозу. Частично сахароза из клеток мезофилла к проводящим пучкам может, по-видимому, передвигаться и по плазмодесмам (симпластный транспорт).

Далее происходит *загрузка ситовидных трубок*. Сахароза из паренхимных либо специализированных передаточных клеток флоэмы поступает в ситовидные трубки. Этот последний этап – секрция сахарозы в ситовидные трубки – идет против градиента концентрации и требует затраты энергии АТФ. Предполагается, что сахароза преодолевает мембрану с помощью переносчика в комплексе с протоном. При этом благодаря работе H^+ -АТФазы ионы H^+ выкачиваются из клеток флоэмы, а затем поступают обратно по градиенту рН, увлекая за собой сахарозу

против градиента ее концентрации, т.е. с затратой энергии. Источником АТФ для процессов загрузки флоэмы, по-видимому, служит в 3–4 раза более интенсивное, чем у соседних паренхимных клеток, дыхание клеток-спутников, которые особенно богаты митохондриями.

Передвижение органических веществ по флоэме

Концентрация флоэмного сока колеблется в пределах от 8 до 20%. 90% или более всех веществ, передвигающихся по флоэме, составляют углеводы. Основной транспортной формой углеводов служит сахароза ($C_{12}H_{22}O_{11}$). В опытах А.Л. Курсанова и М.В. Туркиной уже через 5 мин после начала ассимиляции $^{14}CO_2$ в проводящих пучках обнаруживалась именно сахароза. Вместе с тем у некоторых видов кроме сахарозы транспортной формой углеводов служат олигосахара (раffinоза, стахиоза), а также некоторые спирты (маннитол, сорбитол). Моносахара (глюкоза и фруктоза) составляют малую долю передвигающихся углеводов. Образование сахарозы происходит в паренхимных клетках флоэмы. Сахароза активно секретируется в ситовидные трубки. Ситовидные трубки лишены ферментов (инвертаз), разлагающих сахарозу. Это определяет сохранность этого соединения на всем пути его транспорта.

По флоэме и в нисходящем направлении может идти передвижение и др. питательных веществ как в виде минеральных, так и органических соединений при их оттоке из стареющих органов в процессе реутилизации. Азотистые вещества при их повторном использовании транспортируются по флоэме в виде аминокислот и амидов. Во флоэмном соке обнаружены также низкомолекулярные белки, органические кислоты, витамины, фитогормоны. Отличительной особенностью флоэмного сока является слабощелочная реакция ($pH = 8,0-8,5$), высокая концентрация АТФ и ионов K^+ .

Продукты фотосинтеза передвигаются к тканям, где они используются. В связи с этим транспорт по флоэме может идти в противоположных направлениях. Наряду с перемещением из листьев к корням (нисходящий ток) ассимиляты передвигаются вверх к точкам роста, цветкам и плодам. Однако большинство исследователей считает, что встречный ток веществ локализован в разных ситовидных элементах.

Средняя скорость передвижения по флоэме 50–100 см/ч. У одного и того же растения различные органические вещества могут передвигаться с разной скоростью.

Значительное влияние на скорость передвижения оказывают условия внешней среды. В отличие от перемещения по КС на транспорт веществ по Фл влияют все факторы, изменяющие напряженность процессов обмена веществ.

1. Передвижение по Фл зависит от температуры. Оптимальная температура – 20 и 30°C. Повышение т-ры тормозит отток.

2. Условия минерального питания. Под влиянием бора, фосфора скорость передвижения сахарозы заметно возрастает. Скорость

передвижения меняется под влиянием калия. В последнее время появилась гипотеза, согласно которой калий поддерживает мембранный потенциал в ситовидных пластинках и тем самым способствует передвижению ассимилятов.

Механизмы флоэмного транспорта

Наиболее обоснована предложенная Э. Мюнхом (1926) гипотеза тока под давлением. Согласно этой гипотезе между фотосинтезирующими клетками листа, где в симпласте накапливается сахароза, и тканями, использующими ассимиляты (например, корнем), создается осмотический градиент, который в ситовидных трубках превращается в градиент гидростатического давления. В результате во флоэме возникает ток жидкости под давлением от листа к корню. В настоящее время эта гипотеза получила поддержку благодаря изучению механизмов загрузки и разгрузки флоэмы – решающих факторов дальнего транспорта ассимилятов. Сохраняющаяся в ситовидных трубках плазмалемма с ее свойством избирательной проницаемости является важнейшим условием, поддерживающим поток под давлением. Однако не всегда передвижение идет по градиенту тургорного давления (в сторону его уменьшения). Так, эта гипотеза не позволяет объяснять интенсивную переброску ассимилятов из опадающих листьев или завядающих лепестков цветка, которые обладают, естественно, низким тургорным давлением.

Возможно, однако, что транспорт по флоэме на дальние расстояния обеспечивается не единственным механизмом. Предполагается, что движущей силой перемещения флоэмной жидкости из одной ситовидной трубки в другую через поры может быть транспорт ионов K^+ в ходе электроосмотического процесса (Спаннер). Согласно этой гипотезе, K^+ активно входит в ситовидную трубку выше ситовидной пластинки и выходит в апопласт в следующем членике ниже ситовидной пластинки. В результате на ситовидных пластинках возникает отрицательный электрический градиент, способствующий транспорту через них ионов K^+ , а с ними и молекул воды.

Предполагается также, что фибриллы актиноподобного Ф-белка в порах ситовидных пластинок во взаимодействии с миозином могут обладать сократительными (сократительными) свойствами, что способствует передвижению жидкости по флоэме (А.Л. Курсанов). Однако обе эти гипотезы – электроосмотическая и сократительная – не имеют пока убедительных экспериментальных доказательств.

Ключевую роль в механизме флоэмного транспорта играет загрузка флоэмных окончаний. В основе этой загрузки в клетках флоэмы лежит работа H^+ -помпы, которая активируется фитогормонами, прежде всего ауксином. Абсцизовая кислота блокирует H^+/K^+ обмен. Как известно, содержание АБК возрастает в тканях листа при неблагоприятных условиях, особенно при водном дефиците.

Важнейшую роль в регуляции флоэмного транспорта играет интенсивность разгрузки флоэмы в зонах потребления ассимилятов. При ослаблении аттрагирующего действия акцепторных органов снижается продольный осмотический градиент в ситовидных трубках, а следовательно, и градиент гидростатического давления — главная движущая сила флоэмного транспорта. Высокая аттрагирующая способность акцепторных органов зависит от интенсивности их роста и активности H^+ -насосов. То и другое контролируется фитогормонами. Локальное воздействие абсцизовой кислоты на флоэму облегчает отдачу ассимилятов в зонах разгрузки.

Регуляция флоэмного транспорта может осуществляться и на уровне мембранных переносчиков сахарозы. Установлено, что при повышении концентрации ассимилятов в ситовидных трубках из-за интенсивного фотосинтеза или ослабления аттрагирующей активности потребляющих органов в ситовидных трубках повышается тургорное давление, что в свою очередь ингибирует работу переносчиков сахаров. Предполагается, что при повышении тургорного давления плазмалемма в клетках флоэмных окончаний листа прижимается к клеточным стенкам, что обратимо деформирует структуру переносчика и таким образом снижает интенсивность транспорта сахарозы в ситовидные трубки.

Активация транспорта ассимилятов по флоэме наблюдается при прохождении по проводящему пучку электрического импульса (ПД). Флоэмный транспорт зависит от достаточного снабжения растительного организма калием, а также от температуры, так как механизм передвижения ассимилятов обусловлен работой ферментных систем (ионных насосов). Для энергетического обеспечения функциональной активности трансмембранных насосов необходим кислород.

Закономерности передвижения органических веществ (А.Л. Курсанов)

1. Транспорт всегда происходит от донора к акцептору.
2. Донором органических веществ стали листья, достигшие 0,5 S взрослого состояния.
3. «Суровый закон» — листья, попавшие в условия неблагоприятные для фотосинтеза, прекращают поставку органических веществ и отмирают.
4. Направление транспорта зависит от времени года, возраста растений и его листьев.

Тема 5. Минеральное питание растений (4 ч)

Лекция 7-8. Минеральное питание растений

Вопросы для рассмотрения.

1. Химические элементы, входящие в состав растения.
2. Поступление ионов в растительную клетку.
3. Механизм поступления и передвижения питательных веществ.
4. Особенности питания растений азотом.
5. Усвоение молекулярного азота.
6. Гетеротрофный способ питания растений.
7. Физиологические основы применения удобрений.
8. Проблемы накопления нитратов в растениях.

1. Химические элементы, входящие в состав растения

Для нормального жизненного цикла растительного организма необходима лишь определенная группа основных питательных элементов – 19 элементов.

Любой химический элемент, присутствующий в среде обитания, может быть обнаружен и в растении, однако химический состав растения не отображает его потребности в питательных веществах. К началу XX века было выяснено, что для нормального развития и жизнедеятельности растительных организмов им необходимы 7 элементов минерального питания: N, P, S, K, Ca, Mg и Fe. Позже была установлена потребность растений еще в 5 элементах: Cu, Mn, Mo, Zn и B. Эти элементы играют определенную роль в обмене веществ всех растительных организмов и при отсутствии одного из них жизнь была бы невозможна.

В 1939 году было сформулировано тройное правило Арнона, согласно которому элемент признается необходимым в случае, когда: 1) растение без него не может закончить своего жизненного цикла; 2) другой элемент не может заменить функцию изучаемого элемента; 3) элемент непосредственно включен в метаболизм растения.

Среди этих основных питательных элементов лишь 16 являются собственно минеральными, так как C, H и O поступают в растения преимущественно в виде CO₂, O₂ и H₂O.

Первые четыре элемента – C, H, O, N – называют органогенами. Углерод в среднем составляет 45% сухой массы тканей, кислород – 42, водород – 6,5 и азот – 1,5, а все вместе – 95%. Оставшиеся 5% приходятся на зольные вещества: P, S, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si, Na и др. О минеральном составе растений обычно судят по анализу золы, остающейся после сжигания органического вещества растений. Содержание минеральных элементов (или их окислов) в растении выражают, как правило, в процентах по отношению к массе сухого вещества или в процентах к массе золы. Перечисленные выше вещества золы относят к *макроэлементам*

(содержание более 0,01%). Макроэлементы выполняют в организме две основные функции – *структурную и регуляторную*. Структурную функцию выполняют органогенные элементы (С, О, Н, N, Р, S), участвующие в образовании нуклеиновых кислот, белков, липидов и др. важнейших составных частей клетки, а также элементы, входящие в состав клеточной стенки, мембран и некоторых органелл (Са и Mg). Вторую функцию осуществляют одновалентные катионы и анионы (H^+ , K^+ , Na^+ , Cl^-). Они влияют на величину мембранного потенциала. Кроме того, некоторые из них (K^+ , Na^+), а также Са и Mg, выступая как антагонисты, участвуют в регуляции физико-химического состояния коллоидов цитоплазмы. При этом следует отметить, что каждый макроэлемент выполняет свойственные только ему одному специфические функции (таблица 4).

Таблица 4. – Классификация химических элементов (по К. Менгелю)

Элемент питания	Поглощение	Биохимические функции
Группа 1. N, S	Из атмосферы в форме N_2 , SO_2 . Из почвенного раствора в форме ионов NO_3^- , NH_4^+ , SO_4^{2-}	Образуют важнейшие органические соединения, выполняющие структурную и ферментативную функцию. Участие в окислительно-восстановительных реакциях
Группа 2. P, B, Si	Из почвенного раствора в форме фосфатов, борной кислоты или боратов, силиката	Входят в состав веществ, выполняющих ключевую роль в энергетическом обмене и структурную функцию
Группа 3. K, Na, Mg, Ca, Mn, Cl	Из почвенного раствора в форме ионов	Активируют ферменты, участвуя в конформационных изменениях. Регулируют осмотический потенциал вакуоли, электрический потенциал мембран и их проницаемость
Группа 4. Fe, Cu, Zn, Mo	Из почвенного раствора в форме ионов, хелатов	Входят в состав ферментов. Участвуют в транспорте электронов

Элементы, которые присутствуют в тканях в концентрациях 0,001% и ниже от сухой массы тканей, называют *микроэлементами*. Некоторые из них играют важную роль в обмене веществ (Mn, Cu, Zn, Co, Mo, B, Cl).

Содержание того или другого элемента в тканях растений непостоянно и может сильно изменяться под влиянием факторов внешней

среды. Например, Al, Ni, F и другие могут накапливаться в растениях до токсического уровня. Среди высших растений встречаются виды, резко различающиеся по содержанию таких элементов как Na и Ca, в связи с чем выделяют группы растений натриефилов, кальциефилов (большинство бобовых), кальциефобов (люпин, щавелек).

Эти видовые особенности обусловлены характером почв в местах происхождения и обитания видов, определенной генетически закрепленной ролью, которую эти элементы играют в обмене веществ.

Наиболее богаты минеральными элементами листья, у которых зола может составлять от 2 до 15% от массы сухого вещества. Минимальное содержание золы (0,4 – 1%) обнаружено в стволах древесных.

Признаки заболеваний растений при голодании по элементам питания	
Элемент	Симптомы недостаточности
N	Слабый рост, карликовость. Преждевременное пожелтение более старых листьев, их некротические концы.
P	Задержка цветения, отсутствие роста, фиолетовая окраска листьев и стеблей, тенденция к скручиванию и перевертыванию листьев.
K	Белые и бурые пятна, рваный край листа, дырки, отверстия в листе, краевой ожог листьев (запал). По мере возрастания дефицита элемента повреждения увеличиваются.
Cu	Бледно-желтая окраска листьев или полосатые закрученные листья. Вдоль краев листьев хлороз с последующим некрозом.
S	Сходны с симптомами азотной недостаточности. Отставание в росте растений. Окраска листьев от бледно-зеленой до кремовой и желтой. При голодании по сере отсутствует характерный признак азотистого голодания – общее пожелтение всего растения.
Mg	Белые или желтые пятна на листьях сливаются, лист буреет и отмирает. При глубоком дефиците листья узкие, по цвету – красные, оранжевые, пурпурные. Наблюдается слабый рост и межжилковый хлороз старых листьев.
Ca	Гофрированные, сморщенные листья с некротическими зонами. Отсутствие верхушечных почек. Нарушение роста связанного с делением и растяжением клеток.
Fe	Бледно-желтая окраска ткани листьев между жилками у молодых листьев, жилки остаются зелеными. Хлороз. Малая мощность растения, неурожай. Старые листья поражаются позже сходным образом.
Mn	Однородная желтизна старых и молодых листьев, а также верхушечной почки.

2. Поступление ионов в растительную клетку

В настоящее время общеприняты представления о том, что минеральные вещества в виде ионов преодолевают мембраны растительной клетки несколькими способами, основные из которых (рисунок 53):

1. Диффузия через липидную фазу. Идет крайне медленно, так как липидный бислой очень плохо пропускает ионы (по градиенту электрохимического потенциала).

2. Облегченная диффузия при помощи ионных каналов. Это быстрый процесс, так как ионы свободнее движутся через пору канала,

имитирующую гидратную оболочку (происходит по градиенту электрохимического потенциала).

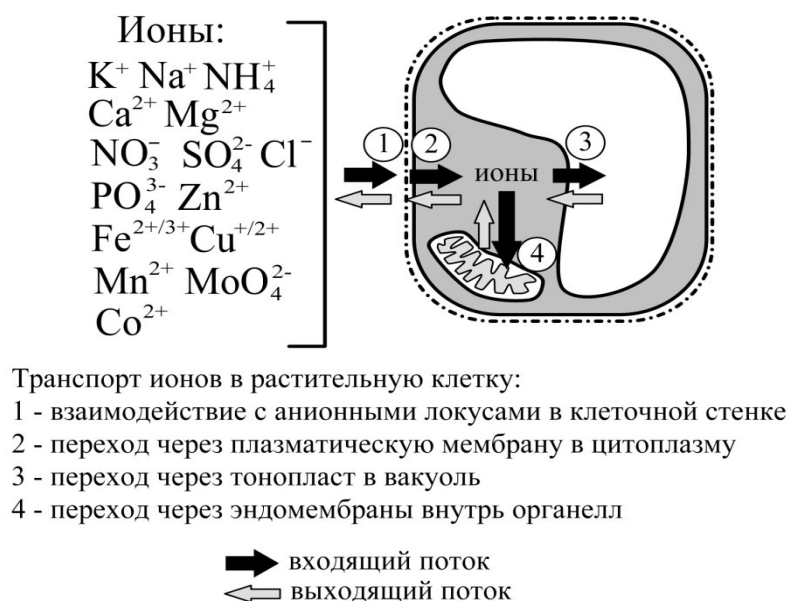


Рисунок 53. – Поступление элементов минерального питания в растительную клетку

3. Перенос веществ с участием транспортеров и помп. Использует энергию АТФ или энергизируется разницей электрохимических потенциалов H^+ , Na^+ , K^+ , других ионов. Идет медленнее, чем диффузия через ионные каналы, но значительно быстрее, чем диффузия через липидную фазу. Может происходить как по градиенту электрохимического потенциала, так и против него.

4. Эндоцитоз. Представляет собой захват внешнего материала клеткой, осуществляемый путём инвагинации плазматической мембраны и формирования везикул, в дальнейшем утилизируемых внутри клетки. Является малоизученным в плане ионного транспорта процессом.

Для того чтобы проникнуть в цитоплазму и включиться в метаболизм клетки, вещества должны пройти через мембрану – плазмалемму. При пассивном поступлении веществ через мембрану основой переноса является диффузия. Скорость диффузии зависит от толщины мембраны и от растворимости вещества в липидной фазе мембраны.

Однако большинство веществ, которые важны для клеточного метаболизма не могут диффундировать через липидный бислой и транспортируются с помощью белков, которые облегчают проникновение воды, ионов, сахаров, аминокислот и др. полярных молекул в клетку. В настоящее время показано наличие трех типов таких транспортных белков: каналы, переносчики и помпы.

Каналы – это селективные белки, которые действуют как поры и обладают селективными фильтрами. Специфичность транспортируемого белка определяется свойствами поверхности поры. Как правило, через каналы передвигаются ионы. Скорость транспорта зависит от их величины и заряда.

Наиболее хорошо изучен на сегодняшний день K^+ -канал типа Shaker, вероятно, присутствующий у всех высших и низших растений и выполняющий важнейшую роль для транспорта ионов калия. В 2003 г. Фредерик Маккиннон получил Нобелевскую премию по химии за расшифровку структуры данного белка. Структура Shaker-канала представлена на рисунке 54.

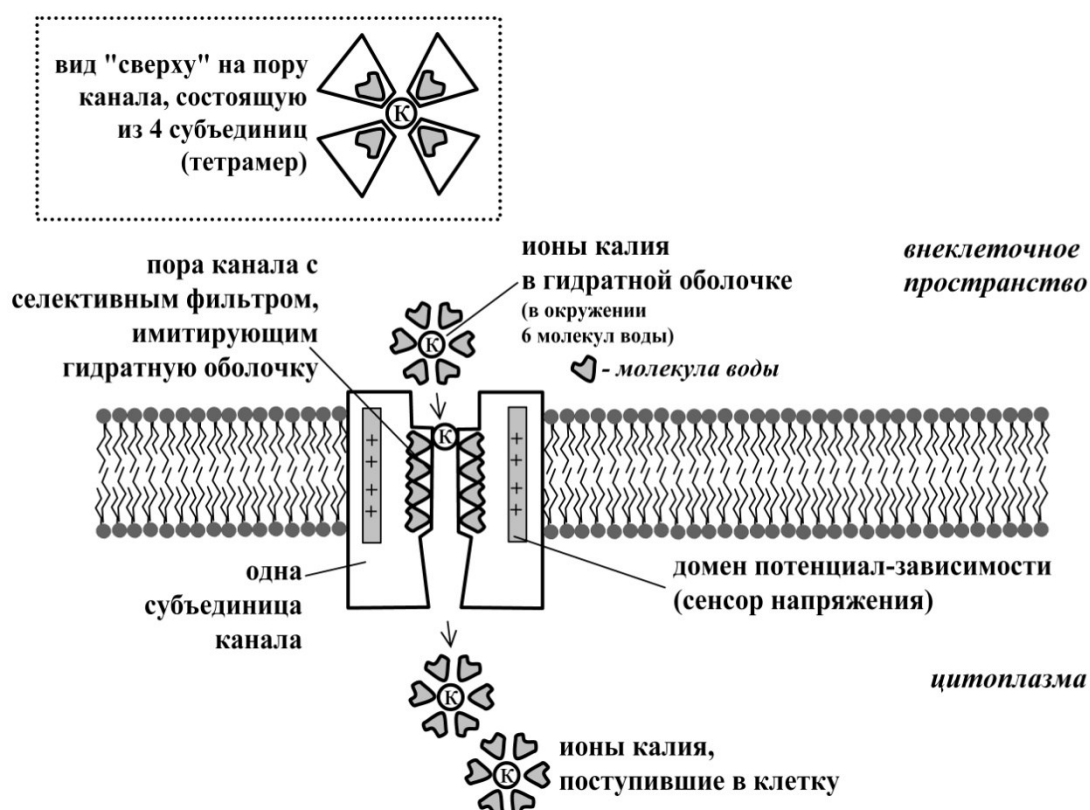


Рисунок 54. – Схема строения катионного канала мембран растений, проницаемого для ионов K^+

Канал имеет водную пору, которая образуется специальным участком каждой из 4 субъединиц канала. Одна субъединица состоит из 6 трансмембранных доменов. Пора имитирует гидратную оболочку иона калия, ближайший слой которой состоит из 6 молекул воды. Наличие домена из 3-4 аминокислот (Глицин-Тирозин-Глицин-Аспартат: GYGD) в поро канала определяет его K^+ -селективность, а специальный S4-домен в каждой из субъединиц (т.н. сенсор напряжения) поворачивается при изменении напряжения, обеспечивая активацию и инактивацию канала при изменении разности электрических потенциалов на мембране.

Переносчики – это специфические белки, способные связываться с переносимым веществом. В структуре этих белков имеются группировки, определенным образом ориентированные на наружную и внутреннюю поверхность, способные менять свою конформацию при взаимодействии с веществом. Транспорт с помощью переносчиков может быть активным и пассивным. Транспорт с участием переносчиков обладает свойством насыщения, т.е. при увеличении концентрации веществ в окружающем растворе скорость поступления сначала возрастает, а затем остается постоянной. Переносчики специфичны, т.е. участвуют в переносе только определенных веществ, и тем самым обеспечивают избирательность поступления. Белки-переносчики, участвующие в транспорте близкородственных соединений называются *пермеазами*.

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. В мембранах клеток обнаружены различные АТФ-азы: K^+-Na^+ -АТФ-аза; Ca^{2+} -АТФ-аза; H^+ -АТФ-аза.

H^+ -АТФаза (H^+ -насос или водородная помпа) является основным механизмом активного транспорта в клетках растений, грибов и бактерий. Она функционирует в плазмалемме и обеспечивает выброс протонов из клетки, что приводит к образованию электрохимической разности потенциалов на мембране.

Насосы делят на 2 группы:

1. 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 (K^+-Na^+ -АТФ-аза – поскольку переносит из клетки 3 иона натрия, а в клетку два иона калия. Это приводит к возникновению положительного заряда на мембране).

2. 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.

АТФ-азы – обширная группа ферментов, имеющих схожую структурную организацию (различают пять классов: F-, V-, A-, E-, и P-АТФазы). Для транспорта протонов и элементов минерального питания особую роль играют P-АТФазы. Всего на сегодняшний день известно 159 генов P-АТФаз. Все данные ферменты имеют сайт связывания и гидролиза АТФ (фосфорилирования) и сайт связывания транспортируемого иона. После гидролиза АТФ внутримолекулярная перестройка АТФазы приводит к транспорту иона против градиента его электрохимического

потенциала с одной стороны мембраны на другую. АТФазы участвуют в транспорте катионов одно- и двухвалентных металлов. Их экспрессия усиливается при дефиците металлов из группы макро- и микроэлементов.

Если переносчик транспортирует два вещества в противоположном направлении, то это называется *антипорт*. Примером является поступление Na^+ , Mg^{2+} , Mn^{2+} в антипорте с протонами при работе H^+ -АТФ-азы. В симпорте с протонами в растительную клетку поступают аминокислоты, сахара, Cl^- , NO_3^- и другие анионы. Перенос ионов калия при низких концентрациях происходит благодаря симпорту с протонами, а при высоких идет через специальные калиевые каналы.

Таким образом, перенос ионов через мембрану может осуществляться активным и пассивным путем.

3. Механизм поступления и передвижения питательных веществ.

Поглощение веществ из почвы – одна из основных функций корня. Однако, многие вещества, поступающие из почвы, активно включаются в метаболические процессы в корне и лишь после этого транспортируются в вышележащие органы, где активно участвуют в различных процессах жизнедеятельности. Поэтому важно обратить внимание на метаболическую функцию корня.

Наибольшей поглощающей способностью обладает зона корневых волосков. Большая часть поглощаемых ею ионов передается в сосуды ксилемы и поступает в другие органы. В зоне ветвления веществ поглощается значительно меньше. Зоны деления и растяжения поглощают небольшое количество минеральных веществ, используемые на нужды этих зон.

Поглотительная способность корней зависит как от степени их развития, так и от формы элементов питания, которые могут быть в виде минеральных солей и органических соединений.

Минеральные соли почвы представляют собой ионы, входящие в состав почвенного раствора (ППК), а также труднорастворимые минералы.

Наиболее доступны растению ионы почвенного раствора. Интенсивность поглощения их зависит от актуальной кислотности (рН) раствора, буферной емкости, концентрации, уравниваемости (степень сбалансированности разновалентных ионов).

Актуальная кислотность почвы влияет на растворимость солей и, следовательно, на их доступность для растения. В случае изменения рН почвенного раствора в сильнощелочную или кислую сторону, способность растения усваивать многие элементы резко снижается (рисунок 55).

От актуальной кислотности почвенного раствора зависит и способность клеточных стенок корневых волосков адсорбировать и десорбировать определенные ионы. В связи с этим для каждого вида растений свойственен определенный диапазон рН, при котором он лучше всего поглощает элементы. Например, люпин, рожь и ячмень предпочитают рН 4,0–7,0; овес и картофель – 4,0–8,0 и т.д.

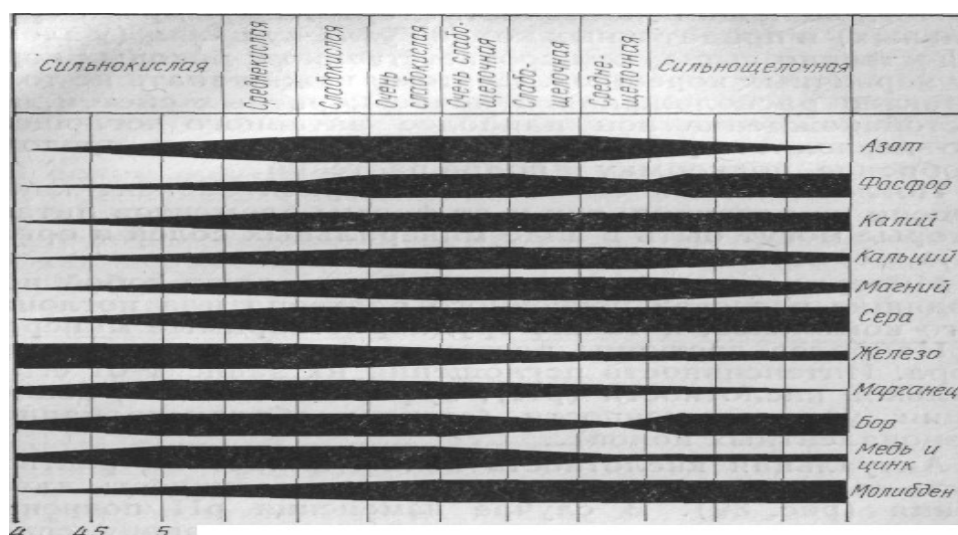


Рисунок 55. – Доступность элементов питания в зависимости от рН раствора (из Гэлстона, Дэвиса и Сэттера, 1983); ширина горизонтальных полос соответствует растворимости элементов

Следует отметить, что растения сами активно воздействуют на рН почвенного раствора, т.к. выделяют вещества кислой или щелочной природы, поглощают анионы и катионы (первые – в кислой, вторые – в щелочной среде), а также избирательно извлекают их из тех или иных солей.

Кроме того, при внесении в почву той или иной соли рН ее изменяется, что существенно сказывается на доступности для растения др. солей.

Однако почва способна противостоять резкому смещению значения рН, т.е. обладает известной *буферностью*. Это обусловлено наличием в ней одновременно кислых и щелочных солей (KH_2PO_4 и K_2HPO_4). Благодаря буферности почвенного раствора сдвиги его рН, вызываемые поступлением в почву выделений микроорганизмов и корней растений, а также удобрений обычно выравниваются.

Поступление ионов в корень зависит от их концентрации в почвенном растворе. При умеренной концентрации солей ионы поглощаются корнем, как правило, избирательно. Если же концентрация сильно возрастает, ионы начинают бесконтрольно поступать в корни в неограниченном количестве, не успевают связываться в тканях растений и оказывают на различные процессы жизнедеятельности клетки токсическое влияние. Кроме того, слишком высокая концентрация вещества в почвенном растворе может вызвать обратный отток воды из клеток корневых волосков в почву, что сопровождается увяданием и гибелью растения. Способность растения поглощать элементы минерального питания определяется количественным соотношением в почве разновалентных ионов, например одно-, двух- и трехвалентных (K^+ , Na^+ ,

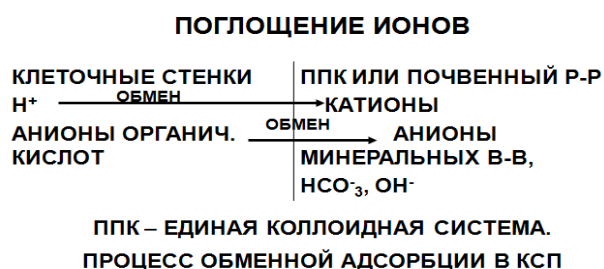
Ca^{2+} , Mg^{2+} , Al^{3+}). Такие ионы воздействуют на организм прямо противоположным образом. Антагонизм (от греч. *anti* – против, *agonizomai* – борюсь) – это тип взаимодействия, при котором физиологический эффект действия смеси солей меньше, чем эффект от действия каждой соли, взятой в отдельности. Если количество ионов-антагонистов в растворе сбалансировано, он считается уравновешенным. В нем обычно избыток тех или иных ионов связывается ППК.

Ионы почвенного раствора поглощаются клетками корня разными способами – путем диффузии, облегченной диффузии, а также с помощью транспортных белков.

Много ионов сосредотачивается в ППК. При определенной степени насыщения и емкости ППК часть ионов выделяется в почвенный раствор или непосредственно поглощается корневыми волосками путем, так называемого **контактного обмена**. При этом ионы H^+ , Na^+ , Cl^- , HCO_3^- (так называемый обменный фонд), образующийся в клетках корневых волосков в результате метаболизма, выводятся на поверхность с помощью мембранных насосов и обмениваются там на ионы, связанные с коллоидными частицами почвы, минуя водную среду. Например, ионы водорода и натрия замещаются на необходимые растению одновалентные катионы, анионы хлора и остатка угольной кислоты – на анионы.

Некоторые элементы растения поглощают из труднорастворимых минералов (фосфориты, мел, известняк, доломит), но только после их перехода под влиянием кислот (угольная, лимонная, яблочная и др.), выделяемых корнями или почвенными микроорганизмами, в водорастворимую форму.

Органические вещества поступают в растения пассивным и активным путем.



Различают следующие типы активного транспорта минеральных веществ:

1) **первичный активный транспорт** – трансмембранный векторный перенос иона происходит непосредственно в ходе энергетического превращения в АТФазных системах:

а) *электрогенный активный транспорт* – первичный активный трансмембранный перенос ионов во время АТФазной реакции, который сопровождается генерацией электрического потенциала;

б) *электронейтральный активный транспорт* – первичный активный трансмембранный перенос ионов во время АТФазной реакции, который не сопровождается генерацией электрического потенциала;

2) **вторичный активный транспорт** происходит, когда в качестве энергетического источника используются градиенты других ионов, например, электрохимический градиент H^+ для транспорта K^+ через K^+-H^+ -симпортер. Основными структурами, осуществляющими активный транспорт ионов, являются АТФазные помпы и ряд ион-специфичных транспортеров, работающих по разным механизмам. В частности, H^+ -АТФаза осуществляет активную секрецию протонов из клеток корневой системы – фундаментальный процесс, важный для всех трансмембранных потоков в растениях и известный как **ацидофицирующая активность** корневой системы. Возникающая при этом разность электрических потенциалов по обе стороны мембраны (отрицательный мембранный потенциал) приводит к поглощению клеткой катионов против их электрохимического потенциала на мембране. Кроме того, H^+ -АТФаза (протонная помпа) создает на плазматической мембране градиент H^+ : 10^{-5} – 10^{-6} М в клеточной стенке против 10^{-7} М в цитоплазме, необходимый для энергизации симпортеров.

Ион-специфичные активные транспортеры участвуют в транспорте практически всех макро- и микроэлементов минерального питания и представляют собой сложные макромолекулярные интегральные мембранные комплексы (6–18 трансмембранных доменов), имеющие сайт связывания элемента и сайт связывания для иона, который транспортируется в обратном (антипорт) или том же (симпорт) направлении. Движущей силой ион-специфичных транспортеров является разность электрохимических потенциалов ионов H^+ , Na^+ или K^+ . Всего выделено на сегодняшний день около 10 классов данных транспортеров. У растений насчитывается до 100 генов, кодирующих несколько семейств симпортеров и антипортеров. Например, в симпорте с ионом H^+ в растительную клетку переносятся анионы (нитрат, фосфат, сульфат). В антипорте с H^+ из клеток выкачивается Na^+ . Такие транспортные процессы суммарно не изменяют разности электрических потенциалов на мембране (электронейтральные процессы). В то же время, значительно большее количество транспортеров работает как котранспортеры ионов одного знака (H^+ и K^+ , Ca^{2+} , Mn^{2+} , Fe^{2+} , Mg^{2+} , Zn^{2+} и др.). Разность электрохимических потенциалов протонов при этом служит движущей силой котранспорта других ионов. Это пример электрогенного переноса, так как происходит изменение мембранного электрического потенциала.

Поступление минеральных веществ (рисунок 56) в растения разделяется на:

□ поступление из почвенного раствора или ППК в сосуды корня (радиальный транспорт – РТ – начинается с адсорбции ионов на клеточных

стенках корневых волосков (ризодерма) и идет тремя путями: симпласт, апопласт, трансмембранный перенос),

□ передвижение по ним до самых тонких ксилемных окончаний в листьях или др. органах (дальний транспорт – ДТ – осуществляется с транспирационным током, или независимо от него и даже навстречу ему (в случае оттока из листьев по флоэме),

□ выход из них в паренхимные клетки данных органов (ближний транспорт – БТ – выход из ксилемных окончаний сосудисто-волокнистых пучков в свободное пространство или цитоплазму клеток различных органов).

На передвижение ионов влияет: интенсивность освещения и влажность воздуха.

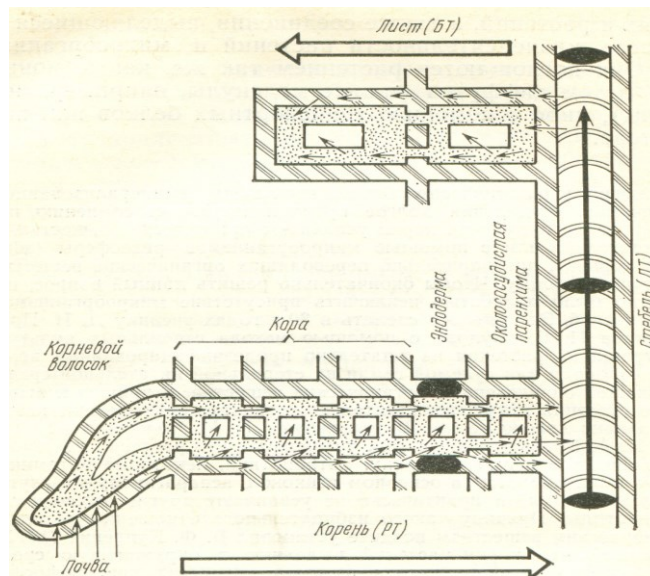


Рисунок 56. – Этапы перемещения минеральных веществ по растению (из Д. Кларксона, 1978; с изменениями): заштрихованные зоны – апопласт; заполненные точками – симпласт; незаштрихованные квадраты – вакуоли; пунктирные стрелки – маловероятный путь ионов

4. Особенности питания растений азотом.

Формы азота в окружающей среде разнообразны: в атмосфере – газообразный азот и пары аммиака, в почве – неорганические формы азота (азот аммиака, аммония, нитратов, нитритов) и органические (азот аминокислот, амидов, белка, гумуса и др.). Такое разнообразие форм ставило перед исследователями вопрос об источниках азотного питания для растительного организма. В растениях соединения азота также находятся в разнообразной форме. В силу этого для понимания особенностей азотного питания требовалось установить основные этапы превращения его соединений. Большая роль в выяснении этих вопросов принадлежит работам академика Д.Н. Прянишникова и француза Ж.Б. Буссенго.

Атмосферный азот составляет около 80% атмосферного воздуха, но в таком виде он не доступен для высших растений. Последние могут усваивать лишь его окислы и аммиак. Но их содержание в атмосфере настолько мало, что не удовлетворяет потребности растений даже частично. Поэтому основным источником азота для них служат его минеральные соединения, находящиеся в почве.

Растения в отличие от др. организмов поглощают азот в минеральной форме, т.е. проявляют способность к аутотрофному усвоению не только углерода, но и азота.

Запасы азота в биосфере:

- 1) связанный азот литосферы ($18 \cdot 10^{15}$ т),
- 2) газообразный N_2 ($4 \cdot 10^{15}$ т).

Доступность азота литосферы – 2% от общего запаса.

Формы почвенного азота, доступные для растений:

1. Аммонийные соли.
2. Свободный аммоний.
3. Нитраты.

Накопление доступного N в почве:

Факторы, способствующие накоплению	Ограничивающие факторы
1. Микробиологическая минерализация органического азота 2. Азотфиксация (химическая и биологическая)	Вымывание из почвы Поглощение азота растениями Денитрификация

Денитрификация – восстановление NO_3 до газообразного N_2 , которое осуществляется в естественных условиях анаэробными бактериями денитрификаторами.

УВЕЛИЧЕНИЕ ЗАПАСА АЗОТА В ПОЧВЕ

ЕСТЕСТВЕННЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ:

1. АЗОТФИКСАЦИЯ
2. МИНЕРАЛИЗАЦИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ ОСТАТКОВ

} БАКТЕРИИ

ИСКУССТВЕННЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ:

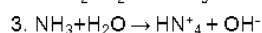
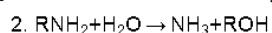
1. МИНЕРАЛЬНЫЕ УДОБРЕНИЯ (NH_4^+ и NO_3^-)
2. ОРГАНИЧЕСКИЕ УДОБРЕНИЯ (БАКТЕРИИ)

ПРЕВРАЩЕНИЕ ОРГАНИЧ. АЗОТА В МИНЕРАЛЬНЫЕ ФОРМЫ

(NH_4^+ и NO_3^-) В ПОЧВЕ:

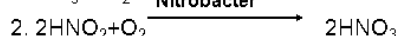
ОРГ. N ПОЧВЫ $\rightarrow NH_4^+$ – АММОНИФИКАЦИЯ

3 ЭТАПА: 1. ОРГ. N ПОЧВЫ $\rightarrow RNH_2 + CO_2$ + ПОБОЧНЫЕ ПРОДУКТЫ



$NH_4^+ \rightarrow NO_3^-$ – НИТРИФИКАЦИЯ *Nitrosomonas*

2 ЭТАПА: 1. $2NH_3 + 3O_2 \xrightarrow{\text{Nitrobacter}} 2HNO_2 + 2H_2O$



Азот находится в почве в виде различных соединений. Значительная часть их входит в состав гумуса (продукт неполного разложения органических остатков), который усваивается растением лишь после расщепления (минерализация) почвенной микрофлорой на более доступные соединения, прежде всего на аммиак, выделяющийся в процессе гниения. Как уже отмечалось, растения могут усваивать эту газообразную форму азота, но количество ее в почве в свободном виде невелико. Обычно аммиак растворяется в почвенной влаге и, легко вступая во взаимодействие с различными кислотами, дает аммонийные соли либо окисляется бактериями-нитрификаторами и превращается в азотистую и азотную кислоты, образующие с катионами нитриты и нитраты. Аммонийные соли и нитраты водорастворимы и представляют собой основную форму почвенного азота, доступную растениям. Аммонийный азот поступает в корни в **восстановленной** форме и поэтому сразу же включается в состав аминокислот и белков. *В нитратах же азот находится в окисленном состоянии.* Поэтому, прежде чем включиться в обмен веществ, он должен восстановиться в аммиак. Преобразование нитратов в аммиак в клетках корня называется **химическим** восстановлением их. Оно происходит в результате двух последовательных ферментативных реакций, осуществляющихся с участием нитрат- и нитритредуктазы, содержащих Mo и Fe. Вначале нитраты восстанавливаются нитратредуктазой в нитриты, которые затем восстанавливаются нитритредуктазой до аммиака:

Необходимым условием протекания данных реакций является наличие восстановителя (электроны) и энергии. Источником электронов служит НАДН, а энергии – АТФ, образующийся в процессе дыхания корня. Для активного восстановления нитратов в корне всегда должен быть определенный резерв углеводов, использующийся как субстрат дыхания и источник кетокислот, способных связывать аммиак. В противном случае, последний накапливается и затормаживает реакцию восстановления нитратов. При отсутствии хотя бы одного из этих условий или при чрезмерном поступлении в корни нитратов они не преобразуются, а поднимаются с транспирационным током в стебли и листья и там восстанавливаются до аммиака с участием НАДФН и АТФ – продуктов световой стадии фотосинтеза. Данный процесс называется **фотохимическим восстановлением нитратов**.

Аммиак, синтезирующийся в результате восстановления нитратов, путем прямого аминирования присоединяется к первичным кетокислотам (ПВК, ЩУК, α-КГК) и дает соответствующие первичные аминокислоты – гликокол, аспарагиновую и глутаминовую кислоты. Эта так называемая реакция восстановительного аминирования катализируется специфическими дегидрогеназами (аланин-, аспартат- и глутаматдегидрогеназа) и протекает с участием НАД(Ф)Н.

Преобразование NO_3^- и NH_4^+ в растениях:

$\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{аминокислоты} \rightarrow \text{белки}$

$\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NH}_4^+$ (восстановление нитратов)

2 этапа:

1. $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^-$ (фермент - нитратредуктаза)
2. $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+$ (фермент - нитритредуктаза)

Для восстановления азота в корнях должны присутствовать NADH и NADPH (источник: дыхание и световые реакции фотосинтеза), резерв углеводов и источник кетокислот.

Восстановление нитратов: химическое (в корнях) и фотохимическое (в листьях).

3 группы растений:

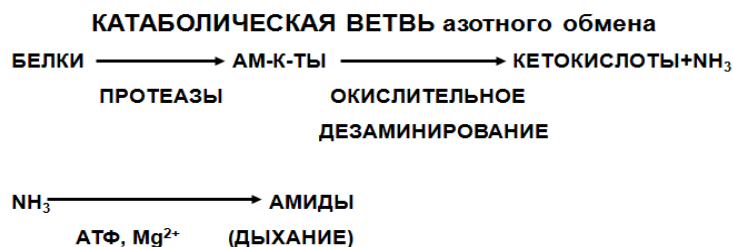
- 1) Восстановление NO_3^- только в корнях (сем. Ericaceae, сем. Vacciniaceae, Rhododendron),
- 2) Восстановление только в листьях (сем. Chenopodiaceae, хлопчатник),
- 3) Активность нитратредуктаза велика и в корнях и в листьях (сем. Злаки, сем. Бобовые).

Источники NH_3^+ :

1. NH_4^+ из почвы

2. $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NH}_4^+$

3. NH_3^+ – в результате распада белков



РОЛЬ АМИДОВ В РАСТЕНИЯХ

1. ОБЕЗВРЕЖИВАНИЕ NH_3
2. ТРАНСПОРТНАЯ И
3. ЗАПАСАЮЩАЯ ФОРМА АЗОТА

Корневые системы бобовых растений выделяют специфические вещества, привлекающие клубеньковые бактерии, которые скапливаются вокруг корневых волосков бобовых. В результате контактного взаимодействия микроорганизмов с растением происходит лектин-углеводное узнавание растения микроорганизмом. Затем бактерии, внедрившиеся в корневой волосок в виде сплошного тяжа, состоящего из соединенных слизью бесчисленных бактерий, проникают в паренхиму корня. Клетки перцикла 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 ядра и превращаются в бактероиды.

Клубеньковые бактерии заражают только полиплоидные клетки корня. 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. При отсутствии леггемоглобина азот не усваивается. Информация об образовании леггемоглобина содержится в ДНК ядра клетки высшего растения. Принцип работы нитрогеназы представлен на рисунке 58.

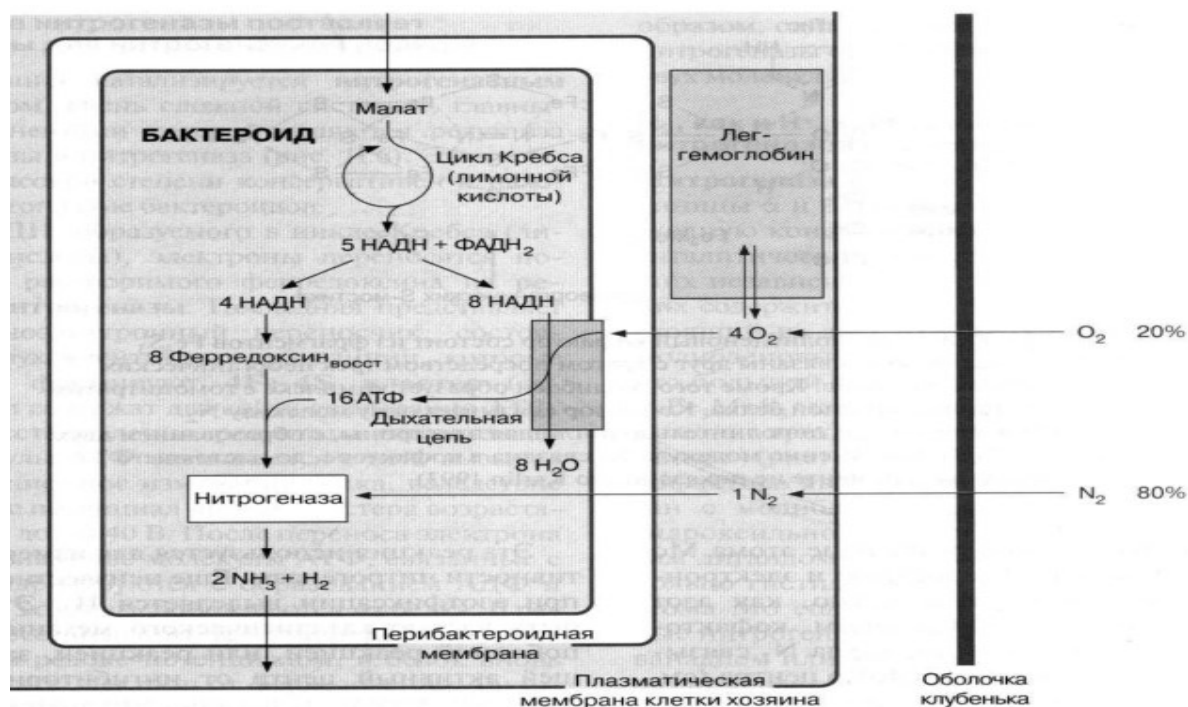


Рисунок 58. – Принцип работы фермента нитрогеназы в составе бактероида

Этапы формирования бактероида:

- 1) хемотаксическое узнавание,
- 2) лектин-углеводное узнавание,
- 3) установление прочных связей,

4) формирование собственно бактериоида.

Большое значение имеют **свободноживущие азотфиксаторы**. Они делятся на две группы: факультативные аэробные (*Azotobacter chroococcum*, *Azotobacter agile* бактерии, выделенные в 1901 г. голландским ученым М. Бейеринком) и факультативные анаэробные (азотфиксирующая бактерия *Clostridium pasteurianum*, выделенная в 1893 г. С.Н. Виноградским). Для того чтобы эти микроорганизмы осуществляли процесс фиксации азота, необходимо присутствие Mo, Fe, Ca. Особенно важно присутствие молибдена.

Ассоциативные азотфиксаторы были обнаружены в 70–80-х годах в лаборатории Д. Доберийнер в Бразилии (1976). Число их видов велико. Ассоциативные отношения характерны для ризосферных микроорганизмов, живущих на поверхности корневой системы растений. Последовательность взаимоотношений с растением-хозяином ассоциативных азотфиксаторов имеет определенное сходство с симбиотическими организмами: хемотаксическое узнавание, лектин-углеводное узнавание и этап установления прочных связей. Отсутствует только этап образования клубеньков. Эффективность азотфиксации ассоциативной микрофлорой меньше по сравнению с симбиотической, но ассоциативные азотфиксаторы продуцируют гормоны роста растений, защищают от фитопатогенов, разрушают токсические вещества. Наиболее изучены из этой группы микроорганизмы из рода азоспириллы (*Azospirillum*). Они колонизируют колонии злаков, и в связи с этим представляет интерес технология их выращивания.

Механизм биологической фиксации молекулярного азота пока полностью не раскрыт. Однако В.Л. Кретович (1973, 1982) и другие исследователи установили, что этот процесс осуществляется (рисунок 59) с помощью нитрогеназы – особого мультиферментного комплекса, включающего две белковые фракции. Одна из них состоит из азоферредоксина (1), содержащего негеминовое железо, другая – из молибдоферредоксина (2), в который, кроме негеминового железа, входят два атома молибдена. По современным представлениям этот белок осуществляет связывание и восстановление азота. Fe-белок содержит железо и серу, и участвует в транспорте электронов от их доноров (ферредоксин) на MoFe-белок. Источником протонов и электронов для восстановления молекулярного азота служит дыхательная ЭТЦ, а источником энергии – АТФ, образующийся при брожении (у анаэробных азотфиксаторов) или дыхании (у аэробных). Активатором данной реакции являются ионы Mg^{2+} . Для восстановления N_2 до NH_3 требуется 6 электронов, согласно уравнению:



Особенность нитрогеназы заключается в том, что для работы фермента требуются анаэробные условия. Вместе с тем в клетках высшего растения кислород необходим для поддержания дыхания. Роль

леггемоглобина заключается в связывании O_2 в организме бактерий и создании условий для работы нитрогеназы.

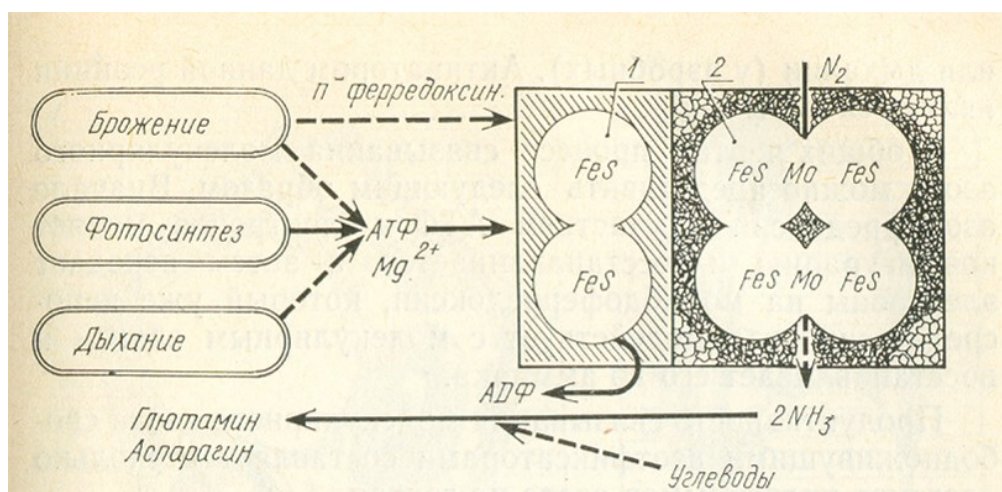


Рисунок 59. – Восстановление азота до аммиака с помощью нитрогеназы (по В.Л. Кротовичу с сотр., 1983)

Для образования леггемоглобина необходимы Fe, Cu, Co. Для нормального протекания процесса азотфиксации необходимы Mo и Fe. Молибден выполняет структурную функцию, поддерживая конформацию нитрогеназы, каталитическую, участвуя в связывании азота и переносе электронов, а также индуцирует синтез нитрогеназы. Кобальт входит в состав витамина B_{12} , который участвует в процессе биосинтеза леггемоглобина.

Образовавшийся аммиак в клетках корня реагирует с α -кетоглутаровой кислотой с образованием глутаминовой кислоты, которая вовлекается в дальнейший обмен. В надземные органы растения-хозяина азотистые вещества передвигаются главным образом в виде амидов (аспарагина, глутамина).

Открытие азотфиксаторов привело к созданию бактериальных удобрений (нитрагин, ризотрофин, азотобактер и др.). Эти удобрения содержат естественные почвенные организмы и позволяют увеличивать накопление биомассы высшими растениями. Перспективность такой технологии в том, что она позволяет частично заменить минеральные удобрения, и таким образом снизить уровень загрязнения, вызванный их интенсивным использованием.

Исследование основ азотфиксации открывает перспективы создания экономных и эффективных технологий фиксации азота воздуха.

6. Гетеротрофный способ питания растений.

Большинство высших растений самостоятельно усваивают лишь не многие азотсодержащие органические соединения почвы и ограничиваются использованием неорганических форм азота. Однако некоторые виды приспособились удовлетворять свои потребности в азоте

путем усвоения азотсодержащих соединений других организмов. Одни из них – растения-паразиты и полупаразиты – высасывают органические вещества из тела растения-хозяина, другие – сапрофиты – поглощают разлагающиеся органические остатки, третьи – насекомоядные – довольствуются органическими веществами мелких насекомых, которых приспособились улавливать и переваривать.

Паразиты – это растения, которые либо полностью потеряли способность к фотосинтезу (заразиха (*Orobanchе*), либо сохранили ее в малой степени (повилика (*Cuscuta*) и Петров крест (*Lathraea squamaria*). Корни этих растений обладают высоким хемотропизмом и растут по направлению к корню растения-хозяина. При соприкосновении с ним корни растения-паразита преобразуются в присоску и выделяют протеолитические ферменты. Итак, растения-паразиты получают от растения-хозяина все необходимые питательные вещества, включая углеводы.

Полупаразитные высшие растения имеют вполне развитые зеленые листья и являются аутотрофами, но обладают слаборазвитой корневой системой и почти полным отсутствием корневых волосков. Чтобы обеспечить себя водой и минеральными веществами, они с помощью особых выростов (гаусторий) внедряются в стебли (омела (*Viscum*) или корни (погремки (*Alectorolophus*) и Иван-да-марья (*Melampyrum nemorosum*), паразитирующие на корнях луговых злаков. С их помощью они всасывают не только воду и минеральные соли, но и некоторое количество органического вещества. Такой переход ранее аутотрофных видов на полугетеротрофное (или гетеротрофное) питание получил название вторичного паразитизма. По-видимому, в процессе эволюции такая приспособленность возникла в результате невозможности растения обеспечить достаточное поглощение воды (С.П. Костычев).

Что касается сапрофитного способа получения органических веществ, то наличие его у высших растений до сих пор строго не доказано. Считается, что он свойственен только бактериям и грибам. Здесь можно говорить о микоризе, ассоциации корня высшего растения и непатогенного гриба. При этом взаимоотношения между высшим растением и грибом носят характер симбиоза, т.е. оба партнера не испытывают страдания и приносят друг другу пользу. Гриб получает от высшего растения сахара, аминокислоты, витамины группы В. А гриб увеличивает доступность и улучшает снабжение высшего растения водой и минеральными веществами, в первую очередь фосфорными соединениями, а также фитогормонами (ауксином и цитокининами). Способностью к симбиозу с грибами обладают большинство древесных и многие травянистые растения.

К насекомоядному питанию приспособились некоторые растения, произрастающие на влажных тропических и заболоченных почвах. На таких почвах растение испытывает недостаток азота, фосфора, калия и др.

элементов, так как процесс минерализации органических остатков в них протекает крайне медленно из-за слабого прогревания. В таких условиях у растений выработались различные приспособления к улавливанию и перевариванию насекомых. Они представляют собой видоизмененные различными способами выделять ферменты, напоминающие по составу пищеварительный сок животных. К насекомоядным растениям относятся более 500 видов, например росянка (*Drosera rotundifolia*), пузырчатка (*Utricularia vulgaris*) и др.

Кроме того, необходимо учитывать, что всем высшим растениям также свойственен гетеротрофный способ питания за счет собственных органических веществ, т.е. все незеленые органы растений (корни, цветки, плоды) и все клетки растений в темноте питаются гетеротрофно.

7. Физиологические основы применения удобрений.

В естественных биоценозах поглощенные из почвы соединения частично возвращаются с опавшими листьями, ветками, хвоей. С убранным урожаем сельскохозяйственных растений поглощенные вещества из почвы устраняются. Величина выноса минеральных элементов зависит от вида растения и от урожайности, а у одной и той же культуры еще и от почвенно-климатических условий. Овощные культуры, картофель, многолетние травы выносят больше элементов питания, чем зерновые.

Для предотвращения истощения почвы и получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур необходимо внесение удобрений. Сопоставляя количество элементов в почве и растении с величиной урожая, Ю. Либих, как уже отмечалось, сформулировал *закон минимума* (или *закон ограничивающих факторов*). Согласно этому закону величина урожая определяется прежде всего количеством в почве того элемента, который находится в относительном минимуме. Увеличение содержания этого элемента в почве за счет внесения удобрений будет приводить к возрастанию урожая пропорционально вносимым дозам до тех пор, пока в минимуме не окажется другой элемент.

Этот закон, справедливый в условиях внесения моноудобрений, трансформировался в представление о *критических периодах* у растений по отношению к тому или иному минеральному элементу, т. е. периодах более высокой чувствительности растений к недостатку конкретного элемента минерального питания на определенных этапах онтогенеза.

В настоящее время стало ясно, что высокие и устойчивые урожаи без снижения плодородия почвы можно получить лишь при комплексном подходе к химизации сельского хозяйства, разработке и совершенствовании систем удобрений.

Система удобрений – это программа применения удобрений в севообороте с учетом растений-предшественников, плодородия почвы, климатических условий, биологических особенностей растений и сортов, состава и свойств удобрений. Система удобрений создается с учетом

круговорота веществ и их баланса в земледелии. Баланс питательных веществ учитывает поступление их в почву (с удобрениями), суммарный расход на формирование урожаев и непродуктивные потери из почвы. Впервые баланс элементов питания для нашей страны был составлен Д.Н. Прянишниковым (1937). Необходимое условие функционирования системы удобрений – предотвращение загрязнения окружающей среды вносимыми в почву химическими соединениями.

Кроме того, с помощью удобрений можно регулировать не только массу урожая, но и его качество. Так, для получения зерна пшеницы с высоким содержанием белка необходимо, прежде всего, внесение азотных удобрений, тогда как для получения продуктов с высоким содержанием крахмала (например, зерна пивоваренного ячменя или клубней картофеля) прежде всего надо улучшить питание фосфором и калием.

8. Проблемы накопления нитратов в растениях.

Накопление нитратов для растительного организма не представляет опасности. Однако при высоких дозах накопление нитратов в клетках растений становится весьма опасным для животных организмов, в том числе и для человека. Попадая в желудок, они могут восстанавливаться до нитритов и далее при взаимодействии с вторичными аминами образовывать нитрозамин – вещество, обладающее сильным мутагенным действием. При этом необходимо учитывать, что повышенной способностью к накоплению нитратов при внесении удобрений обладают кормовые злаковые травы и некоторые овощные культуры. Считается, что предельно допустимая норма содержания нитратов в овощах не должна превышать 290–300 мг на 1 кг сырой массы. Предельно допустимое количество (ПДК) нитратов для человека составляет 500 мг в день. Это еще раз показывает необходимость строго нормирования внесения питательных веществ с удобрениями.

Тема 6. Дыхание растений (4 ч)

Лекция 9-10. Дыхание растений

Вопросы для рассмотрения:

1. Фотосинтез и дыхание как основные энергетические процессы. Значение дыхания.
2. Пути дыхательного обмена. Субстраты дыхания.
3. Гликолиз, его механизм, энергетический выход.
4. Генетическая связь дыхания и брожения.
5. Аэробная фаза дыхания.
6. Глиоксилатный цикл.
7. Генерация АТФ.
8. Пентозофосфатный путь дыхания, его химизм, значение
9. Пути регуляции дыхания.

1. Фотосинтез и дыхание как основные энергетические процессы.
Значение дыхания.

Растительная клетка, как и животная, является открытой энергетической системой. Все реакции в клетке можно разделить на энергодающие и энергопотребляющие. Связь между ними осуществляет АТФ. Кроме АТФ в клетке $\Delta\mu\text{H}^+$ также является энергетической валютой.

Энергия, первоисточником которой является солнечный свет, улавливается при фотосинтезе и превращается в энергию $\Delta\mu\text{H}^+$, а потом в химическую энергию молекул органических веществ.

В процессе фотосинтеза происходит образование богатых энергией активных метаболитов – АТФ, НАДФН – и с их помощью стабильных конечных продуктов – углеводов, белков, жиров.

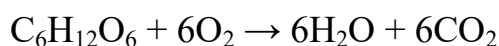
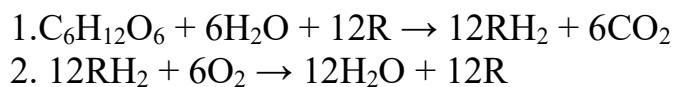
Специфика реакций фотосинтеза в том, чтобы создать запас углерода в малоактивной форме. Только в этом случае клетка может накопить значительное количество энергии. Но огромный фонд энергии и углерода, создаваемый в процессе фотосинтеза, не может быть использован организмом в такой форме.

Чтобы клетка могла использовать накопленную энергию для биохимической работы, необходимо перевести ее в лабильную форму фосфатных связей АТФ, активизировать органическую молекулу, нарушить электронные связи между атомами углерода. Нарушение достигается путем мобилизации атомов Н. Молекула становится неустойчивой и энергия ее связей может быть переведена в лабильную форму АТФ.

Механизм, осуществляющий активацию органической молекулы и преобразование энергии стабильных соединений в лабильную форму – это процесс *биологического окисления (дыхания)*.



Основа современных представлений о химизме дыхания была заложена в трудах В. И. Палладина, который на основе многочисленных опытов в 1912 году дал следующую схему дыхания:



Отсюда очевидно, что окисление сахаров идет не за счет непосредственного присоединения к нему O_2 воздуха, а через цепь преобразований. В. И. Палладин считал, что в растениях есть специальные акцепторы водорода, которые он назвал дыхательными пигментами (R). Эти пигменты связывают водород воды, а кислород воды окисляет сахар до CO_2 . Присоединяя водород, дыхательный пигмент восстанавливается и превращается в бесцветное соединение, названное дыхательным хромогеном. Затем кислород воздуха окисляет дыхательный хромоген до пигмента, как записано в выражении 2.

Что дала теория В. И. Палладина для понимания дыхания?

1. В соответствии с этой теорией дыхание – это процесс, который складывается из двух фаз. Первая фаза анаэробная, идет в отсутствие кислорода воздуха; вторая – аэробная, для нее необходим O_2 . Теория Палладина о двухфазности дыхания совпала с открытием Ф. Блекманом двух фаз фотосинтеза.

2. В процессе дыхания участвуют вода и ферменты, которые В. И. Палладин назвал пигментами.

3. Окисление происходит в результате дегидрирования. Кислород воздуха не соприкасается с углеродом дыхательного субстрата. Он необходим для окисления восстановленных дыхательных пигментов, чтобы сделать их способными для нового присоединения водорода. Таким образом, сущность дыхания в дегидрировании.

Таблица 5. – Отличия между процессами дыхания и фотосинтеза

Фотосинтез	Дыхание
Запасание энергии	Освобождение энергии
Синтез орг. в-ва	Распад орг. в-ва
Поглощение CO_2	Поглощение O_2
Выделение O_2	Выделение CO_2
Процесс уникальный, локализованный в спец. органеллах – хлоропластах	Процесс универсальный
Идут р-ции карбоксилирования	Идут реакции декарбоксилирования
Протекают на свету световая фаза	Протекают постоянно

Таблица 6. – Сходство между процессами дыхания и фотосинтеза

Фотосинтез	Дыхание
Транспорт электронов – от хл-ла и связан с образованием АТФ и НАДФН	Транспорт электронов – от дыхательного субстрата к кислороду воздуха, сопряженный с образованием воды и фосфорилированием и образованием АТФ.
Транспорт еѐ связан с мембранами тилакоидов.	Транспорт еѐ связан с внутренней мембраной митохондрий.
Превращение Е: световая → в химическую	Превращение Е: пит.в-в → АТФ
Имеют одинаковые промежуточные в-ва: ФГК, ФГА, РБФ, ПВК, ФЭП, малат	– возможность переключения с одного процесса на др.
Обязательным участником является вода, но служит донором H^+ для восстановления НАДФН	Окисление веществ за счет кислорода воды

Дыхание и брожение – основные процессы, в которых высвобождается накопленная в органическом веществе энергия солнечного света. При этом, дыхание – аэробный процесс распада на неорганические вещества, а брожение – аэробный процесс распада органических веществ на более простые органические вещества.

Дыхание – процесс распада органических веществ на простые неорганические соединения (CO_2 и H_2O) , с использованием O_2 , который сопровождается выделением энергии (в узком смысле). (В общем виде исключается “с использованием O_2 ”).

Значение дыхания

1. Без дыхания нет жизни. Некоторые организмы могут жить в анаэробных условиях, а другим необходим O_2 .

2. дыхание – энергетический процесс. Энергия может выделяться в разной форме:

а) тепло: (бесполезная форма, не используется растением)

б) свет: (прямо использоваться не может)

в) АТФ: (используется только эта)

Дыхание – медленное горение, многоступенчатый окислительно-восстановительный процесс. Это имеет большое биологическое значение – энергия излучается мелкими порциями и поэтому может аккумулироваться в АТФ.

3. Важными в обмене веществ являются промежуточные продукты дыхания:

а) органические кислоты – накапливаются на промежуточных этапах дыхания (аминирование их ... белки),

б) процессы дыхания могут проходить разными путями: при ПФП образуются пентозы - источник для образования РБФ (фотосинтез), НК,
в) $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$ – метаболическая вода, в крайних случаях существования (при засухе) эта вода используется растением,
г) питание O_2 и т.д.

2. Пути дыхательного обмена. Субстраты дыхания.

В разных условиях среды дыхание осуществляется различными путями. Выделяют 2 основных пути: гликолитический (дихотомический) путь и апотомический (или ПФП), а также альтернативный (прямой).

На разных этапах онтогенеза, условиях среды один из них преобладает. Наблюдается смена дыхательных путей.

При дихотомии молекулы углеводов разламываются на 2 части, при апотомии происходит усекование молекулы, а не разламывание.

Какие вещества используются в качестве субстрата (материала)?

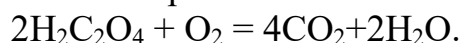
В классических работах Бородин было показано, что чем больше углеводов тратится на дыхание, тем оно интенсивней. Это дало основание предположить, что углеводы являются основными веществами, потребляемыми при дыхании.

Для того, чтобы решить, какой материал используется в данном случае в качестве субстрата дыхания, необходимо определить дыхательный коэффициент (ДК) – отношение CO_2 , которое выделяется в процессе дыхания, к поглощенному за тот же промежуток времени O_2 .

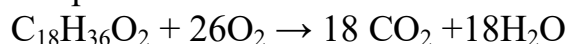
Когда в процессе дыхания используются углеводы, то процесс идет согласно уравнению: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$, тогда

$$ДК = \frac{6CO_2}{6O_2} = 1$$

Если более окисленные соединения используются, требуется меньше кислорода, значение ДК будет больше 1, потому что знаменатель уменьшается. Органические кислоты имеют ДК больше 1, например:



Жиры и белки более восстановлены – 0,3 – 0,7, например:



ДК зависит не только от субстрата, но и от среды, от аэрации. При преобладании анаэробной фазы ДК превышает 1, когда дыхание не заканчивается полным окислением, тогда ДК меньше 1. При достаточном количестве O_2 ДК зависит от субстрата.

В первую очередь используются углеводы, когда их не хватает и другие субстраты. Особенно это проявляется на проростках из семян, у которых в качестве запасных питательных веществ содержатся белки, жиры, при этом сложные запасные вещества деполимеризуются до более простых (рисунок 60).

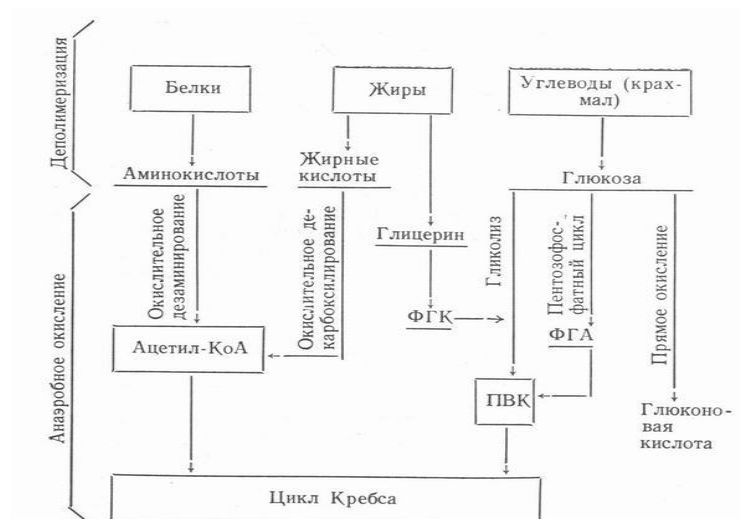


Рисунок 60. – Дегполимеризация и анаэробное окисление субстрата

Окисление дыхательных субстратов в ходе дыхания осуществляется с участием ферментов. Поскольку дыхание окислительно-восстановительный процесс, ферменты, катализирующие эти реакции, называют оксидоредуктазами.

Существуют три группы оксидоредуктаз:

а) анаэробные дегидрогеназы передают водород, т.е. электроны и протоны водорода различным промежуточным переносчикам и аэробным дегидрогеназам, но не кислороду (коферменты-НАД, НАДФ; например, малатдегидрогеназа, алкогольдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа и др.);

Окисление дыхательных субстратов в ходе дыхания осуществляется с участием ферментов. Поскольку дыхание окислительно-восстановительный процесс, ферменты, катализирующие эти реакции, называют оксидоредуктазами.

Существуют три группы оксидоредуктаз:

а) анаэробные дегидрогеназы передают водород, т.е. электроны и протоны водорода различным промежуточным переносчикам и аэробным дегидрогеназам, но не кислороду (коферменты-НАД, НАДФ; например, малатдегидрогеназа, алкогольдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа и др.);

б) аэробные дегидрогеназы (коферменты-ФАД, ФМН, простетическая группа – рибофлавин, например, сукцинатдегидрогеназа и др.) получают электроны от анаэробных дегидрогеназ и передают хинонам, цитохромам, кислороду;

в) оксидазы – аэробные дегидрогеназы, способны передавать электроны от окисляемого субстрата только на кислород с образованием либо воды, либо пероксида водорода, либо супероксидного аниона кислорода (например, цитохромоксидаза, полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза, пероксидаза, каталаза и др.)

3. Гликолиз, его механизм, энергетический выход.

Гликолитический путь дыхания складывается из 2 фаз – анаэробной (гликолиз) и аэробной (цикл Кребса или трикарбоновых кислот (ЦТК) и электронно-транспортная цепь (ЭТЦ)).

I. Анаэробная фаза (гликолиз, его механизм, связь с брожением)

Гликолиз – последовательность биохимических реакций, приводящая к превращению гексозы в ПВК (пировиноградная кислота). Происходит в цитоплазме, ферменты гликолиза не связаны с мембранными структурами.

Несколько замечаний относительно определения термина “гликолиз”. В учебниках по физиологии и биохимии животных конечный продукт гликолиза - лактат, по физиологии и биохимии растений - ПВК.

Согласно Goodwin, Mercer (Гудвин, Мерсер, 1986) гликолиз – анаэробный процесс, но не строго. У высших растений – редко наблюдаются анаэробные условия. В анаэробных условиях НАДН не может быть окислен в ЭТЦ, но для поддержания гликолиза необходим НАД⁺. Каким путем происходит окисление НАДН зависит от организма, так в дрожжах происходит в процессе, который ведет к образованию этанола, в животных тканях (мышца) окисление НАДН происходит за счет использования его для восстановления ПВК до молочной кислоты.

Следует отметить, что реакция образования молочной кислоты из ПВК – обратимая. Дальнейшие превращения происходят все равно из ПВК. Тем более правильно закончить определение гликолиза “до ПВК”.

2. Механизм гликолиза (путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса)

В процессе гликолиза происходит превращение молекулы гексозы (глюкозы, фруктозы) в 2 молекулы ПВК: $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2 C_3H_4O_3 + 2H_2$. Проходит через ряд (3) этапов (рисунок 61).

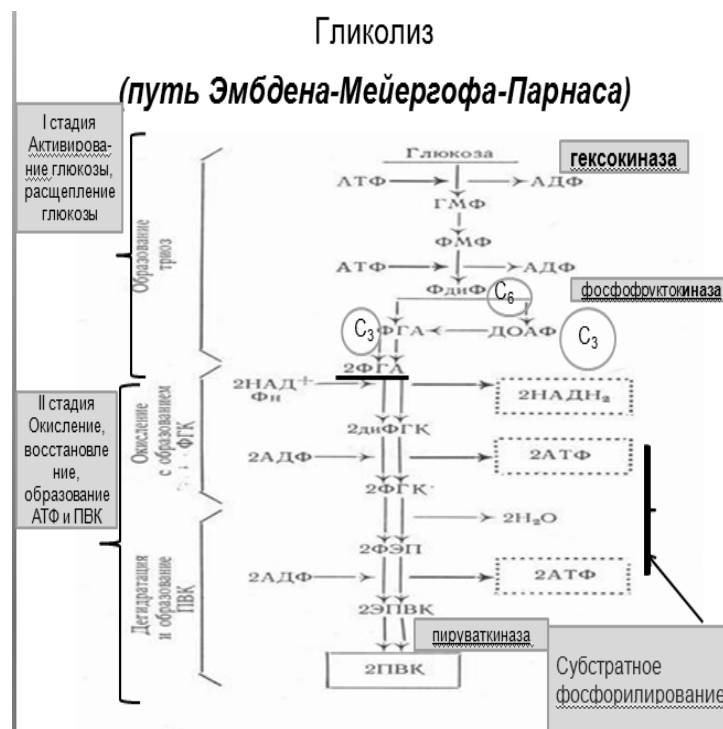
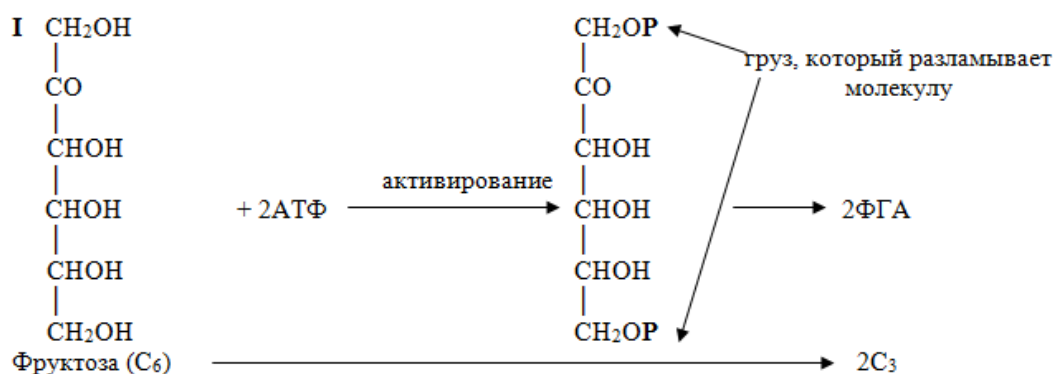
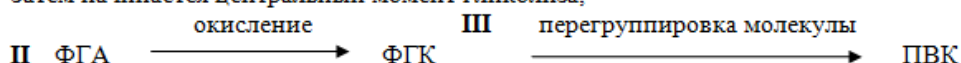


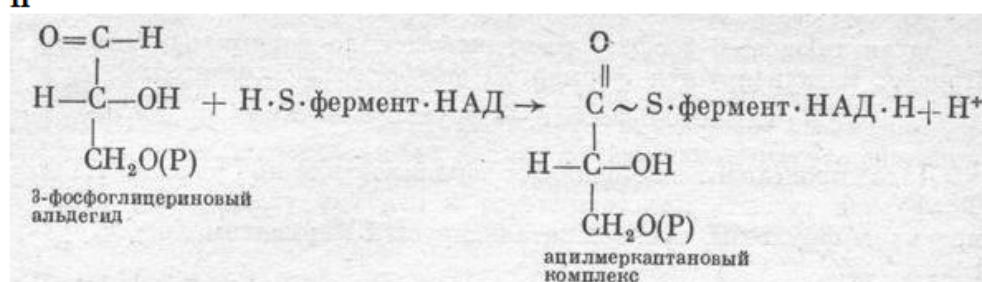
Рисунок 61. – Схема процесса гликолиза



Затем начинается центральный момент гликолиза,

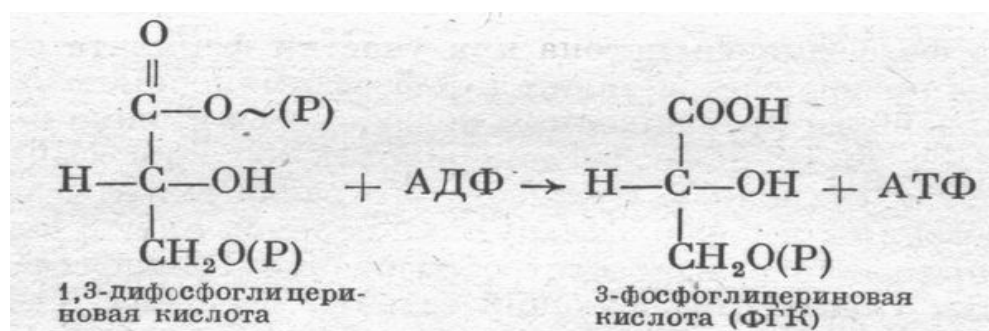
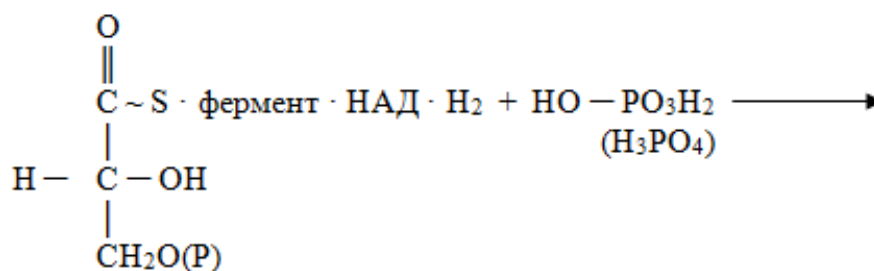


II



в котором происходит окисление субстрата и передача протонов и e^- на НАД^+ . Окисление идет с выделением энергии. Фермент присоединяется к кислоте с помощью макроэргической связи, в которой аккумулируется энергия окислительно-восстановительного процесса.

Затем полученное нестойкое соединение фермента с ФГК взаимодействует с молекулой H_3PO_4 с образованием 1,3-бис – ФГК.

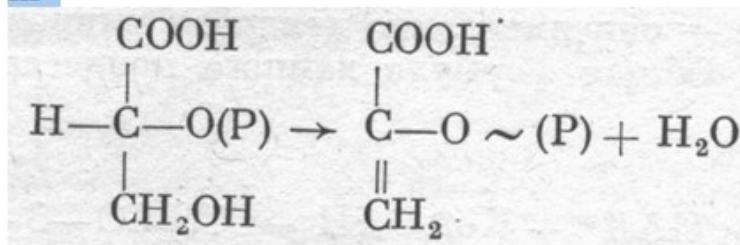


Таким образом, осуществляется фосфорилиз макроэргической связи, в результате SH -фермент отщепляется от субстрата, а к остатку

карбоксильной группы субстрата присоединяется неорганический фосфат, причем ацилфосфатная связь сохраняет значительный запас энергии, освободившийся в результате окисления 3-ФГА.

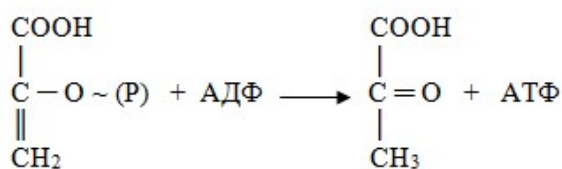
Высокоэнергетическая фосфатная группа при участии фосфоглицераткиназы передается на АДФ и образует АТФ. Заканчивается процесс *субстратного фосфорилирования* (макроэргическая связь образуется непосредственно на соединении, которое окисляется).

III



2ФГК

ФЭП

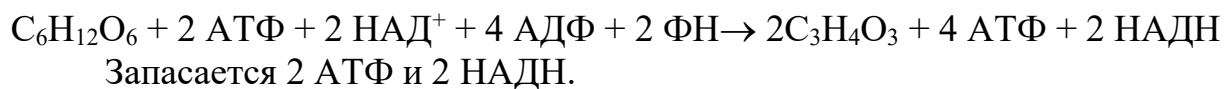


ФЭП

ПВК

(ФГК и ФГА используются для синтеза других соединений).

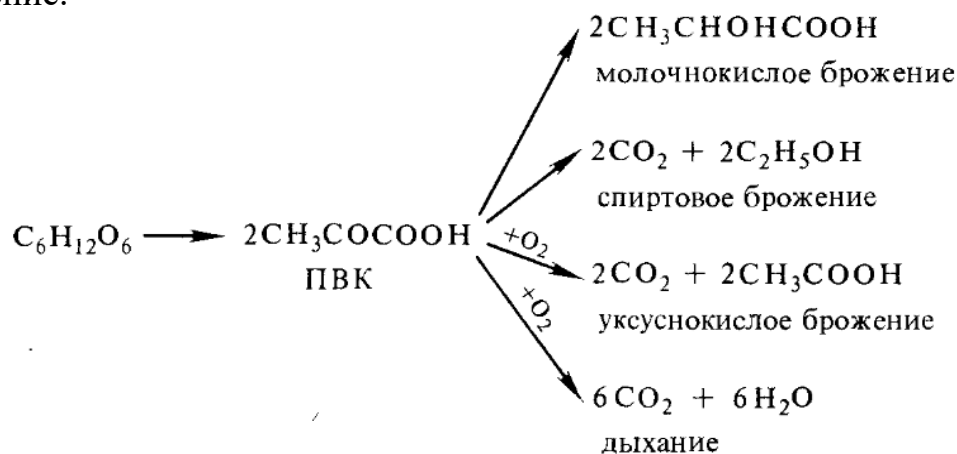
На этом гликолиз заканчивается:



Гликолиз важен для клетки, прежде всего, как поставщик не энергоносителя, а высокореакционного соединения – ПВК, способного включаться в процесс кислородного окисления.

4. Генетическая связь дыхания и брожения.

В свое время, в 1910 г., Костычев установил, что в зависимости от условий, в частности от присутствия или отсутствия O_2 , гликолиз переходит в стадию кислородного дыхания, при отсутствии O_2 – в брожение.



Таким образом, между ними существует генетическая связь. У высших растений присутствуют все элементы брожения.

Так, весной в тех местах, где есть вода на поле с озимыми (анаэробные условия) образуется спирт (спиртовое брожение), и растения гибнут.

5. Аэробная фаза дыхания.

В аэробных условиях наступает другая фаза дыхания – кислородное дыхание, которое осуществляется в митохондриях (в матриксе – ЦТК, в мембранах – ЭТЦ) (рисунок 62).

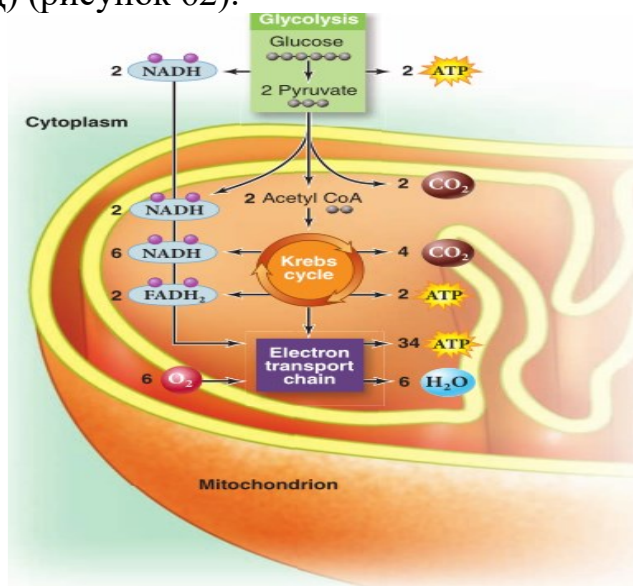


Рисунок 62. – Схема аэробного этапа дыхания

Как приспособлены митохондрии к этому процессу? Известно, что митохондрия имеет наружную и внутреннюю мембраны с перимитохондриальным пространством между ними, при этом внутренняя мембрана образует кристы, а внутри митохондрии находится матрикс.

Наружная мембрана, по сравнению с внутренней, имеет большее количество липидов и другой набор ферментов. Главная функция ее – отделение внутренней части митохондрии от цитоплазмы. Мембрана проницаема для неорганических ионов и относительно крупных молекул, в том числе аминокислот, некоторых белков, АТФ, сахарозы, промежуточных продуктов дыхания.

В перимитохондриальном пространстве содержится большая часть митохондриальной воды (остальная в матриксе), ферменты (аденилаткиназа, АДФ-АТФ-ферменты фосфорилирования, не зависящие от дыхательной цепи).

Внутренняя мембрана по сравнению с наружной – непроницаема для всех веществ в ионизированном состоянии, незначительное количество метаболитов пересекает ее в недиссоциированной форме, большая часть – при помощи разных систем переноса. Мембрана богата белком (25% липидов, 75% белков, из них 1/3 периферических, 2/3 интегральных).

Во внутреннюю мембрану в виде структурных белков встроены компоненты дыхательной цепи переноса электронов (рисунок 63). Приблизительно 10% площади мембраны заняты ЭТЦ, разделенной на 4 блока. Компоненты цепи занимают разное положение по толщине мембраны. У растений существуют 2 НАДН-зависимые дегидрогеназы: одна локализована с внутренней стороны мембраны и катализирует окисление образованного в матриксе НАДН, другая находится с наружной стороны мембраны и катализирует окисление НАДН, генерированного вне митохондрии. СДГ расположена с внутренней стороны кристы. Эти флавопротеины (НАДН-ДГ, СДГ) передают электроны через расположенные в центре цитохромы “в” к цитохромам “с”, которые находятся с наружной стороны кристы. Компоненты цитохромоксидазы расположены поперек внутренней мембраны.

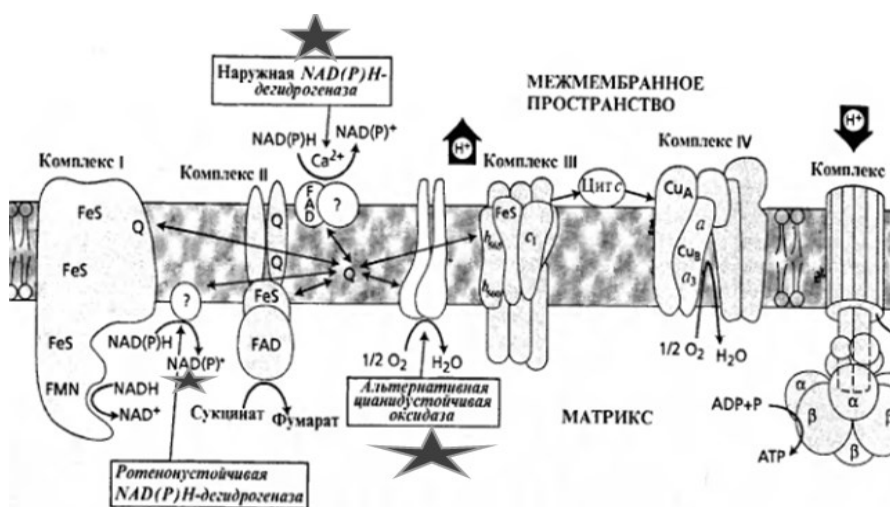


Рисунок 63. – Строение ЭТЦ митохондрий растительных клеток (Taiz, Zeiger, 1998)

Во внутренней мембране находится также АТФ-синтетаза, которая состоит из сферической головки (фактор F_1) и встроенной во внутреннюю мембрану ножку (фактор F_0) – грибовидное образование. В зависимости от функционального состояния митохондрии оно то появляется над кристой, то исчезает. Предполагается, что компоненты ЭТЦ непосредственно связаны с фактором F_1 .

Митохондриальный матрикс представляет собой гелеобразную фазу с тонкой структурой, содержащую 50% белков, электроноплотные частицы двух типов (рибосомы, гранулы с Ca), нуклеоиды. Однако большая часть митохондриальных белков кодируется ядерной ДНК.

Влияние на структуру матрикса оказывает изменение конформации кристы при дыхании. Тут есть все ферменты ЦТК, за исключением СДГ. Высказывается предположение, что ферменты ЦТК структурно организованы, возможно, в виде слабосвязанного мультиферментного комплекса в матриксе, который примыкает к связанной с мембраной СДГ.

Каким образом осуществляется в митохондриях кислородное дыхание?

1. ЦТК

Сначала ПВК, образованная в цитоплазме в результате гликолиза, должна оказаться в матриксе митохондрии. За счет энергии электрохимического протонного градиента ПВК (активный транспорт) проникает в матрикс. Здесь ПВК преобразуется.

Происходит это в 3 стадии:

- активирование ПВК,
- окисление ее в ЦТК,
- перенос H^+ и e^- в ЭТЦ, при этом O_2 воздуха подключается к данному процессу только на последней стадии.

а) Активирование ПВК

Активирование ПВК проходит с участием сложного полиферментного комплекса – ПДГ (3 фермента + 5 коферментов - КоА, липоевая кислота, тиаминпирофосфат, ФАД, НАД). Происходит окислительное декарбоксилирование → образуется уксусная кислота, которая через макроэргическую связь соединяется с КоА → получается ацетил~КоА, который гидрируется (H_2O) и вступает в ЦТК. В 1939 г. А. Чибнелл доказал, что цикл Кребса функционирует и у растений.

б) Окисление активированной ПВК в ЦТК

На реакциях ЦТК подробно не останавливаемся – это биохимия (ЦТК – цикл трикарбоновых кислот – цикл Кребса (Krebs) – Нобелевская премия в 1953 г.) (рисунок 64).

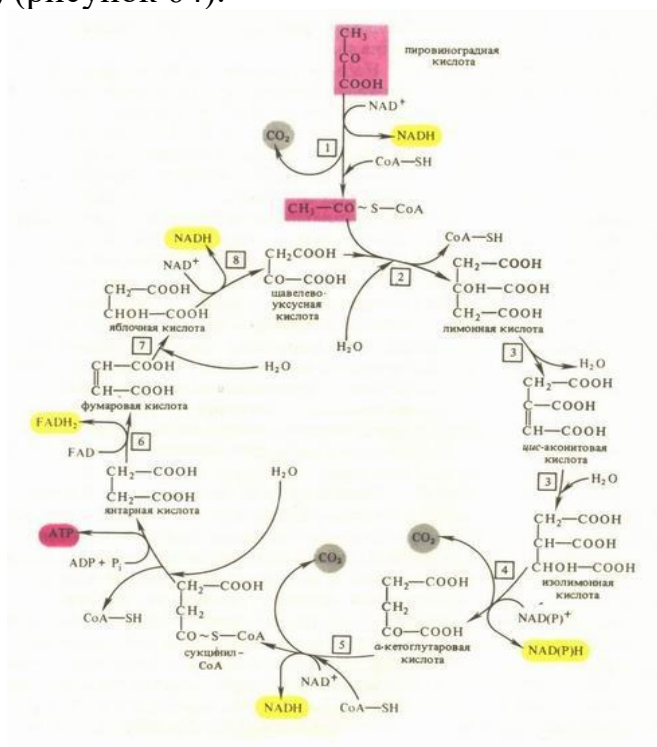
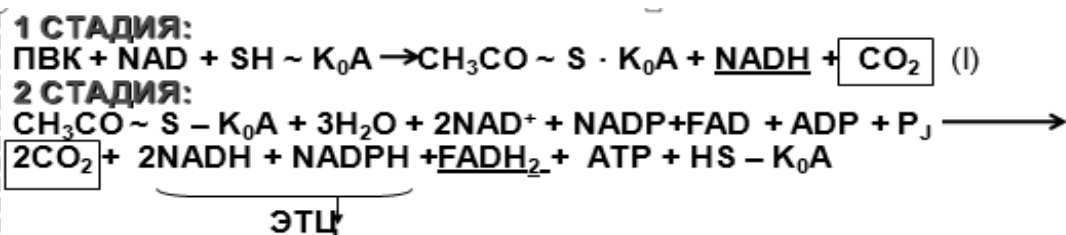


Рисунок 64. – Цикл трикарбоновых кислот

Сущность ЦТК: а) декарбоксилирование (выделение $2CO_2$), по существу весь углерод ПВК выделяется в ЦТК в виде CO_2 , б) поглощается $2H_2O$, в) выделяется H^+ .



Таким образом, в результате последовательного окисления ПВК в митохондриях происходит запасание энергии в форме восстановленных коферментов дегидрогеназ – четырех молекул НАДН и одной молекулы ФАДН₂. Помимо этого образуется одна молекула АТФ (субстратное фосфорилирование). ЦТК является конечным этапом окисления не только углеводов, но и др. органических соединений – белков, липидов, вторичных метаболитов. Ряд промежуточных продуктов гликолиза и ЦТК включается во множество метаболических путей, связанных не с энергетикой, а с процессами синтеза широкого спектра органических соединений.

в) Перенос H^+ и e^- в ЭТЦ.

Процесс проходит на мембранах митохондрий, где НАДН и ФАДН₂ через ряд этапов окисляются в окислительно-восстановительной цепи в и на внутренней мембране митохондрий.

Переносчики H^+ и e^- – ферментные системы, расположенные по градиенту окислительно-восстановительных потенциалов в порядке их возрастания.

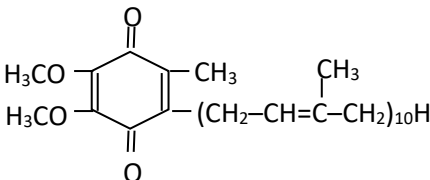
Разность потенциалов – движущая сила пары водородов. Окислительно-восстановительный потенциал является мерой содержания свободной энергии, т.е. мерой способности производить работу:

В живой растительной клетке роль системы с максимальной величиной положительного потенциала выполняет O_2 (+0,817 В). Роль доноров электронов принадлежит молекулам различных органических веществ (ЦТК). Но отдаваемые ими электроны достигают O_2 не непосредственно, а через цепь окислительно-восстановительных систем, потенциалы которых расположены между потенциалами органических веществ и O_2 . Звенья цепи – ферментные системы. Первый восстановитель, имеющий $E_0' = -0,32 \text{ В}$ – НАДН.

Дыхательная цепь митохондрий включает в себя четыре основных мультиэнзимных комплекса и два небольших по молекулярной массе компонента: убихинон и цитохром *c* (таблица 7, рисунок 65).

Комплекс I осуществляет перенос электронов от НАДН к убихинону Q. Его субстратом служит молекула внутримитохондриального НАДН, который восстанавливается в цикле Кребса. В состав комплекса входит флавиновая ФМН-зависимая НАДН: убихинон-оксидоредуктаза, содержащая три железосерных центра ($\text{FeS}_{\text{N1-3}}$).

Таблица 7. – Компоненты ЭТЦ митохондрий растений и их стандартные окислительно-восстановительные потенциалы (Е)

Компоненты	Характеристика	Е, В
Комплекс I (НАДН: СоQ-оксидоредуктаза)		
НАДН	Никотинамидадениндинуклеотид восстановленный	– 0,320
ФМН	Флавиномононуклеотид – кофермент дегидрогеназы, окисляющей эндогенный НАДН	– 0,070 – 0,300
FeS _{N1}	Железосерные центры (белки):	– 0,305
FeS _{N2}	N ₁ – 2Fe2S; N ₂ , N ₃ – 4Fe4S	– 0,245
FeS _{N3}		– 0,020
Комплекс II (сукцинат: убихинон-оксидоредуктаза)		
ФАД	Флавинадениндинуклеотид – кофермент дегидрогеназы	– 0,045
FeS _{SI}	Железосерные белки:	– 0,007
FeS _{S2}	S ₁ , S ₂ – 2FeS-типа	(0,230)
FeS _{S3}	S ₃ – 4Fe4S-типа	+ 0,080
Q	Убихинон – липидорастворимый одно- и двухэлектронный переносчик	+ 0,070
		
Комплекс III (убихинол: цитохром с-оксидоредуктаза)		
Цитохромы	Гемопротейны, в которых гем связан с белком нековалентно	
b ₅₅₆		+ 0,075
b ₅₆₀		+ 0,080
Цит. с ₁	Цитохром c ₅₅₂ – гемопротейн; гем ковалентно связан с белком	+ 0,235
FeS _R	Железосерный белок Риске (2Fe2S)	+ 0,280
Цит. с	Цитохром c ₅₅₀ – гемопротейн; гем ковалентно связан с белком; водорастворим	+ 0,235
Комплекс IV (цитохром с: кислород – оксидоредуктаза; цитохромоксидаза)		
Цит. a	Цитохром a – гемопротейн, гем которого нековалентно связан с белком	+ 0,190 + 0,210
Cu _A	Атом меди, функционирующий с цит. a как редокс-компонент комплекса	
Цит. a ₃	Цитохром a ₃ – гемопротейн; способен взаимодействовать с кислородом	+ 0,385
Cu _B	Атом меди, функционирующий с цит. a ₃ при образовании комплекса с кислородом	
O ₂ , H ₂ O	1/2O ₂ + 2H ⁺ + 2e ⁻ ↔ H ₂ O	+ 0,816

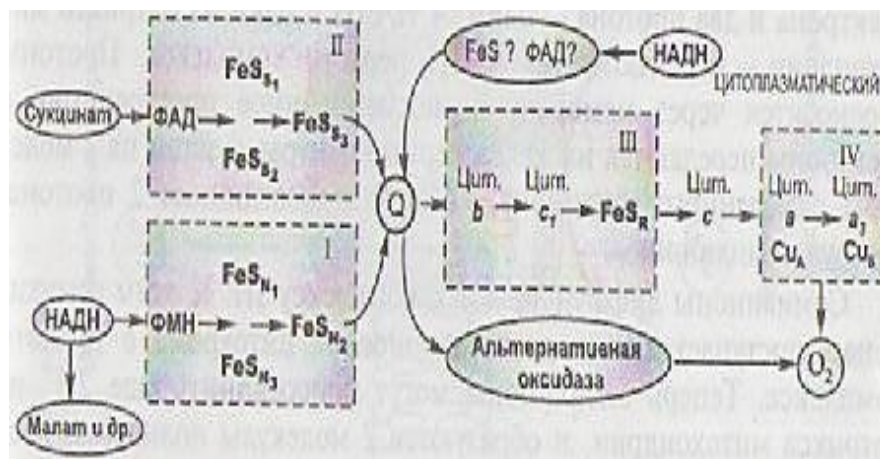


Рисунок 65. – Расположение переносчиков в митохондриальной ЭТЦ растительных клеток

Комплекс II катализирует окисление сукцината убихиноном. Эту функцию выполняет флавиновая (ФАД-зависимая) сукцинат: убихинон-оксидоредуктаза, в состав которой также входят три железосерных центра (FeS_{1-3}).

Комплекс III переносит электроны восстановленного убихинона к цитохрому c_1 , т. е. функционирует как убихинон: цитохром c -оксидоредуктаза. В своем составе он содержит цитохром b_{556} и b_{560} , цитохром c_1 и железосерный белок Рискс. По структуре и функции он подобен цитохромному комплексу b_6f тилакоидов хлоропластов. В присутствии убихинона комплекс III осуществляет активный трансмембранный перенос протонов.

В комплексе IV электроны переносятся от цитохрома c к кислороду, т. е. этот комплекс является цитохром c : кислород-оксидоредуктазой (цитохромоксидазой). В его состав входят четыре редокс-компонента: цитохром a a_3 и два атома меди. Цитохром a_3 и Cu_B способны взаимодействовать с O_2 , на которые передают электроны от цитохрома a – Cu_A . Транспорт электронов через комплекс IV связан с активным транспортом H^+ . Взаимодействие цитохрома a_3 – Cu_B с O_2 подавляется цианидом, азидом и CO . В последнее время показано, что комплексы I, III и IV пересекают внутреннюю мембрану митохондрий.

Все компоненты цепи, за исключением убихинона представляют собой белки с характерными простетическими группами. В состав цепи входят белки трех типов:

- флавопротеины, содержащие в качестве простетической группы флавинмонокнуклеотид (ФМН) или флавинадениндуклеотид (ФАД);
- цитохромы, содержащие в качестве простетической группы гемы;
- железосеропротеины, в которых простетическая группа состоит из негемового железа комплексированного с неорганической серой или серой цистеина.

Убихинон – липид, который состоит из бензохинона и длинной гидрофобной изопреноидной боковой цепи (таблица 7).

Компоненты ЭТЦ классифицируют также как переносчики электронов или переносчики водорода в зависимости от функции, которую они выполняют. Поскольку назначение цепи перенос электронов – это перемещать (или содействовать передаче) электронов от высокоэнергетического восстановителя к кислороду, все компоненты цепи должны быть переносчиками электронов. Однако некоторые из них совместно с электронами переносят и протон (H^+); эти соединения называют переносчиками водорода (это сделано, чтобы отличать их от переносчиков e^- , которые перемещают только электроны).

Кроме этого, очень важно знать к каким переносчикам относится компонент – к одно- или двухэлектронным ОВ соединениям. В одноэлектронных соединениях окисленная и восстановленная формы отличаются на один электрон; это значит они принимают только один электрон при преобразованиях окисленной формы в восстановленную и отдают один электрон в обратной реакции. У двухэлектронных переносчиков окисленная и восстановленная положения отличаются на два электрона. Флавопротеины и убихинон являются двухэлектронными ОВ соединениями; цитохром – одноэлектронное соединение.

Последовательность расположения веществ в цепи определяется с помощью ингибиторов, например динитрофенола (ДНФ).

Мы разбираем общий принцип работы цепи (рисунок 66).

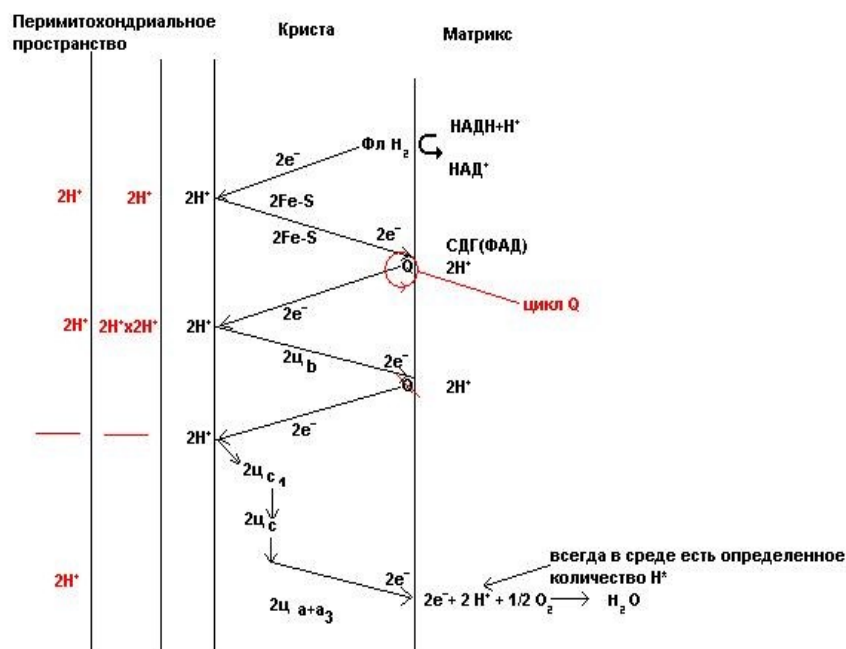


Рисунок 66. – Схема ЭТЦ (красным – разные взгляды на перенос третьей пары H^+)

Пояснение к схеме. $НАД^+$ восстанавливается, присоединяя $2e^-$ и 1 протон (H^+), получается $НАД\cdot H^+$, который отдает затем $2e^-$ и 1 H^+ на ФМН

(НАД-ДГ) и окисляется до НАД⁺, а ФМН принимает еще дополнительный Н⁺ из внутренней среды и восстанавливается до ФМН·Н (кофермент ФМН присоединяется к апоферменту, погруженному в мембрану). ФМН·Н переносит два атома водорода (2Н) с внутренней поверхности мембраны на внешнюю. Там атомы ионизируются, протоны выходят в перимитохондриальное пространство, а электроны переходят на Fe-S-белки.

В этой части ЭТЦ есть несколько типов Fe-S – белков, которые располагаются в мембране таким образом, что могут переносить электроны назад внутрь, причем 2 электрона от ФМН·Н передаются двум Fe-S - белкам. Два электрона этими белками передаются убихинону, а два Н⁺ присоединяются к нему из внутренней среды.

Убихинон легко растворяется и передвигается в липидах мембраны. Он отдает протоны в перимитохондриальное пространство, а электроны (2e⁻) двум цитохромам “b”, и возвращается назад.

От цитохромов “b” 2e⁻ и 2Н⁺ из внутренней среды попадают на другой убихинон, а от него протоны переходят на наружную сторону кристы, электроны на цитохромы – “c₁”, “c”, “a+a₃”, так расположенные в мембране, что 2e⁻ с наружной стороны кристы передвигаются к внутренней, а цитохромоксидаза (a+a₃) отдает их на 1/2 O₂, где они соединяются с 2Н⁺ (из внутренней среды) и образуется вода.

Однако, возможно, что третья пара Н⁺ переносится не вторым убихиноном, а первым убихиноном, который работает 2 раза (цикл Q, или цикл Митчела (Mitchell), либо цитохромоксидазой, функции которой, видимо, шире, чем перенос 2e⁻. Она может, как предполагают, переносить и Н⁺.

Таким образом, в ЭТЦ идет многоступенчатая передача электронов от восстановленного субстрата до O₂, сопровождающаяся трансмембранным переносом протонов Н⁺, т.е. ЭТЦ митохондрий (как и хлоропластов) выполняет функцию окислительно-восстановительного Н⁺-насоса.

ЭТЦ митохондрий растений, в отличие от животных, включает альтернативную цианидустойчивую терминальную оксидазу, локализованную во внутренней мембране, альтернативную ротенустойчивую НАДФН-дегидрогеназу в матриксе митохондрий, а также НАДФН-дегидрогеназу в межмембранном пространстве, которая способна принимать электроны от НАДФН, образующихся в цитозоле.

Альтернативные немитохондриальные ЭТЦ.

У растений имеются системы окисления восстановленных пиридин- и флавиннуклеотидов не только с помощью терминальных оксидаз митохондрий, но и в редокс-цепях ЭПР, плазмалеммы и цитоплазмы. В процессах окисления, катализируемыми немитохондриальными оксидазами, не происходит образования АТФ.

К таким оксидазам относятся:

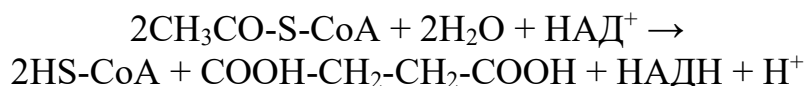
- Аскорбатоксидаза;
- Полифенолоксидаза – окисляет фенолы до хинонов (потемнение порезанного яблока и картофеля);
- Флавопротеиновые оксидазы (в цитоплазме реагируют с O_2 , образуя H_2O_2);
- Моноксигеназы (ЭПР) – реакция десатурация (преобразует насыщенные жирные кислоты в ненасыщенные);
- цитР₄₅₀ – реакция гидроксилирования (для синтеза, детоксикации, нерастворимые продукты переводит в растворимые);
- НАДФН-оксидаза ЦПМ – в СВЧ реакциях.

Системы терминальных оксидаз в растениях различаются по чувствительности к изменению парциального давления кислорода и температуры. Так цитохром с оксидазы имеют высокое сродство к O_2 и зависят от колебаний температуры, флавопротеиноксидазы – меньше зависят от температуры и имеют низкое сродство к O_2 , полифенолоксидаза и аскорбатоксидаза занимают промежуточное положение. Наличие нескольких ферментов, выполняющих одну и ту же функцию, увеличивает адаптивные возможности растительного организма.

6. Глиоксилатный цикл (Кребса-Корнберга).

При прорастании богатых жиром семян ход цикла Кребса немного изменяется. Это разновидность цикла Кребса, в которой участвует глиоксильная кислота, получила название глиоксилатного цикла. Участвуют 3 типа органелл: олеосомы, глиоксисомы, митохондрии.

Сукцинат (янтарная к-та) выходит из цикла, а глиоксилат связывается с ацетил-СоА и образуется малат. Реакция катализируется малатсинтазой. Малат окисляется до ЩУК и цикл заканчивается. Кроме двух ферментов – изоцитратазы (изоцитратлиазы) и малатсинтазы, все остальные такие же, что и в цикле Кребса. При окислении малата восстанавливается молекула НАД⁺. Источником ацетил-СоА для этого цикла служат жирные кислоты, образующиеся при разрушении жиров. Суммарное уравнение цикла можно записать в виде:



Глиоксилатный цикл происходит в специальных органеллах – глиоксисомах.

Какое значение имеет этот цикл? Восстановленный НАДН может окисляться с образованием трех молекул АТФ. Сукцинат (янтарная кислота) выходит из глиоксисомы и поступает в митохондрию, где включается в цикл Кребса. Тут он преобразуется в ЩУК, затем в пируват, фосфоенолпируват и дальше в сахар (рисунок 67).

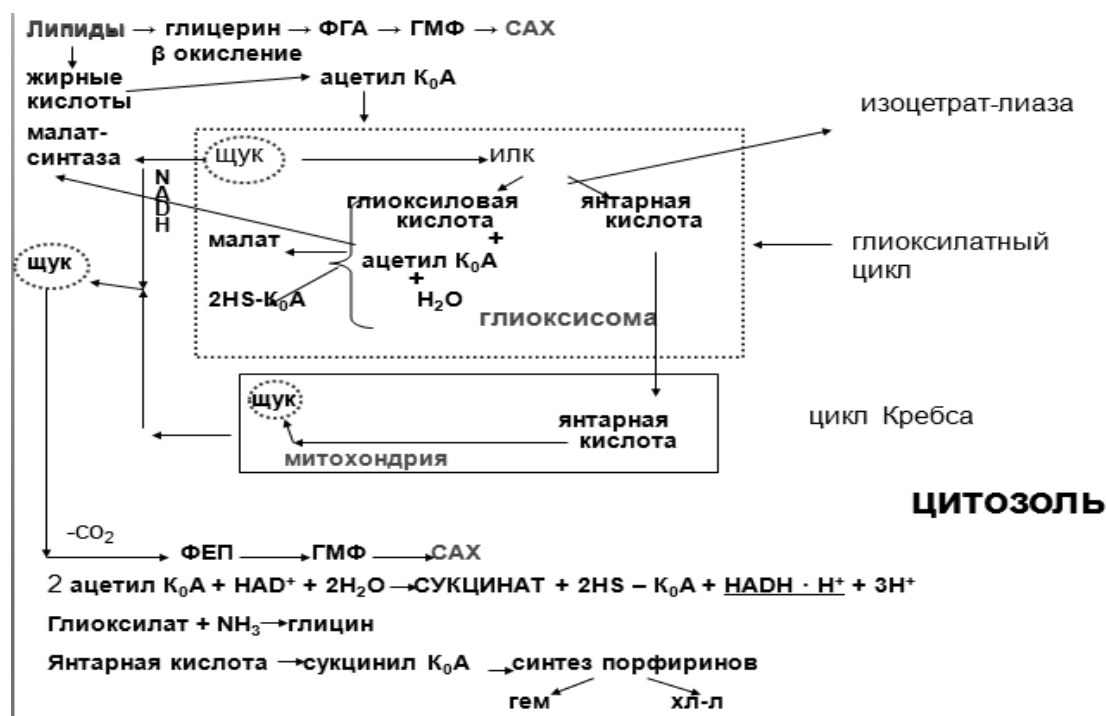


Рисунок 67.– Схема глиоксилатного цикла

Таким образом, глиоксилатный цикл – способ утилизации Ацетил-СоА, в избытке образующегося при β-окислении жиров. При этом могут синтезироваться сахара и аминокислоты. Кроме того, сукцинат, поступающий в митохондрии, окисляется с образованием восстановленных коферментов дегидрогеназ, которые могут быть использованы также на синтез АТФ. Итак, с помощью глиоксилатного цикла жиры могут преобразовываться в углеводы. Это очень важно особенно при прорастании семян, так как сахара могут транспортироваться из одной части растения в другую, а жиры лишены такой возможности. Глиоксилат может служить материалом для синтеза порфиринов, а это значит и хлорофилла.

7. Генерация АТФ.

Свободная энергия, высвобождающаяся при переносе пары электронов по ЭТЦ, используется для фосфорилирования АДФ и, следовательно, образования АТФ. Это впервые было показано в 1940 г. Белицер, а ранее Энгельгардтом (1929).

Преобразование энергии, выделившейся в ЭТЦ, в энергию химических связей АТФ происходит в процессе окислительного фосфорилирования.

Различают два типа фосфорилирования – субстратное и фосфорилирование в дыхательной цепи (окислительное фосфорилирование).

Однако, основная часть энергии при окислительном распаде питательных веществ в ЦТК выделяется и аккумулируется в ЭТЦ. Окислительное фосфорилирование – процесс фосфорилирования АДФ с

образованием АТФ, сопряженный с переносом электронов по ЭТЦ митохондрий.

В 1941 г. Очоа (Ochoa) впервые установил количество молекул АТФ, образующихся при переносе пары электронов по ЭТЦ, определив коэффициент **Р/О – физиологический показатель эффективности дыхания** – количество молей ортофосфата, используемого для фосфорилирования АДФ, в расчете на 1 г/атом (половину моля) поглощенного O_2 , который восстанавливается до H_2O (для НАДН $P/O=3$, сукц.=2).

Определение Р/О легло в основу концепции пунктов фосфорилирования. Если при переносе e^- по ЭТЦ образуется 3 АТФ, то должно быть 3 пункта, где они могут синтезироваться.

Согласно современным представлениям эти пункты находятся между:

- НАДФН и железосерным белком FeS_{N2} (I комплекс),
- Убихиноном и цит. “ c_1 ”,
- в цитохромоксидазе.

Именно здесь выделяется достаточное количество энергии (более 30 кДж/моль) для образования макроэргической связи АТФ.

Основные гипотезы механизма окислительного фосфорилирования:

В течение многих лет усилия ученых были направлены на выяснение молекулярного механизма, с помощью которого энергия, высвобождаемая при переносе электронов, используется для фосфорилирования АТФ. До сих пор этот вопрос до конца еще не изучен:

1. Гипотеза химического сопряжения (Слейтер и др.);
2. Гипотеза механохимического сопряжения (Бойер, Кинг);
3. Хемиосмотическая теория (Митчелл, Скулачев)

1. Гипотеза химического сопряжения

Суть: окислительно-восстановительная реакция, дающая достаточно энергии для образования АТФ, сопряжена с реакцией фосфорилирования через высокоэнергетическое промежуточное соединение (интермедиат). Но подобное соединение не было найдено. Данный механизм верен только для субстратного фосфорилирования.

2. Гипотеза механохимического сопряжения (Boyer, King (Бойер, Кинг) и др.). Суть: свободная энергия окислительно-восстановительной реакции запасается как изменение конформации (структуры) белкового компонента внутренней митохондриальной мембраны (переход низкоэнергетического состояния в высокоэнергетическое) – расщепление одних химических связей и образование других. Однако конформационные изменения являются важной чертой любого биохимического процесса, в котором участвуют ферментативные катализаторы. Поэтому конформационные изменения следует рассматривать в сочетании с хемиосмотической гипотезой (мнение Racker

(Рэкера). Не дает ответа на вопрос: «Почему при работе ЭТЦ митохондрий происходит подкисление среды?»

3. Хемиосмотическая гипотеза (Mitchell, Скулачев)

Суть: свободная энергия окислительно-восстановительных реакций используется для генерирования высокоэнергетического состояния в форме электрохимического потенциала ионов водорода (на внутренней мембране митохондрии). Происходит это следующим образом: изменяется концентрация H^+ с двух сторон мембраны, как было показано (см. выше); она заряжается, образуется электрохимический потенциал, мембрана переходит в высокоэнергетическое состояние.

Для этого необходимы следующие условия: 1) чередование переносчиков, которые переносят протоны и электроны, и только электроны; 2) наличие 3 петель для переноса $6H^+$; 3) непроницаемость мембраны для H^+ (целостность, сопряженная мембрана); 4) асимметрия организации ЭТЦ в мембране.

Согласно гипотезе Митчелла для превращения энергии $\Delta\mu H^+$ в энергию химических связей мембрана должна разрядиться, для чего H^+ необходимо вернуться обратно, на другую сторону мембраны. Синтез АТФ в митохондриях происходит за счет энергии переноса H^+ через мембрану с участием фермента АТФ-синтетазы (сопрягающий фактор). Механизм синтеза АТФ в активном центре комплекса не ясен. Существует несколько гипотез, которые можно объединить в две группы: прямые и косвенные (рисунок 68).

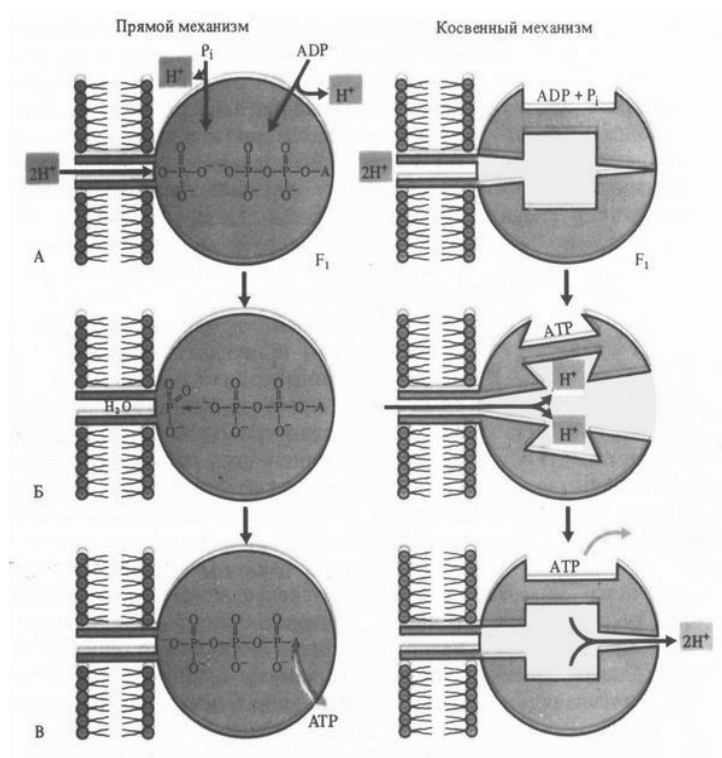


Рисунок 68. – Прямой и косвенный механизм образования АТФ

В прямом механизме сначала связываются фосфатный ион и АДФ с F_1 -компонентом ферментного комплекса. Протон H^+ перемещается через канал в F_0 -компоненте и соединяется с одним из атомов кислорода фосфата, который выделяется в виде воды. Атом кислорода АДФ соединяется с атомом фосфора, образуя АТФ, после чего молекула отделяется от фермента.

Косвенные механизмы. Например, в активном центре фермента АДФ и Фн могут соединяться спонтанно, без притока свободной энергии. Однако, образующаяся при этом молекула АТФ прочно связана с ферментом и для ее освобождения требуется энергия. Энергия может быть принесена протонами, которые связываются ферментом в других участках и таким образом изменяют конформацию фермента. Затем протоны высвобождаются в раствор с внутренней стороны мембраны.

Таким образом, энергия дыхания превращается в $\Delta\mu H^+$ и АТФ, которая образуется в результате субстратного и окислительного фосфорилирования.

8. Пентозофосфатный путь дыхания, его химизм, значение.

Другой путь дыхательного обмена – апотомический (ПФП) (рисунок 69). Протекает цитоплазма, пропластиды, хлоропласты. Особенно активен в клетках с интенсивным синтезом липидов, нуклеиновых кислот, элементов клеточных стенок, фенольных соединений.

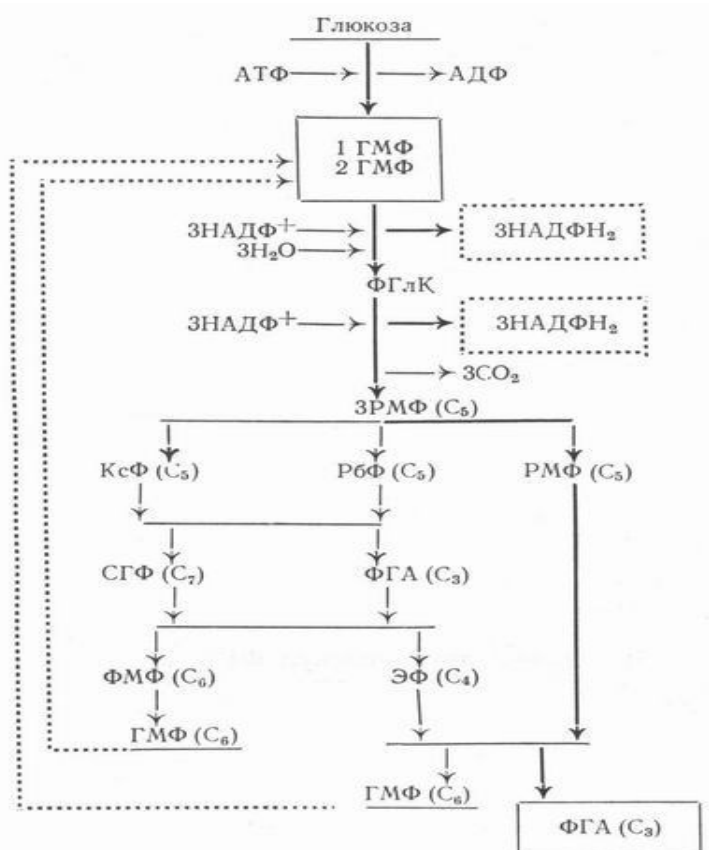


Рисунок 69. – Пентозофосфатный путь

Регуляторные механизмы:

1. избыток O_2 — эффект Пастера

- V гликолиза из-за $\uparrow$ АТФ (окислит. фос-ние) $\rightarrow$ тормозит активность фосфофруктокиназы

2. Расход углеводов зависит от АТФ.

- Большое кол-во АТФ $\rightarrow$ гликолиз $\downarrow$, при малом — $\uparrow$.
- АДФ — регуляторное зн. для ЦТК (активация АТФ дегидрогеназ под влиянием АДФ, ингибирование высокая конц. АТФ).

Зависимость V потребления O_2 от конц. АДФ — дыхательный контроль.

3. Регулирование с помощью конечных продуктов р-ций: замедление подачи ацетил-КоА (ЦТК) $\rightarrow$ накапливается ЩУК $\rightarrow$ ингибирует малатдегидрогеназу $\rightarrow$ приостанавливается ЦТК.

4. Гликолитич. $\leftarrow$ или $\rightarrow$ ПФП

Фосфогексокиназа $\leftarrow$ или $\rightarrow$ глюкоза-6-фосфатдегидрогеназа??? Первая и в большем количестве

Возможно, это осуществляется на уровне генома.

Влияние факторов на пр. дыхания

Внешние факторы

- 1. Тем-ра. Q_{10} — температурный коэф-т.
 $Q_{10} = 3$ (5-15°C), $Q_{10} = 1,5$ (30-40°C). На кажд. фазе своя благоприятная т-ра $\rightarrow$ изменение путей дых. обмена.
- 2. Снабжение O_2 . $\uparrow O_2$ до 5—8% $\rightarrow \uparrow$ инт-ть дыхания. $\downarrow$ до 5% $\rightarrow$ брожение.
- 3. Содержание CO_2 (выше 40%) $\rightarrow$ дыхание $\downarrow$ (анастезирующ. влияние, $\downarrow$ активности дых. ферментов, закрытие устьиц)
- 4. Содержание воды. Водн. дефицит растущих тканей $\rightarrow \uparrow$ интенсивность дыхания.
- 5. свет — активация дыхания.
- 6. Поранение $\rightarrow \uparrow$ дыхания.

Внутренние факторы

- 1. Светолюбивые $>$ тенелюбивые.
- 2. Сев. широты $>$ юж. Широты
- 3. Возраст: молодые интенсивно дышат $\rightarrow \downarrow$, у плодов перед созревaniem плодов $\uparrow$. Перед отмиранием кратковременное усилен. дыхания $\rightarrow$ нарушение окислительных и фос-щих с-м.
- 4. Вид органа и ткани.

Тема 7. Рост и развитие растений (4 ч.)

Лекция 11-12. Рост и развитие растений

Вопросы для рассмотрения.

1. Понятие роста и развития растений, их взаимосвязь.

2. Этапы развития растений.
3. Фитохромная система.
4. Теория циклического старения и омоложения растений (по Н.П. Кренке).
5. Фазы роста клеток и их регуляция. Универсальная кривая роста Ю. Сакса.
6. Ростовые корреляции.
7. Ростовые движения растений.
8. Классификация типов регенерации у растений.
9. Классификация групп фитогормонов. Характеристика отдельных групп фитогормонов.
10. Гормональная теория цветения.
11. Гормональная регуляция покоя и прорастания семян.

1. Понятие роста и развития растений, их взаимосвязь.

Онтогенез представляет собой комплекс последовательных необратимых структурных и функциональных изменений, происходящих в организме на протяжении всей его жизни – от возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативного зачатка до естественной смерти. Такие изменения носят количественный и качественный характер и называются ростом и развитием.

Рост – это необратимое увеличение объема, массы растений, сопровождаемое новообразованием элементов структуры организма.

Развитие – ход качественных и последовательных изменений структуры, который проходит организм от возникновения из оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти. Общая схема развития каждого организма запрограммирована в его наследственной основе.

Дифференцировка – возникновение качественных различий между клетками, тканями и органами.

В основе роста и развития лежит *морфогенез*, т.е. скоординированные процессы цито-, гисто- и органогенеза. Морфогенез – формообразовательный процесс образования и специализации клеток, тканей и органов. Количественная сторона его определяется новообразованием элементов структуры клеток и увеличением их числа и размеров, качественная – появление новых элементов структуры, отличающихся друг от друга, как по строению, так и по выполняемой функции.

Морфогенез осуществляется поэтапно и является результатом соответствующих физиолого-биохимических перестроек, происходящих под влиянием различных факторов, и прежде всего, генетических. Так как направленные биохимические, структурные и функциональные изменения детерминируются генетической программой развития организма и реализуются вследствие активации генов, ответственных за

дифференциацию клеток предтканевой структуры зародыша, за вегетативное, а позднее – за генеративное развитие и т.д.

Наследственная программа индивидуального развития реализуется по принципу строгой очередности. Поэтому, комплекс генов, ответственных за нормальное осуществление конкретного этапа онтогенеза, даже при наличии подходящих условий активируется лишь после того, как сработает комплекс генов, действовавших на предшествующем этапе развития. Это и определяет необратимый поступательный характер онтогенеза.

При обычных условиях жизнедеятельности организма темпы роста и развития балансируются. Однако, если условия заметно отклоняются от нормальных, это процесс нарушается. Так, при интенсивном освещении, высокой температуре и недостаточной влажности развитие опережает рост (растения небольшие, но дают потомство). При недостаточном освещении, избыточной влажности или обильном азотном питании, наоборот ускоряется рост, а развитие замедляется. Следовательно, несмотря на то, что рост и развитие тесно взаимосвязаны, скорости их относительно независимы друг от друга, хотя друг друга обуславливают.

В основе роста многоклеточных организмов лежит увеличение числа и размеров клеток, сопровождаемое их дифференциацией, т.е. возникновением и накоплением различий между клетками, образовавшимися в результате деления. В основе роста и развития лежит тотипотентность и полярность. Тотипотентность – это способность клетки реализовывать генетическую информацию, обеспечивающие ее дифференцировку и развитие до целого организма.

2. Этапы развития растений.

Для семенных растений можно выделить следующие этапы развития (М.Х. Чайлахян):

1) эмбриональный – от оплодотворения яйцеклетки до прорастания зародыша. Этот этап делится на два периода: а) эмбриогенез – период, в котором эмбрионы находятся на материнском растении; б) покой – период от конца формирования семени и до его прорастания; 2) молодости (ювенильный) – от прорастания зародыша до закладки цветочных зачатков, характеризующийся усиленным ростом; 3) зрелости – от момента закладки цветочных зачатков до оплодотворения (появления новых зародышей); 4) размножения – от оплодотворения до полного созревания семян; 5) старости – периода созревания семян до отмирания.

Эмбриональный этап длится от момента оплодотворения яйцеклетки до начала прорастания зародыша. В нем выделяют эмбриогенез – период формирования семени и зародыша на материнском растении и следующий за ним период, продолжающийся до начала прорастания семени. Эмбриогенез осуществляется под воздействием гормонов при непосредственном межклеточном и межтканевом контроле, а также при

наличии достаточного количества основных элементов питания – азота, фосфора и калия.

При соответствующих условиях семя прорастает либо сразу, либо по истечении периода глубокого покоя. Этому периоду предшествует созревание, происходящее вне материнского растения и протекающее при определенной температуре и влажности. Чтобы ускорить завершение глубокого покоя семян древесных и кустарниковых пород, прибегают к так называемой **стратификации** – длительному выдерживанию их во влажном песке при 0 С. Покой семян, имеющих очень плотные покровы (люцерна, гледичия, канна), преодолевают путем перетирания их с битым стеклом (**скарификация**). При этом в результате нарушения целостности покровов семени увеличивается доступ воздуха и воды к зародышу.

Процесс прорастания условно подразделяется на три фазы – набухания (ФН), активации (ФА) и митозов (ФМ).

II этап *ювенильный (молодости)* – это период от прорастания семени до начала заложения новых цветков. 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.

Существуют два типа прорастания: 1. *надземный*, или эпигеальный, когда семядоли выходят на поверхность почвы; 2. *подземный*, или гипогеальный, когда семядоли остаются в почве.

Продолжительность ювенильного этапа у разных видов растений неодинакова: от нескольких недель до нескольких лет. Изменение продолжительности этого этапа может сократить или удлинить весь онтогенез.

Для ювенильных растений характерна максимальная активность всех физиологических функций, поэтому растения в это время обладают минимальной устойчивостью.

Итак, на этом этапе у растения образуются только вегетативные органы: листья, стебли, корни. В это время молодые растения не могут зацвести даже в благоприятных условиях.

Подпрограмма генеративного развития.

Этап зрелости.

Это период формирования репродуктивных органов растения от заложения первого цветка до первого оплодотворения. Заложение цветков тормозит рост вегетативных органов. В этот период растение наиболее жизнеспособно, оно сформировало вегетативную массу, достаточную для обеспечения роста и развития цветков, семян и плодов, которые являются гетеротрофными органами. Для наступления этого этапа требуется определенная продолжительность фотопериода (независимо от интенсивности освещения), а затем соответствующий спектральный состав света и его интенсивность.

У некоторых растений способность к заложению цветков, т.е. переход к этапу зрелости, появляется лишь после действия на них пониженных температур в течение определенного времени. 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). **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. Оба фактора – температурный и световой – могут действовать последовательно, например у озимых злаков (рожь, пшеница).

Растения, нуждающиеся в яровизации, называют озимыми, а развивающиеся без нее – яровыми. При этом все растения можно разделить на три группы: 1) растения, которые не переходят к репродукции без воздействия в течение определенного времени пониженными температурами, – это главным образом озимые формы, двулетники и некоторые многолетники; 2) растения, у которых развитие ускоряется при воздействии пониженными температурами, однако это воздействие не является обязательным (салат, шпинат и др.); 3) растения, которые не требуют для перехода к цветению пониженных температур.

Установлено, для перехода к репродукции озимые растения нуждаются в течение определенного времени в воздействии пониженных температур. В естественных условиях при осеннем высеве озимые растения подвергаются длительному влиянию пониженных температур и нормально выколашиваются. Именно поэтому они могут переносить зимние условия. Оказалось, что, если подвергнуть действию пониженной температуры наклюнувшиеся семена озимых культур в течение определенного времени, они переходят к репродукции и при весеннем высеве. Именно это дало основание для введения термина яровизация. Необходимо отметить, что яровизация не вызывает непосредственно перехода растений к репродукции, а лишь подготавливает этот переход, т.е. для того чтобы в растении появились цветочные зачатки, необходимы определенные физиолого-биохимические изменения. Яровизационные изменения происходят в точках роста.

Пониженные температуры, необходимые для яровизации у разных растений различны. Наиболее эффективными для озимой пшеницы являются температуры от 4 до 0°C. Длительность воздействия тоже колеблется (35–60 суток). Такой длительный срок показывает, что происходящие под влиянием пониженных температур изменения накапливаются постепенно. Для яровизационных изменений необходимо достаточное снабжение водой и кислородом.

Некоторые исследователи (А. Ланг) высказывают предположение, что существует особый, способный к передвижению фактор верналин (от англ. Vernalization – яровизация), вырабатывающийся при пониженных температурах и вызывающий переход к репродукции у требующих яровизации растений.

Предполагается. Что яровизация зависит от двух реакций. Одна из них (б) имеет более высокий, а другая (а) более низкий температурный коэффициент (Q_{10}). Обе реакции имеют общее исходное вещество, которое при повышении температуры превращается в неактивный, а при понижении температуры – в активный продукт.

Яровизационные изменения обратимы. Под воздействием повышенных температур возможна разъяровизация, в результате чего готовность клеток к образованию репродуктивных органов теряется. В некоторых случаях действие пониженных температур может быть заменено выращиванием растений при непрерывном освещении.

Фотопериодизм, так же как и яровизация, представляет собой приспособительную реакцию, позволяющую растениям зацветать в определенное, наиболее благоприятное время года. Как правило, длиннопериодные растения северные, а короткопериодные – южные. Для короткопериодных растений более благоприятны повышенные ночные температуры, тогда как для длиннопериодных – пониженные. Фотопериодическая реакция не только затрагивает процесс развития растений, но и вызывает некоторые изменения ростовых процессов. Особенно четко показана зависимость клубнеобразования от соответствующего соотношения дня и ночи (М.Х. Чайлахян).

По отношению к фотопериодической реакции зацветания все растения можно разделить на несколько групп: *короткопериодные растения* (КДР), которые зацветают при длине дня меньше определенной, – критической продолжительности; *длиннопериодные растения* (ДДР), зацветающие при длине дня больше определенной критической продолжительности; *нейтральные растения* (НДР), которые зацветают при любой длине дня. Кроме этого, в настоящее время выделены еще коротко-длиннопериодные и длинно-короткопериодные группы растений, цветение которых происходит при смешанных фотопериодах. В каждой из названных групп есть растения, обязательно требующие для зацветания соответствующего фотопериода (облигатные), и есть растения, лишь ускоряющие зацветание при определенной длине дня. К короткопериодным растениям относятся рис, сахарный тростник, кукуруза, хризантема, к длиннопериодным – растения умеренных широт: пшеница, овес, лен, свекла, шпинат, клевер.

Для многих растений изменение длины дня даже на 15–20 мин уже вызывает фотопериодическую реакцию.

Рецептором в фотопериодической реакции является листовая пластинка. Фотопериодическая индукция в среднем составляет 12–15 циклов.

Этап размножения охватывает период заложения, роста, развития и созревания плодов и семян. Здесь растения проявляют повышенную потребность в основных элементах минерального питания.

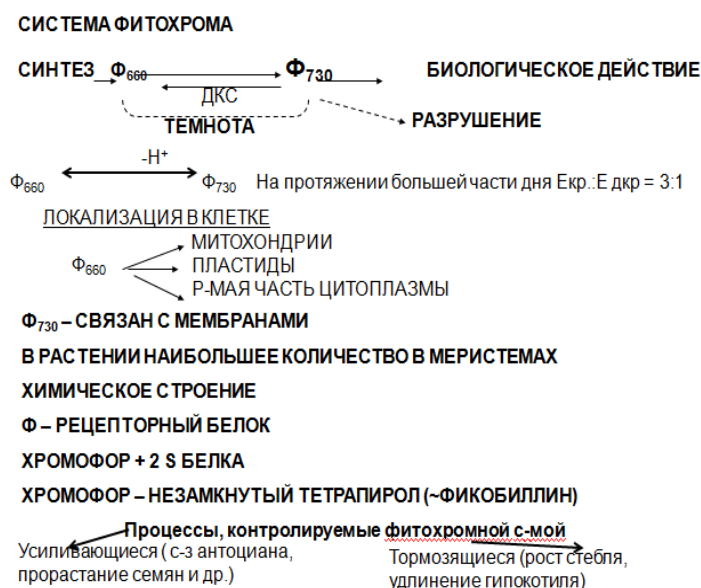
Этап старости начинается после полного прекращения плодоношения и сопровождается ослаблением всех жизненных функций, приводящим организм к смерти.

Старение обуславливается действием молекулярно-генетических факторов и нарушением межорганных отношений. Это выражается в прогрессивном нарушении синтеза белков, ослаблении регуляции, уменьшении скорости физиологических процессов, увеличении количества мертвых клеток, распад веществ идет быстрее их синтеза. Процесс старения органа завершается его опадением.

Старение приводит к отмиранию тканей, органов и целых растений. Замедляют старение те факторы, которые стимулируют синтез РНК и белков, прежде всего это цитокинины.

Программированная смерть, сопровождаемая определенными морфологическими и биохимическими изменениями, суммируется как **апоптоз** – генетически детерминированная смерть клеток, которая является обязательной частью развития клеток. «Исполнителями» апоптоза в клетке являются белки особого семейства протеаз, так называемые каспазы. **Каспазы** – семейство эволюционно консервативных цистеиновых протеаз, которые специфически активируются в апоптозных клетках и играют ключевую роль в механизмах программируемой смерти клетки.

3. Фитохромная система.



ФИТОХРОМ	Х. Бортвик	<i>Lactuca sativa</i>
	С. Хендрикс	50-е годы
Ф – РЕГУЛЯТОР: НА УРОВНЕ <u>ОРГАНИЗМА</u>	1. РОСТ ЛИСТЬЕВ 2. ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН И СПОР 3. РАСТЯЖЕНИЕ МЕЖДУЗЛИЙ	
Ф – РЕГУЛЯТОР: НА УРОВНЕ <u>КЛЕТКИ</u>	1. ДВИЖЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ 2. СИНТЕЗ ГИББЕРЕЛЛИНОВ И ЦИТОКИНИНОВ (ФГ) 3. ИЗМЕНЯЕТ ПРОНИЦАЕМОСТЬ МЕМБРАН 4. СИНТЕЗ ФЕРМЕНТОВ	

ГИПОТЕЗЫ МЕХАНИЗМА ДЕЙСТВИЯ

I через активацию хромосомного аппарата

II через активацию ферментов и активность фитогормонов

III через модификацию мембран

4. Теория циклического старения и омоложения растений (по Н.П. Кренке).

На протяжении жизни в растении, как и во всяком живом организме, непрерывно происходят возрастные изменения. Процесс старения характерен для всех организмов. Однако у растений, в отличие от животных, процесс старения не непрерывен, он замедляется противоположным процессом – омоложением (рисунок 70). Это связано с тем, что на растении до самого конца его жизни появляются не только новые клетки, но и новые органы – молодые листья, побеги. Новые, вновь появляющиеся органы замедляют процесс старения и оказывают омолаживающее влияние на весь растительный организм. Правда, это омоложение лишь частичное. Полное омоложение происходит лишь с возникновением нового организма при оплодотворении.

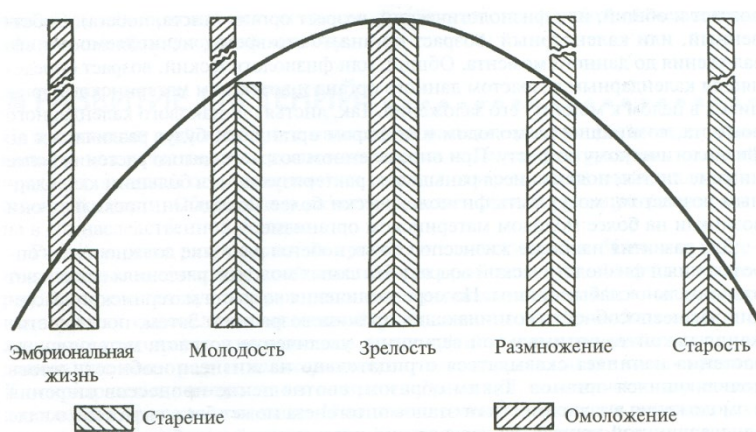


Рисунок 70. – Кривая старения и омоложения Н.П.Кренке

Изучение возрастных изменений растительного организма позволили Н.П. Кренке создать теорию циклического старения и омоложения растений. Согласно этой теории, на физиологическое состояние вновь

появляющегося органа оказывает влияние возраст целого материнского растительного организма. Чем старше растение, тем меньше физиологическая молодость вновь появляющегося органа. В силу этого различают календарный, или собственный, возраст и общий, или физиологический, возраст органа (листа, побега). Собственный, или календарный, возраст органа – это время, исчисляемое от его заложения до данного момента. Общий, или физиологический, возраст определяется календарным возрастом данного органа и возрастом материнского организма в целом к моменту его заложения. Так, листья одинакового календарного возраста, возникшие на молодом или старом организме, будут различаться по физиологическому возрасту. При определенном возрасте целого растения более нижние листья, появившиеся раньше, и характеризующиеся большим календарным возрастом, могут быть физиологически более молодыми, т.к. возникли на более молодом материнском организме.

Для развития наиболее жизнеспособных побегов растение должно иметь определенный физиологический возраст. На самых молодых растениях возникают относительно слабые органы. По мере увеличения возраста материнского растения жизнеспособность возникающих органов возрастает. Затем, после достижения какой-то оптимальной величины, увеличение возраста материнского растения начинает сказываться отрицательно на жизнеспособности вновь появляющихся органов. Таким образом, соотношение процессов старения и омоложения в зависимости от этапов онтогенеза может быть выражено в виде одновершинной кривой, на восходящей части которой преобладают процессы омоложения, на нисходящей – процессы старения.

Замедлению процесса старения растений способствует обильное снабжение водой, улучшение условий азотного питания. Это именно те условия, которые благоприятствуют накоплению ауксинов и цитокининов. Напротив, условия засухи способствуют накоплению абсцизовой кислоты и этилена, что ускоряет старение растений.

Положения Н.П. Кренке оказались ценными для практики растениеводства. Так, при вегетативном размножении растений очень важно правильно установить физиологический возраст черенка, обеспечивающий его максимальную жизнеспособность.

5. Фазы роста клеток и их регуляция. Универсальная кривая роста Ю. Сакса.

Еще со времени Ю. Сакса (1872, Германия) рост клеток принято делить на три фазы: 1– эмбриональную, растяжения, дифференцировки. Физиологическая основа роста на каждой фазе различна (рисунок 71).

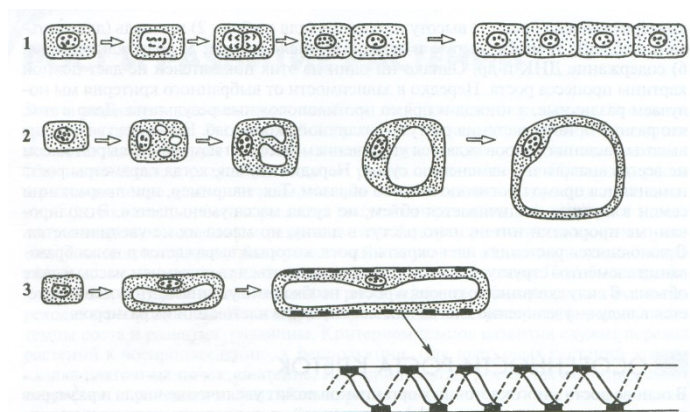


Рисунок 71. – Фазы роста клеток: 1 – эмбриональная, 2 – растяжения, 3 – дифференцировки

Этапы роста.

В онтогенезе органов и растения в целом выделяется два эта роста – **скрытый (первичный) и видимый (вторичный)**.

В основе *скрытого роста* лежит деление клеток. По времени он совпадает с эмбриональной фазой клеточного онтогенеза. На данном этапе клетки делятся активно, но растут чрезвычайно медленно, они лишь готовятся к видимому росту (образуются новые молекулы нуклеиновых кислот, ферментативных и структурных белков, накапливаются необходимые гормоны. Поэтому рост их практически не заметен.

На этапе видимого роста клетки вступают в фазу растяжения, в результате чего органы увеличиваются в десятки раз. Однако по мере перехода клеток в фазу дифференцировки этот процесс постепенно затормаживается.

Таким образом, рост как отдельных клеток, так и тканей, органов и целого организма характеризуется определенной динамикой, которую можно отобразить S-образной (сигмоидальной) или так называемой **большой кривой роста или кривая Сакса** (рисунок 72).

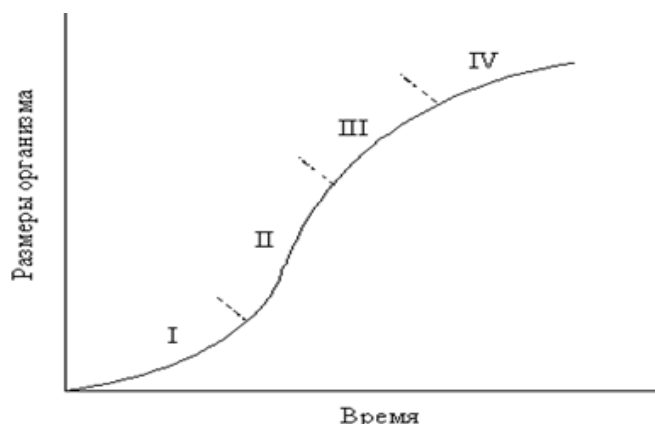


Рисунок 72. – Большая кривая роста или кривая Сакса: I – лаг-фаза; II – логарифмическая фаза; III – снижение скорости роста; IV – стационарное состояние

Эта закономерность имеет общебиологическое значение и справедлива по отношению к росту всех живых организмов. Кривую можно разделить на три участка: 1) фаза, когда рост изменяется логарифмически (характеризует процесс растяжения клеток и говорит о наличии потенциальных возможностей роста организма); 2) фаза, когда рост изменяется линейно (период большого роста); 3) фаза торможения роста (у однолетних совпадает с переходом к репродукции).

6. Ростовые корреляции.

Влияние одних частей организма на скорость и характер роста других называют **корреляцией**. Корреляции в росте органов обуславливаются количественным распределением в них гормонов или питательных веществ либо тех и др. Различают гормональную, трофическую и гомонально-трофическую корреляцию. Каждая из них может быть отрицательной или положительной. При отрицательной корреляции рост одного органа подавляется ростом другого, при положительной – стимулируется.

Отрицательная гормональная корреляция – апикальное доминирование – торможение роста боковых почек ростом верхушечной. Ауксин, образующийся в верхушечной почке, передвигается базипетально в боковые почки, накапливается там в избытке и индуцирует образование ингибитора роста – этилена. При удалении верхушечной почки концентрация ауксина в боковых почках снижается, и они начинают расти.

Положительная трофическая корреляция – взаимосвязь надземных органов и корневой системы. Если удалить хотя бы часть ее, то снабжение надземных органов водой и минеральными веществами ухудшается, рост – замедляется.

Положительная гормонально-трофическая корреляция – связь роста семядолей и др. частей проростка. Если удалить одну из семядолей, рост молодого растения подавляется.

Явление ростовых корреляций широко используется в растениеводстве для активации роста одних органов и подавления других (пикировка, формирование кроны).

Большую роль корреляционные связи играют в процессах репарации растений, т.е. восстановлении утраченных структур. Репарация может быть в форме регенерации и реституции.

Регенерация – это восстановление целым организмом отдельных частей (образование новых корней, побегов взамен утраченных). Благодаря регенерации поддерживается морфологический гомеостаз растения.

Реституция – восстановление организма из какой-либо его части – отдельной клетки, участка ткани, кусочков корневищ или листьев.

7. Ростовые движения растений.

Движение растений – изменения расположения органов в пространстве под влиянием внешних факторов.

Способы движения растений:

1. Движение цитоплазмы и органоидов.
2. Локомоторные движения с помощью жгутиков (таксисы).
3. Верхушечный рост (корневые волоски, пыльцевые трубки и т.п.).
4. Ростовые движения (удлинение осевых органов, круговые нутации, тропизмы: фото-, гео-, тигмо-, хемо-, термо-, аэро-, электро-, травмо-, авто- и т.д.; ростовые настии: фото-, термо-, гидро-).
5. Тургорные движения (движения устьиц, медленные тургорные движения – настии, быстрые тургорные движения – сейсмонастии).
8. Классификация типов регенерации у растений.
 - I. физиологическая
 - II. травматическая
 1. регенерация, обусловленная дедифференцировкой клеток:
 - а) заживление ран,
 - б) органогенез с образованием каллюса,
 - в) соматический эмбриогенез,
 - г) восстановление частей без образования каллюса,
 2. регенерация на уровне меристем,
 - а) восстановление апикальных меристем,
 - б) органогенез из предсуществующих зачатков,
 - в) органогенез из новообразованных зачатков каллюса.
9. Классификация групп фитогормонов. Характеристика отдельных групп фитогормонов.

На возможность существования у растений веществ, функционально сходных с гормонами животных, впервые в 1880 г. указал Ч. Дарвин в своей книге «Способность к движению у растений». Фиттинг впервые предложил ввести в физиологию растений термин «гормон». В настоящее время доказано существование в растительном организме гормональной регуляторной системы. Однако она менее специализирована, чем у высокоорганизованных животных, имеющих обособленные эндокринные железы.

Фитогормоны – соединения, с помощью которых осуществляется взаимодействие клеток, тканей и органов и которые в малых количествах необходимы для запуска и регуляции физиологических и морфогенетических программ. Гомоны растений – сравнительно низкомолекулярные органические вещества (M_r 28 – 346). Они образуются в очень малых количествах в одной части растения, транспортируются в другую ее часть, вызывая там специфическую ростовую или формообразовательную реакцию, кроме того, действуют в очень низких концентрациях порядка 10^{-13} – 10^{-5} моль/л. В настоящее время у растений различают 5 основных типов гормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовую кислоту и этилен. Сначала их делили на гормоны-стимуляторы и гормоны-ингибиторы роста. Однако дальнейшие исследования показали, что один и тот же гормон может стимулировать один процесс и ингибировать другой. Гормоны полифункциональны и

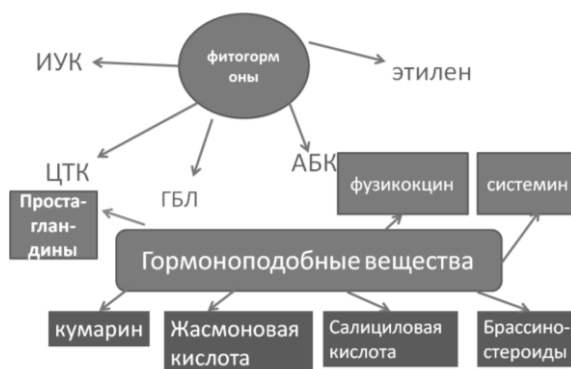
включают (индуцируют) не одну какую-нибудь реакцию, а целую физиологическую программу. После включения ответной реакции гормон должен быть разрушен или инактивирован. Таким образом, для включения и выключения морфогенетических и физиологических программ используются одни и те же фитогормоны в разных соотношениях.

Действие одних гормонов часто *антагонистично* действию других, причем в разных органах гормоны ведут себя по-разному. ИУК усиливает поступление питательных веществ в верхушку стебля, но подавляет рост пазушных почек. Увеличение концентрации цитокининов в верхушке стебля тормозит действие ИУК, поэтому начинают расти боковые почки. Гиббереллины усиливают рост стебля, а АБК – тормозит. Цитокинины усиливают зеленение листьев, а АБК тормозит этот процесс. ИУК вместе с цитокининами ускоряет рост листьев, а АБК ингибирует его. Если в листе мало ИУК, но много АБК и этилена – происходит старение и опадение листьев. ИУК стимулирует образование корней, а АБК тормозит.

Для каждой формы роста один из гормонов можно рассматривать как доминирующий, а другие – как дополнительные. Например, при прорастании семени доминируют гиббереллины, ауксины, отчасти цитокинины; эндогенных ингибиторов очень мало.

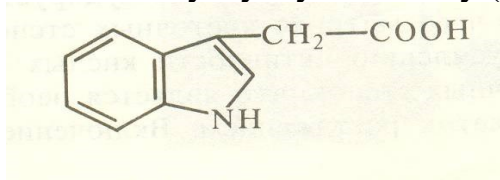
Итак, характер и тип роста зависят от соотношения в тканях гормонов, стимулирующих и ингибирующих данный ростовой процесс. Это соотношение регулирует само растение. Способы регуляции могут быть следующими. Во-первых, гормон может дерепрессировать соответствующий ген. Во-вторых, разные гормоны имеют общих предшественников. Так гиббереллины, цитокинины, фузикокцин, АБК, брассиностероиды синтезируются из мевалоновой кислоты; ИУК, этилен – из аминокислот (триптофана, фенилаланина, метионина, аланина). Поэтому между гормонами возникают конкурентные отношения; в результате в зависимости от условий (длины дня, температуры, влажности) из вещества-предшественника образуется один или другой гормон. Образование и накопление одного гормона вместо другого приводит к изменению характера ростовых процессов.

Классификация гормонов



Гормоны стимуляторного действия: ауксин, гиббереллин, цитокинин.

Ауксин. Впервые ИУК выделил немецкий химик Ф. Кегль в 1939 г. из мочи вегетарианцев. Он испытал эффекты ИУК в разных живых системах. Было установлено, что природный ауксин представляет собой простое соединение – индолил-3-уксусную кислоту (ИУК):



Ауксин синтезируется растущими апикальными зонами стеблей, в том числе молодыми листьями. От апекса ауксин мигрирует в зону растяжения, где он специфически влияет на рост растяжением.

Механизмы действия ауксина:

1. быстрое влияние ауксинов на мембранную систему транспорт H^+ из цитозоля в кл. оболочку;
2. относительно медленное влияние в через геномную систему на синтез белков.

Синтез ИУК:

Шикимовая кислота → индол → серин → L-триптофан → ИУК.

Физиологические эффекты ауксинов:

1. Аттрагирующий эффект (от лат. *Attractio* – привлечение): клетки и ткани, обогащенные ауксином, становятся как бы центрами притяжения этих веществ. Это приводит к усиленному росту органов. Таким образом, ауксины определяют направление транспорта веществ в растении.

2. Растяжение клеток, активизирующееся через H^+ -помпу («кислый рост»).

3. С растяжением клеток в субапикальном районе связаны более сложные явления – тропизмы. Главная задача растяжения клеток – правильно ориентировать растущую верхушку побега в пространстве (фототропизм, геотропизм, тигмотропизм). Асимметричное распределение ИУК вызывает неравномерный рост стеблей, корней, результатом которого являются движения органов растения.

4. Важен для регуляции анатомической дифференцировки. Потоки ИУК определяют положение прокамбия. В связи с тем, что стеблю необходим приток питательных веществ от корня, под действием ауксина и сахаров формируются проводящие пучки, в основном ксилема.

5. Влияет на расположение листьев. Обеспечивает взаимодействие между разными органами – корреляции за счет полярного транспорта ИУК обуславливает явление апикального доминирования, т.е. тормозящего влияния апикальной почки на рост пазушных почек.

6. Регулируя распределение и транспорт веществ, ауксины определяют полярность растения. Разными авторами показано, что у

обработанных ауксином черенков можно вызвать образование корней на морфологически верхнем конце.

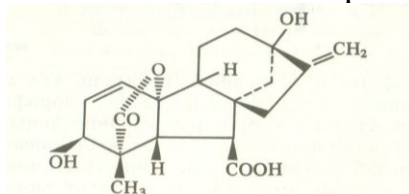
7. Влияет на рост корневой системы. Большое количество ауксинов – это сигнал о росте побегов: растению требуется больше воды и минеральных веществ, т.е. оно должно образовывать большее число корней. Ауксины стимулируют ризогенез – закладку придаточных корней на стебле и боковых корней на главном корне. Этим пользуются в сельском хозяйстве, обрабатывая черенки раствором ИУК для укоренения.

8. Пыльца, попадающая на рыльце цветка при опылении, вызывает синтез ауксина в завязи, под влиянием которого быстро начинает расти околоплодник. Рост околоплодника стимулирует и ауксин, вырабатываемый семенами, развивающимися после оплодотворения.

9. Стимулирует образование бессемянных (партенокарпических) плодов. При обработке бессемянных плодов ИУК у растения создается «иллюзия», что семена в них есть. Туда направляются питательные вещества, стимулируя развитие плодов.

Гиббереллин. Японский исследователь Эйши Курасава в 1926 г. установил, что возможной причиной неестественного вытягивания стеблей риса, пораженного болезнью «баканэ», является высокоактивное вещество, выделяемое грибом «гибберелла».

Гиббереллины – фитогормоны, преимущественно класса тетрациклических дитерпеноидов. Все гиббереллины – карбоновые кислоты, поэтому их называют гибберелловыми кислотами. В настоящее время известно более 110 разных гиббереллинов (ГА), многие из которых не обладают физиологической активностью в растениях.

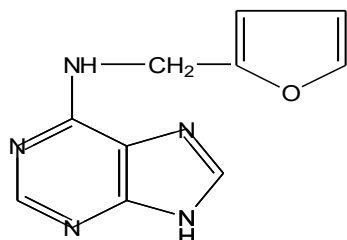


Синтез ГБ: Мевалонат → Гераниол → Гераниол-пирофосфат → каурен → кауренол → кауреновая кислота → C₂₀- и C₁₉-гиббереллины. Физиологические эффекты гиббереллинов представлены на рисунке 73.



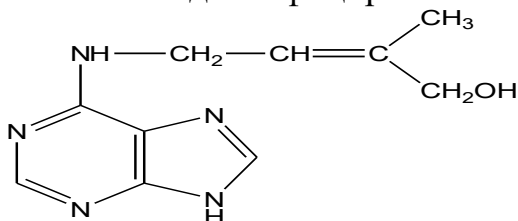
Рисунок 73. – Физиологические эффекты гиббереллинов

Цитокинины. Цитокинины – производные аденина, у которого аминогруппа в шестом положении замещена различными радикалами. Получили свое название из-за способности стимулировать цитокинез (клеточное деление). Учение о цитокининах начинается с открытия полусинтетического продукта – кинетина, который образуется из ДНК при кислотном гидролизе.



Кинетин

Природный цитокинин был идентифицирован как зеатин



Зеатин

Схемы синтеза цитокининов и их физиологические функции представлены на рисунках 74 и 75.

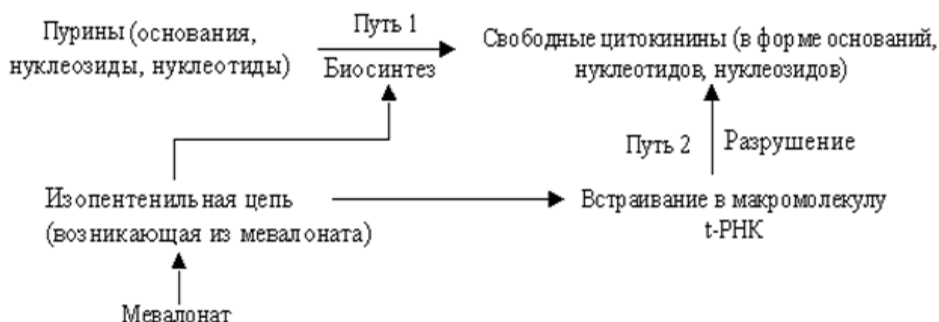


Рисунок 74. – Схема синтеза цитокининов



Рисунок 75. – Физиологические эффекты цитокининов

Гормоны ингибиторного действия: этилен, абсцизовая кислота.

Этилен. Этилен ($\text{CH}_2=\text{CH}_2$) – гормон старения (гормональный фактор газоподобного типа). Давно известно, что одно гнилое яблоко в бочке вызывает порчу всех остальных. Как оказалось, в гнилом яблоке вырабатывается летучее вещество – этилен, вызывающее разрушительное действие в здоровых плодах. Этилен синтезируется из метионина. Ближайший предшественник этилена – 1-аминоциклопропан-1-карбоновая кислота (АЦК).

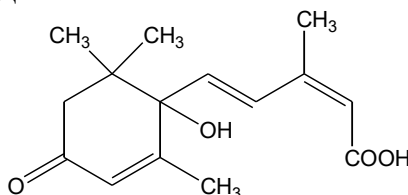
Впервые физиологический эффект этилена на растения был описан Д. А. Нелюбовым в 1901 г. Он выявил, что в этиолированных проростках (гороха) этилен вызывает тройную реакцию стебля: *ингибирование растяжения, утолщение и горизонтальную ориентацию*. В 20-х гг. было показано, что этилен способен ускорять спелость плодов и регулировать процесс старения у растений. Тот факт, что действие этилена можно снять повышенной концентрацией CO_2 в окружающей среде, лежит в основе практического приема хранения яблок и других плодов. Этилен вызывает образование апикального изгиба во многих этиолированных проростках; действие света на выпрямление изгиба связано с тем, что свет ингибирует образование этилена. Этилен может также влиять на геотропизм и другие опосредованные ауксином реакции (например, подавление роста боковых почек).

Этилен тормозит полярный транспорт ауксина, усиливает процессы старения, опадения листьев и плодов, устраняет апикальное доминирование, а также ускоряет поспевание плодов (рисунок 76).



Рисунок 76. – Схема основных функций этилена

Абсцизовая кислота (АБК) – природный гормональный ингибитор роста терпеноидной природы.



Название АБК получила в связи с ее способностью вызывать опадение черешков, листьев, завязей и плодов (от английского *abscission* – отнятие, ампутация). Впервые выделена в 1963 году американским ученым

Ф. Эддикотом и К. Окохумой из стенок плодов хлопчатника. Содержание ее там совсем мизерное: для получения 9 мг АБК потребовалось переработать 225 кг сырых плодов. Однако биологическая активность этого вещества высокая: 0,0001 мг АБК, нанесенной на черешок, вызывает его опадение.

Молекулярная структура АБК была установлена в 1963 г. На основе ее структуры сделано предположение, что ее синтез, как и синтез гиббереллинов, идет по пути образования изопреноидов. Изопентенилпирофосфат является тем структурным элементом, из которого образуется АБК. Пути биосинтеза, распада и связывания АБК, выявленные с помощью мутантов, выглядят следующим образом (рисунок 77). Начальные этапы биосинтеза идут в пластидах.

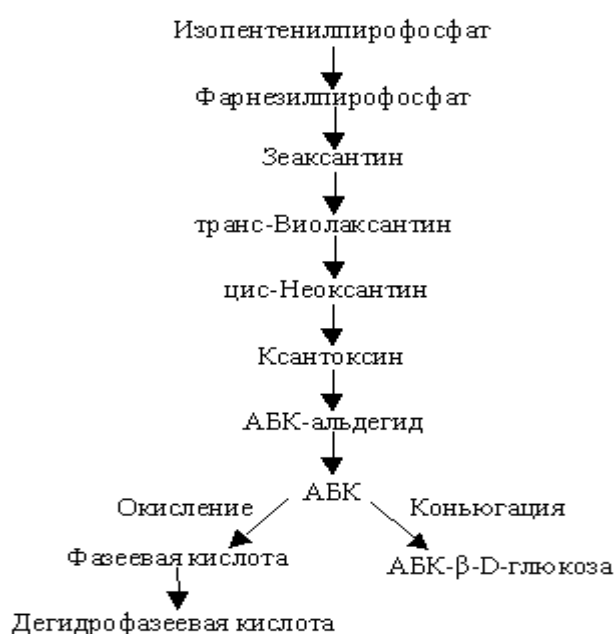


Рисунок 77. – Схема синтеза и метаболического превращения абсцизовой кислоты



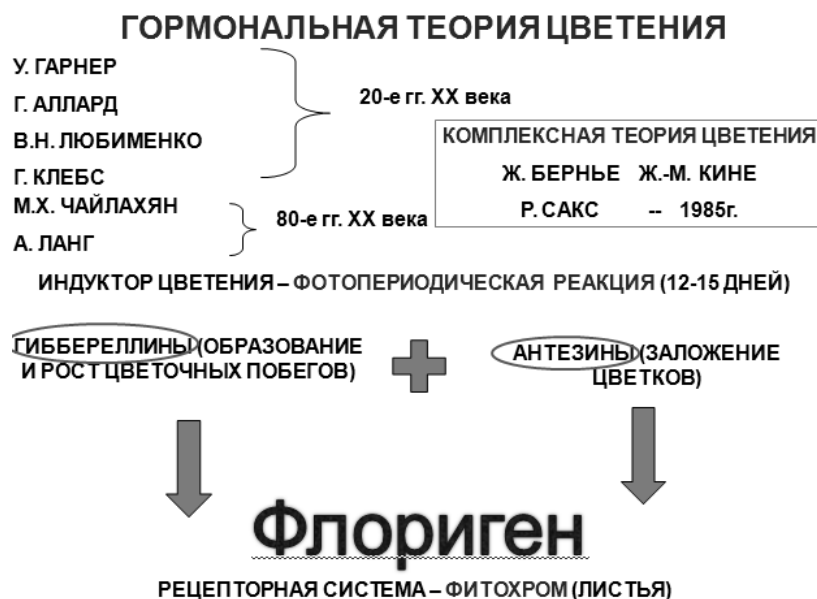
Рисунок 78. – Основные функции АБК в растениях

Таким образом, АБК является ингибитором широкого действия, который влияет на процессы покоя, роста, движения устьиц, геотропизма, поступления веществ в клетку. АБК участвует в стрессовых реакциях растений.

10. Гормональная теория цветения.

Много исследований было проведено, чтобы найти гормоны, вызывающие цветение растений. Опыты показали, что длиннодневные растения, например рудбекия, зацветают на коротком дне, если их опрыскать *гиббереллином*. Однако короткодневные растения, например просо, на длинном дне не цветут даже после такого опрыскивания; у них только увеличивается длина стебля.

Интересные результаты получили из опытов с *прививками*. Оказалось, что если побеги короткодневного растения периллы или хризантемы крупноцветной, выдержанного на коротком дне, привить на короткодневное растение (подвой), но выдержанное на длинном дне, то последнее зацветет на несоответствующем периоде. Такой же результат получили при прививке короткодневного растения топинамбура на цветущее длиннодневное растение подсолнечника; топинамбур зацветал на длинном дне. Аналогичные результаты были получены при прививке длиннодневного растения на цветущее короткодневное. Следовательно, в листьях, получающих необходимый фотопериод, синтезируются вещества, которые поступают в верхушечные меристемы и вызывают цветение независимо от того, на каком фотопериоде находится само растение. Причем вещества, необходимые для образования цветков у длиннодневных и короткодневных растений, одни и те же.

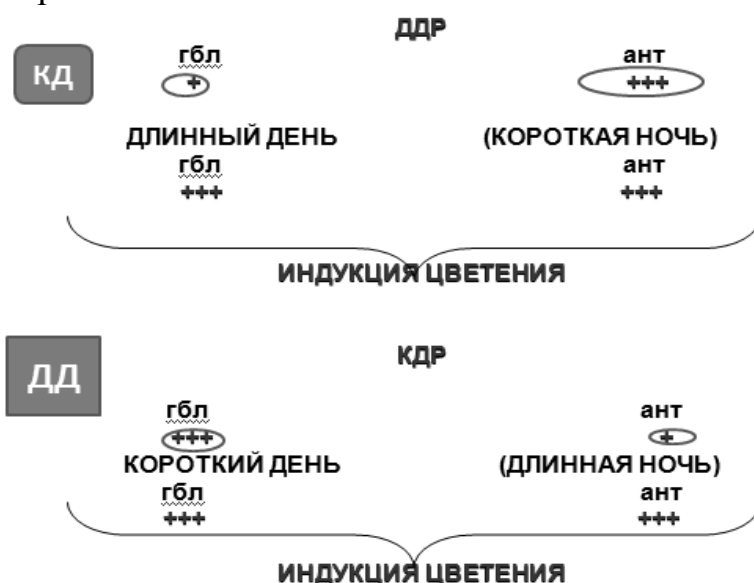


Опыты с прививками помогли М.Х. Чайлахяну выдвинуть гипотезу, согласно которой цветение вызывает фактор *флориген*, состоящий из *двух гормонов*: один из них – *гиббереллин*, а другой – неизвестный гормон, названный *антезином*. Согласно гипотезе М.Х. Чайлахяна, процесс зацветания проходит в две фазы: на первой фазе *образуется цветочный стебель* (цветоножка или ось соцветия и цветоножки (гиббереллин), а второй – *сами цветки* (*антезин*). У длиннодневных растений критической является первая фаза зацветания, которая зависит от присутствия

гиббереллина, синтезирующегося в листьях на длинном дне. Антензин у этих растений всегда имеется в достаточном количестве.

При выращивании длиннодневных растений на коротком дне| они не цветут, поскольку им не хватает гиббереллина. Поэтому в опытах опрыскивание этих растений гиббереллином стимулирует зацветание. Помещение розеточных длиннодневных растений в условия длинного дня вызывает в листьях синтез гиббереллинов, которые, поступая в стебель, индуцируют его рост и формирование цветков.

Короткодневные растения при любой продолжительности дня содержат много гиббереллинов, поэтому опрыскивание их гиббереллином не вызывает зацветания: им не хватает антензинов, образующихся на коротком дне. Итак, в листьях при благоприятной продолжительности дня образуется недостающий гормон.



Нейтральные растения цветут при любой длине дня, так как у них есть и гиббереллины, и антензины; образование цветков у них зависит только от возраста растения.

Определение пола.

У растений чаще образуются обоеполые цветки, реже однополые – мужские или женские. Поскольку клетки каждого растения тотипотентны, то потенциально они могут обеспечить формирование цветков обоих полов. Какие цветки образуются на растении, зависит от генотипа. В генах закодирована информация о синтезе специфических мРНК «мужского» или «женского» белка.

Короткий день или уменьшение интенсивности света вызывает массовое появление на мужских растениях обоеполых или даже женских цветков. Длинный день действует в противоположном направлении. Синий свет усиливает женскую сексуализацию, а красный – мужскую. Регуляция пола у раздельнополых растений контролируется фитохромом.

Однако в системе регулирующей сексуализацию цветков, есть главные факторы: цитокинины и гиббереллины. В женских цветках цитокининов содержится значительно больше, чем в мужских.

На заложение мужских и женских цветков влияют условия минерального питания (Д.А. Сабинин, 1949). Установлено, что избыток солей Са в почве способствует развитию большего количества мужских цветков, а внесение фосфорных удобрений, напротив, приводит к увеличению количества женских цветков.

Повышенная влажность почвы и воздуха в период заложения цветков – необходимое условие для образования женских цветков.

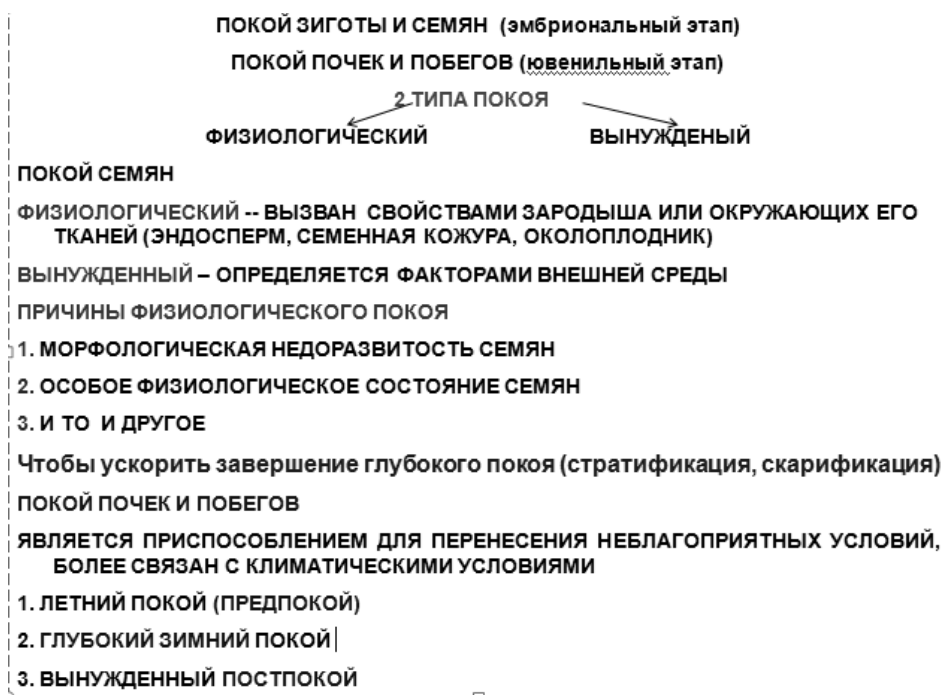
Итак, короткий день, синий свет, высокий уровень азота, высокая влажность и низкие температуры, гормон цитокинин, способствующие корнеобразованию, усиливают формирование женских цветков. А длинный день, красный свет, высокий уровень Са, высокие температуры и относительно низкая влажность, гормон гиббереллин, вызывающие усиление роста побегов, индуцирует образование мужских цветков.

Итак, дифференцировка пола – это цепь взаимосвязанных процессов, каждый из которых может быть вызван одним или несколькими внешними или внутренними факторами.

11. Гормональная регуляция покоя и прорастания семян.

Для роста растений на любых этапах онтогенеза возможен период покоя. В это время метаболические процессы хотя и продолжаются, но идут с очень низкой скоростью.

Покой бывает двух типов: вынужденный покой, причинами которого является неблагоприятные факторы внешней среды, и физиологический (глубокий); в обоих случаях происходит задержка процессов роста и развития.



Только у некоторых растений семена после выхода из плода способны сразу прорасти; большинство семян проходят через период покоя, который характеризуется небольшим содержанием воды, и пониженным обменом веществ, высокой устойчивостью к холоду, жаре и т.д.

Покой семян в зависимости от вида растений обусловлен несколькими причинами (механизмами):

1. Морфологической неспелостью (неполное развитие) зародыша (ясень, орхидеи и др.).

2. Физиологической неспелостью – это общее понятие для ряда малоизвестных причин покоя семян.

3. Балансом фитогормонов, стимулирующих и ингибирующих рост – ИУК, ЦТК, ГА и АБК. В ряде случаев торможение роста зародышей связано с большим содержанием АБК и ИУК (выход из покоя обусловлен снижением концентрации АБК, ИУК и увеличением активности ГА и ЦТК).

4. Непроницаемостью кожуры семян для воды (многие бобовые) и для газов.

5. Механическим сопротивлением кожуры, которая не допускает увеличения объема.

Покой почек и побегов больше, чем покой семян, зависит от климатических условий, и является приспособлением для перенесения неблагоприятных условий. Глубокий (физиологический) покой почек необходимо отличать от вынужденного (экзогенного) покоя, который вызывается неблагоприятной погодой (чаще всего холодом). Физиологический покой существует и у корневищ, клубней, лукович.

Весь период покоя почки в зависимости от его причины подразделяют на три фазы. Летний покой (предпокой), т. е. отсутствие роста почки летом (коррелятивное ингибирование), глубокий зимний покой и вынужденный покой, главным образом, из-за неблагоприятных температурных условий.

У большинства видов растений средней полосы состояние покоя контролируется фотопериодической реакцией: длинный день ускоряет вегетативный рост, а короткий – приводит к прекращению роста и формированию покоящихся почек.

Как и при переходе к покою семян, так и почек индуцирующим веществом является АБК (при переходе к покою снижается содержание ГА и ЦТК).

Вслед за прерыванием покоя семена могут прорасти. При благоприятных условиях весной (теплой погоде и достаточному обеспечению водой и кислородом) скорость метаболизма повышается. Вообще, прорастание начинается с набухания; в некоторых видах при этом даже лопаются кожура. Последующая фаза гидролиза и транспорта запасных веществ сопровождается увеличением дыхания. Затем благодаря

росту растяжением и восстановлению поступления воды начинается увеличение зародыша. С выходом корешка при разрушении кожуры семена считаются проросшими.

Первыми из ферментов в семенах появляются гидролазы, которые расщепляют запасенные вещества, затем – ферменты гетеротрофного обмена (например, ферменты пентозофосфатного цикла и гликолиза); ферменты автотрофного обмена (фотосинтез) появляются значительно позже.

При образовании ферментов наблюдаются разнообразные корреляции. У ячменя и других злаков гиббереллины поступают из зародыша в алейроновый слой, и индуцирует там различные гидролазы (рисунок 79). Синтез ферментов связан, как известно, с быстрым синтезом РНК, который происходит сначала за счет резервных нуклеотидов; только позже начинается синтез новых нуклеотидов.

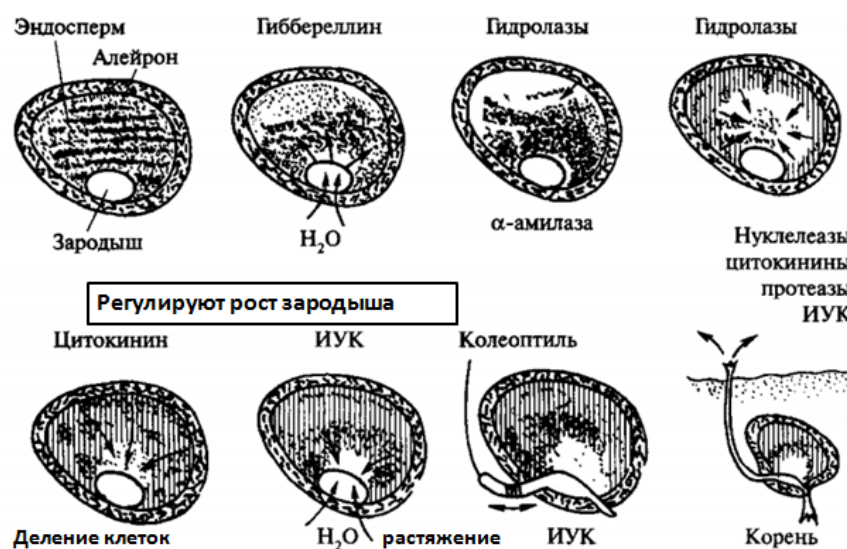


Рисунок 79. – Влияние фитогормонов на прорастание семян

Тема 8. Физиологические основы устойчивости растений (4 ч.)

Лекция 13-14. Стресс у растений. Специфические и неспецифические реакции растений. Устойчивость растений к факторам среды

Вопросы для рассмотрения:

1. Отличие стрессовых реакций у растений от стресса у животных.
2. Группы стрессоров растений.
3. Неспецифические и специфические реакции растений на стрессовые воздействия.

4. Холодостойкость и морозоустойчивость растений. Этапы закаливания растений (работы И.И. Туманова).
5. Засухоустойчивость и жаростойкость растений.
6. Особенности водного обмена различных экологических групп растений.
7. Классификация патогенов растений. Конституционные и индуцированные механизмы устойчивости к патогенам.
8. Классификация типов засоления и их действие на растение. Механизмы адаптации растений к фактору засоления.

1. Отличие стрессовых реакций у растений от стресса у животных.

Способность к защите от повреждающих и неблагоприятных факторов среды – обязательное свойство любого, в том числе и растительного, организма. Ответные реакции, индуцируемые в организме внешними воздействиями, часто объединяют термином «адаптационный синдром», а также широко распространившимся термином «стресс».

Основные понятия и положения учения о стрессе были разработаны (в приложении к медицине) в 1936 г. канадцем Гансом Селье.

Стресс у растения – интегральный ответ растительного организма на повреждающее действие, направленный на его выживание за счет мобилизации и формирования защитных систем.

Фазы стресса:

1 – индуктивная стрессовая реакция (не активация, а торможение гормонального обмена);

2 – фаза адаптации;

3 – истощения ресурсов надежности.

Что происходит во время первой фазы?

↑ проницаемость мембран →

- K^+ из кл. ↑, а Ca^{2+} - ↓.
Тормозится H^+ -АТФ-аза → закисление цитоплазмы → активация гидролаз →
- ↑ процессы распада полимеров → ↑ вязкости цитоплазмы.
- Преобладают процессы катаболизма, накапливаются продукты распада

Роль продуктов распада:

- Корректирующая;
- Субстрат для с-за белков, фитогормонов.
- Субстраты дыхания;
- Моно- и олигосахариды, аминокислоты, прежде всего пролин, бетаин — сохранение внутриклеточной воды;
- Продукты деградации белков и липидов — активаторы и ингибиторы пр-ов метаболизма, влияют на рост и морфогенез растений.
- Сигнальные молекулы

Сдвиги в гормональном балансе: Этилен и АБК ↑ синтез, а стимуляторов — ↓ → торможение роста растения.

2 фаза – адаптации:

- Снижение активности гидролитических и катаболических р-ций и усиление пр-ов с-за.

- Фитоалексинов

Полиаминов

(↓проницаемости мембран, снижение ПОЛ, регуляция pH)

Стабилизация мембран;

↓ генерация активных форм O_2 (АФК);

↑ активность ПФП

- Конкурентные отношения между органами → мин. кол-во генеративных органов. Переброска пит. в-в из нижних листьев → в верхние (молодые).

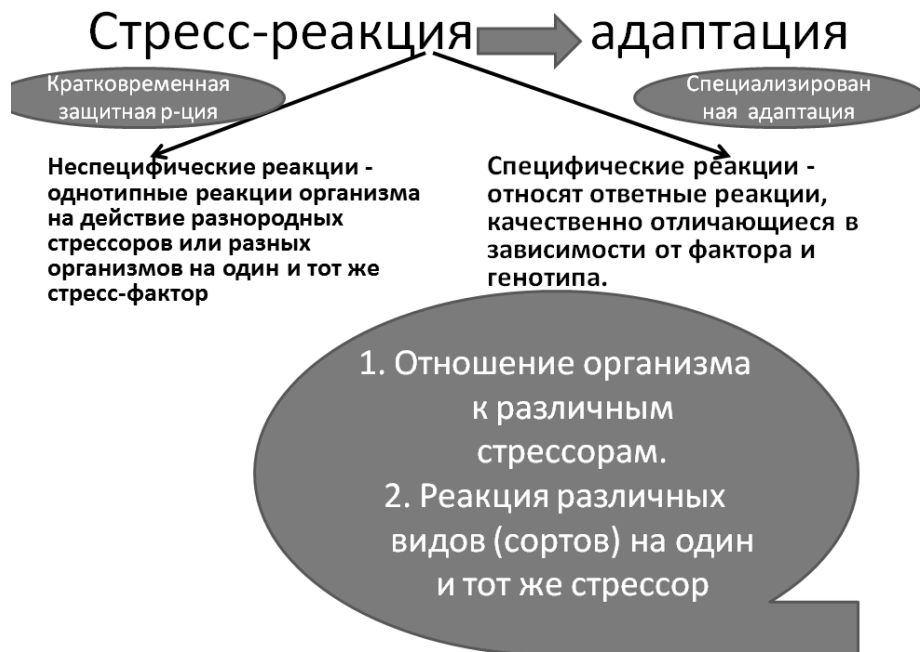
3 фаза – истощения:



2. Группы стрессоров растений.

Стрессоры – сильно действующие факторы среды, способные вызвать в организме повреждение или привести к гибели.





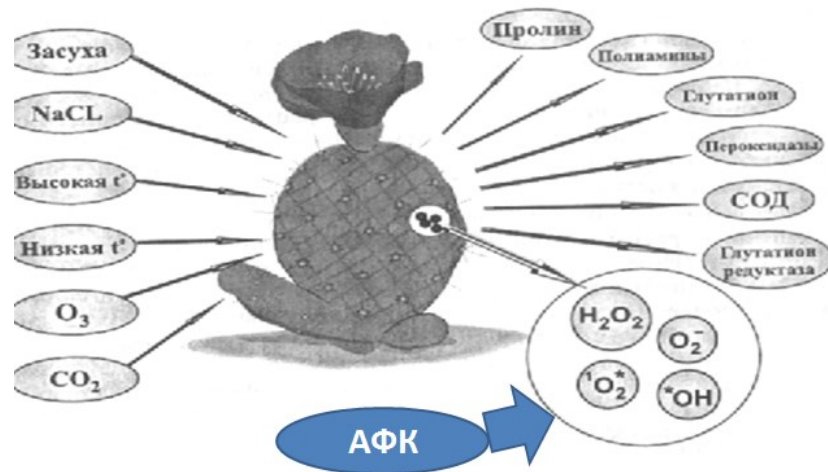
3. Неспецифические и специфические реакции растений на стрессовые воздействия.

В ответных реакциях растений на повреждающие факторы выделяют элементы неспецифической устойчивости (включающиеся в самых различных стрессовых ситуациях) и специфические процессы, инициируемые в растении только определенным типом стрессовых воздействий. На формирование неспецифических элементов устойчивости (синтез белков теплового шока, полиаминов) требуется гораздо меньшее время, чем для прохождения специфических адаптивных реакций, например, таких, как синтез белков-антифризов, фитохелатинов, переключение фотосинтеза на САМ-метаболизм.

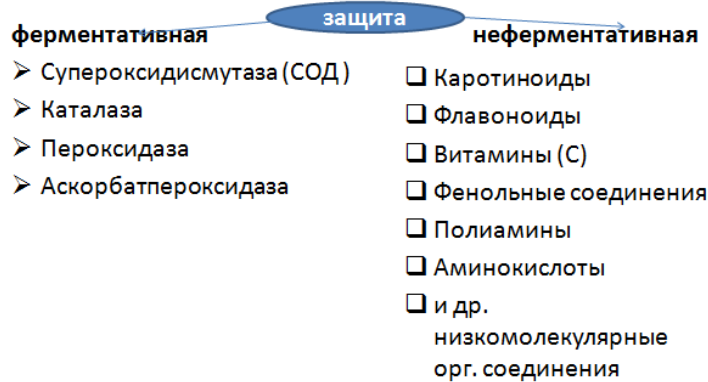
Неспецифическая реакция:

- Синтез стрессовых белков (высоко- и низкомолекулярных) (БТШ и др.).
- Тормозится экспрессия генов нормальной жизнедеятельности и активируются гены стрессового ответа.
- Изменение свойств мембран, гл. образом, липидов (степень насыщенности), возрастает ПОЛ, повышается проницаемость мембран → ↑АФК (активные формы кислорода).
- Изменение конц. Ca^{2+} → структурные изменения в клетке.
- Возрастает вязкость цитоплазмы.
- Возрастает альтернативный путь дыхания.
- Возрастает активность гидролаз.

Антиоксиданты и антиоксидантные ферменты в условиях стресса



Активные формы кислорода (АФК)



Устойчивость или стресс-толерантность – это способность растений сохранять гомеостаз и осуществлять жизненный цикл в условиях действия стрессора.

Кросс-адаптация – это повышение устойчивости растений к данному фактору в результате его адаптации к фактору другой природы.

Итак, универсальные механизмы, определяющие устойчивость к большой группе стрессоров, вызывающих водный дефицит (Кузнецов В.В. и Г.А. Дмитриева):

- стресс-индуцированное новообразование макромолекул с защитными свойствами;
 - синтез совместимых электролитов с множественными протекторными свойствами;
 - функционирование антиоксидантных систем
- Защитные функции белков, индуцируемых водным дефицитом:



4. Холодостойкость и морозоустойчивость растений. Этапы закаливания растений (работы И.И. Туманова).

Под устойчивостью к низким температурам подразумевают холодостойкость и морозоустойчивость, т. е. способность растений выживать в условиях низких положительных температур и при заморозках. В листьях растений, повреждающихся при охлаждении, нарушаются процессы фотосинтеза, транспорта ассимилятов, дыхания, синтеза белков. Диапазон повреждающих температур сильно варьирует в зависимости от вида растения. Особенно устойчивы к низким температурам древесные виды в состоянии покоя. Семена, другие обезвоженные ткани растений и споры грибов способны переживать температуры около абсолютного нуля. Тургесцентные вегетирующие клетки также могут выдерживать замораживание, если их охлаждать очень быстро, поскольку формирующиеся в таких условиях кристаллы льда очень малы и не вызывают механических повреждений.

Морозоустойчивость – способность растений переносить температуры ниже 0°C . Заморозки вызывают повреждение клеток кристаллами льда, образующимися при температуре ниже 0°C . Повреждающий эффект усугубляется также обезвоживанием тканей, которое при этом происходит. На первых этапах замерзания сильных повреждений растительных клеток не наблюдается, так как вначале кристаллы льда формируются в межклетниках и сосудах ксилемы. Если же заморозки длятся долго, вода переходит из цитоплазмы в апопласт, клетки обезвоживаются, кристаллы льда растут, и повреждают их.

Приспособления к перенесению морозов:

- 1. ↓ростовых процессов,
- 2.изменения состояния мембран,
- 3. ↑содержания криопротекторов (гидрофильные белки, моно- и олигосахариды и др. тип молекулы гемицеллюлоз, выделяемые в кл. стенку → обволакивают кристаллы льда и тормозят их рост.
- 4. накопление запасных в-в и микроэлементов

Холодостойкость – устойчивость теплолюбивых растений к низким положительным температурам.

Основной причиной повреждающего действия низких положительных температур на теплолюбивые растения является нарушение функционирования клеточных мембран из-за их «затвердевания», связанного с фазовыми переходами жирных кислот, поскольку при достаточно низких температурах липидные бислои ведут себя, как твердые тела. При температуре выше фазового перехода структура бислоя сохраняется, однако при этом жирные кислоты «плавятся», в результате чего вращение и скручивание молекул происходит легче, чем при низких температурах. Затвердевание или «плавление» мембранных липидов зависит от состава содержащихся в них жирных кислот. Для насыщенных жирных кислот с длинной цепью характерны более высокие температуры фазовых переходов. Однако фазовые переходы в мембране индуцируются не только изменениями температуры. Они могут быть вызваны сдвигами рН и мембранного потенциала, двухвалентными катионами и гормонами.

Различная реакция устойчивых и неустойчивых растений на низкие температуры определяется в первую очередь различиями в составе жирных кислот, входящих в состав мембранных фосфолипидов. Выявлено, что у холодостойких растений содержание ненасыщенных жирных кислот (таких, как линоленовая и линолевая) гораздо выше, чем у растений, чувствительных к холоду. Увеличение количества ненасыщенных жирных кислот в составе мембран приводит к снижению температуры фазового перехода мембранных липидов.

У растений, чувствительных к холоду, в составе мембранных липидов велико содержание насыщенных жирных кислот (пальмитиновой, стеариновой). Мембраны такого типа стремятся к затвердеванию до квазикристаллического состояния уже при низких положительных температурах. При этом они становятся менее текучими, что нарушает функционирование многих белков-каналотранспортеров, переносчиков, рецепторов, ферментов и т. п.

Зимостойкость – это устойчивость растений к пониженным температурам и к целому комплексу неблагоприятных условий, связанных с перезимовкой.

Теория И.И. Туманова – теория закаливания к низким температурам. Согласно этой теории для приобретения свойства морозостойкости растения должны пройти три этапа подготовки: переход в состояние покоя, далее первую и вторую фазы закаливания.

1. Переход в состояние покоя: торможение обменных процессов и перестройка дыхательного обмена, способствующая накоплению метаболитов, повышающих зимостойкость. ↓ ИУК, ↑ активности ИУК-оксидазы, ↑АБК.

2. Естественное закаливание – в 2 фазы: при низких положительных т-рах, а затем медленное охлаждение в усл. отрицательных тем-р.

Вода → в межклетники. ↑ненасыщенность липидов. Накапливаются криопротекторы. ↓ точка замерзания цитоплазмы. ДК↓, активность дегидрогеназ↑.

5. Засухоустойчивость и жаростойкость растений.

При повышении температуры выше оптимальной, при которой физиологические процессы идут с максимальной скоростью, наблюдается снижение их скорости вплоть до остановки.

Одной из основных причин теплового шока, вызываемого высокими температурами, является потеря воды растительными тканями. Вероятно, поэтому продуктивность различных сортов сельскохозяйственных культур (например, хлопка и пшеницы) тем выше, чем больше устьичное сопротивление и соответственно меньше потери воды при транспирации.

При перегреве растительных тканей в первую очередь повреждаются белки и мембраны. Повышается степень ненасыщенности жирных кислот, входящих в состав мембранных липидов, и их текучесть. Снижается способность к образованию водородных и ионных связей между полярными группами биополимеров. Происходит нарушение системы слабых взаимодействий, обеспечивающих поддержание пространственной структуры в белковых молекулах и мембранных липидах. Интегральные мембранные белки стремятся целиком перейти в гидрофобную фазу мембраны, что сказывается на процессах мембранного транспорта, рецепции, энергетике. В результате нарушения третичной структуры элементов электрон-транспортной цепи хлоропластов и митохондрий угнетаются процессы фотосинтеза и дыхания. Наиболее чувствителен к высоким температурам процесс фотосинтеза.

Одним из основных элементов адаптации растительных организмов к перегреву являются белки теплового шока, которые синтезируются при повышении температуры и помогают растениям выдерживать этот тип стрессового воздействия. Впервые они были выявлены у дрозофилы, позже идентифицированы у животных (включая человека), микроорганизмов и растений.

Если клетки или проростки растений быстро нагреть до температуры 40 °С, синтез большинства белков и мРНК будет подавлен. Именно в этих условиях происходит активация синтеза около 30–50 белков, называемых белками теплового шока (БТШ). Новые транскрипты БТШ, т.е. соответствующие мРНК, обнаруживаются уже через 3–5 мин после воздействия высоких температур. Их образование наблюдается также в естественных условиях при постепенном повышении температуры.

Жароустойчивость (термотолерантность) – устойчивость растений к высоким температурам.

Механизмы приспособления к высоким температурам:

Избежание перегрева

- 1. анатомические приспособления.
- 2. усиленная устьичная транспирация.

Приспособление к существованию в усл. высоких температур

- 1. значительное содержание прочносвязанной воды.
- Наличие осмотиков
- Наличие большого кол-ва орг. к-т, связывающих NH_3
- Обезвреживание продуктов ПОЛ антиоксидантами.
- Стабильность липидов и белков мембран.

Приспособительные реакции растений против обезвоживания. Приспособление растений к засухе.

Растения засушливых местообитаний (ксерофиты) используют три основных способа защиты:

- ❖ предотвращение излишней потери воды клетками (избегание высыхания),
- ❖ перенесение высыхания,
- ❖ избегание периода засухи.

Наиболее общими являются приспособления для сохранения воды в клетках.

По способности переносить условия засухи различают следующие их типы (по П.А. Генкелю):

Суккуленты (по Н. А. Максиму – ложные ксерофиты) – растения, запасующие влагу (кактусы, алоэ, очиток, молодило, молочай. Вода концентрируется в листьях или стеблях, покрытых толстой кутикулой, волосками. Транспирация, фотосинтез и рост осуществляются медленно. Они плохо переносят обезвоживание. Корневая система распространяется широко, но на небольшую глубину.

Несуккулентные виды по уровню транспирации делятся на несколько групп:

а) *Настоящие ксерофиты* (эвксерофиты – полынь, вероника беловойлочная и др.). Растения с небольшими листьями, часто опушенными, жароустойчивы, транспирация невысокая, способны выносить сильное обезвоживание, в клетках высокое осмотическое давление. Корневая система сильно разветвлена, но на небольшой глубине.

б) *Полуксерофиты* (гемиксерофиты – шалфей, резак и др.). Обладают интенсивной транспирацией, которая поддерживается деятельностью глубокой корневой системы, часто достигающей грунтовых

вод. Плохо переносят обезвоживание и атмосферную засуху. Вязкость цитоплазмы у них невелика.

в) *Стипаксерофиты* – степные злаки (ковыль и др.). Приспособлены к перенесению перегрева, быстро используют влагу летних дождей, но переносят лишь кратковременный недостаток воды в почве.

г) *Пойкилоксерофиты* (лишайники и др.) не способны регулировать свой водный режим и при значительном обезвоживании впадают в состояние покоя (анабиоз). Способны переносить высыхание.

Эфемеры – растения с коротким вегетационным периодом, совпадающим с периодом дождей (способ избегания засухи в засушливых местообитаниях).

Биохимические механизмы защиты растений от засухи:

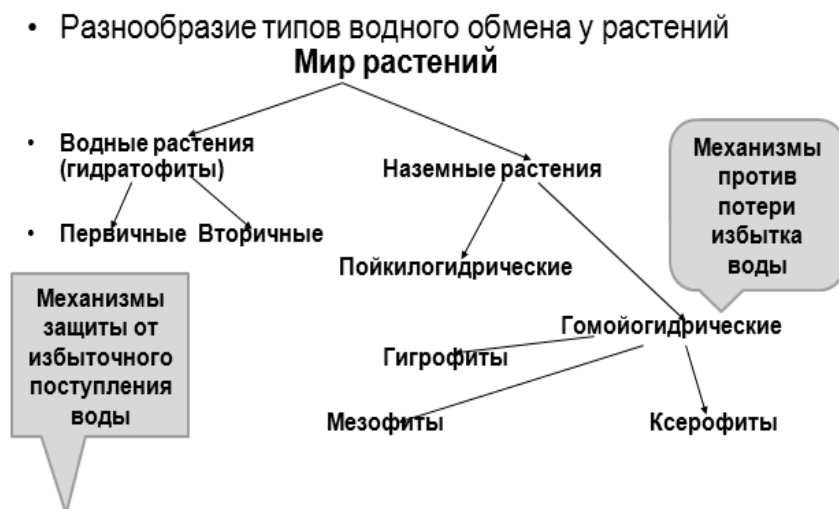
- предотвращают обезвоживание клетки;
- обеспечивают детоксикацию продуктов распада;
- способствуют восстановлению нарушенных структур цитоплазмы.
- Высокую водоудерживающую способность цитоплазмы в условиях засухи поддерживает накопление низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих в виде гидратных оболочек значительные количества воды.
- Увеличение концентрации пролина в условиях водного стресса, а также увеличение в цитоплазме содержания моносахаров.

Существенные перестройки в гормональной системе растений:

- уменьшается содержание гормонов-активаторов роста – ауксина, цитокинина, гиббереллинов, стимуляторов роста фенольной природы;
- возрастает уровень абсцизовой кислоты и этилена.

6. Особенности водного обмена различных экологических групп растений.

По приуроченности к местообитаниям с разными условиями увлажнения и выработке соответствующих приспособлений среди наземных растений различают три основных экологических типа: гигрофиты, мезофиты и ксерофиты.



Растения, обитающие в воде (*гидратофиты*), регулируют постоянство состава внутренней среды с помощью механизмов защиты от избыточного поступления воды, которую поглощают всей поверхностью. Первичными гидратофитами являются водоросли, а вторичными – водные цветковые растения совмещают черты настоящих гидратофитов с чертами, свойственными высшим наземным растениям.

Наземным растениям, непрерывно испаряющим воду, необходим уравновешенный водный баланс, поэтому *механизмы его регуляции направлены на защиту от избыточной потери воды*. Однако они неодинаковы у растений разных экологических групп. По способности приспособлять водный обмен к колебаниям водоснабжения различают две группы растений (Г. Вальтер): *пойкилогидрические и гомойогидрические*.

Пойкилогидрические растения (бактерии, синезеленые водоросли, низшие зеленые водоросли порядка *Protophyceae*, грибы, лишайники и др.) приспособились переносить значительный недостаток воды без потерь жизнеспособности. При этом у них снижается интенсивность обмена веществ, клетки равномерно сжимаются. Увеличение количества воды в среде приводит к возобновлению активного метаболизма в клетках пойкилогидрических растений. По характеру изменения показателей водного режима (*интенсивность транспирации, осмотическое давление, содержание воды*) в течение суток они относятся к *гидролабильным* растениям, так как у них значительно колеблется содержание воды и испарение. К этой группе относятся лишь немногие покрытосеменные (например, злаки сухих степей), однако их пыльцевые зерна и зародыши (семена) пойкилогидричны.

Гомойогидрические растения (наземные папоротникиобразные, голосеменные, цветковые) составляют большинство обитателей суши. Они обладают тонкими механизмами регуляции устьичной и кутикулярной транспирации, а также корневой системой, обеспечивающей поставку воды. Поэтому даже при значительных изменениях влажности среды не наблюдается резких колебаний содержания воды в клетках, у которых, как правило, развита вакуолярная система. При этом клетки не способны к обратимому высыханию.

Точная регуляция поставок и трат воды этими растениями устраняет возможность значительных колебаний содержания воды в тканях, осмотического давления и транспирации. Эти показатели характеризуют *гидростабильный* тип водного режима данной группы растений. Стабилизации водного режима у многих видов способствуют запасы воды в корнях, стеблях, запасующих органах и т. д. Гомойогидрические растения делятся на три экологические группы:

1. *Гигрофиты* (тонколистные папоротники, некоторые фиалки, калужница и др.), произрастающие в условиях повышенной влажности и (или) недостаточной освещенности. Теневыносливые гигрофиты, с почти

всегда открытыми устьицами, имеют гидатоды, через которые выделяют избыток воды в капельножидком состоянии. *Гигрофиты плохо переносят почвенную и воздушную засуху.*

2. *Ксерофиты* (молочай, алоэ, кактусы, полынь, ковыль и др.) преобладают в местностях с жарким и сухим климатом и хорошо приспособлены к перенесению атмосферной и почвенной засухи.

3. *Мезофиты* (лиственные деревья, лесные и луговые травы, большинство культурных растений и т. д.) по способности регулировать водный режим занимают промежуточное положение между гидрофитами и ксерофитами.

7. Классификация патогенов растений.

Фитопатология – наука, изучающая взаимоотношения в системе растение-патоген. Изучает механизмы, лежащие в основе устойчивости или восприимчивости растений к болезням.

Группы патогенов:

1. Факультативные паразиты, являясь сапрофитами, живут на мертвых остатках растений, но могут поражать и живые, но ослабленные растения (возбудитель серой гнили – *Botrytis cinerea*).

2. Факультативные сапрофиты – *Phytophthora infestans*.

3. Облигатные паразиты не могут существовать без растения-хозяина одного или близких родов (вирусы и многие грибы-паразиты).

По характеру питания:

1. Нектротрофы (все факультативные паразиты и некоторые факультативные сапрофиты). Поселяются на предварительно убитой ими ткани. Клетки растения погибают под действием токсинов, выделяемых патогеном – содержимое клеток расщепляется внеклеточными гидролитическими ферментами паразита.

2. Биотрофы (облигатные паразиты). Определенное время существуют с живыми клетками растения, минуя системы защиты и не выделяют токсинов, вредных для растения до спороношения гриба → после чего растение повреждается.

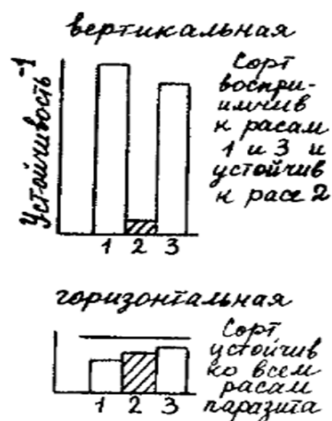
Паразитические организмы характеризуются: патогенностью, вирулентностью, агрессивностью.

➤ Патогенность – способность микроорганизмов вызывать заболевания.

➤ Вирулентность – качественная сторона патогенности, отражающая способность поражать или не поражать растение.

➤ Агрессивность – количественная сторона патогенности, выражаемая степенью поражения ими восприимчивых растений.

Генетическая детерминированность взаимоотношений хозяина и паразита. В процессе сопряженной эволюции у растения-хозяина и его паразита возникают комплементарные пары генов: ген устойчивости R_1 у растения и ген вирулентности A_1 у паразита (Теория «ген-на-ген» (Н. Flor, 1956)).



- **Вертикальная устойчивость** –
- когда сорт к одним расам патогена проявляет устойчивость, а к другим нет.
- **Горизонтальная (полевая) устойчивость** — контролируется многими генами. Обеспечивает низкий, средний или высокий уровень устойчивости ко всем расам патогена.

Устойчивость к болезни – способность растения предотвращать, ограничивать или задерживать ее развитие. По Н.И. Вавилову: видовая (неспецифическая) и сортовая (специфическая).

Видовая (неспецифическая)

- Фитоиммунитет — способность растения защищать себя от огромного количества сапрофитных микроорганизмов.
- Каждый вид растений поражается немногими возбудителями

Сортовая (специфическая)

- Имеет отношение к паразитам, способным преодолеть видовую устойчивость.
- Наиболее важна для с\х культур – 90% потерь от болезней .

Механизмы защиты

Конституционные , присутствующие до инфекции

- Особенности структуры тканей, обеспечивающих мех. барьер;
- Способность выделять антибиотические в-ва (фитонциды);
- Создание в тканях недостатка в-в, жизненно важных для роста и развития паразита
- Синтез протоксенов (фитоантисипинов - сапонинины, цианогенные гликозиды и др.).

Индукционные, возникшие в ответ на контакт с паразитом или его выделениями

- Характеризуются реакцией на инфекцию:
- ↑ дыхание и энергетический обмен;
- Накапливаются в-ва, обеспечивающие неспецифич. устойчивость (фитонциды, фенолы, хиноны, танины и др.);
- Создаются дополнительные защитные мех. барьеры;
- Возникает СВЧ реакция;
- Синтезируются фитоалексины.

Механические компоненты защиты:

1. Отложение воска на кутикуле.
2. Лигнификация клеточных стенок.
3. Образование перидермы между некротизированными клетками очага инфекции и живыми клетками.
4. Утолщение кл. стенки и образование бугорков-папилл, содержащих лигнин и кремний (от мучнистой росы ячменя).

5. Тиллы – выпячивания в сосудах, представляющее собой содержимое соседних паренхимных клеток, покрытое пектиновым чехлом (хлопчатник).

- **Фитонциды** – антибиотические низкомолекулярные вещества, разнообразного строения, способные задерживать развитие или убивать микроорганизмы и определяющие конституционные механизмы устойчивости. Открыты Б.П. Токиным в 20-х годах XX века. При повреждении их количество резко ↑.

Реакция сверхчувствительности (СВЧ) – совокупность процессов, происходящих в месте контакта биотрофного паразита с растением, сопровождающихся быстрым отмиранием клеток устойчивого сорта растений с образованием очага некроза в ответ на его внедрение.

Основная функция СВЧ реакции – подавление спороношения паразита, происходящее при его контакте с живыми клетками.

Фитоалексины – это низкомолекулярные антибиотические вещества высших растений, возникающие в растении в ответ на контакт с фитопатогенами. В здоровых тканях фитоалексины отсутствуют. Это конечные продукты измененного заражением растения, обладающие антибактериальным, фунгитоксичным и антинематодным действием. Синтезируются в живых клетках, граничащих с погибающими, вследствие реакции СВЧ. Растение восприимчиво к патогену тогда, когда патоген не индуцирует с-з фитоалексинов.

Специфичность взаимодействия определяется белковыми продуктами генов устойчивости (R генов) растения-хозяина и генов авирулентности (avr генов) патогена.



Рис. 12.1. Последовательность событий в ходе реакции сверхчувствительности (Bradley et al., 1992).

Продуктами avr генов являются вещества, — **элизиторы**, индуцирующие СВЧ реакцию. **Элизиторы** — белки, пептиды, липиды и полисахариды фрагменты кл. стенок патогена.

Последовательность включения защитных механизмов растений в ответ на инфекцию (Л.В. Метлицкий, О.Л. Озерецковская, 1985).

1. Паразит воздействует на клетки растения-хозяина через элизиторы
2. Мембранные рецепторы растения + элизиторы паразита.
3. Комплекс Р-Э → СВЧ реакция → гибель части клеток и образование некроза.

4. Отмирание клеток растения-хозяина приводит к возникновению в них регуляторных молекул – олигосахаридов.

5. Олигосахариды из погибающих некротизированных клеток → к здоровым → синтез в них фитоалексинов

6. Отделение очагов некроза перидермой

8. Классификация типов засоления и их действие на растение.
Механизмы адаптации растений к фактору засоления.

Солеустойчивость – это способность растений противостоять засолению, не снижая интенсивность течения основных физиологических процессов.



Галофиты

Способы защиты

- 1. Поглощение большого кол-ва солей $\rightarrow$ в вакуоль $\rightarrow$ высокое π ;
- 2. выведение поглощаемых солей из клеток с помощью специализированных солевых железок или опадение листьев
- 3. ограниченное поглощение корнями солей

Гр. Галофитов

- Настоящие галофиты (1 способ) $\rightarrow$ позволяет поглощать воду из сильно засоленной почвы. (галосуккулентность).
- Криногалофиты (2 сп-б).
- 3. Соленепроницаемые (гликогалофиты) – высокое π поддерживается за счет продуктов ф-за, а клетки малопроницаемы для солей

Клеточные и молекулярные механизмы к избыточному засолению:

1. Поддержание ионного гомеостаза (активная аккумуляция совместимых осмолитов) $\rightarrow \downarrow \psi_{H_2O} \rightarrow$ защищает мембраны, ферменты, структурные и регуляторные молекулы.

2. $\downarrow \psi_{H_2O}$ (накопление в вакуоли неорг. ионов и синтеза совместимых осмолитов в цитоплазме).

3. Активация работы целого ряда генов (регуляторных, LEA-белков, ферментов синтеза АБК, шайперонов и убиквинтинов, ингибиторов протеаз и др.)

Влияния типа засоления на структуру органов растения

Хлоридное		Сульфатное
• 1. Суккулентные черты – мясистые листья, водоносные ткани. • Невысока интенсивность дыхания и ф-за		• Черты ксероморфности. • Выше чем при хлоридном интенсивность ф-за и дыхания.

2. ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

2.1. Структура и краткое содержание лабораторных занятий

1. Мазец, Ж. Э. Физиология растений: практикум / Ж. Э. Мазец, И. И. Жукова, А. А. Деревинская – Минск: БГПУ, 2017. – 176 с.

Доступно в репозитории БГПУ. <http://elib.bspu.by/handle/doc/50882>

Лабораторный практикум «Физиология растений» предназначен для закрепления теоретического материала, приобретения навыков практической работы и ознакомления с основными методами исследований физиологических процессов растений по восьми темам «Физиология растительной клетки», «Водный обмен растений», «Минеральное питание», «Фотосинтез», «Дыхание растений», «Рост и развитие растений», «Вторичный метаболизм» и «Физиологические основы устойчивости растений» в нем представлены 42 лабораторные работы по курсу «Физиология растений», приведены методические рекомендации, теоретическое описание.

2. Мазец, Ж. Э. Решение задач по физиологии растений: практикум / Ж. Э. Мазец, И. И. Жукова, А. А. Деревинская – Минск: БГПУ, 2019. – 120 с.

Доступно в репозитории БГПУ <http://elib.bspu.by/handle/doc/50864>

Пособие содержит терминологический словарь и образцы решения теоретических и расчетных задач по основным разделам курса «Физиология растений».

2.2. Структура и краткое содержание семинарских занятий

Тема 1: Мембранная система клетки.

Цель: получить представления об особенностях структурно-функциональной организации мембран растительных клеток.

Рассматриваемые вопросы:

1. Строение, функции и проницаемость мембран.
2. Отличие мембран хлоропластов и митохондрий.
3. Транспорт веществ через мембраны.

Тема 2: Передвижение воды в растении.

Цель: получить представления о механизмах поступления и передвижения воды в растении.

Рассматриваемые вопросы:

1. Передвижение воды по растению.
2. Корневое давление, его механизмы.
3. Транспирация, ее виды, значение в жизни растений.
4. Типы устьичных движений: гидроактивные, гидропассивные, фотоактивные..

Тема 3: Влияние различных факторов на водный обмен растений.

Цель: получить представления об особенностях структурно-функциональной организации мембран растительных клеток.

Рассматриваемые вопросы:

1. Влияние внешних факторов на водный обмен растений.
2. Влияние внутренних факторов на водный обмен растений.
3. Особенности водного обмена различных экологических групп растений.

Тема 4: Пути фиксации углекислого газа.

Цель: получить представления об особенностях фиксации углекислого газа у растений разных экологических групп.

Рассматриваемые вопросы:

1. С₃-путь фотосинтеза (цикл Кальвина), его механизм.
2. С₄-путь фотосинтеза, его варианты.
3. Особенности САМ-фотосинтеза.

Тема 5: Экологические аспекты фотосинтеза.

Цель: получить представления об особенностях протекания процессов фотосинтеза под влиянием внешних и внутренних факторов.

Рассматриваемые вопросы:

1. Влияние внешних факторов (света, температуры, кислорода и углекислого газа, воды, минерального питания) на процесс фотосинтеза.
2. Влияние внутренних факторов на процесс фотосинтеза.
3. Суточный и сезонный ход фотосинтеза.

Тема 6: Посевной и посадочный материал сельскохозяйственных культур.

Цель: получить представления об особенностях о посевных качествах посевного материала, влиянии уровня элементов минерального питания на ростовые процессы растений.

Рассматриваемые вопросы:

1. Посевные качества семян.
2. Способы сева и посадки сельскохозяйственных культур.
3. Физиологические основы применения удобрений.
4. Проблемы накопления нитратов в растениях, пути ее решения.

Тема 7: Дыхание и фотосинтез как основные энергетические процессы растительной клетки.

Цель: сравнить два основных энергетических процесса растительных клеток.

Рассматриваемые вопросы:

1. Черты сходства фотосинтеза и дыхания.
2. Черты различия фотосинтеза и дыхания.
3. Сопоставление различий между процессами дыхания и фотосинтеза.

Тема 8: Влияние внешних и внутренних факторов на процесс дыхания.

Цель: получить представления об особенностях протекания процессов дыхания под влиянием внешних и внутренних факторов.

Рассматриваемые вопросы:

1. Влияние внешних факторов (температуры, воды, питательных веществ, кислорода, углекислого газа, травмирования) на процесс дыхания.
2. Влияние внутренних факторов на процесс дыхания у растений.
3. Пути регуляции дыхания.

Тема 9: Фитогормоны.

Цель: получить представления об особенностях гормональной регуляции растительных организмов.

Рассматриваемые вопросы:

1. Характеристика ауксинов.
2. Характеристика гиббереллинов.
3. Характеристика цитокининов.
4. Абсцизовая кислота, ее химическая природа и функции.
5. Этилен, его химическая природа и функции.
6. Характеристика брассиностероидов.
7. Применение фитогормонов в практике растениеводства.

Тема 10: Устойчивость растений к температурному фактору.

Цель: получить представления о физиологических механизмах устойчивости растений к различным факторам среды.

Рассматриваемые вопросы:

1. Холодоустойчивость растений.
2. Морозоустойчивость растений.
3. Этапы закаливания растений (работы И.И. Туманова).
4. Жароустойчивость растений.

Тема 11: Вторичный метаболизм растений.

Цель: получить представления об структуре и функции вторичных метаболитов растительных организмов.

Рассматриваемые вопросы:

1. Вторичные метаболиты, их классификация, особенности.
2. Терпены, их роль, локализация, функции.
3. Фенольные соединения (флавоноиды, фенилпропаноиды, фенольные кислоты, танины, лигнины, антоцианы).
4. Азотсодержащие вторичные вещества (алкалоиды, цианогенные гликозиды и глюкозинолаты).
5. Изменение вторичного метаболизма в онтогенезе растений.

2.3 Структура и краткое содержание практических занятий

Перечень практических занятий:

1. Определение водного потенциала (сосущей силы) тканей растений по изменению их размеров (метод Уршпрунга).
2. Решение задач на определение сосущей силы и водного потенциала, показателей транспирации.
3. Значение пробки для защиты растений от потери воды.
4. Изучение состояния устьичного аппарата растений.
5. Разделение пигментов листа хроматографическим методом.
6. Обнаружение нитратов в растениях.
7. Аллелопатические взаимодействия растений.
8. Обнаружение активности каталазы и пероксидазы в растительном материале.
9. Периодичность роста древесных растений.
10. Зависимость набухания семян от характера запасных веществ.
11. Определение солеустойчивости растений.

1. Мазец, Ж. Э. Физиология растений: практикум. / Ж. Э. Мазец, И. И. Жукова, А. А. Деревинская – Минск: БГПУ, 2017. – 176 с.

Доступно в репозитории БГПУ.

3. РАЗДЕЛ КОНТРОЛЯ ЗНАНИЙ

3.1. Задания и тесты для текущего контроля знаний

Тема 2: Физиология растительной клетки

1. Один кусочек эпидермиса синего лука выдержан в гипертоническом растворе KNO_3 , другой – в $\text{Ca(NO}_3)_2$. В каком из них быстрее наступит выпуклый плазмолиз, почему?
2. Почему у растений жарких сухих мест обитания вязкость цитоплазмы, как правило, выше, чем у мезофитов?
3. Кусочки одной и той же растительной ткани погружены в 1М растворы сахарозы и NaCl . В каком из них будет более сильный плазмолиз? Пояснить расчетом.
4. Почему при изучении влияния K^+ и Ca^{2+} на вязкость цитоплазмы используют 1М раствор KNO_3 и 0,7М раствор $\text{Ca(NO}_3)_2$? Почему взяты разные концентрации данных плазмолитиков?
5. Опытным путем установлено, что осмотическое давление клеточного сока в клетках клубня картофеля при 17°C равно 15 кПа. Какую молярную концентрацию раствора сахарозы необходимо взять, чтобы вызвать в них плазмолиз цитоплазмы?
6. Два кусочка эпидермиса синего лука соответственно с живыми и убитыми нагреванием клетками поместили в гипертонический раствор сахарозы. Какая картина будет наблюдаться? Почему?
7. Клетки листа перезимовавшей озимой пшеницы поместили в гипертонический раствор сахарозы. Плазмолиз наступил только в 20% клеток. Как растения перенесли зимовку?
8. При погружении кусочков эпидермиса синего лука в гипертонические растворы сахарозы и мочевины оказалось, что в первом случае наступил стойкий плазмолиз, а во втором на смену плазмолузу вскоре пришел самопроизвольный деплазмолиз. Почему?
9. При погружении листочка элодеи в гипертонический раствор оказалось, что в клетках верхушки листа плазмолиз наступил на 20-й минуте, основания – только через час. Почему?
10. При помещении клеток эпидермиса синего лука в гипертонический раствор KNO_3 наблюдается сначала выпуклый, а потом колпачковый плазмолиз. При помещении же их в раствор сахарозы этого не происходит. Почему?
11. Живые клетки эпидермиса лука выдержали 10 мин в растворе 0,02% нейтрального красного, другую партию – 20 мин в растворе 0,05% индигокармина. По истечении указанного времени срезы промыли. Какова будет окраска и почему?
12. Где концентрируется эозин после проникновения в клетку: в цитоплазме или в вакуоли?

13. Семена фасоли перед посевом обработали раствором индигокармина, при этом около 70% зародышей окрасились в синий цвет. Какие выводы относительно всхожести семян можно сделать?

14. Чему равно осмотическое давление 0,1 М раствора глюкозы при 22°C?

15. Клетка погружена в раствор. Осмотическое давление клеточного сока 7 кПа, среды – 5 кПа. Куда пойдет вода? Рассмотрите три возможных случая.

16. Клетка находится в состоянии начинающегося плазмолиза. Чему равно осмотическое давление клеточного сока и тургорное давление этой клетки, если известно, что ее сосущая сила равна 5 кПа?

17. 0,3 М раствор сахарозы, 0,15 М раствор NaCl и 0,1 М раствор CaCl_2 обладают одинаковым осмотическим давлением. Почему?

Тема 3: Водный обмен растений

1. Сколько воды испарится из растения за 5 мин, если интенсивность транспирации 120 г/м²·ч, а поверхность листьев 240 см²?

2. На лист пеларгонии нанесли каплю спирта, бензола и ксилола. В двух последних случаях на листе появились прозрачные пятна. Почему?

3. С листовой поверхности древесного растения площадью 12 м² за 2 ч испарилось 3 кг воды. Чему равна интенсивность транспирации?

4. В сосуде с почвой вырастили растение и довели его до состояния устойчивого завядания. Определить коэффициент завядания, зная, что проба почвы из сосуда весом 5,16 г после высушивания при 100° стала весить 4,8 г.

5. Как изменится процент активного поглощения от общего при помещении растения в темноту, в условия повышенной влажности, интенсивного движения воздуха? Почему?

6. С поверхности побега, площадь листьев у которого 1,2 дм², испарилось на 4-й минуте 0,06 г воды. При тех же условиях со свободной водной поверхности площадью 20 см² за 2 ч испарилось 0,6 г воды. Определить относительную транспирацию.

7. За вегетационный период в растении накопилось 2,1 кг органического вещества, а испарилось 525 кг воды. Определить продуктивность транспирации. К какому экотипу (мезофит, ксерофит) относится растение?

8. Почему в жаркий день растения, несмотря на достаточное количество влаги в почве, подвядают, а в ночные часы тургор восстанавливается?

9. Рассчитать транспирационный коэффициент древесного растения, испарившего за вегетационный период 2 т воды, если за это время накопилось 10 кг сухого вещества. К какому экотипу по характеру водообеспеченности относится растение?

10. Транспирационный коэффициент равен 125 мл/г. Найти продуктивность транспирации. К какому экотипу по характеру водообеспеченности относится, данное растение?

11. Почему при помещении букета в вазу рекомендуется обновлять срез под водой?

12. Продуктивность транспирации растения равна 4 г/л. Найти транспирационный коэффициент.

13. Какая почва называется физиологически сухой? Какие виды почв можно назвать физиологически сухими?

14. Одно из двух одинаковых растений в глиняных горшках поставлено в кристаллизатор с водой 20⁰С, другое – с водой при 30⁰С. Какое из них будет более интенсивно поглощать воду, почему?

15. Опытами установлено, что растением за 1 ч испаряется 5 г воды, а поглощается 4,5 г. Какими условиями могло быть вызвано такое несоответствие?

16. Какие листья, верхнего или нижнего яруса, быстрее завядают при недостатке влаги в почве, почему?

17. Одно растение пеларгонии поместили на некоторое время в темноту, другое – во влажную камеру, третье – на проточный воздух. На нижнюю сторону листа среднего яруса каждого растения нанесли по капле спирта, бензина и ксилола. На листе, находившемся в темноте, прозрачные пятна в месте нанесения растворителей не обнаружены. На листе, помещенном в условия повышенной влажности, пятна образовались в месте нанесения всех трех растворителей. На листе, находившемся на проточном воздухе, прозрачное пятно появилось только в месте нанесения ксилола. Объяснить полученный результат.

18. Бумагу, пропитанную хлористым кобальтом, приложили к обеим сторонам молодого и зрелого листа пеларгонии. В первом случае порозовели куски бумаги, приложенные как к верхней, так и к нижней стороне, во втором ярче оказалась окраска бумаги, приложенной к нижней стороне. Почему?

Тема 4: Фотосинтез

1. У каких листьев, световых или теневых, толщина мезофилла и содержание хлорофилла выше и почему?

2. Какую роль играют фикоэритрин красных и фикоцианин сине-зеленых водорослей? Участвуют ли они в процессе фотосинтеза?

3. Один лист выдержан на синем, другой, такой же, на красном свете равной интенсивности. В каких лучах будет более активное поглощение CO₂?

4. С помощью каких приемов можно отделить ксантофиллы, каротины от других пигментов?

5. При помощи какой реакции можно доказать, что атом металла придает хлорофиллу зеленый цвет и что хлорофилл – сложный эфир?
6. Спиртовая вытяжка хлорофилла несколько дней стояла на хорошо освещенном окне. Что произошло с пигментами?
7. На каком свете, только на красном или на красном и синем, фотосинтез будет протекать более активно?
8. Как объяснить кажущееся «избыточное» содержание хлорофилла в листьях растений?
9. Послеомыления хлорофилла к вытяжке листа добавили равное количество бензина, встряхнули и дали отстояться. Какова будет окраска спиртового и бензинового слоя, почему?
10. После повторных заморозков осенью трава приобретает буровато-оливковую окраску. Как объяснить изменение окраски? Жизнеспособны ли такие растения?
11. Почему при хроматографии на бумаге в бензине каротин движется с фронтом растворителя, а ксантофиллы расположены ниже?
12. Почему при хроматографии на бумаге в бензине хлорофилл *a* находится выше хлорофилла *b*?
13. При хроматографии смеси пигментов на бумаге в бензине оказалось, что полосы ксантофиллов, хлорофилла *a* и *b* плохо отделены одна от другой. Какой растворитель следует добавить к бензину, чтобы добиться разделения полос, почему?
14. Как доказать необходимость света, углекислого газа для процесса фотосинтеза?
15. Каково положение главного максимума поглощения хлорофилла *b* в растворе, в живом листе, почему?
16. Два одинаковых листа выдержаны в полной темноте для обескрахмаливания. Затем один был освещен монохроматическим светом с длиной волны 680 нм, другой – в широкой области красной части спектра. Интенсивность световых потоков была одинакова. В каком листе окажется более высокое содержание крахмала?
17. Одна веточка элодеи освещена синим, другая – красным, третья – зеленым светом одинаковой интенсивности. В каких случаях будут быстрее выделяться пузырьки кислорода, почему?
18. Почему у многих растений в жаркие полуденные часы наблюдается не поглощение, а выделение CO_2 ?
19. Сколько органического вещества выработает растение за 15 мин, если известно, что интенсивность фотосинтеза составляет $20 \text{ мг/дм}^2\text{-ч}$, а поверхность листьев равна $2,5 \text{ м}^2$?
20. За 20 мин побег, листовая поверхность которого равна 240 см^2 , поглотил 16 мг CO_2 . Определить интенсивность фотосинтеза.

Тема 5: Минеральное питание

1. Почему при выращивании люпина в водной культуре на полной среде Кнопа и с исключением азота, фосфора или калия получаются примерно одинаковые показатели роста и развития растений?
2. В каких органах растений – листьях, одревесневших стеблях, семенах, запасющих тканях – больше зольных элементов, почему?
3. Какие из зольных элементов – К, Mg, Ca, P, Fe – содержатся в большем количестве в указанных выше органах?
4. В каких листьях, молодых или старых, больше зольных элементов; отличаются ли они по качественному составу, как именно, почему?
5. У растения, выращенного на почве с двойной дозой нитратов, определяли содержание их в корне, стебле и листьях с помощью дифениламина. Какие выводы о превращении нитратов можно сделать, если: а) ни в одном из органов нитраты не обнаружены; б) обнаружены в корне, в большом количестве в стебле и отсутствуют в листьях; в) не обнаружены в корне, в небольшом количестве обнаружены в стебле и листьях.
6. У растений с углеводным типом обмена (ячмень) и белковым (люпин), выращенных на одинаковом нитратном фоне в почве, с помощью дифениламина обнаружено различное содержание нитратов. Более высоким оно оказалось у люпина. Почему?
7. Зависит ли интенсивность восстановления нитратов в растении от развития его листовой поверхности? Почему? Какова эта зависимость?
8. Какие листья, верхние или нижние, проявляют более выраженные симптомы голодания по азоту, калию, фосфору? Почему?
9. Как объяснить хлороз растений на почве с большим содержанием извести?
10. В каких сочетаниях лучше использовать KNO_3 , K_2SO_4 , KCl , NH_4NO_3 , $(NH_4)_2SO_4$, $Ca(NO_3)_2$ в качестве источников азота и калия?
11. В какой форме усваиваются из почвы N, P, K, Mg, Ca, Cu, Fe, B, Mo? В состав каких структур и химических соединений клетки они входят? В каких процессах участвуют? Назвать физиологические нарушения, вызванные недостатком этих элементов. Каковы внешние признаки страдания растений при их недостатке?
12. Какие соединения, соли или хелаты железа, лучше вносить при недостатке последнего в почве?
13. Какие меры для устранения хлороза растений надо принять, если в почве имеется достаточное количество соединений железа, но в недоступном для растений состоянии?
14. При выяснении питательных достоинств почвы на одну делянку внесли калийное удобрение, на вторую – фосфорное, на третью – азотное, четвертую не удобряли (контроль). Наиболее высоким урожай оказался на третьей делянке, несколько ниже – на первой, а на второй

делянке и в контроле был одинаковым. Каких элементов не хватает в данной почве; почему?

15. При использовании $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ в качестве фосфорного удобрения под люпин и гречиху отмечается значительное повышение урожая, тогда как внесение этого удобрения под злаки эффекта не дает. Почему?

16. Почему при внесении в почву $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ усвоение фосфоритов злаками заметно улучшается?

17. Как поставить опыт, доказывающий наличие кислых корневых выделений у некоторых растений? Назвать эти растения.

Тема 6: Дыхание растений

18. В две пробирки налили одинаковое количество вытяжки растительной ткани. Во вторую пробирку добавили немного 20% HCl и прокипятили. Затем в обе пробирки внесли столько же реактива Фелинга, сколько и вытяжки, и вновь прокипятили. Какие выводы о содержании в материале редуцирующих и нередуцирующих сахаров можно сделать, если: а) в обеих пробирках цвет жидкости не изменился и осадка нет; б) в первой пробирке осадок отсутствует, а во второй появился; в) в первой и второй пробирках выпало в осадок одинаковое количество закиси меди; г) в первой пробирке количество осадка соответствует 2 баллам, во второй – 4 баллам.

19. Водный экстракт белков из клубней картофеля дал более четкую биуретовую реакцию, чем экстракт с помощью слабых нейтральных солей. Почему?

20. В непроросших семенах льна не обнаружены углеводы. При их прорастании появляется крахмал и растворимые сахара. Каково их происхождение?

21. В непроросших семенах фасоли много крахмала (4 балла). В прорастающих семенах количество его снижается почти вдвое, но содержание редуцирующих сахаров оказывается незначительным. Почему?

22. Какие запасные вещества преобладают в семенах большинства видов растений, почему?

23. Почему подмороженные клубни картофеля приобретают сладкий вкус?

24. В три пробирки налили одинаковое количество крахмального клейстера, добавили по 0,5 мл вытяжки амилазы и выдержали в течение 15 мин при 0, 35 и 100°C. После добавления йода продукты в первой пробирке дали фиолетовую окраску, во второй – желтую, в третьей – синюю. Объяснить полученный результат.

25. Изучали зависимость глубины гидролиза крахмала от времени действия фермента. Однако вместо ожидаемого последовательного изменения окраски образующихся под действием йода декстринов от фиолетовой через красную, оранжевую к желтой во всех пробирках был

голубовато-желтый цвет. В чем причина неудачи опыта? Игрет ли роль качество крахмала, а именно – соотношение составляющих его полимеров?

26. На пластинку из крахмально-желатиновой смеси поместили срезы сухих и набухших семян кукурузы и подсолнечника. Через 40 мин семена убрали и пластинку залили разбавленным раствором иода. Каков ожидаемый результат опыта, почему?

27. В каких органах дыхание протекает более интенсивно: листьях, цветах, стеблях, почках, в запасающей паренхиме?

28. В каких тканях интенсивность дыхания выше: в тапетуме пыльников или мякоти яблока; в кожуре, глазках или, запасающей паренхиме клубней, картофеля? Почему?

29. 15 г почек выделили за 30 мин 3 мг CO_2 . Определить интенсивность дыхания на 1 г сухого веса в час, если известно, что сухое вещество в почках составляет 40%.

30. Сколько CO_2 выделяет 1 кг семян за 10 суток, если известно, что интенсивность дыхания этих семян равна 0,1 мг CO_2 на 1 г сухого вещества в час (сухое вещество в семенах составляет 63%)?

31. Вредно ли в помещении содержать декоративные растения, поглощающие кислород, необходимый человеку? Какое количество кислорода поглотят растения общим весом 2 кг в комнате объемом 45 м³ за 10 ч, если известно, что средняя интенсивность их дыхания 12 мл O_2 на 1 г в сутки? Доказательство подтвердить расчетом.

32. На свету при 25° растение интенсивно поглощало CO_2 . При повышении температуры до 40° поглощение CO_2 сменилось его интенсивным выделением. Объяснить причину изменения газообмена.

33. Почему для лучшей сохранности овощей в хранилище, поддерживается низкая температура?

34. Каков будет состав запасных веществ семян, если их дыхательный коэффициент равен 0,3; 0,8; 1,0?

Тема 7: Рост и развитие растений

1. Почему низкорослые фенотипы растений (горох, кукуруза, фасоль и др.) сильно реагируют на обработку гиббереллином, а высокорослые слабо?

2. Почему при удалении верхушки побега трогаются в рост ниже расположенные боковые почки и снимается апикальное доминирование?

3. Как объяснить появление и быстрый рост поросли после спиливания дуба, тополя, осины и других лиственных деревьев и почему нет такой поросли у сосны и ели?

4. Почему при обрезке деревьев и кустарников они становятся гуще, т.е. количество боковых ветвей увеличивается?

5. Как селекционеры добиваются быстрого роста листьев в начале вегетации растений?

6. Из семян обычных растений (яблони, сливы, вишни, дуба и других) можно вырастить карликовые деревья высотой всего 50–80 см, имеющих возраст десятки и даже сотни лет, способных цвести и формировать плоды. Передаётся ли их карликовость по наследству?

7. Когда растения растут быстрее днём или ночью?

8. Одинакова ли оптимальная температура для роста растений в течении дня и ночи?

9. Если перенести цветы (маки, тюльпаны и другие) из холодного помещения в более теплое, то они распускаются. Почему это происходит?

10. Какие анатомические изменения происходят в черешке листьев перед их опадением?

11. Какие физиологические изменения происходят в листьях при их опадении?

12. Почему вблизи уличных фонарей опадение листьев осенью замедляется?

13. Можно ли искусственным путём затормозить опадение листьев?

14. Можно ли искусственным путём ускорить опадение листьев?

15. Почему вблизи подземных теплотрасс листья на деревьях дольше сохраняют зелёную окраску и опадают позже?

16. Оказывает ли влияние продолжительность освещения на зацветание различных видов растений?

17. Хризантемы – цветы осени. Можно ли вызвать цветение хризантем летом?

Тема 8: Физиологические основы устойчивости растений

1. Какие листья быстрее завядают при почвенной засухе: верхние или нижние? Пояснить.

2. Чем объяснить накопление свободных аминокислот при засухе?

3. Как влияет повышение вязкости протоплазмы на жароустойчивость растений?

4. Как влияет подсушивание семян на свойства протоплазмы и жароустойчивость растений?

5. Тюльпаны относятся к группе растений, имеющих низкую засухоустойчивость. Как объяснить произрастание и цветение этих растений в пустыне?

6. Засуха и засоление в какой-то степени сходно влияют на поглощение воды растениями. Чем это объяснить?

7. Назовите основные физиологические отличия засухоустойчивых сортов от неустойчивых.

8. Многие овощеводы избегают проводить полив растений в жаркие дневные часы, мотивируя тем, что появившиеся капли воды на листьях вызывают их ожоги. Можно ли поливать растения в жаркое

дневное время или следует ждать приближения вечера, когда действие солнечных лучей уменьшится?

9. Растения пшеницы погибают при температуре 49°C в течение 10 мин. Кактусы же переносят без ущерба более высокую температуру (до 65°C). Чем можно объяснить высокую жароустойчивость суккулентов?

10. Почему суккуленты плохо переносят обезвоживание?

11. Какая фаза роста клеток более заметно подавляется при засухе?

12. Листья двух видов растений были подвергнуты обезвоживанию. Листья первого растения погибли, листья второго сохранили жизнеспособность. Какое свойство протоплазмы в этом опыте имело решающее значение?

13. Нагревание клетки до 50°C не повредило клеточную вакуоль. Остальное содержимое клетки погибло. Какой слой протоплазмы оказался более устойчивым?

14. При тепловом воздействии гибель листьев верхнего яруса наступила при 45°C , гибель нижнего – при 40°C . Каким свойством протоплазмы можно объяснить полученный результат?

15. Настоящие ксерофиты жароустойчивы и способны выносить обезвоживание. Чем объяснить подобную устойчивость?

16. Почему ксерофиты с глубоко проникающей корневой системой имеют низкую эластичность протоплазмы, не обладают высокой жароустойчивостью и не выносят сильного обезвоживания?

17. На одинаковой почве произрастают растения огурца и пшеницы. Устойчивое завядание наступает у огурца при влажности почвы 16,5% от сухой массы почвы, у пшеницы при 14,2%. Чем это объяснить?

Тесты для самоконтроля

1. Макроэлементы выполняют следующие функции у растений:

- структурную;
- регуляторную;
- структурную и регуляторную.

2. Микроэлементы выполняют следующие функции:

- структурную;
- регуляторную;
- структурную и регуляторную.

3. Растения усваивают азот в форме:

- органической;
- органической и минеральной;
- минеральной.

4. Недостаток азота сказывается прежде всего на процессе:

- синтеза энергии;

- транспорта;
- роста.

5. В почве органический азот подвергается процессу:

- химического восстановления;
- аммонификации;
- нейтрализации.

6. Процесс, при котором в почве образуется NH_3^+ , называется:

- аммонификация;
- азотфиксация;
- денитрификация.

7. Процесс биологической азотфиксации происходит с участием:

- нитрифицирующих бактерий;
- *p.Rhizobium*
- нитратредуктазы.

8. Фермент, осуществляющий процесс биологической азотфиксации называется:

- дегидрогеназа;
- изоцитралиаза;
- нитрогеназа.

9. Источником энергии для биологической фиксации азота у высших растений является процесс:

- β -окисления;
- брожения;
- фотосинтеза;
- дыхания.

10. Азотфиксирующей способностью обладает:

- азоферредоксин;
- молебдоферредоксин;
- комплекс азоферредоксина и молебдоферредоксина.

11. Фермент, осуществляющий биологическую азотфиксацию активен только при:

- наличии N_2 ;
- наличии O_2 ;
- отсутствии O_2 .

12. Белок, защищающий азотфиксирующий фермент от разрушения, называется:

- гемоглобин;
- цитохром;
- леггемоглобин;

13. В образовании бактериоида принимают участие:

- этилен;
- ауксины;
- гиббереллины.

14. Что не поступает в строму хлоропластов, а постоянно циркулирует в ней:

- | | |
|-------------------|-------------|
| а – CO_2 | в – пентозы |
| б – АТФ | г – NaDPH |

15. Побочным продуктом фотосинтеза являются:

- | | |
|------------------|-------------------|
| а – АТФ | в – CO_2 |
| б – O_2 | г – NaDPH |

16. АТФ-синтетаза не является:

- | | |
|---------------|-----------------------|
| а – белком | в – протонным каналом |
| б – ферментом | г – углеводом |

17. Каротиноиды – это пигменты:

- а – синего цвета
- б – красного и желтого цвета
- в – красного, синего цвета
- г – красного, оранжевого и желтого цвета

18. Каротиноиды бывают:

- а – каротины
- б – ксантофиллы
- в – а + б

19. Газообмен при фотосинтезе:

- а – O_2 поглощается, CO_2 выделяется
- б – O_2 и CO_2 выделяются в разных пропорциях
- в – O_2 выделяется, CO_2 поглощается

20. Причиной фотохимической активности каротиноидов является:

- а – изолированная химическая природа
- б – наличие иононовых колец
- в – наличие системы сопряженных одинарных и двойных связей

21. Фотосистемы никогда не располагаются:
 а – на тилакоидной мембране гран
 б – на внешней мембране хлоропластов
 в – на тилакоидной мембране стромы
22. Какой из комплексов ЭТЦ дыхания работает при окислении сукцината:
 а – I г – III
 б – II д – IV
 в – Q
23. Какой из переносчиков электронов в ЭТЦ дыхания имеет липофильную природу:
 а – цитохромоксидаза в – цитохром С
 б – белок FeS г – убихинон
24. Способность окислять экзогенный NADPH^+ присуща:
 а – всем растительным клеткам
 б – растительным клеткам специализированных тканей
 в – всем растительным и животным клеткам
25. Альтернативная оксидаза присуща:
 а – всем растительным клеткам
 б – растительным клеткам специализированных тканей
 в – всем растительным и животным клеткам
26. Анатомическое отличие цикла Хэтча-Слэка-Карпилова от цикла Кальвина-Бенсона заключается в том, что он протекает:
 а – в клетках обкладки сосудистых пучков
 б – в клетках губчатого мезофилла
 в – в клетках губчатого и столбчатого мезофилла
 г – в клетках мезофилла и обкладки сосудистых пучков.
27. Физиологическое отличие цикла Хэтча-Слэка-Карпилова от цикла Кальвина-Бенсона заключается в том, что он протекает при:
 а – активности РДФ-карбоксилазы
 б – активности РДФ и ФЕП-карбоксилаз
 в – активности ФЕП-карбоксилазы
 г – активности оксидазы
28. Листья какой площади являются донорами ассимилятов на растении:
 а – достигшие 30 % от максимальной площади
 б – достигшие 60 % от максимальной площади
 в – достигшие 100 % от максимальной площади

29. Какие органические вещества являются основным дыхательным субстратом у растений, если ДК=1,2:
- | | |
|------------|--------------------------|
| а – белки | в – углеводы |
| б – липиды | г – органические кислоты |
30. Какое из уравнений дыхания является верным?
- | |
|---|
| а – $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \uparrow$ |
| б – $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{CO}_2$ |
| в – $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{CO}_2 + \text{E}$ |
31. Автором перекисной теории дыхания является:
- | | |
|-------------------|------------------|
| а – Т.Н. Соссюр | в – О.Г. Варбург |
| б – В.И. Палладин | г – А.Н. Бах |
32. Генетическую связь дыхания с брожением установил:
- | | |
|-------------------|------------------|
| а – В.И. Палладин | в – Л. Пастер |
| б – Г.Виланд | г – С.П.Костычев |
33. Биохимическая связь дыхания с брожением осуществляется через:
- | |
|-----------------------------|
| а – этанол |
| б – пировиноградную кислоту |
| в – уксусную кислоту |
| г – молочную кислоту |
34. Какой биохимический процесс объединяет дыхание с брожением:
- | |
|------------------------------------|
| а – спиртовое брожение |
| б – пентозофосфатный цикл; |
| в – гликолиз; |
| г – окислительное фосфорилирование |
35. Какие из нижеперечисленных ферментов не являются ферментами дыхания:
- | | |
|--------------------|----------------|
| а – каталаза; | г – оксидазы; |
| б – дегидрогеназы; | д – оксигеназы |
| в – карбоксилазы; | |
36. Какие из ферментов относятся к анаэробным дегидрогеназам:
- | | |
|-------------------------|-----------------------|
| а – лактатдегидрогеназа | в – пероксидаза |
| б – цитохромоксидаза | г – полифенолоксидаза |
37. Какие из ферментов относятся к оксидазам:
- | | |
|---------------------------|----------------------|
| а – алкогольдегидрогеназа | в – пероксидаза |
| б – липоксигеназа | г – аскорбатоксидаза |

38. Какие из ферментов имеют в качестве простетической группы FAD?
а – малатдегидрогеназа
б – сукцинатдегидрогеназа
в – цитохромоксидаза
39. Какой из путей превращения органических веществ не относится к реакциям расщепления:
а – гликолиз
б – азотфиксация
в – брожение
г – апотомический путь
40. В каком из путей расщепления органических веществ высокоэнергетическим продуктом является только NaDPH?
а – гликолиз
б – глиоксилатный цикл
в – ПФЦ
г – брожение
41. Процесс субстратного фосфорилирования имеет место в:
а – молочнокислом брожении
б – пентозофосфатном цикле
в – гликолизе
г – глиоксилатном цикле

3.2 Вопросы для подготовки к зачету

1. Место физиологии растений в системе наук.
2. Задачи физиологии растений. Методы исследования.
3. Основные функции растительного организма, их механизмы и регуляция на разных уровнях организации растительного организма.
4. Основные этапы развития физиологии растений.
5. Значение физиологических исследований растений в решении проблем экологии. Роль изучения физиологии растений в подготовке учителя биологии средней школы.
6. Химическая организация растительной клетки.
7. Основные структурные компоненты растительной клетки.
8. Клеточная оболочка, ее структура. Функции клеточной оболочки. Плазмодесмы. Особенности их строения и функционирования.
9. Основные свойства цитоплазмы.
10. Влияние внешних условий на свойства цитоплазмы.
11. Структура и функции мембран.
12. Понятие об основных системах жизнедеятельности клетки.
13. Основные принципы регуляторных механизмов клетки.
14. Эволюция растительной клетки.

15. Формы воды в растительной клетке. Функции воды в растении. Структура и свойства воды.
16. Поступление воды в растительную клетку.
17. Растительная клетка как осмотическая система.
18. Осмотическое давление. Изменение осмотических показателей в зависимости от насыщенности клеток водой.
19. Поступление ионов в растительную клетку.
20. АТФ-азы.
21. Эндо- и экзоцитоз.
22. Поступление воды в растение.
23. Возникновение градиента водного потенциала как движущей силы поступления и передвижения.
24. Корневое давление. Механизм корневого давления.
25. Передвижение воды по растению. Понятие о когезии и адгезии. Влияние внешних условий на поступление воды через корневую систему.
26. Транспирация. Устьичная и кутикулярная регуляция транспирации. Показатели транспирации
27. Влияние внешних условий на движение устьиц. Типы движения устьиц. Особенности суточного хода движения устьиц у разных растений..
28. Влияние на транспирацию внешних условий: влажности воздуха, температуры, света, влажности почвы, ветра. Суточный ход процесса транспирации.
29. Физиологические основы орошения.
30. Физиология поливных растений.
31. Эволюция водообмена у растений.

3.3 Вопросы для подготовки к экзамену

1. Физиология растений как экспериментальная наука. Задачи физиологии растений, ее роль в подготовке учителя биологии. Методы исследований.
2. Основные функции растительного организма, их механизмы и регуляция на разных уровнях организации растительного организма.
3. Значение физиологических исследований в решении проблем экологии. Роль физиологии растений в подготовке учителя биологии.
4. Основные структурные компоненты клетки, их функции.
5. Клеточная оболочка, ее структура и функции.
6. Основные свойства цитоплазмы.
7. Основные принципы регуляторных механизмов клетки.
8. Химический состав биомембран. Значение и функции биомембран.

9. Понятие об основных системах жизнедеятельности клетки – информационной, двигательной, транспортной, метаболической, энергетической.

10. Термодинамические основы водообмена. Растительная клетка как осмотическая система.

11. Поступление воды в растительную клетку. Формы воды в растительной клетке. Функции воды в растении.

12. Поступление и передвижение воды в растении. Верхний и нижний двигатели водного тока. Корневое давление, его механизмы.

13. Транспирация, ее виды, влияние внешних условий.

14. Роль отдельных элементов в физиологических процессах клетки. Признаки недостаточности отдельных элементов в растении.

15. Поступление ионов в растительную клетку. Пассивное и активное поступление ионов. АТФ-азы.

16. Особенности питания растений азотом. Пути восстановления нитратов в растении. Цикл Д.Н. Прянишникова. Проблема накопления нитратов в растениях, пути ее решения.

17. Усвоение молекулярного азота. Биологическая азотфиксация.

18. Физиологические основы применения удобрений.

19. Разные уровни организации фотосинтетического аппарата. Лист как орган фотосинтеза.

20. Хлоропласты, роль в процессе фотосинтеза. Химический состав, структура, функциональное значение.

21. Хлорофиллы, химическая структура, распространение в растительном мире, химические и физические свойства. Этапы биосинтеза хлорофиллов.

22. Каротиноиды, химическое строение, свойства, функции.

23. Фикобилины, особенности строения, функции.

24. Фитохромная система растений.

25. Понятие о фотосинтетической единице, фотосистемах и реакционном центре. Поглощение квантов света и возбуждение хлорофилла. Миграция энергии.

26. Фотохимический этап фотосинтеза, его сущность.

27. Фотоокисление воды, выделение кислорода.

28. C_3 -путь фотосинтеза (цикл Кальвина), его механизмы.

29. Фотодыхание, его механизм и значение.

30. C_4 -путь фотосинтеза. Варианты кооперативного фотосинтеза.

31. Особенности САМ-фотосинтеза.

32. Продукты фотосинтеза. Пути повышения продуктивности фотосинтеза.

33. Выход ассимилятов из хлоропластов и транспорт их в растении. Этапы и механизмы передвижения органических веществ по флоэме.

34. Общая характеристика вторичных метаболитов, классификация. Особенности вторичных метаболитов растений, их функции.
35. Биологическое окисление, его значение. Пути дыхательного обмена.
36. Гликолиз, его суть и энергетический выход.
37. Генетическая связь дыхания и брожения.
38. Субстратное фосфорилирование.
39. Значение аэробной стадии дыхания. Цикл Кребса.
40. Электронтранспортная цепь дыхания. Окислительное фосфорилирование. Образование мембранного потенциала, его значение для клетки.
41. Альтернативные немитохондриальные ЭТЦ. Нефосфорилирующее окисление.
42. Пентозофосфатный путь дыхания. Его химизм и значение.
43. Цикл Кребса-Корнберга.
44. Дыхание и фотосинтез как основные энергетические процессы растительной клетки. Сопоставление этих процессов, черты сходства и различия.
45. Влияние внешних и внутренних факторов на интенсивность процесса дыхания. Пути регуляции дыхания.
46. Генерация АТФ, гипотезы и механизмы. Хемиосмотическая теория сопряжения окисления и фосфорилирования.
47. Этапы развития растений. Развитие как развертывание генетической программы. Влияние внешних условий на скорость развития растений. Яровизация. Фотопериодизм.
48. Теория циклического старения и омоложения растений (по Н.П. Кренке).
49. Большая кривая роста. Рост клеток как основа роста многоклеточного организма. Три фазы роста клеток.
50. Движения растений. Классификация двигательных реакций растений. Ростовые движения растений.
51. Фитогормоны как основные регуляторы процесса роста и развития. Общие представления о гормонах. Основные группы фитогормонов.
52. Гормональная теория цветения.
53. Гормональная регуляция покоя и прорастания семян.
54. Физиологическая природа покоя у растений и его адаптивная функция. Покой глубокий и вынужденный. Покой как необходимый этап онтогенеза. Покой семян. Покой почек. Регуляция процесса покоя.
55. Стресс у растений. Механизмы устойчивости и надежности у растений. Уровни регуляции стрессовых реакций у растений.

56. Морозоустойчивость (работы И.И. Туманова). Методы определения морозоустойчивости. Зимостойкость. Выпревание, вымокание, выпирание растений. Холодоустойчивость.

57. Физиологические основы устойчивости растений к засухе. Изменения физиолого-биохимических процессов в тканях растения в условиях обезвоживания.

58. Особенности водного обмена различных экологических групп растений.

59. Физиолого-биохимические основы устойчивости растений к патогенам (иммунитет).

60. Солеустойчивость. Галофиты и их типы.

4. ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ

4.1. Учебная программа по дисциплине

Учебная программа учреждения высшего образования по учебной дисциплине «Физиология растений» для специальности 6-05-0113-03 Природоведческое образование (биология и химия); 6-05-0113-03 Природоведческое образование (биология и география). Доступна в репозитории БГПУ. <http://elib.bspu.by/handle/doc/67118>

4.2. Примеры решения задач

1. Почему у растений жарких сухих мест обитания вязкость цитоплазмы, как правило, выше, чем у мезофитов?

Ответ:

Это связано с предотвращением потерь воды, связанных с транспирацией. Увеличивается количество связанной (осмотически- и коллоидносвязанной) и снижается доля свободной воды.

2. При погружении листочка элодеи в гипертонический раствор оказалось, что в клетках верхушки листа плазмолиз наступил на 20-й минуте, основания – только через час. Почему?

Ответ:

Это связано с вязкостью цитоплазмы, обусловленной различным возрастом клеток основания и верхушки. Рост листа происходит в данном случае верхушкой. Поэтому у основания – клетки более старые, а вязкость высокая (малая оводненность и большое количество низкомолекулярных метаболитов, образованных в процессах катаболизма), тогда как у верхушки – клетки более молодые, с более низкой вязкостью. Чем вязкость цитоплазмы выше, тем больше время плазмолиза (это косвенный показатель, по которому оценивают вязкость).

3. Клетка находится в состоянии начинающегося плазмолиза. Чему равно осмотическое давление клеточного сока и тургорное давление этой клетки, если известно, что ее сосущая сила равна 5 кПа?

Решение:

Сосущая сила – это сила, с которой клетка поглощает воду:

$$S = P - T,$$

где S – сосущая сила, P – осмотическое давление, T – тургорное давление.

В состоянии начинающегося плазмолиза тургорное давление (T) равно 0, а, следовательно, $S = P = 5$ кПа.

Ответ: $P = 5$ кПа, $T = 0$.

4. В 6 сосудов налиты растворы сахарозы с концентрациями: 0,1; 0,2; 0,4; 0,6; 0,8 и 1,0 М. В эти растворы поместили полоски, вырезанные

из картофельного клубня, длина которых до погружения составляла 40 мм. Через 30 минут длина полосок оказалась равной 42,40, 38, 35, 35 и 35 мм соответственно. Как объяснить полученные результаты? Почему длина полосок оказалась одинаковой в трех последних растворах?

Ответ:

Концентрация растворов может быть гипотонической, гипертонической и изотонической по отношению к осмотическому давлению в клетках растений.

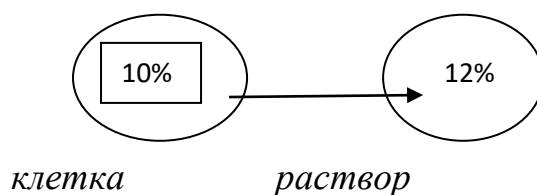
При погружении в гипотонические растворы длина полосок возрастает, в гипертонические – уменьшается, в изотонические – не изменяется.

В связи с этим раствор с концентрацией 0,1М является гипотоническим, с 0,2 М – изотоническим, а остальные – гипертоническими. В трех последних случаях одинаковая длина полосок обусловлена тем, что вода по градиенту водного потенциала устремляется туда, где ее концентрация меньше – из клетки в раствор. В результате наступает плазмолиз. Начиная от концентрации 0,6М и выше, наступает стойкий плазмолиз, при котором из клетки выходит максимальное количество воды, и длина полосок, соответственно, становится одинаковой.

5. После погружения кусочка растительной ткани в 10% раствор сахарозы концентрация последнего осталась без изменений. В какую сторону изменится концентрация 12% раствора сахарозы при погружении в нее этой ткани? Почему?

Ответ:

Если концентрация растительной ткани и раствора сахарозы осталась без изменений, то, соответственно, они равны 10%.



Известно, что чем выше концентрация раствора, тем меньше в нем концентрация воды, и наоборот.

При погружении ткани с концентрацией сахарозы 10% в раствор с концентрацией 12% вода из ткани будет вытекать в раствор по градиенту своей концентрации, и, следовательно, концентрация раствора будет снижаться.

6. Корни одинаковых сеянцев погружены в сосуды с растворами безвредных солей. Осмотическое давление растворов 0,1; 0,3; 0,5 и 0,7 МПа. Как будет происходить всасывание воды сеянцами, если осмотическое давление клеточного сока корневых волосков этих

растений составляет 0,5 МПа?

Ответ:

Концентрация растворов может быть гипотонической, гипертонической и изотонической по отношению к осмотическому давлению в клетках растений. При погружении клеток в гипотонические растворы (с концентрацией воды выше, чем в клетках) происходит всасывание воды клетками. При погружении клеток в гипертонические растворы (с концентрацией воды ниже, чем в клетках) происходит выделение воды из клеток. При погружении в изотонические растворы скорость всасывания равна скорости выделения воды.

Если сеянцы с осмотическим давлением клеточного сока в корневых волосках 0,5 МПа погрузить в растворы 0,1 и 0,3 МПа (гипотонические по отношению к клеточному соку), то будет наблюдаться поглощение воды, в раствор 0,5 МПа (изотонический) – заметных изменений не произойдет, в раствор 0,7 МПа (гипертонический) – сеянцы будут терять воду и засыхать.

7. Один лист выдержан на синем, другой, такой же, на красном свете равной интенсивности. В каких лучах поглощение CO_2 будет более активное?

Ответ:

Фотосинтез наиболее активно идет на красном свете, следовательно на красном свете поглощение CO_2 будет более активное.

8. С помощью каких приемов можно отделить ксантофиллы и каротины от других пигментов?

Ответ:

Для отделения ксантофиллов можно использовать жидкостную хроматографию по Краусу, которая демонстрирует различную растворимость пигментов в полярных и неполярных растворителях. Для этого к 2-3 мл спиртовой вытяжки пигментов добавляют равное количество бензина, встряхивают, вносят 2-3 капли воды (для лучшего разделения слоев), снова осторожно встряхивают (сильное встряхивание нежелательно, так как образуется стойкая эмульсия и раствор становится мутным) и дают отстояться. В результате происходит разделение содержимого пробирки на два слоя: верхний – бензиновый слой, окрашенный в зеленый цвет, содержит хлорофилл, а также каротин; нижний – спиртовой слой, окрашенный в желтый цвет благодаря наличию ксантофиллов. С помощью делительной воронки отделяют ксантофиллы от других пигментов.

Для отделения каротинов используют реакцию омыления. К 2-3 мл спиртовой вытяжки пигментов добавляют 2-3 капли 2% раствора щелочи, многократно встряхивают пробирку для лучшего контакта пигментов со щелочью, приливают равный объем бензина, снова

осторожно встряхивают, вносят 1-2 капли воды, встряхивают и дают отстояться, пока не произойдет четкое расслоение смеси на две зоны: верхнюю – желтого цвета, содержащую каротин, и нижнюю – зеленого цвета, содержащую калиевую соль хлорофилла. С помощью делительной воронки отделяют каротины от других пигментов.

9. При хроматографии смеси пигментов на бумаге в бензине оказалось, что полосы ксантофиллов, хлорофилла *a* и *b* плохо отделены одна от другой. Какой растворитель следует добавить к бензину, чтобы добиться разделения полос? Почему?

Ответ:

*Бензин – это неполярный растворитель, следовательно, надо добавить полярный – спирт или ацетон. Лучшие всего растворяется хлорофилл *b*, затем хлорофилл *a* и хуже – ксантофиллы.*

10. Два одинаковых листа выдержаны в полной темноте для обескрахмаливания. Затем один был освещен монохроматическим светом с длиной волны 680 нм, другой – в широкой области красной части спектра. Интенсивность световых потоков была одинакова. В каком листе окажется более высокое содержание крахмала?

Ответ:

Более интенсивно будет протекать фотосинтез в широкой области красной части спектра, т.к. работают две фотосистемы. Отсюда и более интенсивное протекание световых реакций, и выход конечных продуктов фотосинтеза. А при длине волны 680 нм работает только фотосистема II.

11. При освещении, составляющем около 1% от полного солнечного, листья клена поглощают CO_2 , листья дуба выделяют его, у листьев ивы не наблюдается ни выделения, ни поглощения CO_2 . Объясните причину наблюдаемого явления.

Ответ:

Если растения поглощают CO_2 , то идет процесс фотосинтеза. Если выделяют CO_2 , то идет процесс дыхания. Если нет ни выделения, ни поглощения CO_2 – процессы фотосинтеза и дыхания скомпенсированы.

При 1% от полного солнечного освещения у теневыносливых растений (клен) протекает процесс фотосинтеза, у светолюбивых растений (дуб) – процесс дыхания, у нейтральных растений (ива) – процессы скомпенсированы.

12. На свету у зеленого листа, который находился в атмосфере лишенной CO_2 , отмечается флюоресценция, тогда как в присутствии CO_2 флюоресценция прекращается. Как можно объяснить это явление?

Ответ:

Под действием света молекула хлорофилла переходит в возбужденное состояние, а возврат ее к обычному состоянию сопровождается излучением ранее поглощенной энергии в виде красной флуоресценции, тепловой энергии, миграции энергии и превращением ее в энергию химических связей. В присутствии CO_2 флуоресценция прекращается, так как большая часть энергии возбуждения идет на энергию химических связей и протекание темновых реакций фотосинтеза. При отсутствии CO_2 протекание темновых реакций невозможно.

13. Клетка погружена в раствор с осмотическим давлением 5 МПа. Осмотическое давление клеточного сока 7 МПа. В каком направлении пойдет вода? Почему?

Решение:

В данном случае возможны три варианта:

I. Вода пойдет в клетку, если клетка водой не насыщена (например, находится в состоянии плазмолиза).

Направление движения воды определяет водный потенциал (вода движется по градиенту водного потенциала, т.е. в сторону его более отрицательной величины). В клетке водный потенциал определяется осмотическим потенциалом (ψ_s) и потенциалом давления (ψ_p): $-\psi_b = -\psi_s + \psi_p$. В растворе водный потенциал определяется только осмотическим потенциалом: $-\psi_b = -\psi_s$.

Осмотический потенциал – показатель, равный по величине, но обратный по знаку осмотическому давлению. Значит осмотический потенциал клеточного сока равен –7 МПа, а раствора –5 МПа.

В состоянии не полного насыщения клетки водой $\psi_p = 0$, а ее водный потенциал равен –7 МПа ($-7 = -7 + 0$). Водный потенциал раствора равен –5 МПа. Следовательно, вода пойдет от большего водного потенциала (–5 МПа) к меньшему (–7 МПа), т.е. в клетку.

II. Вода пойдет из клетки, если клетка насыщена водой (например, находится в состоянии тургора).

В состоянии тургора клеточная оболочка растягивается до такого предела, что осмотический потенциал полностью уравнивается потенциалом давления, и водный потенциал клетки становится равным 0 ($0 = -7 + 7$). При погружении такой клетки в раствор с водным потенциалом –5 МПа (с осмотическим давлением 5 МПа, см. объяснение выше), вода пойдет от большего водного потенциала (0 МПа) к меньшему (–5 МПа), т.е. из клетки.

Надо отметить, что вода пойдет из клетки, если потенциал давления в клетке будет находиться в пределах от 3 до 7 МПа.

III. Вода может никуда не пойти, если водные потенциалы клетки и раствора будут уравновешены. Это возможно в том случае, если в клетке находится такое количество воды, что создается потенциал давления равный 2 МПа. Тогда водный потенциал клетки будет

равен -5 МПа ($-5 = -7 + 2$). При погружении такой клетки в раствор с водным потенциалом -5 МПа, мы не будем наблюдать движения воды, т.к. водные потенциалы клетки и раствора имеют одинаковую величину (-5 МПа).

Рассчетные задачи

Задача 1

С листовой поверхности древесного растения площадью 12 м^2 за 2 ч испарилось 3 кг воды. Чему равна интенсивность транспирации?

Решение:

Интенсивность транспирации – это количество воды (P , г), испаренное растением с единицы площади (S , дм^2) за единицу времени (t , ч):

$$И_{тр} = \frac{P}{S \cdot t}, \text{ г/дм}^2 \cdot \text{ч}$$

Подставив данные задачи в уравнение, получим:

$$И_{тр} = \frac{3 \text{ кг}}{12 \text{ м}^2 \cdot 2 \text{ ч}} = \frac{3000 \text{ г}}{1200 \text{ дм}^2 \cdot 2 \text{ ч}} = 1,25 \text{ г/дм}^2 \cdot \text{ч}$$

Ответ: $1,25 \text{ г/дм}^2 \cdot \text{ч}$.

Задача 2

При наличии листовой поверхности площадью $1,5 \text{ дм}^2$ побег испарил за 5 мин $0,08 \text{ г}$ воды. При тех же условиях со свободной поверхности площадью 25 см^2 за 2 ч испарилось $0,6 \text{ г}$ воды. Определите относительную транспирацию.

Решение:

Относительная транспирация – это отношение воды, испаряемой листом ($И_{тр}$, $\text{г/дм}^2 \cdot \text{ч}$), к воде, испаряемой со свободной поверхности той же площади за один и тот же промежуток времени ($И_{св.исп.}$, $\text{г/дм}^2 \cdot \text{ч}$):

$$И_{отн} = \frac{И_{тр}}{И_{св.исп.}}$$

Находим интенсивность транспирации:

$$И_{тр} = \frac{P}{S \cdot t} = \frac{0,08 \text{ г} \cdot 60^*}{1,5 \text{ дм}^2 \cdot 5 \text{ мин}} = 0,6 \text{ г/дм}^2 \cdot \text{ч}$$

* коэффициент «60» используем для перевода минут в часы

Находим интенсивность испарения со свободной поверхности:

$$И_{св.исп.} = \frac{P}{S \cdot t} = \frac{0,6 \text{ г}}{25 \text{ см}^2 \cdot 2 \text{ ч}} = \frac{0,6 \text{ г}}{0,25 \text{ дм}^2 \cdot 2 \text{ ч}} = 1,2 \text{ г/дм}^2 \cdot \text{ч}$$

Подставив данные задачи в исходное уравнение, получим:

$$Иотн = \frac{0,6}{1,2} = 0,5.$$

Ответ: 0,5.

Задача 3

Продуктивность транспирации растения равна 4 г/л. Найти транспирационный коэффициент.

Решение:

Транспирационный коэффициент – это количество воды (в г), затраченное растением на образование 1 г сухой массы.

Продуктивность транспирации – величина обратная транспирационному коэффициенту – количество граммов сухой массы, образовавшейся при испарении 1 л (кг) воды.

Из условия задачи следует, что растение образовало 4 г сухого вещества при испарении 1 л воды.

Значит, на образование 1 г сухого вещества растение затратит x л воды.

Исходя из полученной пропорции, $x = \frac{1 \cdot 1}{4} = 0,25$ л/г (или 250 мл/г)

Ответ: 0,25 л/г.

Задача 4

За 20 мин растение, листовая поверхность которого составляет 250 см², поглотило 15 мг СО₂. Определите интенсивность фотосинтеза.

Решение:

Интенсивность процесса фотосинтеза может быть выражена в различных единицах, но для решения данной задачи используется следующее определение: интенсивность фотосинтеза (Φ_{CO_2}) – это количество углекислого газа (P , мг), ассимилированного растением за 1 час (t) 1 дм² листовой площади (S):

$$\Phi_{CO_2} = \frac{P}{S \cdot t}, \text{ мг/дм}^2 \cdot \text{ч}$$

Подставив данные задачи в уравнение, получим:

$$\Phi_{CO_2} = \frac{15 \text{ мг}}{250 \text{ см}^2 \cdot 20 \text{ мин}} = \frac{15 \text{ мг} \cdot 60^*}{2,5 \text{ дм}^2 \cdot 20 \text{ мин}} = 18 \text{ мг/дм}^2 \cdot \text{ч}, \text{ где}$$

* 60 – коэффициент для перевода минут в часы.

Ответ: 18 мг/дм²·ч.

Задача 5

В течение часа побег с листовой поверхностью 2 м² выделил 1,1 мг кислорода и поглотил 0,9 мг углекислого газа. Определите фотосинтетический коэффициент.

Решение:

Фотосинтетический коэффициент – это отношение количества выделенного кислорода к количеству поглощенного углекислого газа:

$$\Phi K = \frac{V_{O_2}}{V_{CO_2}},$$

$$V_{O_2} = \frac{m_{O_2} \cdot V_M}{M_{O_2}} = \frac{1,1 \text{ мг} \cdot 22,4 \text{ дм}^3/\text{моль}}{32 \text{ г/моль}} = \frac{0,0011 \text{ г} \cdot 22,4 \text{ дм}^3/\text{моль}}{32 \text{ г/моль}} = 0,00077 \text{ дм}^3$$

$$V_{CO_2} = \frac{m_{CO_2} \cdot V_M}{M_{CO_2}} = \frac{0,9 \text{ мг} \cdot 22,4 \text{ дм}^3/\text{моль}}{44 \text{ г/моль}} = \frac{0,0009 \text{ г} \cdot 22,4 \text{ дм}^3/\text{моль}}{44 \text{ г/моль}} = 0,00046 \text{ дм}^3$$

Подставим в исходное уравнение полученные данные:

$$\Phi K = \frac{0,00077 \text{ дм}^3}{0,00046 \text{ дм}^3} = 1,7$$

Ответ: 1,7, значит в процессе фотосинтеза образуются жиры.

Задача 6

Рассчитайте энергетический выход полного аэробного окисления 1 молекулы сахарозы.

Решение:

Чтобы стать субстратом дыхания, сахароза гидролизуеться до глюкозы (1 молекула сахарозы → 2 молекулы глюкозы).

Известно, что в результате гликолитического пути окисления 1 молекулы глюкозы образуется 38 молекул АТФ:

в анаэробную фазу (гликолиз) – 8 АТФ,

в аэробную фазу – 30 АТФ, из них:

на стадии окислительного декарбоксилирования ПВК – 6 АТФ,

в цикле Кребса – 24 АТФ.

Следовательно, окисление 2 молекул глюкозы будет сопровождаться образованием 76 молекул АТФ.

Ответ: 76 АТФ.

Задача 7

Сколько углекислого газа выделит 1 кг семян за 20 суток, если интенсивность дыхания этих семян составляет 0,1 мг углекислого газа в час на 1 г сухого вещества, а содержание воды в семенах – 37,5%.

Решение:

Интенсивность дыхания – количество углекислого газа (P , мг), выделенного при окислении 1 г сухого вещества в час:

$$Ид = \frac{P_{CO_2}}{P_{с.в.} \cdot t}, \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$$

Исходя из уравнения: $P_{CO_2} = Ид \cdot P_{с.в.} \cdot t$.

Найдем массу сухого вещества в 1 кг семян ($P_{с.в.}$, г):

1 кг (1000 г) семян – 100%,
 X г сухого вещества – 62,5% (т.к. воды содержится 37,5%),

$$\text{отсюда } X = \frac{1000 \text{ г} \cdot 62,5\%}{100\%} = 625 \text{ г}$$

Переведем 20 суток в часы: $20 \cdot 24 \text{ ч} = 480 \text{ ч}$.

Находим массу углекислого газа:

$$P_{CO_2} = 0,1 \text{ мг/г} \cdot \text{ч} \cdot 625 \text{ г} \cdot 480 \text{ ч} = 30\,000 \text{ мг} = 30 \text{ г}.$$

Ответ: 30 г.

Задача 8

Растение массой 3872 г за 3,5 часа выделило 30 мг углекислого газа. Найти объем поглощенного кислорода, если дыхательный коэффициент равен 0,87.

Решение:

Дыхательный коэффициент – это отношение количества выделенного углекислого газа к количеству поглощенного кислорода:

$$ДК = \frac{V_{CO_2}}{V_{O_2}},$$

$$\text{Исходя из уравнения: } V_{O_2} = \frac{V_{CO_2}}{ДК},$$

$$V_{CO_2} = \frac{m_{CO_2} \cdot V_M}{M_{CO_2}} = \frac{30 \text{ мг} \cdot 22,4 \text{ дм}^3/\text{моль}}{44 \text{ г/моль}} = \frac{0,03 \text{ г} \cdot 22,4 \text{ дм}^3/\text{моль}}{44 \text{ г/моль}} = 0,015 \text{ дм}^3$$

Находим объем кислорода:

$$V_{O_2} = \frac{0,015 \text{ дм}^3}{0,87} = 0,017 \text{ дм}^3 = 17 \text{ см}^3$$

Ответ: 17 см³; дыхательным субстратом являются белки (т.к. ДК < 1).

4.3 Терминологический словарь

δ -АЛК-синтетаза – ключевой фермент биосинтеза хлорофилла, катализирующий синтез аминолевулиновой кислоты из глицина и сукцинил-КоА.

Абсцизовая кислота – фитогормон ингибиторного действия.

Автонастии – самопроизвольные ритмические движения листьев, не связанные с какими-либо изменениями внешних условий.

Автотропизмы – восстановление формы органов в исходное положение после снятия одностороннее действующего фактора.

Адгезия – силы сцепления молекул воды со стенками сосудов.

Азотфиксация – восстановление молекулярного азота до аммиака.

Аквапорины – мембранные белки, образующие внутри мембраны каналы для проникновения молекул воды.

Активный транспорт – трансмембранный перенос соединений против градиента электрохимического потенциала, требующий затрат метаболической энергии.

Активный центр фермента – часть молекулы фермента, принимающая непосредственное участие в реакциях превращения веществ.

Аллелопатия – прямое или косвенное влияние одного растения на другое путем образования химических соединений, выделяемых ими в окружающую среду.

Аллостерическая регуляция активности фермента – изменения каталитических свойств ферментов при воздействии регулятора на аллостерический центр.

Альтернативные оксидазы (полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза и др.) – интегральные мембранные белки, функционирующие на внутренней мембране растительных митохондрий и в отличие от цитохромоксидазы, обеспечивающие передачу электронов от убихинона на кислород с высвобождением энергии в виде тепла.

Альтернативный путь переноса электронов – путь переноса электронов по ЭТЦ дыхания на кислород воздуха с помощью альтернативной оксидазы.

Аммонификация – микробиологический процесс превращения органических форм азота в ионы аммония или аммонийные соли.

Аноксия – влияние эффекта отсутствия кислорода на физиологическое состояние растений.

Антезины – гипотетические гормоны, отвечающие за закладку цветочных почек по гормональной теории цветения.

Антиоксиданты – вещества, связывающие свободные радикалы или замедляющие вызываемые ими процессы.

Антипорт – сопряженный перенос через мембрану двух различных веществ в противоположных направлениях.

Антитранспиранты – вещества, снижающие интенсивность транспирации.

Антиэлиситеры – низкомолекулярные углеводные компоненты (глюканы), выделяемые паразитом и подавляющие защитные реакции растений.

Апикальное доминирование – подавление верхушечной почкой роста и развития пазушных почек.

Апопласт – система гидрофильных клеточных стенок и межклеточных пространств всего растительного организма.

Апофермент – белковая часть фермента.

Ассимиляционная сила – продукты светового цикла фотосинтеза – АТФ и НАДФН⁺, необходимые для восстановления CO₂ в реакциях темнового цикла.

Ассимиляционное число – отношение количества поглощенного CO₂ к количеству хлорофилла, содержащегося в листе.

Аттрагирующее действие – способность фитогормонов притягивать к местам их синтеза другие фитогормоны и питательные вещества.

АТФ-синтетаза (сопрягающий фактор) – мультиферментный комплекс, осуществляющий сопряжение переноса протонов через мембрану с синтезом АТФ.

Ауксины – фитогормоны стимуляторного действия.

Ацетил КоА – активированная уксусная кислота, начальное звено синтеза и конечный пункт катаболизма основных органических веществ.

Аэротропизм – ориентировка органов в пространстве, обусловленная с неравномерным распределением кислорода.

Бактериохлорофиллы – зеленые пигменты бактерий.

Бактероиды (от бактерии и греч. *eidos* - вид) – крупные формы клубеньковых бактерий, образующиеся при их проникновении в корни высших растений (в клубеньках), осуществляют фиксацию азота атмосферы.

Белки теплового шока – особая группа низкомолекулярных белков, которые синтезируются только при действии стресс-фактора (например, при повышении температуры).

Биологическая азотфиксация – восстановление молекулярного азота атмосферы до аммиака азотфиксирующими микроорганизмами.

Биологические часы – совокупность эндогенных физиолого-биохимических процессов растений, определяющих их циркадную (суточную) ритмику.

Биологический урожай – общая масса органического вещества, образующегося в течение вегетационного периода растительным организмом.

Биологическое восстановление нитратов – восстановление нитратов, протекающее в корнях и требующее затраты энергии НАДН₂ и АТФ, образующихся в процессе дыхания.

Биологическое окисление – процесс окисления органических субстратов, при котором происходит превращение энергии химических связей стабильных ор-ганических соединений в лабильную форму энергии ($\Delta\mu\text{H}^+$, НАДН, ФАД • H_2 , АТФ).

Ближний транспорт – процесс межклеточного перемещения веществ, осуществляющийся без участия проводящей системы к местам потребления и на-оборот.

Брассиностероиды (брассинолиды, брассины)– гормоны растений стероидной природы, аналогичные гормонам линьки насекомых.

Брожение – процесс окисления сложных органических соединений до бо-лее простых, сопровождающийся выделением энергии, протекающий в бескисло-родной среде.

Верхний двигатель водного тока – присасывающая сила транспирации.

Видимый фотосинтез – разность между показателями газообмена про-цессов фотосинтеза и дыхания.

Внеустьичная транспирации – механизм транспирации, в котором не уча-ствуют устьица.

Внутриклеточные системы регуляции – возникшие в ходе эволюции сис-темы регуляции, включающая регуляцию на уровне ферментов, генетической и мембранной организации, в основе которой лежит рецепторно-конформационный принцип.

Водный дефицит – разница между содержанием воды в период макси-мального насыщения ее тканей и ее содержанием в растении в данное время.

Водный потенциал (ψ)– химический потенциал молекул воды, определяе-мый как мера свободной энергии, которая затрачивается на ее движение или на процесс взаимодействия с другими молекулами.

Водный потенциал клетки ($\psi_{\text{H}_2\text{Oклетки}}$) – разность между свободной энер-гией воды внутри и вне клетки при той же температуре и атмосферном давлении.

Возбудимость клетки – способность клетки адекватно реагировать на воз-действие факторов внешней и внутренней среды.

Вторичная гидратная оболочка – наиболее удаленная от заряженных мо-лекул биополимеров и ионов водная оболочка.

Вымокание – это явление гибели растений от недостатка кислорода (ги-поксии), происходящее преимущественно весной под толщей талых вод.

Вынужденный покой – фаза покоя, которая регулируется факторами внешней среды.

Выпирание – это явление разрыва корней растений при проникновении снеговой воды в почву во время оттепели, а затем образование ледяной корки на границе с неоттаявшими слоями почвы,

которые приподнимают верхний ее слой, а в результате увеличения объема застывшей воды происходит травматизация корневой системы.

Выпревание – явление, при котором под слоем мокрого снега и температуре 0°C происходит активизация процессов дыхания у растений и расходование запаса сахаров, накопленных во время закаливания, в результате чего растения гибнут после таяния снегов при весенних заморозках.

Вязкость цитоплазмы – способность цитоплазмы оказывать сопротивление перемещению одних слоев жидкости относительно других.

Газоустойчивость – это способность растений сохранять жизнедеятельность при действии токсичных газов.

Газочувствительность – скорость и степень проявления патологических процессов у растений под влиянием газов.

Галофиты – растения, произрастающие на почвах с высокой степенью засоленности.

Геотропизм – зависимость направленности роста органов от силы геомагнитного поля Земли.

Гиббереллины – фитогормоны стимуляторного типа, определяющие прорастание семян.

Гидратационная вода – коллоидно- и осмотически связанная вода, образующая оболочки вокруг коллоидов или ионов.

Гидратная оболочка – водная оболочка, образованная диполями воды, непосредственно взаимодействующая с заряженными макромолекулами или ионами.

Гидратные оболочки – водные оболочки, окружающие заряженные макромолекулы и ионы.

Гидроактивные движения устьиц – основаны на изменении тургора замыкающих клеток устьиц.

Гидролазы – ферменты, катализирующие реакции гидролиза сложных органических соединений.

Гидропассивное движение устьиц – движение замыкающих клеток, определяемое степенью тургесцентности околоустьичных клеток.

Гидростатическое (тургорное) (Р) давление – давление цитоплазмы на клеточную стенку.

Гидротропизм – это изгибы органов, обусловленные неравномерным распределением воды в среде.

Гипоксия – недостаток кислорода, оказывающий влияние на физиологическое состояние растений.

Гликолатный цикл – цикл фотодыхания (C_2 -путь фотосинтеза).

Гликолиз – основной путь окисления глюкозы до пировиноградной кислоты, протекающий в анаэробных условиях.

Гликофиты – растения, произрастающие на почвах со средней и низкой степенью засоленности.

Глиоксилатный цикл – цикл Кребса-Корнберга, биохимически связывающий липидный и углеводный обмен.

Глюконеогенез – процесс превращения липидов в растворимые формы углеводов в глиоксилатном цикле, протекающий при прорастании семян маслич-ных растений.

Гомойогидрические растения – растения, способные регулировать свой водный обмен (покрытосеменные).

Гравитационный потенциал (ψ_g) – отражает влияние силы тяжести на ак-тивность воды. Заметно сказывается только при подъеме воды на большую высо-ту.

Дальний транспорт – передвижение молекул воды, органических и мине-ральных веществ между органами по элементам проводящей системы.

Дегидрогеназы (отрицание де... + лат. hydrogenium – водород) – группа ферментов из класса оксидоредуктаз, катализирующих перенос протонов и пары электронов от субстрата (органических веществ)– к акцептору.

Дегидрогеназы анаэробные – ферменты, катализирующие отщепление от субстрата водород и передающие его различным промежуточным переносчикам и аэробным дегидрогеназам.

Дегидрогеназы аэробные – ферменты, принимающие водород от ана-эробных дегидрогеназ и передающие его хинонам, цитохромам и кислороду.

Дедифференциация – переход специализированных неделящихся клеток к делению, т.е. восстановление их меристематической активности.

Денитрификация – восстановление нитратов до газообразных соединений азота, которое осуществляется в естественных условиях микроорганизмами.

Дессиканты – дефолианты быстрого действия, вызывающие подсушивание листьев и их опадение.

Дефолианты – синтетические регуляторы роста, вызывающие опадение листьев.

Дифференциация – возникновение качественных различий между клетка-ми, тканями, органами.

Диффузия – (от лат. diffusio – распространение, растекание), взаимное проникновение соприкасающихся веществ друг в друга вследствие теплового движения частиц вещества. Один из вариантов пассивного переноса веществ че-рез мембрану.

Дневной ход фотосинтеза – изменение интенсивности фотосинтеза в те-чение светового периода суток.

Доминирующие центры – апексы побега и корня, выполняющие аттраги-рующую функцию по отношению к пластическим и биологически активным веще-ствам.

Дыхание – это физиологический процесс постепенного окисления органических веществ до предельно окисленных веществ CO_2 и H_2O , идущий с выделением энергии АТФ.

Дыхательный коэффициент – показывает степень окисленности дыхательных субстратов и определяется отношением количества выделившегося углекислого газа к количеству поглощенного в процессе дыхания кислорода ($\text{ДК} = \text{CO}_2/\text{O}_2$).

Единая испаряющая система – включает замыкающие клетки устьиц, око-лоустьичные клетки, подустьичную полость и систему межклетников.

Единая полупроницаемая мембрана – совокупность тонопласта, плазмалеммы и всей толщи цитоплазмы клетки, способных пропускать только молекулы растворителя.

Жасмоноиды – фитогормоны, определяющие устойчивость растений к повреждениям и индукцию иммунитета растений к повторным заражениям.

Закон В.Р.Заленского – основан на разнице в строении листьев разных ярусов древесных растений, что выражается в усилении признаков ксероморфной структуры у листьев верхнего яруса.

Закон И. Стефана – испарение с малых поверхностей, сравнимых с площадью устьичной щели, пропорционален не их площади, а диаметру.

Закон ограничивающих факторов – лимитирующий фактор, находящийся в минимуме, ограничивает действие других факторов.

Зимостойкость – это устойчивость растений к пониженным температурам и к целому комплексу неблагоприятных условий, связанных с перезимовкой.

Зольные элементы – минеральные элементы, остающиеся после сжигания растительных остатков.

Избирательная проницаемость – способность мембраны пропускать различные вещества с различной скоростью.

Изостерическая регуляция – регуляция активности ферментов, которая осуществляется на уровне их каталитических центров.

Изоферменты – ферменты, имеющие несколько молекулярных модификаций.

Иммобилизованная вода – форма воды, связанная силами межмолекулярного взаимодействия с макромолекулами.

Ингибиторы роста – вещества, тормозящие рост и развитие растений.

Индекс листовой поверхности (ИЛП) – это отношение суммарной поверхности всех листьев к площади почвы, занимаемой данными растениями.

Индукцированные механизмы устойчивости – возникают в ответ на действие повреждающего фактора (например, фитоалексины и др.).

Интенсивность дыхания — измеряется количеством кислорода, поглощенного растением за 1 час в пересчете на один грамм сухого (или сырого) растительного материала, а также количеством углекислого газа, выделенным за 1 час одним граммом растительной массы.

Интенсивность транспирации — измеряется количеством воды (в г.), испаренное растением за единицу времени (ч) с единицы площади (дм^2 или м^2).

Интенсивность фотосинтеза:

— количество мг CO_2 , поглощенной единицей фотосинтезирующей поверхности (дм^2) за единицу времени (ч).

- количество синтезированного органического вещества (г) единицей фото-синтезирующей поверхности (дм^2) за единицу времени (ч).

Ионофоры — небольшие гидрофобные молекулы, способные образовывать комплексные соединения с ионами мембран для ионов и осуществляющие их пассивный транспорт.

Истинный фотосинтез — количество органического вещества, синтезированного в процессе фотосинтеза за вычетом количества органического вещества, затраченного на процесс дыхания за определенный период времени единицей массы или площади растения.

Кажущееся свободное пространство клетки — межмолекулярное пространство в фазе клеточной стенки, где осуществляется диффузия, адсорбция и освобождение водорастворимых веществ.

Календарный возраст органа (собственный возраст) — время от его закладки до момента определения.

Калиевый механизм открывания устьиц — основан на изменении концентрации ионов калия в замыкающих клетках устьиц и примыкающих околоустьичных клетках.

Каллус — совокупность недифференцированных клеток паренхиматозного типа, рыхло связанных между собой.

Каротиноиды — вспомогательные пигменты фотосинтеза, имеющие изопреноидную структуру.

Квантовый выход фотосинтеза — это количество выделившегося O_2 на 1 квант поглощенной световой энергии.

Квантовый расход — количество квантов, необходимое для того, чтобы один моль CO_2 восстановился до углевода.

Кластеры воды — льдоподобные кристаллические образования в структуре жидкой воды.

Когезия — силы сцепления молекул воды между собой с помощью сил межклеточного взаимодействия.

Коллоидно-связанная вода — форма воды, связываемая молекулами биополимеров.

Компартментация — разделение клетки с помощью биомембран на отдельные отсеки — органеллы.

Компенсационный пункт фотосинтеза – та освещенность, при которой процессы фотосинтеза и дыхания уравниваются друг друга.

Компетентность клетки – способность клетки отреагировать на раздражение изменением обмена веществ, роста или развития.

Конституционные механизмы устойчивости – механизмы защиты, присутствующие в тканях растения-хозяина до инфицирования.

Кооперативный фотосинтез – совместное функционирование C_3 - и C_4 - циклов в пределах одного растения.

Корневое давление – сила, с которой вода поступает в сосуды ксилемы.

Коэффициент использования солнечной энергии (КПД фотосинтеза) – это отношение количества энергии, запасенной в продуктах фотосинтеза или образовавшееся в фитомассе урожая, к количеству поглощенных квантов света.

Коэффициент фосфорилирования (Р/О) – количество молей ортофосфата, используемого для фосфорилирования АДФ, в расчете на 1г/атом (половину моля) поглощенного O_2 , который восстанавливается до H_2O . (Для НАДН₂ Р/О=3, для ФАДН=2)

Коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза – показывает, какое количество сухой биомассы образуется растением в течение определенного времени в расчете на 1 г. или кг поглощенного CO_2 .

Краевая диффузия – процесс испарения воды идет интенсивнее по краям малых отверстий, чем в центре, что происходит в соответствии с законом И. Стефана.

Криопротекторы – вещества, снижающие температуру замерзания внутри- и межклеточного содержимого.

Криптогалофиты – растения, поглощающие значительные количества солей, которые выделяют наружу.

Ксенобиотики – чужеродные для живых организмов химические вещества, естественно не входящие в биотический круговорот, и, как правило, прямо или косвенно порождённые хозяйственной деятельностью человека (например, синте-тические и природные лекарственные препараты, пестициды, промышленные яды, отходы производств и др.).

Ксероморфные признаки – признаки, определяющие засухоустойчивость растений (мелкие листья и клетки, опушенность, заглубленные мелкие устьица и т.п.).

Культура изолированных клеток и тканей – метод выращивания на искусственной питательной среде в стерильных условиях клеток и тканей.

Кутикулярная транспирация – испарение воды через кутикулу.

Леггемоглобин – вещество розового цвета, встроенное во внешнюю мембрану бактериоида, способное связывать избыточный кислород и защищать таким образом нитрогеназный комплекс от окисления.

Лентикулярная транспирация – испарение воды через чечевички побегов.

Макроэлементы – жизненно важные химические элементы, концентрация которых в сухой массе растений не превышает не менее 0,01 % .

Матричный потенциал ($\psi_{\text{матр}}$) – сила набухания биополимеров в клетке

Межклеточные системы регуляции – единая иерархическая система регуляции, определяющая взаимодействие всех частей растения, и осуществляющая регуляцию через тесно взаимосвязанные между собой трофическую, гормональную и электрофизиологическую системы.

Метаболическая регуляция – основывается на взаимопревращении метаболитов и определяется их концентрацией.

Метаболическая вода – та вода, которая образуется в процессе дыхания при окислении органических субстратов.

Метиновые мостики – образованы сопряженными одинарными и двойными связями ($-\text{CH}=\text{}$), которые связывают пиррольные кольца в молекуле хлорофилла.

Механизм начинающегося подсушивания – определяется обезвоживанием стенок клеток мезофилла, с поверхности которых происходит испарение (про-текает при открытых устьицах).

Микроэлементы – жизненно важные химические элементы, концентрация которых в сухой массе растений не более 0,01% .

Минерализация азота – превращение органических форм азота в минеральные (NO_3^- и NH_4^+)

Молибдоферредоксин – компонент нитрогеназного комплекса, восстанавливающий атмосферный азот до аммиака.

Морозоустойчивость – способность растений переносить температуры ниже 0°C .

Морфактины – регуляторы роста, изменяющие морфологические параметры растений.

Морфогенез – цепь взаимосвязанных и взаимообусловленных процессов образования и специализации клеток (цитогенез), тканей (гистогенез) и органов (органогенез).

Набухание – поглощение жидкости или пара высокомолекулярным веществом, сопровождаемое увеличением его объема и веса.

Настии – обратимое движение органов с дорсивентральным строением в ответ на изменение диффузно действующих факторов внешней среды.

Нефосфорилирующее окисление – окисление дыхательных субстратов, не сопровождающееся синтезом АТФ.

Нижний двигатель водного тока – корневое давление, определяющее поднятие воды по сосудам.

Никтинастии (биологические часы) – обратимые тургорные движения органов растений, обусловленные сменой дня и ночи.

Нитратредуктаза – фермент, катализирующий восстановление нитратов до нитритов.

Нитритредуктаза – фермент, катализирующий восстановление нитритов до аммонийной формы.

Нитрификация – биологическое окисление аммонийных форм азота до нитратных, осуществляемое автотрофными бактериями р.р. *Nitrosomonas* и *Nitro-bacter*.

Нитрогеназа – сложный мультиферментный комплекс, осуществляющий биологическую фиксацию азота атмосферы.

Нутации растений – (от лат. *nutatio* – колебание, качание) – круговые или колебательные движения органов растений, в ряде случаев имеющие эндогенный (автономный) характер.

Облегченная диффузия – один из механизмов пассивного транспорта через мембрану, осуществляемый с помощью низкомолекулярных белков-переносчиков.

Окислительное фосфорилирование – превращение энергии, выделившейся при переносе электрона по дыхательной электротранспортной цепи в энергию химических связей АТФ.

Оксигеназы – ферменты, активирующие кислород, в результате чего он может присоединяться к органическим соединениям и осуществлять их детоксикацию.

Оксидазы – ферменты, функция которых заключается в переносе электронов от дегидрогеназ на кислород воздуха в ЭТЦ дыхания.

Органогены – минеральные элементы (С, Н, О, N), которые входят в состав основных структур и биомолекул клетки; улетучиваются при сжигании растительных остатков.

Осмоз – особый вид диффузии воды по градиенту водного или против градиента химического потенциала через полупроницаемую мембрану, вызванный разностью концентраций осмотически активных веществ по обе стороны мембраны.

Осмотическая система – система, в которой можно наблюдать явления осмоса.

Осмотически активные соединения – растворимые в воде органические и неорганические соединения, не- или слабопроникающие через биомембраны, определяющие осмотический потенциал клетки.

Осмотически связанная вода – форма воды, связанная ионами или низкомолекулярными соединениями.

Осмотический механизм регуляции транспирации – основан на изменении концентрации осмотически активных соединений в замыкающих клетках устьиц,

Осмотический потенциал (ψ_{π}) – компонента водного потенциала клетки, определяемая присутствием в ней осмотически активных соединений (моно- и дисахара, аминокислоты, ионы и др.).

Относительная транспирация – отношение количества воды, испаряемой листом, к количеству воды, испаряемой со свободной водной поверхности той же площади за один и тот же промежуток времени.

Пасока – содержимое сосудов ксилемы, вытекающее при их повреждении.

Пассивный транспорт – перенос веществ через мембрану по градиенту электрохимического потенциала без затраты метаболической энергии.

Первичный акцептор электронов ЭТЦ фотосинтеза – компоненты ЭТЦ, которые принимают электроны от молекулы хлорофилла реакционного центра и передают их далее по ЭТЦ.

Период большого роста (log-фаза) – фаза ускоренного роста, во время ко-торой происходит активный синтез гормонов и пластических веществ.

Периплазматическое пространство – пространство, находящееся между плазмалеммой и клеточной стенкой.

Пермеазы – низкомолекулярные белки, осуществляющие облегченную диффузию.

Пестролистность – результат отсутствия хлорофилла в некоторых частях листа.

Пигмент-ловушка (РЦ) – наиболее длинноволновые формы хлорофилла а, входящие в состав реакционного центра и осуществляющие запуск фотохимических реакций.

Пигменты-сборщики – это пигменты, поглощающие свет и передающие поглощенную энергию квантов хлорофиллу реакционного центра.

Пиридиновые дегидрогеназы – ферменты, небелковая часть которых представлена коферментами НАД⁺ и НАДФ⁺.

Плазмодесма – сложный комплекс в порах клеточной стенки, связывающий соседние клетки.

Плазмолиз – явление отставания протопласта от клеточной оболочки при погружении клетки в гипертонический раствор. Один из индикаторов жизнеспособности клетки.

Пластохинон – компонент ЭТЦ тилакоидной мембраны, осуществляющий транспорт протонов из стромы во внутритилакоидное пространство.

«Плач» растений – вытекание пасоки из разрезанного стебля растения, обусловленный корневым давлением.

Пойкилогидрические растения – организмы, приспособившиеся переносить значительный недостаток воды без потерь жизнеспособности.

Пойкилоксерофиты (лишайники и др.) – не способны регулировать свой водный режим и при значительном обезвоживании впадают в состояние покоя (криптобиоз). Способны переносить высушивание.

Полуксерофиты – (гемиксерофиты – шалфей, резак и др.) растения, обладающие интенсивной транспирацией, которая поддерживается деятельностью глубокой корневой системы, часто достигающей грунтовых вод, плохо переносят обезвоживание и атмосферную засуху.

Полупроницаемая мембрана – мембрана, способная пропускать только молекулы растворителя.

Полярность – морфологическая и физиологическая неодинаковость противоположных полюсов оси целого растения или органа.

Порфириновое ядро – система, входящая в состав молекулы хлорофилла и состоящая из четырех пиррольных колец, связанных конъюгированными связями и замкнутая на атоме Mg.

Потенциал давления (ψ_p – гидростатический) – создается в цитоплазме клеток при поступлении воды по осмотическому механизму.

Потенциал действия (спайк) – быстрое колебательное изменение мембранного потенциала в ответ на воздействие выше порогового.

Потенциал покоя – разность электрических потенциалов между протопластом и внешней средой характерная живой клетке, обусловленная несимметричным распределением ионов по обе стороны мембраны.

Природные регуляторы роста (естественные, эндогенные или фитогормоны) – органические вещества, продуцируемые растениями для управления собственными процессами жизнедеятельности.

Продуктивность транспирации – количество сухого вещества, синтезированного при испарении 1 кг воды.

Простетическая группа – небелковая часть фермента, которая в восстановленном состоянии прочно связана с белком (ФАД, ФМН).

Протонная помпа – транспортный белок, осуществляющий активный перенос протонов через мембраны.

Протонный канал – это F_0 -компонента АТФ-синтетазного комплекса, не обладающая каталитической активностью и служащая для транспорта протонов.

Псевдоциклическое фосфорилирование – зашунтированное нециклическое фотофосфорилирование, происходящее в условиях высокой концентрации кислорода.

Радиальный транспорт – перемещение воды и минеральных веществ из почвы через клеточную стенку корневых волосков до сосудов ксилемы.

Развитие – качественные изменения в структуре и функциях организма и отдельных его частей в ходе онтогенеза.

Реакционный центр (РЦ) – наиболее длинноволновые формы хлорофилла *a*, выполняющие роль «энергетических ловушек» для квантов света в фотосистемах.

Реакция сверхчувствительности (СВЧ) – совокупность процессов, происходящих в месте контакта биотрофного паразита с растением, сопровождающихся быстрым отмиранием клеток устойчивого сорта растений с образованием очага некроза в ответ на его внедрение.

Реакция Хилла – способность изолированных хлоропластов под действием света разлагать воду и выделять кислород в присутствии акцепторов электронов (феррицианида, бензохинона и др.).

Регенерация – восстановление организмом утраченных или поврежденных органов или тканей

Регуляторы роста растений – это органические соединения, вызывающие стимуляцию или подавление роста и морфогенеза (природные вещества и синтетические препараты), применяемые при обработке).

Резервные формы энергии – энергия, обусловленная электрохимическим трансмембранным потенциалом, вследствие неравномерного распределения ионов: K^+ , Na^+ , H^+ по обе стороны сопрягающей мембраны ($\Delta\mu K^+$, $\Delta\mu Na^+$, $\Delta\mu H^+$).

Резонансный перенос энергии – основной механизм передачи энергии квантов света от молекул пигментов светособирающего комплекса к молекулам хлорофилла реакционного центра.

Репарация (на клеточном уровне) – особая функция клеток, заключающаяся в способности исправлять химические повреждения и разрывы в молекулах ДНК, поврежденной при нормальном биосинтезе ДНК в клетке или в результате воздействия физическими или химическими агентами.

Репарация (на уровне организма) – восстановление утраченных частей организма. Репарация может быть в форме регенерации и реституции.

Реституция – восстановление целого организма из его отдельной части (клетки, участка ткани, кусочков корневищ или листьев).

Ретарданты – регуляторы роста, подавляющие линейный рост стебля и предотвращающие полегание злаков.

Реутилизация элементов – вторичное использование элементов минерального питания.

Рецепторы – специфические молекулы или структуры клетки, которые, которые трансформируют полученные из внешней или внутренней среды сигналы (физические или химические), во внутриклеточные физико-химические процессы.

Рост – необратимое увеличение размеров, объема и массы клеток, органов и всего организма, связанное с новообразованием их структур.

Ростовые движения – физиологически активные движения отдельных органов и частей растения, основанные на росте клеток растяжением.

Ростовые корреляции – зависимость роста одного органа от другого.

РуБФ (рибулозо-1,5-бисфосфат) – первичный акцептор углекислого газа в цикле Кальвина.

РуБФК (рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа) – ключевой фермент цикла Кальвина, участвующий в процессе фиксации CO_2 при определенных условиях.

S-система – мультиферментный комплекс, катализирующий процесс фото-окисления воды, активируется Cl^- , Ca^{2+} .

C_3 -растения – растения у которых темновые реакции фотосинтеза протекают согласно цикла Кальвина.

САМ-фотосинтез (Crassulaceae acid metabolism) – специфический путь темнового цикла фотосинтеза, в котором процесс фиксации CO_2 и синтеза углеводов разобщен во времени. Характерен для семейства Толстянковые (Crassulaceae).

Световое насыщение фотосинтеза – интенсивность света, при которой скорость фотосинтеза имеет максимальное значение.

Светособирающий комплекс (ССК) – совокупность молекул пигментов (хлорофиллы, каротиноиды, фикобилины), поглощающих свет определенной длины волны и передающих энергию поглощенных квантов света хлорофиллу РЦ.

Сеймонастии – движение органов растений, происходящие в ответ на сотрясения, толчки и обусловленные изменением тургесцентности клеток.

Симпласт – единая система цитоплазм клеток и их производных всего растительного организма, соединенных плазмодесмами.

Симпорт – однонаправленный сопряженный перенос веществ или ионов через мембрану.

Синтетические регуляторы роста – экзогенные, т.е. привнесенные извне вещества, влияющие на рост и развитие растений.

Система жизнеобеспечения клетки – совокупность органелл и структурных компонентов клетки, выполняющих определенную функцию и определяющие пластические и энергетические процессы клетки.

Скарификация – механическое повреждение семенной кожуры с целью ускорения прорастания семян.

Солевое дыхание – усиление дыхания при помещении растений или ткани в раствор солей.

Сопрягающие мембраны – мембраны клетки, на которых происходит синтез АТФ, сопряженный с переносом ионов водорода (тилакоидная и внутренняя мембрана митохондрий).

Сопряженные одинарные и двойные связи – особые связи в молекулах фотосинтетических пигментов, образованные делокализованными π -электронами.

Сосущая сила (S) – сила, с которой вода входит в клетку.

Статолиты – зерна крахмала в клетках корневого чехлика, которые выполняют функцию рецепторов, воспринимающих направление действия силы тяжести.

Статоциты – клетки, содержащие статолиты.

Стимуляторы роста – биологически активные вещества, активизирующие процессы роста и развития растения.

Стипаксерофиты – растения, приспособленные к перенесению перегрева, быстро использующие влагу летних дождей, но переносящие лишь кратковременный недостаток воды в почве (степные злаки – ковыль и др.)

Стратификация – внешнее действие пониженной или повышенной температуры и влажности с целью ускорения прорастания семян.

Стресс (неспецифический адаптационный синдром) – неспецифические реакции растения, возникающие в ответ на неблагоприятные воздействия.

Стрессовые белки – белки, образующиеся в ответ на повреждающие действие стресса.

Стрессор – фактор внешней среды, способный вызвать в организме стрессовую реакцию.

Субстратное фосфорилирование – синтез АТФ при окислении дыхательных субстратов, макроэргическая связь образуется непосредственно на соединении, которое окисляется.

Субстраты дыхания – органические молекулы, при окислении которых высвобождается потенциальная энергия их химических связей и может быть использована на синтез АТФ.

Сукцинил КоА – активированная форма янтарной кислоты, одна из исходных молекул для биосинтеза хлорофилла.

Супрессоры – низкомолекулярные глюконы, выделяемые кончиком растущей гифы, подавляющие взаимодействие элизиторов с рецепторами, а, следовательно, и защитные реакции растений.

Таксисы – это перемещение клетки или организма, которое вызывается и направляется определенными внешними факторами (например, жгутиковые водоросли, клубеньковые бактерии).

Теория И.И. Туманова – теория закаливания к низким температурам. Согласно этой теории для приобретения свойства морозостойкости растения должны пройти три этапа подготовки: переход в состояние покоя, далее первую и вторую фазы закаливания.

Теория Н.П. Кренке – теория циклического старения и омоложения растений.

Термонастии – движения, вызванные сменой температуры. При повышении температуры цветки раскрываются (эпинастические движения), при снижении температуры закрываются (гипонастические движения).

Тигмотропизмы (гаптотропизмы) – реакция растений на одностороннее механическое воздействие.

Тотипотентность – свойство клеток обладать исходным одинаковым генетическим потенциалом.

Точки скрепления – в структуре цитоплазмы образованы глобулярными белками, скрепляющими между собой фибриллярные белковые нити.

Трансмембранный потенциал – неравномерное распределение электрических потенциалов по обе стороны мембраны.

Транспирационный коэффициент – количество воды, израсходованное растением, для синтеза 1 г. органического вещества.

Транспирационный ток – движение воды по растению, вызванное транспирацией.

Транспирация – сложный физиологический процесс испарения воды над-земными органами растений.

Транспортные белки – наиболее специализированные высокомолекулярные белки, способные осуществлять активный транспорт (АТФ-азы).

Тропизмы – изменения положения органов, вызываемые односторонне действующим раздражителем.

Трофическая регуляция – взаимодействие между клетками, тканями и органами растения посредством перераспределения питательных веществ.

Убиквитины – класс низкомолекулярных белков, участвующих в деградации дефектных белков.

Убихинон – компонент внутренней мембраны митохондрий, осуществляющий транспорт протонов и электронов из матрикса митохондрий в перимитохондриальное пространство.

Углекислотный компенсационный пункт – концентрация CO_2 , при которой фотосинтез равен дыханию

Унипорт – перенос одного вещества через мембрану, несопряженный с транспортом других веществ.

Урожай биологический – масса органического вещества, образованного всеми частями растениями на 1 га почвы в течение вегетационного периода (Уби-ол).

Урожай хозяйственный – доля сухого вещества, ради которой выращивают растения (плоды, семена, клубни и др.) (У хоз.).

Фактор сопряжения (сопрягающий фактор) – ферментный АТФ-синтетазный комплекс, который осуществляет сопряженный с

транспортом H^+ синтез АТФ, встроенный в тилакоидную и митохондриальную мембрану.

ФАР (фотосинтетически активная радиация) – часть солнечного спектра, поглощаемого пигментами фотосинтеза (380–740 нм).

Феофитин – производное хлорофилла оливкового цвета, в котором атом магния замещен на водород.

Физиологическая засуха – состояние, при котором растение испытывает водный дефицит, несмотря на достаточное количество воды в окружающей среде.

Физиологический возраст органа (общий возраст) – определяется воз-растом материнского организма и календарным возрастом органа.

Физиологический покой – задержка прорастания семян или распускания почек, вызванная особенностями самого органа или окружающих его тканей.

Фикобилины – фотосинтетические пигменты водорослей. По химической структуре – незамкнутая тетрапиррольная система, содержащая сопряженные одинарными и двойными связи.

Фитоалексины – это низкомолекулярные антибиотические вещества выс-ших растений, возникающие в растении в ответ на контакт с фитопатогенами.

Фитогормоны – низкомолекулярные органические соединения, с помо-щью которых осуществляется взаимодействие клеток, тканей и органов и которые в ничтожно малых количествах необходимы для запуска и регуляции физиологи-ческих и морфогенетических программ.

Фитоиммунитет (видовая устойчивость) – способность растения защи-щать себя от огромного количества сапрофитных микроорганизмов.

Фитол – соединение, придающее свойство гидрофобности молекуле хло-рофилла, взаимодействует с молекулами липидов тилакоидной мембраны, ориен-тирует молекулу хлорофилла по отношению к свету.

Фитонциды – антибиотические низкомолекулярные вещества, разнообразного строения, способные задерживать развитие или убивать микроорганизмы и определяющие конституционные механизмы устойчивости.

Фитохром – хромопротеид, осуществляющий регуляторные функции.

Фитохромная система – система, осуществляющая рецепцию ближнего и дальнего красного света.

Флуоресценция хлорофилла – излучение поглощенной световой энергии в виде красного излучения, происходящее при переходе молекулы хлорофилла с возбужденного синглетного (S_1 или S_2) уровня на основной синглетный (S_0).

Форбин – система, включающая четыре пиррольных кольца и одно цикло-пентановое, соединенных сопряженными одинарными и двойными связями. Ле-жит в основе структуры молекулы хлорофилла.

Фосфоресценция – излучение кванта света при переходе молекулы хлорофилла из возбужденного триплетного состояния в невозбужденное синглетное.

Фосфорилирование – присоединение остатка ортофосфорной кислоты к органическим соединениям, требующее затрат энергии.

Фосфоэнолпируват (ФЭП) – первичный акцептор C_4 -пути фотосинтеза.

Фотодыхание – поглощение O_2 растениями и выделение CO_2 на свету, связанного оксигеназной активностью рибулозобисфосфаткарбоксилазы-оксигеназы.

Фотолиз воды – процесс окисления молекул воды в ходе световой стадии фотосинтеза.

Фотопериодизм – реакция растения на соотношение продолжительности дня и ночи, связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий.

Фоторедукция – бактериальный фотосинтез (восстановление CO_2 с помощью неорганических водородсодержащих соединений (H_2 , H_2S) и энергии квантов света).

Фотосинтез – это многоступенчатый процесс превращения энергии квантов света в энергию химических связей органических соединений, при этом побочным продуктом является кислород.

Фотосинтетический коэффициент – отношение выделенного в процессе фотосинтеза кислорода к поглощенному CO_2 .

Фотосистема – совокупность светособирающего комплекса (ССК), фотохимического реакционного центра и связанных с ним молекул-переносчиков электронов.

Фототропизм – ориентировка осевых органов растений (стебель, корень, лист) к одностороннему освещению, которое определяется в направленном росте или изгибе к свету (положительный тропизм), или от света (отрицательный тропизм).

Фотофосфорилирование – реакция фосфорилирования АДФ неорганическим фосфатом, протекающая за счет энергии квантов света.

Фотохимическая работа – это работа по преобразованию энергии возбужденного под действием света электрона молекулы хлорофилла РЦ в химически связанную энергию АТФ и НАДФН₂.

Фотохимическое восстановление нитратов – восстановление нитратов в листьях с использованием продуктов световой стадии фотосинтеза.

Фузикокцин – регулятор роста терпеноидной природы с выраженным анти-стрессовым эффектом.

ФЭП-карбоксилаза – ключевой фермент C_4 пути фотосинтеза, катализирующий процесс карбоксилирования ФЭП с образованием четырехуглеродных соединений.

Хемосинтез – это процесс ассимиляции CO_2 , при котором на синтез органического вещества используется энергия, высвобождающаяся в результате окисления неорганических веществ.

Хемотропизм – изгибы органов растения в ответ на одностороннее действующий в среде химический градиент.

Химическая азотфиксация – восстановление молекулярного азота, протекающее либо в природных, либо в искусственных условиях и требующее высокой температуры и давления.

Химический потенциал вещества (ψ) – свободная энергия молекул какого-либо вещества.

Хлорофиллиновая кислота – компонент молекулы хлорофилла.

Хлорофилловый индекс (ХИ) – содержание хлорофилла в растении на единицу площади листа (мг/дм^2).

Холодостойкость – устойчивость теплолюбивых растений к низким положительным температурам.

Цитогенез – процесс образования клеток, связанный с их последующей дифференцировкой.

Цитокинины – фитогормоны стимулирующего действия.

Циторриз – явление уменьшения объема протопласта в условиях дефицита влаги, при котором плазмалемма тянет за собой клеточную стенку.

Цитохромный путь транспорта электронов – путь переноса электронов по ЭТЦ дыхания на кислород воздуха с участием комплекса цитохромов и цитохромоксидазы.

Чистая продуктивность фотосинтеза – разница между количеством граммов сухого вещества, накопленного на 1 м^2 листовой площади за сутки во время фотосинтеза и количеством граммов сухого вещества, использованного на процесс дыхания (ЧПФ).

Эвгалофиты – соленакапливающие растения, которые хорошо растут и развиваются на наиболее засоленных почвах, поглощая из них большое количество солей.

Экономность транспирации – количество испаряемой воды (в мг) на единицу (1 кг) воды, содержащейся в растении.

Экситоны – это такое возбужденное состояние молекулы хлорофилла, когда между e^- и «дыркой» еще существуют силы связи, т.е. энергии электронного возбуждения не достаточно для подъема электрона в зону проводимости. При достижении электронного акцептора они диссоциируют (с потерей $1 e^-$) на «дырку», заряженную положительно, и e^- .

Экстенсин – структурный белок клеточных стенок, связывающий между собой фибриллы целлюлозы.

Экстрюзия – процесс выведения на поверхность клеток их экскретов (смолы, эфирные масла).

Элиситеры – биологически активные вещества, образующиеся при травме клеток.

Эндогенные ритмы – внутренние, наследственно обусловленные ритмы, проявляемые и в постоянных условиях.

Эпинастии – настические движения органов, при которых верхняя сторона растет днем быстрее, чем нижняя.

Этилен – газ, вырабатываемый растительным организмом и относящийся по характеру действия к ингибиторам роста.

Эуксерофиты – настоящие ксерофиты.

«Эффект Пастера» – снижение расхода углеводов на процесс дыхания в присутствии кислорода

Эффект Эмерсона (эффект усиления) – увеличение выделения O_2 при одновременном освещении растения светом с длиной волн 650 и 700нм.

Яровизация – индукция цветения растений низкими температурами.

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

1. Жукова, И. И. Физиология растений [Электронный ресурс] : интерактив. электрон. учеб.-метод. комплекс / И. И. Жукова, Ж. Э. Мазец // СДО Moodle / Белорус. гос. пед. ун-т. – Режим доступа: <https://bspu.by/moodle/course/view.php?id=1899>. – Дата доступа: 11.05.2022.
2. Мазец, Ж. Э. Решение задач по физиологии растений : практикум / Ж. Э. Мазец, И. И. Жукова, А. А. Деревинская. – Минск : Белорус. гос. пед. ун-т, 2019. – 120 с.

Дополнительная литература

1. Беликов, П. С. Физиология растений : учебное пособие / П. С. Беликов, Г. А. Дмитриева. – М. : Изд-во РУДН, 2002. – 248 с.
2. Лазаревич, С. В. Ботаника и физиология растений : учеб. пособие / С. В. Лазаревич и [др.] – Минск : РИПО, 2013. – 420 с.
3. Вайнар, Р. Движение растений / Р. Вайнар. – М. : Знание, 1987. – 174 с.
4. Веретенников, А. В. Физиология растений / А. В. Веретенников. – М. : Академический проект, 2006. – 480 с.
5. Ганс-Вальтер Хелдт Биохимия растений / Под ред. А.М.Носова, В.В.Чуба. – М.: Бином Лаборатория знаний, 2011. – 471 с.
6. Генкель, П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивых растений / П. А. Генкель. – М. : Наука, 1982. – 279 с.
7. Грин, Н. Биология : в 3 т. / Н. Грин, У. Стаут, Д.Тейлор. – М. : Мир, 2002. – 436 с.
8. Кузнецов, Вл. В. Физиология растений / Вл. В.Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – М. : Абрис – Высшая школа с грифом Минвуза, 2011. – 784 с.
9. Медведев, С. С. Физиология растений : учебник / С. С. Медведев. – СПб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. – 336 с.
10. Пилильщикова, И. В. Физиология растений с основами микробиологии / И. В. Пилильщикова. – М. : Мир, 2004. – 184 с.
11. Полевой, В. В. Физиология растений / В. В. Полевой. – М. : Высшая школа, 1989. – 464 с.
12. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений // Под ред. М. Н. Третьякова. – М. : Колос, 2000. – 640 с.
13. Физиология растений : учеб. для студ. вузов / Н. Д. Алехина [и др.]; под ред. И. П. Ермакова – М. : Академия, 2005. – 640 с.
14. Филипцова, Г. Г. Биохимия растений : учеб. пособие / Г. Г. Филипцова. – Минск : Белорус. гос. ун-т, 2022. – 251 с.
15. Филипцова, Г. Г. Фотосинтез : пособие / Г. Г. Филипцова, О. В. Молчан. – Минск : Белорус. гос. ун-т, 2017. – 196 с.

16. Шабельская, Э. Ф. Физиология растений / Э. Ф. Шабельская. – Минск : Вышэйшая школа, 1987. – 324 с.
17. Юрин, В. М. Физиология растений : учеб. пособие / В. М. Юрин. – Минск : Беларус. гос. ун-т, 2010. – 455 с.
18. Якушкина, Н. И. Физиология растений / Н. И. Якушкина, Е. Ю. Бахтенко. – М. : ВЛАДОС, 2005. – 464 с.